

УДК 551.465

## ИЗУЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ВРЕМЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИБРЕЖНЫХ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ КЕРЕТСКОГО АРХИПЕЛАГА И ПРОЛИВА ВЕЛИКАЯ САЛМА (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

© 2014 г. М. В. Чикина<sup>1</sup>, В. А. Спиридонов<sup>1</sup>, М. В. Мардашова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

<sup>2</sup> Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, факультет биотехнологии и биоинженерии

e-mail: chikina@ocean.ru

Поступила в редакцию: 18.10.2012 г., после доработки 22.04.2013 г.

Наблюдения в районе Керетского архипелага и в проливе Великая Салма (Карельский берег, Белое море), выполненные в 2009 г. на станциях, где макробентос был впервые изучен в 1953–1954 гг., показывают, что сообщества с доминированием по биомассе таких видов двустворчатых моллюсков как *Arctica islandica* и, в меньшей степени, *Serripes groenlandicus* поддерживаются на одних и тех же участках дна (в масштабе 10<sup>2</sup>/м<sup>2</sup>) в течение, по меньшей мере, более полувека. В некоторых случаях (район о. Пежостров) сохраняется в целом и соотношение преобладающих таксономических групп: *Bivalvia*, *Polychaeta* и *Tunicata*.

DOI: 10.7868/S0030157413060026

### ВВЕДЕНИЕ

Понимание организации и динамики донных сообществ в разных пространственных и временных масштабах составляет фундаментальную проблему морской экологии [3; 4; 36]. При этом анализ временной динамики в масштабе десятилетий и нескольких столетий ограничивается наличием данных, полученных в историческом прошлом. Идеальным инструментом являются временные серии регулярных съемок, но они крайне немногочисленны и являются обычно результатом усилий отдельных энтузиастов [41]. Для Белого моря повторные исследования в точках исторических бентосных станций практически не проводились, при том, что этот бассейн представляет значительный интерес с точки зрения анализа многолетних изменений донных сообществ. Здесь, по-видимому, на протяжении последнего столетия отсутствовали масштабные возмущающие факторы, связанные с климатическими изменениями, а также промыслом тралящими орудиями лова [37; 43]. Особенности водосбора делают Белое море уязвимым для антропогенного загрязнения, которое, однако, сосредоточено в нескольких импактных зонах (районы городов Кандалакши, Кеми, Архангельска и Северодвинска), в то время как большая часть бассейна сохраняет природные характеристики вод [20].

Многолетние исследования сообществ литорали, обрастания, и в, меньшей степени, верхней сублиторали ведутся в непосредственной близости

сти научных стационаров Карельского берега в течение 20–30 последних лет [3; 4; 5; 6; 18; 23; 30; 40]. Исследования бентоса сублиторали у Карельского берега Белого моря было начато работами Беломорской методической станции Государственного гидрологического института в 1930-х гг. [10] и в значительно большем объеме продолжено Беломорской биологической станции Карело-Финского филиала АН СССР (ББС КФФАН) на рубеже 1940- и 1950-х гг. [16] и Беломорской биологической станцией МГУ в начале 1950-х гг. [2]. Однако в последующие годы как Беломорская биологическая станция Зоологического института РАН на мысе Картеш (ББС “Мыс Картеш”) – преемник ББС КФФ АН СССР, так и ББС МГУ сместили свои исследования экологии донных сообществ на более удаленные районы Белого моря [22]. Наличие в архиве Карельского научного центра (КарНЦ) РАН координат и данных первичной обработки дночерпательных проб 1950-х гг. позволило повторить сделанные в то время станции с целью обнаружения возможных изменений в составе сообществ и общей биомассе бентоса в многолетнем аспекте.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Подготовка материалов 1953–1954 гг. для сравнительного анализа.** Координаты станций и глубина отбора проб в районе Керетского архипелага и проливе Великая Салма получены из рейсовых

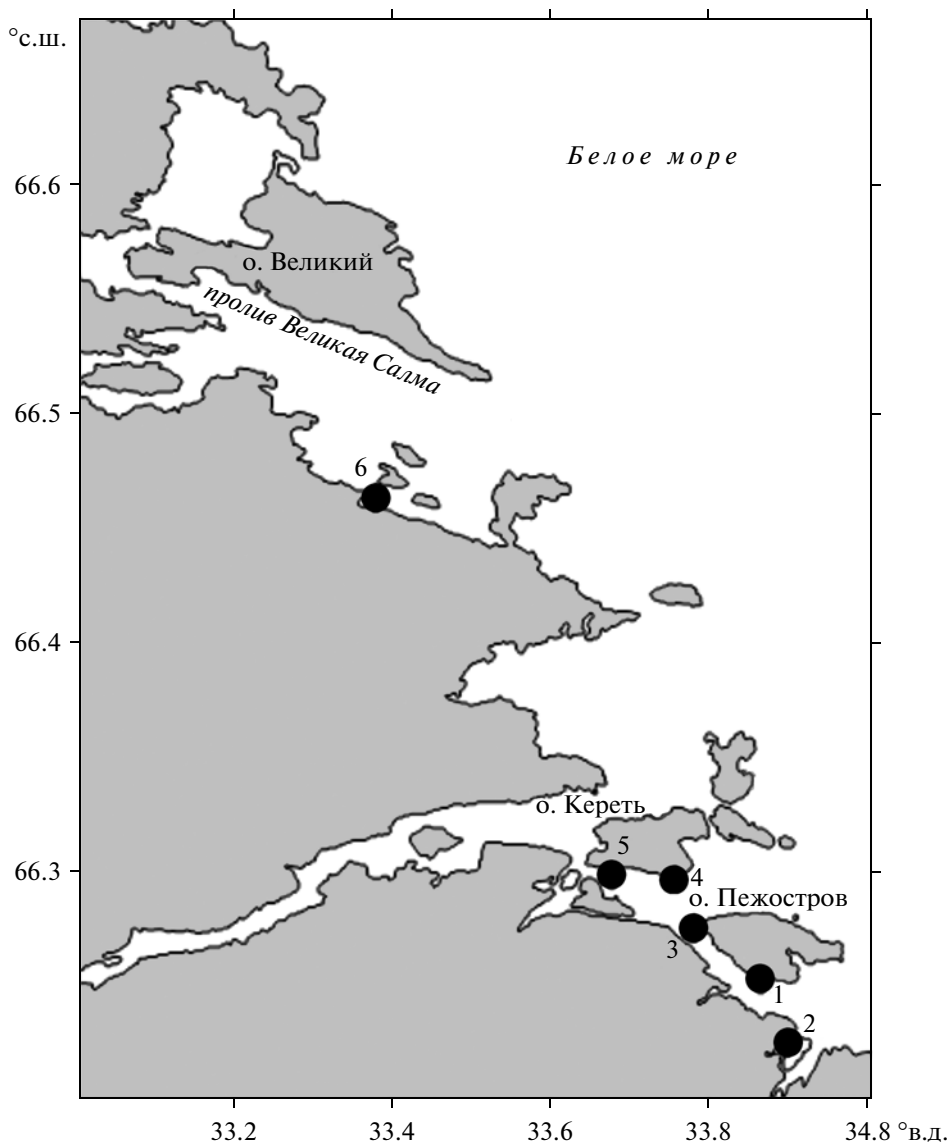


Рис. 1. Расположение станций в районе Керетского архипелага и пролива Великая Салма (2009 г).

журналов экспедиций на борту мотобота (м/б) “Комсомолец” и м/б “Каховка” и “Победитель” (табл. 1), хранящихся в Научно-исследовательском архиве КарНЦ РАН [26]. Для сбора проб использовался дночерпатель Петерсена с площадью раскрытия  $0.1 \text{ м}^2$ , на каждой станции отбирали 2 дночерпательные пробы. Протоколы обработки бентоса, выполненной М.Н. Тимаковой (Русановой), содержащие также данные о поверхностной и придонной температуре и солёности и характере грунта на станциях также хранятся в архиве КарНЦ РАН [28; 29]. Они были переведены в табличную форму с использованием электронных таблиц MS Excel, названия таксонов были приведены к современной номенклатуре, используя подход, описанный Солянко с соавторами [27; 42].

**Сбор и обработка материала.** Пробы бентоса отбирали в тех точках, где были выполнены станции наших предшественников (рис. 1, табл. 1). Для повторного обследования были выбраны станции м/б “Комсомолец” 42 и 48, где в 1953 г. было найдено сообщество с доминированием *Arctica islandica*, станции 37, 38 и 47, где этого вида не было обнаружено, а в бентосе по биомассе доминировали полихеты, и станция м/б “Каховка” 2, где в 1954 г. встречено сообщество с доминированием *Serripes groenlandicus*. В июне 2009 г. исследования проведены на шести станциях, на каждой из которых было взято по пять дночерпательных проб. Отбор проб осуществляли без постановки судна на якорь, возвращаясь в выбранную точку после помещения очередной пробы в плотный полиэтиленовый мешок. Учитывая то обстоя-

**Таблица 1.** Станции, выполненные в районе Керетского архипелага и пролива Великая Салма в 1953–1954 годах и повторенные в сходных географических координатах в 2009 г.

Район	Станция	Дата	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	Глубина, м	T, °C пов.	T, °C прид.	S пов., ‰	S прид., ‰	Субстрат
Пежостров	38	01.10.1953	66°15.2'	33°55.4'	31	8.75	2.89	24.51	27.34	Илистый песок, гравий, ракуша
Кереть, губа Осечкова	37	01.10.1953	66°13.6'	33°54.3'	18	8.85	3.56	24.72	27.16	Серый ил с налетом ржавчины, гравий
Пежостров	42	09.10.1953	66°16.5'	33°47.2'	14	4.47	5.28	22.95	26.44	Песок, детрит, водоросли
Большая Салма, о. Борисовец	47	09.10.1953	66°17.8'	33°45.5'	30	4.35	5.11	19.91	26.49	Серый ил с налетом ржавчины, валуны
Большая Салма	48	09.10.1953	66°17.9'	33°40.4'	15	4.88	5.19	25.28	26.47	Серый ил с гравием и валунами; водоросли
Великая Салма, о. Еловый	1954-2	21.08.1954	66°29.1'	33°23.6'	8.5	14.45	14.36 (5 м)	25.34	25.07 (5 м)	Серый ил с песком, галькой и ракушей
Пежостров	1	21.06.2009	66°15.32'	33°51.87'	28–33.6	8.07	7.65	25.01	25.34	Песок, гравий, ракуша
Кереть, губа Осечкова	2	21.06.2009	66°13.52'	33°53.9'	17.2–22.4	9.51	7.49	21.98	25.21	Ил, алевритовая и пелитовая фракции >50%
Пежостров	3	21.06.2009	66°16.52'	33°46.92'	14–19	8.49	7.13	23.16	25.32	Илистый песок, галька с оброслом красных водорослей и губок, раковины <i>Arctica islandica</i>
Большая Салма, о. Борисовец	4	21.06.2009	66°17.765'	33°45.086'	23–28	8.07	7.71	23.58	25.3	Илистый песок, галька
Большая Салма	5	23.06.2009	66°17.89'	33°41.03'	11–14.6	не изм.	не изм.	не изм.	не изм.	Илистый песок, гравий, галька, раковины <i>Arctica islandica</i>
Великая Салма, о. Еловый	6	24.06.2009	66°27.8'	33°22.8'	7.8–8.1	не изм.	не изм.	не изм.	не изм.	Песок, гравий

Примечание: Координаты станций 2009 г. соответствуют центральной позиции, вокруг которой располагаются 5 проб на расстоянии 10–100 м. Для этих проб указан диапазон глубин. Данные по станциям 1950-х гг. даются по [28, 29].

тельство, что точность определения координат и глубины станций бота остается неизвестной, такой подход должен был обеспечить более широкое покрытие участка, где были взяты пробы в 1953 г. Сбор бентосных проб проводили с использованием дночерпателя Ван Вина, который соответствует по площади захвата дночерпателью Петерсена, использовавшемуся в 1950-х годах. Пробы промывали через сито с ячейей 1 мм и фиксировали 4% формальдегидом. Организмы определяли по возможности до вида, после чего взвешивали с точностью 0.001 г. При подсчете биомассы использовали сырой вес организмов.

**Методы анализа и статистической обработки материала.** Общее видовое богатство оценивалось с помощью кумулятивной кривой. Также проводили расчет ожидаемого полного числа видов с поправкой Чао на встречаемость редких видов [35]. Расчет и анализ сходства проб проводили с использованием меры сходства Брэя–Кертиса [34] посчитанной для данных по биомассе. На основании полученных матриц сходства проводили ординацию станций методом многомерного шкалирования для выявления общих тенденций в распределении сообществ. Коэффициенты сходства отдельных групп станций проверялись и дополнялись методом однофакторного анализа сходства (ANOSIM), который позволяет оценивать достоверность объединения станций в те или иные группы [36]. Пороговый уровень значимости, за которым группировка считалась случайной, принимали равным 5%. Для всех расчетов использован пакет программ MS Excel 2007 (Microsoft™); PRIMER v6 [Primer™, 2001].

**Подход к сравнению материалов 1950-х гг. и 2009 г.** Пробы, собранные в 1953 и 1954 гг. представляются более бедными как в количественном (биомасса в большинстве “исторических” проб достоверно ниже, чем в современных), так и в качественном отношении. Это может быть связано, в частности, с меньшей эффективностью работы дночерпателя Петерсена по сравнению с более тяжелым дночерпателем Ван Вина [42] и меньшим количеством проб, влияющим на точность оценки. С другой стороны, материалы 1950х гг. обрабатывались экспресс-методом и ряд видов и особей просто могли быть пропущены. Однако, несмотря на ограниченные возможности сопоставления современных материалов с данными более чем полувековой давности, донные сообщества можно сравнивать по признакам доминирования тех или иных видов двустворчатых моллюсков, создающих в бентосе данного района наибольшую биомассу, а также соотношению основных таксономических групп.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Особенности условий среды в районе исследований.** Глубины на станциях варьировали от 8 до 34 м (табл. 1). В 1953 г. как поверхностная, так и придонная температура была в целом ниже, а соленость выше, чем в 2009 г. (табл. 1), что могло иметь сезонный характер и быть связано с осенним охлаждением и уменьшением выноса пресных вод летом – в начале осени. Данные по осадкам (визуальная характеристика с дополнением по траловым сборам в 1953–1954 гг.; визуальная характеристика и данные гранулометрии в 2009 г.) представлены в таблице 1. С учетом того, что данные 1950-х гг. недостаточно точны, можно сказать, что в целом между субстратами в 1950-х гг. и 2009 г. наблюдается определенное соответствие: на большинстве станций преобладают заиленные пески и в значительном количестве присутствуют гравий и галька.

**Общая характеристика макрозообентоса в 2009 г.** Всего было отмечено 118 таксонов, их них Polychaeta – 56, Crustacea – 13, Bivalvia – 17; Gastropoda – 8, Ascidiacea – 5, Echinodermata – 5, Porifera – 7. Из оставшихся 7 таксонов 3 пришлось на Bryozoa и по одному таксону — на такие группы как Hydrozoa, Brachiopoda, Caudofoveata и Nemertea. Богатство фауны было выявлено достаточно полно и составило 93% от рассчитанного ожидаемого полного числа видов с поправкой Чао на встречаемость редких видов, которое составило 128 видов (рис. 2). По количеству видов преобладали полихеты (47%), моллюски составили 22%, ракообразные 11%. Остальные группы составляли 1–6% от всего видового состава (рис. 3а). По численности также доминируют Polychaeta (81%), численность Bivalvia составила 8%, а численность остальных групп составила от 1 до 4% от суммарной численности всех найденных видов (рис. 3б). По биомассе безоговорочно преобладают двустворчатые моллюски, составляя 82% от суммарной биомассы всех видов (рис. 3в), в основном за счет двустворчатых моллюсков *Arctica islandica* и *Astarte elliptica*. Среднее количество видов на 1 дночерпательную станцию варьирует от 37 (на ст. 6) до 76 (ст. 5), при этом минимальное количество видов отмечено на самой мелководной ст. 6. На пробу приходится существенно меньше видов (от 13 до 48), причем этот разброс может быть в пределах одной станции. Численность организмов менялась от 840 экз/м<sup>2</sup> (ст. 2) до 3518 экз/м<sup>2</sup> (ст. 6). Высокая численность на ст. 3 и 6 (>3000 экз/м<sup>2</sup>) складывается за счет массового развития полихет *Micronephthys minuta* и *Galathowenia oculata* (табл. 2). Биомасса бентоса менялась от 9 до 279 г/м<sup>2</sup>, относительно высокие значения биомассы (>100 г/м<sup>2</sup>) отмечены на станциях 3 и 5 с поселениями *Arctica islandica* (табл. 2, 3).

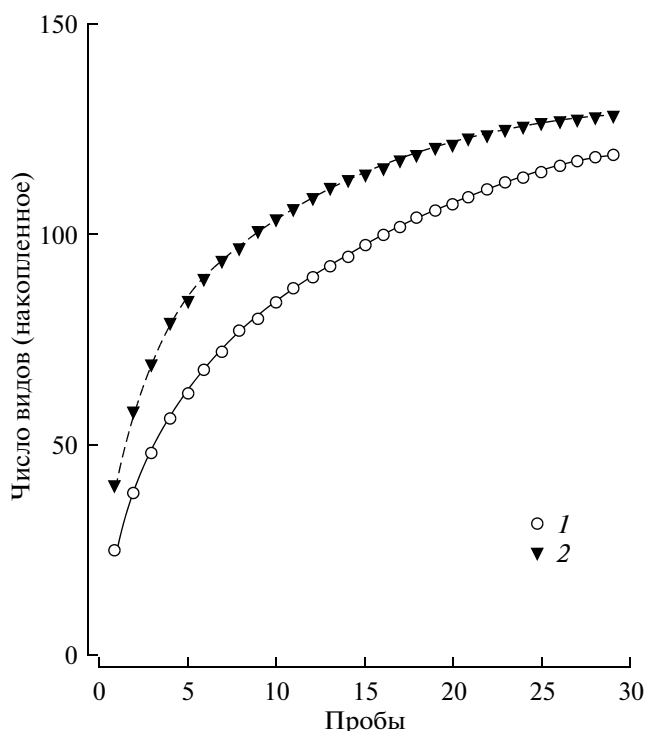


Рис. 2. Кумулятивные кривые накопления числа видов в зависимости от числа взятых проб с поправкой Чао (Chao1) на встречаемость редких видов (станции 2009 г.). 1 – наблюдаемое число видов. 2 – число видов, скорректированное по методу Чао [35].

**Структура сообществ макрозообентоса.** Дальнейший анализ методом многомерного шкалирования, основанный на данных по биомассе также продемонстрировал отличие станции 6 от прочих станций (рис. 4). Также мы выделили в отдельную группу станции 3 и 5. Оценка методом ANOSIM показала, что разделение станций на обозначенные группы неслучайно и статистически достоверно на уровне значимости 0.1%.

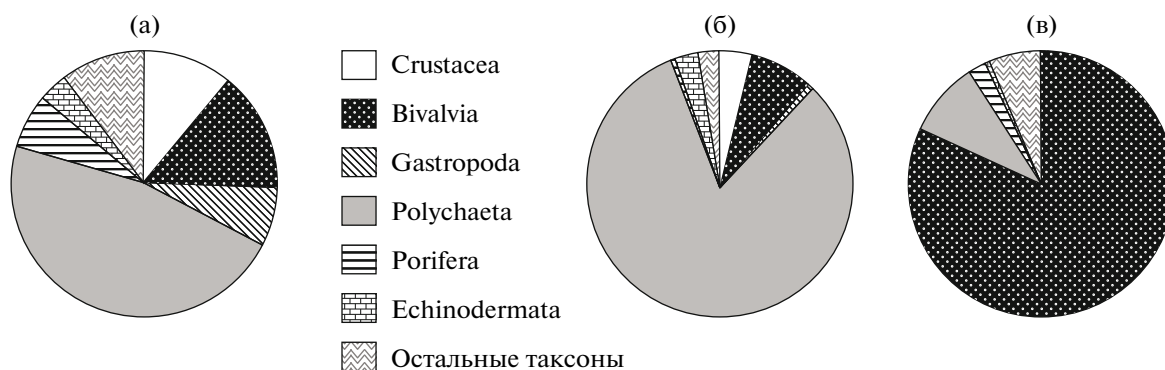


Рис. 3. Состав макрозообентоса исследуемого района в 2009 г. (% от суммы). (а) – количество видов; (б) – численность; (в) – биомасса.

В сообществе макрозообентоса, отмеченного на станции 6, как по численности, так и по биомассе преобладают полихеты (табл. 2, 3). Даже при наличии в пробах значительного количества двустворок (биомасса *Serripes groenlandicus* и *Arctica islandica* была 6.5 и 5 г/м<sup>2</sup> соответственно), руководящую роль занимает полихета nereida *Alitta virens*, чья биомасса составила более 20 г/м<sup>2</sup>. По численности на этой станции преобладают мелкие полихеты *Aricidea nolani* и *Micronephthys minuta*, для которых она составляет 686 и 1686 г/м<sup>2</sup> соответственно. Также была отмечена высокая численность Amphipoda – около 200 экз/м<sup>2</sup>.

Для группы, в которую вошли станции 3 и 5, характерным видом является *Arctica islandica*, ее численность составила 64 и 116 экз/м<sup>2</sup> соответственно, а биомасса около 200 г/м<sup>2</sup> на обеих станциях. Необходимо отметить, что на ст. 3 была отмечена высокая численность полихеты *Galathowenia oculata*, которая составила 1756 экз/м<sup>2</sup> (табл. 2).

На станциях 1, 2 и 4 по биомассе доминировала *Astarte elliptica*, наиболее высокой ее биомасса была на ст. 2 и составила 32 г/м<sup>2</sup>. По численности на станциях этой группы преобладали полихеты *Chaetozone setosa* и *Galathowenia oculata* (табл. 2). В целом можно сказать, что указанное сообщество весьма разнообразно как по видовому составу, так и по структурным показателям.

**Сравнение современной структуры сообществ с архивными данными.** В 1950-е годы пробы определялись со значительно меньшей степенью детальности и их общее число было более чем в 3 раза меньше, чем в 2009 г. Поэтому вполне ожидаемо, что в 2009 г. обнаружено значительно больше видов даже в тех группах, в которых материал в 1953–1954 гг. всегда определялся до вида (*Bivalvia*, *Gastropoda*, *Echinodermata*). Тем любопытнее отметить, что ряд видов макрозообентоса, отмеченный в середине XX столетия, не был встречен в

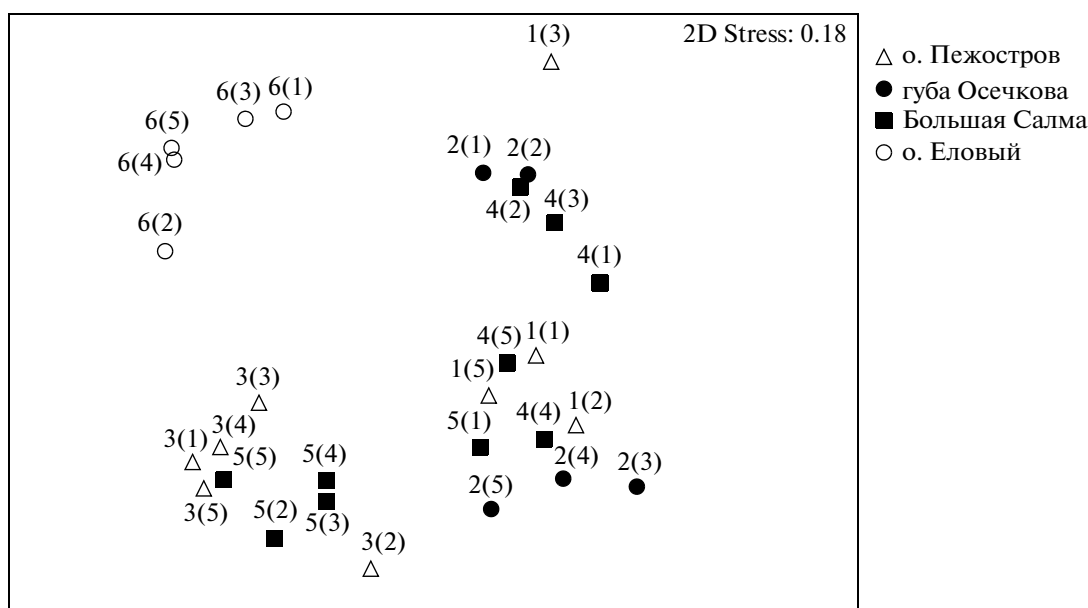
**Таблица 2.** Виды макрозообентоса, преобладавшие по численности и биомассе в районе Керетского архипелага и Великой Салмы в 2009 г.

Станции	1		2		3		4		5		6	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
<i>Amphipoda</i> gen.sp.	8	0.0045	0	0	4	0.004	4	0.01	0	0	142	0.856
<i>Pontoporeia femorata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	46	0.392
<i>Arctica islandica</i>	5	0.027	4	0.02	64	206.106	0	0	16	206.158	2	4.806
<i>Crenella decussata</i>	5	0.0035	8	0.028	134	0.814	10	0.035	134	0.572	0	0
<i>Astarte eliptica</i>	35	7.4285	18	31.97	4	0.012	12	15.612	88	21.194	0	0
<i>Macoma calcarea</i>	5	0.0145	4	0.006	12	1.775	18	1.634	32	3.238	24	0.202
<i>Mya truncata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	1.662
<i>Astarte montagui</i>	0	0	2	5.998	26	0.868	2	0.006	20	0.368	0	0
<i>Serripes groenlandicus</i>	0	0	0	0	2	1.078	0	0	2	3.632	6	6.586
<i>Ophiura robusta</i>	8	0.0125	22	0.134	114	2.68	4	0.014	94	0.806	0	0
<i>Aricidea nolani</i>	30	0.0025	2	0.002	6	0.004	8	0.002	6	0.003	682	0.574
<i>Chaetozone setosa</i>	298	0.116	36	0.128	68	0.088	122	0.13	26	0.008	4	0.01
Maldanidae gen.sp.	38	0.092	52	0.354	10	0.064	70	0.43	32	0.09	12	0.136
<i>Micronephthys minuta</i>	168	0.01475	24	0.022	42	0.026	40	0.021	110	0.044	1686	1.552
<i>Galathowenia oculata</i>	275	0.172	294	1.234	1758	6	160	0.488	88	0.092	32	0.056
<i>Alitta virens</i>	3	0.00025	4	0.758	0	0	0	0	12	2.95	62	20.728
<i>Scoloplos armiger</i>	158	0.08525	82	0.18	172	0.522	88	0.16	144	0.242	270	1.024

Примечание. *N* – численность, экз/м<sup>2</sup>; *B* – биомасса, г/м<sup>2</sup>.

тех же местах взятия проб в наши дни. Так в пробах 2009 г. отсутствовала голотурия *Chiridota laevis*, встреченная ранее в районе Керетского архипела-

га на двух станциях (42 и 47) в количестве по 15 экз/м<sup>2</sup> на каждой. Кроме того, на станциях 2009 г. не были найдены гастроподы родов *Vuccia-*



**Рис. 4.** Результаты ординационного анализа методом многомерного шкалирования (МДС) на базе значений индекса сходства Брея-Кертиса, рассчитанного по данным о биомассе (трансформация данных путем извлечения квадратного корня) видов (пробы 2009 г.).

**Таблица 3.** Сравнение характеристик макробентоса на станциях в районе Керетского архипелага и пролива Великая Салма в 1950-х гг. с характеристиками макробентоса на станциях, расположенных примерно в тех же координатах в 2009 г.

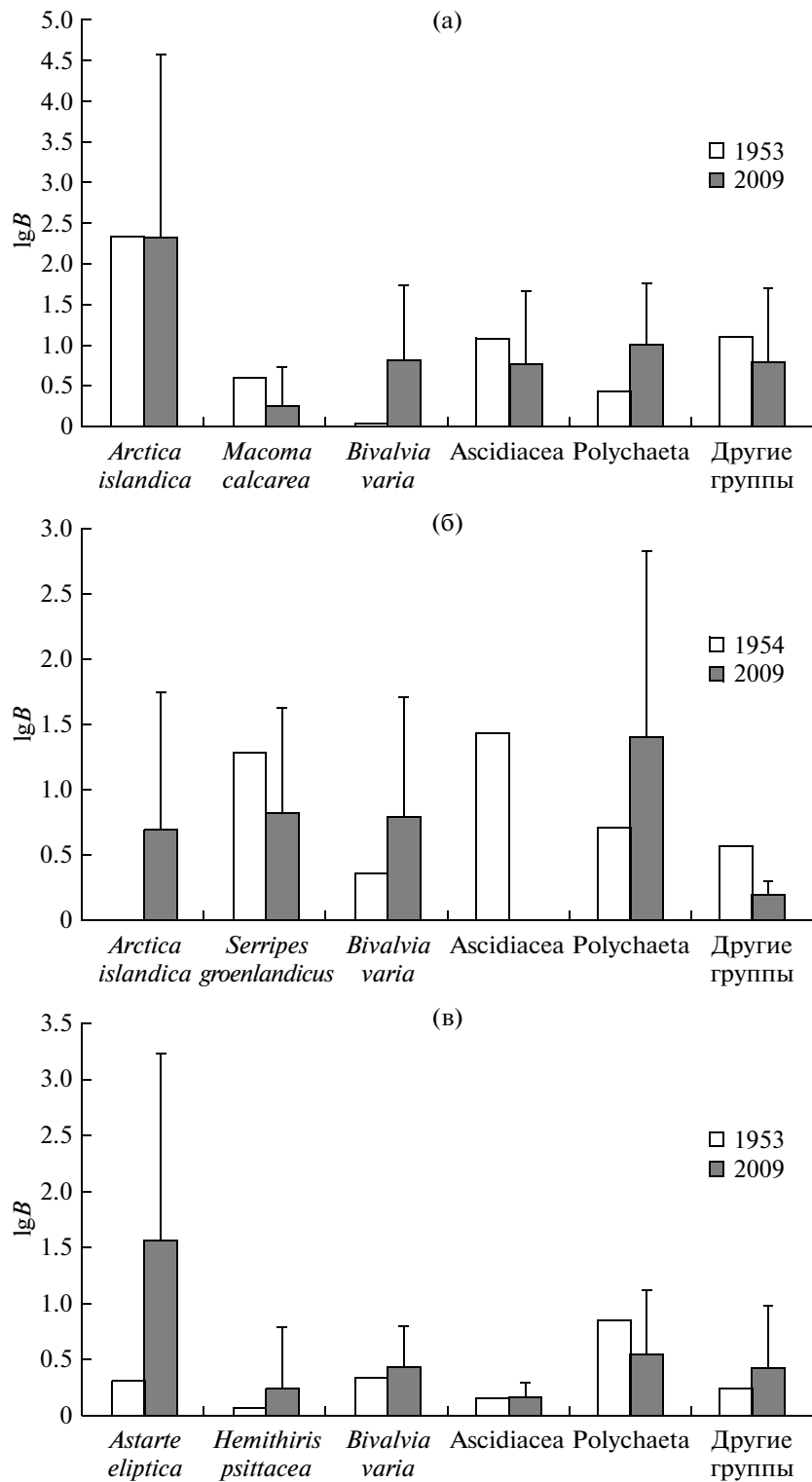
Год	1953	2009	1953	2009	1953	2009
Станции	38	1	37	2	42	3
Биомасса <i>B</i> , г (средняя)	2.905	13.9	6.53	18.1	50.065	70.7
Биомасса, половина довер. интервала; г		15.12		17.76		43.77
Численность <i>N</i> , экз (средняя)	28	174	18	83	33	305
Численность, полов. довер. интервала; экз		180		46		112
Доля двустворчатых моллюсков по биомассе (%)	28.6	81	1.3	66	89.3	91
Доля полихет по биомассе (%)	49.9	8	18.7	15	1.1	4
<i>B/N</i> (общее), г	0.104	0.08	0.362	0.218	1.517	0.232
<i>B/N</i> ( <i>Bivalvia</i> ), г	0.277	1.667	0.021	2.71	4.97	2.4
<i>B/N</i> ( <i>Polychaeta</i> ), г	0.076	0.008	0.122	0.041	0.11	0.012
Год	1953	2009	1953	2009	1954	2009
Станции	47	4	48	5	2	6
Биомасса <i>B</i> , г (средняя)	1.597	8.1	12.02	83.7	11.37	13.2
Биомасса, половина довер. интервала; г		7.75		50.28		10.41
Численность <i>N</i> , экз (средняя)	10	91	5	175	66	351
Численность, полов. довер. интервала; экз		42		38		134
Доля двустворчатых моллюсков по биомассе (%)	14.8	65	98.6	84	37.9	40
Доля полихет по биомассе (%)	62.6	30	0	2.6	9	57
<i>B/N</i> (общее), г	0.1597	0.089	2.404	0.478	0.172	0.037
<i>B/N</i> ( <i>Bivalvia</i> ), г	0.118	0.93	2.96	1.75	0.331	0.907
<i>B/N</i> ( <i>Polychaeta</i> ), г	0.143	0.033	0	0.022	0.025	0.024

Примечание. Все данные по численности и биомассе приведены на 0.1 м<sup>2</sup>.

*num*, *Margarites*, *Oenopota*, также *Pseudopolinices nanus*. Впрочем, эти гастроподы и в 1950-е годы встречались единично (за исключением *Margarites costalis*, отмеченного в количестве 15 экз/м<sup>2</sup> на ст. 2 у о. Еловый). Другие виды *Margarites* были достаточно обычны в траловых сборах 1953 г. Также в траловых сборах встречен ряд моллюсков, не отмеченных в сборах 2009 г., в частности *Modiolus modiolus*, *Lacuna vineta* и *Velutina velutina* [28].

Попарное сравнение станций показало, что биомасса в 2009 г. в большинстве случаев была выше, чем в 1950-е годы, однако на станциях 42 (1953 г.) и 2 (1954 г.) биомасса, наблюдавшаяся 55 лет назад, попадала в доверительный интервал современной биомассы (табл. 3). На этих станциях, а также на ст. 48 (1953 г.) были близки и доли двустворчатых моллюсков по биомассе. Значения численности макробентоса в 1953–1954 гг. малы по сравнению с 2009 г., но это могло быть связано с неполным подсчетом организмов, особенно полихет, в прошлые годы (табл. 3).

Относительно стабильным во времени оказалось сообщество с доминированием *Arctica islandica*, отмеченное нами на станциях 3 и 5. На станциях в районе о. Пезжостров (станции 42 и 3 соответственно в 1954 и 2009 гг.) второе место по биомассе занимали асцидии (по определениям 2009 г. *Dendrodoa grossularia* и *Didemnum roseum*). Полихеты по биомассе шли четвертыми в 1953 г. и вторыми в 2009 г. Во все годы наблюдений характерным видом сообщества была также *Macoma calcarea* (рис. 5а). Еще один вид *Bivalvia* характерный на рассматриваемом участке в 2009 г. — *Mya arenaria*, не был обнаружен в 1953 г. как на ст. 42, так и на других станциях. Архивные данные 1953 г. по ст. 48, к сожалению, содержат указания на наличие всего трех четко установленных видов. Помимо вида доминанта *Arctica islandica* на этой станции в 1953 г. были встречены *Ciliatocardium ciliatum* и *Hemithyris psittacea*. Они же играли заметную роль и в сообществе, обнаруженном на том же месте в 2009 г.



**Рис. 5.** Сравнение состава макрозообентоса на станциях, исследованных в 1953–1954 гг. и 2009 г. lgB – десятичный логарифм биомассы (г/м<sup>2</sup>). (а) – станции 42 (1953 г.) и 3 (2009 г.); (б) – станции 2 (1954 г.) и 6 (2009 г.); (в) – станции 38 (1953 г.) и 1 (2009 г.).

Определенное сходство по общей биомассе и доминированию прослеживается и между разделенными интервалом в 55 лет мелководными со-

обществами у о. Еловый в проливе Великая Салма на станциях 6 (2009 г.) и 2 (1953 г.). Однако абсолютная биомасса и ее доля в общей биомассе



бентоса у доминировавшего в этой точке в 50-е годы *Serripes groenlandicus* в 2009 г. была значительно ниже, чем в 1954 г. При этом сохранялась сходная, хотя и невысокая биомасса *Macoma calcaria*. Асцидии, также бывшие доминантной группой в 1954 г., в 2009 г. не были обнаружены вовсе, зато появилась *Arctica islandica*. Это были многочисленные небольшого размера экземпляры, которые далеко не создавали такой биомассы как та, что наблюдалась в сообществах с доминированием циприны в районе Керетского архипелага. Значительно увеличилась в 2009 г. и биомасса полихет — преимущественно за счет nereиды *Alitta virens* (рис. 56).

Наименее схожими со станциями прежних лет оказались станции, на которых нами в 2009 г. было обнаружено сообщество *Astarte elliptica*. Однако, как уже было отмечено выше, это сообщество и по своей структуре также оказалось наиболее изменчивым. Поскольку данные 1953 г., которыми мы располагаем, неполны, сделать определенных выводов о смене сообществ на этих станциях мы не можем. Интересно, однако, отметить, что в материалах 1953 г. *A. elliptica* была встречена лишь на одной из повторенных нами станции (38) и в очень небольшом количестве.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В основу наиболее широкого на сегодняшний день по своему охвату опубликованного описания донных сообществ прибрежных вод Северо-Карельского побережья [2] лег ряд студенческих работ, выполненных на ББС МГУ в 1950-е годы. Макробентос и его биотопы юго-западной части пролива Великая Салма детально изучен уже в 2000-е годы [14; 19; 21]. Эти исследования не захватывают района Керетского архипелага, макробентос которых был охарактеризован в неопубликованной рукописи Русановой [25]. Показано, что особенностью донного населения прибрежья Керетского архипелага является широкая встречаемость сообществ с доминированием циприны, *Arctica islandica*, значительно превосходящей по биомассе другие виды [25]. Эти сообщества, для которых в качестве субдоминантов отмечены иглокожие и асцидии, встречались в 1953 г. на глубинах от 10 до 31 м на илестых песках, камнях, гравии и ракушке с зарослями ламинарий и красных водорослей. Интересно отметить, что для других исследованных в 1953 г. губ Карельского Русанова [25] не отмечает сообществ с явным доминированием циприны. Впрочем, позднее такие сообщества были обнаружены в Соностровской салме (проливе, отделяющем о. Соностров от материка) — в нижней части склона (4–6 м), поднимающегося к порогу, который отделяет небольшую лагуну, и на береговом склоне самого пролива ниже пояса ламинарий на глубине 8–

10 м [8]. Кроме того, массовые траловые сборы циприны и видов, которые обычно ассоциированы с ней, в донных сообществах Онежского залива получены в 2004 г. на заиленном песке на глубине 6–8 м в губе Гридиной, что свидетельствует о наличии там сообществ с ее значительным присутствием [9]. На большей части пролива Великая Салма и губы Ругозерской массовые поселения *A. islandica* не отмечены [2; 21], небольшое пятно сообщества с доминированием этого вида известно из района о. Высокий в Ругозерской губе [2; 11]. В Онежском заливе, особенно его центральной и южной части сообщества с доминированием циприны гораздо более распространены [7; 12; 15; 17; 27; 43]. Имеющиеся детальнее данные по конкретным местообитаниям указывают, что эти сообщества располагаются, как правило, на участках с выраженным перепадом глубин, заметной гидродинамической активностью, но не самой высокой, поскольку грунтам свойственно умеренное заиление, часто в области воздействия речного стока [15; 27]. Сформировавшись в соответствующих условиях бентали, поселения циприны могут сохраняться на одних и тех же местах в течение длительного времени. Наши прямые наблюдения показывают, что это время исчисляется, минимум, 56 годами. Также с 1953 г. до наших дней достоверно прослеживается сообщество с доминированием *A. islandica* у о. Высокий в губе Ругозерской [2; 11; 13], однако указания на его присутствие на этом участке имеются еще в работе Гурвича, выполненной в 1932 г. и посвященной, в основном бентосу соседней губы Бабы море [10]. В сообществах циприны у Керетского архипелага моллюски, встреченные в 1953 г., были достаточно крупными (средняя масса около 7 г), живут и растут они в течение десятилетий, а характерная продолжительность жизни их в Кандалакшском заливе оценивается в 50 лет [1; 33]. Таким образом, во время съемки КФФ АН СССР циприны, скорее всего, уже имели возраст в несколько десятков лет, и можно уверенно предполагать, что в прибрежной зоне Карельского берега Белого моря минимальное время существования “на одном месте” (на участках площадью порядка  $10^2/\text{м}^2$ ) сообществ с доминированием *A. islandica* приближается к столетию.

Стабильность поселений *A. islandica* у Карельского берега может быть следствием как высокой продолжительности жизни этого вида, так и сложной пространственной организации популяций. Хорошо описано поселение циприны, наблюдаемое в Керетском архипелаге у о. Матренин с 1984 г. [5; 6; 40], которое имеет площадь порядка  $10^3 \text{ м}^2$  и сложную пространственную структуру, связанную с различным распределением возрастных групп по глубине. За время наблюдений (более 25 лет) были выявлены изменение пространственной и возрастной структуры популяции,

значительное падение биомассы циприны (которая однако по-прежнему превышала  $100 \text{ г/м}^2$ ), по-видимому, вызванное массовым отмиранием старшей генерации, и достаточно быстрое частичное восстановление прежней структуры [5; 6; 40]. Таким образом, у *A. islandica* могут существовать популяционные циклы, наподобие тех, что описаны для других двустворчатых моллюсков, образующих массовые поселения [38; 39; 40], но, по-видимому, весьма долгопериодные — поскольку эти моллюски сами по себе долгоживущие [31]. В Онежском заливе, где продолжительность жизни циприны оценивается еще выше, порядка 100 лет [1; 33], а районы, с высокой биомассой вида в течение десятилетий занимают на порядок (по меньшей мере) большую площадь [27; 43] доминирование ее в сообществах на одних и те же участках может быть ограничено только резкой сменой условий среды естественного или антропогенного характера. Это изменение температурно-соленостного режима, значительная эвтрофикация, интенсивное воздействие промысла на морское дно, появление интродуцированных хищников — все то, что в XX—начале XXI века происходило в ряде европейских морей, но от чего Белое море оказалось в основном избавлено в силу особенностей географического положения, океанографического режима и истории хозяйственного использования бассейна [43].

В литературе, посвященной бентосу прибрежной зоны Карельского берега, сообщества с доминированием *Serripes groenlandicus* отмечались нечасто. Брочкая с соавторами указывает на сообщества со значительным присутствием этого вида в центральной части Ругозерской губы на глубинах от 4.5 до 14 м [2], однако из описания оригинального материала следует, что в дочерпательных пробах этот вид не был представлен, но в массе встречался в траловых уловах на тех же станциях [11], что может свидетельствовать о высокой агрегированности его распределения. Герасимова и Кузнецова [6] отмечают, что в районе исследуемого ими популяционного “пятна” *Arctica islandica* у о. Матренин доминирование серрипеса (вместе с нереидой *Alitta virens* — как и в нашем случае у о. Еловый!) в сообществах на глубинах 4.5–7 м (где циприны немного или она отсутствует) проявилось лишь в недавние годы (2006–2007 гг.). Макробентосное сообщество у о. Еловый в 2009 г. было схоже с сообществом, обнаруженным 55 лет назад только значительным вкладом серрипеса в биомассу, в остальном они значительно отличались. Длительная стабильность сообществ с доминированием *S. groenlandicus*, таким образом, не столь очевидна, как стабильность сообществ с доминированием *A. islandica*, и известные участки массовых поселений серрипеса в районе Карельского берега заслуживают дальнейшего исследования.

Сообщества с доминированием или значительным участием *Astarte elliptica* достаточно характерны для прибрежной зоны Карельского берега [2; 21]. Однако, даже с учетом ограничений возможностей сравнения наших данных и съемки 1953 г. (см. Материал и методы), очевидно, что в 50-е годы на станциях в губе Осечковой, Большой Салме и у о. Пезостров эти сообщества представлены не были. Вместо них там были отмечены сообщества с доминированием полихет. Таким образом, состав макробентоса на участках масштаба  $10^2 \text{ м}^2$  в прибрежной зоне Белого моря на протяжении десятилетий может и существенно меняться. При этом, у нас нет оснований предполагать какую-либо резкую смену условий или сильное антропогенное воздействие, как в Белом море в целом, так и в районе Карельского берега во второй половине XX—начале XXI века [20; 43]. Естественная динамика донных сообществ, не предполагающая смены режима функционирования экосистем, может быть результатом сукцессии, происходящей под влиянием изменения организмами среды обитания, и следовать определенному направлению, либо складываться из случайного наложения изменений численности отдельных видов и иметь флуктуирующий характер. Из-за отсутствия промежуточных наблюдений наши примеры невозможно отнести к той или иной категории. Отметим, что сукцессии донных сообществ недостаточно изучены и, в первую очередь, описаны для организмов обрастания или бентоса твердых или смешанных субстратов, утративших донное население в силу каких-либо естественных или антропогенных причин [24], например, сильных штормов, гипоксии, резких скачков температуры и солености, усиления УФ-радиации, вулканической активности, воздействия айсбергов на дно, донных тралений [32]. Что же касается флуктуирующих изменений донных сообществ верхней сублиторали, то они могут складываться на основе циклических изменений плотности популяции донных беспозвоночных. Такие несинхронизированные циклы прослеживаются у Карельского берега практически у всех видов полихет в сообществах обрастания, в т.ч. у ряда видов, представленных в изученных нами сообществах [30], и у многих двустворчатых моллюсков, не обладающих столь длительной продолжительностью жизни как *Arctica islandica* [18; 22; 40].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ставя задачу повторения станций 1953–1964 гг. мы вполне отдавали себе отчет в том, что даже точный выход на места отбора проб в силу погрешностей определения координат не представляется возможным, а неизбежные различия в методах отбора и обработки проб вкупе с неизвестным характером сезонной изменчивости донных

сообществ и отсутствием промежуточных наблюдений осложняют содержательное сравнение результатов. Поэтому мы полагали свою задачу выполненной, если бы удалось ответить на следующий вопрос: сохраняется ли на протяжении 55 лет соотношение основных таксономических групп и доминирование определенных видов в донных сообществах, располагающихся в одних и тех местах, учитывая неизбежный разброс проб при судовом сборе бентоса? Полученные результаты позволяют полагать, что сообщества с доминированием по биомассе таких видов двустворчатых моллюсков, как *Arctica islandica* и, в меньшей степени, *Serripes groenlandicus* сохраняются в Белом море на одних и тех же (в масштабе сотен м<sup>2</sup>) участках дна в течение, по меньшей мере, полувека. Продолжение мониторинга донных сообществ в точках, где пробы макробентоса были впервые взяты в 1950-х гг. позволит ответить на вопрос, насколько стабильны эти сообщества в более продолжительных временных интервалах.

Мы приносим свою благодарность В.В. Козловскому, директору ББС ЗИН РАН “Мыс Картеш” А.В. Сухотину главному научному сотруднику станции А.Д. Наумову, проф. Л.А. Кудерскому и экипажу НИС “Беломор”. Гидрологическое зондирование на станциях было выполнено сотрудником ББС ЗИН РАН Игорем Александровичем Примаковым (1975–2011). Мы очень благодарны ему за сотрудничество и посвящаем эту работу его светлой памяти. Авторы также благодарят дирекцию Института биологии и сотрудников архива КарНЦ РАН за возможность работы с материалами фонда ББС КФФ АН СССР в ходе поездок в г. Петрозаводск, поддержанных проектом “Бассейновый Совет Северо-Карельского побережья” и фондом Lighthouse Foundation (Гамбург, Германия). Исследование в целом поддержано грантами Российского фонда фундаментальных исследований № 10-05-00813-а и 12-05-33091 мол\_а\_вед.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Басова Л.А. Рост и метаболизм *Arctica islandica* (Bivalvia): особенности беломорских популяций // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. XI Всероссийская конференция с международным участием. СПб.: ЗИН РАН, 2010. С. 17–18.
2. Броцкая В.А., Жданова Н.Н., Семенова Н.Л. Донная фауна Великой Салмы и прилегающих районов Кандалакшского залива Белого моря // Тр. Кандалакшского гос. заповедника (Тр. Беломорской биологической станции МГУ. Т. 2). 1963. Вып. 4. С. 159–182.
3. Бурковский И.В. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ (на примере беломорской песчаной литорали). М.: МГУ., 1992. 208 с.
4. Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем: М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 288 с.
5. Герасимова А.В., Кузнецова Е.К., Максимович Н. О многолетней динамике структуры поселения *Arctica islandica* L. (Mollusca, Bivalvia) и особенностях пространственного распределения макробентоса в районе Керетского архипелага (Белое море) // Материалы XI научной конференции Беломорской биологической станции МГУ: Сборник статей. М.: Изд-во Гриф и Ко, 2008. С. 34–37.
6. Герасимова А.В., Кузнецова Е.К. О многолетней стабильности пространственного распределения макробентоса на участке верхней сублиторали в районе Керетского архипелага (Белое море) // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы XXVIII Международной конференции 5–8 октября 2009 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 145–148.
7. Голиков А.Н., Бабков А.И., Голиков А.А., Новиков О.К. и др. Экосистемы Онежского залива и сопредельных участков Бассейна Белого моря // Экосистемы Онежского залива Белого моря. Исследования фауны морей. Т. 33 (41). Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 1985. С. 20–87.
8. Голиков А.Н., Сиренко Б.И., Гальцова В.В., Голиков А.А. и др. Экосистемы юго-восточной части Кандалакшского залива Белого моря в районе Сонострова // Распределение и функционирование экосистем Кандалакшского залива Белого моря. Исследования фауны морей. Т. 40 (48). Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 1–135.
9. Глушко О.А. Донная макрофауна Гриндинского залива и пролива Соностровская салма (Карельский берег Белого моря) по сборам НИС “Беломор” в июле 2004 г. // Гидробиология и ихтиопатология. Сборник научных трудов, посвященный 120-летию со дня рождения Н.С. Гаевской. Калининград: Издательство ФГОУ Калининградский государственный технический университет, 2009. С. 26–32.
10. Гурвич Г.С. Распределение животных на литорали и сублиторали Бабьего моря // Исследования морей СССР. 1934. Вып. 20. С. 15–32.
11. Жданова Н.Н. Бентос Ругозерской губы (Кандалакшский залив Белого моря). Дипломная работа. Биолого-почвенный факультет МГУ. Кафедра зоологии беспозвоночных. 1954. 48 с.
12. Иванова С.С. Качественная и количественная характеристика бентоса Онежского залива Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Вып. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 355–380.
13. Исаченко А.И., Цетлин А.Б., Мокиевский В.О. Структура поселения *Arctica islandica* в акватории губы Ругозерская (Белое море) и ее многолетняя динамика // Зоологический журн. 2013. Т. 92 (4). С. 143–153.
14. Комплексные исследования подводных ландшафтов в Белом море с применением дистанционных методов (Труды Беломорской биостанции МГУ, т. XI). / Под ред. Мокиевского В.О. и др. М.: Т-во научных изданий КМК, 2011. 160 с.

15. Кудерский Л.А. Донная фауна Онежского залива Белого моря // Тр. Карельск. отд. ГосНИОРХ. 1966. Т. 4. Вып. 2. С. 204–371.
16. Кудерский Л.А. Исследования на Белом море на начальном этапе истории Карельского Научного центра РАН // Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика. Материалы Международной конференции, посвященной 60-летию КарНЦ РАН. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2006. С. 13–16.
17. Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Особенности распределения бентоса в Онежском заливе // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1 / Под ред. Бергера В.Я. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1995. С. 227–232.
18. Максимович Н.В., Герасимова А.В. Долговременный мониторинг литоральных поселений двустворчатых моллюсков (Mollusca, Bivalvia) в губе Чупа // Морские и пресноводные биосистемы севера Карелии (Труды Биологического НИИ СПбГУ. Т. 51) / Под ред. Раилкина А.И. 2004. С. 95–120.
19. Мардашова М.В., Мокиевский В.О. Макробентос глубоководной части Великой Салмы (Кандалакшский залив Белого моря) по данным дночерпательной съемки 2006 г. // Комплексные исследования подводных ландшафтов в Белом море с применением дистанционных методов (Труды Беломорской биостанции МГУ, т. XI) / Под ред. Мокиевского В.О. и др. М.: Т-во научных изданий КМК, 2011. С. 62–71
20. Моисеенко Т.И. Загрязнение поверхностных вод водосбора и ключевые антропогенно обусловленные процессы // Система Белого моря. Т. 1. Природная среда водосбора Белого моря / Под ред. Лисицына А.П. М: Научный мир, 2010. С. 301–333.
21. Мокиевский В.О., Будаева Н.Е., Цетлин А.Б. Сообщества бентоса на модельном полигоне по данным дночерпательных съемок // Комплексные исследования подводных ландшафтов в Белом море с применением дистанционных методов (Труды Беломорской биостанции МГУ, т. XI) / Под ред. Мокиевского В.О. и др. М.: Т-во научных изданий КМК, 2011. С. 39–61.
22. Наумов А.Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа // Исследования фауны морей. Т. 59(67). СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2006. С. 1–351.
23. 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: Кольский научный центр РАН, 2007. С. 493–502.
24. Ошурков В.В. Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали бореальных вод. Владивосток: Дальнаука, 2000. 201 с.
25. Русанова М.Н. Количественное распределение группировок бентоса в губах Карельского побережья Белого моря // Неопубликованная рукопись. Научно-исследовательский архив КарНЦ РАН, 1957. Ф. 20. Оп. 2. Ед. хр. 413. 66 с.
26. Рейсовые журналы № 1–6 за 1953 г. Район работ Белое море: губа Чупа, Поньгома, Калгалакша, Гридино, зап. часть Белого моря, Сорокская губа. Включая V–VI рейсы НИС “Профессор Месяцев” // Научно-исследовательский архив КарНЦ РАН. Ф. 20. Оп. 2. Ед. хр. 217.
27. Солянка Е.Ю. Сравнительная характеристика фауны и сообществ сублиторального макробентоса Горла и Онежского залива Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.10. Москва, 2010. 27 с.
28. Тимакова (Русанова) М.Н. Материалы обработки бентоса. Мотобот “Комсомолец”, Губы Карельского побережья Белого моря, 1953 г. // Научно-исследовательский архив КарНЦ РАН, 1956. Ф. 20. Оп. 2. Ед. хр. 385.
29. Тимакова (Русанова) М.Н. Материалы обработки бентоса. Мотобот “Каховка”, мотобот “Победитель”. Великая Салма, 1954 г. // Научно-исследовательский архив КарНЦ РАН, 1957. Ф. 20. Оп. 2. Ед. хр. 387.
30. Халаман В.В., Наумов А.Д. Многолетняя динамика массовых видов полихет в сообществах обрастания Белого моря // Биология моря. 2009. Т. 35. № 6. С. 410–419.
31. Abele D., Brey T., Philipp E.E.R. Bivalve models of aging and the determination of molluscan lifespans // Experimental Gerontology. 2009. V. 44. P. 307–315.
32. Barnes D.K.E., Konlan C.E. Disturbance, colonization and development of Antarctic benthic communities // Phil. Trans. R. Soc. 2007. V. B362. P. 11–38.
33. Basova L., Begum S., Strahl J. et al. Age dependent patterns of antioxidants in *Arctica islandica* from six regionally separate populations with different life spans // Aquatic Biology. 2012. V. 14. P. 141–152 .
34. Bray J.R., Curtis J.T. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // Ecol. Monogr. 1957. V. 27. P. 325–349.
35. Chao A. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability // Biometrics. 1987. V. 43. P. 783–791.
36. Clarke K.R., Warwick R.M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 2nd edition. Plymouth. UK: PRIMER-E, 2001. 172 p.
37. Filatov, N.N., Pozdnyakov, D.V., Jahannessen O.L. et al. (eds). White Sea. Its Marine Environment and Ecosystem Dynamics Influenced by Global Change. Chichester: Springer-Praxis Publishing, 2005. 472 p.
38. Frascchetti S., Covazzi A., Chiantore M., Albertelli G. Life-history traits of the bivalve *Spisula subtruncata* (da Costa) in the Ligurian Sea (North-Eastern Mediterranean): The contribution of newly settled juveniles // Scientia Marina. 1997. V. 61 (Suppl. 2). P. 25–32.
39. Gaspar M.G., Pereira A.M., Vasconcelos P., Monteiro C.C. Age and growth of *Chamelea gallina* from the Algarve Coast (southern Portugal): influence of seawater temperature and gametogenic cycle on growth rate // J. of Moll. Studies. 2004. V. 70. P. 371–377.
40. Gerasimova A.V., Maximovich N.V. Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability // Hydrobiologia. 2013. V. 706. P. 119–137.

41. Gray J.S., Elliott M. Ecology of marine sediments: from science to management, 2nd ed., Oxford University Press, Oxford, 2009. 255 p.
42. Riddle. M.J. Bite profiles of some benthic grab samplers // Estuar. Coast. Shelf Sci. 1989. V.29. P. 285–292.
43. Solyanko K., Spiridonov V., Naumov A. Biomass, commonly occurring and dominating species of macrobenthos in Onega Bay (White Sea, Russia): data from three different decades // Marine Ecology. 2011. V. 32. Suppl. 1. P. 36–48.

## **Spatial and Temporal Variability of Coastal Benthic Communities in the Keretsky Archipelago Area and in Velikaya Salma Strait (Karelian coast, White Sea)**

**M. V. Chikina, V. A. Spiridonov, M. V. Mardashova**

Observations in the Keretsky archipelago area and in Velikaya Salma strait (Karelian coast, White Sea) were made in 2009 on the stations, where macrobenthic communities were previously studied in 1953–1954. It is shown that communities with dominance of such bivalve species, like *Arctica islandica* and, to a lesser extent, *Serripes groenlandicus* maintained at the same bottom areas (scale  $10^2 \text{ m}^2$ ) for at least half a century. In some cases (Pezhostrov island) ratio of prevailing taxonomic groups (Bivalvia, Polychaeta and Tunicata) also remains stable.