

ISSN 0368-007-X

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

А. Д. НАУМОВ

БЕЛОЕ МОРЕ И ЕГО ДОННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ШЕННОГНИТУТ
ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ МОРЕЙ
78(86)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE
EXPLORATIOS OF FAUNA OF SEAS
78(86)



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE
EXPLORATIONS OF FAUNA OF SEAS
78(86)

A. D. NAUMOV

**THE WHITE SEA
AND ITS BOTTOM ECOSYSTEMS**

St. Petersburg
2019

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ МОРЕЙ
78(86)

А. Д. НАУМОВ

**БЕЛОЕ МОРЕ
И ЕГО ДОННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ**

Санкт-Петербург
2019

УДК: 574.587

А. Д. Наумов. Белое море и его донные экосистемы — СПб., 2019. 415 с.

В монографии обобщены результаты почти полувековой работы автора по изучению макробентоса Белого моря.

Книга может служить справочником не только по сообществам макробентоса Белого моря, но и по многим вопросам общей и прикладной гидробиологии. Она предназначена для специалистов по морской синэкологии, студентов и аспирантов биологических факультетов университетов и педвузов, а также для промысловиков и разработчиков основ марикультуры.

Библиогр. 546 назв. Табл. 28. Ил. 66.

Главный редактор —
академик РАН *О. Н. Пугачев*

Редакционная коллегия:

Б. И. Сиренко (редактор серии), *О. С. Воскобойникова* (ученый секретарь),
А. В. Балущкин, С. Г. Денисенко, Е. Л. Мархасева, А. Д. Наумов, А. А. Сухотин

Ответственный редактор — *А. А. Сухотин*

Рецензенты:

д. б. н. *А. И. Азовский*, д. б. н. *С. Г. Денисенко*

ISBN 978-5-98082-059-3

© А. Д. Наумов, 2019
© ББС ЗИН РАН, 1919
© Зоологический институт РАН, 2019

Никакая часть этой книги не может быть воспроизведена ни фотоспособом, ни микрофильмированием или каким-либо другим методом без письменного разрешения Зоологического института РАН.

АННОТАЦИЯ

А. Д. Наумов. Белое море и его донные экосистемы.

Монография представляет собой первую, после классического труда К. М. Дерюгина (1928), сводку по беломорскому бентосу и условиям его обитания на всей акватории моря.

В первой части книги на основе оригинального материала и литературных данных с новых позиций всесторонне рассмотрены основные абиотические факторы, воздействующие на донные экосистемы Белого моря, предлагаются оригинальные концепции структуры беломорских вод, особенностей их обмена и скорости обновления. Особое внимание уделено влиянию ледового покрова на литоральные организмы. Приводятся также сведения об антропогенном загрязнении Белого моря.

Вторая часть посвящена донным сообществам от осушной полосы до максимальных беломорских глубин. Показано, что макробентос Белого моря представлен тремя фаунистическими комплексами. На основе традиционных подходов и собственных разработок автора рассмотрены вопросы выделения и описания типичных донных сообществ и их структуры.

Автором не оставлены в стороне и вопросы фаунистики. На основе изучения распространения крупных таксономических групп на арктическом шельфе выдвигаются новые гипотезы о заселении Белого моря донной фауной в голоцене.

Справочные материалы, в том числе подробные описания около полусотни характерных донных биоценозов беломорского бентоса, приводятся в обширных приложениях.

Ключевые слова: Белое море, гидрология, гидробиология, биоценология, фаунистика.

ABSTRACT

A. D. Naumov. The White Sea and its bottom ecosystems.

This book is the first after the classical K. M. Derjugin's work (1928) resume on the White Sea benthos and its life conditions all around this water body.

In the first part of the monograph, main abiotic factors affecting the White Sea bottom communities are discussed using original material and previous data of other researchers.

Original conceptions of the White Sea water structure, peculiarities and rate of water-exchange are suggested.

The affection of the ice-cover upon the intertidal communities is attended. Also, the information on man-induced contaminations is scored.

The second part deals with sea floor communities from the intertidal down to the White Sea largest depths.

It is shown that the White Sea macrobenthos is presented by the three faunistic complexes. Problems of discrimination, description of characteristic bottom communities and their structure are discussed based on traditional approaches and original elaboration of the author.

The author did not shelve faunistic problems. On the basis on investigation of the spreading of high-level taxa along the Arctic shelf, new hypotheses on occupation of the White Sea by sea floor fauna during Holocene are advanced.

Background materials including detailed descriptions of fifty-odd bottom communities characteristic are placed in expansive appendixes.

Key words: the White Sea, hydrology, hydrobiology, biocoenology, fauna.

Эта книга посвящается светлой памяти моего отца Доната Владимировича Наумова, который научил меня верить не гипотезам, а фактам, и который всегда требовал от меня, чтобы все факты я обдумывал самостоятельно.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Принято считать, что в биологическом отношении Белое море — относительно хорошо исследованный водоем (Бергер, Наумов, 1995); более того, нередко можно услышать, что оно — наиболее изученное море России. Мнение это, однако, ошибочно. Как было показано ранее (Наумов, 2006), даже такая важная в теоретическом и практическом отношении группа донных животных, как двустворчатые моллюски, издавна привлекающая пристальное внимание биологов, в Белом море изучена гораздо хуже, чем, например, в Карском, не говоря уж о Баренцевом. Общая доступная нам информация о беломорском бентосе, полученная за полтора столетия его изучения, приблизительно равна той, которая накапливается о донном населении Баренцева моря каждые 10 лет. Несмотря на то, что уже более ста лет в различных частях Белого моря ведутся планомерные работы, до сих пор каждый год исследователи обнаруживают все новые и новые виды бентосных организмов. Если уж инвентаризация беломорской фауны и флоры далеко еще не закончена, то что же можно сказать о такой области, как биоценология?

Степень изученности бентоса Белого моря вполне сравнима с таковой одного из наименее обследованных северных водоемов — моря Лаптевых. В последнем с 1878 по 1998 гг. было взято около тысячи сублиторальных дночерпательных проб (Смирнов, Смирнов, 2006). В Белом море за сотню лет количественных исследований бентоса их едва наберется три–четыре тысячи, причем результаты этой работы опубликованы далеко не полностью. Помимо этого имеется еще материал из нескольких сотен количественных проб, собранный в конце 40-х — начале 50-х гг. в Онежском заливе Л. А. Кудерским (Беломорская станция Карельского филиала АН СССР), но он хранится в архиве Карельского научного центра РАН (г. Петрозаводск) и мало доступен. Слабо изучена и беломорская литораль, несмотря на то, что в этом направлении интенсивно работают сотрудники биостанции Московского и С-Петербургского университетов, биостанции Зоологического института (ЗИН РАН), а также Кандалакшского заповедника. Полученные ими обширные материалы касаются в основном отдельных участков осушной полосы вблизи названных учреждений и не отражают всего разнообразия литоральных сообществ.

Сравнение объема данных по бентосу Белого моря с таковым по другим европейским морям России явно не в пользу первого. Известная монография В. П. Воробьева «Бентос Азовского моря» (1949) написана на материале полутора тысяч бентосных станций, на каждой из которых было взято от 2 до 4 проб. Это заметно больше всего материала по Белому морю, накопленному за

последнее столетие всеми исследователями. Принимая во внимание различие в площади этих водоемов, несложно показать, что в материале АзЧерНИРО, собранном с 1933 по 1939 гг. одна точка приходится приблизительно на 8 км² зеркала воды, а несколько научных организаций на протяжении всего XX столетия сумели разместить в Белом море в среднем одну точку на 45 км².

Не останавливаясь на таких хорошо изученных морях, как Черное или Балтийское, сравним объем сведений о Белом море и соседнем с ним Баренцевым. Только классические труды Н. М. Книповича (1902, 1904), К. М. Дерюгина (1915), И. И. Месяцева (1931), Л. А. Зенкевича (Зенквич, Броцкая, 1937; Броцкая, Зенквич, 1939) и З. А. Филатовой (Филатова, 1938) по объему содержащегося в них материала о бентосе Баренцева моря вполне сопоставимы со всей совокупностью наших сведений о беломорском донном населении. В. Н. Семенов (1986) отмечает, что за первые 8 десятков лет ушедшего столетия в Баренцевом море было взято не менее 30 000 бентосных проб (без указания, сколько из них — количественных). С тех пор сведения о баренцевоморском бентосе были многократно увеличены трудами исследователей из Мурманского морского биологического института, Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии, различных научно-исследовательских организаций Норвегии и Германии, а также ряда других стран. С. Г. Денисенко (2013) для работы над своей монографией отобрал из имевшегося в его распоряжении материала две с половиной тысячи методически сравнимых количественных станций, взятых с 1924 по 2004 г., причем на многих из них имеется по несколько повторностей. Белое море такого внимания не удостоено, в целом сведений о нем, как минимум, на порядок меньше.

Приходится признать, что Белое море изо всех европейских морей нашей страны изучено не лучше, а хуже всех. Причины этого понятны. Практическая значимость Белого моря гораздо меньше, чем Баренцева, Балтийского, Черного и даже Азовского. Только одна страна имеет в этом регионе экономические интересы. Северный морской путь по его акватории не проходит. В беломорских водах нерентабелен траловый лов рыбы, практически не ведется (особенно в последние десятилетия) добыча морского зверя, на его шельфе нет нефтегазоносных районов. Все это приводит к тому, что интерес к нему исследователей не слишком высок, а финансирование на его изучение традиционно выделяется в гораздо меньшем объеме. Между тем, хотя в общегосударственном масштабе Белое море и не столь уж значимо, оно играет чрезвычайно важную роль в региональной экономике. На его акватории имеется вполне развитое судоходство. В его водах ловят рыбу и промышляют морские водоросли. Постепенно начинают внедряться культивирование мидии и лососевых рыб. Активно развивается рекреационная деятельность. Все это требует подробной информации о сообществах бентоса, являющихся кормовой базой многих хозяйственно ценных видов. В связи с развитием различных марикультур, интенсификации нефтеперевозок и туристической активности особенно остро встают вопросы предельных нагрузок на морскую биоту и приро-

доохранные проблемы, решение которых невозможно без надежных сведений о составе, структуре и функционировании донных биоценозов.

Предлагаемая вниманию Читателя книга посвящена в первую очередь биоценологическим проблемам. Ясно, однако, что они не могут быть решены без достаточно ясного представления об абиотических условиях, в которых обитают донные организмы, поэтому описание грунтов и гидрологических условий водоема совершенно необходимо в любой работе, посвященной морским сообществам. Между тем гидробиолог, обращающийся к специальной литературе по этим вопросам, неизбежно сталкивается с тем обстоятельством, что геолога или гидролога интересуют совсем не те аспекты, которые важны для биологии. В результате получается, что (даже в случае хорошей изученности явления) с точки зрения гидробиологии оно исследовано недостаточно. Автор далек от мысли, что он смог заполнить имеющийся пробел, однако хочется надеяться, что не освещенные в профессиональной литературе вопросы удалось обозначить достаточно ясно.

В любое сообщество входят конкретные виды, составляющие все вместе локальные фауну и флору. Эти последние во многом определяют характер биоценозов, в том числе и донных, описанию которых посвящено настоящее исследование, поэтому в книге рассматривается ряд проблем, касающихся беломорской фауны, ее состава, происхождения и связи с населением других арктических морей.

Биоценологические исследования на Белом море проводятся уже достаточно долгое время. Одним из первых, кто всерьез занялся обсуждением вопроса о приуроченности донных биоценозов Белого моря к тем или иным стациям, был К. М. Дерюгин (1928). С тех пор было опубликовано немало работ, посвященных беломорским донным сообществам. За прошедшие девять десятков лет, с одной стороны, накопился большой и интересный материал, а с другой — четко обозначились нерешенные до сих пор проблемы. Таким образом, настало время подведения некоторых итогов и выбора направлений будущих исследований.

Работа выполнялась в основном в рамках плановой тематики Зоологического института РАН. Кроме того, частично она финансировалась грантами РФФИ №№ 10-05-00813-а «Изучение многолетней динамики прибрежных донных сообществ Белого моря», 12-04-10103-к «Организация и проведение комплексной экспедиции в Двинском, Онежском и Кандалакшском заливах Белого моря» и 16-04-00549-а «Пространственные и функциональные взаимосвязи растений и животных пояса красных водорослей в Белом море», 18-04-00206-а «Мультимасштабная пространственно-временная динамика сообществ морского бентоса»,¹ по проекту ГКНТ СССР «Белое море», федеральной целевой научно-технической программой «Исследования и разработки

¹ Помимо этого, автор работал и был начальником рейсов в трех экспедициях, финансировавшихся грантом РФФИ 15-29-02507 офи_м «Мониторинг, анализ и прогноз многолетней динамики арктических донных экосистем на основе интегрированной информационной системы нового типа», не будучи его исполнителем.

по приоритетным направлениям науки и техники» (блок 2 «Поисково-прикладные исследования и разработки», тема «Структурно-функциональная оценка экосистемы Белого моря как основа многоплановой марикультуры и повышения его биопродуктивности»), программой фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга», программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие», государственными темами «Экосистемы Белого моря и сопредельных морей Арктики: динамика биоразнообразия в условиях меняющегося климата» (№ Госрегистрации: 01201351178) и «Функционирование и динамика экосистем субарктических и арктических морей» (№N° Госрегистрации: АААА-А17-117021300220-3 и АААА-А19-119020500208-0), а также программами фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» по темам: «Биоразнообразие планктона и литорального бентоса Белого моря: влияние климатических и биотических факторов на динамику обилия пелагических и донных организмов» и «Динамика разнообразия животных пелагических и литоральных морских сообществ Арктики», Бюро по международному сотрудничеству между Германией и Россией в Карлсруе, грантами INTAS № 94-391 «Биоразнообразие и стратегии адаптаций прибрежного морского бентоса» и № 96-1359 «Экология глубоководного бентоса Белого моря», грантом Комиссии европейских сообществ Коперник II № I CA2-СТ-2000-10053 «Потоки органического вещества и их роль в поддержании биоразнообразия и устойчивого природопользования» и договорами с ООО «Морской специализированный порт Витино» от 1994, 2002, 2007 и 2011 гг. об отслеживании экологической ситуации на акватории порта (по инициативе его Генерально-директора В. В. Чутченко).

Автор считает своим приятным долгом выразить свою искреннюю признательность всем коллегам, участвовавшим в сборе первичных данных, их обработке и обсуждении, в первую очередь Д. А. Аристову, А. И. Бабкову, И. Н. Бахмету, В. Я. Бергеру, К. Л. Биягову, А. Н. Бреусенко, В. Ю. Бурякову, К. В. Галактионову, И. А. Левакину, В. В. Луканину, В. Н. Макарову, В. О. Мокиевскому, К. Е. Николаеву, Е. А. Нинбургу, В. В. Ошуркову, О. Н. Савченко, В. А. Спиридонову, Н. В. Усову, В. В. Федякову, М. В. Фокину, В. В. Халаману, титульному редактору А. А. Сухотину и рецензентам А. И. Азовскому и С. Г. Денисенко, сделавшим ряд очень полезных замечаний, а также экипажам судов «Онега», «Ладога», «Картеш», «Профессор Владимир Кузнецов», «Беломор» и «Студент», с борта которых в течение 45 лет собирался материал для этой работы (1973–2018 гг.), во главе с их капитанами.

Особая благодарность моей семье — жене Н. М. Наумовой и дочери С. А. Балагула, которые всегда с пониманием и одобрением относились к моей работе, а также моим коллегам и друзьям по Клубу-102, где я неизменно находил понимание, сочувствие и поддержку.

10.02. 2019

Часть 1

БЕЛОЕ МОРЕ КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ ДОННЫХ ОРГАНИЗМОВ

Глава 1. Районирование Белого моря

Гидрографическая граница Белого моря проходит по линии, соединяющей мысы Святой Нос и Канин Нос (рис. 1). Северная (открытая) часть этого водоема образована *Воронкой* и *Мезенским заливом*. Южная граница Воронки проходит по линии, соединяющей устье Поноя с мысом Вороновым, граница Мезенского залива — по линии, соединяющей этот последний мыс с мысом Конушиным. Южнее Воронки располагается достаточно узкий пролив, называемый *Горлом*, который отделяется от южной (внутренней) части Белого моря линией, соединяющей мыс Зимнегорский с деревней Тетрино. От Зимнегорского мыса к Горболукскому проходит линия, отсекающая *Двинский залив*. Граница *Онежского залива* проходит по мысам Горболукский — Марк Наволок, а *Кандалакшского* — по мысам Кирбей Наволок — Лудошный. Пространство между этими тремя заливами называется *Бассейном* (Лоция Белого моря, 1983).



Рис. 1. Гидрографические границы Белого моря и его районирование, а также названия его берегов согласно «Лоции Белого моря», 1983.

Представления об этих границах сложились стихийно в результате наблюдений над течениями в поверхностном слое воды и особенностями береговой линии в процессе навигационной практики, и вполне для нее удобны. Однако с точки зрения океанологии и гидробиологии они совершенно непригодны для практического использования, так как не соответствуют ни особенностям гидродинамических процессов и гидрологического режима, ни геоморфологическому строению региона, ни распределению живых организмов, поэтому в научной литературе уже давно обсуждается вопрос проведения естественных границ

как Белого моря в целом, так и отдельных его районов (Шокальский, 1917; Дерюгин, 1928; Семенова, 1983; Голиков, Скарлато, 1987; Наумов, Федяков, 1991а, Бабков, 1998; Наумов, 2006; Пантюлин, 2012а и др.). В книге, где обсуждается донное население Белого моря, вопрос этот, естественно, нельзя обойти молчанием.

Первым, кто обратил внимание на то, что принятая гидрографическая граница Белого моря не отвечает особенностям его океанографической структуры, был Ю. М. Шокальский (1917). Не вдаваясь в детали, он указал, что «физико-географически надо считать его (*Белого моря; АН*) начало къ югу отъ порога въ Горлъ, т.-е. по параллели 67° с. ш., отъ устья р. Поноя до мыса Конушинъ» (op. cit., стр. 138).

Надо полагать, что Ю. М. Шокальский не разделял Северную часть Белого моря на Воронку и Горло и обе эти акватории называл *Горлом*, что ввело в заблуждение К. М. Дерюгина (1928), который, проводя гидрологическую и биологическую границы по южной границе Горла линией, соединяющей мысы Никодимский и Зимнегорский, отметил, что делает это вслед за Ю. М. Шокальским.

В течение двух последующих десятилетий этот вопрос в литературе не обсуждался до тех пор, пока В. В. Тимонов (1950) не указал, что, по его мнению, граница Белого моря совпадает с северной границей Горла по линии, соединяющей мыс Воронов с устьем р. Поноя.

Через три с половиной десятилетия эти взгляды были поддержаны другими исследователями (Бабков, Голиков, 1984), причем высказывались также соображения, что и фаунистическая граница Белого моря проходит там же (Голиков, Скарлато, 1987). Впрочем, А. И. Бабков (1998) вскоре изменил свое мнение и в другой работе недвусмысленно вернулся к точке зрения К. М. Дерюгина: «Включение Мезенского залива и Горла (*в состав Белого моря; АН*) противоречит принципам морфологической классификации морей и принципам районирования Мирового океана на основе особенностей гидрологического режима отдельных его частей» (op. cit., стр. 12).

Очевидно, что естественные границы морей разумно проводить в тех местах, где наблюдаются максимальные градиенты условий среды: т. е. либо в местах с резким перепадом глубин, либо в области гидрологических фронтов различного происхождения.¹ Исходя из этих соображений, А. Д. Наумов и В. В. Федяков (1991а) на основе статистической обработки около 500 гидрологических серий (оригинальных и опубликованных в литературе), взятых в различные сезоны года, провели значимую океанографическую границу по S-образной линии, соединяющей устья рек Поноя и Шойны, вдоль которой они обнаружили максимальные градиенты температуры и солености. Эти же исследователи показали, что в данном месте воды Белого и Баренцева морей присутствуют в равном количестве, так что отмеченный соленостный и температурный фронты в количественном отношении разделяют воды указан-

¹ Роль фронтов в формировании естественных океанических границ подробно рассмотрена Т. А. Айзатуллиным с соавторами (1984).

ных областей пополам.¹ Все это вместе позволило названным исследователям постулировать по данной линии естественную океанографическую границу Белого моря. Ими же была построена и схема квазипостоянного переноса вод в Северной части Белого моря на основе 30-суточных наблюдений над течениями на различных глубинах (был использован опубликованный материал СУГКС). Эта схема убедительно показывает, что начальные стадии формирования беломорских вод протекают в пределах Мезенского залива и южной части Воронки, а в Горле этот процесс завершается (*подробнее об этих процессах см. ниже, глава 6*). Таким образом, в указанных границах все Белое море содержит свою, только для него характерную воду в различных, правда, сезонных и пространственных модификациях. На этот факт обращает внимание также А. Н. Пантюлин (2012a), указывая, что атлантические воды с присутствием им термогалинными индексами не обнаруживаются в Белом море (впрочем, на это указывал еще Ю. М. Шокальский, 1917, что подтверждается и нашей с В. В. Федяковым статьей 1991a г.).

К вопросу об океанографической границе Белого моря возвращается и А. Н. Пантюлин (2012a). Он указывает, что различными исследователями предлагается 5 различных его границ (ор. cit, стр. 374; рис. 5.1.35). Перечислю их в направлении с севера на юг с комментариями, приводимыми этим исследователем.

1. Географическая, проведенная в духе гидрографических традиций по линии, соединяющей мысы Святой Нос и Канин Нос.

2. Океанологическая, следующая традиции разграничивать акватории по фронтальным зонам. Она соединяет прямой линией устья рек Поной и Шойна. Автором ее он называет А. Н. Пантюлина (1990) и сообщает, что она подтверждается фаунистическими данными (Наумов, 2004).

3, 4. Две границы в пределах Горла этот автор называет *каноническими*, так как они отвечают требованиям старинных канонов проводить разграничения по проливам. Автором обеих границ этот исследователь называет В. В. Тимонова (1950), а располагаются они так: одна — в северной части пролива по линии мысов Воронов и Данилов, а вторая — в его центральной части по мысам Инцы–Пулоньгский Нос.

5. Гидрологическая граница по мысам Воронов–Никодимский в южной части Горла, где наблюдается структурная фронтальная зона. Авторами ее он называет К. М. Дерюгина (1928) и А. Н. Пантюлина (видимо, Pantyulin, 2003). Эта граница подтверждается биологическими данными Н. М. Перцовой (2005). От себя добавлю, что шестую границу Ю. М. Шокальского (1917), проходящую от устья р. Поной к мысу Конушин, А. Н. Пантюлин (2012a) не называет.

В заключение А. Н. Пантюлин приходит к выводу, что самая разумная граница — гидрографическая, так как, с одной стороны, влияние Воронки и Горла на Баренцево море незначительно, а на Белое море — очень велико. С

¹ Фронтальная зона на траверзе р. Шойны на поверхности хорошо заметна даже визуально по резкому изменению цвета воды (*наблюдения автора, 1994*).

другой стороны, именно эта граница определяет количество входящей в Белое море энергии приливов, «Ну, а приливы для Белого моря — это все!» (Пантюлин, 2012а, стр. 375).

В приведенных сведениях содержатся некоторые неточности, поэтому разберем все эти положения по названным выше пунктам.

1. Географическая граница по линии мысов Святой Нос — Канин Нос, действительно, проведена М. Ф. Рейнике в духе гидрографических традиций.

2. В работе А. Н. Пантюлина (1990) никакие границы не обсуждаются. Речь там идет в основном об изменчивости структуры беломорских вод. Впрочем, на рис. 1 этой статьи в Воронке показана градиентная зона, вскользь упоминаемая и в тексте, по линии устья р. Поноя — мыс Канин Нос. Это, действительно, совершенно новая линия, никем ни до, ни после него не проводившаяся, но при этом никаким фактическим материалом в его труде и не обоснованная.

Моя работа 2004 г., упомянутая на рис. 5.1.35 (Пантюлин, 2012а), в списке цитируемой литературы не значится. Надо полагать, что имеется в виду автореферат моей докторской диссертации, так как других трудов, написанных без соавторов, за этот год у меня нет. Указание на то, что в этой работе граница проведена на основе фаунистического материала, неверно: в моем распоряжении нет соответствующих данных, следовательно, и использовать их я не мог. Граница, обсуждающаяся в автореферате, проведена нами с В. В. Федяковым (Наумов, Федяков, 1991а). Она обосновывается исключительно сведениями по гидрологическим и гидродинамическим особенностям Северной части Белого моря и проходит по S-образной линии, соединяющей устье р. Поноя с устьем р. Шойны. Сам А. Н. Пантюлин (Pantyulin, 2003; Пантюлин 2012а) тоже отмечает соленостный фронт в этой области.

3, 4. Эти границы, приводимые А. Н. Пантюлиным в статье 2012а г. в списке границ Белого моря, вызывают удивление. Действительно, странно видеть, что такой тщательный и аккуратный во всем исследователь, как В. В. Тимонов, мог привести в одной работе (1950) две различные океанографические границы Белого моря, разделенные расстоянием более чем в 80 км. На самом деле, он этого и не делал: граница у него проведена по северному рубежу Горла, а в его самой узкой части он просто измерял расход питающего и стокового течений (Тимонов, 1950).

5. И К. М. Дерюгин (1928), и А. Н. Пантюлин (Pantyulin, 2003), действительно, отмечают в области мысов Никодимский — Зимнегорский гидрологическую границу. Справедливости ради добавлю, что ее отмечали очень многие исследователи (Тимонов, 1929; Пантюлин, 1990; Наумов, Федяков, 1991а; Кравец, Полупанов, 1991; Тушев, Мацебула, 1991; Елисов, 1996). Ее биологическое обоснование, обозначенное А. Н. Пантюлиным на рис. 5.1.35 (Пантюлин, 2012а) как Н. М. Перцова (2005), следует, видимо, понимать в виде «Перцова, Пантюлин, 2005». Это, конечно, серьезная граница, но не граница Белого моря как такового, так как севернее этой линии во всем Горле и в южной части Воронки уже присутствуют характерные беломорские воды. Структурный фронт на этом разрезе чрезвычайно детально описан В. В. Ти-

моновым (1929), а гидрологический механизм возникновения подобных явлений подробно разобран еще Ю. М. Шокальским (1917).

Остается обсудить взгляды А. Н. Пантюлина (2012а) на естественность географической границы М. Ф. Рейнике. Да, нет никаких сомнений в том, что входящая по линии мысов Святой Нос — Канин Нос приливная энергия составляет для Белого моря 100%, однако по его же данным уже ко входу в Горло от энергии приливов остается всего 20% (Пантюлин, 2012а). Конечно, приливы — это для Белого моря все, но 80% их энергии рассеивается в Воронке и Мезенском заливе, а в пределах Горла — еще 14%. На долю же внутренних участков остается мизер — менее 6% (Пантюлин, 2012а, рис. 5.1.4). Таким образом, и с энергетической точки зрения границу Белого моря следует искать все-таки в пределах Воронки.

На основании всех этих соображений участок акватории, заключенный между S-образной линией, соединяющей устья рек Поноя и Шойны, и структурным фронтом в южной части Горла, А. Д. Наумов (2006) называет *Северной частью Белого моря*, не разделяя его, вслед за Ю. М. Шокальским (1917) на Горло, Мезенский залив и южную часть Воронки. В самом деле, граница между ними размыта, а сами они отличаются лишь в гидродинамическом отношении: в Воронке и Мезенском заливе преобладают ламинарные квазистационарные потоки, а в Горле — турбулентные. В то же время названная особенность Горла приводит к тому, что именно в нем окончательно формируются собственно беломорские воды (см. ниже, глава 6), поэтому в настоящей книге Северная часть Белого моря будет рассматриваться как единое целое в отношении ее донного и пелагического населения, но при рассмотрении гидродинамических процессов Горло и Мезенский залив будут в ней выделяться. При этом изменится и северная граница Мезенского залива — она продвинется к северу вплоть до устья р. Шойны. Что же касается Воронки, то за ее южную границу мы примем линию, разделяющую Белое и Баренцево моря в гидрологическом отношении (Наумов, Федяков, 1991а). Таким образом, с океанологической точки зрения она оказывается полностью в пределах Баренцева моря и будет исключена из рассмотрения.

Итак, в данной работе *под Белым морем будет пониматься акватория, в которой формируются и присутствуют собственно беломорские воды, лежащая к югу и к юго-западу от S-образной линии, соединяющей устья рек Поноя и Шойны*. Севернее этой линии наблюдаются в основном баренцевоморские воды, и я буду рассматривать эту область, как гидрологически и гидродинамически принадлежащую Баренцеву морю.

Если следовать взглядам А. Н. Пантюлина (2012а), то нет смысла проводить границы внутри Белого моря. Смысл этот, однако, есть, так как морфометрические, гидрологические, гидродинамические, эдафические и биологические различия между отдельными его частями весьма значительны. Естественные границы отдельных акваторий в пределах внутренней части Белого моря, приводимые ниже, тоже заметно отличаются от принятых в «Лоции» гидрографических канонов.

С самого начала необходимо отметить, что термин *Бассейн*, предложенный еще М. Ф. Рейнике для обозначения пространства между тремя внутренними заливами, крайне неудачен в качестве географического названия из-за того, что это слово легко воспринимается как имя нарицательное, а не как имя собственное. В результате многие исследователи пишут его со строчной буквы, что приводит к распространению его значения на все море целиком.¹ Другие авторы, стараясь избежать недоразумения, вызванного многозначностью этого слова, говорят о *бассейне Белого моря*. Такое употребление термина приводит к еще большей путанице, так как данная словесная формула обозначает площадь водосбора рек, впадающих в Белое море. Поэтому всю область Бассейна с примыкающими к ней глубоководными частями Кандалакшского и Двинского заливов мы будем называть *Открытой частью Белого моря*, а ее глубоководные области — *Центральным*, или *Кандалакшским желобом*.

На северо-западе по линии, проходящей несколько севернее архипелага Средние луды, Кандалакшский желоб оканчивается резким перепадом глубин (с 200 до 50 м). Далее к северо-западу простирается относительно мелководная область с весьма изрезанной береговой линией и изобилующая островами. Ее своеобразие настолько велико, что местные жители употребляют для нее самостоятельное географическое название — *Кандалуха*. Еще М. М. Адров (1970) отмечал, что гидрологические особенности этого района отличаются от условий в Кандалакшской впадине (по нашей терминологии — в Центральном желобе), хотя и зависят от них. Н. Л. Семенова (1983), отмечая геоморфологические и фаунистические особенности Кандалухи, вполне справедливо утверждает, что только ее и следует считать самостоятельным заливом. Это мнение разделяет и А. Д. Наумов (2006). В настоящей работе я принимаю и взгляды Н. Л. Семеновой, и местный топоним.

В. В. Елисов (1996) упоминает о наличии в Двинском заливе приливного фронта. Хотя юго-восточная часть Центрального желоба и не имеет резких перепадов глубин, однако по дугообразной линии, соединяющей Унскую губу с южной границей Горла, проходит соленостный (Pantyulin, 2003, Филатов и др., 2007) и температурный (Барышев и др., 2007) фронты.² Эта линия в общих чертах соответствует изобатам 60–70 м и границе между мелководной бентосной фауной кутовой части Двинского залива и глубоководной фауной Центрального желоба (Наумов, Федяков, 1991б). Таким образом, границу в этой области следует признать естественной, а область, лежащую от нее к югу, — относительно самостоятельной акваторией. Для ее обозначения мы

¹ Надо отметить, что и два других названия, предложенных М. Ф. Рейнике (*Воронка* и *Горло*), тоже неудачны по тем же причинам. Многие авторы и эти топонимы пишут со строчной буквы перед словосочетанием *Белого моря*, что создает у читателя ложное впечатление, будто воронки и горла — если и не обязательные, то, по крайней мере, весьма частые атрибуты самых разных морей.

² А. Н. Пантюлин (2012а) в своей работе на рис. 5.1.5 без каких-либо гидрологических объяснений показывает соленостный фронт в Двинском заливе по линии д. Лопшеньга–м. Вепревский, не отмечаемый другими исследователями.

примем местное название — *Двинская губа*. Это, с одной стороны, даст возможность не путать ее с *Двинским заливом* в понимании «Лоции Белого моря» (1983), а с другой — снизит ранг ее самостоятельности, так как термином *залив* обычно обозначают относительно крупные и достаточно своеобразные водоемы, в то время как под *губой* чаще понимают небольшую акваторию, в вершину которой впадает река или ручей. Исходя из этих соображений, я придаю ранг губы также и *Кандалухе*. В свете этих взглядов, в отличие от классических представлений, внутренняя часть Белого моря обладает всего одним заливом — *Онежским*.

Такой подход с точки зрения океанографических, геоморфологических и гидробиологических особенностей Белого моря вполне оправдан. Действительно, если бы Онежского залива не было, никому бы и в голову не пришло выделять *Кандалакшский* и *Двинский*, настолько однородны условия Центрального желоба. В то же время сам Онежский залив резко отличается от всего остального Белого моря. Между тем географическая граница Онежского залива, проводимая «Лоцией» (1983), тоже не соответствует океанографической, хотя бы уже по одному тому, что она пересекает *Соловецкий архипелаг*. Логичнее провести естественную границу этой акватории по линии приливного и структурного фронтов, описанных в ряде работ (Елисов, 1996; Pantyulin, 2003; Пантюлин, 2012a; Барышев и др., 2007). При этом нужно помнить, что этот фронт располагается в области свала глубин, что хорошо заметно на схеме рельефа земной коры в районе Белого моря.

Онежский залив не вполне однороден. Как показано А. Д. Наумовым (2006), его северная часть заметно отличается от южной, по крайней мере по фауне двустворчатых моллюсков. Если это наблюдение подтвердится на материале других групп и будет подкреплено океанологическими особенностями, то область, примыкающую к устью р. Онеги, можно будет обозначить названием *Онежская губа*. Высказанная гипотеза тем более вероятна, что в юго-восточной части Онежского залива хорошо выражена зона шлейфа стока р. Онеги (Елисов, 1996), несомненно, ограниченная фронтальной областью, что подтверждается данными и других авторов (Барышев и др., 2007; Филатов и др., 2007).

Итак, принятая в этой работе граница Белого моря и его членение на отдельные части заметно отличаются от общепринятых, однако они основываются на особенностях гидрологии, гидродинамики, геоморфологии и распространения живых организмов (см. ниже) этого водоема, а потому и более удобны для его описания. Районирование Белого моря, используемое в этой книге, приведено на рис. 2.



Рис. 2. Границы Белого моря и его районирование, принятые в данной работе.

Глава 2. Общая физико-географическая характеристика Белого моря

Основные геоморфологические черты

Белое море, одно из самых небольших в мире, принадлежит к типу *внутренних*, или *средиземных*. Оно во многом напоминает такие водоемы, как моря Черное, Средиземное, Балтийское и Красное или же Гудзонов, а также Мексиканский и Персидский заливы. По терминологии Г. С. Гурвича (1934) внутренние водоемы, глубина которых превышает глубину пролива, связывающего их с примыкающей акваторией, называются *ковшовыми*. Если же ширина такого водоема существенно превышает ширину пролива, — то *лагунными*. В свете этих определений Белое море можно назвать *ковшовой лагуной*.

Широко распространено мнение, что Белое море — шельфовое (Лукин, 1991; Кошечкин, 1995). Таким оно и названо в Большой Советской энциклопедии (Арсеньева, 1970). Этот автор указывает, что Белое море занимает окраинно-материковую депрессию, причем Кандалакшская впадина имеет, на ее взгляд, сбросовое происхождение. По сути дела это же мнение, не высказанное, правда, напрямую, поддерживается и Большая Российская энциклопедия (Деев, 2005б). В этой статье говорится, что Белое море расположено на окраине Балтийского щита Восточно-европейской платформы, т. е. на шельфе.

Существует также точка зрения, что Белое море — залив Баренцева, а не самостоятельный водоем (см., например А. В., 1891; Валло, 1948). Это мнение надо сразу же отклонить. Как будет показано ниже, оно хорошо обособлено геоморфологически,¹ обладает уникальным, свойственным только ему гидрологическим режимом, особыми, характерными лишь для него водами, своими, лишь ему присущими фауной и флорой, сформировавшимися самостоятельно в определенное время, отличное от времени формирования фаун и флор других водоемов, своей собственной уникальной геологической историей. Все это заставляет считать его самостоятельным и хорошо обособленным морским водоемом. То обстоятельство, что оно соединено с Баренцевым морем проливом, через который сообщается с Мировым океаном, еще не дает основания отказывать ему в самостоятельности. Черное море — тоже не залив Средиземного, и никто его таковым совершенно справедливо и не считает.

¹ В примечании № 68 к процитированной выше книге К. Валло Н. Н. Зубов пишет: «Основным отличием моря от залива, по Зубову, является наличие более или менее мелководного порога, отделяющего море от прилегающих бассейнов. В этом смысле Баренцево (*орфография сороковых годов XX столетия*; АН) море является заливом Норвежского моря, а Белое море — типичным морем».

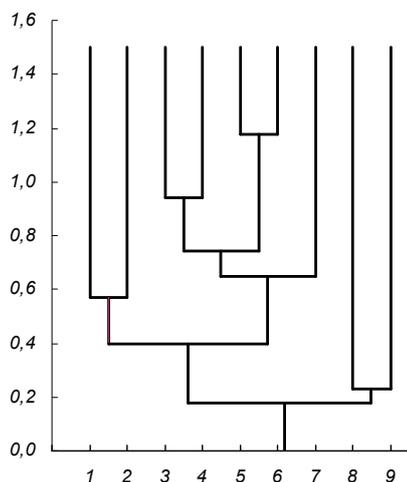


Рис. 3. Кладограмма сходства ковшовых и лагунных водоемов.

По оси абсцисс — водоемы: 1 – Белое море, 2 – Черное море, 3 – Средиземное море, 4 – Персидский залив, 5 – Мексиканский залив, 6: Мраморное море, 7 – Красное море, 8 –Балтийское море, 9 – Гудзонов залив; по оси ординат — нормированное евклидово расстояние.

Хорошо видно (рис. 3), что рассматриваемые водоемы четко делятся на три группы. В первую входят типично шельфовые водоемы — Балтика и Гудзонов залив, имеющие между собой весьма низкое сходство. Вторая группа объединяет моря океанического происхождения, — Средиземное, Мраморное и Красное моря, а также Персидский и Мексиканский заливы. Входящие в нее моря Мраморное и Средиземное — океанические реликты, сохранившиеся после закрытия мезозойского океана Тетис. Они сохраняют его шельф и имеют оставшиеся с мезозоя абиссальные глубины. Красное море представляет собой нарождающийся молодой океан. Оно раскрылось уже настолько, что имеет и свой шельф, и свою абиссаль. Его сходство с остальными водоемами этой группы легко объяснимо, поскольку Персидский и Мексиканский заливы представляют собой фрагменты Индийского и Атлантического океанов.

Белое и Черное моря, имея невысокий уровень сходства с другими водоемами и между собой, все же тяготеют к океаническим морям. Таким образом, глубоководная депрессия Белого моря достаточно нехарактерна для морей шельфового происхождения.

В связи с этим интересно сравнить Белое море с другими ковшовыми и лагунными водоемами. Для этой цели автором было рассчитано попарное сходство названных выше морских водоемов с использованием следующих морфометрических параметров: средняя и максимальная глубина, минимальная глубина порога, отделяющего их от прилежащих акваторий в метрах, их объем в кубических километрах и площадь зеркала воды в квадратных километрах, а также некоторые другие показатели, такие как соотношение средней и максимальной глубины, глубины порога на входе, средней и максимальной глубины, площади и объема. В качестве меры сходства было использовано нормированное максимальными значениями для каждого признака евклидово расстояние по логарифмированным исходным данным.

Более подробно этот вопрос будет обсуждаться в следующем разделе; здесь же уместно сказать, что, судя по полученным результатам, Белое море — водоем не шельфовый, и его глубоководную часть, которую вслед за А. П. Андрияшевым (1974) обычно называют *псевдобатталью*, возможно следует считать *батталью* настоящей.

Место Белого моря в системе окраинных водоемов Северного Ледовитого океана

Белое море входит в число евразийских окраинных морей Северного Ледовитого океана наряду с Баренцевым, Карским, Лаптевых, Восточно-Сибирским и Чукотским, однако, в отличие от них, оно почти целиком расположено южнее Северного полярного круга.

Сравним термогалинные характеристики этих водоемов (табл. 1). Поскольку зимой различия между арктическими морями и между их поверхностными и глубинными водами, особенно температурные, в значительной степени нивелируются, рассмотрим летние данные. В связи с тем, что в Белом море средние глубины невелики, для сравнимости данных по остальным морям с беломорскими ограничимся 100-километровой полосой, расположенной вдоль материка, освобождающейся ото льда в летние месяцы. Следует помнить, что нас интересует Белое море, поэтому перед автором не стояла задача подробно рассмотреть гидрологические особенности всех полярных евразийских морей, и приведенные в табл. 1 данные надо считать ориентировочными.

Видно, что по термогалинным характеристикам Белое море заметно отличается от Баренцева и обладает хорошо выраженным сходством с остальными морями. Это выражается, в первую очередь, в несколько сниженной солености поверхностных вод и, во вторую, — в крайне низких температурах практически во всем остальном столбе воды. Кроме того, Баренцево море почти гомогалинно по всей глубине, в то время как в остальных морях наблюдается ярче или слабее выраженная летняя соленостная стратификация. Соленость глубинных беломорских вод несколько снижена по сравнению со всеми остальными полярными морями. Это снижение составляет в среднем почти 4‰. Для большинства арктических бентосных организмов это обстоятельство не столь существенно. Итак, мы можем считать Белое море вполне арктическим водоемом.

Поскольку соленость беломорской воды несколько снижена по сравнению с другими арктическими морями, то встает вопрос: а не является ли оно солонатоводным водоемом?

Таблица 1

**Летние термогалинные характеристики
окраинных полярных морей**

Море	Поверхность		Основная толща вод	
	S‰	T°C	S‰	T°C
Баренцево	32.0	7.0	33.0	3.0
Белое	24.7	10.2	29.2	-1.2
Карское	27.1	4.7	34.3	-1.5
Братьев Лаптевых	20.7	5.8	32.6	-1.4
Восточно-Сибирское	19.6	1.4	31.7	-1.5
Чукотское (западная часть)	29.1	5.0	33.2	-1.6

Примечание. Усреднено из различных источников («Ежемесячник»; Ушаков, 1952; Зенкевич, 1963; Уралов, Леонтьев, 1970; Никифоров, Шпайхер, 1973а, б, 1978; Бабков, 1994; Наумов, Федяков 1994; Деев, 2005а, б; Чернякова, 2006).

Одна из наиболее ранних попыток разделить истинно морские и солоноватые воды с помощью объективного критерия была предпринята Н. М. Книповичем (1929, 1932, 1933, 1938). Еще Ю. М. Шокальский (1917) указывая, что зависимости снижения точки замерзания морской воды и снижения температуры, при которой она достигает максимальной плотности, от солености описываются двумя различными линейными уравнениями, отмечал такую соленость, при которой эти температуры совпадают. По данным, имевшимся в распоряжении науки в начале XX столетия, при солености, равной 24.695‰, искомая температура составляет -1.332°C . Если воспользоваться более современными данными (Попов и др., 1979 по работам различных исследователей; см. библиографию в этой работе), то на основе их линейной аппроксимации получаются несколько другие, хотя и близкие цифры: -1.283°C и 23.623‰. По этой точке (ее принято называть *точкой Книповича*) Н. М. Книпович разделяет морские и солоноватые воды.

Точка Книповича, безусловно, представляет собой важную границу физических свойств морской воды, но к вопросу о солоноватых водах отношения она не имеет. Она разделяет особенности процессов температурной конвекции, которая в любом случае идет до выравнивания плотности по вертикали. В случае гомогалинного водоема при солености ниже этой границы конвекция останавливается при температуре выше точки замерзания, в противном же случае — при достижении водой минимально возможной температуры. Это обстоятельство поддерживает термический режим арктических морей, температура основной толщи которых круглый год близка к точке замерзания. Прогрев глубинных слоев воды в этих водоемах возможен только в результате адвективных процессов. Помимо этого, точка Книповича разделяет и способы образования льда. Поскольку при солености ниже нее остывание воды сопровождается падением ее плотности, сплошной лед образуется на самой поверхности. В случае же солености выше точки Книповича охлажде-

ние воды приводит к росту ее плотности, в результате чего рыхлый, пропитанный рассолом лед (*сало*) образуется в толще поверхностного слоя. В сплошной покров он смерзается несколько позже (подробнее см. Шокальский, 1917). Соленость Белого моря (в среднем по всем глубинам и сезонам она равна 29.74‰; см. ниже) выше точки Книповича.

Вообще же говоря, для целей гидрологии разделение водоемов на морские и солоноватые не имеет большого смысла, поскольку характеристика вод однозначно задается значением солености. Однако подобная классификация удобна в гидробиологическом отношении, возникла под влиянием задач гидробиологии и строится на основе распределения живых организмов. При этом границы между различными типами вод не могут быть определены с точностью до третьего десятичного знака, как в случае с точкой Книповича, и задаются более или менее узкими диапазонами. Это — единственно правильный подход к подобной классификации, поэтому сарказм Н. М. Книповича (1938, стр. 48) по поводу А. Ремане и других исследователей, строящих ее по биологическим принципам, совершенно беспочвенен. Близкие мысли по этому поводу высказывает и С. А. Зернов (1934). В цитирующей выше работе этот исследователь¹ предлагает считать морскими (*полигалинными*) такие водоемы, в которых соленость колеблется в границах от 32 до 38‰. Соленостью, при которой еще обитают истинно морские организмы, он считает 16‰. Близкие взгляды высказывают и другие исследователи (Remane, 1934, 1940; Caspers, 1958), полагающие эту границу равной 16.5‰. Так сложились представления о солоноватых водах, которые подразделялись на морские опресненные (16–32‰) и пресные осолоненные (ниже 16‰). По этой классификации Белое море принадлежит к истинно морским, но слегка опресненным водоемам. Пресные (*олигогалинные*) воды по классификации С. А. Зернова имеют соленость от 0.01 до 0.3‰. Таким образом получается, что пресные осолоненные воды заключены в границах от 0.3 до 16‰. Этот формальный подход не учитывал принципиальных различий в солевом составе морских и пресных вод. Как было показано В. В. Хлебовичем (1974), граница между ними, обусловленная как свойствами самой воды, так и основанными на них различными физиологическими механизмами осморегуляции пресноводных и морских организмов, приходится на диапазон от 5 до 8‰, названный указанным автором *критической соленостью*.

В настоящее время чаще всего используют гидробиологическую классификацию морских водоемов по солености, рекомендованную Международным симпозиумом по классификации солоноватых вод, состоявшимся в Венеции в 1958 г. По этой классификации воды с соленостью выше 40‰ обозначаются как *гипергалинные*, с соленостью от 30 до 40‰ — как *эугалинные*, с соленостью от 18 до 30‰ — как *полигалинные*, с соленостью от 5 до 18‰ — как *мезогалинные*, с соленостью от 0.5 до 5‰ — как *олигогалинные*, и, нако-

¹ Классификация, предложенная С. А. Зерновым, восходит к работам Г. Редке (Redeke, 1933) и И. Вэликангаса (Välikangas, 1933).

нец, с соленостью ниже 0.5‰ — как *лимнетические*, т. е. *пресные* (Хлебович, 1974). Основным недостатком этой классификации можно считать то обстоятельство, что она оперирует точными границами, а не граничными диапазонами.

По этой классификации Белое море однозначно принадлежит к типично морским, причем практически полносоленым (эугалинным) водоемам. В кутах его заливов и губ на поверхности есть, несомненно, опресненные участки, но и они чаще всего солонее границы Зернова–Ремане, хотя могут иногда доходить и до границы Хлебовича. Ясно, впрочем, что характеристики подобных участков не могут быть распространены на все море как таковое.

Итак, то обстоятельство, что Белое море представляет собой почти полносоленый морской водоем, достаточно характерный для высокоарктических окраинных морей Северного Ледовитого океана, не вызывает сомнений. Тем не менее А. Н. Пантюлин, говоря об особенностях гидрологического режима Белого моря, называет последнее *эстуарием*, причем дает этому понятию следующие определения: «Для условий Белого моря принимается наиболее общее понимание эстуария, основа которого заключается во *взаимодействии разнородных водных масс в некоторых топографических условиях и под влиянием внешних источников энергии*» (Пантюлин, 2002; *курсив мой, АН*). «Эстуарное направление океанографии существует уже более 50 лет. За это время было предложено более 40 определений эстуария, так что концепция эстуария весьма расширилась путем включения в определение северо-западной части Тихого океана, Балтийского моря и Великих озер. Классический эстуарий — главным образом вдающийся в берег полузамкнутый водоем определенной формы, в котором наблюдаются как речные, так и морские воды. В данной работе мы используем инверсию этого представления. Это значит, что эстуарий определяется как *процесс взаимодействия между водными массами, обладающими различными свойствами, в определенных топографических условиях с участием внешней энергии*. Этот подход к тому же освобождает от включения отдельных или всех ограничений, если какой-либо компонент (например, одна из водных масс, эстуарная геоморфологическая структура или приливы) отсутствует» (Pantulyin, 2003; *перевод и курсив мои, АН*). Пояснения приводятся в другой работе (Пантюлин, 2012a). Автор рассматривает три уровня схематизации водоемов для решения различных океанологических задач: открытое море без каких-либо твердых границ, мелководное, но пространное море, имеющее только дно, и относительно небольшой водоем, обладающий берегами. Замечу, что для всего этого в литературе употребляются всем понятные и давно устоявшиеся термины. Свою мысль автор подкрепляет дефиницией Г. Стоммела: «Эстуарий представляет собой крупномасштабный пример плотностной циркуляции, порождаемой перемешиванием» (Stommel, 1953), которая имеет слабое отношение к описанному пояснению.

Так или иначе, согласиться с такой трактовкой данного понятия невозможно. Слово *эстуарий* (оно восходит к латинскому *aestus*, среди значений

которого есть — *прилив и волнение*) употребляется еще в трудах Гая Юлия Цезаря за полвека до начала новой эры. Судя по памятникам древнеримской литературы и по современному употреблению, смысл его не менялся на протяжении более чем двух тысяч лет. Вот значение слова *эстуарий* в различных языках:

Латинский (*базовый язык, из которого взят термин*):

AESTUARIUM — 1) низина, затопляемая водой во время прилива, лиман; затопляемое устье реки; лагуна, заболоченное место; пойма. 2) бухта, залив (Дворецкий, 1986).

Английский (*современный международный язык науки*):

ESTUARY — эстуарий, широкое устье реки, доступное для приливов (Мюллер, 1961).

Русский (*отечественный научный язык*):

Эстуарий — воронкообразно расширенное устье реки в виде морского залива, образующееся в условиях воздействия приливно-отливных течений, затрудняющих отложение наносов (Чеботарев, 1964).

Эстуарий (от лат. *aestuarium* — затопляемое устье реки) — одноруканное, воронкообразное устье реки, расширяющееся в сторону моря.

Образуется, когда приносимые потоком наносы удаляются мор. течениями или приливными движениями и прилегающая часть моря имеет большие глубины; в таких случаях даже при большом выносе наносов отложения их на устьевом участке не происходит (Большая советская энциклопедия, 1978).

Эстуарий — широкое устье реки, впадающей в озеро, море или океан в местах, где прилегающая часть моря (озера, океана) имеет большие глубины, а приносимые рекой наносы постоянно удаляются морскими течениями (Реймерс, Яблоков, 1982).

Итак, «классический эстуарий» — это отнюдь не полузамкнутый, а наоборот, широко открытый водоем, характеризующийся интенсивным водообменом, препятствующим накоплению осадков. Ни в одном его определении ничего не говорится о морских и речных водах, что и понятно, так как эстуарием может обладать река, впадающая в озеро. Короче говоря, эстуарий — это не гидрологическое, а геоморфологическое понятие, противоположное *дельте*, устью реки, в котором наносы накапливаются.

Придавать слову *эстуарий* какое-либо другое значение абсолютно бесполезно: оно никогда не будет принято ни одним человеком, и любой читатель, кроме узкого круга океанологов, всегда будет понимать его только как *устье реки*. Белое же море — не речное устье; оно — вполне типичный морской водоем, как это было недвусмысленно показано выше. Кроме того, определение А. Н. Пантюлина, с одной стороны, подменяет структуру («устье реки») функцией («процесс взаимодействия»), а с другой — посредством исключения «отдельных или всех ограничений» делает термин *эстуарий* синонимом терминов *водоем* и *гидросфера* одновременно, чем и лишает его практического смысла. То же обстоятельство, что вложение в устоявшийся термин принципиального нового значения не может привести ни к чему, кроме терминологической путаницы, настолько очевидно, что даже не требует обсуждения. Остается лишь пожалеть, что здравая и интересная идея работ А. Н. Пантюлина (2002, 2012а) в значительной мере теряет свою ценность из-

за использования крайне неудачной терминологии, вместо которой вполне можно использовать общепринятые термины.

Грунты

Хотя поверхностный слой осадочной толщи изучался в Белом море многими исследователями (Горшкова, 1931, 1957; Авилов, 1956; Невеский и др., 1977; Колесников, 1991; Shcherbakov, 1996 и др.), грунты этого водоема изучены еще крайне недостаточно. Наиболее подробно они описаны в ставшей уже классической монографии Е. Н. Невеского, В. С. Медведева и В. В. Калининко (1977). Последующие исследования беломорских грунтов добавили к этому труду относительно немного.

Грунты Белого моря сформированы в основном четвертичными осадками терригенного и морского происхождения, в первую очередь голоценовыми, перекрывающими моренные образования плейстоценового оледенения и ледниково-морские отложения позднего плейстоцена (Кошечкин, 1995). В отдельных местах на дневную поверхность выходят породы кристаллического фундамента архейского возраста. Это наблюдается в основном вдоль Канда-лакшского и Карельского берегов. Изредка можно встретить обнажения пород протерозоя (на Терском берегу) и венда (Лямецкий, Летний и Зимний берега) (Журавлев и др., 2007). Породы венда содержат значительное количество отпечатков организмов этого периода (Федонкин, 1983, 1987). В песчано-гравийных грунтах Мезенского залива содержится значительное количество останков морских лилий, двустворчатых моллюсков и коралловых полипов палеозойского возраста (*наблюдения автора*).

На большей части площади Центральной котловины, на глубинах, превышающих 100-метровую изобату, распространены алевропелитовые морские осадки голоценового возраста пепельно-серого цвета, мощностью около 10 см (Невеский и др., 1977; Кошечкин, 1995).¹ На их поверхности лежит тонкий слой рыхлого детрита темно-коричневого цвета (так называемый *наил*). Мощность его, как правило, не превышает 1 см. Под слоем голоценовых осадков залегают плейстоценовые глины ледниково-морского происхождения. Граница между этими двумя слоями выражена нечетко (Кошечкин, 1995).

В более мелководных районах в грунтах постепенно увеличивается доля грубообломочного материала, особенно в местах с высокой придонной гидродинамической активностью. В Мезенском заливе, Горле, южной части Онежского залива (за исключением кутовой ее части), в районе Соловков и вблизи Поньгомы доля песков достигает 70% (Невеский и др., 1977). В целом можно отметить, что пелиты тяготеют к наиболее глубоким местам, пески и гра-

¹ Строго говоря, мощность голоценовых морских осадков в Белом море в разных местах отличается довольно существенно. В Двинском заливе она прогрессивно снижается от дельты Северной Двины в северо-западном направлении (Невеский и др., 1977; рис. 66 этой работы). Не исключено, что это явление объясняется выносом рекой терригенного материала.

вий — к мелководью, а алевриты занимают промежуточные глубины, кольцом окружая депрессию Центрального желоба. При этом, вообще говоря, они менее характерны для Белого моря, чем пелиты и пески (Невесский и др., 1977; Колесников, 1991; Shcherbakov, 1996).

Грунты литорали изучены весьма слабо. Они представлены скальными выходами и валунными россыпями (Кандалакшский, Карельский, Терский, частично Зимний берега), галечными пляжами (Конушинский и частично Зимний берега), гравийно-песчаными пляжами (часть Терского берега, Онежский и частично Конушинский берега, а также отдельные места в других участках моря) и илистыми осушками с преобладанием сильно оводненных алевритов в кутах небольших губ практически вдоль всего беломорского побережья. Этот последний тип чрезвычайно топкого литорального грунта носит местное название *няша*.

С ростом в грунтах доли алевро-пелитовых фракций степень гидратации грунта практически линейно возрастает от 20% содержания воды по весу при 15% этих частиц в составе донных осадков до 80% при достижении ими 90% (данные автора).

Приливо-отливные явления

Приливы в Белом море изучены достаточно подробно, так как их знание и предвычисление исключительно важны в практическом отношении для целей навигации. С точки зрения гидробиологии информация о приливо-отливных движениях важна в двух случаях: при изучении литоральных сообществ и во время работ в sublиторали с борта судна для приведения инструментально измеренной глубины моря к теоретическому нулю глубин.¹ Традиционно для исследования приливо-отливных явлений использовались данные натуральных наблюдений. В последнее время широко используется численное моделирование (Симонов и др., 1991; Кравец и др., 1991).

¹ *Теоретический нуль глубин* представляет собой изогипсу, от которой исчисляется глубина моря. В отечественной специальной литературе для приливных морей в качестве нуля глубин принят наинизший уровень стояния воды в отлив, выведенный путем уровневых наблюдений. На морских картах за нуль глубин принимают либо балтийскую систему высот (приведение к нулю кронштадтского футштока), либо наинизшее стояние воды в отлив, возможное по астрономическим причинам. При работе с навигационными картами это следует учитывать. В ряде других стран за нуль глубин принимается или среднее стояние во время сизигийных отливов, или среднее стояние во время всех отливов. Все эти величины (кроме нуля кронштадтского футштока) очень близки между собой, и для целей гидробиологии различия между ними не существенны. В настоящей работе за нуль глубин принят такой, который выведен из уровневых наблюдений.

Следует иметь в виду, что при использовании понятия *нуль глубин* глубины sublиторали положительны, а литорали — отрицательны. Такой подход к обозначению уровней литорали многим исследователям представляется неадекватным, и некоторые мои коллеги предлагали мне использовать для этой цели высоту над уровнем моря. (Подробнее о таком подходе говорится в главе 10).

В открытом океане наблюдаются правильные полусуточные приливы, которые характеризуются тем, что уровень моря с течением времени изменяется по почти правильной синусоиде.¹ В краевых и полузамкнутых морях характер приливной волны, входящей в водоем из открытого океана, усложняется целым рядом дополнительных явлений, таких как собственный прилив, сейшевые изменения уровня, влияние конфигурации береговой линии, наличие узкостей и пр. Все это порождает дополнительные волны, в той или иной мере искажающие характер океанической приливной волны. Это искажение выражается либо в суточных неравенствах (в Белом море выражены слабо), приводящих к снижению одной из приливных волн вплоть до возникновения суточных приливов, либо в неравенстве времени роста и падения полусуточного прилива. В случае заметных отклонений от этого равенства приливы называют *мелководными*.

Каковы же приливы Белого моря? На этот счет в литературе нет единого мнения. По утверждению Ю. М. Шокальского (1917) и «Лоции Белого моря» (1983) в этом водоеме наблюдаются правильные полусуточные приливы. Есть и противоположное мнение: приливы во всем Белом море бывают только мелководными полусуточными (Кравец и др., 1991). Другие авторы высказывают взгляды, промежуточные между этими двумя крайними: в Горле и вдоль Терского берега приливы имеют правильный полусуточный характер, в остальных частях моря они — мелководные полусуточные (Berger, Naumov, 2001). В этой дискуссии, скорее всего, прав А. Г. Кравец с соавторами: прилив всюду мелководный, но асимметрия приливной волны в разных районах выражена либо сильнее, либо слабее.

Основная причина полусуточного изменения уровня Белого моря заключается в том, что в него из Баренцева моря через Воронку и Горло входит приливная волна, индуцирующая наблюдаемые в этом водоеме приливные движения. Собственный прилив в Белом море не превышает 3 см (Кравец и др., 1991), сейшевые изменения уровня также крайне незначительны.

В ряде мест замедление роста или падения прилива приводит к сильным задержкам этих процессов и даже к довольно продолжительному стоянию на уровне, промежуточном между полной и малой водами. В основном подобные явления наблюдаются в Кандалухе, где время роста прилива заметно меньше времени его падения, и в Двинской губе, где это соотношение обратное (Кравец и др., 1991). Описанные задержки иногда могут усиливаться до такой степени, что во время роста прилива возникает дополнительное падение уровня воды, а во время отлива — его возвышение. Такое явление (оно получило местное название *маниха*) описано для района м. Вепревского, где прилив по сути дела становится четвертьсуточным (Кравец и др., 1991).

¹ В любых водоемах приливная волна складывается из нескольких составляющих (лунной, солнечной, сейшевой, собственного прилива), однако для целей гидробиологии это обстоятельство не имеет большого значения.

Высоты прилива, т. е. перепад уровней полных и малых вод, в разных частях Белого моря довольно существенно различаются. Наибольшая высота прилива характерна для Мезенского залива, где она может достигать 8–9 м. В районе м. Абрамовского сизигийный прилив достигает 7, а квадратурный — 4 м. Теоретически рассчитанный экстремальный уровень для этого района составляет около 10 м. По расходу приливной энергии этот залив почти не уступает заливу Фанди (Демиденко, 2012), однако уже в Горле высота прилива заметно меньше. В районе о. Сосновца сизигийный прилив не превышает 4, а квадратурный — 2.5 м. Во внутренних частях Белого моря приливы еще ниже. Так, на Карельском берегу в районе губы Чупы сизигийный прилив составляет около 1.75 м, а квадратурный — 1. К этим приливам близки таковые Терского берега вблизи Умбы, где в сизигию перепад высот стояния воды достигает 1.5 м, а в квадратуру — 1.25 м. Еще ниже приливы Онежского залива. В районе Соловков они не превышают 1.2 м, хотя в куту залива увеличиваются и могут достигать 3.2 м. В районе Кеми высота прилива такая же, как и вблизи губы Чупы. Наименьшие приливы отмечены в Двинской губе. В районе о. Мудьюгского они в сизигию не превышают 1 м, а в квадратуру — 0.5. В районе м. Зимнегорского, расположенного на границе Двинской губы и Горла, высота прилива всегда составляет около 0.5 м; при этом его средний уровень может смещаться в пределах около полуметра в зависимости от наступления сизигий и квадратур, а также, видимо, и от других причин (Кравец и др., 1991).

Приливные течения

Скорости беломорских приливных течений изучены хуже, чем приливы. На входе в Горло они достигают 5 узлов,¹ а в Соловецких салмах составляют около 1.5 узлов на приливе и 2 узлов на отливе. В Кандалухе же соответственно — 0.3 и 0.7 узла, а Двинской губе на обеих фазах — всего 0.5 узла. Слабее всего приливные течения в центральной части моря, где они не превышают 0.2 узла (Лоция Белого моря, 1983). Термином *течение* часто обозначают также квазипостоянный перенос, представляющий собой результирующую остаточной приливной циркуляции. Подробнее этот вопрос рассматривается ниже (глава 6).

Ветровое волнение

В полузамкнутом Белом море ветровое волнение играет меньшую роль, чем в морских водоемах, широко открытых в океан, но пренебрегать им, тем не менее, нельзя. Поскольку режим волнения представляет большой практический интерес, в основном для навигации и строительства, он изучался довольно подробно (Коробов, 1991). Для целей гидробиологии эти исследования, хотя и интересны, но недостаточны, так как морское население, в отличие от судов и гидротехнических сооружений, в основной своей массе под-

¹ Скорости морских течений по традиции измеряют так же, как и скорость судна — в *узлах*. Одному узлу отвечает скорость смещения точки на 1 морскую милю (1853 м) за 1 час.

вержено воздействию не поверхностных, а глубинных волн. Натурные наблюдения волновых колебаний беломорской воды на различных глубинах автору неизвестны, однако расчет такого волнения возможен.

Теория морского волнения сложна, и для некоторых ее положений нет надежного теоретического обоснования, однако имеется широкий набор приведенных ниже общеизвестных формул (часть из них — эмпирические), позволяющих вполне удовлетворительно рассчитывать различные параметры (Матушевский и др., 1979). Для целей гидробиологии этого достаточно.

Наиболее возвышающаяся часть волны называется *гребнем*, а ложбина между гребнями — *подошвой*. Разность уровней между подошвой и гребнем составляет *высоту волны*, равную ее двойной *амплитуде*. *Длина волны* — расстояние между двумя подошвами или между двумя гребнями.

Известны следующие зависимости между основными элементами морской волны:

$$h = 0.0091V_v^{1.333}L^{0.333} \quad (1)$$

$$\tau = 1.5h^{0.6}V_v^{0.2} \quad (2)$$

$$\lambda = 1.56\tau^2 \quad (3)$$

$$\alpha = \frac{h}{\lambda}, \quad (4)$$

где V_v — скорость ветра, м/с; L — длина разгона, км; h — средняя высота волны, м; τ — средний период, с; λ — средняя длина волны, м; α — крутизна волны, безразмерная величина.

Во многих расчетах используется важная в теории волнения величина k — *волновое число*, измеряемое для морских волн в м^{-1} и равное

$$k = \frac{2\pi}{\lambda} \quad (5)$$

Скорость перемещения гребня волны в пространстве называется *фазовой*. Она равна

$$C = \sqrt{\frac{g}{k}} \text{ или, что то же самое,}$$

$$C = \sqrt{\frac{g\lambda}{2\pi}} \text{ т. е. приблизительно } C = 1.25\sqrt{\lambda}, \quad (6)$$

где C — фазовая скорость, м/с; g — ускорение силы тяжести, $\text{м}/\text{с}^2$; π — отношение длины окружности к диаметру.

Форма волны может быть разной. Молодые поверхностные волны описываются циклоидой. Они коротки и имеют заостренный гребень. Чем старше волна, тем она становится более полой, заостренные гребни сглаживаются, и волна принимает трохoidalную форму. На Белом море, с его короткими расстояниями разгона, ветровая волна практически всегда остается молодой и циклоидальной, однако на глубине она описывается только трохoidalой.

Волны беломорской зыби имеют трохоидаальный вид. Вне зависимости от формы поверхностной волны частицы воды во всем столбе, за исключением придонного слоя, описывают круговые орбиты. В этом нет ничего удивительного: циклоида представляет собой частный случай трохойды.

Зависимость диаметра орбиты от глубины

$$d = he^{-2\pi\frac{z}{\lambda}}, \quad (7)$$

где d – диаметр орбитального движения, м; e – основание натуральных логарифмов; z – вертикальная координата: расстояние от среднего уровня поверхности моря до среднего уровня положения частицы воды, м.

Частицы воды, движущиеся по круговым орбитам, имеют вполне определенную скорость, называемую *орбитальной*. На глубокой воде она равна

$$\omega = \frac{\pi h}{\tau}, \quad (8)$$

где ω – орбитальная скорость, м/с.

На мелководье, т. е. на глубине, сравнимой с длиной волны, круговые орбиты вблизи дна превращаются в эллиптические. При этом трансформируются только горизонтальные оси орбит, а вертикальные не изменяются, продолжая подчиняться соотношению (7).

Формула (8) в этой ситуации уже не работает, и орбитальная скорость вычисляется как

$$\omega_t = \frac{\pi h}{\tau \operatorname{sh} kZ}, \quad (9)$$

где ω_t – орбитальная скорость на мелководье, м/с; Z – глубина моря, м.

На глубинах меньших длины волны, но больших ее высоты, горизонтальный диаметр орбит становится одинаковым по всей глубине, а орбитальная скорость равной

$$\omega_t = 0.5 \frac{h}{Z} \sqrt{gZ} \quad (10)$$

Чем ближе к берегу, тем больше изменяется характер движения частиц воды. В диапазоне между глубинами, равными половине длины волны и ее высоте, они движутся у дна уже не по эллиптическим орбитам, а взад-вперед, дважды за период меняя направление своего движения. Скорость их максимальна при прохождении среднего положения. Она равна

$$w = \pm \frac{h}{\sqrt{\frac{\lambda}{\pi g} \operatorname{sh} \frac{4\pi Z}{\lambda}}}, \quad (11)$$

где w – максимально возможная придонная скорость возвратно-поступательного движения частиц воды, м/с.

На глубине, равной высоте волны, уравниваются фазовая и орбитальная скорости, что приводит к разрушению волны. Начиная с этой изобаты, формируется зона прибоя. В прибойной зоне, если морское дно имеет небольшой

уклон, незадолго до этого момента высота волны несколько снижается, а над глубиной, равной приблизительно 0.06λ , восстанавливается, после чего растет вплоть до самого момента обрушения. Это происходит потому, что из-за трения о дно фазовая скорость волны и ее длина заметно снижаются, что приводит к заострению гребня. Такое возвышение волны на мелководье может быть весьма значительным и рассчитывается по формулам

$$h_t = h \sqrt{\frac{1}{2f \frac{C_t}{C}}}, \quad (12)$$

где h_t — высота, м; C_t — фазовая скорость волны у берега, м/с, а f — функция глубины и длины волны:

$$f = 0.5 \left[1 + \frac{4\pi \frac{Z}{\lambda}}{\sin\left(4\pi \frac{Z}{\lambda}\right)} \right]. \quad (13)$$

Сложность использования описанного метода состоит в том, что величина C_t , зависящая от уклона дна и подводных препятствий, не поддается простым расчетам и должна определяться на месте эмпирически.

Прибой играет очень важную роль в жизни литоральных организмов, в первую очередь потому, что насыщает прибрежные воды кислородом. Кроме того, взмучивая донные осадки, он в ряде случаев способствует снабжению пищей литоральных сестонофагов. В других обстоятельствах, перемывая и сортируя донные осадки, он препятствует поселению макробентосных организмов. Наконец, он оказывает на донное население литорали мощное энергетическое воздействие. С известным приближением его можно оценить.

Волновое поле несет в себе огромные запасы энергии, которая может быть разделена на кинетическую и потенциальную, однако для гидробиологических задач достаточно оценки общей. Энергия отдельной волны определяется соотношением

$$E = \frac{W\lambda h^2}{8}, \quad (14)$$

где E — полная энергия гребня волны, кг·м на 1 м протяженности гребня; W — вес 1 м^3 морской воды, кг. Для поверхностной беломорской воды эту величину можно принять в среднем равной приблизительно 1022 кг. Тогда

$$E = 127.75\lambda h^2. \quad (15)$$

Эту энергию полностью принимает на себя только плоское вертикальное препятствие, расположенное перпендикулярно направлению движения волны. При гидробиологических исследованиях на литорали бывает полезно знать энергетическое воздействие волнения на изучаемый биотоп, хотя бы и грубо оцененное. Поскольку осушная полоса в большинстве случаев бывает представлена более или менее пологим склоном, необходимо учитывать долю энергии, диссипируемой при обрушении волны, приходящуюся на интере-

сующий нас участок берега. С известным огрублением можно принять, что волна движется горизонтально и ударяется о грунт под углом, равным углу уклона литорали. Тогда проекция вектора силы удара на перпендикуляр, восстановленный к плоскости осушной полосы, и будет вектором приложенной к ней силы. Таким образом, поскольку энергия разлагается пропорционально разложению сил,

$$E_1 = \sin \gamma E, \quad (16)$$

где γ — угол наклона литорали; E_1 — энергетическое воздействие на донные осадки литорали, кг·м на 1 м протяженности береговой линии. Отсюда следует, что чем более полог берег, тем меньшему штормовому влиянию подвергаются литоральные организмы. Максимальное воздействие волна оказывает на население вертикальных скал.

Оценку влияния энергетического воздействия волнения определенной интенсивности за некое единичное время можно получить, суммируя энергию всех гребней, пришедших за это время:

$$E_d = \sum_1^n E, \quad (17)$$

где E_d — энергия волнения за единичное время на 1 м ширины гребня (или береговой полосы, если речь идет о литорали), кг·м; n — число гребней, оцениваемое как частное от деления временного промежутка t , измеренного в секундах, на период волны T .

И. М. Распопов и его соавторы (1990), умножая эту величину на протяженность подвергающейся волновому воздействию полосы, измеренную в метрах, получают суммарную энергию на интересующем их участке.

Следует отметить, что расчетные методы энергетического воздействия волнения не идентичны оценке суммарной гидродинамической активности по скорости растворения блоков, приготовленных из различных материалов, так как эти способы не разделяют прибойность и ламинарное течение в спокойной воде. В морских (и крупных пресноводных) водоемах прибой — мощнейший абиотический фактор, по своему действию радикально отличающийся от равномерного течения, даже и сильного.

Характеристики волнения для различных штормовых ветров, рассчитанные по приведенным выше формулам, помещены в табл. 2.

Влияние ветрового волнения на sublиторальные биотопы можно оценить по максимальной скорости возвратно-поступательных движений воды вдоль поверхностного слоя донных осадков, рассчитанной по формуле (11). При скорости этих движений, равной 100 мм/с поток еще способен перемещать частицы грунта диаметром до 25 мм (Бигелой и Эдмонсон, 1951). Такое воздействие было принято в качестве нижнего порога значительных возмущений осадка. Нижним порогом максимальной скорости движений воды, приводящих к слабому возмущению, было принято значение 10 мм/с. Наконец, для скорости 1 мм/с считалось, что воздействие отсутствует.

Расчеты показали, что для любой беломорской волны нижний порог глубины значительного возмущения осадка в среднем составляет 0.28λ , а среднего — 0.46λ . Глубина, с которой воздействием волнения можно пренебречь, оказывается равной 0.63λ .

На Белом море скорость штормового ветра обычно составляет около 10 м/с. В среднем по морю за год бывает около 100 дней с ветрами такой силы. Ветры скоростью 15 м/с случаются заметно реже — приблизительно 30 дней в году. Более сильные ветры представляют собой редкие явления. Так, ветер скоростью более 20 м/с в Открытой части отмечается в среднем не чаще 1 раза в год, а в заливах — 1 раз в 2 года (Тушев, 1991).

Ниже (табл. 3) приведены пороговые глубины возмущения донных осадков для ветров силой 15 м/с в различных участках Белого моря. Такой ветер был выбран в качестве наиболее сильного, потому что он бывает ежегодно относительно часто, и, следовательно, вызванное им волнение оказывает на грунты достаточной регулярное воздействие.

Таблица 2

Параметры ветровых волн для ветров различной силы в различных участках Белого моря

Участок, направление ветра и максимально возможный разгон, км	Параметры волны				
	h, м	τ , с	λ , м	α	C, м/с
Ветер 10 м/с					
Заливы, все румбы, 100	0.9	2.2	8	0.285	3.50
Открытая часть, N, S 150	1.0	2.4	9	0.263	3.80
Открытая часть, SO, 300	1.3	2.8	12	0.229	4.37
Открытая часть и Горло, NO, NW, SW, 400	1.4	3.0	14	0.216	4.62
Ветер 15 м/с					
Заливы, все румбы, 100	1.6	3.4	18	0.190	5.26
Открытая часть, N, S 150	1.8	3.7	21	0.175	5.70
Открытая часть, SO, 300	2.3	4.2	27	0.153	6.55
Открытая часть и Горло, NO, NW, SW, 400	2.5	4.4	31	0.144	6.94
Ветер 20 м/с					
Заливы, все румбы, 100	2.3	4.5	31	0.143	7.01
Открытая часть, N, S 150	2.6	4.9	37	0.132	7.60
Открытая часть, SO, 300	3.3	5.6	49	0.115	8.73
Открытая часть и Горло, NO, NW, SW, 400	3.6	5.9	55	0.108	9.25

Примечания.

1. В этой таблице заливами названы те акватории, которые в этом смысле упоминаются в Лоции Белого моря (1983).
2. Разница в длине разгона волны в Открытой части для северо-западного и юго-восточного ветров объясняется тем, что при входе волнения в узкость по линии, соединяющей мысы Шарапов и Турий, характер его заметно изменяется из-за интерференции волн, отражающихся от берегов.

Таблица 3

**Пороговые значения глубины, до которой ежегодно
сказывается воздействие ветрового волнения при ветрах 15 м/с.**

Участок береговой линии	Пороговая глубина воздействия, м		
	сильного	среднего	слабого
Берега Кандалухи, Открытой части моря севернее мысов Шарапов и Турий, а также берега Горла при северо-западном и юго-восточном ветрах	3	6	8
Терский и Карельский берега Бассейна	5	8	11
Поморский и Онежский берега, Летний берег южнее Унской губы, Зимний берег	6	9	13
Берега Открытой части моря севернее мысов Шарапов и Турий при юго-восточном ветре	8	12	17
Летний берег от о. Жижгинского до Унской губы, кутовая часть Двинской губы при северо-западном ветре	9	14	20

Ледовый режим

Ледовый режим Белого моря исследуется уже достаточно давно. Довольно подробная библиография вопроса приведена в работе С. В. Снеговского с соавторами (1991). Основная часть литературы, посвященной зимнему ледовому покрову, рассматривает крайне важную в навигационном отношении проблему дрейфующих льдов открытой части моря. Между тем с точки зрения гидробиологии наибольший интерес представляет собой весьма еще слабо изученный береговой припай.

По сведениям, сообщаемым Лоцией Белого моря (1983), в среднем в конце октября начинается образование льда в устье Мезени и на осушках Мезенского залива. В кутовых частях Двинской губы, Кандалухи и Онежского залива первый лед образуется в начале ноября. К январю процесс ледообразования, длящийся несколько более четырех месяцев, охватывает все море. Оно полностью очищается ото льда лишь к середине–концу мая, хотя в некоторые годы окончательное завершение ледового сезона может иногда затянуться до середины июня или даже начала июля, как это было в аномальном 1966 г. (Наумов, Федяков, 1993).

По данным Лоции в разгар ледового сезона дрейфующие льды занимают 90% площади Белого моря, а оставшиеся 10% приходятся на долю берегового припая. Его образование повсюду начинается с отмелей берегов, но распространение вдоль побережья неоднородно. В Мезенском заливе припай встречается в основном в устьях рек, а в Двинской губе широкой 10-километровой полосой окаймляет берег на всем пространстве между устьями рек Сюзьмы и Куи. В Онежском заливе ширина поля припайного льда в шхерных участках Поморского берега и вокруг Соловков несколько шире — 10–15 км. Кандалуха замерзает полностью даже в самые мягкие зимы, а в суровые — сплошной припайный лед шириной 100–110 км может распространяться и на северо-западную часть акватории Центральной котловины. Соотношение площадей

припайного и плавучего льдов хорошо видно на космических снимках (Пантюлин, 2012б).

Зимой на нижней поверхности льда развивается эфемерное сообщество, в которое входят некоторые бактерии и микроводоросли, а так же ряд многоклеточных животных, в первую очередь — амфипод (см., например, Krell et al., 2003). Все они по своему происхождению — бентосные организмы, и среди них пока не обнаружены виды, которые бы не встречались в составе донных экосистем. Несмотря на то, что они играют важную роль в переносе вещества и энергии, такие биоценозы в данной книге, посвященной донной биоте, не рассматриваются, собственным материалом по ним автор не располагает.

Как было уже сказано, небольшая практическая значимость для судоходства и относительно малая площадь, занимаемая береговым припаем, послужили причиной того, что это явление в Белом море оказалось очень слабо изученным. К этому надо добавить, что прибрежный лед трудно доступен как со стороны моря, так и со стороны берега. Между тем в тех местах, где он образуется, он играет весьма значительную роль, серьезно влияя на местные гидрологические условия (см. ниже) и на биоту литорали, поэтому будет не лишним привести данные из немногочисленной литературы, дополненные личными наблюдениями автора, полученными в течение 30-летних зимних исследований литорали губы Чуны, хотя они и не могут считаться строго научными.

Области, занимаемые припаем, описаны выше по данным Лоции Белого моря (1983). К приведенным в ней сведениям надо добавить, что небольшие губы, по-видимому, повсеместно на Белом море из года в год бывают покрыты сплошным ледовым покровом. В губе Чупе толщина льда в разные годы составляет 40–70, иногда до 100 см, причем вблизи литорали он обычно бывает толще, чем в середине водоема. В мягкие зимы настоящего льда, намерзающего из-под воды, не образуется. Его заменяет смерзшаяся шуга, на поверхности которой выступающая вода, перемешанная со снегом, намерзает более или менее толстыми пластами. В результате образуется достаточно прочный и толстый покров, имеющий, однако, другое происхождение и иную структуру, нежели обычный морской лед. Такой покров местные жители называют *снеговицей*, или *снежницей*. А. Н. Пантюлин (2012б) отмечает, что, поскольку на Белом море толщина льда сопоставима с толщиной его снежного покрова, при больших снегопадах лед опускается, и на его поверхность выступает рассол. При понижении температуры пропитанный водой снег смерзается, и лед начинает нарастать сверху. В результате подледный конвективный слой перестает участвовать в процессе льдообразования. Действительно, это хорошо прослеживается при пропиливании майн: под снегом почти всегда обнаруживается несколько слабо связанных между собой слоев снежницы, под которыми располагается типично морской лед, иногда не достигающий и 20 см в толщину (*наблюдения автора*).

Как правило, *плавучий припай* (лед, покрывающий поверхность воды за пределами осушной полосы) не образует сплошного гомогенного поля. На нем всегда возникает сеть довольно разреженных трещин, проходящих из года в год во вполне определенных местах. На участках с быстрыми течениями часто наблюдаются промоины. Над отмелями и в узкостях они имеют приливное происхождение (Пантюлин, 2012б). Как те, так и другие иногда бывают покрыты тонким и хрупким слоем льда и тогда могут маскироваться относительно тонким снежным покровом. В большинстве случаев трещины не представляют собой особой опасности, в то время как в промоины, не зная их расположения, легко провалиться.

Вдоль всего берега, приблизительно на уровне верхнего горизонта литорали, обычно образуется *подошва припая* (*неподвижный припай*, имеющий местное название *тóрос*) — ровная, практически горизонтальная полоса довольно толстого (1–3 м; Романенко и др., 2013) льда, ширина которой зависит от уклона области осушения. Эта полоса традиционно использовалась в качестве санного пути или, в современных условиях, как удобная и безопасная дорога для снегоходов. В Мезенском заливе, где высота прилива значительно больше, чем во внутренних частях моря, тóрос в отлив нависает над литоралью (Демиденко и др., 2012), как это часто бывает на Баренцевом море.

Под воздействием приливно-отливных движений прибрежная полоса льда (*подвижный припай*) дважды в сутки поднимается приливом и дважды в сутки ложится на грунт литорали. В результате этих процессов берег чаще всего оказывается окруженным каймой из двух (иногда больше) разломов ледового покрова, верхний из которых вплотную примыкает к тóросу, а нижний проходит приблизительно над линией нижнего стояния воды в отлив. Из этих трещин в процессе роста прилива может выступать довольно значительное количество воды, послойно замерзающей в пространстве между ними. Иногда по ним, особенно по нижней, образуются прибрежные промоины. В ряде случаев под такой промоиной обнаруживается второй слой льда, отделенный от поверхностного водной прослойкой (*наблюдения автора*).

В ряде небольших загибов лед может перекрывать валунные бары в их устьевой части, и тогда в этих водоемах возникают серьезные аномалии приливно-отливного режима, сохраняющиеся все время ледостава. Указанные аномалии зависят от толщины льда, поэтому они могут существенно изменяться от года к году. Отмечены случаи, когда лежащий на бере лед полностью перекрывал доступ воды в загибину, в результате чего в ней развивались условия аноксии, приводившие к заморам (*наблюдения К. В. Галактионова и автора*).

На каменистой литорали вокруг крупных валунов возникают особые ледовые постройки — *ледяные шатры* (Романенко, 2007; Романенко и др., 2013). В холодные снежные зимы разнообразие таких форм меньше (Романенко, 2007). При частых же оттепелях лед не достигает большой толщины и остается достаточно ломким. В результате приливных движений ледяные шатры могут выносить на поверхность припая мелкие камни и фрагменты лито-

ральных водорослей. Нагонные ветра могут выбрасывать ледяные обломки на берега, что приводит к формированию гряды торосов (Романенко и др., 2013). В Мезенском заливе в таких случаях на литорали отмечены стамухи (Демиденко и др., 2012).

Приливы вызывают не только вертикальные движения прибрежных льдов, но и горизонтальное их перемещение — подвижки. Их основные причины, по-видимому, — формирование сублимационного льда по кромке разломов и линейное расширение при изменении температуры. Давление подвижного припая на береговые структуры может достигать нескольких тонн на квадратный метр (см. ниже). Подвижки нередко приводят к торошению льда у края подошвы припая.

Мелкие камни льды сдвигают с места, формируя из них относительно линейные валунные бары или, если направление подвижек составляет с береговой линией угол, заметно отличающийся от прямого, фестонобразные постройки.¹ Перемещение валунов может обеспечиваться также их вмораживанием в лед с последующим переносом в период таянья (Репкина и др., 2013). И бары, и фестоны, возвышаясь над общим уровнем литорали, препятствуют опусканию льдов на осушную полосу (рис. 4) и тем самым защищают литоральные организмы от истирания и промораживания (Кузнецов, 1949, 1960; Савоськин, 1967; Scorosati, Eckersley, 2007).

На песчаной и илистой осушке лед в отлив ложится на грунт, и поверхностный слой последнего вместе с содержащимися в нем организмами может вмерзать в нижнюю поверхность ледового покрова (рис. 4, 5). Зачастую на извлеченных на поверхность кусках льда можно встретить ряд последовательных слоев вмерзшего грунта, содержащего значительное количество литоральных животных, водоросли и корневища зостеры (Наумов, 2013). Можно полагать, что каждый из таких последовательных слоев образуется во время сизигийных отливов (Наумов, 2013). Ф. А. Романенко (2007) предлагает другое объяснение этого явления. Он отмечает, что в малоснежные холодные зимы придонные слои воды понимаются к фронту промерзания, насыщая его илистым материалом. Скорее всего, в разных условиях могут работать оба механизма.

В небольших губах лед весной чаще всего тает на месте, однако в случае сильных ветров бывает и так, что его вместе с вмороженными донными организмами выносит из губы в прилежащую акваторию (Наумов, 2013). Припай с открытых берегов практически всегда отрывается и уносится в море ветрами и течениями.

Мало изучена, хотя и очевидна, роль подвижного припая в переносе литоральных донных осадков и организмов (Мокиевский и др., 2012a). Весной, с началом очищения моря ото льда, прибрежные льдины отрываются от берега

¹ Такие фестоны отчетливо выражены на северном берегу губы Колвицы (Наумов и др., 1986б).

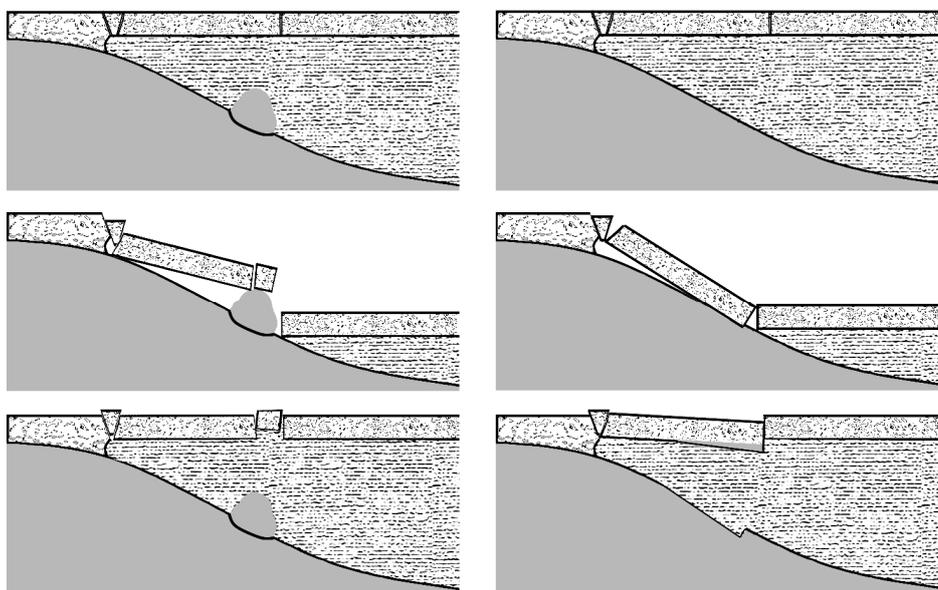


Рис. 4. Изменения положения подвижного припая в зависимости от фазы приливного цикла на каменистой литорали с валунным баром (слева) и на илистой литорали (справа).

Наверху — полная вода, посредине — малая вода, внизу — следующая полная вода. Пояснения в тексте.

и дрейфуют на весьма значительные расстояния, унося с собой вмороженные в них и выдавленные на их поверхность камни, песок, ил, растения и донных животных.

Роль ледового покрова в жизни литоральных организмов может быть оценена двояко. В период существования стабильного припая, как уже было сказано, он надежно защищает донное население осушной полосы от переохлаждения и воздействия дрейфующих льдов. С другой стороны, в процессе ледостава первичные формы льда, движущиеся под воздействием ветров и приливных течений, могут оказывать истирающее воздействие на прикрепленные организмы. Аналогичное действие оказывает оторвавшаяся от берега подошва припая во время распада льдов (Савоськин, 1967). В этот же период ветровой вынос припайного льда из небольших губ во время отлива может приводить к выпа-

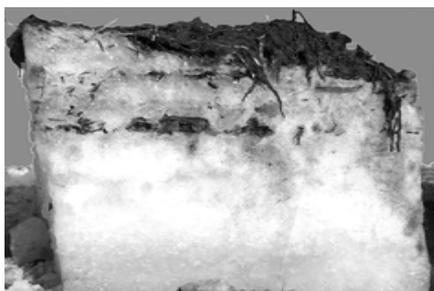


Рис. 5. Грунт, вмезший в лед. Ледяной блок лежит на своей верхней стороне. По: Naumov, 2013.

хиванию верхнего слоя грунта, что приводит практически к полной гибели обитателей биотопа (Naumov, 2013).

Способность литоральных организмов переживать вмораживание в лед изучена крайне слабо. В. В. Кузнецов (1947) сообщает, что морские желуди *Semibalanus balanoides* способны переносить длительное замораживание. По предварительным неопубликованным данным, полученным в нашей лаборатории моими коллегами Д. А. Аристовым, К. Л. Бияговым и О. Н. Савченко, ряд организмов, вмороженных в лед вместе со слоем грунта, таких как *Nudrobia ulvae*, *Tubificoides benedeni* и некоторые другие, может в известной мере сохранять жизнеспособность.

В архиве Беломорской биостанции ЗИН РАН хранится следующий документ, имеющий отношение к изучению ледового припая. Есть основания полагать, что изложенный ниже фактический материал был предоставлен гидрологом Беломорской биостанции Ю. М. Савоськиным.

«Иванкин П. А. Гидрологическая характеристика губы Чупа в районе причала (Белое море, губа Чупа; причал Беломорской биологической станции). Министерство речного флота РСФСР, Главное управление капитального строительства, Государственный институт проектирования на речном транспорте «Ленгипроречтранс». Архивный № 32899. — Л., 1966. 31 с.

[Разделы «Описание участка», «Метеорологическая характеристика» и «Режим уровней воды» опущены]

Ледовые условия

Образование ледяного покрова начинается с появления первичных форм льда.

С наступлением отрицательных температур воздуха в прибрежной зоне образуются забереги, но они в результате приливо-отливных колебаний уровня постоянно ломаются и под действием ветра и волн превращаются в блинчатый лед. Одновременно в открытой части губы появляются ледяные иглы, снежура, шуга, сало. Средняя дата появления плавающего льда приходится на **7 ноября**.¹

Постепенно накапливаясь, при дальнейшем понижении температуры воздуха, первичные формы льда быстро смерзаются в неподвижный ледяной покров. Быстрому замерзанию способствуют местные условия: хорошая защищенность губы от ветра и волн, слабые течения, опресняющее действие впадающего в вершину губы ручья.

Средняя дата устойчивого ледообразования — **11 ноября**.

Только что образовавшийся, еще не очень толстый, хотя и устойчивый, ледовый покров многократно взламывается и выгоняется из акватории губы судами.

С резким понижением температуры воздуха, мелкие льдины смерзаются и, как правило, за одну ночь ледяной покров достигает толщины 10–15 см. Это лед свинцового цвета с влажной от рассола поверхностью.

¹ Даты, выделенные полужирным, приведены по данным водомерного поста г. Кандалакши за 1936–1959 гг.

Средняя дата окончательного замерзания приходится на 7 декабря (ранняя дата окончательного замерзания 4 ноября, поздняя — 1 января).

Сначала неподвижный ледовый покров быстро растет преимущественно за счет растекающейся подо льдом пресной воды. Последующий рост толщины льда замедляется, и увеличение ее идет, главным образом, с поверхности за счет намерзания снега, смоченного рассолом и выступающей из щелей воды.

В результате приливо-отливных колебаний уровня моря вдоль берегов губы во льду образуются трещины (не менее трех). Из года в год эти трещины занимают строго определенное положение.

Первая трещина образуется на границе подошвы припая в 2–4 м от горизонта полных вод. Вторая трещина соответствует линии уреза малых вод. Третья трещина обычно располагается в 2–3 м от второй, но в зиму 1965–1966 г. она оказалась несколько отодвинутой вглубь губы и находилась на 10–15 м от второй трещины. На этой трещине в результате термического расширения льда, обычно образуется гряда торосов высотой до 0.5 м.

Толщина льда около трещин за счет намерзания сверху выступающей во время приливов воды достигает 1.2–1.5 м, в то время как на остальной части акватории губы она по наблюдениям за 1958–1963 г.г. составляла, в среднем, 80 см, а максимальная толщина льда за этот период была отмечена в 1963 г. и равнялась 115 см.

Средняя продолжительность ледостава 162 дня, наибольшая 209 дней, наименьшая 125 дней (таблица 13).¹

Начало весеннего взлома приходится, в среднем, на **11 мая**. Таяние льдов в губе, как правило, происходит на месте, но обычно не достигает своего естественного завершения: с наступлением теплых дней лед взламывается судами.

Губа очищается от льда, в среднем, 17 мая (ранняя дата 3 мая, поздняя дата — 2 июня).

Наибольшая продолжительность навигации в Кривозерской губе 240 дней, средняя продолжительность 208 дней, а наименьшая — 156 дней.

Для расчета статического давления льда при его термическом расширении в качестве исходных использованы восьмисрочные наблюдения за температурой воздуха в январе–марте 1966 г. на м. с. Лоухи.

[*Описание методов расчета опущено*].

...в качестве расчетной величины давления льда 1% обеспеченности следует принять ... 14.0 т/м².

Наличие приливных трещин, которые будут образовываться перед фронтом проектируемого причала, не снизит этого давления, поскольку в период прилива эти трещины смыкаются».

¹ В документе это — табл. 11. Она опущена, так как все ее данные приведены в тексте.

Глава 3. Геоморфологическое строение земной коры в районе Белого моря

Биологические процессы, протекающие в любом водоеме, непосредственным образом зависят от гидродинамических, в первую очередь таких, как течения и водообмен. Что же касается гидродинамических процессов, то они во многом связаны с геоморфологическим строением водного бассейна. Оно же в свою очередь представляет собой следствие геологического развития его ложа, поэтому, не вдаваясь в подробности, кратко рассмотрим историю возникновения впадины Белого моря и основные черты ее геоморфологического строения.

Собственно говоря, исследований, посвященных геологическому развитию ложа Белого моря как такового, не существует. По-видимому, это связано с большими методическими сложностями изучения минералогических особенностей кристаллического фундамента, перекрытого мощным слоем донных осадков, достичь которого можно только через 200–300-метровый слой воды и многокилометровой толщи осадочного чехла. Тем не менее, определенные выводы можно сделать на основе данных, полученных в результате изучения геологического строения береговых структур. Эти данные сведены в работе Л. А. Прияткиной и Е. В. Шаркова (1979). В последнее время появились материалы, полученные в результате сейсмоакустического профилирования дна Белого моря (Журавлев и др., 2007; Балувев, Журавлев, 2017).

Восточная часть Балтийского кристаллического щита, на поверхности которого расположено Белое море, представляет собой чрезвычайно древнее образование и состоит из нескольких мегаблоков, имеющих различное происхождение. В интересующей нас области этих мегаблоков три — Кольский, Беломорский и Карельский, причем сама впадина Белого моря лежит на границе двух первых из них (Прияткина, Шарков, 1979; Кошечкин, 1979). В дальнейшем пойдет речь именно об этих геологических структурах. Следует иметь в виду, что границы мегаблоков разные авторы проводят не вполне одинаково. То же самое можно сказать об основных глубинных разломах. Обобщенная схема строения земной коры в области Белого моря представлена на рис. 6.

В пределах Мурманского сегмента Кольского мегаблока несколько южнее Кольского залива и Варангер-фиорда располагается Западно-Кольский блок (Кошечкин, 1979), сформировавшийся еще в архее. По-видимому, он и был тем ядром, вокруг которого происходило наращивание всего Балтийского кристаллического щита. Наиболее древние породы, обнаруженные в пределах как Кольского, так и Беломорского мегаблоков, имеют возраст более 3 млрд. лет (Прияткина, Шарков, 1979). В течение почти полутора миллиардов лет в пределах этих блоков проходили весьма бурные тектонические процессы, сопровождавшиеся интенсивным вулканизмом, закончившиеся около

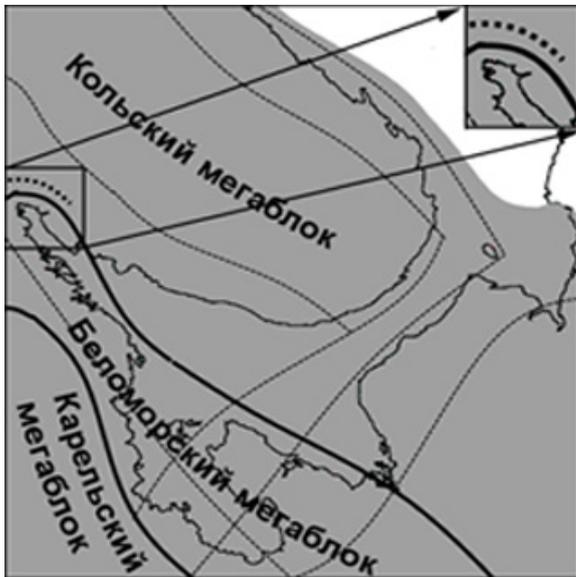


Рис. 6. Строение земной коры в районе Белого моря на фоне его береговой линии.

Жирными линиями показаны границы мегаблоков, тонкими — основные разломы. Пунктирная линия — участок Лапландского глубинного разлома, изученный Л. А. Прияткиной и Е. В. Шарковым (1979) (см. врезку в правом верхнем углу). Серая заливка — интересующий нас участок земной коры.

Схема построена на основе обобщения данных, приведенных в трудах, цитируемых в данной главе.

мент архейского материка. Граниты Беломорского мегаблока, напротив, вторичны и развиты слабо; их подстилает мощный гранулит-базальтовый слой (Прияткина, Шарков, 1979), характерный для океанической коры (Муратов, 1975). На всем исследованном протяжении Лапландского глубинного разлома отмечено, что Беломорский мегаблок пододвинут под Кольский. Это проследживается даже по глубине залегания раздела Мохоровичича: под Беломорским мегаблоком она составляет 35–37 км, а под Кольским достигает 42 (Прияткина, Шарков, 1979). Эти и другие черты разлома (в частности, наличие на границе мегаблоков пород, сформировавшихся в условиях высокого давления из быстро погружавшихся под материковую плиту насыщенных водой осадочных толщ) весьма характерны для зон субдукций. Таким образом, Центральная беломорская котловина представляет собой остатки глубо-

1.7 млрд. лет назад формированием основных черт региона в том виде, в котором мы знаем их сейчас (Прияткина, Шарков, 1979). Таким образом, процессы, приведшие к возникновению беломорской впадины, протекали на границе верхнего архея и нижнего протерозоя. Дальнейшее изменение рельефа сводилось главным образом к процессам эрозии и осадконакопления, а тектонические движения — в основном к горизонтальному и вертикальному перемещениям Балтийского кристаллического щита как целостного образования (Зонненшайн, Городницкий, 1976).

Особый интерес вызывает граница между Кольским и Беломорским мегаблоками — Лапландский глубинный разлом. Кольский мегаблок образован весьма древней и очень мощной гранитной корой континентального типа,¹ т. е. представляет собой фраг-

¹ Мнение А. С. Новиковой (1978) об океаническом характере земной коры в этой области не поддерживается другими исследователями.

ководного океанического желоба, развившего на границе архея и протерозоя в том месте, где океаническая плита поддвигалась под континентальную (Прияткина, Шарков, 1979)¹. Следовательно, мнение, что Центральный желоб имеет сбросовое происхождение (Арсеньева, 1970), скорее всего, ошибочно. Это не значит, однако, что сбросовые структуры в пределах ложа Белого моря совершенно отсутствуют. В. А. Журавлев с соавторами (2007) указывают на наличие в пределах Кандалакшского грабена нескольких сбросов с амплитудой 1–2 км, а на границе Онежского залива и Бассейна — даже 8 км.

Кристаллический фундамент в центре моря уходит на большую глубину, и мелководность водоема объясняется, помимо прочего, весьма значительным слоем осадочного материала. Мощность осадочного чехла в глубоководной части моря местами достигает 8 км (Журавлев и др., 2007; Юдахин, Французова, 2010). Это подтверждает гипотезу о том, что Центральный желоб представляет собой результат глобальных тектонических процессов. Основная часть осадков, заполняющих депрессию, представлена слабо метаморфизованными отложениями рифейского возраста (верхний протерозой), которые перекрыты породами венда (мощность около 1.5 км) и верхнего палеозоя (обнаружены только в Воронке, мощность — около 300 м). Мощность четвертичных отложений в среднем составляет около 30 м (Журавлев и др., 2007). По мнению других авторов (Деев, 2005б), основная часть осадков сложена породами нижнего и среднего протерозоя, т. е. более древними, чем рифейские. В раннем венде и раннем палеозое в регионе происходили значительные тектонические перестройки, а в позднем венде вдоль северной и южной границ Центральной впадины имела место вулканическая деятельность (Журавлев и др., 2007). Отмечена также вулканическая активность в районе Зимнего берега Горла. Она проявлялась дважды — в палеозое и неогене (Евдокимов и др., 2007).

Район Белого моря и до сих пор сохраняет тектоническую активность. Несмотря на то, что уже около 2 млрд. лет Балтийский кристаллический щит выступает как единое целое, Беломорский и Кольский мегаблоки все еще сохраняют известную самостоятельность. Этим может объясняться то, что по их границе проходит линия повышенной сейсмической активности, и в этой области зарегистрированы землетрясения магнитудой до 5 баллов (Кошечкин, 1979; Юдахин, Французова, 2010). Глубина их очагов под эпицентрами в большинстве случаев составляет 15 км и глубже (Кошечкин, 1979).

Итак, собственно впадиной Белого моря следует считать его узкую и длинную Центральную котловину, расположенную в области Кандалакшского

¹ В последнее время многие исследователи [см., например: (Балуев, Журавлев, 2017; Брусиловский и др., 2017; Никифоров и др., 2017; Сорохтин и др., 2017)] придерживаются мнения, что вся система беломорских грабенов, в том числе и Кандалакшского, восходит к палеорифтам архейско-протерозойского возраста. Для наших целей это не меняет главного: в любом случае интересующие нас разломы возникли в результате глобальной тектоники.

грабена, вытянутую с северо-запада на юго-восток и представляющую собой последние остатки окраинного глубоководного желоба архейского или раннепротерозойского океана. Мелководные Онежский залив и Горло представляют собой, по-видимому, лишь примыкающие к ней на порядок более мелкие депрессии, причем Онежский залив ограничен сбросом с амплитудой около 8 км (Журавлев и др., 2007). Горло — ступень юго-восточной части Кольского мегаблока. Оно отделяет Кандалакшский грабен от Понойской впадины, расположенной в пределах Воронки (Журавлев и др., 2007). Понойская впадина имеет, скорее всего, происхождение, отличное от впадины Центрального желоба. Кристаллический фундамент уходит в ее пределах на глубину, местами достигающую 9 км (Журавлев и др., 2007).

Геологическое строение Горла достаточно сложно, что объясняется его положением в области перехода от щита к плите (Евдокимов и др., 2007). На Кольском берегу на дневную поверхность выходят породы кристаллического фундамента весьма древнего возраста. Зимний берег сложен в основном осадочными породами преимущественно морского происхождения возрастом от рифея до карбона включительно. Мощность кайнозойских отложений в большинстве случаев не превышает 40 м (в среднем около 30 м), хотя иногда достигает и 150 м (Журавлев и др., 2007; Демидов, 2010). Самые древние из них, по-видимому, принадлежат морским осадкам Микулинского межледникового (Евдокимов и др., 2007).

Онежский залив занимает депрессию на поверхности Беломорского мегаблока, происхождение и возраст которой в настоящее время слабо изучены.

Итак, геологическое строение земной коры в области глубоководного Центрального желоба подтверждает мнение, основанное на сравнении различных ковшовых морей (см. *предыдущий раздел*), что Белое море — водоем не шельфовый. Если принять, что оно — реликт древнего океана,¹ то это может служить объяснением его морфометрических отличий от таких морей, как Балтийское, а также Гудзонова и Персидского заливов. Свал глубин вдоль Терского берега в таком случае можно рассматривать как остатки континентального склона архейского материка, реликтом которого можно, по-видимому, считать Кольский мегаблок. Если принять это предположение, то, судя по цифровой модели рельефа беломорского дна (Никифоров и др., 2017), край шельфа в данной области расположен на глубине около 50–100 м, что вполне соответствует его реальным геоморфологическим границам во многих других случаях (Жирков, 2010). Далее начинается континентальный склон, достигающий до 300-метровых глубин, которые некоторые исследователи называют суббатиальными (Никифоров и др., 2017). Южная сторона Центрального желоба, надо полагать, континентальным склоном не является, так как представляет собой наклоненную, видоизмененную сбросовыми процессами

¹ В. А. Журавлев с соавторами (2007) также склоняются к мнению о том, что интересующая нас область земной коры формировалась в условиях рифейского палеобассейна.

и пододвинутую под Кольский полуостров океаническую литосферную плиту. Мелководность бассейна объясняется мощным осадочным чехлом, искажающим исходную геоморфологическую структуру древнего глубоководного желоба. Такая трактовка легко объясняет то обстоятельство, что Белое море по основным морфометрическим характеристикам обнаруживает сходство с морями океанического происхождения и заметно отличается от морей шельфовых (см. выше).

Как будет показано ниже, особенности гидродинамического режима Белого моря в очень большой степени объясняются описанными геоморфологическими особенностями, сложившимися в своем почти окончательном виде около 2 млрд. лет назад.

Глава 4. Основные океанографические черты Белого моря

Морские организмы обитают в воде, и ее свойства влияют на них самым непосредственным образом, поэтому уместно вкратце рассмотреть основные особенности беломорских вод. При этом в первую очередь речь пойдет о водах Центрального желоба как наиболее изученных и наиболее важных для понимания гидрологических процессов, протекающих в Белом море. Настоящий раздел написан в основном на основе статистической обработки сведений, содержащихся в «Морском гидрометеорологическом ежегоднике» за 1942 г. (1955) и «Морском гидрометеорологическом ежемесячнике»¹ за 1961–1968 гг. (далее при ссылке на оба источника первичных данных — «Ежемесячник»). Сведения, помещенные в «Ежемесячнике», хотя и весьма обширны, но крайне неравномерны, поэтому в ряде случаев приводимые усредненные характеристики лишены статистической погрешности. Кроме того, имевшихся в моем распоряжении данных недостаточно для проведения подробного анализа пространственного распределения температуры, солености и содержания биогенных элементов, поэтому я старался выбирать наиболее глубоководные гидрологические станции, расположенные в Центральном желобе, с целью описания усредненного состояния морской воды во всем водном столбе, что дает наиболее общее представление о состоянии среды, а именно это и важно для описания условий, в которых обитают морские растения и животные.² Было выбрано и обработано 233 гидрологические серии, охватывающих все месяцы, кроме декабря:³ за этот месяц данные глубоко-

¹ При составлении «Ежегодника» и «Ежемесячника» использовались следующие гидрологические методы. Температура измерялась глубоководными опрокидывающимися термометрами, помещенными в рамки на батометрах. Перед отправкой почтового грузика они выдерживались на глубине 5–7 мин. Первый отсчет термометров снимался сразу же после поднятия прибора на борт судна, второй — через 5 мин. Температура воды на поверхности измерялась термометром в металлической оправе, опущенным в ведро с забортной водой. Из этого же ведра брались пробы на поверхностную соленость.

Содержание хлора определялось при помощи аргентометрии, а соленость рассчитывалась по хлорности с применением «Океанографических таблиц» (Зубов, Чигирин, 1940; Зубов, 1957).

Концентрация фосфора, кремния, азота и значения pH определялись колориметрически, содержание кислорода — с помощью йодометрии.

² Еще К. Мёбиус указывал, что текущее состояние донных биоценозов представляет собой ответ на усредненные характеристики абиотических условий (Möbius, 1877). Это положение и до сих пор остается в силе.

³ Имеющийся в моем распоряжении материал распределен по отдельным месяцам крайне неравномерно: за январь имеется всего 5 гидрологических серий, за февраль — 14, за март — 11, за апрель — 7, за май — 17, за июнь — 38, за июль — 35, за август — 37, за сентябрь — 21, за октябрь — 31, за ноябрь — 20. За январь, февраль и апрель данные для глубин более 200 м отсутствуют; за остальные месяцы выбирались серии, взятые до глубин 200÷340 м.

водных наблюдений в «Ежемесячнике» отсутствуют, и в ряде случаев, где этого требовала необходимость замкнуть годовые циклы, для него использовались значения, средние между ноябрем и январем. Детальный анализ пространственного распределения полей температуры и солености должен проводиться специалистами-гидрологами на более обширном и более подробном материале. В тех случаях, когда такие данные имеются, приводятся ссылки на соответствующую литературу.

Основное свойство морской воды, кардинально отличающее ее от вод континентальных водоемов, это — присутствие в ней значительного количества растворенных минеральных веществ, в первую очередь — хлорида натрия и сульфата магния — *соленость*.¹

Беломорская вода несколько опреснена по сравнению с океанической, причем тем больше, чем ближе к поверхности. Помимо этого, соленость поверхностного слоя воды подвержена весьма значительным сезонным колебаниям (*подробнее об этом см. далее*). В связи с этим для описания характерной для Белого моря солености следует воспользоваться данными, полученными на глубинах больших, чем слой, захваченный сезонной динамикой. В Центральном желобе такие воды залегают от 60 м и глубже, вплоть до мак-

¹ Поскольку книга написана в основном для гидробиологов, а они, как правило, пользуются понятием солености, не вдумываясь в его содержание, считаю нелишним привести здесь строгое определение этого понятия. *Соленость* — это безразмерная величина, выражающая весовую долю суммарного содержания в граммах всех минеральных растворенных веществ в 1000 г морской воды, при условии, что бром и йод замещены эквивалентным количеством хлора, все углекислые соли переведены в окиси, а все органические вещества сожжены при 480°C (Попов и др., 1979). Доля от 1000 называется промилле и в отечественной литературе обозначается знаком «‰». Этот символ представляет собой постпозиционный унарный математический оператор и означает « $\times 10^{-3}$ » (ср. «%» \equiv « $\times 10^{-2}$ »). В современной же англоязычной литературе чаще всего используют аббревиатуры *ppt* (parts per thousand) или *psu* (practical salinity unit), так как привычное и удобное обозначение стало почему-то восприниматься не как математический знак, а как обозначение некой размерности. Так, в результате желания избежать употребления мифической единицы солености ее, наконец-таки, ввели. В самое последнее время намечается тенденция вообще никак не обозначать значение солености, что и вовсе неприемлемо, так как при этом остается вообще непонятным, что же именно имеется в виду.

Прежде соленость измерялась по так называемой *хлорности*, которая представляет собой суммарное содержание галогенов в граммах (в пересчете на эквивалентное содержание хлора) на 1000 г морской воды. Количество галогенов определялось методом осаждения азотнокислым серебром (*аргентометрии*). В настоящее время измеряется по электропроводности, причем соленость 35‰ (*стандартная* морская вода) приписывается морской воде, проводимость которой равна проводимости раствора хлористого калия, содержащего 32.4357 г KCl на 1000 г раствора (Попов и др., 1979).

Существуют и другие способы измерения солености. В гидробиологической практике широко применяется определение солености по плотности с помощью специальных ареометров и по преломлению света с помощью рефрактометров. Эти способы не столь точны, как метод, рекомендованный стандартом, однако для целей гидробиологии они вполне достаточны.

симальных глубин, достигающих 350 м. Соленость этого слоя вод в течение круглого года составляет в среднем $29.74 \pm 0.03\%$ («Ежемесячник»). Максимальная зарегистрированная ее величина по данным того же источника равняется 30.48% (август, глубина 250÷300 м). Для сравнения укажу, что соленость воды Атлантического океана на глубине 300 м (широта 50° ÷ 60°) составляет 35.07% (Попов и др., 1979).

Расхожее мнение о том, что характерная для беломорской воды соленость — 24% , имеет под собой определенную почву. Такова летняя соленость во многих прибрежных участках на поверхности моря (соленость поверхностных вод Атлантического океана по данным, представленным Н. И. Поповым с соавторами, 1979, достигает в среднем 34.75%).

Хотя рассмотрение годовой динамики солености приводится ниже, укажу, что по данным «Ежемесячника» в районе губы Умбы среднегодовая соленость на поверхности равна 16.94% , средневесенняя — 17.31% , среднелетняя — 24.14% , среднеосенняя — 26.47% , а среднезимняя — 4.87% (данные приведены без статистической погрешности, так как за некоторые месяцы наблюдения имеются всего один или два года). В. В. Симонов с соавторами (1991) для открытых участков моря приводят значения летних соленостей поверхностного слоя 24 – 25% и осенних — 26 – 27% . В этой же работе приведено и пространственное распределение полей солености в различные сезоны года (см. также: Кравец, Полупанов, 1991, Сапожников и др., 2012).

Ионный состав беломорской воды весьма незначительно отличается от океанического. В табл. 4 приведены *хлорные коэффициенты*¹ важнейших ионов.

Как видно, в водах Белого моря снижено содержание калия и брома. Концентрации остальных ионов в Белом море весьма близки к океаническим. К сожалению, эти данные в работах Н. И. Попова с соавторами (1979) и Л. Б. Друмевой (1991) приведены без статистической погрешности, что не позволяет решить вопрос о том, значимы ли указанные различия. В заливах, подверженных сильному влиянию пресного стока, повышено содержание кальция и гидрокарбонатов (Друмева, 1991).

Изотопный состав элементов, входящих в состав минеральных веществ, растворенных в морской воде, для Белого моря практически не изучен. Есть лишь указание на то, что в беломорской воде по сравнению с океанической несколько снижено количество ^{34}S ($\delta^{34}\text{S}$ для Мирового океана составляет $+21.1 \pm 0.8$, а для Белого моря — $+19.1$; $+16.8$; Попов и др., 1979).²

Пространственное распределение термогалинных полей на поверхности в различные сезоны приведено в работе В. В. Симонова с соавторами (1991), а летом 1991 г. — работе Е. В. Солянкина с соавторами (1994). Вертикальное распределение различных гидрофизических и гидрохимических полей име-

¹ Хлорный коэффициент (g_i/Cl) — отношение весовой концентрации g компонента i в граммах на 1000 г морской воды к такой же концентрации хлора.

² δ — величина, описывающая отклонение отношения изотопов от стандарта. Выражается в ‰ и вычисляется по формуле: (отношение изотопов в образце/отношение изотопов в стандарте — 1) × 1000.

Стандартом для отношения $^{34}\text{S} : ^{32}\text{S}$ принята сера метеоритов.

ется в ряде работ (Дерюгин, 1928; Кравец, Полупанов, 1991; Максимова, 1991а; Аржанова и др., 1994; Солянкин др., 1994; Голенко и др., 2003; Кособокова и др., 2004 и др.). Среднемноголетнее распределение температурных полей за все месяцы по данным численного моделирования содержится в работе А. В. Толстикова (2016).

Соленость беломорских вод за исключением самых поверхностных слоев, мало подвержена сезонной динамике, причем амплитуда изменений не превышает приблизительно 2‰ (рис. 7). Лишь в летние месяцы минерализация вод в слое 5÷25 м падает до 25–26‰ по-видимому за счет интенсификации

Таблица 4

**Хлорные коэффициенты важнейших ионов
в океанической и беломорской воде**

Катионы

Регион	Ca ⁺⁺	K ⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺
Океан	0.02058÷0.02155	0.0191÷0.0263	0.0658÷0.0676	0.5476÷0.5576
Белое море	0.0206÷0.02393	0.01643÷0.01874	0.06576÷0.0682	0.5535÷0.5572
Море в среднем	0.0213	0.0179	0.0696	0.5535
Бассейн	0.0199	0.0176	0.0673	0.5548
Онежский залив	0.0243÷0.0316	0.0184÷0.0191	0.0710÷0.0739	0.5739÷0.5921
Двинский залив	0.0270÷0.0510	0.0199÷0.0306	0.0743÷0.0755	0.5347÷0.5651
Мезенский залив	0.0223÷0.0350	0.0190÷0.0250	0.0645÷0.0750	0.5350÷0.5785

Анионы

Регион	Br ⁻	SO ₄ ⁻	HCO ₃ ⁻
Океан	0.00325÷0.0044	0.1393÷0.1420	0.0074
Белое море	0.00134÷0.00377	0.1334÷0.1445	–
Море в среднем	–	0.1438	0.0078
Бассейн	0.0034	0.1390	0.0079
Онежский залив	0.00÷0.0035	0.1704÷0.1737	0.0548÷0.0763
Двинский залив	0.00÷0.0036	0.1776÷0.1959	0.0401÷0.1204
Мезенский залив	0.00÷0.0033	0.1587÷0.1917	0.0529÷0.1000

Примечание. Все сведения в обеих половинах таблицы приведены по данным Н. И. Попова с соавторами, 1979 (две первые строки), и Л. Б. Друмевой, 1991, (последние пять строк).

пресного стока. Наблюдения над зимней поверхностной соленостью в центральных, свободных ото льда частях моря единичны. По данным К. Н. Кособоковой с соавторами (2004) она приближается к 28‰.

Что же касается горизонта 0÷5 м, то с началом ледостава на участках акватории, покрытой устойчивым льдом, под ним начинает накапливаться пресная вода, так как в этих местах отсутствует ветровое перемешивание. В результате там, где в течение всей зимы имеется ледовый покров и вблизи его края, опресняется весь поверхностный слой (рис. 7). Опреснение это весьма значительно, и поверхностная соленость в среднем опускается до 5‰, а в отдельных случаях вода на поверхности может быть практически пресной. Надо

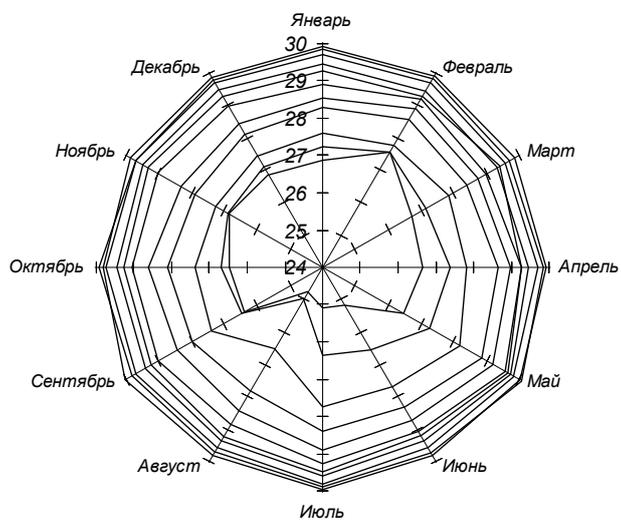
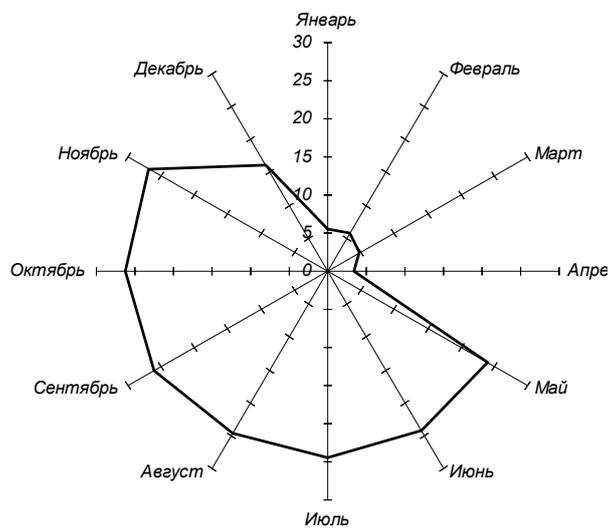


Рис. 7. Годовая динамика солености. По *радиальным осям* — соленость, ‰ на горизонтах 0 – 5 м (А); 10 м, 25 м, 50 м, 75 м, 100 м, 125 м, 150 м, 200 м, 250 м и 300 м (от центра к периферии (Б)). («Ежемесячник»).

полагать, что толщина опресненного слоя зависит от времени, прошедшего с момента ледостава, интенсивности стока в конкретном регионе и площади ледового покрова в данном году.

Сразу же после схода льда под влиянием волнового перемешивания градиенты солености в этом слое выравниваются, и начинается его бурное осолонение. Уже в мае, а тем более в июне, соленость на 0 глубин составляет 24–25%. Как хорошо видно из рис. 8 и 9, динамика опреснения никак не связана с динамикой поступления в море пресной воды. В мае ее объем максимален и составляет 23% от годового количества (вычислено по данным В. В. Елисова, 1997), и, между тем, на этот период приходится и наиболее интенсивное осолонение поверхностных вод. И наоборот: в декабре во время минимального стока идет наиболее сильное опреснение поверхностных слоев подо льдом.

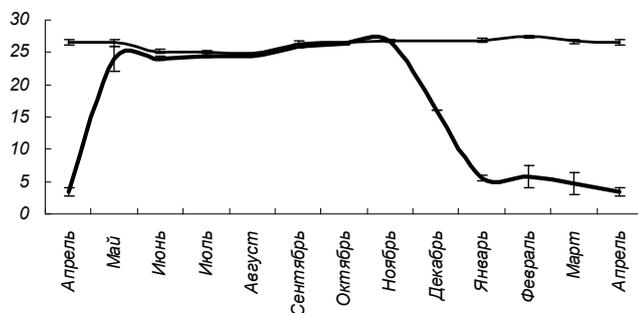


Рис. 8. Помесячная динамика солености на горизонте 5 м (тонкая линия) и на поверхности (толстая линия) в местах с ледовым покровом («Ежемесячник»). По оси абсцисс — время, месяцы; по оси ординат — соленость, ‰. Вертикальными штрихами отмечена статистическая погрешность.

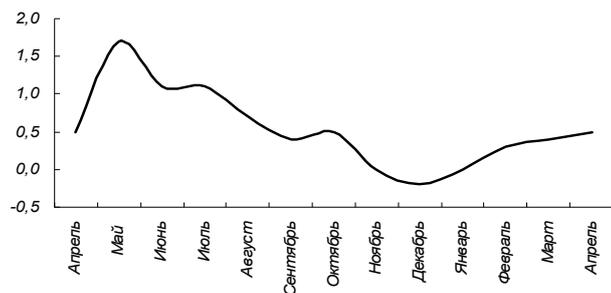


Рис. 9. Годовая динамика поступления в Белое море пресной воды (речной сток + атмосферные осадки — испарение с поверхности). По оси абсцисс — время, месяцы; по оси ординат — объем поступающей пресной воды, км³. (На основании данных В. В. Елисова, 1997).

В связи с этим важно обсудить упомянутое в литературе мнение о том, что весной вследствие паводка на реках и интенсивного таяния снега по берегам и льда на поверхности моря поверхностный слой воды в нем катастрофически опресняется (Зенкевич, 1963). Как уже говорилось, поверхностный слой опресняется сразу же с началом ледостава, а с началом ледохода в апреле–мае бурно осолоняется.

Это хорошо видно по данным «Ежемесячника».

Толщину опресненного слоя на имеющемся в моем распоряжении материале определить достаточно сложно, так как по традиции пробы берут на стандартных гори-

зонтах 0 и 5 м, поэтому при обработке данных получается, что опреснение захватывает весь этот горизонт. На самом деле, по-видимому, толщина опресняющегося слоя не превышает одного метра¹. В тех местах, где ледового покрова нет, нет и зимнего опреснения, и соленость зимой максимальна. В мае поступление в море пресной воды действительно резко увеличивается (около 23% годового стока), но опреснить сколько-нибудь значительно она ничего не может по целому ряду причин:

1. Поступающий в мае пресный сток способен опреснить поверхностный слой, имеющий зимнюю соленость, равную 28‰ (Дерюгин, 1928; Кособокова и др., 2004), толщиной в 1 м только до 26.5‰ (опреснение здесь и дальше рассчитано по данным В. В. Елисова, 1997).

2. Однако 60% весеннего пресного стока приходится на Двину, и практически вся эта вода немедленно уходит в Горло. Там она совершает длительное путешествие с заходом в Мезенский залив и Воронку, возвращается в Горло, смешивается там с баренцевоморской водой и только после этого снова попадает в Белое море (*схему течений см. ниже*). Эта вода, опресненная как раз до 25–26‰, поступает из Горла не на поверхность, а несколько глубже (*см. ниже*) и создает легнее опреснение, единственное, которое прослеживается на сезонном материале для открытых частей моря.

3. Оставшаяся треть весеннего стока может опреснить поверхностный слой только до 26.7‰.

4. Даже если бы весь пресный сток мая попадал в море единомоментно, то и тогда он был бы способен опреснить поверхностный слой только до 25.3‰.

Это расчеты хорошо согласуются с натурными наблюдениями («Ежемесячник»).

Таким образом, широко распространенное мнение о том, что весной поверхностные слои Белого моря опресняются за счет весеннего половодья, таянья льда и стока с берега талых вод (Зенкевич, 1963; Максимова, Чугайнова, 2006; Sukhotin, Berger, 2013 и др.), ошибочно. Эта ошибка основана на наблюдениях на самой поверхности в период ледохода, до того как начинается ветровое перемешивание, и неподкрепленных расчетами интуитивных предположениях о том, что весной пресной воды в море попадает много.

Естественно, в узких губах, где площадь зеркала мала по сравнению с площадью водосбора (например таких, как Чупа или Колвица), при задержке стока льда до середины мая подо льдом может накопиться дополнительная пресная вода, и опресненный слой может на короткое время стать заметно толще, но это — исключение, а не правило. Говорить же о весеннем распре-

¹ Согласно подледным наблюдениям, проведенным автором совместно И. М. Примаковым 21 марта 2007 г., на стандартной точке в устьевой части губы Чупы мощность опресненного слоя не превышала 40 см. Соленость в нем была практически одинакова по всей толщине и составляла около 7.5‰. Область галоклина охватывала слой мощностью 20 см, и к его нижней границе соленость достигала 25‰. Начиная с глубины 1 м она была несколько выше 27‰.

снении Белого моря в целом нельзя. Что же касается зимнего распреснения, то оно наблюдается только в тех местах, где имеется постоянный припай. Как уже говорилось, площадь его не превышает одной десятой площади всего моря, так что и оно является исключением, а совсем не правилом.

Слой воды, захватываемый зимним опреснением, очень незначителен, поэтому средняя соленость по всему столбу воды меняется весьма слабо и круглый год держится приблизительно равной 29.00‰. Если же исключить толщину воды, захваченную сезонной модификацией, то средняя соленость, как уже говорилось, окажется 29.74‰. Это приводит к тому, что вертикальные градиенты солености ($\Delta S/\Delta Z$, где S — соленость, Z — глубина) глубже галоклина крайне незначительны (*подробнее см. ниже*).

Характерную для Белого моря температуру воды так же, как и характерную соленость, следует искать глубже слоя сезонной модификации. Для температуры нижняя ее граница располагается приблизительно на 100 м (см. ниже), а средняя температура воды в слое 100÷340 м по данным «Ежегодника» составляет $-1.39 \pm 0.02^\circ\text{C}$. При этом минимальная температура, зарегистрированная в данном слое, по тому же источнику составляет -1.62°C (август, глубина 250 м).

На поверхности наблюдается значительная сезонная динамика температуры, подробно описанная ниже. Здесь же будет нелишним указать, что среднегодовая температура на нуле глубин составляет 5.00°C , средневесенняя — 6.76°C , среднелетняя — 10.23°C , среднеосенняя — 4.38°C , средnezимняя — -0.21°C («Ежемесячник»). Эти данные приведены без статистической погрешности, так как за некоторые месяцы наблюдения имеются всего один или два года. При этом по тем же данным максимальная температура на поверхности — 17.31°C — наблюдалась в августе (при минимальной для этого месяца в 11.20°C). Средняя температура по всему столбу воды круглый год, за исключением августа, отрицательна, с минимумом в марте–апреле (-1.28°C), а в августе — положительна (0.15°C). Средняя же температура за год по всему столбу составляет -0.7°C («Ежемесячник»).

Обратимся к сезонной динамике температуры вод Центрального желоба. На рис. 10 представлена годовая динамика температуры на различных горизонтах. Хорошо видно, что температурные изменения захватывают верхний 100-метровый слой, причем максимальный прогрев в летнее время наблюдается до глубины 25 м. Чем глубже залегает слой воды, тем слабее он нагревается в течение лета и тем позже температура достигает в нем максимальных значений. Глубже 125 м температура практически стабильна в течение всего года.

Если определить гидрологическую весну как время наиболее интенсивного прогрева, гидрологическое лето как время сохранения максимальных температур, гидрологическую осень как время наиболее интенсивного остывания, а гидрологическую зиму как наиболее холодное время, то несложно выяснить, что все эти сезоны наступают с увеличением глубины со все большим

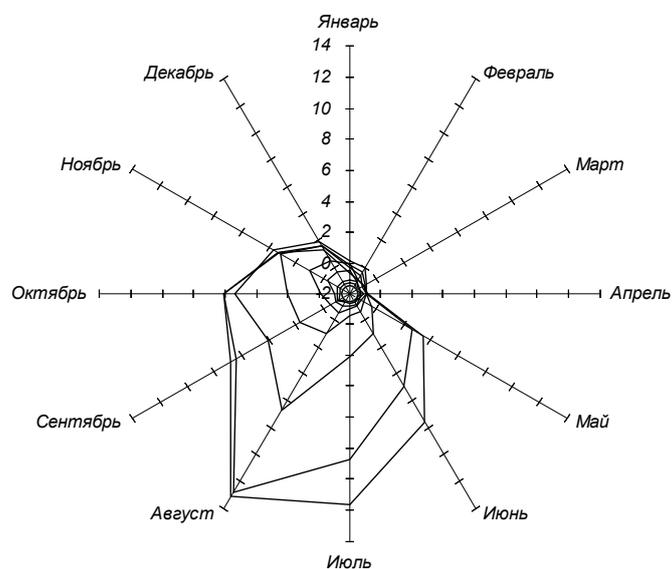


Рис. 10. Годовая динамика температуры. По *радиальным осям* — температура, °С на горизонтах (от периферии к центру) 5 м, 10 м, 25 м, 50 м, 75 м, 100 м, 125 м, 150 м, 200 м, 250 м и 300 м («Ежемесячник»).

опозданием (табл. 5), и лишь в марте на всех без исключения глубинах устанавливается гидрологическая зима. Вертикальные градиенты температуры ($\Delta T/\Delta Z$, где T — температура), особенно летом, до глубины около 100 м выражены вполне отчетливо (*подробнее см. ниже*).

Таблица 5

Гидрологические сезоны на разных глубинах и их приблизительная продолжительность, месяцы (в скобках)

Слой, м	Гидрологический сезон			
	весна	лето	осень	зима
5 ÷ 10	Апрель–июль (4)	Август (1)	Сентябрь–декабрь (4)	Январь–март (3)
10 ÷ 25	Апрель–июль (4)	Август–сентябрь (1)	Октябрь–декабрь (4)	Январь–март (3)
25 ÷ 50	Июль (1)	Август–октябрь (3)	Ноябрь–декабрь (4)	Январь–июнь (4)
50 ÷ 75	Июль–октябрь (1)	Ноябрь (1)	Декабрь–январь (2)	Февраль–июнь (8)
75 ÷ 100	Октябрь (1)	Октябрь–ноябрь (1)	Ноябрь–январь (2)	Февраль–сентябрь (8)
100 ÷ 125	Октябрь (1)	Ноябрь (1)	Декабрь–февраль (2)	Февраль–сентябрь (8)

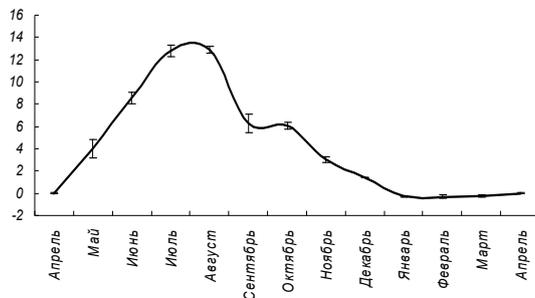


Рис. 11. Помесячная динамика температуры в слое 0÷5 м в местах с ледовым покровом («Ежемесячник»). По оси абсцисс — время, месяцы; по оси ординат — температура, °С. Вертикальными штрихами отмечена статистическая погрешность.

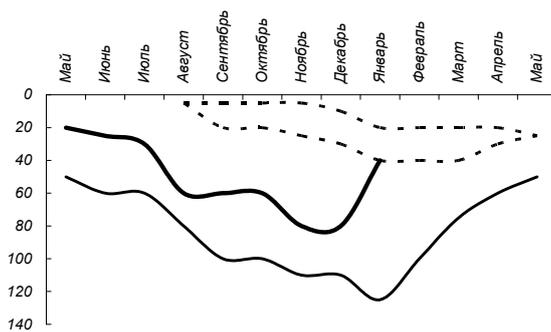


Рис. 12. Глубина залегания вод с температурой 0°С (толстая линия) и -1°С (тонкая линия), а также верхняя и нижняя границы промежуточного теплого слоя (пунктирная линия) («Ежемесячник»). С января по май воды с положительной температурой отсутствуют; теплый промежуточный слой существует с сентября по апрель. По оси абсцисс — время, месяцы; по оси ординат — глубина, м.

бине около 10 м на основании численного моделирования относят к концу сентября. А. Г. Кравец и В. Н. Полупанов (1991) указывают, что К. М. Дерюгин (1928) и А. Н. Пантюлин (1990)¹ связывают возникновение этого слоя с вертикальным

Поверхностные воды в слое 0÷5 м с января по апрель имеют отрицательную температуру, а в мае начинается интенсивное их прогревание (рис. 11), постепенно распространяющееся вглубь. К августу отрицательные температуры отмечаются только с глубины 60 м, в ноябре–декабре холодные воды оказываются дальше всего от поверхности (рис. 12). В августе, с началом остывания поверхностного слоя воды, начинает формироваться температурная инверсия, и возникает так называемый *промежуточный теплый слой*, описанный во многих работах (Дерюгин, 1928; Тимонов, 1947; Надежин, 1969; Симонов и др., 1991; Кравец, Полупанов, 1991; Кособокова и др., 2004, Пантюлин, 2012а).

Этот слой постепенно погружается и остывает (рис. 12, 13), причем к началу мая проследить его уже не удастся. Относительно времени формирования и происхождения теплого промежуточного слоя в литературе существуют различные мнения. В. В. Симонов с соавторами (1991) начало возникновения температурной инверсии на глу-

¹ В литературе эту работу А. Н. Пантюлина цитируют под 1974 г. Это – ошибка. В статье названного автора за 1974 г. год обсуждается не промежуточный теплый слой, а

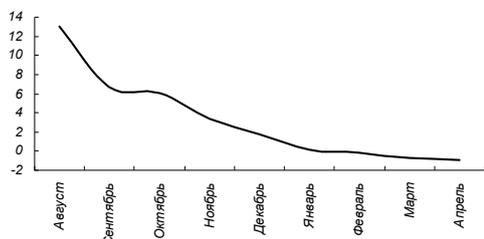


Рис 13. Годовая динамика температуры промежуточного теплого слоя. По оси абсцисс — время, месяцы; по оси ординат — температура, °C («Ежемесячник»).

конвективным или турбулентным обменом, не соглашаются с этими исследователями, считая, что эта структура возникает в начале зимы в результате адвективных процессов — поступления из Горла распределенных и охлажденных баренцевоморских вод. Вопрос этот, таким образом, нуждается в дополнительном исследовании.

Итак, если основная толща беломорской воды характеризуется относительно высокой соленостью (ниже стандартной океанической всего на 5‰) и крайне низкой температурой, то поверхностные воды весьма сильно опреснены (в среднем по отношению к океанической на 7‰ в открытых частях моря и на 15‰ в прибрежных районах), особенно зимой подо льдом (на 30‰), и могут значительно прогреваться летом. Во многих работах (Дерюгин, 1928; Пантюлин, 1974; Симонов и др., 1991) указывается, что температура глубинных вод Белого моря близка к точке замерзания, однако ни в одной из них не указывается, насколько именно.¹ Между тем, разница между температурой глубинных вод и температурой замерзания морской воды при данной солености (и атмосферном давлении) просто ничтожна. Обычно она не превышает одной–двух десятых градуса, но часто измеряется и его сотыми долями. Считаю полезным привести данные о температуре замерзания воды различной солености, наиболее часто встречающейся в Белом море, (табл. 6). При пользовании этой таблицей следует иметь в виду, что в ней не учтена поправка на давление. Впрочем, она не слишком велика, влияет на второй–третий десятичный знак (Попов и др., 1979), и в случае Белого моря для наших целей ею можно пренебречь.

В дальнейшем нам понадобится эталон беломорской воды. В качестве такового примем воду, расположенную на максимальных глубинах 350 м, соленостью 30.000‰, температурой -1.500°C и условной плотностью² 24.145. Та-

промежуточная водная масса, никак не связанная с температурной инверсией, хотя на кривых зависимости температуры от глубины, приведенных в этой статье, слой этот прослеживается. (Подробнее см. ниже).

¹ Сведения, приводимые по этому поводу К. М. Дерюгиным (1928), следует считать устаревшими.

² Условная плотность (σ_t) — величина, описывающая отличие удельного веса морской воды от удельного веса химически чистой воды при 4°C . Вычисляется по формуле $\sigma_t = (s_t - 1) \times 1000$, где s_t — удельный вес морской воды, или ее относительная плотность. Представляет собой отношение веса морской воды при данной температуре к

кую воду мы будем называть *нормальной беломорской водой*. Заметим, что ее температура всего на 0.127°C выше точки замерзания при атмосферном давлении.

Содержание растворенного в воде кислорода для морских организмов — одно из самых ключевых обстоятельств. В связи с этим рассмотрение этого вопроса совершенно необходимо для целей гидробиологии. Следует отметить, что, несмотря на значительную глубину беломорской котловины и мелководность пролива, соединяющего его с Северным Ледовитым океаном, воды Белого моря содержат очень большое количество кислорода до максимальных глубин, что и препятствует развитию в нем сероводородного заражения, столь характерного для других морей с аналогичным профилем дна (таких, например, как Черное и, в известной мере, Балтийское). Причины этого будут рассмотрены далее. Распределение концентрации кислорода на вертикальных разрезах и ее поля в поверхностном слое воды см. В. В. Сапожников и др. (2012).

В табл. 7 приведены концентрации растворенного кислорода в Атлантическом океане и Белом море на различных глубинах. Как хорошо видно, воды

Таблица 6

Температура замерзания морской воды при различных соленостях и нормальном атмосферном давлении

Соленость, ‰	Температура замерзания, °C	
	«Океанографические таблицы», 1975	Попов и др., 1979 (усредненные данные)
24	-1.294	-1.303
25	-1.349	-1.358
26	-1.404	-1.412
27	-1.460	-1.466
28	-1.516	-1.520
29	-1.572	-1.575
30	-1.627	-1.629

весу химически чистой воды при 4°C, принимая удельный вес последней при этой температуре равным 1.000000. (Попов и др., 1979).

Раньше условную плотность рассчитывали на основании формул М. Кнюдсена (Knudsen, 1901). В настоящее время применяют другие, более точные методы, которые дают расхождение с результатами, полученными М. Кнюдсеном, во втором–третьем десятичных знаках. Данные, почерпнутые из «Ежемесячника», рассчитаны старым способом, однако я не стал их пересчитывать, так как для наших целей важно не точное значение условной плотности, а совпадение или несовпадение плотности различных вод. Для этой цели некоторая систематическая неточность не имеет значения, поэтому здесь и в дальнейшем условная плотность приведена по М. Кнюдсену.

Таблица 7

Содержание растворенного кислорода, мл/л

Глубина	Атлантический океан на широте 60–70° (Попов и др., 1979)	Белое море («Ежемесячник»)
0 м	6.99	7.40 ± 0.16
100 м	7.06	7.34 ± 0.13
200 м	6.59	7.17 ± 0.15

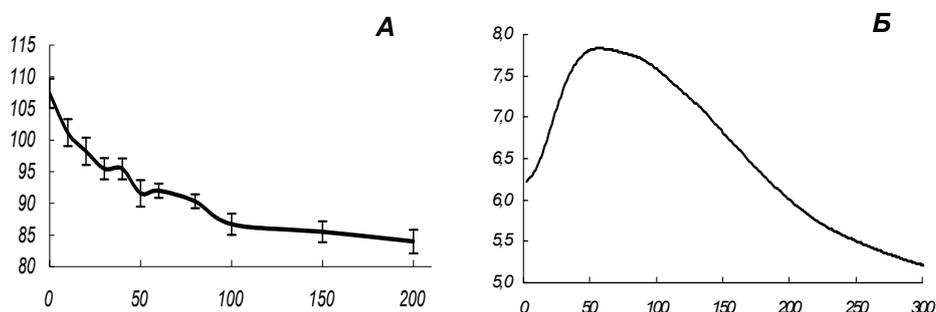


Рис. 14. Зависимость насыщенности беломорской воды кислородом от глубины (А). Среднее за год, «Ежемесячник». По оси абсцисс — глубина, м; по оси ординат насыщенность воды растворенным кислородом, % («Ежемесячник»). Вертикальными штрихами отмечена статистическая погрешность. Зависимость содержания растворенного кислорода в беломорской воде от глубины (Б). По оси абсцисс — глубина, м; по оси ординат — содержание растворенного кислорода, мл/л. (Наши данные, август 2018 г.).

Белого моря содержат больше кислорода, чем даже воды открытой части Атлантики. Это обеспечивает высокую насыщенность беломорской воды кислородом вплоть до самых больших глубин.

Насыщенность вод кислородом,¹ естественно, максимальна в поверхностных слоях и несколько снижается с глубиной (рис. 14А). Аналогичные данные

¹ Насыщенность воды кислородом измеряется как отношение в процентах наблюдаемого содержания кислорода (в миллилитрах в литре морской воды) к его равновесному содержанию в морской воде данной температуры и солёности на разделе вода/воздух при нормальном атмосферном давлении (а не к максимально возможной растворимости при данной температуре, солёности и давлении при условии отсутствия контакта с атмосферой, что было бы наиболее корректно). При таком определении неудивительно, что насыщенность воды кислородом нередко оказывается больше 100%. К тому же, большая растворимость кислорода в холодной воде при высоком давлении часто создает иллюзию снижения его концентрации на глубине. Нечёткость обсуждаемого показателя обуславливает его редкое использование в океанографической практике, однако в гидробиологической литературе он широко применяется, поэтому я и привожу эти данные применительно к Белому морю.

были получены и раньше (Трофимов, Голубчик, 1947). Эту же закономерность отмечает и М. П. Максимова (1991а, б), объясняя ее тем, что глубинные воды Белого моря формируются из зимних баренцевоморских, обедненных кислородом, а воды промежуточного слоя (глубин залегания которого она не указывает), — из поверхностных баренцевоморских летних. Объяснение это спорно, так как все беломорские воды формируются в Горле из вод баренцевоморского происхождения, залегающими в Баренцевом море в основном на глубинах 10÷50 м и глубже, в процессе их смешения с поверхностной водой, вытекающей из Белого моря (Наумов, Федяков, 1991) (*подробнее об этом см. ниже*). При этом зимой в более холодной воде должно растворяться больше кислорода, чем летом (сезонные различия в солености для баренцевоморских вод крайне незначительны).

В августе 2018 г. автором с коллегами О. Н. Савченко и Н. В. Усовым впервые для Белого моря получены полные профили содержания в воде кислорода от поверхности до глубины 300 м с шагом 1 м (рис. 14Б). Максимальное содержание отмечено на глубине приблизительно 60 м, далее оно постепенно снижается, но все равно остается довольно высоким, хотя и ниже, чем по данным «Ежемесячника».

Баланс кислорода в Белом море изучен еще совершенно недостаточно. Принято считать, что основная его часть поступает с водой, приходящей из Баренцева моря, сильно аэрируемой в Горле. Второй его источник — пресный сток. По данным М. П. Максимовой (1991б), приход кислорода за счет фотосинтеза составляет 10% от общего содержания, а на окислительные процессы расходуется 20%.

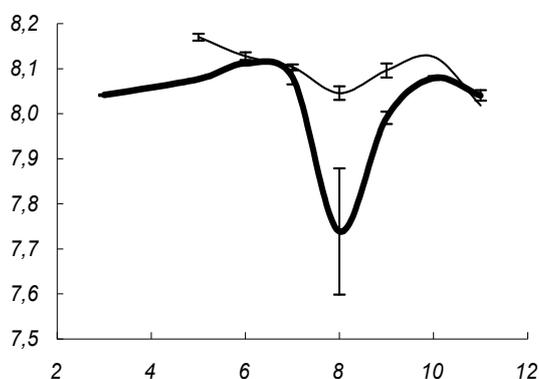


Рис. 15. Годовая динамика pH беломорских вод в Бассейне (тонкая линия) и в Горле (жирная линия). По оси абсцисс — время, месяцы; по оси ординат — значение pH. Вертикальными штрихами отмечена статистическая погрешность.

Средняя величина pH беломорской воды (8.102 ± 0.004 , все глубины с июня по ноябрь; в Горле — 8.020 ± 0.014 ; «Ежемесячник») неотличима от таковой в Атлантике (8.1; глубина 2000 м; широта 50°N ; Попов и др., 1979). Сходные величины для апреля–мая приводят А. В. Трофимов и Я. Л. Голубчик (1947).

Судя по данным «Ежемесячника», pH в августе и ноябре несколько снижается, особенно в Горле (рис. 15). Закисление вод Центрального желоба и Горла в августе сомни-

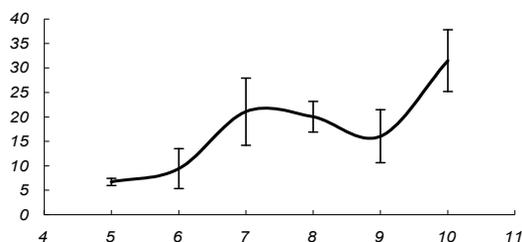


Рис. 16. Годовая динамика нитратного азота в водах Белого моря («Ежемесячник»). По оси абсцисс — время, месяцы; по оси ординат — содержание нитратного азота, мкг/л. Вертикальными штрихами отмечена статистическая погрешность.

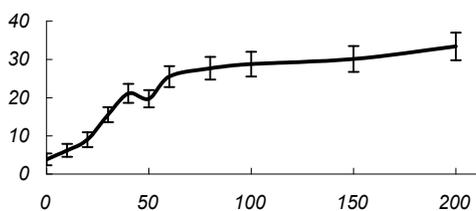


Рис. 17. Зависимость содержания нитратного азота от глубины в беломорских водах («Ежемесячник»). По оси абсцисс — глубина, м; по оси ординат — содержание нитратного азота, мкг/л. Вертикальными штрихами отмечена статистическая погрешность.

тобентоса необходимы минеральные соли ряда элементов, важнейшие из которых принято называть *биогенными*. К ним в первую очередь относятся анионы азота, фосфора и кремния. Свободный азот и азот органических соединений трудно доступны растениям, поэтому для их жизнедеятельности лимитирующими оказываются в первую очередь соли азотной кислоты — нитраты. Белое море обеднено этими солями. Если в воде океанов содержится от 1 до 600 мкг минерального азота (в основном — нитратного, в составе аниона NO_3^-) на литр воды с модой около 300 мкг (Попов и др., 1979), то в беломорских водах нитратный азот представлен в среднем 19.64 ± 0.93 мкг/л («Ежемесячник»¹). Это обстоятельство должно серьезно лимитировать вегета-

тельно, так как основано на немногочисленных данных всего одного года; к тому же на картах, приводимых М. П. Максимовой (1991a), оно не прослеживается. Ноябрьское снижение рН, рассчитанное по материалам нескольких лет, возможно, более вероятно, тем более что оно отвечает сниженным значениям этого показателя в марте, на что указывает и М. П. Максимова (1991a). Впрочем, в Центральном желобе весеннего снижения рН по данным «Ежемесячника» не наблюдается. Очевидно, что данный вопрос требует дополнительного изучения.

В любом водоеме для жизнедеятельности фитопланктона и фи-

¹ По данным А. В. Трофимова и Я. Л. Голубчика (1947) в конце апреля 1934 г. в Центральном желобе в поверхностных водах содержалось около 50 мкг/л нитратов, причем оно увеличивалось с глубиной, достигая на максимальных глубинах почти 80 мкг/л. М. П. Максимова (1991a) указывает, что среднее содержание нитратного азота в беломорских водах составляет около 40 мкг/л.

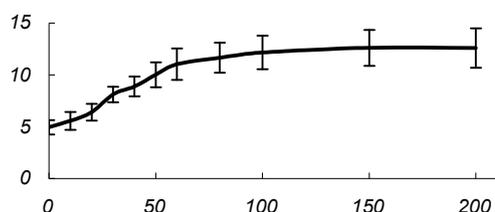


Рис. 18. Зависимость содержания фосфора от глубины в летние месяцы (июль, август, сентябрь) («Ежемесячник»). По оси абсцисс — глубина, м; по оси ординат — содержание фосфора, мкг/л. Вертикальными штрихами отмечена статистическая погрешность.

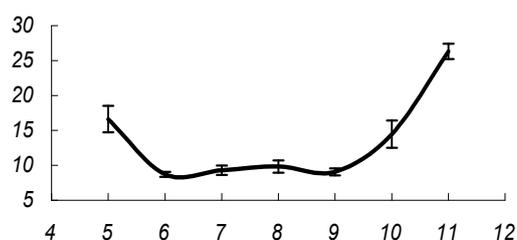


Рис. 19. Годовая динамика фосфора («Ежемесячник»). По оси абсцисс — время, месяцы; по оси ординат — содержание фосфора, мкг/л. Вертикальными штрихами отмечена статистическая погрешность.

поверхности в центре моря составляют $10 \div 20$ мкг/л. По материалам же «Ежемесячника» весной и в начале лета воды Белого моря до глубин $10 \div 20$ м вообще лишены нитратов (аналитический ноль), что и дает снижение для мая, вычисленное для всего водного столба, до 6.71 ± 0.73 мкг/л (см. рис. 17). Приводимые ею концентрации порядка 60 мкг/л для горизонта 250 м (Максимова 1991a) и 90 мкг/л для горизонта 300 м (Максимова (1991b)) тоже значительно превышают данные «Ежемесячника», которые дают около 30 мкг/л.

В отличие от азота фосфор (в составе фосфатного аниона HPO_4^{--}) в том или ином количестве обнаруживается в водах Белого моря на любых глубинах во все месяцы, для которых в моем распоряжении имеются фактические данные. Это значит, что, скорее всего, не он выступает в роли лимитирующего фактора для развития фитопланктона. Впрочем, В. В. Сапожников с соавторами (2012) считает, что в Кандалухе, в зонах шлейфов стока Онеги и Се-

цию водорослей, в первую очередь фитопланктона с его высокой скоростью оборота биомассы. Как хорошо видно на рис. 16, для весенних месяцев, когда наблюдается пик цветения фитопланктона, содержание нитратного азота минимально. Прослеживается изымание азота из воды фитопланктоном и на графике зависимости его количества от глубины (рис. 17). Нетрудно видеть, что в фотическом слое его концентрация практически на порядок ниже, чем в глубинных водах. Аналогичные результаты получены в процессе апрельской и июньской съемок группой исследователей из ВНИРО (Сапожников и др., 2012a; рис. 2 и 3 этой работы).

Приведенные выше данные серьезно расходятся со сведениями М. П. Максимовой (1991b), которая указывает, что весенние концентрации нитратного азота на

верной Двины, а также вдоль Поморского, северной части Летнего и западной части Терского берегов концентрация фосфатов в фотическом слое летом недостаточна для полной утилизации кремния. Таким образом, они играют в этих регионах роль лимитирующего фактора. На материале «Ежемесячника» сколько-нибудь заметная зависимость содержания фосфатного фосфора от глубины отмечена только для июля, августа и сентября (рис. 18). По сведениям, приводимым М. П. Максимовой (1991б), на глубине 300 м в три-четыре раза больше фосфатов, чем на поверхности, что отвечает и данным «Ежемесячника» с той лишь разницей, что по материалам «Ежемесячника» на перепаде глубин 0÷200 м диапазон содержания фосфора составляет 5÷13 мкг/л, а М. П. Максимова (1991б) для перепада глубин 0÷300 м приводит цифры, близкие к 10÷40 мкг/л. Это несколько расходится с данными, приведенными в ее другой работе (Максимова, 1991а), где на перепаде глубин 0÷250 м указывает диапазон концентраций фосфора, близкий к 15÷25 мкг/л.

Среднегодовое содержание фосфора, усредненное по всему столбу воды, по данным «Ежемесячника» составляет 12.14 ± 0.59 мкг/л. Близкие величины для апреля 1934 г. приводят А. В. Трофимов и Я. Л. Голубчик (1947). В целом содержание фосфатов в беломорских водах существенно ниже, чем в Мировом океане (70 мкг/л; Попов и др., 1979).

Годовая динамика содержания фосфора в водах Белого моря приведена на рис. 19. Видно, что в период с июня по сентябрь, в основное время вегетации, концентрация этого аниона заметно снижена. Это расходится с данными М. П. Максимовой (1991а, б), приводящей сведения о том, что весной на поверхности содержится 5÷10, летом — 15, а осенью — 10÷15 мкг фосфора в литре морской воды, т. е. на лето приходится пик их содержания, а не минимум, как следует из данных «Ежемесячника».

Кремний морской воды представлен в основном ортокремневой кислотой — H_4SiO_4 . По данным «Ежемесячника» его общее содержание в беломорской воде (555.31 ± 33.32 мкг/л) заметно ниже, чем в среднем для океанов (1000 мкг/л; Попов и др., 1979), хотя в июне на глубинах свыше 100 м зарегистрировано содержание этого биогенного элемента в количестве равном, или даже несколько превышающем средние значения для океанических вод.

Содержание кремния, по-видимому, несколько растет с глубиной, однако на имеющемся в моем распоряжении материале эта тенденция статистически незначима. На увеличение концентрации этого элемента в придонных слоях глубоководной части моря указывает и М. П. Максимова (1991б), однако и на ее материале (Максимова, 1991а) статистическая значимость этого увеличения сомнительна.

По данным «Ежемесячника» содержание кремния (в среднем для всего водного столба) падает с июня по октябрь (рис. 20). Это предполагает рост его концентрации в морской воде осенью и зимой, однако данные такого рода в «Ежемесячнике» отсутствуют. По данным М. П. Максимовой (1991а, б) со-

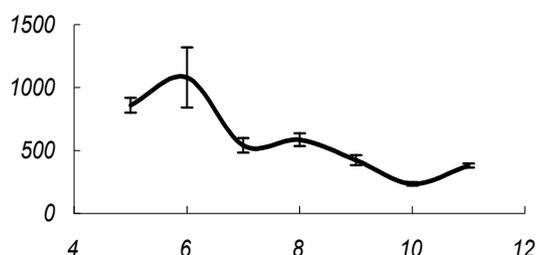


Рис. 20. Годовая динамика кремния («Ежемесячник»). По оси абсцисс — время, месяцы; по оси ординат — содержание кремния, мкг/л. Вертикальными штрихами отмечена статистическая погрешность.

в поверхностных водах, в основном азот. Данные «Ежемесячника» говорят о другом. По этим материалам азот оказывается в минимуме весной, фосфор — летом, а кремний — осенью. Какой из этих элементов оказывается лимитирующим в разные сезоны года, — предстоит выяснить. Ясно лишь, что если концентрация нитратного азота действительно падает до аналитического нуля в поверхностных водах, то его лимитирующая роль весной несомненна. И. А. Налетова и В. В. Сапожников (1993) отмечают, что в июне–июле 1991 г. на большей части акватории Белого моря лимитирующим элементом был кремний, в западной части Бассейна и Кандалакшского залива — фосфор, а в двух небольших участках Двинского и Кандалакшского заливов — азот. При этом Н. В. Аржанова с соавторами (1994) также указывают на лимитирующую роль кремния в летнее время и подчеркивают, что азот, скорее всего, летом не является лимитирующим фактором для развития фитопланктона. К аналогичным выводам приходит и В. В. Сапожников с соавторами (2012).

Усредненное весовое (стехиометрическое) соотношение биогенных элементов в беломорской воде заметно отличается от океанического. Это соотношение в последовательности Si : N : P в водах Мирового океана составляет 14.3 : 7.1 : 1.0 (Попов и др., 1979) или 20.0 : 7.2 : 1.0 (Максимова, 1991а, б). В Белом же море оно заметно сдвинуто в сторону обеднения азотом и фосфором — 57.0 : 2.0 : 1.0 («Ежемесячник»), 25.0 : 2.4 : 1.0 (Максимова, 1991а) или 21.0 : 2.7 : 1.0 (Максимова, 1991б). Данные, полученные В. В. Сапожниковым с соавторами (2012а, б), трудно сравнивать с приведенными выше, так как в них включен аммонийный азот, а получены они были в апреле, т. е. фактически зимой, в отличие от среднегодовых «Ежемесячника» и летних М. П. Максимовой. С учетом этих оговорок они ближе к первым, чем ко вторым. При этом необходимо помнить, что абсолютное количество кремния в Белом море в среднем вдвое ниже, чем в океане.

Баланс биогенных элементов практически не изучен. Есть указания на то, что 80% их них доставляется баренцевоморскими водами, а 20% — береговым

держание кремния в поверхностных водах Белого моря весной, летом и осенью довольно стабильно и составляет около 300 мкг/л.

М. П. Максимова (1991б), обсуждая роль биогенных элементов для жизнедеятельности фитопланктона, пишет, что его продуктивность во второй половине лета контролируют питательные соли, содержащие

стоком (Максимова, 1991б). По данным того же автора межгодовая изменчивость основных гидрохимических характеристик превышает сезонную.

Состав взвешенного и растворенного органического вещества, его сезонная динамика и баланс изучены еще крайне недостаточно (Максимова, 1991б; Агатова, Торгунова, 1998; Бергер, 2007; Агатова и др., 2012).

Глава 5. Структура вод Центрального желоба и ее сезонная динамика

Под структурой вод водоема обычно понимают вертикальное и горизонтальное распределение водных масс. Нас будет интересовать вопрос о распределении в Белом море слоев воды различной температуры и солености, т. е. вертикальная структура, а также происхождение этих слоев. Горизонтальная структура вод уже вкратце обсуждалась в разделе «Районирование Белого моря», в тех его местах, где шла речь о фронтальных областях, принимавшихся в качестве естественных границ между отдельными районами. В этом разделе пойдет речь исключительно о вертикальной структуре вод глубоководной области Центрального желоба.

Эта структура уже давно обсуждается в литературе. Следует иметь в виду, что при этом нередко употребляют неточное выражение *структура вод Белого моря*. Такое словоупотребление дает основание думать, что вертикальное распределение основных гидрологических характеристик одинаково для всей интересующей нас акватории. Между тем, воды Центрального желоба, в отличие от таковых Онежского залива и Северной части моря, значительную часть года стратифицированы по температуре и солености, поэтому так важна точность используемого термина. Структура вод нестратифицированных областей изучена относительно слабо, и соответствующего материала имеется немного. Кое-какие особенности их гидрологического режима будут рассмотрены ниже.

Первым исследователем, который обратил внимание на особенности вертикального распределения температуры и солености в летние месяцы и описал стратификацию беломорских вод по этим характеристикам, был, Н. М. Книпович (1893, 1894, 1896, 1906). Со времен его исследований в литературе установилась концепция двуслойной структуры вод Центрального желоба. Идеи Н. М. Книповича поддержали и развили К. М. Дерюгин (1928) и В. В. Тимонов (1950). К. М. Дерюгин (1928) впервые обратил внимание на то, что зимой на глубинах около 40–50 м обнаруживается инверсия температурной стратификации и предположил, что более теплый горизонт, впоследствии получивший название *промежуточного теплого слоя* (Тимонов, 1947; Пантюлин, 1990; Тимонов и др., 1991; Кравец, Полупанов, 1991; Кособокова и др., 2004), служит нижней границей области зимней конвекции. Основываясь на взглядах К. М. Дерюгина, В. В. Тимонов (1947, 1950) построил весьма убедительную схему двуслойной структуры вод беломорской котловины и процессов, ее формирующих. Эта схема было подвергнута сомнению А. Н. Пантюлиным (1974, 1990), который, воспользовавшись методом T, S, z -кривых и концепцией водных масс, разработал трехслойную модель вод Центрального желоба. Названные работы положили начало продолжительной дискуссии между сторонниками традиционных (Бабков, Голиков, 1984; Кра-

вед, Полупанов, 1991; Бабков, 1998; Наумов, Федяков, 1993 и др.) и новых (Беклемишев и др., 1975, 1977, 1980; Максимова, 1991а, б; Деев, 2005б и др.) взглядов на структуру вод Центрального желоба. Поскольку структура вод тесно связана с их происхождением и распределением донной фауны и флоры, на этом вопросе следует остановиться подробнее.

В отечественной литературе обычно используется определение водной массы, данное А. Д. Добровольским (1961): «Водной массой следует называть некоторый, сравнительно большой объем воды, формирующийся в определенном районе Мирового океана — очаге, источнике этой массы,— обладающий в течение длительного времени почти постоянным и непрерывным распределением физических, химических и биологических характеристик, составляющих единый комплекс, и распространяющихся как одно единое целое».

В этой же работе А. Д. Добровольский приводит ряд других определений и комментариев, без которых использование понятия *водная масса* делается затруднительным. Эти определения и комментарии, которые можно рассматривать как краткое изложение основной концепции, тоже необходимо процитировать (*разрядка в цитатах всюду А. Д. Добровольского; А. Н.*).

—«Часть объема водной массы с наиболее отчетливыми индексами является ядром этой водной массы. Такое ядро, естественно, образуется в области формирования водной массы, в очаге. Очаги эти расположены главным образом в областях с устойчивыми метеорологическими условиями».

—«Из очагов формирования водные массы течениями переносятся в другие районы, причем по пути под влиянием внешних условий могут изменяться характеристики их, т. е. будет происходить их трансформация. При этом характеристики в ядре водной массы будут изменяться медленнее, чем в периферийных областях».

—«Изменение индексов в связи с годовым циклом можно назвать трансформацией сезонной. В результате сезонной трансформации в некоторых районах, особенно в морях умеренных широт, могут происходить очень большие изменения характеристик, т. е. индексы водных масс могут очень резко различаться в различные сезоны ... В таком случае точнее говорить не о зимней и летней водных массах, ... а зимней и летней модификациях, разновидностях одной водной массы».

—«... во многих случаях встречаются водные массы с резко различными характеристиками ... Тогда между водными массами образуется резко выраженная пограничная область с большими горизонтальными градиентами характеристик. Такая область носит название фронтальной».

—«Фронтальные поверхности (области) распространяются от свободной поверхности моря в толщу воды наклонно, но далеко от горизонтального ... Эти области разделяют поверхностные водные массы друг от друга в горизонтальном направлении».

—«Разделение же в вертикальном направлении водных масс, расположенных на разных глубинах, происходит по почти горизонтальным поверхно-

стям, нередко также отличающимся большими градиентами. По существу это тоже фронтальные поверхности, однако так их не принято называть, а пользуются терминами “слой скачка”, “максимум устойчивости”, “термоклин”».

—«Сочетание в пространстве водных масс и границ между ними, в том числе и фронтальных областей, составляет структуру вод отдельных районов океана».

В данной работе, основываясь на приведенной выше концепции А. Д. Добровольского, под *трансформацией* водных масс я буду понимать их необратимые изменения, которые в принципе могут привести к формированию новой водной массы, под *модификацией* — обратимые изменения (в частности сезонные), которые к возникновению новых масс не приводят.

Словесные формулировки, как бы ни были они точны, всегда дают возможность для различных трактовок и толкований. Это, в свою очередь, позволяет разным исследователям, не выходя за рамки дефиниций, строить весьма различные модели изучаемых явлений. Применительно к структуре вод Белого моря можно отметить, что разные авторы указывают для него значительно различающееся количество водных масс. Одни исследователи, следуя классической концепции Н. М. Книповича¹ выделяют в Центральном желобе две расположенные одна над другой водные массы (Бабков, Голиков, 1984; Кравец, Полупанов, 1991; Бабков, 1998; Наумов, Федяков, 1993), другие, следуя результатам формального анализа термогалинных характеристик — три (Пантюлин, 1974, 1990; Деев, 2005б). Возможны, однако, и принципиально другие подходы. Так, В. В. Елисов (1999) рассматривает всю воду Белого моря как результат смешения в разных пропорциях трех водных масс различного происхождения — речных, баренцевоморских и собственно беломорских. Наконец, применяя комбинированный подход и методы многомерной классификации можно выделить в Белом море целых восемь водных масс (Тушев, Мацебула, 1991). Важно при этом отметить, что все названные авторы согласны в одном: воды Белого моря представляют собой результат смешения трансформированных речных вод с баренцевоморскими.

Очевидно, что для решения вопроса о структуре вод Центрального желоба недостаточно просто ориентироваться на словесные формулировки. Для этого требуется математическая формализация. Одним из наиболее мощных методов такой формализации, основанным на концепции водных масс, является *T, S*-анализ (для вертикально расположенных масс — *T, S, z*-анализ). Основы *T, S*-анализа были заложены трудами Б. Хелланд-Хансена (Helland-Hansen, 1912, 1918), и этот метод интенсивно совершенствовался на протяжении всего XX столетия.

Основная идея, на которой основан *T, S*-анализ, заключается в поиске градиентов температуры и солености, т. е. либо фронтальных областей (разде-

¹ Необходимо напомнить, что выражение *водная масса*, употребляющееся в трудах К. М. Дерюгина и В. В. Тимонова, написанных ранее работ А. Д. Добровольского, не несло того смысла, который мы вкладываем него сейчас.

ляющих водные массы по горизонтали), либо слоев скачка (разделяющих их по вертикали). Откладывая на координатных осях значения температуры и солёности, получают облако точек. Если эти значения (*термогалинные индексы*) близки между собой, то точки ложатся компактно; если же облако точек вытягивается, то это говорит о наличии градиента либо температуры, либо солёности, либо обеих характеристик. Если смешиваются две различные воды, то возникает *T, S-прямая*, координаты конечных точек которой соответствуют термогалинным индексам ядер этих вод. При смешении большего количества водных масс на графике получается либо ломаная, либо кривая линия, называемая *T, S-кривой*. Обозначив на *T, S-кривой* глубины, с которых были взяты пробы воды (это — отдельные точки графика), мы получаем *T, S, z-кривую*. Число перегибов (*экстремумов*) таких кривых плюс две конечные точки равняется числу смешивающихся водных масс. Строгий математический анализ *T, S-кривых* довольно сложен, однако для наших целей достаточно простого графического метода поиска термогалинных индексов ядер смешивающихся масс, глубин залегания их ядер и границ между водными массами. Метод этот, подробно описанный О. И. Мамаевым (1970), сводится к следующему. К двум ветвям *T, S-кривой* проводятся касательные, и координаты точки их пересечения соответствуют термогалинным индексам ядра водной массы, промежуточной между двумя другими. Общие точки касательных и обеих ветвей кривой соединяются, и таким образом получается треугольник, называемый *треугольником смешения*. Среди его основных свойств одно имеет для нас принципиальное значение. Если мы изучаем смешение горизонтальных слоев воды, то с его помощью несложно найти их

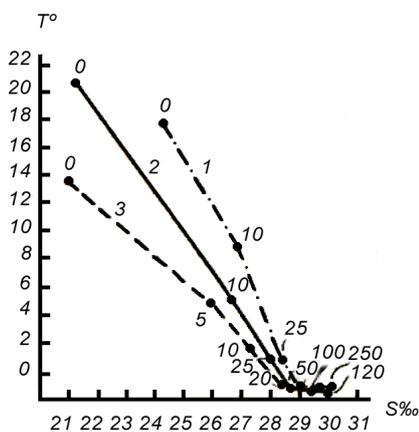


Рис. 21. *T, S, z-кривые* для трех станций, взятых летом 1972 г. По *оси абсцисс* — солёность; по *оси ординат* — температура. Числа вдоль кривых — глубины, м. (По: Пантюлин, 1974).

границы и глубину, на которой залегают ядра этих слоев. *Главная медиана* треугольника смешения пересекает *T, S, z-кривую* в точке, соответствующей глубине залегания ядра промежуточной водной массы. Эта медиана разделяет треугольник на два других, в которых тоже можно провести медианы, называемые *побочными медианами* треугольника смешения. Побочные медианы пересекают *T, S, z-кривую* в точках, отвечающих границам между водными массами, что позволяет рассчитать глубину их залегания. Теоретические обоснования этих построений содержатся в упомянутой выше работе О. И. Мамаева.

Проанализируем T, S, z -кривые (рис. 21), приведенные в работе А. Н. Пантюлина (1974), и рассмотрим характеристики выделенных им водных масс. Глубинная водная масса в его работе не описана, но очевидно, что ее ядро, залегающее на максимальной глубине Белого моря (350 м), представляет собой нормальную беломорскую воду с термогалинными индексами $T = -1.5^{\circ}\text{C}$ и $S = 30\text{‰}$. Характеристики ядра поверхностной водной массы А. Н. Пантюлин тоже не приводит, по их несложно снять с приведенного им графика. Считая, что ядро этой массы залегает на глубине 0 м, и, усредняя координаты конечных точек всех трех кривых, получаем $T = 17.7^{\circ}\text{C}$ и $S = 23.7\text{‰}$. Столь высокая температура в ядре поверхностной водной массы легко объясняется тем, что лето 1972 г., когда проводились работы, было аномально жарким.

Основное внимание в работе А. Н. Пантюлина уделяется промежуточной водной массе. Считая, что форма полученных T, S, z -кривых свидетельствует о том, что процессы смешения водных масс находятся в самом начале, и, по сути дела, мы имеем дело не с кривой, а с ломаной линией, он не строит треугольников смешения, определяя термогалинные индексы ядра ($T = -1.0^{\circ}\text{C}$, $S = 28.5\text{‰}$) и глубину его залегания (50 м) непосредственно по точке перегиба. Формирование промежуточной водной массы А. Н. Пантюлин объясняет процессами зимнего конвективного перемешивания, причем нижняя граница конвекции совпадает и с нижней границей ядра. Таким образом, мы можем заключить, что в своей глубоководной части промежуточная водная масса представлена только водами ядра; следовательно, глубже сразу же начинаются воды глубинной массы, и слой смешения этих двух масс должен быть весьма тонким. Поскольку ядро промежуточной водной массы залегает на глубине, до которой доходит зимняя конвекция, то очевидно, что глубже поверхностные опресненные воды проникнуть не могут, поэтому А. Н. Пантюлин считает эту глубину нижней границей галоклина. Ни верхняя граница ядра, ни пограничная область между промежуточной и поверхностной водной массами в работе А. Н. Пантюлина не обсуждаются, но в трудах, посвященных соответственно распределению бентоса трехслойной структуре вод Белого моря (Беклемишев и др., 1975, 1977, 1980; Семенова, 1983), они проводятся. В этих работах принимается, что ядро поверхностной водной массы залегает на глубинах от 0 до 10 м, далее приблизительно до 17 м идет область смешения. Глубины от 17 до 50 м занимает промежуточная водная масса, между 50 и приблизительно 110 м имеется вторая зона смешения и, наконец, далее до самых больших глубин — глубинная водная масса. Такова в конечном итоге модель структуры вод Центрального желоба, предложенная А. Н. Пантюлиным.¹ Уместно заметить, что наличие достаточно обширной зоны смешения между промежуточной и глубинной водными массами в окончательном варианте этой модели не получает объяснения.

¹ В работе Н. Л. Семеновой (1983) приводятся несколько иные, хотя и близкие глубины залегания ядер названных водных масс.

Считая, что границы между описанными водными массами располагаются приблизительно посередине зон смешения (в общем случае это не так, но в нашем распоряжении нет данных для того, чтобы определить их точнее), мы можем принять, что граница между поверхностной и промежуточной водными массами в понимании А. Н. Пантюлина проходит на глубине около 14 м, а между промежуточной и глубинной — около 80 м.

Имеет смысл построить T, S, z -кривые по данным «Ежемесячника» за летние месяцы и сравнить полученные результаты с данными А. Н. Пантюлина (рис. 22). Как видно из этого рисунка, усредненные за несколько лет кривые отличаются от тех, которые были получены для лета 1972 г. В этом нет ничего удивительного. Во-первых, в работе А. Н. Пантюлина приведены кривые, построенные на данных конкретных станций; во-вторых, он работал в аномально жарком году, что сказалось и на термогалинных индексах поверхностной воды, и на всем ходе кривых. На полученных усредненных T, S, z -кривых построим треугольники смешения и найдем термогалинные индексы ядра того слоя, который А. Н. Пантюлин называет *промежуточной водной массой*, а также его мощность и границы. Полученные результаты приведены в табл. 8.

Графический метод решения поставленной задачи, который я использовал, не слишком точен, однако и с его помощью полученные результаты говорят о том, что характеристики исследуемого слоя воды в течение летних месяцев, с одной стороны, действительно близки к тем, которые получил А. Н. Пантюлин, а с другой — вызывают недоумение. Если рассматриваемый слой — в самом деле самостоятельная водная масса, то за счет чего в таком случае она так серьезно остывает в августе, в то самое время, когда идет достаточно интенсивный прогрев как раз этих глубин (см. табл. 5 и рис. 9)?

О. И. Мамаев (1970, стр. 246) подчеркивает, что «... каждый раз анализ T, S -кривых представляет исследовательскую задачу (*курсив автора, АН*), а не просто этап стандартной обработки». Воспользовавшись этим советом и идеями А. Д. Добровольского, согласно которым на границах водных масс должны наблюдаться высокие градиенты термогалинных индексов, исследуем, на каких глубинах они обнаруживаются в разные месяцы. Для этой цели продифференцируем ежемесячные вертикальные профили температуры и солёности, построенные по усредненным данным «Ежемесячника», представив их в конечных разностях. Экстремумы первой разности индексов (их градиента) укажут нам глубину залегания слоя скачка, а экстремумы второй разности обозначат его границы. Полученные результаты приведены в «Приложении» к этой главе (графики для декабря представляют собой экстраполяцию, поскольку, как было сказано выше, фактический материал для этого месяца в «Ежемесячнике» отсутствует).

Необходимо помнить, что зимой гидрологические работы проводились со льда, поэтому полученные результаты отражают структуру вод, находящихся под припаем. Это сказывается на верхнем слое, подверженном влиянию пресного стока. На основной акватории моря зимние гидрологические процессы в этом слое, скорее всего, протекают иначе, но соответствующие данные, которые могли это показать, в нашем распоряжении отсутствуют.

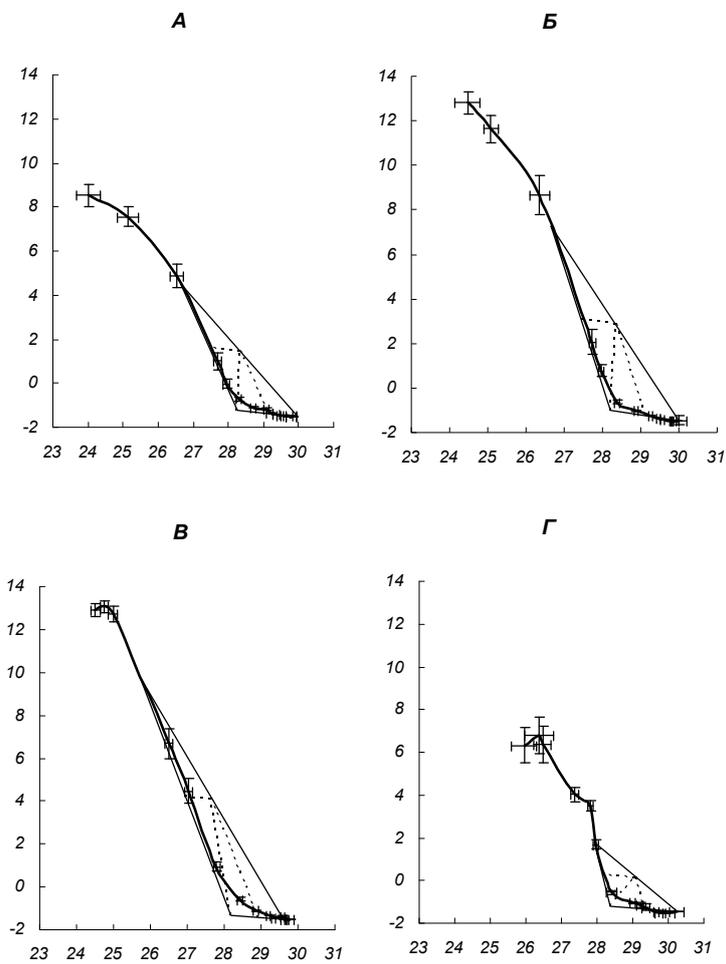


Рис. 22. T, S, z -кривые для летних месяцев (А — июнь, Б — июль, В — август, Г — сентябрь) по средним значениям на стандартных горизонтах (для всех месяцев, кроме сентября, более чем по 35 серий, сентябрь — 21 серия; аномальный 1966 г. исключен). Погрешность показана отрезками, параллельными осям. Точки сверху вниз: 0, 5, 10, 20, 40, 50, 60, 75, 80, 100, 125, 150, 200, 250, 300 и 340 м. На всех кривых построены треугольники смещения с главными и побочными медианами. По оси абсцисс — соленость, ‰; по оси ординат — температура, °С. («Ежемесячник»).

Таблица 8

Динамика термогалинных индексов и глубины в метрах залегания ядра слоя воды, который А. Н. Пантюлин (1974) считает промежуточной водной массой

Месяц	Температура, °С	Соленость, ‰	Верхняя граница, м	Ядро, м	Нижняя граница, м	Мощность, м
Июнь	-1.20	28.24	20	50	100	80
Июль	-1.02	28.19	20	40	80	60
Август	-1.33	28.17	30	60	100	70
Сентябрь	-1.20	28.36	60	80	125	70
По Пантюлину, 1974	-1	28.5	14	50	80	66

Как отчетливо видно на рис. 23, большую часть года термоклин и галоклин залегают на заметно разных глубинах, что и создает впечатление промежуточной водной массы. Это не относится к зимним месяцам, когда слой скачка обеспечивается накапливающимся подо льдом пресным стоком. Как и следовало ожидать, градиент температуры зимой не слишком велик и не превышает $0.2^{\circ}\text{C}/\text{м}$, в то время как градиент солености достигает $5\text{‰}/\text{м}$.

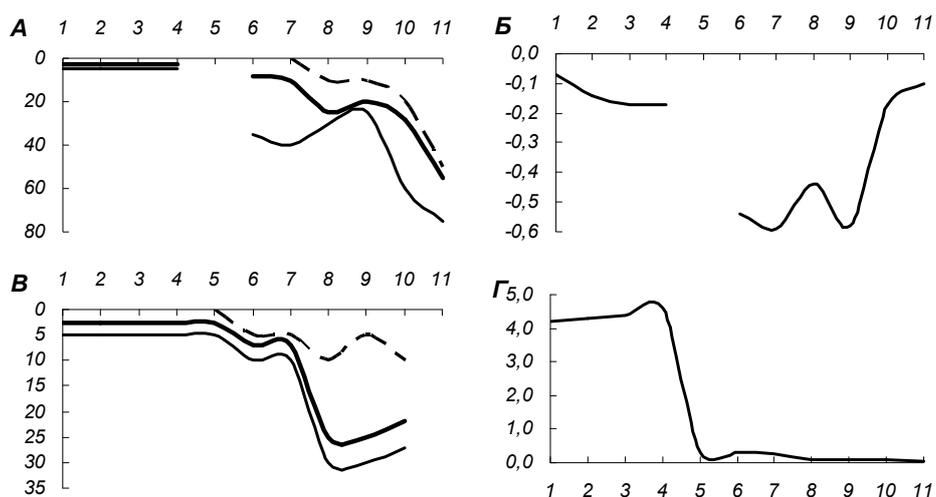


Рис. 23. Сезонная динамика залегания термоклина (А) и галоклина (В), а также годовые изменения максимального градиента температуры, $^{\circ}\text{C}/\text{м}$ (Б) и солености, $\text{‰}/\text{м}$ (Г) в слое скачка в Центральном желобе.

По осям абсцисс — время, месяцы, по осям ординат — глубина (А, В), и максимальные градиенты термогалинных индексов в слое скачка (Б, Г). Жирная линия — глубина залегания максимального градиента, штриховая линия — верхняя граница, сплошная линия — нижняя граница слоя скачка. («Ежемесячник»).

От января к апрелю абсолютное значение обоих градиентов постепенно возрастает, что и должно наблюдаться, поскольку береговой сток накапливается, а в апреле температура его, скорее всего, повышается. Глубина залегания максимальных градиентов обоих индексов и нижняя граница слоя их скачков зимой одинаковы (2.5 и 5 м). На участках моря, свободных от постоянного берегового припая, в верхнем слое вод в это время, скорее всего, имеет место плавное понижение градиентов температуры и солёности.

В мае после схода льда ветровое перемешивание полностью уничтожает термоклин, а галоклин сохраняется на той же глубине, хотя он и ставится весьма слабо выраженным — всего 0.3‰/м.

С началом июньского прогрева вод под воздействием солнечной инсоляции развивается термоклин иного происхождения и на другой глубине. Максимальный градиент температуры ($-0.54^{\circ}\text{C}/\text{м}$) обнаруживается на глубине 8 м, причем верхняя граница термоклина не выражена, а нижняя приходится на глубину 35 м. Слой температурного скачка в течение лета постепенно опускается, слегка поднимаясь в сентябре. В этом же месяце заметно повышается его нижняя граница, которая приближается к глубине максимального градиента. В дальнейшем глубина залегания термоклина быстро растёт, а сам градиент — снижается до $-0.1^{\circ}\text{C}/\text{м}$. В ноябре слой скачка обнаруживается на 55 м, а его верхняя и нижняя границы — соответственно на глубинах 50 и 75 м. В январе уже нельзя говорить об этом термоклине. Не исключено, что его воды участвуют в формировании теплого промежуточного слоя.

Что касается галоклина, то он начинает погружаться уже начиная с июля, причем в августе оказывается приблизительно на той же глубине, что и термоклин, а в октябре и вообще обнаруживает тенденцию к некоторому подъёму, после чего его не удастся идентифицировать. Вообще же летний галоклин выражен настолько слабо, что, скорее, можно говорить об его отсутствии и плавном возрастании солёности с глубиной (см. графики в «Приложении»).

Таким образом, лишь в июле и августе удастся наблюдать градиенты термогалинных характеристик на глубине, близкой к постулируемому А. Н. Пантюлиным пограничному горизонту между поверхностной и промежуточной водными массами. В остальное время года, а также на границе промежуточной и глубинной водных масс, градиенты располагаются либо на других горизонтах, либо (что чаще) или очень невелики, либо практически отсутствуют. Более того, в течение других летних, а также всех осенних месяцев термоклин и галоклин существенно не совпадают по глубине, между тем как смешение двух различных водных масс в смысле А. Д. Добровольского предполагает в таком случае совпадение обоих слоев скачка, как это имеет место в зимние месяцы, где источники смешивающихся вод не вызывают сомнений. Таким образом, смешение двух различных водных масс в этой области представляется сомнительным.

В тех случаях, когда градиент температуры $\Delta T/\Delta z$ менее $0.01^{\circ}\text{C}/\text{м}$, принято говорить о гомотермии (Щербинин, Соскин, 1976). Такие условия в Центральном желобе большую часть года имеют место на глубинах свыше 90 м, и

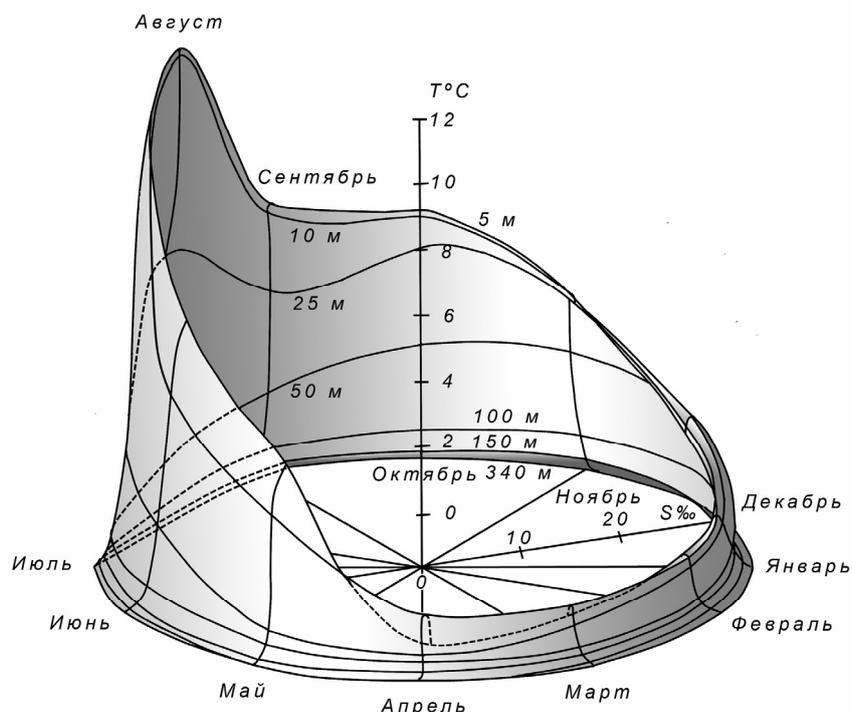


Рис. 24. Годовая T, S, z -поверхность вод Центрального желоба для участков, лишенных зимой постоянного ледового покрова. Радиальные оси — месяцы, по ним отложены значения солёности, ‰. Вертикальная ось — температура, °C. Кривые на поверхности — глубины, м. («Ежемесячник»).

только в ноябре заметные градиенты пропадают лишь на глубине порядка 120 м. В июне же гомотермия устанавливается уже с глубины 40 м. Близкий характер изменений наблюдается и для вертикального градиента солёности. Видимо, этим обстоятельством объясняется тот факт, что поверхностные воды в сентябре–октябре практически не остывают (рис. 24), что подтверждается и не опубликованными пока данными ежедекадных гидрологических наблюдений в устьевой части губы Чупы, любезно предоставленными автору планктонологами Беломорской биостанции ЗИН РАН.

Можно ли назвать водной массой слой воды между глубинами порядка 30 и 100 м? Этот слой большую часть года располагается глубже слоя скачка и выше однородных глубинных вод, но летом в нем во всей его толще наблюдаются все же значительные градиенты, как температуры, так и солёности (рис. 22). Напомним, что по определению А. Д. Добровольского водная масса

характеризуются отсутствием градиентов физических и химических характеристик, т. е. по этому определению данный слой не является водной массой.¹ Как же тогда следует объяснять наличие экстремума на T, S, z -кривых вод Центрального желоба? О. И. Мамаев в своей, ставшей уже классической, монографии (1970) указывает, что «в приповерхностной части T, S -кривой могут наблюдаться ложные экстремумы, не соответствующие реальной водной массе» (стр. 194). Далее он подробно разбирает механизм их возникновения. Не вдаваясь в детали, за которыми я отсылаю читателя к указанной работе, отмечу лишь, что они возникают в случае интенсивной модификации ядра одной из смешивающихся водных масс. Как было показано выше, именно в слое 0–100 м в Центральном желобе протекают весьма быстрые процессы сезонной модификации. Таким образом, условия в рассматриваемом слое воды вполне соответствуют тем, которые приводят к формированию ложных экстремумов.

С такой точки зрения наличие нескольких расположенных друг над другом смешивающихся водных масс в Белом море не подтверждается. Можно подойти к этому вопросу и с другой стороны.

Как говорилось выше, единственный месяц, когда по всему столбу воды в Центральном желобе устанавливается гидрологическая зима, — март. T, S, z -кривая для этого месяца приведена на рис. 25. По этой кривой ясно видно, что смешиваются две воды — морская и пресная (последняя представлена в море в виде трансформированных речных вод), на границе которых зимой расположен промежуточный теплый слой. Сходный результат на оригинальных данных (разрез Чула — Умба) был получен И. М. Примаковым (2012, рис. 4 этой работы).

Возможность наличия в Центральном желобе трех слоев воды с различными термогалинными характеристиками можно протестировать и еще одним способом. Если нанести на график усредненные для каждого слоя термогалинные индексы, то в случае смешения двух вод должна получиться прямая линия, а в случае трех — ломанная. На рис. 26 приведены T, S -зависимости по горизонтам 0–25, 25–100 и 100–350 м для зимы и для лета. Хорошо видно, что обе линии говорят о смешении двух типов вод, причем график для зимы отражает наличие теплого промежуточного слоя. Изменение наклона линии смешения говорит о наличии сезонной модификации поверхностных слоев воды. Это же показывает и рис. 24, на котором приведена T, S, z -поверхность для всех месяцев.

Итак, в Белом море смешиваются две воды — трансформированная пресная и трансформированная морская. Граница между ними летом в разные месяцы проходит по глубинам от 7.5 до 25 м, зимой — 2.5 м. Зона их смешения

¹ Градиенты возможны в таком слое, который представлен продуктами смешения трех водных масс, но А. Н. Пантюлин постулирует начало процесса смешения, т. е. его промежуточная водная масса представлена в основном водами ядра. Наличие же градиентов в ядре противоречит определению А. Д. Добровольского.

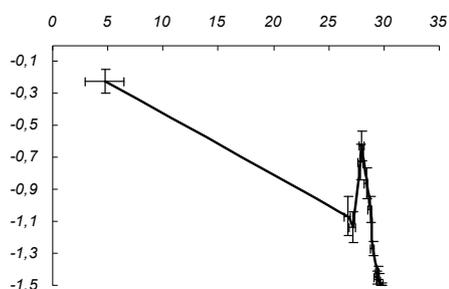


Рис. 25. T, S, z -кривая для марта по средним значениям из 11 гидрологических серий на стандартных горизонтах. Погрешность показана отрезками, параллельными осям. Низкая что солёность на поверхности объясняется тем, при усреднении были учтены гидрологические серии, взятые со льда. Точки сверху вниз: 0, 5, 10, 20, 40, 50, 60, 75, 80, 100, 125, 150, 200, 250, 300 и 340 м. По оси абсцисс — солёность, ‰; по оси ординат — температура, °C. («Ежемесячник»).

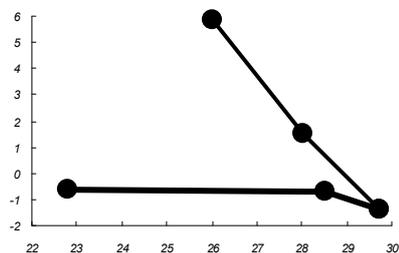


Рис. 26. T, S, z -зависимость для горизонтов 0–25, 25–100 и 100–340 м. Толстая линия — зима, тонкая линия — лето. По оси абсцисс — солёность, ‰; по оси ординат — температура, °C. («Ежемесячник»).

ния не приобретает самостоятельных гидрологических характеристик и подвержена значительной сезонной модификации. Можно ли на этом основании говорить о том, что вертикальная структура вод Центрального желоба формируется двумя водными массами?

Поверхностный слой воды, представляющий собой трансформированные воды пресного стока, не может считаться водной массой, так как именно в нем наблюдаются максимальные градиенты температуры и солёности, что противоречит принятому определению. Слой воды, в котором обнаруживается ложные экстремумы T, S, z -кривых, тоже, очевидно, не может считаться водной массой так же, как и тёплый промежуточный слой, представляющий собой лишь сезонное образование. Воды этого горизонта представляют собой лёгкую модификацию трансформированной в Горле воды Баренцева моря (см. ниже). Глубже располагается единая вода — гомотермичная, гомогалинная и гомопикничная. Она представляет собой зимнюю модификацию трансформированной в Горле воды Баренцева моря (см. ниже). Слои воды, охватывающие как промежуточную, так и глубинную водные массы

А. Н. Пантюлина, имеют одинаковое происхождение. Сезонные модификации в их верхних отделах отражают ход сезонных процессов в Горле. Конечно, зимой, там, где нет сплошного ледового покрова, в поверхностных слоях идет конвективное перемешивание, но оно способствует только теплообмену и выравниваю температур, приближая по этому параметру поверхностные воды к глубинным, т. е. способствует не формированию особой водной массы, а только сглаживает градиенты между поверхностной и глубинной водой.

Летняя стратификация, несомненно, есть. Она четко выявляется по термоклину и, гораздо слабее, галоклину. И тот, и другой отделяют воды, формирующиеся летом на поверхности моря от поступающих зимой из Горла. Глубже слоя скачка, приблизительно до 100 м., первые разности температуры, солёности и плотности по глубине плавно падают, а далее становятся практически нулевыми. Зимой, если не считать области, покрытые льдом, где развивается резкая зимняя солёностная стратификация, градиенты термогалинных характеристик делаются настолько незначительными, что выделение каких-либо самостоятельных слоев делается невозможным.

Не надо забывать, что концепция водных масс разработана для открытого океана и огромных массивов воды, толщиной в сотни метров. Такие объемы во много раз превышают объем Белого моря. Надо полагать, что для такого небольшого, по сравнению с океаном, и мелководного водоема, как оно, эта концепция вообще неприменима.

Глава 6. Основные черты водообмена Белого и Баренцева морей

Распределение морских организмов в значительной мере зависит от структуры вод водоема, а она во многом представляет собой результат водообмена (Тимонов, 1925, 1929, 1947, 1950). Водообмен же, в свою очередь, есть прямое следствие морских течений, к рассмотрению которых и следует перейти.

Прежде всего, необходимо определить для Белого моря само понятие *течение*. Поскольку этот водоем связан с Баренцевым морем относительно узким, мелководным и в то же время достаточно длинным проливом, в который с каждым приливом входит значительный объем воды, покидающий его с каждым отливом, реальное перемещение частиц воды, т. е. то течение, скорость которого может быть измерена инструментально, дважды в сутки меняется на противоположное по направлению. Сходное явление наблюдается и во многих внутренних частях Белого моря, поэтому для выяснения общей циркуляции вод необходимо рассчитывать для каждой отдельной точки, на которой проводятся наблюдения, результирующий перенос частиц воды за полный приливно-отливный цикл (Дерюгин, 1928; Тимонов, 1947; Наумов, Федяков, 1991а). Именно такая результирующая, называемая *крупномасштабным*, или *квазистационарным* течением, и определяет общую циркуляцию. В отличие от непосредственно наблюдаемого приливного течения, квазистационарное направлено в одну сторону и имеет гораздо меньшую скорость. В данном разделе под течениями мы будем понимать крупномасштабный результирующий перенос воды, обеспеченный, в первую очередь, энергией приливов и береговым стоком, не обязательно совпадающий с приливными движениями по скорости и направлению. Собственно говоря, этот перенос представляет собой усредненное направление, по которому будет смещаться погруженный в воду поплавков за время, существенно превышающее ряд приливных циклов, при условии отсутствия воздействия ветра. Ветра, вызывая спорадические, иногда довольно сильные, течения, могут вносить в квазипостоянное перемещение воды, в первую очередь в поверхностных слоях, заметные, но трудно прогнозируемые искажения.

Квазистационарные течения Белого моря генерируются в основном энергией приливов, однако ее одной недостаточно для формирования циркуляции вод во внутренних частях моря. Если бы дело ограничивалось только приливными движениями, то условия Горла — узкого и длинного пролива, соединяющего Белое море с Баренцевым — должны были бы приводить лишь к тому, что его воды только перемещались бы в проливе взад-вперед наподобие поршня в цилиндре, индуцируя приливную волну во внутренней части водоема, но не приводя к каким-либо циркуляциям и водообмену. Причиной как того, так и другого оказывается достаточно мощный береговой сток, обеспечивающий течение воды из Белого моря в Баренцево и вызывающий тем самым компенсационное противотечение обратной направленности. Общее

направление циркуляции, очевидно, задается силами Кориолиса, отклоняющими шлейф стока Северной Двины к востоку, что и создает квазистационарный перенос воды в этом направлении. Это и вызываемое им компенсационное противотечение задают общий круговорот вод Белого моря, направленный против часовой стрелки. Такую циркуляцию принято называть *циклонической*, так как в северном полушарии в том же направлении происходит движение воздушных масс, образующих циклоны. Струи, отрывающиеся от основного течения в сторону, противоположную берегу, часто образуют небольшие циклонические круговороты, между которыми возникают вторичные циркуляции. Такие круговороты имеют обратное, *антициклоническое* направление.

История изучения беломорских течений насчитывает без малого уже целое столетие, однако до сих пор в этой области очень многое остается неясным. Имеются многочисленные данные, касающиеся наблюдений над перемещениями воды на поверхности моря, что обусловлено большой практической значимостью подобных сведений для навигационной практики. Наблюдения глубинных течений единичны и приурочены в основном к Северной части моря. Попыток построить общую схему квазистационарных течений Белого моря не так уж много. Первая из них, пожалуй, принадлежит К. М. Дерюгину (1928). В настоящее время она имеет исторический интерес, хотя им и были отмечены некоторые характерные черты поверхностных беломорских течений, в частности было показано наличие циклонического круговорота при входе в Двинский залив. Более подробная схема общей циркуляции, построенная на гораздо большем фактическом материале, была предложена В. В. Тимоновым (1947). Рассматривая летний перенос воды в верхнем 25-метровом слое, он показал и общую циклоническую циркуляцию, и наличие циклонических круговоротов на входе в Кандалакшский, Онежский и Двинский заливы. Между этими тремя круговоротами В. В. Тимонов описывает обширную антициклоническую циркуляцию в центральной части Бассейна. Эта грубая схема в общих чертах до сих пор остается в силе [Инжебеikin, Кравец, 1991; Симонов и др., 1991; Толстиков, 2016 (детализация с помощью математического моделирования)]. Особенности переноса глубинных вод и по сию пору остаются весьма слабо изученными в основном из-за их малой практической значимости для судоходства, что не окупает серьезных методических сложностей получения первичного материала. Впрочем, существуют попытки построить схему циркуляции в придонном слое при помощи математического моделирования (Бердников, Цыганкова, 2007). Кое-какие сведения о глубинных течениях Бассейна приведены в работе В. В. Симонова с соавторами (1991), а течения по всей толще вод в Северной части («Ежемес-ячник») рассмотрены А. Д. Наумовым и В. В. Федяковым¹ (1991а).

¹ В этой работе авторы предлагают питающее баренцевоморское течение называть именем К. М. Дерюгина, а стоковое беломорское — именем В. В. Тимонова. В данной книге принята эта же терминология.

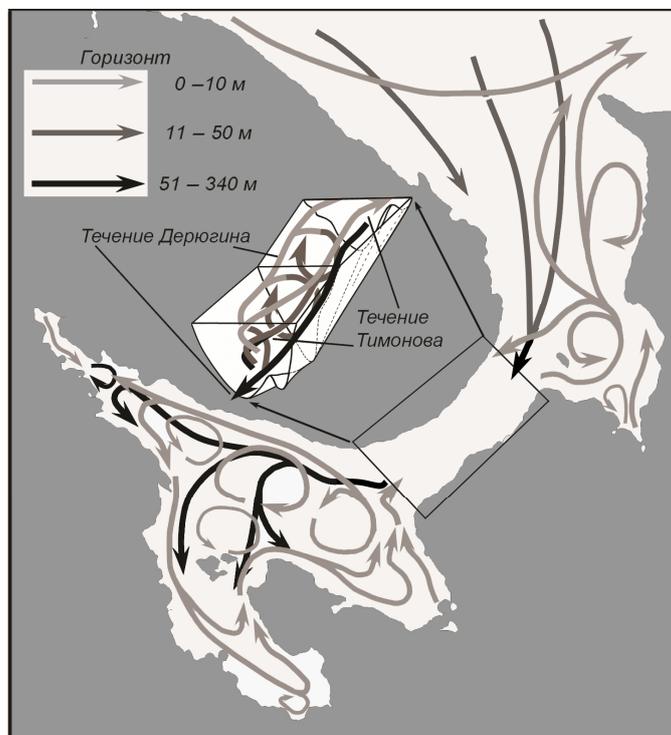


Рис. 27. Общая схема крупномасштабной циркуляции вод Белого моря, построенная по: Тимонов, 1947; Адров, 1970; Инжебейкин, Кравец, 1991; Симонов и др., 1991; Наумов, Федяков, 1991а. Турбулентные квазистационарные потоки Горла показаны на трехмерной врезке. Штопорообразные течения и глубинный поток, текущий на юго-запад, принадлежат течению Дерюгина; ламинарные токи, направленные на северо-восток — течению Тимонова.

Сведения, опубликованные в перечисленных выше и других работах, позволяют построить в первом приближении общую схему крупномасштабной циркуляции вод Белого моря на всех глубинах (рис. 27). Баренцевоморские воды, распространяющиеся в слое 0–10 м, в Белое море не попадают, и уходят на восток мимо Канина Носа. В Воронку поступают воды Баренцева моря, приходящие с запада в слое 11–50 м. В Горле они распространяются вместе с поверхностной водой беломорского происхождения (см. ниже), причем развивающиеся в этом проливе турбулентные квазипостоянные потоки, на поверхности направленные в основном на юго-юго-восток и охватывающие практически всю толщу вод этого пролива¹ (Наумов, Федяков, 1991а), интенсивно перемешивают обе струи, так что в них практически исче-

¹ Эти потоки нередко заметны на космических снимках.

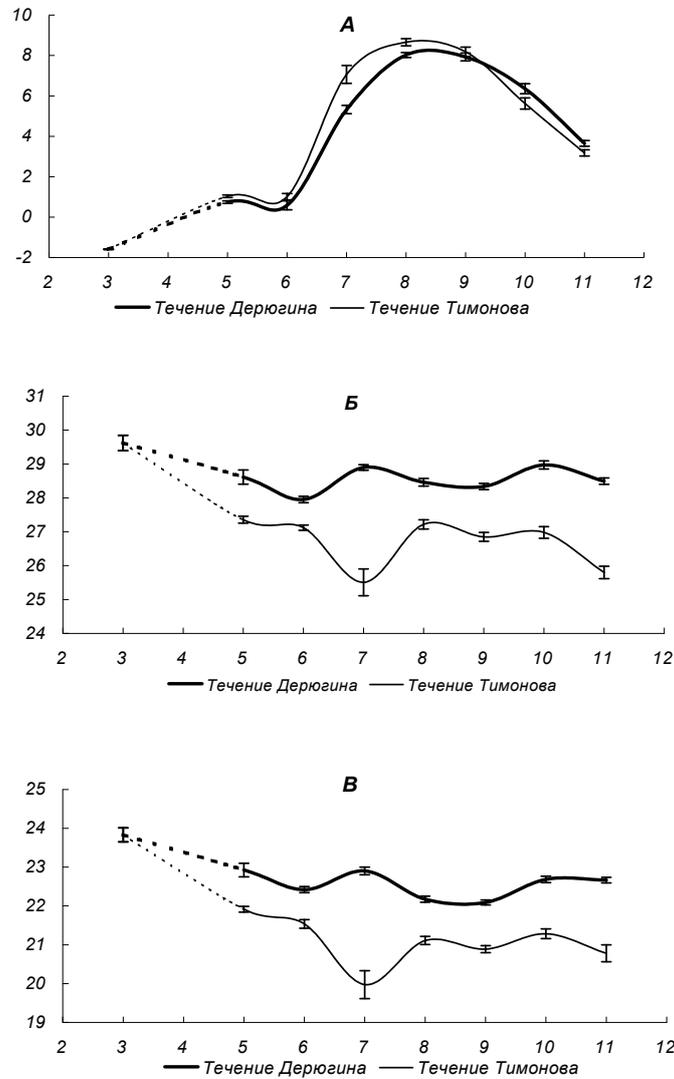


Рис. 28. Сезонная динамика температуры (А), солёности (Б) и условной плотности (В) воды в Горле на разрезе Пулонга–Инцы («Ежемесячник»). По осям абсцисс — время, месяцы; по осям ординат температура, °С, солёность, ‰ и условная плотность (σ_t). Разрез (всего использовано 68 гидрологических серий («Ежемесячник»)) выбран как проходящий через наиболее характерные для Горла воды. Данные усреднены по всем глубинам, наблюдения за март, май и июль по одному году. Для марта все точки на границе течений Дерюгина и Тимонова, поэтому на графиках линии между мартом и маем проведены пунктиром. Данными за январь, февраль, апрель и декабрь я не располагаю.

зают температурные и соленостные градиенты. Здесь же происходит и насыщение воды кислородом.

Воды Баренцева моря солонее беломорских, поэтому в процессе уравнивания плотности они становятся плотнее беломорских и опускаются до самого дна Горла. Втекающая в Центральный желоб, эта вода течет в основном вдоль Терского берега. При этом она, естественно, может распространяться только в изопикническом ей слое. Поскольку в разные сезоны температура втекающих вод весьма различна, то и плотность их в течение года заметно варьирует (рис. 28¹). Это приводит к тому, что глубина залегания слоя вод, изопикнических горловским, меняется в зависимости от времени года (рис. 29).

Летом воды Горла растекаются в слое 30–50 м, а зимой постепенно стекают на глубины, большие 200 м, что и обеспечивает высокое насыщение их кислородом, препятствуя развитию сероводородного заражения.

Поверхностные течения в слое 0–10 м в общих чертах отвечают схеме, предложенной еще В. В. Тимоновым (1947). Основной движущей силой этих течений можно считать пресный сток. Схема неплохо отвечает натурным наблюдениям, однако в ней есть участок вдоль Терского берега, где антициклонический круговорот в центральной части моря непосредственно соприкасается со струями прибрежного циклонического течения. Такое вряд ли возможно, и между этими потоками следует ожидать наличие небольших циклонических циркуляций, может быть и непостоянных. Без этого остается непонятным, как в обширной области могут перемещаться значительные объемы воды в противоположных направлениях.

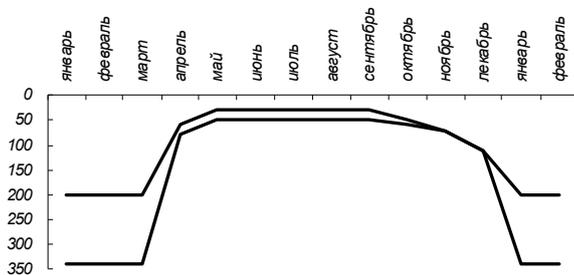


Рис. 29. Диапазон глубины залегания вод Центрального желоба, изопикнических горловским, в разные сезоны года. По оси абсцисс — время, месяцы; по оси ординат — глубина, м. («Ежемесячник»).

У входа в Горло берет начало течение Тимонова. На первых порах оно захватывает значительную толщу воды, приблизительно до глубины около 100 м (Наумов, Федяков, 1991а), однако мелководность Горла приводит к тому, что оно постепенно выклинивается на поверхность. В мелководном Мезенском заливе оно в основном под влиянием

¹ Резкое снижение солености (и условной плотности) течения Тимонова в июле может объясняться либо тем, что к этому времени до Горла доходят поверхностные воды, опресненные в результате зимнего опреснения и весеннего паводка на Северной Двине, либо особенностями конкретного года (за июль наблюдения есть только для одного, к тому же, аномального 1966 г.).

стока Мезени образует обширный циклонический круговорот, из которого значительная часть возвращается назад в Горло. Здесь эта возвращающаяся в Белое море вода подхватывается течением Дерюгина, как это было описано выше. Впрочем, часть струй этого круговорота отклоняется вправо и направляется к Канину Носу, где и смешивается с поверхностным баренцевоморским течением, уходящим на восток.

Описанная схема крупномасштабных течений в совокупности с профилем ложа Белого моря, определяемым его геологическим строением, и особенностями климата, обеспечивающие весьма различную температуру воды в разные сезоны года, определяют основные черты водообмена Белого моря. Этими отличительными чертами следует признать то обстоятельство, что различные слои водного столба внутренней части Белого моря принимают в себя воды различного происхождения, что поддерживает летом резкую соленостную и температурную стратификацию. Вторая отличительная черта заключается в том, что, как это будет показано ниже, Белое море промывается снизу вверх, каковой тип обмена препятствует возникновению зоны сероводородного заражения.

Зимние воды Горла изопикничны воде, залегающей на глубинах от 200 до 350 м¹ (см. рис. 29). Таким образом, в холодное время года на эти глубины попадает перемешанная вода, имеющая тройное происхождение. С одной стороны, это — свежая баренцевоморская вода, а с другой — смесь пресного стока с беломорскими водами. Баренцевоморскую воду и ту, которая попала в море за счет берегового стока, мы будем считать аллохтонными для этого слоя. Объемы этих вод несложно установить по данным, приведенным в работе В. В. Елисова (1997). При этом следует учитывать, что береговой сток приблизительно на 22% ежегодно уходит в Баренцево море, а остальная его часть остается в Белом (Наумов, Федяков, 1991а). Поступая на максимальные беломорские глубины, эта вода вытесняет наверх соответствующий объем глубинных беломорских вод.

Весной и осенью горловская вода на весьма непродолжительное время оказывается изопикничной беломорской воде, залегающей в слое от 50 до 100 м. Аллохтонными для него водами следует считать те же, что и для глубинного слоя, но к ним прибавляется еще вода, вытесненная из глубины за счет зимнего водообмена.

Летом, за которое в Белое море попадает около 40% берегового стока, воды Горла имеют плотность, одинаковую с водой, залегающей на глубинах от 30 до 50 м, и распространяются в этом слое. Помимо горловских вод, в этот слой поступает также вода, вытесняемая снизу в процессе зимнего, весеннего и осеннего водообмена.

Самый поверхностный слой, от 0 до 10 м, непосредственно принимает в себя весь береговой сток и всю воду, вытесненную водообменом из глубин моря. Именно в этом слое значительную часть года наблюдаются максималь-

¹ Максимальная отмеченная глубина в Белом море.

ные градиенты температуры, солености и плотности (см. выше). В нем под влиянием ветрового перемешивания начинаются процессы формирования собственно беломорской воды, заканчивающиеся в Горле, где эта поверхностная вода при помощи интенсивных турбулентных токов смешивается с поступающей из Баренцева моря.

Таким образом, в Центральном желобе весь столб воды можно условно разделить на несколько слоев, различающихся способом водообмена, но не имеющих сколько-нибудь выраженных границ. Структурно из них довольно четко выделяется область полного ветрового перемешивания, которую можно считать поверхностным слоем поверхностной структурной зоны (Степанов, 1974, 1982, 1983), и теплый промежуточный слой.

Основные особенности перечисленных выше (достаточно условно выделяемых) слоев приведены в табл. 9.

Эти слои создают вполне определенную динамическую структуру вод Центрального желоба, в которой легко выделяется слой полного ветрового перемешивания (0 ÷ 10 м), где около полугода располагается слой скачка; слой зимней конвекции (10 ÷ 50 м), где зимой значительно сглаживаются градиенты температуры, солености и плотности, вновь усиливающиеся летом; подстилающий его промежуточный теплый слой (залегающий в различные сезоны на разных глубинах, как это было показано выше) не вполне ясного происхождения; глубинные воды со слоем сезонной модификации (50 ÷ 100 м), в которых с глубиной постепенно исчезают градиенты термогалинных характеристик и, наконец, гомогалинный и гомотермичный слой (100 ÷ 350 м) — нормальная беломорская вода. Подчеркну еще раз, что ни один из этих слоев не может считаться водной массой в свете определений А. Д. Добровольского, так как они характеризуются особенностями переноса вод, а не их физико-химическими характеристиками. За исключением слоя ветрового перемешивания нельзя применять к ним и концепцию структурных зон (Степанов, 1974, 1982, 1983), поскольку они не участвуют в процессах глобального переноса, однако не исключено, что в процессе дальнейших исследований аналогия этих слоев со структурными зонами Мирового океана может быть установлена.

Итак, вся беломорская вода от поверхности до самых больших глубин имеет единое происхождение и формируется в Горле в процессе смешения трансформированного пресного стока с поступающей из Баренцева моря океанической водой. Ее сезонные модификации, приводящие, в частности, к легкой стратификации вод Центрального желоба, не могут считаться основанием для выделения каких бы то ни было самостоятельных водных масс.

Особенности водообмена создают в глубинных частях Центрального желоба достаточно своеобразную ситуацию. Поскольку зимой вода в Горле остывает до температуры, близкой к точке замерзания, а соленость Баренцева моря можно считать океанической, то термогалинные индексы зимних вод, втекающих в Белое море, отличаются большим постоянством. Распространяясь из года в год в изопикнических слоях, эти воды поддерживают удивительное

постоянство температуры и солености на глубинах свыше 100 м по всему столбу воды Центрального желоба. Можно полагать, что такие условия возникли с началом установления в Белом море современного типа водообмена, т. е. около 6000 лет назад (Наумов, 2006; *подробнее см. ниже, глава 16*). Таким образом, условия глубоководных частей Белого моря на протяжении этого срока можно считать практически неизменными, а сам водоем — своеобразным термостатом и галостатом, на который не влияют глобальные климатические изменения. Огромный объем термостатированных вод служит гигантским демпфером, снижающим влияние температурных флуктуаций на термический режим в значительной части водной толщи, расположенной выше. В результате воздействия климатических изменений, с трудом прослеживающееся на многолетней динамике литорального бентоса, в сублиторали или в значительной степени ослаблено, или не обнаруживается вовсе (Наумов, 2007; Наумов и др., 2009; Халаман, Наумов, 2009).

До сих пор все исследователи водообмена и структуры беломорских вод ограничивались в основном рассмотрением процессов, проходящих в Горле и Центральном желобе. Это совершенно понятно: Горло соединяет Белое море с Северным Ледовитым океаном, а в Центральном желобе сосредоточена основная масса беломорских вод, и структура их в этой части моря наиболее

Таблица 9

Динамические слои вод Центрального желоба

Слой	Способ обновления (источники аллохтонных вод)	Основные процессы
0 ÷ 10	За счет стока и подъема вод с глубины в процессе годового водообмена	Ветровое перемешивание, зимняя конвекция, диффузия солей и иррадиация тепла
10 ÷ 30	За счет подъема вод с глубины в процессе годового водообмена	Зимняя конвекция, диффузия солей и иррадиация тепла
30 ÷ 50	За счет летнего водообмена и подъема вод с глубины в процессе зимнего, весеннего и осеннего водообмена	Летняя адвекция, зимняя конвекция, диффузия солей и иррадиация тепла
~50	Происхождение промежуточного теплого слоя и характер его водообмена спорны	Возможно, иррадиация тепла и (или) адвекция
50 ÷ 100	За счет весеннего и осеннего водообмена и подъема вод с глубины в процессе зимнего водообмена	Весенняя и осенняя адвекция, диффузия солей и иррадиация тепла
100 ÷ 200	За счет подъема вод из подлежащего слоя в результате зимнего водообмена	Диффузия солей и иррадиация тепла
200 ÷ 343	За счет зимнего водообмена	Зимняя адвекция

сложна¹. Между тем, не следует забывать и об Онежском заливе, который тоже, несомненно, участвует в процессах формирования вод слоя зимнего конвективного перемешивания. Объем Онежского залива составляет 5.3% от всего объема этого слоя. Это немногим меньше, чем соответствующая доля Горла — 8.5%. К сожалению, в моем распоряжении нет достаточно надежного материала по гидрологическим особенностям Онежского залива, однако кое-какие предварительные гипотезы все же можно построить на основе общих соображений и скудных данных, почерпнутых из литературы. Глубина этого залива настолько невелика, что зимой он до самого дна должен быть захвачен процессами конвективного перемешивания. В. М. Надежин (1969) отмечает, что зимой в северной части залива по всему столбу воды вода охлаждается до -1.5°C , что близко к точке замерзания при 28.25‰. В куту залива по данным того же автора зимние температуры колеблются в пределах $-1.0 \div -1.3^{\circ}\text{C}$, а соленость — $15 \div 23\text{‰}$. Даже летом вода в нем почти гомотермична и гомогалинна практически по всей толще, за исключением слоя ветрового перемешивания, принимающего в себя сток р. Онеги (Кременецкий, 2012, рис. 35–37 этой работы). Гидрологическим летом она обычно составляет около 8°C (Книпович, 1893), что хорошо подтверждается и нашими с В. А. Спиридоновым пока не опубликованными данными 2010 г. Стабильные год от года гидрологические условия Онежского залива, скорее всего, также обеспечиваются проникновением в него горловских вод, свойства которых определяются климатическими условиями Арктики, поэтому выводы Е. Л. Яковиса с соавторами (Yakovis et al., 2013) о влиянии температуры воздуха в Архангельске, зависящей от атлантических климатических условий (Филатов и др., 2007), на донные сообщества в районе Соловецкого архипелага вряд ли обоснованы.

В отношении распределения термогалинных характеристик и характера грунтов Онежский залив во многом напоминает Горло. Не случайно донное население Онежского залива и Горла обнаруживает значительное сходство (Федяков, 1986; Наумов, 2006; Solyanko et al., 2012). Конечно, течения Онежского залива заметно слабее горловских, однако они переносят значительные объемы воды, которые, выходя из залива через Восточную Соловецкую салму, растекаются по Центральному желобу в изопикничном им слое, частью смешиваясь с двинскими водами, а частью уходят в Горло, где участвуют в формировании течения Тимонова.

¹ Существует работа С. В. Бердникова и А. Е. Цыганковой (2007), в которой в основном с помощью математического моделирования рассматривается вопрос о водообмене между различными внутренними частями Белого моря. В основу работы положен фактический материал, взятый из литературных источников. Авторы разделяют Белое море по вертикали на 2 слоя, причем в модели для придонного слоя игнорируются различия в глубинах, в ряде случаев весьма значительные и достигающие порядка величин. Смоделированные течения во многом не совпадают со схемами циркуляции беломорских вод, построенными другими авторами.

Остается надеяться, что многолетняя и сезонная динамика гидрологических особенностей вод Онежского залива будет подробно изучена на всей его акватории, однако то обстоятельство, что он играет важную роль в водообмене моря в целом, участвуя в формировании термогалинных характеристик поверхностных вод, понятна уже сейчас.

Глава 7. Темпы обновления беломорских вод

Вопрос о времени, требующемся для полной смены воды в Белом море, достаточно важен, в первую очередь потому, что он напрямую связан с процессами самоочищения этого водоема в условиях нарастающего антропогенного пресса. По этому поводу имеются различные мнения. По расчетам В. В. Елисова (1997), основанным на материалах А. Д. Добровольского и Б. С. Залогина (1965), это — меньше трех лет (за год обменивается $2/3$ глубинных вод, расположенных глубже 50 м), Ю. И. Инжебейкина (1981) — полтора года, а В. М. Альтшулера с соавторами (1970) — в течение года.¹ В цитируемой выше работе В. В. Елисов принимает, что втекающая в Белое море вода полностью вытесняет соответствующий ей объем воды, уже в море присутствующей. Математическая модель такого водообмена не учитывает процесса смешения вод и описывается формулой

$$V_t = V_0 - tV_{\text{ex}}, \quad (18)$$

где V_0 — полный объем водоема, равный исходному объему старой воды; V_t — остаточный к моменту t объем старой воды; V_{ex} — объем новой воды, втекающей за единицу времени; t — время.

Приравнивая V_t к нулю, получаем, что время, за которое вода сменится полностью, равно V_0/V_{ex} . Именно так В. В. Елисов и рассчитывал сроки обновления беломорской воды по данным указанных выше авторов. Сам он сроков обмена не приводит, но, если воспользоваться указанной моделью и его данными о балансе беломорской воды, то этот срок окажется близким к 13 годам.

Во всех тех работах, где время полной смены воды получается меньшим, чем 5 лет, расчеты объема поступающей в Белое море баренцевоморской воды основываются на расходе прибрежного поверхностного течения на траверзе мыса Никодимского. Между тем, течение в этом месте представляет собой северо-восточную часть общего циклонического круговорота, т. е. несет лишь беломорскую воду (см. предыдущую главу). Воды Баренцева моря, как говорилось выше, втекают в Белое море по оси Горла на достаточном удалении от берега и на гораздо большей глубине, причем составляют только около 15% общего расхода течения Дерюгина (Наумов, Федяков, 1991; Елисов, 1997).

Неверна и описанная выше модель. Корректные способы расчетов должны учитывать процессы смешения поступающих в море вод с теми, которые там уже имеются. Принимая, что поступающая новая вода полностью смешивается со старой, и из водоема вытекают перемешанные воды, можно считать, что

¹ Сходные сроки (2–3 года), не указывая источника информации, приводит и Н. Н. Филатов с соавторами (2006). В другой работе этого автора (Филатов и др., 2007) приводится расчет условного водообмена, дающий обновление беломорских вод за 1.5 года.

Аналогичные данные, и тоже без указания, откуда они взяты, приводят Е. Д. Краснова и А. Н. Пантюлин (2013), отмечая, что в течение полугода поверхностные беломорские воды обновляются наполовину, а глубинные — полностью.

в единицу времени водный бассейн будет терять определенную долю исходных вод, равную $k_{ex} = V_{ex}/V_0$. Тогда модель водообмена принимает вид:

$$\frac{dV}{dt} = -k_{ex}V, \quad (19)$$

где V — объем, k_{ex} — коэффициент пропорциональности.

Интегрируя, получаем:

$$\int \frac{dV}{V} = -k_{ex} \int dt. \quad (20)$$

Отсюда:

$$\ln V = C - k_{ex}t, \quad (21)$$

где C — константа интегрирования. Полагая $C = \ln V_0$, находим решение уравнения (19):

$$V = V_0 e^{-k_{ex}t}, \quad (22)$$

где e — основание натуральных логарифмов.

Как следует из формулы (22), остаточный объем старой воды будет с течением времени экспоненциально падать. Поскольку экспоненциальный процесс не достигает нуля, а лишь асимптотически к нему приближается, время, за которое в водоеме совершенно не останется исходной воды, вычислено быть не может. Обычно для таких процессов стандартом принимается время, требующееся для того, чтобы исходная характеристика изменилась вдвое (на этом основаны, в частности, понятия времени полураспада радиоактивных изотопов, времени полувыведения лекарственных препаратов и т. п.). Следовательно, вопрос о полной смене воды Белого моря при условии смешения старых и новых вод нельзя считать поставленным корректно, однако его большая практическая значимость заставляет найти некое разумное приближение. В качестве такового условно примем, что при разведении старой воды в 10^6 раз,¹ процесс ее обновления завершается.

Поскольку с течением времени исходный объем уменьшается пропорционально $1/e$, то, умножая величину, обратную k_{ex} , на натуральный логарифм какого-либо числа, мы получим время, за которое во столько же раз в водоеме сократится объем воды, находившийся в нем до начала процесса водообмена. Нас будет интересовать время полубообмена и время разведения старой воды в миллион раз, которое мы условно приняли за срок полной смены воды.

Объем самого Белого моря, а также поступающего в него берегового стока и баренцевоморской воды оценивались различными авторами (см., например, Тимонов, 1929; Альтшулер и др., 1970; Мацебула, 1991; Наумов, Федяков, 1991а; Елисов, 1997; Сало, Филатов, 2004). Полученные ими результаты весьма близки. Наиболее подробные данные приведены в уже цитированной работе В. В. Елисова (1997). Считая вслед за ним, что объем Белого моря равен приблизительно 6000 км^3 и принимая суммарный объем годового пре-

¹ Такое разведение исходной воды соответствует тому, что в море от нее остается 0.06 км^3 .

сного стока в 239 км³, и, соответственно, равный ему объем ежегодного поступления баренцевоморских вод,¹ получаем, что в Белое море каждый год поступает 478 км³ чужеродных (пресных и баренцевоморских) вод. Из этого объема следует вычесть разницу между поступлением пресной воды с атмосферными осадками и испарением с поверхности, каковая по расчетам В. В. Елисова (1997) составляет около 10–11 км³. Таким образом, примем, что суммарный обмен составляет около 468 км³. Если бы воды Белого моря ежегодно полностью перемешивались по вертикали, то исходный объем сменяющейся воды уменьшался бы наполовину за 8.9 года, а для разведения его в миллион раз (принятое нами условное окончание процесса смены вод) потребовалось бы приблизительно 177 лет, что существенно превышает все приведенные выше цифры.²

Однако, как было показано в разделе о механизмах водообмена, постоянного перемешивания по вертикали не происходит. Следовательно, корректнее всего установить время полуобмена вод для каждого из слоев по отдельности, и для моря в целом принять максимальное из полученных значений.

Строго говоря, для расчета темпов водообмена было бы нужно учитывать изменение берегового стока в разные сезоны года, скорость течений, переносимых воды и объемы разделяющихся потоков, однако для этого в моем распоряжении недостаточно фактического материала. Поэтому рассчитывался среднегодовой водообмен, причем было принято, что в Белое море поступает 239 км³ пресной воды в год, и на выходе у Канина Носа беломорские воды составляют 22% от объема течения Тимонова (Наумов, Федяков, 1991а; Елисов, 1997). Из этого следует, что 78% попавшего в море стока в нем и остается, опресняя поступающую из Баренцева моря полносоленую воду. При этом учитывалось, что этот сток поступает вместе с новой баренцевоморской водой на различные глубины в зависимости от сезона: зимой питающие воды опускаются на горизонт 200–350 м, а летом — 30–50 м (*см. выше*). Объемы аллохтонных вод принимались равными соответствующим объемам стока и поступления воды из Баренцева моря для того или иного сезона. На основании рассуждений предыдущего раздела воды Белого моря были разбиты на три слоя: 0 ÷ 10 м, принимающий в себя свежие воды берегового стока и поступающие с нижележащих горизонтов, что составляет в сумме полный объем годового водообмена; 10 ÷ 100 м, куда поступает вода весеннего, летнего и осеннего водообменов и вода из глубины в объеме зимнего водообмена;

¹ В работе С. В. Бердникова и А. Е. Цыганковой (2007) объем ежегодно поступающих в Белое море баренцевоморских вод оценен в 2300 км³, что на порядок превышает оценки других авторов. Скорее всего, в работу вкралась опечатка, и должно было быть напечатано — 230 км³.

² Л. Б. Друмева (1991) указывает, что в гипотетическом случае замены всех беломорских вод поступающим в него пресным стоком на это потребовалось бы около 240 лет. В работе не указывается, при какой концентрации солей такой процесс следует считать завершенным, но в любом случае эти расчеты можно считать неплохо согласующимися с моими по порядку величин.

Таблица 10

Темпы обмена воды в различных слоях

Характеристика	Слой 0÷10	Слой 10÷100	Слой 100÷340
Объем слоя, км ³	600	4355	1045
Воды пресного стока, км ³	186.4	165.1	18.0
Аллохтонные морские воды, км ³	239.0	252.8	23.1
Всего аллохтонных вод, км ³	425.4	417.9	41.1
Время полуобмена, лет	0.98	7.22	17.62
Время полного обмена (разведения в 10 ⁶ раз), лет	19.48	143.96	351.12

Примечание. Суммарное поступление чужеродных вод рассчитано по данным В. В. Елисова (1997) с учетом динамики годового стока (по его же данным) и того обстоятельства, что в различные сезоны горловские воды поступают на разные глубины (см. *выше*). При этом для каждого слоя суммировались все объемы поступающих аллохтонных вод: как приходящих из Горла и стекающих с берега, так и поднимающихся из нижележащих слоев.

водообменом.¹ Объемы обменивающихся вод были приняты в соответствии с данными В. В. Елисова (1997). Результаты расчетов приведены в табл. 10.

Таким образом, видно, что сроки водообмена в различных слоях существенно различаются, причем вся вода в море обменивается не быстрее, чем за 350 лет. Полученные результаты больше чем на порядок превышают даже наиболее осторожную оценку, полученную выше на основе взглядов В. В. Елисова. Таким образом, если считать, что объем Белого моря и темпы его водообмена не менялись очень уж существенно в течение голоцена, то можно считать, что за все время существования этого водоема вода в нем полностью сменилась приблизительно 28 раз.²

Из приведенных данных следуют достаточно важные выводы, касающиеся судьбы попадающих в Белое море поллютантов. Те из них, которые попадают

¹ Идея о том, что в разные сезоны года схема водообмена между Белым и Баренцевым морями изменяется, не нова. Она восходит еще к классическим работам В. В. Тимонова, различавшим летний и зимний водообмены. В. В. Елисов (1991) говорит о весенне-летнем и осенне-зимнем водообмене. Предлагаемая здесь концепция отличается лишь тем, что я выделяю летний, зимний и осенне-весенний типы обмена (весенний и осенний типы водообмена не различаются и поэтому отдельно не рассматриваются).

² На самом деле это не совсем так, потому что на начальных этапах развития моря значительная часть его объема была занята мертвым льдом (см. *ниже, глава 16*). Оценить реальный объем Белого моря и скорость водообмена в нем для этого периода на современном уровне наших знаний не представляется возможным, однако можно считать, что со времени наступления климатического оптимума около 6000 лет назад, когда, по-видимому, окончательно установился современный способ водообмена (Наумов, 2006), вода в Белом море сменилась не более 17 раз.

в море непосредственно на его поверхность (с речным стоком,¹ с судов или в результате различных береговых аварийных или хронических сбросов), т. е. наиболее вероятным путем, вымываются довольно быстро, и их концентрация падает вдвое всего за год. При этом необходимо помнить, что этот слой имеет наименьший объем, следовательно, разведение в нем аллохтонных веществ всего меньше. Кроме того, нельзя забывать, что около 80% загрязняющего агента попадет в глубинные слои (см. описанную выше систему течений). Правда, при этом его концентрация упадет практически на порядок.

Поступление загрязнений непосредственно в слой 10 ÷ 100 м имеет более низкую вероятность. Для того чтобы чужеродное вещество в него попало, необходимо его поступление в воду в Горле в течение летних месяцев. Вероятность загрязнения Горла относительно невелика, и причины его, скорее всего, должны быть связаны с судоходством и с выносом из внутренней части моря загрязненных поверхностных вод. Подобное загрязнение попадает в наибольший объем беломорской воды и, соответственно, разводится в максимальной степени. Процессы водообмена снизят его концентрацию вдвое достаточно нескоро — приблизительно через 7 лет, но сильного загрязнения этого слоя ожидать не приходится.

Наиболее неприятно загрязнение, поступающее в зимний период через Горло, так как глубинные воды, куда оно с неизбежностью попадает, разводится вчетверо меньше, чем в предыдущем случае, обновляются всего медленнее. Несложно рассчитать, что за то время, когда его концентрация в слое зимнего водообмена снизится всего вдвое, в поверхностном слое она упадет в $7,6 \times 10^{109}$ раз. При этом, однако, надо помнить, что поверхностные воды Баренцева моря в Белое не попадают вообще (Наумов, Федяков, 1991а), а основная часть поллютантов распространяется именно в слое ветрового перемешивания, вероятность же их поступления в поверхностные воды зимой непосредственно в Горле крайне невелика вследствие малой населенности этого региона и снижения навигационной активности в зимнее время. Беломорские загрязненные поверхностные воды, конечно, играют свою роль и в этом случае. Так или иначе, то обстоятельство, что особенности водообмена Белого моря обеспечивают постоянное перемещение вод снизу вверх, способствует достаточно интенсивным процессам самоочищения этого водоема. С одной стороны, за счет поддержания благоприятного кислородного баланса на всех глубинах, включая максимальные, идет интенсивное окисление поллютантов, в первую очередь углеводородов нефтяного происхождения («Информационный бюллетень», 2007), а с другой — почти вся толща беломорской воды ежегодного разбавляется весьма слабо загрязненными водами Горла (см. выше).

¹ Вынос поллютантов реками в значительной степени затруднен работой маргинальных фильтров, осаждающих взвеси и коллоиды. По наблюдениям составителей «Информационного бюллетеня» (2007) практически все загрязняющие агенты, выносимые Северной Двиной, осаждаются выше авандельты, так что в море попадают только растворенные в северодвинской воде фенолы.

Глава 8. Загрязнение Белого моря

Основная цель предлагаемой вниманию Читателя книги — описание беломорских донных сообществ в биотопах, не нарушенных антропогенным воздействием. Однако в современных условиях найти внутриконтинентальный водоем, таким воздействием не затронутый — задача бесперспективная. Это заставляет рассмотреть, хотя бы вкратце и поверхностно, уровень загрязнения вод Белого моря. Загрязнение беломорских грунтов изучено хуже, чем загрязнение воды, и поэтому в настоящей книге не обсуждается. Некоторые сведения по этому вопросу можно найти в сводке В. М. Савинова с соавторами (Savinov et al., 2001), в «Информационном бюллетене» (2007) и в работе И. А. Немировской с соавторами (2017).

Данных по загрязнению Белого моря сравнительно немного, и они разбросаны по отдельным статьям, тезисам докладов на конференциях и различным ведомственным отчетам. Наиболее подробная сводка была опубликована В. М. Савиновым с соавторами (Savinov et al., 2001).

Аварийные ситуации практически не изучались, серьезные научные публикации в соответствующих журналах отсутствуют, однако известно, что в ночь с 29 на 30 июля 1981 г. недалеко от Кандалакши близ о. Анисимова на подходе к Беломорской нефтебазе сел на мель танкер «Клязьма». В воду попало 60 т мазута (Гришанков, 1981, 2010). В этих работах оценивается степень загрязнения мазутом осушной полосы нескольких десятков островов Северного архипелага, однако обе они практически недоступны для большинства специалистов. Как этот, так и другие разливы нефтепродуктов в кутовой части Кандалакшского залива обсуждаются в работах А. С. Корякина и С. В. Юрченко (2011, 2012). В них отмечено поражение птиц, однако влияние поступивших в воду нефтепродуктов на морскую биоту не описано.

1 сентября 2003 г. в Онежском заливе в районе архипелага Осинки потерпел аварию «Нефтерудовоз-57М». В результате полученной им пробоины в море вылилось 54 т мазута (Субботина, 2004) или даже более 80 т (Спиридонов, 2012), из которых было собрано и обезврежено около 9 т, попавших на 20-километровый участок Лямецкого берега между деревнями Лямцой и Пурнемой. Тяжелые фракции погрузились на дно и частично были размыты, частично смешались с донными осадками. Нефтяное загрязнение было отмечено не только на Лямецком берегу, но и на Поморском, а также на побережье о-вов Осинок. Судебное разбирательство было, а научного исследования последствий аварии не проводилось.

В 1989 г. в результате аварийной ситуации с подводной лодки ВМФ в центральной части Белого моря на глубине около 170 м было слито порядка 16 т азотной кислоты — окислителя ракетного топлива (Наумов, 2011). Исследования этого случая также не проводились.

Известно, что во время учебных стрельб иногда случаются аварии, и в Белое море падают ракеты с остатками керосина, используемого в качестве топ-

лива. Количество его, как правило, невелико, обычно несколько десятков килограммов (Наумов, 2011).

Основной источник попадающих в воду нефтепродуктов, скорее всего, – утечки со складов горюче-смазочных материалов. Не исключено, что заметную роль играет и неконтролируемый слив подпаяльных вод, до сих пор практикуемый на многих судах.

Интерес к хроническому загрязнению Белого моря возник относительно недавно. Мониторинговые наблюдения на стандартных точках проводятся СУГКС менее 30 лет, при этом изучаются только поверхностные воды. К сожалению, издаваемые сводки практически недоступны, так как в советские времена они имели гриф «*Для служебного пользования*», а в настоящее время публикуются мизерными тиражами и распространяются в основном по специализированным библиотекам.

В 1991 г. в рамках изучения аномального штормового выброса морских звезд весной 1990 г. были проведены большие работы по изучению хронического загрязнения беломорских вод, но полученные результаты по большей части не были опубликованы (Наумов, 2011).

Сведения о загрязнении глубинных слоев воды крайне скудны, так как в большинстве случаев анализу подвергались пробы, взятые с поверхности, что диктуется практическими интересами. Однако, судя по характеру водообменных процессов (см. *предыдущий раздел*), на глубинах Белого моря вода должна быть чище, что подтверждается данными, приведенными в «Информационном бюллетене» (2007). Так, содержание нефтепродуктов в придонных водах Центрального желоба в период с 2001 по 2007 гг. ни разу не достигало предельно допустимой концентраций (ПДК) и в среднем составляло около 20% от нее.

В отличие от нефти наиболее высокие концентрации фенолов, почти вдвое превышающие ПДК, в 2007 г. были обнаружены как раз в наиболее глубоководных участках моря. В остальных местах их содержание в воде в среднем остается в пределах ПДК («Информационный бюллетень», 2007).

По данным Г. Г. Матишова с соавторами (2007) содержание алифатических углеводородов в водах Белого моря с 1993 по 2003 гг. практически не менялось, и было в среднем вдвое ниже ПДК.

Трудно поддаются трактовке данные по ароматическим углеводородам, так как природные соединения идентичны поступающим в составе антропогенной компоненты. При интенсивном стоке в Белое море болотных вод не легко отличить загрязнение этим веществами от природного фона (Немировская, 2010; Наумов, 2011)

Впрочем, следует иметь в виду, что значительная часть нефтяного загрязнения, поступающего с берега, задерживается маргинальными фильтрами, которые осаждают порядка 90% взвеси речного стока и около 40% растворенных веществ, коагулирующих на стыке морских и пресных вод (Лисицын, 2003, 2010; Филатов и др., 2007; Немировская 2010, Немировская и др., 2017; Гордеев и др., 2012).

По всему морю в ряде случаев отмечено превышение ПДК свинца и цинка, а в некоторых местах — и меди. Впрочем, не исключено, что высокое содержание цинка для Белого моря представляет собой естественный фон («Информационный бюллетень», 2007).

Приводимые в литературе данные трудно сравнивать. Сведения приводятся то в предельно допустимых концентрациях, то в общем содержании в изученной акватории, объем которой чаще всего не указывается, то в объемах сброса загрязненных вод без указания концентрации в них поллютантов, то в концентрациях на исследованных точках. В последнем случае ПДК практически никогда не приводятся. Стандарт выражения концентраций, если и есть, то, как правило, не соблюдается. В одной и той же работе часто приводятся концентрации то в мг/л, то мкг/л, то нг/л, что весьма затрудняет чтение и сравнение данных. Очень часто отмечаются только максимальные из обнаруженных значений, реже указывается пределы варьирования, но, как правило, без статистической погрешности.

Ниже даны сведения, которые удалось извлечь из литературы (табл. 11). Приводимые данные, если это было возможно, усреднены, но характер имеющегося в литературе материала не позволяет вычислить статистическую ошибку полученных средних. Кроме того, следует иметь в виду, что данные по различным поллютантам собирались в разных районах моря, причем далеко не всегда случайным образом, так как чаще всего исследователей по понятным причинам интересовали неблагоприятные в смысле загрязнения области, поэтому проведенное усреднение отражает не среднее содержание поллютантов в море, а обобщение сведений, содержащихся в литературных источниках.

Как следует из данных, приведенных в табл. 11, содержание большинства загрязняющих веществ не достигает предельно допустимых концентраций. Превышают ПДК соединения железа и никеля, причем источник этого загрязнения не вполне ясен. Промышленность и судоходство в регионе не настолько развиты, чтобы заметно повысить концентрацию этих элементов. Возможно, они попадают в море с береговым стоком или представляют собой природный фон. Во всяком случае, повышенное содержание никеля в донных осадках отмечено для всего Центрального желоба («Информационный бюллетень», 2007). Превышению ПДК молибденом, лигносульфонатами и формальдегидом не следует придавать серьезного значения, так как приведенные в таблице сведения во всех трех случаях основаны на единичном наблюдении.

К загрязнениям традиционно причисляют неорганические соединения азота и фосфора, так как они поступают в среду в составе удобрений и служат одним из источников эвтрофикации. Сельское хозяйство на берегах Белого моря развито слабо, но азот и фосфор могут поступать с речным стоком. Следует, однако, помнить, что, эти соединения представляют собой совершенно необходимые для развития растений биогены, поэтому их концентрацию разумно сравнивать со средней для Мирового океана. Данных по фосфатам относительно немного, и они уже обсуждались выше. Ясно, что поскольку Белое

Таблица 11

**Предельно допустимые концентрации различных
загрязняющих агентов для рыбохозяйственных водоемов
и среднее для Белого моря загрязнение поверхностных вод, мкг/л**

Поллютант	ПДК	Среднее содержание в воде
Нефтепродукты	50	40
Алифатические углеводороды	50	16
ДДТ и его производные	10	Ниже уровня обнаружения
Гексахлорциклопексаны	10	5
Диоксины	10	Нет данных
Производные гидразина	10	Ниже уровня обнаружения
Лигносульфонаты	1000	10600 (обнаруженный максимум)
Лигнины	1000	850
Полихлорбифенилы	10	2 (единичное наблюдение)
Формальдегид	50	Около 100 (единичное наблюдение)
Фенолы	1	2
Детергенты	100	45
Мышьяк	10	0.1
Никель	5	8.3
Железо	50	83.8
Свинец	10	0.1
Цинк	50	14
Марганец	50	0.65
Кадмий	10	0.65
Медь	5	0.95
Молибден	1	3.2 (обнаруженный максимум)
Ртуть	0.1	0.1

Примечания. Усреднено по различным источникам [Семенов и др., 1990 (цит. по Наумов, 2011). Скарлато, Кулачкова, 1991 (цит. по Наумов, 2011). Вирина, 1992. Максимова, 1992. Сапожников, Соколова, 1994; Savinov et al., 2001. Матишов и др., 2007. Немировская, 2010 и др.]

Данные по цинку, взятые из процитированных работ, существенно расходятся со сведениями, приведенными в «Информационном бюллетене» (2007) как по значению ПДК, так и по содержанию цинка в воде (см. выше).

море в целом обеднено этим анионом, эвтрофицирующего воздействия оказывать он не может. То же самое можно сказать и относительно нитратов. По данным А. Д. Семенова с соавторами (1990, цит. по Наумов, 2011) в водах Двинской губы в мае 1990 г. (во время аномального штормового выброса морских звезд) в среднем содержание этого аниона составляло 0.16 мкг/л против обычной океанической концентрации 300 мкг/л (Попов и др., 1979). Сведений о содержании в беломорских водах нитритов заметно меньше. В «Ежемесячнике» они отмечаются редко. В процессе гидрохимических исследований во время аномального штормового выброса морских звезд в 1990 г. А. Д. Семеновым с соавторами (1990, цит. по Наумов, 2011) была найдена концентрация этого аниона, равная 3 мкг/л, что совпадает с данными М. П. Максимовой (1991а). Для сравнения укажем, что на соответствующих глубинах в водах Тихого океана она составляет 1 мкг/л (Попов и др., 1979).

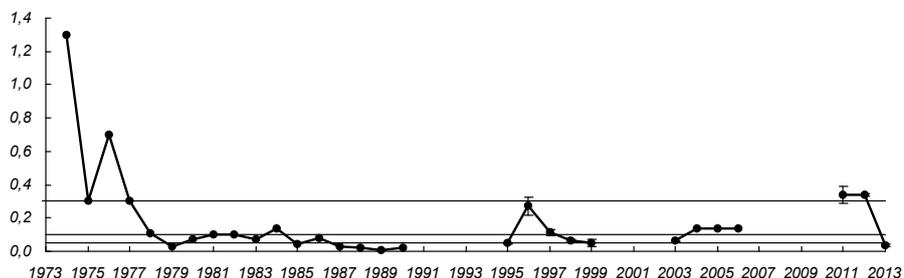


Рис. 30. Динамика нефтяного загрязнения в куту Кандалакшского залива. По оси абсцисс — время, годы; по оси ординат — концентрация в воде нефтяных углеводородов, мг/л; вертикальными отрезками обозначена ошибка средней; горизонтальные линии (сверху вниз) — ПДК для водоемов общесанитарного назначения; ПДК для питьевых водоемов; ПДК для рыбохозяйственных водоемов.

1974–1990 гг. — по Корякин, Юрченко 2011, 2012; 1995–1999 гг. по — Наумов, Халаман, (2003); 2003–2006 гг. — по Корякин, Юрченко (2007); 2011, 2013 гг. — наши данные (Наумов, 2013а; Наумов и др., 2017).

Учитывая, что эвтрофикация вызывается суммарной концентрацией минерального азота¹, известные к настоящему времени данные не могут считаться критическими. В целом оба биогенных элемента в Белом море вообще в дефиците (см. выше) и не могут считаться ни загрязняющими, ни эвтрофицирующими.

Распределение загрязнения по отдельным районам Белого моря изучено очень слабо. Имеются некоторые данные по концентрации нефтепродуктов, из которых следует, что загрязнение углеводородами нефтяного происхождения максимально вблизи Архангельска и Кандалакши (Сапожников, Соколова, 1994; Savinov et al., 2001; «Информационный бюллетень, 2007»). В обеих названных точках наблюдается довольно заметная межгодовая динамика нефтяного загрязнения. В Двинской губе с 1980 по 1994 гг. средняя концентрация нефтяных углеводородов беспорядочно колебалась вокруг ПДК (50 мкг/л; Исаев, 1998) с экстремумами до 100 мкг/л, что составляет ПДК для питьевых водоемов (Семенов, 1977), в 1981 и 1987 гг. (Savinov et al., 2001).

В районе Беломорской нефтебазы с 1995 по 2003 гг. наблюдалась аналогичная картина (рис. 30), с той разницей, что максимум средней концентрации, наблюдавшийся в 1996 г., достигал 274 мкг/л. Это приближается к ПДК для водоемов культурно-бытового водопользования (Семенов, 1977). В этом же районе по данным А. С. Корякина и С. В. Юрченко (2007) в 250 м от точки сброса сточных вод поселка Белое море и нефтебазы содержание нефтепродуктов в 2004–2006 гг. составляло от 140 до 18000 мкг/л. Последняя цифра вызывает очень большие сомнения. Она более чем на порядок величин превышает содержание в воде нефтепродуктов в самом неблагоприятном из известных годов — 1974 (рис. 29). Из данных указанной работы следует, что ежесуточное поступление нефтеорганики составляло в эти годы около 1 кг.

¹ Сведений о содержании в беломорской воде аммонийного азота настолько мало, что обсуждать их невозможно.

При такой скорости поступления для создания подобной концентрации требуется, чтобы, распространяясь в верхнем метровом слое воды, нефтепродукты, накапливаясь за год, заняли площадь в четверть квадратного километра. В стоячем пруду такое возможно, но в условиях приливного моря, в узком проливе с чрезвычайно сильными приливо-отливными течениями, четырежды в сутки переносящими значительные объемы морской воды на несколько километров, крайне сомнительно. Скорее всего, в работу вкралась опечатка, и пользоваться этими данными не стоит.

В 2011 г. на Беломорской нефтебазе произошел аварийный разлив, которым мы с моими коллегами занимались специально в течение трех лет в рамках договора с Морским специализированным портом Витино по отслеживанию экологической обстановки на акватории Порта и Нефтебазы.

Разлив привел к повышению содержания нефтепродуктов в поверхностных слоях воды, которая вдоль западного берега Оленьей салмы несколько превышала уровень ПДК для водоемов общесанитарного назначения (рис. 29). Такая их концентрация держалась до 2012 г. включительно, но уже в 2013 г. снизилась до уровня ПДК для рыбохозяйственных водоемов (Наумов, 2013а; Наумов и др., 2017).¹

В целом можно сказать, что ситуация по сравнению с серединой 70-х годов заметно улучшилась. Следует отметить, что ход кривой на рис. 30 практически не отражает динамику аварийных разливов на Беломорской нефтебазе и не связан с авариями нефтеналивных судов, список которых приведен в работах А. С. Корякина и С. В. Юрченко (2011, 2012). Можно предполагать, что динамика нефтяного загрязнения кутовой части залива в основном связана с активностью Кандалакшского порта.

В общем можно считать, что Белое море принадлежит к весьма умеренно загрязненным водоемам.

¹ Этот случай описан также в работе И. А. Немировской с соавторами (2017). В их труд вкратце описаны некоторые неточности, которые считаю нужным отметить: «В мае 2011 г. и в мае 2012 г. происходили аварии на Беломорской нефтебазе. В 2011 г. разлив привел к загрязнению нефтепродуктами ... более 210 тыс. м² акватории Кандалакшского залива, а так же 400 м² береговой площади. В результате пострадала также территория Кандалакшского государственного природного заповедника (о. Олений) ... Установка боновых ограждений на акватории залива была затруднена из-за ледовой обстановки» (op. cit., стр. 742).

Во время наших работ по Договору с портом Витино мы специально изучали этот случай в 2011–2013 гг. На самом деле разлива в 2012 г. не было, боновое ограждение в 2011 г. было установлено незамедлительно (в середине мая никакого льда уже не было, и он не мог ничему мешать), что позволило быстро локализовать основную массу нефтепродуктов в небольшой бухточке размером приблизительно 200×200 м. Ее литоральное население было почти полностью уничтожено (Наумов, 2011, 2012, 2013; Наумов и др., 2017). Нефтяная пленка распространялась преимущественно вдоль южного берега Оленьей салмы и берегов о-ва Оленьего не достигала, так что территория Кандалакшского заповедника не пострадала. Эта пленка (площадью около четверти квадратного километра) покрывала водную поверхность в прибрежной области южного берега Оленьей салмы и доходила до Палкиной губы. За пределы Оленьей салмы (внутренней акватории порта) она не выходила.

Часть 2 ДОННОЕ НАСЕЛЕНИЕ БЕЛОГО МОРЯ

Глава 9. Материал, методы его сбора, а также первичной и математической обработки

Материалом для этой работы послужили сборы бентоса почти на всей акватории Белого моря за исключением Воронки в 1973–2017 гг. Поскольку работы проводились в рамках самых различных проектов, преследовавших разные цели, сетка станций неравномерна, и многие области оказались неисследованными (рис. 31). Часть материала была собрана сотрудниками Кафедры зоологии беспозвоночных Московского государственного университета под руководством К. В. Беклемишева и Н. Л. Семеновой (всего 34 пробы из Двинского залива в смысле, употребляемом в Лоции). Эти материалы были любезно переданы Беломорской биостанции ЗИН РАН, за что автор выражает московским коллегам свою искреннюю признательность. Помимо названных материалов, в анализе были использованы данные многолетних наблюдений автора на литорали вблизи ББС ЗИН РАН (для сравнимости с остальным материалом были взяты только летние данные; всего 126 бентосных проб). Всего в анализе использовано 49 качественных бентосных проб и около 900 количественных (табл. 12).

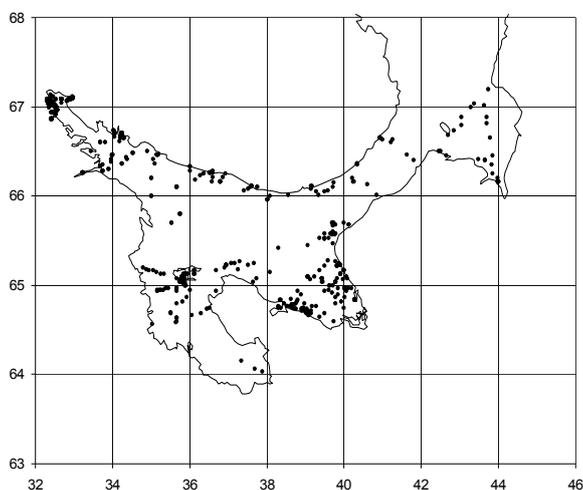


Рис. 31. Места проведения работ. Точками обозначены бентосные станции.

На глубоких местах пробы бентоса брались с борта экспедиционного судна дночерпателем конструкции Петерсена «Океан-50» с площадью захвата 0.25 м² или дночерпателем конструкции ван-Вина с площадью захвата 0.1 м², а на мелководьях — легководолазным методом при помощи пробоотборника Е. Н. Грузова и А. Ф. Пушкина (1967) площадью захвата 0.05 м². На литорали в случае каменистых грунтов сборы проводились вручную с помощью рамки 0.025 м² или же (на песчаных и илистых грунтах) тем же самым водолазным пробоотборни-

Таблица 12

**Материал, использованный в работе
(число бентосных проб, распределенных
по глубинам и районам моря; районирование см. в главе 1)**

Глубина, м	Кандалуха	Онежский залив	Двинская губа	Открытая часть моря	Горло	Мезенский залив
-1÷2	155	17	14	135	9	Нет макроформ
1÷20	169	31	103	23	8	24
20÷50	58	11	29	21	12	5
50÷100	—	—	16	18	8	—
100÷200	—	—	—	12	—	—
Свыше 200	—	—	—	21	—	—

ком. С середины 1990-х гг. на песчаных и илистых осушках использовался трубчатый пробоотборник с рабочей площадью 0.0076 м². Во всех случаях полученный с помощью орудия сбора грунт промывался на сите с размером ячеей, равном 1 мм по стороне квадрата.

В связи с тем, что использовались разные дночерпатели, встает вопрос о правомочности сравнения данных, полученных приборами различной конструкции, приносящими пробы, взятые с существенно разной площади грунта. Для выяснения этого обстоятельства была построена следующая математическая модель. На пяти повторностях модельного выдела площадью 3 м² было размещено сообщество из 10 случайным образом распределенных видов с прогрессивно убывающей плотностью поселения. Из полученных таким образом пяти модельных биоценозов случайным образом отбиралось по пять проб площадью 0.25 и 0.1 м². В обоих случаях для всех пяти повторностей усредненная по всем выборкам плотность поселения каждого вида сравнивалась с таковой, заданной моделью, которая принималась истинной плотностью видов в генеральной совокупности. В обоих случаях для видов с плотностью поселения, превышающей разрешающую способность прибора¹, полученные выборочные показатели на уровне вероятности $P = 0.05$ не отличались от генеральных. Как и следовало ожидать, сходство выборочной плотности с генеральной для видов, распределенных с плотностью, равной разрешающей способности орудия сбора оказалось и на грани достоверности. Плотность поселения более малочисленных видов во всех пяти повторностях для обоих приборов оказалась завышенной, однако это превышение, как, впрочем, и отличие от нуля, статистически незначимо.

Таким образом, можно признать, что сравнение данных, полученных любым орудием сбора, правомочно с тем ограничением, что виды, имеющие плотность поселения ниже разрешающей способности применяемого прибо-

¹ Разрешающая способность орудия сбора описывается соотношением $R = 1/S_g$, где R — разрешающая способность, а S_g — площадь захвата применяемого прибора.

ра, должны быть исключены из количественного анализа, как это и сделано в последующих главах¹.

Остается, однако, вторая сложность: насколько различно улавливаются различными орудиями виды, зарывающиеся в грунт на разную глубину? Построение математических моделей для решения этого вопроса мало помогает, так как для подавляющего большинства видов инфауны по этому поводу отсутствуют фактические данные. Остаются косвенные соображения. Применявшийся дночерпатель конструкции Петерсена заглубляется в грунт на 25 см, конструкции ван-Вина — на 16, а конструкции Грузова и Пушкина — на 13. Первые два прибора применялись в sublitorали, где обитают в основном не слишком крупные виды, размещающиеся, главным образом, в довольно тонком слое наилка. В первом приближении можно считать, что глубина погружения обоих приборов в толщу осадка заведомо достаточна, и не влияет на точность их работы. Во всяком случае, виды, о которых известно, что они зарываются достаточно глубоко, такие как *Cerianthus lloydi* и *Mya truncata*, улавливаются как тем, так и другим дночерпателем. Пробоотборник конструкции Грузова и Пушкина применялся на литорали и в самой верхней sublitorали, доступной для работы аквалангиста. На этих глубинах встречаются *Arenicola marina* и *Mya arenaria*, для которых в литературе существуют указания, что они могут зарываться на глубину, значительно превышающую 13 см. Тем не менее, обе формы достаточно регулярно улавливаются названным прибором. Практический опыт рыбаков, добывающих и тот, и другой вид в качестве наживки для лова трески, показывает, что для этой цели достаточно выкапывать грунт на величину штыка лопаты, причем наличие в осадке камней часто не позволяет заглубить ее полностью, что мало влияет на результат. Исходя из сказанного, можно сделать вывод, что при современном уровне сведений глубиной захвата грунта использовавшими орудиями сбора (кроме трубчатого пробоотборника, входящего в грунт на глубину, не превышающую 10 см и обладающего слишком низкой разрешающей способностью для разреженно распределенных организмов) можно пренебречь, а возникающие в результате этого допущения погрешности считать входящими в ошибку наблюдения.

К аналогичным выводам пришел и А. А. Ярвекюльг (1979, цит. по Жирков, 2010), указав при этом, что на плотных грунтах тяжелые дночерпатели работают лучше. Наши работы полностью подтверждают это наблюдение.² Биомасса бентоса в районе Муксаломского рифа (Соловецкие о-ва), полученные с помощью дночерпателей Петерсена и ван-Вина с рабочей площадью 0.1 м² оказалась заметно ниже таковой, определенной и использованием прибора

¹ На анализ видовых списков это условие не распространяется.

² Противоположное мнение высказывает С. Г. Денисенко (2013), отмечая, что «Океан-50», в отличие от прибора конструкции ван-Вина, хуже работает на песчаных грунтах и не всегда ложится на грунт всей рабочей плоскостью. В моей практике не наблюдалось ни того, ни другого.

«Океан-50» (конструкция Петерсена), берущего пробы с 0.25 м² (Solyanko et al. 2012). Совпадение видовых списков и структуры сообществ оказалось при этом вполне надежным.

На исследованных точках, именованных *станциями*, брались от одной до шести проб. Это обстоятельство заставляет рассмотреть вопрос о том, что следует принять за единичное описание? Желание взять несколько проб на одной станции диктуется стремлением получить статистически достоверный материал, позволяющий оценить дисперсию распределения видов в локальном сообществе. Эта практика изначально была введена при геоботанических исследованиях, где коллектор имеет возможность расположить выборочные выделы в непосредственной близости друг от друга, что и позволяет получить случайный и репрезентативный материал. При работе на литорали и в верхней сублиторали, в случае, если пробы берет водолаз, правомочность такого подхода полностью сохраняется, однако во время судовых работ вопрос крайне осложняется по навигационным причинам.

Возможны два способа отбора проб с судна на одной станции: в дрейфе и на якоре. При работе в дрейфе судно перемещается под воздействием ветра и течения. За время, необходимое для спуска и подъема орудия сбора, оно смещается на расстояние, зависящее от этих двух факторов, а также от глубины, на которой проводятся работы. Для повторного спуска прибора необходимо вернуться на точку, с которой дночерпатель начали опускать в предыдущем случае. Формальная точность, с которой работает современное навигационное оборудование, составляет 1.85 м, но эту точность дает только последний десятичный знак, введенный для правильного округления предыдущего. Таким образом, реальная точность не превышает 18.5 м, одной десятой кабельтова. За время спуска и подъема орудия сбора направление и сила ветра, как правило, несколько изменяются, и направление нового дрейфа совершенно не обязательно будет совпадать со старым. Учитывая погрешность выхода на исходную точку, расхождения в местоположении двух последовательно взятых проб в большинстве случаев оказываются весьма значительными и могут достигать нескольких кабельтовых. До начала применения спутниковой навигации, а в имеющемся материале больше половины станций было взято именно в это время, погрешность могла достигать мили, и даже больше. В такой ситуации становится непонятным, дисперсию чего мы измеряем на полученных повторностях: дисперсию распределения видов в локальном сообществе или дисперсию их распределения в море?

Для снижения описанной погрешности используется сбор проб с постановкой на якорь. В этом случае якорь-цепь обычно вытравливают на длину, превышающую глубину моря в выбранной для работы точке, несколько более чем вдвое, а затем выжидают, пока цепь не натянется дрейфом судна. Пренебрегая провисом цепи, можно условно принять, что судно при этом смещается от той точки, где расположен якорь, на расстояние, приблизительно равное глубине. Установить это расстояние точнее довольно трудно, так как якорь-цепь обычно вытравливают смычками, причем не вполне точно. Кроме того, расчет про-

виса цепи представляет собой весьма сложную задачу, так как он зависит от силы течения и ветра, угла между их направлениями, а также подводной и надводной парусностей судна. На практике никто этих параметров не учитывает и расчета смещения судна не проводит. Между тем, расстояние между той точкой, где расположен якорь, и той, над которой расположен якорный клюз судна, представляет собой радиус круга, по которому последнее перемещается под воздействием течения и ветра. Чем больше глубина, тем больше и радиус этого круга. На малых глубинах к длине этого радиуса следует прибавить еще половину длины корпуса, так как стрела, с которой опускают гидробиологические приборы, чаще всего расположена приблизительно по центру судна, или полную его длину, если работы ведутся с кормового портала. Течения постоянно меняются по скорости и направлению в зависимости от фазы приливного цикла, ветер тоже крайне редко бывает настолько устойчив, что за все время работы на станции воздействует на судно постоянным образом, поэтому оно все время перемещается по довольно широкой дуге. Конечно, в момент касания прибором дна можно снимать координаты (с отмеченной выше точностью), но это не обеспечивает расположение проб в непосредственной близости одна от другой. Погрешность в случае постановки на якорь, несомненно, меньше, чем при работе в дрейфе, но и она достигает десятков метров, особенно при работе на больших глубинах.¹ В качестве примера можно привести данные М. В. Мордашовой и В. О. Мокиевского (2012), работавших в Великой салме на глубинах около 100 м. Глубины, с которых были получены пробы на одной станции, различались в среднем на 12 ± 5 м. Максимальное же различие составило 44 м.

Таким образом, основная цель, с которой берут несколько повторностей на одной станции, не может быть достигнута в принципе. В этой ситуации корректнее отказаться от статистического описания локальных сообществ и рассматривать каждую пробу, независимо от того, была она взята в составе единой серии на конкретной точке, или же нет, в качестве самостоятельной станции, не имеющей повторностей. В таком случае получаемая дисперсия описывает изменчивость распределения видов в пределах однотипных локальных сообществ. Именно такой подход и применяется в настоящей работе.

Глубина моря измерялась в метрах. На практике глубину измеряют четырьмя основными способами: лотом, эхолотом, автоматическим зондом и глубиномером. В работе применялись все четыре.

Лот представляет собой линь необходимой длины с грузом на ходовом конце, разбитый на метры специальными марками. В современных условиях его чаще всего используют при работе со шлюпки. Аналогичный метод определения глубины представляет собой спуск груза на тросе, пропущенном че-

¹ Несложно рассчитать, что при работе на 300-метровой глубине отклонение судна всего на 1° дуги приводит к смещению от первоначальной точки на расстояние, равное приблизительно пяти метрам. Если же судно развернет на 180° , то это смещение будет больше трех кабельтовых.

рез блок-счетчик. Погрешность измерений при помощи лота определяется отклонением направления спуска груза от вертикали под воздействием течения и с трудом поддается коррекции, так как реальное расположение лотлиня или троса в толще воды неизвестно.

При работе с эхолотом необходимо учитывать, что он измеряет расстояние между поверхностью дна и килем, поэтому к полученным с его помощью значениям глубины необходимо прибавлять величину осадки судна.

Наиболее точные данные дает измерение глубины по давлению столба воды, используемое в автоматических зондах.

Глубиномер используется при легководолазном способе сбора материала. Точность этого метода крайне невелика, так как фаза прилива в этом случае практически никогда не учитывается.

В общем случае данные натуральных измерений не представляют собой истинного значения глубины моря, и полученную величину необходимо уменьшить на высоту стояния воды в данной точке, зависящую от фазы приливного цикла. Это особенно важно при работе на небольших глубинах. Для Белого моря можно в среднем принять, что высотой приливной волны можно пренебречь при работе на глубинах свыше 20 м, так как погрешность в этом случае будет заведомо меньше 10% и не будет превышать остальных погрешностей измерения глубины, какой бы способ (за исключением измерения глубины автоматическим зондом) для этого ни использовался. Именно этот принцип был использован в данной работе.

Растения и животные из всех проб определялись до вида. Исключения составляли некоторые семейства Hydrozoa и Bryozoa, также Nemertini, Oligochaeta и некоторые губки. Определение проводилось автором и его коллегами, участвовавшими в сборе материала: В. В. Федяковым, В. В. Луканиным, М. В. Фокиным, О. Н. Савченко, Д. А. Аристовым, К. Л. Бияговым и др. В сомнительных случаях материал передавался на определение специалистам лаборатории морских исследований Зоологического института РАН.

Используемые в тексте книги латинские названия морских организмов в подавляющем своем большинстве представляют собой валидные научные имена видов, принятые специалистами ЗИН РАН по соответствующим группам, однако может оказаться и так, что некоторые из них за последнее время устарели, ибо не всегда удается вовремя отследить литературу по систематике, охватывающую около тысячи видов, принадлежащих почти ко всем типам. Это замечание в особенности относится к названиям макрофитов, поскольку автор имеет зоологическое образование.

Весь собранный материал просчитывался и взвешивался. Мелкие организмы (массой менее 1 г) взвешивались на торсионных весах с точностью до 0.001 г, средние (массой до 10 г) — на аптекарских весах с точностью до 0.01 г, а более крупные — на чашечных весах с точностью до 0.1 г. Начиная с конца 1990-х гг., для этой цели стали применяться электронные весы фирмы «Sartorius», дающие возможность взвешивать объекты массой до 400 г с точностью до 0.01 г, а с середины 2000-х гг. используются электронные лабораторные

весы, позволяющие взвешивать навески до 200 г с точностью до 0.001 г. В большинстве случаев определялась живая воздушно-сырая масса¹ после подсушивания объекта на фильтровальной бумаге. В случае обработки фиксированного материала спиртовая масса приводилась к воздушно-сырой. Моллюски взвешивались вместе с раковиной и мантийной жидкостью, кольчатые черви (кроме спирорбид, овениид и серпулид) извлекались из домиков. Для модулярных организмов с нечетко выраженной индивидуальностью, таких как растения и колониальные животные, плотность поселения не учитывалась. После первичной обработки материала биомассы и плотности поселения всех видов приводились к 1 м².

Весь имеющийся материал был занесен в базу данных «Бентос Белого моря», реализованную автором на алгоритмическом языке «Slipрег 5.0».

Весь материал обрабатывался статистически. Использовались методы линейной статистики и дисперсионный анализ. Пороговым значением для отвержения нулевой гипотезы во всех случаях принят доверительный уровень $P_1 = 0.05$.

В условиях нарастающего антропогенного пресса особую важность приобретают методы его оценки. Поскольку одним из наиболее значимых воздействий человека на различные водоемы в настоящее время оказывается загрязнение из бытовых, промышленных и транспортных источников, разработками методов его изучения занято большое число исследователей. Основное внимание при этом уделяется химическому анализу воды. Следует, однако, помнить, что этот подход, полностью оправданный для небольших континентальных водоемов с незначительным водообменом, в условиях морей, особенно обладающих ярко выраженными приливами, работает гораздо менее надежно, так как и загрязненные, и чистые воды зачастую переносятся приливными течениями на очень большие расстояния, и исследователь, берущий пробу воды для анализа, чаще всего не знает, откуда она пришла и на какую сменится во время следующей фазы. Между тем, донные организмы, постоянно находящиеся в своем биотопе, чутко реагируют на усредненное воздействие загрязнения. Отсюда следует, что биоиндикация может служить достаточно надежным критерием антропогенного воздействия.

Методы биоиндикации разрабатываются уже довольно давно, однако по большей части — применительно к континентальным водоемам, в первую очередь ввиду их огромной значимости в качестве питьевых и хозяйственных. Разработанные методы часто используют и для изучения морей. При этом обычно забывают, что применяемые для пресных вод индексы соотношения различных групп водных организмов, с одной стороны, создавались для оценки не промышленных стоков, а бытовых, а с другой, — они не могут ра-

¹ Из описания методики видно, что в одних случаях измерялась масса организмов, а в других — их вес. Для целей гидробиологии возникающая при этом погрешность пренебрежимо мала.

ботать в морских водоемах из-за различий в физиологических особенностях представителей пресноводной и морской фауны и флоры.

Пресноводные организмы обитают в осмотически агрессивной среде и постоянно вынуждены принудительно поддерживать свой водно-солевой баланс самыми разнообразными способами. К ним принадлежат и активный транспорт воды и различных ионов против градиента концентрации, и (или) использование разнообразных изолирующих механизмов.¹ Последние способствуют и защите от загрязнения. В результате в случае антропогенного воздействия на пресноводный водоем соотношение различных таксономических групп гидробионтов смещается в нем в ту или другую сторону.

Морские организмы прозрачны для своей среды, и их водно-солевой баланс в значительной степени поддерживается морской водой, обладающей мощными буферными свойствами, поэтому закономерного смещения пропорций в обилии различных групп организмов в морских водоемах в большинстве случаев не происходит.

Это обстоятельство послужило причиной того, что многие исследователи заняты поисками надежного критерия, который позволял бы определять состояние морской биоты по интегральным характеристикам донных биоценозов. К настоящему времени разработано два достаточно надежных метода, позволяющих оценивать уровень сдвига структуры сообществ от стабильного состояния. Первый из них, *k*-доминантный, или *ABC* анализ, (Warwick, 1986, Warwick et al., 1987), основан на предположении, что в непо потревоженном сообществе преобладают немногочисленные крупные экземпляры.² Суть метода сводится к построению кумулят долей видовых биомасс и плотностей поселения, ранжированных по убыванию (так называемых *k*-доминантных кривых), и их сравнению. Если на графике *k*-доминантная кривая биомассы лежит выше таковой плотности поселения, то это означает, что виды в подобном сообществе подвергаются в основном *K*-отбору, что свидетельствует о стабильности условий. В случае обратного соотношения считается, что преобладает *r*-отбор, и сообщество потревожено³ (Денисенко, 2006). В настоящее время ряд исследователей, не удовлетворяясь графическим подходом к реше-

¹ Именно этим объясняется тот, на первый взгляд, парадоксальный факт, что население гипергалинных водоемов имеет в подавляющем большинстве случаев пресноводное происхождение (Хлебович, 1974).

² На самом деле данный метод дает неустойчивые результаты, поскольку смещение кривых выравнивания зависит далеко не только от антропогенных нарушений сообщества, но и от обычных сукцессионных процессов.

³ Вопросы реакции сообществ на внешние воздействия и структуры биоценозов обсуждаются в этой работе с позиций концепции *K*- и *r*-отборов. В моих беседах с коллегами на эту тему я убедился в том, что многие из них понимают ее несколько упрощенно, поэтому в «Приложении» к данной главе изложены основные положения теории *K*- и *r*-жизненных стратегий.

нию задачи, предлагает разные способы математического сравнения получаемых кумулянт, однако сущность метода остается при этом неизменной.

С. Г. Денисенко (Denisenko, 2004; Денисенко, 2006) был предложен другой подход к решению рассматриваемого вопроса. Обратив внимание на то, что более выровненная k -доминантная кривая лежит ниже менее выровненной, он воспользовался индексом выравниваемости Е. Пилу (Pielou, 1969), основанном на известном показателе информационного разнообразия К. Шеннона (Shannon, 1948). Предложенный показатель С. Г. Денисенко называет *разностью выравниваемости* биомасс и плотностей поселения донных организмов и вычисляет по формуле (в обозначениях, принятых в этой книге)

$$D_{E'} = (H'_B - H'_D) / \log_2 S, \quad (23)$$

где $D_{E'}$ — разность выравниваемости; H'_B и H'_D — шенноново разнообразие, вычисленное по биомассе и плотности поселения; S — число видов в комплексе.

Как показано С. Г. Денисенко (2006), отрицательные значения этого показателя говорят о том, что комплекс видов пребывает в благоприятных для него условиях, и виды, его составляющие, подвергаются в основном K -отбору. Положительные значения, напротив, указывают на работу r -отбора, что вызывается не подходящими для комплекса условиями (влияние антропогенного загрязнения, природных катаклизмов, не свойственного комплексу биотопа и т. п.). Значения показателя, близкие к нулю, свидетельствуют о промежуточных условиях и сбалансированности воздействия K - и r -отборов.

Основными достоинствами этого подхода можно считать отказ от прямого сравнения плотности и биомассы видов, ранжированных в различном порядке, и переход к обобщающим характеристикам, а также возможность числового сравнения сообществ без интегрирования k -доминантных кривых. В целом способ С. Г. Денисенко представляется биологически более обоснованным, а математически — более корректным.

Вместе с тем, использование индекса, основанного на информационном показателе, вызывает известные сомнения, поскольку последний разработан для целей исследования передачи информации по шумящему каналу. В связи с этим, использование этой меры при изучении, скажем, последовательностей нуклеотидов в генетическом коде прямо соответствует ее назначению, а вот биологический смысл этого показателя в синэкологических исследованиях не столь очевиден. Более того, индекс К. Шеннона не удовлетворяет ряду требований, предъявляемых к показателям, призванным описывать разнообразие коллекций, (Песенко, 1982), и не линейно связан со структурой сообществ (Наумов, 1991). Подробнее о причинах этого и вообще о применимости индекса Шеннона в синэкологических исследованиях см. ниже (*глава 14*).

В связи с этим в настоящей работе применяется модификация метода С. Г. Денисенко, в которой индекс Е. Пилу заменен индексом олигомиксно-

сти¹ (Наумов, 1991). Это — статистический показатель, вычисляемый по формуле

$$I_o = \frac{\sigma_A}{A} \sqrt{S}, \quad (24)$$

где I_o — индекс олигомиксности; σ_A — среднее квадратичное отклонение показателя обилия всех видов сообщества; S — число видов; A — суммарное обилие видов, которое может быть выражено любым показателем (суммарной биомассой или суммой плотностью поселения всех найденных особей). Индекс этот определен в области $0 \leq I_o \leq 1$ и при $S = 1$ не имеет смысла. Индекс не предъявляет требований к форме распределения, так как представляет собой не интервальную, а точечную оценку. Его стандартная ошибка определяется как

$$m_{I_o} = \frac{I_o}{\sqrt{2S}}, \quad (25)$$

где m_{I_o} — статистическая ошибка индекса олигомиксности. Для удобства представления в настоящей работе и сам индекс, и его ошибка умножаются на 100, т. е. выражаются не в долях единицы, а в процентах.

Строго говоря, этот индекс описывает структуру сообщества, однако в виде $100 - I_o$ он может использоваться и в качестве меры разнообразия, причем в этом случае он соответствует всем тем требованиям, которые предъявляются к таким показателям в работе Ю. А. Песенко (1982), и линейно связан со структурой ряда показателей обилия (Наумов, 1991).

Таким образом, мера стабильности донных сообществ, применяемая в данной работе, по аналогии с мерой, предложенной С. Г. Денисенко, может быть названа *разностью олигомиксности* (Наумов, 2013) и вычисляется по формуле

$$D_o = I_{oB} - I_{oD}, \quad (26)$$

где D_o — разность олигомиксности; I_{oB} и I_{oD} — индекс олигомиксности, вычисленный, соответственно, по биомассе и по плотности поселения. В этом варианте анализа стабильному состоянию сообщества соответствуют положительные значения показателя.

Разность олигомиксности так же, как и разность выравненности, определена в области $-1 \leq D_o \leq 1$. Ее статистическая ошибка равна

¹ Название индекса восходит к изредка употреблявшимся в литературе терминам *олиго-, мезо- и полимиксные биоценозы* (см., например, Гурвич, 1934; Воробьев, 1949). Термины эти строго определены не были и обозначали сообщества с малым, обычным и большим числом видов. Поскольку сообщества с малым числом видов обычно характеризуются ярко выраженным доминированием одной или нескольких форм, а в таком случае предлагаемый индекс имеет максимальные значения, этот полузабытый термин был избран для названия предлагаемого показателя.

$$m_{D_0} = \sqrt{m_{I_{0B}}^2 + m_{I_{0D}}^2}, \quad (27)$$

где m_{D_0} — ошибка разности олигомиксности.

Проверка на полтора сотнях станций, взятых в рамках работ по отслеживанию экологической обстановки на акватории «Морского специализированного порта Витино», показала, что результаты, полученные с помощью как оригинального метода С. Г. Денисенко, так и его модификации, основанной на использовании индекса олигомиксности, дают очень близкие результаты, что позволяет глазомерно сравнивать данные, полученные обоими методами, без пересчета по оригинальному материалу.

Все три метода обладают общими, причем существенными, недостатками и имеют общие ограничения. Так, по самой своей сути они не могут учитывать роль модулярных организмов, так как основаны на сравнении выравненности биомасс с выравненностью плотности. Между тем модулярные организмы, в частности растения, особенно на литорали и в зоне фитали, играют исключительно важную роль, и их состояние может в ряде случаев быть решающим.

Кроме того, результаты анализа во всех трех случаях очень сильно зависят от размера ячеек промывочного сита: чем крупнее ячейка, тем меньше мелких организмов останется на сите, тем сильнее сдвинется результат в сторону благополучного состояния сообщества. Западные исследователи, широко использующие k -доминантный анализ, чаще всего используют для этой цели промывку на сите с ячейкой 1 мм. Этот подход также оставляет желать лучшего, так как по европейским стандартам ячейка измеряется по диагонали, а в отечественной практике — по стороне ячейки. Кроме того, в ряде случаев как у нас в стране, так и за рубежом, используют миллиметровые сита не с металлической сеткой, а с круглой перфорацией. В ряду сит с ячейкой, измеренной по стороне → с круглой перфорацией → с ячейкой, измеренной по диагонали, прогрессивно задерживаются все более мелкие организмы, что делает результаты анализов несравнимыми. В пределах настоящего исследования для промывочных сит последовательно использовалась сетка с ячейкой, равной 1 мм, измеренной по ее стороне, что позволяет сравнивать имеющиеся данные.

Наконец, все обсуждаемые методы указывают лишь на уровень нестабильности в сообществе, не важно, вызваны ли изменения антропогенным загрязнением, ухудшением условий обитания по естественным причинам, или обычным сукцессионным процессом. Соответствующее решение исследователь вынужден принимать, руководствуясь дополнительной информацией.

В качестве меры таксономического разнообразия в работе принят показатель D_T , вычисляемый по суммарной биомассе обнаруженных в сообществе морских организмов в пределах таксономических единиц ранга типа на основе индекса олигомиксности (Наумов, 1991). Как сказано выше, дополнение этого индекса до единицы (в нашем случае — до 100%) представляет собой статистическую меру разнообразия:

$$D_T = 100 - \frac{\sigma_P}{B} \sqrt{P}, \quad (28)$$

где D_T — таксономическое разнообразие, σ_P — среднее квадратичное отклонение биомасс отдельных типов, B — суммарная биомасса, P — число встреченных типов. Ошибка выборочности этого показателя вычисляется аналогично таковой индекса олигомиксности.

Для оценки полного числа видов в локальных фаунах была использована предложенная ранее функция накопления числа видов по мере увеличения эмпирических данных (Наумов и др., 1986а, Karakassis, 1995)

$$S_c = S_\infty (1 - e^{-k'N}), \quad (29)$$

где S_c — число видов, N — количество изученных проб, e — основание натуральных логарифмов, k' и S_∞ — коэффициенты. Очевидно, что коэффициент S_∞ представляет собой асимптоту функции и может трактоваться как предсказываемое число форм. Что же касается коэффициента k' , то он в известной мере отражает однородность распределения животных (чем выше значение этого параметра, тем быстрее падает значение первой производной функции (29) и тем однороднее распределен бентос). Алгоритм расчетов подробно описан ранее (Наумов, 2006). Соответствие теоретически полученной кумуляты эмпирическим данным проверяется методом χ^2 .

Отношение фактически обнаруженного числа видов к рассчитанной по эмпирическим данным асимптоте функции (29) может использоваться в качестве меры изученности видового состава фауны водоема использовавшимися методами.

Необходимо помнить, что данная функция, как, впрочем, и любые другие способы подобного рода расчетов, при небольшом числе использованных в анализе исходных описаний занижает предсказываемое число видов из-за того, что накопление редких форм происходит очень медленно, хотя само их количество может оказаться весьма значительным. В качестве пояснения можно указать, что на материале автора из 676 станций (данные по литорали были исключены) было обнаружено 529 видов макрозообентоса, принадлежащих к группам, в которых весь материал определялся до видового уровня. Из этого числа 66 видов было встречено всего по одному разу. Доля таких видов составляет 12.5%.

С. Г. Денисенко (2013) подвергает асимптотические методы оценки полного числа видов справедливой критике и моделирует процесс накопления числа видов показательной-степенной функцией. К рассуждениям С. Г. Денисенко, помимо сказанного выше, можно добавить, что поиск точного числа видов в локальной фауне вообще невозможен, так как число это из общих соображений не может быть константой. Используемый в данной работе способ и не ставит такой задачи. Для меня была важна лишь оценка надежности использовавшегося материала в рамках применявшихся методов, а такую оценку, причем численную, асимптотические методы дают.

Сходство видового состава определялось с помощью индекса Т. А. Сёренсена (Sørensen, 1948), который представляет собой модификацию показателя Чекановского для качественных данных

$$I_s = \frac{2S_C}{S_A + S_B}, \quad (30)$$

где I_s — индекс Сёренсена; S_C — число общих видов для двух сравниваемых списков; S_A — число видов в первом, а S_B — во втором списках.

Сходство сообществ вычислялось на основе рядов видовых биомасс с использованием индекса Я. Чекановского (Czekanowski, 1909). (*Подробнее см. главу 13*).

Необходимо отметить, что в связи с широким распространением известного программного обеспечения для математической обработки синэкологической информации «Primer» упомянутый индекс все чаще называют *индексом Брея–Кёртиса*. Такой подход противоречит принципу приоритета. Более того, Дж. Р. Брей и Дж. Л. Кёртис (Bray, Curtis, 1957) недвусмысленно указывают, что применяют индекс Кульчиньского (Kulczyński, 1927),¹ причем при использовании долей вместо абсолютных значений он сводится к простой сумме минимумов. Надо сказать, что к этой форме сводятся почти все подобные индексы, за исключением меры сходства П. Жаккара (Песенко, 1982).

Обоснования смены авторства индекса иногда доходят до смешного. Так, например, П. М. Ёшиока (Yoshioka, 2008) утверждает (отмечая, что оба индекса вычисляются по одной и той же формуле), что показатель Брея–Кёртиса все же другой, и много лучше, так как в случае его использования проводится предварительная модификация исходных данных путем перевода их из абсолютных значений в доли. А я вот перед вычислением долей свои данные логарифмирую. Так что же, таким образом показатель становится, что ли, *индексом Наумова*?! Нет, конечно, тем более, сам Я. Чекановский предложил свой индекс, назвав его индексом процентного сходства, именно для долей и именно в той форме, которую использовали Дж. Брей и Дж. Кёртис (Песенко, 1982).

Крупнейший польский антрополог и лингвист Ян Чекановский не только предложил самый первый и математически наиболее корректный показатель сходства (Vloom, 1981; Песенко, 1982), он был основоположником нумерической систематики как научного направления. Более того, с помощью разработанного им математического аппарата он, рискуя собственной жизнью, спас от гитлеровских печей цыган и караимов. Вряд ли когда-либо еще нумерическая систематика служила более практической и гуманной задаче.

Ученый мирового масштаба, выпускник Варшавского университета, хранитель Музея антропологии и этнографии при Петербургской академии наук, ректор Львовского, профессор Люблинского и Познанского университетов, создатель нумерической систематики, сумевший умерить мощь нацистского

¹ При этом они приводят формулу индекса Чекановского.

геноцида, академик Польской академии наук Ян Чекановский заслужил, чтобы предложенная им мера сходства носила его имя.

Для оценки возможного дефицита видов в Белом море, называемого К. М. Дерюгиным (1928) *отрицательными чертами фауны*, использовалась модель Дж. Пикколи, С. Сартори и А. Франчино (Piccoli et al., 1986, 1991; Piccoli, 2002a, b), представляющая собой функцию расстояния от центра расселения. Первоначально она была предложена как механизм изучения заселения донными моллюсками океана Тетис, но впоследствии успешно применялась для исследования рецентных фаун (Gontar, Naumov, 1994; Naumov, Gontar, 1997; Наумов, Гонтарь, 2004; Наумов, 2006).

Модель имеет вид:

$$S_c = S_o e^{-D_m / L_p}, \quad (31)$$

где S_c — число видов в локальной фауне; S_o — исходное число видов в центре расселения, D_m — расстояние между связанными бассейнами, тыс. км; L_p — положительный коэффициент; e — основание натуральных логарифмов. Величина $L_{1/2}$, равная $\ln 2 L_p$, представляет собой расстояние от центра расселения, на котором число видов исходной фауны сокращается вдвое. Эта величина характеризует расселительные возможности группы организмов и в дальнейшем тексте именуется *расселительным потенциалом*. Подробности построения модели см. Piccoli et al., 1986; Наумов, Гонтарь, 2004. Техника расчетов применительно к Белому морю подробно описана А. Д. Наумовым (2006).

Для построения графиков накопления числа видов отдельных таксонов в фауне Белого моря в процессе его формирования и развития использовалось трансформированное уравнение (31), представленное в линейной форме:

$$\ln S_{t_i} = \ln S_o - \frac{D_m t}{t_i L_p}, \quad (32)$$

где S_{t_i} — число видов в фауне по прошествии i равных промежутков времени; t — общее время заселения водоема данной таксономической группой (Наумов, 2013б).

Глава 10. Основные понятия и термины

В гидробиологических исследованиях используется ряд базовых понятий, в трактовке которых существуют известные разногласия, поэтому полезно определить, как они будут использоваться в данной работе. Все определения приводятся применительно к морскому донному населению.

Глубина моря

Одно из основных понятий морской гидробиологии — *глубина моря*. Как правило, ее измеряют в метрах от *теоретического нуля*, определение которого приведено выше, в главе 2. Там же было отмечено, что в настоящей работе за таковой принят наинизший уровень стояния воды в отлив, выведенный путем уровневых наблюдений. В большинстве гидробиологических исследований приводятся данные, полученные при работе либо в сублиторали, либо на литорали. Работ, описывающих донные сообщества как выше, так и ниже теоретического нуля глубин, сравнительно немного. Это обстоятельство приводит к тому, что единая шкала глубин для всего моря не разработана. На практике при работе в сублиторали пользуются понятием глубины моря, а при работе на литорали — описательным способом обозначения глубин, выделяя нижний, средний и верхний горизонты. Чаще всего в основу такого членения литорали бывает положена так называемая *схема Вайяна*.¹ По этой схеме полоса суши, регулярно заливаемая и осушаемая только в квадратуру, принимается средним горизонтом литорали, выше которой расположен верхний горизонт, заливаемый только в сизигию, а ниже — нижний, только в сизигию полностью осушаемый. Гораздо реже при работе на литорали исследователи пользуются понятием *высоты над уровнем моря*, принимая теоретический нуль глубин за точку отсчета. Строго говоря, такой подход ошибочен: для отсчета высот за уровень моря принимается поверхность геоида, определяемая как среднее стояние воды за весь приливной цикл, т. е. в терминах теории приливов, z_0 . Это значит, что выше этого уровня (медианного уровня среднего горизонта Вайяна) высоты положительны, а ниже — отрицательны. В редчайших случаях за нуль глубин принимают наивысшее стояние воды в прилив.

В настоящей работе для отсчета глубины моря применяется *единая числовая ось глубин* с нулем, отвечающим теоретическому. В этих терминах глубины сублиторали имеют *положительные* значения, а глубины литорали — *отрицательные*.

¹ Надо думать, ее предложил известный французский зоолог середины XIX — начала XX вв. Léon Louis Vaillant, однако мне не удалось найти ни соответствующих его работ, ни ссылок на них.

Биотоп

Термин биотоп (*βιοτόπος: местообитание*) предложен немецким исследователем Р. Гессе (Hesse, 1924). Вот его оригинальное определение: *важное для рассмотрения первичное топографическое единство является областью жизни (местом жизни), или биотопом; он охватывает участки жизненного пространства, которые являются одинаковыми по условиям жизни и приспособленным к этим условиям жизненным формам и отличаются этим от других мест жизни* (перевод по: Янин, 1990).

За прошедшее столетие понимание этого термина практически не изменилось. Сейчас его чаще всего определяют как *участок земной поверхности (суши или водоема) с однородными абиотическими условиями среды, занимаемый тем или иным биоценозом* (Дажо, 1975; Биологический энциклопедический словарь, 1986; Миркин и др., 1989; Ремерс, 1988; Чернова, Былова, 1988 и др.). Некоторые авторы расширяют это понятие на целые экологические зоны: *бенталь* (область морского дна) и *пелагиаль* (толща воды) (Березина, 1984), с чем, однако, трудно согласиться. В настоящей работе принято классическое определение биотопа.

Бентос

Настоящая книга посвящена описанию беломорского *макробентоса*, поэтому ясно, что этот термин нуждается в достаточно точном определении. Сперва, однако, следует сказать, что такое *бентос* (*βένθος: глубина*) вообще. Обычно под этим термином понимают просто донное население (Константинов, 1967; Березина, 1984). Иногда авторы, дающие определение этому понятию, указывают на то, что организмы бентоса могут обитать как на поверхности грунта, так и в его толще (Биологический энциклопедический словарь, 1986; Реймерс, 1988; Бергер, 2007). Некоторые авторы выделяют из состава бентоса прикрепленные организмы, что вызвано, по-видимому, традицией изучения сообществ обрастания и никак не связано с фактической стороной вопроса (подробнее см.: Халаман, 2009). По поводу того, как называть такую экологическую группу организмов, единого мнения нет. Одни обозначают ее как перифитон (Константинов, 1967), другие — эпифауной (Биологический энциклопедический словарь, 1986). Между тем первый из этих терминов был предложен для обрастателей растений, а второй — для подвижных и прикрепленных животных, не зарывающихся в грунт, и не применяется к растениям (Реймерс, 1988). В специальной литературе единое мнение по этому вопросу также отсутствует. Все приведенные выше определения представляются автору неудовлетворительными, так как все они недостаточно общи, что и приводит к разночтениям.

Любой организм обитает в определенной среде. Донное животное, если оно передвигается по поверхности субстрата или прикреплено к нему, находится в воде, которая и есть среда его обитания. Животное, зарывающееся в грунт, располагается в совершенно другой среде, которую мы условно будем называть твердой. Организмы, частично погруженные в грунт, а частично над

ним возвышающиеся, такие, как высшие растения и целый ряд животных (многие полихеты, моллюски и др.) оккупируют обе среды одновременно. Все три группы организмов, несомненно, представляют собой бентос, понимаемый на интуитивном уровне. Это позволяет дать следующее определение данному термину: *бентосом называется экологическая группа водных организмов, обитающая на разделе жидкой и твердой сред вне зависимости от того, погружены они в ту или иную среду полностью или частично*. В свете этого определения в число организмов бентоса попадают все донные животные и растения, зарывающиеся и не зарывающиеся формы, прикрепленные и неприкрепленные, сидячие и подвижные, передвигающиеся по поверхности грунта и плавающие вблизи нее, если они связаны с разделом сред топически, трофически или иным образом. Кроме того, оно охватывает население любых твердых субстратов как искусственного, так и естественного происхождения, включая другие живые организмы, донные и пелагические (например, поселяющиеся на коже рыб и китов), и нижнюю поверхность льда. Бентосными оказываются также все живые организмы и на любых предметах, плавающих на поверхности воды. В настоящей работе рассматриваются только те организмы бентоса, которые связаны с морским дном.

Основные жизненные формы бентоса

В пределах бентоса можно выделить ряд групп организмов, обладающих определенными экологическими особенностями, в первую очередь *инфауну* и *эпифауну*. Термины эти не вполне удачны, так как по своей этимологии не включают растения, грибы и бактерий, однако они настолько устоялись, что как-то менять их не представляется рациональным. Под инфауной мы будем понимать организмы, погруженные в твердую среду полностью или частично, под эпифауной — организмы, лишь связанные с твердой средой в силу своих экологических особенностей, но не погруженные в нее. По степени подвижности бентосные организмы можно разделить на *вагильные*, т. е. такие, которые свободно передвигаются в толще твердой или жидкой среды, или же по их разделу, и *сессильные*, подвижность которых ограничена либо образом жизни (как это бывает у многих актиний и полихет), либо механическим прикреплением к подводным предметам.

Можно отметить, что некоторые справочные издания эпифауной называют только сессильный бентос, обозначая вагильный термином *онфауна* (Березина, 1984; Биологический энциклопедический словарь, 1986). Помимо того, что термин избыточен, он неудачен уже по одному тому, что представляет собой смешение английского и латинского языков.¹ Неудивительно, что

¹ Научные термины принято строить на базе классических, а не новых языков, при этом часто практикуемое совмещение греческих и латинских корней не может считаться хорошим стилем. Тем более не стоит поощрять сочетание в одном термине формантов, заимствованных из современного английского языка и классической латыни.

подобное словоупотребление весьма слабо согласуется с практикой специальной литературы, и рекомендовать его нельзя.

Много спорят о понятии *обрастание* (Халаман, 2009, Раилкин и др., 2012). Собственно речь идет о sessильной эпифауне (что, собственно, означает, что *перифитон* — избыточный термин), однако практические задачи предотвращения обрастания судов и гидротехнических сооружений вызвали к жизни целое научное направление, в рамках которого прикрепленные организмы стали рассматриваться в качестве совершенно особой экологической группы. Многие авторы (Резниченко и др., 1976; Протасов, 1982; Серавин и др., 1985; Раилкин, 1998 и др.) вообще исключают подобные организмы из состава бентоса, с чем согласиться, однако, невозможно. В число организмов-обрастателей часто включают и вагильный бентос (Рудякова, 1981; Серавин и др., 1985; Багавеева, 1986, 1988 и др.), если он обитает в обросте субстратов антропогенного происхождения. Такому подходу можно только удивляться: подвижный организм не способен ничего обрастать.

Обрастание искусственных субстратов — это особое явление, изучаемое прикладной экологией, но входящие в него организмы представляют собой самый обычный бентос, принадлежащий к различным экологическим группам. Можно разделять обрастания по особенностям субстрата, но это уже классификация из области прикладной экологии, которой мы не будем здесь касаться, так как эти проблемы выходят за рамки задач настоящего исследования.

Организмы бентоса часто подразделяют в зависимости от их размеров на *макро-*, *мейо-* и *микробентос*. Казалось бы, это деление не несет никакого биологического смысла (Бергер, 2007), и возникло по чисто методическим причинам: для обработки материала по самым мелким организмам требуется микроскоп, организмам средних размеров — бинокляр, а для определения наиболее крупных можно вообще обойтись без оптических приборов (для этих последних иногда употребляют термин *мегабентос*). Помимо этого, размеры изучаемых организмов требуют и разных приемов сбора материала. В результате для организмов разного размера выработались и разные методики их изучения, следовательно, требуется и формальное определение размерных групп донного населения.

Это, однако, не совсем так. Мелкие организмы, обитающие между частицами грунта, оказываются в совершенно других абиотических условиях, чем более крупные, даже если они входят в одно локальное сообщество и населяют один биотоп. Условия эти накладывают определенные требования ко всей системе адаптаций таких организмов, а это приводит к тому, что мелкие интерстициальные организмы чаще всего оказываются принадлежащими к вполне определенным таксонам, иным, чем те, размер которых значимо больше частиц грунта (Мокиевский, 2009). Нельзя забывать и о том, что с уменьшением размера тела удельная сила сопротивления воды его движению согласно формуле Стокса быстро возрастает. Это эквивалентно тому, что чем меньше организм, тем в относительно более вязкой среде он обитает. Таким

образом, разделение на макро-, мейо- и микробентос не столь уж формально, как это кажется с первого взгляда. Вместе с тем никакой четкой объективной границы между этим экологическими группами действительно нет (Мокиевский, 2009).

В силу этого требуется ввести некоторые, хотя бы формальные, определения названных размерных категорий бентоса. Определений такого рода в литературе немного, причем они далеко не всегда хорошо согласуются друг с другом. Н. А. Березина (1984) макробентосом называет «организмы размерами более 2 мм» (стр. 33), а Биологический энциклопедический словарь (1986) — от 5–10 мм и крупнее. При всей внешней определенности этих дефиниций они крайне нечетки. Донные (да и не только донные) организмы крайне редко имеют сферическую форму, поэтому приведенные определения совершенно непригодны для практического использования. В качестве примера приведу многощетинковых червей семейства Phyllodoctidae, многие представители которых достигают в длину до 100 мм и более при ширине тела, не превышающей 1–2 мм. В свете определения «Энциклопедии» их смело можно отнести как к мейо-, так и к макробентосу.

Надо отметить, что оба приведенных определения совершенно не согласуются с мировой научной практикой, которая основана на использовании для промывки материала сит со стандартным размером ячеей. В результате в большинстве специальных работ под *макробентосом* понимают все те организмы, которые после промывки остаются на сите с размером ячеей 1 мм (или, реже, 0.5 мм), как это и определено в работе В. Я. Бергера (2007). Следует иметь в виду, что и это определение не вполне четко, так как в разных странах используются различные стандарты для измерения размеров ячеей сит: по западным стандартам измеряется диагональ ячеей, а в отечественной практике — ее сторона.

Большое внимание этому вопросу уделяет В. О. Мокиевский (2009). Он помещает в своей монографии размерный спектр донных организмов, приведенный к эквивалентным сферическим диаметрам (op. cit., рис. 1–1), один из минимумов которого приходится на 500 мкм (масса организмов такого размера составляет около 70 мкг), что и может указывать на границу между макро- и мейобентосом. Однако, как показывает моделирование пробоотбора и промывки материала, такой вид спектра, скорее всего, представляет собой артефакт, вызванный слишком большим шагом размера ячеей применяемых на практике промывочных сит (Bett, 2013).

Поскольку объективный критерий пока не разработан, остается воспользоваться эмпирическим. В настоящей работе *под макробентосом мы будем понимать все те организмы, которые после промывки остаются на сите с размером стороны ячеей, равным 1 мм, измеренной по ее стороне.*

Обилие донных организмов

В системе понятий гидробиологии особое место занимают термины, обозначающие *обилие* живых организмов. Как это ни парадоксально, но в этой важнейшей области царит разнобой, а справочная и учебная литературы либо

не дают никаких определений, либо приводят сбивчивые и противоречивые трактовки. Аналогичная ситуация имеет место и в специальной литературе.

Самому термину *обилие* определение дается редко. Б. М. Миркин с соавторами (1989) определяют его как «*группу количественных показателей или балльных оценок роли вида*» в сообществе (ор. cit. стр. 123). В качестве примера таких показателей они приводят численность, проективное покрытие, объем и вес. В настоящей работе принято именно это определение обилия донных организмов (с некоторой коррекцией: не вес, а биомасса, о чем см. ниже).

Важно отметить, что существует два основных способа учета обилия: на единичной площади (*удельные*, или *относительные* показатели) и на всей изучаемой акватории (*абсолютные* показатели). В литературе очень часто эти понятия терминологически не различаются, что создает значительную путаницу. В настоящей работе абсолютные и относительные показатели обилия будут последовательно различаться терминологически. Ниже приводятся определения основных показателей, как они будут пониматься в дальнейшем тексте.

Показатели обилия, описывающие массу организмов

Биомасса (B) отдельных видов или целых сообществ. Удельный показатель: *масса организмов на единичной площади* (Воробьев, 1949; Березина, 1984; Биологический энциклопедический словарь, 1986; Реймерс, 1988; Миркин и др., 1989, Нинбург, 2005; Бергер, 2007). Для населения бентали по международному стандарту она измеряется в граммах массы на квадратном метре — г/м². Рассчитывается как масса организмов в пробе, умноженная на величину, обратную площади захвата орудия сбора (или, что то же самое, на его разрешающую способность).

Масса организмов на всей или на части площади акватории составляет *запас*, или *биоресурс (W₀)* (Нинбург, 2005; Бергер, 2007). Он рассчитывается по формуле

$$W_0 = B \times S_a, \quad (33)$$

где S_a — площадь изучаемой акватории. Определение запаса Б. М. Миркиным с соавторами (1989) туманно и противоречиво.

Существует несколько способов измерения массы организмов. Чаще всего используется *воздушно-сырая масса*, иногда называемая также *живым весом*. В ряде случаев материал перед взвешиванием высушивают в термостате до постоянного веса, что отмечают при описании методики. Этот способ измерения массы чаще используют при изучении макрофитов.

В работах некоторых авторов между понятиями *биомасса* и *запас* не проводится различия. Так, А. С. Константинов (1967) определяет биомассу как «*суммарный вес особей*» (стр. 6), а Ю. Одум (1975) — просто как «*живой вес*» (стр. 52). Согласиться с такими определениями трудно: абсолютный и удельный показатели — вещи очень разные.

Другие авторы (см., например, Сергиевский и др., 1991) приводят значения биомассы и других удельных показателей обилия в расчете на площадь применявшего ими пробоотборника, ссылаясь на то, что они не изучали матери-

ал с полного квадратного метра, или на то, что эта площадь слишком велика для рассматриваемых ими агрегаций, которые по площади меньше нее. Такой подход основан на нечетком понимании различий между абсолютными и относительными показателями. Стандартная единица размерности любой удельной величины совершенно не предполагает, что исследуемый образец имеет размеры, с ней соизмеримые, и не служит указанием на то, что он полностью занимает единицу площади или объема, избранную для нормирования. Стандарт вводится для сравнимости материала, полученного разными естествоиспытателями.

Показатели обилия, описывающие число организмов

Плотность поселения отдельных видов, или просто *плотность* (D). Удельный показатель: *число организмов на единичной площади* (Воробьев, 1949; Нинбург, 2005; Бергер, 2007). Иногда применяется к целому сообществу как сумма плотностей всех входящих в него видов (модулярные организмы при этом из расчетов выпадают), биологический смысл чего неясен. Для населения бентали по международному стандарту она измеряется в количестве экземпляров на квадратном метре — экз./м². Рассчитывается как число организмов в пробе, умноженное на величину, обратную площади захвата орудия сбора (т. е. его разрешающую способность).

Общее количество организмов на всей или на части площади акватории называется *численностью* (N_o) (Нинбург, 2005; Бергер, 2007). Численность рассчитывается по формуле

$$N_o = D \times S_a. \quad (34)$$

Подсчет числа экземпляров вида в пробе зачастую оказывается весьма затруднительной процедурой, так как среди морских организмов достаточно много таких, у которых индивидуальность выражена крайне слабо. Это относится к модулярным организмам: ко многим растениям, особенно литоральным и верхнесублиторальным покрытосемянным, образующим дерновины, и к различным нитчатым водорослям, губкам, гидроидным полипам, мшанкам, колониальным асцидиям и ряду других групп. Подсчет отдельных зооидов характеризует не обилие вида, а размер колонии, подсчет же колоний затруднен, с одной стороны, тем, что их целостность легко нарушается в процессе пробоотбора, а с другой, как это часто бывает, например, у корковых мшанок, тем, что центральные зооиды погибают, а колония продолжает разрастаться отдельными лопастями, уже не имеющими связи друг с другом. В связи с этим для растений и колониальных животных корректнее отказаться от определения их плотности и пользоваться одной биомассой. В ряде исследований можно определять их *проективное покрытие* (см. ниже).

По поводу понимания терминов *плотность поселения* и *численность организмов* в специальной литературе нет единого мнения. Определения этих важнейших понятий в справочных изданиях и сводках приводятся редко, большая часть их противоречива и сбивчива. Одни авторы вообще не делают между ними различия, другие по существу сводят плотность в синоним с биомассой (Константинов, 1967; Одум, 1975; Реймерс, 1988; Миркин и др.,

1989). Нередко *обилием* называют только плотность поселения, что совсем неприемлемо, так как такой подход выводит биомассу за рамки количественных показателей. Такой подход широко распространен в современной англоязычной литературе. Как правило, его объясняют тем, что корректно использовать только сухой вес, а влажный ни о чем не говорит. Боюсь, причина в другом: взвешивать лень, да и количественный учет исторически начинался с подсчета экземпляров. В результате в последнее время во многих статьях вместо широко принятого прежде термина *density* (плотность [поселения]) используют *abundance* (обилие). Это весьма напоминает ситуацию в отечественной литературе, очень часто не различающей *плотность поселения* и *численность* (см. выше).

Другие показатели обилия

Проективное покрытие — показатель, аналогичный *плотности поселения*, но не дискретный, а континуальный. Определения этого понятия, приводимые Б. М. Миркиным с соавторами (1989) и Е. А. Нинбургом (2005), ориентированы на геоботанические исследования и поэтому малопригодны для целей гидробиологии. В данной работе под проективным покрытием понимается *доля площади грунта, покрытая представителем того или иного вида*, и используется в процессе первичной обработки материала только применительно к растениям и колониальным животным. В процессе работы применялась как вспомогательная характеристика в основном при приведении обилия организмов, встреченных на пробах фукоидов, к квадратному метру, поэтому в тексте не употребляется.

Встречаемость (P_0) — показатель, описывающий банальность вида: отношение числа проб, где он встречен, к общему числу взятых образцов. Сходные определения даются и в литературе (Воробьев, 1949; Реймерс, 1988; Миркин и др., 1989; Нинбург, 2005).

Индекс обилия. Представляет собой квадратный корень из произведения плотности поселения и биомассы (Зенкевич, Бродская, 1937). Желание объединить оба показателя в одном индексе понятно, однако биологический смысл их средней геометрической неясен. Поскольку биомассу можно представить как произведение среднего веса одного экземпляра и плотности поселения, то индекс сводится к произведению плотности и квадратного корня из среднего веса. Попытку оценки обилия с помощью рассматриваемого индекса можно сравнить с оценкой успешности коммерческой деятельности по числу имеющихся в кассе купюр, умноженному на корень из их среднего достоинства. Тем не менее, в несколько исправленной форме индекс обилия представляет собой один вариантов расчета продукции физиологическим способом (Денисенко и др., 2006):

$$P = B^{0.75} D^{0.25}, \quad (35)$$

где P — продукция. Иногда этот показатель в модифицированном виде используют в качестве меры интенсивности метаболизма, умножая его на коэффициент уровня дыхания и варьируя значения показателей степени; все

три величины — разные для разных групп организмов (Кучерук, Савилова, 1985; Мокиевский и др., 2012; Azovsky et al., 2000; Жирков, 2010). Ни продукция, ни индекс обилия, ни интенсивность метаболизма не используются в настоящей работе, так как данные автора о продукции макробентоса недавно опубликованы в коллективной монографии «Биологические ресурсы Белого моря» (глава «Макробентос»; Наумов, 2012a),¹ а требование двух последних показателей обязательного использования плотности поселения запрещает возможность включения в исследование модулярных организмов. Между тем в целом ряде сообществ, особенно литоральных и верхнесублиторальных, они составляют основу биоценозов.

Индекс плотности вычисляется как произведение встречаемости и биомассы, поэтому его было бы лучше называть *индексом значимости*. Этот показатель в работе не используется, а потому и не комментируется.

Локальные системы донных организмов

В природе не существует мест, где встречался бы только один вид, а там, где видов несколько, они неизбежно вступают во взаимодействие. Даже в знаменитых опытах, проводившихся Г. Ф. Гаузе (Gause, 1934), пары видов инфузорий немедленно формировали систему с прямыми и обратными связями. Это значит, что обитающие совместно живые организмы не представляют собой механической смеси видов, а объединяются в некое эмерджентное образование — систему. Первым, кто обратил на это внимание, был немецкий исследователь К. Мёбиус (Möbius, 1877), который предложил для нее термин *Biozönose*, вошедший в русскую литературу в форме *биоценоз*. Важно подчеркнуть, что сам К. Мёбиус рассматривал эту систему в совокупности с ее местообитанием (*биотопом*) и подчеркивал взаимосвязь ее элементов. Несмотря на многочисленные споры о пригодности этого термина и его значении, большинство определений, приводимых в литературе, по сути дела совпадает с оригинальным (Дажо, 1975; Одум, 1975; Березина, 1984; Биологический энциклопедический словарь, 1986; Реймерс, 1988; Миркин и др., 1989; Наумов, 1991; Нинбург, 2005).

Эволюция трактовки термина *биоценоз* кратко, но емко описана Е. А. Нинбургом (2005). В частности, он указывает, что пространное определение К. Мёбиуса позволило различным исследователям обращать внимание лишь на тот его аспект, который больше совпадал с их собственными научными интересами. Это привело к тому, что в научной литературе для обозначения явления, описанного К. Мёбиусом, появилось большое количество терминов, в часть из которых исследователи вкладывают совсем не тот смысл, который им придавался их авторами. По сути дела принцип приоритета, законодательно утвержденный Международными кодексами номенклатур живых организмов и стихийно соблюдающийся в других областях биологии, должен

¹ При использовании этой работы нужно иметь в виду, что в ее табл. 3 и 4 (энергетические эквиваленты продукции и рациона) перепутаны заголовки.

распространяться не только на сам термин, но и на понятие, им обозначаемое.¹

Проследим вкратце (в основном по отечественной литературе) основные этапы формирования и развития терминологии в этой исключительной важной области.

Оригинальное определение явления, которое К. Мебиус назвал термином *Biozönose*, восходящему к греческому *βιο-κόινος*: *живущее совместно*:

Объединение живых организмов, соответствующее по своему составу, числу видов и особей некоторым средним условиям среды, объединение, в котором организмы связаны взаимной зависимостью и сохраняются благодаря постоянному размножению в определенных местах... Если бы одно из условий отклонилось на некоторое время от обычной средней величины, изменился бы весь биоценоз... Биоценоз также претерпел бы изменение, если бы число особей данного вида увеличивалось или уменьшалось благодаря деятельности человека, или же один вид полностью исчез из сообщества, или, наконец, в его состав вошел новый. (Möbius, 1877; цит по: Дажо, 1975).

Итак, по оригинальному определению биоценоз представляет собой систему взаимосвязанных организмов, его состав постоянен во времени, определяется усредненным воздействием абиотических факторов, но может изменяться под влиянием антропогенного пресса.

Одним из первых отечественных гидробиологов, который в своих трудах использовал термин *биоценоз*, по-видимому, был С. А. Зернов (1913). Его понимание этого понятия вполне соответствует определению К. Мебиуса.

Следующее упоминание этого термина принадлежит К. М. Дерюгину. Уже через два года (1915, стр. 723, 724) после выхода в свет работы С. А. Зернова он писал: «...примѣняя терминъ “біоценозъ”, я буду имѣть въ виду ... комплексъ формъ или населеніе, соотвѣтствующее той или иной фаціи». Что касается этого последнего понятия (*facies*: *облик*), то он понимал его следующим образом: «По моему мнѣнію, за “фаціей” надлежитъ оставить понятіе комбинаціи опредѣленнаго типа грунта съ опредѣленнымъ комплексомъ животныхъ формъ». Таким образом, в этой работе К. М. Дерюгин обозначает биоценоз в смысле К. Мебиуса термином *фация*, а слово *биоценоз* употребляет только для обитающего в ней комплекса организмов. В дальнейшем он (Дерюгин, 1928) под *фацией* понимал исключительно грунты и совершенно разделял биотическую и абиотическую составляющие, полностью отказавшись от первоначального определения рассматриваемого понятия, более того, отказавшись от самого понятия как такового.

Развитие этих взглядов привело В. П. Воробьева (1949) к следующему определению биоценоза: «*население биотопа, сформировавшееся в биотопе в процессе борьбы за существование между его компонентами на протяжении геологической и современной истории их жизни, вследствие чего выра-*

¹ Сходную мысль высказывает и Г. С. Розенберг (2010).

ботались определенные взаимоотношения, структура и количественные отношения между отдельными членами этого населения».

Это определение полностью игнорирует абиотическую составляющую и постулирует постоянство комплекса организмов в масштабах геологического времени, поддерживаемое естественным отбором. Как объяснить работу отбора, поддерживающего стабильность видового состава, не прибегая к понятиям так называемой мичуринской биологии, мне не понятно.

Надо полагать, что биотопическая составляющая определения К. Мебиуса вообще вскоре потерялась в гидробиологической литературе, и ее стали вводить заново. Так, А. Тенсли (Tansley, 1935) ввел в употребление термин *экосистема (οικο-συστημα: объединенное в жилище)*, по смыслу своему синонимичный биоценозу в его первоначальном смысле. Оригинальное определение этого понятия, относящееся к населению биотопа, гласило: *«Цельная система,.. включающая не только комплекс организмов, но также и весь набор физических факторов, формирующих то, что мы называем средой обитания».*

Этому термину повезло еще меньше. Не прошло и 10 лет, как известный американский эколог Р. Л. Линдeman (Lindeman, 1942) определил его как *«систему физико-химико-биологических процессов, протекающих в пределах некоторой пространственно-временной единицы любого ранга»*, заменив в понятии А. Тенсли структуру — функцией. Как это, так и широко практикуемое ныне распространение понятия *экосистема* на отдельные моря, океаны, континенты и всю биосферу целиком широко используется в литературе.

Конечно, природные объекты, обозначаемые такими терминами, как *экосистема моря*, вне сомнения, также представляют собой системы, однако совершенно другого ранга. И. В. Бурковский (2006), описывая структурированность морской биоты, справедливо отмечает ее сложное иерархическое строение, но при этом каждый уровень этой иерархии называет все тем же термином: *экосистема*. Между тем экосистемы в понимании А. Тенсли составляют подсистемы уровней более высокого ранга, причем эти большие системы не являются просто механической суммой биоценозов. Они обладают другими, только им присущими свойствами, а, значит, и изучать их надо иными методами. Все это, однако, выходит за рамки задач настоящего исследования.

Как уже было сказано, автору представляется, что принцип приоритета должен распространяться не только на сам термин, но и на понятие, им обозначаемое. Такой подход сужает круг рассматриваемых явлений, позволяя более точно классифицировать фактические данные. В свете этих представлений широко распространенные в литературе словосочетания типа *экосистема моря, экосистема реки* или *экосистема биосферы* оказываются некорректными, а сам термин *экосистема* — дискредитированным неправильным употреблением.

Таким образом, понятие, введенное К. Мебиусом, крайне необходимое для синэкологических исследований и для него, несомненно, базовое, постоянно расплывалось и теряло необходимую строгость. Видимо, это послужило причиной того, что известный отечественный геоботаник В. Н. Сукачев (1940) предложил термин *геоценоз* (*земное совместно* в переводе с древнегреческого, что лишено биологического смысла), определенный как сообщество (биоценоз) в своем биотопе, что уже исходно содержится в дефиниции К. Мебиуса, а, следовательно, ей синонимичный.

Известный ныне термин *биогеоценоз* впервые появляется в другой работе В. Н. Сукачева (1942), причем его неблагозвучность смущала, по-видимому, и самого автора. Во всяком случае, предложив его, он тут же сам от него и отказывается, говоря, что для краткости будет употреблять слово *геоценоз*. Строгое определение биогеоценоза он приводит позже (Сукачев, 1960). Вот оно: «*биогеоценозом мы называем всякий конкретный участок земной поверхности, на протяжении которого сохраняется определенная система взаимодействий всех компонентов живой (растительность, животный мир и микроорганизмы) и мертвой природы (литосферы, атмосферы и гидросферы), т. е. иными словами сохраняется однородной система получения и превращения вещества и энергии и обмена ими с соседними биогеоценозами и другими телами природы*» (ор. cit., стр. 5, пагинация отдельного оттиска). Что такое *другие тела природы*, остается при этом неясным. Кроме того, и сам термин (элемент *-гео-*), и его определение (*участок земной поверхности*) исключают население водоемов (можно, конечно, предложить термины *биоталассоценоз* и *биолимноценоз*, но вряд ли это целесообразно).¹

В англоязычной литературе термин *биоценоз* не употребляется (хотя известен и понятен исследователям), а термин *экосистема* так же, как и в большинстве отечественных работ, используется в основном не в первоначальном смысле, предложенном А. Тенсли. Оба этих термина заменяет равнозначное им слово *community*, переводимое на русский язык как *сообщество* (Дажо, 1975; Одум, 1975; Федоров, Гильманов, 1980; Пианка, 1981; Биологический энциклопедический словарь, 1986; Бигон и др., 1989).

Сообщество — именно слово, а не термин. Установить, кто его применил первым, по-видимому, теперь уже невозможно. Возникло оно, скорее всего, в середине XIX столетия. У него существует множество самых разных определений, что, по сути дела, означает, что дефиниции как таковой у него нет вообще. Наиболее распространенное интуитивное понимание близко к исходным определениям *биоценоза* и *экосистемы*. Слово это долгое время не приживалось в отечественной литературе, в первую очередь, из-за своей откровенной антропоморфичности и несоответствия его бытового смысла биологи-

¹ Г. С. Розенберг (2005), спасая неудачный термин В. Н. Сукачева, предлагает два аналогичных слова: *биогидроценоз* и *биоаэроценоз* для водных и воздушных сообществ. В этой схеме есть упущение: забыто население почв и толщи грунта водоемов. Не назвать ли его *биоэдафоценозом*?

ческому содержанию. К. М. Дерюгин (1915, стр. 724), например, писал о нем: «Я нарочно избѣгаю термина “сообществъ”, такъ какъ полагаю, что это понятіе по отношенію къ животнымъ врядъ ли можетъ имѣть примѣненіе».

В результате в отечественной литературе возникло пять синонимичных терминов, которые, за исключением *экосистемы* и *биогеоценоза*, не воспринимаются синонимами (Миркин и др., 1989; Наумов, 1991; Нинбург, 2005), а *фацция* не употребляется около ста лет, причем и сам его автор от него отказался (Дерюгин, 1928).¹ Отмечу, что Г. С. Розенберг (2005) термины *экосистема* и *биогеоценоз* синонимами не считает, указывая, что, например, в кабине пилотируемого космического корабля экосистема налицо, а биогеоценоза нет. На это можно возразить, что и картофельное поле — тоже не биогеоценоз, хоть и экосистема. На мой взгляд, терминологическое деление на системы природного и антропогенного происхождения избыточно. Достаточно просто указать, с чем конкретно мы имеем дело, иначе строгий термин расплывется в частностях.

От понимания терминов *биоценоз* и *сообщество* как совокупности живых существ безотносительно среды их обитания, несомненно, следует решительно отказаться. Как справедливо написал по этому поводу Е. А. Нинбург (2005), «...я не могу себе представить “биоценоз” в строгом понимании этого слова, поскольку представление о сообществе живых организмов вне условий их обитания лежит далеко за пределами возможностей моего воображения» (op. cit. стр. 78).

И. А. Жирков (2010) тоже рассматривает обсуждаемый терминологический вопрос. На стр. 197 упомянутого его труда сказано: «Смысл этих терминов (биоценоз, экосистема, биогеоценоз, сообщество; А.Н.) настолько сильно перекрывается, что, определив любой, мы определим все остальные. И хотя определений существует множество, все они довольно расплывчаты и очень субъективны. Каждый исследователь вкладывает в эти понятия свой смысл, поэтому они стали безразмерными и расплывчатыми. Обычно экосистемы выделяют не на основе свойств изучаемого объекта (биологических критериев), а по каким-либо произвольным признакам, например, по грунтам, ландшафтам и т.п., иногда даже без каких-либо критериев, т.е. абсолютно субъективно, свободно. На практике под экосистемой понимают население произвольно выделенной в соответствии с задачами исследования части поверхности Земли, которую удастся обследовать имеющимися ресурсами (людским и материальными) и в таком нейтральном смысле термин экосистема понимается в данной книге».

Если первая часть рассуждений И. А. Жиркова сомнений не вызывает (причина, к сожалению, понятна: наши коллеги редко удосуживаются внимательно читать труды других исследователей), вывод им сделанный, принять

¹ В обсуждаемом смысле данный термин использовался Л. С. Бергом (1945), причем В. Н. Сукачев (1960) именно его считает автором этого, давно забытого к тому времени, слова.

невозможно. В научной практике одно из главнейших условий — точность определений, и использование стихийно сложившегося расплывчатого понятия, не имеющего точной дефиниции, недопустимо. Это при том, что все обсуждаемые термины (за исключением слова *сообщество*) были строго определены каждым из их авторов (см. выше).

Следует решить, какой из этих терминов предпочтительней. Следуя правилам приоритета, стихийно применяющимся в большей части специальных сочинений, следовало бы избрать термин *биоценоз*, но он по традиции употребляется только в русской и немецкой литературах, а современный международный язык науки — английский. Однако английский термин *community* в национальных литературах других стран употребляется в переводе и, таким образом, не может считаться международным, что крайне нежелательно для научного термина. Этого недостатка лишен термин *экосистема*, имеющий международное употребление. Кроме того, он удачен еще и тем, что прямо указывает на то, что собрание живых существ в месте их обитания — не механическая смесь элементов, а некая новая эмерджентная сущность. К сожалению, всеобщая практика распространяет этот термин на биоту крупных акваторий и целых морей, что противоречит исходному определению А. Тенсли. Нет никаких сомнений в том, что биота моря представляет собой систему, в которую экосистемы *sensu stricto* входят в качестве подсистем, но это не основание переносить на нее термин, предложенный для другой структуры. Термин *биогеоценоз* неудачен по целому ряду причин: его нельзя считать международным, так как за пределами России он никому неизвестен, громоздок и труднопроизносим и, наконец, неприменим к морским сообществам из-за прямого указания на население суши.

В общем, лучше всего было бы остановиться на термине *экосистема*, хотя при этом и нарушается принцип приоритета. Однако широкое использование этого термина в совершенно другом значении препятствует избранию его в качестве основного, поэтому в дальнейшем я буду использовать термины *биоценоз*, *экосистема* и *сообщество* в качестве стилистических синонимов,¹ понимая под ними *систему, представляющую собой совокупность всех живых организмов, связанных между собой прямыми и обратными биотическими связями, обитающих в определенном биотопе под воздействием характерных для него абиотических факторов, и связанную с ним прямыми и обратными связями.*

Это определение по сути своей ничем не отличается от дефиниций К. Мёбиуса, А. Тенсли и В. Н. Сукачева, за исключением того, что использует терминологию теории систем. На современном уровне развития синэкологии предложенная формулировка представляется достаточно точной.

¹ Некоторые мои коллеги указывали мне, что *экосистемой* можно называть только такое сообщество, а котором присутствуют продуценты. На это можно возразить, что, во-первых, такие взгляды не общеприняты, а во-вторых, хемосинтезирующие бактерии распространены практически повсеместно, следовательно, условие присутствия автотрофов выполняется едва ли не любых в биотопах, а в морях и на любых глубинах.

Понятно, что изучить экосистему во всей ее полноте практически невозможно. В настоящем исследовании будет рассмотрен только макробентос как одна из важных, но далеко не единственная составляющая морских сообществ. В дальнейшем тексте при использовании данного понятия это обстоятельство будет молчаливо подразумеваться.

Некоторые другие важные термины

Плотность поселения видов различна, причем многие из них распределены таким образом, что могут не попасть в орудие сбора. Это случается, когда плотность либо самих организмов, либо их агрегаций ниже, чем разрешающая способность пробоотборника. Число таких видов в экосистеме может быть достаточно велико. Между тем исследователь, изучая содержимое орудия сбора, как правило, именно его и называет биоценозом, что фактически неверно, но практически удобно. На самом деле во взятой пробе всегда содержится лишь выборка из генеральной совокупности видов, обитающих в данном биотопе. Выборка эта далеко не случайна, так как определяется конструкцией пробоотборника и содержит представителей лишь наиболее часто встречающихся форм, но зато она в этом отношении вполне репрезентативна, что, собственно говоря, от нее и требуется. Увеличивая число взятых проб, можно все полнее изучить видовой состав сообщества и при бесконечном их количестве составить список видов его генеральной совокупности. Ранее автором (Наумов, 1991) на основе этих рассуждений было предложено различать *генеральный* и *выборочный* биоценозы. Исследователь всегда работает с выборочным сообществом, но его задачей остается описание генерального. В дальнейшем тексте во всех случаях, когда это не оговорено особо, будет подразумеваться выборочный биоценоз.

Ряд исследователей рассматривает население каждого биотопа как простую смесь видов, которые оказались в данном месте благодаря тому, что в нем абиотические условия для них достаточно подходящи. При этом полностью игнорируются биотические взаимодействия. В рамках таких представлений не существует никаких экосистем, но имеет место *видовой*, или *биотический континуум*.¹ Иными словами, население биотопа не рассматривается

¹ Вопросы становления и развития понятий дискретности и континуальности локальных сообществ не являются темой настоящего исследования, поэтому упоминаются лишь вскользь, внимательно не рассматриваются, и соответствующая литература не цитируется. Этот вопрос подробно разобран И. А. Жирковым (2010), к труду которого я и адресую Читателя. При этом необходимо иметь в виду, что взгляды упомянутого исследователя далеко не полностью совпадают с моими. И. А. Жирков главным считает наличие четких границ между отдельными биоценозами, что в общем случае неверно: чаще всего они бывают разделены более или менее обширной областью экотона, и согласиться с такими взглядами невозможно. Я же подхожу к вопросу с точки зрения теории систем. Континуальный подход игнорирует наличие прямых и обратных связей между видами в сообществе, что, на мой взгляд, неправомерно, и поэтому континуальный подход для меня неприемлем. Именно поэтому в названии настоящей книги употреблен термин *экосистема*, а не какой-либо другой его синоним. Я рас-

в качестве системы. Согласно таким взглядам, связи между видами в большинстве случаев крайне слабы и (или) факультативны, а в местах, где условия наиболее благоприятны для развития того или иного организма, он достигает расцвета, подавляя другие виды, что и создает впечатление биоценоза, как его понимают сторонники первой концепции.

Дискуссия между сторонниками дискретного и континуального подходов длится давно, но пока не привела ни к каким плодотворным результатам. Некоторые авторы (Наумов, 1991; Нинбург, 2005) высказываются в том плане, что истина лежит посередине, и по-своему правы представители обоих направлений, однако точнее будет сказать, что спор этот просто ни о чем. Аналогичного мнения придерживается и И. В. Бурковский (2006).

Если мы поместим какой-либо живой организм в некую изолированную среду, причем и то и другое подвергнем стерилизации для удаления бактерий так, что никакие другие организмы не будут принимать участие в нашем мысленном эксперименте, то совершенно очевидно, что между этим организмом, пока он жив, и средой будут существовать потоки вещества и энергии, вызванные метаболической активностью подопытного существа. Организм будет влиять на среду, а среда — на организм, так что между ними установятся прямые и обратные связи, иначе говоря, возникнет система, состоящая из двух элементов, и она будет именно экосистемой (пусть и экспериментальной), а не какой-либо другой. Таким образом, сторонники дискретного подхода¹, несомненно, правы: экосистемы в природе существуют реально, и, более того, никакая жизнь вне экосистем просто невозможна.

С другой стороны, экосистемы не разграничены заборами. Они относительно плавно переходят одна в другую через более или менее узкую область экотона, и во многом это зависит от абиотических факторов (хотя далеко не только от них). В этом отношении, безусловно, правы континуалисты.

Это не значит, впрочем, что концепция континуализма верна и во всем остальном. Как справедливо отмечает И. А. Жирков (2010), этот подход рас-

сматриваю донное население любого биотопа как эмерджентную сущность: некую самоорганизующуюся систему с нежесткими связями. Такой взгляд на донные биоценозы у меня сформировался на основе длительных (более 30-ти лет) мониторинговых исследований целого ряда литоральных и сублиторальных сообществ беломорского бентоса (Наумов, 2011, 2013; Наумов и др., 2017; Савченко, Наумов, в печати).

¹ Этот подход И. А. Жирков (2010) весьма удачно называет *структурализмом*. При этом надо помнить, что главное отличие между рассматриваемыми взглядами заключается в том, что в основе дискретного (еще можно назвать *биоценотическим*) подхода лежит представление о сообществе как о достаточно целостной и структурированной *системе* (см. также: Бурковский, 2006). Именно поэтому приведенное выше определение биоценоза использует терминологию теории систем, а сам подход будет именоваться также и *системным*. Континуальный же подход рассматривает сообщество в качестве *механической смеси* невзаимосвязанных элементов, что, между прочим, ставит под сомнение теорию сукцессий под влиянием эндогенных факторов, а также, косвенно, и дарвиновскую теорию эволюции.

смаатривает распространение видов в виртуальном многомерном пространстве абиотических факторов, в то время как в природе они обитают во вполне конкретном трехмерном физическом пространстве, что совсем не одно и то же. Как показано В. В. Халаманом (1998, 2001, 2011), на двух расположенных вплотную друг к другу искусственных субстратах, где ни о каком градиенте факторов среды, неважно, учтенных или не учтенных, и речи быть не может, сплошь и рядом развиваются принципиально разные сообщества, в части из которых доминирует *Mytilus edulis*, а в части — *Styela rustica*.

В цитированной выше работе И. А. Жиркова показано, что используемые гидробиологами методы сбора и обработки материала не способны выявить границы между биоценозами и по чисто методическим причинам покажут наличие видового континуума.¹ На самом деле это — не единственный недостаток континуализма. Второй состоит в пренебрежении биотическими взаимодействиями. Да, действительно, исследование межвидовых и внутривидовых связей в природе исключительно сложно, и поэтому влияние биотических факторов изучено крайне слабо, но это вовсе не повод объявлять их несуществующими или малозначимыми. Такие взгляды по сути дела отрицают возможность коэволюции, что явно не соответствует истине. Уж и не говоря о хрестоматийных примерах взаимных адаптаций растений и опыляющих их насекомых, укажу на целое коэволюционное направление, именуемое *паразитизмом*, результатом которого явилась, в частности, эукариотная клетка. При этом нельзя забывать, что паразит не есть нечто привнесенное и в биоценозе нежелательное или ему в норме не свойственное. Он такой же полноправный член экосистемы, как и любой другой вид.

Обилие множества сложных и порой весьма сильных биотических связей превращает сообщество в сложно структурированную систему. Во многих сообществах есть один или несколько лидирующих по биомассе видов. Обычно их называют *доминантными*. Иногда говорят также о *субдоминантах*. Подробный анализ ранжированных рядов биомасс и обсуждение связанных с этим терминологических вопросов приводятся в главе 14.

Здесь же отмечу, что генеральный биоценоз почти всегда имеет достаточно выраженное и хорошо заметное *ядро*,² — область, относительно равномерно занятую составляющими его организмами с сохранением в общем виде структуры ранжированного ряда их биомасс. Это на интуитивном уровне понятно любому человеку, знакомому с сосняком, ельником, березняком, сфагновым болотом или лугом. Однако, как было сказано, экосистемы зачастую переходят друг в друга без резких границ, и между ними образуются переход-

¹ В работе Е. А. Нинбурга (2005; стр. 76) приведен блестящий пример проведения четкой границы между сообществами на основании распределения биомасс отдельных видов, в то время как классическая обработка материала показывает видовой континуум.

² Слово *ядро* употребляется в данной работе не в качестве термина, а лишь как удобная метафора. Напомню, что В. П. Воробьев (1949) употреблял его в другом смысле, а именно, для обозначения совокупности доминантных и субдоминантных видов.

ные зоны, именуемые *эктоном*, в области которого видовой состав обычно богаче, чем в ядрах, а ряд биомасс в значительной степени выровнен, так что заметное преобладание одного или нескольких видов не выражено или выражено слабо. Это явление получило название *краевого*, или *эктонного эффекта* (Одум, 1975; Дажо, 1975; Федоров, Гильманов, 1980; Пианка, 1981; Реймерс, 1988; Миркин и др., 1989; Наумов, 1991 и др.).

Глава 11. Степень изученности донного населения Белого моря

Приступая к любому обобщению биоценологических исследований, необходимо убедиться в том, что имеющийся материал достаточно полно отражает фаунистические особенности изучаемого региона. Как было сказано выше, материал, положенный в основу этой работы, с разной степенью подробности охватывает практически все Белое море. Однако, и об этом говорилось в «Предисловии», инвентаризация фауны Белого моря еще не закончена полностью. Встает вопрос, можем ли мы уже приступать к изучению донных сообществ, или же сначала необходимо завершить фаунистические и флористические работы?

Для того чтобы ответить на этот вопрос, нужно оценить, насколько полно отражены беломорская фауна и флора имеющимся материалом. Фаунистический состав беломорского макробентоса изучался многими исследователями (Герценштейн, 1885; Книпович, 1893, 1894; Дерюгин, 1928; Гурвич, 1934, 1939; Гурвич, Иванов, 1939; Гурьянова, 1948, 1949, 1957; Иванова, 1957; Кудерский, 1960, 1962а, б, 1963, 1966, 1971; Беклемишев и др., 1975, 1980; Наумов, 1979, 2006; Наумов, Гонтарь, 2004; Наумов и др., 1986а, б; Naumov, Fedyakov, 2000а, б; Голиков и др., 1982, 1985а, б; Федяков, 1986; Гудимов, 1994; Семенова и др., 1995а, б; Семенова, Наумов, 1995; Deubel, 2000; Denisenko, 2001; Solyanko et al., 2011; Спиридонов и др., 2012; Рогачева, 2012; Bijagov, 2014; Чикина и др., 2014, Михайлова и др., 2017 и др.). В макробентосе Белого моря по сведениям различных авторов насчитывается около 1000 видов животных и растений. По наиболее свежим данным (Sirenko, 2001) в нем встречается приблизительно 950 видов макробентосных организмов.

По числу видов в фауне Белого моря главенствующее место принадлежит полихетам и бокоплавам, за которыми следуют брюхоногие моллюски и мшанки. Остальные группы представлены значительно меньшим числом форм (Naumov, 2001; Sirenko, 2001). Около половины видов беломорского макробентоса представлено бореально-арктическими формами, биогеографическое происхождение приблизительно трети всех видов не установлено, а остальные имеют бореальное или арктическое происхождение. Основу беломорского донного населения составляют сестонофаги и детритофаги (*подробнее см. ниже*).

По сведениям, содержащимся в базе данных «Бентос Белого моря», во время работ Беломорской биостанции ЗИН РАН было встречено приблизительно 700 видов макробентоса, что составляет около 75% известных для Белого моря донных организмов. Неполнота видового списка базы данных объясняется рядом причин. Основные из них заключаются в том, что объем имеющегося для ряда районов материала недостаточен для полного описания фауны и флоры; в том, что ряд групп не был определен с точностью до

вида; в том, что возможности применявшихся методов имеют определенные ограничения.

Результаты анализа изученности донного населения Белого моря применявшимися методами (см. главу 9) сведены в табл. 13. Во всех случаях проверка методом χ^2 не выявила достоверных отличий между эмпирическими данными и их теоретическим описанием.

Как видно из этой таблицы, новые исследования, использующие описанные методы, уже не могут существенно пополнить видовые списки. Исключение составляют только Мезенский залив, материала из которого явно недостаточно для полного описания его фауны, и Горло. Относительно последнего можно сказать, что дополнение нашего материала данными съемки К. М. Дерюгина (1928) и сведениями, полученными во время работ 2004 г. (Solyanko et al., 2011), на 128 пробах дает 322 вида, что находится в прекрасном соответствии с приведенными ниже расчетами (табл. 13), отличаясь от полученного теоретического результата всего на 1%.

Несмотря на то, что Мезенский залив остается все еще наименее изученным регионом Белого моря, применявшиеся способы сбора и в нем реализовали свои возможности более чем на 90%.

Таким образом, обработка имеющихся данных показывает, что в рамках применявшихся методов донное население Белого моря для проведения экологических исследований изучено вполне достаточно.

По значению коэффициента k' нетрудно также видеть, что наименее равномерно бентос распределен в Открытой части моря, Двинской губе и Кандалухе, а наиболее равномерно — в Мезенском заливе и, в несколько меньшей степени, в Онежском заливе и Горле. Именно благодаря этому обстоятельству мы имеем в этих районах достаточно полную картину при малом количестве станций.

Таблица 13

Изученность фауны и флоры Белого моря по данным автора

Регион	Взято проб	Нужно проб для исчерпывающего описания	Найдено видов	Ожидается видов	Изученность, %	$\Delta S_c / \Delta \tilde{N}$ в точке \tilde{N}_{\max}	Коэффициент k'
Открытая часть моря	230	126	412	417	98.91	0.004	0.048
Кандалуха	327	99	371	372	99.60	0.000	0.060
Двинская губа	162	105	330	335	98.62	0.006	0.056
Онежский залив	59	61	419	428	97.74	0.118	0.100
Горло	37	70	293	319	91.79	0.083	0.119
Мезенский залив	29	35	169	176	95.85	0.352	0.149

Примечание. За число проб, необходимых для исчерпывающего описания фауны, принят номер первой из анализируемых, для которой ордината теоретической кумуляты отличается от значения асимптоты менее чем на 1%.

Низкий коэффициент равномерности в Кандалухе легко объясняется чрезвычайно разнообразными условиями, которые представляют собой следствие сложного рельефа дна и изрезанности береговой линии. Нетрудно понять и высокую равномерность распределения бентоса в Мезенском и Онежском заливах, а также в Горле. Она вызвана весьма однородными условиями и низким разнообразием типов грунтов. Менее понятно, почему бентос Двинской губы распределен столь же неравномерно, сколь и в Кандалухе. Условия здесь гораздо более однородны, однороднее даже, чем в Онежском заливе, рельеф дна значительно проще, а разнообразие типов грунта выражено слабее.

Глава 12. Вертикальное и пространственное распределение донного населения Белого моря¹

Донное население любого водоема — весьма сложный природный объект, требующий всестороннего анализа. В данной главе будут рассмотрены различные аспекты распределения беломорской фауны и флоры, причем в начале будет анализироваться одна из наиболее общих характеристик бентоса: зависимость числа видов от глубины.

Эта зависимость по отдельным районам моря, выделенным на основе границ, описанных в «Лоции Белого моря» (1983), была исследована ранее (Наумов, 2001). Было показано, что в наиболее изученном Кандалакшском заливе она имеет четыре пика, причем первый из них приходится на глубину порядка 0,5, второй — 8, третий — 40, а четвертый — 200–300 м. Два средних пика прослеживаются в Онежском заливе, а предпоследний — в Двинском заливе, Бассейне и Горле. Мезенский залив стоит в этом отношении несколько особняком (см. рис. 4.5 названной работы).

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

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

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

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

¹ Данная глава представляет собой расширенную и несколько переботанную перепечатку раздела 3.5 коллективной монографии «Система Белого моря» (Наумов, 2017).

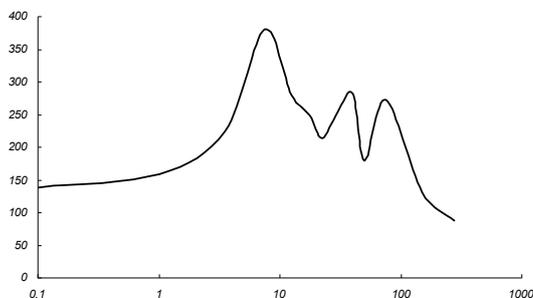


Рис. 32. Зависимость числа видов от глубины. По оси абсцисс — десятичный логарифм глубины, м; по оси ординат — число видов. По: Наумов, 2017.

Таковы были выводы, полученные для отдельных районов Белого моря. Представляет, однако, интерес рассмотреть обобщенную для всего моря зависимость числа видов бентоса от глубины. Для этой цели материал, собранный на всей акватории моря, был проанализирован как единый массив данных, из которого были изъяты пробы, взятые в пределах полуизолированных губ с порогом на входе и Мезен-

ского залива, так как в этих районах из-за своеобразных гидрологических условий нарушается характерное для Белого моря вертикальное распределение донных организмов (Книпович, 1893; Гурвич, 1934; Гурьянова, 1957; Наумов, 1979, 2006; Наумов и др., 1986 а, б, 1995, 2018; Наумов, Ошурков, 1982; Naumov, Fedyaev, 2000a; Голиков и др., 1982; Нинбург, 1990; Луканин и др., 1995). Интересующая нас зависимость приведена на рис. 32. Как видно, полученные результаты несколько отличаются от прежних. Пик числа видов на 0,5 м не прослеживается, а экстремум в глубоководной области сместился со 150 м на 75. В то же время пики на глубинах 8 и 40 м сохраняются. Полученные отличия объясняются, скорее всего, несколькими обстоятельствами: во-первых, объединение данных по всему морю сгладило пик вблизи нуля глубин, на имеющемся материале прослеживающийся лишь для Кандалакшского залива; во-вторых, за 15 с лишним лет, прошедших со времени написания процитированной выше работы (Naumov, 2001), накопился обширный дополнительный материал, уточняющий результаты; в-третьих, различная группировка относительно немногочисленных проб, взятых в глубоководной части Белого моря может приводить к заметному смещению пика в этой области по чисто методическим причинам; в-четвертых, на объединенном материале весьма заметно сказывается влияние Онежского залива с его максимумом видов в Соловецких салмах на глубинах 60–70 м. В целом можно считать, что результаты, полученные ранее, неплохо согласуются с современными (с учетом сделанных оговорок).

Не менее важно рассмотреть пространственное распределение числа видов (рис. 33). По числу обнаруженных видов на имеющемся в нашем распоряжении материале первое место занимает Онежский залив, однако за эталон, с которым надлежит сравнивать локальные фауны отдельных районов Белого моря, следует избрать население Центрального желоба, так как именно оно складывается из всех обитающих в море фаунистических комплексов (*подробнее о них см. ниже*).

В целом общее число видов, обнаруженных в каждом из районов Белого моря, статистически не различимо, и только в Мезенском заливе значимо отличается от среднего значения в меньшую сторону. Этот факт, выявляющийся на основе проверки при помощи критерия Фишера, может быть показан как на числе реально обнаруженных форм, так и на числе предсказанного (см. предыдущую главу) их количества.

Как было сказано, наиболее богато видами донное население Онежского залива, хотя следует еще раз отметить, что отклонение числа обнаруженных в нем форм от среднего статистически незначимо, хотя и близко приближается к уровню вероятности $P_1 = 0.05$.

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

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

Кандалуха, Двинская губа и Горло несколько беднее видами, что и понятно, так как в их пределах нет условий для обитания арктических форм, а условия для обитания бореальных и бореально-арктических не столь хороши, как в Онежском. В особенности это относится к Горлу, где своеобразие гидродинамического режима приводит к выпадению целого ряда бентических форм.

Еще беднее население полуизолированных губ с порогом на входе. В них встречено на 30% меньше видов, чем в Центральном желобе, хотя по гидрологическим условиям они с ним чрезвычайно сходны. Это, скорее всего, объясняется малыми размерами подобных губ и их изолированным расположением.

Самый бедный в фаунистическом отношении район Белого моря — Мезенский залив. Число встреченных в нем видов настолько невелико, что его отличие от средней надежно демонстрируется статистически. Причины этого явления подробно рассмотрены нами ранее (Наумов и др., 1986а). По-видимому, основной, а может быть, и единственной причиной бедности фауны Мезенского залива по сравнению с соседними районами Белого моря

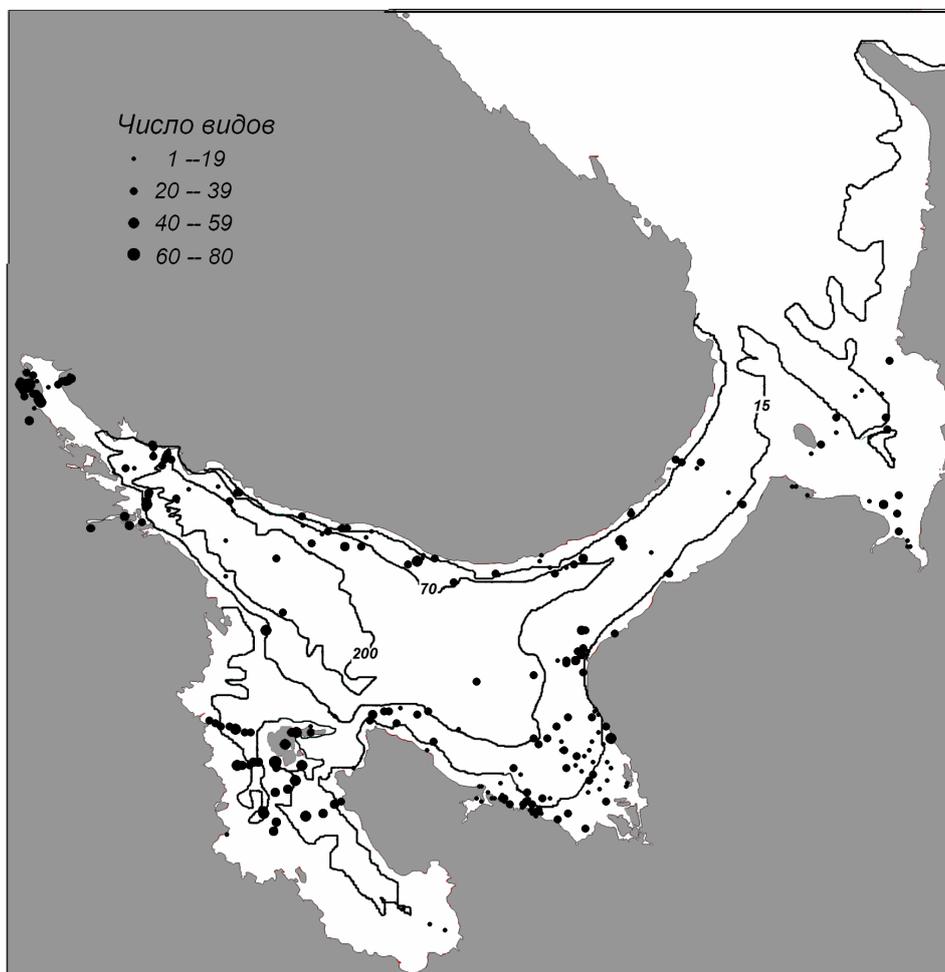


Рис. 33. Пространственное распределение числа обнаруженных на станциях видов. Здесь и далее на аналогичных рисунках проведены изобаты, ограничивающие среднюю сублитораль, нижнюю сублитораль и батиналь (подробнее о вертикальной зональности см. ниже). Изобаты границ литорали, полосы прибоя и верхней сублиторали расположены близко к береговой линии и при данном масштабе не могут быть показаны.

В основу схемы положена карта в равновеликой проекции (Морской атлас, 1953; лист № 10), поэтому при строго ортогональном автоматическом способе нанесения точек возникает небольшое их несоответствие координатам карты, особенно заметное в северной части изображения. По: Наумов, 2017.

оказывается чрезмерная гидродинамическая активность его вод. С одной стороны, сильные течения не позволяют удерживаться на поверхности дна многим вагильным формам, а с другой — препятствуют накоплению тонкодисперсных фракций в донных осадках, столь необходимых для существования инфауны.

Число найденных видов различных систематических групп во всех районах Белого моря приведено в табл. 14.

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

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

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

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

Преимущественное развитие прикрепленных форм в районах с интенсивными течениями четко показывается сравнением встречаемости таких видов

в локальных фаунах отдельных участков Белого моря. В сильно заиленных полуизолированных губах, где на большей части акватории гидродинамические условия способствуют накоплению алевро-пелитовых фракций, встречаемость прикрепленных организмов составляет $11.52 \pm 2.43\%$. В Кандалухе, где наблюдаются более разнообразные условия, она увеличивается до $17.37 \pm 2.17\%$. Еще выше этот показатель в Центральном желобе — $24.58 \pm 3.25\%$ и Двинской губе — $26.45 \pm 3.68\%$. В Онежском заливе, более активном в гидродинамическом отношении, встречаемость сидячих организмов достигает $38.40 \pm 6.62\%$, а в Горле, где имеет место по образному выражению К. М. Дерюгина практически речной режим, — $38.77 \pm 8.48\%$. Наконец, в Мезенском заливе с его интенсивными приливно-отливными течениями встречаемость прикрепленных организмов достигает $43.35 \pm 9.20\%$. Проверка достоверности различий между встречаемостью сидячих форм из различных районов Белого моря с помощью *t*-критерия Стьюдента по этому показателю не выявляет статистически значимых отличий между Кандалухой и полуизолированными губами с порогом на входе. Этим акваториям можно противопоставить остальные районы моря, в пределах которых также не обнаруживается статистически достоверных различий. По-видимому, первая группа районов не обладает условиями, благоприятными для развития сидячих организмов, или же, наоборот, обладает условиями, способствующими процветанию подвижных.

Встречаемость видов эпифауны хорошо коррелирует со встречаемостью сидячих форм ($r = 0.943 \pm 0.042$, что достоверно на уровне вероятности $P_2 = 0.01$). В полуизолированных губах она составляет $26.02 \pm 3.34\%$, в Двинской губе — $32.53 \pm 3.90\%$, в Кандалухе — $36.68 \pm 2.76\%$, в Центральном желобе — $37.11 \pm 3.64\%$, в Горле — $57.72 \pm 8.60\%$, в Онежском заливе $61.23 \pm 6.63\%$, а в Мезенском заливе — $64.12 \pm 8.91\%$.

Бросается в глаза, что усредненная для Горла, а также Онежского и Мезенского заливов встречаемость эпифаунных (60.87%) видов в среднем вдвое выше, чем на остальной акватории моря (33.08%). Это наблюдение надежно подтверждается проверкой по *t*-критерию Стьюдента. Полученный результат находится в хорошем соответствии с выводами В. В. Федякова (1986) и А. Д. Наумова (2006) о сходстве донного населения северной части Белого моря с Онежским заливом.

Вертикальное распределение биомассы бентоса представлено на рис. 34. Хорошо видно, что максимальные биомассы характерны для литорали, а минимальные — для глубин свыше 75 м. В промежутке идет относительно плавное снижение этого показателя. Небольшие колебания биомассы в области 8, 20 и 30 м, скорее всего, отражают методические погрешности сбора и графического представления материала. Таким образом, распределение биомассы на нашем материале также не подтверждает приуроченность донных организмов к водным массам, выделяемым А. Н. Пантюлиным (1974), и вызвано,

Таблица 14

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

Группа	Централь- ный желоб	Кандалуха	Онежский залив	Двинская губа	Горло	Мезен- ский залив	Полуизоли- рованные губы
Porifera*	3	3	3	3	6	7	5
Hydrozoa	28	11	37	10	24	10	5
Scyphozoa	1	1	1	0	0	0	0
Anthozoa	7	5	4	5	1	1	5
Plathelminthes*	1	0	1	0	0	1	1
Nemertini*	1	1	1	2	1	1	1
Priapulida	2	2	1	2	2	0	2
Sipunculida	1	1	2	1	1	1	1
Polychaeta	122	107	92	86	68	49	95
Oligochaeta*	1	4	1	1	1	0	1
Hydrudinea	0	0	0	1	0	0	0
Aplacophora*	1	1	1	1	1	0	1
Polyplacophora	2	2	2	2	2	2	2
Gastropoda	45	43	49	36	28	18	34
Bivalvia	35	28	29	31	24	21	30
Pantopoda	1	4	8	3	2	0	1
Cirripedia	4	4	4	3	4	2	4
Isopoda	1	1	1	3	1	2	1
Thanaidacea	1	0	0	2	0	0	1
Amphipoda	44	53	49	46	39	20	43
Cumacea	9	8	8	8	5	2	10
Decapoda	1	3	5	5	2	2	2
Insecta*	1	3	0	1	1	0	2
Bryozoa*	14	15	45	5	23	3	1
Kamptozoa*	0	0	1	0	0	1	0
Brachiopoda	1	1	1	0	1	1	1
Enteropneusta	1	1	0	1	0	0	1
Asteroidea	5	5	4	3	3	3	4
Ophiuroidea	5	3	5	5	3	2	3
Echinoidea	1	1	1	1	1	0	0
Holothuroidea	3	2	2	4	3	3	2
Tunicata	7	8	12	4	5	7	8
Phaeophyta	15	12	14	12	16	1	6
Rhodophyta	26	19	18	19	21	4	7
Chlorophyta	6	4	4	4	5	0	4
Angiospermae	1	2	1	0	0	0	1
Всего видов	397	358	407	310	294	164	285

Примечание. Виды в группах, отмеченных знаком «*», либо не определялись, либо определялись лишь частично. Не определенные до вида формы в таблицу не включены, поэтому в ряде случаев общее число видов в таблице для каждого района меньше, чем указано в предыдущей главе при расчете общего их числа. По: Наумов, 2017.

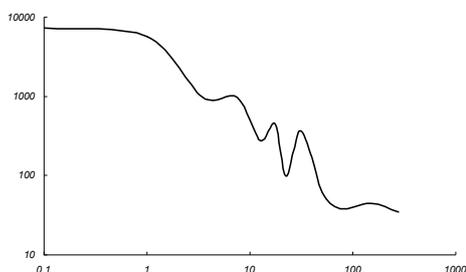


Рис. 34. Зависимость биомассы бентоса от глубины. По оси абсцисс — десятичный логарифм глубины, м; по оси ординат — десятичный логарифм биомассы. По: Наумов, 2017.

ков, 1980; Бергер и др., 1995; Naumov, 2001; Наумов, 2006 и др.). Гетерогенность пелагического и донного населения Белого моря, пути заселения этого водоема в голоцене и генетическая связь беломорской фауны и флоры с населением других морей (североатлантических, арктических и дальневосточных) в сочетании с особенностями гидрологического режима самого Белого моря определяют его вертикальную зональность, что и объясняет пристальное внимание исследователей к данному вопросу. Начиная с работ Н. М. Книповича (1891, 1893, 1896), в литературе установилось мнение о двойственном происхождении его населения: с одной стороны — бореальном, а с другой — арктическом (Гурьянова, 1951; Колтун, 1959, 1966, 1967; Наумов, 1960; Fedyakov, Naumov, 1989; Gontar, Denisenko, 1989 и др.). По традиции изучение биогеографического состава фауны проводится на основании анализа видовых списков, но в данной работе, посвященной донным сообществам, рассматриваются доли обилия тех или иных группировок по их суммарной биомассе.

Уже К. М. Дерюгин (1928) анализируя списки видов беломорских животных, отметил, во-первых, что в Белом море доля бореальных видов неожиданно высока, и, во-вторых, что значительный процент его фауны составляют не только арктические, но и бореально-арктические формы.¹

¹Биогеографическая принадлежность отдельных видов принималась по целому ряду работ (Гурьянова, 1951; Колтун, 1959, 1966, 1967; Наумов, 1960; Fedyakov, Naumov, 1989; Gontar, Denisenko, 1989 и др.) При этом следует иметь в виду, что разные авторы применяют разные подходы к названной проблеме. Помимо того, что одни из них определяют биогеографическую принадлежность по современным ареалам видов, а другие — по их происхождению, существует еще множество разногласий в трактовках и самих ареалов, и в определении их статуса. Таким образом, приводимые в данной книге сведения такого рода следует считать предварительными. Окончательно вопрос может быть решен только после четкой и единообразной для всех групп разработки подходов к названному вопросу и создания единой терминологии.

надо полагать, прогрессивным снижением с увеличением глубины освещенности, температуры и разнообразия стадий.

Пространственное распределение биомассы бентоса приведено на рис. 35.

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

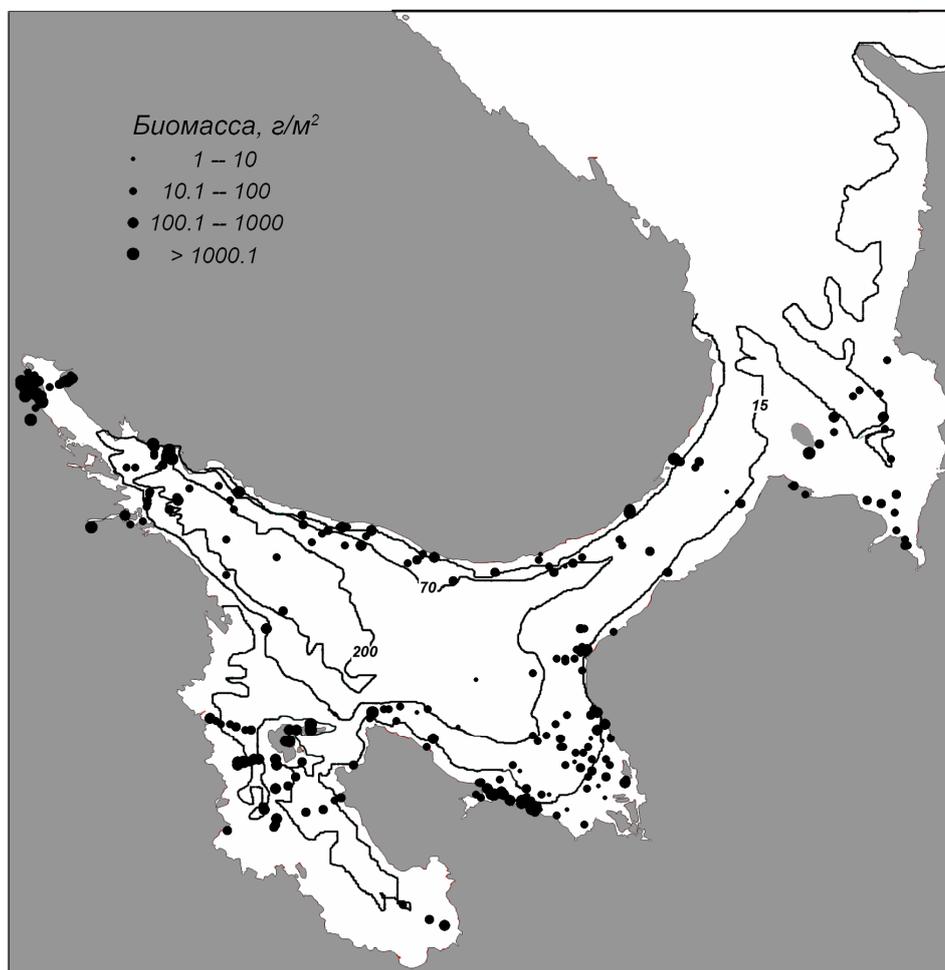


Рис. 35. Пространственное распределение биомассы беломорского бентоса. По: Наумов, 2017.

В. В. Федяков (1980), анализируя сходство видового состава двустворчатых моллюсков в Белом море на разных глубинах, делит этот водоем по вертикали на основные 2 зоны. Первая из них в среднем по морю занимает глубины от -2 до 2 м, т. е. отвечает литорали и самой верхней части sublиторали, где еще заметно сказывается влияние волнового воздействия. Вторая зона распространяется в среднем от 10 м до максимальных глубин. Между этими зонами расположен промежуточный пояс, который характеризуется сменой биогеографического и видового составов двустворчатых моллюсков и не имеет характерных, только ему свойственных видов. Вторую зону В. В. Федяков

разделяет на три горизонта. Верхний из них занимает в среднем область между 10 и 80 м. Далее следует средний горизонт с глубинами от 80 до 240 м. В. В. Федяков считает, что его население — обедненная фауна верхнего горизонта. Нижний горизонт по В. В. Федякову занимает глубины от 240 до 343 м и населен обедненной фауной среднего.

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

Не оспаривая значимости и информативности анализа видовых списков, отмечу, что поскольку в наиболее благоприятных абиотических условиях организмы достигают наивысшего расцвета, имеет смысл провести биогеографический анализ донного населения Белого моря на основе суммарной биомассы видов различных биогеографических группировок. Станции из ковшовых губ исключены из анализа, поэтому было использовано только 707 бентосных проб.

В проводимом ниже биогеографическом анализе беломорского донного населения нас не будет интересовать происхождение видов, поэтому нет большого смысла делить их на атлантические и тихоокеанские по их происхождению, на амфибореальные и циркумполярные по их современному распространению. Нас будет интересовать только обобщенная характеристика термопатии, поэтому на основании современных ареалов, которые и являются в некотором смысле ее отражением, в данной работе выделяются всего три биогеографические категории бентосных видов: бореальные, бореально-арктические и арктические.

Распределение доли биомасс видов беломорского бентоса, принадлежащих к различным биогеографическим группировкам, по глубинам приведено на рис. 36. Нетрудно видеть, что, начиная с литорали, до глубины 2 м по биомассе преобладают бореальные формы (в среднем около 95%), а на глубинах от 25 до 150 м — бореально-арктические (в среднем около 45%).¹ Начиная приблизительно с 200 м, доминирующей биогеографической группировкой становятся арктические виды, доля биомассы которых на этих глубинах превышает 50%. На глубинах от 2 до 25 м и от 150 до 200 м наблюдается смена биогеографического состава донного населения. По данным А. И. Бабкова и А. Н. Голикова (1984) смена доминирующих биогеографических группировок в

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

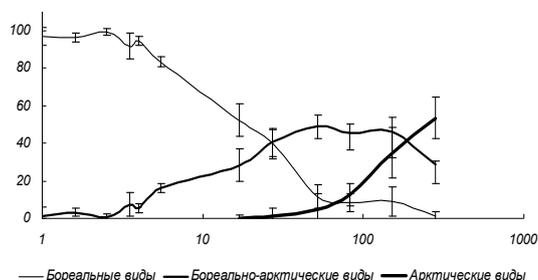


Рис. 36. Зависимость доли биомассы видов различной биогеографической принадлежности от глубины. По оси абсцисс — десятичный логарифм глубины, м; по оси ординат — доля биомассы, %. Вертикальными отрезками показана ошибка доли. (По Наумов, 2007).

Все значения глубины увеличены на 2 м, чтобы избежать логарифмирования ее отрицательных значений выше 0 глубин. По: Наумов, 2017.

Различия объясняются, скорее всего, особенностями термпатии самих двустворок, разницей в методических подходах и различной группировкой по глубинам относительно немногочисленного в обоих случаях материала.

Сравнение населения выделенных фаунистических поясов и зон, переходных между ними, приведено в табл. 15. Видно, что в Белом море наиболее богат видами бореально-арктический фаунистический комплекс, а наиболее беден — арктический. При этом максимальные биомассы наблюдаются в пределах бореального комплекса на литорали и в самой верхней сублиторали до глубины около 2 м. Они создаются в основном мидией (*Mytilus edulis* — в среднем более 5000 г/м²) и фукоидами (*Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* — в среднем суммарно порядка 2500 г/м²). Впрочем, на долю остальных видов остается порядка 650 г/м², что тоже следует считать достаточно большой величиной.

В первой промежуточной зоне биомасса бентоса также весьма значительна. На материале автора доминирующим в этой зоне видом оказывается мидия (в среднем около 1000 г/м²). Следует, однако, заметить, что по ряду методических причин в имеющемся материале практически не представлены сообщества с доминированием видов рода *Laminaria*, также дающих высокие биомассы (в среднем около 2000 г/м²; Мягков, 1974, 1975б, 1978; Коренников, 1991).

различных районах Белого моря приходится на глубины, близкие к тем, которые указаны выше. Это позволяет выделить в Белом море три биогеографических пояса, соответствующих населяющим их биогеографическим комплексам, и две зоны, промежуточные между этими поясами. Глубины, на которых встречены рассматриваемые фаунистические комплексы, довольно близки к тем, которые получены В. В. Федяковым на основе анализа списков видов двустворчатых моллюсков

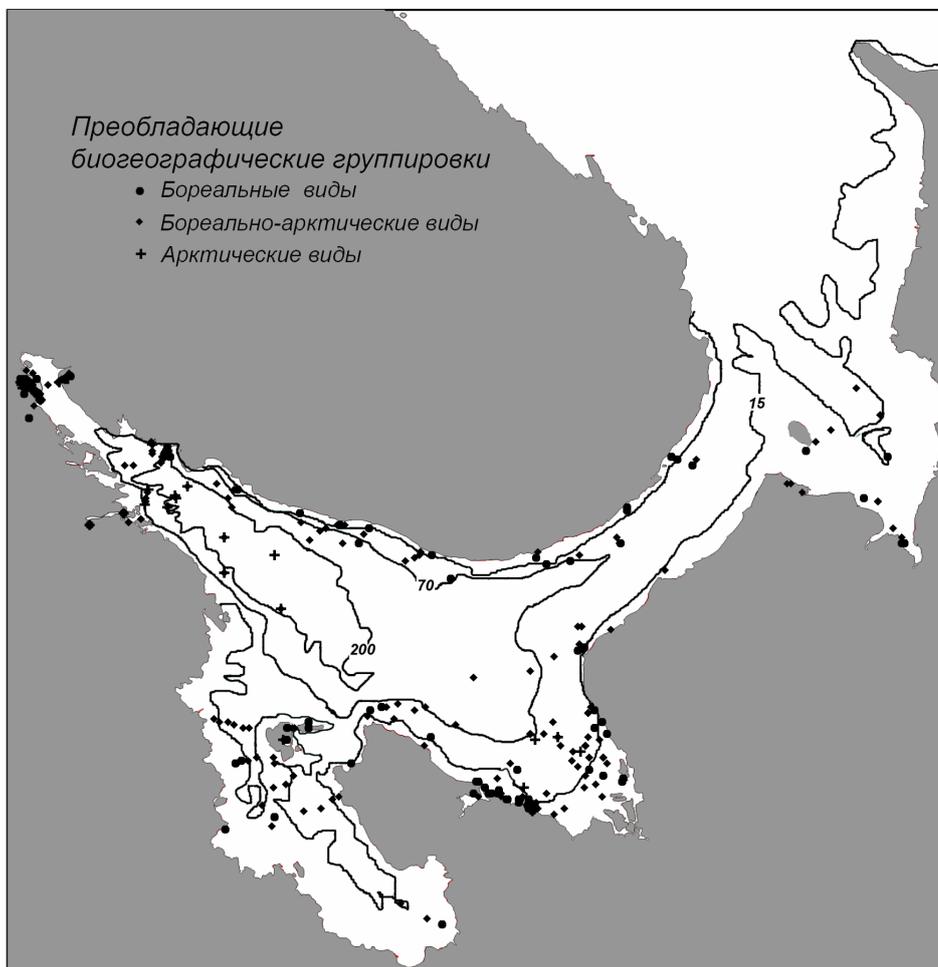


Рис. 37. Пространственное распределение сообществ с преобладанием по биомассе видов различной биогеографической принадлежности. По: Наумов, 2017.

Биомассы, отмеченные в бореально-арктическом поясе, на порядок ниже. Ведущими формами здесь оказываются усонogie ракообразные *Balanus crenatus* и *Verruca stroemia*, суммарно достигающие почти 200 г/м². Во второй промежуточной зоне биомасса еще раз снижается на порядок. Здесь доминируют двусторчатые моллюски *Portlandia arctica* и *Nuculana pernula*, суммарно дающие всего около 10 г/м². Такую же биомассу создает *Portlandia arctica* в арктическом поясе, где она оказывается единственным лидирующим видом.

Пространственное распределение сообществ, в которых преобладают те или иные биогеографические группировки, приведено на рис. 37. По видовому составу

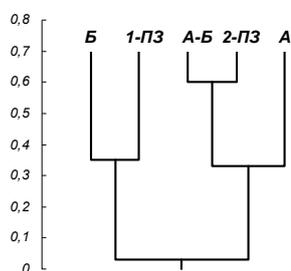


Рис. 38. Сходство видового состава различных биогеографических поясов и зон, промежуточных между ними. По оси ординат — сходство по Сёренсену. Б — бореальный пояс, 1-ПЗ — 1-я промежуточная зона, Б-А — бореально-арктический пояс, 2-ПЗ — вторая промежуточная зона, А — арктический пояс. (По Наумов, 2007).

междуточная зона по составу населения мало отличаются друг от друга. В результате получают 2 кластера, содержащих по два фаунистических комплекса: в первый из них входит население литорали и верхней сублиторали, во второй объединяются обитатели средней и нижней сублиторали, с одной стороны, и батииали — с другой. Сходство между полученными двумя кластерами пренебрежимо мало.

Виды, характерные для выделенных зон с их показателями обилия, приведены в таблицах, помещенных в «Приложении» к этой главе.

В Белом море на всех глубинах по биомассе доминируют моллюски (рис. 39), однако другие типы представлены на разных поясах в различных пропорциях. Если в бореальном поясе и первой промежуточной зоне второй по значимости группой оказываются макрофиты, то в бореально-арктическом поясе их место занимают различные членистоногие. Во второй промежуточной зоне их сменяют кольчатые черви, а в арктическом поясе второе по биомассе место они делят с кишечнополостными (в основном инфаунными актиниями). К интересным выводам приводит анализ разности олигомиксности в различных поясах (табл. 16). Из этих данных следует, что в наиболее благоприятных условиях пребывают обитатели арктическо-бореального пояса и обеих промежуточных зон, причем значения разности олигомиксности для этого пояса на принятом доверительном уровне не отличаются от таковых промежуточных зон, расположенных выше и ниже него. Этот показатель для бореальной и арктической зон значительно и достоверно ниже, причем между собой они статистически не различаются.

В основном такой результат не вызывает удивления. Действительно, хотя бореальные формы на литорали и в верхней сублиторали летом обитают при

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

Видовое сходство между населением рассматриваемых горизонтов рассчитывалось на основе полученных таким способом списков, а остальные виды не учитывались с целью исключения влияния случайных и нехарактерных форм. В качестве меры сходства использовался индекс Сёренсена. Полученная матрица попарных сравнений подвергалась кластеризации методом взвешенных средних. Полученная кладограмма приведена на рис. 38. Хорошо видно, что бореально-арктический пояс и вторая про-

Таблица 15

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

Фаунистический пояс	Число видов	Биомасса, г/м ²	Олигомиксность I ₀ , %	Доля вагильных видов по биомассе, %	Доля эпифаунных видов по биомассе, %
Бореальный пояс	236	8490	65.55 ± 3.12	2.05 ± 0.96	98.74 ± 0.75
1-я промежуточная зона	397	1460	77.66 ± 2.89	6.58 ± 1.53	94.23 ± 1.44
Бореально-арктический пояс	527	180	35.43 ± 1.15	36.69 ± 3.67	68.42 ± 3.54
2-я промежуточная зона	246	37	23.31 ± 1.1	75.55 ± 7.48	33.94 ± 8.24
Арктический пояс	87	35	36.67 ± 2.8	86.47 ± 7.46	20.3 ± 8.78

Примечание. Общая биомасса вычислялась как сумма усредненных биомасс отдельных видов по всему поясу или по всей зоне, поэтому в данной таблице она лишена статистической погрешности. По: Наумов, 2017.

Таблица 16

**Разность олигомиксности для населения
различных фаунистических поясов Белого моря
и зон, промежуточных между ними**

Фаунистический пояс	<i>D₀</i>
Бореальный пояс	7.28 ± 0.50
1-я промежуточная зона	17.76 ± 0.65
Бореально-арктический пояс	16.31 ± 0.56
2-я промежуточная зона	14.7 ± 0.83
Арктический пояс	8.68 ± 0.70

вполне подходящих для них условиях, зимой они оказываются в обстановке, существенно отличающейся от характерной для морей умеренной области. Бореально-арктические виды, встречающиеся в промежуточных зонах и в своем основном поясе, в течение круглого года по ведущим абиотическим факторам не выходят за рамки своих толерантных диапазонов. Сложнее объяснить, почему арктический комплекс организмов, населяющий максимальные беломорские глубины, где температура всегда вполне соответствует термотипии составляющих его видов, а соленость весьма незначительно отличается от океанической, имеет заметно сниженный уровень разности олигомиксности.

Для ответа на этот вопрос обратимся к населению мелководных губ с порогом на входе, в которых круглый год сохраняются отрицательные температу-

ры воды. В депрессиях дна таких губ также обитает арктический комплекс организмов с *Portlandia arctica* во главе (Книпович, 1893; Гурвич, 1934; Наумов, 1979, 2006; Голиков и др., 1982; Наумов и др., 1986б; Нинбург, 1990; Naumov, Fedyaev, 2000a и др.). На имеющемся в моем распоряжении небольшом материале была вычислена разность олигомиксности для арктического комплекса губ Палкиной и Колвицы (9 станций), которая оказалась равной 19.49 ± 1.48 , т. е. наиболее высокой из всех отмеченных для обсуждающихся глубин. Казалось бы, из этого следует, что арктический комплекс в подобных губах обитает в гораздо более подходящих для него условиях, чем на глубинах Кандалакшского желоба. Однако на материале 6 станций из губы Лов, где также обитает арктический комплекс организмов, разность олигомиксности составила 6.51 ± 4.24 , а на 8 станциях из Долгой губы Соловецкого острова, любезно предоставленных Е. А. Нинбургом, она оказалась всего 3.80 ± 11.24 . Надо полагать, что материала по таким губам еще недостаточно, и вопрос требует дальнейшего исследования. Тем не менее не исключено, что на более основательном материале предложенная гипотеза может подтвердиться. В самом деле, арктические виды, населяющие Белое море, в условиях краевых морей Северного Ледовитого океана обитают на шельфе, что отмечает и И. А. Жирков (2010), причем глубина, на которой они встречаются, близка к глубинам в упомянутых губах, а донные осадки представлены преимущественно алевритовыми фракциями. В Центральном же желобе Белого моря эти формы оказываются на не свойственных им батиметрических глубинах, где преобладают пелитовые илы, в то время как грунты мелководных губ представлены в основном алевритами (Невеский и др., 1977; Наумов и др., 1986б; Наумов, 2006). Таким образом, можно предполагать, что эдафические и, возможно, батиметрические условия больших глубин Белого моря оказываются менее подходящими для арктического комплекса организмов, что и приводит к его некоторому угнетению, несмотря на благоприятный температурный режим. А. Д. Наумов (2006), рассматривая историю заселения Белого моря двустворчатými моллюсками, выдвигает предположение, что арктические виды, начиная с верхнего молодого дриаса¹, заселяли мелководья, в том числе и

¹ В названии этой климатической фазы в отечественной литературе царит разнобой (иногда даже в пределах одной работы). Цитировать соответствующие статьи по этому вопросу особого смысла нет: охватить их в полном объеме почти невозможно, а в них могут содержаться еще и другие разночтения.

Сейчас многие авторы называют ее *младшим дриасом*, что представляет собой не вполне точную кальку с английского *younger drias* (лучше было бы перевести: *более молодой*, что точнее). Другие авторы говорят о *позднем дриасе*. Оба варианта неудачны. Термины *менее молодой* или *старший дриас* не употребляются. *Поздний дриас* (а был еще и *средний*, название которого тоже неустойчиво) предполагает наличие *раннего*, но его чаще всего называется *древним* (или *древнейшим*). Названия *поздний*, *средний* и *ранний* наводят на мысль, что все они — отделы одной климатической фазы. На самом же деле это — три разных, разделенных *аллердом* и *беллингом*. Я сохраняю привычное название, которое было устойчивым в течение нескольких десятков лет и до сих пор не вызывает сомнений, о чем идет речь.

губы с депрессиями дна, отделенными от основной акватории моря относительно высокими порогами, и освоили большие глубины лишь спустя 2–3 тыс. лет, в конце бореальной климатической фазы после исчезновения в центре моря поля мертвого льда. Так это или нет, покажут будущие работы, которые в любом случае обещают быть исключительно важными и интересными.

Итак, донная фауна Белого моря представлена не двумя, как это обычно считают, а тремя самостоятельными фаунистическими комплексами, каждый из которых обитает на свойственных ему глубинах, что определяется гидрологическим режимом этого водоема. Между поясами распространения всех трех комплексов имеются промежуточные зоны. Списки видов, характерных для всех выделенных зон и поясов, приведены в «Приложении» к этой главе.

Как было сказано, есть основания полагать, что арктический фаунистический комплекс изначально обитал на небольших глубинах (Наумов, 2006) и лишь в бореальную климатическую фазу получил возможность заселить максимальные беломорские глубины, однако неподходящие для него эдафические условия Центрального желоба приводят к тому, что этот комплекс в центральной части моря не достигает такого расцвета, как в мелководных губах с ограниченным летним водообменом.

Уместно сравнить распределение трех выделенных фаунистических комплексов с зависимостью числа видов от глубины. А. Д. Наумов (2007) связывает с ними выявленные ранее пики числа видов, обсуждавшиеся в начале этой главы (Наумов, 2001). В свете новых данных, полученных на более солидном материале, обработанном не по отдельным районам, а для моря в целом (см. выше), этот вывод требует пересмотра, тем более что повышенное число видов, скорее, можно ожидать в зоне смешения фаунистических комплексов, как это имеет место в областях экотона (Одум, 1975; Даждо, 1975; Пианка, 1981). Несложно видеть, что в области бореального пояса число видов составляет около 150, а первый пик их числа, достигающий 380, приходится на 1-ю промежуточную зону (рис. 32). В пределах бореально-арктического пояса число видов в основном близко к 200, однако посреди нее на глубине около 40 м оно резко возрастает до 280, формируя второй пик. Аналогичный максимум наблюдается и на глубине 75 м. Учитывая погрешности, возникающие в процессе расчетов числа видов за счет группировки проб по диапазонам глубин, а также неточность определения границ 2-й промежуточной зоны, и то обстоятельство, что в анализ был включен Онежский залив, в котором на соответствующих глубинах встречено около 250 видов бореально-арктического комплекса (Наумов, 2001), можно принять, что этот экстремум кривой принадлежит ее верхней области. Далее в пределах 2-й промежуточной зоны и арктического пояса идет плавное снижение числа видов, вызванное, скорее всего, прогрессивным снижением разнообразия эдафических условий. Встает вопрос: если на границах биогеографических поясов в областях переходных между ними действительно увеличивается число видов за счет процессов, близких к тем, которые вызывают краевой эффект, то чем же в

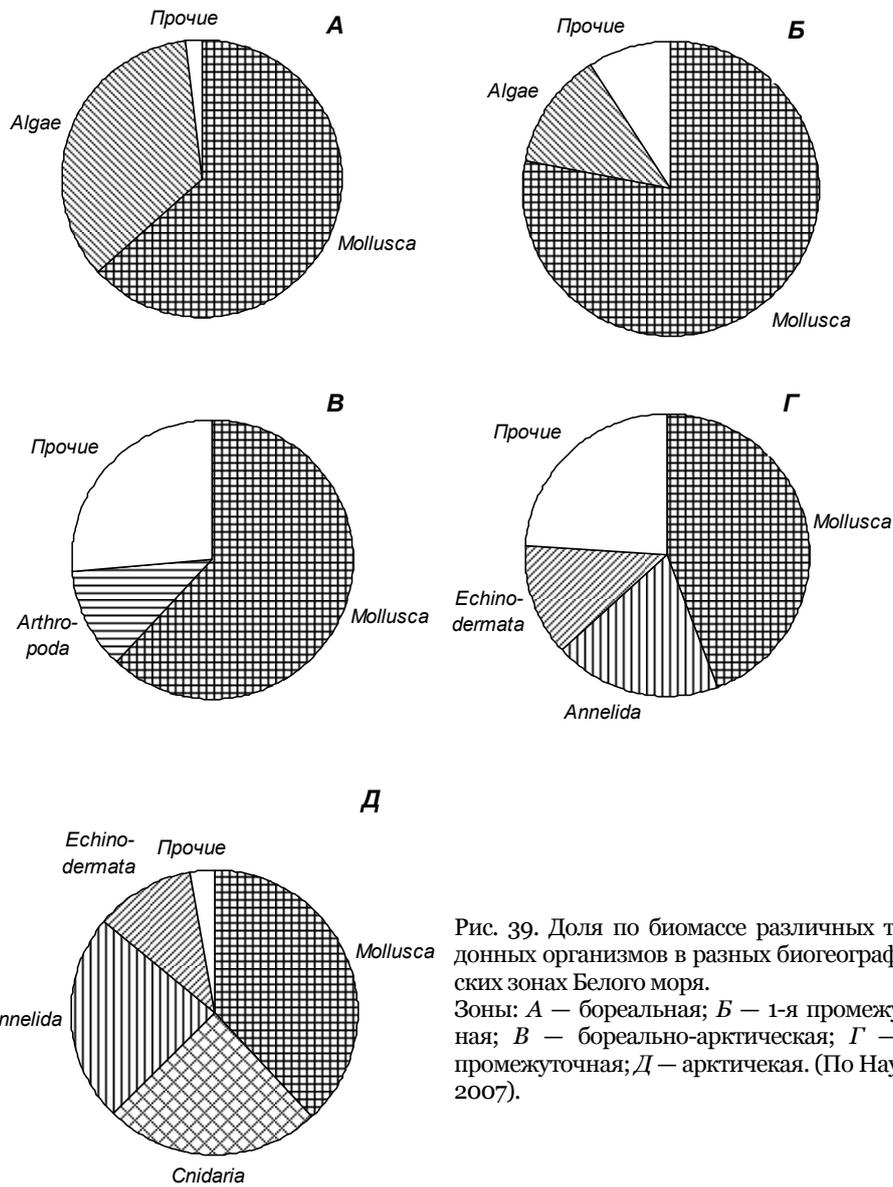


Рис. 39. Доля по биомассе различных типов донных организмов в разных биогеографических зонах Белого моря. Зоны: А — бореальная; Б — 1-я промежуточная; В — бореально-арктическая; Г — 2-я промежуточная; Д — арктическая. (По Наумов, 2007).

таком случае следует объяснять наличие экстремума на глубине около 40 м, почти посередине бореально-арктического пояса? Можно предположить, что это связано с распределением не биогеографических, а экологических группировок бентоса, а названный горизонт лежит как раз несколько глубже области фитали с ее характерным комплексом видов.

Соответствие зональности бентоса водным массам исследователями школы К. В. Беклемишева устанавливалось следующим образом. На материале вертикального распределения 267 видов для каждого из них были определены диапазоны глубин, на которых они встречены. Экстремумы частотного распределения верхних и нижних границ этих диапазонов принимались границами распространения фаунистических комплексов. По данным этих исследователей экстремумы верхних границ вертикальных диапазонов лежат в ядрах поверхностной и промежуточной водных масс (0 и 30–50 м) а экстремум нижних границ — на поверхности раздела промежуточной и глубинной водной массы, т. е. около 60 м (Беклемишев, Семенова, 1978; Семенова, 1983). Таким образом, две из выделяемых ими границ близко напоминают результаты, полученные на основе приведенного выше анализа вертикального распределения числа видов. Впрочем, учитывая, что их материал в основном был собран в Кандалакшском заливе (в понимании Лоции Белого моря, 1983), этот результат лучше сравнивать с данными по этому же региону (Наумов, 2001). Как было сказано выше, на моем материале максимумы числа видов в нем наблюдаются на глубинах 0,5, 8, 30 и 250 м, что уже серьезно расходится с результатами школы К. В. Беклемишева.

В связи с этим есть смысл проследить частотное распределение верхних и нижних границ вертикальных диапазонов встречаемости донных видов по данным автора. Для этой цели из имеющегося материала были изъяты виды, представленные единичными находками, а также не определенные до вида формы. В результате в анализе были использованы сведения относительно 517 видов. Как хорошо видно на рис. 40, полученные данные не подтверждают результаты исследований К. В. Беклемишева и его учеников. Кривая частотного распределения верхних границ вертикальных диапазонов встречаемости видов показывает лишь, что большинство сублиторальных видов не встречается выше 8-метровой изобаты. Экстремум частотного распределения нижних границ расположен на глубине около 75 м,¹ что дает основание считать, что виды, нуждающиеся хотя бы в кратковременном прогреве воды до положительных температур в Белом море достаточно многочисленны. Их неспособность пересечь рубеж, за которым температура круглый год отрицательна, и создает наблюдающийся экстремум. Напомню, что никаких ярко выраженных гидрологических границ на этих глубинах не наблюдается (см. главу 4). Надо полагать, что вертикальное распределение фаунистических

¹ Небольшие вторичные экстремумы обеих кривых объясняются, скорее всего, неадекватной группировкой глубин по классам, что вызвано неравномерностью вертикального распределения взятых проб. Иными словами, эти экстремумы, по-видимому, отражают не природную закономерность, а методические погрешности исследования.

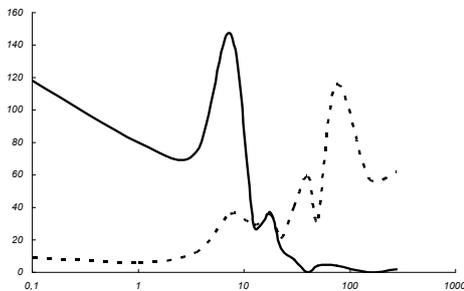


Рис. 40. Зависимость частот верхних (сплошная линия) и нижних (пунктирная линия) границ вертикальных диапазонов встреч различных видов. По оси абсцисс — десятичный логарифм глубины, м; по оси ординат — частоты соответствующих границ. По: Наумов, 2017.

формы, виды, питающиеся взвешенным в воде материалом (фильтраторы и седиментаторы), поедатели грунта (без разделения на сортирующих и безвыборочно глотающих детритофагов) и плотоядные организмы (без разделения на хищников и некрофагов).

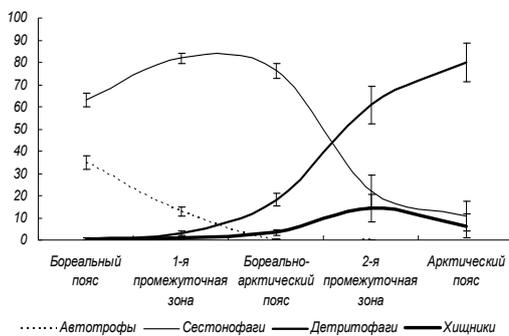


Рис. 41. Трофический состав фаунистических комплексов, обнаруженных в различных биогеографических поясах Белого моря. По оси абсцисс — биогеографические пояса; по оси ординат — доля биомассы видов различных трофических групп, %. Вертикальными отрезками показана ошибка доли. (По: Наумов, 2007).

комплексов обеспечивается, в основном, плавным градиентом факторов среды. Этим, по-видимому, объясняется и весьма широкий диапазон глубин, занимаемых переходными зонами.

Рассмотреть трофическую зональность беломорского бентоса на имеющемся материале подробно не удастся. Это связано, во-первых, с неравномерностью распределения взятых станций, а во-вторых — с тем, что способ питания и характер предпочитаемой пищи неизвестны для очень многих видов. В результате относительно надежно удается выделить всего 4 трофические группировки: фотосинтезирующие

Трофический состав донного населения (рис. 41), определенный в указанных выше категориях, заметно меняется с глубиной. Если на литорали в среднем биомасса фотосинтетиков достигает 40%, то на верхних отделах sublittoralis безусловно лидируют фильтрующие и седиментирующие формы. В нижней sublittoralis и батии на первое место выходят детритофаги, что объясняется преобладанием в этих зонах илистых грунтов. Доля плотоядных форм повсюду низка и в пределах ошибки наблюдения одинакова. Пространственное распространение преобладающих трофических группировок показано на рис. 43.

Вертикальное распределение вагильных и эпифаунных форм не представляет собой большого интереса. Как и ожидалось, доля биомассы первых монотонно возрастает от бореального пояса к арктическому, а доля биомассы вторых — монотонно падает, что объясняется не биогеографическими особенностями фаунистических комплексов, а просто увеличением глубины и связанного с ней распределения донных осадков.

Рассмотренные в этой главе данные позволяют уточнить представления о вертикальной зональности Белого моря, которые понадобятся нам для описания типичных донных сообществ в следующей главе.

Обобщенный профиль, использовавшийся для выделения биотопов по вертикали, показан на рис. 43.

На большей части беломорской акватории верхний уровень сизигийного прилива близок к глубине -2 м,¹ и эту глубину мы будем условно считать границей моря и суши. Выше нее располагается полоса, подверженная достаточно заметному влиянию моря, — *зона заплеска*, или *супралитораль*. Ширина ее зависит от уклона берега и степени защищенности от волнового воздействия.

В диапазоне глубин от -2 до 0 м располагается *осушная полоса*, или *литораль*. В большинстве работ ее принято разделять на *верхний*, *средний* и *нижний горизонты*, преимущественно с использованием схемы Вайяна. По этой схеме средний горизонт заключен между уровнями квадратурного прилива и квадратурного отлива.

Таким образом, верхний горизонт заливаается, а нижний — осушается только в сизигию. Это — достаточно удобная схема, однако ее практическое использование затруднено тем, что исследователь, как правило, посещает исследуемый участок литорали однократно и не имеет возможности установить уровни стояния воды в квадратуру с необходимой точностью. Можно, конечно, установить их по таблицам предвычисления приливов, а затем определить на местности глубину точки пробоотбора геодезическими методами, однако на практике так никто не поступает. Горизонты литорали определяют на глаз по характерному для них донному населению. Ошибки при этом бывают весьма значительны.

В настоящем исследовании ни точного определения глубины, ни выделения горизонтов литорали не проводится, и все ее население рассматривается как единый комплекс. Такой подход представляется более корректным, чем субъективное и заведомо неверное вертикальное членение, тем более что для настоящей работы в подавляющем большинстве случаев пробы брались возле самого уреза воды во время отлива, т. е. в пределах нижнего горизонта или в самых нижних отделах среднего.

¹ Напомню, что по принятому в данной работе принципу обозначения глубин единой числовой осью с нулем, соответствующим теоретическому, глубины выше этого последнего — отрицательны.

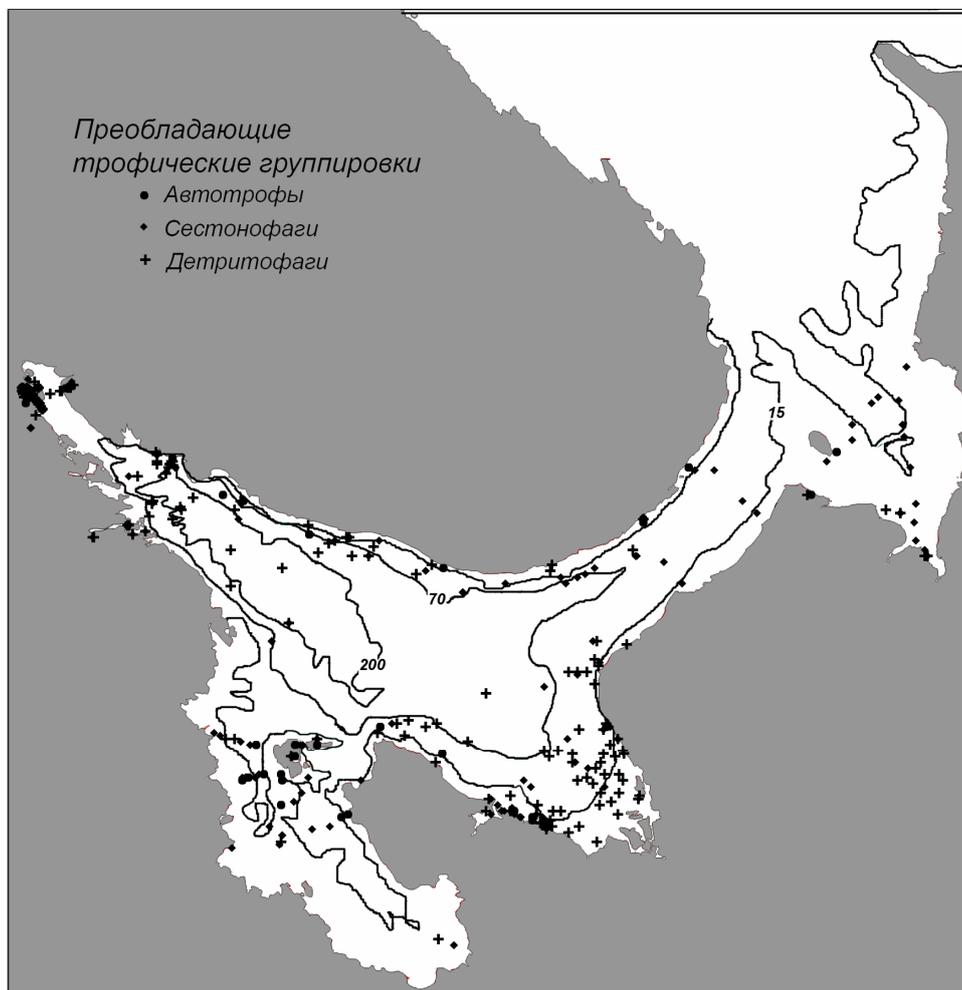


Рис. 42. Пространственное распределение сообществ с преобладанием по биомассе видов различных трофических группировок. По: Наумов, 2017.

Строго говоря, глубже теоретического нуля глубин начинается следующая зона — *сублитораль*, однако в данной работе будет выделена особая *полоса прибрежных мелководий и прибоя*. Эта область, простирающаяся от нуля глубин приблизительно до 2–3 м, населена бореальным флоро-фаунистическим комплексом (см. выше). Напомню, что высота волны при штормах обычной силы составляет в Белом море не более 1 м, а сильное воздействие волновых движений при значительных ветрах достигает глубины около 3 м (см. главу 2), что послужило основанием для проведения этой условной границы.

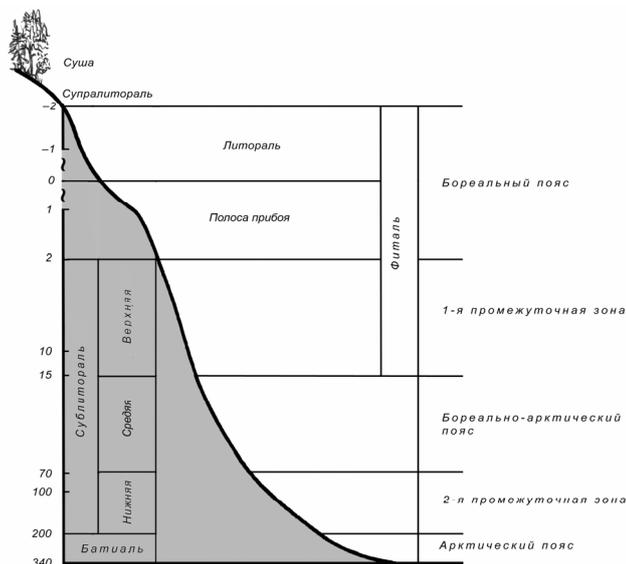


Рис. 43. Вертикальная зональность Белого моря, принятая в этой работе.
По оси ординат — глубина, м; шкала логарифмическая; горизонтальный масштаб не соблюден.

Глубже располагается 1-я промежуточная биогеографическая зона. Ее нижняя граница, как было показано в предыдущей главе, приходится на глубину приблизительно 10 м. Эта же глубина отвечает и нижней границе полного ветрового перемешивания (Степанов, 1974, 1982, 1983). До глубины около 15 м в Белом море распространяются макрофиты (Наумов, 2001), что позволяет ограничить этой глубиной зону *фитали*.¹ Поскольку граница 1-й промежуточной зоны применявшимися методами определяется с не очень высокой точностью, представляется

разумным считать нижнюю границу фитали естественной границей распространения соответствующих биотопов. Этой же глубиной будем ограничивать и область *верхней сублиторали* (Наумов, 2001).

Нижняя граница бореально-арктического пояса, как было сказано выше, приходится на глубину около 80 м. В то же время зимняя конвекция распространяется до глубин приблизительно в 60 м (см. выше). Учитывая неточности в определении как той, так и другой величины, разумно принять границей распространения биотопов *средней сублиторали* глубину в 70 м. Далее идет *нижняя сублитораль*.

Вопрос о границе нижней сублиторали и о том, как следует называть следующую за ней зону, требует подробного обсуждения, так как по этому поводу в литературе имеются весьма существенные разногласия. В начале ушедшего столетия нижние отделы сублиторали любых морей вплоть до границы

¹ На самом деле, фиталь — вся область распространения фотосинтезирующих водорослей от литорали до нижней границы распространения макрофитов. Однако в Белом море по видовому составу водорослей она четко распадается на три пояса: литоральный, мелководный (они нами уже рассмотрены) и пояс ламинарий и багрянок. В литературе о Белом море часто только его ошибочно и называют зоной *фитали*.

шельфа и начала континентального склона было принято называть *псевдоабиссалью* (Дерюгин, 1915, 1928; Зернов, 1934). Таким образом, этот термин был синонимом современного понятия *нижняя сублитораль*. Поскольку Белое море считалось шельфовым водоемом, то все его глубины, следующие за сублиторалью (которую мы теперь называем *верхней* и *средней сублиторалью*), оказывались принадлежащим псевдоабиссали. С течением времени этот последний термин устарел и вышел из употребления, однако ученики К. М. Дерюгина по традиции продолжали его употреблять, причем исключительно по отношению к Белому морю. Поскольку глубины Центральной котловины существенно превышают шельфовые, сложилась ситуация, в которой именно эти глубины, превышающие обычные глубины шельфа, стали восприниматься как псевдоабиссаль,— область, характерная только для Белого моря. А. П. Андрияшев (1974), обратив внимание на то, что не только в Белом море может возникнуть такая ситуация, а также на то, что беломорские глубины никак не могут быть сопоставлены с абиссальными, предложил переименовать соответствующую зону в *псевдобатиаль*. Этот термин надолго удержался в литературе по Белому морю. Принцип, которым руководствовался А. П. Андрияшев, заключался в том, что беломорская депрессия, имеющая батимальные глубины, населена сублиторальной фауной, так как отделена от настоящей батиили мелководным Горлом. Подход этот, однако, не вполне корректен, так как батиаль определяется не фаунистически, а геоморфологически. Как было показано выше, в этом отношении беломорские глубины представляют собой сохранившийся да наших дней фрагмент самой настоящей батиили архейского палеобассейна, следовательно, префикс *псевдо-* искажает суть термина. В Белом море *есть батиаль*, а то обстоятельство, что она заселена шельфовой фауной, представляет собой предмет фаунистики, а не геоморфологии.

Остается провести границу между нижней сублиторалью и батиейлю. Эта задача затруднена тем, что континентальный склон в пределах Белого моря практически не выражен, что объясняется древностью котловины, тектоническими процессами, искажавшими геологический облик региона на протяжении последних двух с половиной миллиардов лет, и многокилометровым слоем осадочных пород рифейского возраста, перекрывающим абиссальные глубины (см. *выше*). В Мировом океане средняя глубина, на которой кончается материковый шельф и начинается континентальная ступень, составляет около 200 м. Эту глубину мы и примем в качестве условной границы нижней сублиторали. В предыдущей главе было показано, что нижняя граница 2-й промежуточной биогеографической зоны проходит приблизительно по 240-метровой изобате. Учитывая размытость этой границы и неточность в ее определении, вызванную относительно небольшим числом бентосных станций, по которым она проведена, можно считать, что и она достаточно близка к 200 м.

Итак, глубже нижней границы сублиторали вплоть до максимальных глубин, составляющих в Белом море 350 м, располагается *батталь*, занятая арктической биогеографической зоной. При этом нас не должно смущать смешение использованных для этого принципов. Нашей задачей было разграничение типов биотопов по комплексу абиотических факторов, а не построение строгой однопараметрической зональности, основанной либо на геоморфологической, либо на гидродинамической, либо на гидрологической, либо на фотической составляющих.

В заключение этой главы отмечу, что вертикальная зональность морей и океанов, основанная на геологическом строении земной коры, рассматривалась в литературе множество раз. Принятая сейчас схема подробно описана И. А. Жирковым (2010). Схема эта, однако, слишком обща, и поэтому не описывает специфические особенности небольшого Белого моря. Используемая же в настоящей работе зональность разработана исключительно для него, и в других морях может весьма значительно отличаться.

Глава 13. Некоторые типичные донные сообщества

Синэкология — наука о биоценозах, поэтому в отечественной литературе ее часто называют *биоценологией*. Совершенно очевидно, что для того чтобы изучать то или иное явление, его предварительно необходимо надежно идентифицировать. В нашем же случае мы сталкиваемся с парадоксальной ситуацией: задача идентификации и классификации сообществ — не просто одна из самых сложных в биоценологии: во многих случаях она едва ли вообще разрешима с необходимой степенью точности. В особенности это относится к водным биоценозам, так как гидробиолог в большинстве случаев работает с материалом, собранным на значительных глубинах, и лишен возможности визуального контроля. Тем самым объект изучения неуловимым образом ускользает из рук той науки, которая должна им заниматься. Собственно говоря, подобные случаи — не редкость. Наиболее часто они возникают тогда, когда изучаемое явление недостаточно точно определено. Выше (*глава 10*) было приведено определение экосистемы в том виде, как это понимается в настоящей работе, и дефиниция эта представляется достаточно конкретной. Следовательно, дело не в ней, а в тех методах, которые применяются в практической деятельности морских экологов. Несмотря на то, что точность предлагаемого определения экосистемы на нынешнем этапе развития науки вполне достаточна, проблема идентификации и классификации экосистем все равно остается трудно разрешимой задачей. Основная трудность заключается в том, что классификация экосистем в классическом понимании этого термина должна быть не одномерной, а, как минимум, двумерной, поскольку такие системы имеют как биотическую, так и абиотическую составляющие, причем как та, так и другая не дискретны, а континуальны.

Рассмотрим основные подходы, по которым проводится описание локальных систем организмов в морской гидробиологии. Для этой цели будет использована небольшая выборка из отечественных работ как наиболее близких к тематике данного исследования, однако пути решения поставленной задачи в принципе одинаковы во всей мировой науке.

Одна из первых попыток теоретического осмысления понятия морского биоценоза и построения на этой основе принципов его описания принадлежит, скорее всего, К. М. Дерюгину. В его известной монографии «Фауна Кольскаго залива...» (1915), которую многие цитируют, но мало кто читает, главным принципом классификации экосистем принят характер грунта. Эти взгляды сформированы им предельно четко: «... фації¹ надо обозначать по типу основнаго субстрата, т. е. грунта, а не по типу биоценоза, такъ какъ биоценозы зависятъ отъ субстрата, а не наоборотъ» (op. cit., с. 724). Этого

¹ Напомню, что словом *фація* в 1915 г. К. М. Дерюгин обозначал понятие, идентичное тому, которое в настоящей работе названо *сообществом*, *биоценозом* или *экосистемой* (*глава 10*).

принципа он последовательно и придерживается при описании донного населения Кольского залива. Следовательно, в этой своей работе К. М. Дерюгин за основу классификации донных экосистем берет их абиотическую составляющую.

По сути дела в названной работе классификация экосистем строится на матрице, строки которой описывают медианные размеры частиц грунта, а столбцы — руководящие виды, т. е. это — двухпараметрическая система, где многие клетки по понятным причинам остаются пустыми, зато полностью заполнена диагональ¹ и позиции, близко к ней расположенные. Такой подход вполне адекватно отражает двумерность исходной дефиниции, использующей абиотический и биотический векторы.

По прошествии десятилетия в монографии о фауне Белого моря, которую уже не только цитируют, но и читают, К. М. Дерюгин (1928) высказывает несколько другие взгляды. Вначале он подвергает справедливой критике труды коллег, в которых при классификации экосистем (в нашем понимании) вперемешку и непоследовательно используются геоморфологические, абиотические и биотические принципы. «Система распределения организмов, предложенная А. Шидловским, с точки зрения методологической, является совершенно неприемлемой. В ней смешаны два основных принципа распределения бентоса — принцип зональный и принцип фациальный» (op. cit., с. 385, разрядка К. М. Дерюгина. А. Н.). Говоря точнее, учитывая, что в названной монографии автор отказывается от своей прежней трактовки термина *фация* и обозначает им только характер грунта, то даже целых три, включая биотический, также присутствующий в системе А. Шидловского (1901).

Биоценозом в монографии о Белом море К. М. Дерюгин по-прежнему называет лишь биотическую составляющую экосистемы, отказавшись от абиотической, и строит однопараметрическую классификацию. Принимая в качестве основы своей классификации всего один вектор, он, таким образом, сводит ее к простому перечислению отдельных элементов. Названия этих отдельныхностей строятся на основе выделения руководящих форм. Нельзя забывать, что в работе по изучению беломорского бентоса количественные методы К. М. Дерюгиным не использовались, поэтому руководящие формы определялись с помощью глазомерной оценки. Этим объясняется то обстоятельство, что одни биоценозы он называет по целой группе организмов, а другие — по отдельному виду (например, на с. 391 названной работы упомянуты биоценозы красных водорослей и *Yoldia arctica*).

¹ В общем случае число руководящих видов иное, чем число типов грунтов, поэтому такая матрица лишь в редких ситуациях может оказаться квадратной, следовательно, как правило, в ней нет главной диагонали. В данном случае под диагональю подразумевается просто направление от тонкодисперсных грунтов к грубообломочным по вектор-строкам и от видов, приуроченных к илам, к видам, характерным для скал и валунных россыпей, по вектор-столбцам.

Справедливая критика К. М. Дерюгиным однопараметрических классификаций, построенных по химерическому принципу (см. *выше*), привела к неожиданным результатам. Авторитет этого исследователя был настолько велик, что его слова: «Я полагаю, что более правильно давать названия биоценозам по руководящим в них формам...» (ор. cit., с. 391) стали понимать как руководство к выделению сообществ. Этот подход, доведенный до своего логического конца, был использован В. П. Воробьевым (1949) в процессе работы по изучению бентоса Азовского моря.

Этот исследователь выделял биоценозы исключительно по виду с максимальной на данной станции биомассой. Если находились другие виды с близкой биомассой, то он в пределах данного биоценоза выделял *комплексы*. Названия биоценозам он присваивал по доминантному виду, используя его родовое название, комплексам — по доминантному и субдоминантному. По сути дела, это — описанная выше однопараметрическая классификация К. М. Дерюгина, в которой глазомерная оценка руководящих форм заменена точным значением их биомассы. На первый взгляд может показаться, что такое усовершенствование приводит к более строгим результатам, однако, как будет показано ниже, это не всегда так. В данном случае глазомерная оценка может оказаться гораздо точнее.

Метод, применявшийся В. П. Воробьевым, основан на его понимании биоценоза, определение которого приведено на с. 155 упомянутого труда (см. главу 10). Напомню, что этот автор в обычное определение экосистемы ввел новый параметр — геологическое время. Теперь биоценоз становится продуктом длительной эволюции, что приводит его к состоянию чрезвычайно устойчивого равновесия. В результате автор допускает и описывает сезонные изменения в сообществах, но никак не многолетнюю динамику. Кроме того, В. П. Воробьев считал, что биоценоз однозначно определяется доминантным видом, что косвенно вытекает из его определения. В свете взглядов, развиваемых этим исследователем, метод выделения биоценозов по биомассе доминантного вида действительно оправдан. Однако к настоящему времени накопился обширный материал, дающий основания утверждать, что биоценоз — образование во многих случаях весьма эфемерное, а равновесие в нем далеко от устойчивого. Во многих биотопах он может возникнуть, развиваться, погибнуть и даже смениться другим в течение жизни одного человека (Луканин и др., 1986а, б, 1989, 1990; Максимович и др., 1991; Наумов, 2007), а иногда и в течение пары лет (Наумов, 2013). Следовательно, о формировании его на протяжении геологического времени не может быть и речи.

Таким образом, и определение биоценоза, данное В. П. Воробьевым, и основанный на нем метод идентификации сообществ в настоящее время имеют лишь исторический интерес. Между тем, до сих пор этот метод выделения биоценозов главенствует в литературе (Бабков, Голиков, 1984; Луканин и др., 1985; Наумов и др., 1986а, б; Семенова, 1983; Семенова, Никитина, 1990 и др.). В ряде работ даже не упоминается, какой метод был для этого использован, и это можно установить только контекстуально (Голиков и др., 1985а, б, 1994; Петряшев и др., 2004 и др.). Споры нет, в свое время выход в свет книги

В. П. Воробьева явился весьма значительным событием в отечественной гидробиологии, однако со времени ее публикации прошло семь десятков лет. С тех пор синэкология прошла долгий путь развития, и теперь в ней уже нельзя использовать методы более чем полувековой давности.

Этот очевидный факт заставляет исследователей искать другие подходы к выделению экосистем и, соответственно, подбирать необходимые аналитические методы. Методов таких этих много, но большая часть из них может быть условно разделена на две основные группы: *ординацию*¹ и *классификацию* (Нинбург, 2005). Первая из них по своей методологии ближе к отражению взглядов сторонников континуальной модели распределения видов, а вторая — дискретной.

Ординацию проводят с помощью различных многомерных анализов — дискриминантного, канонического, различных вариантов факторного, многомерного шкалирования и др. Каждый из них имеет свои достоинства и недостатки, которые мы здесь не будем рассматривать, так как в настоящей работе они не используются. Отмечу лишь, что все они приводят к размещению первичных описаний в пространстве некоторого количества векторов, где сходные описания образуют сгущения, которые и принимаются за экосистемы. Анализ расположения описаний и сходства между полученными группами представляет собой отдельную задачу, которая, как правило, не имеет единственного решения. Описания, не входящие в сгущения, либо отбрасываются, либо считаются самостоятельными экосистемами.

Классификация представляет собой процедуру объединения первичных описаний на основе различных мер сходства между ними, для чего используются многочисленные методы кластерных анализов. В результате образуются дискретные группы описаний, называемые *кластерами*. Сходство между ними служит критерием для выделения экосистем. Несмотря на то, что на первый взгляд кластеры представляют собой хорошо очерченные отдельные группы, задача объективного выбора уровня сходства для их объединения тоже единственного решения не имеет. Собственно говоря, в обоих случаях мы сталкиваемся с одной и той же картиной, но выраженной различными способами. Интересная попытка синтеза обоих подходов, предпринятая Е. А. Нинбургом (1985), показывает это вполне наглядно.

К настоящему времени разработано множество методов как ординации, так и классификации, которые в сочетании с избытком имеющихся в распоряжении исследователей мер сходства позволяют получать самые различные и часто противоречащие друг другу результаты. С. Г. Денисенко (2013) справедливо утверждает, что умелым подбором названных методов можно доказать практически любую желаемую гипотезу.

¹ Термин *ординация* (упорядочивание) был предложен Д. У. Гудоллом в 1953 г. на основе немецкого слова *Ordnung* (порядок), употреблявшимся в этом смысле в немецких работах Л. Г. Раменского (Bray, Curtis, 1957).

Особое место занимают матричные методы классификации, многие из которых, в первую очередь метод Ж. Браун-Бланке, широко применяются в геоботанике. Сущность этих методов заключается в перестановке столбцов и строк первичной матрицы, в которой вектор-столбцы суть первичные описания, а вектор-строки — находки или показатели обилия отдельных видов. Задача заключается в том, чтобы сгруппировать находки видов или максимальные значения показателей их обилия оптимальным образом вдоль диагонали матрицы.¹ В конце операции полученные группы столбцов представляют собой классификацию описаний, т. е. выделяемые экосистемы, а группы строк — экологическую классификацию видов. Задача, как правило, не имеет единственного решения, а интерпретация результатов сталкивается с теми же проблемами, которые возникают при использовании охарактеризованных выше методов.

Объективные критерии, разработанные для надежного разграничения сгущения в многомерных пространствах (в частном случае — на двумерной матрице) или устанавливать порог сходства, при котором кластеры достоверно различаются, основаны зачастую на различных математических принципах, что и приводит к возможности получения несовпадающих друг с другом результатов. Следовательно, в этих вопросах в той или иной степени будет присутствовать известная субъективность.

Главная трудность, с которой сталкивается исследователь, задавшийся целью разграничить экосистемы, заключается в том, что искомая граница в природе не всегда выражена достаточно четко. Во многих случаях между экосистемами располагается более или менее широкая полоса экотона с его краевым эффектом.² В результате в общем случае группы описаний экосистем суть пересекающиеся множества. Это бывает отчетливо видно на графах, построенных с помощью любого метода ординации. Это же показывают и кладограммы, отражающие результаты кластерных анализов, на которых многие кластеры оказываются нечеткими. По той же причине сходные проблемы возникают и при интерпретации классификаций, полученных матричными способами.

Итак, сложности идентификации отдельных экосистем — не следствие неудачных методических подходов, а результат собственных особенностей изучаемого объекта. Тем не менее, описание основных биоценозов — совершенно обязательный элемент изучения бентоса любого водоема. Следовательно, тем или иным способом их необходимо разграничить, а для того, чтобы свести к минимуму возможные при этом ошибки, нужно ввести дополнительные параметры, позволяющие разделять заведомо разные экосистемы еще до начала анализа их видового состава. Для этого обратимся к приведенному выше

¹ В этом случае так же, как и в способе выделения биоценозов К. М. Дерюгиним (1915) по характеру грунта и руководящим видам, матрица в общем случае не бывает квадратной, поэтому понятие *диагональ* следует рассматривать здесь как условное.

² Это — не единственная сложность. Некоторые другие будут описаны ниже.

определению экосистемы, в котором подчеркивается неразрывная связь входящих в нее видов с биотопом, в котором они обитают. Поскольку каждый биотоп однозначно определяется местом своего расположения, совершенно ясно, что любой из них уникален. Два идентичных биотопа, разделенные третьим, отличным от них, — разные биотопы. Очевидно, что в одном биотопе может встретиться несколько экосистем (Халаман, 1998, 2001, 2011), но одна экосистема по определению не может занимать несколько биотопов. Из этого следует, что любая экосистема — уникальный природный объект, и даже если найдется их несколько, как две капли воды похожих друг на друга, они будут разными экосистемами, так как не будут иметь общего биотопа. Следовательно, если мы найдем более или менее удачную классификацию биотопов, то и проблема разграничения экосистем значительно упростится.

Первый напрашивающийся сам собой принцип разделения биотопов — географический. Нет никаких сомнений в том, что не существует биотопов размером в целое море, хотя глубины Центральной котловины Белого моря, очевидно, составляют единый биотоп. В предыдущей главе было показано, что разные районы Белого моря довольно заметно отличаются по видовому составу, следовательно, мы вправе ожидать, что даже сходные экосистемы будут в них заметно различаться.

Как было показано выше (*глава 12*), разные глубины Белого моря заселены различными биогеографическими комплексами организмов. Очевидно, что это объясняется особенностями вертикальной зональности бентали и различиями гидрологических условий на разных глубинах. Зональный принцип позволит разделить биотопы по вертикали, что еще больше облегчит выделение различных экосистем.

В пределах каждого вертикального пояса разграничение биотопов логично проводить с учетом эдафической составляющей, причем очевидно, что с увеличением глубины разнообразие типов биотопов по характеру грунтов будет падать.

Разделив биотопы по абиотической составляющей, а именно — по батиметрическому, географическому, фотическому и эдафическому принципам, можно пытаться искать в них различные экосистемы с использованием составляющей биотической, используя биогеографический и биоценотический подходы. Таким образом, для разграничения экосистем в настоящей работе принята шестимерная классификация, в которой каждый выделенный биоценоз считается уникальным, и все они имеют одинаковый ранг. Необходимость оговорить ранг сообщества вызвана тем обстоятельством, что в биоценологической литературе нередко применяются иерархические классификации (Воробьев, 1949; Бабков, Голиков, 1984; Миркин и др., 1989). Иерархический подход к классификации экосистем применялся на протяжении всего XX столетия и был порожден успехом линнеевской системы живых организмов. Однако в случае системы К. Линнея иерархичность таксономических единиц определяется родством между видами, что и делает ее оправданной. В случае же экосистем она становится не более чем прокрустовым ло-

жем, так как никакого генетического родства между ними нет, и быть не может. Таким образом, речь может идти только о построении отдельных кластеров. Требование дискретности этих последних диктуется исключительно удобством систематизации исходного материала, так как, и об этом говорилось выше, наборы первичных описаний биоценозов в общем случае представляют собой пересекающиеся множества.

В настоящей работе не используются традиционные методы выделения сообществ — ни ординационные, ни классификационные, ни основанные на преобразовании первичной матрицы. Их недостатки описаны выше. Перед автором встала задача разработать простой и достаточно надежный способ группировки сходных описаний.

Для этой цели особенно важно выбрать удачный показатель для описания обилия видов, способ представления первичных данных и адекватную меру сходства между первичными описаниями.

Собственно говоря, набор подходящих для подобной процедуры показателей обилия видов не так уж и велик: плотность поселения, биомасса, уровень метаболизма и продукция. Плотность поселения исключает возможность использовать в анализе обилие модулярных организмов. Между тем при описании литоральных и верхнесублиторальных экосистем они имеют ключевое значение. Прямое определение продукции всех видов, входящих в состав всех биоценозов Белого моря, по объему работ превосходит человеческие возможности. Расчетные методы, основанные на использовании P/V -коэффициентов, упираются как в методические сложности, так в низкую точность получаемых результатов. Одна из основных причин заключается в том, что используемые P/V коэффициенты берут из литературных источников, причем, как правило, оказывается, что они рассчитаны на материале из других морей. Между тем в разных водоемах продукция одного и того же вида может сильно варьировать из-за несходства абиотических условий. Получение же этих коэффициентов для всех групп (а еще лучше — для всех видов) в каждом море — задача практически непосильная.

Расчеты уровня метаболизма (Azovsky et al., 2000) и продукции физиологическим способом (Денисенко и др., 2006) и сходные методы (Артюх, Любина, 2008; Козловский и др., 2008) исключают возможность включать в анализ модулярные организмы, так как требуют прямого указания плотности поселения.¹ Этим можно было бы пренебречь при описании глубоководного бентоса, однако в нашем случае такой подход делал бы несравнимыми данные по литорали и верхней сублиторали с их бурным развитием растительности с остальным материалом. Следовательно, оптимальным показателем для оценки сходства между первичными описаниями, в нашем случае по крайней мере, оказывается биомасса.

Следует, однако, помнить о том, что при использовании любых коэффициентов сходства вклад каждого вида в значение получаемого показателя пред-

¹ Физиологический способ расчета продукции описан в главе 10.

ставляет собой функцию меры его обилия, неважно, будь то биомасса или какой-либо другой параметр. В случаях резко выраженного доминирования одного из видов любой из индексов сходства начинает работать идентично способу В. П. Воробьева (1949), который чреват большими ошибками. Некоторые недостатки этого метода были описаны нами ранее (Федяков, Наумов, 1991), однако помимо тех, что указаны в упомянутой работе, он оставляет возможность отнесения совершенно разных сообществ к одному, если в них будет доминировать один и тот же вид при полном несовпадении остальной части видового списка. Достаточно частым оказывается и другой вариант: при агрегированном распределении доминантного вида агрегации могут попасть или не попасть в орудие сбора. В таком случае единая экосистема окажется разбитой на две самостоятельные единицы. Этого последнего недостатка не лишен и предложенный нами ранее метод, основанный на итеративной процедуре Дженси (Федяков, Наумов, 1991). Он также не учитывает агрегированности распределения видов, в результате чего разные пробы из одного сообщества могут иметь низкий уровень сходства. Метод сопряжен со значительными вычислительными сложностями,¹ и неясно, насколько получаемый результат их оправдывает.

То обстоятельство, что особенности рядов биомасс видов в первичном описании серьезно влияет на значение показателей сходства, замечено исследователями давно. Если два описания содержат ряды сходной структуры, но сильно различающиеся по суммарной биомассе, то общепринятые показатели сходства покажут различия между описаниями, пропорциональные различиям в биомассе. Первым это понял Я. Чекановский (1909), поэтому он предложил сравнивать не исходные ряды, а доли вклада каждого члена в общую вариацию.

Но даже и в том случае, когда сравнение проводится по долям (процентное сходство Чекановского), ряды могут иметь различную дисперсию, что серьезно сказывается на результатах. Для выравнивая дисперсии применяются разные способы, например, извлечение корня второй, четвертой или каких-либо степеней из всех значений показателя обилия (см. например, Денисенко и др., 2006). Способ этот, хотя и дает определенные результаты, не может считаться лучшим, поскольку математическое обоснование его неясно. Извлечение корня любой степени искажает структуру ряда, поскольку не выравнивает дисперсию, а просто ее уменьшает, причем с ростом степени корня все его члены начинают асимптотически приближаться к единице.

Использование коэффициента корреляции позволяет полностью избежать такой погрешности, но этот показатель сходства требует линейной зависимости и нормального совместного варьирования сравниваемых рядов, каковые требования в общем случае не соблюдаются.

¹ Итеративная процедура Дженси не реализована ни в одном из известных мне современных пакетов программного обеспечения для обработки экологических данных.

Лучший и математически наиболее корректный прием трансформации рядов с целью выравнивая дисперсии, несомненно, — логарифмирование, позволяющее оперировать не абсолютными данными, а порядком их величин. Этот способ применялся, например Н. Л. Семеновой (1990). Обоснование такого приема и удачный пример его использования содержатся в работе Е. А. Нинбурга (1985).

Итак, наиболее рациональным представляется вычисление доли логарифмов биомасс, что снимает обсуждаемые затруднения. В этом случае не требуется проводить φ -преобразование Фишера, так как нас интересует структура ряда, а не выборочная ошибка долей отдельных видов.

В данном исследовании в качестве меры сходства использовался рекомендованный Ю. А. Песенко (1982) коэффициент процентного сходства основателя нумерической таксономии Я. Чекановского (Czekanowski, 1909), представленный в его оригинальном виде

$$I_{Cz} = \Sigma \min(p_{ij}, p_{ik}), \quad (36)$$

где I_{Cz} — индекс Чекановского, p_{ij}, p_{ik} — доли обилия i -го вида в j -том и k -том описаниях. Применение этого способа позволяет одновременно избежать еще две возможные погрешности. Во-первых, индекс в указанной выше форме учитывает агрегированность распределения доминантного вида, а во-вторых, — автоматически выбраковывает редкие виды, представленные крупными единичными экземплярами, которые, будучи формально пересчитаны на квадратный метр, дают неоправданно высокие биомассы.

Полученная вторичная матрица (квадратная симметрическая матрица сходства первичных описаний) подвергалась диагонализации, т. е. преобразованию путем перестановки строк и столбцов до тех пор, пока наивысшие значения индекса не оказывались оптимальным образом сгруппированными вдоль главной диагонали.¹ На полученной таким способом диаграмме Я. Чекановского квадратные фрагменты, лежащие на главной диагонали, в которых среднее сходство первичных описаний составляло 30% или выше, принимались за группы однородных станций. Выбор 30% порога,² несомненно, произволен. В оправдание такого подхода можно сказать, что группировка первичных описаний по доминантному виду, как это делается в случае использования метода В. П. Воробьева, дает для средней пробы из 20 видов надежность в 5% по видовому списку. Применявшийся же метод, в случае совпадения в сравниваемых рядах половины видов, надежнее на порядок, при-

¹ Применявшийся способ во многом напоминает процедуру кластеризации, однако отличается от нее двумя существенными моментами. Во-первых, он не создает ложного впечатления иерархической соподчиненности получаемых описаний, а во-вторых позволяет получать пересекающиеся кластеры, что объективно отражает структуру донного населения экотонов.

² Для непреобразованных рядов биомасс этот порог соответствует приблизительно 50% сходству (наблюдения автора).

чем он учитывает не только набор входящих в выделяемую группу форм, но и структуру ряда показателя их обилия.

Первичные описания, не вошедшие в полученные группы, отбрасывались как ненадежные. Критерием для выделения того или иного типа сообщества считалось наличие в группе не менее пяти первичных описаний.

Полученный набор первичных описаний усреднялся, и полученное вторичное описание рассматривалось в качестве идеализированного образца донного сообщества. Следует иметь в виду, что его неправомерно приравнивать к описанию конкретной генеральной экосистемы. *Попытки объединения станций, взятых в различных местах, в принципе не могут привести к описанию реально существующего в природе сообщества, они могут дать лишь представление о характерном его типе, с которым локальный генеральный биоценоз может быть только сходен.* С утверждениями А. И. Бабкова и А. Н. Голикова (1984), что в Белом море встречается 35 экосистем, или Н. Л. Семеновой (1983), что их в Кандалакшском заливе 20, трудно согласиться. Число экосистем, по крайней мере, не меньше числа биотопов и не вполне ясно, насколько оно поддается прямому учету, да и нет большого смысла в проведении подсчетов, сколько всего в водоеме имеется биоценозов. Обследование генерального сообщества каждого конкретного биотопа вряд ли имеет существенное значение; представлять себе обобщенную характеристику экосистем определенного типа гораздо важнее.

На имеющемся в моем распоряжении материале удастся выделить 48 характерных типов сообществ беломорского бентоса, хотя это число совершенно не может считаться исчерпывающим. С одной стороны, значительная часть таких типов представлена в имеющемся материале недостаточным количеством первичных описаний и исключена из анализа, а с другой — нет никаких сомнений, что весьма большое их число вообще не было обнаружено.

Полученные обобщенные описания типов экосистем приведены в «Приложении» к данной главе. Виды, плотность поселения которых оказывалась ниже разрешающей способности орудия сбора, в таблицы не включены и приведены списком в алфавитном порядке без указания показателей обилия, так как для таких форм они заведомо неверны. В то же время факт нахождения любых видов в определенном типе биоценозов может оказаться достаточно информативным.

Следующее ниже описание бентоса различных зон строится не только на выделенных типичных сообществах, но и на всем имеющемся материале, включая станции, исключенные при выделении этих типов.

Бентос супралиторали

Население супралиторали Белого моря изучено довольно слабо, своего материала у автора нет, сообщества будут описаны по литературным источникам.

В зоне заплеска на скальных грунтах часто образуются ванны, в которых летом обитает эфемерное сообщество с преобладанием нитчатой водоросли

Cladophora sericea, биомасса которой может достигать 250 г/м² (Анисимова, 1982). Здесь же встречаются различные бокоплавы рода *Gammarus*, а также литоральные брюхоногие моллюски *Littorina obtusata* и *L. saxatilis*. Нередко можно встретить и молодые экземпляры усонного рачка *Semibalanus balanoides*. Этим, пожалуй, и исчерпывается морской элемент населения супралиторальных ванн (Гришанков, Нинбург, 1995).

Вместе с тем значительные колебания солености,¹ связанные с поступлением в ванны талой и дождевой воды и сильным испарением в теплые дни, позволяют поселяться в этих водоемах различным пресноводным животным, таким как личинки разнокрылых стрекоз, ручейников, комаров семейств Culicidae и Chironomidae (Анисимова, 1982). Иногда в ваннах можно встретить даже лягушачью икру и головастики (Гришанков, Нинбург, 1995). Повидимому, зимой, когда ванны промерзают до дна, все их население погибает, и они заселяются каждую весну заново.

В ваннах велики колебания не только солености, но и других факторов среды. Суточные колебания температуры летом достигают 6°C, различия в содержании кислорода — 40%. Последнее обстоятельство связано с тем, что интенсивно фотосинтезирующая днем *Cladophora sericea* ночью становится главным потребителем кислорода. Кроме того, наличие значительной массы этой водоросли в небольшом объеме воды приводит к тому, что рН в ваннах обычно существенно выше нормы и составляет около 9 (Анисимова, 1982).

Общая площадь супралиторальных ванн невелика, биомасса в них никогда не достигает сколько-нибудь значительных величин, поэтому их население не играет большой роли в балансе вещества и энергии Белого моря. Этого нельзя сказать о штормовых выбросах,² которые на песчаных и илистых осушках широкой полосой лежат практически вдоль всей береговой линии. На пологих берегах выбросы обычно бывают оформлены в три гряды, параллельные береговой линии (Наумов, Федяков, 1993; Гришанков, Нинбург, 1995). Первый ряд выбросов в штилевую погоду дважды в сутки формируется приливной волной и дважды в сутки разрушается. Небольшое волнение сдвигает такой вал выше по уклону литорали, где он сохраняется в течение более длительного времени. Более значительное волнение перемещает его выше. Здесь происходит формирование основного вала штормовых выбросов, который разрушается только во время сильных штормов (Наумов, Федяков, 1993; Гришанков, Нинбург, 1995).

Роль выбросов в балансе вещества и энергии и их население изучены еще весьма недостаточно и могут быть описаны только в общих чертах.

В Кандадухе в штилевую погоду каждый прилив выносит на берег в среднем около 1000 г различных водорослей на каждый погонный метр побере-

¹ От почти пресной воды весной и осенью до гипергалинной (!) в середине лета.

² Этот широко распространенный термин неточен, так как выбросы формируются в любую погоду под влиянием приливно-отливных течений и любого, даже слабого, ветра в сторону берега.

жья, а при волнении 3–5 баллов — до 4000 г. Существует два основных типа выбросов: первый состоит в основном из фукоидов, второй — из ламинариевых водорослей и багрянок. Состав выбросов во многом определяется близлежащими сублиторальными сообществами. Оба нижних вала выбросов обычно бывают представлены относительно свежими водорослями, в то время как растительный материал верхнего вала чаще всего пребывает на различных стадиях гниения, вплоть до полужидкой массы, на большую или меньшую глубину впитывающаяся в песок (Гришанков, Нинбург, 1995).

Средняя биомасса животных в штормовых выбросах составляет около 1300 г/м² (Гришанков, Нинбург, 1995). Г. С. Гурвич и Т. А. Матвеева (1939) для супралиторали Пирью губы указывают биомассу 352.58 г/м² (спиртовый вес). Основа населения выбросов — наземные организмы. Здесь к настоящему времени обнаружено 7 видов паукообразных, 6 видов малощетинковых червей, по 2 вида многоножек и ракообразных и один вид моллюсков. Львиная доля видового состава — 49 видов — приходится на насекомых (Гришанков, Нинбург, 1995), причем по плотности поселения преобладают (72 тыс. экз./м²) не определенные до вида Apterygota (Гурвич, Матвеева, 1939). По биомассе и плотности поселения в выбросах доминируют олигохеты. Биомасса видов рода *Lumbricillus* составляет почти 600 г/м², рода *Enchytraeus* — 400 г/м². Плотность их поселения достигает сотен тысяч экз./м² (Гришанков, Нинбург, 1995). Весьма изобильны личинки мух семейства Scatopodidae и некоторых жуков. Из морских животных в выбросах преобладают бокоплавывы рода *Gammarus*, биомасса которых обычно не превышает 10 г/м² (Соколова, 1963). Помимо них, из морских животных в выбросах встречаются брюхоногие моллюски *Littorina saxatilis* (Гришанков, Нинбург, 1995).

Г. С. Гурвич и Т. А. Матвеева (1939) отмечают, что вал штормовых выбросов нередко бывает разделен на три горизонтальных слоя: верхний, состоящий из сухих, но подвергнутых разложению водорослей, средний, где идут процессы гниения, и нижний, в котором растительный материал уже наполовину представлен полужидкой массой.

Все обитатели выбросов перерабатывают гниющие водоросли и способствуют образованию детрита, который частично смывается в море штормами, а частично выносятся на сушу муравьями. Например, муравьи рода *Formica* выносят около 60 г органического вещества в сутки на каждый погонный метр береговой линии (Гришанков, Нинбург, 1995). Животные, обитающие в выбросах, служат пищей для различных певчих птиц, чаек и, возможно, куликов, а, будучи смыты штормом в море, — для рыб и хищных морских беспозвоночных.

Бентос литорали (верхняя фиталь; бореальный флоро-фаунистический пояс)

Беломорская литораль представлена целым рядом характерных типов. Вдоль Кандалакшского и Карельского берегов, где на морском берегу часто наблюдаются выходы коренных пород, весьма распространены осушки с каменисто-галечными, валунными и скалистыми грунтами. Аналогичная ситуа-

ция характерна для Терского берега Горла и Открытой части, однако в последней коренные породы часто сменяются архейскими песчаниками.

В этих же районах, в затишных участках различных губ, часто, к тому же, закрытых островами, преобладание седиментационных процессов над денудационными приводит к образованию илистых пляжей. Иногда они имеют песчаную основу, а иногда — глинистую. В последнем случае развивается характерный полужидкий, чрезвычайно вязкий грунт, называемый на Белом море *няшей*. Открытые участки Онежского берега, Терского берега Центрального желоба, Летнего и Зимнего берегов, а также побережья Мезенского залива зачастую сложены перемытыми песками, гравием или мелкой галькой.

Современными методами беломорская литораль изучалась многими исследователями, в первую очередь — сотрудниками биостанций Московского государственного университета и ЗИН РАН (Бек, 1990; Бек и др., 1989а, б, 2001, 2006а, б; Бурковский, 1992; Бурковский, Столяров, 2001; Наумов, 2007а, 2012, 2017; Наумов и др. 1986б, 2009, 2017, 2018, Савченко, Наумов, в печати).

Донное население всех типов литорали заметно отличается так же, как и население различных горизонтов в пределах одного типа (Савченко, Наумов, в печати).

Фауна верхних горизонтов литорали Белого моря до сих пор исследована еще крайне недостаточно. Можно лишь сказать, что она представлена в основном насекомыми и паукообразными и включает в себя не менее 120 видов, причем только на песчаных и галечных пляжах биомасса видов морского происхождения может превышать таковую арахно- и энтомофауны. Эта последняя, хотя и представлена видами с весьма широким распространением, по видовому составу имеет чрезвычайно низкое сходство с аналогичными фаунами европейских морей (Пржиборо, 1997). Что касается флоры верхней литорали, то она представлена в основном галофитами, причем наиболее распространены виды рода *Carex*. Иногда в этой области развиваются соленые марши, населенные в основном наземной галофитной растительностью. Такие участки встречаются чаще всего на Поморском берегу (Сергиенко, 2008), но обнаружены и на Карельском (Бурковский, 2006 и работы, процитированные в этом труде). На среднем горизонте преобладают *Tripolium vulgare*, *Triglochin maritimum*, *Salicornia europaea*, *Ruppia maritima* и *Plantago maritima*.

Население нижних горизонтов литорали различных участков Белого моря представлено организмами морского происхождения и довольно однородно по биогеографическому составу. По биомассе основу литоральных сообществ составляют виды бореального происхождения (табл. 17). Число видов в обнаруженных биоценозах колеблется от 2 до 6 десятков (см. «Приложение» к этой главе), хотя общее их количество на осушной полосе приближается к полутора сотням (см. табл. 17). Биомасса чаще всего превышает 3 кг/м², иногда поднимаясь почти до 30 кг/м², и лишь в некоторых местах бывает меньше средней на один–два порядка (см. «Приложение»). Доля по биомассе основ-

ных таксономических групп приведена в табл. 18. В тоже время видовой состав бентоса сильно зависит от различных условий среды, в первую очередь от грунта. Всего на имеющемся материале удастся выделить 8 типов сообществ, характерных для беломорской осушной полосы.

На каменистой литорали повсюду, за исключением Двинской губы, доминируют фукоиды. В Мезенском заливе, в силу его гидродинамических и эдафических условий, литоральная макрофауна практически отсутствует. Почти по всему морю ведущая роль принадлежит *Fucus vesiculosus*. Его биомасса в некоторых случаях может достигать 40000 г/м². В Горле над ним превалирует *Ascophyllum nodosum*, максимальная отмеченная биомасса которого достигает 30000 г/м². В качестве субдоминантного (вдоль Летнего берега из-за отсутствия фукоидов — доминантного) вида выступает *Mytilus edulis*. Этот вид играет исключительно важную роль в донных экосистемах Белого моря. В отдельных случаях его биомасса бывает до 30000 г/м² и даже выше, а плотность поселения может составлять до 40 тыс. экз./м². Пропуская через свой фильтрующий аппарат огромные объемы воды, мидия представляет собой весьма важное звено в цепи биологической очистки воды. Литоральные мидиевые банки Кандалухи подробно изучены В. М. Хайтовым с соавторами (Хайтов, Николаева, 1999; Хайтов и др. 2007а, б; Khaitov, 2013).

Во всех участках моря на литорали в большем или меньшем количестве встречаются *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*,¹ причем последний вид в эстуариях чаще всего выпадает из литоральных биоценозов. Эти виды создают на литорали значительную биомассу, достигающую 500 г/м², причем максимальная плотность поселения *L. saxatilis* может составлять 12 тыс. экз./м², а *L. obtusata* — 3 тыс. экз./м². Повсюду, кроме Летнего берега, отмечен *Semibalanus balanoides*. Этот усоногий рачок иногда сплошным ковром покрывает прибрежные камни и скалы с плотностью поселения до 20 тыс. экз./м², создавая биомассу, достигающую 4000 г/м². Поселения этого рачка и их динамика подробно изучены Н. Н. Марфениным с соавторами (Marfenin et al., 2013). Названные формы — наиболее характерные виды каменистой литорали Белого моря. Кроме того, в линзах мягких грунтов, почти всегда присутствующих на каменистой и галечно-гравийной осушке, нередко можно встретить и типично инфаунные формы, такие как *Arenicola marina* или *Pygospio elegans*. Из этих двух видов в литоральных биоценозах особенно важен первый, биомасса которого может достигать 200 г/м², а плотность по

¹ На литоральных зарослях фукоидов встречается также еще один вид литорин — *L. fabalis*, однако эта форма, экологически и морфологически крайне близкая к *L. obtusata*, была идентифицирована в Белом море через два десятилетия после начала моих исследований беломорского бентоса, и для ее правильного определения требуется вскрытие всех собранных экземпляров данного рода, что весьма затруднительно при обработке массового материала, поэтому оба вида в тексте данной работы фигурируют под одним именем. Это обстоятельство следует иметь в виду.

Таблица 17

**Основные характеристики бентоса различных зон
по данным автора**

Характеристика	Литораль (154 станции)	Мелководье (58 станций)	Верхняя сублитораль (137 станций)	Средняя сублитораль (287 станций)	Нижняя сублитораль (21 станция)	Батталь (21 станция)
Число видов	144	159	426	628	163	87
Видовое разнообразие	2.176	1.398	1.886	4.894	4.474	3.695
бореальные	96.58 ± 1.78	98.41 ± 1.96	84.63 ± 2.16	46.01 ± 2.80	6.52 ± 4.50	1.09 ± 2.26
бореально-арктические	3.01 ± 1.38	1.35 ± 1.52	14.17 ± 1.95	41.70 ± 2.89	50.39 ± 10.91	28.46 ± 9.85
арктические	0.00	0.03 ± 0.23	0.13 ± 0.20	5.48 ± 1.34	28.90 ± 9.89	53.45 ± 10.88
автотрофы	77.51 ± 3.36	23.20 ± 5.54	13.30 ± 1.981	4.66 ± 1.24	0.00	0.00
фитофаги	1.15 ± 0.86	0.44 ± 0.87	0.14 ± 0.21	0.17 ± 0.24	0.06 ± 0.53	0.11 ± .72
сестонофаги	19.47 ± 3.19	75.00 ± 5.69	81.37±2.19	70.80 ± 2.68	16.37 ± 8.07	10.62 ± 6.72
детритофаги	1.71 ± 1.04	0.32 ± 0.74	3.07±0.97	15.02 ± 2.11	67.87 ± 10.19	79.95 ± 8.74
хищники и некрофаги	0.03 ± 0.14	0.69 ± 1.09	0.99±.056	7.87 ± 1.59	14.02 ± 7.58	6.39 ± 5.34
полифаги	0.14 ± 0.30	0.34 ± 0.76	1.13±.59	0.65 ± 0.47	0.39 ± 1.36	0.50 ± 1.54
эпифаунные	98.58 ± 0.95	98.38 ± 1.66	94.12±1.32	77.12 ± 2.48	28.32 ± 9.83	20.30 ± 8.78
вагильные	3.05 ± 1.39	2.28 ± 1.96	6.73±1.41	27.79 ± 2.64	78.44 ± 8.97	86.47 ± 7.46

Таблица 18

Доля по биомассе некоторых таксономических групп в общем населении вертикальных зон Белого моря. По данным автора

Группа	Прибрежное мелководье	Верхняя суб-литораль	Средняя суб-литораль	Нижняя суб-литораль	Батигаль
Porifera	—	0.93 ± 0.54	1.44 ± 0.70	3.08 ± 3.77	1.02 ± 2.19
Hydrozoa	—	0.04 ± 0.12	1.79 ± 0.78	0.66 ± 1.76	1.14 ± 2.32
Anthozoa	0.01 ± 0.11	—	5.53 ± 1.35	7.42 ± 5.72	23.39 ± 9.24
Nemertini	0.02 ± 0.18	0.03 ± 0.10	0.49 ± 0.41	2.16 ± 3.17	0.33 ± 1.26
Priapulida	0.03 ± 0.23	0.05 ± 0.12	0.07 ± 0.16	0.13 ± 0.77	0.01 ± 0.16
Sipunculida	0.86 ± 1.21	1.47 ± 0.68	0.13 ± 0.21	0.71 ± 1.83	0.04 ± 0.44
Polychaeta	—	—	5.39 ± 1.33	17.07 ± 8.21	23.56 ± 9.26
Gastropoda	0.59 ± 1.00	0.26 ± 0.29	1.40 ± 0.69	3.51 ± 4.02	0.85 ± 2.01
Aplacophora	—	—	0.03 ± 0.10	0.54 ± 1.60	0.23 ± 1.03
Bivalvia	74.94 ± 5.69	80.65 ± 2.22	55.87 ± 2.93	47.72 ± 10.90	36.98 ± 10.53
Cirripedia	0.08 ± 0.36	1.39 ± 0.66	12.59 ± 1.96	0.13 ± 0.80	—
Amphipoda	0.22 ± 0.62	1.10 ± 0.59	0.28 ± 0.31	0.75 ± 1.89	0.44 ± 1.45
Bryozoa	0.04 ± 0.25	0.01 ± 0.06	1.10 ± 0.62	0.59 ± 1.66	0.03 ± 0.38
Brachiopoda	—	—	1.13 ± 0.62	3.49 ± 4.00	—
Asteroidea	—	0.35 ± 0.33	1.10 ± 0.62	0.31 ± 1.22	8.16 ± 5.98
Ophiuroidea	—	0.05 ± 0.12	1.90 ± 0.81	4.56 ± 4.55	0.39 ± 1.36
Holothuroidea	—	0.04 ± 0.11	0.82 ± 0.53	5.60 ± 5.02	2.54 ± 3.43
Tunicata	—	0.24 ± 0.28	3.69 ± 1.11	0.85 ± 2.01	—
Phaeophyta	22.70 ± 5.50	8.12 ± 1.53	0.12 ± 0.21	—	—
Rhodophyta	0.43 ± 0.86	5.10 ± 1.24	4.52 ± 1.23	—	—
Chlorophyta	0.08 ± 0.37	0.08 ± 0.16	0.01 ± 0.06	—	—

Примечание. В таблице приведены только те группы, доля биомассы которых хотя бы в одной из зон достигает целых процентов. Знак «—» означает несоблюдение этого условия.

селения — 120 экз./м². Повсюду основу бентоса по биомассе составляют автотрофы, за которыми следуют сестонофаги (табл. 17). Исключением являются открытые побережья Терского и Карельского берегов, а также островов Онежского залива, где развиваются сообщества с доминированием *Mytilus edulis*. В этих сообществах наблюдается обратное соотношение автотрофов и сестонофагов. Особняком стоят осушки Двинского залива, где почти полное отсутствие литоральных фукоидов приводит к тому, что сестонофаги занимают доминирующее место. Причина отличий литорального населения Летнего берега заключается в первую очередь в том, что жесткие грунты литорали в нем сложены чаще всего галечными россыпями, на которых в условиях постоянного волнового воздействия затруднено развитие фукоидов и усоногих.

Сообщества гравийных пляжей, слабо представленные в имеющемся материале, по трофической структуре приближаются к таковой, отмеченной для открытых волновому воздействию скалистых участков Терского берега.

По биогеографическому составу население песчаных и илисто-песчаных пляжей в различных частях Белого моря мало чем отличается от такового каменистой и скальной литорали, однако в отношении видового состава и трофических группировок оно не столь однотипно. На Кандалакшском берегу и вдоль Терского берега Центрального желоба преобладают сестонофаги, в Онежском заливе они делят доминирующее положение с автотрофами, а в Двинском на первое место выходят детритофаги. Это связано с тем, что вдоль названных побережий, а также в Онежском заливе и Горле доминирует *Mytilus edulis*, причем в Онежском заливе, где песчаные пляжи содержат значительную примесь камней и гальки, в изобилии развиваются макрофиты. На мягких грунтах литорали Двинской губы доминируют *Macoma balthica* и *Hydrobia ulvae*, которые в Кандалухе и по берегам Открытой части моря играют роль субдоминант. Наибольшая биомасса, отмеченная для *Macoma balthica*, составляет около 90 г/м², а плотность поселения — 1000 экз./м². Максимальные показатели обилия *Hydrobia ulvae* несколько выше: 120 г/м² и 50 тыс. экз./м².

На песчаных пляжах практически всюду отмечены *Pygospio elegans*, *Scoloplos armiger*, *Arenicola marina*, *Littorina saxatilis* и различные гаммариды, однако их средняя биомасса не достигает сколько-нибудь заметных значений. всюду встречается двустворчатый моллюск *Mya arenaria*, глубоко закапывающиеся крупные экземпляры которого, как правило, недоступны для применявшихся пробоотборников.

Несколько особняком стоит литоральное население песчаной осушки Терского берега, где доминируют *Mytilus edulis* и виды рода *Rhodomela*. Повсюду, за исключением Летнего берега, на песчаных осушках встречаются очень характерные сообщества с доминированием *Arenicola marina*, однако, к сожалению, применявшиеся методы сбора материала не позволяют надежно описать это сообщество.

Песчаные пляжи Горла практически не изучены.

На нижней литорали в кутах некоторых заиленных губ Карельского берега развиваются луга *Zostera marina* (Любезнова, 2013; Макаров, Спиридонов, 2013; Naumov, 2013), однако это сообщество распространено не слишком часто. В таких биоценозах по биомассе преобладают автотрофы, сестонофагов практически нет, а биомасса детритофагов может приближаться к 20% от общей.

Другие сообщества илистых грунтов слабо представлены в имеющемся материале и не могут быть достаточно надежно описаны.

Многолетние наблюдения на каменистой литорали кутовой части Кандалухи, а также на песчаной и илистой осушках губы Чупы вблизи Беломорской биостанции ЗИН РАН позволяют выявить различные автоколебательные квазициклические процессы, протекающие в этих биоценозах. Чаще всего выявляются квазициклы с продолжительностью около 5 и 10 лет. С одной стороны, они, по-видимому, вызваны биотическими причинами, а с другой — могут зависеть от аномалий ледовой обстановки (Наумов, 2006, 2007а; Наумов и др., 2009; Naumov, 2013, Савченко, Наумов. В печати).

Бентос полосы прибоя и мелководий верхней сублиторали (средняя фиталь; бореальный флоро-фаунистический пояс)

Донные организмы, обитающие на глубинах от 0 до 1–2 м, более или менее подробно изучены только в губах Кандалакшского берега и в Двинской губе, где грунт на этих глубинах, как правило, тот же, что и на литорали. Основные характеристики бентоса этой зоны приведены в табл. 17 и 18, а подробное описание изученных сообществ — в «Приложении» к данной главе. На Летнем берегу и в Мезенском заливе из-за особенностей геоморфологического строения дна и гидродинамических условий на этих глубинах макробентос практически отсутствует. В целом эта полоса исследована значительно хуже других зон Белого моря из-за серьезных методических трудностей: она недоступна для работы с судна, а водолазные работы и использование шлюпочных орудий сбора материала весьма затруднены прибрежным волнением. На ней с использованием материала, имеющегося в распоряжении автора, можно выделить 5 характерных типов биоценозов.

На мелководьях Кандалухи к различным грунтам приурочены и разные фаунистические комплексы, отличающиеся, в первую очередь, по биогеографическому составу. Если на каменистых грунтах преобладают бореальные формы, то на песчаных они уступают первое место бореально-арктическим. На илистых грунтах бореальных форм не остается практически совсем, а бореально-арктические виды создают более 80% всей биомассы бентоса.

Сильно различается и трофический состав этих комплексов. На каменистых грунтах доминируют автотрофы, за которыми следуют сестонофаги. На песках преобладают детритофаги, а на илах их и сестонофагов приблизительно поровну.

От каменистого грунта к илистому монотонно возрастает число видов и падает средняя биомасса. Видовое разнообразие максимально на песках.

Особое, очень характерное для этих глубин сообщество, представляет собой мидиевая банка. Мидиевые банки развиваются чаще всего на смешанных каменисто-галечных заиленных грунтах. В отношении числа видов, средней биомассы, биогеографического и трофического состава они близки к комплексу жестких грунтов с той лишь разницей, что автотрофы, представленные на этих глубинах преимущественно литоральными фукоидами, на них пребывают в угнетенном состоянии, а видовое разнообразие резко снижено. Помимо самих мидий, для этого сообщества весьма характерны *Alitta virens* (достигающий биомассы 800 г/м² и плотности поселения 1000 экз./м²) и *Harmothoe imbricata* (максимальные биомасса 100 г/м² и плотность поселения 800 экз./м²), которые в других сообществах, как правило, не достигают ни такой биомассы, ни такой плотности поселения.

Беломорские мидиевые банки, расположенные в этой полосе, тщательно изучены В. В. Луканиным с соавторами (1986а, б, 1989, 1990).

Бентос верхней сублиторали (нижняя фиталь; 1-я переходная зона)

На имеющемся материале эта зона (глубины от 2 до 15 м) для внутренней части Белого моря, — наравне с литоралью, — одна из наиболее изученных, и этом отношении уступает только средней сублиторали (табл. 18). Тем не менее, по различным причинам сообщества ламинариевых водорослей, широко распространенные, дающие высокие биомассы (до двух килограммов на 1м²) и играющие весьма важную роль в энергетическом балансе Белого моря в целом, оказались практически не исследованными. Эти биоценозы с точки зрения запасов различных водорослей подробно изучены В. Б. Возжинской (Возжинская, 1986; Возжинская и др., 1995) и сотрудниками СевПИПРО О. А. Прониной и А. Н. Бреусенко (1991). Кроме того, в губе Чупе они с учетом зообентоса рассмотрены Г. М. Мягковым (1975а, б, 1978) и А. Н. Голиковым с соавторами (1985б).

Важнейшие характеристики донных комплексов этой области, встреченных практически во всех местах, где Беломорской биостанцией ЗИН РАН проводились бентосные работы, приведены в табл. 17, доля различных таксономических групп по биомассе — в табл. 18, а типичные обнаруженные сообщества — в «Приложении» к данной главе. Необходимо отметить, что приведенные данные относятся к внутренним частям моря, так как в Мезенском заливе из-за высокой мутности воды соответствующие глубины оказываются за пределами фитали, и на них смещается среднесублиторальная фауна, рассматриваемая в следующем разделе. Кроме того, в дельте Северной Двины и в эстуарии Мезени на этих глубинах встречается своеобразное сообщество с доминированием литорального двустворчатого моллюска *Macoma balthica*, в котором отмечен и другой литоральный моллюск *Mya arenaria*, а также солоноватоводная изопода *Saduria entomon*.

В верхней сублиторали имеющийся материал позволяет выявить 9 характерных типов сообществ. Вся эта область характеризуется в целом большим числом видов, довольно высокими биомассами и, в большинстве случаев, высоким видовым разнообразием. В биогеографическом отношении она далеко неоднородна. Вдоль Кандалакшского берега на всех типах осадков и в Двинской губе на жестких преобладают бореальные виды. На жестких грунтах Онежского залива и на мягких Двинской губы бореальные и бореально-арктические формы создают приблизительно одинаковую биомассу, а на мягких грунтах Онежского залива ведущая роль принадлежит бореально-арктическим элементам. Из трофических группировок в Кандалухе всюду преобладают сестонофаги, в Онежском заливе на жестких грунтах заметную роль играют автотрофы, становясь доминантами на участках с мягкими осадками. Это возникает как результат низкой сортировки этого типа грунта в Онежском заливе, где размыв древнего моренного материала обнажает значительное количество камней, свободно лежащих на песчаном или илистом дне. Такие разреженные камни представляют собой удобный субстрат для прикрепления макрофитов. Впрочем, абсолютная биомасса водорослей на мягких осадках почти вдвое ниже, чем на жестких. В Двинской губе на жестких грунтах биомасса автотрофов и сестонофагов приблизительно одинакова, а на мягких, кроме этих двух трофических группировок, существенную роль играют также детритофаги. На глубинах от 2 до 8–10 м в Кандалухе и, особенно, в Двинской губе весьма распространены мидиевые банки, вполне похожие на те, которые развиваются в поясе сублиторальных фукоидов, с довольно низким числом видов, высокой биомассой и низким видовым разнообразием (Луканин и др., 1986а, б, 1989, 1990; Наумов, 2011).

Роли отдельных видов во всех этих комплексах существенно различны. Так, в Кандалухе и Двинской губе из моллюсков по биомассе в основном доминирует *Mytilus edulis*, в то время как в Онежском заливе эта роль принадлежит *Modiolus modiolus*, достигающему биомассы 5.5 кг/м² и плотности поселения 280 экз./м², и *Chlamys islandica* с максимальными биомассой 1.8 кг/м² и плотностью поселения 95 экз./м². Вдоль Кандалакшского и Карельского берегов основная водоросль на этих глубинах — *Saccharina latisima* (ее максимальная биомасса составляет около 16 кг/м²), а в Двинской губе и в Онежском заливе существенную роль начинает играть *L. digitata* с наибольшей биомассой, достигающей 10 кг/м², причем в Двинской губе на жестких грунтах она становится безусловным лидером среди макрофитов. В Онежском заливе небывалого развития достигают усоногие рачки *Balanus crenatus* и *Verruca stroemia*. Эти усоногие рачки создают весьма плотные поселения на твердых субстратах, причем биомасса *Balanus crenatus* в отдельных случаях достигает почти до 4 кг/м² при плотности поселения до 20 тыс. экз./м². Наибольшая биомасса более мелкой *Verruca stroemia* не превышает 400 г/м², зато плотность ее поселения может достигать 40 тыс. экз./м².

Бентос средней сублиторали (бореально-арктический фаунистический пояс)

Относительно низкая прозрачность беломорской воды приводит к тому, что нижняя граница распространения макрофитов не опускается в большинстве мест глубже 20 м. Далее располагается нижняя сублитораль со своими биоценоотическими комплексами. На имеющемся в распоряжении автора материале эта область во всех районах Белого моря изучена наиболее подробно (см. табл. 18). Здесь обнаружено наибольшее количество характерных типов сообществ — 13. На глубинах от 15 до 70 м, соответствующих этому поясу, особенно в его верхних отделах, преобладают смешанные грунты, причем в Кандалухе и Мезенском заливе в них превалирует галечно-гравийная фракция, а в Онежском заливе и Двинской губе, так же как у Терского берега Центрального желоба, — песчаная. Во всех названных местах достаточно высока доля фракции алевро-пелитовой.

Максимальная средняя биомасса наблюдается в Онежском заливе, минимальная — в Двинской губе. По биогеографическому составу сообщества этого пояса в различных участках распадаются на два типа. Первый из них наблюдается в Кандалухе, Двинской губе и вдоль Терского берега Центрального желоба. В них по биомассе преобладают бореально-арктические формы и весьма заметна доля арктических. Население Онежского и Мезенского заливов можно отнести ко второму типу, в котором ведущее место принадлежит бореальным видам. Необходимо при этом помнить, что благодаря низкой прозрачности воды в Мезенском заливе и отсутствию в нем больших глубин, соответствующие виды смещаются в более мелководные области. Горло занимает промежуточное положение. Основные характеристики бентоса этого пояса см. в табл. 17.

В отношении трофической структуры можно сказать то же самое, что и по поводу биогеографического состава — также можно выделить два ее типа, распределенных сходным образом. В Кандалухе, Двинской губе и в Центральном желобе ведущее место принадлежит фильтраторам и детритофагам в различных пропорциях, а в Онежском и Мезенском заливах преобладают сестонофаги. Горло и в этом случае оказывается промежуточным районом. Необходимо отметить необычно высокую долю биомассы хищников в Кандалухе.

Видовой состав донного населения хорошо отражает упомянутые закономерности: в Горле, Онежском и Мезенском заливах значительная доля биомассы (в заливах — около половины) приходится на двустворчатого моллюска *Modiolus modiolus*, причем в Онежском заливе его сопровождают другие крупные двустворки — *Chlamys islandica* и *Arctica islandica*. Второстепенная роль в этих местах принадлежит гидроидным полипам, губкам, мшанкам и усоногим. Фаунистические комплексы Центрального желоба, Кандалухи и Двинской губы на этих глубинах заметно отличаются. В Двинской губе преобладают инфаунные виды во главе с двустворчатыми моллюсками *Arctica islandica*, *Nicania montagui* и *Yoldia hyperborea*, а в Кандалухе и у Терского

берега Центрального желоба ведущая роль принадлежит эпифаунным формам, в первую очередь усоногим рачкам *Balanus crenatus*. Виды инфауны играют второстепенную роль.

Бентос нижней сублиторали (2-я переходная зона)

Донное население глубин от 70 до 200 м достаточно своеобразно и относительно однородно на всем пространстве Центрального желоба, за пределами которого не встречается, так как в других участках Белого моря нет соответствующих глубин. На этих глубинах господствуют илистые грунты, что заметно сказывается на биоценотическом разнообразии: здесь встречено всего три характерных типа во многом сходных между собой сообществ. Число видов, обитающих в этой зоне, сравнимо с таковым на литорали и в полосе прибоя (см. табл. 18), средняя же биомасса бентоса незначительна и составляет обычно всего несколько десятков граммов на квадратный метр. Эта область относится к зоне, переходной между средней сублиторалью, принадлежащей к норвежской провинции бореальной биогеографической области и батииалью, относящейся к арктической биогеографической области (Федяков, 1986). Эти глубины, заселенные присущей им фауной, распространены на весьма значительных пространствах Центрального желоба.

Промежуточная зона характеризуется преобладанием по биомассе бореально-арктических видов и детритофагов (см. табл. 17).

Жидкие илы, составляющие основу донных осадков на этих глубинах Белого моря, определяют и то, что в основном здесь встречаются инфаунные формы — двусторчатые моллюски-детритофаги *Portlandia arctica* и *Nuculana pernula*, а также различные полихеты (см. «Приложение к данной главе»).

Бентос батииали (арктический фаунистический пояс)

Беломорская батииаль характеризуется довольно своеобразными условиями. Морское дно в ней сложено весьма жидкими тонкими пелитовыми илами, температура крайне стабильна и в течение круглого года держится около -1.4°C . Это близко к точке замерзания морской воды с соленостью 30‰, которая и характерна для этих глубин (см. главу 4).

В батииальной зоне обитает единственный своеобразный, только ей одной присущий комплекс организмов (Дерюгин, 1928; Зенкевич, 1963; Садков, Семенова, 1979; Гудимов, 1994; Наумов, Федяков, 1991б; Наумов, 2012а; Naumov, Fedyaikov, 2000а). В нем отмечено около 90 видов, средняя биомасса едва превышает 50 г/м², видовое разнообразие достаточно высоко (см. табл. 17, 18). Приблизительно половина биомассы этого комплекса приходится на арктические организмы и около трети — на бореально-арктические, причем около половины биомассы арктических видов создается эндемичным для Арктики видом *Portlandia arctica*, максимальная биомасса которой может достигать 160 г/м², а наибольшая плотность поселения — 1000 экз./м² (см. «Приложение к данной главе»).

Преимущественно илистый характер осадков определяет и трофическую структуру арктического комплекса организмов. В нем преобладают детритофаги, создающие 80% биомассы. Биомасса фильтраторов составляет около 10% (см. табл. 17).

Наиболее характерные виды населения батиаля — уже упоминавшаяся *Portlandia arctica*, а также *Cossura longicirrata*, *Minuspio cirrifera*, *Tharyx marioni* и виды рода *Nephtys*.

Бентос мелководных губ с порогом на входе и локальных депрессий морского дна

В Белом море имеется ряд мелководных губ, имеющих порог на входе, а также локальные депрессии морского дна в области верхней сублиторали, где обнаруживаются весьма своеобразные сообщества, в которых арктические виды, в первую очередь, *Portlandia arctica*, занимают по доле биомассы лидирующее место. Поднятие арктической фауны на не свойственные ей в норме глубины отмечено и в некоторых других арктических и бореальных морях. Так, арктическая фауна на глубинах, где преобладают бореально-арктические виды, обнаружена во фьорде Скорсби Саунд на восточном побережье Гренландии (Thorson, 1934) и в некоторых губах южного побережья Баренцева моря (Милославская, 1964), где она до сих пор практически не исследована. Даже в открытой части Балтийского моря, в Гюльмарфьорде, представляющей собой залив шведской части Скагеррака, встречен арктический фаунистический комплекс (Gislén, 1930).

Первым, кто обнаружил беломорскую арктическую фауну в полуизолированной Долгой губе Соловецкого острова, был Н. М. Книпович (1893). С тех пор этот водоем переисследовался многократно (Ливанов, 1911; Чуднов, 1926; Наумов, Ошурков, 1982; Нинбург, 1990), хотя эти исследования в основном лишь подтверждали наблюдения Н. М. Книповича и не принесли ничего принципиально нового.

Следующая беломорская губа такого рода, Бабье море на Карельском берегу, была исследована Г. С. Гурвичем (1934). В отличие от Долгой губы Соловецкого острова в ней была обнаружена зона сероводородного заражения.¹ Г. С. Гурвичу принадлежит до сих пор используемая в литературе классификация губ, обладающих нестандартными геоморфологическими особенностями. Губы с мелким порогом и расположенной за ним глубокой котловиной он предложил называть *ковшовыми*, а губы с узким входным проливом широкой внутренней акваторией — *лагунными* (Гурвич, 1934; Гурвич, Соколова, 1939). Исследования Г. С. Гурвича в Бабьем море почти через 30 лет были во многом подтверждены В. А. Броцкой с соавторами (Броцкая и др., 1963), а также нашими недавними исследованиями (Наумов и др., 2016б).

Через десяток лет после выхода названной выше работы В. А. Броцкой с соавторами аналогичную губу Лов на Кандалакшском берегу подробно исследо-

¹ В местах, указанных Г. С. Гурвичем, во время работ 2013 г. сероводородное заражение отмечено не было (Наумов и др., 2016б).

довал А. Д. Наумов (1979; Наумов и др., 2018), а вскорости А. Н. Голиков с соавторами (1982) показал, что губа Палкина в северной части Кандалухи принадлежит к этому же типу водоемов. Донные сообщества еще одной такой губы вблизи Кандалакши — Колвицы — были изучены А. Д. Наумовым с соавторами (Наумов и др., 1986б). Биоценозы, сходные с арктическими сообществами, встречены и в средней части губы Чупы возле о. Ярославля (Deubel, 2000), а также и в других депрессиях этой губы (Денисенко и др., 2017).

О том, что в кутовой части Кандалухи, в локальных депрессиях морского дна, встречаются сообщества с доминированием *Portlandia arctica*, было известно уже давно (Месяцев, 1931, Нинбург и др., 1975), однако материал, сравнимый с данными, на которых построено настоящее исследование, был получен автором только конце 1990-х — начале 2000-х гг. в процессе работ по отсележиванию экологической ситуации на акватории «Морского специализированного порта Витино» (пока не опубликовано).

Это — не единственные места в Белом море, где сообщества с преобладанием арктических организмов встречаются в пределах средней сублиторали. Известно, что они отмечены в Великой салме (Броцкая и др., 1963; Мардашова, Мокиевский, 2012), губе Вороньей (Нинбург, устное сообщение), а также, возможно, в Западной Порьей губе и в Керетском архипелаге — в губе Лебязьей и в проливе Узкая салма (наблюдения автора), однако эти сообщества практически не изучены. Можно ожидать, что в будущем будут обнаружены и другие подобные губы и депрессии.

Ранее к подобным водоемам принадлежала губа Канда, расположенная в самом куту Кандалухи недалеко от Кандалакши, однако в настоящее время она отделена от моря двумя дамбами, по которым проложены железная дорога и автомагистраль, радикально изменившими гидрологические условия этого водоема. В результате арктическая фауна здесь уничтожена полностью. Современное состояние губы и история ее отсечения от моря описаны рядом исследователей (Чеченков и др., 1982; Юрченко, Корякин, 2012).

Следует отдельно отметить губу Никольскую в южной части Кандалакшского залива на Карельском его берегу. Судя по всему, и она в прошлом принадлежала к губам описываемого типа. В 1988 г. в губе была размещена экспериментальная установка для искусственного выращивания мидий (Чивилев, Миничев, 1993; Иванов и др., 2009; Ivanov et al., 2013) без предварительного гидрологического и биоценотического исследования, зато с грубыми нарушениями элементарных природоохранных требований. Результаты не замедлили сказаться. Исследования бентоса, начатые с целью отслеживания влияния марихозияства на донные биоценозы лишь через 2 года, в 1990 г., показали, что из 85 видов, обнаруженных в начале работ, к 1991 г. осталось всего 28 (Чивилев, Миничев, 1993), причем на одной из станций из 35 видов сохранился лишь один (Примаков и др., 2006). В губе развилась обширная зона сероводородного заражения (Иванов и др., 2009; Ivanov et al., 2013), что в подобной ситуации и не удивительно для водоема с ограниченным водообменом. Подробное описание донных сообществ в имеющейся литературе не

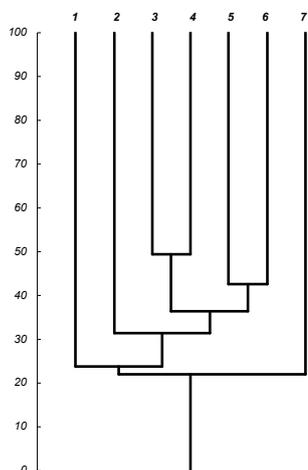


Рис. 44. Кладограмма сходства донных сообществ с преобладанием по биомассе арктической фауны.

По оси ординат — сходство по Чекановскому, %. Сообщества из различных участков Белого моря: 1 — Бабье море; 2 — Центрального желоба; 3 — кута Кандалухи (район о-ва Оленьего); 4 — губы Палкиной; 5 — губы Колвицы; 6 — губы Лов; 7 — губы Чупы.

приводится, но есть указание, что в 1990 г. в губе существовала популяция *Portlandia arctica*, где плотность поселения достигала 1000 экз./м² (почти нигде в Белом море более не отмеченная), полностью исчезнувшая к 1991 г. (Чивилев, Миничев, 1993; Ivanov et al., 2013). Можно предполагать, что до 1988 г. в губе существовал арктический комплекс организмов, всего за 3 года уничтоженный органическим загрязнением и вызванным им сероводородным заражением. В течение ряда лет он был замещен практически единственным видом — эврибионтной полихетой *Capitella capitata*, достигавшей фантастической плотности поселения в 12000 экз./м² и небывалой для нее биомассы 25 г/м² (Иванов и др., 2009). Некоторое улучшение ситуации было отмечено лишь к концу 1990-х гг., а к 2000 г. была обнаружена молодь *Portlandia arctica* (Иванов и др., 2009; Ivanov et al., 2013). Эти же авторы утверждают, что к 2008 г. сообщество арктических организмов в Никольской губе восстановилось в своем первоначальном виде, хотя несколькими страницами выше сообщают, этот первоначальный вид им неизвестен (Иванов и др., 2009). Наш, еще не до конца обработанный материал, собранный летом 2018 г., уже сейчас позволяет утверждать, что ни о каком восстановлении арктического сообщества в его первоначальном виде речь идти не может. Основную биомассу в нем теперь создают бореально-арктические полихеты. В целом можно считать, что из исследований арктических сообществ мелководных полуизолированных губ с порогом на входе губу Никольскую следует исключить.

Во всех названных ковшовых и лагунных губах отмечен особый гидрологический режим, вызывающий сохранение в их котловинах холодных зимних вод в течение всего лета. Конкретный механизм, обеспечивающий поддержание такого режима, ни в одной подобной губе не изучен¹, однако с известной долей вероятности его можно себе представить, исходя из некоторых общих соображений.

¹ Исключение составляют губы Лов и Бабье море, водообмен которых и формирование в них летней стратификации вод предварительно исследовано с использованием оригинального материала. (Наумов, 2016; Наумов, Мартынова, 2016; Наумов и др., 2018); Пантюлин, 2016).

Еще Ю. М. Шокальский (1917) отмечал, что в небольших морских водоемах, отделенных от соседнего моря или океана достаточно мелководным порогом при условии не слишком сильно различающихся соленостей воды меньшего их них, начиная с глубины порога, всегда будут иметь температуру, равную зимней на поверхности в большем, если она ниже той, которая наблюдается в последнем на глубине порога. Собственно говоря, Белое море и подчиняется этому правилу, причем адвективные процессы, поддерживающие низкую температуру беломорских глубин, изучены достаточно подробно (см. выше, глава 6).

Можно предположить, что в ковшовых губах летний прогрев поверхностных слоев воды приводит к температурной и соленостной стратификации, создавая препятствие водообмену водной толщи котловин с прилежащими акваториями. В губах, имеющих достаточно интенсивный береговой сток, летний водообмен с прилежащей акваторией будет затруднен в еще большей степени. По-видимому, такой или подобный ему механизм и способствует сохранению холодных и соленых вод ниже высоты входного порога в течение круглого года.

Зимой подо льдом таких губ накапливается слой опресненной воды, который не дает возможности развиваться вертикальному градиентному перемешиванию, и, следовательно, зимний водообмен в них должен быть обеспечен адвективными процессами так же, как это имеет место и в самом Белом море, с той разницей, что в его Открытой части нет зимнего опреснения, и конвекции ничто не препятствует. В результате в таких губах формируется структура вод, близко напоминающая таковую Центрального желоба, что дает основание считать их миниатюрными моделями Белого моря (Наумов, 1979; Наумов, Мартынова, 2016). Аналогичные мысли высказывает А. Н. Пантюлин (2012a), говоря об иерархической структуре вложенных друг в друга заливов. При чрезмерно мелководных порогах на наибольших глубинах может возникнуть заморная зона, как это имеет место в Бабьем море (Гурвич, 1934; Броцкая и др., 1963).

Наличие в ковшовых губах слоя холодных вод достаточно высокой солености способствует сохранению в них арктического комплекса организмов, изолированного от сообществ основной беломорской котловины на протяжении нескольких тысячелетий (Наумов, 2006). Выше слоя скачка во всех лагунных и ковшовых губах встречаются обычные мелководные сообщества, характерные для верхней и средней беломорской сублиторали.

В целом арктические сообщества ковшовых губ исследованы еще крайне недостаточно, однако в распоряжении автора имеется небольшой материал, позволяющий провести ориентировочный анализ сходства этих биоценозов, как между собой, так и с арктическим комплексом Центрального желоба.¹ В

¹ К настоящему времени названный пробел восполнен подробными исследованиями Бабьего моря и губ Лов, Колвицы, Палкиной и Никольской. Из всего этого пока опубликованы результаты работ в Бабьем море и Лов губе. Остальные материа-

этот материал входит 6 станций из Палкиной губы, 5 станций из губы Лов,¹ 4 станции из Колвицы, 12 станций из Чупы и 11 станций из кутовой части Кандалухи (район о. Оленьего). Общие характеристики бентоса ковшовых губ приведены в табл. 17 и 18, а описания соответствующих сообществ — в «Приложении» к данной главе.

Для сравнения арктических сообществ ковшовых губ и кута Кандалухи с сообществом беломорской батиали была построена матрица индексов Чекановского, вычисленных на основе долей логарифмированных биомасс отдельных видов. Эта матрица послужила основой для кластерного анализа методом взвешенных групповых средних. Полученная кладограмма приведена на рис. 44. Легко видеть, что наиболее близки между собой сообщества губ Колвица и Лов, а также сообщества Палкиной губы и кута Кандалухи. В то же время биоценозы, обнаруженные в Центральном желобе, Бабьем море и, особенно, губе Чупе, заметно от них отличаются. Сообщество же беломорской батиали стоит совершенно особняком, несмотря на то, что в нем так же, как в первых трех из перечисленных экосистем, безоговорочно доминирует *Portlandia arctica*, а в сообществе из губы Чупы эту роль играет голотурия *Chiridota pellucida*.

В биоценозе из кута Кандалухи *Portlandia arctica* и *Macoma calcarea* выступают в качестве содоминант. Очень похожее сообщество описано Н. Л. Семеновой и Е. П. Никитиной (1990) из кута Кандалакшского залива (без указания точного места его нахождения).

В арктическом сообществе входной котловины Лов губы *Portlandia arctica* также играет роль содоминанты, на этот раз совместно с *Elliptica elliptica*. Этот последний вид в кутовой котловине губы в состав арктического биоценоза не входит (Наумов, 1979; Наумов и др., 2018). Интересно отметить, что в биоценозе, обнаруженном во входной котловине Колвицы, этот моллюск, будучи субдоминантой, тоже играет довольно заметную роль.

Особый интерес представляет собой сообщество из локальной депрессии губы Чупы возле о. Ярославля. Видовой состав биоценоза здесь относительно близок к таковому экосистем других ковшовых губ, однако распределение их биомасс оказывается совершенно иным. Кроме того, это — единственное место на Белом море, где неоднократно отмечался двустворчатый моллюск *Panomya arctica* (Голиков и др., 1985в; Deubel, 2000; Наумов, 2006).

Ковшовых холодноводных губ, где обитают сообщества с преобладанием арктической фауны, на Белом море — считанное число, и каждая из них уникальна. Их арктическая фауна изолирована от беломорской батиали, как минимум, с конца климатического оптимума голоцена (см. ниже, глава 16), следовательно, популяции арктических видов в них не обмениваются генетическим материалом ни с популяциями других губ, ни с популяцией арктическо-

лы обработаны лишь частично, поэтому в данной книге более надежное сравнение проведено быть не может.

¹ К сожалению, в обширном материале из этой губы, собранном автором в 1974 г., количественно обработаны только моллюски (Наумов, 1979), и поэтому он несравним с остальными данными.

го фаунистического пояса уже несколько тысяч лет. На материале ковшовых губ можно решать многие вопросы, связанные с историей возникновения и развития Белого моря. Эти естественные изоляты представляют собой важнейший компонент биологического разнообразия, который, несомненно, подлежит строгой охране. Именно поэтому они должны быть решительно исключены из любой хозяйственной деятельности, будь то промышленное разведение хозяйственно ценных видов или строительство гидротехнических сооружений. В то же время ни любительское рыболовство, ни рекреационная деятельность, скорее всего, не могут нанести им ущерба. Все это очень хорошо и правильно описано В. В. Халаманом и А. А. Сухотиным (2012), которые, однако, на следующей же странице в качестве губ, подходящих для организации марикультуры, правда, со слов В. М. Зеленкова (1996), называют ковшовые губы Лов, Пильскую и Падан.

Глава 14. Структура сообществ беломорского бентоса

Прежде чем заниматься структурой сообществ, надо понять, а существует ли она? Структуру биоценозов можно понимать по-разному. В литературе можно встретить описания биогеографической, трофической и иной структурированности экосистем — таких, скажем, как по различным жизненным формам организмов или по показателям видового разнообразия и относительного обилия видов. В данной работе под структурой сообщества понимается устройство ранжированного ряда биомасс.

Если следовать принципу континуализма, никакой структуры у ранжированного ряда биомасс быть не может, ибо это понятие предполагает наличие системы с прямыми и обратными связями. Если сообщество — механическая смесь различных растений и животных, стохастически распределенная только под воздействием отбора видов на абиотические факторы, изучение структуры ряда биомасс — бессмысленное занятие. Действительно, в свете континуального подхода предполагается, что для каждого вида имеется оптимальное значение абиотических факторов, сочетание которых обеспечивает наибольшее процветание той или иной формы в данном конкретном месте. В это рассуждение основано на ошибочной гипотезе: на самом деле виды имеют по каждому фактору не узкий оптимум, а более или менее широкий толерантный диапазон. У стенобионтных форм он уже, у эврибионтных — шире. За пределами своего толерантного диапазона виды в норме встречаются достаточно редко, а в его пределах градиент фактора на них практически не влияет. Так, например, в пределах от 16 до 33‰ беломорские *Hydrobia ulvae* всегда демонстрируют нормальную активность (Khlebovich, Kondratenkov, 1973; цит. по: Берегер, 1986), а *Portlandia arctica* — от 28 до 34‰ (Наумов, 1976а, б).

Кроме того, континуализм отрицает биотические взаимодействия или считает их слабыми и факультативными. При этом, как ни парадоксально, никто не сомневается в справедливости модели Лотки–Вольтера и принципе конкурентного исключения Г. Ф. Гаузе (Gause, 1934). Как эти представления увязать вместе, мне непонятно. Действительно, для описания биотических взаимодействий обычно используют систему уравнений Лотки–Вольтерра или ей подобные. Число таких уравнений для модели сообщества равно S . Для описания внутривидовой конкуренции к этому нужно прибавить еще, как минимум, S уравнений.¹ Чтобы описать абиотическое воздействие достаточно всего FS уравнений, где S — число известных видов, а F — число абиотических факторов. Уже этот примитивный подсчет показывает, что пренебрежение биотическими взаимодействиям чревато недооценкой реальной расстановки

¹ Сходную по смыслу матрицу уравнений динамики обилия видов В. Д. Федоров и Т. Г. Гильманов (1980) называют *структурной матрицей биоценоза*. Мысль эта представляет собой развитие идеи α -матрицы Левинса (Levins, 1968).

На практике такие модели не используются, так как конкурентные отношения всех видов в реальных сообществах, как правило, неизвестны, или известны лишь в самых общих чертах, причем только для небольшой части входящих в них форм.

сил в биотопе, и это можно считать серьезным недостатком континуального подхода к распределению донных организмов.

И. А. Жирков (2010) при обосновании позиций структурализма отталкивается от наличия в природе достаточно хорошо выраженных границ между отдельными сообществами, и справедливо указывает, что применяемые в гидробиологии методы сбора и обработки материала выявить их не могут, что и производит впечатление континуума по чисто методическим причинам.¹ Кроме того, в рассуждениях этого автора есть серьезная ошибка. Структурализм не может предполагать наличие четких границ между сообществами хотя бы уже по одному тому, что они в общем случае разделены зонами экотона, часто весьма пространственными. В то же время сами биоценозы чаще всего представлены пересекающимися кластерами. Главное заключается не в наличии границ, а в том, что каждая экосистема представляет собой некую эмерджентную сущность. Как следствие, имеющийся в моем распоряжении материал также не дает (и не может дать) возможности очертить площадь, занимаемую отдельными донными биоценозами, поэтому в данной работе проверка обеих гипотез распределения бентосных организмов проводится по принципу структурированности сообществ. Следовательно, я исхожу из гипотезы, что сообщество — это система, изучать которую надо с позиций системного подхода.²

Итак, если имеет место видовой континуум, то и обилие, и его динамика и пространственные размещения видов зависят лишь от абиотических факторов и не определяются ни межвидовыми, ни внутривидовыми отношениями. Следовательно, ожидается, что частоты обилия видов в каждой точке будут распределены согласно закону Пуассона (или логнормально, *о чем ниже*). Если же считать, что виды обитают в основном в пределах своих толерантных диапазонов абиотических факторов, а биотические взаимодействия имеются, то неизбежно должна возникнуть динамическая, структурированная и самоорганизующаяся система с нежесткими, а часто и факультативными связями, подверженная влиянию внешних условий. В этом случае распределение частот обилия ее элементов будет описываться законом Парето³ (Балацкий, 2008; Никитин и др., 2009).

¹ Я уже упоминал выше, что, применяя не вполне стандартные способы обработки материала, найти четкие границы между сообществами все-таки удастся (Нинбург, 2005). Не могу не отметить, что такие случаи, скорее, исключение, а вовсе не правило.

² Системный подход к изучению сообществ развивается уже довольно давно (см., например Giller, 1984). С несколько иных позиций к его описанию подходит И. В. Бурковский (2006).

³ Распределение Парето редко используется в практике биологических исследований, хотя первая серьезная попытка его математического описания сделана Г. Юлом именно на биологическом материале Дж. К. Виллиса, который занимался распределением видов растений по родам. Это распределение часто называют *законом Парето 20/80* с классическим полушуточным примером: 20% людей выпивает 80% пива.

Попытаемся проверить обе гипотезы. Для этого сравним частотное распределение логарифма биомасс в 48 выделенных в предыдущей главе типичных сообществах с теоретическими частотами для обоих законов.¹

Процедура поиска параметров распределения Пуассона хорошо известна и не требует пояснений, что же касается редко используемого в биологии распределения Парето, то способ нахождения его теоретических частот следует описать.

Плотность вероятности распределения Парето, как известно (Вадзинский, 2001), задается соотношением:

$$f(x) = \frac{a}{x_0} \left(\frac{x_0}{x_i} \right)^{a+1} \text{ или, что то же самое,}$$

$$f(x) = \frac{ax_0^a}{x_i^{a+1}}, \quad (37)$$

где x_0 параметр положения — левая граница возможных значений ($x_0 > 0$), a — параметр распределения ($a > 0$).

Полагая

$$ax_0^a = c, \text{ а } a+1 = b, \quad (38)$$

приходим к выражению

$$f(x) = \frac{c}{x_i^b}. \quad (39)$$

Отсюда:

$$f(x) = cx_i^{-b} \quad (40)$$

Это — обычная степенная зависимость, описывающая семейство гипербол. Логарифмируя, получаем:

$$\ln f(x) = \ln c - b \ln x_i, \quad (41)$$

что решается как уравнение линейной регрессии.

Приведенное преобразование, конечно, нестрогое, но практически удобно.

Если есть классы с нулевыми частотами, то, прибавляя ко всем частотам единицу, находим коэффициенты уравнения, что дает смещенные оценки искомых параметров. Далее несмещенные значения $\ln c$ и b подбираются итеративно, путем минимизации значения функции χ^2 между теоретическим и эмпирическим распределениями.

Параметры распределения Парето можно найти, пользуясь методами моментов, максимального правдоподобия, наименьших квадратов (Вадзинский, 2001) или соотношениями (38), однако для наших целей вполне достаточно коэффициентов $\ln c$ и b модифицированного уравнения (40), используя которые несложно построить теоретическое распределение частот и сравнить его с имеющимся эмпирическим рядом.

¹ Поскольку частоты встреч видов, плотность поселения которых ниже разрешающей способности орудия, ненадежны, из этих расчетов они исключены.

Как показывает сравнение эмпирических и теоретических кривых методом χ^2 , ни в одном из 48 рассмотренных случаев распределение частот логарифмов биомасс на уровне достоверности не ниже $P_3 = 0.001$ не описывается распределением Пуассона, что с высокой надежностью позволяет отвергнуть нулевую гипотезу. В то же время структура этого ряда за исключением 7 случаев, статистически не отличается от распределения Парето (табл. 19), и нулевая гипотеза сохраняется.¹

Таблица 19

Параметры модифицированного уравнения распределения Парето для 48 выделенных типов сообществ

Зона	Грунт	Характерный тип сообщества	lnc	b	χ^2	Степени свободы
Литораль	Каменистый	№ 1	2.7	1.4 ± 0.2	6.0	6
		№ 2	2.2	1.4 ± 0.3	5.9	6
		№ 3	2.7	1.1 ± 0.2	*16.3	4
		№ 4	1.1	0.7 ± 0.2	9.6	6
	Гравийный	№ 5	0.9	0.6 ± 0.3	5.1	6
	Песчаный	№ 6	1.5	1.3 ± 0.3	2.9	5
		№ 7	1.5	1.3 ± 0.2	10.4	7
	Илистый	№ 8	2.4	1.4 ± 0.3	5.3	6
Зона прибоя	Каменистый	№ 9	2.2	1.2 ± 0.3	6.5	7
		№ 10	2.2	1.2 ± 0.3	7.0	7
	Гравийный	№ 11	1.3	0.9 ± 0.3	4.0	7
	Смешанный	№ 12	1.9	1.0 ± 0.2	4.2	7
		№ 13	1.5	1.1 ± 0.3	3.60	7
Верхняя сублитораль	Каменистый	№ 14	2.6	1.0 ± 0.2	7.6	5
		№ 15	1.9	0.9 ± 0.2	*19.9	7
		№ 16	2.0	1.3 ± 0.2	10.4	6
	Песчаный	№ 17	1.0	1.9 ± 0.3	9.5	6
		№ 18	1.1	1.2 ± 0.3	8.9	7
		№ 19	1.6	2.1 ± 0.2	3.2	3
		№ 20	1.2	1.9 ± 0.3	4.1	4
	Илистый	№ 21	1.7	0.9 ± 0.3	6.3	7
		№ 22	0.6	1.9 ± 0.3	8.3	5
		№ 23	2.1	1.9 ± 0.2	6.2	6

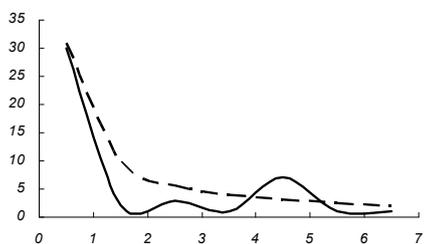
¹ Можно возразить, что частотное распределение биомасс и их логарифмов — вещи разные. Ответ на такое возражение прост. При различиях биомассы между наиболее и наименее обильными видами, достигающими 10 порядков и редко бывающими менее 5, невозможно разделить ряд на равные классовые интервалы таким образом, чтобы набрать необходимое для анализа количество классов. Тем не менее такая попытка была сделана. Во всех случаях, когда удавалось набрать хотя бы 5 классов частот, их распределение описывалось гиперболой, что отвечает распределению Парето.

Таблица 19 (продолжение)

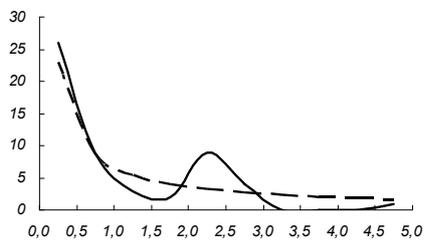
Зона	Грунт	Характерный тип сообщества	lnc	b	χ^2	Степени свободы	
Средняя сублитораль	Галечный	№ 24	3.6	1.6 ± 0.2	10.8	7	
	Гравийный	№ 25	2.7	1.6 ± 0.1	4.8	7	
	Каменисто-песчаный	№ 26	2.0	1.9 ± 0.2	1.6	3	
	Песчаный	№ 27	№ 28	1.6	1.9 ± 0.2	5.6	4
				1.4	1.7 ± 0.2	7.7	4
	Илистый	№ 29	№ 30	1.0	1.9 ± 0.2	7.9	7
				1.9	1.9 ± 0.3	4.7	3
				1.1	1.9 ± 0.2	*16.2	7
				1.7	1.9 ± 0.2	*16.0	6
				1.4	1.9 ± 0.2	4.6	5
				1.1	1.9 ± 0.3	4.9	3
				1.9	1.5 ± 0.2	8.4	6
				2.4	1.9 ± 0.2	8.7	6
	№ 37	№ 38	0.1	1.9 ± 0.3	6.6	6	
1.4			1.9 ± 0.3	4.8	6		
Нижняя сублитораль	Илистый	№ 39	0.4	1.9 ± 0.3	7.4	5	
			№ 40	0.2	1.2 ± 0.3	6.1	7
			№ 41	0.7	2.1 ± 0.3	*16.1	7
Батиаль	Илистый	№ 42	0.3	1.9 ± 0.3	5.7	7	
Лов губа	Илистый	№ 43	0.5	1.9 ± 0.3	13.6	7	
Губа Коввица	Илистый	№ 44	0.1	1.9 ± 0.3	4.3	7	
Палкина губа	Илистый	№ 45	0.8	1.9 ± 0.3	*26.2	7	
Оленья Салма	Смешанный	№ 46	0.9	2.0 ± 0.3	12.0	7	
Губа Чула	Илистый	№ 47	0.6	1.9 ± 0.3	9.3	7	
Бабье море	Илистый	№ 48	0.3	1.9 ± 0.3	*13.4	6	

Примечание. Знаком «*» обозначены достоверные отличия от распределения Парето.

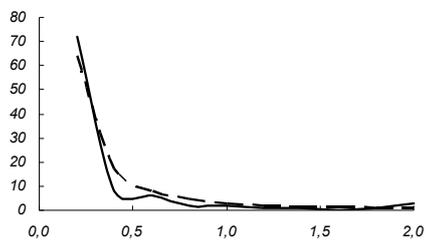
Рассмотрим распределение логарифмов биомасс для тех 7 случаев, когда различия между эмпирическими и теоретическими частотами достоверны (рис. 45). Даже на глаз хорошо видно, что и в этом случае эмпирическое распределение не отвечает закону Пуассона (что подтверждается и расчетами критерия χ^2). Несоответствие распределению Парето, очевидно, объясняется тем, что структура данных сообществ заметно сложнее, и для ее описания нужно искать другие закономерности. В любом случае ясно, что и эти биоценозы сложно структурированы, следовательно, описание их с позиций континуализма невозможно.



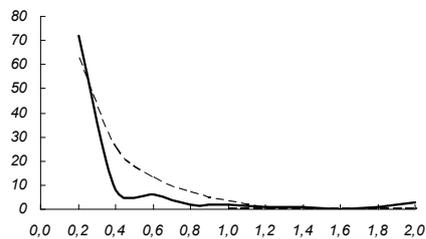
3-й тип сообществ



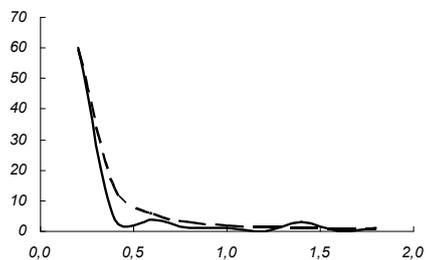
15-й тип сообществ



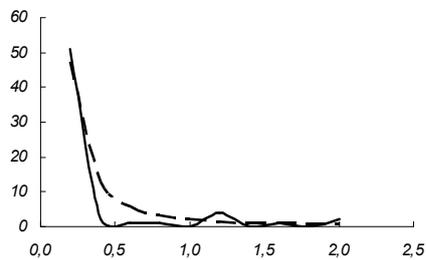
31-й тип сообществ



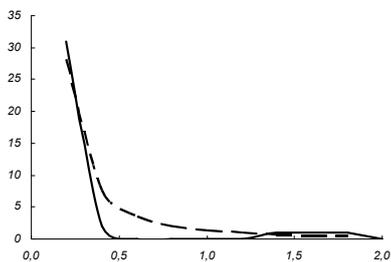
32-й тип сообществ



41-й тип сообществ



45-й тип сообществ



48-й тип сообществ

Рис. 45. Эмпирические и теоретические частоты логарифмов биомасс для тех случаев, когда обнаруженное распределение не соответствует закону Парето (сплошная линия — натурные данные; штриховая линия — распределение Парето). По осям абсцисс — натуральный логарифм биомасс, по осям ординат — частоты. (Нумерацию сообществ см. в «Приложении» к главе 10).

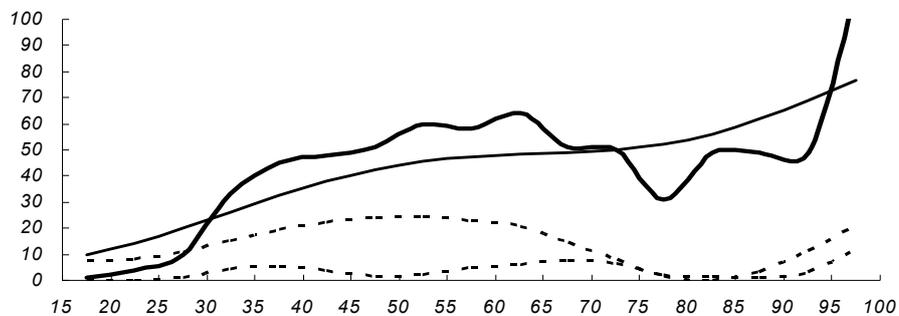


Рис. 46. Частотное распределение индекса олигомиксности по результатам компонентной фильтрации на материале 763 бентосных проб. Жирная линия — исходные данные; сплошная тонкая линия — главный тренд распределения; пунктирные линии — дополнительные составляющие. По оси абсцисс — индекс олигомиксности; по оси ординат — частоты. Объяснения в тексте.

Итак, при проверке на сходство распределений для закона Пуассона нулевая гипотеза надежно отвергается вместе с континуальными трактовками, а для закона Парето в 41 случае из 48 для ее отвержения оснований нет. Таким образом, можно считать весьма вероятным, что сообщества беломорских донных организмов представляют собой структурированные самоорганизующиеся системы с жесткими связями, и концепция видового континуума к ним неприменима.

Первая попытка изучить структуру донных сообществ была предпринята автором более 20 лет назад (Наумов, 1991). Для этого был использован специально для этой цели разработанный индекс олигомиксности, описанный выше (глава 9). На имевшемся тогда в моем распоряжении материале распределение этого показателя оказалось тертрамодальным, что послужило основанием для того, чтобы выдвинуть гипотезу о существовании в Белом море 4 основных типов устойчивых структур биоценозов. Эта гипотеза получала известное подтверждение на довольно скудном материале, взятом из литературных источников (Воробьев, 1949; Броцкая, Зенкевич, 1939; Лейбсон, 1939; Филатова, Зенкевич, 1957) для Азовского, Баренцева и Карского морей.

Наиболее структурированные сообщества с индексом олигомиксности, заключенным в пределах 85–100% (и, соответственно, с высоким уровнем доминирования) и формировавшие самый правый экстремум, были названы *олигомиксными*; второй пик, заключенный между значениями индекса от 65 до 85%, — *мезомиксными*, а третий (55–65%), — *полимиксными*. Наконец, самый левый экстремум, ограниченный значениями индекса от 25 до 55% принимался за слабо структурированное население экотона.

На имеющемся в настоящее время втрое большем, чем в 1991 г., материале тетрамодальность не прослеживается (рис. 46). Впрочем, компонентная

фильтрация (вариант сингулярного спектрального анализа) показывает максимумы отдельных составляющих в местах, относительно близких к тому, что было получено на меньшем (239 проб) материале 1991 г. Все три тренда достоверны на доверительном уровне $P_2 = 0.01$.¹

Не исключено, что дополнительный материал, собранный в основном в прибрежной зоне, где преобладают олигомиксные сообщества, в известной мере маскирует обнаруженную ранее закономерность из-за непропорциональности распределения данных по глубинам. Во всяком случае, главный тренд недвусмысленно указывает на преобладание сообществ с очень высоким уровнем доминирования, что на интуитивном уровне представляется ошибочным. Насколько это верно, может быть проверено только в ходе дальнейших исследований.

Несмотря на то, что на современном материале надежно удастся проследить только две моды распределения индекса, термины, предложенные ранее, оказались практически удобными и поэтому используются в настоящей работе в следующем определении: сообщества, характеризующиеся индексом олигомиксности, меньшим 70%, я буду называть *полимиксными*, не отличая их от тех, которые ранее были названы *эктонными*, а экосистемы с индексом более 85% — *олигомиксными*. Биоценозы, заключенные между этими пределами, будут именоваться *мезомиксными*. Условимся считать, что хотя им не соответствует экстремум распределения (если не считать слабого пика одного из вторичных трендов), они занимают промежуточное положение между названными выше структурными типами сообществ.

На литорали Белого моря в области распространения бореального флорофаунистического комплекса широко распространены олигомиксные биоценозы с резким доминированием фукоидов и мидии. Казалось бы, это должно было привести к высокому уровню обсуждаемого показателя, однако усредненное по этому поясу значение индекса олигомиксности говорит о преобладании полимиксных или близких к мезомиксным сообществ (рис. 48). Скорее всего, это объясняется тем, что на илисто-песчаных осушках, занимающих весьма значительные площади, встречаются в основном сообщества с очень низкой степенью доминирования, формирующие весьма слабо структурированные биоценозы. Наиболее структурированные в среднем сообщества, которые следует считать олигомиксными, встречены в первой промежуточной зоне, что связано с тем, что в этой зоне в основном изучались мидиевые банки. Начиная с бореально-арктического пояса и до максимальных глубин, встречаются в

¹ Сингулярный спектральный анализ (SSA) широко применяется в целом ряде областей, однако его исходный вариант, называемый *компонентой фильтрацией* (*eigenvector filtering*), разработанный Дж. Колбруком (Colebrook, 1978) для обработки временных рядов имевшихся у него данных по планктонным сообществам, до сих пор крайне редко используется в биологии (Ibanez, Dauvin, 1988; Наумов, 2006, 2007а; Наумов и др., 2009; Халаман, Наумов, 2009; Levakin et al., 2013). В настоящей работе использован оригинальный алгоритм, разработанный в 1994 г. В. В. Федяковым и А. Д. Наумовым. Его подробное описание см.: Наумов, 2006.

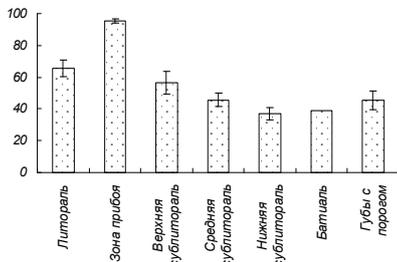


Рис. 47. Зональное распределение индекса олигомиктности 48 выделенных типичных сообществ.

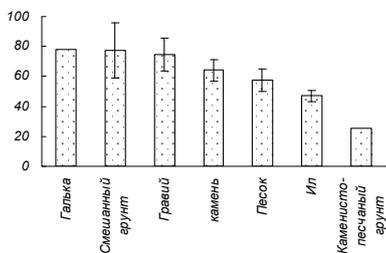


Рис. 48. Распределение индекса олигомиктности 48 выделенных типичных сообществ по грунтам.

основном низкоструктурированные сообщества, причем для второй переходной зоны отмечено аномально низкое значение индекса олигомиктности (см. рис. 47).

Связь структурированности донных сообществ с грунтами (рис. 48) на имеющемся материале не может быть названа четкой. На галечных и каменисто-песчаных осадках взяты единичные станции, что не позволяет вычислить ошибку среднего значения. Складывается общее впечатление, что на мягких грунтах можно ожидать менее структурированные биоценозы, однако надежно показать это статистическими методами не удастся.

Пространственное распределение индекса олигомиктности на всем имеющемся материале приведено на рис. 49. Хорошо видно, что в большинстве случаев мы имеем дело с достаточно высоко структурированными биоценозами.

Полученные результаты позволяют оценить применимость информационного показателя Шеннона для оценки видового разнообразия. В рамках континуального подхода он отвечает концепции, так как предполагает независимость испытаний. С точки зрения системного подхода пользоваться им не корректно, ибо в этом случае испытания зависят друг от друга. Именно этим объясняются многие недостатки показателя Шеннона (Песенко, 1982) при использовании его в синэкологических исследованиях, в частности криволинейная зависимость от структуры ранжированного ряда биомасс (Наумов, 1991): он предложен для другого случая распределения вероятности случайной величины. Обоснованное скептическое мнение о пригодности этого показателя для изучения разнообразия сообществ высказывают и другие исследователи (см., например, Шитиков, Розенберг, 2005).

Кроме того, индекс Шеннона определен для бесконечной выборки (Песенко, 1982) — настолько большой, что ее объем практически перестает сказываться на результате: тысячи и десятки тысяч испытаний. В бентосном сообществе арктических морей редко бывает больше 2–3 десятков видов, поэтому на таком материале чуть ли не четверть дисперсии этого индекса объясняется числом видов в сообществе (Наумов, 1991). От этого данные, полученные для разных биоценозов, оказываются несравнимыми.

Удивляться тут нечему. Цель, которую преследовал К. Шеннон, — проверка избыточного кода, передаваемого по шумящему каналу так, что на выходе он

читается без ошибок. Прямая биологическая аналогия — генетический код (который, кстати, удовлетворяет и требованиям бесконечности выборки).

Следовательно, на современном уровне развития биоценологии оптимальным вариантом измерения разнообразия сообществ оказывается статистическая мера, основанная на индексе олигомиксности и равная $100 - I_0$. Тем не менее в «Приложении» к главе 13 для тех исследователей, которые не согласны с такими взглядами, индекс Шеннона приводится во всех описаниях характерных типов сообществ.

Рассмотрение частотного распределения логарифмов биомасс в донных экосистемах привело нас к выводу, что они представляют собой достаточно сложно структурированные системы, а не механическую смесь видов животных и растений. С помощью исследования степени олигомиксности сообществ бентоса мы выяснили также, что их структура бывает весьма различной. Оба подхода оказались достаточно полезными, однако они не отвечают на вопрос, а какова же эта структура? Этот ответ, возможно, кроется в ранговых распределениях биомасс различных типов биоценозов.

Структурированность рангового распределения биомасс замечена исследователями давно. Именно она привела к понятию доминирования отдельных видов, которое до сих пор часто служит для классификации сообществ по Воробьеву (см. выше, глава 10).

Известны также такие понятия, как *доминантная форма*, *содоминанта* (*кодоминанта*), *субдоминанта* и им подобные. Между тем, строгих общепринятых определений этих понятий нет: тем или иным видам обычно присваивают подобный статус на интуитивном уровне. На практике чаще всего *доминантным видом* называют тот, чья биомасса наиболее велика в данном сообществе, а *субдоминантным* — второй после него по счету. Известный ленинградский гидробиолог А. Н. Голиков считал, что если один вид преобладает по биомассе над другими на порядок величин, то изучаемый комплекс организмов структурирован, и его следует называть *биоценозом*, а если нет — то *сообществом*, хотя главенствующий вид все равно называется доминантным (Голиков, устное сообщение). Это утверждение, близкое к позиции Р. Дажо (1975). Этот автор выделяет еще и некое *скопление*, правда различия между этими тремя понятиями в свете его объяснений не могут считаться достаточно четкими.

Другие определения доминантности, встречающиеся в литературе, также крайне неопределенны. Приведу несколько примеров. «Популяции растений, господствующие в сообществе по фитомассе или покрытию проективному» (Миркин, Розенберг, 1983; стр. 28; Миркин и др., 1989; стр. 46); «Виды растений, преобладающие в разл. ярусах фитоценозов» (Биологический энциклопедический словарь, 1986); «Формы, встречающиеся часто и в значительных количествах» (Константинов, 1967; стр. 18); «[Виды], преобладающие по численности» (Березина, 1984; стр. 18; Чернова, Былова, 1988; стр. 171); «Виды растений, преобладающие в растительных сообществах» (Большая российская энциклопедия. Т. 9. 2007); «Немногие виды, представленные в данной

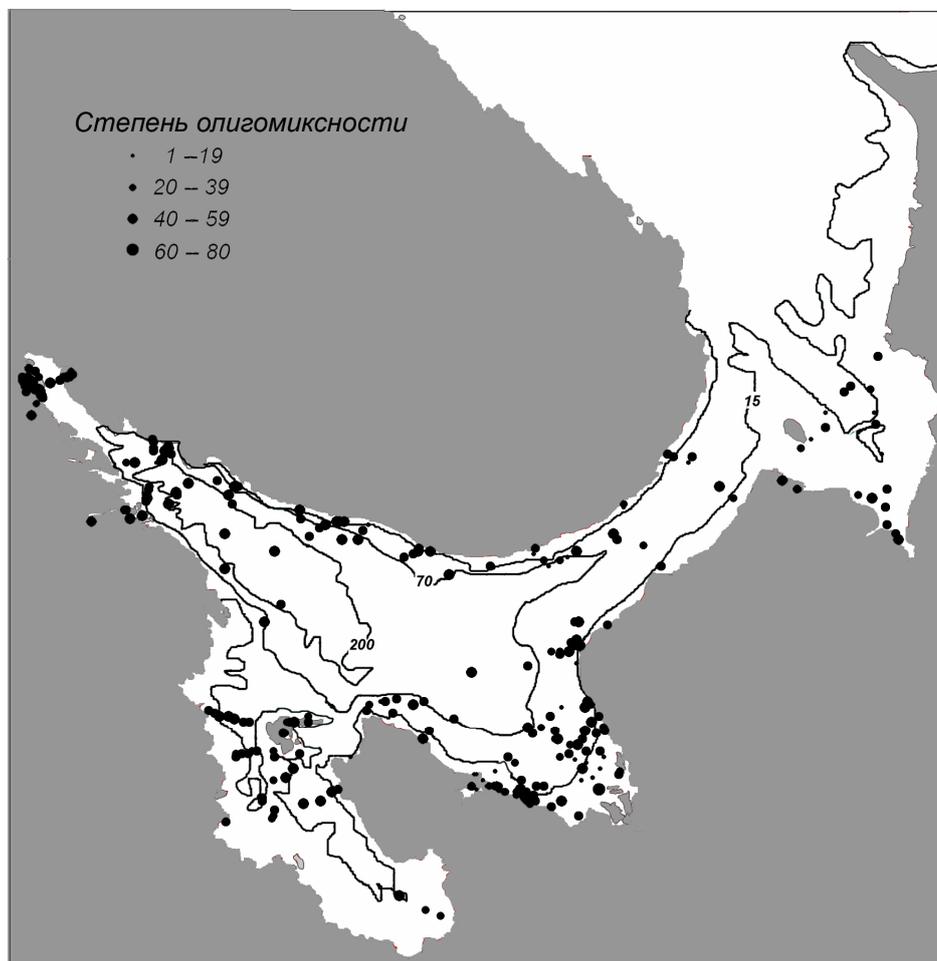


Рис. 49. Пространственное распределение индекса олигомиксности на всем имеющемся материале.

группировке большим числом особей» (Одум, 1968; стр. 42). Тот же автор в своей более поздней работе (Одум, 1975; стр. 185) дает понятие доминирования другое определение: «Виды или группы видов, которые принимают значительное участие в регуляции энергетического обмена и оказывают существенное влияние на среду обитания других видов». В последнем определении автор смешивает виды-доминанты и *эдификаторы* (виды, формирующие

консорции¹), что совсем не одно и то же, на что специально указывают В. Д. Федоров и Т. Г. Гильманов (1980), а также Н. М. Чернова и А. М. Былова (1988).

Ясно, что этот вопрос нуждается в объективном исследовании, которое внесло бы в него необходимую строгость.

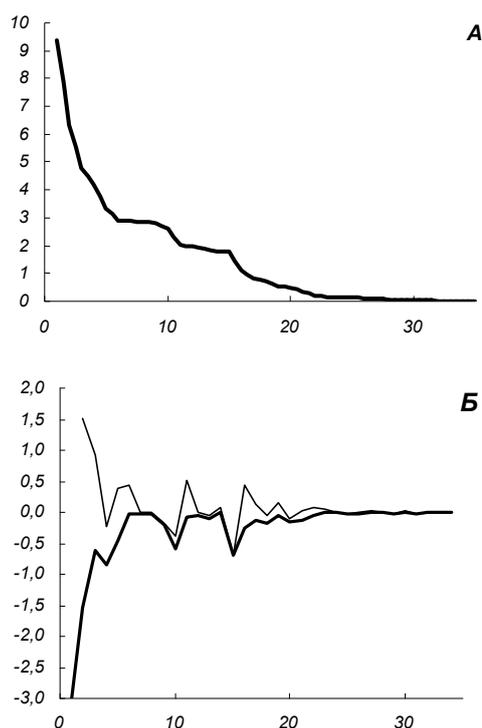


Рис. 50. Убывающий ряд натурального логарифма биомасс (А) и его первая (обычная линия) и вторая (тонкая линия) производные (Б) в сообществе № 9.

По осям абсцисс — порядковый номер вида; по осям ординат — значения логарифма биомасс и его производных.

В литературе не раз предпринимались попытки найти различные математические описания рангового распределения обилия видов (см., например, Preston, 1948; MacArthur, 1957, Whittaker, 1969), однако они пока не привели к сколько-нибудь удачным результатам (см. сводки: Песенко, 1982; Шитиков, Розенберг, 2005). В этих работах в основном применялся анализ относительного доминирования, вычисляемого как доля каждого вида или ранга, включающего формы с близким обилием, в обилии общем. При этом часто в качестве исходного материала использовались лишь виды, таксономически близкие, как это было сделано в работе Р. Г. МакАртура. Ф. В. Престон на своем материале, переводя ранговое распределение в частотное, получил логнормальную кривую, что послужило основанием для многих исследователей считать, что это — общий закон. Как мы видели выше, это не всегда соответствует действительности, по крайней мере, для беломорских экосистем это — неверно.

¹ В настоящем исследовании консорции не рассматриваются, и их участие в структурировании донных сообществ не описывается, так как для этого не хватает фактического материала. Кое-какие сведения по данному вопросу можно найти в моих прежних работах (Наумов, 1990, 2006; Наумов Федяков, 1985а, б, в), посвященным эдифицирующей роли *Mytilus edulis*, *Modiolus modiolus* и *Chlamys islandica*.

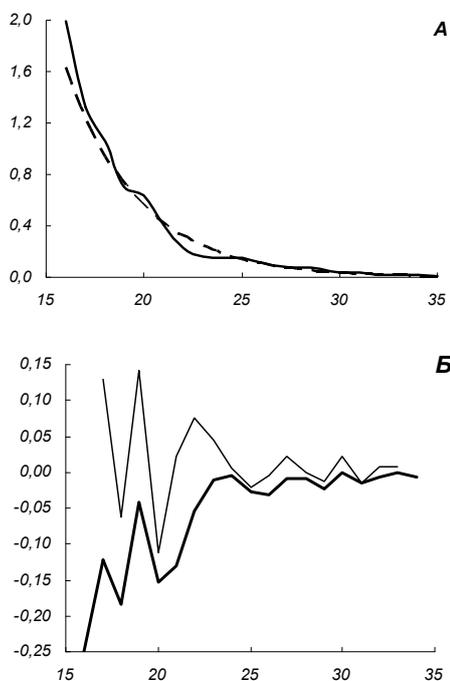


Рис. 51. Хвост распределения, показанного на предыдущем рисунке. А — эмпирические данные; Б — 1-я (жирная линия) и 2-я (обычная линия) производные. Штриховая линия — аппроксимирующая функция (42). Остальные обозначения, как на рис. 48.

так как в исходном материале, хотя он и дает очень близкую картину, различия биомасс начальных и конечных видов настолько велики (порядка 10^7), что особенности структуры ряда невозможно показать на графиках.

Построим ранговое распределение видовых биомасс,¹ и полученный ряд дважды продифференцируем, представив его в конечных разностях (рис. 50). Как хорошо видно на рис. 50А, кривая биомасс видов сообщества сперва относительно равномерно и довольно круто падает, затем образует две вполне четко выраженные ступеньки и заканчивается сравнительно длинным, плавно убывающим хвостом.

¹ В данном случае используются полные видовые списки сообществ, включая виды, чья плотность поселения ниже разрешающей способности орудия сбора. Это сделано с целью не потерять агрегированно распределенные доминантные формы.

Итак, для исследования структуры обилия видов экосистемы вряд ли подходят статистические методы, так как плотности вероятностей при любом распределении случайной величины, неважно — в частотном или ранговом распределении, представляют собой плавные кривые, а убывающий ряд обилия организмов в донных сообществах, как правило, бывает представлен ломаными и ступенчатыми линиями, отражающими как раз то явление, которое и следует изучить. А раз так, имеет смысл применить для этой цели методы математического анализа.

В качестве примера обратимся к структуре убывающего ранжированного ряда видовых биомасс в сообществе жестких грунтов полосы приобья (сообщество № 9, «Приложение» к главе 13), на котором удобно рассмотреть основные особенности подобного типа распределений.

Для удобства представления материала будем пользоваться логарифмированными данными,

Обратимся к рис. 50Б, из которого понятно, что экстремумы первой производной¹ указывают на границы между различными фрагментами распределения био-масс, а экстремумы второй — на их начальные и конечные виды. Положительный экстремум второй производной отмечает начало каждого фрагмента, а отрицательный — его конец.

В рассматриваемом примере равномерный уклон начала кривой заканчивается на 4-м виде, 5-й занимает промежуточное положение, на что указывает небольшой пик первой производной, а дальше идет первая ступенька, образованная видами с 6-го по 10-й, четко обозначенная экстремумами второй производной. Вторую ступеньку формируют виды с 11-го по 15-й, после чего идет сравнительно длинный хвост, построенный из видов с 16-го по 35-й. Хвост этот (рис. 51) с высокой надежностью (коэффициент соответствия модели эмпирическим данным $R^2 = 0.99$) может быть описан экспоненциальным уравнением вида

$$y = \delta e^{-\beta x}, \quad (42)$$

где e — основание натуральных логарифмов, а β и δ — коэффициенты.

Как видно, падение логарифмов биомасс в хвосте образует сравнительно гладкую кривую, а производные демонстрируют слабые, быстро затухающие колебания.

Итак, ранговое распределение биомассы в сообществе можно представить набором различных групп видов, которые формируют ломаные и ступенчатые линии (см. «Приложение» к этой главе). Математическое описание отдельных фрагментов этих линий не всегда возможно из-за малого числа входящих в них видов и в большинстве случаев вряд ли представляет собой существенный интерес.

В то же время совершенно ясно, что отдельные группы видов, состоящие из одного или нескольких видов, которые удается достаточно четко очертить описанным выше способом, представляют собой различные структурные элементы экосистем, а, следовательно, нуждаются в классификации.

В любой *структурной группе* может быть один или несколько видов. Структурные группы могут разделяться в реальном сообществе двумя способами: либо заметным скачком биомассы, либо изменением наклона или формы линии распределения обилия в ее пределах. Скачки будем считать существенными, если нелогарифмированная биомасса предыдущего в ранжированном ряду вида в 2 раза или более превышает таковую последующего. Учитывая методические погрешности сбора и обработки материала, это отношение будем рассматривать в виде числа, округленного до ближайшего целого.

¹ Строго говоря, это — не производная, а ее аналог, приращение, выраженное в конечных разностях, но я для удобства изложения в дальнейшем буду пользоваться этим термином.

Такой подход позволяет дать достаточно строгое определение понятию доминирования. *Доминантные виды* — это те, которые входят в первую лидирующую структурную группу. Вторая же включает в себя *субдоминантные виды* при условии, что скачок биомасс после них — не менее 4 раз. Как уже говорилось, эти группы разделяет экстремум первой производной, а их начало и конец обозначаются экстремумами второй.

Структурные группы видов, имеющих близкие логарифмы биомасс, так что на графике распределения они образуют горизонтальную или близкую к горизонтали линию, будем называть *ступеньками*, а соответствующие распределения — *ступенчатыми*. Если логарифмы биомасс в пределах структурной группы плавно убывают, будем говорить о *равномерном снижении*. В случае отсутствия ступенек распределение назовем *ломаным*. В некоторых, относительно редких, случаях снижение логарифмов биомасс сообщества описывается показательной функцией. В случае такого *экспоненциального* распределения не всегда удастся выявить четкие структурные группы.

Для видов с биомассой менее 1 г/м² проводить выделение структурных групп не имеет смысла, так как погрешности сбора материала и его обработки достаточно велики, и надежность полученных для них результатов сомнительна.

Правую часть ранжированного ряда биомасс после последней надежно выделяемой структурной группы будем называть *хвостом*, как это принято в случаях частотных распределений. В начале хвостов нередко обнаруживается значительный скачок биомасс. Поскольку в хвостах обычно содержится значительное количество видов, падение биомассы в них часто удается описать некоторыми элементарными функциями.

Иногда обе производные не демонстрируют надежных экстремумов, а скачки биомасс меньше тех, которые выше были обозначены как значимые. В этих случаях доминирование (или субдоминирование) не выражено.

Видимо, нельзя также говорить о субдоминировании, если скачок биомасс между доминантами и остальными видами экосистемы чрезмерно велик, больше, чем в 20 раз. Помимо этого, будем считать, что если скачок биомасс после второй лидирующей структурной группы менее 4 раз, то и в этом случае ее нельзя называть субдоминантной. В остальных случаях скачки биомасс между структурными группами бывают не более чем в 2–3 раза.

Проанализируем приведенные в «Приложении» к этой главе ранговые распределения логарифмов биомасс. Прежде всего надо отметить, что они вполне объясняют причины отклонений от распределения Парето семи названных выше типов сообществ. В двух случаях (сообщества №№ 3 и 15) эти отклонения вызваны длинными ступеньками из 8 и 13 видов с близкими логарифмами биомасс, а в остальных пяти (сообщества №№ 31, 32, 41, 45 и 48) — непропорционально длинными хвостами с аномально медленным снижением логарифмов биомасс составляющих их видов.

Полученные распределения во многих случаях подтверждают наличие в сообществах хорошо выраженных структурных групп видов, которые могут со-

стоять из одной или нескольких форм. Собственно, доминантные и субдоминантные группы донных организмов, давно уже отмечаемые исследователями, отличаются (по принятой в данной работе терминологии) только тем, что скачок биомасс между ними и остальными членами ранжированного ряда непропорционально велик. Резко выраженное доминирование характерно для бореального фаунистического пояса и не встречено на имеющемся материале во 2-й промежуточной зоне. Вообще, доля сообществ, лишенных доминантных форм, растет с глубиной; при этом структурные группы более низкого уровня встречаются практически всюду (табл. 20).

Набор видов, способных доминировать и формировать субдоминантные группы, относительно невелик.

Таблица 20

Доля сообществ, обладающих доминантными, субдоминантными и структурными группами в областях распространения различных биогеографических комплексов

Область распространения	Доля в процентах сообществ, обладающих		
	доминантными группами	субдоминантными группами	структурными группами
Бореальный пояс	100.0 ± 0.0	66.7 ± 13.6	100.0 ± 0.0
1-я промежуточная зона	80.0 ± 12.6	40.0 ± 15.5	100.0 ± 0.0
Бореально-арктический пояс	25.0 ± 10.8	6.2 ± 6.0	87.5 ± 8.3
2-я промежуточная зона	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	66.7 ± 27.2
Арктический пояс	14.2 ± 13.2	0.0 ± 0.0	100.0 ± 0.0
Все море	54.2 ± 7.2	29.2 ± 6.6	93.8 ± 3.5

На литорали обычно доминируют *Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*, *Zostera marina* и *Mytilus edulis*. Нередко любой из них может выступать в роли субдоминанты. *Fucus distichus*, *Ulva prolifera* и *Macoma balthica* на материале, имеющемся в моем распоряжении, ни разу не отмечены в качестве доминирующих форм, хотя постоянно оказываются субдоминантами.

Первая структурная группа на литорали чаще всего бывает представлена одним или несколькими видами из следующего списка: *Fucus serratus*, различные виды *Nemertini* и *Oligochaeta*, *Semibalanus balanoides*, *Littorina saxatilis* и *Hydrobia ulvae*.

Остальные структурные группы могут формироваться этими же видами, к которым прибавляются *Fucus distichus*, *F. serratus*, *Cladophora sericea*, *Palmaria palmata*, *Pylaiella littoralis*, *Dictyosiphon* sp., *Dumontia incrassata*, различные губки, *Bunodactis stella*, *Scoloplos armiger*, *Littorina obtusata*, *L. littorea*, *Gammarus* sp., *Chironomus salinarius*, *Halicripton spinulosus* и *Acyonidium* spp.

В зоне прибоя доминирующие формы в имеющемся материале представлены только *Mytilus edulis*, а субдоминанты — *Fucus vesiculosus*, *Balanus crenatus* и *Gammarus* sp. В 1-ю структурную группу чаще всего входят *Chorda filum*, *Palmaria palmata*, *Allita virens* и *Littorina littorea*, а в других этот список пополняют *Fucus vesiculosus*, *F. serratus*, *Cladophora sericea*, *Pylaiella littoralis*,

Polysiphonia sp., *Phyllophora* sp., *Ahnfeltia plicata*, *Harmothoe imbricata*, *Scoloplos armiger*, *Testudinalia tessellata*, *Littorina saxatilis*, *L. obtusata*, *Epheria vineta*, *Balanus crenatus* и *Macoma balthica*.

В 1-й промежуточной зоне в качестве доминантных видов отмечены *Hali-chondria panicea*, *Pectinaria hyperborea*, *Mytilus edulis*, *Serripes groenlandicus* и *Macoma calcarea*, а в числе субдоминант — *Nephtys* spp. и *Portlandia arctica*. В состав 1-й структурной группы чаще всего входят различные багрянки, Nemertini, *Pista maculata*, *Terebellides stroemi*, *Scoloplos acutus*, *Balanus crenatus*, *Nicania montagui*, *Arctica islandica*, *Ophiopholis aculeata*, *Ophiura robusta* и виды рода *Molgula*. Остальные структурные группы представлены весьма широким набором видов.

В бореально-арктическом поясе, в сообществах, где имеются доминантные виды, они представлены *Modiolus modiolus* и *Portlandia arctica*, а в качестве субдоминант выступают *Balanus crenatus*, *Verruca stroemia* и *Chlamys islandica*. В состав 1-й структурной группы чаще всего входит *Macoma calcarea*. Кроме этого вида, в таких группах обычны *Pectinaria hyperborea*, *Gallathea oculata*, *Hemithyris psittacea*, *Nuculana pernula*, *Yoldia hyperborea*, *Elliptica elliptica*, *Nicania montagui*, *Arctica islandica*, *Mya truncata* и *Chiridota pellucida*. Остальные структурные группы формируют различные губки, *Gersemia fruticosa*, *Cerianthus lloydi*, виды рода *Nephtys*, *Diastylis sulcata*, *Leionucula bellotii*, *Clinocardium ciliatum*, *Hiatella arctica*,¹ *Mya truncata*, *Ophiopholis aculeata*, *Ophiura robusta*, виды рода *Molgula*, *Styela coriacea* и *Dydemnum albidum*.

Во 2-й промежуточной зоне встречено всего 3 типа сообществ, причем в одном из них нет возможности выделить структурные группы. В результате общий анализ структуры экосистем этой области не может считаться надежным. Так или иначе, на имеющемся материале доминирование здесь не выражено, а 1-я структурная группа представлена *Portlandia arctica* и *Nuculana pernula*. Последний вид так же, как *Nephtys ciliata* и *Tharyx marioni*, может входить и во 2-ю структурную группу. Третья такая группа обнаружена всего в одном типе сообществ и представлена *Nephtys paradoxa*, *Pectinaria hyperborea*, немертинами, *Yoldia hyperborea* и *Chiridota pellucida*.

Арктический пояс представлен не слишком сходными между собой сообществами (см. главу 13), поскольку их происхождение в Центральном желобе и ковшовых губах различно (см. главу 16). Выраженное доминирование, за исключением Палкиной губы, в них не отмечено. Роль доминирующего и лидирующего в 1-й структурной группе вида почти всегда играет *Portlandia arctica*. В состав этой группы могут также входить *Elliptica elliptica*, *Clinocardium ciliatum*, *Macoma calcarea*, *Mya truncata* и *Chiridota pellucida*. В структурных группах низших порядков чаще всего обнаруживаются различные немертины, *Pectinaria hyperborea* и виды рода *Nephtys*. Кроме того, в них отмечены *Cerianthus lloydi*, *Gersemia fruticosa*, *Halcampa arctica*, *Tharyx marioni*, *Lum-*

¹ Не исключено, что на самом деле это — *H. pholadis*, но взрослые экземпляры этих видов практически не различаются (Наумов, 2006; Наумов и др., 2010)

brinereis fragilis, *Minuspio cirrifera*, *Cerebratulus barentsi*, *Balanus crenatus*, *Buccinum elatior*, *Yoldia hyperborea*, *Elliptica elliptica*, *Hiatella arctica* и *Typonidium pellucidum*.

Особый интерес представляют хвосты ранговых распределений. В подавляющем большинстве случаев снижение логарифмов биомасс в них с высокой надежностью (R^2 не менее 0.96) может быть описано показательной функцией вида

$$\ln B = \delta e^{-\beta x}, \quad (43)$$

где e — основание натуральных логарифмов; B — биомасса; β и δ — коэффициенты («Приложение» в этой главе, табл. 21).

Таблица 21

Доля сообществ, в которых хвосты ранговых распределений логарифмов биомасс описываются показательной функцией

Область распространения	Доля показательных распределений, %
Бореальный пояс	61.5 ± 14.0
1-я промежуточная зона	100.0 ± 0.0
Бореально-арктический пояс	93.8 ± 6.1
2-я промежуточная зона	66.7 ± 27.2
Арктический пояс	100.0 ± 0.0
Все море	85.4 ± 5.1

В бореальном биогеографическом поясе низкая доля сообществ с хвостами, описываемыми показательной функцией, объясняется, скорее всего, тем, что в них наблюдается высокий уровень доминирования и значительное количество структурных групп при общем небольшом числе видов, отчего сами хвосты оказываются слишком короткими для анализа. Во 2-й промежуточной зоне встречено всего 3 типа сообществ, и о ней нельзя сказать ничего определенного.

Показательное распределение ранжированного ряда логарифмов биомасс характерно не только для хвостов. В $43.8 \pm 7.2\%$ случаев экспоненциальной функцией удается описать весь такой ряд (R^2 не менее 0.9). Это и не удивительно, так как частотное распределение значений этой функции представляет собой гиперболу (рис. 52), т. е. подчиняется закону Парето, в чем мы имели возможность убедиться выше. Как уже было сказано, на имеющемся материале только 7 типов сообществ имеют другое распределение частот логарифмов биомасс, что объясняется наличием больших структурных групп в области низких значений обилия. Всего же ранговое распределение не может быть описано показательной функцией в 27 случаях, следовательно, для 20 из них требуется объяснение. Оно несложно, так как отклонения от экспоненциального закона наблюдаются для них в области высоких значений биомасс, что слабо сказывается на частотном распределении. В 16 случаях это — чрезвычайно высокий уровень доминирования, а в 4 — наличие крупных структурных групп в левой части рангового распределения.

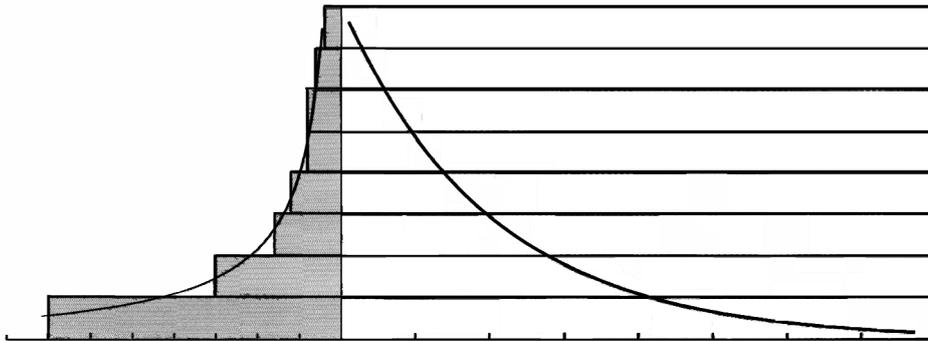


Рис. 52. Частотное (слева) и ранговое (справа) распределения логарифмов биомасс в беломорских донных сообществах. По оси абсцисс — частоты (слева) и ранги (справа); по оси ординат — классы частот.

Итак, можно предполагать, что в общем случае ранговое распределение логарифмов биомасс беломорского бентоса представляет собой экспоненциальную кривую. Это значит, что доли обилия каждого последующего вида от предыдущего приблизительно равны между собой. Частотное распределение такого ряда, описываемого законом Парето, указывает на то, что отмеченное убывание обилия вызвано некими системными связями, хотя несильными и нежесткими.

В ряде случаев эти связи, видимо, оказываются сильнее обычных, что приводит к усложнению рангового распределения доминирующих и структурных групп вплоть до невозможности его описания элементарными функциями. Перспектива исследования состава доминирующих и структурных групп, а также связей входящих в них видов представляется весьма интересной. Каждый гидробиолог знает, что многие сообщества различаются только доминантными формами. Нередки и обратные случаи: доминанты одни и те же, а составы остальной части экосистем совершенно друг на друга не похожи.

Это, кстати говоря, лишней раз указывает на недопустимость выделения биоценозов по Воробьеву.

Причины, обеспечивающие доминирование, образование ступенек и равномерных снижений в ранговом распределении логарифмов видовых биомасс экосистем, требуют специального изучения. На нынешнем уровне наших знаний аутоэкологических особенностей входящих в них видов мне это возможным не представляется.

Так или иначе, ясно, что, хотя уровень сложности структуры экосистем, по видимому, снижается с глубиной, рассмотренные распределения в большинстве случаев структурированы достаточно четко, что вряд ли может объясняться стохастическими причинами, управляющими обилием видов, как того требует континуальный подход. Это утверждение справедливо, во всяком случае, для беломорского бентоса.

Сложная структурированность ранжированных рядов биомасс позволяет понять, почему попытки описать их неким общим законом, к чему стремились упоминавшиеся выше исследователи, не были успешны. Им удавалось найти определенные закономерности в отдельных структурных группах, что представляет собой частные случаи, и поэтому не может быть обобщено на сообщество в целом. Полученные результаты позволяют считать, что ранговое распределение логарифмов биомасс бентоса, по крайней в Белом море, описывается в общем случае показательной функцией.

Глава 15. Отрицательные черты фауны Белого моря

Постановка проблемы и ее формулировка в том виде, как она приведена в заголовке настоящего раздела, принадлежит К. М. Дерюгину (1928). Собственно говоря, она представляет собой лишь часть того вопроса, который обсуждается в его монографии. Этот исследователь, обратив внимание на то, что население Белого моря в значительной степени изолировано от Северного Ледовитого океана гидродинамическим режимом Горла, сделал попытку исследовать, к чему эта изоляция приводит. Он считал, что с одной стороны она влечет за собой ускорение процессов видообразования, а с другой — вызывает дефицит общих с Баренцевым морем видов, так как не все они в состоянии преодолеть барьер, формирующийся интенсивными турбулентными потоками на всем протяжении Горла. Подтверждение первой мысли он видел в целом ряде эндемичных форм, обнаруженных в Белом море им самим и другими исследователями, а второй — в отсутствии в Белом море значительного числа видов, несмотря на то, что условия обитания в нем вполне для них подходят. Вот это-то отсутствие заметного количества форм во многих таксонах К. М. Дерюгин и назвал *отрицательными чертами фауны Белого моря*.

За девять с лишком десятков лет, прошедших со времени его исследований, было показано, что дерюгинский список эндемиков¹ не соответствует истине. Все они были либо сведены в синонимы, либо обнаружены в других морях. Виды, описанные из Белого моря позже (см., например, Федяков, 1986; Иванов, 1987; Голиков, 1987; Рогинская, 1987), никто не считает эндемиками. Ясно, что со временем они будут, или уже найдены и в других морях, или сведены в синоним с другими видами. Возраст Белого моря слишком мал для того, чтобы дрейф генов в изолированных популяциях привел к формированию новых видов.

¹ В последнее время в отечественной литературе, особенно на Дальнем Востоке, довольно широко распространился термин *эндем*. Он был введен приблизительно в начале 1970-х гг. О. Г. Кусакиным, который считал формант *-ик* русским уменьшительным суффиксом. На самом же деле термин *эндемик* образован из греческого прилагательного (*ἐν-δημι-ος*) — *местный* (буквально: *внутри-народ-ный* или *внутри-областной*) и общеиндоевропейского форманта принадлежности *-ik*. Отбрасывание его превращает существительное в прилагательное (лишенное, к тому же, окончания, т. е. вообще не слово в древнегреческом языке, а только его основа, вроде выражения *местн* в русском эквиваленте), требующее имени нарицательного. Это способ словообразования до сих пор продуктивен в индоевропейских языках, в частности и в русском. По этой модели построено, например, существительное *стар-ик*, который вовсе не есть маленький *стар*, где эта часть слова — прилагательное в нечленной (краткой) форме. Употребление термина *эндем* следует признать крайне плохим стилем.

А вот дерюгинский список недостающих видов в общих чертах продолжает оставаться актуальным, хотя к настоящему времени некоторые из них, приблизительно около трети, и были обнаружены в Белом море. Основываясь на этом, многие авторы, следуя устоявшимся взглядам, принимают точку зрения К. М. Дерюгина. Другие же, анализируя списки видов отдельных таксономических групп морских животных, не находят существенной разницы между фауной Белого и Баренцева морей.

Спор этот будет оставаться беспредметным до тех пор, пока исследования соответствия фаун будут проводиться на уровне визуального сравнения списка видов, как это сделано К. М. Дерюгиным (1928), или даже с использованием мер включения одной фауны в другую, как это сделал А. Е. Анцулевич (1991, 2010, 2015). Количественное явление должно исследоваться количественными методами.

Одна из первых таких попыток, как было уже сказано, предпринята А. Е. Анцулевичем (1991), который, применив методы теории множеств, показал, что фауна гидроидов Белого моря представляет собой подмножество баренцевоморской. Строго говоря, он лишь вполне надежно показал, что вся беломорская фауна гидроидов имеет баренцевоморское происхождение. Вопрос дефицита видов в этой группе остается открытым: в Баренцевом море — 133 вида Hydrozoa, а в Белом — 85 (Анцулевич, 2012, 2015). Таким образом, дефицит 48 (36.1%) видов все равно требует объяснения.

Совершенно ясно, что процесс расселения фауны должен быть смоделирован, и только сравнение методами вариационной статистики эмпирических данных с теоретически построенным распределением может считаться достаточным основанием для решения вопроса о том, наблюдается ли в том или ином водоеме достоверный *дефицит видов*, т. е. недостающая их часть, выраженная в процентах от рассчитанной теоретически.

Такая модель, представляющая собой функцию расстояния от центра расселения, была предложена Дж. Пикколи, С. Сартори и А. Франчино (Piccoli et al., 1986) как механизм изучения расселения донных моллюсков моря Тетис. (*Описание модели см. выше, глава 9*). Необходимо помнить, что эта модель, как и любая другая, имеет определенные ограничения и предъявляет к вводимым в нее эмпирическим данным определенные требования. Во-первых, для ее использования необходимо, чтобы число видов в исходной фауне было бы достаточно велико, чтобы в процессе проверки ее соответствия фактическому материалу можно было воспользоваться методами вариационной статистики. Во-вторых, для того чтобы модель работала корректно, необходимо, чтобы на пути расселения изучаемой фауны не было резких климатических градиентов. В-третьих, для той же цели число видов анализируемой фауны следует ограничить формами одной биогеографической принадлежности. Это требование диктуется необходимостью анализа в пределах единого пути расселения.

Следует иметь в виду, что вид, расширяющий свой ареал, должен обладать определенным набором свойств, позволяющих занимать новые местообита-

ния (Наумов, Гонтарь, 2004). Очевидно, что на этот процесс влияет эврибионтность расселяющегося вида, способ его размножения, выживаемость молоди и т. п. Кроме того, такому виду приходится преодолевать сопротивление локальной фауны и флоры того региона, который он осваивает, т. е. большое значение имеет его конкурентоспособность. Понятно, что разные виды могут сильно отличаться друг от друга по этим параметрам, поэтому и успех расселения будет для них различным. Обилие причин успеха расселения трудно поддается учету. В результате можно считать, что в целом расселение — процесс случайный и описывается распределением Пуассона (Piccoli et al., 1986). Это позволяет подойти к нему с достаточно общих позиций и попытаться проследить освоение обширных пространств крупными таксономическими категориями организмов (Piccoli et al., 1986, 1991; Piccoli, 2002a, b; Gontar, Naumov, 1994; Naumov, Gontar, 1997; Наумов, Гонтарь, 2004; Наумов, 2006).

Соответствие теоретического рассчитанного уменьшения видов на пути расселения эмпирическим данным можно проверить либо с помощью критерия Колмогорова–Смирнова, либо методом χ^2 .

Модель имеет прогностические возможности, что позволяет методами вариационной статистики оценить, насколько достоверен дефицит видов в интересующем нас водоеме, расположенном в стороне от основного пути расселения.

Зная закономерности заселения группой видов ряда граничащих друг с другом водоемов, можно выяснить, соответствует ли число видов в интересующем нас регионе теоретически предсказанному, или же нет (Наумов, Гонтарь, 2004; Наумов, 2006). Если полученное число не будет значимо отличаться от наблюдаемого, то мы не можем говорить об отрицательных чертах фауны: снижение числа видов обусловлено исключительно увеличением расстояния от центра расселения. Напротив, если оно меньше, то это говорит о существовании неких барьеров, препятствующих расселению. Если, наконец, их окажется достоверно больше, то это будет указывать на интенсивное видообразование, или же на слабую изученность фауны вдоль пути ее расселения.

В табл. 22, рассчитанной на основании полной фауны Белого моря, как рассматривал ее отрицательные черты К. М. Дерюгин, (1928), приведены дефициты видов на основе списка свободноживущих беспозвоночных евразийских морей (Sirenko, 2001).

Судя по полученным результатам, большинство групп беспозвоночных представлено в Белом море существенно и достоверно меньшим числом, чем предсказывает теория. Исключение составляют десятиногие ракообразные и оболочники. Результат, полученный для инфузорий (превышение ожидаемого числа видов почти втрое), говорит только о том, что в других морях Северного Ледовитого океана эта группа простейших практически не изучена. Собственно говоря, это обстоятельство может влиять и на результаты, полученные для любой другой группы организмов. Действительно, даже при визуальной оценке хорошо видно, что различные моря исследованы с различной степенью полноты так же, как и разные таксоны. Это вносит в получаемые

результаты трудно оценимую погрешность. В особенности затрудняет анализ числа видов тот факт, что непосредственно перед составлением списка свободноживущих беспозвоночных (Sirenko, 2001) были проведены детальные исследования моря Лаптевых, в процессе которых было выявлено много новых для этого водоема видов. В результате оно оказалось исследовано едва ли не лучше Карского моря, что, в свою очередь, неминуемо должно сказаться на параметрах функции Пикколи–Сартори таким образом, что число предсказываемых видов для Белого моря делается заведомо завышенным, неоправданно преувеличивая тем самым отрицательные черты его фауны. Второй источник погрешности, заметно сказывающийся на приведенных выше расчетах, состоит в том, что в приведенных в таблице расчетах, не учтена биогеографическая принадлежность видов, не указанная в использовавшемся списке. Включение различных (например, циркумполярных и тихоокеанских по происхождению форм) противоречит описанным выше ограничениям корректного использования модели Пикколи–Сартори, что тоже с неизбежностью должно приводить к трудно оцениваемому завышению теоретически предсказанного числа беломорских видов. В результате пользоваться данными, приведенными в табл. 22, следует с очень большой осторожностью. В качестве первого приближения можно рекомендовать не принимать во внимание

дефицит видов, если он менее 40%.

Впрочем, для некоторых групп бентосных организмов, число видов которых достаточно велико, есть возможность провести более корректные расчеты. Такой анализ был проведен А. Д. Наумовым и В. И. Гонтарь (2004) для семи таксонов на основе ряда работ (Гурьянова, 1951; Колтун, 1959, 1966, 1967; Наумов, 1960; Fedyakov, Naumov, 1989; Gontar, Denisenko, 1989 и др.), выполненных до последних экспедиций в море Лаптевых и в которых приведены биогеографические характеристики видов. Расчеты были проведены только для расселения бореальных и бореально-арктических видов атлантического происхождения на арктическом шельфе (рис. 53), что удовлетворяет всем указанным выше требованиям, предъявляемым к материалу, включаемому в

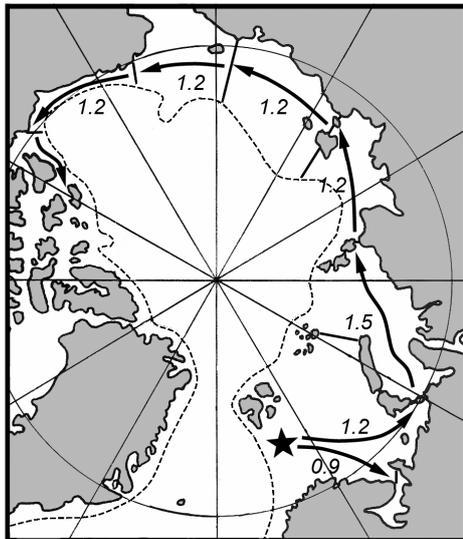


Рис. 53. Основной путь расселения атлантических видов на арктическом шельфе по Fedyakov, Naumov (1989) с изменениями. Звездочка — условный центр расселения; сплошные линии — условные границы морей; штриховая линия — граница шельфа; цифры возле стрелок — расстояния, тыс.км.

расчеты по названной выше модели. В дальнейшем это будет молчаливо подразумеваться.

В анализе в основном использовались группы с высоким видовым разнообразием за исключением Cymacea и Echinodermata. Последние рассматривались всем типом, хотя корректнее было бы проводить анализ по отдельным классам, для чего, однако, в этой группе недостаточно видов. Во всех рассмотренных случаях теоретически рассчитанные данные для основного пути расселения статистически не отличались от эмпирических. Результаты приведены в табл. 23 и на рис. 54 и 55.

Как видно, статистически достоверный дефицит видов был обнаружен только для губок, двустворчатых моллюсков и иглокожих. Любопытно, что даже численно он близок к тем данным, которые приведены в табл. 22. Сравнивая данные, приведенные в обеих таблицах, можно предположить, что кроме этих трех групп в Белом море недостает видов среди коралловых полипов и актиний, а также равноногих ракообразных. Что же касается других групп, то, по-видимому, учитывая описанные выше погрешности, на современном уровне знаний у нас нет оснований считать, что их беломорская фауна обладает отрицательными чертами. Таким образом, гипотеза К. М. Дерюгина (1928) получает статистическое подтверждение, по крайней мере для некоторых таксонов. Для других же нулевая гипотеза не отвергается, так что

Таблица 22

**Отличия числа видов беломорских беспозвоночных
различных таксономических групп
от теоретически ожидаемого**

Группа	Встречено	Ожидается	Дефицит, %
Ciliophora	212	57.96	*-265.74
Porifera	55	96.12	*42.78
Hydrozoa	83	105.62	*21.42
Anthozoa	10	23.97	*58.27
Polychaeta	173	234.83	*26.33
Pantopoda	16	26.67	*40.02
Decapoda	17	26.64	36.19
Gammaroidea	180	299.45	*39.89
Isopoda	8	41.21	*80.59
Gastropoda	139	196.17	*29.14
Bivalvia	39	73.32	*46.81
Bryozoa	129	208.33	*38.08
Echinodermata	19	56.49	*66.37
Tunicata	24	30.74	21.92
Все группы			
По данным Зенкевича, 1963	1015	1343.5	*24.82
По данным Sirenko, Piepenburg, 1994	1100	1907.4	*42.33
По данным Sirenko, 2001	1817	2196.7	*17.15

Примечание. Достоверные отличия теоретически наблюдаемого видов от эмпирических данных отмечены звездочкой.

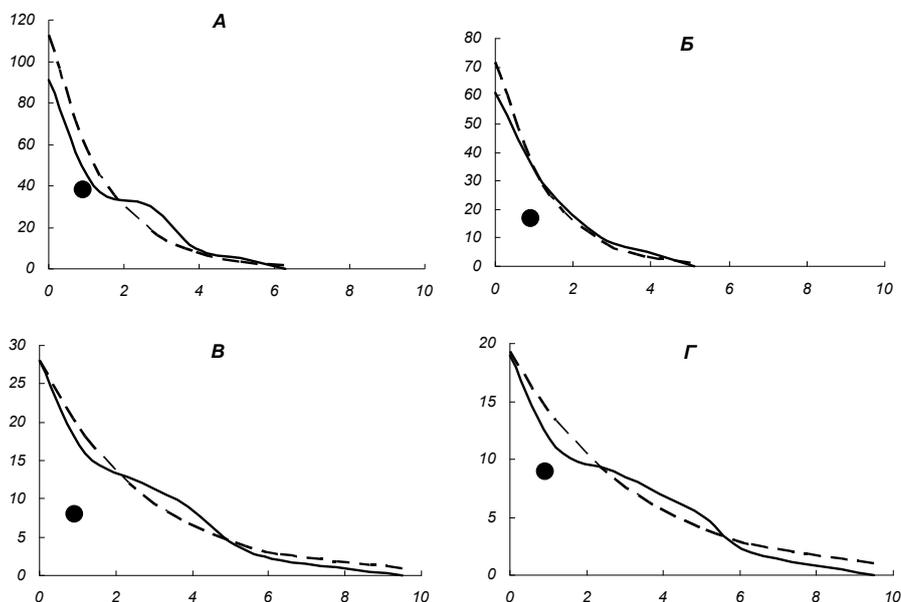


Рис. 54. Расселение на арктическом шельфе групп донных животных, имеющих дефицит видов в Белом море: А — губки; Б — двустворчатые моллюски; В — иглокожие; Г — кумовые ракообразные. Сплошная линия — фактические данные; штриховая линия — теоретическая кривая; жирная точка — Белое море. По оси абсцисс расстояние от центра расселения, тыс. км; по оси ординат — число видов.

и мнение А. Е. Анцулевича (1991, 2012, 2015) об отсутствии отрицательных черт в фауне беломорских гидроидов не противоречит имеющимся данным.

Отмечу, что хотя число видов кумовых ракообразных недостаточно для надежной статистической оценки достоверности дефицита их видов в беломорской фауне, сам дефицит очень велик (табл. 23), поэтому в дальнейшем я буду рассматривать эту группу наряду с теми, для которых отрицательные черты статистически значимы, памятуя, однако, о том, что получаемые для нее результаты не следует считать достаточно обоснованными.

Итак, Горло *не служит* фаунистическим барьером для гидроидов, амфипод, мшанок и брюхоногих моллюсков. Дефицит видов в этих группах объясняется просто удаленностью Белого моря от центра расселения. В то же время этот пролив *служит* таким барьером для губок, двустворчатых моллюсков и иглокожих, а также, возможно, для кумовых ракообразных; следовательно, дефицит их видов требует других объяснений.

Таблица 23

Дефицит видов беломорских беспозвоночных атлантического происхождения различных таксономических групп от теоретически ожидаемого (на основе данных Наумов, Гонтарь, 2004; Наумов, 2006)

Группа	Встречено	Ожидается	Дефицит, %
Все группы	221	333.44	*33.56
Сессильные организмы	105	159.46	*34.15
Вагильные организмы	116	172.57	*32.78
Porifera	38	65.97	*42.40
Hydrozoa	48	57.03	15.83
Hydrozoa с гетерогонией	24	24.69	2.80
Hydrozoa без гетерогонии	24	29.27	18.02
Crustacea	60	61.36	2.22
Gammaroidea	51	47.92	-6.44
Cumacea	9	15.04	40.16
Mollusca	18	78.90	*39.16
Gastropoda	31	34.90	11.16
Bivalvia	17	38.50	*55.84
Bryozoa	19	19.87	4.39
Echinodermata	8	20.96	*61.83

Примечание. Достоверный дефицит видов отмечен звездочкой.

Раз для некоторых таксонов наличие дефицита видов статистически доказано, то встает вопрос о механизмах, препятствующих обмену фаунами между Баренцевым и Белым морями, по крайней мере в пределах этих групп. Отрицательные черты беломорской фауны в тех группах, где они обнаружены, очень весомы: в среднем в них вдвое меньше видов атлантического происхождения, чем могло бы быть, если бы их расселению ничто не препятствовало. Следовательно, и барьер на пути их расселения должен быть достаточно серьезным.

К. М. Дерюгин (1928) полагал, что в роли изолирующего механизма выступает жесткий гидродинамический режим Горла, и с этим его мнением следует, скорее всего, согласиться. На первый взгляд этот барьер легко преодолевают вагильные формы, лишённые пелагических личинок, такие как, например, бокоплавцы. В то же время равноногие ракообразные, по-видимому, проходят его с трудом. Достаточно реофильными для того, чтобы выдерживать суровые условия пролива, соединяющего Белое и Баренцево моря, оказываются некоторые сидячие организмы, такие как мшанки и гидроиды, фауна которых наиболее богата и разнообразна там, где имеются сильные течения и подходящие грунты. Интересно при этом отметить, что не все сессильные формы оказываются достаточно приспособленными к своеобразным гидродинамическим условиям Горла. Так, губки и, возможно, представители класса Anthozoa представлены в Белом море приблизительно половиной возможных видов. То же относится и к малоподвижным двустворкам и иглокожим, обладающим в большинстве случаев пелагической личинкой.

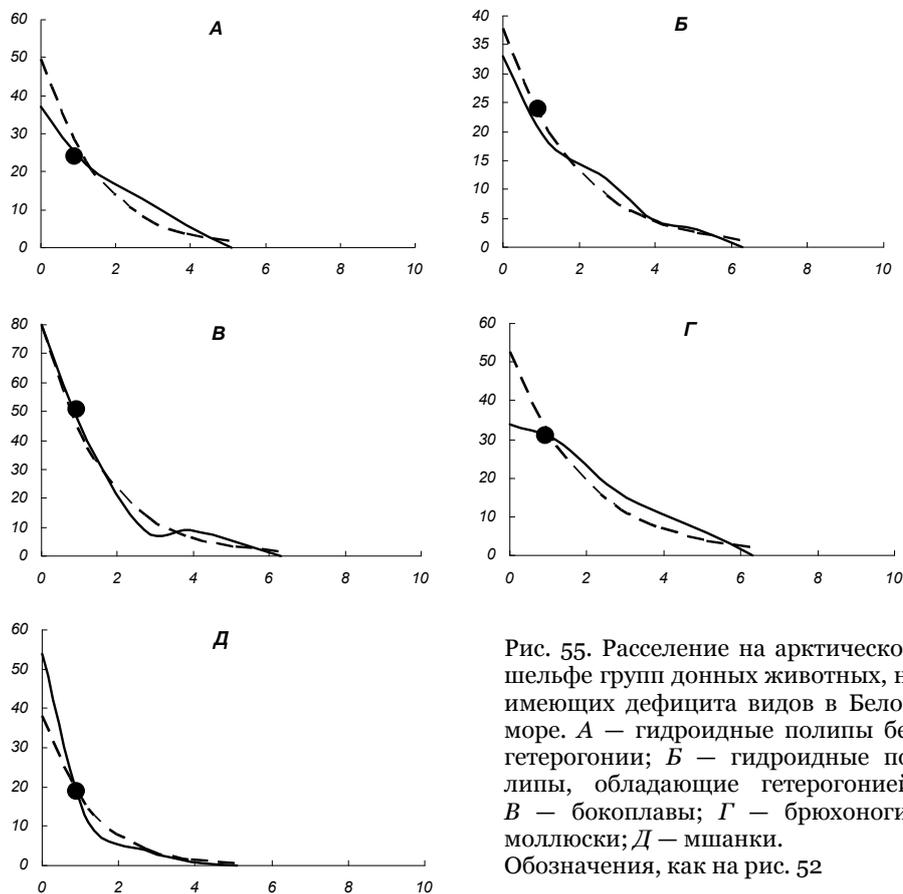


Рис. 55. Расселение на арктическом шельфе групп донных животных, не имеющих дефицита видов в Белом море. А — гидроидные полипы без гетерогонии; Б — гидроидные полипы, обладающие гетерогонией; В — бокоплавы; Г — брюхоногие моллюски; Д — мшанки. Обозначения, как на рис. 52

Каковы же могут быть механизмы работы изолирующего барьера в Горле? К. М. Дерюгин (1928) полагал, что исходная фауна Белого и Баренцева морей была единой, но часть видов, как тепловодных, так и холодноводных, в Белом море вымерла из-за чередования холодных и теплых эпох. Их вторичному заселению препятствует сложный гидродинамический режим Горла: интенсивные течения препятствуют накоплению тонкодисперсных фракций, закрывая путь инфауне, а мощные турбулентные потоки, возникающие при прохождении через этот пролив приливных волн, механически уничтожают пелагических личинок.

Исследования субфоссильных останков донных животных не подтвердили гипотезу первоначального единства беломорской и баренцевоморской фаун (Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975; Невеский и др., 1977). Подробнее об истории заселения Белого моря бентосными организмами (см. ниже, глава 16).

Кроме того, среди групп, имеющих в Белом море дефицит видов, есть и такие, у которых пелагических стадий в онтогенезе нет. К тому же трудно предположить, что различные таксоны реагируют одинаковым образом на любой абиотический фактор. Логичнее считать, что воздействие условий Горла на различные группы организмов имеет избирательный характер, и что конкретный механизм изоляции для каждой из них может быть особым.

Подробный анализ причин дефицита видов в Белом море к настоящему времени проведен только на примере двустворчатых моллюсков (Наумов, 2006). По его данным из числа форм этой группы, обитающих в Горле, 70% обладает пелагическими личинками, в то время как во внутренних частях Белого моря их всего 50%, причем среди таких форм заметного дефицита видов не наблюдается ни в самом проливе, ни во внутренней части моря. Следовательно, гипотеза К. М. Дерюгина о гибели личинок под воздействием турбулентных потоков воды, по крайней мере для двустворок, не подтверждается. В то же время южнее Горла детритофаги составляют 35% всей фауны, а в самом Горле — всего 10%. То же самое можно сказать и о формах, зарывающихся в мелкодисперсные осадки: во внутренних частях они представляют 70% всего видового списка двустворчатых моллюсков, в то время как в Горле их только 10%. Таким образом, виды, связанные с мягкими грунтами, представлены в Горле крайне скудно. Для внутренних частей Белого моря наблюдается совершенно иная картина.

При этом надо помнить, что данный вывод относится только к двустворчатым моллюскам. Для других групп, обладающих достоверным дефицитом видов, следует проводить особый анализ причин этого явления.

Первая, сама собой напрашивающаяся, гипотеза заключается в том, что способность преодолевать фаунистический барьер Горла зависит от расселительного потенциала группы. На рис. 56 представлена зависимость дефицита видов исследованных таксономических групп от этой величины. На имеющемся материале эта зависимость бимодальна, причем обе моды приходятся на группы, имеющие достоверный или значительный дефицит видов, с самой низкой (*Polifera* и *Bivalvia*) и самой высокой величиной $L_{1/2}$ (*Cumacea* и *Echino-dermata*). Группы без такого дефицита обладают низким или средним расселительным потенциалом. Таким образом, названная выше гипотеза не получает подтверждения, и, очевидно, причины, приводящие к трудностям в преодолении горловского фаунистического барьера, следует искать в других особенностях рассматриваемых таксономических групп.

Рассмотрим гипотезу К. М. Дерюгина (1928) о механическом уничтожении пелагических личинок интенсивными турбулентными течениями Горла. Среди изученных групп только *Amphipoda* и *Cumacea* лишены их полностью, причем среди первых дефицита видов в Белом море не наблюдается, а вторые его, по-видимому, имеют. Виды остальных групп в своем жизненном цикле в большинстве случаев пелагических личинок имеют, вне зависимости от того, наблюдается ли у них достоверный дефицит, или же нет. Более того, виды, обитающие в самом Горле, чаще всего обладают пелагическими стадиями развития. Следовательно, и эта гипотеза не подтверждается фактическим материалом.

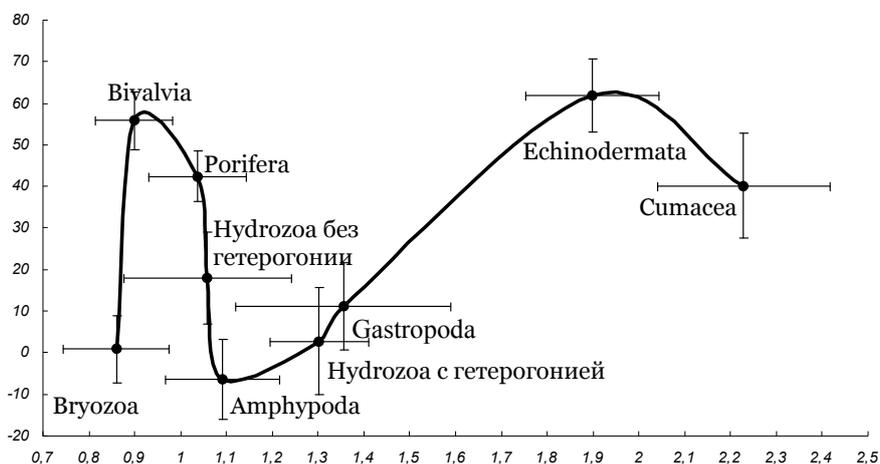


Рис. 56. Зависимость дефицита видов исследованных таксономических групп от величины расселительного потенциала.
 По оси абсцисс — расселительный потенциал, тыс. км; по оси ординат — дефицит видов, %. Статистическая ошибка этих величин показана отрезками, параллельными соответствующим осям.

Можно было бы предположить, что активные пловцы и виды, способные к быстрому передвижению по поверхности донных осадков, могут получить преимущество в преодолении гидродинамического режима Горла, однако среди рассмотренных таксонов только виды Amphipoda могут быть причислены к таким формам. Большая видов остальных групп — либо слабо подвижные, либо прикрепленные формы, и это никак не связано со способностью преодолеть Горло. Так что и такая гипотеза не получает подтверждения.

Обращает на себя внимание тот факт, что среди групп, где не обнаружен достоверный дефицит видов преобладают формы эпифаунные, для которых характерен активный захват пищи животного происхождения. В то же время группы с достоверным дефицитом видов, представлены по большей части либо инфаунными формами (выпадают зарывающиеся двустворчатые моллюски-детритофаги и кумовые раки — детритофаги и хищники), или эпифаунные фильтраторы и седиментаторы, которые используют в пищу взвешенный в воде детрит и фитопланктон (в основном губки, а из иглокожих — морские лилии).

Это обстоятельство позволяет выдвинуть еще одну гипотезу, призванную объяснить отрицательные черты фауны Белого моря: способ питания и размещение на субстрате, возможно, оказывают влияние на способность преодоления фаунистического барьера в Горле. В самом деле гидродинамический режим Горла может препятствовать фильтрации и, особенно, седиментации как способам питания и не дает накапливаться мелкодисперсным фракциям в

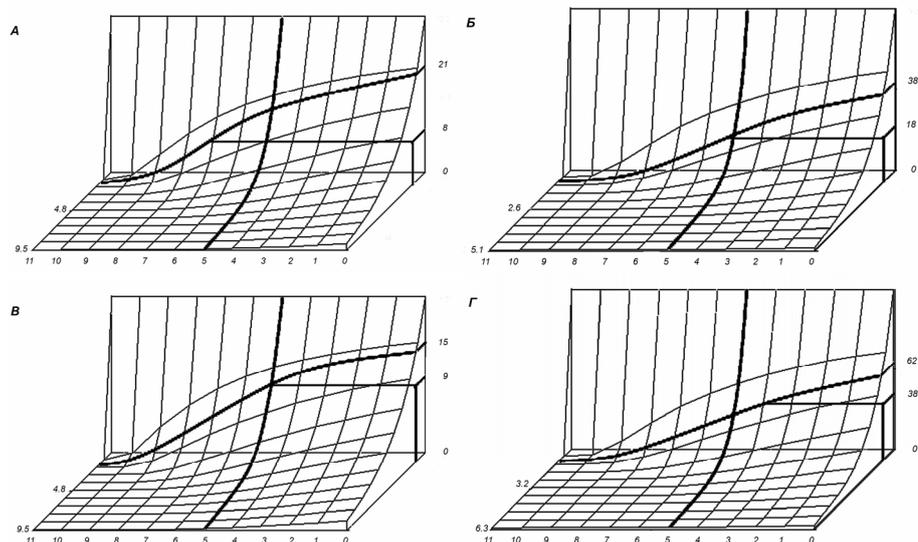


Рис. 57. Теоретически рассчитанные кумуляты накопления числа видов атлантического происхождения на арктическом шельфе иглокожих (А), двустворчатых моллюсков (Б), кумовых ракообразных (В) и губок (Г) на различном расстоянии от условного центра расселения в течение голоцена. Жирная кумулята соответствует Белому морю; вертикальной жирной линией отмечено окончание атлантической климатической фазы.

По оси абсцисс — время, тыс. лет назад; по оси аппликата — расстояние от условного центра расселения, тыс. км; по оси ординат — число видов. Верхнее число на последней оси — теоретически ожидаемое, а среднее — реально наблюдаемое число видов в современном Белом море.

осадках, лишая инфаунные формы возможности зарываться в грунт. Эту гипотезу можно проверить с помощью следующего приема.

Как было сказано выше, в модель Пикколи–Сартори можно ввести временную составляющую и рассчитать, сколько видов той или иной группы достигло нужного нам водоема к определенной эпохе. Определив время, к которому на основании теоретических расчетов в группе накопилось наблюдаемое в настоящее время число видов, можно, хотя и довольно грубо, установить, когда в Белом море прекратилось пополнение видового состава этой группы. Результаты в графическом виде представлены на рис. 57.

Расчеты по модели предсказывают 21 вид иглокожих атлантического происхождения в современном Белом море, однако реально их обнаружено только 8. Такое количество было достигнуто около 7 тыс. лет назад (рис. 57А). Теория предсказывает 38 видов атлантических двустворчатых моллюсков, в то время как их обнаружено только 18,— столько, сколько должно было быть около 5 тыс. назад (рис. 57Б). То же самое относится к инфаунным кумовым ракообразным, которых до сих пор найдено только 9 видов вместо ожидаемых 15 (рис. 57В). Наконец, губки представлены 38 видами атлантического

происхождения, в то время как теория предсказывает 62. Обнаруженное число видов этой группы было достигнуто 4 тыс. лет назад (рис. 57Г).

Таким образом, если считать, что после достижения группой современного числа видов пополнение ее прекращалось, получается, что заселение Белого моря иглокожими закончилось в начале атлантической климатической фазы, двустворками и кумовыми — в ее конце, а губками через 1000 лет после ее окончания — в суббореальной климатической фазе. Есть основания полагать, что формирование современного гидродинамического режима Горла началось в атлантической климатической фазе и завершилось к ее концу (*подробнее об этом см. Наумов, 2006 и ниже, глава 16*).

Итак, действительно, можно предполагать, что чрезвычайно быстрые турбулентные потоки Горла больше всего влияют на седиментаторов и, в меньшей степени, на фильтраторов, затрудняя для них процесс питания. Приведенные выше расчеты дают основание считать, что расселение иглокожих, в первую очередь морских лилий и ряда голотурий, было остановлено гидродинамическим режимом Горла раньше всего. Фильтрующие формы продолжали осваивать Белое море еще 2–3 тысячи лет, при этом обращает на себя внимание тот факт, что наблюдаемый дефицит видов хорошо соответствует срокам прекращения освоения Белого моря той или иной группой (табл. 24).

Активно захватывающие пищу плотоядные и всеядные формы вообще не подвержены влиянию гидродинамического режима Горла. Исключение, возможно, составляет часть кумовых ракообразных. Если так, то это можно объяснить тем, что в отличие от остальных групп, где преобладает активный захват пищи, они принадлежат к инфауне и нуждаются в тонкодисперсных осадках. Это подтверждается и тем, что освоение Белого моря двустворчатыми моллюсками прекратилось, по-видимому, раньше, чем губками. Двустворчатые моллюски предоставляют нам и еще одну возможность проверки рассматриваемой гипотезы. Эта группа — единственная, хорошо представленная в донных отложениях Белого моря в субфосильном состоянии. Судя по данным Л. И. Говберг (1968, 1970, 1973, 1975) и сведениям, приведенным в монографии Е. Н. Невесского с соавторами (1977), в осадках, младших атлантической климатической фазы, новые виды двустворок не обнаружены.

Таблица 24

**Сроки прекращения заселения
Белого моря различными группами
донных организмов**

Группа	Дефицит видов, %	Время окончания пополнения видами	Преобладающее размещение на субстрате
Echinodermata	61.87	Начало атлантической фазы	Эпифауна, инфауна
Bivalvia	55.84	Конец атлантической фазы	Инфауна
Cumacea	40.16	Конец атлантической фазы	Инфауна
Porifera	42.40	Середина суббореальной фазы	Эпифауна

Итак, гипотеза К. М. Дерюгина (1928) о механическом уничтожении личинок бурным перемешиванием воды в Горле не подтверждается, а вот его гипотеза об изолирующем влиянии дефицита в Горле алевро-пелитовых грунтов, вызванного гидродинамическими особенностями этого пролива, скорее всего, верна. По-видимому, можно также считать, что турбулентные водные потоки Горла препятствуют, в первую очередь, седиментации как способу питания, а во вторую, хотя и в меньшей степени,— фильтрации.

Глава 16. Формирование современной фауны Белого моря на фоне геологической истории этого водоема в голоцене¹

Как было отмечено выше (*глава 12*), донная фауна Белого моря представлена тремя биогеографическими комплексами. Это недвусмысленно указывает на то, что во время и после разрушения ледника позднеплейстоценового происхождения и формирования на месте его Беломорской лопасти морского водоема в этом последнем протекали достаточно сложные фаунистические процессы. Ясно, что они были напрямую связаны с климатическими флуктуациями на всем протяжении голоцена, тектоническими движениями в пределах Балтийского кристаллического щита, осцилляциями уровня Мирового океана и изменениями гидрологического и гидродинамического режимов формирующегося молодого моря.

Морские водоемы на месте Белого моря возникали неоднократно. Как уже говорилось, впадина его, скорее всего, представляет собой остатки глубоководного желоба в районе субдукции архейского возраста в том месте, где Беломорский мегаблок, образованный океанической корой, когда-то пододвигался под материковую плиту Кольского мегаблока (Прияткина, Шарков, 1979).

Следы древних морских водоемов можно встретить в разных местах Белого моря. Например, на Терском берегу в районе м. Толстик архейские песчаники несут явственные знаки ряби относительно спокойного мелководного моря и, возможно, следы жизнедеятельности морских организмов (*наблюдения автора*). На Летнем и Зимнем берегах сохранились отложения, содержащие останки морских организмов времен венда (Федонкин, 1981, 1983, 1987). В донных осадках Мезенского залива и в районе губы Колвицы обнаруживаются фрагменты скелетов мадрепоровых кораллов, раковин двустворчатых моллюсков и стебельков морских лилий времен ордовика и девона (*наблюдения автора*). Однако у нас нет никаких сведений, которые позволили бы показать преемственность этих древних морей.

На протяжении всего плейстоценового оледенения в периоды гляциалов глетчерный лед занимал впадину Белого моря до максимальных глубин, а во времена межстадиалов она вновь наполнялась морскими водами (Граве и др., 1969). Этот процесс неизбежно приводил к тому, что каждое наступление ледника уничтожало морское население, после чего водоем заселялся заново.

¹ Данная глава во многом повторяет аналогичный раздел из моей монографии о беломорских двустворчатых моллюсках (Наумов, 2006), на которую можно было бы просто сослаться. Однако важность истории возникновения Белого моря для его донных сообществ настолько велика, что я счел необходимым включить эту главу в несколько переработанном и уточненном варианте в текст настоящей книги.

Все это изучено еще совершенно недостаточно, но для исследователя современного беломорского макробентоса важно только знание процессов, протекавших в самом позднем плейстоцене и голоцене.

Последнее, Валдайское, оледенение севера Европы достигло своего максимума в период между 20 и 16 тыс. лет назад, после чего началось сначала относительно медленное, а затем все убыстряющее разрушение ледникового щита (Квасов, 1975). Во время максимума оледенения ледовый покров Северного полушария, состоявший из нескольких щитов и многолетних плавающих льдов, по площади был приблизительно равен таковому в Южном полушарии. Толщина ледника, как и в Антарктиде, достигала 3 км (Velitchko et al., 1989), а его объем в Европе составлял 7.6 млн. км³ (Монин, 1977). Масса этого образования была настолько велика, что его давление привело на севере Европы к прогибу земной коры приблизительно на 200–300 м, а аккумуляция значительного количества воды в ледниковых полях Северного полушария вызвала снижение уровня Мирового океана приблизительно на 150 м относительно современного (Арманд, Самсонова, 1969).

Процесс разрушения ледника 12 тыс. лет назад заметно ускорился. За тысячу лет его объем уменьшился вдвое, за следующую тысячу лет он освободил практически весь полярный шельф, а 9 тыс. лет назад остались лишь небольшие ледники в горах и Гренландский ледовый щит, т. е. установились практически современные гляциальные условия (Лаврова, 1960).

Конец плейстоцена и начало голоцена датируются окончанием покровного оледенения Северного полушария, и, хотя практически вся история Белого моря относится к последней из названных эпох, первые подпружные пресноводные водоемы на его месте начали возникать еще в конце плейстоцена (Квасов, 1975). Современный морской водоем формировался на протяжении всего постгляциального периода, и его геологическая история изучена довольно подробно, но сводок, объединяющих разрозненные литературные данные (Лаврова, 1947, 1960; Кузнецов, 1960; Лебедева, 1969; Квасов, 1975; Наумов, 2006), относительно немного.

История формирования Белого моря и становления его современной фауны неразрывно связана с геологической историей всего северо-запада Европы на протяжении постгляциального периода, поэтому в работах, посвященных этому вопросу, большое внимание уделяется сравнению историй Белого и Балтийского морей. При этом последнее в геологическом отношении изучено гораздо подробнее (Квасов, 1975).

Это привело к тому, что в беломорской фаунистической литературе до сих пор бытуют некоторые представления, давно отвергнутые геологами, изучающими в основном Балтику и уделяющими Белому морю сравнительно меньшее внимание. В геологической литературе о Белом море эти представления впрямую практически не опровергаются, так как их несостоятельность уже давно понятна специалистам по четвертичной геологии северо-запада Европы, а биологи по понятным причинам знакомятся с геологической лите-

ратурой с некоторым опозданием и читают только те работы, которые посвящены исключительно интересующему их региону.

В этой главе, без претензии на исчерпывающее использование всей доступной литературы¹, делается попытка свести воедино известные факты, а также реконструировать гидрологический режим Белого моря на различных этапах его геологической истории. Последнее, насколько известно, пока никем не предпринималось, а между тем без подобных попыток невозможно понять целый ряд фаунистических особенностей интересующего нас водоема. При этом следует помнить, что в геологической литературе начальные стадии формирования современного водоема на месте впадины Белого моря освещены лучше, чем более поздние, так как эти последние с геологической точки зрения мало отличаются от современности.

В настоящее время относительная хронология событий, имевших место в конце плейстоцена и в голоцене, разработана уже вполне надежно (Арманд и др. 1969б; Лебедева, 1969; Квасов, 1975; Невеский и др., 1977; Борзенкова, 1992; Lozán et al., 1996)². Что же касается абсолютных датировок, то они несколько различаются в работах разных авторов. Чаще всего нестыковки не превышают половины тысячелетия, однако иногда достигают тысячи или даже более лет. Для временного промежутка в 10–12 тыс. лет это уже вполне ощутимые расхождения. Они объясняются в основном различиями в методиках обработки материала и тем, что в разных случаях в анализе используются образцы, имеющие различное, как природное, так и антропогенное происхождение. Поскольку для целей реконструкции геологической истории региона относительная хронологическая шкала всегда важнее абсолютной, я, не анализируя причин расхождения датировок и не решая в каждом конкретном случае, какая из них более надежна, в дальнейшем пользуюсь датами, усредненными на основании использованных работ.

¹ В последние годы было опубликовано довольно много работ, посвященных геологической истории беломорского региона, однако почти все они сводятся к уточнению и детализации результатов, полученных ранее (Балуев, Журавлев, 2017; Рыбалко и др., 2017; Величко и др., 2017; Колька, Корсакова, 2017 и работы, процитированные в этих источниках).

² Относительная датировка различных событий голоценовой истории Фенноскандии поначалу базировалась на регрессиях и трансгрессиях моря. Такой подход оказался неудачным, потому что в различных морских водоемах этого региона они наступали не синхронно. Помимо этого исследователи, занимавшиеся разными морями, зачастую давали одинаковые названия морским трансгрессиям и другим событиям, случившимся в разное время. Все это приводило к серьезной путанице, поэтому, уже начиная с 70-х гг. XX столетия, для относительной датировки принято использовать климатические фазы, единые для всего северо-запада Европы и одинаковые как для моря, так и для суши. Такой подход применяется и в настоящей работе.

Фораминиферы, диатомеи и двустворчатые моллюски — основные группы, дающие фактический материал (Квасов, 1975; Джиноридзе, 1972; Говберг, 1968, 1970, 1975).

При этом следует отметить, что двустворчатые моллюски играют важную роль в изучении геологической истории Белого моря и в стратиграфическом анализе его донных осадков (Арманд и др., 1969а; Арманд, 1969; Невеский и др., 1977), так как в условиях этого водоема изо всех макробентосных форм именно они сохраняются лучше всего в субфоссильном состоянии, как это недвусмысленно следует из работ Л. И. Говберг (1968, 1970, 1975). В настоящей работе предполагается, что остальные группы заселяли Белое море сходным образом. Возможные различия описаны в предыдущей главе.

Еще С. Ловен (Lovén, 1861) обратил внимание на то, что между фаунами Белого и Балтийского морей имеется известное сходство. В особенности это касается ряда эстуарных ракообразных: близкие к ним формы встречаются и пресных водах бассейнов этих морей. В рамках данной работы нет места для изложения истории расселения этих животных, подробно рассмотренной Г. А. Виноградовым (1976); отметим только, что на основании их распространения в свое время была выдвинута гипотеза о соединении Белого и Балтийского морей в ранний постгляциальный период. Соединение это, как известно, получило название *Ловенова пролива*. Такая точка зрения господствовала в литературе до середины 60-х годов XX столетия (Гурьянова, 1948; Saugamo, 1958; Кузнецов, 1960; Лаврова, 1960; Ярвегюльг, 1962; Лаврова, Ладышкина, 1965; Алухтин и др., 1965). Споры шли лишь о том, проходил ли этот пролив через Ботнический залив, или он располагался на месте нынешнего Финского залива, Ладоги и Онеги. Идея широких и разнообразных контактов Белого моря с другими бассейнами привлекала многих исследователей. Так, например, В. В. Кузнецов (1960) постулирует целых четыре раннепостгляциальных соединения: Ловенов пролив, соединявший Белое море с Балтийским; пролив на месте рек Чижи и Чёши, отделявший Канин полуостров от материка; Горло; пролив по линии оз. Имандра — р. Кола. Все они, по его мнению, служили каналами для распространения фауны.

Когда в бассейнах рек Саблинка и Тосны были обнаружены ископаемые раковины *Portlandia arctica* (Ансберг, Знаменская, 1941), был сделан вывод о том, что этот моллюск является индикатором опресненных вод, и обитал он совместно с комплексом эстуарных ракообразных. Этому способствовало и то обстоятельство, что Н. А. Мосевич (1928), описывая *P. aestuariorum*,¹ придал

¹ *Portlandia aestuariorum* — хорошо очерченный вид, надежно отличающийся от других представителей рода особенностями роста и морфологических черт строения раковины (Наумов, 1987), микроскульптурой перистракума (*данные автора*), характерным реликтовым дизъюнктивным ареалом (Мосевич, 1928) и специфическими чертами физиологии, обеспечивающими распространение только в устьях крупных рек в струях солоноватоводных (около 20‰) глубинных противотечений (Хлебович,

этой форме статус даже не подвид, а варьетета, и это привело к представлению о том, что все представители рода солоноватоводны. В результате возникло мнение, будто весь эстуарный комплекс животных не то проник в Балтику из Арктики через Белое море, не то наоборот, и самому ему было дано название *йольдиев комплекс* (Гурьянова, 1948). Весьма убедительный критический разбор гипотезы о расселении реликтовой ледниковой фауны с помощью беломорско-балтийского соединения приведен у Л. А. Кудерского (1971), который со всей очевидностью показал, что она расселялась по пресным приледниковым водоемам, и этот процесс нельзя было бы объяснить прохождением ее через Ловенов пролив, даже если бы он действительно существовал.

На самом деле находки в районе Саблинки и Тосны принадлежат осадкам Микулинского межледникового; *Portlandia arctica* не может обитать в солоноватых водах (Наумов, 1976а, б; Бергер, Наумов, 2001), йольдией уже сто лет как не называется и в состав эстуарного комплекса ракообразных никогда не входила, и входить не могла. Так называемое *Йольдиево море* было практически пресным, никакой йольдии в нем никогда не было (Квасов, 1975), так что ничего, кроме путаницы, термин *йольдиев комплекс* с собой не принес. Обмена фаунами между Белым и Балтийским морями не могло быть хотя бы потому, что к тому времени, когда Балтика только начала осолоняться, Белое море уже вполне сложилось как морской водоем, и его фауна мало чем отличалась от современной (Квасов, 1975; «Приложение» к этой главе). К тому же высота водораздела между названными бассейнами такова, что ни при каких голоценовых изменениях уровня океана, как эвстатических, так и изостатических, он не мог быть залит морскими водами (Арманд, Самсонова, 1969). Более того, в то время, когда предполагался гипотетический обмен фаунами Белого и Балтийского морей, они были разделены ледниковым щитом (Квасов, 1975).

Уже к началу XX столетия стало совершенно понятно, что сходство фаун обоих морей ограничивается несколькими общими видами эстуарного комплекса, крайне не характерными для Белого моря, десятком литоральных форм, а также некоторым количеством общих для всей северо-западной Атлантики бореально-арктических животных и растений. Еще в 1963 г. Л. А. Кудерский, рассмотрев список этих форм, насчитывающий 26 видов, пришел к выводу о том, что ни один из них не может считаться балтийским реликтом, так как все они представляют собой широко распространенные виды, независимо заселявшие Белое и Балтийское моря в разное время. Таким образом, упомянутое сходство оказывается чисто внешним и не объясняется общим генезисом фауны и флоры. Несмотря на это концепция беломорско-балтийского соединения прочно завладела умами исследователей и вошла в бесчисленные руководства и учебники.

1996). Сведение его в синоним (Richling, 2000) с типично морским видом *P. arctica*, не выдерживающим опреснения ниже 25‰ (Наумов, 1976а, б, 2006), неправомерно.

Молчаливое сомнение в существовании Ловенова пролива высказал К. М. Дерюгин (1928), однако он не сказал об этом прямо и не посеял зерна сомнений. Во всяком случае, его ученики продолжали развивать идею о прямом обмене беломорской и балтийской фаун. Е. Ф. Гурьянова (1948) выдвигала различные гипотезы, вплоть до наличия в прошлом трансгрессий Белого и Балтийского морей, в результате которых их воды попеременно заливали одну и ту же территорию, что якобы способствовало обмену между ними фауной и флорой через реликтовые озера. Несостоятельность такого предположения убедительно показана Л. А. Кудерским (1971).

Между тем данные геологии и биостратиграфии мало-помалу накапливались, и, начиная с 60-х годов XX столетия, стало развиваться новое направление, исключавшее беломоро-балтийское соединение (Нууррә, 1963; Абрамова и др., 1967; Квасов, 1967, 1974, 1975; Квасов, Краснов, 1967; Арманд и др., 1969а, б; Арманд, Самсонова, 1969). В настоящее время стало совершенно очевидно, что морские воды не могли залить водораздел между Белым и Балтийским морями, даже принимая во внимание значительное опускание земной коры в районе Балтийского кристаллического щита под давлением ледника и значительную амплитуду голоценовых трансгрессий. Таким образом, ни геологические, ни палеолимнологические, ни фаунистические данные не дают основания считать, что в послеледниковье существовал прямой контакт между Балтикой и Белым морем.

Совершенно фантастической представляется и мысль о раннеголоценовом проливе между Мезенским заливом и Чёшской губой (Дерюгин, 1928; Кузнецов, 1960). В раннем голоцене Мезенского залива просто еще не существовало, и на его месте была суша (Невесский и др., 1977; Наумов, Федяков, 1993). Размыв берега под влиянием волновой абразии в этих местах начался много позже.

Скорее всего, пролив между вершиной Кандалакшского залива и Кольским заливом Баренцева моря по линии оз. Имандра — р. Кола, действительно, имел место в аллерёде (Квасов, 1975), хотя другие авторы держатся противоположного мнения (Армад, Самсонова, 1969). В любом случае, если он и существовал, то был наполнен практически пресной водой, так как в его районе морские отложения до сих пор не обнаружены.

Таким образом, единственным путем, по которому могло заселяться Белое море, было Горло — тот самый пролив, который и поныне связывает его с Арктическим бассейном. Это обстоятельство необходимо учитывать при рассмотрении процесса заселения Белого моря в процессе таяния ледника и в последующие эпохи.

Аллерёд (12–11 тыс. лет назад)

Сток талых вод был направлен в сторону Северного Ледовитого океана, что приводило к возникновению у краев ледниковых лопастей подпружных озер. Во время последней климатической фазы плейстоцена, *аллерёда*, такие озера образовались на месте депрессий Онежского и Двинского заливов. Сток

этих озер был направлен на север и проходил по долинам рек Северной Двины, Пинеги и Кулоя, а затем пролегал приблизительно по оси современного Мезенского залива (Квасов, 1975). В середине аллерёда подпружное озеро на месте Двинского залива исчезло, что связано, скорее всего, с тем, что отступавшая лопасть ледника сошла с Беломорско-Кулойской возвышенности, и стал возможен сток вдоль Зимнего берега Горла. Озеро на месте Онежского залива сохранялось еще некоторое время (Квасов, 1975). К концу аллерёда его сток проходил через Унскую губу, а в Горле ледник отступил настолько, что, несмотря на то, что уровень Мирового океана был все еще на 25 м ниже современного (Никифоров, 1975; Niessen, Kleiber, [2000]), в него и во впадину Двинского залива проникли морские воды (Лаврова, 1947; Квасов, 1975), что и показывают данные диатомового анализа (Джиноридзе, 1972), а также нахождение в отложениях этого времени раковинок фораминиферы *Ephidium clavatum* (Невесский и др., 1977). Соленость водоема была, по-видимому, достаточно низкой, так как среди диатомей преобладает эвригалинный вид *Coscinodiscus lacustris* var. *septentrionalis* (Джиноридзе, 1972).

Приблизительно в это же время, т. е. в конце аллерёда или начале молодого дриаса, прежде весьма активная Беломорская лопасть ледника отделилась от него и превратилась в поле мертвого льда (Бискэ, 1959; Квасов, 1975; Невесский и др., 1977)¹. Сокращение его площади привело к тому, что и на севере, возможно, образовалось подпружное озеро, которое питали талые воды, стекавшие по долине нынешней р. Варзуги (Квасов, 1975).

Свободная ото льда суша была занята заболоченной тундрой со сфагновыми мхами и карликовой березой *Betula nana* (Лебедева, 1969). Сведений о животных, обитавших в подпружных озерах, в литературе не приводится (Лаврова, 1960). Скорее всего, если они там и были, то условия этих озер не способствовали фоссилизации.

На этом заканчивается плейстоценовая история пресноводных и солоноватоводных водоемов на месте современного Белого моря и начинается история этого водоема как морского бассейна. Следовательно, возраст его равен возрасту голоцена и составляет около 11 тыс. лет.

Молодой дриас (11–10 тыс. лет назад)

Первая климатическая фаза голоцена, *молодой дриас*² (продолжительность ее около 1000 лет), ознаменовалась значительным похолоданием. Скандинавский ледовый щит стал увеличиваться в размерах и приблизительно через 200 лет после начала молодого дриаса заметно продвинулся в

¹ Многие современные авторы не разделяют этих взглядов, но и не отрицают их впрямую, что не позволяет процитировать соответствующие работы. Я опираюсь в данном случае на монографию Е. Н. Невесского с соавторами (1977), где по характеру донных отложений весьма убедительно показано существование поля мертвого льда в центре Белого моря в названный период.

² О разногласиях в названии этой климатической фазы говорилось выше, (глава 12).

сторону Белого моря. Этот период носит название *стадии Сальпаусселькя*. Во время этой стадии, продолжавшейся около 600 лет, аккумуляция воды в ледниках привела к снижению уровня Мирового океана на величину порядка 15 м (Никифоров, 1975, по данным Р. Файербриджа). Однако в конце этой климатической фазы наступило новое потепление, в результате чего ледник снова отступил, и почти на всей акватории Белого моря всплыл донный лед (Невесский и др., 1977), за исключением поля мертвого льда, располагавшегося в центре водоема и занимавшего практически весь Кандалакшский желоб (Квасов, 1975; Невесский и др., 1977). Зная величину прогиба земной коры в районе Белого моря в ту эпоху и учитывая уровень Мирового океана, несложно рассчитать, что толщина ледяного острова должна была составлять не менее полукилометра, иначе он неминуемо должен был всплыть, однако это произошло много позже.

Есть основания считать, что вершина Кандалакшского залива на этой стадии по линии оз. Имандра — долина р. Колы соединялась узким протоком с Баренцевым морем (Квасов, 1975). Это был очень мелководный пролив, заполненный или совершенно пресными или крайне слабо минерализованными водами (Федоров, 1967; Арманд и др., 1969б).

Субфоссильные раковины двусторчатых моллюсков в донных отложениях этого времени не найдены. Только в их самых верхних слоях обнаруживаются раковины *Portlandia aestuariorum* в районе Двинского залива и вблизи современной губы Колвицы (Невесский и др., 1977). По данным В. В. Хлебовича моллюски этого вида при солености 10‰ не активны, но с повышением ее до 20‰ открывают створки (Khlebovich, 1996). С другой стороны, за пределами эстуариев с их низким содержанием солей они не встречаются. Это говорит о слабой минерализации вод Белого моря во времена молодого дриаса. М. А. Лаврова (1960) предложила называть поздне-дриасовый водоем на месте Белого моря *морем Портландия*, ссылаясь на находки в соответствующих горизонтах раковин *P. arctica*. Скорее всего, это основано на ошибочном определении, так как в процессе последующих исследований (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970) находки этого вида не подтвердились, да и гидрологические условия того времени не дают основания полагать, что этот морской моллюск, не встречающийся при низких соленостях, мог его колонизировать¹. Предположение о слабой минерализации подтверждается и тем, что диатомовые водоросли были представлены солоноватоводными формами (Джиноридзе, 1972). Тем не менее, море уже начало осолоняться, причем сразу все. Об этом свидетельствует то обстоятельство, что солоноватоводные диатомеи этого возраста найдены и в Двинском, и в Онежском, и в Кандалакшском заливах (в понимании Лоции Белого моря).

¹ Определения субфоссильных раковин моллюсков из материалов М. А. Лавровой, скорее всего, были сделаны Е. Ф. Гурьяновой, которая, основываясь на работе Н. А. Мосевича (1928), считала *Portlandia aestuariorum* вариантом *P. arctica* и склонялась к мнению о том, что обе эти формы, скорее, эстуарные, чем морские.

Об этом же говорят и находки фораминифер (Невеский и др., 1977). Начавшееся на всей акватории осолонение моря свидетельствует о том, что огромный айсберг, лежавший на дне Кандалакшского желоба, уже со всех сторон был окружен водой.

Наземная растительность, судя по данным пыльцевого анализа, мало чем отличалась от той, которая присутствовала в этих местах в аллерёде (Лебедева, 1969). Можно полагать, что в тундре, окружавшей море Портландия, уже водились северные олени, так как в середине молодого дриаса на берегах р. Кеми отмечены первые мезолитические стоянки, которые обычно приписывают самодийским племенам, кочевавшим за стадами этих животных (Савватеев, 1983; Лобанова, 2005).

Для того чтобы проследить процесс колонизации двустворчатыми моллюсками морского водоема, едва народившего на месте нынешнего Белого моря, необходимо хотя бы приблизительно воссоздать его гидрологический режим (Наумов, 2006). Для этого в первую очередь нужно понять, какие условия были тогда в Горле. Уровень воды в Мировом океане был, как уже сказано, ниже современного приблизительно на 25 м. Правда, земная кора в районе Балтийского кристаллического щита была еще сильно опущена (Арманд, Самсонова, 1969). Раньше предполагалось, что если в районе Кандалакши тектоническое поднятие составляет около 160 м (Арманд, Самсонова, 1969), то через Горло проходит нулевая изобазы (Лаврова, 1960). Впоследствии, однако, было показано, что это не так, и тектоническое поднятие в этом районе составило около 65 м (Кошечкин, 1979). Таким образом, нетрудно рассчитать, что с учетом изостатического и эвстатического изменения уровня моря, глубина порога Горла к концу молодого дриаса составляла порядка 80 м. Несмотря на то, что северная часть Горла была тогда, скорее всего, несколько уже, чем сейчас¹, есть основания полагать, что интенсивность течений в Горле была тогда ниже, чем в современную эпоху. Слабее должно было быть выражено и турбулентное перемешивание воды в этом проливе.

Компенсационное противотечение Дерюгина должно было так же, как и сейчас, проходить в придонных слоях Горла вдоль Терского берега. Оно несло холодную и соленую баренцевоморскую воду², которая, втекая в Белое море, сразу вступала в контакт с пресной талой водой и должна была вытеснять ее наверх как менее плотную. Вдоль северной стороны ледяного острова уже должен был существовать проток, так как в донных отложениях конца молодого дриаса повсюду преобладают морские диатомеи (Невеский и др., 1977), что указывает на интенсивное осолонение водоема. Понятно, что быстрое изменение солевого режима могло иметь место, только если существовала

¹ Довольно обширное мелководье на участке между д. Инцы и м. Абрамовским, возможно, возникло позже за счет интенсивного волнового размыва берега, как это показано для Мезенского залива (Невеский и др., 1977).

² Баренцево море к этому времени уже совершенно очистилось ото льда и было полносоленым (Квасов, 1975).

хорошо развитая система циркуляции вод, позволявшая свободно обмениваться большим объемам воды и энергично выносить талую воду, в изобилии поступавшую как с берега, так и с поля мертвого льда в центре моря.

Таким образом, надо полагать, что уже с самого начала своего существования Белое море было стратифицированным: на поверхности его располагался слой несколько осолоненной, а, может быть, и совсем пресной талой воды, в то время как на глубине присутствовали слегка опресненные и холодные воды, принесенные течением Дерюгина. Вероятно, эта вода, циркулируя вокруг поля мертвого льда, препятствовала его теплообмену с талой водой, замедляя его таяние, наподобие того, как течение Западных Ветров способствует сохранению холодного климата в Антарктиде. И все же это поле, скорее всего, понемногу таяло, поэтому соленость вблизи него даже на глубине должна была быть несколько ниже, чем во всем остальном глубинном слое вод.

Пролив между берегом и северной частью ледяного поля, скорее всего, был неширок, и течение в нем, по-видимому, должно было быть весьма быстрым. Во всяком случае, вдоль берега соленая вода, возможно, могла подходить к самой поверхности, а чем дальше к центру моря, тем толще становился слой пресной воды. Можно думать, что в этом проливе так же, как и в Горле, из-за интенсивных течений зимой могло не возникать ледового покрова, хотя, судя по осадкам, на большей части поверхности моря он держался круглый год (Невесский и др., 1977).

Обратно вода текла по обширному мелководью, располагавшемуся на значительной территории современной Карелии и захватывавшему Онежский залив, принимая в себя огромный пресный сток. Течение здесь должно было быть много спокойнее, чем на севере моря, и многолетние льды, скорее всего, подступали к самому берегу. Здесь слой пресной воды должен был быть много толще, а в районе границы между Онежским и Двинским заливами, где ледяная глыба подходила к берегу довольно близко, выход нижнего слоя относительно соленых вод был, вероятно, затруднен, поэтому можно думать, что Двинский залив был опреснен тогда больше других. Предполагаемое строение водной толщи Белого моря в конце молодого дриаса показано на рис. 58.

Д. Д. Квасов (1975, рис. 46) показывает, что Двинский залив в молодом дриасе был заполнен полносолеными водами, в отличие от всей внутренней части моря, где он отмечает воды опресненные. В тексте он указывает, что «морская граница в Беломорской котловине находилась довольно высоко, но море первоначально, под влиянием мертвого льда, занимавшего центральную часть котловины, было опресненным, а в отдельных районах фактически пресным» (op. cit., с. 178). На первый взгляд такое мнение противоречит высказанной выше гипотезе, однако это не так. Придонные слои вод Двинского залива, непосредственно связанного с Горлом, несомненно, имели достаточно высокую соленость, а поверхностные, формировавшиеся сильно опресненным стоком из внутренних частей моря и принимавшие в себя бе-

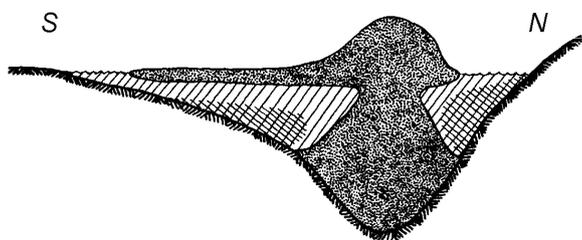


Рис. 58. Предполагаемая структура беломорских вод в молодом дриасе на вертикальном разрезе через центральную часть моря в направлении с севера на юг. *Косая штриховка* — пресные и солоноватые воды, *двойная штриховка* — морские воды. *Отточием* показан лед. По: Наумов, Федяков (1993).

вывала стоковое течение Тимонова, идущее вдоль Зимнего берега. Воды его, особенно на поверхности, должны были быть сильно опреснены.

Береговой сток в те времена был, несомненно, много интенсивнее, чем сейчас, так как быстро разрушающийся ледник был обильным источником талой воды, поэтому течение Тимонова неминуемо должно было быть более мощным, чем сейчас. Следовательно, и компенсационное противотечение (течение Дерюгина), скорее всего, было интенсивнее, чем в настоящее время. Это, в свою очередь, должно было приводить к тому, что поступление баренцевоморской воды в Белое море было больше, чем сейчас. Из этого следует почти парадоксальный вывод — чем больше поступало в море пресной воды, тем быстрее оно осолонялось.

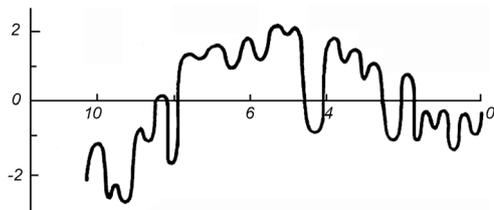


Рис. 59. Летние отклонения температуры в Карелии на широте Белого моря (62÷63°N) на протяжении голоцена.

По оси абсцисс — время, тыс. лет назад; по оси ординат — отклонение температуры, °С; 0°С — современная среднелетняя температура. По: Климанов, Елина, 1984.

реговой сток с Летнего и Зимнего берегов, включая Северную Двину, должны были весьма интенсивно опресняться. Нет сомнений, что соленость как поверхностного, так и глубинного слоев граду-

ально падала вдоль оси циркуляционного течения по мере удаления от Горла и приближения к Двинскому заливу. В этом заливе и формировалась та вода, которая образо-

вывала стоковое течение Тимонова, идущее вдоль Зимнего берега. Воды его, особенно на поверхности, должны были быть сильно опреснены.

Предлагаемая реконструкция гидрологической структуры Белого моря в молодом дриасе не может быть проверена ископаемым материалом, так как эвригалинные диатомовые водоросли могут обитать в широком диапазоне солености, а останки многоклеточных бентосных организмов пока не обнаружены в осадках соответствующего возраста. Тем не менее, современное пространство эстуарного комплекса ракообразных¹ легко объ-

¹ Этот комплекс, одним из основных видов которого является *Saduria entomon*, в литературе, посвященной Белому морю, часто называют *йольдиевым* (Гурьянова, 1948). Это название еще менее удачно, чем термин *Йольдиево море*, прежде всего по-

ясняется с помощью предложенной гипотезы. Поскольку этот комплекс распространялся по системе эстуариев, то он не мог проникнуть в Белое море с течением Дерюгина, имевшего для этого слишком высокую соленость. Следовательно, нет оснований ожидать, что он встретится в эстуариях даже таких крупных рек, как Варзуга или Онега. Так и есть на самом деле — названный комплекс обнаружен пока только в эстуариях рек Северной Двины и Мезени (Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1957; Наумов и др., 1986а; Луканин и др., 1995а, б). Очевидно, что виды этого комплекса обитают там со времен молодого дриаса, а, скорее, даже с конца аллерёда, так как уже в молодом дриасе система эстуариев вдоль восточного берега Белого моря начала разрушаться, и к его концу вдоль всего побережья установился морской режим. Следовательно, попасть в эстуарии Северной Двины и Мезени эстуарные ракообразные могли только в конце аллерёда — начале молодого дриаса, а вот во внутренние части моря проникнуть они уже не могли, так как в этом случае они должны были бы распространяться либо с высокосоленным течением Дерюгина, либо против сильного и недостаточно опресненного сточного течения из Онежского залива. Все это, хотя и косвенно, но все же свидетельствует в пользу выдвинутой гипотезы структуры вод и характера водообмена Белого моря в молодом дриасе. Выдвинутая гипотеза может быть проверена с помощью молекулярных методов, но пока это еще не сделано.

Пребореальная климатическая фаза (10–9 тыс. лет назад)

Начавшееся в конце молодого дриаса потепление (рис. 59) заметно усилилось в следующую, *пребореальную* климатическую фазу (Лебедева, 1969), продолжительность которой также составляет около 1000 лет. В Белом море начало этой фазы совпало с некоторым снижением уровня моря, которое принято называть *Литториновой регрессией* (Лаврова, 1960). Это название столь же неудачно, сколь и обсуждавшийся выше термин *Йольдиево море*, так как служит источником путаницы из-за того, что одна из более поздних стадий развития Балтики носит название *Литторинового моря* (см. «Приложение» к этой главе), поэтому лучше избегать этого названия и говорить о *пребореальной регрессии*. Чтобы не возвращаться к этому вопросу в дальнейшем, отмечу, что и практически все названия последующих беломорских трансгрессий — *фолас*, *тапес I*, *тапес II*, *тривия* и *острея* (Лаврова, 1960) — также нельзя признать неудачными, так как ни один из тех моллюсков, которые дали имена этим трансгрессиям, никогда не обитал в Белом море.

Начавшееся потепление привело к тому, что объем ледников сильно сократился, поступление воды в океан усилилось, и началось эвстатическое

тому, что никакая йольдия в него не входит, да и входить не могла. Кроме того, он был предложен в то время, когда беломоро-балтийское соединение считалось несомненным фактом и постулировалось заселение Белого моря через Балтийское, т. е. считалось, что йольдиев комплекс проник в Белое море из Йольдиева моря. Теперь, когда неопровержимо доказана ошибочность этих взглядов, термина *йольдиев комплекс* следует избегать.

поднятия его уровня. В результате кратковременная пребореальная регрессия сменилась нижнебореальной трансгрессией, причем ее максимальный уровень, возможно, даже превышал современный (Лаврова, 1960). Поэтому, несмотря на интенсивное тектоническое поднятие, береговая линия располагалась в основном выше современной, и значительная часть территории нынешней Карелии и обширные участки южного побережья Кольского полуострова между губами Порья и Колвица все еще находились под водой. Между тем на месте кутовых участков Онежского и Двинского заливов (в понимании Лоции Белого моря) была суша (Квасов, 1975).

Поле мертвого льда в центре моря сохранялось практически в неизменном виде (Невесский и др., 1977), однако поверхность воды почти повсюду освободилась от многолетних льдов; исключение составлял только Кандалакшский залив, где еще оставались ледовые поля, хотя и сократившиеся в размерах (Невесский и др., 1977). Размыв берега в районе Мезенского залива только еще начинался (Невесский и др., 1977), и на его месте, скорее всего, возникла узкая и длинная Мезенско-Кулойская губа, по-видимому, представлявшая собой совместный эстуарий Мезени и Кулоя.

Общий характер гидрологического режима, надо полагать, мало изменился со времен молодого дриаса, однако поверхностный опресненный слой воды, скорее всего, прогревался летом до температуры не менее 10°C, а его соленость достигала 13–15‰. Такой вывод можно сделать на основании того, что в беломорских отложениях середины пребореали появляются раковины *Mytilus edulis* (Говберг, 1970; Невесский и др., 1977). Донные осадки этого времени содержат и раковины *Portlandia arctica* (Говберг, 1970; Невесский и др., 1977). Это говорит о том, что глубинные воды уже тогда имели соленость не менее 28‰ и в течение круглого года не прогревались до температуры, сколько-нибудь значительно превышающей 0°C. При этом можно предполагать, что воды Горла тоже были стратифицированы по температуре и солености, иначе остается непонятным, каким образом портландия и мидия могли проникнуть в Белое море практически одновременно (см. ниже).

По берегам Белого моря повсюду сокращалось пространство, занятое тундрой, которую интенсивно вытесняли леса, сперва березовые, а затем сосновые (Лебедева, 1969).

Раковины первого вида двустворчатых моллюсков, обнаруживаемые в донных осадках Белого моря, принадлежат *Portlandia aestuariorum* (Невесский и др., 1977). Этот единственный вид, появляющийся в отложениях ранней пребореали, не входит в состав современной беломорской малакофауны, хотя в литературе есть неясные указания на то, что в устье Северной Двины можно встретить живых портландий (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1928). Надежные подтверждения этим сообщениям отсутствуют; соответствующих экземпляров в коллекциях Зоологического института нет; поиски, предпринятые автором, не привели к положительным результатам, так что со значительной долей вероятности можно утверждать, что в настоящее время этого вида в фауне Белого моря нет.

Нахождение субфоссильных раковин этого моллюска на мелководьях (в терминах Лоции Белого моря) Двинского, Кандалакшского и Онежского заливов (Авилов, 1956; Невеский и др., 1977) свидетельствует о начале интенсивного осолонения Белого моря на всей акватории. Этот мелководный эстуарный вид, скорее всего, лишенный пелагической личинки, мог проникнуть в Белое море только с востока, так как все виды этого рода — эндемики Арктики. Можно предположить, что он расселялся вдоль восточного берега Горла, причем отсутствие пелагической стадии позволило ему преодолеть этот пролив против стокового течения Тимонова достаточно быстро.

Истинно морские — арктический (*Portlandia arctica*) и бореальный атлантический (*Mytilus edulis*) — виды относятся к числу первых, обнаруживаемых среди ископаемых останков многоклеточных бентосных организмов в донных отложениях Белого моря (Невеский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970). Они проникли сюда в конце пребореальной климатической фазы (Невеский и др., 1977). Очевидно, что первый из них, будучи эндемиком высокой Арктики, проник в Белое море тем же путем, что и *Portlandia aestuariorum*, т. е. с востока, и распространялся против течения Тимонова. Что же касается второго, то этот бореальный вид мог придти только с запада и осваивать Белое море, расселяясь в прибрежной полосе вдоль течения Дерюгина. Этому обстоятельству, несомненно, способствовало то, что мидия имеет планктонную личинку. Тот факт, что эти два вида проникли в Белое море практически одновременно, говорит о том, что воды Горла были в то время стратифицированы, по крайней мере, по температуре. Впрочем, достаточно вероятно и соленостная стратификация. При этом, применяя принцип актуализма, можно утверждать, что соленость на поверхности не опускалась ниже 13‰, а на глубине — ниже 25‰, причем придонные слои воды в течение круглого года оставались весьма холодными. Эти предположения обусловлены экологическими особенностями названных видов. При этом необходимо помнить, что в начале бореали среднелетние температуры были приблизительно на 1°С ниже, чем сейчас (см. рис. 59). Порог Горла был в это время около 90 м глубиной, что нетрудно рассчитать по данным Б. И. Кошечкина (1979). Надо полагать, что это в сочетании с тем, что глубины моря были заняты мертвым льдом, приводило к тому, что граница между глубинными холодными и солеными и поверхностными прогреваемыми и опресненными водами проходила в то время существенно выше, чем теперь (трудно сказать, насколько именно). Во всяком случае, портландия встречается до сих пор в ряде мелководных губ с порогом на входе, причем глубина этих губ в начале бореали в среднем не превышала 60—75 м. Кроме того, по данным Л. И. Говберг (1968) этот вид встречался в северной и центральной частях достаточно мелководного Онежского залива (южная его часть по данным Д. Д. Квасова (1975) тогда еще не была залита морскими водами). Можно считать, что эта мелководная форма вначале и заселяла только свойственные ей в Арктике глубины, а глубоководную часть Бассейна освоила значительно позже, уже после того, как растаяло поле мертвого льда. Таким образом, правильнее, по-видимому, думать, что *Port-*

landia arctica в мелководных губах встречается в своем исходном местообитании, а глубины Бассейна заняты ею вторично, и там этот вид сохраняется в качестве ледникового реликта, причем, судя по низким биомассам, пребывает в несколько угнетенном состоянии, так как вынужден обитать на не подходящих для него тонких пелитовых илах.

Бореальная климатическая фаза (9–7 тыс. лет назад)

Потепление продолжалось в течение всей следующей, *бореальной*, климатической фазы (см. рис. 59), продолжительность которой составила около 2000 лет. Во время этой фазы окончательно разрушился Скандинавский ледник (Лаврова, 1960), исчезли последние ледовые поля в Кандалакшском заливе, и сохранилось только поле мертвого льда в центре (Невеский и др., 1977); впрочем, и оно таяло (Квасов, 1975). Сохранению этого поля, согласно высказанному выше предположению, вероятно, способствовала циркуляция вокруг него холодных зимних вод Горла, игравших роль буфера и препятствовавших теплообмену между мертвым льдом и прогревавшимися прибрежными водами. Летнее повышение температуры поверхностных вод, начавшееся еще в пребореали, должно было вызвать ускорение процессов таяния ледяного поля, по крайней мере, на поверхности. К концу бореали толщина поля мертвого льда уменьшилась настолько, что оно, наконец, всплыло (Невеский и др., 1977), что должно было повлечь за собой существенные изменения гидрологического режима Белого моря и радикально изменить характер его водообмена с Баренцевым. Теперь холодные зимние воды, формировавшиеся в Горле, получили возможность стекать в глубоководную котловину, а вокруг всплывшей глыбы льда, вероятно, стало циркулировать (во всяком случае, в летнее время) относительно теплое поверхностное течение. Это вызвало быстрое разрушение айсберга, и в следующую климатическую фазу его влияние на донные осадки уже не обнаруживается (Невеский и др., 1977).

Тектоническое поднятие продолжалось приблизительно с прежней интенсивностью (Арманд, Самсонова, 1969; Кошечкин, 1979), и поэтому, несмотря на несколько следовавших друг за другом трансгрессий, площадь залитой морской водой территории нынешней Карелии постепенно сокращалась, а очертания береговой линии все больше и больше приближались к современным.

На суше продолжалось сокращение площади, занятой тундрой, расширялись березовые и сосновые леса; впервые в отложениях отмечена пыльца ели и ольхи (Лаврова, 1960).

В средней бореали, несмотря на значительное похолодание (среднелетние температуры были ниже современных на 2°C; см. рис. 59), в Белое море проникает еще 3 вида: *Yoldia hyperborea*, *Crenella decussata* и *Macoma calcarea*, а с верхней бореали, когда летняя температура приблизилась к нынешней, встречаются еще 2 — *Hiatella* sp. и *M. balthica* (Невеский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970). Все эти виды, за исключением, возможно, *Yoldia hyperborea*, обладают пелагическими личинками и в настоящее время относительно широ-

ко распространены на мелководьях, хотя ни один из них не встречается в южной части Онежского залива (Наумов, 2006). Возможно, это связано с тем, что, поскольку морские воды проникли туда позже, необходимые для этих видов гидрологические условия там так и не сформировались. Можно думать, что эти виды прошли тем же путем и способом, что и *Mytilus edulis*. Не исключено, что *Yoldia hyperborea*, наличие у которого пелагической личинки не доказано, вселялся в Белое море путем, близким к пути порландии. Современные ареалы этих видов сходны с той разницей, что в Белом море йольдия — вид более мелководный.

Атлантическая климатическая фаза (7–5 тыс. лет назад)

Наступившую после бореали *атлантическую* климатическую фазу, продолжавшуюся около 2000 лет, часто называют *периодом климатического*, или *температурного оптимума*. Действительно, за всю голоценовую историю северо-запада Европы это было самое теплое время (см. рис. 59) (Лебедева, 1969; Климанов, Елина, 1984; Борзенкова, 1992). Оно ознаменовалось тем, что на берегах Белого моря практически исчезла тундра, которую сменили сосновые и широколиственные леса, так что общий ландшафт напоминал тот, который теперь мы видим в средней полосе (Лебедева, 1969). После разрушения поля мертвого льда в Кандалакшском желобе неминуемо должен был установиться тот гидрологический режим и тот тип водообмена, который мы знаем по современной эпохе. Это косвенно подтверждается данными Х. М. Саидовой (2017) по которым современный термогалинный режим сформировался в придонном слое беломорских вод около 4.5 тыс. лет назад. Следовательно, зимы были все же достаточно холодными, и горловские воды остужались зимой до очень низкой температуры. Таким образом, потепление коснулось, скорее всего, только летнего сезона, который был, возможно, к тому же продолжительнее, чем сейчас, а это значит, что климат носил несколько более континентальный характер. Тем не менее, есть основания полагать, что поверхностные воды были и теплее, и, возможно, солонее, чем в настоящую эпоху. Во всяком случае, раковины моллюсков этого времени крупнее и толще, чем современные раковины тех же самых видов (Говберг, 1968, 1970; Невеский и др., 1977; наблюдения автора).

Береговая линия в Кандалакшском заливе и Бассейне, хотя и приблизилась к современной, но все еще была заметно выше, чем теперь (Арманд, Самсонова, 1969). В кутах Онежского и Двинского заливов море, напротив, наступало на сушу (Квасов, 1975). Продолжалось и интенсивное размывание берега в районе Мезенско-Кулойской губы (Невеский и др., 1977) и Конушинского берега. По-видимому, это обеспечивалось, с одной стороны, мощным береговым стоком, а с другой — волновой абразией.

Особенно интенсивная инвазия бореальных и бореально-арктических видов проходила во время атлантической климатической фазы, когда летние температуры превышали современные сначала на 1°C, а к концу ее — на 2°C. Порог Горла в течение всей атлантики имел глубину около 70 м, как неслож-

но рассчитать по материалам Б. И. Кошечкина (1979), так что его гидродинамический режим неминуемо должен был быть ослаблен. За время голоценового климатического оптимума Белое море освоили *Nuculana pernula*, *N. minuta*, *Chlamys islandica*, *Heteranomia squamula*, *Elliptica elliptica*, *Tridonta borealis*, *Nicania montagui*, *Thracia myopsis*, *Axinopsida orbiculata*, *Serripes groenlandicus* и *Arctica islandica* (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970). Из них не имеющие пелагических личинок нукуляниды и астартиды в настоящее время в основном распределены равномерно по всему морю, в отличие от остальных видов этой волны вселения, которые избегают Бассейна.

Суббореальная климатическая фаза (5–3 тыс. лет назад)

Пять тысяч лет назад, с началом *суббореальной* климатической фазы, на севере Европы наступило резкое похолодание (см. рис. 59). Находки двустворчатых моллюсков в осадках этого времени немногочисленны, а в некоторых районах Белого моря и вообще отсутствуют (Невесский и др., 1977). Не исключено, что это оказалось результатом снижения летней температуры поверхностных слоев воды. При этом термический и соленостный режим глубинных вод, скорее всего, должен был оставаться неизменным.

Береговая линия еще больше приблизилась к современной, однако была все еще выше нее, особенно в куту Кандалакшского залива, где идет наиболее интенсивное тектоническое поднятие (Арманд, Самсонова, 1969; Кошечкин, 1979). По-видимому, к концу этой фазы Мезенско-Кулойская губа расширилась настолько, что уже превратилась в Мезенский залив. Во всяком случае, так получается по реконструкции, основанной на предположении, что скорость абразии берега в этом районе не менялась на протяжении всего голоцена (Наумов, Федяков, 1993). Если это верно, то к концу суббореали на большей части Мезенского залива установился морской режим, и он мог быть заселен морской фауной, а эстуарный комплекс должен был сохраняться, как и сейчас, только в самом устье р. Мезени. Впрочем, не исключено, что тогда она еще имела общее устье с р. Кулоем.

Широколиственные леса отступили от беломорских берегов к югу, и ландшафт приблизился к современному (Лебедева, 1969). Фауна наземных позвоночных, а также морских птиц и млекопитающих в этот период была уже вполне современной, как об этом свидетельствуют многочисленные петроглифы на реке Выге, относящиеся именно к этому времени (Савватеев, 1983; Лобанова, 2005).

На рубеже атлантики и суббореали наступило сильное, хотя и кратковременное похолодание (см. рис. 59), которое вызвало угнетение малакофауны на всей акватории моря (Невесский и др., 1977). Кроме того, скорее всего, в Горле установился гидродинамический режим, близкий к современному из-за его сильного обмеления. В результате со времени суббореальной климатической фазы наблюдается резкое снижение интенсивности освоения Белого моря двустворчатыми моллюсками, несмотря на наступившее вскорости потепление (см. рис. 59), во время которого летние температуры чаще всего

превышали современные в среднем на полтора градуса (см. рис. 59). В этот период мы встречаем в отложениях три новых вида: *Musculus laevigatus*, *M. niger* и *Pandora glacialis* (Невеский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970). Названные виды лишены пелагических личинок, и два из них широко распространены по всему морю.

Субатлантическая климатическая фаза (3–0 тыс. лет назад)

Три тысячи лет назад наступила современная климатическая фаза, которая носит название *субатлантической*. Она принесла с собой умеренное потепление (Лебедева, 1969). Описывать ее нет большого смысла, так как, начиная с этого времени, Белое море представляет собой вполне современный и хорошо известный нам водоем. В отложениях этой климатической фазы появляется еще 6 видов: *Leionucula bellotti*, *Musculus corrugatus*, *Modiolus modiolus*, *Dacrydium vitreum* и *Clinocardium ciliatum* (Невеский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970). Указанные формы вселялись в Белое море в условиях, близких к современным, но большинство из них теперь в Горле не найдены. Это свидетельствует о том, что в своем окончательном виде гидрологический режим пролива сложился относительно недавно. Интересно, что и в этом случае формы, лишённые пелагических личинок, распространены в Белом море шире, чем те, у которых такие личинки имеются.

В течение всей субатлантики средневековые температуры были в основном на полградуса ниже современных (см. рис. 59), и только в самое последнее время установился нынешний климат. В целом можно сказать, что стабильные климатические условия, продолжавшиеся тысячу лет и более, наблюдались в истории Белого моря всего трижды. Это — теплые времена первых трех четвертей атлантики и второй половины суббореали, а также холодная вторая половина субатлантики, причем на нее приходится и потепление викингов, и малый ледниковый период, последовавший за ним (начало II тысячелетия новой эры) с их довольно значительными температурными колебаниями (см. рис. 59).

Незначительные флуктуации климатических условий наблюдаются и сейчас. Вяло идет слабое потепление, начавшееся приблизительно около 100 лет назад, но на гидрологический режим Белого моря оно практически не оказывает влияния. Причина заключается в том, что потепление вызвано атмосферными явлениями в районе Атлантики (Толстикова, 2016), а беломорские воды имеют арктическое происхождение (Шокальский, 1917; Наумов, Федяков, 1991), о чем подробно говорилось в главе 6. Именно поэтому если и обнаруживается связь между обилием беломорских организмов и климатическими изменениями, она коррелирует не с атлантическим, а с арктическим индексом (Наумов и др., 2009; Халаман, Наумов, 2009). Попытки связать динамику сообществ обрастания Онежского залива с температурным трендом воздуха в Архангельске, предпринятые Е. Л. Яковисом с соавторами (Yakovis et al., 2013) бесперспективны и в принципе не могут описать процессов, протекающих в Белом море.

Если считать, что в течение всего голоцена в субфосильном состоянии сохранялась одинаковая доля видов, то получается, что к этому времени малакофауна Белого моря сформировалась на 67%. Надо полагать, что и другие группы вселялись в Белое море сходным образом, так что с известной осторожностью можно предполагать, что за первые 4–5 тысячелетий существования Белого моря как морского водоема его общий фаунистический облик сформировался на две трети. Это означает, что и все остальное время продолжается процесс его освоения все новыми и новыми формами, однако с несколько меньшей интенсивностью, чем в первые пять тысячелетий.

Динамика процесса заселения Белого моря двустворчатыми моллюсками приведена на рис. 60. Видно, что этот процесс имел два пика (Наумов, 2006)

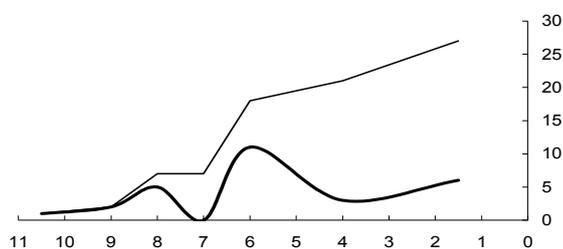


Рис. 60. Динамика заселения Белого моря двустворчатыми моллюсками. По: Наумов, 2006. Тонкая линия – кумулята числа вселявшихся видов, толстая линия – число вселявшихся видов. По оси абсцисс – время, тыс. лет. назад; по оси ординат – число видов.

из которых первый приходится на бореаль, а второй – на атлантику, причем наибольшая интенсивность заселения моря новыми видами приходится на эту вторую климатическую фазу (7–5 тыс. лет. назад), отвечающую температурному оптимуму. Этому немало должно было способствовать то обстоятельство, что как в бореали, так и в атлантике порог Горла был много ниже современного, так что гидрологический режим этого

пролива был в эти климатические фазы много мягче, чем сейчас. Можно предполагать, что в течение обеих этих фаз воды Горла были стратифицированы по температуре и солености, а турбулентные токи воды сильно ослаблены по сравнению с современными, что способствовало осадконакоплению и позволяло проникать в Белое море инфаунным видам.

Процесс заселения Белого моря, скорее всего, замедлился, по крайней мере, по двум причинам. Во-первых, проникновение большинства организмов из Баренцева моря затруднено из-за своеобразного гидродинамического режима Горла, препятствующего обмену фаунами (Дерюгин, 1928; Наумов, Федяков, 1991, б; Наумов, Гонтарь, 2004). Во-вторых, надо полагать, что вновь проникающим видам становится все труднее и труднее преодолевать конкуренцию со стороны давно и прочно натурализовавшихся форм, образующих устойчивое сообщество.

Можно предположить, что отсутствие в Горле видов рода *Musculus* связано тем или иным способом с особенностями их размножения, причем они исчезли в этом проливе после того, как в нем установился современный гидродинамиче-

ский режим, т. е. и эти виды, скорее всего, изолированы в Белом море около 4–5 тыс. лет.

Формирование фауны ковшовых и лагунных губ

Показанное выше сходство в зональности и распределении донного населения ковшовых и лагунных губ и внутренних районов Белого моря в целом позволяет предполагать и близость основных черт формирования фауны этих акваторий. Оставляя в стороне события, предшествовавшие последнему оледенению, обратимся к рассмотрению истории современной фауны названных губ. Так как в геологическом отношении губа Колвица изучена наиболее детально, то рассмотрим этот процесс на ее примере.

Во время Валдайского оледенения в губе Колвице, как и на всей акватории Белого моря, располагался шельфовый ледник, уничтоживший всю морскую фауну Микулинского межледниковья. Непосредственно перед освобождением Колвицы ото льда, приблизительно 12 тыс. лет назад, толщина глетчера в районе губы составляла, судя по расположению плеча трога, 400–500 м. Вероятно, именно в это время за счет осцилляции отступающего ледника сформировалась краевая морена, образующая входной порог. К концу аллерёда в районе Колвицы существовал пресноводный ледниковый водоем, оставивший на высоте около 140 м над современным уровнем моря береговую террасу (Арманд, Самсонова, 1969). В молодом дриасе на месте губ Колвица и Порья существовал пролив, входными мысами которого, с одной стороны, служили Турий и Педунов, а с другой — Колвица и Дмитриев (Кошечкин, 1979). Горный массив в районе мыса Дмитриева представлял собой остров. Этот пролив сохранялся в течение всего молодого дриаса, когда, судя по данным диатомового анализа (Невесский и др., 1977), в район Колвицы начали поступать морские воды. По мнению тех же авторов, вплоть до конца пребореали здесь был покрытый плавающим льдом очаг ледниково-морского осадконакопления.

Режим приледниково-морского бассейна сменился морским лишь во второй половине пребореали (Евзеров и др., 1976). В отложениях Колвицы, датированных концом этой климатической фазы, появляются двустворчатые моллюски (Невесский и др., 1977). К этому времени в юго-восточные районы Белого моря уже проникли *Portlandia aestuariorum*, *P. arctica*, *Mytilus edulis*, *Macoma balthica* и *Hiatella* sp. (Лаврова, 1960; Говберг, 1970). Названные моллюски проникали в Белое море в три приема (см. выше, а также: Федяков, 1986).

Первый этап связан со временем проникновения *Portlandia aestuariorum* как представителя эстуарно-арктического комплекса. По данным И. К. Авилова (1956) этот вид обнаружен в отложениях мелководий Двинского и Онежского заливов начала пребореали. Створки *P. aestuariorum* из осадков Кандалакшского залива датируются уже серединой пребореали (Невесский и др., 1977). К сожалению, недостаток фактических данных не позволяет судить, проник ли эстуарно-арктический комплекс в район губы Колвица.

Второй этап начинается с середины—конца пребореали. Этим временем датированы ископаемые останки типично морского арктического вида *Portlandia arctica* и эврибионтного литорального бореального моллюска *Mytilus edulis*. Поскольку в настоящее время эти два вида никогда не встречаются в одном и том же биотопе, нет оснований предполагать их совместное проживание в прошлом. Как известно, в современных климатических условиях гидрологический режим Белого моря характеризуется резкой летней стратификацией вод по температуре. Именно эта стратификация и позволяет существовать как арктическим, так и бореальным видам. Как уже говорилось выше, одновременное проникновение порландии и мидии может свидетельствовать о том, что подобная стратификация имела место и в прошлом.

В Колвице названные моллюски начинают появляться лишь с конца пребореальной климатической фазы (Невеский и др., 1977). Можно представить себе следующие пути проникновения этих видов в губу. Мидия как вид, способный выдерживать значительное опреснение так же, как и *Portlandia aestuariorum*, могла обитать на прибрежном мелководье в области смешения талых и морских вод. Проникая в Белое море из Горла и распространяясь на северо-запад вдоль Терского берега, она заселила Колвицу по не существующему ныне проливу, о котором говорилось выше. Размножение мидий происходит при температуре не ниже 10° (Максимович, Ведерников, 1986). Ясно, что такие температуры выходят за пределы толерантного диапазона большинства видов эстуарно-арктического комплекса. Таким образом, если *P. aestuariorum* и обитала в Колвице, то к началу бореальной климатической фазы она должна была исчезнуть. Что касается *P. arctica*, не выдерживающей высоких температур и низких соленостей, то она не могла попасть в губу по мелководному проливу оз. Колвицкое — губа Порья. Следовательно, этот вид заселил исследуемый район со стороны кута Кандалакшского залива. Таким образом, *Mytilus edulis* и *Portlandia arctica* проникли в Колвицу, как и в Белое море (см. выше, а также: Федяков, 1986), одновременно, но с разных сторон.

Продолжавшаяся в течение всей пребореали мощная пребореальная регрессия привела, в конце концов, к исчезновению пролива и возникновению собственно губы Колвицы. Рассчитанная по данным Б. И. Кошечкина (1979) глубина входного порога в начале бореальной климатической фазы превышала 40 м. Таким образом, популяции арктических видов в губе в минимум регрессии не были изолированы от таковых в Кандалакшском желобе. Несколько позже появляются *Macoma balthica* и *Hiatella* sp. (Лаврова, 1960; Говберг, 1970). На этом заканчивается второй этап заселения двустворчатými моллюсками как всего Белого моря, так и губы Колвицы.

Третий этап заселения Белого моря, приходящийся на атлантическую климатическую фазу, связан с дальнейшим потеплением и прекращением поступления в эту акваторию арктических видов (Федяков, 1986). В отложениях этого времени в губе Колвице отмечены уже почти все ныне существующие виды моллюсков (Невеский и др., 1977). Изоляция арктических видов в губе Колвице произошла, вероятно, к началу суббореальной климатической фазы, когда из-за продолжающегося тектонического поднятия суши

глубина входного порога составила менее 30 м (рассчитано по данным Б. И. Кошечкина, 1979). Таким образом, можно предполагать, что сроки изоляции беломорской фауны в целом и донного арктического населения губы Колвица приблизительно совпадают.

Следует отметить, что изоляция арктической фауны в других ковшовых губах Белого моря, по-видимому, произошла значительно раньше. Доказательством этого могут служить особенности распространения *Nuculana pernula*. Как и *Portlandia arctica*, этот моллюск для своего существования требует холодной и соленой воды (Семенова, 1979). В исследованных к настоящему времени ковшовых губах, за исключением Колвицы и входной котловины Лов губы, он не найден. Это наводит на мысль, что к моменту появления *Nuculana pernula* в Белом море фауна котловин большинства ковшовых губ уже была отрезана от фауны Бассейна входными порогами. Действительно, в атлантическую климатическую фазу (время появления нукуляны в Белом море — Говберг, 1970) глубина порога в Колвице составляла около 50 м, в Лов губе — около 30–40 м, а в других ковшовых губах — 10–20 м и менее (рассчитано по данным Кошечкина, 1979). Аналогичные рассуждения можно привести относительно таких видов, как *Halcampa arctica*, *Philine lima*, *Admete couthouyi* и *Chiridota pellucida*. Большинство из этих видов не обнаружено даже во входной котловине губы Лов. Таким образом, формирование фауны губы Колвицы так же, как и всего Белого моря, завершилось к концу атлантической фазы, а богатство видового состава, по сравнению с другими ковшовыми губами, определяется особенностями тектонического поднятия в послеледниковый период. В отличие от этого, дефицит видов в Белом море, по сравнению с Баренцевым, вызван не изостатическими явлениями, а сочетанием гидродинамических условий Горла (см. выше) с общим потеплением в течение атлантической климатической фазы (Федяков, 1986).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Любое научное исследование, будь оно фундаментальное или прикладное, ориентировано на вполне определенные практические задачи, несмотря на то, что даже сам проводящий его ученый не всегда это осознает. Есть такая задача и у данной работы. Она заключается в количественном и структурном описании донной беломорской биоты с определенными практическими целями. Так, для оценки возможностей эксплуатации природных ресурсов нужно учитывать не только их запасы. Не достаточно и расчетов общего потока энергии, как это часто делают (Бергер, 2007; Бергер и др., 1995, 2012). Необходимо учитывать всю ту конкретную биоценотическую обстановку, в которой обитает тот или иной хозяйственно ценный вид. В настоящей книге как раз и делается попытка описания кормовой базы промысловых организмов.

За полтора столетия серьезного научного изучения Белого моря в специальной литературе сложилось некоторое количество устойчивых мифических представлений, принимаемых на веру без каких-либо оснований, без критики и без подкрепления современным фактическим материалом. К сожалению, такие представления прочно сохраняются в общественном сознании, и никакими доводами рассудка избавиться от них не удастся. В качестве примера можно привести незыблемое убеждение 99% биологов (не говоря уж обо всех остальных) в том, что автором симиальной гипотезы антропогенеза был Ч. Р. Дарвин. Между тем он не только ни словом не упомянул, что человек произошел от обезьяны (что на самом деле не только неточно, но и просто неверно), он не говорил даже об обезьяноподобном предке. Его собственная формулировка звучит: человек мог произойти «от какой-нибудь низшей формы» (цит. по: Дарвин, 1896). Подлинным же автором этой гипотезы был Ж. Б. де Ламарк, который счастливо избежал нападок клерикалов, закончив подробное изложение своих мыслей на этот счет, обтекаемой фразой, гласящей, что к таким выводам можно было бы придти, если бы мы не знали точно, что человек создан Творцом по своему образу и подобию (цит. по: Ламарк, 1933).

Часть прочно укоренившихся ошибочных воззрений, касающихся гидрологических и фаунистических особенностей Белого моря, обсуждается в этой книге выше. Таковы представления о солонатоводности (*глава 2*), о весеннем распреснении (*глава 4*), о существовании нескольких водных масс, формирующих структурно оформленные горизонтальные слои (*глава 5*), о высоких темпах водообмена (*глава 6*), о Ловеновом проливе и едином генезисе фауны Белого и Балтийского морей (*глава 16*). Последнее время интенсивно складывается миф о существовании некой особой тихоокеанской мидии и вселении ее в Белое море (Буяновский, 1992, 2002; Буяновsky, 2003; Стрел-

ков, 2003; Католикова и др., 2010 и др.).¹ Он подробно разобран мною раньше (Наумов, 2006). Все эти ошибочные взгляды не выходят за пределы узкого круга специалистов и не представляют серьезной опасности, но есть еще одна ошибка, широко распространенная не только в научной среде, но и далеко за ее пределами: легенда о сказочных природных богатствах Белого моря. Такие представления достаточно опасны, так как имеют самое прямое отношение и к региональной экономике, и к природоохранным вопросам. Эти взгляды необходимо рассмотреть хотя бы вкратце, чему и посвящен заключительный раздел данной работы. Для этого придется отвлечься от макробентоса и обратиться к некоторым более общим вопросам.

На нескольких следующих страницах в основном излагаются прописные истины, поэтому я не ссылаюсь в данном случае на известные работы основоположников, чтобы не увеличивать без особой необходимости список литературы. Ссылки приводятся только в случае использования нестандартных или спорных взглядов и подходов.

Общеизвестно, что все организмы прямо или опосредованно используют внешние *энергетические ресурсы*. Основной энергетический ресурс — солнечная радиация. Помимо этого, используются и дополнительные ресурсы: энергия ряда химических соединений, используемая бактериями, а также растворенные и взвешенные органические вещества, приносимые в море в процессе водообмена или пресным стоком. Кроме энергетических ресурсов, в море большую роль играют химические, к которым в первую очередь следует отнести соединения азота, фосфора и кремния.

Энергия, накопленная *синтетиками*, или *автотрофами*, т. е. организмами, способными к синтезу органического вещества из неорганического, передается в дальнейшем к *гетеротрофам*, т. е. таким, которые к этому не способны. Так возникают *трофические (пищевые) цепи* — конкретные последовательности организмов, питающихся друг другом. Каждый вид в такой цепи называют ее *звеном*. Звенья трофической цепи нумеруют числами натурального ряда. В большинстве случаев трофические цепи относительно коротки, обычно имеют 3–4 звена и редко насчитывают больше 5–6. В реальном сообществе трофические цепи в чистом виде практически не встречаются, так как строгих монофагов в природе не так уж много, и вероятность того, что такие редкие организмы выстроятся в единую цепь, настолько мала, что ею можно спокойно пренебречь. Большинство организмов имеет более или менее широкий пищевой спектр, что приводит к тому, что многочисленные

¹ Этот список источников легко можно расширить. Современные методы анализа генетического материала позволяют выявить полиморфизм на гораздо более тонком уровне, чем это было возможно раньше. В результате массовые виды, являющиеся удобным объектом изучения, исследователи начинают дробить на все более шатких основаниях, подкреплённых, правда, последовательностями нуклеотидов. Предел этого процесса — объявление каждого изученного экземпляра новым видом, поскольку вряд ли можно найти две генетически идентичные особи.

трофические цепи переплетаются в сложный узор, называемый *трофической сетью*. Тем не менее, понятие трофической цепи остается вполне полезной абстракцией, и в дальнейшем мы будем говорить о цепях, памятуя, однако, что в реальном сообществе они организованы в сложные сети.

Каждая ступень синтеза и редукции органического вещества называется *трофическим уровнем*. Он определяется числом переходов, отделяющих организм от первичного источника энергии. Применительно к морским организмам первый трофический уровень — автотрофные организмы, *продуценты* (в их состав входят фотосинтезирующие бактерии, хемосинтезирующие бактерии, фитопланктон и фитобентос). Второй трофический уровень — *консументы I порядка*, т. е. организмы, питающиеся продуцентами (в их состав входят планктонные и бентосные фитофаги; среди последних — часть сестонофагов, которые питаются фитопланктоном), и паразиты автотрофов. Третий трофический уровень — *консументы II порядка*, т. е. организмы, питающиеся консументами. В их состав входят все хищники (планктонные, нектонные и бентосные), некрофаги, а также паразиты любых консументов.

Четвертый, наивысший трофический уровень делят две трофические группировки: сапрофитные организмы, разрушающие органические соединения, — *редуценты* (в их состав входят различные бактерии и грибы, разрушающие органическое вещество погибших естественной смертью продуцентов и трупов животных, кишечного содержимого живых консументов или их тканей) и гетеротрофные организмы, питающиеся редуцентами, — *консументы III порядка* (в их состав входят бентосные организмы — глотающие и собирающие детритофаги, а также сестонофаги, питающиеся взвешенным детритом). Установить, какие из них выше по трофическому уровню, затруднительно, так как в цикле детритной трофической цепи редуценты питаются, в том числе, и трупами консументов III порядка, а последние — редуцентами.

Необходимо отметить, что в большинстве работ (Одум, 1975; Даждо, 1975; Биологический энциклопедический словарь, 1986; Нинбург, 2005; Бергер, 2007 и др.) используется другое понятие порядка консумента. Обычно им считают порядковый номер гетеротрофного организма в трофической цепи в зависимости от того, сколько других звеньев отделяет его от продуцентов. Иными словами, номер звена цепи минус единица. Некоторые авторы называют хищников, питающихся растительноядными формами, *консументами второго порядка*, или *первичными хищниками*¹, тех, которые поедают их самих, — *консументами третьего порядка*, или *вторичными хищниками*, и

¹ Понятия первичного и вторичного хищника представляются излишними, так как любой консумент II порядка — либо хищник, либо некрофаг, и вряд ли среди них найдется вид со столь узкой пищевой специализацией, что будет питаться только фитофагами или только другими хищниками. Понятие же *конечного хищника (top predator)*, практически не используемое в отечественной литературе, достаточно полезно, так как указывает на терминальное положение такого вида в определенной трофической сети.

т. д., запутывая вопрос окончательно (Пианка, 1981), а другие вообще не различают положение в пищевой цепи и трофический уровень (Константинов, 1967). Не отрицая правомочности таких подходов, отмечу, что, с одной стороны, принятая в данной работе схема имеет большую логическую стройность, так как оперирует не местом в трофической цепи (какового, как говорилось выше, вообще не существует, так как пищевая цепь — не более чем удобная абстракция), а трофическим уровнем, на котором в общем случае одни и те же экземпляры консументов, в зависимости от того, чем они питались в каждом конкретном случае, могут занять в трофической сети самые разные положения и, в соответствии с общепринятым определением, могут оказаться консументами различных порядков и произвольно менять этот порядок с каждым очередным приемом пищи.¹ С другой же стороны, предлагаемое определение устраняет избыточный дублиаж нумерации звеньев трофических цепей. Используемая в этой книге номенклатура консументов в основе своей не нова. Н. А. Березина (1984) говорит о консументах первого порядка, питающихся растениями, и консументах второго порядка, питающихся плотоядными формами. Сходная классификация приведена и у Н. Ф. Реймерса (1988), описывающего первичных растительноядных консументов и вторичных плотоядных консументов, принадлежащих ко второму, третьему и т. д. порядкам. При этом ни один из процитированных выше авторов не рассматривает трофический уровень детритоидных форм. Это связано, скорее всего, с тем, что основные экологические понятия формировались в процессе изучения наземных и пресноводных экосистем, в которых детритные цепи играют второстепенную роль. В то же время при описании бентоса морского водоема, где они создают значительную часть, а на больших глубинах практически всю продукцию донного населения, трофический уровень детритофагов должен быть однозначно установлен.

Пищевые цепи довольно четко разделяются на *пастбищные* и *детритные*. Их главное различие заключается в том, что пастбищные цепи обязательно включают автотрофные организмы. Следовательно, два первых звена любой пастбищной цепи — продуцент и консумент I порядка. Далее может следовать произвольное количество консументов II порядка, которые могут поедать также консументов III порядка. Умиравшие (а не съеденные) организмы пастбищных цепей разрушаются редуцентами, и составляющее их органическое вещество далее уходит в детритные цепи.

В детритных трофических цепях продуценты отсутствуют, а раз так, то нет в них и консументов ни I, ни II порядков, следовательно, они состоят только из двух звеньев: редуцентов и консументов III порядка. Консументы II поряд-

¹ Такое положение дел неизбежно имеет место в случае всеядных форм, поэтому в данной работе они условно отнесены к консументам II порядка. Поскольку фитофагов, питающихся макрофитами, в Белом море относительно немного, это вносит лишь незначительную погрешность.

ка могут питаться консументами III порядка, и тогда составляющее их органическое вещество уходит в пастбищные цепи.

Функционирование детритных цепей основано на том, что бактерии способны разлагать органику до весьма низкого молекулярного уровня и могут утилизировать такие вещества, которые гетеротрофные организмы в качестве пищи использовать не в состоянии. В то же время сами бактерии служат вполне доброкачественной пищей для гетеротрофов, поэтому большое количество животных адаптировано к питанию бактериальной пленкой, покрывающей мельчайшие частицы тел погибших и гниющих планктонных нектонных и бентосных организмов. Вот эти-то частицы, внешне не отличимые от пелитовых и алевритовых частиц грунта, и представляют собой *детрит*, который, таким образом, не является ни минеральной субстанцией, ни внешним энергетическим ресурсом, но с биоценотической точки зрения по сути дела представляет собой сообщество редуцентов (Березина, 1984; Биологический энциклопедический словарь, 1986; Бигон и др., 1989; Бергер, 2007). В дальнейшем он так и будет пониматься. Некоторые исследователи по традиции относят его к внешним ресурсам и считают лишь мелкими фрагментами тел погибших организмов (Одум, 1975; Реймерс, 1988).

В конечном счете, все организмы детритных цепей живут в основном за счет энергии, поставляемой первыми тремя звеньями пастбищных, т. е. все равно их обилие определяется уровнем первичной продукции водоема. При этом имеющийся в их распоряжении ресурс используется не полностью. Избыток органического вещества уходит из трофических цепей, перекрывается неорганическими осадками и изымается из биологического оборота вещества и энергии.

Обобщенная структура пищевых сетей представлена на рис. 61.

При переходе от одного звена пищевой цепи к другому происходит диссипация энергии. Принято считать, что усваивается около 10%, а остальное выделяется во внешнюю среду. В результате этого процесса биомасса на каждом таком переходе падает на порядок или более. Эти отношения описываются экологическими пирамидами биомассы и энергии.¹ Экспоненциальное падение передающейся с уровня на уровень энергии хорошо объясняет невозможность существования в природе слишком длинных трофических цепей.

Это обстоятельство позволяет считать, что энергетическое значение вторичных и третичных хищников в понимании упоминавшихся выше исследователей, не превышает ошибки наблюдения для первичных. Таким образом, выделение хищников высоких порядков в отдельные трофические уровни — анахронизм, вызванный представлениями о большой роли для человека промысловых организмов. Следовательно, с энергетической точки зрения всех плотоядных гетеротрофов можно спокойно объединить в один трофический уровень, что и сделано в настоящей работе.

¹ Первая экологическая пирамида, основанная на подсчете числа экземпляров, необходимом для поддержания жизни видов каждого последующего звена трофической цепи, была описана Ч. Элтоном в 1927 г. и названа его именем.

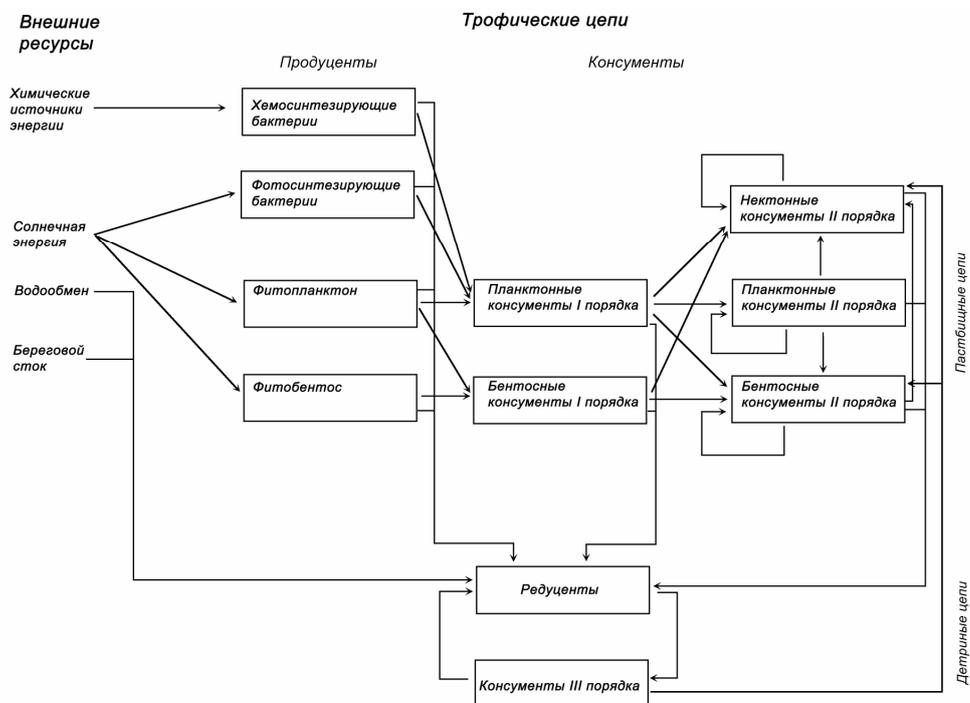


Рис. 61. Обобщенная структура пищевой сети, по которой происходит перенос вещества и энергии в морских экосистемах. Воды, поступающие в процессе водообмена и с пресным стоком, кроме взвешенных органических частиц, несут растворенные органические вещества, которые используются многими морскими организмами на всех трофических уровнях. Этот поток на схеме не обозначен, так как роль растворенного органического вещества в общем энергетическом балансе морских пищевых сетей изучена еще недостаточно. Стрелки от источников внешней энергии, поступающей с береговым стоком и водообменом, на данном рисунке символизируют только взвешенное органическое вещество.

Итак, усатые киты, питающиеся крилем, вместе с зубатыми, питающимися головоногими и рыбами, занимают один уровень с хищными рыбами, ракообразными и медузами. Все они снимают тонкий слой сливок с крынки молока первичной продукции, а их роль в общем балансе вещества и энергии крайне невелика. Именно поэтому многие из них так уязвимы, причем эта уязвимость тем больше, чем длиннее пищевая цепь, к которой они принадлежат. В качестве примера укажу, что беломорский морж в свое время не выдержал очень слабой по современным понятиям промысловой нагрузки при том, что он был только третьим звеном в своей трофической цепи.

Это была теория, а что говорит практика? Столь уж ли богато Белое море, и чем оно отличается от других арктических водоемов?

В Белом море число обнаруженных видов беспозвоночных меньше, чем в Баренцевом, приблизительно такое же, как в Карском, и несколько больше, чем в других арктических морях (Sirenko, 2001). Меньшее число беломорских бентосных видов по сравнению с Баренцевым морем часто объясняют низкой беломорской соленостью (см., например, Жирков, 2010), что неверно. Об этом говорилось выше (глава 15). Названное мнение восходит к мифу о беломорской солоноватоводности. На самом же деле соленость в Белом море заметно понижена только в самом поверхностном слое (главы 4, 5), где в основном обитают достаточно эвригалинные виды, вполне выдерживающие не слишком сильное летнее распреснение. Основную массу беломорских вод, как говорилось выше, можно считать почти полносоленой.

Анализ числа видов пелагических беспозвоночных, как это было сделано выше для донных форм (глава 15), выходит за пределы моей компетенции. Все же мало вероятно, что фаунистический барьер в Горле может оказывать на распространение планктона такое же влияние, как на расселение бентоса.

В Белом море наблюдается дефицит видов не только среди беспозвоночных животных. В него практически не заходят усатые киты, потому что им там нечего есть. Криль, хоть он и есть, не образует достаточных скоплений. Спрашивается: почему? То же самое можно сказать о и крупных зубатых китах. В Белом море нет пелагических головоногих и достаточного количества крупной рыбы. И опять же: почему?

Есть также виды, которые по традиции ошибочно причисляют к беломорским. Например, атлантический лосось — семга *Salmo salar* — только размножается в реках беломорского бассейна, но в самом море не обитает. Этой рыбе для нагула даже в Баренцевом море не хватает пищевых ресурсов, и она уходит в северную Атлантику. Миграционные пути складываются по вполне определенным причинам, и очень важно понять, по каким именно. Нужно отметить при этом, что та часть популяции атлантического лосося, которая нерестится в реках, впадающих в Белое море, ничтожна по сравнению с той, что размножается в бассейне Баренцева моря (Лайус и др., 2010a). Ответ на этот вопрос, скорее всего, несложен: чем дальше от основного места обитания, тем меньшее число мигрантов достигает периферии нерестового ареала.

Известна легенда и о том, что раньше в беломорских реках вылавливалось несметное множество семги. Между тем нет никаких документальных доказательств того, что в прошлом она ловилась в них в чрезмерном изобилии. Уловы, учтенные в монастырских архивах, всегда колебались вокруг некой средней, не слишком высокой (Крайковский, 2010). Этот исследователь не без основания считает, что ошибочное мнение порождено иностранными купцами и пришло в Россию вместе с западной культурой.

В свое время В. В. Кузнецов (1957, 1960) отмечал, что многие беломорские виды мельче, чем в Баренцевом, а продолжительность их жизни меньше. Из этого наблюдения он сделал вывод, что виды, имеющие короткий жизненный цикл, получают в Белом море преимущество. Эту концепцию на примере двустворчатых моллюсков подверг жесткой критике Л. А. Кудерский (1960b). С одной стороны, критика была основана на вполне солидном и надежном ма-

териале, а с другой, известно, что каждый исследователь, попадая на Белое море после посещения Баренцева, бывает поражен мелкими размерами представителей беломорской фауны.

Отмечу, что указанные выше наблюдения В. В. Кузнецова могут быть объяснены смещением пресса отбора во многих беломорских биотопах в r -направлении. Это соображение было бы легко проверить, если бы в нашем распоряжении имелись надежные сведения о средних размерах и продолжительности жизни одних и тех же видов в Белом и Баренцевом морях. К сожалению, достаточного количества данных о продолжительности жизни обнаружить в литературе не удалось, а сведения о размерах не всегда сравнимы. Тем не менее, в тех случаях, когда они имеются, почти всегда оказывается, что беломорские представители мельче баренцевоморских (табл. 25).

Взятые из литературы данные показывают, что в среднем размеры беломорских видов составляют $78 \pm 4\%$ от размера баренцевоморских, и всего 5 беломорских видов из 43 в приведенном списке не мельче, чем в Баренцевом море.

Причины того, что беломорские представители одних и тех же видов мельче баренцевоморских часто пытаются объяснить низкой соленостью и температурой (Жирков, 2010). Это, конечно же, неверно. В почти пресной Балтике треска крупнее (промысловая длина 45 см; Берг и др., 1949).

Можно ли объяснить небольшие размеры беломорских видов тенденцией смещения отбора в r -направлении? Н. В. Денисенко (2009), используя в качестве критерия разность выравненности (С. Г. Денисенко, 2006), отмечает, что в Кемской губе донные сообщества на $3/4$ станций пребывают в стабильных условиях, а на $1/4$ — в нейтральных. По данным автора в Белом море стабильность биоценозов бентоса в целом низка. Из 48 выделенных типов сообществ на основании расчетов разности олигомиксности надежно стабильными можно считать $52.1 \pm 7.4\%$ — всего только половину, а $14.6 \pm 5.1\%$ достоверно нестабильны. Остальные колеблются на грани стабильности. При этом, судя по карте распределения разности выравненности, на большей части площади Печорского моря, Мотовского залива, Варангерфьорда и даже на большей части акватории сильно затронутого антропогенным воздействием Кольского залива преобладают вполне стабильные сообщества (Денисенко, 2006, 2013; Anisimova et al., 2010). Следовательно, виды, из которых они складываются, пребывают преимущественно под воздействием K -отбора.

Итак, можно достаточно уверенно предполагать, что в Белом море практически в половине биотопов значительное количество видов подвергается r -отбору. Это говорит о значительной нестабильности условий и должно вызывать резкие флуктуации численности популяций. Такие колебания действительно отмечены для ряда видов, например, сельди (см. ниже), а также ряда беспозвоночных (Naumov, 2013). Об этом же говорит и то обстоятельство, что равновесное состояние сообществ нарушается легко, а восстанавливается с трудом (Ivanov et al., 2013). Может быть, впрочем, и вовсе не восстанавливается. Надежных данных о полноценном восстановлении нарушенных экосистем в литературе нет.

В чем же кроются причины нестабильности?

Как было показано выше (*глава 6*), климатические изменения мало влияют на гидрологические условия Белого моря из-за наличия в Горле особого гидродинамического механизма, обеспечивающего удивительное постоянство температуры и солености его вод. Таким образом, можно ожидать, что причины нестабильности — иные, и в первую очередь их следует искать в особенностях первичной продукции.

Продуктивная способность любого водоема определяется поступающей в него солнечной энергией и концентрацией в его воде биогенных элементов, а ее максимальная возможность контролируется законом Либиха, причем лимитирующим фактором может быть как то, так и другое. Рассмотрим с этих позиций возможности первичной продукции Белого моря.

Оценка первичной продукции Белого моря проводилась неоднократно, однако получаемые результаты оказывались крайне противоречивыми. В любом случае необходимо отталкиваться от достаточно надежно установленных фактов. Так, принято считать, что 99.2% солнечной энергии диссипируется вследствие отражения с поверхности и поглощения, в результате различных атмосферных явлений, теплового рассеяния и т. д.

Следовательно, не более 0.8% этого потока доступно для фотосинтеза, причем траты на обмен у растений можно оценить приблизительно в 90% (Дажо, 1975).

По доле солнечной энергии, использованной первичными продуцентами, можно судить о продукционной возможности водоема. По традиции ее называют *трофностью*, хотя было бы гораздо логичнее называть *продукционнойностью*, но не будем менять устоявшуюся терминологию. Классификация водоемов по их трофности приведена В. Я. Бергером (табл. 26).

Возможен и другой способ оценки трофности водоемов — по первичной продукции под квадратным метром поверхности водного зеркала. Такая классификация приведена в табл. 27.

Как видим, разные авторы используют и различную классификацию. Не исключено, что и самую трофность они понимают по-разному. Тем не менее, попробуем классифицировать Белое море обоими способами.

Ю. А. Бобров с соавторами (1995) оценивают Кандалакшский залив как олиготрофный, где используется 0.04% доступной солнечной энергии и продуцируется 0.05–0.10 мг $C_{орг} \times M^{-2} \times сут^{-1}$. Между тем по их же данным это — наиболее продуктивный район Белого моря (табл. 5.3 названной работы). Оба показателя позволяют отнести Белое море к дистрофным водоемам по классификации П. А. Моисеева (табл. 26) или к ультраолиготрофным по системе А. П. Лисицина (табл. 27). Эти же исследователи (Бобров и др., 1995) несколькими страницами раньше на основании тех же самых данных относят Белое море к мезотрофным водоемам, не указывая, какой классификацией они пользуются. Ничего удивительно тут нет. В названной выше таблице приведены данные о продукции в час, которая в тексте обозначена как продукция в сутки. Чему верить, остается непонятным.

Таблица 25

Размеры организмов из Белого и других арктических морей
 (по: Мейер, Шапова, 1948; Филатова, 1948; Берг и др., 1949; Кузнецов, 1960;
 Голиков, 1980, 1987; Возжинская, 1986; Федяков, 1986; Наумов и др., 1987
 и др. источникам)

Вид	Белое море	Другие моря
<i>Buccinum undatum</i>	56	105
<i>B. ciliatum</i>	27	40
<i>B. elatior</i>	63	77
<i>B. glaciale</i>	38	87
<i>Testudinalia tessellata</i>	16	23
<i>Littorina saxatilis</i>	9	11
<i>L. obtusata</i>	9	12
<i>Leionucula bellotii</i>	14	17
<i>Nuculana pernula</i>	31	42
<i>Portlandia arctica</i>	25	26
<i>Chlamys islandica</i>	55	80
<i>Heteranomia squamula</i>	17	23
<i>Modiolus modiolus</i>	110	120
<i>Mytilus edulis</i>	50	80
<i>Musculus discors</i>	31	40
<i>Mus. corrugatus</i>	8	20
<i>Lyonsia arenosa</i>	20	25
<i>Serripes groenlandicus</i>	54	75
<i>Clinocardium ciliatum</i>	37	60
<i>Tridonta borealis</i>	42	50
<i>Elliptica elliptica</i>	33	35
<i>Nicania montagui</i>	18	25
<i>Thyasira gouldi</i>	8	12
<i>Axinopsida orbiculata</i>	3	4
<i>Macoma calcarea</i>	38	45
<i>Mac. balthica</i>	24	20
<i>Mya truncata</i>	53	75
<i>Mya arenaria</i>	92	100
<i>Hiatella arctica</i>	33	45
<i>Thracia myopsis</i>	26	36
<i>Lyonsiella abyssicola</i>	4	6
<i>Lampetra japonica</i>	45	53
<i>Squalis acanthus</i>	70 (?)	150
<i>Clupea pallasii</i>	20	30
<i>Osmerus eperlanus</i>	16	20
<i>Gadus morhua</i>	35	140
<i>Eliginus navaga</i>	23	30
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	7	7
<i>Anarhichas lupus</i>	40 (?)	50

Таблица 25 (продолжение)

Вид	Белое море	Другие моря
<i>Pleuronectes flesus</i>	28	42
<i>Saccharina latissima</i>	191	500
<i>Pelvetia canaliculata</i>	12	20
<i>Fucus vesiculosus</i>	80	100
<i>Ascophyllum nodosum</i>	150	200
<i>Pylaeella littoralis</i>	30	30
<i>Ahnfeltia plicata</i>	21	15
<i>Ectocarpus</i> sp.	30	15
<i>Chordaria flagelliformis</i>	35	70
<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i>	50	50

Примечание. Для моллюсков рода *Vissium* приведена максимально обнаруженная высота раковины, мм. Для других гастропод — средние размеры, мм (высота или диаметр раковины — не всегда ясно), для двусторчатых моллюсков — длина раковины, мм (в случае Белого моря — максимально обнаруженная, для других морей, в основном для Баренцева, — обычная или максимальная). Размеры круглоротых, элязобранхий и рыб — длина тела, см (средняя, максимальная, промысловая — не всегда ясно). Для макрофитов — максимальная длина таллома. Знаком вопроса отмечены ненадежные данные.

Таблица 26

**Классификация водоемов по их трофности
на основе доли использованной солнечной энергии**
(По: Бергер, 2007 из: Моисеев, 1989 с изменениями)

Тип водоема	Доля утилизированной солнечной энергии, %
Дистрофный	0.03
Олиготрофный	0.07
Мезотрофный	0.24
Эвтрофный	0.38
Гиперэвтрофный	0.99

Таблица 27

**Классификация водоемов по их трофности
на основе удельной первичной продукции**
(По: Бергер, 2007; из: Лисицын, 2003 с изменениями)

Тип водоема	Продукция фитопланктона, мг $C_{орг} \times M^{-2} \times сут^{-1}$
Ультраолиготрофный	20–50
Олиготрофный	100
Мезотрофный	450
Эвтрофный	1500

Ю. А. Бобров с соавторами (1995) неясно описывают метод, который они использовали для расчета поступающей в Белое море солнечной энергии, но это несложно сделать, воспользовавшись «Океанографическими таблицами» (1975). Данные табл. 5.22 «Суммы возможной радиации на 15-е число месяца

(кал. \cdot см⁻² \cdot сутки⁻¹)», для прозрачности атмосферы 80% как среднее между 70 и 60° широты, дают (без учета Воронки) $4.07 \cdot 10^{17}$ ккал. С учетом диссипации доступная беломорским автотрофам солнечная энергия составляет $3.26 \cdot 10^{16}$ ккал. С учетом затрат на обмен максимально возможный энергетический эквивалент годовой первичной продукции ожидается равным $3.26 \cdot 10^{15}$ ккал.

Ю. А. Бобров с соавторами (1995) приводят величину суммарной годовой первичной продукции беломорского фитопланктона, рассчитанную за вегетационный период, для всего Белого моря. Исключая из их данных Воронку, получаем, что в этих границах годовая продукция фитопланктона равна 1338 тыс. т органического углерода. Энергетический эквивалент этой продукции составляет $3 \cdot 10^{13}$ ккал (Бергер и др., 2012). Заметим, что в работе Ю. А. Боброва с соавторами (op. cit.) для измерения продукции использовался радиоуглеродный метод, занижающий результаты приблизительно вдвое (Бобров и др., 1995; Сапожников и др., 2012a). Отсюда следует, что на самом деле энергетический эквивалент годовой первичной продукции равен приблизительно $6 \cdot 10^{13}$ ккал/год, что составляет 0.03% от максимально возможной величины. Такие водоемы по приведенной выше классификации (см. табл. 26) следует считать дистрофными (Моисеев, 1989; Бергер, 2007).

В. Я. Бергер (2007) приводит годовую продукцию для различных арктических морей. По его данным для Баренцева моря она равна 38.6 т $C_{\text{орг}}/\text{км}^2$, а для Белого, в состав которого он включает Воронку, — 33.3 т $C_{\text{орг}}/\text{км}^2$. Однако, как говорилось выше (глава 1), в гидрологическом, гидродинамическом и, следовательно, скорее всего, в биологическом отношении Воронка представляет собой часть Баренцева моря. Если исключить ее из расчетов, годовая продукция Белого моря на тех же данных, которыми пользовался В. Я. Бергер (2007), получается равной 20.6 т $C_{\text{орг}}/\text{км}^2$, т. е. на треть ниже. Это обстоятельство лишней раз указывает на то, что объективно Воронка представляет собой залив Баренцева моря, а Белое по своей продуктивности не отличается от других высокоарктических морей, таких, как, скажем, море Лаптевых (его продуктивный потенциал равен 18.9 т $C_{\text{орг}}/\text{км}^2$; Бергер, 2007). Вот почему так важно точно определять истинные океанографические границы морей (см. выше, глава 1).

На основании приведенных выше расчетов несложно вычислить суточную продукцию под квадратным метром водной поверхности. Для Баренцева моря она оказывается 214 мг $C_{\text{орг}} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, а для Белого — всего 114, почти вдвое меньше. При этом оба моря по классификации А. П. Лисицына (см. табл. 27) оказываются вполне олиготрофными.

Отмечу, что В. В. Сапожников с соавторами (2012a, б) по содержанию в поверхностных водах хлорофилла *a* относит Белое море к эвтрофным водоемам, несмотря на то, что остальные данные названных авторов демонстрируют хорошее соответствие результатам, полученным ранее (Бобров и др., 1995).

Как видим, разные подходы и несходные критерии приводят порой к диаметрально противоположным выводам.

То, что Белое море вовсе не эвтрофно,¹ а не более чем олиготрофно или, скорее, даже дистрофно, понятно и без специальных исследований. Приведенные выше данные о низкой стабильности значительной части донных сообществ и смещении пресса отбора в половине из них в *r*-направлении хорошо это подтверждают. Данные эти недвусмысленно указывают на не слишком-то благоприятные условия существования беломорского бентоса.

Что же препятствует благоденствию донной биоты? Надо полагать, что в первую очередь — дефицит пищи, вызванный низким уровнем первичной продукции. Это соображение ставит второй вопрос: а почему же он, несмотря на близкие значения инсоляции, вдвое ниже, чем в соседнем Баренцевом море?

Для ответа на него есть смысл обратиться к общему количеству и годовому циклу концентрации биогенных элементов в эвфотическом слое беломорской воды (*глава 4, табл. 28*), дефицит которых, скорее всего, и является основной причиной весьма незначительной биологической продуктивности Белого моря. При этом необходимо отметить, что причины низкого содержания биогенов неизвестны.

Средняя концентрация биогенных элементов в водах Белого моря существенно ниже, чем в Мировом океане. Если модальное содержание азота в океанической воде близко к 500 мкг/л (Попов и др. 1979), то в Белом море по данным «Ежемесячника» оно составляет всего 19.64 ± 0.93 мкг/л, т. е. приблизительно в 25 раз ниже. В мае, во время весеннего цветения фитопланктона, содержание азота во всем столбе беломорских вод снижается в среднем почти до 5 мкг/л, причем в эвфотическом слое этот элемент оказывается ниже предела обнаружения (*см. выше, глава 4*). Второе снижение концентрации азота по тем же источникам наблюдается в сентябре, однако оно статистически не достоверно.

Если содержание фосфора в океанической воде близко к 70 мкг/л (Попов и др. 1979), то в Белом море по данным «Ежемесячника» оно ниже почти в 6 раз: 12.14 ± 0.59 мкг/л. Минимальные концентрации приходятся на летние месяцы — с июня по сентябрь. Это дало основание В. В. Сапожникову с соавторами (2010), не имевших своих данных за май, утверждать, что первичная продукция в Белом море лимитируется не азотом, как считалось ранее, а фосфором. На самом же деле весной ее лимитирует азот, а фосфор — летом.

¹ Эвтрофный водоем нельзя назвать благополучным. Эвтрофикация — как правило, результат антропогенного загрязнения бытовыми стоками.

Таблица 28

Концентрация биогенных элементов в разных водоемах

Водоем	Кремний	Азот	Фосфор	Источник данных
Стехиометрическое соотношение				
Белое море	57.0	2.0	1.0	«Ежемесячник»
Баренцево море	6.6	3.9	1.0	Ильин и др., 1985
Мировой океан	14.3	7.1	1.0	Попов и др., 1979
Концентрация, мкг/л				
Белое море	555.31 ± 33.32	19.64 ± 0.93	12.14 ± 0.59	«Ежемесячник»
Баренцево море	139.89 ± 6.40	83.26 ± 8.16	21.33 ± 0.50	Ильин и др., 1985
Мировой океан	1000	500	70	Попов и др., 1979

Примечание. Данные Г. В. Ильина с соавторами (1985) пересчитаны на мкг/л и усреднены.

Снижено в беломорской воде и содержание кремния. В Мировом океане его концентрация составляет в среднем около 1000 мкг/л (Попов и др. 1979), в Белом море по данным «Ежемесячника» она составляет всего 555.31 ± 33.32 мкг/л. Содержание этого элемента падает, начиная с весны, к осени, но точные сроки минимальных значений концентрации неизвестны, так как данные за зимние месяцы отсутствуют.

Описанный выше резкий дефицит биогенов, по-видимому, и служит основной причиной крайне низкой продукционной способности Белого моря. Помимо отмеченной нехватки биогенных элементов, причиной низкого продукционного потенциала может служить и дисбаланс в их весовом (стехиометрическом Si : N : P) соотношении. Так, в Белом море кремния почти в 4 раза больше, чем в Баренцевом, однако там его хватает на достаточно высокую первичную продукцию. В Белом же море, хотя кремния в его водах заметно больше, во время пика весеннего цветения фитопланктона концентрация азота опускается до аналитического нуля, что, естественно, останавливает продукционный процесс, несмотря на то, что других биогенных элементов еще вполне для него хватает. Итак, судя по концентрации биогенных элементов и их стехиометрическому соотношению, Белое море никак не может иметь высокого продукционного потенциала.

Вторая причина — небольшая толщина продуктивного слоя. Белое море — мутное, поэтому и глубина, до которой возможен фотосинтез, много меньше, чем на Баренцевом. Пониженную прозрачность беломорских вод можно объяснить двояко. С одной стороны, это — вынос мути береговым стоком из-за слабой работы маргинальных фильтров. Надо полагать, что чем мощнее река, тем интенсивнее он работает (работы, подтверждающие эту гипотезу, автору неизвестны). В Белое море впадает мало крупных рек, зато много мелких речек и ручейков. Взвесь, которую они несут, по-видимому, хуже осажается маргинальными фильтрами, что уменьшает толщину продуктивного слоя. Помимо этого, значительная часть стока в Белое море имеет повышенную

концентрацию гуминовых кислот. Впрочем, маргинальные фильтры на беломорских реках слабо изучены (Филатов и др., 2007), а работы, оценивающие содержание в беломорских водах гуминовых кислот, мне неизвестны. Так ли иначе, максимум первичной продукции наблюдался либо на поверхности, либо на глубинах 2–5 м (Бобров и др., 1995) при мощности эвфотического слоя около 15–20 м.

Фитопланктон, создающий в Белом море, как и повсюду в Мировом океане, основную первичную продукцию, представляет собой первый трофический уровень. На втором трофическом уровне пребывают различные фитофаги (см. выше). В морских водоемах это, в первую очередь, рачковый планктон и различные донные фильтраторы, чаще всего — двустворчатые моллюски.

В распоряжении автора нет достаточных данных для того, чтобы надежно сравнить обилие одних и тех же видов двустворок из Баренцева и Белого морей, но по сведениям, взятым из литературы, вполне можно оценить разницу средней биомассы рачкового планктона.

В. Я. Бергер (2007) приводит данные по биомассе зоопланктона: для Баренцева моря: 50–200 мг/м³, (со ссылкой: Дружина, Марасаева, 2004), а для Белого — 160–200 мг/м³ (со ссылкой: Перцова, Прыгункова, 1995). Очевидно, что указание пределов вариации не может характеризовать исследуемое явление, потому что не позволяет протестировать нулевую гипотезу; следовательно, сравнивать нужно средние величины.

Среднемноголетние данные по летнему зоопланктону для юго-западных областей Баренцева моря дают 270 ± 23 мг/м³ (рассчитано по: Дегтярева, Нестерова, 1985). По другим данным (Матишов и др., 2007) в этом районе летом биомасса планктона составляет в среднем 300–400 мг/м³ и 500 мг/м³ — в Печорской губе. В то же время летний планктон на всей акватории Белого моря за несколько лет создавал биомассу всего 156 ± 15 мг/м³ (рассчитано по: Перцова, Прыгункова, 1995). Справедливости ради надо сказать, что, судя по другой работе, на меньшем материале и с меньшей площади, но приблизительно за те же годы, биомасса беломорского зоопланктона составляла 235 ± 35 мг/м³ (Трошков, 2012).

Различия между данными по Белому морю, скорее всего, объясняются не истинным положением дел, а межавторской изменчивостью, вызванной, по-видимому, особенностями мест проведения работ и различиями в объеме исходного массива данных. Я склонен считать, что материал, усредненный по большему количеству станций и собранный с большей площади, лучше отражает общее состояние изучаемого явления. Складывается вполне определенное впечатление, что биомасса беломорского зоопланктона в среднем вдвое ниже, чем баренцевоморского, причем различия столь велики, а статистическая погрешность столь мала, что вычисление *t*-критерия Стьюдента даже не требуется, и так все ясно. Это вполне соответствует вдвое более низкому уровню первичной продукции Белого моря (см. выше).

Сравним биомассу бентоса Белого и Баренцева морей. Для этого нужно воспользоваться данными по глубинам, доступным с исследовательского судна, так как известные мне сведения о более высоких горизонтах для Баренцева моря немногочисленны и отрывочны. По имеющемуся в распоряжении автора материалу биомасса бентоса на глубинах, которые хотя бы на краткий срок гидрологического лета прогреваются до положительных температур, составляет 115.4 ± 8.5 г/м². В области глубин, где круглый год господствуют отрицательные температуры, она равна 31.1 ± 2.4 г/м².¹ Учитывая различия в площади морского дна, занятыми этими областями, получаем, что средняя для Белого моря биомасса бентоса едва достигает 100 г/м². С. Г. Денисенко (2013), на основании данных, взятых из литературы и собственного материала, указывает, что средняя биомасса баренцевоморского бентоса равна 147 г/м². Эти результаты можно считать хорошо соответствующими различиям в первичной продукции и биомассы планктона обоих морей. Теперь, имея некоторые общие сведения о кормовой базе хозяйственно ценных видов, можно рассмотреть возможности их промышленного использования.

В последнее время много говорят и пишут о необходимости возродить традиционные беломорские промыслы (см., например, Бергер, 2007 и ссылки в этой работе). Такие предложения представляют собой обычные популистские заявления, направленные в основном на построение совершенно несбыточных перспектив роста занятости обитателей того или иного региона. Их авторы, как правило, искренне верят, что если они добьются государственного финансирования, то промысел расцветет пышным цветом, а местные жители заживут, как в сказке. Все это — банальные народнические идеи: мы, мол, научим этих несчастных жить счастливо. При этом счастье понимается как совпадение с умозрительными представлениями самого народника. Замечу, что в России незнакомые с практическими реалиями идеалисты спасают народ уже около 200 лет, а счастливее он все не становится.

Мы совершенно справедливо восторгаемся и гордимся поморскими промышленниками, их искусством судостроения и мореплавания, их поистине героическими зимовками на Шпицбергене и Новой Земле, но почему-то никто не задается простым, в сущности, вопросом: а что же заставляло их ходить с такими опасностями в страшную даль, если у них под самым носом было невероятное изобилие? Морских ресурсов в Белом море было больше, чем теперь, население Поморья — в десятки раз меньше, но, похоже, ему имевшихся запасов все же не хватало. Судя по работе Т. А. Бернштам (1983) и ее описаниям традиционной диеты, а также покупных продуктов и изделий, по-

¹ На глубинах, которые никогда не прогреваются выше 0°C, обитают почти исключительно детритофаги. То обстоятельство, что они создают биомассу, практически на порядок меньшую, чем бентос вышележащих горизонтов, населенных в основном консументами I и II порядков, надежно подтверждает высказанную ранее мысль о принадлежности грунтоядных форм к консументам III порядка.

моры жили совсем не так богато, как это принято считать, хотя прямо об этом у нее не сказано.

По данным литературных источников и сохранившихся документов основной промысел велся на Баренцевом море (Бернштам, 1978). В качестве примера можно сказать, что беломорские уловы семги учитывали отдельно от баренцевоморских. Имеющиеся материалы ясно показывают, что первые составляли ничтожную долю вторых (Лайус и др., 2010a). Напомню, впрочем, что семгу нельзя считать беломорским видом.

«Энциклопедический словарь» Ф. А. Брокгауза и И. А. Ефрона дает следующее определение слову *поморы*: «Мѣстный терминъ ... для промышленниковъ Архангельскаго, Мезенскаго, Онежскаго, Кемскаго и Кольскаго уѣздовъ Архангельской губ., занимающихся рыбными ... промыслами на Мурманѣ...» (Н. Л., 1898). Белое море даже не упомянуто.

Рассмотрим с этих позиций некоторые традиционные промыслы, в первую очередь, хорошо изученную добычу сельди.

Легенды о неисчерпаемых запасах соловецкой сельди, начиная с конца XVIII и всего XIX столетий, порождали различные «Селедочные компании», идейно и финансово поддерживаемые правительством и частными предпринимателями (Кузнецов, 1960; Бергер, Наумов, 1995). Судьба их была крайне незавидна. В. В. Кузнецов (1960), не особо вдаваясь в детали, отмечает, что они все они просуществовали очень недолго, а Т. А. Бернштам (1978) образно и емко назвала «Селедочные компании» мыльными пузырями. Я. И. Алексеева с соавторами (2010) извлекают на свет божий забытое ныне выражение *лотерейный промысел*, которым в те времена обозначали добычу беломорской сельди.

Опыт ничему не учит. В XIX в. сельди было больше, что, несмотря ни на какие дотации, не спасало селедочные концерны от быстрого разорения. Почему же теперь, когда общий запас оценивается всего в 12 тыс. т (Бергер, 2007) против объема прошлых уловов, которые по его же сведениям составляли более 30 тыс. т¹, они должны вдруг стать такими прибыльными? В. А. Стасенков (2012a, стр. 162) совершенно справедливо пишет: «Добыча многих объектов стала малорентабельной, а то и убыточной. Усилия крупных рыбопользователей сосредоточились на добыче высокомногочисленных объектов в Баренцевом море... Рост запасов и вылова атлантической сельди привел к насыщению рынка относительно дешевой и высококачественной продукцией. По этой причине прекратилась добыча сельди в Белом море в летний период, когда вылавливали рыбу с низкими потребительскими качествами». Эти соображения не мешают ему уже на следующей странице заявить: «...запасы этой рыбы позволяют увеличить вылов в 5–6 раз.² Очевидно, что

¹ Данные эти как по запасам, так и по уловам, вызывают большое сомнение, о чем ниже.

² Ему вторят его коллеги (Фролов, Шерстаков, 2010), сетующие на недоиспользование запаса.

потребуется усилия законодательных, контролирующих органов, а также рыбаков для восстановления прибрежного промысла». Зачем, если и так уже ясно, что он нерентабелен, и даже четко показано, почему именно?

Если оценка запасов сельди, приводимая В. Я. Берггом (2007), верна, то, выловив ее всю (что технически совсем несложно) и поделив улов между гражданами нашей страны, мы придем к выводу, что каждому придется дать всего по 80 г, по 2 рыбки среднего размера. Кого мы хотим накормить этой сельдью?

С. В. Максимов указывает, что мурманские промышленники летом ловили сельдь в Баренцевом море в основном в качестве наживки на треску и для собственного пропитания во время летних экспедиций, а на продажу — осенью в Белом море. Описывая изобилие беломорской сельди в середине 50-х годов XIX столетия, он отмечает, что наибольшие уловы были в Поньгоме и на Соловках. И там, и там по его сведениям они составляли около 100 т (цит. по: Максимов, 1984). Современные данные, основанные на архивных материалах, вполне подтверждают и то, и другое (Алексеева и др., 2010). Из приводимых С. В. Максимовым сведений 30 тыс. т никак не складывается, из архивных материалов — тоже (Алексеева и др., 2010).

Эта цифра (32.78 тыс. т, а, правильнее, 32.76 тыс. т по точному пересчету из пудов в метрическую систему), кочующая до сих пор из работы в работу, основана на сомнительных данных В. В. Кузнецова (1960) со ссылкой на И. А. Богуслава (1846). На самом же деле в этой работе говорится о возможности вылова в 1842 г. 16.38 тыс. т (30–40 тыс. возов, т. е. около 1 млн. пудов) в районе Карельского берега, что повторено М. Сидоровым (1870) с указанием на Сороцкую губу (Алексеева и др., 2010). Надо полагать, В. В. Кузнецов счел эти данные разными и сложил. Между тем сведения И. А. Богуслава сами по себе вызывают большие сомнения: такие уловы никогда не отмечались за две сотни лет учета сельдяного промысла на Белом море для всего водоема в целом, не то что для отдельной губы. Даже в 20-е годы XX столетия, когда сельди добывалось больше всего за всю историю учета уловов, они не достигали и трети того количества, которое обозначено И. А. Богуславом (Кузнецов, 1960; Зеленков и др., 1995). При этом Я. И. Алексеева с соавторами (2010) подчеркивают, что сведения эти приведены в работе И. А. Богуслава (1846) без каких-либо ссылок на источники, в виде некоего предположения.

А. В. Стасенков (2012a) говорит о 10.5 тыс. т для 60–70 гг. XIX столетия, не указывая источника этих данных (судя по всему, источник этот — работа В. В. Кузнецова, 1960). Архивные данные Я. И. Алексеевой с соавторами (2010) показывают, что в 70-х гг. в Сороцкой губе, одном из очень важных мест промысла, не вылавливалось и 500 т (рис. 62). Это дает основание считать по грубой прикидке не более 2 тыс. т для всего моря. Десять тыс. т — весьма сомнительная цифра. Такой уровень промысла не был достигнут даже в конце 20-х гг. XX столетия, когда начали применять новые методы лова (Алексеева и др., 2010), что и привело к немедленному сокращению запасов и резкому падению уловов (рис. 61). Таким образом, если уловы и увеличива-

лись, то такая тенденция наблюдалась лишь в XX столетии и была связана вовсе не с ростом запасов, а с развитием технологии лова. Ни 10.5 тыс. т (Кузнецов, 1960; Стасенков, 2012а), ни, тем более, 30 тыс. т (Кузнецов, 1960; Бергер, 2007) никогда не было (см. выше), да и быть не могло.

Уловы сельди заметно колебались за последние 200 с лишним лет (Кузнецов, 1960; Зеленков др., 1995; Бергер, 2007; Алексеева и др., 2010; Стасенков, 2012а). По приведенным в цитируемых работах данным автором построены соответствующие графики для различных частей Белого моря (рис. 62) и для всего водоема в целом (рис. 63).

Следует помнить, что динамика уловов зависит не только от динамики численности популяции промыслового вида, но также и от различных экономических, социальных и погодных факторов¹, поэтому для оценки общего запаса ими следует пользоваться с большой осторожностью, о чем предупреждал еще В. В. Кузнецов (1960). Несмотря на это, общие тенденции на рис. 62 и 63 отражены достаточно верно. В частности можно вполне надежно утверждать отверждать, что сведения о вылове 34 тыс. т в Сороцкой губе в 1870-х гг. (Бергер, 2007), где архивные материалы не показывают и половины одной, попросту высосаны из пальца.

Все приведенные выше материалы дают основание считать, что естественные флуктуации численности сельди в Белом море достаточно велики, что и характерно для вида, реализующего *r*-стратегию. Эти колебания численности стад беломорской сельди привели к понятию урожайных и неурожайных лет (Кузнецов, 1960; Прыгункова, 1990; Зеленков и др., 1995; Алексеева и др., 2010). Наличие урожайных поколений, т. е. значительные колебания численности популяции, вполне может считаться веским аргументом в пользу того, что беломорская сельдь — более ярко выраженный *r*-стратег, чем баренцево-морская. Именно поэтому в Белом море ее мало, она мелкая, и популяция ее нестабильна, причем эта нестабильность не зависит напрямую от успеха размножения, скорее, от условий выживания молоди, на что указывал еще В. В. Кузнецов (1960). Я. И. Алексеева с соавторами (2010) также объясняют ее условиями питания и икрометания, т. е. влиянием внешних факторов, что и должно наблюдаться у вида, реализующего такую жизненную стратегию. Из этого, между прочим, следует, что искусственные нерестилища (Иванченко, 1983, 1990) мало помогут сохранить и преумножить запасы беломорской сельди.

Объединив все имеющиеся данные, можно построить и проанализировать динамику вылова сельди за все ушедшее столетие (рис. 64).

¹ Так, например, низкие уловы сельди, имевшие место, начиная с середины 90-х годов ушедшего столетия, объясняются, скорее всего, снижением промыслового усилия и разрушением системы учета.

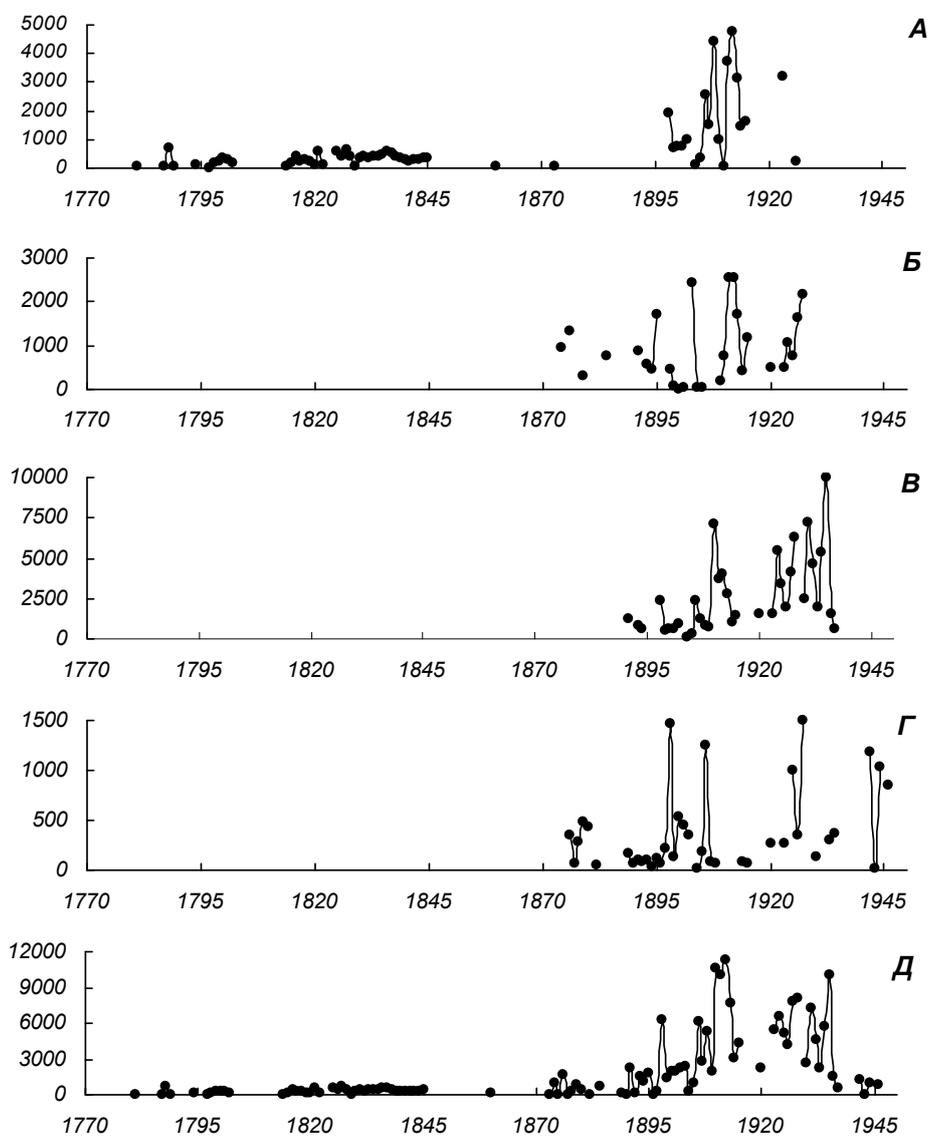


Рис. 62. Динамика вылова сельди в Кандалакшском заливе по учету в Архангельске — А; в Кандалакшской и Ковденской волостях — Б; у Кандалакшского и на Поморского берегов — В; в Сорочкой губе — Г; суммарно во всех названных акваториях — Д. По осям абсцисс — время, годы; по осям ординат — улов, т. Графики построены по данным Я. И. Алексеевой с соавторами (2010).

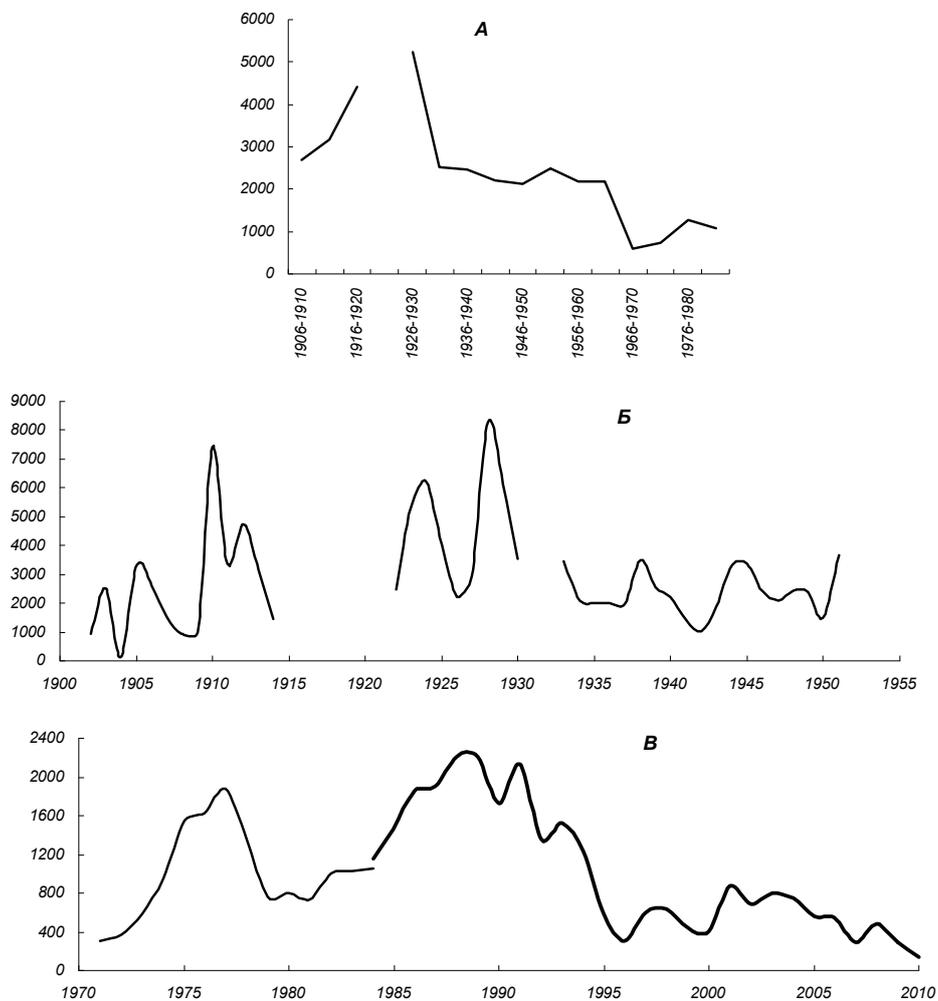


Рис. 63. Динамика вылова сельди в Белом море в XX столетии по пятилеткам (А — по данным: Зеленков и др., 1995) и по годам в 1900-х – 40-х гг. (Б — по данным: Кузнецов, 1960) и в 70-х – 2000-х гг. (В — по данным: Зеленков и др., 1995; *обычная линия* и Стасенков, 2012а; *жирная линия*).

По осям абсцисс — время, годы; по осям ординат — улов, т.

Хорошо видно, что после хищнического промысла в 1910-х — 1930-х гг. и введения в 1965 г. тралового лова средние уловы за пятилетку резко снижаются, что наглядно демонстрирует главный тренд. При этом амплитуда 35-летнего квази цикла уменьшается. Результаты анализа этих данных с применением метода динамического фазового портрета приведены на рис. 65.

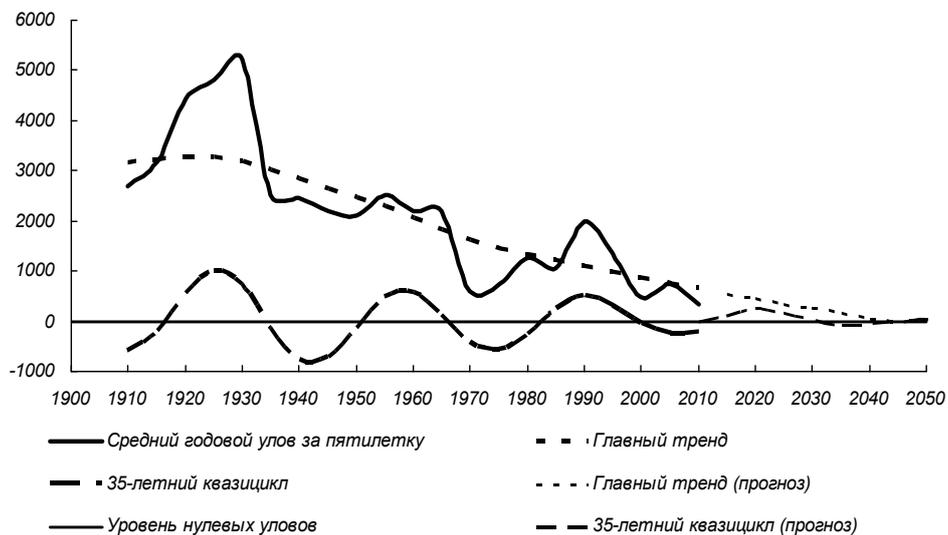


Рис. 64. Динамика вылова сельди в Белом море с 1910 по 2010 г. Главный тренд и квазициклическая составляющая получены методом компонентной фильтрации. Построено по данным работ Кузнецова (1960), Зеленкова и др. (1995), Алексеевой и др. (2010) и Стасенкова (2012a).
 По оси абсцисс время, пятилетки; по ординат уловы, т. Квазицикл приведен в отклонениях от главного тренда.

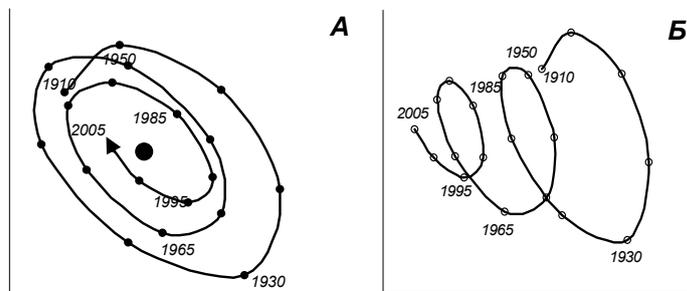


Рис. 65. Динамические фазовые портреты 35-летнего квазицикла уловов (А) и суммы главного тренда с 35-летним квазициклом (Б).
 По осям абсцисс — вылов по пятилеткам, т; по осям ординат — приращение вылова в конечных разностях, т. Оси не оцифрованы, поскольку графики демонстрируют тенденции динамики, а не реальные данные, приведенные на предыдущем рисунке. Черная точка на первом из них — устойчивый фокус. Стрелками показано направление развития динамики.

В чем же причина того, что промысел, очень долго державшийся на стабильном уровне, за последние сто лет сократился вшестеро?

Как бы ни была ненадежна оценка состояния популяции по данным уловов, тенденция динамики обилия стад сельди вырисовывается весьма четко. Из рис. 65А следует, что она подчиняется 35-летнему квазициклу, имеющему аутогенный характер, о чем говорит его вполне стабильный паттерн. При этом указанный квазицикл уверенно уходит от предельного цикла и стремится к устойчивому фокусу. Можно ожидать, что довольно скоро амплитуда автоколебаний окажется равной нулю, и система популяции сельди станет устойчивой, причем запасы упадут до возможного минимума, скорее всего равного нулю. О том же говорит и график на рис. 65Б. Система каждые 35 лет подходит к точке бифуркации, причем не выходит на новый уровень стабильности, а продолжает смещаться в сторону полного исчезновения вида. В 2020 г., ожидается очередной максимум 35-летнего квазицикла (рис. 64), однако уже в 2017 г., обилие сельди несколько повысилось, хотя и было существенно меньше по сравнению с 1973 г., пришедшегося на минимум обилия (*визуальные наблюдения автора*).

Сравнение динамики главного тренда и циклической с оставляющей (рис. 64) позволяет прогнозировать, что приблизительно к 2045 г. уловы станут нулевыми так же, как и амплитуда квазицикла, который вырождается в точку устойчивого фокуса (рис. 65А), совпадая с концом даже нынешнего жалкого промысла. Это значит, что к этому сроку можно ожидать практически полное вымирание беломорской сельди.

Какое же отношение все это имеет к донным экосистемам Белого моря? Самое непосредственное, поскольку они представляют собой одну из основ кормовой базы любых промысловых видов и, наряду с планктоном, участвуют в формировании продукционного потенциала любого водоема.

Никакой вид не живет как самостоятельная, ни с чем не связанная единица, подверженная влиянию только абиотических факторов. Он входит во вполне определенное сообщество с прямыми и обратными абиотическими и биотическими связями (*главы 10, 14*). При выяснении причин любой динамики численности популяций этим обстоятельством нельзя пренебрегать.

В случае же изучения хозяйственно важных видов недооценка их биоэкологической роли может привести к серьезным экономическим ошибкам. Сельдь и в этом отношении оказывается удобным для рассмотрения и хорошо изученным объектом. Итак, рассмотрим трофическую цепь, в которую она входит: первичные продуценты — рачковый планктон — сельдь — треска.

Первые два звена этой цепи описаны выше, и было показано, что рачковый планктон — основа рациона сельди — тот ресурс, который обеспечивает тот или иной уровень ее процветания, в Белом море вдвое менее обилен, чем в Баренцевом.

Нужно отдавать себе отчет в том, что в природе любой ресурс не в дефиците, и не в избытке. Он есть просто некая данность, которая строго поделена

между разными видами, поэтому при сокращении численности рыб-планктофангов освободившийся ресурс планктона неизбежно и навсегда займут планктоноядные кишечнополостные. Е. Г. Фишер с соавторами (Fisher et al., 2009) на 44 Европейском симпозиуме по морской биологии сделали на эту тему весьма интересный доклад под символическим названием, означающим в переводе на русский язык: «Ну и жри свою медузу!». Изымая сельдь, мы сдвигаем равновесие в пользу медуз *Aurelia aurita*. Вернуть его к исходному состоянию непросто. Более *r*-ориентированный вид в нестабильном сообществе всегда будет иметь преимущество перед менее *r*-ориентированным. В результате надежд на то, что запасы сельди восстановятся в прежнем объеме, весьма немного.¹

Четвертое звено рассматриваемой пищевой цепи — треска *Gadus morhua*.² На Баренцевом море эта рыба питается в основном сельдью и мойвой (Лайус, 2010б), и представляет собой основной объект промысла, а вот на Белом — нет. Ей не хватает в нем пищи, поэтому ее мало, и она — мелкая. Беломорская треска средних размеров питается в основном кольчатými червями и ракообразными (т. е. в первую очередь бентосом), а из рыб — по большей части колюшкой (Новиков, 1995). При этом нельзя забывать, что бентоса в Белом море как минимум в полтора раза меньше, чем в Баренцевом (см. выше). На питание сельдью переходят только самые крупные экземпляры (Новиков, 1995), по своим размерам заметно уступающие баренцевоморской промысловой треске (табл. 25). В северной Атлантике треска начинает нереститься на 3–7 году жизни (Лайус и др., 2010б), а Белом море она редко переживает 4-летний возраст (Новиков, 1995). Таким образом, есть все основания полагать, что жизненная стратегия беломорской трески заметно сдвинута в *r*-направлении.

Из сказанного вытекает важное практическое следствие: если в море настолько мало трески, и она такая мелкая, что представляет собой лишь второстепенный промысловый вид, то это прямое указание на то, что и сельдь в нем ловить невыгодно. Таков теоретический вывод анализа рассмотренной пищевой цепи, надежно доказанный двухсотлетней практикой.

Сельдь — чрезвычайно удобный объект для рассмотрения динамики обилия промыслового вида и его биотических связей в первую очередь потому, что для этого в литературе есть достаточное количество материала для анализа. Ниже мы еще вернемся к этому виду, а сейчас следует обратиться к другому, изученному, правда, заметно хуже.

¹ Нечто аналогичное случилось с треской на Джорджес банке. В результате хищнического промысла запасы этой рыбы на ней катастрофически сократились. Треску там уже давно не промышляют, но запасы ее не восстанавливаются, так как экосистема вышла на другой уровень стабильности (Спиридонов, Мокиевский, 2005).

² Треска, конечно, не питается исключительно сельдью, но последняя составляет значительную часть ее рациона. Не зря же поморы ловили сельдь в качестве наживки.

Второй по важности беломорский промысловый объект после сельди — навага *Eliginus navaga*. Если среднегодовая добыча сельди с начала XX столетия по середину 80-х гг. (период, включающий в себя максимальные из известных уловов) составляла 2359 ± 324 т (рассчитано по: Зеленков и др., 1995), то наваги за те же годы добывали 1279 ± 54 т в год (рассчитано по: Стасенков и др., 2012б). По своим аутоэкологическим свойствам это — очень разные виды. У наваги другой спектр питания, другие трофические конкуренты, обитает она в других биотопах и не совершает дальних сезонных миграций. Вместе с тем и она — достаточно ярко выраженный *r*-стратег и в Белом море мельче, чем в других арктических водоемах (см. табл. 25). Пресс промыслового усилия на навагу слабее, во всяком случае траловый лов на нее не распространяется. Этот промысел тоже нерентабелен (Стасенков, 2012б).

Динамика вылова наваги на протяжении прошедшего века (рис. 66) дает основание считать, что численность ее популяции тоже колеблется довольно значительно (с теми же оговорками, которые были сделаны выше относительно сельди). Динамика эта демонстрирует и сходства с динамикой вылова сельди, и отличия от нее. Так, с одной стороны, она неплохо отражает увеличение уловов в 10-х и 20-х гг., связанное с началом применения более прогрессивных методов лова, и их падение в 30-х–50-х, с этим, скорее всего, связанных. С другой стороны, уловы 60-х–90-х гг. не снижаются. В целом промысел на протяжении всего XX столетия пребывал приблизительно на одном уровне. В то же время, как и в случае с сельдью, он редко бывал стабильным, что и следует ожидать для вида, реализующего *r*-стратегию.

Вот еще несколько примеров традиционных промыслов.

Насколько известно, самым первым объектом промысла пришлого новгородского, а затем оседлого поморского населения был морж, обитавший в Онежском заливе.¹ Моржей, по-видимому, было мало, очевидно потому, что бентос Онежского залива не был в состоянии поддерживать сколько-нибудь значительное стадо. Грубый подсчет возможной его численности, основанный на данных автора по биомассе главных кормовых видов с учетом доли их мягких тканей, предполагаемой площади, на которой они могли обитать и априорном предположении, что моржи использовали около 10% кормовой базы, дает стадо не больше, чем в 8 тыс. голов. Скорее всего, оно было заметно меньше. Не следует забывать, что добыча в основном велась летними промысловыми экспедициями, вооруженными луками и копьями, по-видимому, с потерей, по устным утверждениям специалистов, около 40% раненных животных. Соответствующая научная литература автору неизвестна. В результате регулярную добычу пришлось прекратить уже через 200 лет, в XII столетии (Кузнецов, 1960), а окончательно моржи были полностью уничтожены к началу XV века, для чего даже не понадобилось еще не использовавшееся в

¹ Популяцию моржа в Воронке, уничтоженную промыслом несколько позже, я не рассматриваю, так как это был не беломорский, а баренцевоморский ресурс.

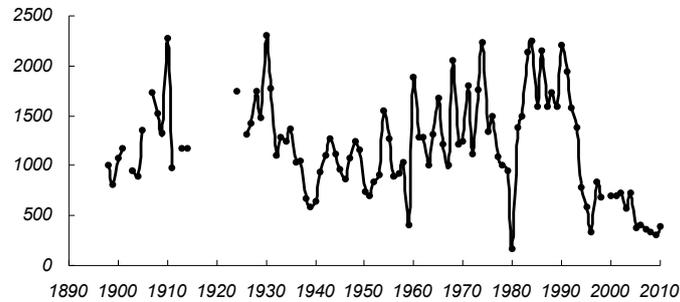


Рис. 66. Динамика вылова наваги за последнее столетие. По оси абсцисс — время, годы; по оси ординат — улов, т. Резкое падение уловов в конце 1990-х гг. объясняется, скорее всего, развалом системы учета. График построен по данным Стасенкова (2012б).

тогдашнем промысле огнестрельное оружие. Итак, на истребление беломорской популяции моржей потребовалось меньше 400 лет (Наумов, Федяков, 1993). Будем ли призывать возродить этот традиционный промысел?¹ При этом следует отметить, что новоземельская популяция, несмотря на нещадную и практически тысячелетнюю эксплуатацию, как норвежцами, так и русскими, сохранилась до сих пор, хоть и в сильно потрепанном виде. Это может означать только то, что она с самого начала была и больше, и стабильнее быстро погибшей беломорской.

В течение многих столетий очень ценным продуктом промысла был гагачий пух. Его собирали в период гнездования, заодно изымая отложенные яйца и убивая палками насиживающих самок (Наумов, Федяков, 1993). Результаты не замедлили сказаться: к началу XX столетия беломорская популяция гаги *Somateria mollissima* была уничтожена практически полностью. Окончательного истребления этого вида не произошло только потому, что был создан Кандалакшский заповедник, на первых порах занявшийся, по сути дела, его искусственным разведением. Ныне на Белом море это — самая массовая утка и находится под строгой охраной в отличие от многих других, достаточно малочисленных утиных птиц.

Атлантический лосось, хоть и не является беломорским видом в строгом значении этого понятия, в большинстве случаев возвращается на нерест в ту реку, где выклюнулся из икринки. В результате перелов в каждой конкретной реке влияет на ее локальный запас.

¹ Сарказм этой фразы, написанной в апреле 2013 г., к сожалению, оказался пророческим. Заплывший в Чупинскую губу уже в конце мая того же года годовалый морж был немедленно тяжело ранен и, возможно, погиб (Сухотин и др., 2014). Вот яркий пример результатов возрождения традиционного промысла при первой же возможности.

С. В. Максимов с большим неодобрением отзывается о способе лова семги, говоря, что, перегораживая реку сплошным забором на весь год, промышленники серьезно подрывают запас, на что сами же и жалуются. При этом он ссылается на рыбоохранное законодательство английского короля Якова I от 1424 г. Впрочем, далее этот автор указывает, что оно мало помогло (цит. по: Максимов, 1984). Он не был первым, кто призвал к регуляции добычи с целью охраны стада. Еще в конце XVIII в. пытались запретить лов заборами (Лайус и др., 2010). Запреты нарушали, а призыв С. В. Максимова не был услышан. В советские времена применялись сплошные русловые перекрытия, еще более варварские, чем поморские рыбные заборы.

Как видно, запасы промысловых видов оскудевают на глазах. В чем же дело?

Теперь модно сваливать все на загрязнение. Оно, конечно, есть, но очень невелико (глава 8), и существенной роли не играет. Главное в том, что традиционные промыслы с древности по нынешний день ведутся самыми варварскими способами и без каких-либо расчетов на будущее, что неизбежно приводит, в лучшем случае, к такому сокращению запаса промыслового объекта, что его дальнейшая эксплуатация становится бессмысленной. При промысле никогда не учитываются аутоэкологические, демэкологические и синэкологические особенности добываемого вида, поэтому результат неизбежно плачевен.

Снова обратимся к хорошо изученному промыслу сельди. Сокращение ее запасов и уловов традиционно связывают с гибелью зостеры (Иванченко, 1990; Зеленков и др., 1995; Стасенков, 2012a; Бергер, 2007), однако зостера погибла в 1960 г. (Вехов, 1970; Бергер, 2007), а падение уловов пришлось на начало 70-х. При этом надо помнить, что до промыслового размера сельдь дорастает гораздо раньше 10-летнего возраста, а численность ее популяции регулируется не количеством отложенной икры, а условиями выживания молоди (Кузнецов, 1960; Криксунов и др., 1990). Настоящая причина, скорее всего, во введении тралового лова, который практикуется с 1965 г. (Зеленков и др., 1995), и добычей при помощи рыбопоисковых приборов, не оставляющих надежды избежать мотни трала.

Запас онежского стада беломорской сельди для 1950–1980-х гг. оценивался приблизительно в 3 тыс. т (Ермольчев, Похилюк, 1990) при промысле в 1 тыс. т, что следует считать хищнической эксплуатацией. Ныне и без того варварский перелов нам предлагают увеличить в 5–6 раз (Фролов, Шерстаков, 2010; Стасенков, 2012a).

Вторая причина оскудения — разрушение биотопов при добыче водорослей, гидростроительстве на реках, чрезмерных порубках леса и его молевом сплаве, а также некоторых других видов хозяйственной деятельности. Идет интенсивная антропогенная перестройка бассейна водосбора (Иванов, Брызгалов, 2007), что неизбежно прямо сказывается на проходных видах рыб и косвенно на связанных с ними беспозвоночных. Перелов и разрушение нерестилищ привели к катастрофическому снижению численности стад семги, а это, в свою очередь, — к практически полному исчезновению пресноводной

жемчужницы *Margaritifera margaritifera* даже в реках, мало затронутых антропогенным воздействием. Между тем, еще лет 30–40 тому назад жемчужница водилась в каждой мало-мальски приличной речке, и совсем не была редкостью (*наблюдения автора*).

Рассмотрим соотношение размеров Баренцева и Белого морей, учитывая, что Воронка представляет собой залив первого из них. Тогда площадь Баренцева моря составляет 1449, а Белого — 66 тыс. км² (рассчитано по: Деев, 2005а; Бабков, Голиков, 1984). Таким образом, оно по площади в 22 раза меньше. Поскольку первичная продукция Белого моря, как было показано выше, вдвое ниже, чем Баренцева, то и запасы любых организмов в нем, включая хозяйственно ценные виды, должны быть меньше в 44 раза. Уже в свете этих несложных расчетов миф о сказочных беломорских богатствах начинает таять на глазах.

Полезные и интересные сведения о современном промысле рыбы приведены на сайте <https://fishnews.ru/news/35564> «Карелия подвела “рыбные” итоги года» от 18.01.2019.

В этом источнике указано, что предприятия республики Карелия выловили в Баренцевом море за 2018 г. 86.6 тыс. т рыбы, а в Белом — 409 тонны. Это значит, что вклад беломорских промыслов составил меньше 0.5%. Уже из этого следует, что заниматься таким, да еще и нерентабельным (см. выше) промыслом нет никакого смысла. Можно возразить, что причина разницы заключается в несопоставимости площади Белого и Баренцева морей. Нас же в данном случае интересует больше не абсолютный вылов, а урожайность этих морей на единицу площади. С учетом этого получаем, что Белое море дает рыбы чуть больше трети Баренцева — 35% от него на одинаковый промысловый выдел. Этот результат хорошо согласуется со всем, сказанном выше.

Судя по схеме рыбопромысловых районов Баренцева моря (Денисенко, 2013, рис. 67), их площадь составляет около половины площади всего моря — порядка 700 тыс. км². Это приблизительно в 10 раз превышает площадь всего Белого моря. Для периода с 1955 по 1985 гг. в этих районах отечественным рыболовным флотом ежегодно в среднем облавливалась площадь, равная 34.1 ± 2.5 , а всеми странами — порядка 137 тыс. км² (рассчитано по данным: Денисенко, 2013), что вдвое превышает площадь Белого моря и составляет около 20% площади промысловых районов. За эти же годы среднегодовой улов донных рыб мурманским рыболовным флотом составлял 288 ± 29 тыс. т (рассчитано по данным: Денисенко, 2013).

В те же сроки ежегодный суммарный вылов сельди и наваги, главных беломорских промысловых объектов, составлял в среднем 2.6 тыс. т (рассчитано по: Зеленков и др., 1995; Стасенков, 2012б), что в 10 раз меньше статистической погрешности в оценке баренцевоморских уловов. Нет ничего удивительного в том, что беломорские промыслы нерентабельны.

Для Белого моря в распоряжении автора нет надежных и точных данных о площади промысловых районов и ежегодно облавливаемых акваторий. Впрочем, судя по описанию промыслов, где обнаруживается достаточное ко-

личество сельди или наваги, там эти виды и ловят (Кузнецов, 1960; Зеленков и др., 1995; Стасенков, 1995, 2012а, б; Алексеева и др., 2010). Из этого следует, что, скорее всего, облавливаемая площадь не намного меньше максимально возможной.

На Баренцевом море, как было показано выше, ежегодно только около 20% площади промысловых районов подвергается антропогенной нагрузке. Это значит, что каждое конкретное стадо облавливается в среднем раз в 5 лет.¹ На Белом же море, судя по всему, урожай снимают с каждого косяка ежегодно, и времени для его восстановления не остается. В результате весь запас систематически подрывается. Из этого следует, что слишком интенсивный промысел в силу одних только малых размеров Белого моря способствует быстрому истреблению добываемых видов.

Необходимость охраны природных запасов была понятна уже давно. В анонимной статье 1793 г. «О рыболовстве беломорских сельдей» говорится о снижении запасов сельди из-за лова на нерестилищах (цит. по: Кузнецов, 1960). Лов семги заборами неоднократно запрещался, начиная с конца XVIII в., однако на практике запреты не соблюдались, а сокращение числа русловых перекрытий бывало вызвано только требованиями лесосплава (Лайус и др. 2010а). О призывах С. В. Максимова прекратить хищническую эксплуатацию стад атлантического лосося упоминалось выше.

В советское время в плане охраны природных богатств долгое время ничего не предпринималось, впрочем, в последние годы кое-что делалось и делается. Вводят запреты на лов сельди в нерестовый сезон (Кузнецов, 1960), определяют объем допустимого улова², выделяют квоты промысловым организациям, вводят лицензионный лов, но ничего не помогает. Возможно потому, что либо все это делается слишком поздно, либо названные мероприятия направлены не на природоохранные задачи, а на получение доходов местными администрациями. Процедура и подходы к природоохранным вопросам постоянно меняются, неизменными остаются только призывы к возрождению традиционных промыслов. Возрождение же это совершенно нереально, и не только потому, что промышлять уже почти нечего, а добыча давно нерентабельна, есть и другая важная причина: некому промышлять.

Много говорят о сокращении числа рыбаков и гибели поморских деревень. Их население, действительно, сократилось в несколько раз (Стасенков, 2011; цит. по: Стасенков, 2012б). Основная причина умирания деревень — раскулачивание и коллективизация 20–30-х гг., репрессии 30–40-х гг. и экономический кризис 90-х гг. Автор этих строк в 80-х гг. своими глазами видел многочисленные мертвые деревни и лично разговаривал с раскулачивавшими. Все

¹ При этом надо помнить, что при траловом лове страдает не только запас промыслового вида, но и его кормовая база. За подробностями отсылаю Читателя к труду С. Г. Денисенко (2013).

² Это делается только на основе оценки запаса, без учета экологических особенностей промысловых видов и транспорта энергии по пищевым цепям.

это, несомненно,— правда, но только ее часть. Другая часть заключается в том, что коренное поморское население, имевшее тысячелетний опыт выживания в достаточно сложных условиях, в значительной степени замещено пришлым: ссыльнопоселенцами, оставшимися на Севере после окончания срока службы военными, людьми, приезжавшими на Север на заработки, а также их потомками, и деклассированными элементами, высланными в советское время на 101-й километр. Промыслам эти люди не обучены, да и сохранившиеся остатки поморского населения за многие десятилетия репрессий и экономических неурядиц в значительной степени утратили традиционный опыт. В результате, если мы захотим возродить промыслы, то придется приглашать профессиональных рыбаков, что никак не будет способствовать росту занятости местных жителей.

Никто не спорит: численность населения поморских деревень сокращается, а сами деревни умирают или превращаются в дачные поселки. Причины этого, по-видимому, кроются не только в политических событиях XX столетия, но и в современной экономической ситуации, в том числе и в нерентабельности традиционных занятий поморов. По оценке В. А. Стасенкова (2011) сельское население Поморья уменьшилось в 6–8 раз. Это вполне справедливое наблюдение породило еще одно заблуждение — ложное впечатление о сокращении числа жителей Поморья как такового. В. Я. Бергер (2007), например, подробно описывает условия, препятствующие «... возврату населения на берега Белого моря» (стр. 244). Между тем, существуют еще и городские жители, забывать которых в наших экономических построениях никак нельзя. По данным, опубликованным в «Энциклопедическом словаре» Ф. А. Брокгауза и И. А. Ефрона, а также в «Большой Российской энциклопедии», за ушедшее столетие городское население Поморья выросло в 22 раза, в то время как в среднем по России — лишь вдвое. Только в одном Архангельске и его городах-спутниках проживает теперь почти 600 тыс. человек, заведомо много больше, чем в конце XIX столетия во всех беломорских поселениях, вместе взятых. К сожалению, точной цифры для этого времени назвать не могу, так как доступные мне источники дают очень фрагментарные сведения. Для примера скажу, что сто лет назад во всем огромном Кольском уезде насчитывалось около 8 тыс. жителей, а в современной Кандалакше, в него входящей, сейчас проживает 38 тыс. человек. Надо думать, что и в остальных уездах наблюдается близкая картина. Это обстоятельство нельзя сбрасывать со счетов. Малочисленным поморам беломорских богатств явно не хватало, и они уходили на мурманские промыслы. Теперь, когда богатства заметно оскудели, а население двадцатикратно увеличилось, рассчитывать на нерентабельные промыслы сельди и наваги явно не приходится.

Е. Ф. Гурьянова (1949) писала, что в Белом море нечего охранять, его надо переделывать и повышать его биологическую продуктивность. С одной стороны, она была права: Белое море — бедное, ждать от него нечего, с другой — переделка природы пока ни к чему хорошему не привела, и вряд ли приведет

в будущем. Идея эта уходит корнями в так называемую мичуринскую биологию. Казалось бы, с ней давно и навсегда покончено, а между тем, Первое координационное совещание (май 1982 г.) по только утвержденному проекту ГКНТ СССР «Белое море»¹ назвалось «Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря». Задача же повышения продуктивности морского водоема не может быть решена без перестроек такого глобального масштаба, что человеку непосильна. Сквозь нее, как сквозь призму, просматриваются тени недоброй памяти Т. Д. Лысенко и его присных. Не пора ли было уже забыть про их квазинауку?

Традиционные промыслы (а из них едва живы только два — лов сельди и наваги) в современных условиях нерентабельны (Стасенков, 2012а, б), поэтому любые попытки их возродить обречены на провал. Видимо, в глубине души это понимают многие, однако былая слава Поморья (основанная, как мы видели, на мурманских промыслах) заставляет искать им альтернативы, поэтому предпринимаются многочисленные попытки насадить им замену.

Так, один за другим предлагаются разнообразные проекты, обещающие рост занятости местного населения. Главные среди них — спасение сельди, создание ферм для культивирования мидии и садковое выращивание молоди лососевых рыб. Замечу, что все эти направления в известной мере тоже основаны на лысенковской идее переделки природы.

Много сил было в свое время потрачено на разработку искусственных нерестилищ для сельди (Иванченко, 1983; 1990). Работа была вызвана гибелью в начале 1960-х гг. зостеры, на которой нерестилась сельдь, что, по общему мнению, никакими фактическими данными не подтвержденному, привело к сокращению запаса. Но ориентация промысловых организаций направлена не на сохранение промыслового стада, а на его нещадную эксплуатацию, поэтому искусственные нерестилища им не нужны. Результаты огромной и весьма успешной работы — нулевые. Кроме того, нельзя забывать, что сельдь — ярко выраженный *r*-стратег, поэтому ее урожайность не связана напрямую с количеством выметанной икры (Кузнецов, 1960; Криксунов и др., 1990). Важнее условия выживания молоди, зависящие от условий стабильности биотопа и его кормовой базы, расположенной далеко от естественного нерестилища, поэтому далеко не только, и даже не столько, гибель зостеры вызвала сокращение уловов. Колебания численности популяции сельди зависят от весьма незначительных флуктуаций параметров среды (Криксунов и др., 1990; см. также модель в «Приложении» к главе 9, наглядно объясняющую причины «лотерейного промысла»). Следует помнить также о том, что в понятие параметров среды входят весьма изменчивые и мало предсказуемые биотические факторы, которые никто никогда не учитывает. Между прочим, не следует забывать и о том, что антропогенная нагрузка — одно из важнейших и очень весомых биотических воздействий — зачастую влияющее не на

¹Это был в целом полезный проект, просуществовавший около десятка лет.

один вид, а на целые сообщества, причем результаты его, как правило, почти непредсказуемы из-за очень широкого спектра последствий.

В свое время большие надежды возлагали на промышленное выращивание мидий. Между тем организация этой марикультуры наталкивается на очень большие сложности из-за ежегодного ледостава и больших сроков, необходимых для получения товарного продукта, а сбыт его невелик по причине господствующих в нашей стране гастрономических традиций. Кроме того, получаемая продукция имеет более низкое качество, чем привозная. Так, у беломорских мидий мягкие ткани составляют только 15–20% массы моллюска, в то время как у охотоморских эта величина достигает 25–30%. Этого мало, в тканях беломорских мидий достоверно ниже содержание белка и выше — гликогена. В результате беломорские гаги вынуждены съесть по весу на 40% больше этих моллюсков, чем их охотоморские собратья, для того чтобы получить одинаковое количество энергии (Sukhotin et al., 2014). Эти данные выносят окончательный приговор разведению мидий на Белом море.

Тем не менее, было предпринято несколько попыток получить товарную продукцию. Первое же полуэкспериментальное-полупромышленное хозяйство в Ивановской губе было разбито осенними штормами, и поэтому в литературе не описано.¹ Более успешными были установки в Обориной салме, Круглой, Кривозерской, Кузокоцкой и Никольской губах, а также в районе Соностровского архипелага (Халаман, Сухотин, 2012). О печальных последствиях установки марикультуры в Никольской губе говорилось выше (*глава 13*).

За 4 года было получено 300 т с экспериментально-промышленного гектара, располагавшегося в Кривозерской губе (Бергер, 2007). Само по себе это было недешево. Для обработки полученной продукции пригнали плавучую консервную базу на основе БМРТ. Была изготовлена партия экспериментальных консервов. Получилось вкусно, но цену не определили. Стоимость захода и двухнедельной эксплуатации судна были заведомо выше себестоимости сырья. Несколько раз пытались сдавать продукцию хозяйств Обориной салмы и Соностровского архипелага на небольшой заводик фирмы «Экос» (Кулаковский, 2000; Кулаковский и др., 2003; Бергер, 2007), производивший белковый гидролизат. Заводик быстро прогорел, что и неудивительно.

В результате всего комплекса описанных обстоятельств выгоднее торговать привозной продукцией. Таким образом, и этот вид деятельности нерентабелен, а потому и не развивается. Сохранилось одно небольшое хозяйство в Сонострове (Бергер, 2007; Халаман, Сухотин, 2012), которое его хозяин содержит в качестве хобби, для собственного удовольствия. На жизнь он зарабатывает не этим.

Характерно, что заказанная нам разработчиками теоретических основ марикультуры статья о критериях выбора мест для культивирования мидий

¹ Отмеченное в литературе хозяйство в этом месте, названном Ивановской (правильно — Ивановской) губой (Халаман, Сухотин, 2012), было поставлено позже с использованием более прогрессивной технологии.

(Луканин и др., 1987), где приводятся, в частности, и принципы расчета рентабельности такой деятельности, во всей довольно обширной литературе на эту тему (Исследования по марикультуре..., 1993; Кулаковский, 2000; Кулаковский и др., 2003; Примаков и др., 2006, Бергер, 2007; Халаман, Сухотин, 2010 и др.) не цитируется. При этом нет сомнений, что исследователи, заказавшие статью, о ее существовании знают. Из этой статьи, написанной на вполне репрезентативном материале, недвусмысленно следует, что абиотические условия Белого моря для промышленного культивирования мидий в основном подходят плохо, мест, где есть хоть какой-нибудь смысл этим заниматься, ничтожно мало, а продукция, скорее всего, не будет рентабельной. Кто же будет цитировать такую работу?

Если мы действительно хотим помочь региональной экономике, надо исходить из реалий. Воображение желаемого действительным к успеху привести не может. В частности, при планировании поддержки промыслов мы обязаны учитывать синэкологические данные, иначе деньги будут просто выброшены на ветер. Однако научные разработки никто не использует, так как это требует финансовых затрат. Зачем же тогда оплачивать проведение исследований, если их результаты никем не принимаются во внимание? Собственно, именно этим подходом к научным разработкам на государственном уровне и объясняется прогрессивное снижение бюджетного финансирования фундаментальной науки.

Есть ли выход из экономического тупика?

Возможно, могут оказаться рентабельными фермы по подращиванию молодого лососевых рыб, но этот вид деятельности требует серьезной научной разработки природоохранных требований и утверждения полученных результатов соответствующими властными структурами, чем никто не занимается. Впрочем, интерес к такой деятельности среди специалистов невелик, так как сложности организации подобных ферм в морских условиях на водоеме с ежегодным продолжительным ледоставом намного превышают таковые на пресноводных водоемах.

Развивается туризм. Если серьезно взяться за его организацию, он может быть рентабельным. Пока же стихийная рекреационная активность в том виде, в котором она существует сейчас, сопровождается разрушением и захламлением прибрежных биотопов, а также лесными пожарами и бессмысленным уничтожением всего живого так называемыми *шутерами* — стрелками по кому ни попадя, независимо от того, открыта охота или же нет. Разговоров на тему организации туризма много, а практическая реализация ничтожна, хотя, в известных автору случаях, рентабельна.

Между тем на наших глазах развился новый промысел: сбор ягод и грибов и торговля ими. Его никто специально не создавал, для его организации не созывали конференций и не устраивали научных дискуссий, но он рентабелен, потому и процветает.

Может быть, имеет смысл подумать о том, что не все на свете имеет прямую коммерческую стоимость и не обязательно должно приносить прибыль путем купли-продажи материальных ценностей и продуктов питания? Может быть, стоит сохранить в нашей стране хоть один морской водоем относительно мало затронутым нашей так называемой хозяйственной деятельностью, которую гораздо точнее будет назвать разрушительной бесхозяйственностью? Особенно, если учесть, что ценность ненарушенной акватории на порядки превышает отрицательную прибыль от ее убыточной и варварской эксплуатации. И мы обязаны научиться это ценить, иначе последствия для наших детей и внуков могут стать крайне печальными.

Я отдаю себе отчет в том, что эта мысль противоречит тысячелетней практике и сложившимся мыслительным стереотипам и поэтому вряд ли встретит поддержку со стороны региональной администрации, представителей бизнеса, да и многих моих коллег, но ведь кто-то должен, наконец, высказать ее вслух.

Итак, вот первый общий вывод данной работы: Белое море и его экосистемы настоятельно требуют не возрождения и интенсификации традиционных промыслов, а охраны, охраны и еще раз — охраны.

Второй вывод, не менее важный: при планировании любой хозяйственной деятельности и, в особенности, промысла и культивирования морских организмов необходимо учитывать все абиотические факторы и биоценотические связи любых видов, которые могут на нее отреагировать.

Эти два соображения являются главными практическими обоснованиями настоящего исследования Белого моря и его макробентоса.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Основные принятые обозначения

- a — параметр пропорциональности в распределении Парето
 B — биомасса организмов, г/м²
 b — параметр гиперболического уравнения, в частности модифицированного закона Парето
 C — фазовая скорость волны, м/с
 C_t — фазовая скорость волны у берега, м/с
 c — коэффициент пропорциональности гиперболического уравнения, в частности модифицированного закона Парето
 D — плотность поселения организмов, экз./м²
 D_m — расстояние между связанными бассейнами, тыс. км
 D_o — разность олигомиксности, безразмерная величина
 D_E — разность выравнивания, безразмерная величина
 d — диаметр орбитального движения частиц воды, м
 E — полная энергия гребня волны на 1 м его протяженности, кг·м
 E_d — энергия волнения за единичное время на 1 м ширины гребня (или береговой полосы, если речь идет о литорали), кг·м
 E_l — энергетическое воздействие на донные осадки литорали на 1 м протяженности береговой линии, кг·м
 e — основание натуральных логарифмов
 g — ускорение силы тяжести, м/с²
 F — число учтенных абиотических факторов
 h — средняя высота волны, м
 h_t — высота волны у берега, м
 H' — показатель разнообразия Шеннона, бит/г или бит/экз.
 i, j, k — счетчики значений переменных в рядах, числа натурального ряда
 k — волновое число, м⁻¹; параметр распределения Парето
 k_e — коэффициент пропорциональности водообмена, безразмерная величина
 k' — коэффициент однородности распределения бентоса, безразмерная величина
 K — предельно возможная численность популяции; жизненная стратегия
 L — длина разгона волны, км
 L_p — коэффициент Пикколи–Сартори, тыс. км
 $L_{1/2}$ — расселительный потенциал группы организмов, тыс. км
 n — число гребней, оцениваемое как частное от деления временного промежутка t , измеренного в секундах, на период волны T
 N_o — численность организмов, экз.
 \tilde{N} — количество изученных проб
 P — продукция, обилие/время
 P_D — относительное доминирование
 P_o — встречаемость организмов, % или доли единицы

P_1, P_2, P_3 — доверительные уровни вероятности 0.05, 0.01, 0.001
 R — разрешающая способность орудия сбора, m^{-2}
 R^2 — коэффициент детерминации (уровень соответствия математической модели эмпирическим данным)
 r — коэффициент корреляции Браве-Пирсона; удельный прирост популяции; жизненная стратегия
 S — соленость, безразмерная величина, обозначается ‰ ($\equiv \times 10^{-3}$)
 S_a — площадь изучаемой акватории, обычно km^2
 S_c — число видов
 S_o — число видов в исходной фауне
 S_∞ — ожидаемое число видов
 S_g — рабочая площадь орудия сбора, m^2
 s_t — относительная плотность морской воды, безразмерная величина
 T — температура, $^\circ C$
 t — время
 V — объем
 V_o — полный объем водоема, равный исходному объему старой воды, km^3
 V_e — объем новой воды, втекающей в водоем за единицу времени, km^3
 V_t — остаточный к моменту t объем старой воды, km^3
 V_v — скорость ветра, m/s
 W — вес $1 m^3$ морской воды, kg
 W_o — запас организмов, обычно измеряется в t
 w — максимально возможная придонная скорость возвратно-поступательного движения частиц воды, m/s
 x — аргумент функции
 x_o — параметр положения в распределении Парето (левая граница возможных значений)
 y — зависимая переменная функции
 Z — глубина моря, m
 z — вертикальная координата: расстояние от среднего уровня поверхности моря до рассматриваемой точки, m
 z_o — уровень поверхности геоида (среднее стояние воды во время приливного цикла, точка отсчета высот над уровнем моря)
 α — крутизна волны, безразмерная величина
 β — показатель степени экспоненциального уравнения
 γ — угол наклона литорали, градусы
 δ — коэффициент экспоненциального уравнения
 λ — средняя длина волны, m
 π — отношение длины окружности к диаметру, безразмерная величина
 σ_t — условная плотность морской воды, безразмерная величина
 τ — средний период волны, s
 χ^2 — критерий согласия теоретического распределения с эмпирическими данными
 ω — орбитальная скорость частиц воды, m/s
 ω_t — орбитальная скорость частиц воды на мелководье, m/s

Приложение к главе 2

Описание Белого моря в труде Ю. М. Шокальского «Океанология»

Приложение это имеет исторический характер. Я выписал из известного труда Ю. М. Шокальского (1917) в последовательном порядке все, что касается Белого моря. Получился небезынтересный очерк столетней давности. С одной стороны, он со всей очевидностью показывает, что еще до начала работ, которые мы теперь считаем классическими, основные океанологические свойства Белого моря были уже хорошо известны, а с другой, что очень многие направления современных исследований в этой области были заложены уже тогда, и значительная их часть представляет собой развитие идей этого выдающегося отечественного океанолога.

«Въ теченіе первой половины XVIII ст. необходимо отмѣтить громадное географическое предпріятіе русскихъ, а именно первое обслѣдованіе всего сѣвернаго берега Европы и Азіи отъ Бѣлаго м. до р. Колымы, выполненное Большою Сѣвальною экспедиціей, работавшей съ 1734 по 1741 г. Ея труды до начала XX ст. во многихъ частяхъ этого берега были единственными о немъ данными.

За послѣднія 10 лѣтъ ... сдѣлано очень много для изученія приливовъ на побережьѣ Сѣвернаго Ледовитаго моря, въ Бѣломъ м. ... и ... съ 1909 г. издаются особыя «Ежегодники приливовъ» на слѣдующій годъ для многихъ мѣсть.¹

Средиземныя моря глубоко вдаются въ сушу, съ океаномъ соединены однимъ или немногими проливами, очень расчленены, богаты островами, соленость или больше или меньше океанской, температура отъ нѣкоторой глубины до дна однообразна, приливы не велики, теченія большею частью зависятъ отъ мѣстныхъ условій.

Средиземныя моря могутъ быть между-материковыя и внутренно-материковыя.

Внутренно-материковыя, т.-е. охваченныя берегами, принадлежащими одному и тому же материку; это моря небольшія и мелкія, напр. Бѣлое м.

Бѣлое море имѣетъ характеръ внутренняго, пространство между полуостровомъ Канинъ и Терскимъ берегомъ имѣетъ глубины менѣе 50 м. (27 м. с.²). Къ югу, въ Горлѣ³ Бѣлаго м., глубины отъ 50 до 100 м. (27–55 м. с.); такія же

¹ Начиная с 2013 г. «Морской ежегодник» не издается со ссылкой на его высокую стоимость.

² Морских саженой.

³ Горлом Ю. М. Шокальский называет всю акваторию между географической границей Белого моря и границей Бассейна по современным представлениям.

глубины продолжают и далее на юг до дельты Сѣв. Двины. Западная часть моря глубже, от 100 м. до 200 м. (55–109 м. с.), а сѣверо-западный угол моря, Кандалакская губа, имѣет глубины болѣе 200 м. Наибольшая 330 м. (180 м. с.). Онежскій заливъ мелкій, отъ 50 м. и меньше.

Бѣлое море отличается также меньшими соленостями, нежели океанскія у береговъ Мурмана. Въ Горлѣ Бѣлаго моря соленость около 33‰, далее къ югу она убываетъ, и въ средней части моря, гдѣ лежитъ область большихъ глубинъ, соленость отъ 25‰ до 26‰ (26,11); на югѣ Двинскаго залива она уменьшается до 19%.

Въ *Бѣломъ* морѣ на глубинахъ соленость больше, нежели на поверхности; въ глубокой части моря (послѣдняя тянется по широтѣ отъ Кандалакской губы къ вост. берегу моря) соленость на поверхности колеблется между 24‰–26‰. Ниже же слоя въ 50 м. (27 м. с.) соленость вездѣ въ глубокой части моря болѣе 28‰, а глубже — 200 м. (109 м. с.) она больше 30‰, что для Бѣлаго моря представляетъ довольно значительную величину.

Бѣлое море въ широкой части входа въ него (Бѣлое море часто понимаютъ, начиная къ югу отъ линіи Канинъ Носъ–Святой Носъ, хотя физико-географически надо считать его начало къ югу отъ порога въ Горлѣ, т.-е. по параллели 67° с.ш., отъ устья р. Поноя до мыса Конушинъ) не глубоко, большею частью около 100 м., и лѣтомъ (Авг.–Сент.) здѣсь температуры на поверхности до 6°–8°, зимою же (Янв.–Апр.) понижаются до –1°,0 и –2°,0; періодъ льдовъ здѣсь длится около 2½–3½ мѣсяцевъ, при чемъ встрѣчается только разбитый ледъ.

Самая узкая часть входа въ Бѣлое море — Горло имѣетъ наибольшія температуры въ концѣ лѣта (Авг.–Сент.), когда онѣ доходятъ 7° и 9°,5; Наименьшія же въ концѣ зимы (Апр.), около –1°,6 и –1°,8. Сезонъ льдовъ продолжается около 5 мѣсяцевъ.

Въ самомъ Бѣломъ морѣ на поверхности наибольшія температуры бывають въ Августѣ, и въ области глубокой части моря (средняя часть Кандалакск. зал.) онѣ достигаютъ до 13°–14°, а ближе къ дельтѣ С. Двины и до 16°. Въ мелководной части моря (прибрежн. мѣста и Онежскій зал.) до 12°–15°. Сезонъ льдовъ начинается въ концѣ Октября и продолжатся до середины Мая. неподвижный ледъ встрѣчается только у береговъ.

Во внутреннихъ моряхъ ... температура глубинныхъ слоевъ будетъ зависѣть отъ зимней температуры воды на поверхности моря (т.-е. отъ широты и мѣстныхъ условий).

Если зимою поверхностныя воды охлаждаются ниже температуры воды на глубинѣ порога въ рядомъ лежащемъ бассейнѣ (океанѣ или морѣ), то вся глубокая впадина моря, начиная отъ глубины порога (или почти отъ этой глубины) до самаго дна, будетъ заполнена водою температуры равной зимней на поверхности.

Въ случаѣ же, если соленость на поверхности и на глубинахъ моря значительно разнится, то и вертикальное распределение температуры въ немъ будетъ въ зависимости отъ солености.

Бѣлое море еще мало изучено... Въ проливѣ, соединяющемъ его съ Сѣвернымъ Полярнымъ моремъ (т. наз. Сѣв. Лед. ок.), носящемъ названіе Горла, глубина около 100 м. (55 м. с.), и здѣсь, вслѣдствіе сильныхъ приливно-отливныхъ теченій, перемѣшивающихъ воду, температуры весьма однообразны отъ поверхности до дна, лѣтомъ (Авг.) около 6° – 7° , а зимою ниже -1° и вѣроятно около $-1^{\circ},8$.

Самое море можетъ быть раздѣлено на двѣ области, глубокую — средняя его часть и губы Двинская и Кандалакская и мелководную — Онежскій зал. и прибрежныя воды моря.

Глубоководная часть зимою на поверхности имѣетъ температуры около $-1^{\circ},0$ и $-1^{\circ},9$, при чемъ и вся толща воды до дна имѣетъ ту же температуру около $-1^{\circ},5$; т.-е. температуру близкую къ точкѣ замерзанія при той солености, какая бываетъ на поверхности моря.

Лѣтомъ тонкій поверхностный слой воды (около 25 м.) сильно нагревается (12° – 14°), далѣе же въ глубину уже на 50 м. вода имѣетъ температуры ниже нуля, а начиная отъ 100 м. до дна (260 м.) температура $-1^{\circ},6$, т.-е. зимняя на поверхности.

Въ мелководной части моря зимою отъ поверхности до дна во всей толщѣ воды наблюдаются такія же низкія температуры, какъ и глубоководной части моря. Лѣтомъ же здѣсь вода значительно прогревается, и придонный слой имѣетъ около $7^{\circ},0$.

Въ Бѣломъ м. прозрачность воды не велика, въ Горлѣ около 6 м. (3 м. с.), въ средней части моря около 8 м. (4 м. с.).

Бѣлое море имѣетъ зеленый цвѣтъ воды иногда съ оттѣнкомъ желтоватаго цвѣта.

У береговъ *Мурмана* и въ *Бѣломъ* м. приливы совершенно правильные полусуточные...

На *Орловскомъ маякѣ* приливы столь же правильны, какъ и въ *Екатерининской* гавани, но амплитуды ихъ больше 6,7 м. (18,6 ф.), потому что он лежитъ въ узкости, въ Горлѣ Бѣлаго моря. Суточное неравенство тутъ мало замѣтно.

Въ *Кеми*, на о-вѣ *Поповъ*, прилив тоже правильный, въ немъ не велики разницы въ сизигійныхъ и квадратурныхъ приливахъ. О-въ *Поповъ* находится у устья рѣки *Кеми*, и ея теченіе сказывается на характерѣ кривой, приливъ продолжается меньше времени, нежели отливъ, и при последнемъ иногда замѣчается некоторая неправильность около малой воды. Сизигійная амплитуда 1,6 м. (5,2 ф.).

Приливъ въ *Кеми* ... служитъ основаніемъ для предсказанія приливовъ въ другихъ мѣстахъ Бѣлаго м.

Въ *Кандалакшѣ* приливъ тоже полусуточного характера, суточное неравенство мало замѣтно. Такъ какъ Кандалакша стоитъ въ устьѣ рѣки, то влияние ея сказывается на продолжительности прилива и отлива, и въ послѣднемъ бываютъ небольшія неправильности, подобныя, какъ въ Кеми, но болѣе заметныя. Сизигійная амплитуда 2,1 м. (6,8 ф.). Столь же правильны приливы и въ остальной части Бѣлаго м.

У сѣверныхъ береговъ Европы самыя большія амплитуды (*приливовъ; АН*) на *Мурманѣ* и в *Горлѣ Бѣлаго м.*

Въ Россіи, судя по нѣкоторымъ, недостаточно подробнымъ описаніямъ въ лоціи Бѣлаго м. Рейнике, возможно, что явленіе бора встрѣчается въ устьѣ р. Мезени и въ Мезенскомъ зал., или по крайней мѣрѣ нѣчто подобное этому явленію.

Миддендорфъ по наблюденіямъ только температуръ воды въ горлѣ Бѣлаго м. пришелъ къ выводу, что въ это море входитъ одна изъ вѣтвей Гольфстрима, и только гораздо позже секретарь Импер. Русск. Географ. Общ-ва А. В. Григорьевъ одновременными наблюденіями температуры и удельнаго вѣса показалъ, что это заключеніе ошибочно, и выяснилъ, что никакой вѣтви Гольфстрима въ Бѣлое м. не входитъ.

Въ *Бѣломъ м.* теченія имѣютъ приливо-отливный характеръ. Однако большое количество стока прѣсной воды, приносимой многочисленными притоками моря, должно возбуждать въ поверхностныхъ слояхъ движеніе воды къ выходу изъ моря, а въ нижнихъ слояхъ, очевидно, существуетъ притокъ болѣе соленой и плотной воды нижнимъ теченіемъ черезъ Горло моря. Иначе нельзя объяснить большую соленость глубинныхъ слоевъ. ... Весьма возможно, что въ Горлѣ Бѣлаго м. существуетъ подобное же сочетаніе приливныхъ и постоянныхъ теченій, какое наблюдается въ Бельтахъ и въ Гибралтарскомъ».

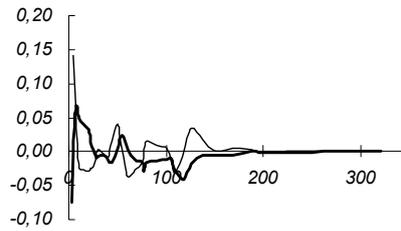
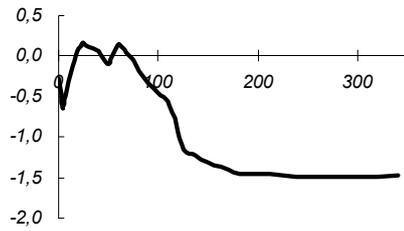
Приложение к главе 4

Профили T , S индексов и их производные

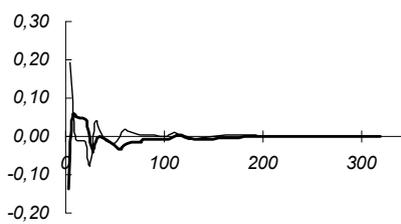
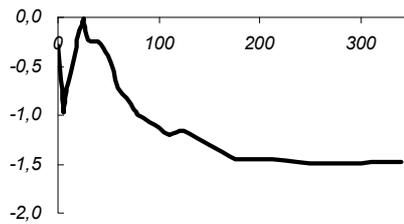
1. Температура

Примечание. Объяснения графиков приведены в конце.

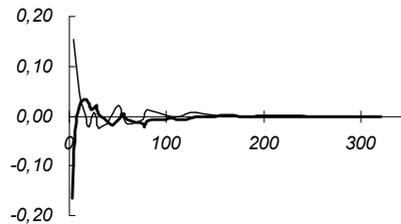
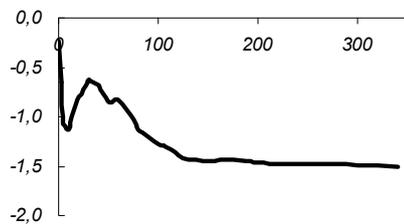
Январь



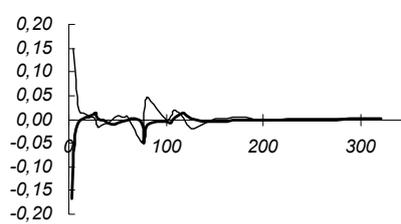
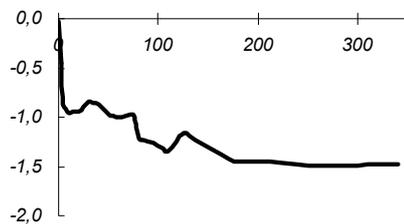
Февраль

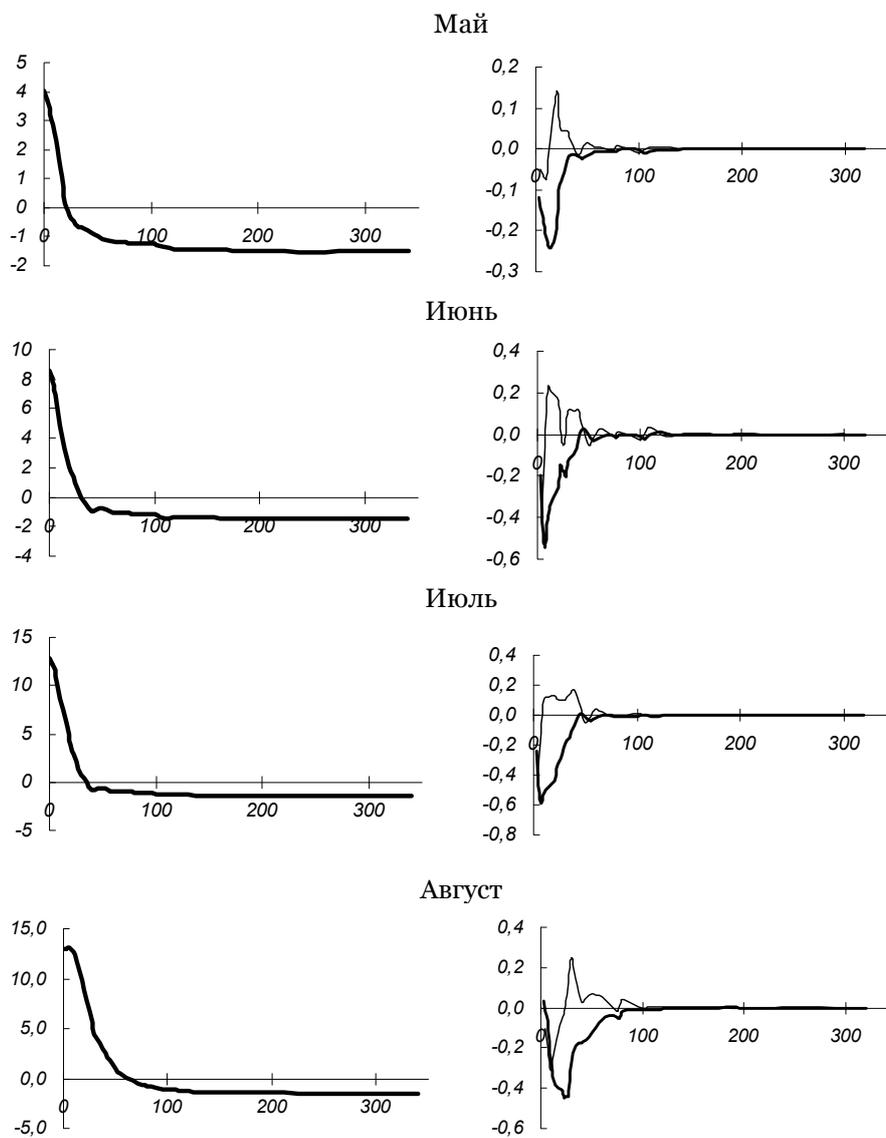


Март

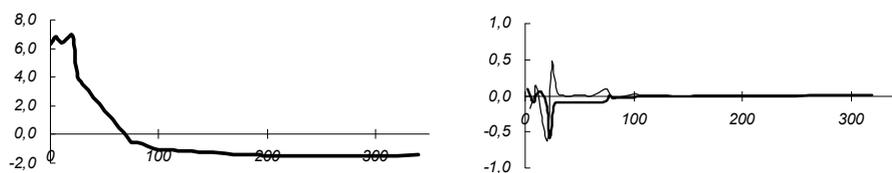


Апрель

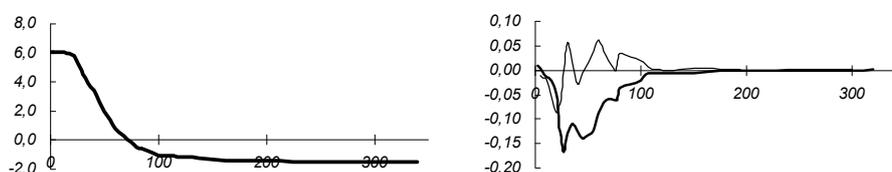




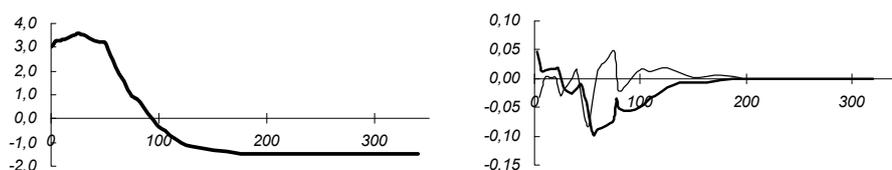
Сентябрь



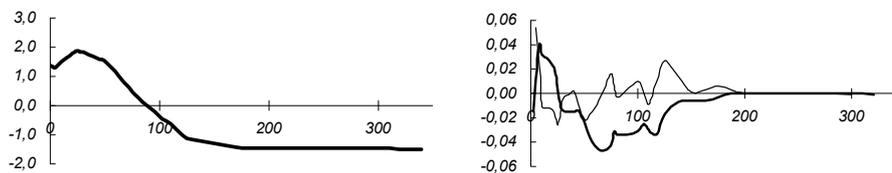
Октябрь



Ноябрь



Декабрь

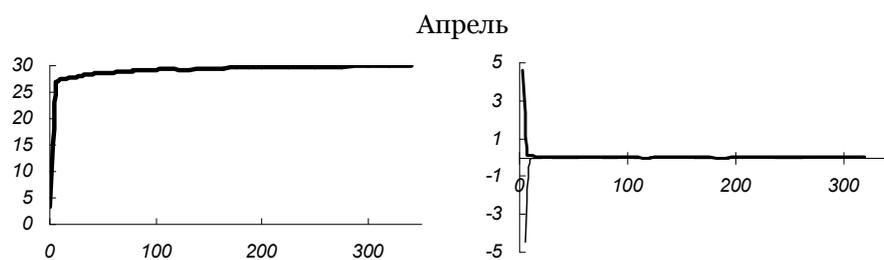
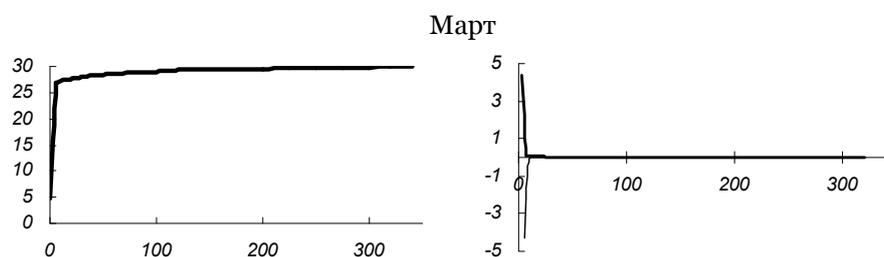
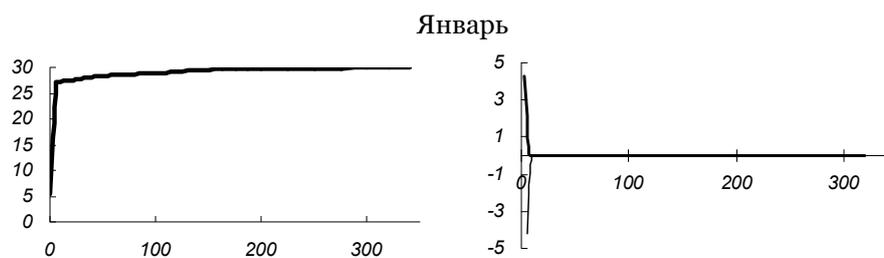


На приведенных выше графиках *слева* — температура, *справа* — ее 1-я и 2-я производные по глубине.

По *оси абсцисс* — глубина, м; по *оси ординат* — температура, °C. *Жирная линия* — профиль температуры; *обычная линия* — градиент температуры, °C/м; *тонкая линия* — вторая производная по глубине.

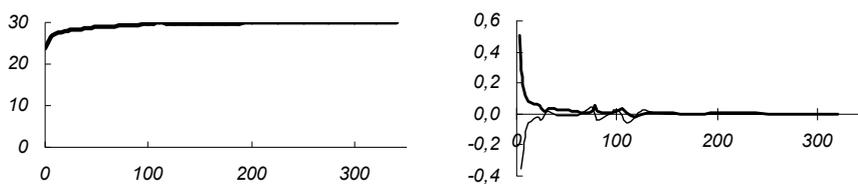
Ошибки репрезентативности профилей температуры, которые в большинстве случаев не превышают 10% от средних величин (как это видно по материалам глав 4 и 5), не нанесены, чтобы не загромождать графики.

2. Соленость

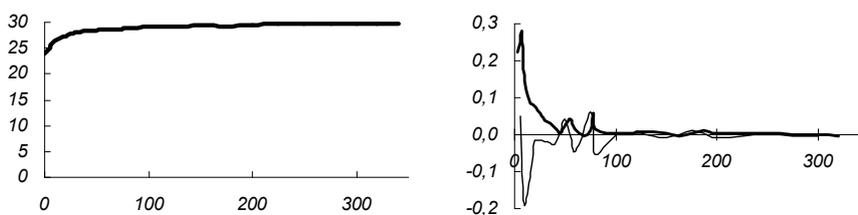


Примечание. Объяснения графиков приведены в конце.

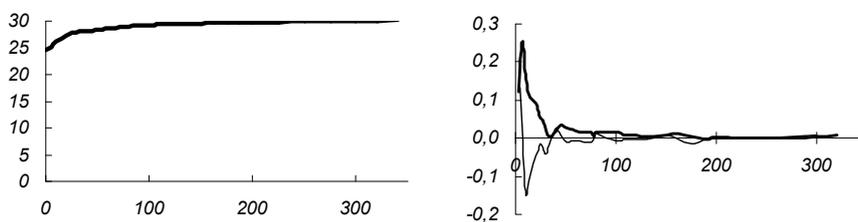
Май



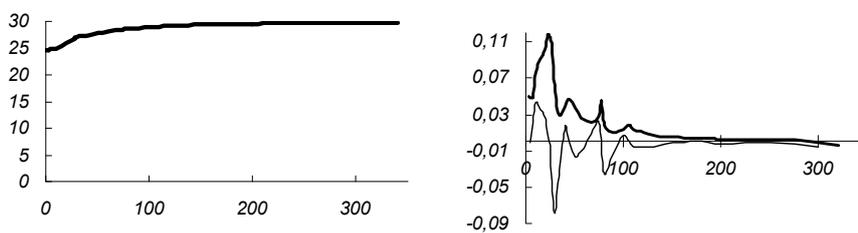
Июнь

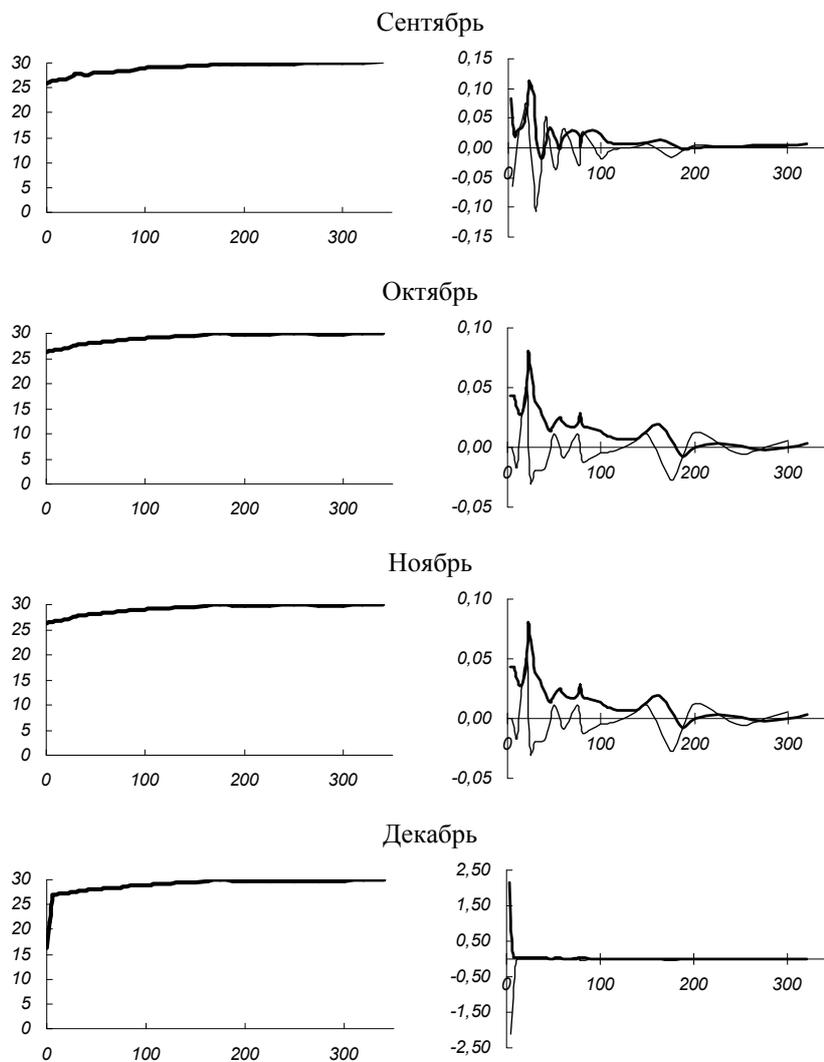


Июль



Август





На приведенных выше графиках *слева* — солёность, *справа* — ее 1-я и 2-я производные по глубине.

По *оси абсцисс* — глубина, м; по *оси ординат* — температура, ‰. *Жирная линия* — профиль солёности; *обычная линия* — градиент солёности, ‰/м; *тонкая линия* — вторая производная по глубине.

Ошибки репрезентативности профилей солёности, которые в большинстве случаев не превышают 10% от средних величин (как это видно по материалам глав 4 и 5), не нанесены, чтобы не загромождать графики.

Приложение к главе 9

Основные положения концепции

r- и *K*-отборов

Гипотеза различных типов отбора для различающихся биотопов была введена в научный обиход Р. Г. МакАртуром и Е. О. Уилсоном (MacArthur, Wilson, 1967). Она быстро завоевала признание и теперь уже кажется прямо-таки классической. Один из лучших критических разборов этой концепции, доступный на русском языке, принадлежит Э. Пианке (1981).

Согласно этой теории в ее современном понимании следует различать две жизненные стратегии живых организмов — *r*-¹ и *K*-, поддерживаемые различными типами отбора, называемыми соответственно типу стратегии. Названия эти связаны с параметрами логистического уравнения П. Ф. Ферхюльста, которое, как известно, описывает прирост численности популяций. Это — не единственное и не лучшее уравнение, описывающее данный процесс, но Р. Г. МакАртур и Е. О. Уилсон избрали именно его, поэтому все дальнейшие рассуждения тоже будут основаны на нем. Это уравнение имеет вид

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \frac{K - N}{K},$$

где *N* — текущая численность популяции, *t* — время, *r* — удельное приращение численности популяции за единицу времени в пересчете на одну особь (точнее, прирост числа дочерей, достигших половозрелости, в пересчете на одну самку), иначе говоря, удельный прирост, а *K* — предельная численность популяции. Два последних параметра и легли в основу названий жизненных стратегий. Как было сказано, Р. Г. МакАртур и Е. О. Уилсон разработали концепцию двух типов отбора, работающих в различных биотопах. *K*-отбор направлен на поддержание видов, которые процветают при максимальной плотности популяции, а *r*-отбор покровительствует видам с быстрым размножением. Первый тип отбора характерен для биотопов со стабильными условиями, второй тип — для местообитаний со значительными и непредсказуемыми колебаниями условий среды. Имеются в виду колебания условий, по своему периоду близкие к продолжительности жизни одного поколения, поэтому ни сезонные изменения погоды, ни приливно-отливные циклы, ни ве-

¹ Это — важнейший показатель в демографии. Для стабильной по численности популяции он равен нулю. В человеческом сообществе он составляет 1.12, что приводит к катастрофическому демократическому взрыву. Предельно ясно, что утверждения некоторых исследователей динамики популяции атлантического лосося, будто возврат в реку составляет 4 рыбы на пару производителей (в этой ситуации *r*=2) представляет собой очевидную ошибку. При таком значении данного коэффициента семгой были бы заполнены не только беломорские реки, но и завалены все окрестные горы.

ковые циклические изменения климата не могут считаться в рамках этой концепции значительными и непредсказуемыми колебаниями. Соответственно с этими представлениями различают виды *r*-стратегии и виды *K*-стратегии.

Как правило, *r*-стратегии — некрупные организмы, значительную часть накопленных ресурсов тратящие на размножение, вплоть до того, что первый же вымет половых продуктов оказывается для них смертельным. Они быстро достигают половой зрелости. Смертность взрослых организмов у них не зависит от плотности, а численность их популяций регулируется колебаниями факторов среды (включая биотические параметры). Как следствие этого, численность их мелкого и способного к самостоятельной жизни потомства избыточна по сравнению с необходимой для поддержания численности популяций, которая поэтому не зависит от успешности размножения. Следовательно, забота о потомстве у этих видов бессмысленна, а потому отсутствует. Из этого вытекает, что основной пресс отбора приходится у таких организмов на ювенильные стадии.

Иное дело *K*-стратегии. Эти, наоборот, организмы крупные, на размножение тратят совсем немного энергии, но зато нескоро достигают половой зрелости. Смертность взрослых определяется внутривидовой конкуренцией, поэтому она напрямую зависит от плотности поселения. В результате возникает плотная популяция, численность которой не зависит от колебаний факторов внешней среды. Вследствие такой жизненной стратегии их немногочисленное, крупное и мало приспособленное к самостоятельной жизни потомство окружено родительской заботой, причем колебания внешних факторов в основном влияют на выживание молодняка, а не взрослых особей. У таких организмов главный пресс отбора смещается на половозрелые стадии.

Как понятно, чистых *r*-стратегов так же, как и чистых *K*-стратегов, в природе не существует. Между описанными крайними случаями существует бесчисленное множество переходов, но у любых видов под влиянием внешних условий жизненная стратегия (ее, кстати, довольно часто неточно называют стратегией размножения) может смещаться в *r*- или *K*-сторону.

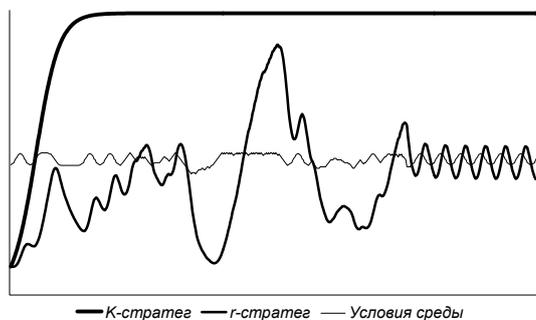
Для иллюстрации этой концепции чаще всего приводят в пример виды, подобные мидиям (*r*-стратегии) и слонам (*K*-стратегии). Это привело к тому, что многие биологи, не связанные профессионально с вопросами жизненных стратегий, понимают под смещением в *K*-сторону уменьшение числа потомков, а под смещением в *r*-сторону — его увеличение, совершая тем самым большую ошибку, так как подменяют причину ее следствием. Этого мало. Они тут же совершают вторую ошибку, принимая общее число потомков одной особи за величину *r*. На самом деле сдвиг в ту или другую сторону состоит в изменении жизненной стратегии таким образом, что изменяется не число потомства вообще, а относительное число выжившего потомства (*R*), определенное как отношение числа выживших потомков к их общему количеству в популяции, а не как среднее число выживших потомков одной особи. При этом общее число потомков (включая не выживающих) может возрасти, сократиться или остаться неизменным. По этому показателю судить об измене-

нии стратегии нельзя. Напомню, что r — вообще не число потомков, а удельный прирост популяции. Логистическое уравнение не включает в себя разность между пополнением популяции и смертностью, которая опосредованно содержится в величине K , что представляет собой главный недостаток модели.

Описанные жизненные стратегии можно смоделировать численно. Приведу такую модель, хотя и грубую, но дающую четкое представление о характере протекающих в популяциях процессах. В основе модели лежит уравнение логистической кривой в рекуррентной форме. Это уравнение основано на приведенном выше дифференциальном уравнении прироста и описывает рост численности популяции. Вот оно:

$$N_{t+1} = \frac{N_t \cdot R}{1 + \frac{(R-1) \cdot N_t}{K}}$$

В этом уравнении R есть e^r , а r вычисляется как $\ln R_0/T$. Последние два параметра — общее число потомков одной особи и время продолжительности одной генерации, определяемое как возраст вступления в размножение. В модели принято, что общее среднее число потомства одной особи равно 2,5, а продолжительность жизни генерации — 10 лет. В ней рассмотрены чистые стратегии, т. е. факторы внешней среды, включая биотические, влияют только на численность молодежи K -стратега и на общую численность r -стратега. Следовательно, в данном случае рассматривается переход вида от одной стратегии к другой без изменения прочих видовых параметров. В модели принято, что влияние факторов среды не может изменять численность каждого



следующего поколения больше, чем на 10%, что составляет поправку на внешние воздействия. Как видно на следующей схеме, динамика численности популяции при смене жизненной стратегии кардинально меняется.

K -стратег быстро достигает предельно возможной плотности, причем колебания численности молодежи, вызванные влиянием факторов среды, на общем ходе кривой попросту не видны. Численность r -стратега с некоторым запаздыванием следует за изменениями средовых параметров, причем может

варьировать в очень широких пределах. Предельной плотности он не дости-

гает.

гает. Ясно, что, не изменяя общей численности потомства, выжить такому виду трудно, поэтому она должна быть достаточно велика (отсюда следует трактовка жизненной стратегии как стратегии размножения). Это требует значительных затрат на размножение, а, следовательно, и низкого уровня заботы о потомстве, так как о большом количестве потомков заботиться труднее, чем о малом. Наоборот, при переходе к *K*-стратегии экономится энергия, затрачиваемая на размножение (поэтому у таких видов потомство чаще всего не способно к самостоятельной жизни), и она направляется на заботу о подрастающем поколении, что приводит к увеличению числа выживающих потомков, а, следовательно, и к более быстрому заполнению биотопа. Следовательно, при относительно неизменных условиях (т. е. при непредсказуемых и ненаправленных, случайных флуктуациях параметров среды) *K*-стратегии имеют значительное преимущество перед *r*-стратегиями. Как следствие этого, многие виды подвергаются именно *K*-отбору, что приводит к их относительно высокой специализации. Однако если в среде начинают происходить долговременные направленные изменения, требующие достаточно быстрой с эволюционной точки зрения перестройки видовых адаптаций, преимущество получают *r*-стратегии, так как их многочисленное, более изменчивое и чаще появляющееся на свет потомство представляет собой более удобный материал для отбора ювенильных стадий. Именно поэтому при резких изменениях, неважно, природных или антропогенных, в первую очередь вымирают более специализированные формы,¹ а менее специализированные выживают чаще. Это приводит к смещению работы отбора в биотопе в *r*-направлении, на чем и основаны все описанные в главе 9 методы оценки стабильности сообществ. Важно понимать, что нестабильность условий действует на все, или почти на все виды данного биотопа, поэтому и многие *K*-стратегии, если их специализация не зашла слишком далеко, могут подвергаться *r*-отбору. В этом случае продолжительность их жизни сокращается, размеры уменьшаются, а плодовитость может увеличиться (о таких случаях говорится в «Заключении»). И наоборот: в стабильных условиях даже *r*-стратегии получают селективное преимущество, если для них отбор смещается в *K*-направлении, что приводит к увеличению их размеров и продолжительности жизни (соответствующий пример — изменение жизненной стратегии *Capitella capitata* в Никольской губе под влиянием органического загрязнения; глава 13).

Иногда делают попытки определить жизненную стратегию того или иного вида по отдельным признакам (продолжительности жизни, размерам тела, числу потомков и т. д.). Такие попытки заведомо обречены на неудачу, так как далеко не все характеристики во всех без исключения случаях изменяются синхронно. Значение имеет только весь сбалансированный комплекс адаптаций, который при всем желании вряд ли удастся выразить числом, однозначно определяющим место вида на *r*-, *K*-оси. Тут, как и в стратиграфии, от-

¹ Это явление, описанное О. Лавджоем (Lovejoy, 1986) для объяснения некоторых особенностей антропогенеза, может быть названо *ловушкой Лавджоя*.

носительные характеристики важнее абсолютных. Как пример можно сказать, что крупное насекомое совсем не то, что крупное млекопитающее.

Непонимание этого обстоятельства нередко приводит исследователей к представлениям о неадекватности концепции в целом. Как следствие этого ее достаточно строгие понятия заменяют образными выражениями, описывающими то же самое, но без надежного теоретического обоснования. Так, *r*-стратегов часто называют *генералистами*, *пролетариями* или *оппортунистами*, а *K*-стратегов — *специалистами* или *капиталистами*. Эти антропоморфичные названия крайне неудачны и не отражают биологической, в частности — эволюционной, сущности явления.

Желание разместить конкретный вид в определенных пространственных координатах жизненных стратегий приводит к созданию различных трехчленных классификаций, где два четких направления работы отбора дополняются промежуточными, построенными по разным принципам. Большинство из них подробно разобрано И. А. Жирковым (2010). Все они сводятся к попыткам представления нуля в качестве самостоятельной альтернативы отрицательной и положительной областям числовой оси. Это напоминает противопоставление водителей, движущихся с нулевой, разрешенной и максимально возможной скоростью, когда достаточно всего двух категорий: нарушающих и не нарушающих скоростной режим, чем и руководствуется дорожная полиция.

Рассуждая теоретически, возможно построение логик с произвольным количеством альтернатив, и такие попытки время от времени предпринимаются. Трехальтернативные логики, например, известны с древности. Такова, скажем, индийская, включающая гуны (альтернативы) *раджас*, *самва* и *тамас*. По этому же принципу классифицировали и членов французского Конвента: *правые*, *жиронда* и *левые*. Тем не менее, наиболее успешной оказывается бинарная аристотелева логика. Это и понятно: она удовлетворяет принципу бритвы Оккама, предписывающему не плодить сущности сверх необходимости. Как показывает более чем двухтысячелетняя практика, аристотелевой логики вполне достаточно для описания любого процесса или явления.

Именно по этой причине я отдаю предпочтение хорошо теоретически обоснованной *r*-, *K*-концепции любой другой, даже и красиво преподнесенной.¹

¹ Не могу удержаться, чтобы не ответить на полусутоливое замечание по этому поводу Рецензента: «Обоснование преимуществ концепции *r*-*K* отбора перед иными путем апелляции к древности бинарной аристотелевой логики столь же «убедительно» для специалиста, как обоснование замены бинарной таксономической номенклатуры на тринарную апелляциям к догмату о Пресвятой Троице».

Я исходил из принципа экономии мышления, а не возраста концепций, но шутка есть шутка, поэтому вполне ответственно заявляю, что индийская тринарная логика заметно древнее бинарной аристотелевой, а принцип бритвы Оккама существенно ее моложе. Таким образом, я апеллирую к самой передовой и наиболее современной литературе по этому вопросу.

Приложение к главе 12

Характерные виды различных фаунистических комплексов беломорского бентоса

Наиболее характерные виды бореального флоро-фаунистического комплекса

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Mytilus edulis</i>	5264.695 ± 721.768	6300.9 ± 1555.7	74.09 ± 2.95
<i>Fucus vesiculosus</i>	1497.555 ± 339.715		32.27 ± 3.15
<i>Ascophyllum nodosum</i>	1068.197 ± 312.358		13.64 ± 2.31
<i>Gammarus</i> spp.	50.000 ± 3.330	619.3 ± 80.8	17.78 ± 2.80
<i>Cladophora sericea</i>	39.832 ± 15.835		10.91 ± 2.10
<i>Nereis virens</i>	37.267 ± 7.741	112.7 ± 18.3	30.00 ± 3.09
<i>Littorina saxatilis</i>	31.231 ± 5.030	1165.5 ± 314.9	57.73 ± 3.33
<i>Semibalanus balanoides</i>	29.639 ± 19.021	270.8 ± 115.0	7.27 ± 1.75
<i>Macoma balthica</i>	28.128 ± 5.094	279.3 ± 65.5	33.64 ± 3.19
<i>Littorina obtusata</i>	13.556 ± 3.719	317.8 ± 103.6	24.09 ± 2.88
<i>Hydrobia ulvae</i>	9.504 ± 2.226	1679.7 ± 435.1	33.64 ± 3.19
<i>Ahnfeltia plicata</i>	8.880 ± 4.741		7.73 ± 1.80
<i>Epheria vincta</i>	1.298 ± 0.748	21.2 ± 8.8	9.55 ± 1.98
<i>Terebellides stroemi</i>	0.993 ± 0.285	49.4 ± 14.2	10.00 ± 2.02
<i>Tubificoides benedeni</i>	0.584 ± 0.169	377.8 ± 114.3	20.45 ± 2.72
<i>Scoloplos armiger</i>	0.443 ± 0.109	87.7 ± 21.1	20.45 ± 2.72
<i>Jaera albifrons</i>	0.407 ± 0.125	353.7 ± 83.2	28.18 ± 3.03
<i>Pygospio elegans</i>	0.138 ± 0.065	91.0 ± 30.3	15.00 ± 2.41
<i>Fabricia sabella</i>	0.089 ± 0.045	378.6 ± 228.3	8.18 ± 1.85
<i>Eteone longa</i>	0.042 ± 0.011	18.7 ± 5.7	13.64 ± 2.31

**Наиболее характерные виды из числа населяющих
1-ю промежуточную зону**

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Mytilus edulis</i>	1130.257 ± 249.277	11430.6 ± 8180.9	42.91 ± 3.06
<i>Macoma balthica</i>	24.997 ± 9.803	31.7 ± 9.7	22.22 ± 2.57
<i>Balanus crenatus</i>	20.827 ± 10.340	125.3 ± 47.0	15.71 ± 2.25
<i>Gammarus</i> spp.	14.821 ± 5.035	203.5 ± 82.8	15.33 ± 2.36
<i>Tridonta borealis</i>	11.249 ± 2.245	11.7 ± 2.2	19.16 ± 2.44
<i>Terebellides stroemi</i>	5.754 ± 0.689	194.1 ± 22.6	45.59 ± 3.08
<i>Serripes groenlandicus</i>	4.369 ± 2.071	3.3 ± 0.8	13.41 ± 2.11
<i>Macoma calcarea</i>	3.220 ± 1.357	45.7 ± 12.3	38.31 ± 3.01
<i>Harmothoe imbricata</i>	1.513 ± 0.376	28.6 ± 4.4	53.26 ± 3.09
<i>Scoloplos armiger</i>	1.293 ± 0.161	275.3 ± 31.2	62.45 ± 3.00
<i>Micronephthys minuta</i>	1.061 ± 0.126	234.1 ± 28.1	51.72 ± 3.09
<i>Pontoporeia femorata</i>	0.590 ± 0.142	55.3 ± 17.2	20.69 ± 2.51
<i>Aricidea nolani</i>	0.546 ± 0.077	318.0 ± 45.0	44.06 ± 3.07
<i>Diastylis labra</i>	0.240 ± 0.047	13.6 ± 2.5	33.72 ± 2.93
<i>Onoba aculeus</i>	0.223 ± 0.128	61.5 ± 38.5	16.09 ± 2.27
<i>Polydora quadrilobata</i>	0.091 ± 0.034	49.4 ± 12.8	27.97 ± 2.78
<i>Capitella capitata</i>	0.086 ± 0.026	60.4 ± 20.4	23.75 ± 2.63
<i>Crenella decussata</i>	0.070 ± 0.018	22.1 ± 6.8	13.03 ± 2.08
<i>Hydrobia ulvae</i>	0.064 ± 0.031	22.4 ± 10.2	12.64 ± 2.06
<i>Eteone longa</i>	0.062 ± 0.013	17.1 ± 4.2	27.97 ± 2.78

**Наиболее характерные виды бореально-арктического
фаунистического комплекса**

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Balanus crenatus</i>	11.596 ± 4.075	280.3 ± 145.6	22.67 ± 3.19
<i>Verruca stroemia</i>	7.544 ± 3.357	615.2 ± 301.1	19.77 ± 3.04
<i>Macoma calcarea</i>	5.965 ± 2.489	16.6 ± 3.2	42.44 ± 3.77
<i>Elliptica elliptica</i>	3.189 ± 1.224	7.0 ± 1.6	24.42 ± 3.28
<i>Hemithyris psittacea</i>	2.905 ± 0.844	6.1 ± 1.6	15.70 ± 2.77
<i>Nephtys</i> spp.	2.544 ± 1.560	7.1 ± 4.4	52.92 ± 19.19
<i>Nicania montagui</i>	2.229 ± 0.786	20.7 ± 4.9	41.86 ± 3.76
<i>Yoldia amygdalea</i>	1.915 ± 0.411	6.1 ± 1.1	35.47 ± 3.65
<i>Hiatella</i> spp.	1.734 ± 0.531	9.4 ± 3.5	32.56 ± 3.57
<i>Pectinaria hyperborea</i>	1.653 ± 0.315	25.4 ± 4.9	50.00 ± 3.81
<i>Ophiura robusta</i>	1.181 ± 0.310	57.4 ± 18.1	29.65 ± 3.48
<i>Galathowenia oculata</i>	0.696 ± 0.240	71.8 ± 18.4	38.95 ± 3.72
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	0.617 ± 0.143	6.8 ± 1.2	40.12 ± 3.74
<i>Leionucula bellotii</i>	0.391 ± 0.135	12.7 ± 4.5	44.19 ± 3.79
<i>Praxillella praetermissa</i>	0.326 ± 0.080	9.1 ± 1.8	33.72 ± 3.60
<i>Crenella decussata</i>	0.175 ± 0.041	18.7 ± 4.1	25.00 ± 3.30
<i>Scoloplos armiger</i>	0.152 ± 0.030	16.7 ± 3.1	48.26 ± 3.81
<i>Thyasira gouldi</i>	0.144 ± 0.029	9.1 ± 2.0	37.21 ± 3.69
<i>Maldane sarsi</i>	0.143 ± 0.047	8.6 ± 2.3	35.47 ± 3.65
<i>Chaetozone setosa</i>	0.082 ± 0.026	17.7 ± 4.8	30.23 ± 3.50

Наиболее характерные виды из числа населяющих 2-ю промежуточную зону

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Portlandia arctica</i>	6.226 ± 3.737	38.7 ± 19.8	57.58 ± 8.60
<i>Nuculana pernula</i>	4.026 ± 1.313	14.5 ± 3.4	75.76 ± 7.46
<i>Nephtys</i> spp.	2.115 ± 0.733	1026.4 ± 795.1	66.66 ± 11.58
<i>Hemithyris psittacea</i>	1.726 ± 0.988	3.2 ± 1.5	21.21 ± 7.12
<i>Ophiacantha bidentata</i>	1.647 ± 0.582	6.9 ± 3.1	45.45 ± 8.67
<i>Elliptica elliptica</i>	1.517 ± 0.876	2.9 ± 1.0	39.39 ± 8.51
<i>Pectinaria hyperborea</i>	1.240 ± 0.558	19.8 ± 12.5	42.42 ± 8.60
<i>Ophiura robusta</i>	0.953 ± 0.511	66.2 ± 37.2	30.30 ± 8.00
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	0.801 ± 0.454	4.1 ± 1.3	45.45 ± 8.67
<i>Verruca stroemia</i>	0.732 ± 0.580	147.0 ± 108.5	18.18 ± 6.71
<i>Tharyx marioni</i>	0.469 ± 0.344	82.2 ± 38.7	27.27 ± 7.75
<i>Nicania montagui</i>	0.434 ± 0.290	6.9 ± 4.0	27.27 ± 7.75
<i>Nuculana minuta</i>	0.394 ± 0.285	9.3 ± 4.6	18.18 ± 6.71
<i>Macoma calcarea</i>	0.299 ± 0.175	4.5 ± 2.2	27.27 ± 7.75
<i>Galathowenia oculata</i>	0.238 ± 0.101	32.3 ± 12.4	51.52 ± 8.70
<i>Maldane sarsi</i>	0.191 ± 0.066	27.2 ± 13.8	66.67 ± 8.21
<i>Cossura longicirrata</i>	0.139 ± 0.071	334.1 ± 184.6	33.33 ± 8.21
<i>Dacrydium vitreum</i>	0.105 ± 0.052	12.9 ± 9.8	45.45 ± 8.67
<i>Scoloplos armiger</i>	0.101 ± 0.062	35.2 ± 18.1	54.55 ± 8.67
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.045 ± 0.037	13.5 ± 12.1	27.27 ± 7.75

**Наиболее характерные виды
арктического фаунистического комплекса**

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Portlandia arctica</i>	11.186 ± 2.745	168.0 ± 60.3	85.71 ± 7.64
<i>Halcampa arctica</i>	4.440 ± 1.874	2.1 ± 0.9	28.57 ± 9.86
<i>Nephtys</i> spp.	2.051 ± 0.664	1403.6 ± 398.8	71.43 ± 14.77
<i>Tharyx marioni</i>	1.993 ± 0.663	672.0 ± 217.6	4.76 ± 4.65
<i>Nuculana pernula</i>	1.416 ± 0.621	4.3 ± 2.0	14.29 ± 7.64
<i>Cossura longicirrata</i>	1.248 ± 0.362	4153.5 ± 1247.2	100
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.310 ± 0.125	158.9 ± 62.4	38.1 ± 10.6
<i>Laonice cirrata</i>	0.261 ± 0.185	242.0 ± 146.5	23.81 ± 9.29
<i>Lepeta coeca</i>	0.157 ± 0.125	0.9 ± 0.8	28.57 ± 9.86
<i>Diplocirrus longisetosus</i>	0.135 ± 0.095	60.4 ± 42.7	80.95 ± 8.57
<i>Arrhis phyllonyx</i>	0.093 ± 0.095	18.6 ± 19.1	4.76 ± 4.65
<i>Pectinaria hyperborea</i>	0.092 ± 0.057	38.0 ± 38.4	14.29 ± 7.64
<i>Nemidia torelli</i>	0.075 ± 0.039	67.5 ± 52.2	4.76 ± 4.65
<i>Maldane sarsi</i>	0.067 ± 0.032	5.8 ± 2.4	4.76 ± 4.65
<i>Artacama proboscidea</i>	0.063 ± 0.046	28.1 ± 21.5	42.86 ± 10.8
<i>Thyasira gouldi</i>	0.058 ± 0.025	1.5 ± 0.6	28.57 ± 9.86
<i>Cylichna occulta</i>	0.052 ± 0.039	39.8 ± 38.2	42.86 ± 10.8
<i>Leptognathia sarsi</i>	0.037 ± 0.027	93.3 ± 78.6	95.24 ± 4.65
<i>Chaetozone setosa</i>	0.020 ± 0.019	19.1 ± 19.1	57.14 ± 10.8
<i>Proebella harpularioides</i>	0.031 ± 0.016	1.3 ± 0.7	47.62 ± 10.9

Приложение к главе 13

Состав некоторых характерных сообществ беломорского бентоса

Сообщества бореального флоро- фаунистического пояса

Литоральные сообщества (Верхняя фиталя)

Сообщества каменистых грунтов

1-й тип сообществ

Описан по 82 станциям.

Встречен в Кандалухе на глубинах¹ $-0.7 < -0.5 < -0.4$ м

Число видов — 62

Биомасса² — 8452.711 г/м²

Таксономическое разнообразие — $20.53 \pm 4.19\%$

Разнообразие по Шеннону — 1.822 бит/г

Олигомиксность — $45.47 \pm 11.08\%$

Разность олигомиксности — $11.18 \pm 19.73\%$

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Ascophyllum nodosum</i>	3801.732 ± 667.657		72.0 ± 5.0
<i>Fucus vesiculosus</i>	2857.219 ± 436.54		85.4 ± 3.9
<i>Mytilus edulis</i>	1396.997 ± 336.09	8511.0 ± 1900.4	97.6 ± 1.7
	9		
<i>Macoma balthica</i>	112.920 ± 16.428	1197.5 ± 206.1	97.6 ± 1.7
<i>Cladophora sericea</i>	104.197 ± 33.684		51.2 ± 5.5
<i>Littorina saxatilis</i>	62.050 ± 10.554	3255.2 ± 834.3	100.0 ± 0.
			0
<i>Hydrobia ulvae</i>	40.353 ± 7.375	6713.1 ± 1286.1	87.8 ± 3.6
<i>Littorina obtusata</i>	21.456 ± 6.644	389.7 ± 132.7	26.8 ± 4.9
<i>Gammarus</i> spp.	8.386 ± 1.698	1185.7 ± 200.1	91.5 ± 3.1
<i>Tubificoides benedeni</i>	3.925 ± 1.245	2249.2 ± 746.9	69.5 ± 5.1
Nemertini	1.963 ± 0.767	164.7 ± 73.4	24.4 ± 4.7
<i>Jaera albifrons</i>	1.724 ± 0.396	2996.7 ± 595.3	93.9 ± 2.6
Oligochaeta	0.848 ± 0.486	799.7 ± 449.3	25.6 ± 4.8
<i>Polydora quadrilobata</i>	0.720 ± 0.660	207.6 ± 126.5	9.8 ± 3.3
<i>Tubifex costatus</i>	0.335 ± 0.153	289.0 ± 150.3	26.8 ± 4.9
<i>Pygospio elegans</i>	0.235 ± 0.057	249.8 ± 57.3	45.1 ± 5.5
<i>Halocladius vitripennis</i>	0.126 ± 0.033	150.2 ± 38.7	43.9 ± 5.5
<i>Fabricia sabella</i>	0.053 ± 0.030	297.8 ± 257.5	26.8 ± 4.9

¹ Здесь и далее крайние значения представляют собой пределы глубин, на которых встречено сообщество, определенные как статистическая погрешность средней величины, которая помещена между ними.

² Здесь и далее в общих описаниях сообществ биомасса приведена без статистической погрешности, потому что она вычислялась как сумма средних для всех встреченных видов. Погрешности биомассы каждого из них приведены в таблицах.

1-й тип сообществ (продолжение)

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (131 экз./м²):

Ahnfeltia plicata, *Arenicola marina*, *Asterias rubens*, *Bunodactis stella*, *Capitella capitata*, *Chaetomorpha* sp., *Chaetopteris plumosa*, *Chironomus salinarius*, *Chordaria flagelliformis*, *Cladophora rupestris*, *Clitellio arenarius*, *Desmarestia aculeata*, *Dictyosiphon foeniculatus*, *Dictyosiphon* sp., *Ectocarpus* sp., *Elachista* sp., *Electra crustulenta*, *Enteromorpha prolifera*, *Eteone longa*, *Fucus distichus*, *Fucus serratus*, *Halicriptus spinulosus*, *Limnodrillus* sp., *Littorina littorea*, *Manayunkia aestuarina*, *Monoculodes simplex*, *Monoculodes* sp., *Mya arenaria*, *Onoba aculeus*, *Orchomenella minuta*, *Phyllitis fascia*, *Phyllodoce maculata*, *Polysiphonia* sp., *Ptilota plumosa*, *Pyllaiela litoralis*, *Rhizoclonium* sp., *Palmaria palmata*, *Ruppia maritima*, *Scytosiphon* sp., *Semibalanus balanoides*, *Spio theeli*, *Turbellaria*, *Zostera marina*.

Биогеографический состав¹

Виды	Доля, %
Бореальные	98.59 ± 2.02
Бореально-арктические	1.40 ± 1.30
Ареал неизвестен	0.18 ± 0.47

Трофическая структура²

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	80.39 ± 4.38
Фитофаги	0.99 ± 0.09
Сестонофаги	16.56 ± 0.10
Детритофаги	1.94 ± 0.52
Некрофаги и хищники	0.00 ± 0.00
Омнифаги	0.12 ± 0.38

2-й тип сообществ

Описан по 11 станциям.

Встречен в Кандалухе на глубинах $-1.2 < -0.8 < -0.5$ м

Число видов — 34

Биомасса — 1397.902 г/м²

Таксономическое разнообразие — 27.89 ± 6,97%

Разнообразие по Шеннону — 1.540 бит/г

Олигомиксность — 70.13 ± 5.80%

Разность олигомиксности — 20.80 ± 9.39%

¹ Здесь и далее не указано происхождение видов (атлантическое или тихоокеанское), нет и указания на амфибореальность ареалов, так как в литературе по этим вопросам далеко не всегда существует единое аргументированное мнение. Приведена доля по биомассе. Преобладающая биогеографическая группировка выделена полужирным шрифтом.

² Здесь и далее под фитофагами подразумеваются только виды, питающиеся макрофитами, так как для многих фильтратов и седиментаторов неизвестно, чем они питаются в действительности: фитопланктоном или взвешенным в воде детритом. По этой же причине эти две последние группировки объединены вместе под названием сестонофагов. Приведена доля группировок по биомассе. Лидирующая трофическая группа выделена полужирным шрифтом.

2-й тип сообществ (продолжение)

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Fucus vesiculosus</i>	963.653 ± 859.046		27.3 ± 13.4
<i>Mytilus edulis</i>	197.152 ± 174.269	925.4 ± 766.6	63.6 ± 14.5
<i>Macoma balthica</i>	143.885 ± 59.302	2365.1 ± 1196.1	81.8 ± 11.6
<i>Littorina saxatilis</i>	29.222 ± 19.696	724.9 ± 545.8	54.6 ± 15.0
<i>Hydrobia ulvae</i>	26.506 ± 12.501	4027.3 ± 1972.8	90.9 ± 8.7
<i>Tubificoides benedeni</i>	3.181 ± 1.698	2237.5 ± 1397.2	100.0 ± 0.0
<i>Gammarus</i> spp.	0.918 ± 0.580	506.1 ± 347.5	45.4 ± 15.0
<i>Onisimus plautus</i>	0.865 ± 0.907	134.5 ± 141.1	9.1 ± 8.7
<i>Fabricia sabella</i>	0.786 ± 0.799	4141.0 ± 4241.8	27.3 ± 13.4
<i>Pygospio elegans</i>	0.550 ± 0.387	405.8 ± 209.8	63.6 ± 14.5
<i>Jaera albifrons</i>	0.281 ± 0.177	207.5 ± 131.7	45.4 ± 15.0
<i>Clitellio arenarius</i>	0.036 ± 0.038	144.0 ± 151.0	9.1 ± 8.7

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (131 экз./м²):

Arenicola marina, *Chironomus salinarius*, *Cladophora sericea*, *Elachista* sp., *Enteromorpha prolifera*, *Eteone longa*, *Eteone* sp., *Fucus serratus*, *Halicriptus spinulosus*, *Halocladus vitripennis*, *Menigrates obtusifrons*, *Monoculodes simplex*, *Monoculodes* sp., *Monostroma grivelli*, *Mya arenaria*, *Nemertini*, *Oligochaeta*, *Orchomenella minuta*, *Polydora quadrilobata*, *Scoloplos armiger*, *Spio theeli*, *Tubifex costatus*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	99.00 ± 13.28
Бореально-арктические	0.86 ± 2.78
Ареал неизвестен	0.14 ± 1.13

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	70.59 ± 13.74
Фитофаги	2.09 ± 4.31
Сестонофаги	14.20 ± 10.52
Детритофаги	12.80 ± 10.07
Некрофаги и хищники	0.04 ± 0.60
Омнифаги	0.28 ± 1.59

3-й тип сообществ

Описан по 13 станциям.

Встречен на Терском берегу Горла, на литорали островов Онежского залива и в Кандалухе на глубинах $-1.3 < -0.8 < -0.2$ м

Число видов — 59

Биомасса — 13596.995 г/м²

Таксономическое разнообразие — 19.09 ± 4.07%

Разнообразие по Шеннону — 2.414 бит/г

Олигомиксность — 48.79 ± 4.98%

Разность олигомиксности — 40.89 ± 11.46%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Fucus vesiculosus</i>	4722.468 ± 3361.790		61.5 ± 13.5
<i>Ascophyllum nodosum</i>	4405.692 ± 3032.122		46.2 ± 13.8
<i>Mytilus edulis</i>	1624.710 ± 687.496	2366.9 ± 1264.2	84.6 ± 10.0
<i>Fucus distichus</i>	1522.462 ± 1386.418		23.1 ± 11.7
<i>Semibalanus balanoides</i>	424.258 ± 331.471	3083.1 ± 1838.0	61.5 ± 13.5
<i>Palmaria palmata</i>	148.308 ± 138.395		23.1 ± 11.7
<i>Fucus distichus</i>	147.106 ± 136.049		15.4 ± 10.0
<i>Pylaiella littoralis</i>	106.766 ± 111.097		15.4 ± 10.0
<i>Littorina obtusata</i>	93.289 ± 50.697	2505.0 ± 1564.2	92.3 ± 7.4
<i>Littorina saxatilis</i>	71.260 ± 29.928	2539.2 ± 1246.1	100.0 ± 0.0
<i>Gammarus</i> spp.	15.708 ± 10.786	952.7 ± 612.0	61.5 ± 13.5
Oligochaeta	4.814 ± 2.319	1585.0 ± 918.0	76.9 ± 11.7
<i>Jaera albifrons</i>	1.012 ± 0.781	877.7 ± 772.9	61.5 ± 13.5
<i>Onoba aculeus</i>	0.534 ± 0.379	104.6 ± 71.4	23.1 ± 11.7
<i>Skeneopsis planorbis</i>	0.420 ± 0.335	205.9 ± 165.3	30.8 ± 12.9
<i>Scoloplos armiger</i>	0.320 ± 0.333	56.5 ± 58.8	7.7 ± 7.4
<i>Fabricia sabella</i>	0.172 ± 0.176	511.9 ± 529.5	15.4 ± 10.0

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Ahnfeltia plicata, *Alcyonidium gelatinosum*, *Alcyonidium* sp., *Arenicola marina*, *Bunodactis stella*, *Ceramium* sp., *Ceratocolex* sp., *Chaetopteris plumosa*, *Chorda filum*, *Cladophora rupestris*, *Cladophora sericea*, *Cystoclonium purpurescens*, *Desmarestia aculeata*, *Dictyosiphon* sp., *Dumontia incrassata*, *Dynamena pumila*, *Epheria vincta*, *Fucus serratus*, *Gonothyrea longissima*, *Harmothoe imbricata*, *Hyas araneus*, *Lacuna neritoidea*, *Limapontia cocksi*, *Lithothamnion* sp., *Macoma balthica*, *Margarites helycinus*, *Monostroma grivelli*, *Nainereis quadricuspida*, *Nemertini*, *Odonthalia dentata*, *Coccolyca truncatus*, *Polysiphonia arctica*, *Polysiphonia urceolata*, *Porifera*, *Ptilota plumosa*, *Rhodomela licopodioides*, *Scytosiphon* sp., *Turtonia minuta*, *Uteroporus* sp.

3-й тип сообществ (продолжение)

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	95.05 ± 8.97
Бореально-арктические	4.22 ± 5.58
Ареал неизвестен	0.73 ± 2.36

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	82.83 ± 10.46
Фитофаги	1.22 ± 3.04
Сестонофаги	15.78 ± 10.11
Детритофаги	0.05 ± 0.62
Омнифаги	0.12 ± 0.96

4-й тип сообществ

Описан по 6 станциям.

Встречен на Терском и Карельском берегах, а также на островах Онежского залива на глубинах: $-1.2 < -0.6 < -0.0$ м

Число видов — 20

Биомасса — 4339.528 г/м²

Таксономическое разнообразие — 27.42 ± 7.92%

Разнообразие по Шеннону — 1.261 бит/г

Олигомиксность — 75.16 ± 12.53%

Разность олигомиксности — 38.00 ± 17.98%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Mytilus edulis</i>	3252.219 ± 1685.586	8869.2 ± 5223.9	100.0 ± 0.0
<i>Fucus vesiculosus</i>	671.833 ± 728.600		50.0 ± 20.4
<i>Semibalanus balanoides</i>	244.000 ± 204.647	1016.7 ± 821.3	33.3 ± 19.2
<i>Littorina saxatilis</i>	41.953 ± 20.585	2230.0 ± 1723.6	100.0 ± 0.0
<i>Bunodactis stella</i>	29.920 ± 32.700	396.0 ± 432.8	16.7 ± 15.2
Oligochaeta	20.404 ± 19.794	3710.0 ± 3136.4	100.0 ± 0.0
<i>Littorina littorea</i>	18.640 ± 17.566	47.3 ± 48.2	33.3 ± 19.2
Nemertini	6.484 ± 4.580	257.8 ± 165.3	50.0 ± 20.4
<i>Pygospio elegans</i>	2.503 ± 2.451	962.5 ± 1006.3	33.3 ± 19.2
<i>Gammarus</i> spp.	1.500 ± 1.639	500.0 ± 546.4	16.7 ± 15.2
<i>Scoloplos armiger</i>	0.271 ± 0.209	27.8 ± 24.2	33.3 ± 19.2
<i>Fabricia sabella</i>	0.191 ± 0.209	127.3 ± 139.2	16.7 ± 15.2
<i>Skeneopsis planorbis</i>	0.149 ± 0.162	42.5 ± 46.4	16.7 ± 15.2
<i>Terebellides stroemi</i>	0.127 ± 0.139	21.2 ± 23.1	16.7 ± 15.2

4-й тип сообществ (продолжение)

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Arenicola marina, *Dictyosiphon* sp., *Littorina obtusata*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Pylaiella littoralis*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	94.65 ± 14.62
Бореально-арктические	5.62 ± 9.40
Ареал неизвестен	0.65 ± 3.28

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	15.67 ± 14.84
Фитофаги	1.07 ± 4.20
Сестонофаги	80.57 ± 16.15
Детритофаги	1.54 ± 5.03
Некрофаги и хищники	0.69 ± 3.38
Омнифаги	0.46 ± 2.76

Сообщество гравийных грунтов**5-й тип сообществ**

Описан по 5 станциям.

Встречен на Терском берегу и в Кандалухе на глубинах $-1.0 < -0.5 < 0.0$ м

Число видов — 17

Биомасса — 2641.408 г/м²

Таксономическое разнообразие — 35.95 ± 12.71%

Разнообразие по Шеннону — 1.060 бит/г

Олигомиксность — 71.36 ± 14.57%

Разность олигомиксности — 44.67 ± 23.45%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Mytilus edulis</i>	1788.171 ± 1200.035	4555.8 ± 3651.7	60.0 ± 21.9
<i>Fucus vesiculosus</i>	800.00 ± 890.842		20.0 ± 17.9
<i>Oligochaeta</i>	27.806 ± 25.006	5576.8 ± 4466.3	40.0 ± 21.9
<i>Littorina saxatilis</i>	10.843 ± 7.469	342.6 ± 193.5	100.0 ± 0.0
<i>Nemertini</i>	4.456 ± 4.962	76.4 ± 85.1	20.0 ± 17.9
<i>Pygospio elegans</i>	2.975 ± 2.979	1318.4 ± 1235.6	100.0 ± 0.0
<i>Hydrobia ulvae</i>	2.533 ± 2.468	340.2 ± 305.8	40.0 ± 21.9
<i>Macoma balthica</i>	1.096 ± 1.221	75.6 ± 84.2	20.0 ± 17.9
<i>Tubificoides benedeni</i>	0.265 ± 0.256	151.2 ± 132.8	40.0 ± 21.9
<i>Fabricia sabella</i>	0.229 ± 0.255	152.8 ± 170.2	20.0 ± 17.9
<i>Terebellides stroemi</i>	0.153 ± 0.170	25.4 ± 28.3	20.0 ± 17.9

5-й тип сообществ (продолжение)

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Arenicola marina, *Dictyosiphon* sp., *Fucus vesiculosus*, *Gammarus* spp., *Littorina obtusata*, *Nereis* sp., *Pyllaiella litoralis*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	98.65 ± 5.74
Бореально-арктические	0.12 ± 1.55
Ареал неизвестен	1.22 ± 4.91

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	30.29 ± 20.55
Фитофаги	0.41 ± 2.86
Сестонофаги	67.71 ± 20.91
Детритофаги	1.60 ± 5.61

Сообщества песчаных грунтов

6-й тип сообществ

Описан по 6 станциям.

Встречен в Горле, Кандалухе и на островах Онежского залива на глубинах -1.5 < -0.9 < -0.2 м

Число видов — 17

Биомасса — 1637.121 г/м²

Таксономическое разнообразие — 4.79 ± 1.69

Разнообразие по Шеннону — 0.648 бит/г

Олигомиксность — 89.28 ± 33.91%

Разность олигомиксности — 36.85 ± 19.02%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Mytilus edulis</i>	1468.470 ± 1135.415	2461.5 ± 1902.4	33.3 ± 19.2
<i>Macoma balthica</i>	97.115 ± 106.137	196.5 ± 214.8	16.7 ± 15.2
<i>Enteromorpha prolifera</i>	49.998 ± 54.643		16.7 ± 15.2
<i>Littorina saxatilis</i>	10.228 ± 7.979	445.5 ± 353.2	33.3 ± 19.2
Oligochaeta	4.811 ± 3.662	2262.2 ± 1818.6	100.0 ± 0.0
<i>Arenicola marina</i>	2.800 ± 2.198	23.3 ± 22.1	33.3 ± 19.2
<i>Littorina obtusata</i>	1.634 ± 1.786	21.2 ± 23.1	16.7 ± 15.2
<i>Spio filicornis</i>	0.573 ± 0.626	21.2 ± 23.1	16.7 ± 15.2

6-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Harmothoe imbricata</i>	0.531 ± 0.580	42.5 ± 46.4	16.7 ± 15.2
<i>Hydrobia ulvae</i>	0.415 ± 0.453	21.8 ± 23.9	16.7 ± 15.2
<i>Eteone longa</i>	0.219 ± 0.169	43.8 ± 33.8	33.3 ± 19.2
<i>Pygospio elegans</i>	0.167 ± 0.182	83.3 ± 91.1	16.7 ± 15.2
<i>Nainereis quadricuspida</i>	0.066 ± 0.072	22.0 ± 24.01	16.7 ± 15.2
<i>Nephtys minuta</i>	0.050 ± 0.055	50.0 ± 54.61	16.7 ± 15.2

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Gammarus spp., *Phyllodoce* sp., Spionidae.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	96.39 ± 15.40
Бореально-арктические	3.31 ± 7.30
Ареал неизвестен	0.30 ± 2.23

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	3.05 ± 7.02
Фитофаги	0.72 ± 3.45
Сестонофаги	89.70 ± 12.41
Детритофаги	6.47 ± 10.04
Некрофаги и хищники	0.05 ± 0.91

7-й тип сообществ

Описан по 21 станции.

Встречен на Карельском берегу на глубине –0.25 м

Число видов — 37

Биомасса — 355.991 г/м²

Таксономическое разнообразие — 36.01 ± 8.05%

Разнообразие по Шеннону — 2.664 бит/г

Олигомиксность — 44.82 ± 5.21%

Разность олигомиксности — –1.96 ± 12.55%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Mytilus edulis</i>	137.409 ± 74.591	1836.5 ± 1063.0	90.5 ± 6.4
<i>Zostera marina</i>	71.480 ± 40.103		42.9 ± 10.8
<i>Fucus vesiculosus</i>	47.634 ± 44.622		19.1 ± 8.6
<i>Cladophora sericea</i>	27.980 ± 10.563		81.0 ± 8.6

7-й тип сообществ (продолжение)

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Hydrobia ulvae</i>	26.785 ± 7.361	10504.2 ± 2826.7	100.0 ± 0.0
<i>Mya arenaria</i>	11.304 ± 7.029	209.6 ± 75.8	76.2 ± 9.3
<i>Scoloplos armiger</i>	5.123 ± 1.410	381.7 ± 115.0	90.5 ± 6.4
<i>Spio theeli</i>	0.528 ± 0.315	705.4 ± 489.3	52.4 ± 10.9
<i>Tubificoides benedeni</i>	0.216 ± 0.094	194.6 ± 85.8	57.1 ± 10.8
<i>Pygospio elegans</i>	0.203 ± 0.062	290.6 ± 103.9	85.7 ± 7.6
<i>Monoculodes</i> sp.	0.093 ± 0.033	150.6 ± 49.9	57.1 ± 10.8

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (131 экз./м²):

Arenicola marina, *Capitella capitata*, *Chorda filum*, *Clitellio arenarius*, *Corophium bonelli*, *Crangon crangon*, *Dictyosiphon foeniculatus*, *Enteromorpha prolifera*, *Eteone longa*, *Gammarus* spp., *Halocladus vitripennis*, *Jaera albifrons*, *Limnodrillus* sp., *Littorina littorea*, *Littorina obtusata*, *Littorina saxatilis*, *Nemertini*, *Nereis virens*, *Oligochaeta*, *Onoba aculeus*, *Pectinaria koreni*, *Phyllodoce mucosa*, *Pseudolibrotus littoralis*, *Styctosiphon* sp., *Tubifex costatus*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	86.81 ± 14.29
Бореально-арктические	12.88 ± 7.31
Ареал неизвестен	0.32 ± 1.23

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	41.56 ± 10.75
Фитофаги	0.12 ± 0.76
Сестонофаги	41.77 ± 10.76
Детритофаги	15.99 ± 8.00
Некрофаги и хищники	0.19 ± 0.95
Омнифаги	0.37 ± 1.32

Сообщество илстых грунтов**8-й тип сообществ**

Описан по 21 станции.

Встречен на Карельском берегу на глубине 0 м

Число видов — 41

Биомасса — 2244.976 г/м²

Таксономическое разнообразие — 54.30 ± 14.51%

Разнообразие по Шеннону — 1.659 бит/г

Олигомиксность — 66.69 ± 7.36%

Разность олигомиксности — -7.48 ± 9.49%

8-й тип сообществ (продолжение)
Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Zostera marina</i>	1421.894 ± 441.754		100.0 ± 0.0
<i>Cladophora sericea</i>	510.707 ± 137.857		95.0 ± 4.7
<i>Hydrobia ulvae</i>	151.236 ± 38.064	37095.5 ± 9669.7	100.0 ± 0.0
<i>Macoma balthica</i>	46.836 ± 14.593	937.2 ± 275.0	100.0 ± 0.0
<i>Mytilus edulis</i>	27.704 ± 10.980	366.3 ± 165.3	76.2 ± 9.3
<i>Tubificoides benedeni</i>	22.484 ± 5.790	24486.5 ± 6198.3	100.0 ± 0.0
<i>Littorina saxatilis</i>	21.165 ± 6.372	2797.1 ± 829.7	100.0 ± 0.0
<i>Chironomus salinarius</i>	5.683 ± 1.695	3036.6 ± 923.2	100.0 ± 0.0
<i>Mya arenaria</i>	4.776 ± 2.955	287.7 ± 194.4	61.9 ± 10.6
<i>Ruppia maritima</i>	2.530 ± 1.781		47.6 ± 10.9
<i>Capitella capitata</i>	0.538 ± 0.467	1493.5 ± 1433.2	47.6 ± 10.9
<i>Halocladus vitripennis</i>	0.504 ± 0.226	618.1 ± 246.5	76.2 ± 9.3
<i>Polydora quadrilobata</i>	0.447 ± 0.250	395.6 ± 206.8	33.3 ± 10.3
<i>Pygospio elegans</i>	0.288 ± 0.100	460.9 ± 162.4	76.2 ± 9.3
<i>Limnodrillus</i> sp.	0.278 ± 0.103	607.4 ± 242.4	71.4 ± 9.9
<i>Jaera albifrons</i>	0.125 ± 0.097	325.0 ± 290.9	42.9 ± 10.8
<i>Tubifex costatus</i>	0.124 ± 0.048	245.3 ± 115.1	61.9 ± 10.6
<i>Fabricia sabella</i>	0.109 ± 0.040	423.2 ± 177.7	57.1 ± 10.8

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (131 экз./м²):

Alitta virens, *Arenicola marina*, *Asterias rubens*, *Caprella septemtrionalis*, *Cladophora rupestris*, *Clitellio arenarius*, *Culicoides* sp., *Ephera vineta*, *Eteone longa*, *Fucus vesiculosus*, *Gammarus* spp., *Gonothyrea loveni*, *Halicryptus spinulosus*, *Harmothoe imbricata*, *Limapontia cocksi*, *Littorina littorea*, *Littorina obtusata*, *Monoculodes* sp., *Nemertini*, *Phyllodoce mucosa*, *Scoloplos armiger*, *Skeneopsis planorbis*, *Spio theeli*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	75.28 ± 12.16
Бореально-арктические	24.51 ± 9.39
Ареал неизвестен	0.22 ± 1.02

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	86.25 ± 7.51
Фитофаги	0.95 ± 2.12
Сестонофаги	1.46 ± 2.62
Детритофаги	10.71 ± 6.75
Некрофаги и хищники	0.02 ± 0.31
Омнифаги	0.62 ± 1.71

**Сообщества полосы прибоя
и прибрежного мелководья
(Средняя фиталь)**

**Сообщества каменистых грунтов
9-й тип сообществ**

Описан по 13 станциям.

Встречен в губах Кандалакшского берега и Двинской губе на глубинах
0.5 < 0.6 < 0.7 м

Число видов — 35

Биомасса — 12815.960 г/м²

Таксономическое разнообразие — 7.53 ± 2.17%

Разнообразие по Шеннону — 0.505 бит/г

Олигомиксность — 93.00 ± 11.12%

Разность олигомиксности — 11.18 ± 19.73%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Mytilus edulis</i>	11931.954 ± 3805.272	12666.9 ± 11351.5	100.0 ± 0.0
<i>Fucus vesiculosus</i>	558.231 ± 426.798		23.1 ± 11.7
<i>Alitta virens</i>	119.182 ± 46.173	406.2 ± 140.1	84.6 ± 10.0
<i>Littorina littorea</i>	27.429 ± 14.904	21.5 ± 11.1	53.9 ± 13.8
<i>Gammarus</i> spp.	17.783 8.039	430.7 202.6	92.31 17.4
<i>Littorina saxatilis</i>	16.997 ± 8.350	323.8 ± 199.8	61.5 ± 13.5
<i>Harmothoe imbricata</i>	15.808 ± 9.250	224.6 ± 171.4	69.2 ± 12.8
<i>Mya arenaria</i>	12.738 ± 10.229	56.9 ± 51.6	23.1 ± 11.7
<i>Balanus crenatus</i>	6.662 ± 5.996	30.8 ± 19.3	30.8 ± 12.8
<i>Epheria vineta</i>	5.726 ± 5.396	146.2 ± 108.2	15.4 ± 10.0
<i>Littorina obtusata</i>	5.014 ± 4.467	27.7 ± 18.8	30.8 ± 12.8
<i>Hydrobia ulvae</i>	1.988 ± 1.359	70.8 ± 49.6	53.9 ± 13.8
<i>Jaera albifrons</i>	0.082 ± 0.051	60.0 ± 35.9	30.8 ± 12.8

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Ahnfeltia plicata, *Ceramium* sp., *Chorda filum*, *Chordaria flagelliformis*, *Dictyosiphon* sp., *Ectocarpus* sp., *Elachista* sp., *Eteone longa*, *Lepidonotus squamatus*, *Nereis pelagica*, *Notoplana atomata*, *Paroediceros lynceus*, *Phyllophora* sp., *Polysiphonia nigrescens*, *Polysiphonia* sp., *Pontoporea femorata*, *Protomedeia fasciata*, *Pyllaiela littoralis*, *Palmaria palmata*, *Scalibregma inflatum*, *Testudinalia tessellata*.

9-й тип сообществ (продолжение)

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	98.99 ± 4.74
Бореально-арктические	0.88 ± 2.59
Ареал неизвестен	0.13 ± 1.00

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	5.06 ± 6.08
Фитофаги	0.26 ± 1.41
Сестонофаги	93.25 ± 6.96
Детритофаги	0.02 ± 0.39
Некрофаги и хищники	1.06 ± 2.84
Омнифаги	0.35 ± 1.64

10-й тип сообществ

Описан по 10 станциям.

Встречен в губах Умба и Падан на глубинах 1.5 < 2.2 < 2.9 м

Число видов — 32

Биомасса — 23955.400 г/м²

Таксономическое разнообразие — 1.98 ± 0.53%

Разнообразие по Шеннону — 0.176 бит/г

Олигомиксность — 98.08 ± 12.26%

Разность олигомиксности — 27.45 ± 16.54%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Mytilus edulis</i>	23509.750 ± 9421.42	3136.0 ± 1348.8	100.0 ± 0.0
	3		
<i>Alitta virens</i>	217.360 ± 96.990	572.0 ± 214.4	90.0 ± 9.5
<i>Balanus crenatus</i>	44.170 ± 23.621	164.0 ± 78.2	100.0 ± 0.0
<i>Testudinalia tessellata</i>	13.832 ± 7.287	30.0 ± 17.0	60.0 ± 15.5
<i>Harmothoe imbricata</i>	12.230 ± 5.296	117.0 ± 60.4	100.0 ± 0.0
<i>Gammarus</i> spp.	11.110 ± 6.274	102.0 ± 53.3	50.0 ± 15.8
<i>Epheria vineta</i>	2.166 ± 1.146	24.0 ± 13.0	60.0 ± 15.5
<i>Scoloplos armiger</i>	1.140 ± 1.160	76.0 ± 78.0	20.0 ± 12.7
<i>Nephtys minuta</i>	0.400 ± 0.324	86.0 ± 72.7	40.0 ± 15.5
<i>Paroedicerus lynceus</i>	0.240 ± 0.188	32.0 ± 25.5	20.0 ± 12.7

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Ahnfeltia plicata, *Amphithoe rubricata*, *Anonyx nugax*, *Aricidea nolani*, *Chorda filum*, *Cladophora sericea*, *Coryphella* sp., *Enteromorpha prolifera*, *Ete-*

10-й тип сообществ (продолжение)

one longa, *Eulalia viridis*, *Hydrobia ulvae*, *Lepidonotus squamatus*, *Littorina littorea*, *Littorina obtusata*, *Littorina saxatilis*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Notoplana atomata*, *Onisimus* sp., *Coccotylu truncatus*, *Pontoporeia femorata*, *Spio filicornis*.

Биогеографический состав	
Виды	Доля, %
Бореальные	99.20 ± 5.09
Бореально-арктические	0.75 ± 2.73
Ареал неизвестен	0.05 ± 0.71
Трофическая структура	
Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	0.5 ± 2.2
Фитофаги	0.1 ± 0.8
Сестонофаги	98.3 ± 4.0
Детритофаги	0.0 ± 0.3
Некрофаги и хищники	1.0 ± 3.1
Омнифаги	0.1 ± 1.1

Сообщество гравийных грунтов
11-й тип сообществ

Описан по 12 станциям.

Встречен в губах Княжая и Падан на глубинах $1.6 < 2.0 < 4.2$ м

Число видов — 13

Биомасса — 11230.443 г/м²

Таксономическое разнообразие — $7.05 \pm 2.8\%$

Разнообразие по Шеннону — 0.369 бит/г

Олигомиксность — $94.78 \pm 8.59\%$

Разность олигомиксности — $38.47 \pm 22.50\%$

Видовой состав

Вид	Биомасса, м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Mytilus edulis</i>	10685.767 ± 3856.398	4178.3 ± 1604.2	100.0 ± 0.0
<i>Gammarus</i> spp.	258.983 ± 101.457	3730.0 ± 1395.1	100.0 ± 0.0
<i>Balanus crenatus</i>	244.783 ± 144.715	888.3 ± 344.5	91.7 ± 8.0
<i>Alitta virens</i>	29.007 ± 16.369	140.0 ± 60.5	100.0 ± 0.0
<i>Jaera albifrons</i>	0.400 ± 0.330	328.3 ± 263.6	33.3 ± 13.6

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Chironomus salinarius, *Littorina littorea*, *Macoma balthica*, *Macoma cal-carea*, *Nephtys minuta*, *Scoloplos armiger*, *Testudinalia tessellata*.

11-й тип сообществ (продолжение)

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	96.98 ± 5.34
Бореально-арктические	2.18 ± 4.22
Ареал неизвестен	0.84 ± 2.63

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Фитофаги	0.01 ± 0.29
Сестонофаги	97.33 ± 4.65
Некрофаги и хищники	0.26 ± 1.47
Омнифаги	2.40 ± 4.42

Сообщества смешанных грунтов
12-й тип сообществ

Описан по 10 станциям.

Встречен в губах Княжая и Падан на глубинах 1.3 < 2.6 < 3.9 м

Число видов — 27

Биомасса — 19335.193 г/м²

Таксономическое разнообразие — 7.52 ± 2.17

Разнообразие по Шеннону — 0.467 бит/г

Олигомиксность — 93.33 ± 12.70%

Разность олигомиксности — 8.88 ± 17.02%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Mytilus edulis</i>	18073.936 ± 7818.67	10700.6 ± 5739.8	100.0 ± 0.0
<i>Balanus crenatus</i>	839.526 ± 523.127	2512.0 ± 1512.7	60.0 ± 15.5
<i>Alitta virens</i>	163.050 ± 95.316	412.0 ± 176.6	100.0 ± 0.0
<i>Gammarus</i> spp.	76.395 ± 39.261	1531.0 ± 876.2	100.0 ± 0.0
<i>Littorina saxatilis</i>	13.430 ± 6.675	105.0 ± 52.9	70.0 ± 14.5
<i>Harmothoe imbricata</i>	2.185 ± 1.114	38.0 ± 27.3	50.0 ± 15.8
<i>Jaera albifrons</i>	0.242 ± 0.214	136.0 ± 112.6	30.0 ± 14.5

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Acrosiphonia sp., *Chorda filum*, *Coryphella* sp., *Ectocarpus* sp., *Enteromorpha prolifera*, *Fucus serratus*, *Fucus vesiculosus*, *Halocladus vitripennis*, *Hydrobia ulvae*, *Lepidonotus squamatus*, *Littorina littorea*, *Littorina obtusata*, *Macoma balthica*, *Nephtys minuta*, *Oligochaeta*, *Phyllocoridae*, *Phyllophora* sp., *Pontoporeia femorata*, *Pylaiella litoralis*, *Testudinalia tessellata*.

12-й тип сообществ (продолжение)

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	94.74 ± 8.11
Бореально-арктические	4.85 ± 6.79
Ареал неизвестен	0.41 ± 2.02

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	0.76 ± 2.75
Фитофаги	0.08 ± 0.89
Сестонофаги	97.82 ± 4.62
Детритофаги	0.01 ± 0.32
Некрофаги и хищники	0.86 ± 2.92
Омнифаги	0.47 ± 2.16

13-й тип сообществ

Описан по 5 станциям.

Встречен в губе Падан на глубине 2 м

Число видов — 18

Биомасса — 21209.298 г/м²

Таксономическое разнообразие — 1.99 ± 0.63%

Разнообразие по Шеннону — 0.144 бит/г

Олигомиксность — 98.23 ± 16.37%

Разность олигомиксности — 44.76 ± 19.77%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Mytilus edulis</i>	20853.200 ± 11160.782	1908.0 ± 1040.0	100.0 ± 0.0
<i>Alitta virens</i>	279.400 ± 180.303	732.0 ± 375.7	100.0 ± 0.0
<i>Gammarus</i> spp.	39.780 ± 24.903	1208.0 ± 825.4	100.0 ± 0.0
<i>Balanus crenatus</i>	13.042 ± 10.936	64.0 ± 0.2	100.0 ± 0.0
<i>Littorina saxatilis</i>	7.108 ± 6.307	80.0 ± 60.1	100.0 ± 0.0
<i>Harmothoe imbricata</i>	5.400 ± 4.943	80.0 ± 44.5	100.0 ± 0.0

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Atylus carinatus, *Dumontia incrassata*, *Fucus vesiculosus*, *Hydrobia ulvae*, *Jaera albifrons*, *Littorina littorea*, *Littorina obtusata*, *Oligochaeta*, *Phyllococe maculata*, *Scalibregma inflatum*, *Spio filicornis*, *Testudinalia tessellata*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	99.72 ± 5.74
Бореально-арктические	0.09 ± 1.34
Ареал неизвестен	0.19 ± 1.95

13-й тип сообществ (продолжение)

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	0.01 ± 0.45
Фитофаги	0.05 ± 1.00
Сестонофаги	98.38 ± 5.65
Детритофаги	0.00 ± 0.00
Некрофаги и хищники	1.34 ± 5.14
Омнифаги	0.21 ± 2.05

Сообщества 1-й промежуточной зоны**Сообщества верхней сублиторали
(Нижняя фиталь)****Сообщества каменистых грунтов****14-й тип сообществ**

Описан по 12 станциям.

Встречен в губах у Летнего берега и возле Жужмуев на глубинах 2.4 < 3.4 < 4.4 м

Число видов — 81

Биомасса — 2959.335 г/м²

Таксономическое разнообразие — 45.19 ± 10.65%

Разнообразие по Шеннону — 2.796 бит/г

Олигомиксность — 53.72 ± 5.12%

Разность олигомиксности — 0.20 ± 17.17%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз.м ²	Встречаемость, %
<i>Mytilus edulis</i>	1567.433 ± 695.394	47864.9 ± 21733.7	100.0 ± 0.0
<i>Ahnfeltia plicata</i>	200.447 ± 110.724		41.7 ± 14.2
<i>Laminaria digitata</i>	188.142 ± 137.256		33.3 ± 13.6
<i>Coccolyca truncatus</i>	141.735 ± 66.420		83.3 ± 10.8
<i>Eutora cristata</i>	130.720 ± 96.587		50.0 ± 14.4
<i>Desmarestia aculeata</i>	71.808 ± 51.548		75.0 ± 12.5
<i>Phycodryas</i> sp.	50.654 ± 27.351		58.3 ± 14.2
<i>Ptilota plumosa</i>	32.193 ± 27.420		91.7 ± 8.0
<i>Odonthalia dentata</i>	30.096 ± 20.161		66.7 ± 13.6
<i>Dictyosiphon</i> sp.	16.318 ± 13.755		25.0 ± 12.5
<i>Asterias rubens</i>	14.994 ± 12.257	36.3 ± 21.8	33.3 ± 13.6
<i>Epheria vineta</i>	13.818 ± 10.202	315.8 ± 220.9	50.0 ± 14.4
<i>Chaetomorpha</i> sp.	12.677 ± 10.564		58.3 ± 14.2

14-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз.м ²	Встречаемость, %
<i>Littorina littorea</i>	9.922 ± 7.658	40.7 ± 32.2	25.0 ± 12.5
<i>Ceramium</i> sp.	8.742 ± 8.371		41.7 ± 14.2
<i>Polysiphonia</i> sp.	8.485 ± 6.159		25.0 ± 12.5
<i>Verruca stroemia</i>	6.870 ± 4.152	1954.8 ± 1264.6	58.3 ± 14.2
<i>Testudinalia tessellata</i>	4.327 ± 1.723	109.7 ± 40.0	83.3 ± 10.8
<i>Onoba aculeus</i>	2.772 ± 1.624	668.9 ± 387.1	75.0 ± 12.5
<i>Harmothoe imbricata</i>	2.442 ± 2.395	116.9 ± 73.5	66.7 ± 13.6
<i>Atylus carinatus</i>	2.196 ± 1.585	60.7 ± 45.3	25.0 ± 12.5
<i>Photis reinhardi</i>	1.245 ± 1.065	123.0 ± 99.9	16.7 ± 10.8
<i>Gammarus</i> spp.	0.871 ± 0.756	38.2 ± 29.9	25.0 ± 12.5
<i>Littorina saxatilis</i>	0.705 ± 0.655	53.2 ± 44.4	16.7 ± 10.8
<i>Hiatella arctica</i>	0.481 ± 0.357	37.0 ± 35.0	25.0 ± 12.5
<i>Amphithoe rubricata</i>	0.305 ± 0.220	178.9 ± 174.3	25.0 ± 12.5

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Amphitrite cirrata, *Apherusa tridentata*, *Balanus crenatus*, *Buccinum undatum*, *Capitella capitata*, *Caprella linearis*, *Caprella septemtrionalis*, *Ceramium rubrum*, *Ceratocolex* sp., *Chaetopterus plumosa*, *Cladophora rupestris*, *Corallina officinalis*, *Coryphella* sp., *Crisia eburnea*, *Crossaster papposus*, *Dendrobeatia fruticosa*, *Electra pilosa*, *Filicrisia* sp., *Gammarellus homari*, *Halichondria panicea*, *Heteranomia aculeata*, *Heteranomia squamula*, *Lafoea pocillum*, *Saccharina latissima*, *Lepidonotus squamatus*, *Lichenopora hispida*, *Lithothamnion* sp., *Macoma balthica*, *Margarites helycinus*, *Mesogloia vermiculata*, *Musculus discors*, *Neoamphitrite figulis*, *Nereis pelagica*, *Obelia geniculata*, *Ophelia limacina*, *Orchomenella* sp., *Phyllodoce maculata*, *Phyllophora* sp., *Pista maculata*, *Polysiphonia arctica*, *Polysiphonia nigrescens*, *Polysiphonia urceolata*, *Porifera*, *Ralfsia verrucosa*, *Rhamphostomella* sp., *Rhodomela* sp., *Rhodophyllis dichotoma*, *Palmaria palmata*, *Spirorbis* sp., *Styelopsis grossularia*, *Thracia myopsis*, *Tonicella marmorea*, *Tubificoides benedeni*, *Umbonula arctica*, *Weyprechtia pinguis*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	61.51 ± 14.43
Бореально-арктические	34.93 ± 13.76
Ареал неизвестен	3.56 ± 5.35

14-й тип сообществ (продолжение)

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	40.85 ± 14.19
Фитофаги	0.64 ± 2.30
Сестонофаги	57.33 ± 14.28
Детритофаги	0.10 ± 0.91
Некрофаги и хищники	0.63 ± 2.28
Омнифаги	0.45 ± 1.93

15-й тип сообществ

Описан по 5 станциям.

Встречен в губах у Терского берега на глубинах 4.1 < 4.8 < 4.5 м

Число видов — 60

Биомасса — 259.336 г/м²

Таксономическое разнообразие — 61.86 ± 13.19%

Разнообразие по Шеннону — 3.801 бит/г

Олигомиксность — 37.17 ± 3.58%

Разность олигомиксности — -7.58 ± 4.84%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Coccolithus truncatus</i>	14.020 ± 10.923		60.0 ± 21.9
<i>Ophiopholis aculeata</i>	12.672 ± 13.808	24.0 ± 18.8	60.0 ± 21.9
<i>Ptilota plumosa</i>	10.940 ± 9.386		80.0 ± 17.9
<i>Verruca stroemia</i>	8.000 ± 8.908	408.0 ± 454.3	20.0 ± 17.9
<i>Tonicella marmorea</i>	7.940 ± 5.021	52.0 ± 28.9	100.0 ± 0.0
<i>Styelopsis grossularia</i>	7.360 ± 7.581	392.0 ± 409.9	80.0 ± 17.9
<i>Odonthalia dentata</i>	4.544 ± 4.034		60.0 ± 21.9
<i>Stenosemus albus</i>	2.504 ± 1.947	56.0 ± 41.6	100.0 ± 0.0
<i>Ophiura robusta</i>	2.080 ± 1.270	140.0 ± 107.8	80.0 ± 17.9
<i>Caprella linearis</i>	1.556 ± 1.373	140.0 ± 111.6	80.0 ± 17.9
<i>Harmothoe imbricata</i>	1.400 ± 0.828	28.0 ± 15.9	80.0 ± 17.9
<i>Scoloplos armiger</i>	1.140 ± 1.269	28.0 ± 31.2	20.0 ± 17.9
Gammaroidea	1.016 ± 0.663	48.0 ± 27.1	80.0 ± 17.9
<i>Testudinalia tessellata</i>	0.800 ± 0.891	28.0 ± 31.2	20.0 ± 17.9
<i>Polysiphonia urceolata</i>	0.752 ± 0.531		80.0 ± 17.9
<i>Lepidonotus squamatus</i>	0.456 ± 0.358	20.0 ± 16.0	40.0 ± 21.9
<i>Hiatella arctica</i>	0.436 ± 0.423	24.0 ± 22.7	40.0 ± 21.9
<i>Spirorbis</i> spp.	0.264 ± 0.268	132.0 ± 134.2	40.0 ± 21.9
<i>Neiromira punctata</i>	0.164 ± 0.135	20.0 ± 16.0	40.0 ± 21.9
<i>Heteranomia squamula</i>	0.048 ± 0.053	24.0 ± 26.7	20.0 ± 17.9

15-й тип сообществ (продолжение)

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Alitta virens, Ampharetidae, *Amphitrite cirrata*, *Balanus crenatus*, Bryozoa, *Cadlina laevis*, *Capitella capitata*, *Chaetomorpha* sp., *Chaetopteris plumosa*, *Cladophora rupestris*, *Corallina officinalis*, *Dendrobeania fruticosa*, *Dydemnum albidum*, *Electra pilosa*, *Epheria vineta*, *Eulalia bilineata*, *Eulalia viridis*, *Eunoe nodosa*, *Fucus serratus*, *Glycera capitata*, *Halichondria panicea*, *Halichondria sitiens*, *Henricia* sp., *Lithothamnion* sp., *Lucernaria quadricornis*, Lyssianassidae, *Margarites helicinus*, *Mya truncata*, *Nainereis quadricuspida*, *Nymphon* sp., *Oncosoecia polygonalis*, *Ophelia limacina*, *Pholoe minuta*, *Phycodryis* sp., *Pista maculata*, *Rhodomela lycopodioides*, *Scalibregma inflatum*, *Synoicum pulmonaria*, Turbellaria.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	43.55 ± 22.95
Бореально-арктические	52.75 ± 22.34
Ареал неизвестен	3.71 ± 8.45

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	21.01 ± 18.22
Фитофаги	3.51 ± 8.23
Сестонофаги	60.02 ± 21.91
Детритофаги	6.91 ± 11.34
Некрофаги и хищники	8.14 ± 12.23
Омнифаги	0.01 ± 0.45

16-й тип сообществ

Описан по 5 станциям.

Встречен в Онежском и Мезенском заливах, а также в Открытой части моря вблизи Терского Летнего берегов на глубинах 9.5 < 11.4 < 13.3 м

Число видов — 63

Биомасса — 235.199 г/м²

Таксономическое разнообразие — 44.88 ± 9.16%

Разнообразие по Шеннону — 2.981 бит/г

Олигомиксность — 42.67 ± 3.93%

Разность олигомиксности — 0.59 ± 4.42%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Ophiopholis aculeata</i>	6.240 ± 5.424	4.8 ± 4.5	40.0 ± 21.9
<i>Balanus balanus</i>	4.000 ± 4.454	8.0 ± 8.9	20.0 ± 17.9
<i>Verruca stroemia</i>	3.352 ± 3.565	169.2 ± 158.9	80.0 ± 17.9
<i>Tonicella marmorea</i>	3.288 ± 2.267	46.4 ± 32.4	80.0 ± 17.9

16-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Stenosemus albus</i>	2.805 ± 2.207	41.2 ± 32.7	80.0 ± 17.9
<i>Hiatella arctica</i>	1.016 ± 1.118	18.4 ± 15.1	40.0 ± 21.9
<i>Ophiura robusta</i>	0.852 ± 0.654	34.0 ± 27.6	80.0 ± 17.9
<i>Styelopsis grossularia</i>	0.743 ± 0.561	77.2 ± 57.3	100.0 ± 0.0
<i>Pista maculata</i>	0.604 ± 0.446	22.8 ± 20.5	60.0 ± 21.9
<i>Lepidonotus squamatus</i>	0.495 ± 0.441	5.6 ± 4.8	40.0 ± 21.9
<i>Spirorbis</i> sp.	0.346 ± 0.270	119.2 ± 97.8	60.0 ± 21.9
<i>Heteranomia squamula</i>	0.340 ± 0.205	43.6 ± 33.3	80.0 ± 17.9
<i>Styela rustica</i>	0.162 ± 0.180	12.0 ± 13.4	20.0 ± 17.9
<i>Harmothoe imbricata</i>	0.128 ± 0.097	6.0 ± 4.8	60.0 ± 21.9
<i>Testudinalia tessellata</i>	0.096 ± 0.078	10.0 ± 8.0	40.0 ± 21.9
<i>Chitinopoma fabricii</i>	0.095 ± 0.076	43.6 ± 32.0	80.0 ± 17.9
<i>Margarites groenlandicus</i>	0.053 ± 0.052	4.8 ± 4.0	40.0 ± 21.9
<i>Phyllodoce maculata</i>	0.048 ± 0.053	6.0 ± 6.7	20.0 ± 17.9
<i>Heteranomia aculeata</i>	0.029 ± 0.027	14.4 ± 14.4	40.0 ± 21.9
<i>Mytilus edulis</i>	0.006 ± 0.007	18.0 ± 20.0	20.0 ± 17.9
<i>Dulichia porrecta</i>	0.005 ± 0.005	12.8 ± 14.3	20.0 ± 17.9

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Abietinaria abietina, *Ampharete goesi*, *Asterias rubens*, *Balanus crenatus*, *Boltenia echinata*, Bryozoa, *Buccinum undatum*, *Campanularia* sp., *Chlamys islandica*, *Crisia eburnea*, *Crisiella producta*, *Dendrobeania fruticosa*, *Dulichia spinosissima*, *Dydemnum albidum*, *Erythronius brasiliensis*, *Eualis gaimardi*, *Eudendrium rameum*, *Eulalia viridis*, *Filellum serpens*, *Gammaroidea*, *Golfingia* sp., *Hemithyris psittacea*, *Lithothamnion* sp., *Modiolus modiolus*, *Molgula* sp., *Musculus laevigatus*, Nemertini, *Odonthalia dentata*, *Photis reinhardi*, *Phycodryas* sp., *Coccotylu truncatus*, Porifera, *Ptilota plumosa*, *Rhodine loveni*, Sabellidae, *Sertularia tenera*, Sertularidae, *Spio filicornis*, *Spirorbis armoricama*, Terebellidae, *Tubulipora flabellaris*, Tunicata.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	51.60 ± 26.97
Бореально-арктические	40.93 ± 22.05
Арктические	0.24 ± 2.19
Ареал неизвестен	7.79 ± 11.98

16-й тип сообществ (продолжение)

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	33.78 ± 21.15
Фитофаги	1.46 ± 5.36
Сестонофаги	25.53 ± 19.50
Детритофаги	36.61 ± 21.54
Некрофаги и хищники	2.60 ± 7.12

Сообщества песчаных грунтов

17-й тип сообществ

Описан по 6 станциям.

Встречен в Двинской губе и Онежском заливе на глубинах 6.3 < 8.7 < 11.0 м

Число видов — 69

Биомасса — 123.654 г/м²

Таксономическое разнообразие — 33.80 ± 8.45%

Разнообразие по Шеннону — 2.050 бит/г

Олигомиксность — 62.78 ± 6.34%

Разность олигомиксности — 17.59 ± 7.97%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Serripes groenlandicus</i>	74.380 ± 59.608	34.7 ± 18.9	100.0 ± 0.0
<i>Pectinaria hyperborea</i>	24.560 ± 21.724	395.3 ± 324.9	83.3 ± 15.2
<i>Macoma calcarea</i>	4.140 ± 3.133	47.7 ± 28.3	83.3 ± 15.2
Nemertini	3.257 ± 3.152	22.0 ± 16.3	83.3 ± 15.2
<i>Terebellides stroemi</i>	2.962 ± 3.206	40.3 ± 43.7	33.3 ± 19.3
<i>Ophiura robusta</i>	1.519 ± 1.368	23.3 ± 22.0	50.0 ± 20.4
<i>Scoloplos armiger</i>	1.183 ± 0.876	52.7 ± 36.8	83.3 ± 15.2
<i>Onoba aculeus</i>	0.300 ± 0.328	76.7 ± 83.8	16.7 ± 15.2
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.090 ± 0.070	30.3 ± 23.8	33.3 ± 19.3
<i>Corophium bonelli</i>	0.077 ± 0.084	36.7 ± 40.1	16.7 ± 15.2

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Ampharete sp., *Ampharete vega*, Ampharetidae, *Antinoella sarsi*, *Arctica islandica*, *Axinopsida orbiculata*, *Balanus balanus*, *Balanus crenatus*, Bryozoa, *Buccinum glaciale*, *Capitella capitata*, *Caprella linearis*, *Caprella septemtrionalis*, *Chaetozone setosa*, *Chorda filum*, *Cirratulus cirratus*, *Clinocardium ciliatum*, *Crenella decussata*, *Crossaster papposus*, *Cylichna alba*, *Dacrydium vitreum*, *Diastylis glabra*, *Diastylis sulcata*, *Eteone longa*, *Eulalia viridis*, *Gammarus oceanicus*, *Gonothyrea longissima*, *Halicriptus spinulosus*, *Harmothoe imbricata*,

17-й тип сообществ (продолжение)

Heteranomia squamula, *Laphania boeckii*, *Lepidonotus squamatus*, *Littorina littorea*, *Macoma balthica*, *Microcosmus glacialis*, *Molgula* sp., *Monobrachium parasitum*, *Mytilus edulis*, *Neiromira punctata*, *Neoamphitrite figulis*, *Nephtys minuta*, *Nephtys* sp., *Nicania montagui*, *Oligochaeta*, *Onisimus edwardsi*, *Ophelia limacina*, *Phyllodoce groenlandica*, *Phyllodocidae*, *Polydora quadrilobata*, *Priscillina armata*, *Rhodine gracilor*, *Spio filicornis*, *Testudinalia tesselata*, *Tharyx marioni*, *Thracia myopsis*, *Thyasira gouldi*, *Travisia forbesi*, *Turbellaria*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	2.81 ± 6.77
Бореально-арктические	89.86 ± 12.41
Арктические	0.04 ± 0.82
Ареал неизвестен	7.29 ± 10.61

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	67.65 ± 19.10
Детритофаги	30.82 ± 18.85
Некрофаги и хищники	1.31 ± 4.64
Омнифаги	0.22 ± 1.91

18-й тип сообществ

Описан по 8 станциям

Встречен в устьях рек Северной Двины и Мезени на глубинах 7.9 < 9.1 < 10.3 м

Число видов — 24

Биомасса — 637.236 г/м²

Таксономическое разнообразие — 56.53 ± 11.54%

Разнообразие по Шеннону — 0.678 бит/г

Олигомиксность — 88.33 ± 12.75%

Разность олигомиксности — 2.80 ± 18.75%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Macoma balthica</i>	563.275 ± 255.283	713.5 ± 305.6	100.0 ± 0.0
<i>Mya arenaria</i>	56.588 ± 48.196	4.8 ± 3.6	25.0 ± 15.31
<i>Halicryptus spinulosus</i>	5.53 ± 3.97	11.0 ± 8.5	50.0 ± 17.68
<i>Saduria entomon</i>	2.613 ± 2.176	8.5 ± 5.3	50.0 ± 17.68
<i>Oligochaeta</i>	0.099 ± 0.071	66.2 ± 51.3	50.0 ± 17.68

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Ampharetidae, *Arenicola marina*, *Atylus carinatus*, *Bryozoa*, *Corophium* sp., *Diastylis glabra*, *Edwardsiella carnea*, *Elliptica elliptica*, *Harmothoe imbricata*, *Lamprops fuscata*, *Laonice* sp., *Littorina saxatilis*, *Mytilus edulis*, *Nemertini*, *Ophelia* sp., *Scoloplos armiger*, *Terebellides stroemi*, *Thracia myopsis*.

18-й тип сообществ (продолжение)

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	97.81 ± 15.33
Бореально-арктические	1.36 ± 4.09
Ареал неизвестен	0.82 ± 3.19

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Фитофаги	0.01 ± 0.35
Сестонофаги	10.16 ± 10.68
Детритофаги	89.80 ± 10.70
Некрофаги и хищники	0.02 ± 0.50
Омнифаги	0.01 ± 0.35

19-й тип сообществ

Описан по 9 станциям.

Встречен в куту Кандалухи на глубинах 12.0 < 13.5 < 15.0 м

Число видов — 110

Биомасса — 57.462 г/м²

Таксономическое разнообразие — 61.86 ± 13.19%

Разнообразие по Шеннону — 3.891 бит/г

Олигомиксность — 31.91 ± 2.16%

Разность олигомиксности — 11.36 ± 2.71%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Portlandia arctica</i>	9.179 ± 5.095	94.7 ± 49.3	66.7 ± 15.7
<i>Macoma calcarea</i>	8.092 ± 4.048	36.9 ± 16.3	100.0 ± 0.0
<i>Nephtys</i> sp.	5.319 ± 2.810	21.4 ± 11.2	66.7 ± 15.7
<i>Ophiura robusta</i>	2.036 ± 1.855	68.8 ± 62.9	33.3 ± 15.7
<i>Nephtys ciliata</i>	1.711 ± 1.059	20.9 ± 12.8	33.3 ± 15.7
<i>Pectinaria hyperborea</i>	1.454 ± 0.669	14.3 ± 6.7	88.9 ± 10.5
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	1.276 ± 0.735	8.2 ± 4.3	77.8 ± 13.9
Nemertini	0.440 ± 0.261	10.8 ± 5.2	77.8 ± 13.9
<i>Praxillella praetermissa</i>	0.377 ± 0.208	14.7 ± 7.8	66.7 ± 15.7
<i>Golfingia margaritaceum</i>	0.221 ± 0.125	29.7 ± 17.1	66.7 ± 15.7
<i>Chaetozone setosa</i>	0.153 ± 0.073	66.3 ± 30.4	100.0 ± 0.0
<i>Harmothoe imbricata</i>	0.122 ± 0.096	7.7 ± 5.8	33.3 ± 15.7
<i>Scoloplos armiger</i>	0.120 ± 0.058	42.9 ± 17.8	100.0 ± 0.0
Sabellidae	0.111 ± 0.118	8.0 ± 8.5	11.1 ± 10.5
<i>Tharyx marioni</i>	0.088 ± 0.057	114.8 ± 74.9	55.6 ± 16.6
<i>Polydora quadrilobata</i>	0.088 ± 0.052	80.4 ± 42.7	77.8 ± 13.9
<i>Laphania boeckii</i>	0.081 ± 0.051	10.2 ± 6.3	44.4 ± 16.6
<i>Diastylis scorpioides</i>	0.071 ± 0.061	5.3 ± 4.1	22.2 ± 13.9

19-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Crenella decussata</i>	0.069 ± 0.056	8.9 ± 6.3	33.3 ± 15.7
<i>Ampharete arctica</i>	0.053 ± 0.024	49.2 ± 23.3	88.9 ± 10.5
<i>Nephtys minuta</i>	0.041 ± 0.022	37.3 ± 20.2	44.4 ± 16.6
<i>Diplocirrus longisetosus</i>	0.036 ± 0.026	7.9 ± 4.2	66.7 ± 15.7
<i>Euchone analis</i>	0.035 ± 0.017	13.7 ± 7.3	77.8 ± 13.9
<i>Paroedicerus lynceus</i>	0.035 ± 0.025	4.4 ± 2.7	55.6 ± 16.6
<i>Galathowenia oculata</i>	0.034 ± 0.018	13.6 ± 7.2	66.7 ± 15.7
<i>Minuspilio cirrifera</i>	0.032 ± 0.016	38.1 ± 20.2	77.8 ± 13.9
<i>Maldane sarsi</i>	0.024 ± 0.013	9.3 ± 5.6	44.4 ± 16.6
<i>Eteone longa</i>	0.022 ± 0.014	7.1 ± 4.4	55.6 ± 16.6
<i>Halirages fulvocinctus</i>	0.022 ± 0.014	5.4 ± 3.8	33.3 ± 15.7
<i>Sabellides borealis</i>	0.021 ± 0.022	13.8 ± 14.6	11.1 ± 10.5
<i>Diastylis sulcata</i>	0.019 ± 0.013	4.0 ± 3.0	33.3 ± 15.7
<i>Rhodine gracilor</i>	0.014 ± 0.009	6.1 ± 3.6	44.4 ± 16.6
<i>Aricidea nolani</i>	0.009 ± 0.007	6.4 ± 4.6	33.3 ± 15.7
<i>Cossura longicirrata</i>	0.008 ± 0.006	14.7 ± 13.3	33.3 ± 15.7
<i>Laonome kroyeri</i>	0.008 ± 0.005	4.4 ± 2.7	33.3 ± 15.7
<i>Pygospio elegans</i>	0.004 ± 0.003	5.3 ± 4.2	22.2 ± 13.9

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Acanthonotozoma serratum, *Aceroides latipes*, *Ampelisca eschrichti*, *Ampelisca macrocephala*, *Ampharete goesi*, *Anonyx nugax*, *Antinoella sarsi*, *Ariadnaria borealis*, *Balanus crenatus*, Bryozoa, *Centromedon pumilus*, *Chiridota pellucida*, *Chone* sp., *Clymenura polaris*, *Crossaster papposus*, *Cryptonatica affinis*, *Cylichna occulta*, *Diastylis glabra*, *Dictyosiphon* sp., *Dulichia* sp., *Elliptica elliptica*, *Enteromorpha prolifera*, *Ephesia gracilis*, *Erythronius brasiliensis*, *Eualis gaimardi*, *Gammaroidea*, *Gammarus* spp., *Gattyana cirrosa*, *Glycera capitata*, *Heteromastus filiformis*, *Hiatella arctica*, *Leiochone polaris*, *Leionucula bellotii*, *Leucon nasicooides*, *Lunatia pallida*, *Lyonsia arenosa*, *Lysippe labiata*, *Maldanidae*, *Margarites helacinus*, *Modiolus modiolus*, *Molgula* sp., *Monobrachium parasitum*, *Monoculodes* sp., *Musculus discors*, *Mya truncata*, *Mytilus edulis*, *Nicania montagui*, *Nicomache lumbricalis*, *Oenopota* sp., *Oligochaeta*, *Orchomenella minuta*, *Pagurus pubescens*, *Pandora glacialis*, *Perigonimus yoldiaearticae*, *Pholoe minuta*, *Phycodrys* sp., *Phyllodoce groenlandica*, *Coccotylu truncatus*, *Pista maculata*, *Pleurogonium inerme*, *Porifera*, *Pseudopolynices nanus*, *Retusa pertenuis*, *Scalibregma inflatum*, *Sphaerodorum minutum*, *Spio arctica*, *Stenosemus albus*, *Terebellidae*, *Thyasira gouldi*, *Tonicella marmorea*, *Tridonta borealis*, *Verruca stroemia*, *Weyprechtia pinguis*.

19-й тип сообществ (продолжение)

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	3.84 ± 6.43
Бореально-арктические	68.62 ± 15.47
Арктические	16.41 ± 12.35
Ареал неизвестен	11.12 ± 10.48

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	20.76 ± 13.52
Фитофаги	0.37 ± 2.02
Сестонофаги	15.67 ± 12.12
Детритофаги	44.28 ± 16.56
Некрофаги и хищники	18.20 ± 12.86
Омнифаги	0.66 ± 2.70
Тип питания неизвестен	0.07 ± 0.88

20-й тип сообществ

Описан по 10 станциям.

Встречен в Двинском заливе и куту Кандалухи глубинах 12.3 < 13.6 < 14.9 м

Число видов — 67

Биомасса — 56.047 г/м²

Таксономическое разнообразие — 33.54 ± 7.50%

Разнообразие по Шеннону — 2.827 бит/г

Олигомиксность — 45.68 ± 4.04%

Разность олигомиксности — 23.12 ± 4.64%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз/м ²	Встречаемость, %
<i>Macoma calcarea</i>	20.762 ± 9.033	76.6 ± 30.7	100.0 ± 0.0
<i>Portlandia arctica</i>	11.196 ± 5.974	70.4 ± 34.3	70.0 ± 14.5
<i>Nephtys</i> sp.	10.853 ± 5.407	33 ± 17.5	80.0 ± 12.7
<i>Pectinaria hyperborea</i>	2.305 ± 1.012	102.6 ± 58.4	90.0 ± 9.5
Nemertini	2.115 ± 1.896	5.6 ± 2.7	60.0 ± 15.5
<i>Yoldia hyperborea</i>	1.236 ± 1.044	8.2 ± 6.6	30.0 ± 14.5
<i>Praxillella praetermissa</i>	0.692 ± 0.486	16.8 ± 14.9	40.0 ± 15.5
<i>Scoloplos armiger</i>	0.464 ± 0.243	72.6 ± 30.2	100.0 ± 0.0
<i>Terebellides stroemi</i>	0.344 ± 0.362	6 ± 6.3	10.0 ± 9.5
<i>Leionucula bellotii</i>	0.330 ± 0.166	11.6 ± 4.8	80.0 ± 12.7
<i>Diplocirrus longisetosus</i>	0.150 ± 0.113	26 ± 18.6	50.0 ± 15.8
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.142 ± 0.123	11.4 ± 9.7	20.0 ± 12.7
<i>Golfingia</i> sp.	0.108 ± 0.070	18 ± 11.8	30.0 ± 14.5
<i>Aricidea nolani</i>	0.103 ± 0.097	53.8 ± 34.8	60.0 ± 15.5
<i>Chiridota pellucida</i>	0.092 ± 0.059	13.2 ± 7.8	50.0 ± 15.8

20-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз/м ²	Встречаемость, %
<i>Diastylis sulcata</i>	0.085 ± 0.049	10.8 ± 8.6	60.0 ± 15.5
<i>Nephtys minuta</i>	0.080 ± 0.082	34.8 ± 35.8	30.0 ± 14.5
<i>Cylichna occulta</i>	0.046 ± 0.030	6 ± 3.1	50.0 ± 15.8
<i>Chaetozone setosa</i>	0.045 ± 0.022	36.2 ± 18.8	60.0 ± 15.5
<i>Galathowenia oculata</i>	0.044 ± 0.040	20.8 ± 19.1	40.0 ± 15.5
<i>Phascolosoma</i>	0.044 ± 0.028	7.6 ± 4.9	30.0 ± 14.5
<i>Polydora quadrilobata</i>	0.036 ± 0.023	22 ± 14.4	40.0 ± 15.5
<i>Tharyx marioni</i>	0.024 ± 0.012	25.2 ± 15.4	50.0 ± 15.8
<i>Thyasira gouldi</i>	0.019 ± 0.015	5.4 ± 4.5	20.0 ± 12.7
<i>Owenia fusiformis</i>	0.013 ± 0.013	4.4 ± 4.6	10.0 ± 9.5
<i>Spio theeli</i>	0.005 ± 0.003	6.8 ± 4.2	30.0 ± 14.5

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Aceroides latipes, *Admete couthouyi*, *Amauropsis islandica*, *Ampharete arctica*, *Ampharete lindstroemi*, *Antinoella* sp., *Arctica islandica*, *Atylus carinatus*, *Brada granulata*, *Cerianthus lloydi*, *Clinocardium ciliatum*, *Cossura longicirrata*, *Cucumaria calcigera*, *Cumacea*, *Diaphana minuta*, *Diastylis glabra*, *Eteone flava*, *Euchone analis*, *Gammarioidea*, *Lamprops fuscata*, *Leucon nasicoides*, *Monobrachium parasitum*, *Mya truncata*, *Nephtys longisetosa*, *Oenopota* sp., *Ophiura robusta*, *Paraonis lyra*, *Paroedicerus lynceus*, *Perigonimus yoldiaearcticae*, *Phyllodoce groenlandica*, *Polydora cillata*, *Priapulius caudatus*, *Proclea graffi*, *Retusa pertenuis*, *Sabellidae*, *Saccoglossus merezhkowskii*, *Serripes groenlandicus*, *Spio filicornis*, *Terebellidae*, *Tunicata*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	4.06 ± 6.82
Бореально-арктические	68.54 ± 14.70
Арктические	20.50 ± 12.77
Ареал неизвестен	6.09 ± 7.56

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	6.40 ± 7.74
Детритофаги	73.76 ± 13.91
Некрофаги и хищники	19.78 ± 12.60
Омнифаги	0.04 ± 0.63
Тип питания неизвестен	0.03 ± 0.55

Сообщества илистых грунтов

21-й тип сообществ

Описан по 5 станциям.

Встречен в губе Княжой на глубинах 5.8 < 6.6 < 7.4 м

Число видов — 23

Биомасса — 16253.202 г/м²

Таксономическое разнообразие — 2.70 ± 0.86%

Разнообразие по Шеннону — 0.211 бит/г

Олигомиксность — 97.65 ± 14.4%

Разность олигомиксности — 34.81 ± 15.83%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Mytilus edulis</i>	15887.416 ± 8778.846	4492.0 ± 2944.2	100.0 ± 0.0
<i>Balanus crenatus</i>	120.304 ± 119.256	1252.0 ± 1283.72	80.0 ± 17.9
<i>Gammarus oceanicus</i>	116.600 ± 114.150	712.0 ± 637.3	60.0 ± 21.9
<i>Gammarus</i> spp.	49.000 ± 51.305	316.0 ± 262.1	40.0 ± 21.9
<i>Alitta virens</i>	31.032 ± 25.974	112.0 ± 70.1	100.0 ± 0.0
<i>Harmothoe imbricata</i>	22.900 ± 17.283	116.0 ± 82.5	100.0 ± 0.0
<i>Hiatella arctica</i>	3.212 ± 2.524	44.0 ± 33.5	60.0 ± 21.9
<i>Macoma calcarea</i>	2.200 ± 1.478	152.0 ± 118.7	80.0 ± 17.9
<i>Phyllodoce maculata</i>	0.180 ± 0.127	20.0 ± 13.7	60.0 ± 21.9

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Aricidea uschakovi, *Asterias rubens*, *Atylus carinatus*, *Chaetozone setosa*, *Coryphella verrucosa*, *Gonothyrea longissima*, *Laonice cirrata*, *Lepidonotus squamatus*, *Mya truncata*, *Nephtys minuta*, *Ophelia limacina*, *Pholoe minuta*, *Phyllodoceidae*, *Polydora quadrilobata*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	98.38 ± 5.74
Бореально-арктические	0.96 ± 4.36
Ареал неизвестен	0.31 ± 2.49

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	98.55 ± 5.35
Детритофаги	0.03 ± 0.77
Некрофаги и хищники	0.40 ± 2.82
Омнифаги	1.02 ± 4.49

22-й тип сообществ

Описан по 6 станциям.

Встречен в Двинской губе и в Долгой губе Соловецкого острова на глубинах $6.6 < 8.3 < 10$ м

Число видов — 34

Биомасса — 47.958 г/м²

Таксономическое разнообразие — $27.09 \pm 7.24\%$

Разнообразие по Шеннону — 2.431 бит/г

Олигомиксность — $69.01 \pm 8.37\%$

Разность олигомиксности — $8.90 \pm 11.46\%$

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Pectinaria hyperborea</i>	32.789 ± 22.31	429.0 ± 325.7	100.0 ± 0.0
<i>Macoma calcarea</i>	6.121 ± 6.200	34.0 ± 23.8	66.7 ± 19.2
<i>Scoloplos armiger</i>	2.291 ± 1.242	74.7 ± 42.3	83.3 ± 15.2
<i>Portlandia arctica</i>	0.257 ± 0.247	57.3 ± 61.9	33.3 ± 19.2

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Ampharete goesi, Ampharetidae, *Antinoella sarsi*, *Aricidea nolani*, *Axinopsida orbiculata*, Bryozoa, *Chaetozone setosa*, *Cirratulus cirratus*, *Cylichna alba*, *Diastylis glabra*, *Diastylis sulcata*, *Eteone longa*, *Halicriptus spinulosus*, *Laonice cirrata*, *Leionucula bellotii*, *Macoma balthica*, *Minuspio cirrifera*, *Mya truncata*, Nemertini, *Nephtys longisetosa*, *Nephtys minuta*, *Onisimus edwardsi*, *Ophiura robusta*, *Pholoe minuta*, *Praxillella praetermissa*, *Serripes groenlandicus*, *Spio filicornis*, *Thyasira gouldi*, *Yoldia hyperborea*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	0.71 ± 3.43
Бореально-арктические	90.68 ± 11.87
Арктические	1.02 ± 4.10
Ареал неизвестен	7.59 ± 10.81

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	1.11 ± 4.28
Детритофаги	98.35 ± 5.20
Некрофаги и хищники	0.31 ± 2.27
Омнифаги	0.01 ± 0.41
Тип питания неизвестен	0.22 ± 1.91

23-й тип сообществ

Описан по 10 станциям.

Встречен в губе Чупе и куту Кандалухи глубинах 8.4 < 9.4 < 10.4 м

Число видов — 166

Биомасса — 168.519 г/м²

Таксономическое разнообразие — 34.92 ± 9.33%

Разнообразие по Шеннону — 3.878 бит/г

Олигомиксность — 36.76 ± 2.04%

Разность олигомиксности — 53.14 ± 5.81%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Macoma calcarea</i>	54.518 ± 21.325	135.6 ± 52.7	100.0 ± 0.0
<i>Portlandia arctica</i>	15.583 ± 6.476	66.8 ± 26.0	80.0 ± 12.7
<i>Arctica islandica</i>	8.445 ± 8.897	5.5 ± 5.8	10.0 ± 9.5
<i>Elliptica elliptica</i>	8.338 ± 4.804	9.6 ± 5.5	50.0 ± 15.8
<i>Nephtys ciliata</i>	3.984 ± 1.787	22.5 ± 10.9	60.0 ± 15.5
<i>Molgula</i> sp.	2.678 ± 2.082	6.8 ± 4.9	40.0 ± 15.5
<i>Nephtys</i> sp.	2.407 ± 1.564	5.6 ± 3.5	30.0 ± 14.5
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	2.019 ± 1.218	19.9 ± 9.2	100.0 ± 0.0
Nemertini	1.702 ± 1.348	14.1 ± 5.8	100.0 ± 0.0
<i>Ophiura robusta</i>	1.626 ± 1.416	86.3 ± 74.8	40.0 ± 15.5
<i>Pectinaria hyperborea</i>	1.391 ± 0.636	19.2 ± 8.9	80.0 ± 12.7
<i>Hiatella arctica</i>	1.188 ± 1.166	5.3 ± 3.3	50.0 ± 15.8
<i>Maldane sarsi</i>	0.464 ± 0.316	26.9 ± 14.9	80.0 ± 12.7
<i>Leionucula bellotii</i>	0.427 ± 0.237	4.4 ± 2.2	60.0 ± 15.5
<i>Nicania montagui</i>	0.245 ± 0.248	5.1 ± 3.9	40.0 ± 15.5
<i>Chaetozone setosa</i>	0.133 ± 0.055	73.6 ± 27.5	90.0 ± 9.5
<i>Golfingia margaritaceum</i>	0.104 ± 0.055	21.6 ± 12.1	60.0 ± 15.5
<i>Scoloplos armiger</i>	0.103 ± 0.042	62.1 ± 24.8	90.0 ± 9.5
<i>Crenella decussata</i>	0.077 ± 0.036	20.3 ± 11.9	80.0 ± 12.7
<i>Thyasira gouldi</i>	0.071 ± 0.056	5.6 ± 3.6	40.0 ± 15.5
<i>Laphania boeckii</i>	0.062 ± 0.065	5.6 ± 5.9	10.0 ± 9.5
<i>Harmothoe imbricata</i>	0.054 ± 0.049	6.0 ± 4.4	40.0 ± 15.5
<i>Nephtys minuta</i>	0.052 ± 0.025	21.2 ± 9.9	80.0 ± 12.7
Phascolosoma	0.05 ± 0.033	13.2 ± 8.4	30.0 ± 14.5
<i>Diplocirrus longisetosus</i>	0.046 ± 0.028	22.4 ± 11.6	60.0 ± 15.5
<i>Praxillella praetermissa</i>	0.045 ± 0.021	11.6 ± 4.9	90.0 ± 9.5
<i>Diastylis scorpioides</i>	0.045 ± 0.029	4.1 ± 2.1	60.0 ± 15.5
<i>Polydora quadrilobata</i>	0.03 ± 0.019	28.8 ± 18.8	30.0 ± 14.5
<i>Cylichna occulta</i>	0.028 ± 0.017	4.8 ± 2.6	40.0 ± 15.5
<i>Eteone longa</i>	0.024 ± 0.023	8.0 ± 6.2	40.0 ± 15.5

23-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Euchone analis</i>	0.022 ± 0.012	9.2 ± 5.4	40.0 ± 15.5
<i>Melita palmata</i>	0.022 ± 0.022	7.2 ± 7.2	20.0 ± 12.7
<i>Paroediceros lynceus</i>	0.02 ± 0.012	4.8 ± 3.0	40.0 ± 15.5
<i>Onisimus edwardsi</i>	0.018 ± 0.014	6.0 ± 4.9	20.0 ± 12.7
<i>Tharyx marioni</i>	0.017 ± 0.007	30.8 ± 13.7	70.0 ± 14.5
<i>Aricidea nolani</i>	0.015 ± 0.009	28.8 ± 17.2	40.0 ± 15.5
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.012 ± 0.011	9.7 ± 8.2	30.0 ± 14.5
<i>Oediceros saginatus</i>	0.011 ± 0.011	4.0 ± 4.2	10.0 ± 9.5
<i>Onisimus plautus</i>	0.01 ± 0.011	20.0 ± 21.1	10.0 ± 9.5
<i>Rhodine gracilor</i>	0.009 ± 0.006	8.0 ± 5.4	50.0 ± 15.8
<i>Galathowenia oculata</i>	0.008 ± 0.006	4.4 ± 3.1	40.0 ± 15.5
<i>Pholoe minuta</i>	0.006 ± 0.004	5.3 ± 4.3	50.0 ± 15.8
<i>Paraonis lyra</i>	0.003 ± 0.002	7.6 ± 4.7	30.0 ± 14.5
<i>Cossura longicirrata</i>	0.003 ± 0.002	5.7 ± 3.1	50.0 ± 15.8

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Aceroides latipes, *Admete couthouyi*, *Ampelisca macrocephala*, *Ampharete arctica*, *Ampharete goesi*, *Ampharete* sp., *Anonyx nugax*, *Antinoella sarsi*, *Ariadnaria borealis*, *Aricidea jeffreysi*, *Asterias rubens*, *Boltenia echinata*, *Boreotrophon clathratus*, *Brada granulata*, *Brada* sp., *Bryozoa*, *Buccinum ciliatum*, *Caprella linearis*, *Caudofoveata*, *Cerianthus lloydi*, *Cheliozoma macleyanum*, *Chiridota pellucida*, *Chironomidae*, *Chone infundibuliformis*, *Chone* sp., *Cirratulus cirratus*, *Clinocardium ciliatum*, *Clymenura polaris*, *Corophium* sp., *Cryptonatica affinis*, *Curtitoma novajasjemensis*, *Curtitoma trevelliana*, *Dacrydium vitreum*, *Dasychone infarcta*, *Diaphana minuta*, *Diastylis glabra*, *Diastylis rathkei*, *Dictyosiphon foeniculatus*, *Dulichia spinosissima*, *Ectocarpus* sp., *Ephesia gracilis*, *Erythoneus* sp., *Eteone flava*, *Eualis gaimardi*, *Eurystheus melanops*, *Eusyllis* sp., *Eutora cristata*, *Flabelligera affinis*, *Flabelligeridae*, *Gammaroidea*, *Gattyana cirrosa*, *Harpinia antennaria*, *Heteromastus filiformis*, *Hydrobia ulvae*, *Saccharina latissima*, *Laonice cirrata*, *Lepidonotus squamatus*, *Leucon nasicoides*, *Lithothamnion* sp., *Lunatia pallida*, *Lyonsia arenosa*, *Maldanidae*, *Manayunkia aestuarina*, *Margarites helycinus*, *Mellina cristata*, *Menigrates obtusifrons*, *Microcosmus glacialis*, *Modiolus modiolus*, *Monobrachium parasitum*, *Monoculodes schneideri*, *Monoculodes* sp., *Musculus discors*, *Musculus laevigatus*, *Mya truncata*, *Nephtys malmgreni*, *Neptunea despecta*, *Nicomache lumbricalis*, *Nicomache quadrispina*, *Nuculana minuta*, *Nuculana pernula*, *Nymphon micronix*, *Odonthalia dentata*, *Ophiopholis aculeata*, *Pantoneura baeri*, *Pardalisca cuspidata*, *Paroediceros intermedius*, *Paroediceros propinquus*, *Perigonimus yoldiae-arcicae*, *Petalosarsia declivis*, *Philine lima*, *Phoxocephalus holboelli*, *Phycodryx* sp., *Phyllodoce groenlandica*, *Coccotylu truncatus*, *Phyllophora interrupta*, *Pista maculata*, *Pleustes panoplus*, *Polycirrus medusa*, *Polydora* sp., *Polymastia mammilaris*, *Polysiphonia urceolata*, *Pseudopolynices nanus*, *Pygospio elegans*,

23-й тип сообществ (продолжение)

Rhodine sp., Sabellidae, *Scalibregma inflatum*, *Sphaerodorum minutum*, *Spio arctica*, *Spio theeli*, Spionidae, *Stegophiura nodosa*, *Stenosemus albus*, *Styela coriacea*, *Stylarioides plumosus*, *Syrroe crenulata*, *Terebellides stroemi*, *Thyron acanthurus*, *Tonicella marmorea*, *Tubularia indivisa*, *Verruca stroemia*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	8.31 ± 8.80
Бореально-арктические	75.82 ± 14.33
Арктические	9.85 ± 9.42
Ареал неизвестен	6.03 ± 7.53

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	25.29 ± 13.75
Фитофаги	0.20 ± 1.41
Сестонофаги	17.66 ± 12.06
Детритофаги	51.64 ± 15.80
Некрофаги и хищники	5.07 ± 6.94
Омнифаги	0.11 ± 1.05
Тип питания неизвестен	0.03 ± 0.55

**Сообщества бореально-арктического
фаунистического пояса
Сообщества средней сублиторали
Сообщество галечных грунтов
24-й тип сообществ**

Описан по 9 станциям.

Встречен в Горле и Мезенском заливе на глубинах 16.9 < 24.9 < 32.9 м

Число видов — 99

Биомасса — 360.009 г/м²

Таксономическое разнообразие — 19.13 ± 3.91%

Разнообразие по Шеннону — 1.667 бит/г

Олигомиксность — 78.33 ± 5.87%

Разность олигомиксности — -0.17 ± 14.57%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Modiolus modiolus</i>	282.119 ± 259.060	22.6 ± 19.6	44.4 ± 16.6
<i>Balanus crenatus</i>	13.996 ± 8.629	3440.6 ± 2811.7	88.9 ± 10.5
<i>Molgula</i> sp.	6.892 ± 4.365	11.7 ± 6.4	55.6 ± 16.6
<i>Verruca stroemia</i>	5.734 ± 5.170	268.7 ± 258.1	66.7 ± 15.7
<i>Hemithyris psittacea</i>	4.400 ± 4.664	10.2 ± 10.8	11.1 ± 10.5
<i>Styela coriacea</i>	4.387 ± 2.725	25.7 ± 15.6	44.4 ± 16.6

24-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Styela rustica</i>	2.555 ± 1.768	17.1 ± 12.5	55.6 ± 16.6
<i>Styelopsis grossularia</i>	1.25 ± 0.879	72.2 ± 46.7	100.0 ± 0.0
<i>Elliptica elliptica</i>	0.798 ± 0.736	6.2 ± 4.7	33.3 ± 15.7
<i>Stenosemus albus</i>	0.666 ± 0.280	19.6 ± 9.0	88.9 ± 10.5
<i>Hiatella arctica</i>	0.631 ± 0.525	8.8 ± 4.6	66.7 ± 15.7
<i>Ophiura robusta</i>	0.564 ± 0.598	22.7 ± 24.0	11.1 ± 10.5
<i>Harmothoe imbricata</i>	0.450 ± 0.262	11.4 ± 5.8	88.9 ± 10.5
<i>Nicania montagui</i>	0.448 ± 0.289	7.6 ± 4.9	44.4 ± 16.6
<i>Golfingia</i> sp.	0.431 ± 0.327	7.2 ± 4.7	66.7 ± 15.71
<i>Tridonta borealis</i>	0.371 ± 0.393	5.8 ± 6.1	11.1 ± 10.5
<i>Heteranomia squamula</i>	0.363 ± 0.245	5.8 ± 4.2	33.3 ± 15.7
<i>Chitinopoma fabricii</i>	0.328 ± 0.182	150.1 ± 82.0	66.7 ± 15.7
<i>Margarites groenlandicus</i>	0.313 ± 0.271	4.1 ± 3.4	33.3 ± 15.7
Gammaroidea	0.130 ± 0.094	19.4 ± 10.8	66.7 ± 15.7
<i>Crenella decussata</i>	0.036 ± 0.031	4.9 ± 3.4	33.3 ± 15.7

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Abietinaria abietina, *Ampharete* sp., Ampharetidae, *Apherusa tridentata*, *Ariadnaria borealis*, Asteroidea, *Astyris rosacea*, *Balanus balanus*, *Boltenia echinata*, *Boreotrophon clathratus*, *Boreotrophon truncatus*, *Brada* sp., Bryozoa, *Caprella carina*, *Coryphella* sp., *Crossaster papposus*, *Cryptonatica affinis*, *Dydemnum albidum*, *Electra pilosa*, *Eusirus cuspidatus*, *Flustra foliacea*, *Harmothoe rarispina*, *Hyas araneus*, *Hydrallmania falcata*, *Ischerocerus anguipes*, *Lamprops fuscata*, *Lepidonotus squamatus*, *Leucon nasicooides*, *Margarites olivaceus*, *Margarites* sp., *Metopa alba*, *Metopa norvegica*, *Metopa palmata*, *Musculus discors*, *Musculus laevigatus*, *Musculus niger*, *Mya truncata*, *Mytilus edulis*, Nemertini, *Nephtys coeca*, *Neptunea despecta*, *Nereis* sp., *Nicomache minor*, *Nicomache* sp., *Notoplana atomata*, *Nuculana pernula*, Nudibranchia, *Onchidoris* sp., *Ophelia limacina*, *Ophiacantha bidentata*, *Ophiopholis aculeata*, *Orchomenella groenlandica*, *Pagurus pubescens*, *Pardalisca tenipes*, *Perigonimus roseus*, *Phakellia cribrosa*, *Phyllodoce maculata*, *Pista maculata*, Polychaeta, *Polymastia robusta*, Porifera, *Protomedeia fasciata*, *Psolus phantapus*, *Rhodine loveni*, Sabellidae, Serpulidae, Sertularidae, *Spio filicornis*, Spionidae, *Spirorbis* sp., *Sycon ciliata*, Syllidae, Terebellidae, *Terebellides stroemi*, *Travisia forbesi*, *Triphosa schneideri*, *Tubularia* sp., *Velutina velutina*.

24-й тип сообществ (продолжение)

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	82.88 ± 14.94
Бореально-арктические	8.75 ± 9.25
Арктические	1.35 ± 83.85
Ареал неизвестен	7.21 ± 8.62

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Фитофаги	0.10 ± 1.05
Сестонофаги	97.56 ± 5.14
Детритофаги	0.70 ± 2.78
Некрофаги и хищники	0.70 ± 2.78
Омнифаги	0.90 ± 3.15
Тип питания неизвестен	0.04 ± 0.67

Сообщество гравийных грунтов**25-й тип сообществ**

Описан по 10 станциям.

Встречен в Онежском заливе на глубинах 15.3 < 34.5 < 53.7 м

Число видов — 255

Биомасса — 1138.654 г/м²

Таксономическое разнообразие — 29.34 ± 5.75%

Разнообразие по Шеннону — 2.872 бит/г

Олигомиксность — 58.11 ± 2.93%

Разность олигомиксности — -17.39 ± 5.91%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Modiolus modiolus</i>	648.600 ± 447.883	53.6 ± 35.1	50.0 ± 15.8
<i>Verruca stroemia</i>	94.860 ± 53.404	8700.8 ± 5242.2	100.0 ± 0.0
<i>Chlamys islandica</i>	67.600 ± 47.659	4.8 ± 3.6	30.0 ± 14.5
<i>Balanus crenatus</i>	64.848 ± 51.585	778.8 ± 502.1	70.0 ± 14.5
<i>Elliptica elliptica</i>	26.786 ± 19.640	58.4 ± 25.2	90.0 ± 9.5
<i>Hemithyris psittacea</i>	18.814 ± 7.121	50.0 ± 20.8	90.0 ± 9.5
<i>Styela rustica</i>	11.162 ± 7.950	12.8 ± 7.3	50.0 ± 15.8
<i>Hiatella arctica</i>	8.646 ± 6.247	31.6 ± 20.4	80.0 ± 12.7
<i>Heteranomia squamula</i>	6.126 ± 3.687	202.4 ± 144.3	90.0 ± 9.5
<i>Styela coriacea</i>	4.416 ± 2.361	18.8 ± 9.6	60.0 ± 15.5
<i>Musculus niger</i>	3.025 ± 2.128	5.2 ± 3.3	40.0 ± 15.5
<i>Styelopsis grossularia</i>	2.800 ± 1.277	164.4 ± 75.5	90.0 ± 9.5
<i>Nephtys ciliata</i>	2.672 ± 1.429	20.4 ± 9.4	70.0 ± 14.5

25-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Ophiura robusta</i>	2.194 ± 1.589	171.6 ± 137.5	80.0 ± 12.7
<i>Nuculana minuta</i>	1.973 ± 1.106	38.4 ± 17.5	70.0 ± 14.5
<i>Hyas araneus</i>	1.171 ± 0.780	6.0 ± 2.8	60.0 ± 15.5
<i>Ophiacantha bidentata</i>	1.122 ± 1.024	7.2 ± 4.6	50.0 ± 15.8
<i>Ophiopholis aculeata</i>	1.070 ± 0.955	5.6 ± 4.7	30.0 ± 14.5
<i>Crenella decussata</i>	1.058 ± 0.522	68.4 ± 36.1	80.0 ± 12.7
<i>Cryptonatica affinis</i>	0.874 ± 0.487	4.0 ± 2.1	50.0 ± 15.8
<i>Nicania montagui</i>	0.856 ± 0.652	10.8 ± 6.4	40.0 ± 15.5
<i>Henricia</i> sp.	0.842 ± 0.383	4.8 ± 2.4	60.0 ± 15.5
<i>Mellina elisabethae</i>	0.829 ± 0.612	59.0 ± 43.2	60.0 ± 15.5
<i>Lepidonotus squamatus</i>	0.726 ± 0.419	11.6 ± 6.2	40.0 ± 15.5
<i>Thyasira gouldi</i>	0.630 ± 0.313	32.4 ± 14.6	80.0 ± 12.7
<i>Heteranomia aculeata</i>	0.622 ± 0.475	16.0 ± 12.6	40.0 ± 15.5
<i>Stenosemus albus</i>	0.613 ± 0.251	21.6 ± 9.5	90.0 ± 9.5
<i>Harmothoe imbricata</i>	0.576 ± 0.310	18.0 ± 8.4	90.0 ± 9.5
<i>Ariadnaria borealis</i>	0.564 ± 0.274	8.8 ± 4.5	60.0 ± 15.5
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	0.535 ± 0.292	12.4 ± 6.1	50.0 ± 15.8
<i>Boreotrophon clathratus</i>	0.475 ± 0.314	4.0 ± 2.1	50.0 ± 15.8
<i>Lepeta coeca</i>	0.472 ± 0.291	13.6 ± 7.9	50.0 ± 15.8
<i>Tunicata</i>	0.288 ± 0.219	8.4 ± 5.9	40.0 ± 15.5
<i>Capitella capitata</i>	0.282 ± 0.222	4.4 ± 2.7	30.0 ± 14.5
<i>Laonice cirrata</i>	0.254 ± 0.147	6.0 ± 2.9	50.0 ± 15.8
<i>Leionucula bellotii</i>	0.198 ± 0.102	8.4 ± 4.4	50.0 ± 15.8
<i>Nemertini</i>	0.174 ± 0.132	4.0 ± 2.5	30.0 ± 14.5
<i>Orchomenella pinguis</i>	0.123 ± 0.126	5.2 ± 5.1	20.0 ± 12.7
<i>Ophelia limacina</i>	0.090 ± 0.068	4.4 ± 3.9	20.0 ± 12.7
<i>Eteone barbata</i>	0.064 ± 0.068	4.2 ± 4.4	10.0 ± 9.5
<i>Ampharete goesi</i>	0.050 ± 0.053	5.2 ± 5.5	10.0 ± 9.5
<i>Margarites olivaceus</i>	0.040 ± 0.022	4.4 ± 2.5	50.0 ± 15.8
<i>Dacrydium vitreum</i>	0.036 ± 0.038	4.0 ± 4.2	10.0 ± 9.5
<i>Thyron acanthurus</i>	0.023 ± 0.014	4.4 ± 2.9	30.0 ± 14.5
<i>Scoloplos armiger</i>	0.020 ± 0.012	4.4 ± 2.8	40.0 ± 15.5

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Abietinaria abietina, *Abietinaria filicula*, *Acanthonotozoma rusanovae*, *Admete couthouyi*, *Alcyonidium gelatinosum*, *Alcyonidium hirsutum*, *Ammothea*

25-й тип сообществ (продолжение)

borealis, *Ammotrypane aulogaster*, *Ampharete acutifrons*, *Ampharete arctica*, *Ampharete lindstroemi*, *Ampharete* sp., *Amphitrite cirrata*, *Amphitrite figulus*, *Antinoella sarsi*, *Apherusa tridentata*, Aphroditidae, *Arctica islandica*, *Astyris rosacea*, *Axiothella catenata*, *Boltenia echinata*, *Boreotrophon truncatus*, *Brada granulata*, *Brada villosa*, Bryozoa, *Buccinum ciliatum*, *Buccinum undatum*, *Bugulopsis peachi*, *Caberia ellisi*, *Cadlina laevis*, *Campanularia groenlandica*, *Campanularia integra*, *Caprella linearis*, *Caprella septemtrionalis*, *Caudofoveata*, *Cellepora surcularis*, *Chaetonymphon* sp., *Chaetozone setosa*, *Cheliozoma macleyanum*, *Chitinopoma fabricii*, *Chone infundibuliformis*, *Cirratulus cirratus*, *Clinocardium ciliatum*, *Coryphella* sp., *Cribrillina spitzbergensis*, *Crisia eburnea*, *Crisia klugei*, *Curtitoma trevelliana*, *Dendrobeatia fruticosa*, *Dictyosiphon* sp., *Dulichia porrecta*, *Dydemnum albidum*, *Electra crustulenta*, *Electra pilosa*, *Erycthonius brasiliensis*, *Escharella immersa*, *Escharella ventricosa*, *Escharopsis rosacea*, *Esharella* sp., *Eteone longa*, *Euchone analis*, *Eucratea loricata*, *Eudendrium annulatum*, *Eudendrium rameum*, *Eumidia sanguinea*, *Eunoe nodosa*, *Eurycyde hispida*, *Eurystheus melanops*, *Eusirus cuspidatus*, *Eutora cristata*, *Filellum serpens*, *Flustra foliacea*, *Flustra seculifrons*, *Galathowenia oculata*, *Gattyana cirrosa*, *Glycera capitata*, *Golfingia* sp., *Grammaria* sp., *Halecium marsupiale*, *Halecium muricatum*, *Harmothoe rarispina*, *Harpinia antennaria*, *Hydrallmania falcata*, *Kamptozoa*, *Lafoea dumosa*, *Lafoea fruticosa*, *Lafoea pocillum*, *Lamprops fuscata*, *Laphania boeckii*, *Lepraliella contigua*, *Lichenopora hispida*, *Littorina saxatilis*, *Lyonsia arenosa*, *Macoma calcarea*, *Maldane sarsi*, *Maldanidae*, *Margarites costalis*, *Margarites groenlandicus*, *Melita dentata*, *Melita palmata*, *Mellina cristata*, *Melphidippe goesi*, *Metopa alba*, *Microcosmus glacialis*, *Molgula cytrina*, *Molgula grifitzi*, *Molgula* sp., *Monoculodes* sp., *Musculus laevigatus*, *Mya truncata*, *Mytilus edulis*, *Neoamphitrite affinis*, *Nephtys coeca*, *Nephtys paradoxa*, *Nephtys* sp., *Nicomache lumbricalis*, *Nicomache* sp., *Notomastus latericeus*, *Nymphon braevirostrae*, *Nymphon* sp., *Oenopota obliqua*, *Oenopota pyramidalis*, *Onisimus edwardsi*, *Onisimus plautus*, *Opercularella nana*, *Orchomenella* sp., *Pagurus pubescens*, *Pandora glacialis*, *Paroediceros propinquus*, *Phascolosoma*, *Philine lima*, *Photis reinhardi*, *Pista maculata*, *Polysiphonia arctica*, *Porella acutirostris*, *Porella compressa*, *Porella* sp., *Porifera*, *Praxillella praetermissa*, *Propebela harpularia*, *Pseudopallene circularis*, *Puncturella noachina*, *Rhachotropis aculeata*, *Rhamphostomella ovata*, *Rhamphostomella* sp., *Rhodine loveni*, *Sabellidae*, *Scalibregma inflatum*, *Schizoporella porifera*, *Sertularella gigantea*, *Sertularella tricuspidata*, *Sertularia albimaris*, *Sertularia mirabilis*, *Sertularia tenera*, *Socarnes vahli*, *Solariella obscura*, *Solariella varicosa*, *Spio filicornis*, *Spionidae*, *Spirorbis* sp., *Stomachetosella producta*, *Sycon ciliata*, *Synoicum pulmonaria*, *Syrroe crenulata*, *Tealia felina*, *Terebellidae*, *Terebellides stroemi*, *Thracia myopsis*, *Thuiaria carica*, *Thuiaria laxa*, *Thuiaria obsoleta*, *Thuiaria thuja*, *Tricellaria gracilis*, *Tricellaria* sp., *Tricellaria ternata*, *Trichotropis herzenshteini*, *Tubulipora* sp., *Velutina undata*, *Verticillina verticillata*.

25-й тип сообществ (продолжение)

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	62.13 ± 16.98
Бореально-арктические	31.85 ± 15.04
Арктические	1.69 ± 4.08
Ареал неизвестен	4.02 ± 6.21

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	0.07 ± 0.84
Фитофаги	0.02 ± 0.45
Сестонофаги	96.51 ± 5.80
Детритофаги	2.03 ± 4.46
Некрофаги и хищники	0.77 ± 2.76
Омнифаги	0.60 ± 2.44

Сообщество каменисто-песчаных грунтов
26-й тип сообществ

Описан по 5 станциям.

Встречен в Горле, у Терского берега и в Онежском заливе на глубинах 2.5 < 41.8 < 61.1 м

Число видов — 153

Биомасса — 92.982 г/м²

Таксономическое разнообразие — 59.64 ± 13.34%

Разнообразие по Шеннону — 4.672 бит/г

Олигомиксность — 25.16 ± 1.58%

Разность олигомиксности — -17.37 ± 3.46%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Hemithyris psittacea</i>	15.160 ± 10.124	23.2 ± 15.7	60.0 ± 21.9
<i>Elliptica elliptica</i>	10.888 ± 10.618	20.8 ± 16.9	60.0 ± 21.9
<i>Macoma calcarea</i>	9.880 ± 8.272	28.0 ± 26.1	60.0 ± 21.9
<i>Balanus crenatus</i>	6.000 ± 6.681	600.8 ± 669.0	20.0 ± 17.9
<i>Ophiura robusta</i>	5.468 ± 4.166	543.2 ± 422.2	80.0 ± 17.9
<i>Clinocardium ciliatum</i>	5.317 ± 4.919	4.0 ± 2.3	80.0 ± 17.9
<i>Musculus niger</i>	2.291 ± 2.533	4.8 ± 4.5	40.0 ± 21.9
<i>Lepeta coeca</i>	1.746 ± 1.535	27.2 ± 19.6	60.0 ± 21.9
<i>Nuculana minuta</i>	1.622 ± 0.994	36.0 ± 21.6	80.0 ± 17.9
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	1.516 ± 1.090	24.8 ± 15.1	80.0 ± 17.9
<i>Styelopsis grossularia</i>	1.160 ± 1.125	36.8 ± 27.9	60.0 ± 21.9
<i>Nephtys ciliata</i>	1.064 ± 0.859	12.8 ± 11.0	60.0 ± 21.9
<i>Rhodine loveni</i>	0.775 ± 0.639	6.4 ± 6.3	40.0 ± 21.9

26-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Verruca stroemia</i>	0.728 ± 0.759	70.4 ± 75.7	40.0 ± 21.9
Nemertini	0.670 ± 0.396	10.4 ± 5.5	100.0 ± 0.0
<i>Nicomache lumbricalis</i>	0.634 ± 0.426	4.8 ± 2.8	80.0 ± 17.9
<i>Hiatella arctica</i>	0.570 ± 0.565	5.6 ± 5.4	40.0 ± 21.9
<i>Crenella decussata</i>	0.567 ± 0.368	43.2 ± 27.5	80.0 ± 17.9
<i>Leionucula bellotii</i>	0.558 ± 0.382	20.8 ± 12.8	100.0 ± 0.0
<i>Heteranomia squamula</i>	0.482 ± 0.386	15.2 ± 14.4	60.0 ± 21.9
<i>Thyasira gouldi</i>	0.446 ± 0.288	23.2 ± 14.8	80.0 ± 17.9
<i>Dacrydium vitreum</i>	0.428 ± 0.391	50.4 ± 46.2	60.0 ± 21.9
<i>Nicania montagui</i>	0.386 ± 0.272	9.6 ± 6.5	60.0 ± 21.9
<i>Ariadnaria borealis</i>	0.370 ± 0.285	6.4 ± 3.5	100.0 ± 0.0
<i>Laonice cirrata</i>	0.364 ± 0.311	15.6 ± 10.4	80.0 ± 17.9
<i>Boreotrophon clathratus</i>	0.338 ± 0.348	4.0 ± 3.7	40.0 ± 21.9
<i>Stenosemus albus</i>	0.268 ± 0.180	7.2 ± 5.1	60.0 ± 21.9
<i>Lepidonotus squamatus</i>	0.256 ± 0.285	6.4 ± 7.1	20.0 ± 17.9
<i>Harmothoe imbricata</i>	0.215 ± 0.215	8.8 ± 7.6	40.0 ± 21.9
<i>Diastylis glabra</i>	0.212 ± 0.168	4.8 ± 4.5	40.0 ± 21.9
<i>Scoloplos armiger</i>	0.108 ± 0.116	8.0 ± 7.3	40.0 ± 21.9
Tunicata	0.104 ± 0.116	10.4 ± 11.6	20.0 ± 17.9
<i>Galathowenia oculata</i>	0.102 ± 0.080	6.4 ± 5.2	40.0 ± 21.9
<i>Maldane sarsi</i>	0.082 ± 0.064	8.0 ± 5.3	60.0 ± 21.9
<i>Terebellides stroemi</i>	0.077 ± 0.056	5.6 ± 3.4	80.0 ± 17.9
<i>Ampharete</i> sp.	0.061 ± 0.041	11.2 ± 7.3	60.0 ± 21.9
<i>Harpinia antennaria</i>	0.032 ± 0.028	9.6 ± 7.2	60.0 ± 21.9
<i>Euchone analis</i>	0.028 ± 0.031	4.0 ± 4.5	20.0 ± 17.9
<i>Capitella capitata</i>	0.008 ± 0.006	4.0 ± 3.2	40.0 ± 21.9
<i>Chaetozone setosa</i>	0.007 ± 0.008	4.0 ± 4.5	20.0 ± 17.9

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Abietinaria abietina, *Abietinaria filicula*, *Admete couthouyi*, *Ammotrypane aulogaster*, *Ampelisca macrocephala*, *Ampharete arctica*, *Ampharetidae*, *Amphitrite cirrata*, *Antinoella badia*, *Aphroditidae*, *Boltenia echinata*, *Brachidiastylis resima*, *Brada villosa*, *Bryozoa*, *Bugulopsis peachi*, *Cabera ellisi*, *Caudofoveata*, *Cellepora surcularis*, *Cheliozoma macleyanum*, *Chitinopoma fabricii*, *Crisia klugei*, *Crisiella producta*, *Cylichna alba*, *Dendrobeania fruticosa*, *Diastylis scorpioides*, *Electra crustulenta*, *Electra pilosa*, *Ephesia gracilis*, *Escharella immersa*,

26-й тип сообществ (продолжение)

Escharopsis rosacea, Esharella sp., *Eteone longa, Eunoe nodosa, Eurycyde hispida, Eurystheus melanops, Eusirus cuspidatus, Filellum serpens, Flabelligera affinis, Flustra seculifrons, Gattyana cirrosa, Gersemia fruticosa, Grammaria* sp., *Harmothoe rarispina, Hippothoa divaricata, Hydrallmania falcata, Ischyrocerus latipes, Ischyrocerus* sp., *Lafoea dumosa, Lafoea pocillum, Lepraliella contigua, Leptostylis ampulacea, Leucon nasicoides, Lichenopora hispida, Lunatia pallida, Lyonsia arenosa, Lyonsiella abyssicola, Maldanidae, Margarites groenlandicus, Margarites olivaceus, Musculus discors, Nephthys coeca, Nephthys longisetosa, Nicomache* sp., *Nuculana pernula, Oedicerus borealis, Oenopota pyramidalis, Oenopota* sp., *Onisimus edwardsi, Onisimus plautus, Onoba jeffreysii, Ophiacantha bidentata, Ophiopholis aculeata, Pagurus pubescens, Pandora glacialis, Paradexiospira cancellata, Paradexiospira violacea, Paradexiospira vitrea, Paroedicerus lynceus, Paroedicerus propinquus, Pectinaria hyperborea, Philine lima, Photis reinhardi, Pista maculata, Porella acutirostris, Porella compressa, Porifera, Praxillella praetermissa, Propebela harpularia, Protomedeia fasciata, Protomedeia grandimana, Psolus phantapus, Retusa pertenuis, Sabellidae, Scalibregma inflatum, Schizoporella porifera, Sertularia albimaris, Sertularia mirabilis, Solariella obscura, Solariella varicosa, Spio filicornis, Spirorbis* sp., *Strongylocentrotus pallidus, Stylarioides plumosus, Synoicum pulmonaria, Syrrhoe crenulata, Terebellidae, Thracia myopsis, Thuiaria laxa, Tonicella marmorea, Tricellaria gracilis, Tubulipora* sp., *Unciola planipes, Verticillina verticillata.*

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	14.98 ± 16.57
Бореально-арктические	64.92 ± 24.56
Арктические	16.49 ± 16.60
Ареал неизвестен	3.62 ± 8.35

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Фитофаги	0.56 ± 3.34
Сестонофаги	57.36 ± 22.12
Детритофаги	26.52 ± 19.74
Некрофаги и хищники	8.69 ± 12.60
Омнифаги	6.86 ± 11.30

Сообщества песчаных грунтов

27-й тип сообществ

Описан по 5 станциям.

Встречен в Двинской губе на глубинах 18.0 < 23.8 < 29.6 м

Число видов — 84

Биомасса — 46.681 г/м²

Таксономическое разнообразие — 47.65 ± 11.23%

Разнообразие по Шеннону — 3.660 бит/г

Олигомиксность — 47.51 ± 3.69%

Разность олигомиксности — 22.57 ± 5.12%

27-й тип сообществ (продолжение)

Видовой состав

Вид	Биомасса, гм/²	Плотность поселения, экз./м²	Встречаемость, %
<i>Arctica islandica</i>	19.780 ± 18.274	6.4 ± 6.3	40.0 ± 21.9
<i>Euchone analis</i>	1.966 ± 1.742	148.8 ± 140.1	60.0 ± 21.9
<i>Nicania montagui</i>	1.652 ± 1.291	35.6 ± 27.5	60.0 ± 21.9
<i>Laonice cirrata</i>	0.882 ± 0.963	6.8 ± 6.3	60.0 ± 21.9
<i>Ophelia limacina</i>	0.572 ± 0.381	14.4 ± 10.8	60.0 ± 21.9
<i>Thracia myopsis</i>	0.517 ± 0.321	7.2 ± 5.9	80.0 ± 17.9
<i>Macoma calcarea</i>	0.483 ± 0.529	5.6 ± 4.6	60.0 ± 21.9
<i>Glycera capitata</i>	0.391 ± 0.245	14.8 ± 10.2	100.0 ± 0.0
<i>Terebellides stroemi</i>	0.286 ± 0.310	4.8 ± 4.5	40.0 ± 21.9
<i>Travisia forbesi</i>	0.252 ± 0.245	5.2 ± 4.0	60.0 ± 21.9
<i>Anonyx nugax</i>	0.216 ± 0.174	6.4 ± 4.9	60.0 ± 21.9
<i>Scoloplos armiger</i>	0.167 ± 0.164	22.0 ± 20.7	60.0 ± 21.9
<i>Stegophiura nodosa</i>	0.167 ± 0.120	6.8 ± 5.6	60.0 ± 21.9
<i>Unciola planipes</i>	0.158 ± 0.145	11.6 ± 8.1	80.0 ± 17.9
<i>Leionucula bellotii</i>	0.119 ± 0.093	4.4 ± 3.2	60.0 ± 21.9
<i>Hiatella arctica</i>	0.072 ± 0.080	6.4 ± 7.1	20.0 ± 17.9
<i>Lamprops fuscata</i>	0.067 ± 0.057	16.0 ± 12.8	80.0 ± 17.9
<i>Diastylis glabra</i>	0.063 ± 0.050	5.6 ± 4.0	80.0 ± 17.9
<i>Pista maculata</i>	0.051 ± 0.057	5.6 ± 6.2	20.0 ± 17.9
<i>Laphania boeckii</i>	0.047 ± 0.037	4.0 ± 3.3	60.0 ± 21.9
Nemertini	0.042 ± 0.041	5.6 ± 3.8	60.0 ± 21.9
Astartidae	0.036 ± 0.040	4.4 ± 4.9	20.0 ± 17.9
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.031 ± 0.035	12.0 ± 13.4	20.0 ± 17.9
<i>Chaetozone setosa</i>	0.030 ± 0.033	7.2 ± 8.0	20.0 ± 17.9
<i>Galathowenia oculata</i>	0.025 ± 0.022	12.0 ± 10.4	40.0 ± 21.9
Cumacea	0.024 ± 0.026	6.8 ± 7.6	20.0 ± 17.9
<i>Praxillella praetermissa</i>	0.022 ± 0.017	4.0 ± 2.7	60.0 ± 21.9
<i>Crenella decussata</i>	0.018 ± 0.009	5.6 ± 2.8	100.0 ± 0.0
<i>Balanus crenatus</i>	0.008 ± 0.009	4.0 ± 4.5	20.0 ± 17.9

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Actiniaria, *Admete couthouyi*, *Amauropsis islandica*, *Ampharete lindstroemi*, Anisopoda, *Balanus* sp., *Bathymedon* sp., Bryozoa, *Caprella septemtrionalis*, Caudofoveata, Cirratulidae, *Clinocardium ciliatum*, *Cryptonatica affinis*, Cylichna

27-й тип сообществ (продолжение)

alba, *Cylichna occulta*, *Elliptica elliptica*, *Eteone longa*, *Gattyana cirrosa*, *Hal-
campta arctica*, *Heteromastus filiformis*, Hydrozoa, *Ischyrocerus* sp., *Lepidonotus
squamatus*, *Lumbrinereis fragilis*, *Maldane sarsi*, *Monoculodes borealis*, *Muscu-
lus discors*, *Mya truncata*, *Nuculana minuta*, *Nuculana pernula*, *Oediceros bore-
alis*, *Oligochaeta*, *Ophelia* sp., *Ophiacantha bidentata*, *Ophiura robusta*, *Owenia
fusiformis*, *Pandora glacialis*, *Paroediceros lynceus*, *Pectinaria hyperborea*,
Phoxocephalus holboelli, Phyllococidae, *Polycirrus medusa*, *Polydora* sp., *Ponto-
crates arcticus*, *Portlandia arctica*, *Retusa pertenuis*, *Serripes groenlandicus*,
Sipunculida, *Solariella obscura*, *Spio filicornis*, Spionidae, *Styelopsis grossularia*,
Tridonta borealis, Tunicata.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	42.84 ± 22.31
Бореально-арктические	22.85 ± 18.96
Арктические	0.18 ± 1.90
Ареал неизвестен	34.14 ± 21.21

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	75.72 ± 19.18
Детритофаги	8.61 ± 12.54
Некрофаги и хищники	1.27 ± 5.01
Омнифаги	0.94 ± 4.32
Тип питания неизвестен	13.46 ± 15.26

28-й тип сообществ

Описан по 12 станциям.

Встречен в Двинской губе на глубинах 17.6 < 35.2 < 52.8 м

Число видов — 62

Биомасса — 115.683 г/м²

Таксономическое разнообразие — 40.21 ± 10.05%

Разнообразие по Шеннону — 2.784 бит/г

Олигомиксность — 49.99 ± 4.56%

Разность олигомиксности — -3.27 ± 6.78%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность посе- ления, экз./м ²	Встреча- емость, %
<i>Portlandia arctica</i>	53.480 ± 27.372	294.8 ± 145.9	66.7 ± 13.6
<i>Macoma calcarea</i>	9.098 ± 5.531	32.3 ± 15.5	50.0 ± 14.4
<i>Nephtys</i> sp.	3.168 ± 2.299	12.3 ± 8.1	41.7 ± 14.2
<i>Pectinaria hyperborea</i>	3.158 ± 1.089	39.0 ± 15.5	100.0 ± 0.0
<i>Yoldia hyperborea</i>	2.347 ± 1.989	6.0 ± 3.8	25.0 ± 12.5

28-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
Nemertini	2.205 ± 1.136	13.0 ± 5.5	83.3 ± 10.8
<i>Nephtys ciliata</i>	1.913 ± 1.030	8.8 ± 5.3	41.7 ± 14.2
<i>Praxillella praetermissa</i>	0.952 ± 0.808	10.0 ± 7.8	16.7 ± 10.8
<i>Maldane sarsi</i>	0.729 ± 0.533	40.0 ± 29.7	83.3 ± 10.8
<i>Galathowenia oculata</i>	0.632 ± 0.394	26.8 ± 15.4	66.7 ± 13.6
<i>Leionucula bellotii</i>	0.457 ± 0.222	20.5 ± 9.6	66.7 ± 13.6
<i>Admete couthouyi</i>	0.421 ± 0.244	6.8 ± 3.1	50.0 ± 14.4
<i>Chaetozone setosa</i>	0.007 ± 0.004	4.2 ± 2.3	33.3 ± 13.6

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Aceroides latipes, *Actiniaria*, *Ampelisca macrocephala*, *Ampharete arctica*, *Antinoella* sp., *Ariadnaria borealis*, *Aricidea nolani*, *Artacama proboscidea*, *Atylus carinatus*, *Brada granulata*, *Brada villosa*, *Caprella linearis*, *Cerianthus lloydi*, *Chiridota pellucida*, *Cryptonatica affinis*, *Cylichna alba*, *Cylichna occulta*, *Diastylis glabra*, *Diastylis sulcata*, *Dorvillea kastjani*, *Eteone longa*, *Eualis gaimardi*, *Euchone analis*, *Gammarus setosus*, *Golfingia margaritaceum*, *Lamprops fuscata*, *Laonice cirrata*, *Lumbrineris fragilis*, *Lunatia pallida*, *Macoma balthica*, *Menigrates obtusifrons*, *Minuspio cirrifera*, *Monobrachium parasitum*, *Mya truncata*, *Nuculana pernula*, *Owenia fusiformis*, *Paroediceros lynceus*, *Paroediceros propinquus*, *Perigonimus yoldiaearticae*, *Phyllodoce groenlandica*, *Polydora quadrilobata*, *Priapulul caudatus*, *Retusa pertenuis*, *Scoloplos armiger*, *Spio filicornis*, *Terebellidae*, *Terebellides stroemi*, *Tharyx marioni*, *Thyasira gouldi*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	22.25 ± 12.49
Бореально-арктические	0.86 ± 2.70
Арктические	48.65 ± 14.43
Ареал неизвестен	25.93 ± 12.65

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	4.52 ± 6.00
Детритофаги	69.69 ± 13.27
Некрофаги и хищники	6.26 ± 6.99
Омнифаги	0.80 ± 2.57
Тип питания неизвестен	18.73 ± 11.26

Сообщества илистых грунтов

29-й тип сообществ

Описан по 8 станциям.

Встречен в вблизи устья р. Керети и в Двинской губе на глубинах 29.5 < 34.5 < 43.1 м

Число видов — 87

Биомасса — 38.929 г/м²

Таксономическое разнообразие — 41.11 ± 10.99%

Разнообразие по Шеннону — 4.440 бит/г

Олигомиксность — 25.26 ± 1.91%

Разность олигомиксности — -2.29 ± 2.58%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Nicania montagui</i>	6.348 ± 3.223	25.3 ± 11.1	87.5 ± 11.7
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	3.156 ± 1.826	38.0 ± 17.0	100.0 ± 0.0
<i>Galathowenia oculata</i>	2.684 ± 1.233	359.3 ± 152.9	100.0 ± 0.0
<i>Pectinaria hyperborea</i>	2.541 ± 1.330	25.3 ± 12.3	87.5 ± 11.7
<i>Laonice</i> sp.	1.740 ± 1.054	133.8 ± 75.7	87.5 ± 11.7
<i>Chaetozone setosa</i>	1.364 ± 0.589	231.5 ± 98.3	100.0 ± 0.0
<i>Macoma calcarea</i>	1.126 ± 1.201	15.3 ± 15.0	25.0 ± 15.3
<i>Scalibregma</i> sp.	1.020 ± 0.930	13.8 ± 6.9	75.0 ± 15.3
Nemertini	0.851 ± 0.565	44.5 ± 40.2	75.0 ± 15.3
<i>Rhodine</i> sp.	0.750 ± 0.390	55.8 ± 23.6	100.0 ± 0.0
<i>Spio filicornis</i>	0.615 ± 0.657	10.0 ± 10.7	12.5 ± 11.7
<i>Scoloplos armiger</i>	0.517 ± 0.246	50.3 ± 23.7	75.0 ± 15.3
<i>Macoma balthica</i>	0.480 ± 0.252	68.8 ± 35.9	62.5 ± 17.1
<i>Thyasira gouldi</i>	0.404 ± 0.181	25.5 ± 11.4	100.0 ± 0.0
<i>Praxillella praetermissa</i>	0.401 ± 0.339	30.0 ± 13.0	87.5 ± 11.7
<i>Edwasiella carnea</i>	0.244 ± 0.143	35.0 ± 19.8	62.5 ± 17.1
<i>Diastylis scorpioides</i>	0.223 ± 0.126	21.3 ± 12.3	62.5 ± 17.1
<i>Dacrydium vitreum</i>	0.215 ± 0.127	33.8 ± 17.9	87.5 ± 11.7
<i>Laphania boeckii</i>	0.190 ± 0.104	31.3 ± 15.2	75.0 ± 15.3
<i>Laonome kroyeri</i>	0.190 ± 0.104	31.3 ± 15.2	75.0 ± 15.3
<i>Retusa pertenuis</i>	0.108 ± 0.053	37.5 ± 18.3	75.0 ± 15.3
<i>Maldane sarsi</i>	0.086 ± 0.054	10.8 ± 7.2	50.0 ± 17.7
<i>Eteone</i> sp.	0.050 ± 0.029	13.8 ± 7.2	62.5 ± 17.1
<i>Monoculodes</i> sp.	0.039 ± 0.024	35.0 ± 20.1	50.0 ± 17.7
<i>Menesto truncatula</i>	0.038 ± 0.021	13.8 ± 8.1	50.0 ± 17.7

29-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Ampharete</i> sp.	0.024 ± 0.012	25.0 ± 14.0	62.5 ± 17.1
<i>Polydora quadrilobata</i>	0.023 ± 0.012	35.0 ± 17.7	62.5 ± 17.1
<i>Paraediceros lynceus</i>	0.013 ± 0.008	13.8 ± 8.5	37.5 ± 17.1

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (10 экз./м²):

Actiniaria, Admete couthouyi, Ammotrypane aulogaster, Ampharete acutifrons, Amphitrite sp., *Anonyx nugax, Antinoella* sp., *Axinopsida orbiculata, Axiothella catenata, Brachidiastylis resima, Brada villosa, Capitella capitata, Caudofoveata, Cerianthus lloydi, Corymorpha* sp., *Cossura longicirrata, Cylichna occulta, Diastylis glabra, Dorvillea kastjani, Elliptica elliptica, Gammaroidea, Halicriptus spinulosus, Hiatella arctica, Leiochone polaris, Leonucula bellotii, Lyonsia arenosa, Maldanidae, Monoculodes longirostris, Montacuta maltzani, Mya* sp., *Mytilus edulis, Nephthys longisetosa, Nephthys* sp., *Nicomache lumbri-calis, Notomastus latericeus, Nuculana pernula, Oenopota* sp., *Ophiura robusta, Orchomenella minuta, Owenia fusiformis, Pandora glacialis, Paraedwardsia arenaria, Philine lima, Pholoe minuta, Phyllodoce maculata, Pista flexuosa, Pleurogonium inerme, Pontoporea femorata, Praxillura longissima, Priapulid caudatus, Propebela harpularia, Spionidae, Spirorbis* sp., *Terebellides stroemi, Tharyx marioni, Tridonta borealis, Tyonidium pellucidum, Yoldia hyperborea.*

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	2.11 ± 5.06
Бореально-арктические	77.81 ± 15.05
Арктические	7.83 ± 9.50
Ареал неизвестен	12.25 ± 11.59

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	41.63 ± 17.43
Детритофаги	47.54 ± 17.66
Некрофаги и хищники	3.05 ± 6.08
Омнифаги	0.35 ± 2.09
Тип питания неизвестен	7.44 ± 9.28

30-й тип сообществ

Описан по 13 станциям.

Встречен в Двинской губе на глубинах 24.5 < 41.9 < 59.4 м

Число видов — 109

Биомасса — 41.405 г/м²

Таксономическое разнообразие — 40.72 ± 9.11%

Разнообразие по Шеннону — 3.709 бит/г

Олигомиксность — 38.36 ± 2.6%

Разность олигомиксности — -17.58 ± 4.70%

30-й тип сообществ (продолжение)

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, ‰
<i>Macoma calcarea</i>	1.818 ± 1.074	10.3 ± 5.7	38.5 ± 13.5
Nemertini	1.566 ± 0.969	11.4 ± 3.9	100.0 ± 0.0
<i>Laonice cirrata</i>	1.496 ± 1.103	8.3 ± 4.5	61.5 ± 13.5
<i>Nicania montagui</i>	1.035 ± 0.501	17.4 ± 9.0	53.9 ± 13.8
<i>Nuculana pernula</i>	0.982 ± 0.549	16.3 ± 6.8	69.2 ± 12.8
<i>Yoldia hyperborea</i>	0.903 ± 0.456	7.2 ± 3.3	84.6 ± 10.0
<i>Galathowenia oculata</i>	0.679 ± 0.275	415.8 ± 190.3	84.6 ± 10.0
<i>Pectinaria hyperborea</i>	0.588 ± 0.260	11.5 ± 5.6	84.6 ± 10.0
<i>Scoloplos armiger</i>	0.392 ± 0.205	33.4 ± 16.6	84.6 ± 10.0
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	0.372 ± 0.181	6.3 ± 2.6	69.2 ± 12.8
<i>Halcampa arctica</i>	0.285 ± 0.190	24.6 ± 14.5	69.2 ± 12.8
<i>Tharyx marioni</i>	0.189 ± 0.167	10.5 ± 7.6	76.9 ± 11.7
<i>Spio filicornis</i>	0.166 ± 0.173	4.3 ± 4.5	7.7 ± 7.4
<i>Praxillella praetermissa</i>	0.161 ± 0.108	5.7 ± 2.7	69.2 ± 12.8
<i>Leionucula bellotii</i>	0.146 ± 0.096	6.2 ± 3.9	53.9 ± 13.8
<i>Minuspilio cirrifera</i>	0.141 ± 0.116	33.8 ± 28.0	53.9 ± 13.8
<i>Rhodine gracilor</i>	0.140 ± 0.093	6.9 ± 3.9	61.5 ± 13.5
<i>Saccoglossus merezhkowskii</i>	0.109 ± 0.092	5.8 ± 5.5	38.5 ± 13.5
<i>Maldane sarsi</i>	0.094 ± 0.046	15.5 ± 6.3	76.9 ± 11.7
<i>Leiochone polaris</i>	0.037 ± 0.018	7.7 ± 3.5	69.2 ± 12.8
<i>Cylichna occulta</i>	0.033 ± 0.013	5.2 ± 2.1	76.9 ± 11.7
<i>Owenia fusiformis</i>	0.025 ± 0.017	4.0 ± 2.0	53.9 ± 13.8
<i>Ampharete arctica</i>	0.024 ± 0.010	6.2 ± 2.6	76.9 ± 11.7
<i>Dacrydium vitreum</i>	0.019 ± 0.012	5.1 ± 3.1	30.8 ± 12.8

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Actiniaria, *Admete couthouyi*, *Amauropsis islandica*, *Ampharete acutifrons*, *Ampharete lindstroemi*, Ampharetidae, *Antinoella sarsi*, Aphroditidae, *Arctica islandica*, *Argissa hamatipes*, *Aricidea nolani*, *Arrhis phyllonyx*, *Arrhis* sp., *Artacama proboscidea*, Astartidae, *Axiothella catenata*, *Balanus* sp., *Brachidiastylis resima*, *Brada villosa*, Bryozoa, Capitellidae, *Caprella septemtrionalis*, *Caudofoveata*, *Chaetozone setosa*, *Chiridota pellucida*, *Chlamylla typica*, Cirratulidae, *Clinocardium ciliatum*, Cumacea, *Cylichna alba*, *Diastylis glabra*, *Diastylis sulcata*, *Diplocirrus longisetosus*, *Elliptica elliptica*, *Euchone analis*, Gammaroidea, Gastropoda, *Glycera capitata*, *Harpinia antennaria*, *Hiatella arctica*, *Ischyrocerus* sp., *Laonome kroyeri*, *Leptognathia sarsi*, *Lyonsia arenosa*, *Monoculodes borea-*

30-й тип сообществ (продолжение)

borealis, *Musculus corrugatus*, *Mya truncata*, *Mytilus edulis*, *Nemidia torelli*, *Nephtys ciliata*, *Nephtys longisetosa*, *Nephtys minuta*, *Nicomache lumbricalis*, *Notomastus latericeus*, *Oenopota* sp., *Ophelia limacina*, *Ophiacantha bidentata*, *Ophiopholis aculeata*, *Opisthobranchia*, *Orchomenella minuta*, *Parajassa pelagica*, *Paroedicerus lynceus*, *Philine lima*, *Phoxocephalus holboelli*, *Phyllodoce groenlandica*, *Phyllodocidae*, *Pista flexuosa*, *Polycirrus medusa*, *Portlandia arctica*, *Priapulius caudatus*, *Retusa pertenuis*, *Scalibregma inflatum*, *Serripes groenlandicus*, *Solariella obscura*, *Spionidae*, *Stegophiura nodosa*, *Terebellides stroemi*, *Thracia myopsis*, *Thyasira gouldi*, *Travisia forbesi*, *Triphosites longipes*, *Tunicata*, *Unciola planipes*, *Urasterias lincki*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	33.28 ± 13.19
Бореально-арктические	34.36 ± 13.29
Арктические	8.34 ± 7.67
Ареал неизвестен	24.02 ± 11.85

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	48.58 ± 13.86
Детритофаги	50.26 ± 13.87
Некрофаги и хищники	0.98 ± 2.73
Омнифаги	0.08 ± 0.78
Тип питания неизвестен	0.09 ± 0.83

31-й тип сообществ

Описан по 14 станциям.

Встречен в Двинской губе и у Терского берега на глубинах 31.6 < 42.9 < 54.1 м

Число видов — 110

Биомасса — 49.226 г/м²

Таксономическое разнообразие — 53.63 ± 11.22%

Разнообразие по Шеннону — 4.375 бит/г

Олигомиксность — 25.00 ± 1.77%

Разность олигомиксности — 13.38 ± 3.31%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Pectinaria hyperborea</i>	5.293 ± 2.202	71.7 ± 34.8	92.9 ± 6.9
<i>Nicania montagui</i>	4.983 ± 2.540	30.9 ± 16.5	78.6 ± 11.0
<i>Galathowenia oculata</i>	4.693 ± 2.849	220.4 ± 125.8	85.7 ± 9.4
<i>Yoldia hyperborea</i>	4.203 ± 1.760	16.7 ± 6.0	85.7 ± 9.4

31-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
Nemertini	2.399 ± 1.418	6.6 ± 2.5	71.4 ± 12.1
<i>Macoma calcarea</i>	1.479 ± 1.219	38.7 ± 17.9	92.9 ± 6.9
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	1.320 ± 1.053	5.9 ± 2.3	71.4 ± 12.1
<i>Nuculana pernula</i>	0.643 ± 0.308	14.9 ± 5.3	71.4 ± 12.1
Caudofoveata	0.624 ± 0.441	4.3 ± 1.9	50.0 ± 13.4
<i>Maldane sarsi</i>	0.618 ± 0.354	18.1 ± 8.0	64.3 ± 12.8
<i>Scoloplos armiger</i>	0.359 ± 0.224	27.9 ± 18.2	85.7 ± 9.4
<i>Laonice cirrata</i>	0.322 ± 0.244	5.4 ± 2.4	50.0 ± 13.4
<i>Praxillella praetermissa</i>	0.285 ± 0.209	5.4 ± 2.7	42.9 ± 13.2
<i>Rhodine loveni</i>	0.246 ± 0.169	4.9 ± 3.2	21.4 ± 11.0
<i>Thyasira gouldi</i>	0.189 ± 0.104	14.0 ± 7.0	71.4 ± 12.1
<i>Lyonsia arenosa</i>	0.177 ± 0.119	7.7 ± 4.8	35.7 ± 12.8
<i>Eunice</i> sp.	0.143 ± 0.148	5.7 ± 5.9	7.1 ± 6.9
<i>Philine lima</i>	0.086 ± 0.057	5.4 ± 3.5	28.6 ± 12.1
<i>Leionucula bellotii</i>	0.078 ± 0.045	5.1 ± 2.5	50.0 ± 13.4
<i>Chaetozone setosa</i>	0.056 ± 0.026	11.9 ± 5.8	64.3 ± 12.8
<i>Cylichna occulta</i>	0.040 ± 0.021	6.3 ± 3.4	42.9 ± 13.2
<i>Dacrydium vitreum</i>	0.040 ± 0.027	6.0 ± 4.5	42.9 ± 13.2

ВИДЫ, ОБИЛИЕ КОТОРЫХ НИЖЕ РАЗРЕШАЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ МЕТОДА СБОРА (4 экз./м²):

Abietinaria abietina, *Actiniaria*, *Admete couthouyi*, *Ampharete acutifrons*, *Ampharete arctica*, *Ampharete goesi*, *Ampharetidae*, *Amphitrite cirrata*, *Antinoella badia*, *Antinoella* sp., *Ariadnaria borealis*, *Aricidea nolani*, *Arrhis phyllonyx*, *Artacama proboscidea*, *Asterias rubens*, *Axiothella catenata*, *Balanus balanus*, *Balanus crenatus*, *Brada villosa*, *Bryozoa*, *Chiridota pellucida*, *Cirratulus cirratus*, *Clinocardium ciliatum*, *Crenella decussata*, *Cryonella minuta*, *Cylichna alba*, *Diastylis glabra*, *Diastylis sulcata*, *Diphasia falax*, *Diplocirrus longisetosus*, *Elliptica elliptica*, *Epheria vineta*, *Euchone analis*, *Eulalia bilineata*, *Flustra securifrons*, *Gammarioidea*, *Glycera capitata*, *Golfingia* sp., *Halcompa arctica*, *Heteranomia squamula*, *Hiatella arctica*, *Lepeta coeca*, *Leptognathia sarsi*, *Leucon nasicoides*, *Lunatia pallida*, *Microspio* sp., *Minuspio cirrifera*, *Molgula* sp., *Monobrachium parasitum*, *Musculus niger*, *Mya truncata*, *Mytilus edulis*, *Nephtys ciliata*, *Nephtys longisetosa*, *Nephtys* sp., *Nicomache lumbricalis*, *Nicomache* sp., *Nuculana minuta*, *Oenopota* sp., *Onisimus edwardsi*, *Ophiacantha bidentata*, *Ophiura robusta*, *Owenia fusiformis*, *Pandora glacialis*, *Paroediceros lynceus*, *Phycodrys* sp., *Phyllodocidae*, *Polychaeta*, *Polycirrus medusa*, *Pontoporeia femorata*, *Portlandia arctica*, *Priapululus caudatus*, *Propebela nobilis*, *Pteraster militaris*, *Retusa pertenuis*, *Rhodine gracilor*, *Rhodine* sp., *Sabellidae*, *Spio filicornis*, *Spirorbis* sp., *Stenosemus albus*, *Terebellidae*, *Terebellides stroemi*, *Travisia forbesi*, *Urasterias lincki*, *Verruca stroemia*.

31-й тип сообществ (продолжение)

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	0.70 ± 2.23
Бореально-арктические	57.06 ± 14.03
Арктические	22.75 ± 11.2
Ареал неизвестен	19.49 ± 10.59

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	0.55 ± 1.98
Сестонофаги	17.98 ± 10.26
Детритофаги	75.34 ± 11.52
Некрофаги и хищники	4.94 ± 5.79
Омнифаги	0.53 ± 1.94

32-й тип сообществ

Описан по 14 станциям.

Встречен в Палкиной губе и в Кандалухе у Кандалакшского берега на глубинах 31.6 < 36.1.9 < 40.07 м

Число видов — 107

Биомасса — 218.547 г/м²

Таксономическое разнообразие — 30.69 ± 7.23%

Разнообразие по Шеннону — 3.434 бит/г

Олигомиксность — 39.88 ± 1.77%

Разность олигомиксности — 8.96 ± 4.05%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Macoma calcarea</i>	66.827 ± 54.823	82.0 ± 47.9	100.0 ± 0.0
<i>Portlandia arctica</i>	48.319 ± 28.180	230.0 ± 140.4	62.5 ± 17.1
<i>Hiatella arctica</i>	9.759 ± 5.890	17.5 ± 9.4	62.5 ± 17.1
<i>Elliptica elliptica</i>	9.004 ± 8.392	4.0 ± 2.9	37.5 ± 17.1
<i>Leionucula bellotii</i>	3.918 ± 2.800	10.0 ± 5.2	87.5 ± 11.7
<i>Nephtys</i> sp.	2.903 ± 1.561	4.8 ± 2.4	62.5 ± 17.1
Nemertini	2.901 ± 1.844	10.3 ± 6.1	75.0 ± 15.3
<i>Musculus laevigatus</i>	2.702 ± 1.976	7.0 ± 4.8	50.0 ± 17.7
<i>Pectinaria hyperborea</i>	2.405 ± 1.087	44.0 ± 21.2	87.5 ± 11.7
Maldanidae	2.206 ± 1.212	72.0 ± 33.7	100.0 ± 0.0
<i>Nuculana pernula</i>	2.175 ± 1.370	7.0 ± 4.3	62.5 ± 17.1
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	1.802 ± 1.134	5.0 ± 2.7	62.5 ± 17.1
<i>Nicania montagui</i>	0.854 ± 0.562	14.5 ± 11.2	37.5 ± 17.1
<i>Ophiura robusta</i>	0.561 ± 0.443	23.0 ± 15.0	62.5 ± 17.1

32-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Admete couthouyi</i>	0.496 ± 0.333	6.0 ± 4.5	50.0 ± 17.7
<i>Scoloplos armiger</i>	0.310 ± 0.191	54.0 ± 35.1	75.0 ± 15.3
Aphroditidae	0.202 ± 0.153	5.0 ± 3.6	37.5 ± 17.1
<i>Brada villosa</i>	0.097 ± 0.079	4.0 ± 3.3	37.5 ± 17.1
Polychaeta	0.090 ± 0.048	6.0 ± 3.0	75.0 ± 15.3
<i>Diastylis scorpioides</i>	0.079 ± 0.056	4.5 ± 2.9	37.5 ± 17.1
<i>Thyasira gouldi</i>	0.074 ± 0.047	7.0 ± 5.4	62.5 ± 17.1
<i>Terebellides stroemi</i>	0.072 ± 0.058	8.0 ± 6.8	25.0 ± 15.3
Cirratulidae	0.048 ± 0.026	10.0 ± 5.4	62.5 ± 17.1
Spionidae	0.040 ± 0.022	20.5 ± 12.0	62.5 ± 17.1
<i>Chaetozone setosa</i>	0.036 ± 0.031	16.5 ± 17.1	25.0 ± 15.3
Terebellidae	0.030 ± 0.016	5.0 ± 3.0	62.5 ± 17.1
<i>Crenella decussata</i>	0.027 ± 0.021	4.0 ± 3.0	25.0 ± 15.3
<i>Retusa pertenuis</i>	0.024 ± 0.015	5.5 ± 4.0	50.0 ± 17.7
Ampharetidae	0.021 ± 0.012	5.0 ± 2.7	62.5 ± 17.1
<i>Lyssianassidae</i>	0.020 ± 0.021	6.5 ± 6.9	12.5 ± 11.7
Sabellidae	0.013 ± 0.006	4.0 ± 2.0	62.5 ± 17.1

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Abietinaria abietina, *Aceroides latipes*, *Amphithoe rubricata*, *Anonyx nugax*, *Ariadnaria borealis*, *Balanus balanus*, *Balanus crenatus*, *Brachidiastylis resima*, Bryozoa, *Buccinum elatior*, Capitellidae, Caudofoveata, *Chiridota pellucida*, *Chitino-poma fabricii*, *Clinocardium ciliatum*, *Crisia eburnea*, *Cryonella minuta*, *Cylichna alba*, *Cylichna occulta*, *Dacrydium vitreum*, *Diastylis sulcata*, *Eteone longa*, *Eteone* sp., Eunicidae, *Flabelligera affinis*, *Flustra foliacea*, *Flustra seculifrons*, *Frigidalvania janmayeni*, *Galathowenia oculata*, Gammaroidea, *Gersemia fruticosa*, *Glycera capitata*, *Halcampa arctica*, *Hemithyris psittacea*, *Hydrallmania falcata*, *Lafoea dumosa*, *Lafoea fruticosa*, *Lafoea pocillum*, *Lamprops fuscata*, *Lyonsia arenosa*, *Maldane sarsi*, *Menesto truncatula*, *Monobrachium parasitum*, *Monoculodes schneideri*, *Monoculodes* sp., *Musculus niger*, *Mya truncata*, *Nicomache* sp., *Nudibranchia*, *Nymphon* sp., *Oenopota* sp., *Onisimus* sp., *Onoba verrilli*, *Ophiopholis aculeata*, *Pandora glacialis*, *Paroedicerus propinquus*, *Perigonimus yoldiaearcticae*, *Philine lima*, Phoxocephalidae, Phyllodocidae, *Pista maculata*, Porifera, *Priapulid caudatus*, *Pseudopolynices nanus*, *Rhodine* sp., *Sabinea septemcarinata*, *Scalibregma inflatum*, *Sertularia* sp., Sertularidae, *Stylarioides plumosus*, *Thracia myopsis*, *Turritellopsis acicula*, *Urasterias lincki*, *Yoldia hyperborea*, *Yoldiella nana*.

32-й тип сообществ (продолжение)

Биогеографический состав	
Виды	Доля, %
Бореальные	1.08 ± 3.66
Бореально-арктические	58.96 ± 18.10
Арктические	35.38 ± 16.91
Ареал неизвестен	4.58 ± 0.79
Трофическая структура	
Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	19.34 ± 13.96
Детритофаги	78.85 ± 14.44
Некрофаги и хищники	1.71 ± 4.58
Омнифаги	0.05 ± 0.79
Тип питания неизвестен	0.05 ± 0.79

33-й тип сообществ

Описан по 13 станциям.

Встречен в Кандалухе 20.4 < 21.5 < 22.6 м

Число видов — 76

Биомасса — 81.728 г/м²

Таксономическое разнообразие — 16.64 ± 4.16%

Разнообразие по Шеннону — 2.383 бит/г

Олигомиксность — 56.82 ± 4.73%

Разность олигомиксности — 17.06 ± 6.04%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Portlandia arctica</i>	44.304 ± 15.244	258.769 ± 85.7	92.3 ± 7.4
<i>Macoma calcarea</i>	11.812 ± 5.116	60.308 ± 23.2	100.0 ± 0.0
<i>Nephtys</i> sp.	4.123 ± 1.633	22.462 ± 11.6	76.9 ± 11.7
Nemertini	2.902 ± 1.762	4.769 ± 2.2	46.2 ± 13.8
<i>Pectinaria hyperborea</i>	2.589 ± 0.977	19.692 ± 6.6	92.3 ± 7.4
<i>Nephtys ciliata</i>	1.056 ± 0.702	7.077 ± 4.4	23.1 ± 11.7
<i>Leionucula bellotii</i>	0.394 ± 0.176	10.462 ± 3.8	76.9 ± 11.7
<i>Chaetozone setosa</i>	0.274 ± 0.100	114.769 ± 38.3	100.0 ± 0.0
<i>Scoloplos armiger</i>	0.106 ± 0.069	43.692 ± 22.5	100.0 ± 0.0
<i>Maldane sarsi</i>	0.086 ± 0.046	8.308 ± 4.0	53.9 ± 13.8
<i>Diastylis sulcata</i>	0.052 ± 0.041	5.846 ± 3.8	38.5 ± 13.5
<i>Nephtys minuta</i>	0.038 ± 0.021	13.846 ± 9.9	61.5 ± 13.5
<i>Aricidea nolani</i>	0.028 ± 0.012	45.538 ± 19.1	84.6 ± 10.0
<i>Aceroides latipes</i>	0.027 ± 0.013	4.615 ± 2.2	46.2 ± 13.8
<i>Diplocirrus longisetosus</i>	0.026 ± 0.017	8.615 ± 6.5	46.2 ± 13.8
<i>Tharyx marioni</i>	0.018 ± 0.007	18.154 ± 6.8	92.3 ± 7.4

33-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Spio theeli</i>	0.007 ± 0.003	8.923 ± 4.3	46.2 ± 13.8
<i>Cossura longicirrata</i>	0.005 ± 0.003	4.308 ± 3.3	38.5 ± 13.5
<i>Polydora quadrilobata</i>	0.003 ± 0.003	5.538 ± 4.5	15.4 ± 10.0
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.002 ± 0.002	4.923 ± 5.123	7.7 ± 7.4

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Admete couthouyi, *Ampelisca eschrichti*, *Ampharete arctica*, *Ampharete* sp., *Antinoella sarsi*, *Apistobranhus tullbergi*, *Ariadnaria borealis*, *Balanus balanus*, *Capitella capitata*, *Cerianthus lloydi*, *Clinocardium ciliatum*, *Clymenura borealis*, *Clymenura polaris*, *Crenella decussata*, *Cylichna alba*, *Cylichna occulta*, *Diastylis glabra*, *Diastylis scorpioides*, *Dynamena pumila*, *Elliptica elliptica*, *Eteone flava*, *Eteone longa*, *Euchone analis*, *Galathowenia oculata*, *Golfingia margaritaceum*, *Laonice cirrata*, *Leptostylis macrura*, *Leucon nasicooides*, *Lumbrinereis fragilis*, *Lunatia pallida*, *Menigrates obtusifrons*, *Modiolus modiolus*, *Monobrachium parasitum*, *Monoculodes latimanus*, *Monoculodes schneideri*, *Musculus discors*, *Mya truncata*, *Oedicerus borealis*, *Oenopota* sp., *Ophiura robusta*, *Paraonis lyra*, *Paroedicerus lynceus*, *Paroedicerus propinquus*, *Perigonimus yoldiaearticae*, *Phascolosoma* sp., *Philine lima*, *Pleurogonium inerme*, Porifera, *Praxillella praetermissa*, *Rhodine gracilor*, *Saccoglossus merezhkowskii*, Spionidae, *Styela coriacea*, *Terebellides stroemi*, *Thyron acanthurus*, *Westwoodilla megalops*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореально-арктические	38.40 ± 14.26
Арктические	55.09 ± 13.80
Ареал неизвестен	3.66 ± 5.21

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	14.61 ± 9.80
Детритофаги	78.10 ± 11.47
Некрофаги и хищники	7.22 ± 7.18
Омнифаги	0.07 ± 0.73
Тип питания неизвестен	0.01 ± 0.28

Сообщества смешанных грунтов

34-й тип сообществ

Описан по 13 станциям.

Встречен в Двинской губе на глубинах $12.1 < 23.0 < 33.8$ м

Число видов — 54

Биомасса — 41.108 г/м²

Таксономическое разнообразие — 33.53 ± 9.68

Разнообразие по Шеннону — 2.778 бит/г

Олигомиксность — $45.72 \pm 4.4\%$

Разность олигомиксности — $17.89 \pm 5.31\%$

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Nicania montagui</i>	14.808 ± 10.181	74.6 ± 48.0	46.2 ± 13.8
<i>Yoldia hyperborea</i>	10.183 ± 3.698	29.2 ± 9.2	107.7 ± 0.0
<i>Pectinaria hyperborea</i>	6.662 ± 2.880	125.4 ± 49.7	100.0 ± 0.0
<i>Praxillella praetermissa</i>	1.898 ± 0.638	55.4 ± 19.1	92.3 ± 7.4
<i>Diastylis sulcata</i>	0.929 ± 0.804	16.2 ± 6.6	69.2 ± 12.8
<i>Macoma balthica</i>	0.723 ± 0.278	36.2 ± 14.1	84.6 ± 10.0
<i>Leionucula bellotii</i>	0.455 ± 0.240	23.8 ± 9.1	84.6 ± 10.0
<i>Scoloplos armiger</i>	0.251 ± 0.135	31.5 ± 18.1	61.5 ± 13.5
<i>Thyasira gouldi</i>	0.212 ± 0.096	11.5 ± 5.0	53.9 ± 13.8
<i>Rhodine</i> sp.	0.115 ± 0.074	10.0 ± 5.0	46.2 ± 13.8
<i>Maldane sarsi</i>	0.113 ± 0.067	10.8 ± 5.1	46.2 ± 13.8
<i>Cylichna occulta</i>	0.107 ± 0.057	12.3 ± 4.8	69.2 ± 12.8
<i>Cossura longicirrata</i>	0.014 ± 0.008	27.7 ± 19.5	38.5 ± 13.5

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (10 экз./м²):

Admete couthouyi, *Ampelisca macrocephala*, *Ampharete* sp., *Antinoella* sp., *Aricidea nolani*, *Axinopsida orbiculata*, *Brada villosa*, *Campylaspis costa*, *Chaetozone setosa*, *Cylichna alba*, *Diastylis glabra*, *Diplocirrus longisetosus*, *Edwasiella carnea*, *Eteone* sp., *Euchone analis*, *Galathowenia oculata*, *Limnoria lignorum*, *Lumbrinereis fragilis*, *Lyonsia arenosa*, *Lysippe labiata*, *Menesto truncatula*, *Minuspio cirrifera*, *Monoculodes* sp., *Nemertini*, *Nephtys ciliata*, *Nephtys* sp., *Nuculana pernula*, *Nymphon* sp., *Oenopota* sp., *Onisimus edwardsi*, *Orchomenella groenlandica*, *Owenia fusiformis*, *Pandora glacialis*, *Paraedwardsia arenaria*, *Portlandia arctica*, *Priapululus caudatus*, *Sabellidae*, *Terebellides stroemi*, *Tharyx marioni*.

34-й тип сообществ (продолжение)

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	2.16 ± 4.03
Бореально-арктические	93.93 ± 6.83
Арктические	2.3 ± 4.18
Ареал неизвестен	1.59 ± 3.47

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Фитофаги	0.01 ± 0.28
Сестонофаги	36.14 ± 13.32
Детритофаги	55.69 ± 13.78
Некрофаги и хищники	7.01 ± 7.08
Омнифаги	0.06 ± 0.68
Тип питания неизвестен	1.09 ± 2.88

35-й тип сообществ

Описан по 7 станциям.

Встречен в Западной Рязжковой салме на глубинах 19.1 < 23.4 < 27.8 м

Число видов — 76

Биомасса — 184.727 г/м²

Таксономическое разнообразие — 63.04 ± 14.86%

Разнообразие по Шеннону — 3.385 бит/г

Олигомиксность — 37.78 ± 3.13%

Разность олигомиксности — 5.88 ± 4.31%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Balanus crenatus</i>	55.723 ± 36.552	188.3 ± 102.8	100.0 ± 0.0
<i>Hemithyris psittacea</i>	34.759 ± 17.562	59.7 ± 27.7	100.0 ± 0.0
<i>Ophiopholis aculeata</i>	14.973 ± 14.777	44.3 ± 39.3	42.9 ± 18.7
<i>Ophiura robusta</i>	10.554 ± 4.519	252.6 ± 106.5	100.0 ± 0.0
<i>Macoma calcarea</i>	9.187 ± 4.550	12.9 ± 6.3	85.7 ± 13.2
<i>Nephtys</i> sp.	6.841 ± 3.946	18.3 ± 10.5	71.4 ± 17.1
<i>Hiatella arctica</i>	4.599 ± 3.117	14.0 ± 8.6	71.4 ± 17.1
<i>Verruca stroemia</i>	3.700 ± 1.995	240.6 ± 119.0	85.7 ± 13.2
<i>Crenella decussata</i>	1.164 ± 0.528	82.9 ± 41.1	85.7 ± 13.2
<i>Elliptica elliptica</i>	1.106 ± 0.679	11.4 ± 6.5	57.1 ± 18.7
<i>Nicomache lumbricalis</i>	1.029 ± 0.769	13.7 ± 9.4	57.1 ± 18.7
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	0.753 ± 0.359	30.3 ± 15.6	100.0 ± 0.0
<i>Pista maculata</i>	0.693 ± 0.465	24.6 ± 14.9	57.1 ± 18.7
Gammaroidea	0.157 ± 0.094	17.1 ± 10.9	57.1 ± 18.7
<i>Harmothoe imbricata</i>	0.105 ± 0.058	11.1 ± 5.7	85.7 ± 13.2
<i>Euchone analis</i>	0.092 ± 0.081	20.3 ± 17.9	28.6 ± 17.1

35-й тип сообществ (продолжение)

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (10 экз./м²):

Acanthonotozoma serratum, *Admete couthouyi*, *Alcyonidium gelatinosum*, *Antinoella sarsi*, *Ariadnaria borealis*, *Boreotrophon clathratus*, *Brada* sp., *Bryozoa*, *Bugulopsis peachi*, *Capitellidae*, *Chaetozone setosa*, *Chone* sp., *Clinocardium ciliatum*, *Crossaster papposus*, *Dacrydium vitreum*, *Diastylis glabra*, *Diastylis rathkei*, *Diastylis scorpioides*, *Dulichia* sp., *Ephesia gracilis*, *Escharopsis sarsi*, *Eucratea loricata*, *Galathowenia oculata*, *Glycera capitata*, *Harpinia antennaria*, *Heteranomia squamula*, *Hydrozoa*, *Leionucula bellotii*, *Lepeta coeca*, *Margarites costalis*, *Marsenina glabra*, *Molgula* sp., *Monobrachium parasitum*, *Musculus discors*, *Mya truncata*, *Neiromira punctata*, *Nemertini*, *Nicania montagui*, *Notomastus latericeus*, *Nymphon* sp., *Oediceros borealis*, *Oenopota* sp., *Pagurus pubescens*, *Paroediceros lynceus*, *Photis reinhardi*, *Phyllodoce groenlandica*, *Porifera*, *Praxillella praetermissa*, *Pseudopolynices nanus*, *Sabellidae*, *Scalibregma inflatum*, *Scoloplos armiger*, *Spio filicornis*, *Spirorbis* sp., *Stenosemus albus*, *Terebellidae*, *Terebellides stroemi*, *Thyasira gouldi*, *Velutina undata*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	14.57 ± 13.86
Бореально-арктические	57.17 ± 10.60
Арктические	18.83 ± 10.60
Ареал неизвестен	0.82 ± 3.41

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Фитофаги	0.04 ± 0.76
Сестонофаги	66.49 ± 17.84
Детритофаги	15.19 ± 13.57
Некрофаги и хищники	17.33 ± 14.31
Омнифаги	0.85 ± 3.47
Тип питания неизвестен	0.10 ± 1.19

36-й тип сообществ

Описан по 8 станциям.

Встречен в куту Кандалухи, в губе Чупе и возле Терского берега на глубинах 12.7 < 27.5 < 42.3 м

Число видов — 193

Биомасса — 142.069 г/м²

Таксономическое разнообразие — 60.26 ± 11.26

Разнообразие по Шеннону — 3.818 бит/г

Олигомиксность — 41.67 ± 2.15%

Разность олигомиксности — 22.74 ± 2.57%

36-й тип сообществ (продолжение)

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Macoma calcarea</i>	53.605 ± 27.282	102.5 ± 56.0	100.0 ± 0.0
<i>Balanus crenatus</i>	20.579 ± 18.835	46.0 ± 32.1	50.0 ± 17.7
<i>Clinocardium ciliatum</i>	11.030 ± 6.206	7.6 ± 3.7	75.0 ± 15.3
<i>Hemithyris psittacea</i>	8.347 ± 7.277	16.0 ± 11.6	37.5 ± 17.1
<i>Nephtys ciliata</i>	6.174 ± 2.983	18.3 ± 9.8	100.0 ± 0.0
<i>Ophiura robusta</i>	4.372 ± 2.574	163.8 ± 105.8	87.5 ± 11.7
<i>Praxillella praeterrissa</i>	3.414 ± 3.213	18.1 ± 13.2	100.0 ± 0.0
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	2.559 ± 1.186	40.0 ± 19.4	100.0 ± 0.0
<i>Nicomache lumbricalis</i>	1.744 ± 1.060	22.5 ± 12.4	87.5 ± 11.7
<i>Mya truncata</i>	1.565 ± 1.214	4.0 ± 3.1	25.0 ± 15.3
<i>Elliptica elliptica</i>	1.531 ± 0.840	5.5 ± 3.8	62.5 ± 17.1
<i>Pectinaria hyperborea</i>	1.040 ± 0.662	15.3 ± 9.1	50.0 ± 17.7
<i>Lepeta coeca</i>	0.927 ± 0.732	9.9 ± 6.7	37.5 ± 17.1
Nemertini	0.742 ± 0.704	13.5 ± 9.7	62.5 ± 17.1
<i>Admete couthouyi</i>	0.532 ± 0.337	4.0 ± 2.3	50.0 ± 17.7
<i>Chaetozone setosa</i>	0.518 ± 0.349	236.9 ± 174.1	100.0 ± 0.0
<i>Stegophiura nodosa</i>	0.443 ± 0.335	21.6 ± 16.7	37.5 ± 17.1
<i>Ariadnaria borealis</i>	0.372 ± 0.219	6.1 ± 3.1	62.5 ± 17.1
<i>Verruca stroemia</i>	0.365 ± 0.245	166.0 ± 149.9	62.5 ± 17.1
<i>Thyasira gouldi</i>	0.319 ± 0.171	36.4 ± 20.3	75.0 ± 15.3
<i>Nicania montagui</i>	0.316 ± 0.209	5.5 ± 4.0	37.5 ± 17.1
<i>Spirorbis</i> sp.	0.275 ± 0.294	55.0 ± 58.7	12.5 ± 11.7
<i>Crenella decussata</i>	0.269 ± 0.168	31.6 ± 17.9	62.5 ± 17.1
<i>Diastylis scorpioides</i>	0.239 ± 0.133	12.9 ± 7.9	75.0 ± 15.3
<i>Nuculana minuta</i>	0.235 ± 0.251	5.5 ± 5.9	12.5 ± 11.7
<i>Scalibregma inflatum</i>	0.208 ± 0.119	11.0 ± 4.9	100.0 ± 0.0
<i>Terebellides stroemi</i>	0.205 ± 0.146	4.3 ± 2.6	62.5 ± 17.1
<i>Galathowenia oculata</i>	0.196 ± 0.130	95.5 ± 54.1	100.0 ± 0.0
<i>Rhodine gracilor</i>	0.182 ± 0.094	20.5 ± 12.8	87.5 ± 11.7
<i>Nicomache</i> sp.	0.181 ± 0.193	4.0 ± 4.3	12.5 ± 11.7
<i>Styelopsis grossularia</i>	0.175 ± 0.121	8.0 ± 5.6	37.5 ± 17.1
<i>Laphania boeckii</i>	0.170 ± 0.098	35.5 ± 20.1	62.5 ± 17.1
<i>Golfingia margaritaceum</i>	0.157 ± 0.129	16.0 ± 15.0	37.5 ± 17.1
<i>Notomastus latericeus</i>	0.144 ± 0.097	7.1 ± 3.4	75.0 ± 15.3
<i>Scoloplos armiger</i>	0.131 ± 0.057	43.5 ± 19.6	100.0 ± 0.0

36-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Polycirrus medusa</i>	0.127 ± 0.072	22.5 ± 12.5	62.5 ± 17.1
<i>Dacrydium vitreum</i>	0.096 ± 0.082	21.5 ± 18.3	25.0 ± 15.3
<i>Harmothoe imbricata</i>	0.093 ± 0.070	7.0 ± 4.2	50.0 ± 17.7
<i>Euchone analis</i>	0.091 ± 0.046	24.4 ± 14.4	100.0 ± 0.0
Cirratulidae	0.070 ± 0.053	35.1 ± 26.6	25.0 ± 15.3
<i>Ampharete arctica</i>	0.067 ± 0.050	19.0 ± 13.8	62.5 ± 17.1
<i>Eteone longa</i>	0.065 ± 0.038	30.5 ± 20.2	62.5 ± 17.1
<i>Spio arctica</i>	0.063 ± 0.048	34.5 ± 22.7	62.5 ± 17.1
<i>Paradexiospira vitrea</i>	0.055 ± 0.041	17.0 ± 13.4	25.0 ± 15.3
<i>Chone dueneri</i>	0.036 ± 0.038	9.9 ± 10.5	12.5 ± 11.7
<i>Maldane sarsi</i>	0.035 ± 0.022	7.6 ± 4.9	50.0 ± 17.7
<i>Tharyx marioni</i>	0.034 ± 0.027	31.0 ± 23.9	37.5 ± 17.1
<i>Brada</i> sp.	0.029 ± 0.027	6.5 ± 5.5	37.5 ± 17.1
<i>Hiatella arctica</i>	0.027 ± 0.023	4.3 ± 2.8	50.0 ± 17.7
<i>Balanus balanus</i>	0.025 ± 0.027	10.0 ± 10.2	25.0 ± 15.3
<i>Proclea malmgreni</i>	0.021 ± 0.013	16.5 ± 10.8	50.0 ± 17.7
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.018 ± 0.011	13.4 ± 9.2	50.0 ± 17.7
<i>Syrroe crenulata</i>	0.018 ± 0.018	6.0 ± 5.1	25.0 ± 15.3
Gammaroidea	0.018 ± 0.012	5.0 ± 4.3	37.5 ± 17.1
<i>Paradexiospira cancellata</i>	0.015 ± 0.011	7.5 ± 5.7	25.0 ± 15.3
<i>Pardalisca cuspidata</i>	0.014 ± 0.015	5.0 ± 4.4	25.0 ± 15.3
Oligochaeta	0.012 ± 0.011	22.0 ± 19.7	25.0 ± 15.3
<i>Paradexiospira</i> sp.	0.012 ± 0.009	4.0 ± 3.1	25.0 ± 15.3
<i>Cossura longicirrata</i>	0.010 ± 0.009	24.9 ± 21.8	50.0 ± 17.7
<i>Apistobranchnus tullbergi</i>	0.010 ± 0.008	6.0 ± 4.3	37.5 ± 17.1
<i>Chitinopoma fabricii</i>	0.009 ± 0.010	4.6 ± 4.8	25.0 ± 15.3
<i>Cirratulus cirratus</i>	0.005 ± 0.004	5.1 ± 4.4	37.5 ± 17.1
<i>Polydora quadrilobata</i>	0.004 ± 0.004	6.0 ± 6.4	12.5 ± 11.7
<i>Nephtys malmgreni</i>	0.004 ± 0.003	5.6 ± 4.3	25.0 ± 15.3
<i>Pholoe minuta</i>	0.002 ± 0.002	4.4 ± 4.3	25.0 ± 15.3
<i>Pygospio elegans</i>	0.002 ± 0.002	4.0 ± 4.3	12.5 ± 11.7

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Abietinaria abietina, *Actiniaria*, *Ampharete acutifrons*, *Ampharete finmarchica*, *Ampharete goesi*, *Amphithoe rubricata*, *Amphitrite*, *Antinoella sarsi*, *Aricidea jeffreysii*, *Arrhis* sp., *Balanus* sp., *Boreotrophon clathratus*, *Brachidi-*

36-й тип сообществ (продолжение)

astylis resima, *Branchiostomma bombyx*, Bryozoa, *Bushiella quadriangularis*, *Capitella capitata*, *Caprella linearis*, *Caudofoveata*, *Chiridota pellucida*, *Chone* sp., Corophiidae, *Cryptonatica affinis*, *Cylichna occulta*, *Dasychone infarcta*, *Diaphana minuta*, *Diastylis glabra*, *Diastylis rathkei*, *Dictyosiphon foeniculatus*, *Diplocirrus* sp., *Dulichia porrecta*, *Dydemnum albidum*, *Edwardsia* sp., *Electra crustulenta*, *Ephesia gracilis*, *Eteone flava*, *Eualis gaimardi*, *Euclatea loricata*, *Eunoe nodosa*, *Eurycyde hispida*, *Eurystheus melanops*, Fabriciidae, *Flustra foliacea*, *Flustra seculifrons*, *Frigidalvania janmayeni*, Gastropoda, *Gattyana cirrosa*, *Gersemia fruticosa*, *Glycera capitata*, *Harpinia antennaria*, *Henricia* sp., *Heteranomia aculeata*, *Heteranomia squamula*, *Heteromastus filiformis*, *Hydrallmania falcata*, *Lacuna neritoidea*, *Lamprops fuscata*, *Laonice cirrata*, *Leionucula bellotii*, *Lembos* sp., *Leptostylis ampulacea*, *Leptostylis macrura*, *Leucon nasicoides*, *Lyonsia arenosa*, Maldanidae, *Margarites groenlandicus*, *Margarites olivaceus*, *Melita dentata*, *Melita palmata*, *Mellina elisabethae*, *Menesto truncatula*, *Microcosmus glacialis*, *Modiolus modiolus*, *Moelleria costulata*, *Molgula grifitzi*, *Molgula* sp., *Monobrachium parasitum*, *Monoculodes* sp., *Musculus laevigatus*, *Neiromira punctata*, *Nicomache quadrispina*, *Nuculana pernula*, *Oediceros borealis*, *Oediceros saginatus*, *Oenopota* sp., *Onisimus edwardsi*, *Onoba jeffreysii*, *Ophelia limacina*, *Ophiacantha bidentata*, *Ophiopholis aculeata*, *Owenia fusiformis*, *Pagurus pubescens*, *Pandora glacialis*, *Paraonis lyra*, *Paroediceros lynceus*, *Pectinaria granulata*, *Petaloproctus tenuis*, *Philine lima*, *Phoxocephalus holboelli*, *Phycodrys* sp., *Phyllodoce groenlandica*, *Phyllodoce maculata*, *Pista maculata*, *Pleustes medius*, *Polysiphonia* sp., Porifera, *Potamilla reniformis*, *Priapululus caudatus*, *Propebela harpularia*, *Ptilota plumosa*, *Puncturella noachina*, *Retusa pertenuis*, Sabellidae, *Scrupucellaria arctica*, *Sertularella tricuspidata*, *Solariella obscura*, *Sphaerodorum minutum*, *Stenosemus albus*, *Strongylocentrotus pallidus*, *Stylarioides plumosus*, Terebellidae, *Thracia myopsis*, *Thyron acanthurus*, *Tricellaria ternata*, *Tricostemma hemispherica*, *Yoldia hyperborea*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	4.05 ± 7.02
Бореально-арктические	84.00 ± 17.80
Арктические	6.09 ± 8.46
Ареал неизвестен	5.86 ± 8.30

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофы	0.09 ± 1.06
Фитофаги	0.01 ± 0.35
Сестонофаги	36.60 ± 17.03
Детритофаги	53.52 ± 17.63
Некрофаги и хищники	8.20 ± 9.70
Омнифаги	0.40 ± 2.23
Тип питания неизвестен	1.17 ± 3.80

37-й тип сообществ

Описан по 8 станциям.

Встречен на границе Центрального желоба и Двинской губы на глубинах 60.3 < 63.7 < 67.2 м

Число видов — 34

Биомасса — 12.181 г/м²

Таксономическое разнообразие — 32.64 ± 10.32

Разнообразие по Шеннону — 2.832 бит/г

Олигомиксность — 41.31 ± 5.08%

Разность олигомиксности — 18.08 ± 5.95%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Nuculana pernula</i>	3.966 ± 1.98	31.3 ± 14.7	100.0 ± 0.0
<i>Yoldia hyperborea</i>	2.028 ± 1.52	6.3 ± 3.5	50.0 ± 17.7
<i>Portlandia arctica</i>	1.663 ± 1.38	8.8 ± 7.2	25.0 ± 15.3
<i>Pectinaria hyperborea</i>	0.611 ± 0.46	5.0 ± 2.7	50.0 ± 17.7
<i>Leionucula bellotii</i>	0.360 ± 0.27	10.0 ± 5.3	62.5 ± 17.1
<i>Tharyx marioni</i>	0.268 ± 0.17	26.3 ± 14.5	62.5 ± 17.1
<i>Thyasira gouldi</i>	0.266 ± 0.13	11.3 ± 5.8	62.5 ± 17.1
<i>Edwasiella carnea</i>	0.110 ± 0.09	10.0 ± 7.3	37.5 ± 17.1
<i>Monoculodes</i> sp.	0.024 ± 0.02	11.3 ± 6.1	50.0 ± 17.7
<i>Maldane sarsi</i>	0.013 ± 0.01	5.0 ± 4.2	25.0 ± 15.3

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Aceroides latipes, *Ampharete* sp., *Antinoella* sp., *Ariadnaria borealis*, *Brada villosa*, *Chaetozone setosa*, *Cirratulus cirratus*, *Curtitoma novajasjemplensis*, *Cylichna alba*, *Cylichna occulta*, *Dacrydium vitreum*, *Diastylis scorpioides*, *Galathowenia oculata*, *Gammarioidea*, *Harmothoe imbricata*, *Macoma balthica*, *Musculus corrugatus*, *Mya* sp., *Nemertini*, *Nephtys ciliata*, *Philine lima*, *Scalibregma* sp., *Spio filicornis*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	0.25 ± 1.77
Бореально-арктические	80.35 ± 14.50
Арктические	14.16 ± 12.33
Ареал неизвестен	4.37 ± 7.23

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	0.36 ± 2.12
Детритофаги	78.71 ± 14.47
Некрофаги и хищники	19.92 ± 14.12
Омнифаги	0.42 ± 2.29
Тип питания неизвестен	0.60 ± 2.73

Сообщество смешанных грунтов
38-й тип сообществ

Описан по 5 станциям.
Встречен в Мезенском заливе на глубине 16 м
Число видов — 71
Биомасса — 96.838 г/м²
Таксономическое разнообразие — 11.57 ± 3.66%
Разнообразие по Шеннону — 1.878 бит/г
Олигомиксность — 75.54 ± 6.35%
Разность олигомиксности — 52.99 ± 6.68%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Hiatella arctica</i>	1.154 ± 0.668	38 ± 21.5	100.0 ± 0.0
<i>Nicomache minor</i>	1.110 ± 0.955	38 ± 25.1	80.0 ± 17.9
<i>Stenosemus albus</i>	1.104 ± 0.674	36 ± 18.4	100.0 ± 0.0
<i>Elliptica elliptica</i>	0.902 ± 0.930	34 ± 23.1	60.0 ± 21.9
<i>Nicania montagui</i>	0.812 ± 0.440	160 ± 104.4	100.0 ± 0.0
<i>Nereis pelagica</i>	0.688 ± 0.504	42 ± 29.5	80.0 ± 17.9
<i>Harmothoe imbricata</i>	0.430 ± 0.267	30 ± 16.9	80.0 ± 17.9
<i>Syllis</i> sp.	0.406 ± 0.250	322 ± 201.8	80.0 ± 17.9
<i>Crenella decussata</i>	0.382 ± 0.206	162 ± 87.5	100.0 ± 0.0
<i>Spio filicornis</i>	0.334 ± 0.226	44 ± 27.0	80.0 ± 17.9
<i>Leionucula bellotii</i>	0.208 ± 0.232	138 ± 153.7	20.0 ± 17.9
<i>Musculus</i> sp.	0.186 ± 0.110	56 ± 31.9	80.0 ± 17.9
<i>Haploops tubicolus</i>	0.132 ± 0.091	46 ± 28.0	80.0 ± 17.9
<i>Tharyx marioni</i>	0.108 ± 0.075	54 ± 33.4	80.0 ± 17.9
<i>Chitinopoma fabricii</i>	0.052 ± 0.032	62 ± 38.0	80.0 ± 17.9
<i>Moelleria costulata</i>	0.050 ± 0.037	28 ± 13.9	100.0 ± 0.0
<i>Erythoneus</i> sp.	0.044 ± 0.032	28 ± 19.5	80.0 ± 17.9
<i>Chone</i> sp.	0.032 ± 0.020	94 ± 60.6	80.0 ± 17.9
Nemertini	0.030 ± 0.027	24 ± 19.9	40.0 ± 21.9
<i>Pygospio elegans</i>	0.008 ± 0.006	44 ± 34.7	40.0 ± 21.9
<i>Proclea malmgreni</i>	0.008 ± 0.006	44 ± 34.7	40.0 ± 21.9
<i>Munna fabricii</i>	0.008 ± 0.007	38 ± 38.1	40.0 ± 21.9

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (20 экз./м²):

Ampelisca macrocephala, *Ampharete* sp., *Anonyx nugax*, *Ariadnaria borealis*, *Aricidea* sp., *Autolitus* sp., *Bivalvia*, *Boreotrophon clathratus*, *Buccinum ciliatum*, *Chaetozone setosa*, *Cirratulus cirratus*, *Corophium bonelli*, *Corophium crassi-*

38-й тип сообществ (продолжение)

corne, *Cryptonatica affinis*, *Eteone* sp., *Eurystheus melanops*, *Exogone* sp., *Harploops sibirica*, *Harpinia antennaria*, *Laonome kroyeri*, *Laphania boeckii*, *Leiochone polaris*, *Lepidonotus squamatus*, *Margarites olivaceus*, *Melita dentata*, *Mellina elisabethae*, *Modiolus modiolus*, *Mya* sp., *Mytilus edulis*, *Neiromira punctata*, *Neoamphitrite* sp., *Nephtys coeca*, *Nuculana pernula*, *Nudibranchia*, *Orchomenella groenlandica*, *Owenia fusiformis*, *Phoxocephalus holboelli*, *Phyllodoce maculata*, *Pista maculata*, *Porifera*, *Praxillella praeterrmissa*, *Spirorbis* sp., *Stegocephalidae*, *Stegocephalus inflatus*, *Tonicella marmorea*, *Travisia forbesi*, *Unciola planipes*, *Velutina* sp.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	76.86 ± 19.34
Бореально-арктические	19.67 ± 17.79
Арктические	0.17 ± 1.84
Ареал неизвестен	3.32 ± 8.01

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Фитофаги	1.09 ± 4.64
Сестонофаги	83.26 ± 16.70
Детритофаги	9.24 ± 12.95
Некрофаги и хищники	2.48 ± 6.95
Омнифаги	3.86 ± 8.62
Тип питания неизвестен	0.06 ± 1.10

Сообщества 2-й промежуточной зоны

Сообщества нижней сублиторали

Сообщества илистых грунтов

39-й тип сообществ

Описан по 5 станциям.

Встречен в Центральном желобе на глубинах $73.5 < 88.8 < 104.6$ м

Число видов — 49

Биомасса — 15.085 г/м^2

Таксономическое разнообразие — $44.47 \pm 12.84\%$

Разнообразие по Шеннону — 3.557 бит/г

Олигомиксность — $32.76 \pm 3.31\%$

Разность олигомиксности — $-1.67 \pm 4.94\%$

39-й тип сообществ (продолжение)

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Nuculana pernula</i>	3.415 ± 2.191	18.4 ± 10.3	100.0 ± 0.0
<i>Portlandia arctica</i>	1.553 ± 0.911	13.6 ± 8.5	80.0 ± 17.9
<i>Maldane sarsi</i>	0.477 ± 0.322	30.4 ± 16.3	100.0 ± 0.0
<i>Galathowenia oculata</i>	0.310 ± 0.244	71.6 ± 49.5	80.0 ± 17.9
<i>Laonice cirrata</i>	0.192 ± 0.128	4.4 ± 2.7	80.0 ± 17.9
<i>Dacrydium vitreum</i>	0.192 ± 0.205	4.0 ± 3.6	60.0 ± 21.9
<i>Thyasira gouldi</i>	0.139 ± 0.083	6.4 ± 3.6	80.0 ± 17.9
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	0.108 ± 0.085	4.0 ± 2.9	80.0 ± 17.9
Cirratulidae	0.078 ± 0.069	5.6 ± 4.1	60.0 ± 21.9
<i>Scoloplos armiger</i>	0.027 ± 0.020	5.6 ± 4.0	80.0 ± 17.9
<i>Leiochone polaris</i>	0.024 ± 0.015	9.2 ± 5.9	80.0 ± 17.9
<i>Parajassa pelagica</i>	0.015 ± 0.012	4.4 ± 3.5	40.0 ± 21.9
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.007 ± 0.005	4.4 ± 2.9	60.0 ± 21.9

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Actinaria, *Ampharete arctica*, Ampharetidae, *Antinoella sarsi*, Aphroditidae, *Brachidiastylis resima*, *Crenella decussata*, *Cylichna occulta*, *Diplocirrus longisetosus*, *Elliptica elliptica*, *Eteone longa*, Gammarioidea, *Halcompa arctica*, *Laphania boeckii*, *Leionucula bellotii*, Maldanidae, *Molgula* sp., Nemertini, *Nephtys ciliata*, *Nephtys longisetosa*, *Nicania montagui*, *Nicolea zostericola*, *Ophiacantha bidentata*, *Owenia fusiformis*, *Parajassa* sp., *Pectinaria hyperborea*, *Phyllodocidae*, *Praxillella praetermissa*, *Scalibregma inflatum*, *Sertularella gigantea*, *Stenosemus albus*, *Terebellides stroemi*, *Tharyx marioni*, *Yoldia hyperborea*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	0.15 ± 1.79
Бореально-арктические	73.25 ± 19.80
Арктические	12.61 ± 15.51
Ареал неизвестен	13.99 ± 15.51

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	17.34 ± 16.93
Детритофаги	56.71 ± 22.16
Некрофаги и хищники	19.81 ± 17.82
Омнифаги	0.11 ± 1.48
Тип питания неизвестен	6.02 ± 10.64

40-й тип сообществ

Описан по 6 станциям.

Встречен в Центральном желобе на глубинах 70.4 < 125.5 < 180.6 м

Число видов — 86

Биомасса — 57.219 г/м²

Таксономическое разнообразие — 37.15 ± 9.29%

Разнообразие по Шеннону — 3.223 бит/г

Олигомиксность — 44.57 ± 3.44%

Разность олигомиксности — 20.57 ± 4.10%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Portlandia arctica</i>	23.447 ± 21.643	104.5 ± 86.5	83.3 ± 15.2
<i>Nuculana pernula</i>	8.266 ± 6.354	23.8 ± 11.5	100.0 ± 0.0
<i>Pectinaria hyperborea</i>	4.100 ± 3.005	23.7 ± 17.1	83.3 ± 15.2
<i>Nicania montagui</i>	1.522 ± 1.663	18.5 ± 20.2	16.7 ± 15.2
<i>Ophiacantha bidentata</i>	1.061 ± 0.678	4.3 ± 2.8	66.7 ± 19.3
<i>Lumbrineris fragilis</i>	0.732 ± 0.765	7.5 ± 4.7	83.3 ± 15.2
<i>Saccoglossus merezhkowskii</i>	0.690 ± 0.729	4.7 ± 4.4	33.3 ± 19.3
<i>Galathowenia oculata</i>	0.608 ± 0.494	84.2 ± 57.3	100.0 ± 0.0
<i>Leionucula bellotii</i>	0.507 ± 0.429	8.0 ± 5.6	83.3 ± 15.2
<i>Aricidea</i> sp.	0.288 ± 0.237	119.3 ± 93.2	33.3 ± 19.3
<i>Brada granulata</i>	0.273 ± 0.299	4.0 ± 4.4	16.7 ± 15.2
<i>Macoma calcarea</i>	0.269 ± 0.196	6.2 ± 4.7	50.0 ± 20.4
<i>Chaetozone setosa</i>	0.221 ± 0.162	53.5 ± 39.7	83.3 ± 15.2
<i>Admete couthouyi</i>	0.215 ± 0.197	4.0 ± 3.3	33.3 ± 19.3
<i>Antinoella</i> sp.	0.207 ± 0.226	8.7 ± 9.5	16.7 ± 15.2
<i>Dacrydium vitreum</i>	0.204 ± 0.218	54.2 ± 57.4	66.7 ± 19.3
<i>Nephtys</i> sp.	0.180 ± 0.183	36.0 ± 28.7	33.3 ± 19.3
<i>Maldane sarsi</i>	0.118 ± 0.103	11.7 ± 7.1	83.3 ± 15.2
<i>Thyasira gouldi</i>	0.066 ± 0.038	7.0 ± 4.4	66.7 ± 19.3
<i>Scoloplos armiger</i>	0.064 ± 0.038	17.5 ± 8.8	100.0 ± 0.0
<i>Tharyx marioni</i>	0.060 ± 0.045	28.0 ± 21.1	50.0 ± 20.4
<i>Philina lima</i>	0.053 ± 0.042	4.2 ± 3.3	50.0 ± 20.4
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.048 ± 0.045	6.5 ± 3.9	83.3 ± 15.2
Cirratulidae	0.047 ± 0.026	21.0 ± 13.3	66.7 ± 19.3
<i>Retusa pertenuis</i>	0.031 ± 0.028	9.7 ± 6.9	83.3 ± 15.2
<i>Cylichna occulta</i>	0.027 ± 0.014	8.7 ± 4.8	83.3 ± 15.2
<i>Scalibregma inflatum</i>	0.018 ± 0.015	4.5 ± 3.3	50.0 ± 20.4

40-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Cossura longicirrata</i>	0.014 ± 0.010	42.8 ± 35.4	83.3 ± 15.2
<i>Diplocirrus longisetosus</i>	0.011 ± 0.008	7.7 ± 5.7	50.0 ± 20.4
<i>Eteone longa</i>	0.007 ± 0.007	4.7 ± 5.1	16.7 ± 15.2
<i>Nephtys malmgreni</i>	0.005 ± 0.003	9.2 ± 6.4	50.0 ± 20.4

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Ampharete acutifrons, *Ampharete arctica*, *Ampharete finmarchica*, *Amphitrite affinis*, *Antinoella sarsi*, *Apistobranchus tullbergi*, *Ariadnaria borealis*, *Ar-rhis* sp., *Artacama proboscidea*, *Asteroidea*, *Brachidiastylis resima*, *Brada villosa*, *Buccinum elatior*, *Capitella capitata*, *Caudofoveata*, *Chiridota pellucida*, *Clymenura borealis*, *Curtitoma trevelliana*, *Diastylis scorpioides*, *Elliptica elliptica*, *Eteone flava*, *Euchone analis*, *Eunoe nodosa*, *Exogone* sp., *Gammaroidea*, *Gersemia fruticosa*, *Lanassa venusta*, *Laonice cirrata*, *Leiochone polaris*, *Lep-tostylis macrura*, *Leucon nasicoidea*, *Lysippe labiata*, *Manayunkia aestuarina*, *Modiolus modiolus*, *Moelleria costulata*, *Monobranchium parasitum*, *Monoculodes* sp., *Musculus discors*, *Nemertini*, *Neoamphitrite* sp., *Nephtys paradoxa*, *Nicolea zostericola*, *Onoba jeffreysii*, *Ophiura robusta*, *Paroedicerus lynceus*, *Perigonimus yoldiaearcticae*, *Pholoe minuta*, *Phoxocephalus holboelli*, *Polydora quadrilobata*, *Praxillura longissima*, *Priapulul caudatus*, *Schistomeringos coeca*, *Terebellides stroemi*, *Yoldia hyperborea*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	0.10 ± 1.29
Бореально-арктические	40.94 ± 5.46
Арктические	42.14 ± 20.16
Ареал неизвестен	16.31 ± 15.08

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	4.13 ± 8.12
Детритофаги	89.79 ± 12.36
Некрофаги и хищники	5.28 ± 9.13
Омнифаги	0.14 ± 1.53
Тип питания неизвестен	0.66 ± 3.31

41-й тип сообществ

Описан по 5 станциям.

Встречен в Центральном желобе на глубинах 179.0 < 183.0 < 187.0 м

Число видов — 23

Биомасса — 26.373 г/м²

Таксономическое разнообразие — 42.48 ± 12.26%

Разнообразие по Шеннону — 3.278 бит/г

Олигомиксность — 33.49 ± 4.94%

Разность олигомиксности — -30.02 ± 11.59%

41-й тип сообществ (продолжение)

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Portlandia arctica</i>	6.726 ± 3.938	99 ± 94.6	100.0 ± 0.0
<i>Nuculana pernula</i>	5.888 ± 3.315	11.2 ± 6.7	80.0 ± 17.9
<i>Tharyx marioni</i>	2.698 ± 2.459	430.2 ± 262.4	80.0 ± 17.9
<i>Nephtys</i> sp.	1.447 ± 0.836	6724.4 ± 5738.2	100.0 ± 0.0
<i>Cossura longicirrata</i>	0.899 ± 0.511	2150.6 ± 1323.6	100.0 ± 0.0
<i>Scopelos armiger</i>	0.508 ± 0.445	195.6 ± 129.7	60.0 ± 21.9
<i>Aceroides latipes</i>	0.469 ± 0.443	234.6 ± 194.1	40.0 ± 21.9
<i>Pholoe minuta</i>	0.391 ± 0.281	195.6 ± 129.7	60.0 ± 21.9
<i>Maldane sarsi</i>	0.322 ± 0.245	118.2 ± 97.1	60.0 ± 21.9
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.235 ± 0.261	78.2 ± 87.1	20.0 ± 17.9
<i>Arrhis phyllonyx</i>	0.235 ± 0.261	78.2 ± 87.1	20.0 ± 17.9
<i>Musculus niger</i>	0.176 ± 0.175	117.4 ± 97.1	40.0 ± 21.9
Gammaroidea	0.156 ± 0.174	78.2 ± 87.1	20.0 ± 17.9
<i>Thyasira gouldi</i>	0.138 ± 0.081	4.8 ± 3.1	80.0 ± 17.9
<i>Pectinaria hyperborea</i>	0.039 ± 0.044	78.2 ± 87.1	20.0 ± 17.9

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Caudofoveata, *Galathowenia oculata*, *Gersemia fruticosa*, *Nephtys ciliata*, *Ophiacantha bidentata*, *Pandora glacialis*, Porifera.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	0.89 ± 4.20
Бореально-арктические	53.87 ± 22.29
Арктические	27.34 ± 19.81
Ареал неизвестен	17.90 ± 17.14

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	1.74 ± 5.85
Детритофаги	73.19 ± 19.81
Некрофаги и хищники	20.10 ± 17.92
Омнифаги	0.89 ± 4.20
Тип питания неизвестен	4.08 ± 8.85

Сообщества арктического фаунистического пояса

Сообщество батиаля

Сообщество илистых грунтов

42-й тип сообществ

Описан по 18 станциям.

Встречен в Центральном желобе на глубинах 249.6 < 267.2 < 284.8 м

Число видов — 49

Биомасса — 28.224 г/м²

Таксономическое разнообразие — 56.28 ± 14.07%

Разнообразие по Шеннону — 3.408 бит/г

Олигомиксность — 39.01 ± 3.98%

Разность олигомиксности — -18.06 ± 7.76%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Portlandia arctica</i>	9.665 ± 2.509	175.5 ± 69.5	100.0 ± 0.0
<i>Tharyx marioni</i>	2.325 ± 0.776	783.7 ± 254.8	88.9 ± 7.4
<i>Nephtys</i> sp.	1.510 ± 0.453	1637.3 ± 467.1	105.6 ± 0.0
<i>Cossura longicirrata</i>	1.456 ± 0.423	4845.6 ± 1460.7	94.4 ± 5.4
<i>Scoloplos armiger</i>	0.942 ± 0.895	76.5 ± 67.3	33.3 ± 11.1
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.362 ± 0.146	184.9 ± 73.1	55.6 ± 11.7
<i>Laonice cirrata</i>	0.304 ± 0.217	282.4 ± 171.6	16.7 ± 8.8
<i>Diplocirrus longisetosus</i>	0.157 ± 0.112	70.5 ± 50.1	33.3 ± 11.1
<i>Arrhis phyllonyx</i>	0.109 ± 0.112	21.7 ± 22.4	5.6 ± 5.4
<i>Aricidea</i> sp.	0.096 ± 0.071	71.4 ± 50.1	33.3 ± 11.1
<i>Nemidia torelli</i>	0.088 ± 0.046	78.8 ± 61.1	33.3 ± 11.1
<i>Maldane sarsi</i>	0.077 ± 0.038	6.4 ± 2.8	44.4 ± 11.7
<i>Artacama proboscidea</i>	0.074 ± 0.054	32.8 ± 25.2	11.1 ± 7.4
<i>Cylichna occulta</i>	0.054 ± 0.046	45.0 ± 44.7	22.2 ± 9.8
<i>Pectinaria hyperborea</i>	0.054 ± 0.037	44.3 ± 44.9	16.7 ± 8.8
<i>Leptognathia sarsi</i>	0.044 ± 0.032	108.8 ± 92.1	16.7 ± 8.8
<i>Antinoella</i> sp.	0.044 ± 0.026	4.2 ± 2.4	27.8 ± 10.6
<i>Monoculodes</i> sp.	0.022 ± 0.022	21.7 ± 22.4	5.6 ± 5.4
<i>Chaetozone setosa</i>	0.022 ± 0.022	21.7 ± 22.4	5.6 ± 5.4
<i>Aceroides latipes</i>	0.022 ± 0.022	21.7 ± 22.4	5.6 ± 5.4
<i>Westwoodilla brevicealcar</i>	0.022 ± 0.022	21.7 ± 22.4	5.6 ± 5.4
Sabellidae	0.011 ± 0.011	21.7 ± 22.4	5.6 ± 5.4

42-й тип сообществ (продолжение)

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Admete couthouyi, *Ampharete arctica*, *Ampharete* sp., *Buccinum elatior*, *Capitella capitata*, *Chiridota pellucida*, *Eteone longa*, *Galathowenia oculata*, *Halocampa arctica*, *Hydractinia allmani*, *Leiochone polaris*, *Leionucula bellotii*, *Lumbrinereis fragilis*, *Milnedwasia polaris*, *Musculus corrugatus*, *Nemertini*, *Nephtys ciliata*, *Nuculana pernula*, *Perigonimus yoldiaearcticae*, *Philine lima*, *Porifera*, *Probebella harpularioides*, *Saccoglossus merezhkowskii*, *Thyasira gouldi*, *Tubularia* sp., *Urasterias lincki*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	1.54 ± 20.90
Бореально-арктические	23.33 ± 9.97
Арктические	55.70 ± 11.71
Ареал неизвестен	19.43 ± 9.33

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Фитофаги	0.15 ± 0.91
Сестонофаги	2.31 ± 3.54
Детритофаги	84.99 ± 8.42
Некрофаги и хищники	8.63 ± 6.62
Омнифаги	0.59 ± 1.81
Тип питания неизвестен	3.32 ± 4.22

**Сообщества локальных депрессий дна
и мелководных губ с порогом на входе
Сообщества илистых грунтов**

43-й тип сообществ

Описан по 5 станциям.

Встречен в губе Лов на глубинах 21.0 < 32.0 < 43.0 м

Число видов — 57

Биомасса — 72.830 г/м²

Таксономическое разнообразие — 57.74 ± 14.36%

Разнообразие по Шеннону — 3.036 бит/г

Олигомиксность — 41.34 ± 3.94%

Разность олигомиксности — 10.34 ± 4.93%

43-й тип сообществ (продолжение)

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Portlandia arctica</i>	12.961 ± 8.428	130.4 ± 88.3	100.0 ± 0.0
<i>Elliptica elliptica</i>	10.467 ± 10.332	6.4 ± 5.5	60.0 ± 21.9
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	5.974 ± 3.498	30.4 ± 18.9	100.0 ± 0.0
<i>Yoldia hyperborea</i>	2.482 ± 1.919	12.0 ± 8.4	60.0 ± 21.9
<i>Macoma calcarea</i>	1.134 ± 0.888	11.2 ± 6.8	80.0 ± 17.9
<i>Praxillella praetermissa</i>	0.497 ± 0.344	33.6 ± 21.8	100.0 ± 0.0
<i>Chaetozone setosa</i>	0.494 ± 0.265	124.8 ± 63.6	100.0 ± 0.0
<i>Scalibregma inflatum</i>	0.367 ± 0.370	4.0 ± 3.7	40.0 ± 21.9
<i>Rhodine gracilor</i>	0.271 ± 0.235	8.0 ± 7.2	60.0 ± 21.9
<i>Thyasira gouldi</i>	0.241 ± 0.187	23.2 ± 15.0	100.0 ± 0.0
<i>Nuculana pernula</i>	0.214 ± 0.171	4.0 ± 2.9	60.0 ± 21.9
Spionidae	0.127 ± 0.070	102.4 ± 55.0	100.0 ± 0.0
<i>Tharyx marioni</i>	0.080 ± 0.058	25.6 ± 18.5	60.0 ± 21.9
<i>Paroedicerus lynceus</i>	0.039 ± 0.035	4.8 ± 3.8	60.0 ± 21.9
<i>Scoloplos armiger</i>	0.038 ± 0.043	8.0 ± 8.9	20.0 ± 17.9
<i>Aricidea nolani</i>	0.038 ± 0.030	44.0 ± 34.1	60.0 ± 21.9
<i>Diastylis scorpioides</i>	0.028 ± 0.022	5.6 ± 4.4	40.0 ± 21.9
<i>Nephtys minuta</i>	0.022 ± 0.015	13.6 ± 8.7	80.0 ± 17.9
<i>Aceroides latipes</i>	0.014 ± 0.010	6.4 ± 4.7	80.0 ± 17.9
Gammaroidea	0.013 ± 0.014	6.4 ± 7.1	20.0 ± 17.9
<i>Cossura longicirrata</i>	0.004 ± 0.004	11.2 ± 10.8	40.0 ± 21.9

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Actiniaria, Admete couthouyi, Buccinum elatior, Caudofoveata, Cerebratulus barentsi, Crenella decussata, Cylichna occulta, Dacrydium vitreum, Eteone flava, Eteone longa, Frigidalvania janmayeni, Galathowenia oculata, Gattyana cirrosa, Laonice cirrata, Leucon nasicooides, Lyssianassidae, Maldanidae, Menesto truncatula, Monobrachium parasitum, Nainereis quadricuspida, Neiromira punctata, Nemertini, Nicania montagui, Notomastus latericeus, Oediceridae, Oenopota sp., Ophiura robusta, Orchomenella minuta, Pectinaria hyperborea, Perigonimus yoldiaearcticae, Philine lima, Phoxocephalus holboelli, Phyllodoce maculata, Priapulus caudatus, Spio theeli, Urasterias lincki.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	0.19 ± 2.82
Бореально-арктические	40.21 ± 21.93
Арктические	52.24 ± 22.34
Ареал неизвестен	7.36 ± 11.68

43-й тип сообществ (продолжение)

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	14.91 ± 15.93
Детритофаги	79.89 ± 17.93
Некрофаги и хищники	5.10 ± 9.84
Омнифаги	0.08 ± 1.26
Тип питания неизвестен	0.02 ± 0.63

44-й тип сообществ

Описан по 4 станциям.

Встречен в губе Колвице на глубинах 23.5 < 42.0 < 50.5 м

Число видов — 49

Биомасса — 141.758 г/м²

Таксономическое разнообразие — 54.47 ± 14.56%

Разнообразие по Шеннону — 3.551 бит/г

Олигомиксность — 32.91 ± 3.39%

Разность олигомиксности — -3.20 ± 5.87%

Видовой состав¹

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²
<i>Portlandia arctica</i>	37.570 ± 25.434	184.0 ± 129.8
<i>Gersemia fruticosa</i>	19.550 ± 22.397	
<i>Elliptica elliptica</i>	10.115 ± 8.137	8.0 ± 6.6
<i>Hiatella arctica</i>	9.695 ± 8.286	16.0 ± 14.4
<i>Nephtys</i> sp.	9.455 ± 9.580	5.0 ± 4.1
<i>Pectinaria hyperborea</i>	7.058 ± 5.690	58.0 ± 41.1
<i>Macoma calcarea</i>	3.938 ± 3.085	24.0 ± 21.1
<i>Stylarioides plumosus</i>	2.585 ± 2.961	
Maldanidae	2.318 ± 1.783	95.0 ± 74.6
<i>Lepeta coeca</i>	1.003 ± 0.987	5.0 ± 4.7
Nemertini	0.618 ± 0.644	6.0 ± 5.8
<i>Scoloplos armiger</i>	0.257 ± 0.281	25.0 ± 27.5
<i>Admete couthouyi</i>	0.198 ± 0.122	9.0 ± 6.3
Cirratulidae	0.123 ± 0.106	24.0 ± 24.2
<i>Musculus laevigatus</i>	0.088 ± 0.101	4.0 ± 4.6
<i>Yoldia hyperborea</i>	0.064 ± 0.052	2.0 ± 1.6
Spionidae	0.031 ± 0.021	9.0 ± 6.7

¹ Встречаемость видов в таблицу не включена из-за скудности имеющегося материала.

44-й тип сообществ (продолжение)

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Aphroditidae, Brachidiastylis resima, Brada villosa, Buccinum elatior, Chiridota pellucida, Cylichna occulta, Dacrydium vitreum, Gammaroidea, Gammarus spp., *Halcampa arctica, Lafoea fruticosa, Leionucula bellotii, Lumbrinereis fragilis, Menigrates obtusifrons, Monobrachium parasitum, Musculus niger, Nemidia torelli, Nicania montagui, Nuculana pernula, Ophiopholis aculeata, Ophiura robusta, Orchomenella groenlandica, Perigonimus yoldiaearcticae, Philine lima, Porifera, Retusa pertenuis, Sabellidae, Terebellidae, Terebellides stroemi, Urasterias lincki.*

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	1.21 ± 5.42
Бореально-арктические	51.14 ± 5.01
Арктические	43.62 ± 24.80
Ареал неизвестен	4.03 ± 9.83

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	29.86 ± 22.88
Детритофаги	63.02 ± 24.14
Некрофаги и хищники	6.80 ± 12.59
Омнифаги	0.04 ± 1.00
Тип питания неизвестен	0.28 ± 2.64

45-й тип сообществ

Описан по 6 станциям.

Встречен в губе Палкиной на глубинах 31.7 < 34.8 < 38.0 м

Число видов — 67

Биомасса — 103.053 г/м²

Таксономическое разнообразие — 18.28 ± 4.31%

Разнообразие по Шеннону — 2.038 бит/г

Олигомиксность — 66.47 ± 5.83%

Разность олигомиксности — 11.20 ± 7.65%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Portlandia arctica</i>	67.825 ± 33.244	458.7 ± 227.5	100.0 ± 0.0
Nemertini	5.491 ± 4.213	7.3 ± 4.9	50.0 ± 20.4
<i>Macoma calcarea</i>	5.315 ± 2.661	33.3 ± 16.6	100.0 ± 0.0
<i>Pectinaria hyperborea</i>	1.950 ± 1.167	18.0 ± 10.4	83.3 ± 15.2
<i>Nephtys</i> sp.	1.829 ± 1.154	9.3 ± 5.5	66.7 ± 19.3
<i>Chaetozone setosa</i>	0.399 ± 0.206	169.3 ± 85.2	83.3 ± 15.2

45-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Scoloplos armiger</i>	0.041 ± 0.023	25.3 ± 16.5	83.3 ± 15.2
<i>Nephtys minuta</i>	0.029 ± 0.019	6.7 ± 4.8	50.0 ± 20.4
<i>Aceroides latipes</i>	0.027 ± 0.022	4.0 ± 3.3	33.3 ± 19.3
Terebellidae	0.025 ± 0.020	7.3 ± 5.7	33.3 ± 19.3
<i>Aricidea nolani</i>	0.021 ± 0.014	44.0 ± 27.5	66.7 ± 19.3
<i>Tharyx marioni</i>	0.020 ± 0.013	18.0 ± 12.0	66.7 ± 19.3
<i>Spio theeli</i>	0.006 ± 0.005	4.7 ± 3.9	33.3 ± 19.3

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Admete couthouyi, *Ampharete arctica*, *Ampharete* sp., Ampharetidae, *Arrhis phyllonyx*, *Brada* sp., *Brada villosa*, Capitellidae, *Cerianthus lloydi*, *Chiridota pelucida*, *Clinocardium ciliatum*, *Cossura longicirrata*, *Cylichna occulta*, *Diastylis glabra*, *Diastylis scorpioides*, *Diplocirrus longisetosus*, *Elliptica elliptica*, *Eteone flava*, *Eteone* sp., *Euchone analis*, *Galathowenia oculata*, *Laonice cirrata*, *Leionucula bellotii*, *Leptognathia sarsi*, *Leucon nasicooides*, *Lumbrinereis fragilis*, *Leptognathia sarsi*, *Leucon nasicooides*, *Lumbrinereis fragilis*, *Lunatia pallida*, *Lyonisia arenosa*, *Maldane sarsi*, Maldanidae, *Menesto truncatula*, *Menigrates obtusifrons*, *Milnedwasia polaris*, *Minuspio cirrifera*, *Monobrachium parasitum*, *Mya truncata*, *Ophiura robusta*, *Pandora glacialis*, *Paraonis lyra*, *Paroediceros lynceus*, *Paroediceros propinquus*, *Perigonimus yoldiaearcticae*, *Philine lima*, Phoxocephalidae, *Polydora quadrilobata*, *Pseudopolynices nanus*, *Retusa pertenuis*, Sabellidae, Spionidae, *Syrroë crenulata*, Tunicata, *Urasterias lincki*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореально-арктические	22.37 ± 12.51
Арктические	68.49 ± 18.97
Ареал неизвестен	9.26 ± 11.83

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	10.61 ± 12.57
Детритофаги	86.76 ± 13.84
Некрофаги и хищники	2.54 ± 6.42
Омнифаги	0.02 ± 0.58
Тип питания неизвестен	0.07 ± 1.08

46-й тип сообществ

Описан по 11 станциям.

Встречен в возле о. Оленьего на глубинах 16.2 < 17.6 < 19.1 м

46-й тип сообществ (продолжение)

Число видов — 91

Биомасса — 86.590 г/м²

Таксономическое разнообразие — 26.94 ± 5.50%

Разнообразие по Шеннону — 3.213 бит/г

Олигомиксность — 40.28 ± 3.05%

Разность олигомиксности — 15.35 ± 3.89%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Macoma calcarea</i>	23.165 ± 9.258	56.0 ± 20.1	100.0 ± 0.0
<i>Portlandia arctica</i>	21.131 ± 10.361	95.3 ± 47.1	100.0 ± 0.0
<i>Nephtys</i> sp.	5.111 ± 2.365	45.6 ± 20.6	72.7 ± 13.4
<i>Hiatella arctica</i>	3.634 ± 2.906	6.2 ± 4.8	27.3 ± 13.4
<i>Chiridota pellucida</i>	0.956 ± 0.928	11.3 ± 7.0	36.4 ± 14.5
Nemertini	0.867 ± 0.583	7.1 ± 3.5	54.6 ± 15.0
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	0.791 ± 0.824	8.0 ± 5.7	36.4 ± 14.5
<i>Pectinaria hyperborea</i>	0.751 ± 0.352	11.6 ± 5.5	63.6 ± 14.5
<i>Maldane sarsi</i>	0.719 ± 0.584	40.7 ± 32.6	45.5 ± 15.0
<i>Golfingia</i> sp.	0.098 ± 0.064	16.4 ± 10.7	27.3 ± 13.4
Sabellidae	0.091 ± 0.095	6.5 ± 6.9	9.1 ± 8.7
<i>Leionucula bellotii</i>	0.071 ± 0.053	6.0 ± 3.4	45.5 ± 15.0
<i>Chaetozone setosa</i>	0.067 ± 0.032	36.9 ± 18.6	72.7 ± 13.4
<i>Scoloplos armiger</i>	0.042 ± 0.020	19.3 ± 8.0	72.7 ± 13.4
<i>Polydora quadrilobata</i>	0.034 ± 0.021	25.5 ± 13.9	63.6 ± 14.5
<i>Aceroides latipes</i>	0.029 ± 0.020	5.3 ± 3.4	27.3 ± 13.4
<i>Sabellides borealis</i>	0.017 ± 0.018	11.3 ± 11.8	9.1 ± 8.7
<i>Euchone analis</i>	0.012 ± 0.010	4.2 ± 3.6	18.2 ± 11.6
<i>Ampharete arctica</i>	0.007 ± 0.008	5.8 ± 6.1	9.1 ± 8.7
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.007 ± 0.005	10.5 ± 7.9	18.2 ± 11.6
<i>Cossura longicirrata</i>	0.003 ± 0.002	4.0 ± 3.8	18.2 ± 11.6

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Admete couthouyi, *Ampelisca eschrichti*, *Ampelisca macrocephala*, *Ampharete* sp., *Ampharetidae*, *Antinoella sarsi*, *Ariadnaria borealis*, *Aricidea nolani*, *Balanus crenatus*, *Bryozoa*, *Cerianthus lloydi*, *Chaetonymphon* sp., *Clinocardium ciliatum*, *Clymenura borealis*, *Crenella decussata*, *Cylichna alba*, *Cylichna occulta*, *Diastylis scorpioides*, *Diastylis sulcata*, *Diplocirrus longisetosus*, *Dulichia* sp., *Electra pilosa*, *Elliptica elliptica*, *Eteone longa*, *Furcellaria fastigiota*, *Galathowenia*

46-й тип сообществ (продолжение)

oculata, Golfingia margaritaceum, Harmothoe imbricata, Harpinia antennaria, Hemithyris psittacea, Lamprops fuscata, Leucon nasicoides, Lunatia pallida, Lysippe labiata, Maldanidae, Mellina elisabethae, Modiolus modiolus, Molgula grifitzi, Monobrachium parasitum, Musculus laevigatus, Mya truncata, Nephthys ciliata, Nephthys coeca, Nephthys longisetosa, Nicania montagui, Ophiura robusta, Pagurus pubescens, Paroediceros lynceus, Paroediceros propinquus, Perigonimus yoldiaearcticae, Phycodrys sp., Phyllodoce groenlandica, Phyllophora sp., Pista maculata, Pleurogonium inerme, Polymastia mammilaris, Polysiphonia arctica, Polysiphonia urceolata, Porella proboscidea, Porifera, Praxillella praetermissa, Retusa pertenuis, Terebellidae, Terebellides stroemi, Tharyx marioni, Thyasira gouldi, Tyonidium pellucidum, Urasterias lincki, Verruca stroemia.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	0.24 ± 1.55
Бореально-арктические	67.36 ± 3.78
Арктические	28.30 ± 13.58
Ареал неизвестен	4.10 ± 5.98

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Автотрофные виды	2.46 ± 4.67
Сестонофаги	29.59 ± 13.76
Детритофаги	58.87 ± 14.84
Некрофаги и хищники	8.95 ± 8.61
Омнифаги	0.09 ± 0.90
Тип питания неизвестен	0.04 ± 0.60

47-й тип сообществ

Описан по 12 станциям.

Встречен в возле о. Ярославля в губе Чупе на глубинах 42.7 < 47.6 < 52.5 м

Число видов — 56

Биомасса — 31.002 г/м²

Таксономическое разнообразие — 68.52 ± 5.31%

Разнообразие по Шеннону — 3.022 бит/г

Олигомиксность — 45.61 ± 4.31%

Разность олигомиксности — 25.60 ± 5.00%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Chiridota pellucida</i>	12.897 ± 9.090	8.3 ± 5.6	100.0 ± 0.0
<i>Nephthys ciliata</i>	1.874 ± 1.108	10.5 ± 6.3	100.0 ± 0.0
<i>Pectinaria hyperborea</i>	1.677 ± 0.981	34.8 ± 20.5	100.0 ± 0.0

47-й тип сообществ (продолжение)

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Yoldia hyperborea</i>	1.368 ± 1.229	9.3 ± 6.5	100.0 ± 0.0
<i>Macoma calcarea</i>	0.459 ± 0.352	20.0 ± 16.5	100.0 ± 0.0
<i>Portlandia arctica</i>	0.262 ± 0.183	11.0 ± 7.4	100.0 ± 0.0
<i>Nuculana pernula</i>	0.251 ± 0.216	12.3 ± 9.9	75.0 ± 21.7
<i>Maldane sarsi</i>	0.080 ± 0.057	22.8 ± 15.6	100.0 ± 0.0
Cirratulidae	0.059 ± 0.045	42.8 ± 29.7	100.0 ± 0.0
<i>Scoloplos armiger</i>	0.039 ± 0.024	12.5 ± 7.5	100.0 ± 0.0
<i>Owenia fusiformis</i>	0.030 ± 0.032	10.5 ± 11.7	50.0 ± 25.0
Maldanidae	0.026 ± 0.022	13.5 ± 14.1	75.0 ± 21.7
<i>Galathowenia oculata</i>	0.020 ± 0.018	21.0 ± 17.6	75.0 ± 21.7
<i>Cossura longicirrata</i>	0.011 ± 0.009	35.0 ± 25.2	100.0 ± 0.0
<i>Nephtys malmgreni</i>	0.006 ± 0.005	6.0 ± 5.0	75.0 ± 21.7
<i>Aricidea jeffreysii</i>	0.005 ± 0.005	10.8 ± 10.5	50.0 ± 25.0
<i>Minuspio cirrifera</i>	0.003 ± 0.002	6.0 ± 3.8	100.0 ± 0.0

Виды, обилие которых ниже разрешающей способности метода сбора (4 экз./м²):

Ampharete finmarchica, *Arrhis phyllonyx*, *Arrhis* sp., *Brachidiastylis resima*, *Brada villosa*, *Caudofoveata*, *Cerianthus lloydi*, *Chaetozone setosa*, *Crenella decussata*, *Curtitoma novajasjemplensis*, *Curtitoma trevelliana*, *Cylichna alba*, *Cylichna occulta*, *Dacrydium vitreum*, *Diaphana minuta*, *Diastylis scorpioides*, *Edwardsia* sp., *Euchone analis*, *Gastropoda*, *Gersemia fruticosa*, *Golfingia margaritaceum*, *Hiatella arctica*, *Lagisca extenuata*, *Littorina obtusata*, *Monoculodes* sp., *Musculus discors*, *Musculus niger*, *Nemertini*, *Ophiura robusta*, *Panomya arctica*, *Philine lima*, *Pholoe minuta*, *Phoxocephalus holboelli*, *Retusa pertenuis*, *Stegocephaloides christianiensis*, *Stegophiura nodosa*, *Tharyx marioni*.

Биогеографический состав

Виды	Доля, %
Бореальные	3.00 ± 8.55
Бореально-арктические	24.11 ± 21.41
Арктические	18.67 ± 19.48
Ареал неизвестен	54.22 ± 24.91

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Фитофаги	0.49 ± 3.49
Сестонофаги	4.76 ± 10.65
Детритофаги	64.74 ± 23.89
Некрофаги и хищники	23.99 ± 21.35
Омнифаги	4.90 ± 10.79
Тип питания неизвестен	1.12 ± 5.26

48-й тип сообществ

Описан по 21 станции.

Встречен в Бабьем море глубинах 19.6 < 20.7 < 21.8 м

Число видов — 44

Биомасса — 16.654 г/м²

Таксономическое разнообразие — 47.13 ± 12.46%

Разнообразие по Шеннону — 2.23 бит/г

Олигомиксность — 53.42 ± 5.83%

Разность олигомиксности — -0.24 ± 6.21%

Видовой состав

Вид	Биомасса, г/м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Встречаемость, %
<i>Portlandia arctica</i>	7.428 ± 2.029	123.8 ± 30.8	100.0 ± 0.0
<i>Minuspio cirrifera</i>	4.196 ± 1.074	700.0 ± 181.4	95.2 ± 4.6
<i>Aricidea nolani</i>	0.358 ± 0.104	146.7 ± 43.8	90.5 ± 6.4
<i>Cossura longicirrata</i>	0.325 ± 0.251	150.5 ± 71.6	81.0 ± 8.6
<i>Nephtys neotena</i>	0.078 ± 0.032	90.0 ± 41.0	42.9 ± 10.8
<i>Galathowenia oculata</i>	0.067 ± 0.042	11.0 ± 5.4	52.4 ± 10.9
<i>Nephtys minuta</i>	0.056 ± 0.019	92.4 ± 34.6	28.6 ± 9.9

Виды, средняя плотность поселения которых ниже разрешающей способности орудия сбора (10 экз./м²):

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

Биогеографический состав

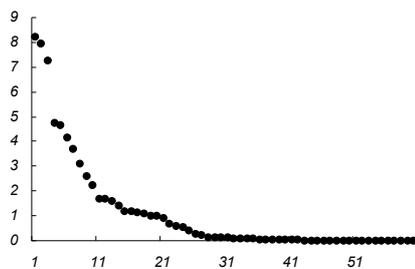
Виды	Доля, %
Бореальные	25.25 ± 9.48
Бореально-арктические	4.41 ± 4.48
Арктические	45.61 ± 10.87
Ареал неизвестен	24.57 ± 9.91

Трофическая структура

Трофическая группа	Доля, %
Сестонофаги	0.15 ± 0.84
Детритофаги	97.90 ± 3.13
Некрофаги и хищники	1.19 ± 2.37
Омнифаги	0.28 ± 1.15
Тип питания неизвестен	0.48 ± 1.10

Приложение к главе 14

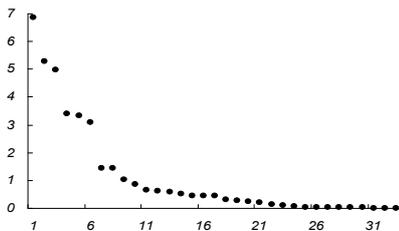
Ранговые распределения логарифмов биомасс некоторых характерных сообществ беломорского бентоса



1-й тип сообществ¹

Ломаное распределение. Группа доминант — *Ascophyllum nodosum* и *Fucus vesiculosus*. Субдоминанта — *Mytilus edulis*. Скачок биомасс между ними в 2 раза, между субдоминантой и структурной группой из 7 видов с равномерным снижением логарифма биомасс — в 12 раз. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза.

Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 13.6e^{-0.15x}$, где x здесь и далее — порядковый номер вида, $R^2 = 0.99$.

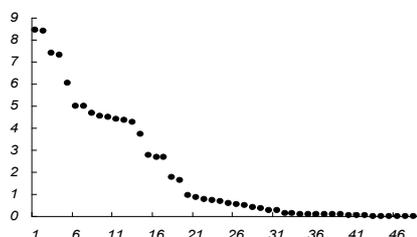


2-й тип сообществ

Ступенчатое распределение. Доминанта — *Fucus vesiculosus*. Субдоминанты — *Mytilus edulis* и *Macoma balthica*. Скачок биомасс между доминантами, субдоминантами и после них в 5 раз. Две структурные группы со скачком в 7 раз. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза.

Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 30.5x^{-1.54}$, $R^2 = 0.96$.

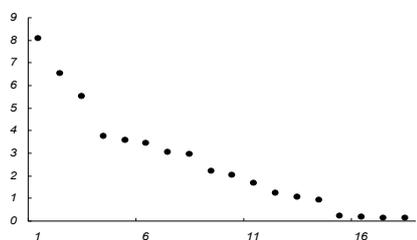
¹ Сообщества приводятся том же порядке, и с той же нумерацией, что в приложении к главе 13. На графиках по осям абсцисс — порядковый номер вида, по осям ординат — логарифм биомассы. Ошибки средних для логарифмов биомасс не нанесены, поскольку для не трансформированных данных они указаны в приложении к главе 13.



3-й тип сообществ

Ступенчатое распределение. Доминанты — *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*. Субдоминанты — *Mytilus edulis* и *F. distichus*. Скачок биомасс между ними 3 раза, после них — в 4 раза. Пять структурных групп со скачками от 2 до 3 раз. Скачок биомасс перед хвостом в 3 раза.

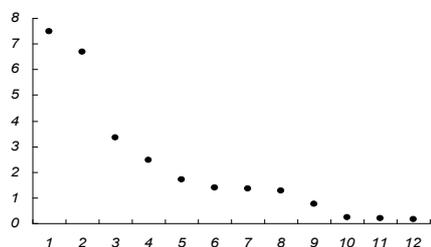
Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 1.48x^{-0.39}$, $R^2 = 0.95$.



4-й тип сообществ

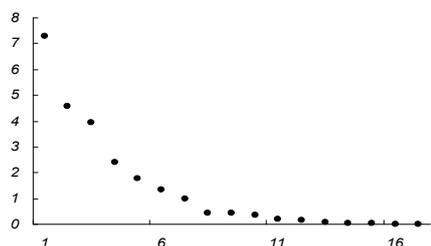
Ломаное распределение. Доминанта — *Mytilus edulis*. Скачок биомасс после нее в 5 раз. Пять структурных групп из отдельных видов и сплавным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс между ними от 2 до 6 раз. Второй отрезок состоит из 5 видов. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста:

$\ln B = 4.84 - 0.28 \ln x$, $R^2 = 0.96$.



5-й тип сообществ

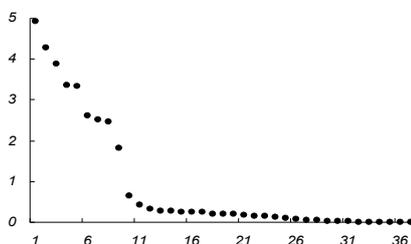
Ломано-ступенчатое распределение. Доминанта — *Mytilus edulis*. Субдоминанта — *Fucus vesiculosus*. Скачок биомасс между ними в 2 раза, после них в 29 раз. Две структурные группы. Одна с равномерным снижением логарифма биомасс, вторая — ступенька. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 12.0e^{-0.35x}$, $R^2 = 0.94$.



6-й тип сообществ

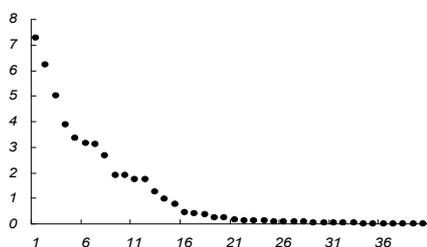
Ломаное распределение. Доминанта — *Mytilus edulis*. Субдоминанты — *Macoma balthica* и *Enteromorpha prolifera*. Скачок биомасс между ними в 15 раз, после них в 5 раз. Две структурные группы с равномерным снижением логарифма биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста:

$\ln B = 105.6e^{-0.56x}$, $R^2 = 0.98$.



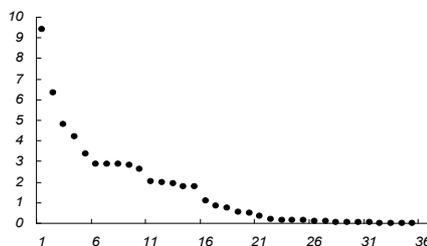
7-й тип сообществ

Ступенчатое распределение. Доминанта — *Mytilus edulis*. Скачок биомасс после нее в 2 раза. Четыре структурные группы из отдельных видов, с равномерным снижением логарифма биомасс или в форме ступенек. Скачок биомасс перед хвостом в 6 раз. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 1.28 - 0.37 \ln x$, $R^2 = 0.93$.



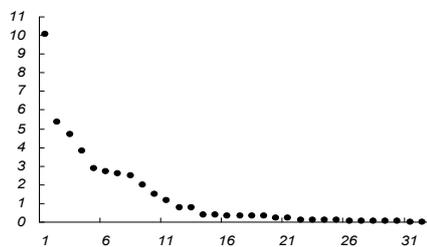
8-й тип сообществ

Ступенчатое распределение. Доминанта — *Zostera marina*. Скачок биомасс после нее в 3 раза. Шесть структурных групп из отдельных видов или в форме ступенек. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 19.7e^{-0.22x}$, $R^2 = 0.98$.



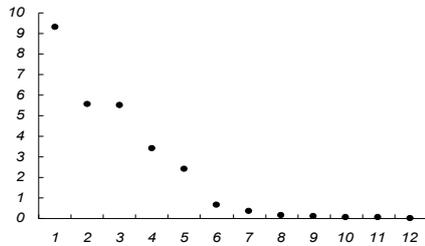
9-й тип сообществ

Ступенчатое распределение. Доминанта — *Mytilus edulis*. Субдоминанта — *Fucus vesiculosus*. Скачок биомасс между ними в 21 раз, после них в 5 раз. Четыре структурных группы из отдельных видов или в форме ступенек. Скачок биомасс перед хвостом в 3 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 120.4e^{-0.27x}$, $R^2 = 0.99$.



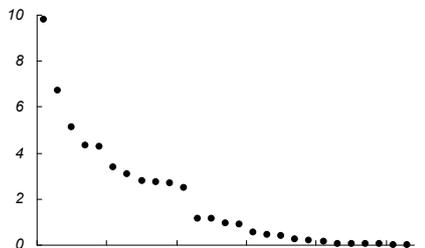
10-й тип сообществ

Ступенчатое распределение. Доминанта — *Mytilus edulis*. Скачок биомасс после нее в 108 раз. Три структурных группы с равномерным снижением логарифмов биомасс и в форме ступенек. Скачок биомасс перед хвостом в 3 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 17.2e^{-0.22x}$, $R^2 = 0.95$.



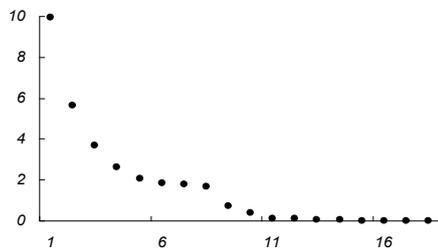
11-й тип сообществ

Ломано-ступенчатое распределение. Доминанта — *Mytilus edulis*. Субдоминанты — *Gammarus* sp. и *Balanus crenatus*. Скачок биомасс между ними в 41 раз, после них в 8 раз. Две структурные группы с равномерным снижением логарифмов биомасс и в форме ступеньки. Скачок биомасс перед хвостом в 11 раз. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 63.2e^{-0.74x}$, $R^2 = 0.88$.



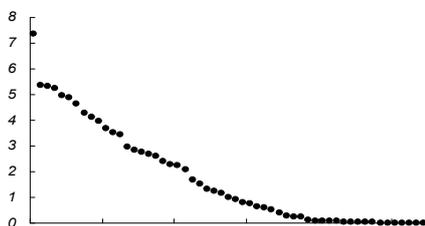
12-й тип сообществ

Ступенчатое распределение. Доминанта — *Mytilus edulis*. Субдоминанта — *Balanus crenatus*. Скачок биомасс между ними в 22 раз, после них в 5 раз. Четыре структурные группы из отдельных видов и в форме ступенек. Скачок биомасс перед хвостом в 5 раз. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 252.8e^{-0.37x}$, $R^2 = 0.91$.



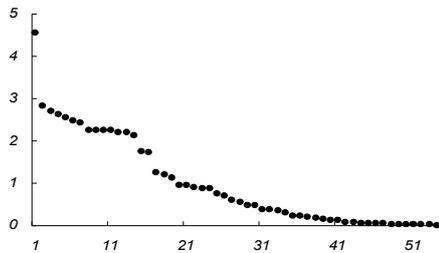
13-й тип сообществ

Ступенчатое распределение. Доминанта — *Mytilus edulis*. Субдоминанта — *Allita virens*. Скачок биомасс между ними в 75 раз, после них в 7 раз. Три структурные группы из отдельных видов и в форме ступеньки. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 45.1e^{-0.51x}$, $R^2 = 0.98$.



14-й тип сообществ

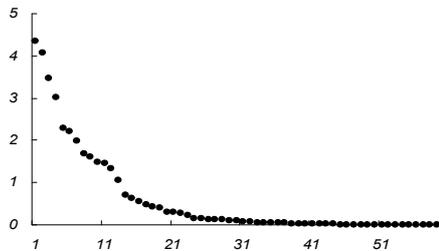
Ломаное распределение. Доминанта — *Mytilus edulis*. Скачок биомасс после нее в 7 раз. Четыре структурные группы с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 506.0e^{-0.21x}$, $R^2 = 0.98$.



15-й тип сообществ

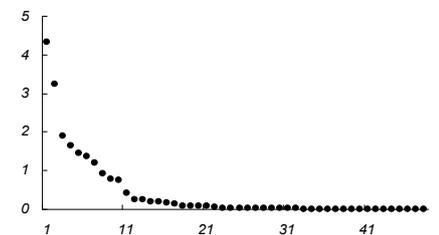
Ломано-ступенчатое распределение. Доминанта — *Halichondria panicea*. Скачок биомасс после нее в 6 раз. Четыре структурные группы с равномерным снижением логарифмов биомасс и в форме ступенек. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста:

$$\ln B = 16.2e^{-0.12x}, R^2 = 0.98.$$



16-й тип сообществ

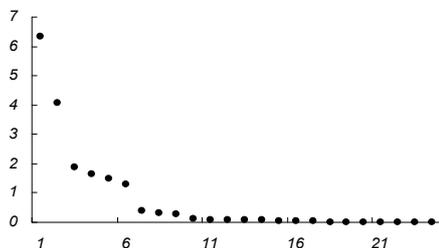
Показательное распределение. Доминирование не выражено. Две структурные группы с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция распределения: $\ln B = 5.3e^{-0.14x}$, $R^2 = 0.99$.



17-й тип сообществ

Ломаное распределение. Доминанта — *Serripes groenlandicus*, субдоминанта — *Pectinaria hyperborea*. Скачок биомасс между ними в 3 раза, после них в 4 раза. Одна структурная группа с плавным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста:

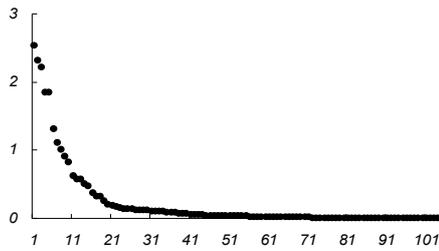
$$\ln B = 1.3e^{-0.14x}, R^2 = 0.98.1$$



18-й тип сообществ

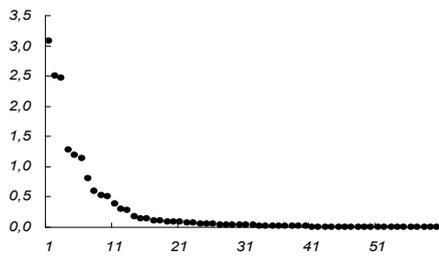
Ступенчатое распределение. Доминанта — *Macoma balthica*, субдоминанта — *Mya arenaria*. Скачок биомасс между ними в 10 раз, после них в 10 раз. Одна структурная группа в форме ступеньки. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста:

$$\ln B = 3.8e^{-0.32x}, R^2 = 0.97.$$



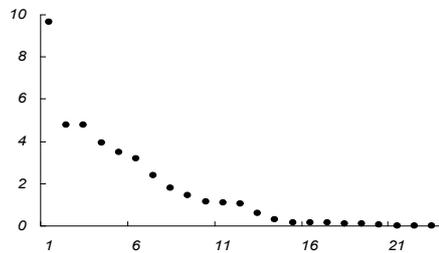
19-й тип сообществ

Ломано-ступенчатое распределение. Доминирование не выражено. Две структурные группы в форме ступеньки и с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 1.1e^{-0.07x}$, $R^2 = 0.99$.



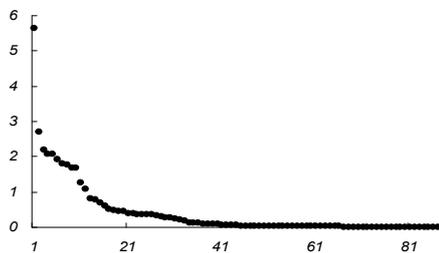
20-й тип сообществ

Ступенчатое распределение. Доминанта — *Macoma calcarea*, субдоминанты — *Portlandia arctica*, *Nephtys* sp. Скачок биомасс между ними в 2 раза, после них в 4 раза. Четыре структурных группы с плавным снижением логарифмов биомасс и в форме ступенек. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 1.1e^{-0.12x}$, $R^2 = 0.99$.



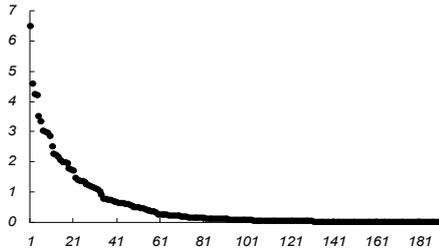
21-й тип сообществ

Ломано-ступенчатое распределение. Доминанта — *Mytilus edulis*. Скачок биомасс после нее в 132 раза. Три структурные группы с плавным снижением логарифмов биомасс и в форме ступенек. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Снижение логарифма биомасс в хвосте не может быть описано элементарными функциями.



24-й тип сообществ

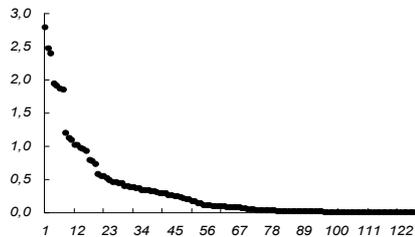
Ступенчатое распределение. Доминанта — *Mytilus edulis*. Скачок биомасс после нее в 20 раз. Две структурные группы из отдельного вида и с плавным снижением логарифмов биомасс и в форме ступенек. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 2.6e^{-0.08x}$, $R^2 = 0.98$.



25-й тип сообществ

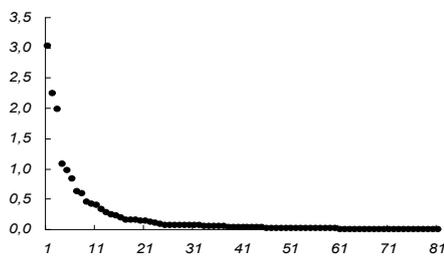
Распределение, близкое к показательному. Доминанта — *Modiolus modiolus*, субдоминанты — *Verruca stroemia*, *Chlamys islandica*, *Balanus crenatus*. Скачок биомасс между ними в 7 раз. Структурные группы не выделяются. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста:

$$\ln B = 3.6e^{-0.04x}, R^2 = 0.99.$$



26-й тип сообществ

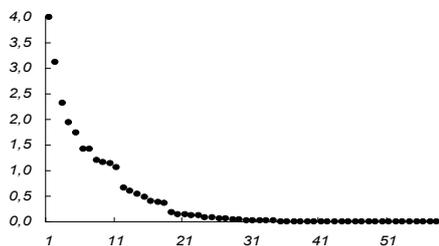
Ломаное распределение. Доминирование не выражено. Две структурные группы с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 2.4e^{-0.06x}$, $R^2 = 0.99$.



27-й тип сообществ

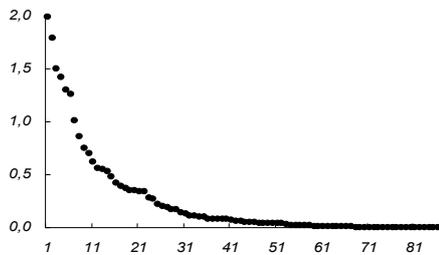
Ломаное распределение. Доминирование не выражено. Две структурные группы из одиночного вида и с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 3 раза. Аппроксимирующая функция хвоста:

$$\ln B = 0.8e^{-0.08x}, R^2 = 0.98.$$



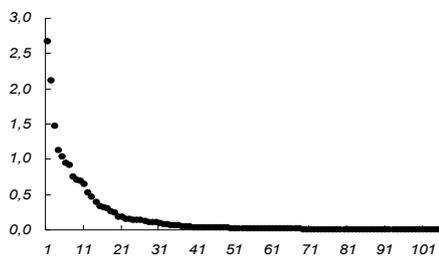
28-й тип сообществ

Показательное распределение. Доминирование не выражено. Три структурные группы из одиночного вида и с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция распределения: $\ln B = 3.9e^{-0.16x}$, $R^2 = 0.99$.



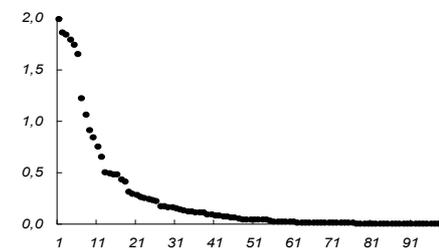
29-й тип сообществ

Показательное распределение. Доминирование не выражено. Структурные группы не выделяются. Аппроксимирующая функция распределения: $\ln B = 2.0e^{-0.08x}$, $R^2 = 0.99$.



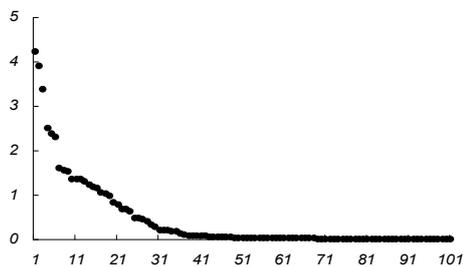
30-й тип сообществ

Ломаное распределение. Доминирование не выражено. Четыре структурных группы из отдельных видов и равномерного снижения логарифмов биомасс из 14 видов (аппроксимирующая функция $\ln B = 2.2 - 0.7 \ln x$; $R^2 = 0.98$). Скачка биомасс перед хвостом нет. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 0.5e^{-0.06x}$, $R^2 = 0.99$.



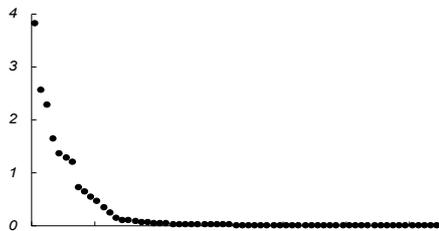
31-й тип сообществ

Ломаное распределение. Доминирование не выражено. Две структурные группы с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачка биомасс перед хвостом нет. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 1.7e^{-0.08x}$, $R^2 = 0.99$.



32-й тип сообществ

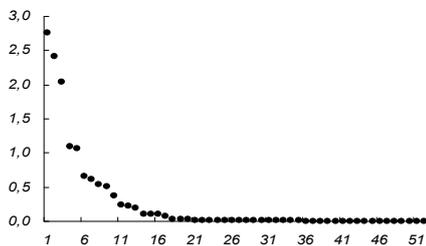
Показательное распределение. Доминирование не выражено. Четыре структурных группы с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачка биомасс перед хвостом нет. Аппроксимирующая функция распределения: $\ln B = 3.1e^{-0.08x}$, $R^2 = 0.99$.



33-й тип сообществ

Ломаное распределение. Доминанта *Portlandia arctica*. Скачок биомасс после нее в 4 раза. Две структурные группы из отдельного вида и с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста:

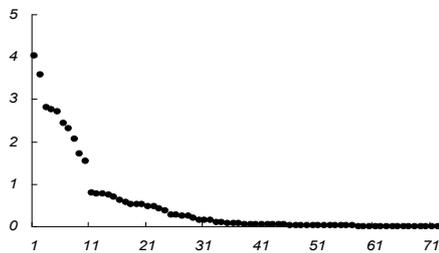
$$\ln B = 1054.7e^{-3.31x}, R^2 = 0.98.$$



34-й тип сообществ

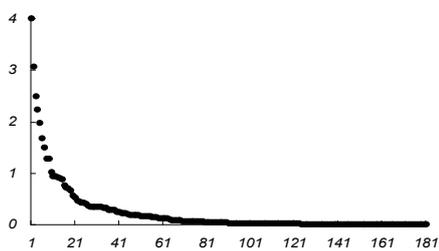
Ломаное распределение. Доминирование не выражено. Три структурные группы с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста:

$$\ln B = 236.2x^{-2.93}, R^2 = 0.96.$$



35-й тип сообществ

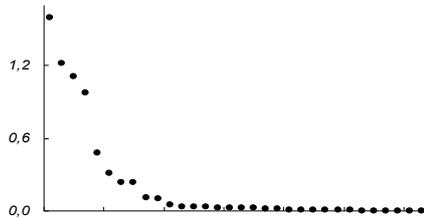
Ломаное распределение. Доминирование не выражено. Три структурные группы с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 3 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 3.4e^{-0.10x}$, $R^2 = 0.99$.



36-й тип сообществ

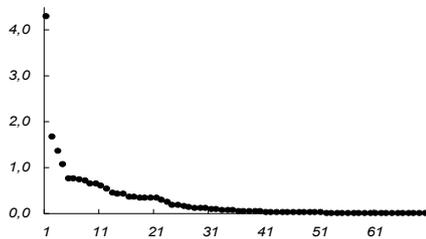
Ломаное распределение. Доминирование не выражено. Две структурные группы из отдельных видов. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста:

$$\ln B = 1.3e^{-0.04x}, R^2 = 0.99.$$



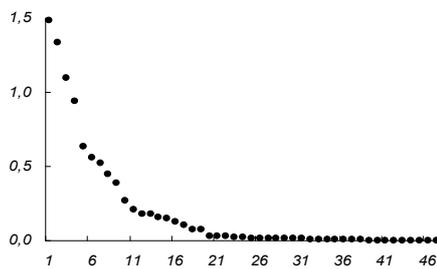
37-й тип сообществ

Ломаное распределение. Доминирование не выражено. Две структурные группы из отдельного вида и с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 3 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 0.7.2e^{-0.20x}$, $R^2 = 0.96$.



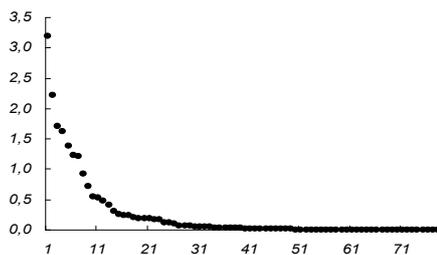
38-й тип сообществ

Ломаное распределение. Доминанта *Modiolus modiolus*. После нее скачок биомасс в 17 раз. Структурная группа с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция распределения: $\ln B = 1.8e^{-0.10x}$, $R^2 = 0.99$.



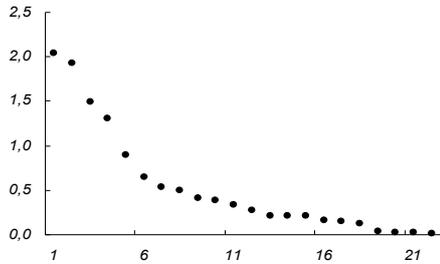
39-й тип сообществ

Показательное распределение. Доминирование не выражено. Структурные группы не выделяются. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 1.4e^{-0.16x}$, $R^2 = 0.98$.



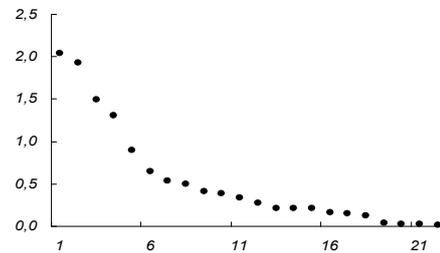
40-й тип сообществ

Показательное распределение. Доминирование не выражено. Три структурные группы из отдельных видов и с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция распределения: $\ln B = 1.3e^{-0.11x}$, $R^2 = 0.99$.



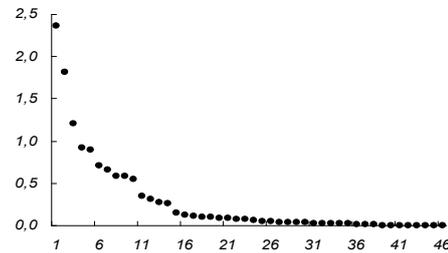
41-й тип сообществ

Ломаное распределение. Доминирование не выражено. Две структурные группы с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция распределения: $\ln B = 1.6 - 0.5 \ln(x)$, $R^2 = 0.98$.



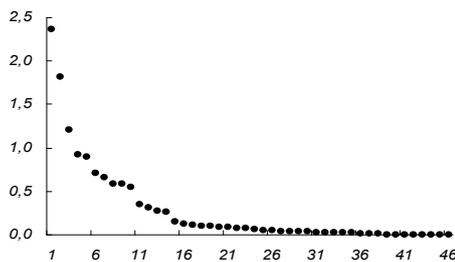
42-й тип сообществ

Ломаное распределение. Доминирование не выражено. Две структурные группы с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция распределения: $\ln B = 1.6 - 0.5 \ln(x)$, $R^2 = 0.98$.



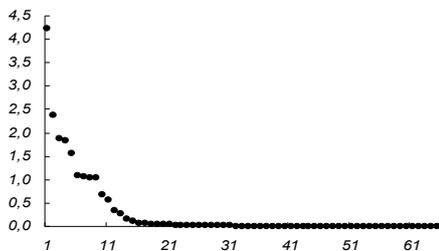
43-й тип сообществ

Показательное распределение. Доминирование не выражено. Три структурные группы из отдельных видов. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция распределения: $\ln B = 2.2e^{-0.15x}$, $R^2 = 0.97$.



44-й тип сообществ

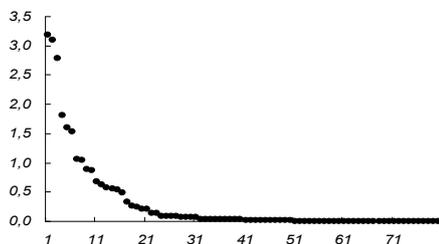
Ломано-ступенчатое распределение. Доминирование не выражено. Пять структурные группы с равномерным снижением логарифмов биомасс и в виде ступенек. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста: $\ln B = 11.7e^{-0.17x}$, $R^2 = 0.99$.



45-й тип сообществ

Ступенчатое распределение. Доминанта *Portlandia arctica*. После нее скачок биомасс в 7 раз. Четыре структурные группы из отдельных видов и в виде ступенек. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста:

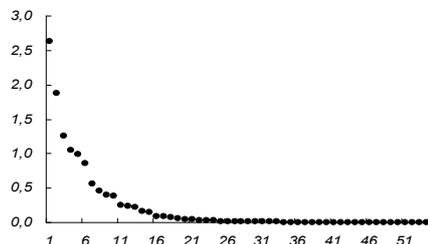
$$\ln B = 1512.2e^{-3.43x}, R^2 = 0.99.$$



46-й тип сообществ

Ломаное распределение. Доминирование не выражено. Три структурные группы с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста:

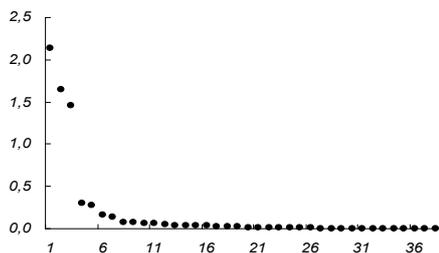
$$\ln B = 1.3e^{-0.09x}, R^2 = 0.98.$$



47-й тип сообществ

Ломаное распределение. Доминирование не выражено. Три структурные группы из отдельных видов и с равномерным снижением логарифмов биомасс. Скачок биомасс перед хвостом в 2 раза. Аппроксимирующая функция хвоста:

$$\ln B = 1590.9e^{-3.56x}, R^2 = 0.97.$$



48-й тип сообществ

Ломаное распределение. Доминирование не выражено. Две структурные группы. Скачок биомасс перед хвостом в 9 раз. Аппроксимирующая функция хвоста:

$$\ln B = 0.22e^{-0.12x}, R^2 = 0.94.$$

Приложение к главе 16

История формирования Балтийского моря в голоцене

История Белого моря в голоцене неразрывно связана со всеми климатическими и геологическими процессами, протекавшими в это время в пределах Балтийского кристаллического щита. В силу ряда обстоятельств Балтийское море изучено в этом отношении гораздо лучше Белого. Все это привело к тому, что во многих биологических работах авторы совершенно необоснованно применяют к Белому морю выводы, полученные для Балтики. Кроме того, в некоторых случаях несовпадающие по времени стадии развития этих морей получили одинаковые названия. Это послужило причиной дополнительной путаницы.

Привожу в данном Приложении краткое описание этапов развития Балтийского моря с целью оказать Читателю помощь в сравнении синхронных, но различных событий, имевших место в истории этих двух морей.

Аллерёд

Во время этой климатической фазы на месте нынешней Балтики располагалось обширное пресноводное озеро, охватывавшее всю ее центральную часть и акваторию современного Финского залива. При этом Ботнический залив был полностью скрыт ледником (Квасов, 1975). Сток этого озера проходил в том месте, где теперь находятся Датские проливы.

Молодой дриас

В начале этой фазы на месте Балтийского моря оставалось пресноводное ледниковое озеро, уровень которого постепенно падал и к концу ее сравнивался с уровнем Мирового океана (Квасов, 1975). Изучение ленточных глин позволило датировать это событие с небывалой точностью: 8213 год до новой эры (Nilsson, 1968, 1970), т. е. около 10 тыс. лет назад, что и отвечает концу молодого дриаса. Это привело к тому, что сток из ледникового озера сменился водообменом с Северным морем, и озеро стало осолоняться. Около 200 лет понадобилось для того, чтобы морские воды достигли района, где ныне располагается Стокгольм, а еще приблизительно через 100 лет — современной южной Финляндии (Donner, 1971). Впрочем, как отмечает Д. Д. Квасов (1975), соленость возникшего водоема была крайне низкой и во многих местах не превышала 1–2‰.

Сформировавшийся водоем получил название *Йольдиева моря*. Название это до чрезвычайности неудачно, что отмечает и Д. Д. Квасов (1975). Он указывает, что двустворчатый моллюск *Yoldia arctica* (современное название *Portlandia arctica*) никогда не проникал в море, названное его именем. Он отмечен лишь на месте Средне-Шведского пролива и в районе Стокгольма, где обитал не более 100 лет (De Geer, 1896). При этом определения портландий из названных отложений, скорее всего, неверны. Во всяком случае П. М. Долуханов (1969) на рис. 4 своей работы, который назван: «Основные моллюски Балтики», под названием *Portlandia (Yoldia) arctica* приводит изображение *P. aestuariorum*. Впрочем, именно этот вид и следует ожидать в

сильно опресненном Йольдиевом море. Утверждение же этого автора на с. 27 упомянутого труда, что *Yoldia arctica* — чаще всего встречающийся в отложениях этого водоема моллюск, несомненно, ошибочно.

Помимо этого португалия уже около ста лет не носит имя йольдии, что вводит многих в заблуждение относительно того, по названию какого именно моллюска именовано море, а то обстоятельство, что бывшая *Yoldia arctica* и *Y. hyperborea* — морские формы и не могут встречаться ни в пресных, ни в солоноватых водах, создает впечатление, будто Йольдиево море было достаточно соленым водоемом. Это привело к созданию ряда фантастических фаунистических гипотез, которые и до сих пор бытуют в литературе.

Пребореаль

В течение этой климатической фазы тектоническое поднятие в районе Балтийского моря привело к тому, что его сообщение с Северным морем вновь прервалось, и на его месте возникло пресноводное озеро, называемое *Анциловым* (Квасов, 1975). Сток из него проходил по двум несуществующим ныне рекам. Одна из них протекала на месте Средне-Шведского пролива, а другая — через современный пролив Большой Бельт (Квасов, 1975). Анциловое озеро охватывало всю современную акваторию Балтики и Ладожского озера.

Бореаль

В течение первой половины этой климатической фазы сохранялось Анциловое озеро, однако в ее середине установилось соединение Балтийского моря с Северным (Квасов, 1975). Возникший в результате этого водоем получил название *Мастоглойевого моря*. Соленость его была выше, чем в современной Балтике (Квасов, 1975).

Атлантика

Во времена климатического оптимума голоцена Мастоглойево море сменилось *Литториновым*. Этот водоем не имеет ничего общего с литториновой трансгрессией в Белом море, которая имела место за 3000 лет до этого, что создает дополнительную путаницу в фаунистических построениях. Соленость Литторинового моря так же, как и предшествовавшего ему Мастоглойевого, была выше, чем в современном Балтийском море (Квасов, 1975), хотя и не достигала океанической. Это море практически вписывалось в современную береговую линию Балтики, а Ладожское озеро уже тогда представляло собой вполне самостоятельный пресноводный водоем (Квасов, 1975).

Суббореаль

В первую половину этой фазы на акватории Балтики продолжало существовать Литториновое море, однако приблизительно в ее середине в результате изостатических движений водообмен с Северным морем ухудшился, что привело к снижению солености Литторинового моря и превращению его в *Лимнеевое*, которое уже можно считать современной Балтикой (Квасов, 1975).

Субатлантика

Существенных изменений по сравнению с предыдущей климатической фазой в Балтийском море не отмечено.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- А. В.** Бълое море. / Ф. А. Брокгаузъ, И. А. Ефронъ (изд.) Энциклопедическій словарь. Т. 5. — СПб: Типо-литографія И. А. Ефрона. **1891**. С. 213–216.
- Абрамова С. А., Давыдова Н. Н., Квасов Д. Д.** О восточных пределах распространения пребореального Йольдиего моря. // *Baltica*. Т. 3. **1967**. С. 11–12.
- Авилов И. К.** Мощностъ современных осадков и послеледниковая история Белого моря. // *Тр. Гос. океаногр. ин-та*. Вып. 31. **1956**. С. 5–57.
- Агатова А. И., Лапина Н. М., Торгунова Н. И.** Органическое вещество Белого моря. / И. А. Немировская (ред.) Система Белого моря. Т. 2. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. — М.: Научный мир. **2012**. С. 492–548.
- Агатова А. И., Торгунова Н. И.** Количество и биохимический состав органического вещества в водной толще Кандалакшского залива. // *Океанология*. **1998**, Т. 38, № 5. С. 673–677.
- Адров М. М.** К гидрологии Кандалакшской впадины / Океанографические исследования в европейском бассейне Северного Ледовитого океана. // *Тр. ПИНРО*. Т. 27. — Л., **1970**. С. 101–113.
- Айзатуллин Т. А., Лебедев В. Л., Хайлов К. М.** Океан. Фронты, дисперсия, жизнь. — Л.: Гидрометеиздат. **1984**. 192 с.
- Алексеева Я. И., Лайус Д. Л., Крайковский А. В., Лайус Ю. А.** «Лотерейный промысел»: сельдяные ловли в Белом и Баренцевом морях. / Ю. А. Лайус, Д. Л. Лайус (ред.) «Море – наше поле»: Количественные данные о рыбных промыслах Белого и Баренцева морей, XVII – начало XX в. — СПб.: Изд. Европейск. Ун-та в СПб. **2010**. С. 80–111.
- Альтшулер В. М., Сустанов Ю. В., Казакова Ю. М.** К энергетическому и водному обмену между Белым и Баренцевым морями. / Океанографические исследования в европейском бассейне Северного Ледовитого океана // *Тр. ПИНРО*. Т. 27. **1970**. С. 114–118.
- Андряшев А. П.** Некоторые добавления к системе вертикальной зональности морской донной фауны. // Гидробиологические и биогеографические исследования шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. — Л., **1974**. С. 6–7.
- Анисимова Н. А.** Морские ванны губы Чупы Кандалакшского залива Белого моря. / В. Е. Джус, Н. А. Пахомова, А. Ф. Федоров (ред.) Подводные биологические исследования. — Апатиты: КФ АН СССР. **1982**. С. 435–456.
- Ансберг Е. А., Знаменская О. М.** О морских отложениях на водоразделе рек Тосно и Саблинка. // *Докл. АН СССР*. Т. 30. № 9. **1941**. С. 822–823.
- Анцулевич А. Е.** Об эндемизме беломорской фауны гидроидов и связи между фаунами Белого и Баренцева морей. / А. Д. Наумов, В. В. Федяков (ред.) Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. // *Тр. Зоол. ин-та*. Т. 233. — Л., **1991**. С. 35–43.
- Анцулевич А. Е.** Автореф. дис... докт. биол. наук. — СПб. **2012**. 36 с.
- Анцулевич А. Е.** Hydrozoa (гидроиды и гидромедузы) морей России. — СПб. СПб Гос. ун-тет. **2015**. 860 с.
- Апухтин Н. И., Экман И. М., Яковлева С. В.** Новые доказательства существования позднеледникового Беломорско-Балтийского пролива на Онежском-Ладожском перешейке. // *Baltica*. № 2. **1965**. С. 9–114.
- Аржанова Н. В., Грузевич А. К., Сапожников В. В.** Гидрохимические условия в Белом море летом 1991 г. / В. В. Сапожников. (ред.) Комплексные исследования экосистемы Белого моря. — М., **1994**. С. 25–52.

- Арманд А. Д., Арманд Н. Н., Граве М. К., Евзеров В. Я., Лебедева Р. М.** Сводная стратиграфическая схема четвертичных (антропогенных) отложений Кольского полуострова в свете новейших данных. / Граве М. К., Кошечкин Б. И. (ред.) Основные проблемы геоморфологии и стратиграфии антропогена Кольского полуострова. К VIII конгрессу INQUA (Франция, 1969). — Л. **1969а**. С. 7–24.
- Арманд А. Д., Гунова В. С., Лебедева Р. М.** Стадия Сальпаусселькя и позднеледниковые морские проливы на юго-западе Мурманской области. / Граве М. К., Кошечкин Б. И. (ред.) Основные проблемы геоморфологии и стратиграфии антропогена Кольского полуострова. К VIII конгрессу INQUA (Франция, 1969). — Л. **1969б**. С. 86–95.
- Арманд А. Д., Самсонова Л. Я.** Морские отложения и голоценовая тектоника района Кандалакши. / Граве М. К., Кошечкин Б. И. (ред.) Основные проблемы геоморфологии и стратиграфии антропогена Кольского полуострова. К VIII конгрессу INQUA (Франция, 1969). — Л. **1969**. С. 96–111.
- Арсеньева Н. Я.** Белое море. / Большая советская энциклопедия. Изд. 3. Т. 31. — М.: Советская энциклопедия. 1970. С. 121–122.
- Артюх О. Л., Любина О. С.** Фауна донных ракообразных (Crustacea) восточной части Баренцева моря: состав и количественное распределение. / Материалы научной конференции, посвященной 70-летию Беломорской биологической станции МГУ — М.: Гриф и К, **2008**. С. 47–52.
- Бабков А. И.** Гидрологическая характеристика Восточно-Сибирского моря. / А. Н. Голиков (ред.) Экосистемы и фауна Чаунской губы и сопредельных вод Восточно-Сибирского моря. // *Исследования фауны морей*. 48 (56) — СПб., **1994**. С. 4–16.
- Бабков А. И.** Гидрологические характеристики основных районов Белого моря. / Гидрология Белого моря. — СПб. **1998**. С. 8–49.
- Бабков А. И., Голиков А. Н.** Гидробиокомплексы Белого моря. — Л., **1984**. 103 с.
- Багавеева Э. В.** Биогеографический и биотопический анализ многощетинковых червей обрастания Северо-Западной части Японского моря // *Биол. моря*. № 1. **1986**. С. 9–15.
- Багавеева Э. В.** Многощетинковые черви обрастания судов портового и прибрежного плавания в Северо-Западной части Японского моря // *Биол. моря*. № 3. **1988**. С. 22–26.
- Балацкий Е. В.** Ментальные контуры, стратификация общества и цивилизационные волны. // Вестник РАН. Т. 78, № 8. **2008**. С. 712–725.
- Балуев А. С., Журавлев В. А.** Геологическое строение и тектоническая эволюция дочетвертичного ложа Белого моря и прилегающих территорий. / Система Белого моря. Т. 4. Процессы осадкообразования, геология и история. — М. «Научный мир». **2017**. С. 16–84.
- Барышев И. А., Брызгалов В. А., Дружинин П. В., Здоровеннов Р. Э.** и др. Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов. Н. Н. Филатов, А. Ю. Тержевик А. Ю. (ред.) — Петрозаводск: КарНЦ РАН. **2007**. 213 с.
- Бек Т. А.** Трофическая структура прибрежного сообщества Белого моря. // Труды ББС МГУ. Т. 7. Биологические ресурсы Белого моря. **1990**. С. 55–70.
- Бек Т. А.** Общая характеристика литорали / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1.— СПб. **1995**. С. 197–212.

- Бек Т. А., Бурковский И. В., Столяров А. П.** Беспозвоночные в трофических сетях прибрежной экосистемы Белого моря (на примере губы Грязной) // *Океанология*. Т. 46, № 1. **2006**. С. 69–77.
- Бек Т. А., Колбасов Г. А., Соколов К. В.** Экосистема Белого моря как развязка массопотоков суша – океан. / Вековые изменения морских экосистем Арктики: Климат, морской перигляциал, биопродуктивность. — Апатиты: «Изд. КНЦ РАН» **2001**. С. 71–81.
- Беклемишев К. В., Валовая Н. А., Иванова В. Л., Майер Е. М., Пантюлин А. Н., Семенова Н. Л., Сергеева О. М.** Биологическая структура Белого моря. Новые представления об океанографической и биологической структуре Белого моря. // *Докл. АН СССР*. Т. 224, № 1. **1975**. С. 209–211.
- Беклемишев К. В., Пантюлин А. Н., Семенова Н. Л., Щербаков Ф. А.** О совпадении границ водных масс и донных осадков в Кандалакшском заливе Белого моря. // *Докл. АН СССР*. Т. 235, № 2. **1977**. С. 483–486.
- Беклемишев К. В., Пантюлин А. Н., Семенова Н. Л.** Биологическая структура Белого моря. II. Новые данные о вертикальной зональности Белого моря. // *Тр. Беломорск. биол. ст.* Вып. 5. **1980**. С. 20–28.
- Беклемишев К. В., Семенова Н. Л.** Географические и эдафические факторы в распределении беломорского бентоса. / А. Н. Голиков (ред.) Закономерности распределения и экологии прибрежных биоценозов. — Л.: Наука. **1978**. С. 91–93.
- Берг Л. С.** Фауны, географические аспекты и географические зоны. // *Известия Всесоюзного географического общества*. Т. 77, вып. 3. **1945**. С. 5–18.
- Берг Л. С., Богданов А. С., Кожин Н. И., Расс, Т. С.** (ред.) Промысловые рыбы СССР. Описания рыб (текст к атласу цветных рисунков рыб). — [М.]: Пищепромиздат. **1949**. 788 с.
- Бергер В. Я.** Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. — Л.: Наука. **1986**. 214 с.
- Бергер В. Я.** Продукционный потенциал Белого моря. // *Исследования фауны морей*. 60 (68). — СПб. **2007**. 292 с.
- Бергер В. Я., Наумов А. Д.** История освоения и изучения Белого моря. / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. — СПб. **1995**. С. 7–40.
- Бергер В. Я., Наумов А. Д.** Соленостные адаптации и батиметрическое распределение двустворчатых моллюсков *Portlandia arctica* и *Nuculana pernula* в Белом море. // *Биология моря*. Т. 27, № 5. **2001**. С. 352–356.
- Бергер В. Я., Наумов А. Д., Бабков А. И.** Зависимость обилия и разнообразия морского бентоса от солености среды. // *Биология моря*. Т. 21, № 1. **1995**. С. 45–50.
- Бергер В. Я., Наумов А. Д., Сухотин А. А.** Заключение. / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. // *Исследования фауны морей*. 42 (50). Часть 2. — СПб.: ЗИН РАН. **1995**. С. 207–214.
- Бергер В. Я., Наумов А. Д., Сухотин А. А.** Заключение. / В. Я. Бергер (ред.) Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. // *Исследования фауны морей*. 69 (77). — СПб.: ЗИН РАН. **2012**. С. 320–331.
- Бердников С. В., Цыганкова А. Е.** Математическое моделирование влияния гидробиологических и литодинамических процессов на перенос и накопление химических соединений в Белом море. // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей северо-европейского бассейна. Вып. 2. — Апатиты. **2007**. С. 334–80.
- Березина Н. А.** Гидробиология. — М.: Легкая и пищевая промышленность. **1984**. 360 с.
- Бернштам Т. А.** Поморы. — Л.: Наука. **1978**. 176 с.

- Бернштам Т. А.** Русская народная культура поморья в XIX – начале XX в. — Л.: Наука. **1983.** 233 с.
- Бигелой Г. Б., Эдмонсон В. Т.** Морские ветровые волны и прибой. — М.: Изд-во иностранной литературы. **1951.** 212 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология. Особи, популяции и сообщества. — М.: Мир. **1989.** Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
- Биологический энциклопедический словарь.** — М.: Советская энциклопедия. **1986.** 832 с.
- Бискэ Г. С.** Четвертичные отложения и геоморфология Карелии. — Петрозаводск. **1959.** 308 с.
- Бобров Ю. А., Максимов М. П., Савинов В. М.** Первичная продукция фитопланктона. / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. — СПб. **1995.** С. 92–114.
- Богуславъ И.** Взглядъ на бѣломорскіе промыслы и предположенія объ ихъ устройствѣ. // *Труды Императорскаго Вольнаго экономическаго общества за 1846 г.* Ч. 1. **1846.** С. 260–280. (Цит по: Бергер, 2007; Алексеева и др., 2010).
- Большая российская энциклопедия.** Т. 9. — М.: Большая российская энциклопедия. **2007.** С. 236.
- Большая советская энциклопедия.** Изд. 3. Т. 30. — М.: Советская энциклопедия. **1978.** С. 286.
- Борзенкова И. И.** Изменение климата в кайнозое. — СПб. **1992.** 248 с.
- Броцкая В. А., Жданова Н. Н., Семенова Н. Л.** Донная фауна Великой салмы и прилежащих районов Кандалакшского залива Белого моря. // *Тр. Канд. гос. заповедника.* Вып. 4; *Тр. Беломорской биол. станции МГУ.* Т. 2. **1963.** С. 159–182.
- Броцкая В. А., Зенкевич, Л. А.** Количественный учет донной фауны Баренцева моря. // *Труды ВНИРО.* Т. 4. **1939.** С. 5–127.
- Брусиловский Ю. В., Ивашенко А. Н., Балувев А. С., Журавлев В. А.** Магнитное поле Центрального бассейна Белого моря и пролива Горло / Система Белого моря. Т. 4. Процессы осадкообразования, геология и история. — М. «Научный мир». **2017.** С. 149–157.
- Бурковский И. В.** Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ (на примере беломорской песчаной литорали). — М.: МГУ. **1992.** 208 с.
- Бурковский И. В.** Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. — М.: Т-во научных изданий КМК. **2006.** 285 с.
- Бурковский И. В., Колобов М. Ю., Бурковский И. В., Столяров А. П.** Беспозвоночные в трофических сетях Ченореченской эстуарной системы (Кандалакшский залив Белого моря). // *Труды Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова.* Т. 10. — М. **2006.** С. 9–18.
- Бурковский, И. В., Столяров А. П.** Пространственно-временная организация солевого марша в Белом море. // *Вестник МГУ.* **2001.** Сер. 16 (Биология) № 1. С. 34–41.
- Буяновский А. И.** Морфологическая изменчивость раковины мидии *Mytilus trossulus* (Gould) в зависимости от условий обитания. // *Ruthenica.* Т. 2, № 2. **1992.** С. 105–110.
- Буяновский А. И.** К видовой принадлежности мидий рода *Mytilus* (Bivalvia, Mytilidae) у побережья Канады и в Балтийском море. // *Ruthenica.* Т. 12, № 1. **2002.** С. 85–88.
- Вадзинский, Р. Н.** Справочник по вероятностным распределениям. — Л.: Наука. **2001.** 295 с.
- Валло К.** Общая география морей. — М.–Л.: Гос. Учебно-педагогическое изд. Мин. просвещения РСФСР. **1948.** 492 с.

- Величко А. А., Фаустова М. А., Писарева В. В., Карпухина Н. В.** Реконструкция ледникового покрова и окружающих ландшафтов в интервале от максимума похолодания и до начала голоцена. / Система Белого моря. Т. 4. Процессы осадкообразования, геология и история. — М. «Научный мир». **2017**. С. 201–222.
- Вехов Н. В.** Восстановление зарослей zostеры в Белом море // Биология Белого моря. Тр. Беломорской биол. станции МГУ. Т. № 3. — М., **1970**. С. 149–153.
- Виноградов Г. А.** Осмотическая регуляция некоторых ледниковых реликтовых ракообразных в связи с особенностями их экологии и происхождения. // *Исследования фауны морей*. 17 (25). Бергер В. Я., Хлебович В. В. (ред.) Соленостные адаптации водных организмов. **1976**. С. 167–209.
- Вирина Э. М.** Характеристика загрязненности вод Двинского залива в 1987–1991 гг. / Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. — Петрозаводск. **1992**. С. 58–59.
- Возжинская В. Б.** Донные макрофиты Белого моря. — М.: Наука. **1986**. 192 с.
- Возжинская В. Б., Коренников С. П., Пронина О. А.** Макрофитобентос. / В. Я. Бергер (ред.) // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. — СПб. **1995**. С. 142–188.
- Воробьев В. П.** Бентос Азовского моря. — Симферополь.: Крымиздат. **1949**. 278 с.
- Герценштейн С. М.** Материалы к фауне Мурманского берега и Бълага моря. I. Моллюски. // *Тр. СПб о-ва естествоисп.* Т. 16, вып. 2. **1885**. С. 635–814.
- Говберг Л. И.** Распределение моллюсков в толще голоценовых осадков Онежского залива. // *Океанология*. Т. 8, вып. 4. **1968**. С. 666–679.
- Говберг Л. И.** Распределение моллюсков в толще голоценовых осадков Белого моря. // *Океанология*. Т. 10, вып. 5. **1970**. С. 837–848.
- Говберг Л. И.** Голоценовые моллюски Белого моря: Автореф. дис... канд. биол. наук. — М., **1973**. 28 с.
- Говберг Л. И.** Становление фауны моллюсков Белого моря. / Биология шельфа. Тез. докл. — Владивосток, **1975**. С. 28–29.
- Голенко Н. Н., Пака В. Т., Щука С. А.** Тонкая и мезомасштабная структура термохалинных и гидрохимических полей на Белом море. / М. Е. Виноградов, А. П. Лищицын (ред.) Актуальные проблемы океанологии. — М.: Наука. **2003**. с. 618–631.
- Голиков А. Н.** Моллюски Verrucinae Мирового океана. Фауна СССР, нов. сер. № 121. Моллюски. Т. 5, вып. 2. — Л.: Наука. **1980**. 508 с.
- Голиков А. Н.** Класс Gastropoda Cuvier, 1797. / Я. И. Старобогатов, А. Д. Наумов (ред.) Моллюски Белого моря. // *Определители по фауне СССР, издав. Зоол. ин-том АН СССР*. Вып. 151. — Л.: Наука. **1987**. С. 41–149.
- Голиков А. Н., Аверинцев В. Г., Бабков А. И., Меншуткина Т. В., Федяков В. В., Шошина Е. В.** Биоценозы губы Палкина Белого моря. / В. С. Короткевич (ред.) Беспозвоночные прибрежных биоценозов Северного Ледовитого и Тихого океанов. // *Исследования фауны морей*. 29 (37). — Л. **1982**. С. 3–11.
- Голиков А. Н., Бабков А. И., Голиков А. А., Новиков О. К., Шереметевский А. М.** Экосистемы Онежского залива и сопредельных участков Бассейна Белого моря. // *Исследования фауны морей*. 33 (41). Экосистемы Онежского залива Белого моря. **1985а**. С. 20–87.
- Голиков А. Н., Гагаев С. Ю., Гальцова В. В., Голиков А. А., Дантон К., Меншуткина Т. В., Новиков О. К., Петряшев В. В., Потин В. В., Сиренко Б. И., Шонберг С., Владимиров М. В.** Экосистемы, флора и фауна Чаунской губы Восточно-Сибирского моря. / А. Н. Голиков (ред.) Экосистемы, флора и фауна Чаунской губы Восточно-Сибирского моря. // *Исследования фауны морей*. 47 (55). **1994**. С. 4–111.

- Голиков А. Н., Скарлато О. А.** Океанологические границы Белого моря и особенности распределения его экосистем. / Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Ч. 1. Кандалакша. **1987**. С. 85–87.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А., Гальцова В. В., Меншуткина Т. В.** Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. / Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. // *Исследования фауны морей*. 31 (39).**1985б**. С. 5–83.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А., Максимович Н. В., Матвеева Т. А., Федяков В. В.** Фауна и экология раковинных моллюсков губы Чупа Белого моря. / Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. // *Исследования фауны морей*. 31 (39).**1985в**. С. 185–229.
- Гордеев В. В., Филиппов А. С., Кравчишина М. Д., Новигатский А. Н., Покровский, О. С., Шевченко В. П., Дара О. М.** Особенности геохимии речного стока в Белое море. / И. А. Немировская (ред.) Система Белого моря. Т. 2. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. — М.: Научный мир. **2012**. С. 224–308.
- Горшкова Т. И.** Химико-минералогические исследования Баренцова и Белого морей. / *Труды Гос. океаногр. ин-та*. Вып. 2–3, **1931**. С. 83–123.
- Горшкова Т. И.** Органическое вещество и карбонаты в осадках Белого моря. // *Материалы по комплексному изучению Белого моря*. Вып. 1. — М.—Л.: Изд. АН СССР. **1957**. С. 260–280.
- Граве М. К., Гунова, В. С., Девятова Э. И., Лаврова М. А., Лебедева Р. М., Самсонова Л. Я., Черемисинова Е. А.** Микулинское межледниковье на юго-востоке Кольского полуострова. / Граве М. К., Кошечкин Б. И. (ред.) Основные проблемы геоморфологии и стратиграфии антропогена Кольского полуострова. К VIII конгрессу INQUA (Франция, 1969). — Л., **1969**. С. 25–56.
- Гришанков А. В.** Влияние мазутного загрязнения на флору и фауну литорали Кандалакшского залива Белого моря. — Л. **1981**. Рукопись депонирована в библиотеке «Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии)» ЦО ГОУ СПбГДТЮ, ЭБЦ «Крестовский остров». 17 с.
- Гришанков А. В.** Влияние мазутного загрязнения на флору и фауну литорали Кандалакшского залива Белого моря. / 45 лет научной работы «Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии)». — СПб. **2010**. с 18.
- Гришанков А. В., Нинбург Е. А.** Общая характеристика супралиторали. / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1.— СПб. **1995**. С. 193–197.
- Грузов Е. Н., Пушкин А. Ф.** Биологические сообщества прибрежных районов моря Дэйвиса (по результатам водолазных наблюдений). // *Инф. бюл. Сов. Антаркт. экспедиций*. Т. 65. **1967**. С. 124–141.
- Гудимов А. В.** Донные биоценозы восточной части Бассейна Белого моря. / Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. — Апатиты. **1994**. С. 92–116.
- Гурвич Г. С.** К фауне Сутасеа Белого моря. // *Тр. гос. гидрол. ин-та*. Т. 8. № 10. **1939**. С. 75–80.
- Гурвич Г. С.** Распространение животных на литорали и в сублиторали Бабьего моря. // *Исслед. морей СССР*. Т. 20; Работы Беломорской методологической станции ГГИ. № 2. **1934**. С. 15–32.
- Гурвич Г. С., Иванов И. И.** Количественный учет донной фауны района р. Умбы. // *Тр. гос. гидрол. ин-та*. Т. 8. № 16. **1939**. С. 164–182.
- Гурвич Г. С., Матвеева Т. А.** Материалы к изучению супралиторали Белого моря. // *Тр. гос. гидрол. ин-та*. Т. 8. № 9. **1939**. С. 65–47.

- Гурвич Г. С., Соколова Е. В.** К познанию реликтовых водоемов Белого моря. // *Тр. гос. гидрол. ин-та*. Т. 8. № 15. **1939**. С. 142–163.
- Гурьянова Е. Ф.** Белое море и его фауна. — Петрозаводск. **1948**. 132 с.
- Гурьянова Е. Ф.** Особенности Белого моря как морского бассейна и перспективы повышения его продуктивности. // *Вестн. ЛГУ*. № 3. **1949**. С. 26–41.
- Гурьянова Е. Ф.** Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод (Amphipoda–Gammarida). // *Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР*. Вып. 41. — М.–Л.: Изд. АН СССР. **1951**. 1032 с.
- Гурьянова Е. Ф.** Краткие результаты гидробиологических исследований Мезенского залива летом 1952 г. // *Материалы по комплексному изучению Белого моря*. Вып. 1. — М.–Л. **1957**. С. 525–281.
- Дажо Р.** Основы экологии. — М.: Прогресс. **1975**. 415 с.
- Дарвинъ Ч.** Сочинения. Т. 2. Происхождение человека и половой подборъ. — СПб: Типография И. Н. Скороходова. **1896**. 424 с.
- Дворецкий И. Х.** Латинско-русский словарь. Изд. 3. — М.: Русский язык. **1986**. 846 с.
- Дегтярева А. А., Нестерова В. Н.** Распределение зоопланктона в открытых частях Баренцева моря. / Г. Г. Матишев (ред.) Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. — Апатиты. **1985**. С. 149–160.
- Деев М. Г.** Баренцево море. / Большая Российская энциклопедия. Т. 3. — М.: Большая Российская энциклопедия. **2005а**. С. 43–45.
- Деев М. Г.** Белое море. / Большая Российская энциклопедия. Т. 3. — М.: Большая Российская энциклопедия. **2005б**. С. 230–232.
- Демиденко Н. А.** Гидрологический режим Мезенского залива и эстуариев Мезени и Кулоя. / И. А. Немировская (ред.) Система Белого моря. Т. 2. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. — М.: Научный мир. **2012**. С. 411–432.
- Демиденко Н. А., Ржаницын Г. А., Крыленко И. И.** Ледовый режим Мезенского залива и эстуариев Мезени и Кулоя. / И. А. Немировская (ред.) Система Белого моря. Т. 2. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. — М.: Научный мир. **2012**. С. 156–159.
- Демидов И. Н.** Геология и динамика новейшего периода формирования акватории Белого моря/ И. А. Немировская, В. П. Шевченко (ред.) Система Белого моря. Т. 1. Природная среда водосбора Белого моря. — М.: Научный мир. **2010**. С. 58–75.
- Денисенко Н. В.** Состав и распределение сублиторального зообентоса в Кемской губе Белого моря. // *Океанология*. Т. 49. № 6. **2009**. С. 851–863.
- Денисенко Н. В., Денисенко С. Г., Фролов А. А.** Зообентос Горла и Воронки Белого моря: структура и особенности распределения в прибрежье Кольского полуострова. / Б. И. Сиренко, С. В. Василенко (ред.) Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. // *Исследования фауны морей*. 56 (64). — СПб. **2006**. С. 15–34.
- Денисенко Н. В., Денисенко С. Г., Наумов А. Д., Аристов Д. А., Биягов К. Л., Савченко О. Н.** Структура фауны и распределение сублиторального макрозообентоса в губе Чула (Кандалакшский залив, Белое море) / А. А. Сухотин (ред.) Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря. — СПб, **2017**. С. 74–76.
- Денисенко С. Г.** Биоразнообразие и биоресурсы макрозообентоса Баренцева моря. Структура и многолетние изменения. — СПб.: Наука, **2013**. 285 с.
- Денисенко С. Г.** Информационная мера Шеннона и ее применение в оценках биоразнообразия (на примере морского бентоса). / Б. И. Сиренко, С. В. Ва-

- силенко (ред.) Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. // *Исследования фауны морей*. 56 (64). — СПб. 2006. С. 35–46.
- Дерюгин К. М.** Фауна Кольского залива и условия ее существования. // *Зап. Имп. Акад. наук* по физ.-мат. отд. Сер. 8. Т 34. № 1. 1915. 929 с.
- Дерюгин К. М.** Фауна Белого моря и условия ее существования. // *Исследования морей СССР*. Вып. 7–8. 1928. С. 1–511.
- Джиноридзе Р. Н.** Изменение ареалов некоторых характерных диатомовых водорослей Белого моря в голоцене. // *Вестн. ЛГУ*. № 12. 1972. С. 132–38.
- Добровольский А. Д.** Об определении водных масс. // *Океанология*. Т. 1, вып. 1. 1961. С. 12–24.
- Добровольский А. Д., Залогин Б. С.** Моря СССР (природа, хозяйство). — М.: Мысль. 1965. 352 с.
- Долуханов П. М.** История Балтики. — М., 1969. 120 с.
- Дружина О. В., Марасаева Е. Ф.** Зоопланктон Баренцева моря (весна–лето 2003 г.) // *Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей северо-европейского бассейна*. Вып. 1. — Апатиты. 2004. С. 204–214. (цит. по: Бергер, 2007)
- Друмева Л. Б.** Состав вод и солевой баланс. // Б. М. Затучная, Д. Е. Гершанович (ред.) *Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР*. Т. 2. Белое море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биопродуктивности. Часть 1. Гидрохимия Белого моря. — Л.: Гидрометеиздат. 1991. С. 115–121.
- Евдокимов А. Н., Гопчак В. Г., Николаев В. В., Смирнов А. Н., Бурнаева М. Ю.** Перспективы алмазности донных отложений Горла Белого моря. // *Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей северо-европейского бассейна*. Вып. 2. — Апатиты. 2007. С. 322–333.
- Елисов В. В.** Численное моделирование совместной эволюции термогалинной структуры деятельного слоя океана и ледяного покрова. // *Тр. ГОИН*. Вып. 197. / Г. Ф. Сафронов, Л. В. Нечволодов (ред.) Вопросы динамики моря. — М.: Гидрометеиздат. 1991. С. 129–138.
- Елисов В. В.** Исследование фронтальных зон Белого моря. // *Метеорология и гидрология*. № 3. 1996. С. 74–82.
- Елисов В. В.** Оценка водного, теплового и солевого балансов Белого моря. // *Метеорология и гидрология*. № 9. 1997. С. 83–93.
- Елисов В. В.** Оценка объемов водных масс Белого моря. // *Метеорология и гидрология*. № 9. 1999. С. 78–85.
- Ермольчев В. А., Похилук В. В.** О динамике подхода и формировании косяков беломорской сельди в губе Сороцкая в предзимовальный и зимовальный периоды. // *Тр. Зоол. Ин-та АН СССР*. Т. 227. О. Ф. Иванченко (ред.) Итоги изучения беломорской сельди. — Л. 1990. С. 111–118.
- Жирков И. А.** Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. — М.: Т-во научных изданий КМК. 453 с.
- Журавлев В. А., Павлов С. П., Антипов М. П.** Структура фундамента и осадочно-гехла Беломорского сектора Восточно-Европейской платформы. // *Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей северо-европейского бассейна*. Вып. 2. — Апатиты. 2007. С. 302–310.
- Зеленков В. М.** Возможные пути развития марикультуры рыб на Белом море. / Состояние перспективы научно-практических разработок в области марикультуры в России. — М.: ВНИРО. 1996. С. 109–114. (Цит. по: Халаман, Сухотин, 2012).

- Зеленков В. А., Похилюк В. В., Стасенков В. А.** Сельдь. / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 2 — СПб. **1995**. С. 14–29.
- Зенкевич Л. А.** Биология морей СССР. — М.: Изд-во АН СССР. **1963**. 740 с.
- Зенкевич Л. А., Броцкая В. А.** Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцова моря. // *Учен. зап. МГУ. Зоология*. Вып. 13. **1937**. С. 203–226.
- Зернов С. А.** Къ вопросу объ изученіи жизни Чернаго моря. // *Зап. Имп. Акад. Наукъ*. 3. сер. Т. 21. № 1. **1913**. 299 с.
- Зернов С. А.** Общая гидробиология. — М.–Л.: Государственное издательство биологической и медицинской литературы. **1934**. 504 с.
- Зонненшайн Л. П., Городницкий А. М.** Палеоокеаны и движение континентов. // *Природа*. № 11. **1976**. С. 74–83.
- Зубов Н. Н.** Океанологические таблицы. — Л.: Гидрометеиздат. **1957**. 406 с.
- Зубов Н. Н., Чигирин Н. И.** Океанологические таблицы. — М.–Л.: ГИМИЗ. **1940**. 368 с.
- Иванов В. В., Брызгалов В. А.** Гидролого-гидрохимический режим водосбора Белого моря. / Н. Н. Филатов, А. Ю. Тержевик (ред.) Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов. — Петрозаводск. **2007**. С. 52–117.
- Иванов Д. Л.** Класс Arthropoda. / Я. И. Старобогатов, А. Д. Наумов (ред.) Моллюски Белого моря. // *Определители по фауне СССР, издав. Зоол. ин-том АН СССР*. Вып. 151. — Л.: Наука. **1987**. С. 28–34.
- Иванов М. В., Чивилев С. М., Банкин О. Е., Кругликов О. Е., Смагина Д. С.** Многолетняя динамика нарушения и восстановления структуры бентосных сообществ при сильной органической нагрузке от марикультуры мидий (Белое море, Кандалакшский залив, губа Никольская). // *Вестн. СПб ун-та*. Сер. 3. Вып. 3. **2009**. С. 122–133.
- Иванова С. С.** Качественная и количественная характеристика бентоса Онежского залива Белого моря. // *Материалы по комплексному изучению Белого моря*. Вып. 1–2. — М.–Л., **1957**. С. 355–380.
- Иванченко О. Ф.** Основы марикультуры сельди на Белом море. — Л.: Наука. **1983**. 40 с.
- Иванченко О. Ф.** Научно-производственные аспекты марикультуры беломорской сельди (*Clupea pallasii marisabli* Berg). / О. Ф. Иванченко (ред.) Итоги изучения беломорской сельди. // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. Т. 227. — Л. **1990**. С. 141–152.
- Ильин Г. В., Несветова Г. И., Петров В. С., Цехонская Л. К.** Биогенные элементы и режим кислорода. / Г. Г. Матишнев (ред.) Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. — Апатиты. **1985**. С. 46–63.
- Инжебейкин Ю. И.** О результатах расчетов водообмена в Белом море. / Тезисы научно-практической конференции «Проблемы Белого моря, пути решения». — Архангельск. **1981**. С. 38–40.
- Инжебейкин Ю. И., Кравец А. Г.** Течения. / Б. Х. Глуховский (ред.) Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 2. Белое море. Вып. 1. Часть 2. Гидрометеорологические условия. Гидрологический режим. — Л.: Гидрометеиздат. **1991**. С. 99–130.
- Информационный бюллетень № 9.** Состояние геологической среды континентального шельфа Балтийского, Белого и Баренцева морей. — СПб. **2007**. 55 с.
- Исаев Л. К.** (ред.) Контроль химических и биологических параметров окружающей среды. — СПб.: Эколого-аналитический информационный центр «Союз», **1998**. 896 с.
- Исследования по марикультуре** мидий на Белом море. (Сборник статей) / А. А. Сухотин (ред.). — СПб. **1993**. 142 с.

- Католикова М. В., Стрелков П. П., Хайтов В. М., Ганцевич М. М., Вайнола Р.** Тихоокеанская мидия *Mytilus trossulus* в Белом море: распространение, экологические и генетические взаимоотношения с *Mytilus edulis*. / А. Д. Наумов, А. П. Алексеев, А. А. Сухотин (ред.) Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Матер. 11-й Всерос. конф. с международным участием. **2010**. Спб.: ЗИН РАН. С. 71–72.
- Квасов Д. Д.** О проблеме Беломорско-Балтийского соединения. / Матер. II Всесоюз. симпозиум по истории озер С-З СССР. — Минск, **1967**. С. 74–76.
- Квасов Д. Д.** Проздчетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы: Автореф. дис... докт. геол. наук. — Вильнюс. **1974**. 60 с.
- Квасов Д. Д.** Проздчетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. — Л. **1975**. 279 с.
- Квасов Д. Д., Краснов И. И.** Основные вопросы истории приледниковых озер Северо-Запада. / Квасов Д. Д. (ред.) История озер Северо-Запада. — Л. **1969**. С. 7–17.
- Климанов В. А., Елина Г. А.** Изменения климата на северо-западе Русской равнины в голоцене. // Докл. Акад. наук СССР. Т. 274, № 5. **1984**. С. 1164–1167.
- Книпович Н. М.** Къ вопросу о зоогеографическихъ зонахъ Бълаго моря. // Вѣстн. естествозн. № 6–7. **1891**. С. 201–206.
- Книпович Н. М.** Нѣсколько словъ относительно фауны Долгой Губы Соловецкаго острова и физико-географическихъ ея условий. // Вѣстн. естествозн. Т. 1–2. **1893**. С. 44–57.
- Книпович Н. М.** Отчетъ о плаваніи въ Ледовитомъ океанѣ на крейсерахъ II ранга «Наѣздникъ» лѣтомъ 1893 года. // Тр. СПб О-ва естествоисп. Т. 24, вып. 1. **1894**. С. 165–210 (отдельный оттиск: с. 1–46).
- Книпович Н. М.** Экспедиція для научно-промысловыхъ изслѣдованій у береговъ Мурмана. — Спб.: Товарищество худож. печати. **1902**. Т. 1. 635 с.
- Книпович Н. М.** Экспедиція для научно-промысловыхъ изслѣдованій у береговъ Мурмана. — Спб.: Товарищество худож. печати. **1904**. Т. 2. 112 с.
- Книпович Н. М.** Основы гидрологіи Европейскаго Ледовитаго океана. // Зап. по общ. геогр. И. Р. Геогр. общ. Т. 42. **1906**. 1502 с.
- Книпович Н. М.** Гидрологія морей и солоноватыхъ вод (в применении к промысловому делу). — М.—Л.: Пищепром. **1938**. 514 с.
- Козловский В. В., Кучерук Н. В., Чикина М. В., Басин А. Б.** Современное состояние и многолетняя динамика сообществ макрозообентоса рыхлых грунтов Керченского предпроливья Черного моря / Материалы научной конференции, посвященной 70-летию Беломорской биологической станции МГУ — М.: Гриф и К. **2008**. С. 64–68.
- Колесников В. В.** Донные отложения. / Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. Аннотированный атлас. — Мурманск, **1991**. С. 25–28.
- Колтун В. М.** Кремнегоровые губки северных и дальневосточных морей СССР (отряд Spongiales). // Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 67. — Л. Изд. АН СССР. **1959**. 236 с.
- Колтун В. М.** Четырехлучевые губки северных дальневосточных морей СССР (отряд Tetraxinida). // Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том. Вып. 90. — М.—Л.: Наука. **1966**. 112 с.
- Колтун В. М.** Стекланные и шестилучевые губки северных и дальневосточных морей СССР (класс Hyalospongia). // Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том. Вып. 94. — Л.: Наука. **1967**. 122 с.
- Колька В. В., Корсакова О. П.** Положение береговой линии Белого моря и неотектонические движения на северо-востоке Фенноскандии в позднеледниковье и го-

- лоцене. / Система Белого моря. Т. 4. Процессы осадкообразования, геология и история. — М. «Научный мир». **2017**. С. 222–249.
- Константинов А. С.** Общая гидробиология. — М.: Высшая школа. **1967**. 432 с.
- Коренников С. П.** Промысловые водоросли // В. М. Затучная, Д. Е. Гершанович (ред.) *Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР*. Т. 2. Белое море. Вып. 2. Часть 2. Океанологические основы формирования биопродуктивности Белого моря. — Л.: Гидрометеиздат. **1991**. С. 153–159.
- Коробов В. Б.** Ветровое волнение. / Б. Х. Глуховский (ред.) *Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР*. Т. 2. Белое море. Вып. 1. Часть 2. Гидрометеорологические условия. Гидрологический режим. — Л.: Гидрометеиздат. **1991**. С. 131–146
- Корякин А. С., Юрченко С. В.** Сбросы загрязняющих веществ Беломорской нефтебазой в Кандалакшский залив в 2004–2006 гг. / В. Я. Бергер, А. Д. Наумов (ред.) *Экологические исследования беломорских организмов. Материалы 2-й Международной конференции*. — СПб. **2007**. С. 59–60.
- Корякин А. С., Юрченко С. В.** Аварийные разливы нефтепродуктов в Кандалакшском заливе / А. С. Корякин (ред.). *Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2010 год (ежегодный отчет)*. Кн. 56, Т. 1. — Кандалакша. **2011**. С. 92–107.
- Корякин А. С., Юрченко С. В.** Аварийные разливы нефтепродуктов в Кандалакшском заливе Белого моря. / *Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Материалы IV Всероссийской научной конференции с международным участием. Часть 2.* — Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. **2012**. С. 117–121.
- Кособокова К. Н., Пантюлин А. Н., Рахор А., Ратькова Т. Н., Шевченко В. П., Агатова А. И., Лапина Н. М., Белов А. А.** Комплексные океанографические исследования в Белом море в апреле 2003 г. // *Океанология*. Т. 44, № 2. **2004**. С. 313–314.
- Кошечкин Б. И.** Голоценовая тектоника восточной части Балтийского щита. — Л.: Наука. **1979**. 158 с.
- Кошечкин Б. И.** Происхождение и геологическое строение котловины Белого моря. / В. Я. Бергер (ред.) *Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования*. Ч. 1. — СПб. **1995**. С. 41–46.
- Кравец А. Г., Полупанов В. Н.** Температура и соленость вод. / Б. Х. Глуховский (ред.) *Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР*. Т. 2. Белое море. Вып. 1. Часть 2. Гидрометеорологические условия. Гидрологический режим. — Л.: Гидрометеиздат. **1991**. С. 64–80.
- Кравец А. Г., Сгибнева Л. А., Цвезинский А. С.** Приливы и приливные течения. / Б. Х. Глуховский (ред.) *Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР*. Т. 2. Белое море. Вып. 1. Часть 2. Гидрометеорологические условия. Гидрологический режим. — Л.: Гидрометеиздат. **1991**. С. 146–193.
- Крайковский А. В.** Численность популяции атлантического лосося рек бассейна Белого и Баренцева морей: легенды об изобилии и проза документов. / А. Д. Наумов, А. П. Алексеев, А. А. Сухотин (ред.) *Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Матер. 11-й Всерос. конф. с международным участием*. **2010**. СПб.: ЗИН РАН. С. 95–96.
- Краснова Е. Д., Пантюлин А. Н.** Кисло-сладкие озера, полные чудес. // *Природа*. № 2. **2013**. С. 39–48.
- Кременецкий В. В.** Океанологические наблюдения во время рейса на НИС «Профессор Владимир Кузнецов» в юго-восточную часть Онежского залива. // *Тр. Беломор. биостанции МГУ*. Т. 11. В. О. Мокиевский, В. А. Спиридонов, А. Б. Цетлин, Е. Д. Краснова (ред.) *Комплексные исследования подводных ландшафтов в Белом море с применением дистанционных методов*. — М.: Товарищество научных изданий КМК. **2012**. С. 121–126.

- Криксунов Е. А., Похилюк В. В., Куга Т. И., Зеленков В. М.** Опыт количественного исследования состояния запаса, промысла и воспроизводства беломорской сельди. // *Тр. Зоол. Ин-та АН СССР*. Т. 227. О. Ф. Иванченко (ред.) Итоги изучения беломорской сельди.— Л. 1990. С. 119–140.
- Кудерский Л. А.** Распространение десятиногих раков (Decapoda) в Онежском заливе Белого моря. // *Зоологический журнал*. Т. 39, № 2. 1960а. С. 293–296.
- Кудерский Л. А.** О предполагаемом угнетении беспозвоночных с длительным жизненным циклом в Белом море. // *Зоологический журнал*. Т. 39, № 6. 1960б. С. 826–831.
- Кудерский Л. А.** О фауне полихет Белого моря. // *Зоологический журнал*. Т. 41, № 4. 1962а. С. 629–631.
- Кудерский Л. А.** Донное сообщество «Modiolus modiolus» Онежского залива Белого моря. // *Труды Карельского филиала АН СССР*. Вып. 33. 1962б. С. 67–81.
- Кудерский Л. А.** О балтийских реликтах в фауне и флоре Белого моря. // *Океанология*. Т. 3, вып. 2. 1963. С. 297–307.
- Кудерский Л. А.** Донная фауна Онежского залива Белого моря. // *Тр. Карельского отд. ГосНИОРХ*. Т. 4, вып. 2. 1966. С. 204–371.
- Кудерский Л. А.** О происхождении реликтовой фауны в озерах Северо-запада европейской части СССР. // *Известия ГосНИОРХ*. Т. 76. 1971. С. 113–124.
- Кудерский Л. А.** Двойственность биогеографической природы Белого моря и направления исследований его биоты. / В. Я. Бергер, А. Д. Наумов (ред.) Экологические исследования беломорских организмов. Материалы 2-ой Международной конференции 16–20 июля 2007 г.— СПб. 2007. С. 65–66.
- Кузнецов В. В.** Влияние ледового припая на морфологию и население литоральной зоны. // *Доклады АН СССР*. Т. 98, № 11. 1947. С. 163–166.
- Кузнецов В. В.** Влияние зимнего ледового припая на морфологию побережья, фауну и флору литорали Белого моря. / Работы морской биол. Ст. Карело-Финск. Универ. Вып. 1. 1949. С. 44–57.
- Кузнецов В. В.** Многолетние изменения биологических свойств некоторых беспозвоночных Белого моря. // *Зоологический журнал*. Т. 36, № 3. 1957. С. 321–327.
- Кузнецов В. В.** Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. — М.—Л.: Изд. АН СССР. 1960. 324 с.
- Кулаковский Э. Е.** Биологические основы марикультуры мидий в Белом море. — СПб. 2000. 167 с.
- Кулаковский Э. Е., Житний Б. Г., Газдиева С. В.** Культивирование мидий на карельском побережье Белого моря. — Петрозаводск. 2003. 160 с.
- Кучерук Н. В., Савилова Т. А.** Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего района северноперианского апвеллинга. // *Бюл. Моск. общ. испыт. природы*. Отд. биол. Т. 90. Вып. 6. 1985. С. 70–79.
- Лаврова М. А.** Основные этапы четвертичной истории Кольского полуострова. // *Изв. Всесоюз. геогр. о-ва*. Т. 79, № 1. 1947. С. 21–38.
- Лаврова М. А.** Четвертичная геология Кольского полуострова. — М.—Л., 1960. 234 с.
- Лаврова М. А., Ладышкина Т. Е.** К вопросу о позднеледниковом Балтийско-Беломорском соединении. // *Baltica*. № 2. 1965. С. 71–97.
- Лайус Д. Л., Дмитриева З. В., Крайковский А. В., Алексеева Я. И., Филин П. А., Юрченко А. Ю., Лайус Ю. А.** «Семга-матушка»: десятая рыба и минастырские промыслы. / Ю. А. Лайус, Д. Л. Лайус (ред.) «Море – наше поле»: Количественные данные о рыбных промыслах Белого и Баренцева морей, XVII – начало XX в. – СПб.: Изд. Европейск. ун-та в СПб. 2010а. С. 17–79.
- Лайус Д. Л., Давыдов Р. А., Крайковский А. В., Мокиевский В. О., Юрченко А. Ю.** «Когда сколько рыбы палтосины и трески с моря привезено»: мурманские промыслы. / Ю. А. Лайус, Д. Л. Лайус (ред.) «Море – наше поле»: Количественные

- данные о рыбных промыслах Белого и Баренцева морей, XVII – начало XX в. – СПб.: Изд. Европейск. ун-та в СПб. **2010б**. С. 112–152.
- Ламарк Ж.-Б.-П.-А.** Философия зоологии. – М.–Л.: Государственное издательство биологической и медицинской литературы. **1933**. Том 1, 330 с., том 2, 483 с.
- Лебедева Р. М.** Новая работа о развитии растительности и климата восточной Финляндии в позднеледниковое время. / М. К. Граве, Б. И. Кошечкин (ред.) Основные проблемы геоморфологии и стратиграфии антропогена Кольского полуострова. К VIII конгрессу INQUA (Франция, 1969). – Л., **1969**. С. 155–159.
- Лейбсон Р. Г.** Количественный учет донной фауны Мотовского залива. // *Труды ВНИРО*. Т. 4. **1939**. С. 128–192.
- Ливановъ Н. А.** Фауна Глубокой (Долгой) губы Соловецкого острова. // *Прилож. къ протоколамъ засѣд. Общ. при Импер. Казанскомъ Универ.* № 268. **1911**. С. 1–9.
- Лисицын А. П.** Новые возможности четырехмерной океанологии и мониторинга второго поколения – опыт двухлетних исследований на Белом море. / Актуальные проблемы океанологии. – М.: Наука. **2003**. С. 556–607.
- Лисицын А. П.** Процессы в водосборе Белого моря: подготовка, транспортировка и отложение осадочного материала, потоки вещества, концепция «живого водосбора». / И. А. Немировская, В. П. Шевченко (ред.) Система Белого моря. Т. 1. Природная среда водосбора Белого моря. – М.: Научный мир. **2010**. С. 353–445.
- Лобанова Н. В.** Тайны петроглифов Карелии. – Петрозаводск. **2005**. 32 с. (Без пагинации).
- Лоция** Белого моря. Главное управление навигации и океанографии. **1983**. 344 с.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В.** О характерных чертах мидиевых биоценозов Белого моря. / В. В. Луканин. (ред.) // Исследование мидии Белого моря. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб. **1985**. С. 59–69.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В.** Динамика размерной структуры поселения беломорских мидий (*Mytilus edulis* L.). // *Докл. Акад. наук СССР*. Т. 287, № 5. **1986а**. С. 1274–1277.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В.** Цикличность развития поселений *Mytilus edulis* (L.) в Белом море. / В. В. Федяков, В. В. Луканин (ред.) Экологические исследования донных организмов Белого моря. – Л. **1986б**. С. 50–63.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В.** Обоснование выбора мест для организации промысла и марикультуры съедобной мидии на Белом море. // *Биология моря*. № 3. **1987**. С. 22–29.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В.** Многолетние структурные и функциональные изменения одного из эстуарных поселений мидии в Белом море. // *Журн. общ. биол.* Т. 50, № 3. **1989**. С. 366–371.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В.** Поселения мидий: постоянное непостоянство. // *Природа*. № 11. **1990**. С. 56–62.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В.** Особенности распределения бентоса в Двинском заливе. / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб. **1995а**. С. 232–236.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В.** Особенности распределения бентоса в Мезенском заливе. / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб. **1995б**. С. 239–242.
- Лукин Л. Р.** Физико-географическая характеристика. / Б. Х. Глуховский (ред.) Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 2. Белое море. Вып. 1. Часть 2. Гидрометеорологические условия. Гидрологический режим. – Л.: Гидрометеоиздат. **1991**. С. 7–9.
- Любезнова Н. В.** Зостера выходит из кризиса. // *Природа*. № 2. **2013**. С. 95–96.

- Макаров А. В., Спиридонов В. А.** Морские травы: взгляд из космоса. // *Природа*. № 2. 2013. С. 91–94.
- Максимов С. В.** Год на Севере. — Архангельск: Северо-Западное книжное издательство. 1984. 603 с.
- Максимова М. П.** Гидрохимия Белого моря. / Б. М. Затучная, Д. Е. Гершанович (ред.) Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 2. Белое море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биопродуктивности. Часть 1. Гидрохимия Белого моря. — Л.: Гидрометеоиздат. 1991а. С. 8–115.
- Максимова М. П.** Гидрохимия. / Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. Аннотированный атлас. — Мурманск, 1991б. С. 79–115.
- Максимова М. П.** Анализ материалов по загрязнению вод Белого моря за 1978–1991 гг. / Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. — Петрозаводск. 1992. С. 71–73.
- Максимова М. П., Чугайнова В. А.** Гидрохимический режим прибрежной зоны Белого моря губ и шхерных районов. / Водные ресурсы Европейского севера России: Итоги и перспективы исследований. — Петрозаводск. 2006. С. 474–501.
- Максимович Н. В., Герасимова А. В., Кунина Т. А.** Продукционные свойства поселений *Mascoma balthica* L. в губе Чула (Белое море). II. Продукция. // *Вестник ЛГУ*, сер. 3, вып. 1 (№ 3), 1993. С. 3–11.
- Мамаев О. И.** T, S-анализ вод Мирового океана. — Л.: Гидрометеоиздат. 1970. 364 с.
- Мардашева М. В., Мокиевский В. О.,** Макробентос глубоководной части Великой Салмы по данным дночерпательной съемки 2006 г. и видеонаблюдений. // *Тр. Беломор. биостанции МГУ*. Т. 11. В. О. Мокиевский, В. А. Спиридонов, А. Б. Цетлин, Е. Д. Краснова (ред.) Комплексные исследования подводных ландшафтов в Белом море с применением дистанционных методов. — М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012. С. 74–87.
- Матишов Г. Г., Ильин Г. В., Макаревич П. Р.** Экосистемы Баренцева и Белого морей и уровни их антропогенного загрязнения / Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей северо-европейского бассейна. Вып. 2. — Апатиты. 2007. С. 48–55.
- Матушевский Г. В., Ржеплинский Г. В., Иконникова Л. Н.** Расчет режима морского ветрового волнения. // *Методические указания ГОИН*. Вып. 151. 1979. 97 с.
- Мацебула Н. В.** Водный баланс. / Б. Х. Глуховский (ред.) Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 2. Белое море. Вып. 1. Часть 2. Гидрометеорологические условия. Гидрологический режим. — Л.: Гидрометеоиздат. 1991. С. 89–97.
- Мейер К. И., Шапова Т. Ф.** Тип Rhaphyta — бурые водоросли. / Н. С. Гаевская (ред.) Определитель фауны и флоры северных морей СССР. — М.: Советская наука. 1948. С. 516–523.
- Месяцев И. И.** Моллюски Баренцева моря. // *Тр. Гос. океаногр. ин-та*. Т. 1, вып. 1. 1931. С. 1–168.
- Милославская Н. М.** Межвидовые отношения на дне моря. // *Тр. ММБИ*. Т. 5 (9). 1964. С. 63–124.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С.** Толковый словарь современной фитоценологии. — М.: Наука. 1983. 134 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г.** Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. — М.: Наука. 1989. 224 с.
- Михайлова Т. А., Наумов А. Д., Аристов Д. А.** Состав и структура макрофитобентоса нижней части фотической зоны губы Колвица. (Кандалакшский залив, Белое море) // *Новости систематики низших растений*. 2017. Т. 51. С. 145–156.
- Моисеев П. А.** Биологические ресурсы Мирового океана. — М.: Агропромиздат. 1989. 367 с. (Цит. по: Бергер, 2007).

- Мокиевский В. О.** Экология морского мейобентоса. — М.: Товарищество научных изданий КМК. **2009**. 286 с.
- Мокиевский В. О., Токарев М. Ю., Головкин А. Н., Баскакова Г. В., Сорокин В. М., Старовойтов А. В., Цетлин А. Б.** Комплексное ландшафтное картографирование дна на модельном полигоне. / В. О. Мокиевский, В. А. Спиридонов, А. Б. Цетлин, Е. Д. Краснова (ред.) Комплексные исследования подводных ландшафтов в Белом море с применением дистанционных методов. // *Тр. Беломор. Биостанции МГУ*. Т. 11. — М.: Товарищество научных изданий КМК. **2012а**. С. 22–33.
- Мокиевский В. О., Будаева Н. Е., Цетлин А. Б.** Сообщества бентоса на модельном полигоне по данным дночерпательных съемок. // *Тр. Беломор. биостанции МГУ*. Т. 11. В. О. Мокиевский, В. А. Спиридонов, А. Б. Цетлин, Е. Д. Краснова (ред.) Комплексные исследования подводных ландшафтов в Белом море с применением дистанционных методов. — М.: Товарищество научных изданий КМК. **2012б**. С. 41–63.
- Монин А. С.** История Земли. — Л., **1977**. 228 с.
- Морской атлас.** И. И. Исаков (ред.) Т. 1. — М.: Главный штаб ВМС. Л. № 10.
- Морской гидрометеорологический ежегодник.** 1942 г. Белое море. Часть 2. — Л.: Гидрометеиздат. **1955**. 195 с.
- Морской гидрометеорологический ежемесячник.** Белое море. №№ 1–12. — Архангельск. **1961–1968**.
- Мосевич Н. А.** Материалы к систематике, экологии и распространению современной и ископаемой *Yoldia arctica* Gray. // *Материалы комиссии по изучению Якутской Автономной Советской Социалистической Республики*. Вып. 19. — Л. **1928**. С. 1–44.
- Муратов М. В.** Происхождение материков и океанических впадин. — М.: Наука. **1975**. 176 с.
- Мюллер В. К.** Англо-русский словарь. Изд. 8. — М.: Государственное издательство иностранных и национальных словарей. **1961**. 1192 с.
- Мягков Г. М.** Биоценозы ламинарий губы Чупа и сопредельных вод Белого моря. / А. Н. Голиков (ред.) Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. — Л.: Наука. **1974**. С. 95–95.
- Мягков Г. М.** Состав и распределение фауны в биоценозе *Laminaria saccharina* губы Чупа (Белое море). // *Гидробиол. журн.* Т. 11. № 5. **1975а**. С. 42–48.
- Мягков Г. М.** Состав, распределение и сезонная динамика биомассы водорослей биоценоза ламинарий губы Чупа Белого моря (по материалам водолазных работ). // *Вестн. ЛГУ. Сер. биол.* № 3. **1975б**. С. 48–53.
- Мягков Г. М.** К характеристике ламинариевых биоценозов Белого моря / А. Н. Голиков (ред.) Закономерности распределения и экологии прибрежных биоценозов. — Л.: Наука. **1978**. С. 75–77.
- Н. Л.** Поморы. / Ф. А. Брэгкаузъ, И. А. Ефронъ (изд.) Энциклопедический словарь. Т. 24. — СПб: Типо-литография И. А. Ефрона. **1898**. С. 506.
- Надежин В. М.** Зимний гидрологический режим Белого моря. / Восьмая сессия Ученого совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского севера». — Петрозаводск. **1969**. С. 200–202.
- Налетова И. А., Сапожников В. В.** Биогенные элементы и продукционно-деструкционные процессы в Белом море. // *Океанология*, **1993**. Т. 33. № 2. С. 195–200.
- Наумов А. Д.** *Portlandia arctica* (Gray) как ведущая форма арктического комплекса организмов в Белом море. Автореф. дис... канд. биол. наук. — Л., **1976а**. 23 с.
- Наумов А. Д.** Адаптация беломорских *Portlandia arctica* var. *portlandica* к воде низкой солености. // *Зоол. журн.* Т. 55, № 3. **1976б**. С. 449–453.
- Наумов А. Д.** Донная фауна губы Лов (Белое море, Кандалакшский залив) и ее особенности. // *Экология донного населения шельфовой зоны*. — М., **1979**. С. 128–136.

- Наумов А. Д.** Возможность ревизии рода *Portlandia* с помощью анализа пропорций раковины. / Голиков А. Н., Лихарев И. М. (ред.) Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. (8-е совещание по изучению моллюсков. Авторефераты докладов). — Л. **1987**. С. 43-44.
- Наумов А. Д.** Обрастание раковин мидий на Белом море. / Вид в ареале. Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. — Минск: Наука і тэхніка. **1990**. С. 184–188.
- Наумов А. Д.** К вопросу об изучении биоценозов макробентоса Белого моря. / А. Д. Наумов, В. В. Федяков (ред.) // *Тр. Зоол. ин-та РАН*. Т. 233. Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. — Л. **1991**. С. 127–147.
- Наумов А. Д.** Двустворчатые моллюски Белого моря. Эколого-фаунистический анализ. Автореф. дис... докт. биол. наук. — Спб. **2004**. 48 с.
- Наумов А. Д.** Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. // *Исследования фауны морей*. 59 (67). — Спб. **2006**. 367 с.
- Наумов А. Д.** Многолетние исследования литорального бентоса Белого моря в губе Чупа (Кандалакшский залив): сезонная и многолетняя динамика биомассы взморника *Zostera marina*. / Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-европейского бассейна. Вып. 2. — Апатиты. **2007а**. С. 493–502.
- Наумов А. Д.** Биогеографическая зональность бентали Белого моря. / Д. И. Иванов (ред.) Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века. (к 80-летию профессора Л. А. Кудерского. Сборник научных трудов. Вып. 337. — Спб.–М. Товарищество научных изданий КМК. **2007б**. С. 580–590.
- Наумов А. Д.** Аномальный выброс морских звезд в Двинском заливе весной 1990 г. (По документам из архива Беломорской биологической станции). — Спб.: ЗИН РАН. **2011а**. 414 с.
- Наумов А. Д.** Отчет о работе по экологическому мониторингу акватории Морского специализированного порта Витино в 2012 г. по договору № 1-ЗИН-РАН между ООО «Морской специализированный порт Витино» и Беломорской биологической станцией Зоологического института Российской академии наук. — Спб. **2011б**. 79 с.
- Наумов А. Д.** Макробентос. / В. Я. Бергер (ред.) Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. // *Исследования фауны морей*. 69 (77). — Спб.: ЗИН РАН. **2012а**. С. 123–132.
- Наумов А. Д.** Отчет о работе по экологическому мониторингу акватории Морского специализированного порта Витино в 2012 г. по договору № 1-ЗИН-РАН между ООО «Морской специализированный порт Витино» и Беломорской биологической станцией Зоологического института Российской академии наук. — Спб. **2012б**. 87 с.
- Наумов А. Д.** Почему в Белом море меньше видов, чем можно ожидать? / Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. — Петрозаводск. **2013а**. С. 227–229.
- Наумов А. Д.** Отчет о работе по экологическому мониторингу акватории Морского специализированного порта Витино в 2012 г. по договору № 1-ЗИН-РАН между ООО «Морской специализированный порт Витино» и Беломорской биологической станцией Зоологического института Российской академии наук. — Спб. **2013б**. 71 с.
- Наумов А. Д.** Предварительные соображения о темпах водообмена Бабьего моря / В. О. Мокиевский, А. И. Исаченко, П. Ю. Дгебуадзе, А. Б. Цетлин (ред.). Труды Беломорской биостанции МГУ. Т. 12. Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота — изменения на фоне трансгрессии берегов. — М. Товарищество научных изданий КМК. **2016**. С. 68–73.

- Наумов А. Д.** Особенности макрозообентоса. / Система Белого моря. Т. 4. Процессы осадкообразования, геология и история. — М. «Научный мир». 2017. С. 430–450.
- Наумов А. Д., Бабков, А. И., Луканин В. В., Федяков В. В.** Гидрологическая и биоценотическая характеристика Мезенского залива Белого моря. / В. В. Федяков, В. В. Луканин (ред.) Экологические исследования донных организмов Белого моря. — Л. 1986а. С. 64–90.
- Наумов А. Д., Бабков, А. И., Федяков В. В.** Биоценозы губы Колвица Кандалакшского залива Белого моря. / В. В. Федяков, В. В. Луканин (ред.) Экологические исследования донных организмов Белого моря. — Л. 1986б. С. 91–122.
- Наумов А. Д., Биягов К. Л., Савченко О. Н., Аристов Д. А., Усов Н. В.** Бентос Лов губы (Кандалакшский залив, Белое море): современные и архивные данные сорокалетней давности. // *Труды ЗИН РАН*. Т. 322. № 3. 2018. С. 481–518.
- Наумов А. Д., Гонтарь В. И.** Расселение морских донных животных как механизм биологической инвазии. / А. Ф. Алимов, Н. Г. Богуцкая (ред.) Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. — М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. С. 214–220.
- Наумов А. Д., Мартынова Д. М.** Летняя структура вод Бабьего моря. Сравнительный анализ данных двух разных десятилетий. // *Труды Беломорской биостанции МГУ*. Т. 12. В. О. Мокиевский, А. И. Исаченко, П. Ю. Дгебуадзе, А. Б. Цетлин (ред.). Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота — изменения на фоне трансгрессии берегов. — М. Товарищество научных изданий КМК. 2016а. С. 55–67.
- Наумов А. Д., Мокиевский В. О., Исаченко А. И., Савченко О. Н., Биягов К. Л., Аристов Д. А.** Сублиторальные сообщества макробентоса Бабьего моря. // *Труды Беломорской биостанции МГУ*. Т. 12. Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота — изменения на фоне трансгрессии берегов. — М. Товарищество научных изданий КМК. 2016б. С. 122–143.
- Наумов А. Д., Ощурков В. В.** Некоторые данные о количественном распределении бентоса Долгой губы Большого Соловецкого острова. / Проблемы экологии Белого моря. (Тезисы докладов научно-практ. конфер.). — Архангельск–Соловки. 1982. С. 43–45.
- Наумов А. Д., Савченко О. Н., Аристов Д. А., Биягов К. Л.** Десятилетие наблюдений над литоральным бентосом на акватории морского специализированного порта Витино (северная часть Кандалакшского залива, Белое море): методические подходы. // *Зоологический журнал*. Том 89, № 4, 2017. С. 407–415.
- Наумов А. Д., Скарлато О. А., Федяков В. В.** Класс Bivalvia Linnaeus, 1798. // *Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН РАН*. Вып. 151. Я. И. Старобогатов, А. Д. Наумов (ред.) Моллюски Белого моря. — Л.: Наука. 1987. С. 205–257.
- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Роль некоторых видов двустворчатых моллюсков в распределении сессильных гидробионтов в сублиторали Онежского залива Белого моря. / Бергер В. Я., Серавин Л. Н. (ред.) Экология обрастания в Белом море. — Л., 1985а. С. 26–34.
- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Макрообрастания раковин некоторых видов двустворчатых моллюсков в сублиторали Онежского залива Белого моря. / Бергер В. Я., Серавин Л. Н. (ред.) Экология обрастания в Белом море. — Л., 1985б. С. 35–43.
- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Макрообрастания раковин мидий в Белом море. / Луканин В. В. (ред.) Исследование мидий Белого моря. — Л., 1985в. С. 70–77.
- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Особенности гидрологического режима северной части Белого моря. / А. Д. Наумов, В. В. Федяков. (ред.) Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. // *Тр. Зоол. ин-та*. Т. 233. — Л. 1991а. С. 13–26.

- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Основные ассоциации беломорского макробентоса. / Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. Аннотированный атлас. — Мурманск. **1991б**. С. 175–177.
- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Вечно живое Белое море. — СПб.: Изд. СПбГДТЮ. **1993**. 336 с.
- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Двустворчатые моллюски Восточно-Сибирского моря. / А. Н. Голиков (ред.) Фауна Восточно-Сибирского моря. // *Исследования фауны морей*. Т. 49 (57). — СПб. **1994**. С. 44–68.
- Наумов А. Д., Федяков В. В., Луканин В. В.** Особенности распределения бентоса в мелководных губах с порогом на входе. / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. — СПб. **1995**. С. 245–249.
- Наумов А. Д., Флячинская Л. П., Халаман В. В.** Двустворчатые моллюски рода *Hiatella* в Белом море // *Зоологический журнал*. Том 89, № 4, **2010**. С. 407–415.
- Наумов А. Д., Халаман В. В.** Отчет о работе по договору между АО «ПС-Балт» и Беломорской Биологической станцией Зоологического института РАН. **2003**. 26 с.
- Наумов А. Д., Халаман В. В., Фокин М. В.** Многолетняя динамика обилия некоторых литоральных полихет в двух небольших губах Кандалякшского залива (Белое море) // *Биология моря*. Т. 35, № 5 **2009**. С. 337–343.
- Наумов Д. В.** Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. // *Определители, по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том*. Вып. 70. — М.—Л.: Изд. АН СССР. **1960**. 626 с.
- Невесский Е. Н., Медведев В. С., Калинин В. В.** Белое море: Седиментогенез и история развития в голоцене. — М.: Наука. **1977**. 236 с.
- Немировская И. А.** Содержание и состав углеводов в воде, взвеси и донных осадках Карского моря // *Океанология*, **2010**. т. 50, № 5. С. 758–770.
- Немировская И. А., Трубкин И. П., Реджетова З. Ю.** Углеводы в донных осадках арктических морей. / Система Белого моря. Т. 4. Процессы осадкообразования, геология и история. — М. «Научный мир». **2017**. С. 739–795.
- Никитин А. П., Чернавская О. Д., Чернавский Д. С.** Распределение Парето в динамических системах, находящихся в шумовом поле. // *Труды института общей физики им. А. М. Прохорова*. **2009**. Т. 65. С. 107–123.
- Никифоров Е. Г., Шпайхер А. О.** Карское море. / Большая советская энциклопедия. Изд. 3. Т. 11. — М.: Советская энциклопедия. **1973а**. С. 460–461.
- Никифоров Е. Г., Шпайхер А. О.** Лаптевых море. / Большая советская энциклопедия. Изд. 3. Т. 14. — М.: Советская энциклопедия. **1973б**. С. 164–165.
- Никифоров Е. Г., Шпайхер А. О.** Чукотское море. / Большая советская энциклопедия. Изд. 3. Т. 29. — М.: Советская энциклопедия. **1978**. С. 255–256.
- Никифоров Л. Г.** Последледниковое эвстатическое повышение уровня океана и его значение для развития морских побережий. / Калинин Г. П., Леонтьев О. К., Клиге Р. К. (ред.) Колебания уровня Мирового океана и вопросы морской геоморфологии. — М. **1975**. С. 12–40.
- Никифоров С. Л., Кошель С. М., Сорохтин Н. О., Фроль В. В., Попов О. Е., Левченко О. В.** Цифровая модель рельефа дна Белого моря: методика построения и краткое описание. / Система Белого моря. Т. 4. Процессы осадкообразования, геология и история. — М. «Научный мир». **2017**. С. 157–450.
- Нинбург Е. А.** Разграничение морских донных сообществ на основе данных факторного анализа (метод главных компонент). / В. М. Шмидт (ред.) // *Тр. Биол. научн.-исслед. ин-та*. № 37. Исследование биологических систем математическими методами. **1985**. С. 111–126.

- Нинбург Е. А.** Долгая губа: естественная и искусственная изоляция. // *Природа*. № 1. 1990. С. 44–49.
- Нинбург Е. А.** Введение в общую экологию (подходы и методы). — М.: Товарищество научных изданий КМК. 2005. 138 с.
- Нинбург Е. А., Биркан В. П., Гребельный С. Д., Иоффе Б. И.** Материалы к изучению донной фауны района Северного архипелага Кандалакшского залива. // *Тр. Канд. гос. заповедника*. Т. 2. 1975. С. 206–170.
- Новиков Г. Г.** Треска. / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 2. — СПб. 1995. С. 51–62.
- Новикова А. С.** Чешуйчатые структуры докембрийских платформ. // *Природа*. № 6. 1978. С. 38–47.
- Одум Ю.** Экология. — М.: Просвещение. 1968. 168 с.
- Одум Ю.** Основы экологии. — М.: Мир. 1975. 742 с.
- Океанографические таблицы.** Изд. 4-е, переработанное и дополненное. — Л.: Гидрометеиздат. 1975. 478 с.
- Пантюлин А. Н.** Некоторые особенности структуры вод Белого моря. // *Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ*. Т. 4. 1974. С. 7–13.
- Пантюлин А. Н.** О формировании и изменчивости структуры вод Белого моря. / П. В. Матекин (ред.) Биологические ресурсы Белого моря. // *Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ*. Т. 7. 1990. С. 9–16.
- Пантюлин А. Н.** Белое море как эстуарная экологическая система. // *Тр. Беломорск. биол. ст.* Т. 8. Материалы 6 международной конференции 10 августа 2001 г. — М.: Русский университет. 2002. С. 165–167.
- Пантюлин А. Н.** Динамика, структура и водные массы / И. А. Немировская (ред.) Система Белого моря. Т. 2. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. — М.: Научный мир. 2012а. С. 309–379.
- Пантюлин А. Н.** Ледовитость и лед Белого моря по данным наблюдений. / И. А. Немировская (ред.) Система Белого моря. Т. 2. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. — М.: Научный мир. 2012б. С. 120–132.
- Пантюлин А. Н.** Особенности структуры вод Бабьего моря и особенности ее формирования. // Труды Беломорской биостанции МГУ. Т. 12. Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота — изменения на фоне трансгрессии берегов. — М. Товарищество научных изданий КМК. 2016. С. 48–54.
- Перцова Н. М., Пантюлин А. Н.** Связь фауны веслоногих рачков (Copepoda Saplanoidea) Белого и Баренцева морей и механизмы независимости беломорских популяций. // *Зоол. журн.* Т. 84. № 8. 2005. С. 948–956.
- Перцова Н. М., Прыгункова Р. В.** Зоопланктон / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. // *Исследования фауны морей*. 42 (50). Часть 1. — СПб.: ЗИН РАН. 1995. С. 115–141.
- Песенко Ю. А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М.: Наука. 1982. 288 с.
- Петряшев В. В., Голиков А. А., Шмид М., Рахор А.** Макробентос шельфа моря Лаптевых. / Б. И. Сиренко (ред.) Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков Арктического бассейна. // *Исследования фауны морей*. 54 (62). — СПб. 2004. С. 9–27.
- Пианка Э.** Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981. 400 с.
- Попов Н. И., Федоров К. Н., Орлов В. М.** Морская вода. Справочное руководство. — М.: Наука, 1979. 328 с.

- Пржиборо А. А.** Некоторые особенности и происхождение фауны насекомых и пауков литорали Кандалакшского залива Белого моря. / В. Я. Бергер, А. Д. Наумов (ред.) Экологические исследования беломорских организмов. — СПб. **1997**. С. 62–63.
- Примаков И. М.** Глава 1. Морфометрия и океанологическая характеристика. / В. Я. Бергер (ред.) Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. // *Исследования фауны морей*. 69 (77). — СПб. **2012**. С. 7–12.
- Примаков И. М., Лезин П. А., Иванов М. В., Кулаковский Э. Е.** Пути оптимизации марикультуры на мидий Белом море. — М.: Товарищество научных изданий КМК. **2006**. 72 с.
- Прияткина Л. А., Шарков Е. В.** Геология Лапландского глубинного разлома. — Л.: Наука. **1979**. 128 с.
- Пронина О. А., Бреусенко А. Н.** Макрофиты. / Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. Аннотированный атлас. — Мурманск, **1991**. С. 180–190.
- Протасов А. А.** Перифитон: терминология и основные определения // *Гидробиол. журн.* Т. 18. №1. **1982**. С. 9–13.
- Прыгункова Р. В.** Динамика численности зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря в связи с вопросом об урожайности поколений мелкой кандалакшской сельди. // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. Т. 227. О. Ф. Иванченко (ред.) Итоги изучения беломорской сельди. **1990**. — Л. С. 54–77.
- Раилкин А. И.** Процессы колонизации и защита от биообрастания. — СПб: Изд-во СПбГУ. **1998**. 272 с.
- Распопов И. М., Воронцов Ф. Ф., Слепухина Т. Д., Доценко О. Н., Рычкова М. Ф.** Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озер. — Л.: Наука. **1990**. 112 с.
- Раилкин А. И., Бесядовский А. Р., Примаков И. М., Колдунов А. В.** Взаимодействие прибрежных бентосных сообществ Белого моря с придонным слоем. — СПб.: СПб. Ун-т. **2012**. 408 с.
- Реймерс Н. Ф.** Основные биологические понятия и термины. — М.: Просвещение, **1988**. 320 с.
- Реймерс Н. Ф., Яблоков А. В.** Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. — М.: Наука. **1982**. 145 с.
- Рейнике М. Ф.** Гидрографическое описание Северного берега России. В 2 ч. Ч. 1. Белое море. — СПб. 1883. 277 с.
- Репкина Т. Ю., Шевченко Н. В., Косевич Н. И.** Живые камни. // *Природа*. № 2. **2013**. С. 113–116.
- Резниченко О. Г., Солдатова И. Н., Цихон-Луканина Е. А.** Обрастание в Мировом океане / Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных. Т. 4. — М. ВИНТИ. **1976**. 120 с.
- Рогачева А. В.** Бентос восточной части Онежского залива по данным дночерпательной съемки. // *Тр. Беломор. биостанции МГУ*. Т. 11. В. О. Мокиевский, В. А. Спиридонов, А. Б. Цетлин, Е. Д. Краснова (ред.) Комплексные исследования подводных ландшафтов в Белом море с применением дистанционных методов. — М.: Товарищество научных изданий КМК. **2012**. С. 144–166.
- Рогинская И. С.** Отряд Nudibranchia. // *Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР*. Вып. 151. Я. И. Старобогатов, А. Д. Наумов (ред.) Моллюски Белого моря. — Л.: Наука. **1987**. С. 155–202.
- Розенберг Г. С.** Системно-методологические проблемы современной экологии. / Г. С. Розенберг (ред.) Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А. И. Баканова) — Тольятти: СамНЦ РАН. **2005**. 22–36.

- Розенберг Г.С.** Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер... / Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 19. № 2. **2010**. С. 4–25.
- Романенко Ф. А.** Динамика ледового покрова на литорали Белого моря. / В. Я. Бергер, А. Д. Наумов (ред.). *Экологические исследования беломорских организмов*. — СПб. **2007**. С. 11–112.
- Романенко Ф. А., Репкина Т. Ю., Ефимова Л. Е., Булочникова А. С.** Жизнь беломорского припая. // *Природа*. № 2. **2013**. С. 97–101.
- Рудякова Н. А.** Обрастание в северо-западной части Тихого океана. — М.: Наука. **1981**. 67 с.
- Рыбалко А. Е., Журавлев В. А., Семенова Л. Р., Токарев М. Ю.** Четвертичные отложения и история развития современного Беломорского бассейна в позднем плейстоцене–голоцене. / Система Белого моря. Т. 4. Процессы осадкообразования, геология и история. — М. «Научный мир». **2017**. С. 84–127.
- Савватеев Ю. А.** Наскальные рисунки Карелии. — Петрозаводск. **1983**. 216 с.
- Савоськин Ю. М.** О влиянии льдов на условия обитания в литоральной зоне Белого моря. // *Исследования фауны морей*. 7 (15). Гидробиологические исследования на Карельском побережье Белого моря. Работы Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР. — Л.: Наука. **1967**. С.197–202.
- Савченко О. Н., Наумов А. Д.** Тридцатилетняя динамика биомассы некоторых видов литоральных сообществ в двух небольших губах Кандалакшского залива (Белое море). // *Зоол. журн.* В печати.
- Садков А. Н., Семенова Н. Л.** Биоценоз *Portlandia arctica–Nuculana pernula* (Mollusca, Bivalvia) Кандалакшского залива Белого моря. // *Зоол. журн.* Т. 53, вып. 6. **1979**. С. 797–803.
- Сало Ю. А., Филатов Н. Н.** Внутривековая изменчивость притока в Белое море и оценка его возможных изменений в 2000–2050 гг. / Н. Н. Филатов (ред.) Климат Карелии и влияние на водные водосборы. — Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, **2004**. С. 135–143.
- Саидова Х. М.** Экология современных и голоценовых бентосных фораминифер, био-хроностратиграфия палеосреда. / Система Белого моря. Т. 4. Процессы осадкообразования, геология и история. — М. «Научный мир». **2017**. С. 881–907.
- Сапожников В. В., Аржанова Н. В., Мордасова Н. В.** Глава 2. Гидрохимические основы продуктивности. / В. Я. Бергер (ред.) Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. // *Исследования фауны морей*. 69 (77). — СПб. **2012а**. С. 13–33.
- Сапожников В. В., Аржанова Н. В., Мордасова Н. В.** Гидрохимические особенности биопродуктивности и продукционно-деструкционные процессы в Белом море. / И. А. Немировская (ред.) Система Белого моря. Т. 2. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. — М.: Научный мир. **2012б**. С. 433–473.
- Сапожников В. В., Соколова С. А.** Распределение загрязняющих веществ в воде и донных осадках Белого моря. / В. В. Сапожников (ред.) Комплексные исследования экосистемы Белого моря. — М. **1994**. С. 104–108.
- Сегиевский С. О., Гранович А. И., Михайлова Н. А.** Возрастная структура популяций брюхоногих моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* в Белом море. / А. Д. Наумов, В. В. Федяков (ред.) // *Тр. Зоол. ин-та РАН*. Т. 233. Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. — Л. **1991**. С. 79–126.
- Семенов А. Д.** (ред.) Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. — Л.: Гидрометеиздат, **1977**. 541 с.

- Семенов А. Д., Соьер В. Г., Долженко Л. С.** Заключение по результатам анализа проб воды, донных отложений и гидробионтов Двинской губы Белого моря, АЗНИИРХ, 1990. (Цит. по: Наумов, 2011).
- Семенов В. Н.** Итоги перспективы изучения бентоса Баренцева моря. / Г. Г. Матишкев (ред.) Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря. — Апатиты. 1986. С. 153–159.
- Семенова Н. Л.** Новая биологическая модель Центрального желоба Белого моря. / В. Я. Бергер, В. Г. Кулачкова (ред.) Итоги и перспективы изучения биологических ресурсов Белого моря. — Л. 1983. С. 31–36.
- Семенова Н. Л., Гудимов А. В., Наумов А. Д.** Особенности распределения бентоса в Бассейне. / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. — СПб. 1995а. С. 216–220.
- Семенова Н. Л., Гудимов А. В., Наумов А. Д.** Сравнение населения Бассейна и Кандалакшского залива. / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. — СПб. 1995б. С. 224–227.
- Семенова Н. Л., Наумов А. Д.** Особенности распределения бентоса в Кандалакшском заливе. / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. — СПб. 1995. С. 220–224.
- Семенова Н. Л., Никитина Е. П.** Приуроченность населения кутовой части Кандалакшского залива (Белое море) к факторам среды. / П. В. Матекин (ред.) Биологические ресурсы Белого моря. // *Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ*. Т. 7. 1990. С. 17–29.
- Серавин Л. Н., Миничев Ю. С., Раилкин А. И.** Изучение обрастания и биоповреждений морских антропогенных объектов (некоторые итоги и перспективы) / В. Я. Бергер, Л. Н. Серавин (ред.) Экология обрастания в Белом море. — Л. 1985. С. 5–28.
- Сергиенко Л. А.** Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. — Петрозаводск: ПетрГУ. 2008. 225 с.
- Сидоровъ М.** Сѣверъ Россіи. — СПб. 1870. 556 с. (Цит по: Кузнецов, 1960; Алексеева и др., 2010).
- Симонов В. В., Полупанов В. Н., Хромцова Т. А., Щепоткин Т. Я., Снеговой С. В., Белокопская А. Д., Таразанова Н. Л., Котов С. В., Дианов М. В.** Океанография. / Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. Аннотированный атлас. — Мурманск, 1991. С. 51–78.
- Скарлато О. А., Кулачкова В. Г.** Итоговое заключение Комиссии АН СССР по исследованию экологической обстановки Белого моря, 1991. (Цит. по: Наумов, 2011)
- Смирнов А. В., Смирнов И. С.** Новые находки иглокожих в море Лаптевых (по материалам экспедиций 1993–1998 гг.) / Б. И. Сиренко, С. В. Василенко (ред.) Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. // *Исследования фауны морей*. 56 (64). — СПб. 2006. С. 93–145.
- Снеговский С. В., Лукин Л. Р., Климов С. И.** Ледяной покров Белого моря. / Б. Х. Глуховский (ред.) Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 2. Белое море. Вып. 1. Часть 2. Гидрометеорологические условия. Гидрологический режим. — Л.: Гидрометеоиздат. 1991. С. 193–235.
- Соколова М. Н.** Условия существования и биоценологические связи массовых видов беспозвоночных эпифауны литорали Кандалакшского залива Белого моря // *Тр. Канд. Гос. Заповедника*. Вып. 4; *Тр. Беломор. биол. станции МГУ*. Т. 2. 1963. С. 460–469.
- Солянкин Е. В., Зозуля С. А., Кровнин А. С., Маслеников В. В.** Термохалинная структура и динамика вод Белого моря летом 1991 г. / В. В. Сапожников (ред.) Комплексные исследования экосистемы Белого моря. — М. 1994. С. 8–25.
- Сорохтин Н. О., Лобковский Л. И., Никифоров С. Л., Козлов Н. Е., Чикирев И. В.** Геодинамическая эволюция западной части Российской Арктики и ее алмазо-

- ностоность. / Система Белого моря. Т. 4. Процессы осадкообразования, геология и история. — М. «Научный мир». **2017**. С. 127–148.
- Спиридонов В. А.** Краткий очерк истории морских биологических исследований в Онежском заливе Белого моря. // *Тр. Беломор. биостанции МГУ*. Т. 11. В. О. Мокиевский, В. А. Спиридонов, А. Б. Цетлин, Е. Д. Краснова (ред.) Комплексные исследования подводных ландшафтов в Белом море с применением дистанционных методов. — М.: Товарищество научных изданий КМК. **2012**. С. 107–111.
- Спиридонов В. А., Мокиевский В. О.** Просто треска. — Мурманск. **2005**. 36 с.
- Спиридонов В. А., Солянка Е. Ю., Мокиевский В. О.** Экспедиционные работы и некоторые результаты океанологических и гидробиологических исследований в юго-западной части Онежского залива на НИС «Профессор Владимир Кузнецов» в июле 2006 г. / В. О. Мокиевский, В. А. Спиридонов, А. Б. Цетлин, Е. Д. Краснова (ред.) Комплексные исследования подводных ландшафтов в Белом море с применением дистанционных методов. // *Тр. Беломор. биостанции МГУ*. Т. 11. — М.: Товарищество научных изданий КМК. **2012**. С. 112–120.
- Стасенков В. А.** Навага. / В. Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 2 — СПб. **1995**. С. 29–51.
- Стасенков В. А.** Сельдь. / В. Я. Бергер (ред.) Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. // *Исследования фауны морей*. 69 (77). — СПб.: ЗИН РАН. **2012а**. С. 159–163.
- Стасенков В. А.** Навага. / В. Я. Бергер (ред.) Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. // *Исследования фауны морей*. 69 (77). — СПб.: ЗИН РАН. **2012б**. С. 163–173.
- Стасенков В. А.** Наважий промысел. / Поморские рыбные промыслы. — Архангельск: Правда Севера. **2011**. С. 65–86.
- Степанов В. Н.** Мировой океан. — М.: Знание. **1974**. 256 с.
- Степанов В. Н.** Природа Мирового океана. — М.: Просвещение. **1982**. 192 с.
- Степанов В. Н.** Океаносфера. — М.: Мысль. **1983**. 272 с.
- Стрелков П. П.** Популяционная структура *Mytilus edulis* и *Macoma balthica* (Mollusca: Bivalvia) Белого и Баренцева морей: Автореф. дис... канд. биол. наук. — СПб., **2003**. 27 с.
- Субботина Е.** Онежский тупик. // *Мировая энергетика*. **2004**. № 7–8, с. 108–110.
- Сукачев В. Н.** Развитие растительности, как элемента географической среды, в соотношении с развитием общества / О географической среде в лесном производстве. — Л. **1940**. С. 54–62.
- Сукачев В. Н.** Идея развития в фитоценологии. // *Советская ботаника*. № 1–3. **1942**. С. 5–17.
- Сукачев В. Н.** Соотношение понятий биогеоценоз, экосистема и фация. // *Почвоведение*, № 6. **1960**. С. 1–10 (пагинация отдельного оттиска).
- Сухотин, А. А., Бергер В. Я., Наумов А. Д.** Редкая встреча моржа в Белом море. // *Природа*. № 3. **2014**. С. 71–73.
- Тимонов В. В.** К вопросу о гидрологическом режиме Горла Белого моря. // *Исслед. русских морей*. Вып. 1. **1925**. С. 1–57.
- Тимонов В. В.** О водообмене Белого и Баренцева морей. // *Тр. ин-та по изучению Севера*. Т. 40, вып. 1. **1929**. С. 269–298.
- Тимонов В. В.** Схема общей циркуляции вод Бассейна Белого моря и происхождение его глубинных вод. // *Тр. Гос. океаногр. ин-та*. Вып. 1 (13). **1947**. С. 118–131.
- Тимонов В. В.** Главные особенности гидрологического режима Белого моря. / Памяти Ю. М. Шокальского. Часть 2. — М.–Л. **1950**. С. 206–235.
- Толстикова А. В.** Изменчивость температуры поверхностного слоя Белого моря. — М.: ГЕОС. **2016**. 213 с.

- Трофимов А. В., Голубчик Я. Л.** Предвесенний гидрохимический режим Белого моря. // *Тр. Гос. океаногр. ин-та*. Вып. 1(13). **1947**. С. 132–154.
- Трошков В. А.** Зоопланктон / В. Я. Бергер (ред.) Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. // *Исследования фауны морей*. 69 (77). — СПб.: ЗИН РАН. **2012**. С. 67–87.
- Тушев С. И.** Ветер. / Б. Х. Глуховский (ред.) Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 2. Белое море. Вып. 1. Часть 2. Гидрометеорологические условия. Гидрологический режим. — Л.: Гидрометеоздат. **1991** стр. 13–28
- Тушев С.И., Мацебула Н. В.** Водные массы. / Б. Х. Глуховский (ред.) Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 2. Белое море. Вып. 1. Часть 2. Гидрометеорологические условия. Гидрологический режим. — Л.: Гидрометеоздат. **1991**. С. 80–89.
- Уралов Н. С., Леонтьев О. К.** Баренцево море. / Большая советская энциклопедия. Изд. 3. Т. 2. — М.: Советская энциклопедия. 1970. С. 629–631.
- Ушаков П. В.** Чукотское море и его донная фауна. / П. В. Ушаков (ред.) Крайний северо-восток Союза СССР. Т. 2. Фауна и флора Чукотского моря.— [Л.]: Изд. Академии наук. **1952**. С. 5–82.
- Федонкин М. А.** Крупнейшее местонахождение докембрийской фауны. // *Природа*. № 5. **1981**. С. 94–102.
- Федонкин М. А.** Экология докембрийских Metazoa беломорской биоты / Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов // *Труды ПИН*. **1983**. Т. 194. 174 с.
- Федонкин М. А.** Бескелетная фауна венда и ее место в эволюции метазоа // *Труды ПИН*. **1987**. Т. 226. 176 с.
- Федоров Б. Г.** Четвертичная геология и геоморфология дна озера Большая Имандра по данным звуковой эхолокации. / Калесник С. В., Квасов Д. Д. (ред.) / История озер Северо-Запада. — Л. **1967**. С. 329–341.
- Федоров В. Д., Гильманов Т. Г.** Экология. — М.: Изд. МГУ. **1980**. 464 с.
- Федяков В. В.** Некоторые особенности распределения двустворчатых моллюсков Белого моря. // *Биология моря*. № 5. **1980**. С. 15–19.
- Федяков В. В.** Закономерности распределения моллюсков Белого моря. — Л. **1986**. 127 с.
- Федяков В. В., Наумов А.Д.** Автоматический способ выделения биоценозов. / А. Д. Наумов, В. В. Федяков (ред.) // *Тр. Зоол. ин-та РАН*. Т. 233. Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. — Л. **1991**. С. 31–34.
- Филатов Н. Н., Назарова Л. Е., Сало Ю. А.** Изменения и изменчивость климата. / Н. Н. Филатов, А. Ю. Тержевик (ред.) Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов. — Петрозаводск. **2007**. С. 33–51.
- Филатов Н. Н., Тержевик А. Ю., Литавиненко А. В., Дружинин П. В., Нелов И. А., Савчук О. П.** Исследования Белого моря и его водосбора как социо-эколого-экономической системы. / Водные ресурсы Европейского Севера России: итоги и перспективы исследований. Материалы юбилейной конференции, посвященной 15-летию ИВПС. — Петрозаводск. **2006**. С. 436–463.
- Филатов Н. Н., Толстикова А. В., Здоровеннов Р. Э.** Закономерности изменчивости гидрофизических процессов по данным натурных измерений. / Н. Н. Филатов, А. Ю. Тержевик (ред.) Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов. — Петрозаводск. **2007**. С. 118–185.
- Филатова З. А.** Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря. // *Труды ПИНРО*, вып. 2. **1938**. С. 3–58.
- Филатова З. А.** Класс Bivalvia (Lamellibranchiata). / Н. С. Гаевская (ред.) Определитель фауны и флоры северных морей СССР. — М.: Советская наука. **1948**. С. 405–446.
- Филатова З. А., Зенкевич Л. А.** Количественное распределение донной фауны Карского моря. // *Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва*. Т. 8. **1957**. С. 3–67.

- Фролов С. Б., Шерстаков А. С.** Опыт судового лова беломорской сельди. / А. Д. Наумов, А. П. Алексеев, А. А. Сухотин (ред.) Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Мат. 11-й Всеросс. конф. с международным участием. **2010**.— Спб.: ЗИН РАН. С. 194–195.
- Хайтов В. М., Полоскин А. В., Наумов А. Д.** Многолетняя динамика поселений мидий: старые теории и новые данные. / Н. В. Максимович, И. А. Стогов (ред.) Материалы IX научного семинара «Чтения памяти К. М. Дерюгина». — Спб. **2007а**. С. 55–84.
- Хайтов В. М., Артемьева А. В., Горных А. Е., Жижина О. Г., Яковис Е. Л.** Роль мидиевых друз в структурировании сообществ илисто-песчаных пляжей. I. Состав сообщества, связанного с друзами, на Беломорской литорали. // *Вестник СПб ун-та*. Сер. 3. **2007б**. Вып. 4. С. 3–12.
- Хайтов В. М., Николаева А. М.** Структура сообществ мидиевых банок на литорали вершины Кандалакшского залива Белого моря. // *Вестник СПбГУ*. Сер. 3, вып. 1 (№ 3). **1999**. С. 9–25.
- Халаман В. В.** Обрастания: терминология и определения. // *Журн. общ. биол.*, т. 70, № 6. **2009** С. 495–503.
- Халаман В. В.** Сопряженность пространственных распределений организмов в беломорских сообществах обрастания // *Журн. Общ. Биол.* Т. 59. №1. **1998**. С. 58-73
- Халаман В. В.** Сукцессия сообществ обрастания искусственных субстратов мидиевых хозяйств в Белом море // *Биология моря*. Т. 27. **2001**. № 6. С. 399–406.
- Халаман В. В., Комендантов А. Ю.** Структура сообществ обрастания, образованных *Halichondria panicea* (Porifera: Demospongiae), в Белом море // *Экология*. № 6. **2011**. С. 449–458.
- Халаман В. В., Наумов А. Д.** Многолетняя динамика массовых видов полихет в сообществах обрастания Белого моря. // *Биология моря*. Т. 35, № 6. **2009**. С. 410–419.
- Халаман В. В., Сухотин А. А.** Марикультура. // *Исследования фауны морей*. 69 (77) В. Я. Бергер (ред.) Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование.. — Спб.: ЗИН РАН. **2012**. С. 294–319.
- Хлебович В. В.** Критическая соленость биологических процессов. — Л.: Наука. **1974**. 236 с.
- Чеботарев А. И.** Гидрологический словарь. — Л.: Гидрометеиздат. **1964**. 222 с.
- Чернова, Н. М., Былова А. М.** Экология. — М.: Просвещение. **1988**. 272 с
- Чернякова А. М.** Восточно-Сибирское море. / Большая Российская энциклопедия. Т. 5. — М.: Большая российская энциклопедия. **2006**. С. 763–764.
- Чеченков А. В., Иванов Н. О., Легович Н. А., Шустова Н. К.** Основные черты гидролого-гидрохимической и биологической структуры губы Канды Белого моря. / Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Материалы первого координационного совещания. — Л. **1982**. С. 23–25.
- Чивилев С. М., Миничев Ю. С.** Воздействие беломорского мидиевого хозяйства на бентос. / А. А. Сухотин (ред.) Исследования по марикультуре мидий Белого моря // *Тр. Зоол. ин-та РАН*. Т. 253. **1993**. С. 110–122.
- Чикина М. В., Спиридонов В. А., Мардашева М. В.** Изучение пространственной и временной изменчивости прибрежных донных сообществ Керетского архипелага и пролива Великая салма (Кандалакшский залив, Белое море) // *Океанология*. Т. 54, № 1. **2014**. С. 60–72.
- Чуднов К.** Глубокая губа и ее особенности. // *Соловецкие о-ва*. № 2–3. **1926**. С. 159–170.
- Шидловский А.** Материалы по фауне гидроидов арктических морей. 1. Гидроиды Блага моря у берегов Соловецких островов. // *Тр. Общ. Исп. Природы при Харьковск. унив.* Т. 36. **1901**. С 276.

- Шитиков В. К., Розенберг Г. С.** Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения / Г. С. Розенберг (ред.) Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А. И. Баканова) — Тольятти: СамНЦ РАН. **2005**. С. 91–129.
- Шокальский Ю. М.** Океанография. — Петроградъ: Т-во А. Ф. Марксъ. **1917**. 82 + 615 с.
- Щербинин А. Д., Соскин И. М.** Структура и циркуляция вод Индийского океана. — Л.: Гидрометеиздат, **1976**. 90 с.
- Юдахин Ф. Н., Французова В. И.** Сейсмичность акватории Белого моря и прилегающих территорий и закономерности ее проявления. / И. А. Немировская, В. П. Шевченко (ред.) Система Белого моря. Т. 1. Природная среда водосбора Белого моря. — М.: Научный мир. **2010**. С. 118–140.
- Юрченко С. В., Корякин А. С.** Техногенные воздействия на губу Канда, Белое море. / Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Материалы IV Всероссийской научной конференции с международным участием. Часть 2. — Апатиты: КНЦ РАН. **2012**. С. 171–173
- Янин Б. Т.** Терминологический словарь по палеонтологии. — М.: Изд. МГУ. **1990**. 136 с.
- Ярвегюльг А. А.** К вопросу об арктической фауне и ее истории в Балтийском море. // *Океанология*. Т. 2, № 2. **1962**. С. 326–333.
- Ярвегюльг А. А.** Донная фауна восточной части Балтийского моря. — Таллин: Валгус. **1979**. 382 с. (Цит. по Жирков, 2010).
- Asmus H.** Secondary production of an intertidal mussel bed community to its storage and turnover components. // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 39. **1987**. P. 251–266.
- Azovsky A. I., Chertoproud M. V., Kucheruk N. V., Rybnikov P. V., Sapozhnikov F. V.** Fractal properties of spatial distribution of intertidal benthic communities. // *Marine biology*. Vol. 136. **2000**. P. 581–590.
- Berger V., Naumov A.** General features. Ch. 1. / Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V., Savinova T. White Sea. Ecology and environment. — St. Petersburg–Tromsø: Derzavets Publisher. **2001**. P. 9–20.
- Bett B. J.** Characteristic benthic size spectra: potential sampling artefacts. // *Mar. ecol. Prog. Ser.* Vol. 487. **2013**. P. 1–6.
- Bijagov K.** *Maldane arctica* Detinova, 1975 (*Maldanidae* Malmgren, 1867) a new species for the White Sea. / A variety of interactions in Marine environment. Abstract volume from 49th European Marine biology Symposium. **2014**. P. 83–84.
- Bloom S. A.** Similarity indices in community studies: potential pitfalls. // *Mar. ecol. Progr. Ser.* Vol. 5. **1981**. P. 125–128.
- Boysen-Jensen P.** Valuation of Limfjord. 1. Studies on the fishfood in the Limfjord 1909–1917. // *Rep. Dan. Biol. Stat.* V. 29. **1919**. P. 1–44.
- Bray J. R., Curtis J. T.** An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. // *Ecological monographs*. V. 27, № 4. **1957**. P. 325–349.
- Buyanovsky A. I.** On morphological differences between common mussels *Mytilus trossulus* (Gould, 1850) and *Mytilus edulis* Linné, 1758 (*Bivalvia*, *Mytilidae*). // *Ruthenica*. Vol. 10, № 1. **2000**. P. 43–48.
- Caspers H.** Biologie der Brackwasserzonen im Elbästuar. // *Verh. Internat. Ver. Limnol.* Bd. 18. **1958**. S. 687–698.
- Colebrook J. M.** Continuous plankton records: zooplankton and environment, North-East Atlantic and North Sea 1948–1975. // *Oceanologia acta*. № 1. **1978**. P. 9–23.
- Czekanowski J.** Zur differential Diagnose der Neandertalgruppe. // *Korrespbl. Dtsch. Ges. Anthropol.*, Bd. 40. **1909**. S. 44–47.
- De Geer G.** Om Skandinaviens goeografiska unveckling efter istiden. — Stockholm, **1896**. 160 p.

- Denisenko N. V.** The description and prediction of benthic biodiversity in high arctic and freshwater-dominated marine areas: The southern Onega Bay (the White Sea). // *Marine Pollution Bulletin*. V. 61. **2001**. P. 224–233.
- Denisenko S. G.** Structurally-functional characteristics of the Barents Sea zoobenthos. // *Proc. Zol. Inst. Russ. Acad. Sci.* Vol. 300. **2004**. P. 43–52/
- Deubel H.** On the macro-invertebrate sublittoral bottom fauna in the White Sea — with comments on its zoogeography. // *Berichte zur Polarforschung*. Bd. 359. **2000**. P. 42–53.
- Donner J. J.** Toward a stratigraphical division of the Finnish Quaternary. // Vol. 41. **1971**. P. 281–305.
- Fedyakov V. V., Naumov A. D.** Marine Bivalvia of the Arctic Ocean. / Yvonne Herman (Ed.) The Arctic seas. Climatology, oceanography, geology and biology. — New York: Van Nostrand Reinhold Company. **1989**. P. 303–324.
- Fisher E. H., Jeffreys R. M., Wolff G. A., Billet D. S. M.** Eat your jellyfish! / Frid C. L. A., Green J. A., Paramor O. A. L., Robinson L. A., Watts P.C. (Eds.) Marine biology in time and space: Abstracts from the 44th European Marine Biology Symposium. — Liverpool: University of Liverpool. P. 115.
- Gause G. F.** Struggle for existence. — Baltimore: Williams and Wilkins. **1934**. 163 p.
- Giller P. S.** Community structure and the niche. **1984**. (цит. по: Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. Перевод с английского Н. О. Фоминой. — М. Мир. 1988. 184 с.)
- Gislén T.** Epibioses of the Gullmarfjord II. / Kristianenberg zoologiska station 1877–1927. Skriftserie utgiven av Svenska vetenskapsakademien, 4. — Uppsala. **1930**. 380 p.
- Gontar V. I., Naumov A. D.** The spreading of benthic animals of the shelf of the Northern seas of Eurasia. / Matteucci et al. (eds.) Studies on ecology and paleontology of benthic communities. // *Boll. Soc. Paleont. Ital., spec.* Vol. 2. **1994**. P. 153–156.
- Gontar V. I., Denisenko N. V.** 1989. Arctic Ocean Bryozoa. / Yvonne Herman (Ed.) The Arctic seas. Climatology, oceanography, geology and biology. — New York: Van Nostrand Reinhold Company. **1989**. P. 341–372.
- Helland-Hansen B.** The ocean water: An introduction to physical oceanography. I Teil. // *Internationale Revue der gesamten Hydrologie und Hydrographie*. Bd. 3. — Leipzig. **1912**. 84 S.
- Helland-Hansen B.** Nogen hydrografiske metoder. / Foeh. ved de skandinaviske Naturforskere 16 de mote (Juli 1916) — Kristiania. **1918**. S. 357.
- Hesse R.** Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. — Jena: G. Fischer. **1924**. 613 S.
- Hyypä E.** On the late-quaternary history of the Baltic Sea. // *Fennia*. Vol. 89, № 1. **1963**. P. 37–48.
- Ibanez F., Dauvin J.-C.** Long-term changes (1977–1987) in a muddy fine sand *Abra alba* – *Melinna palmata* community from Western English Channel: multivariate time-series analysis. // *Mar. ecol. Prog. Ser.* Vol. 49. **1988**. P. 65–81.
- Ivanov M. V., Smagina D. S., Chivilev S. M., Kruglikov O. E.** Degradation and recovery of an Arctic benthic community under organic enrichment. // *Hydrobiologia*. Vol. 706. **2013**. P. 191–204.
- Khaitov V.** Life in an unstable house: community dynamics in changing mussel beds. // *Hydrobiologia*. Vol. 706. **2013**. P. 139–158.
- Khlebovich V. V.** *Portlandia aestivalis* (Mossewitsch, 1928) [Bivalvia, Nuculanidae] in its relation to salinity. // *Ruthenica*. Vol. 6, № 2. **1996**. P. 167–172.
- Khlebovich V. V., Kondratenkov A. P.** Stepwise acclimation — a method for estimating the potential euryhalinity of the gastropod *Hydrobia ulvae*. // *Marine Biology*. Vol. 18. № 1 **1973**. P. 6–8. (Цит. по: Бергер, 1986).
- Knipowitsch N.M.** Eine Zoologische Excursion im Nordwestlichen Teile des Weissen Meeres im Sommer 1895. // *Ежегодн. Зоол. муз. Имп. Акад. Наукъ*. **1896**. С. 278–326.

- Knudsen M.** Hydrographical tables according to the measurements of C. Forch, J. P. Jacobson, M. Knudsen and S. P. L. Sørensen. — Copenhagen–London: Williams and Norgate. **1901**. 126 p.
- Krell A., Ummenhofer C., Kattner G., Naumov A., Evans D., Gerhard S. Dieckmann G. S., Thomas D. N.** The biology and chemistry of land fast ice in the White Sea, Russia—A comparison of winter and spring conditions // *Polar biology*. **2003**. Vol. 26. P. 707–719.
- Kulczyński S.** Zespoły roślin w Pieninach. // *Internat. Acad. Polon. Sci., Lettr. Bull., ser B. Sci. Nat. Suppl.* 2. **1927**. S. 57–203. (Цит. по: Bray, Curtis, 1957).
- Levakin I. A., Nikolaev K. E., Galaktionov K. V.** Long-term variation in trematode (Trematoda, Digenea) component communities associated with intertidal gastropods is linked to abundance of final hosts. // *Hydrobiologia*. Vol. 706. **2013**. P. 103–118.
- Levins R.** Evolution in changing environments. — Princeton: Princeton Univ. Press. 120 p.
- Lindemann R. L.** The trophic-dynamic aspect of ecology. // *Ecology*. Vol. 23. **1942**. P. 399–418.
- Lovejoy C. O.** The origin of man. // *Science*, **1981**. 211, 4480, p. 341–350.
- Lovén S.** Om några i Vettern och Venern fauna crustaceer. // *Öfvers af K. Vet.-Acad. För.* Vol. 6. **1861**. P. 285–468.
- Lozán J. L., Lampe R., Matthäus W., Rachor E., Rumohr H., Westernhagen von H.** Warnsignale aus der Ostsee. Wissenschaftliche Fakten. — Berlin: Parey Buchverlag. **1996**. 385 S.
- MacArthur R. H.** On the relative abundance of bird species. // *Proc. Natl. Acad. Sci.* Vol. 43, № 3. **1957**. P. 293–295.
- MacArthur R. H., Wilson E. O.** The theory of island biogeography. — Princeton: Princeton Univ. Press. **1967**. 203 p.
- Marfenin N. N., Bolshakov F., Mardashova M.** Fluctuations in settlements and survival of the barnacle *Semibalanus balanoides* in the White Sea intertidal. // *Hydrobiologia*. Vol. 706. **2013**. P. 51–68.
- Möbius K.** Die Auster und die Austernwirtschaft. — Berlin: Wiegandt, Hempel und Parey, **1877**. 126 S.
- Naumov A. D.** Benthos. Ch. 4. / Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V., Savinova T. White Sea. Ecology and environment. — St. Petersburg–Tromsø: Derzavets Publisher. **2001**. P. 41–53.
- Naumov A. D.** Long-term fluctuations of soft-bottom intertidal community structure affected by ice cover at two small sea bights in the Chupa Inlet (Kandalaksha Bay) of the White Sea. // *Hydrobiologia*. Vol. 706. **2013**. P. 159–173.
- Naumov A. D., Gontar V. I.** Colonization of the White Sea by boreal and arctic-boreal fauna in Holocene. / 32nd European Marine Biological Symposium. — Lysekil. **1997**. P. 61.
- Naumov A. D., Fedyakov V. V.** New results on the macrobenthos of the White Sea Basin. Part 1. Macrobenthos of the White Sea deep Basin. // *Berichte zur Polarforschung*. Bd. 359. **2000a**. P. 54–71.
- Naumov A. D., Fedyakov V. V.** New results on the macrobenthos of the White Sea Basin. Part 2. Small benthic organisms and juveniles of macrobenthic species in the White Sea deep-water assemblage. // *Berichte zur Polarforschung*. Bd. 359. **2000b**. P. 72–95.
- Niessen F., Kleiber H. H.** Early deglaciation in the eastern Kara Sea. / Report 1998/1999 Alfred Wegener Institute Foundation for Polar and Marine research. — Bremen. Goihl Druck GmbH. [**2000**]. P. 65–68.
- Nilsson E.** Södra Sveriges senkvartära historia. — Stockholm. **1968**. 117 p.
- Nilsson E.** On the Late-Quaternary history of Southern Sweden and the Baltic basin. // *Baltica*. Vol. 4. **1970**. P. 11–32.

- Pantyulin A. N.** Hydrological system of the White Sea. // *Oceanology*. Vol. 43, Suppl. 1. **2003**. P. S1–S14.
- Piccoli G., Sartori S., Franchino A.** Mathematical model of the migration of cenozoic benthic molluscs in the Tethyan Belt. // *Memorie di scienze geologiche*. Vol. 38. **1986**. P. 207–244.
- Piccoli G., Sartori S., Franchino A., Pedron R., Claudio L., Natale R. A.** Mathematical model of faunal spreading in benthic palaeobiogeography (applied to Cenozoic Tethyan molluscs). // *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. Vol. 86. **1991**. p. 139–196.
- Piccoli G.** Tethyan exchange of benthic molluscs between SE Asia and Mediterranean in the Paleocene. // *Memorie di Scienze geologiche*. Vol. 54. **2002a**, p. 1–8.
- Piccoli G.** Quantitative faunal exchange in the Tethys and climatic cycles. // *Memorie di Scienze geologiche*. Vol. 54. **2002b**, p. 9–17.
- Pielou E. C.** An introduction to mathematical ecology. — New York. **1969**. 286 p.
- Preston F. W.** The commonness and rarity of species. // *Ecology*. Vol. 29, № 3. **1948**. P. 254–283.
- Redeke H. C.** Über den jetziger Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna der Brackwassers. // *Verh. Int. Ver. Limnol.*, Bd. 6. **1933**. S. 46–61.
- Remane A.** Die Brackwasserfauna. // *Zool. Anz. (Suppl.)*, Bd. 7. **1934**. S. 34–74.
- Remane A.** Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. // *Tierwelt der Nord- und Ostsee*, Bd. 34, Teil Ia. **1940**. 238 S.
- Richling I.** Arctische Bivalvia – eine taxonomische Bearbeitung auf Grundlage des Materials der Expeditionen Trasdrift 1 und ARK IIX/4 (1993) in das Laptevmeer. // *Sehr Malakozool.* Vol. 15. S. 1–93. **2000**. (Цит. по Жирков, 2010)
- Sauramo M.** Die Geschichte der Ostsee. // *Soumalaisen tideskatemian toimituksia*. Ser. A, 3. Geologica-Geographica, 51. — Helsinki. **1958**. 522 p.
- Savinov V., Savinova T., Dahle S.** Contaminants (Chapter 10). / Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V., Savinova T. White Sea. Ecology and environment. — St. Petersburg–Tromsø: Derzavets Publisher. **2001**. P. 123–136.
- Scorosati R., Eckersley R. L.** Thermal insulation of the intertidal zone by the ice foot. // *Journ. of sea research*. Vol. 58. **2007**. P. 331–334.
- Sirenko B. I.** (Ed.) List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters. // *Explorations of the fauna of the seas* 51 (59). — St. Petersburg. **2001**. 132 p.
- Sirenko B. I., Piepenburg D.** Current knowledge on biodiversity and faunal zonation patterns of the shelf of the seas of the Eurasian Arctic, with special reference to the Laptev sea. // *Reports on Polar Research*, № 144, **1994**. P. 69–74.
- Shcherbakov F. A.** Lithology of bottom sediments of the central White Sea. // *Berichte zur Polarforschung*. № 212. **1996**. P. 135–138.
- Shannon C. E.** A mathematical theory of communication. — Urbana, **1948**. 117 p.
- Solyanko K., Spiridonov V., Naumov A.** Biomass, commonly occurring and dominant species of macrobenthos in Onega Bay (White Sea, Russia): data from three different decades // *Marine ecology*. Vol. 32 (Suppl. 1). **2012**. P. 38–48.
- Solyanko K., Spiridonov V., Naumov A.** Benthic fauna of the Gorlo Strait, White Sea: a first species inventory based on data from three different decades from the 1920s to 2000s. // *Mar. Biodiv.* Vol. 41, № 3. **2011**. P. 441–453
- Sørensen T. A.** A new method of establishing groups equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. // *Kgl. Dan. Videnskab. Selskab. Boil. Skr.* Bd. 5, № 4. **1948**. S. 1–34.

- Stommel H.** The role of density currents in estuaries. / Proc. Minn. Int. Hydrol. Conv. **1953**. P. 305–312. (Цит. по: Пантюлин, 2012a).
- Sukhotin A., Berger V.** Long-term monitoring studies as a powerful tool in marine ecosystem research. // *Hydrobiologia*. Vol. 706. **2013**. P. 1–9.
- Sukhotin A., Regel K., Krasnov Yu.** When mussels are most tasty: seasonal variation of caloric value and tissue biochemical composition of *Mytilus* in the North. / A Variety of interactions in marine environment. Abstracts volume from 49th European Marine Biology Symposium. — St. Petersburg. **2014**. P. 24–25.
- Tansley A. G.** The use and abuse of vegetational concepts and terms. // *Ecology*. Vol. 16. **1935**. P. 284–307.
- Thorson G.** Contributions to the animal ecology of the Scorsby Sound fjord complex (East Greenland). // *Medd. om Grønland*. Bd. 100, № 3. **1934**. P. 1–68.
- Välikangas I.** Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebeit. // *Verh. Int. Ver. Limnol.*, Bd. 6. **1933**. S. 62–112.
- Velitchko A.A., Isayava L. L., Oreshkin D. B., Faustova M. A.** The last glaciation of Eurasia. / Y. Herman (Ed.) The Arctic seas. Climatology, oceanography, geology and biology. — New York: Van Nostrand Reinhold Company. **1989**. P. 729–758.
- Warwick R. M.** A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthos communities. // *Marine Biology* Vol. 92. **1986**. P. 557–562.
- Warwick R. M., T. H. Pearson, Ruswahyuni.** Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance/biomass method. // *Marine Biology* Vol. 95. **1987**. P. 193–200.
- Whittaker R. H.** Evolution of diversity in plant communities // *Brookhaven symposium on biology*. Vol. 22. **1969**. P. 178–196.
- Yakovis E. L., Artemieva A. V., Fokin M. V., Varfolomeeva M. A., Shunatova N. N.** Synchronous annual recruitment variation in barnacles and ascidians in the White Sea shallow subtidal 1999–2010. // *Hydrobiologia*. Vol. 706. **2013**. P. 69–79.
- Yoshioka P. M.** Misidentification of the Bray–Curtis similarity index. // *Mar. ecol. Prog. Ser.* Vol. 38. **2008**. P. 309–310.

Интернет-ресурс

<https://fishnews.ru/news/35564>

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	6
ЧАСТЬ 1 БЕЛОЕ МОРЕ КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ ДОННЫХ ОРГАНИЗМОВ	10
Глава 1. Районирование Белого моря.....	10
Глава 2. Общая физико-географическая характеристика Белого моря.....	17
Глава 3. Геоморфологическое строение земной коры в районе Белого моря.....	40
Глава 4. Основные океанографические черты Белого моря.....	45
Глава 5. Структура вод Центрального желоба и ее сезонная динамика	64
Глава 6. Основные черты водообмена Белого и Баренцева морей	77
Глава 7. Темпы обновления беломорских вод	87
Глава 8. Загрязнение Белого моря	92
ЧАСТЬ 2 ДОННОЕ НАСЕЛЕНИЕ БЕЛОГО МОРЯ.....	98
Глава 9. Материал, методы его сбора, а также первичной и математической обработки ...	98
Глава 10. Основные понятия и термины	112
Глава 11. Степень изученности донного населения Белого моря.....	130
Глава 12. Вертикальное и пространственное распределение донного населения Белого моря	133
Глава 13. Некоторые типичные донные сообщества	157
Глава 14. Структура сообществ беломорского бентоса	185
Глава 15. Отрицательные черты фауны Белого моря	205
Глава 16. Формирование современной фауны Белого моря	218
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	240
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	275
Основные принятые обозначения	275
Приложение к главе 2	277
Приложение к главе 4	281
Приложение к главе 9	287
Приложение к главе 12.....	292
Приложение к главе 13.....	297
Приложение к главе 14.....	370
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	384

Андрей Донатович Наумов
Белое море и его донные экосистемы

Научное издание

Зоологический институт РАН, 2019
СПб, 199034, Университетская наб. 1

Редактор
Т. А. Асанович

Верстка и оригинал-макет
А. Д. Наумов

Издание осуществлено за счет средств Зоологического института РАН,
Беломорской биологической станции Каргеш и автора данной книги

Подписано в печать 01.04.2019. Заказ № 117. Формат 70×100/16. Гарнитура Georgia.
Объем 25.8 п. л. Печать офсетная. Тираж 500 экз. Бумага офсетная.
Отпечатано в типографии ООО «Группа МИД». СПб, ул. Седова, 12.



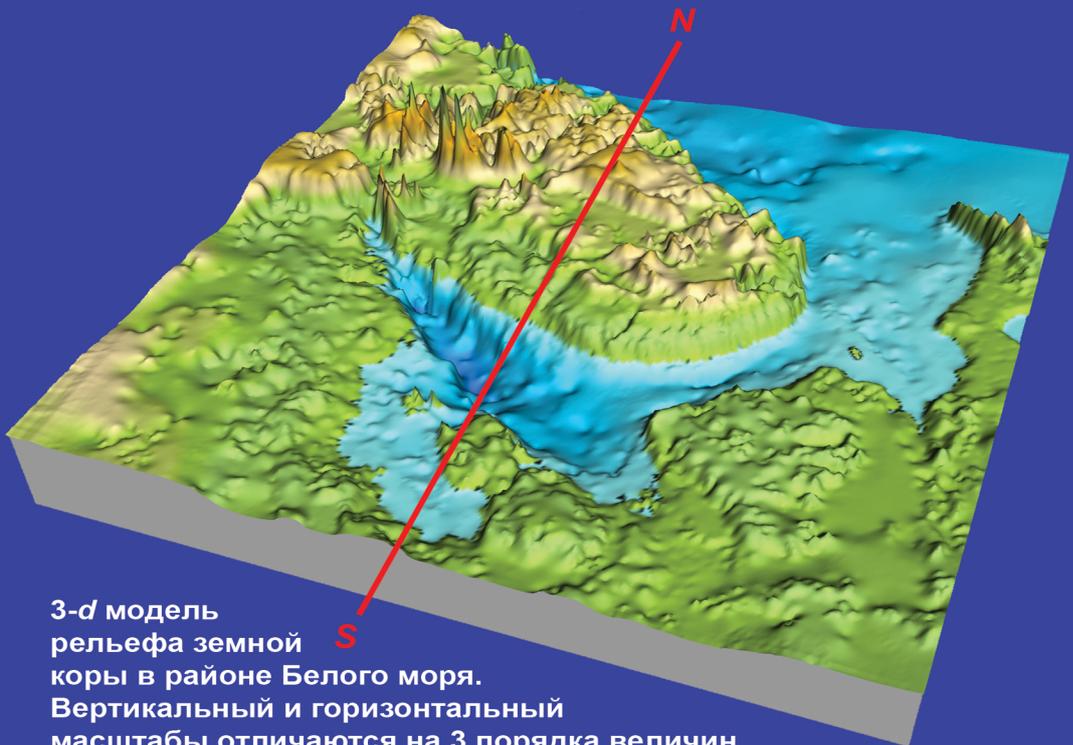
НЕСКОЛЬКО СЛОВ ОБ АВТОРЕ

Андрей Донатович Наумов – выпускник Биолого-почвенного факультета Ленинградского государственного университета, доктор биологических наук.

Более 45 лет работает на Беломорской биологической станции Зоологического института РАН. Автор более чем 160 публикаций, в том числе двух монографий: «Двустворчатые моллюски Белого моря» и «Аномальный выброс морских звезд в Двинском заливе весной 1990 г.».

Главные научные интересы А. Д. Наумова – син-экология, океанология и биоинформатика.

Настоящая книга обобщает результаты многолетних исследований беломорского бентоса в структурном, временном и пространственном аспектах, а также его зависимости от факторов среды.



3-d модель рельефа земной коры в районе Белого моря. Вертикальный и горизонтальный масштабы отличаются на 3 порядка величин (сотни метров по вертикали и сотни километров по горизонтали).