

**О СТРУКТУРЕ БЕНТОСА НА МЕЛКОВОДЬЯХ БЕЛОГО МОРЯ  
В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМАМИ ЕГО КАРТИРОВАНИЯ \***

Картирование каких-либо природных объектов всегда связано с проблемой выделения типологических единиц, отмеченных на карте. Картограф и читатель карты всегда хотят при минимуме обозначений иметь максимум информации о составе, структуре и типологии закартированных объектов, что возможно лишь при наличии разработанной, детальной и достаточно естественной классификации. Классификация объектов базируется на знании их структурных особенностей.

История детальной разработки этого круга проблем в гидро-биологии началась с классических работ К. Петерсена и его последователей во втором десятилетии нашего века. Среди всех принципов и методов, появившихся за прошедшие 70 лет, в нашей стране наибольшей популярностью пользуется метод В. П. Воробьева [5], который по существу сводится к строго формальному применению принципа доминант — все станции, на которых по биомассе преобладает определенный вид, относятся к одному типу сообществ. Номенклатура В. П. Воробьева чрезвычайно проста: выделенные типологические единицы именуется биоценозами, а название им дается по ведущему виду. Такая система не имеет ничего общего с номенклатурой и классификацией, разработанной в наземной биоценологии [2, 9] и успешно применяемой в настоящее время альгологами для фитобентоса (4, 8, 11, 13).

Элементарными типологическими единицами в такой классификации являются ассоциации, а биоценозы (фитоценозы) — конкретные, достаточно однородные выделы территории, причем к одной ассоциации относятся фитоценозы, сходные по общему составу видов и их количественным отношениям. Понятию «биоценоз» в смысле В. П. Воробьева соответствует понятие «фор-

\* Фактический материал, положенный в основу статьи, получен Беломорскими юннатскими экспедициями под руководством Е. А. Нинбурга на акватории Кандалакшского заповедника. В подготовке материала большую помощь оказали М. М. Семенова и Е. А. Иванюшина. Всем своим товарищам по экспедиции, сотрудникам заповедника и аквалангистам клуба «Гандвиг» г. Кандалакши я искренне благодарен: без их помощи такая работа была бы невозможна.

мация». Опыт геоботаников показал, что использование формации как одной из классификационных единиц неоправданно [9]. Во-первых, формации в разных участках изучаемой территории (акватории) нередко оказываются совершенно не похожими друг на друга по видовому составу и видовой структуре, так что их изображение на карте одним цветом абсолютно неинформативно. Массовые виды нередко оказываются достаточно эврибионтными и в разных условиях сообитают с различными редкими видами, само присутствие которых индицирует эти условия лучше, чем обилие массовых видов. Во-вторых, сообщества зачастую оказываются полидоминантными, а выделение «чистых» формаций — искусственным. Сама работа В. П. Воробьева по Азовскому морю [5] дает хорошие примеры казусов и первого, и второго рода. В-третьих, и это методологически очень существенно, при агрегированном распределении особей, характерном для многих массовых видов, в пределах заведомо одного сообщества обилие вида может на порядок варьировать от пробы к пробе. В результате либо приходится отказаться от формальной строгости и простоты метода, либо картировать артефакты.

Даже работая в пределах одной акватории, ученые получают несопоставимые результаты. Так, работающие на Белом море зоологи используют метод Воробьева [3], а альгологи — иные принципы [4], и выделяемые ими сообщества принципиально несравнимы. В сложившейся ситуации представляется целесообразным принять единую для морских исследований систему классификации, причем на основе разработанных геоботанических схем. Как указывалось выше, в изучении полидоминантных сообществ с выраженной агрегированностью массовых видов невозможно опираться только на анализ их обилия в пробах. Если в геоботанике классификационная техника применяется лишь для систематизации описаний сообществ, то в гидробиологии приходится сперва классифицировать пробы, выделяя и охватывая сами сообщества. Именно при классификации проб виды обычные, а не массовые могут оказаться полезнее.

Для морского бентоса используются следующие классификационные единицы: ассоциация, группа ассоциаций, класс ассоциаций и тип бентоса (подобно типу растительности на суше). Кроме того, дополнительные (неноменклатурные) единицы как вариант ассоциации (субассоциации) и формация.

Особое внимание следует уделять анализу видовых списков, когда ассоциации выделяются по характерным видам, так называемым «видам-индикаторам». Для такого анализа существует разработанная и проверенная многолетним опытом классификационная техника Й. Браун-Бланке [2, 9].

При выделении сообществ и анализе их строения на мелко-

водях Белого моря приходится столкнуться со «смешанными» ландшафтами, когда мелкие пятна твердого грунта с соответствующей флорой и эпифауной как бы вкраплены в значительные пространства мягких грунтов со своей инфауной и эпифауной. Если для других морей, где встречаются на мелководье значительные по площади участки скального грунта, такие ландшафты можно считать переходом от скал к илистым грунтам, а соответствующие сообщества — экотонными, то в условиях Белого моря это невозможно. В Белом море практически отсутствуют скальные участки дна, а указанные экотонные ландшафты занимают повсеместно огромные площади на мелководье.

Население камней достаточно независимо от населения окружающего мягкого грунта в видовом отношении, что было показано еще Е. Ф. Гурьяновой [6]. Анализ распределения бентоса в беломорском ландшафтном поясе ламинарии показал, что население камней и население мягкого грунта должны рассматриваться как отдельные сообщества [1, 7]. Их сочетание будет не внутриценотической мозаикой, а сочетанием отдельных биоценозов, хотя и малых по площади. Пользуясь геоботанической терминологией, такое явление следует назвать комплексностью. Ниже мы постараемся подтвердить это положение некоторыми примерами.

По нашим данным, на мелководьях Белого моря обычно встречается сочетание двух типов бентоса: *Scoloplos armiger* + *Terebellides stroemi* + *Nephtys minuta* (инфауна рыхлых грунтов) и зарослей прикрепленных макрофитов с такими водорослями, как *Fucus*, *Ascophyllum*, *Laminaria*, *Phyllophora*, *Odontalia* и их эпибионтами. На комплексность указывает в первую очередь то, что разные сообщества совмещаются друг с другом в пространстве совершенно независимо. Обнаружить заметной связи между типами сообществ мягких и твердых грунтов не удастся. В пределах распространения ассоциации эпифауны и флоры *Laminaria saccharina* + *Phyllophora brodiaei* + *Pista maculata* можно найти такие ассоциации инфауны, как *Macoma calcarea* + *Euchone* sp. + *Serripes groenlandicus*, *Astarte elliptica* + *Tridonta borealis*, *Macoma calcarea* + *Tridonta borealis* и другие, а в пределах сообщества *Macoma calcarea* + *Euchone* sp. + *Serripes groenlandicus* можно обнаружить разные ассоциаций формации *Laminaria saccharina*: *L. saccharina* + *Ph. brodiaei* + *Pista maculata*, *L. saccharina* + *Ph. brodiaei* + *Amphitrite cirrata*, *L. saccharina* + *Fucus serratus*, *Laminaria saccharina* + *Fucus vesiculosus* и т. д..

Хорошим примером комплексности бентоса на изученных нами участках может служить донное население Лувенгских шхер, расположенных у Кольского берега в кутовой части Кандалакш-

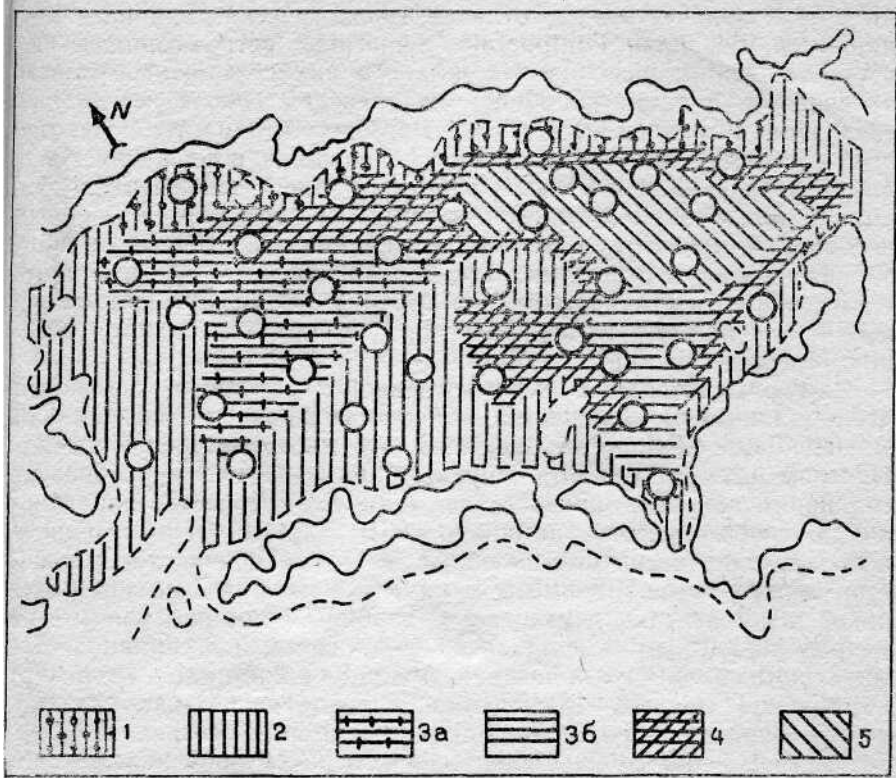


Рис. 1. Сообщества бентоса мягких грунтов в районе Лувенгских шхер. Номера условных обозначений соответствуют номерам ассоциаций в таблице. Границы сообществ проведены в соответствии с их приуроченностью к рельефу дна

ского залива. На рис. 1 приведена карта-схема сообществ инфавны в районе Куртяги (северо-западная часть Лувенгских шхер). В пределах этой акватории были сделаны 34 количественные станции (по две пробы дночерпателем Петерсена с площадью захвата  $1/40 \text{ м}^2$ ) и водолазный разрез через всю акваторию с визуальным описанием, учетом флоры и пробами камней с эпифауной и флорой. Ассоциации выделены по методу Браун-Бланке на основании идеологии, кратко изложенной выше. При этом в диагнозах и названиях ассоциаций фигурируют не только и не столько доминирующие виды, сколько виды, характерные для данного типа сообществ. Естественность и правильность классификации легко подтверждается показателями обилия отдельных видов, так как естественная классификация подразумевает не только качествен-

ные, но и количественные отличия типологических единиц. Так, например, бокоплав *Pontoporeia femorata*, встречающийся во всех выявленных ассоциациях, имеет в них совершенно разную численность и биомассу. Ниже мы приведем список ассоциаций с указанием средней численности *Pontoporeia femorata*. Некоторые массовые виды, традиционно попадавшие в названия сообществ в гидробиологических работах, такие как *Terebellides stroemi* или *Scoloplos armiger*, характерны для всех изученных ассоциаций и поэтому не могут служить диагностическими признаками на этом этапе классификации сообществ. Диагностическими оказываются виды редкие (например *Euchone* sp.), обычные (*P. femorata*) и лишь некоторые массовые (*Tridonta borealis*, *Macoma calcarea*).

Самую мелководную часть изученной акватории с заиленным песком занимают сообщества ассоциации *Macoma balthica* + *St. subarticulatus* + *Priapulus caudatus* с часто встречающимися *Hydrobia ulvae* и *Castalia punctata*. *Stictyosiphon* не образует сплошного покрова, однако то или иное его количество характерно для любого участка ассоциации. В случае, если от берега вглубь уходит очень крутой обрыв, в грунте появляется множество мелких камней, а вместе с ними и *Nereis virens* — как годовики, так и изредка двухлетки. С глубины примерно более трех метров *M. balthica* заменяется на *M. calcarea*, и ассоциация *Macoma balthica* + *Stictyosiphon subarticulatus* + *P. caudatus* сменяется на *Macoma calcarea* + *Euchone* sp., существующей, как указано, в двух вариантах: со *Stictyosiphon* — примерно от трех до четырех метров и без *Stictyosiphon* — от четырех метров и далее. На этой глубине крутые склоны дна заняты ассоциацией *M. calcarea* + *Tridonta borealis*, а глубже 7 м появляется ассоциация *M. calcarea* + *Portlandia arctica* + *Pectinaria hyperborea*. На стан-

Т а б л и ц а 1

Название ассоциации	Средняя численность <i>P. femorata</i> , экз/ст
1 <i>Macoma balthica</i> + <i>Nereis virens</i>	0,5 ± 0,4
2 <i>M. balthica</i> + <i>Stictyosiphon subarticulatus</i> + <i>Priapulus caudatus</i>	27,3 ± 6,4
3 <i>Macoma calcarea</i> + <i>Euchone</i> sp. 3а. var. <i>Stictyosiphon</i> + <i>Priapulus</i> 3б. var. <i>typica</i>	11,3 ± 4,7 3,3 ± 1,9
4 <i>M. calcarea</i> + <i>Tridonta borealis</i>	4,4 ± 2,3
5 <i>M. calcarea</i> + <i>Portlandia arctica</i> + <i>Pectinaria hyperborea</i>	0,3 ± 0,1

циях с глубинами 10,5 и 12,5 м *P. arctica* значительно преобладает по биомассе над *M. calcarea*, и *M. calcarea* вообще не входит в число руководящих видов. Тем не менее на всех станциях в ЭТОМ сообществе одинаковый видовой состав, и это не позволяет нам выделить даже вариант ассоциаций. Отметим, что для всех сообществ с *M. calcarea* характерны *Diastylis glabra* и *Aricidea nolani*, что позволяет их отнести к группе ассоциаций *M. calcarea* + *Diastylis glabra* + *Aricidea nolani*.

На фоне этого разнообразия инфауны сообщества эпифауны и флоры выглядят достаточно однородно. Практически по всей акватории, кроме самых больших глубин, встречаются небольшие банки или отдельные друзы мидий. Фукоиды (*Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*) встречаются до глубины 9—11 м, т. е. также по всей акватории. С глубины 2—3 м по всей акватории, но везде довольно редко встречаются *Laminaria saccharina*, *Phyllophora brodiaei* и некоторые другие багрянки. Таким образом, население твердых грунтов представлено фрагментами мидиевых банок и фрагментами ассоциаций *Fucus vesiculosus* + *Ascophyllum nodosum* + *Molgula citrina* и *L. saccharina* + *F. vesiculosus* + *Ph. brodiaei*. В обеих ассоциациях встречается *Musculus discors*. *Pista maculata* и другие обитатели ризоидов и зарослей багрянок встречаются крайне редко.

В такой ситуации совместное картирование двух упомянутых типов бентоса просто нецелесообразно, монотонность населения твердого грунта скрадывает разнообразие сообществ инфауны. Однако каково бы ни было разнообразие типов бентоса, их всегда следует изучать и картировать раздельно.

Бентос твердых грунтов не всегда так беден и однообразен, скорее, описанная картина нетипична для мелководий. Население твердых субстратов нередко развивается очень буйно, и его структура заслуживает особого внимания.

Типичное сообщество с участием *Laminaria saccharina*\* имеет сложную структуру, образуя несколько ярусов и биогеоценологических горизонтов: один ярус образует *Laminaria*, другой — багрянки, обычно поселяющиеся на ризоиде и камне. Соответственно оформляются и горизонты: горизонт ризоида с его обитателями (*Pista maculata*, *Amphitrite cirrata*, *Chone infundibuliformis*, *Nereis pelagica*, *Saxicava arctica*, *Boltenia echinata* и другие виды), горизонт кустистых багрянок с их эпибионтами и мелким нектобентосом (водоросли *Phyllophora*, *Odontalia*, *Phycodris*, различные мшанки, мелкие асцидии, бокоплав и т. д.) и горизонт пласти-

\* Описание сообществ приводится для кутовой части Кандалакшского залива; в других частях Белого моря видовой состав этих сообществ заметно отличается от такового на изученной акватории. Вместе с тем типовые черты организации сообществ остаются неизменными.

ны ламинарии с эпибионтами (*Musculus*, *Margarites*, *Harmothoe imbricata*, *Spirorbis armoricana*, *Electra pillosa*, *Hippothoa hyalina*, *Cribrillina* и т. д.).

Интересно рассмотреть синузиальное сложение сообществ\*. Например, синузия известковых обрастателей водорослей, относящихся к неподвижным сестонофагам (полихета *Spirorbis armoricana*, мшанки *Electra pillosa*, *Hippothoa hyalina* и др.), может существовать лишь на талломах водорослей, в первую очередь на пластине ламинарии. Синузия кустистых багрянок не связана с ламинарией особенно прочно и может пространственно вычлениваться — на многочисленных мелких камнях в отсутствие ламинарии разрастаются пучки *Phyllophora*, *Odontalia* и других багрянок, а с ними сосуществует и синузия ПОЛИХЕТ — обитателей пустот и зарослей — *Pista maculata*, *Amphitrite cirrata* и многие другие виды. На небольшом участке дна можно найти камни с почти полным видовым составом описанной ассоциации ламинарии и камни с обедненными фрагментами без ламинарии. На нижней границе сообществ с участием *Laminaria saccharina* исчезает лишь ярус ламинарии, а фрагменты с багрянками остаются в неизменном виде и образуют свой ПОЯС — классический пояс багрянок, описанный всеми исследователями.

В целом при таком «независимом поведении» синузий на склоне дна появляется «инкубационная серия» сообществ, образованная последовательным наложением отдельных эдификаторных синузий, составляющая свои ярусы, — картина, типичная для фитали Белого моря.

Такой ряд для склона дна у Кибринских луд (кутовая часть Кандалакшского залива) показан на рис. 2. Синузия фукоидов (*Fucus vesiculosus*, *F. serratus*, *Ascophyllum nodosum*) вместе с синузией нитчаток (*Cladophora rupestris*, *Stictyosiphon subarticulatus* и др.) опускается до глубины 4 м и сосуществует на глубинах 2—4 м совместно с *Laminaria* и кустистыми багрянками. Здесь наблюдается трехъярусная, самая сложная по структуре и самая богатая по обилию видов ассоциация: *L. saccharina* + *F. serratus* + *Ph. brodiaei*. Ниже пояса ламинарий, как уже говорилось, багрянки вычлениются и образуют свои ассоциации. Вначале в них обитает большинство видов, населяющих ризоиды. После 15—16 м эти виды в значительной степени вытесняются обитателями скал: *Balanus*, *Hiatella*, *Hemithyris*. При такой последовательной смене синузий может создаться впечатление пространственного континуума, что не оправдано самим материалом,

\* Мы понимаем синузию как группу экологически сходных видов, принадлежащих к одной биоморфе. В настоящей работе мы решаемся отнести термин «синузия» и к животным,

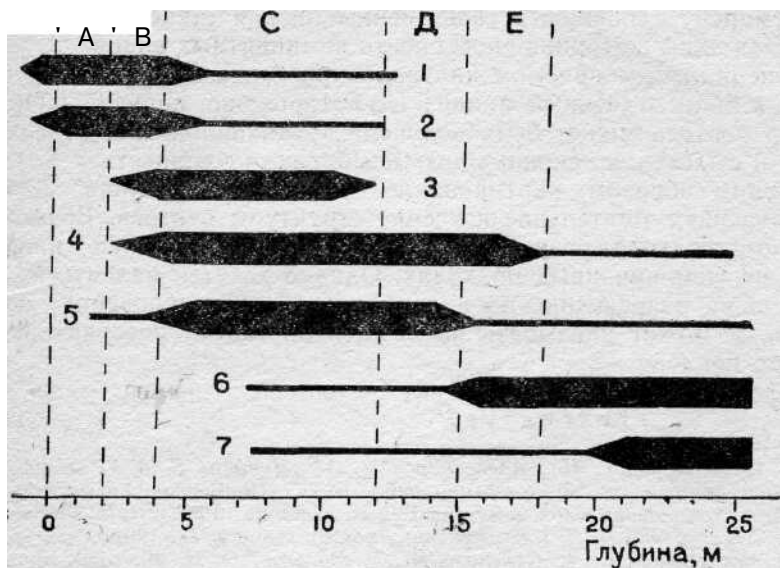


Рис. 2. Схема вертикального распределения синузий и ассоциаций бентоса твердых грунтов на склоне дна у Кибринских луд:

1 — фукоиды; 2 — бурые и зеленые нитчатки; 3 — ламинария; 4 — кустистые багрянки; 5 — *Neris*, *Pista*; 6 — *Balanus*, *Hiatella*, *Hemithyris*; 7 — губки, гидроиды, мшанки, актинии:

асс. *Fucus serratus* + *Cladophora rupestris*

асс. *Laminaria saccharina* + *F. serratus* + *Phyllophora brodiaei* + *Cl. rupestris*

асс. *L. saccharina* + *Ph. brodiaei* + *Pista maculata* + *Caprella linearis*

асс. *Ph. brodiaei* + *Ph. interrupta* + *P. maculata* + *Caprella*

асс. *Ph. interrupta* + *Balanus balanus* + *Hiatella arctica*

асс. *Balanus balanus* + губки, актинии

т. к. границы ассоциаций четко прослеживаются как непосредственно в природе, так и при описании проб. Вместе с тем видов, характерных только для одной ассоциации, практически нет, и ассоциации выделяются по специфическим комбинациям видов. Очевидно, что большую роль в классификации сообществ с макрофитами должна играть их ярусность, а ярусность сильно меняется в зависимости от комбинации синузий. Следует отметить, что иерархическая классификация таких сообществ по характерным видам практически невозможна, поскольку ассоциации в такой серии последовательно связаны взаимопроникающими синузиями.

Подобные ряды сообществ, встреченные в горах и лесотундре, как и вообще самостоятельное пространственное «поведение» отдельных синузий, свидетельствуют о невысокой степени интеграции биоценотического покрова [10]. По-видимому, описанным ти-



пам морских сообществ свойственны низкая степень интеграции и малая эдификаторная способность доминантных видов.

Специальным приемом картирования бентоса твердых грунтов может быть отдельный анализ и картирование синузий. Общая карта бентоса может быть получена путем наложения отдельных карт и выделения закономерных комбинаций сообществ.

Таким образом, картирование сообществ — сложная работа, включающая тщательное изучение структуры бентоса. Возможно, что при подходе, развиваемом автором, трудностей и проблем больше, чем при иных подходах. Однако хочется надеяться, что не только разрешение, но и само по себе возникновение новых проблем может указывать на осмысленность и перспективность такого подхода.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Александров Г. Н., Александров Д. А., Нинбург Е. А. О комплексном строении бентоса в поясе ламинарий.— В кн.: Повышение продуктивности и рац. использования биол. ресурсов Белого моря. Л., 1982, с. 27—28.
2. Александров В. П. Классификация растительности. Л., 1969.
3. Беклемишев К. В., Семенова Н. Л., Малютин О. И. Факторы, определяющие биологическую структуру Белого моря.— Биология моря, 1980, № 1, с. 8—20.
4. Возжинская В. Б. Видовой состав, распределение и фитогеографическая характеристика донной флоры Белого моря.— В кн.: Донная флора и продуктивность краевых морей СССР. М., 1980, с. 24—62.
5. Воробьев В. В. Бентос Азовского моря.— Тр. АзЧерНИРО, 1949, т. 13, с. 1—193.
6. Гурьянова Е. Ф. Биоценоз ламинарий Кольского залива.— Тр. Ленингр. общ.-ва естествоиспыт., 1922, т. 53, вып. 2, с. 19—24.
7. Денисов Н. Е. Выделение и картографирование донных сообществ сублиторали по данным количественных водолазных исследований.— Автореф. канд. дисс. М., 1974.
8. Калугина-Гудник А. А. Фитобентос Черного моря. Киев, 1975.
9. Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Л., 1978.
10. Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., 1979.
- И. Петров К. М. Ландшафтное и гидрботаническое исследование дна морских мелководий на основе дешифрирования аэрофотоснимков.— Автореф. докт. дисс. Л., 1970.
12. Сочава В. Б. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала.— Тр. Бот. музея, 1930, т. 22, с. 1—47.
13. Boudouresque C.-F. Contribution a l'étude phytosociologique des peuplements algaux des cotes varoises.— Vegetatio, 1971, v. 22, p. 83—184.