

## БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ БЕНТАЛИ БЕЛОГО МОРЯ

*А.Д. Наумов, д.б.н.*

Беломорская биологическая станция ЗИН РАН, мыс Картеш (Карелия)

### Введение

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; Федяков, 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; Knipowitsch, 1896) в литературе установилось мнение о двойственном происхождении его населения: с одной стороны, бореальном, а с другой — арктическом.

По традиции изучение биогеографического состава фауны проводится на основании анализа видовых списков. 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.

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<sup>1</sup> от -2 до 2 м, т.е. соответствует литорали и самой верхней части sublиторали, где еще заметно сказывается влияние волнового воздействия. Вторая зона распространяется

<sup>1</sup> Отрицательными глубинами обозначены уровни литорали, расположенные выше теоретического нуля глубин.

в среднем от 10 м до максимальных глубин. Между этими зонами расположен промежуточный пояс, который характеризуется сменой биогеографического состава двустворчатых моллюсков, резким градиентом изменения видового состава с увеличением глубины 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.

Автор (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 двустворчатыми бореального фаунистического комплекса, от 10 до 80 м — областью, заселенной бореально-арктическим комплексом, а свыше 240 м — акваторией, с арктическим комплексом двустворчатых моллюсков. Между этими областями располагаются переходные зоны. Эти взгляды восходят к моей более ранней работе (Naumov, 2001), в которой на основании анализа числа видов бентоса, обитающих на различных глубинах, выделено в Кандалакшском заливе 4 фаунистических комплекса, не придавая им, правда, значения биогеографических. Так, мною показано наличие литорального комплекса с пиком числа видов на глубине 0,5 м, верхнесублиторального, связанного с областью фитали, с пиком на глубине 8 м, сублиторального с пиком на глубине 30 м и псевдобатиального с пиком на максимальных беломорских глубинах. Легко видеть, что названные пики отвечают приблизительно средним глубинам четырех из пяти выделенных В.В. Федяковым зон и горизонтов.

Не оспаривая значимости и информативности анализа видовых списков, отметим, 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. Этому вопросу и посвящена настоящая статья.

### **Материал и методы**

Материалом для этой работы послужили пробы бентоса на всей акватории Белого моря. Материал собирался автором и его коллегами с борта судов «Онега», «Ладога», «Картеш», «Профессор Владимир Кузнецов» и «Беломор» в 1981-2005 гг. Всего в анализе использовано 707 бентосных станций.

На глубоких местах пробы бентоса брались дночерпателем «Океан-50» с площадью захвата  $0,25 \text{ м}^2$ , а на мелководьях — водолазным пробоотборником площадью захвата  $0,05 \text{ м}^2$ . На литорали сборы проводились вручную с помощью рамки  $0,025 \text{ м}^2$  или же (на песчаных и илистых грунтах) тем же водолазным пробоотборником.

Растения и животные из всех проб определялись до вида. Весь собранный материал просчитывался и взвешивался. После первичной обработки материала показатели биомассы и плотности поселения всех видов приводились к 1 м<sup>2</sup>.

Весь материал обрабатывался методами линейной статистики.

Разность выравненности рассчитывалась по методу С.Г. Денисенко (2006) при помощи формулы:

$$D_E = [H'(B) - H'(A)] / \log_2 S,$$

где  $D_E$  — разность выравненности,  $H'$  — шенноново разнообразие, вычисленное по биомассе  $B$  и по плотности поселения  $A$ ,  $S$  — число видов в комплексе.

Для оценки структурированности комплексов использовался индекс олигомиксности (Наумов, 1991):

$$I_o = \sigma_B / B \times \sqrt{S},$$

где  $I_o$  — индекс олигомиксности,  $\sigma_B$  — среднее квадратичное уклонение видовых биомасс в комплексе,  $B$  — суммарная биомасса комплекса.

В проводимом ниже биогеографическом анализе беломорского донного населения нас не будет интересовать происхождение видов, поэтому мы не будем делить их на атлантические и тихоокеанские, на амфибореальные и циркумполярные. Мы рассмотрим только обобщенную характеристику термопатии, поэтому на основании современных ареалов, которые и являются в некотором смысле ее отражением, будем делить бентосные виды всего на три категории: бореальные, бореально-арктические и арктические.

## Результаты и обсуждение

Распределение доли биомасс видов беломорского бентоса, принадлежащих к различным биогеографическим группировкам, по глубинам приведено на рис. 1. 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%)<sup>1</sup>. 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 и от 150 до 200 м наблюдается смена биогеографического состава донного населения. 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

<sup>1</sup> 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. 1. Зависимость доли биомассы видов различной биогеографической принадлежности от глубины.

По оси абсцисс — логарифм глубины, м; по оси ординат — доля биомассы, %. Вертикальными штрихами показана ошибка доли. Все значения глубины увеличены на 2 м, чтобы избежать логарифмирования ее отрицательных значений выше 0 глубин (глубина на литорали отрицательна).

В.В. Федяковым на основе анализа списков видов двустворчатых моллюсков. Различия объясняются, скорее всего, особенностями термопатии 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. 1. Видно, что в Белом море наиболее богат видами boreально-арктический фаунистический комплекс, а наиболее беден — арктический. При этом максимальные биомассы наблюдаются в пределах boreального комплекса на литорали и в самой верхней сублиторали до глубины около 2 м. Они создаются в основном мидией (*Mytilus edulis* — более  $5000 \text{ г/м}^2$ ) и фукоидами (*Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* — суммарно порядка  $2500 \text{ г/м}^2$ ). Впрочем, на долю остальных видов остается порядка  $650 \text{ г/м}^2$ , что тоже следует считать достаточно большой величиной. В первой промежуточной зоне биомасса бентоса также весьма значительна. На нашем материале доминирующим в этой зоне видом также оказывается мидия (около  $1000 \text{ г/м}^2$ ). Следует, однако, заметить, что по ряду методических причин в нашем материале практически не представлены сообщества с доминированием видов рода *Laminaria*, также дающие высокие биомассы (в среднем около  $2000 \text{ г/м}^2$ ; Коренников, 1991).

Биомассы, отмеченные в boreально-арктическом поясе, на порядок ниже. Ведущими формами здесь оказываются усонogie ракообразные *Balanus crenatus* и *Verruca stroemia*, суммарно достигающие почти  $20 \text{ г/м}^2$ . Во второй промежуточ-

Таблица 1

Некоторые общие характеристики населения различных фаунистических поясов Белого моря и зон, промежуточных между ними

Фаунистический пояс	Число видов	Биомасса, г/м <sup>2</sup>	Олигомиксность (I <sub>о</sub> , %)	Доля вагильных видов, %	Доля эпифаунных видов, %
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

ной зоне биомасса опять снижается на порядок. Здесь доминируют двусторчатые моллюски *Portlandia arctica* и *Nuculana pernula*, суммарно дающие всего около 10 г/м<sup>2</sup>. Такую же биомассу создает *Portlandia arctica* в арктическом поясе, где она оказывается единственным лидирующим видом.

Наиболее структурированные в среднем сообщества, которые, согласно данным автора (1991), следует считать мезомиксными, встречены в первой промежуточной зоне. На литорали Белого моря, в области распространения бореального флоро-фаунистического комплекса, широко распространены олигомиксные биоценозы с резким доминированием фукоидов и мидий, однако усредненное по этому поясу значение индекса олигомиксности говорит о преобладании полимиксных сообществ. Скорее всего, это объясняется тем, что на илисто-песчаных осушках, занимающих весьма значительные площади, встречаются в основном сообщества с очень низкой степенью доминирования, формирующие фактически не структурированные биоценозы, а видовой континуум. Начиная с бореально-арктического пояса и до максимальных глубин встречаются в основном низкоструктурированные континуальные сообщества, причем для второй переходной зоны отмечено аномально низкое значение индекса олигомиксности, указывающее на то, что в этой области в основном распространено население экотона.

Как и ожидалось, доля биомассы вагильных форм монотонно возрастает от бореального пояса к арктическому, а доля биомассы эпифаунных видов монотонно падает, что объясняется не биогеографическими особенностями фаунистических комплексов, а просто увеличением глубины и связанного с ней распределения донных осадков. По-видимому, этим же можно объяснить изменения трофической структуры (рис. 2). До нижней границы бореально-арктического пояса по биомассе преобладают сестонофаги, а в арктическом поясе — детритофаги. Смена этих трофических группировок приходится на вторую промежуточную зону. Плотоядные формы в пределах ошибки наблюдения повсюду присутствуют примерно в равных долях.

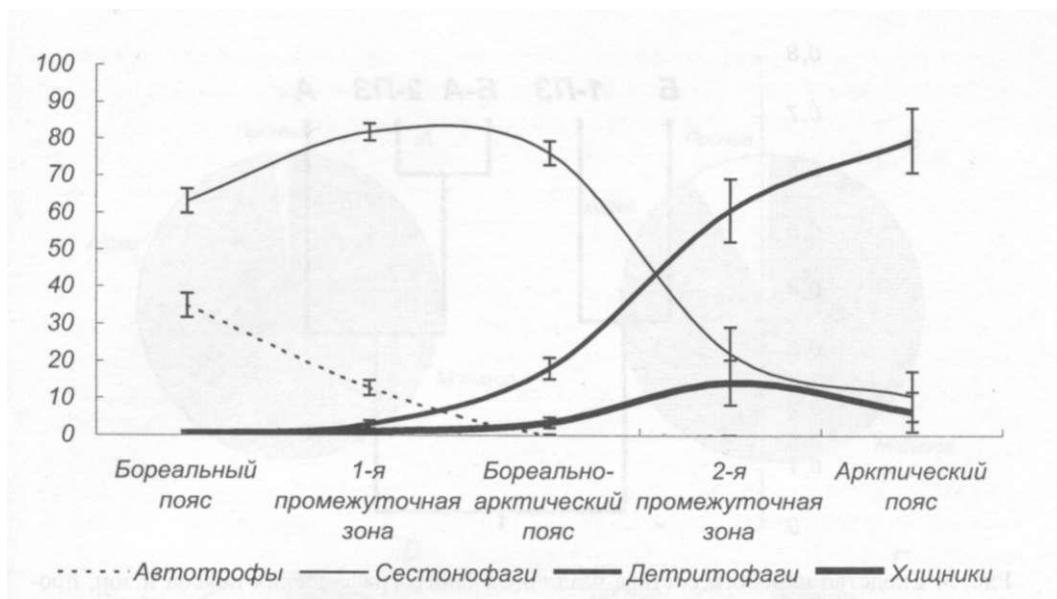


Рис. 2. Трофический состав фаунистических комплексов, обнаруженных в различных биогеографических поясах Белого моря.

По оси абсцисс — биогеографические пояса; по оси ординат — доля биомассы видов различных трофических групп, %. Вертикальными штрихами показана ошибка доли.

По видовому составу население выделенных поясов и промежуточных зон заметно различается. Для анализа этих различий был использован следующий метод. Для каждого из пяти горизонтов было выбрано по 20 наиболее характерных видов, обладающих максимальной биомассой, плотностью поселения и встречаемостью. Видовое сходство между населением данных горизонтов рассчитывалось на основе полученных таким способом списков, а остальные виды не учитывались для исключения влияния случайных и нехарактерных форм. В качестве меры сходства использовался индекс Сьеренсена. Полученная матрица попарных сравнений подвергалась кластеризации по взвешенным средним методом ближайшего соседа. Полученная кладограмма приведена на рис. 3. Хорошо видно, что бореально-арктический пояс и вторая промежуточная зона по составу населения мало различаются. В результате получают 2 кластера, содержащих по 2 фаунистических комплекса: в первый входит население литорали и верхней сублиторали, во второй — обитатели всей нижней сублиторали, с одной стороны, и псевдобатиали — с другой. Видимо, это и есть те 4 комплекса, которые были выделены на основе распределения числа видов по глубинам (Naumov, 2001). Сходство между полученными двумя кластерами пренебрежимо мало.

В Белом море на всех глубинах по биомассе доминируют моллюски (рис. 4), однако другие типы представлены на разных поясах в различных пропорциях.

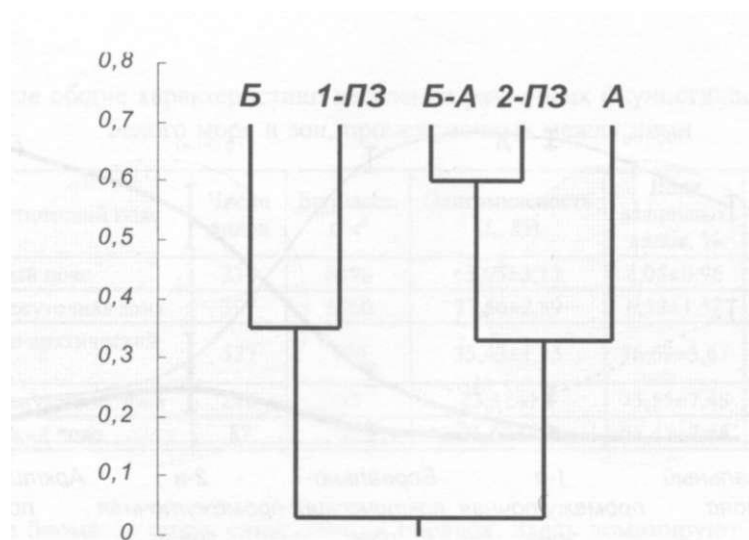


Рис. 3. Сходство видового состава различных биогеографических поясов и зон, промежуточных между ними.

По оси ординат — сходство по Сьеренсену: Б — бореальный пояс, 1-ПЗ — 1-я промежуточная зона, Б-А — бореально-арктический пояс, 2-ПЗ — вторая промежуточная зона, А — арктический пояс.

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 выравненности ( $DE$ ) в различных поясах. 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 К-отбору. Положительные значения, напротив, указывают на работу г-отбора, что вызывается не подходящими для комплекса условиями (влияние антропогенного загрязнения, природных катаклизмов, несвойственного комплексу биотопа и т. п.). Значения показателя, близкие к нулю, свидетельствуют о промежуточных условиях и сбалансированности воздействия К- и г-отборов.

Значения разности выравненности для различных биогеографических поясов Белого моря приведены в табл. 2. Из этих данных следует, что обитатели бореального пояса пребывают в достаточно благоприятных условиях, донное население 1-й промежуточной зоны и бореально-арктического комплекса — в нейтральных, а обитатели бентоса 2-й промежуточной зоны и арктического пояса в значительной мере угнетены. В основном такой результат не вызывает удивления.

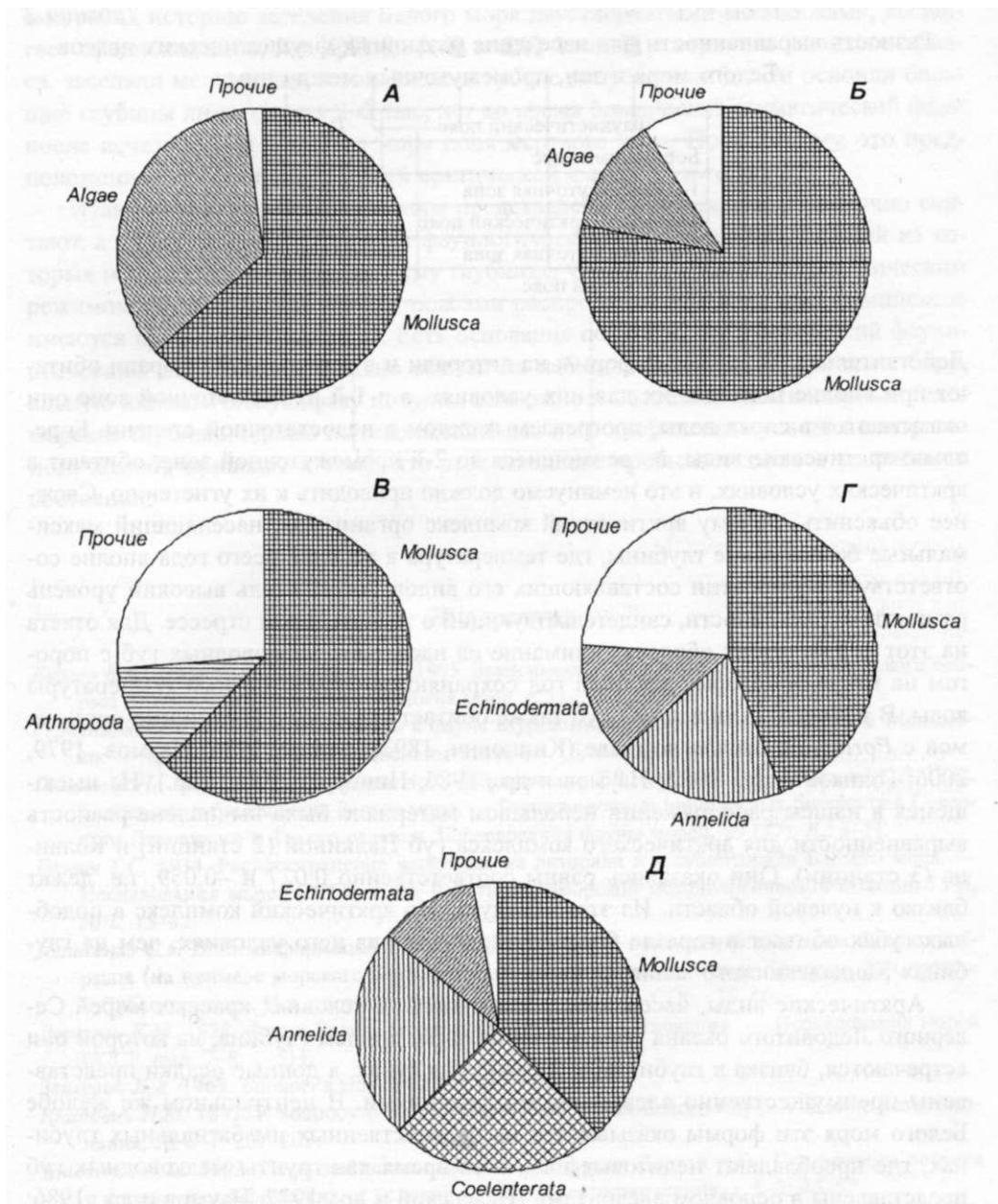


Рис. 4. Доля по биомассе различных типов донных организмов в разных биогеографических зонах Белого моря:

А — бореальная, Б — 1-я промежуточная, В — бореально-арктическая, Г — 2-я промежуточная, Д — арктическая.



Таблица 2

Разность выравненности для населения различных фаунистических поясов  
Белого моря и зон, промежуточных между ними

Фаунистический пояс	$D_E$
Бореальный пояс	-0,302
1-я промежуточная зона	-0,069
Бореально-арктический пояс	0,026
2-я промежуточная зона	0,226
Арктический пояс	0,182

Действительно, бореальные формы на литорали и в верхней сублиторали обитают при вполне подходящих для них условиях, а в 1-й промежуточной зоне они оказываются в слоях воды, прогреваемых летом в недостаточной степени. Бореально-арктические виды, встречающиеся во 2-й промежуточной зоне, обитают в арктических условиях, и это неминуемо должно приводить к их угнетению. Сложнее объяснить, почему арктический комплекс организмов, населяющий максимальные беломорские глубины, где температура в течение всего года вполне соответствует термопатии составляющих его видов, имеет столь высокий уровень разности выравненности, свидетельствующий о значительном стрессе. Для ответа на этот вопрос стоит обратить внимание на население мелководных губ с порогом на входе, в которых круглый год сохраняются отрицательные температуры 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., 1986; Нинбург, 1990, и др.). На имеющемся в нашем распоряжении небольшом материале была вычислена разность выравненное™ для арктического комплекса губ Палкиной (2 станции) и Колвица (3 станции). Они оказались равны соответственно 0,027 и -0,059, т.е. лежат близко к нулевой области. Из этого следует, что арктический комплекс в подобных губах обитает в гораздо более подходящих для него условиях, чем на глубинах Кандалакшского залива и Бассейна.

Арктические виды, населяющие Белое море, в условиях краевых морей Северного Ледовитого океана обитают на шельфе, 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 несвойственных им батиметрических глубинах, где преобладают пелитовые илы, в то время как грунты мелководных губ представлены в основном алевритами (Невесский и др., 1977; Наумов и др., 1986; Наумов, 2006). Таким образом, можно предполагать, что именно эдафические и, возможно, батиметрические условия больших глубин Белого моря оказываются не подходящими для арктического комплекса организмов, что и приводит к его угнетению несмотря на благоприятный температурный режим. Автор (2006), рас-

смаывая историю заселения Белого моря двустворчатными моллюсками, выдвигает предположение, что арктические виды, начиная с верхнего молодого дриаса, заселяли мелководья, в том числе и губы с депрессиями дна, и освоили большие глубины лишь спустя 2-3 тыс. лет во время бореальной климатической фазы после исчезновения в центре моря поля мертвого льда. По-видимому, это предположение справедливо для всей арктической фауны Белого моря.

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. Есть основания полагать, что арктический фаунистический комплекс изначально обитал на небольших глубинах и лишь в бореальную климатическую фазу получил возможность заселить максимальные беломорские глубины, однако не подходящие для него эдафические условия центрального желоба приводят к тому, что этот комплекс пребывает здесь в угнетенном состоянии.

## Литература

- Бергер В.Я., Наумов А.Д., Бабков А.И.* 1995. Зависимость обилия и разнообразия морского бентоса от солености среды. — Биология моря, т. 21, № 1: 45-50.
- Герценштейн С.М.* 1885. Материалы к фауне Мурманского берега и Белого моря. I. Моллюски. — Труды СПб. о-ва естествоиспытателей, т. 16, вып. 2: 635-814.
- Голиков А.Н., Аверинцев В.Г., Бабков А.И., Меншуткина Т.В., Федяков В.В., Шошина Е.В.* 1982. Биоценозы губы Панкина Белого моря. — Беспозвоночные прибрежных биоценозов Северного Ледовитого и Тихого океанов. Исследования фауны морей, 29 (37). Л.: 3-11.
- Гурвич Г.С.* 1934. Распространение животных на литорали и в сублиторали Бабьего моря. — Исследования морей СССР, т. 20; Работы Беломорской методологической станции ГГИ, № 2: 15-32.
- Денисенко С.Г.* 2006. Информационная мера Шеннона и ее применение в оценках биоразнообразия (на примере морского бентоса). — Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. Исследования фауны морей, т. 56 (64). СПб.: 35-46.
- Дерюгин К.М.* 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. — Исследования морей СССР, вып. 7-8: 1-511.
- Зенкевич Л.А.* 1963. Биология морей СССР. М.: 740 с.
- Книпович Н.М.* 1891. К вопросу о зоогеографических зонах Белого моря. — Вестн. естествознания, № 6-7: 201-208.
- Книпович Н.М.* 1893. Несколько слов относительно фауны Долгой губы Соловецкого острова и физико-географических ее условий. — Вестн. естествознания, т. 1-2: 45-57.
- Коренников С.П.* 1991. Промысловые водоросли. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР, т. 2. Белое море, вып. 2. Часть 2. Океанологические основы формирования биопродуктивности Белого моря. Л., Гидрометеиздат: 153-159.
- Кудерский Л.А.* 1963. О балтийских реликтах в фауне и флоре Белого моря. — Океанология, т. 3, вып. 2: 297-307.

- Кудерский Л.А.* 2007. Двойственность биогеографической природы Белого моря и направления исследований его биоты. — Экол. исследования беломорских организмов. Материалы 2-й Междунар. конф. 16-20 июля 2007 г.: 65-66.
- Наумов А.Д.* 1979. Донная фауна губы Лов (Белое море, Кандалакшский залив) и ее особенности. — Экология донного населения шельфовой зоны. М.: 128-136.
- Наумов А.Д.* 1991. К вопросу об изучении биоценозов макробентоса Белого моря. — Труды Зоол. ин-та РАН, т. 233. Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. Л.: 127-147.
- Наумов А.Д.* 2006. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. Исследования фауны морей, т. 59 (67). СПб.: 367 с.
- Наумов А.Д., Бабков, А.И., Федяков В.В.* 1986. Биоценозы губы Колвица Кандалакшского залива Белого моря. — Экол. исследования донных организмов Белого моря. Л.: 91-122.
- Невесский Е.Н., Медведев В.С., Калинин В.В.* 1977. Белое море: седиментогенез и история развития в голоцене. М.: 236 с.
- Нинбург Е.А.* 1990. Долгая губа: естественная и искусственная изоляция. — Природа, № 1: 44-49.
- Федяков В.В.* 1980. Некоторые особенности распределения двустворчатых моллюсков Белого моря. — Биология моря, № 5: 15-19.
- Книпович Н.М.* 1896. Eine Zoologische Excursion im Nordwestlichen Teile des Weissen Meeres im Sommer 1895. — Ежегодн. Зоол. музея Имп. Акад. наук: 278-326.
- Naumov A.D.* 2001. Benthos. Ch. 4. — White Sea. Ecology and environment. St.- Petersburg-Tromsø: 41-53.