

Том XLVIII	Труды Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)	1963
Том L	Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО)	

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БЕНТОСА НА ШЕЛЬФЕ И ВЕРХНИХ ГОРИЗОНТАХ СКЛОНА ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ

А. А. Нейман

ВНИРО

Введение

Исследования донной фауны Берингова моря были начаты в 1740 г. Стеллером во время плавания Беринга. В 1803—1806 гг. во время экспедиции Крузенштерна фауну Берингова моря изучал В. Тилезиус [11]. Богатые сборы донной фауны Берингова моря были собраны в 1839—1849 гг. И. Г. Вознесенским. В течение второй половины XIX и в начале XX века фауна дальневосточных морей была освещена в работах русских исследователей, ревизовавших и описавших ряд тихоокеанских видов, родов и семейств беспозвоночных, встречающихся в Беринговом море. Среди них следует отметить работы Бражникова, Брандта, Шалфеева (ракообразные) и Шренка (моллюски).

Из иностранных экспедиций, работавших в Беринговом море, наиболее важны американская экспедиция на судне «Альбатрос» в 1890—1905 гг. и американская котиковая экспедиция в район о-вов Прибылова.

Отечественные работы по изучению дальневосточных морей получили большой размах после Октябрьской революции. В 1932—1933 гг. в Беринговом море работала экспедиция Государственного гидрологического института и Тихоокеанского института рыбного хозяйства под руководством профессора К. М. Дерюгина на судне «Красноармеец». Кроме богатых фаунистических сборов, этой экспедицией впервые были получены данные по количественному распределению бентоса и его группировок. Работы проводились в северной части Берингова моря (бассейн Чирикова), в Анадырском заливе и прилежащих к нему частях шельфа. Всего было сделано 37 количественных дночерпательных станций [36, 37].

В 1950—1952 гг. исследование донной фауны западной части Берингова моря было проведено под руководством профессора Л. А. Зенкевича на экспедиционном судне «Витязь» Института океанологии АН СССР. Во время этих работ было собрано 177 количественных дночерпательных станций — в Анадырском заливе и прилежащих участках шельфа, у южной части Корякского побережья, в Олюторском заливе, на подводном хребте Ширшова, в западной глубоководной котловине и в за-

падной части восточной глубоководной котловины [9]. В 1956 г. на траулере «Академик Шулейкин» было взято 49 количественных проб бентоса в Корфо-Карагинском районе [66].

Результаты обработки этих материалов, касающиеся количественного распределения бентоса и распределения основных его группировок, опубликованы в ряде работ [3, 9, 20, 45, 66, 104].

Таким образом, в литературе имелись достаточно полные сведения о составе донной фауны всего Берингова моря, но данные по количественному распределению бентоса и распределению основных группировок донной фауны имелись лишь для западной части моря. Количественное распределение бентоса на огромных пространствах мелководья восточной части моря, где имелись основания ожидать наличия больших запасов донных рыб (камбал) [71, 72], питающихся в основном бентосом [70], оставалось неизвестным.

Развитие рыбной промышленности на Дальнем Востоке заставило рыбохозяйственную науку обратить внимание на восточную часть Берингова моря.

Для изучения этого перспективного района в 1958 г. была организована Берингоморская экспедиция Тихоокеанского и Всесоюзного научно-исследовательских институтов морского рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО и ВНИРО). Полный комплекс океанографических работ в этой экспедиции проводился в 1958 г. на траулере «Жемчуг» и в 1959 и 1960 г. — на траулере «Первенец». Во время этих рейсов были собраны материалы, которые легли в основу настоящей работы.

РАЙОН РАБОТ

Исследованная акватория охватывает все мелководье восточной части Берингова моря от входа в Анадырский залив до п-ова Аляска (рис. 1). Со стороны американского берега район ограничен приблизительно изобатой в 20 м, а со стороны глубоководной части моря — приблизительно изобатой в 500 м. Площадь обследованной акватории — около 550 тыс. км².

Сведения о рельефе, распределении донных отложений, течениях и водных массах приводятся в работах Гершановича и Натарова, сделанных по материалам Берингоморской экспедиции ТИНРО и ВНИРО [в настоящем сборнике и 23, 24, 25, 26].

В этих работах приведена и литература по геологии и гидрологии Берингова моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для характеристики количественного распределения бентоса в восточной части Берингова моря было использовано 280 количественных проб, собранных дночерпателем «Океан-50» площадью захвата 0,25 м². Кроме того, 60 проб было собрано тралом Сигсби и оттертралом (рис. 1). Из них 100 дночерпательных и 20 траловых проб были собраны в 1958 г. на траулере «Жемчуг» и 165 дночерпательных и 40 траловых проб в 1959 г. на траулере «Первенец» автором совместно со студентом Б. Г. Ивановым при участии в 1958 г. студентки Л. Б. Уваровой, а в 1959 г. — студента И. Б. Епанешникова. Кроме того, было использовано 15 дночерпательных проб из сборов В. В. Шевцова на траулере «Первенец» в 1960 г.

Станции располагались на разрезах, проведенных вкрест простирания изобат. На каждой станции бралась одна проба.

На судне пробы промывались на миллиметровом сите и фиксировались 4%-ным формалином.

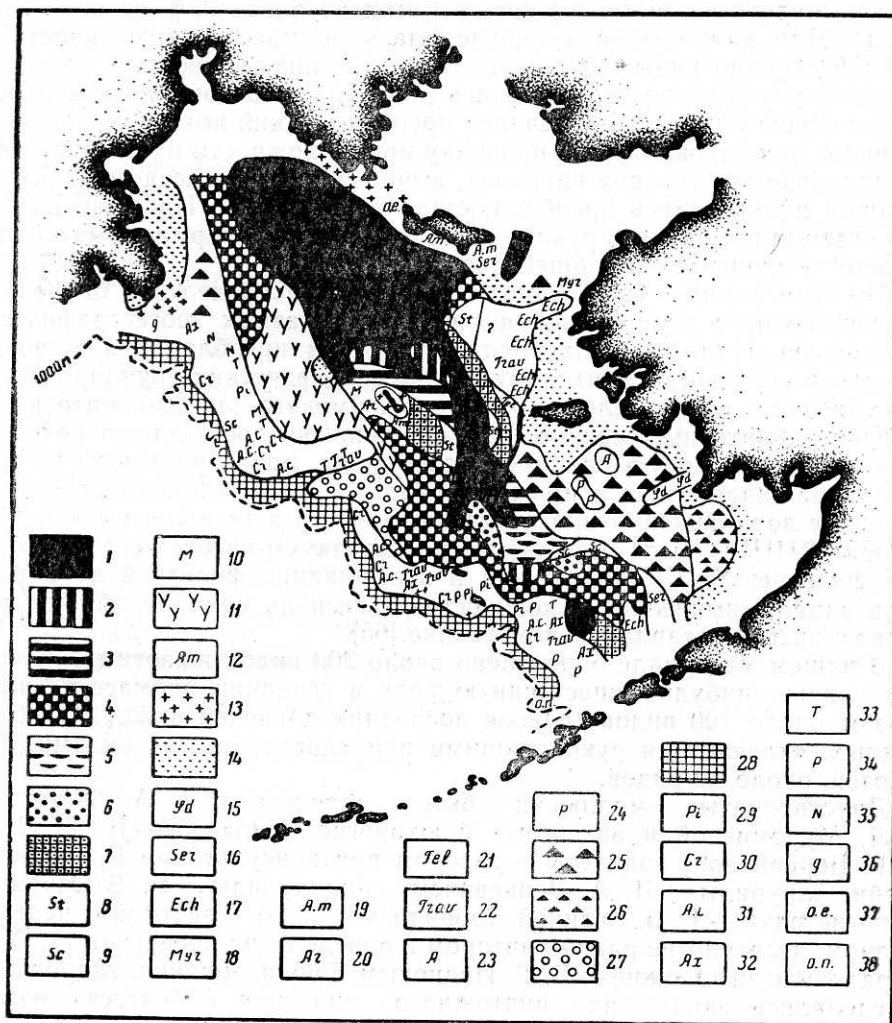


Рис. 1. Карта распределения биоценозов в восточной части Берингова моря:
 1 — *Macoma calcarea*; 2 — *Leda pernula*; 3 — *Yoldia hyperborea*; 4 — *Ophiura sarsi*; 5 — *Cucumaria calcigera*; 6 — *Cardium ciliatum*; 7 — *Nucula tenuis*; 8 — *Sternaspis scutata*; 9 — *Scoloplos armiger*; 10 — *Maldane sarsi*; 11 — *Yoldia traciaeformis*; 12 — *Ampharete acutifrons*; 13 — *Spongia* + *Hydroidea* + *Bryozoa*; 14 — *Echinarachnius parma*; 15 — *Idanthirus armatus*; 16 — *Serripes groenlandicum*; 17 — *Echiurus echiurus alaskanus*; 18 — *Myriochelle oculata*; 19 — *Ampelisca macrocephala*; 20 — *Artacama proboscidea*; 21 — *Tellina lutea*; 22 — *Travisia forbesii*; 23 — *Astarte borealis*; 24 — *Praxilella gracilis*; 25 — *Venericardia crebricostata*; 26 — *Spisula poly-nima voyi*; 27 — *Chiridota ochotensis*; 28 — *Laonice cirrata*, *Ophiura leptoten-ia*, *Brisaster latifrons*; 29 — *Pista cristata*; 30 — *Crenella columbiana*; 31 — *Ampelisca catalinensis*; 32 — *AxiotHELLA catenata*; 33 — *Terebellides stro-emi*; 34 — *Pontarpinia longirosis*; 35 — *Nicomache lumbricalis*; 36 — *Golfin-gia margaritacea*; 37 — *Ophelia limacina*; 38 — *Ophiophtalmus normani*.

Дальнейшая обработка материала производилась в лаборатории кормовой базы и промысловых беспозвоночных ВНИРО.

Для каждой станции определялась общая биомасса * бентоса и биомасса кормового для рыб бентоса. До вида на каждой станции определялись животные, составляющие в сумме не менее 90% от общей биомассы. Для каждого вида определялась биомасса и численность. По каждой станции виды группировались по принадлежности к зоогеографическому комплексу, вычислялась доля каждого комплекса в процентах от общей биомассы, отмечался преобладающий комплекс. Затем эти же виды группировались по признаку принадлежности их к трофической группировке (по способу питания), вычислялась биомасса каждой группировки и отмечалась преобладающая группировка. Наконец, на каждой станции выделялась руководящая по биомассе форма и вычислялась ее доля в процентах от общей биомассы.

По этим данным были составлены карты распределения биоценозов, количественного распределения животных разных зоогеографических комплексов и трофических группировок, зон преобладания животных разных зоогеографических комплексов и трофических группировок, количественного распределения общего и кормового для рыб бентоса.

Кроме бентосных сборов, мы собрали 60 проб для определения концентрации взвеси в придонном слое воды. Вода бралась из нижнего батометра гидрологической серии, который на 1,5—2 м не достигал дна. На судне вода фиксировалась хлороформом, а в технологической лаборатории ТИНРО была отфильтрована на вакуум-насосе через мембранные фильтры № 3. Подготовка и взвешивание фильтров до и после фильтрации, вычисление количества взвеси на единицу объема воды проводились по стандартной методике [65].

В нашем материале определено около 200 видов животных, из которых сколько-нибудь существенную роль в создании биомассы бентоса играют около 100 видов (список последних приведен ниже). Наиболее важных, являющихся руководящими или характерными видами биоценозов, около 40 видов.

Двустворчатые моллюски были определены З. А. Филатовой, Т. Л. Муромцевой и автором; брюхоногие моллюски — В. Я. Лус и Н. Г. Барсановой; полихеты — автором при консультации Р. Я. Левенштейн; эхиуриды — Л. А. Зенкевичем; сипукулиты — В. В. Муриной; усоногие раки — Г. Б. Зевинной; амфиподы — Л. Б. Уваровой и частично автором; десятиногие раки — автором и определения проверены Л. Г. Виноградовым; иглокожие — Б. Г. Ивановым. Губки, мшанки, гидроиды не определялись ввиду их ничтожного значения в бентосе нашего района.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ВИДОВ ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ

GASTROPODA

Сем. Trochidae

1. *Margarites helicina helicina* (Phipps)
2. *Solariella obscura* (Couthouy)
3. *Solariella varicosa* (Mighels et Adams)

LAMELLIBRANCHIA

Сем. Nuculidae

4. *Nucula tenuis* (Montagu)
5. *Nucula mirabilis* Adams et Reeve

Сем. Lediidae

6. *Leda pernula* (Müller)
7. *Yoldia hyperborea* (Loven)
8. *Yoldia traciaeformis* (Storer)

* Биомасса всюду в формалинном весе.

- Cem. Mytilidae
 9. *Crenella columbiana* Dall
 Cem. Astartidae
 10. *Astarte borealis* (Chemnitz)
 Cem. Carditidae
 11. *Venericardia crebricostata* (Krause)
 Cem. Cardiidae
 12. *Serripes groenlandicum* (Chemnitz)
 13. *Cardium ciliatum* Fabricius
 Cem. Mactridae
 14. *Spisula polynima voyi* (Gabb).
 Cem. Tellinidae
 15. *Tellina lutea* Gray
 16. *Macoma calcarea* (Chemnitz)
 Cem. Saxicavidae
 17. *Saxicava arctica* (Linné)
 Cem. Cuspidarriidae
 18. *Cuspidaria beringiensis* Lemche

POLYCHAETA

- Cem. Phyllodocidae
 19. *Phyllodoce groenlandica* Oerstend.
 Cem. Nephthydidae
 20. *Nephthys ciliata* (O. F. Müller) *
 Cem. Ariciidae
 21. *Scoloplos armiger* (O. F. Müller)
 Cem. Spionidae
 22. *Laonice cirrata* (Sars)
 23. *Spiophanes bombyx* (Claparède)
 24. *Prionospio malmgreni* Claparède
 Cem. Magelonidae
 25. *Magelona pacifica* Monro
 Cem. Cirratulidae
 26. *Chaetozone setosa* Malmgren
 Cem. Chloraemidae
 27. *Flabelligera mastigophora* Annenkova
 Cem. Scalibregmidae
 28. *Scalibregma inflatum* Rathke
 Cem. Opheliidae
 29. *Ophelia limacina* Rathke
 30. *Ammotrypane aulogaster* Rathke
 31. *Travisia forbesii* Johnston
 Cem. Maldanidae
 32. *Rhodine gracilior* (Taubor)
 33. *Nicomache lumbricalis* (Fabricius)
 34. *Praxilella gracilis* (Sars)
 35. *Axiothella catenata* (Malmgren)
 36. *Maldane sarsi* Malmgren
 Cem. Oweniidae
 37. *Myriochele oculata* Zachs
 Cem. Sabellariidae
 38. *Idanthyrsus armatus* Kinberg
 Cem. Sternaspidae
 39. *Sternaspis scutata* (Ranzani)
 Cem. Pectinariidae
 40. *Pectinaria hyperborea* (Malmgren)
 Cem. Ampharetidae
 41. *Melinna cristata* (Sars)
 42. *Ampharete acutifrons* Grube
 43. *Lysippe labiata* Malmgren
 Cem. Trichobranchidae
 44. *Terebellides stroemi* Sars
 Cem. Terebellidae
 45. *Artacama proboscidea* Malmgren
 46. *Pista cristata* (O. F. Müller)
 Cem. Serpulidae
 47. *Serpula zygophora* (Johnston)

ECHIUROIDEA

- Cem. Echiuridae
 48. *Echiurus echiurus alaskanus* Fisher

CRUSTACEA

- Отр. Cirripedia
 Сем. Balanidae
 49. *Balanus* (*Balanus*) *rostratus apertus* Pilsbry
 50. *Balanus* (*Balanus*) *rostratus dalli* Pilsbry
 51. *Balanus* (*Balanus*) *crenatus* Brugière
 Отр. Amphipoda (Gammaridea)
 Сем. Lysianassidae
 52. *Anonyx nugas* (Phipps)
 53. *Paratryphosites abissi* (Goës)
 54. *Orchomenella minuta* (Krøyer)
 Сем. Ampeliscidae
 55. *Ampelisca macrocephala* Lilljeborg
 56. *Ampelisca birulae* Brügger
 57. *Ampelisca catalinensis* Barnard
 58. *Byblis gaimardi* (Krøyer)
 Сем. Haustoriidae
 59. *Pontoporeia femorata* Krøyer
 Сем. Phoxocephalidae
 60. *Pontarpinia longirostris* Gurjanova
 61. *Pontarpinia robusta* Gurjanova
 Сем. Gammaridae
 62. *Melita formosa* Murdoch
 63. *Melita dentata* (Krøyer)
 Сем. Photidae
 64. *Protomedeia grandimana* Brügger
 Отр. Decapoda
 Сем. Grangonidae
 65. *Crangon dalli* Rathbun *
 66. *Crangon septemspinosa morpha propinqua* Stimpson *
 67. *Sclerocrangon boreas* (Phipps) *
 68. *Sclerocrangon communis* (Rathbun) *
 69. *Nectocrangon lar* (Owen) *
 70. *Nectocrangon dentata* Rathbun *
 Сем. Pandalidae
 71. *Pandalus borealis eous* Makarov *
 72. *Pandalus goniurus* Stimpson *
 73. *Pandalus montagui tridens* Rathbun *
 Сем. Paguridae
 74. *Pagurus cavimanus* (Miers) *
 75. *Pagurus tanneri* (Benedict) *
 76. *Pagurus splendescens* Owen *
 77. *Pagurus ochotensis aleuticus* (Benedict) *
 78. *Pagurus rathbuni* (Benedict) *
 79. *Pagurus pubescens* Krøyer *
 80. *Pagurus capillatus* (Benedict) *
 Сем. Lithodidae
 81. *Paralithodes camtschatica* Tilesius *
 82. *Paralithodes platypus* Brandt *
 Сем. Majidae
 83. *Oregonia gracilis* Dana *
 84. *Chionoecetes opilio opilio* (O. Fabricius) *
 85. *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt *
 86. *Hyas lyratus* Dana *
 Сем. Ateleyclidae
 87. *Erimacrus isenbeckii* (Brandt) *
 88. *Telmessus cheiragonus* (Tilesius) *

SIPUNCULOIDEA

- Сем. Sipunculidae
 89. *Golfingia margaritacea* (Sars)

HOLOTHUROIDEA

- Сем. Cucumariidae
 90. *Cucumaria glacialis* Ljungman
 91. *Cucumaria calcigera* (Stimpson)
 Сем. Synaptidae
 92. *Chiridota ochotensis* Saveljeva
 93. *Myrietrochus linkii* Steenstrup

ASTEROIDEA

- Сем. Goniopeltidae
94. *Ctenodiscus crispatus* (Retzius)
Сем. Asteriidae
95. *Asterias rathbuni* Verrill *
96. *Leptasterias arctica* (Murdoch) *

OPHIUROIDEA

- Сем. Gorgonocephalidae
97. *Gorgonocephalus caryi* (Lyman) *
Сем. Ophiocantidae
98. *Ophiophthalmus normani* (Lyman)
Сем. Ophioactidae
99. *Ophiopholis aculeata* (L.)
100. *Ophiopholis pilosa* Djakonov
Сем. Amphiuridae
101. *Amphiodia craterodmeta* (Lyman)
102. *Amphiura sundevali* (Müller et Troshel)
Сем. Ophiolepididae
103. *Stegophiura nodosa* (Lütken)
104. *Ophiura macilata* (Ludwig)
105. *Ophiura sarsi* Lütken
106. *Ophiura leptoctenia* Clark
Сем. Ophiidermatidae
107. *Toporkovia fragilis* Djakonov

ECHINOIDEA

- Сем. Strongylocentrotidae
108. *Strongylocentrotus droebachiensis* (O. F. Müller)
Сем. Scutellidae
109. *Echinarachnius parma* Lamark
Сем. Schisasteridae
110. *Brisaster latifrons* (Agassiz).

* Виды, количественно не учитываемые дночерпателем.

БИОЦЕНОЗЫ ДОННОЙ ФАУНЫ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ

Краткий обзор литературы и общие положения

В 1877 г. К. Мебиус [35] предложил термин «биоценоз» для обозначения группировки донных организмов, слагающихся в море под влиянием абиотических и биотических условий. Учение о ценозах широко распространилось в экологии моря, пресных вод и суши. Наиболее полно современное состояние вопроса изложено в фитоценологических работах В. Н. Сукачева.

Подробный обзор морской биоценологической литературы сделан Е. П. Турпаевой [95, 96, 97, 98] и А. П. Кузнецовым *, поэтому в литературном обзоре мы ограничимся работами, вышедшими после их сводок, а также изложим развитие того направления в биоценологии, прямым продолжением которого является наше исследование.

Работами С. А. Зернова [46, 47, 48], К. М. Дерюгина [32, 33, 34, 35], В. Н. Никитина [76, 77, 78, 79], К. А. Виноградова [16] и многими другими был накоплен огромный фактический материал по составу и распределению донных сообществ в морях, омывающих СССР. С. А. Зернов [49] дал и классификацию пищевых группировок донных животных.

Новый этап в развитии морской биоценологии стал возможен после того, как в морских гидробиологических исследованиях начал применяться количественный метод [111, 144, 145, 146, 147]. Наиболее широко этот метод распространен в СССР в связи с развертыванием морских исследований. Выдающуюся роль в развитии количественного метода

* Кандидатская диссертация. Донная фауна прикамчатских вод Тихого океана и Северных курильских островов, 1959.

в морских гидробиологических исследованиях сыграли работы, проведенные Л. А. Зенкевичем и его учениками [12, 14, 15, 40, 41, 42, 108].

Применение этого метода позволило количественно оценить состав биоценозов, выделить в них руководящие, характерные и второстепенные формы и поставить вопрос о структуре биоценоза.

Затем В. П. Воробьев [21] предложил метод выделения биоценозов по форме, доминирующей по биомассе, который получил широкое распространение в отечественных исследованиях. Применение этого метода в сочетании с изучением экологического облика и способов питания основных видов, слагающих биоценоз, позволило сделать вывод о том, что ядро биоценоза складывается из форм, конкуренция между которыми минимальна [Я. А. Бирштейн *, 21, 51, 59, 92, 95, 96, 107], что достигается принадлежностью основных видов биоценоза к разным трофическим группам.

Совместное существование представителей разных трофических группировок возможно потому, что эти животные питаются из разных зон (ярусов) питания. Для донных беспозвоночных С. А. Зернов [49], А. А. Шорыгин [107], Е. П. Турпаева [95, 96, 97, 98], М. Н. Соколова [91] выделяют следующие зоны питания: толща грунта (источник пищи для животных, безвыборочно заглатывающих грунт); поверхность грунта (источник пищи для животных, собирающих детрит с поверхности грунта и в той или иной степени сортирующих его); самые придонные слои воды (из которых питаются подвижные фильтраторы, не обладающие мощными фильтрующими аппаратами); несколько более высокие слои воды (из которых питаются неподвижные фильтраторы, обладающие мощными фильтрующими аппаратами).

От того, в какой из этих зон питания имеется наибольшее в данном биоценозе количество питательных веществ, зависит преобладание в биоценозе животных той или иной трофической группировки.

В свою очередь распределение питательных веществ по пищевым зонам зависит от степени подвижности придонных вод и интенсивности осадкообразования; вследствие этого имеется четкая приуроченность биоценозов с преобладанием разных трофических группировок к определенным типам грунта [90, 92, 98].

Конкуренция между представителями разных пищевых группировок ослаблена вследствие их питания из разных пищевых зон. Наибольшая конкуренция — между представителями одной и той же пищевой группировки. Однако в пределах каждой пищевой зоны, очевидно, имеются еще более дробные деления, что позволяет существовать совместно нескольким видам одной пищевой группировки, незначительно отличающимся по способу питания. В каждой пищевой группировке, как правило, имеется доминирующий вид, очевидно, в зависимости от степени развития необходимых для каждой формы пищевых условий [95, 96, 97, 98, 107].

В зарубежной литературе так же разрабатывается вопрос о структуре и закономерностях распределения морских донных сообществ. Так, в многочисленных работах Марсельской биологической станции [142, 143] очень подробно разбирается вопрос о распределении животных и образуемых ими сообществ в зависимости от глубины, освещенности, грунта, солености, температуры и других факторов внешней среды. Однако вследствие того, что в этих работах трофическому фактору уделено наименьшее внимание, не получается цельной картины связи распределения биоценозов с условиями их существования.

Паркер [140, 141], изучая донные сообщества авандельты Миссисипи, пришел к выводу об очень четкой приуроченности разных экологических (трофических) типов сообществ к строго определенному типу осадко-

* Докторская диссертация. Реликты в пресных и солоноватых водах СССР, 1946.

образования, что позволяет по характеру ископаемой фауны судить о существовавшем тогда характере осадкообразования.

К выводу о сходном влиянии характера грунта на донную фауну в различных солевых и температурных условиях пришел И. Барнард [109].

Ближе всего к работам советских морских биоценологов стоят работы Г. Торсона [154, 155, 156, 157, 158, 159] и Х. Сандерса [150, 151].

Торсон обратил внимание на закономерное повторение одних и тех же типов биоценозов в разных широтах. Для участков с ровным дном (т. е. на грунтах песчаных, илисто-песчаных и илистых) он выделяет два основных типа сообществ — тип «Масота» и тип «Venus». Биоценозы типа «Venus» — это биоценозы песчаных грунтов с преобладанием животных, фильтрующих seston из самых придонных слоев воды (фильтраторы «А») по Е. П. Турпаевой [95, 98] или подвижные фильтраторы по А. П. Кузнецову*. Биоценозы типа «Масота» — это биоценозы заиленных грунтов с преобладанием животных, собирающих детрит с поверхности грунта и в той или иной степени сортирующих его. По мнению Торсона, в зависимости от широты места изменяются только виды, слагающие биоценоз. Характер питания животных и взаимоотношения между видами внутри биоценозов одного типа одинаковы независимо от того, на какой широте находится биоценоз и из каких видов он слагается. Наличие биоценозов типа «Масота» и типа «Venus» в самых разных широтах и четкая связь их распределения с характером грунта показаны Д. Эллис [120, 121] для прибрежной зоны Баффина залива, Дэвисова пролива и бассейна Фокс и А. Лонгхерст [131] для шельфа и верхней части склона Западной Африки.

Сандерс разбирает влияние характера грунта на структуру донных сообществ. Он считает, что большинство членов донных сообществ относится к первому звену консументов. Сандерс разбирает распределение и структуру двух сообществ — сообщества, в котором преобладают фильтрующие seston из придонного слоя воды Ampeliscidae, и сообщество, в котором преобладает *Nucula tenuis*, собирающая детрит с поверхности грунта. Первое сообщество приурочено к хорошо сортированным мелким пескам, связанным с ламинарными придонными течениями и скоплением детрита в самом нижнем слое воды, причем турбулентные придонные течения уже неблагоприятны для этого сообщества. Сообщество *Nucula proxima* связано с распределением глинистых частиц, имеющих большую удельную поверхность и богатых органикой. Одновременное существование в сообществе нескольких видов, принадлежащих к одной трофической группе, возможно вследствие расхождения видов по нишам. Структура сообществ является следствием относительного развития отдельных ниш и межвидовой борьбы.

Итак, в современной литературе выяснен вопрос о трофических группах донных животных, о распределении этих трофических групп в зависимости от характера грунта и об основных закономерностях взаимоотношений между видами в донных морских биоценозах.

Зоогеографический состав донных сообществ так же подробно разработан в ряде работ [15, 20, 32, 33, 34, 35, 45, 102, 105 и др.].

Однако если трофический состав биоценоза обусловлен распределением питательных веществ, то какими видами будет представлена пищевая группировка в том или ином биоценозе зависит от температурных и солевых условий в данном биотипе. В отношении температурных условий это положение очень отчетливо показано у Г. Торсона [154, 155, 156, 157, 158, 159] — одни и те же трофические типы биоценозов (биоценозы типа «Масота», т. е. биоценозы с преобладанием животных, собирающих детрит с поверхности грунта, и биоценозы типа «Venus», т. е. биоценозы с преобладанием животных, фильтрующих детрит из придон-

* Кандидатская диссертация, 1959.

ного слоя воды), распространенные от самых высоких широт до экваториальных вод, состоят в разных зоогеографических областях из разных видов.

Одинаковая географическая характеристика животных обуславливает их длительное совместное существование вследствие их приспособленности к одинаковым термическим и солевым условиям. Это совместное существование, очевидно, должно способствовать расхождению спектров питания, без которого невозможно совместное существование. Г. В. Никольский [81] на основе анализа пищевых взаимоотношений пресноводных рыб пришел к выводу, что пищевая конкуренция между видами одного фаунистического комплекса слаба и сильнее всего между животными разных комплексов, занимающих одну и ту же пищевую нишу.

Для того чтобы попытаться понять совместное влияние распределения питательных веществ и температурного режима вод на состав донных биоценозов, мы определили принадлежность основных видов биоценоза не только к трофической группе, но и к зоогеографическому комплексу.

В нашей работе мы рассматриваем взаимоотношения в биоценозе только детритоядных форм (безвыборочно заглатывающих грунт, собирающих детрит с поверхности грунта и в той или иной степени сортирующих его, фильтрующих сестон из придонных слоев воды), так как количественные данные имеются лишь по дночерпательным ловам. Дночерпатель же не учитывает в сколько-нибудь достоверной степени хищных подвижных животных.

Таким образом, так как основным источником детрита как взвешенного, так и осевшего на дно, является фитопланктон, мы имеем дело в первом приближении с животными второго звена трофической цепи (или первого звена консументов). Практически при этом исключается анализ отношений «хищник — жертва» и остаются лишь конкурентные отношения между животными одного трофического уровня.

В. Н. Беклемишев [7] считает, что, «так как основным направлением деятельности животных, особенно низших, является добывание пищи, то способы добывания пищи сильнее всего влияют на направление эволюции, в особенности на ее ранних этапах». Он делит морских беспозвоночных на две большие группы:

1) пасущиеся животные, питаются неподвижной и малоподвижной пищей, каждая единица которой не требует отдельного хватательного акта и преследования;

2) охотящиеся животные, питаются сравнительно крупной и большей частью подвижной индивидуализированной добычей, каждая единица которой требует отдельного акта хватания.

К первой категории В. Н. Беклемишев относит фильтраторов и седиментаторов, илоедов и грунтоедов, обскребывателей субстрата и фильтраторов как подвижных, так и сидячих, т. е. в нее входят животные, фильтрующие сестон из придонных слоев воды, собирающие детрит с поверхности грунта и в той или иной степени сортирующие его и безвыборочно заглатывающие грунт.

Таким образом, три основные группы детритоядных животных — фильтрующие, собирающие и глотающие, характеризующиеся одним и тем же типом нервной организации, относятся к одному экологическому типу.

Вопрос о способах питания морских донных беспозвоночных в литературе хорошо разработан, и мы взяли трофические характеристики основных компонентов бентоса (см. список) из литературы [61, 91, 93, 95, 110, 113, 118, 123, 124, 127, 128, 129, 130, 132, 134, 138, 139, 147, 149, 151, 153, 161, 162, 163].

Для классификации животных по способу питания мы приняли схему

Трофические группировки

Группировка	Трофические характеристики животных	Основные представители
Фильтрующие	Подвижные и неподвижные, фильтрующие seston из придонного слоя воды	Myriochelle oculata Idanthysus armatus Ampelisca macrocephala Ampelisca catalinensis Pontoporeia femorata Pontarpinia longirostris Crenella columbiana Cardium ciliatum Serripes groenlandicum Venericardia crebricostata Spisula polynima voyi Astarte borealis Echinarachnius parma Cucumaria calcigera
Собирающие	Собирающие детрит с поверхности грунта и в той или иной степени сортирующие его	Laonice cirrata Terebellides stroemi Pista cristata Ampharete acutifrons Echiurus echiurus alaskanus Leda pernula Yoldia hyperborea Yoldia traciaeformis Nucula tenuis Macoma calcarea Tellina lutea Ophiura sarsi Ophiura leptoctenia
Глотающие	Безвыборочно заглатывающие грунт	Scoloplos armiger Travisia forbesii Ammotrypane auligaster Maldane sarsi Nicomache lumbricalis Axiothella catenata Praxilella gracilis Artacama proboscidea Sternaspis scutata Golfingia margaritacea Ctenodiscus crispatus Brisaster latifrons Chiridota ochotensis

С. А. Зернова [49] с изменениями по Е. П. Турпаевой [97] и М. Н. Соколовой [91] (табл. 1).

Для зоогеографической характеристики животных мы использовали систему характеристик Л. Г. Виноградова [17], который применил к морям Северной Пацифики схему Н. Хофстена [126], исходя из того, что границей между Арктической и Бореальной областями служит Анадырский фаустический барьер Андрияшева [1] (табл. 2).

Сведения о распространении животных мы взяли из литературы [2, 4, 5, 13, 18, 22, 27, 31, 38, 39, 56, 63, 66, 68, 75, 85, 89, 94, 100, 101, 103, 104, 108, 120, 121, 122, 133, 136, 148].

Состав и распределение биоценозов в восточной части Берингова моря и сравнение их с биоценозами других дальневосточных морей *

Строго придерживаясь метода В. П. Воробьева [21], в восточной части Берингова моря можно выделить 40 биоценозов (см. рис. 1).

Из них биоценозы *Macoma calcarea*, *Ophiura sarsi*, *Venericardia crebricostata*, *Ophiura leptoctenia*, *Yoldia traciaeformis*, *Laonice cirrata*,

* Состав основных биоценозов приведен в приложении.

Таблица 2

Зоогеографические комплексы

Название комплекса (по Хофстелю)	Географические характеристики животных (по Л. Г. Виноградову)	Основные представители
Панарктический	Широко распространены в Арктике, обычны в Беринговом, Охотском морях, как правило, отсутствуют в Японском море	<i>Pontoporeia femorata</i> <i>Leda pernula</i> <i>Yoldia hyperborea</i> <i>Nucula tenuis</i> <i>Macoma calcarea</i> <i>Cucumaria calcegera</i>
Арктическо-бореальный	Распространены в Арктике, обычны в Беринговом, Охотском и Японском морях	<i>Travisia forbesii</i> <i>Ammotrypane aulogaster</i> <i>Axiothella catenata</i> <i>Nicomache lumbricalis</i> <i>Ampharete acutifrons</i> <i>Artacama proboscidea</i> <i>Golfingia margaritacea</i> <i>Ampelisca macrocephala</i> <i>Cardium ciliatum</i> <i>Serripes groenlandicum</i> <i>Astarte borealis</i> <i>Ophiura sarsi</i>
Низкоарктическо-бореальный	Не заходят в Арктику севернее м. Лисбурн (Чукотское море)	<i>Myriochelle oculata</i> <i>Echiurus echiurus alaskanus</i> <i>Pontarpinia longirostris</i> <i>Yoldia traciaeformis</i> <i>Venericardia crebricostata</i> <i>Spisula polynima voyi</i> <i>Tellina lutea</i> <i>Echinarachnius parma</i>
Субарктическо-бореальный	Широко распространены в Северной Пацифике, не преодолевают Анадырский фаунистический барьер	<i>Laonice cirrata</i> <i>Praxilella gracilis</i> <i>Ampelisca catalinensis</i> <i>Crenella columbiana</i> <i>Ophiura leptoctenia</i> <i>Brisaster latifrons</i> <i>Chiridota ochotensis</i>
Всесветный	Чрезвычайно широко распространенный	<i>Scoloplos armiger</i> <i>Sternaspis scutata</i> <i>Maldane sarsi</i> <i>Terebellides stroemi</i>

Echinarachnius parma, *Leda pernula*, *Chiridota ochotensis*, *Yoldia hyperborea*, *Spisula polynima voyi*, представленные на значительном количестве станций (5—33), образуют отдельные участки и обладают постоянством состава, что позволяет вычислить их средний состав.

Биоценозы *Nucula tenuis*, *Cucumaria calcegera*, *Cardium ciliatum*, *Serripes groenlandicum*, *Sternaspis scutata*, *Idanthyrus armatus*, *Golfingia margaritacea*, *Brisaster latifrons*, *Crenella columbiana*, *Ampelisca catalinensis*, *Axiothella catenata*, *Praxilella gracilis* встречаются на небольшом количестве станций (2—5), иногда довольно далеко отстоящих одна от другой, но располагаясь в пределах зоны преобладания животных одного зоогеографического комплекса, они обладают постоянством состава, что позволяет так же вычислить их средний состав.

Ряд биоценозов обнаружен лишь на единичных станциях — *Myriochelle oculata*, *Terebellides stroemi*, *Ampharete acutifrons*, *Ampelisca macrocephala*, *Artacama proboscidea*, *Astarte borealis*, *Pista cristata*, *Pontarpinia longirostris*, *Ophelia limacina*, *Ophiophthalmus normani*, *Tellina lutea*.

Для трех биоценозов — *Travisia forbesii*, *Scoloplos armiger* и *Maldane sarsi*, несмотря на то что на них приходится по 5—6 станций, вычислить средний состав не удалось, так как эти станции располагаются в разных зоогеографических зонах (глава V) и поэтому на разных станциях одной и той же руководящей форме сопутствуют совершенно разные виды.

При сравнении количественного распределения отдельных животных с положением их биоценоза видно, что у форм, собирающих детрит

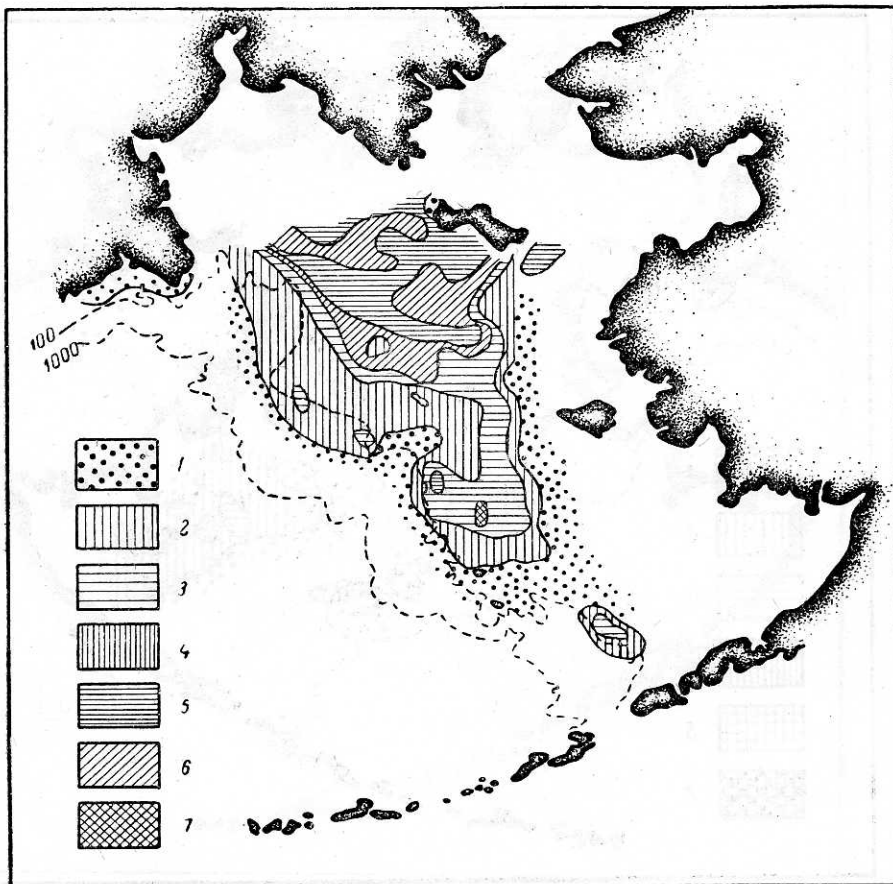


Рис. 2. Количественное распределение *Macoma calcaria* (в $г/м^2$):
 1 — менее 1; 2 — 1—10; 3 — 10—50; 4 — 50—100; 5 — 100—200; 6 — 200—400;
 7 — более 400.

с поверхности грунта, — *Macoma calcaria*, *Nucula tenuis*, *Leda pernula*, *Yoldia hyperborea*, *Yoldia traciaeformis*, *Ophiura sarsi*, *Ophiura leptotenia*, *Laonice cirrata*, *Echiurus echiurus alaskanus* и у форм, фильтрующих сестон из придонного слоя воды, — *Venericardia crebricostata*, *Spisula polynima voyi*, *Echinarachnius parma*, *Cardium ciliatum*, *Ampelisca macrocephala*, *A. catalinensis*, *Pontarpinia longirostris*, *Crenella columbiana* биоценозы (участки, где они преобладают по биомассе) совпадают с местами их максимальной биомассы. В то же время ряд животных, безвыборочно заглатывающих грунт, — *Maldane sarsi*, *Sternaspis scutata*, *Scoloplos armiger*, *Axiothella catenata*, *Travisia forbesii* — в наибольших количествах встречаются в составе других биоценозов и преобладают там, где их биомасса невелика. Так, *Maldane sarsi* в биоценозе *Macoma calcaria* дает биомассу до $100 г/м^2$, а в собственном биоценозе —

0,1—9 г/м². *Sternaspis scutata* в биоценозе *Yoldia hyperborea* дает биомассу до 79 г/м², а в собственном биоценозе — 20—50 г/м².

Для иллюстрации этого положения мы приводим на рис. 2—4 количественное распределение *Mascoa calcaea*, *Venericardia crebricostata* и *M. sarsi* для сравнения их с распределением биоценозов (см. рис. 1).

Можно думать, что доминирование вида по биомассе в биоценозе не всегда имеет одинаковое биологическое значение. Совпадение положения биоценоза какого-нибудь вида с наибольшими его количествами

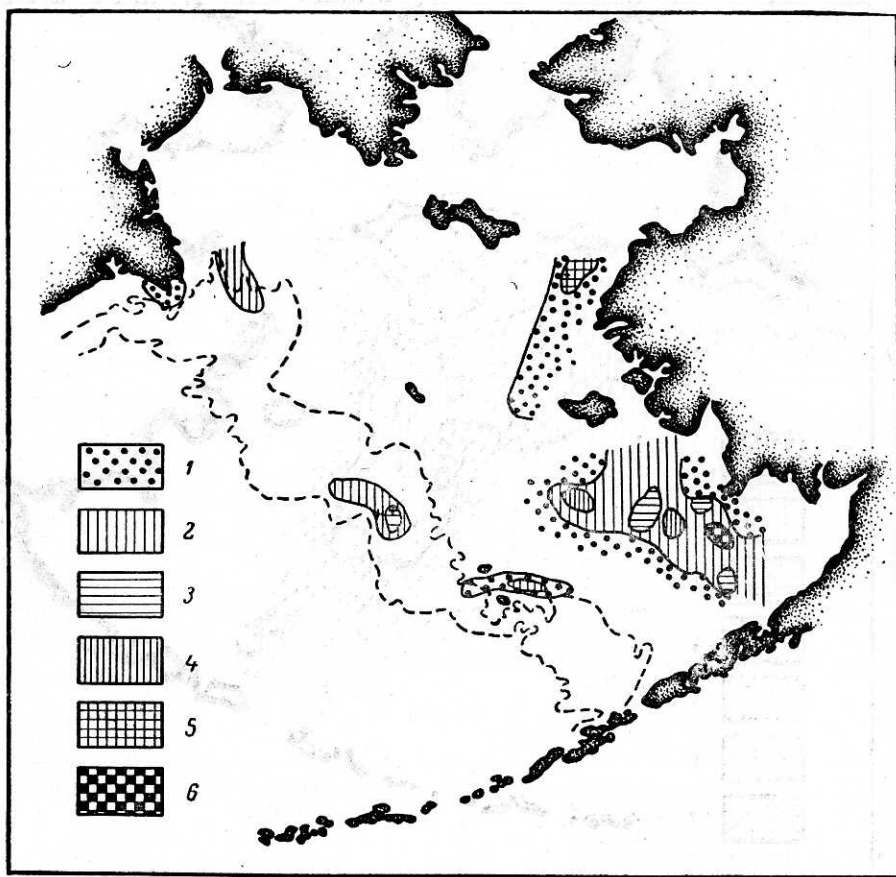


Рис. 3. Количественное распределение *Venericardia crebricostata* (в г/м²):
1 — менее 1; 2 — 1—10; 3 — 10—50; 4 — 50—100; 5 — 100—200;
6 — 200—300

является показателем оптимальных для этого вида условий (в пределах данной акватории).

Преобладание вида в биоценозе, расположенном вне участков максимального развития этого вида, следует рассматривать как показатель эврибионтности животного, позволяющей ему доминировать там, где другие животные не могут существовать в значительных количествах.

Животные, преобладающие вне участков их максимального развития, относятся к трофической группе животных, заглатывающих грунт целиком. Зона преобладания таких форм хуже всего снабжена питательными веществами. По зоогеографической характеристике эти животные всеветные или арктическо-бореальные, т. е. в условиях нашего района они наименее зависимы от температурного режима воды; по-видимому, разбросанность биоценоза по отдельным станциям, располо-

женным в разных зоогеографических зонах, также является показателем эврибионтности руководящего вида.

На рис. 5 приведен средний механический состав грунта в местах развития разных биоценозов. Состав грунта вычислен непосредственно по карточкам механического анализа, предоставленным Д. Е. Гершановичем. На каждый биоценоз приходится немного (6—13) определений гранулометрии грунта. Однако ввиду того, что большой разницы в гранулометрии между отдельными станциями, относящимися к одному и

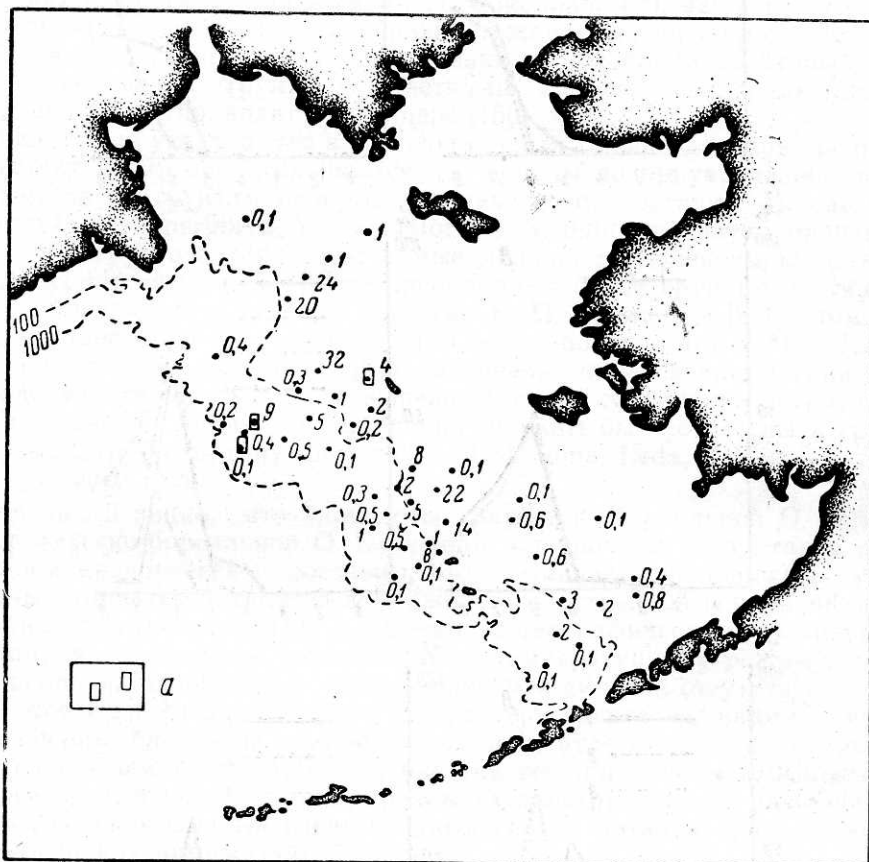


Рис. 4. Количественное распределение *Maldane sarsi* (цифры — биомасса, а — биоценоз).

тому же биоценозу, не было, мы считаем возможным пользоваться этими немногочисленными данными.

Из рис. 5* видно, что в местах развития биоценозов собирающих моллюсков (*Mascoya*, *Leda*, *Yoldia*) преобладающей фракцией в грунтах являются частицы диаметром менее 0,01 мм, т. е. глинистые частицы. На участках, занятых биоценозами собирающих офиур, в грунте преобладают частицы диаметром 0,1—0,5 мм, но при достаточном количестве более мелких фракций. На участках, занятых биоценозами с преобладанием животных, безвыборочно заглатывающих грунт, в грунте преобладают частицы диаметром 0,1—0,05 и 0,05—0,01 мм, но с малым количеством

* Мы сознательно не употребляем в данном случае терминологию, принятую при классификации донных отложений в морской геологии, так как ни классификация по преобладающей в грунте фракции, ни по содержанию глинистых частиц, по-видимому, не отражает тех тонких различий, которые имеются между грунтами, на которых располагаются разные биоценозы.

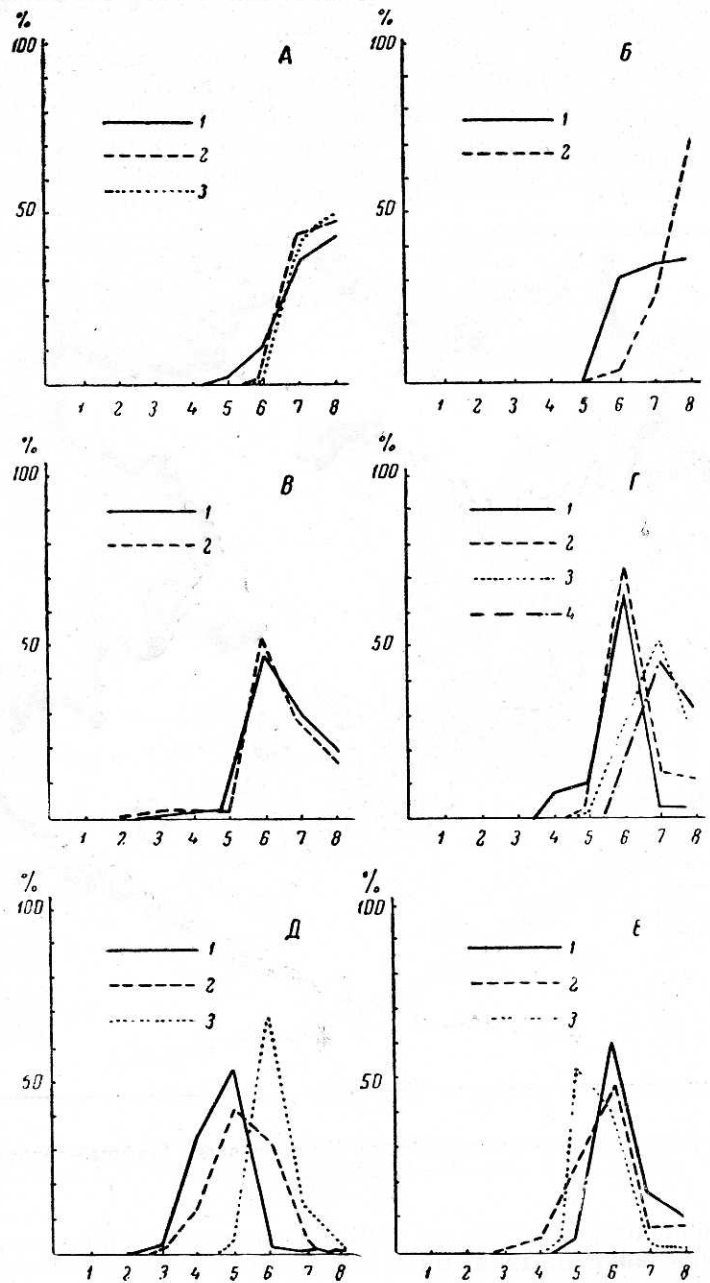


Рис. 5. Соотношение частиц разного диаметра в грунтах на участках дна, занятых разными биоценозами; по вертикали — процент частиц в грунте; по горизонтали — диаметр частиц (в мм):

1 — более 2; 2 — 2—1; 3 — 1—0,5; 4 — 0,5—0,25; 5 — 0,25—0,1; 6 — 0,1—0,05; 7 — 0,05—0,01; 8 — менее 0,01; биоценозы А: 1 — *Macoma calcarea*; 2 — *Yoldia hyperborea*; 3 — *Yoldia traciaeformis*; Б: *Leda perrula*; 1 — в восточной части Берингова моря; 2 — в Пенжинской губе Охотского моря; В: 1 — *Ophiura sarsi*; 2 — *Ophiura leptoctenia*; Г: 1 — *Brisaster latifrons*; 2 — *Chiridota ochotensis*; 3 — *Sternaspis scutata*; 4 — *Axiothella catenata*; Д: 1 — *Venericardia crebricostata*; 2 — *Echinarachnius parma*; 3 — *Crenella columbiana*; Е: 1 — *Cucumaria calcigera*; 2 — *Serripes groenlandicum*; 3 — *Cardium ciliatum*.

частиц другого диаметра. На участках, занятых биоценозами с преобладанием подвижных фильтратов, в грунте преобладают частицы диаметром 0,25—0,1 мм.

Приуроченность биоценозов с преобладанием животных разных трофических группировок к грунтам в нашем районе согласуется с литературными данными. По данным Е. П. Турпаевой [98], биоценозы типа «собирающий» положительно связаны с наиболее мелкими, а биоценозы типа «глотающий» и «фильтраторы А» — с несколько более крупными фракциями грунта. По данным М. Н. Соколовой [90, 92], в глубоководных впадинах преобладание собирающих животных связано с участками наиболее интенсивного осадконакопления, а преобладание безвыборочно заглатывающих грунт — с участками слабого осадконакопления. Сходные данные приводит Х. Сандерс [150].

Выше было указано, что в восточной части Берингова моря среди собирающих животных выделяются две группы по приуроченности их биоценозов к грунтам разного механического состава. *M. calcarea*, *L. pernula*, *Y. hyperborea*, *Y. traciaeformis*, *N. tenuis* образуют биоценозы там, где в грунте преобладают самые мелкие, а биоценозы *O. sarsi* и *O. leptoctenia* там, где в грунте преобладают более крупные частицы.

Это хорошо согласуется с данными Е. П. Турпаевой [95] о том, что индекс наполнения желудков *O. sarsi* много больше, чем у *M. calcarea*. По данным М. Н. Соколовой [91], увеличение индекса наполнения желудков свидетельствует об уменьшении степени сортировки детрита.

Очевидно, *O. sarsi* и *O. leptoctenia* должны быть отнесены к группе животных, грубо сортирующих грунт, а *Masoma*, *Leda*, *Yoldia* — к тонко сортирующим грунт.

Из рис. 5 видно, что биоценозы арктическо-бореальной *O. sarsi* и субарктическо-бореальной *O. leptoctenia* приурочены к грунтам с очень сходным механическим составом, что заставляет предполагать у них сходный характер питания и возможность обостренной конкуренции. Но эти две офиуры относятся к разным зоогеографическим комплексам, обитают в водах, резко различающихся по температурному режиму, поэтому ареалы их разобщены и конкуренция между ними отсутствует.

Такое же большое сходство в характере грунта мы видим в местах образования биоценоза панарктической *Y. hyperborea* и низкоарктическо-бореальной *Y. traciaeformis*; они так же приурочены к разным термическим условиям обитания, ареалы их пространственно разобщены и, несмотря на очевидный очень сходный способ питания (рис. 5), конкуренция между ними отсутствует.

Мы можем увеличить число таких примеров. Так, два вида полихет из семейства *Maldanidae*, оба безвыборочно заглатывающие грунт, обитают и образуют биоценозы на очень сходных грунтах; но если *A. catepata* арктическо-бореальная и обитает на шельфе, то *P. gracilis* субарктическо-бореальная и обитает в верхней части склона.

Ampelisca macrocephala относится к арктическо-бореальному комплексу, *A. catalinensis* — к субарктическо-бореальному; обе они фильтруют сестон из придонного слоя воды, имеют сходный тип питания; но так как они относятся к разным зоогеографическим комплексам, ареалы их также разобщены и конкуренция между ними отсутствует.

Можно думать, что виды каждой из вышперечисленных пар в пределах своей термической зоны обитания, определяемой их зоогеографической природой, занимают одинаковую экологическую нишу.

При рассмотрении состава биоценозов *M. calcarea*, *Y. hyperborea*, *L. pernula*, *N. tenuis* видно, что в каждом из этих четырех биоценозов основными формами являются по крайней мере две из вышеназванных форм. Эти четыре вида относятся к группировке собирающих детрит с поверхности грунта и тонко его сортирующих; в этих четырех биоценозах нет чередования руководящих форм по способу питания. В то же

время эти виды относятся к одному и тому же зоогеографическому комплексу. Очевидно, длительная совместная эволюция в одной и той же термической зоне привела к расхождению способов питания*; это подтверждается тем, что каждая из этих форм образует биоценоз на смежных участках (см. рис. 1), несколько отличающихся по гранулометрическому составу грунта (см. рис. 5).

В биоценозе *O. leptoctenia* второй формой является *Laonice cirrata*, относящаяся как и *O. leptoctenia*, к субарктическо-бореальному комплексу и к трофической группе собирающих детрит с поверхности грунта. Сходным образом обстоит дело с биоценозами *Spisula polynima voyi*, *Crenella columbiana*, *Brisaster latifrons*.

Вывод о том, что наиболее напряженные пищевые отношения имеют место между представителями разных зоогеографических комплексов, занимающих сходные ниши, а внутри зоогеографического комплекса напряженность межвидовых пищевых взаимоотношений ослаблена, сделан еще Никольским [81] при изучении питания пресноводных рыб. По-видимому, это правило применимо и к другим группам водных организмов.

Наш материал по составу и распределению биоценозов в восточной части Берингова моря и сходные данные по другим дальневосточным морям позволили получить данные о зависимости состава и распределения биоценозов от геоморфологии шельфа и гидрологического режима.

Большая крутизна и малая ширина шельфа Восточной Камчатки обусловила большую подвижность вод, вследствие чего биоценозы, где руководящими формами являются неподвижные фильтраторы (*Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea* и *Ophiopholis oculata*), не обнаруженные нами в нашем районе**, у Восточной Камчатки достигают очень большого развития и занимают всю верхнюю и среднюю сублитораль, иногда опускаются до 500 м. Биоценоз *E. pagma*, в нашем районе расположенный на глубине не более 50 м и дающий среднюю биомассу 42 г/м², у Восточной Камчатки расположен на глубине 25—160 м, и средняя биомасса его 265 г/м². В западной части Берингова моря, где на узком шельфе большого развития достигают биоценозы фильтрующих животных, биомасса *E. pagma* часто превышает 1000 г/м² [9, 20, 45].

По нашим данным, количество взвеси в придонном слое воды в местах развития биоценоза *E. pagma* в восточной части Берингова моря составляет 7—15 мг/л, а у м. Наварина, где биомасса *E. pagma* превышает 1000 г/м²—26 мг/л. В диссертации А. П. Кузнецова не отмечен биоценоз фильтрующего моллюска *Venericarda crebricostata*, у нас занимающий обширную площадь (см. рис. 1). Но в западной части Берингова моря, особенно в Олюторском заливе, отмечена значительная биомасса этого моллюска до 500—600 г/м² [9, 104]. В восточной части Берингова моря его биомасса не превышает 100 г/м², а средняя биомасса его в биоценозе 42 г/м².

По-видимому, различия в степени подвижности вод, зависящие в значительной степени от различий геоморфологии шельфов, и различия в содержании взвеси в придонном слое воды и определяют тот факт, что в западной части Берингова моря и у Восточной Камчатки большого

* Случаи отсутствия чередования способов питания у основных форм биоценоза отмечали Е. П. Турпаева [96] и А. П. Кузнецов в своей кандидатской диссертации и объясняли их более тонким расхождением в способах питания внутри пищевой группировки.

** В нашем районе биоценозы обрастаний обнаружены лишь на одной станции у о-ва Матвея. Можно думать, что такие биоценозы имеются и у самого американского берега, где работы нами не производились. Биоценозы обрастаний имеют большое значение у м. Наварина и м. Чукотского, у о-ва Беринга и на банке Бауэрс, т. е. вне нашего основного района работ.

развития достигают биоценозы, где преобладают фильтрующие организмы — их биомасса намного больше, и они опускаются на гораздо большую глубину, чем в восточной части Берингова моря.

На узких шельфах западной части Берингова моря и Восточной Камчатки вследствие большой подвижности вод отсутствуют биоценозы животных, требующих большого заилиения, — биоценозы *L. pernula*, *Y. hyperborea*, *Y. traciaeformis*. Эти биоценозы, достаточно отчетливо выраженные в нашем районе, наибольшего развития достигают на широком шельфе северной части Охотского моря и в зал. Терпения [4, 20, 45, 86, 87, 104]. В зал. Терпения биомасса *Leda* достигает 2000 г/м^2 , а в северной части Охотского моря — 500 г/м^2 . На рис. 5 видна разница в гранулометрии грунтов на участках с биоценозом *Leda* в Беринговом и Охотском морях [6]. По-видимому, именно за счет более мягких грунтов и большего количества $S_{\text{орг}}$ в грунте (в северной части Охотского моря по П. Л. Безрукову более 2%, а в заливе Терпения, по сообщению Т. И. Горшковой — до 3%) биоценозы *Leda* и *Yoldia* достигают в Охотском море гораздо большего развития, чем в Беринговом.

Общими для восточной части Берингова моря и для восточного побережья Камчатки являются биоценозы *E. parva*, *M. calcaea*, *O. sarsi*, *V. latifrons*. Как мы видели выше, биоценоз фильтрующего *E. parva* у восточного побережья Камчатки и в западной части Берингова моря развит сильнее, чем в восточной части Берингова моря. Иначе обстоит дело с биоценозами собирающих детрит с поверхности грунта *M. calcaea* и *O. sarsi*.

В восточной части Берингова моря биоценоз *M. calcaea* развит на глубине 40—100 м и средняя биомасса *M. calcaea* составляет 131 г/м^2 , у Восточной Камчатки этот же биоценоз развит на глубине 100—200 м и средняя биомасса *M. calcaea* составляет $54,2 \text{ г/м}^2$. Следующими по порядку формами в биоценозе *M. calcaea* в восточной части Берингова моря являются *Y. hyperborea*, *L. pernula*, и *N. tenuis*, так же как и *M. calcaea*, собирающие детрит с поверхности грунта и панарктические, а у Восточной Камчатки *A. macrocephala*, *N. lumbricalis*, *C. ciliatum* — фильтрующие сестон и безвыборочно заглатывающие грунт и в то же время арктическо-бореальные.

Биоценоз *O. sarsi* в восточной части Берингова моря расположен на глубине 60—100 м, а у Восточной Камчатки на глубине 70—150—200 м. В восточной части Берингова моря средняя биомасса *O. sarsi* в ее биоценозе составляет 70 г/м^2 , а у Восточной Камчатки — $47,5 \text{ г/м}^2$. В восточной части Берингова моря характерными формами в биоценозе *O. sarsi* являются *Y. hyperborea*, *M. calcaea*, *L. pernula*, а у Восточной Камчатки — *Chiridota pellucida* и *Laonice cirrata*, глотающая и собирающая субарктическо-бореальные.

Таким образом, биоценозы *M. calcaea* и *O. sarsi* в западной части моря и у восточного берега Камчатки не только сдвинуты на большую глубину и имеют меньшую биомассу, чем в восточной части моря, но и имеют как трофически, так и зоогеографически более «пестрый» состав.

В составе, степени развития и распределения биоценоза *Brisaster latifrons* в обоих сравниваемых районах существенной разницы не наблюдается, так как, по-видимому, он расположен в сходных условиях.

* * *

На распределение и состав биоценозов оказывают влияние, с одной стороны, распределение питательных веществ, определяющее трофический облик фауны, а с другой, температурный режим вод, определяющий зоогеографический состав фауны. Чтобы возможно более четко проследить влияние трофического и температурного фактора, мы провели раздельно анализ распределения животных зоогеографических комплексов в трофических группировках.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДОННОЙ ФАУНЫ

Если отвлечься от деталей, точки зрения на положение южной границы Арктической области в ее восточном секторе в зоогеографической литературе можно разделить на две группы.

Южную границу Арктики в пределах Берингова моря или даже южнее его проводили П. Ю. Шмидт, Л. Г. Виноградов, А. И. Андрияшев*, Я. А. Бирштейн и Л. Г. Виноградов, Н. Г. Виноградова, Ю. Н. Галкин, В. Долл, С. Экман, Н. Хофстен, Х. Людвиг [13, 17, 20, 22, 105, 114, 115, 116, 117, 119, 126, 133].

Южную границу Арктики по Берингову проливу или севернее его проводили З. И. Кобякова, В. В. Макаров, Е. Ф. Гурьянова, П. В. Ушаков, З. А. Филатова, К. Кларк, А. Ортман [31, 56, 68, 101, 103, 112, 137].

Основное открытие в этой области было сделано А. П. Андрияшевым [1], который описал резкую зоогеографическую границу по линии устья Анадыря — район несколько севернее о. Матвея — мыс Румянцева и назвал ее Анадырским фаунистическим барьером.

Л. Г. Виноградов [17, 18], изучая приуроченность максимальных скоплений разных видов декапод к температурным условиям и сопоставив фауну европейских и дальневосточных морей, пришел к выводу, что южная граница Арктической области проходит в Беринговом море по Анадырскому фаунистическому барьеру Андрияшева [1], т. е. от устья Анадыря к устью Юкона. К тому же выводу о положении южной границы Арктической области пришла Н. Г. Виноградова [20] на основе изучения количественного распределения донной фауны Анадырского залива.

А. П. Андрияшев отмечал, что Анадырский фаунистический барьер, а вместе с ним и южная граница Арктической области наиболее четко выражены в западной части Берингова моря, а в восточной — размыты вследствие того, что здесь далеко на север проникает Аляскинское течение. Такой же вывод получился у Ю. И. Галкина [22] на основе изучения фауны Trogchidae Берингова моря.

Имея в распоряжении материал по количественному распределению бентоса на большой акватории от входа в Анадырский залив до устья Юкона и на юг до п-ва Аляска, мы попытались уточнить положение южной границы Арктической области и выявить особенности количественного распределения животных, принадлежащих к разным зоогеографическим комплексам.

Нами принята система зоогеографических характеристик Л. Г. Виноградова**, который применил к Северной Пацифике схему Н. Хофстена [126], исходя из того положения, что южная граница Арктической области проходит по Анадырскому фаунистическому барьеру А. П. Андрияшева [1].

По схеме Л. Г. Виноградова часть Берингова моря к северу от Анадырского фаунистического барьера и самая южная часть Чукотского моря, прилегающая к Берингову проливу, относятся к низкой Арктике, остальная часть Чукотского моря — к высокой Арктике. Все Берингово море к югу от Анадырского фаунистического барьера, Охотское море и северная часть Японского моря относятся к северобореальной подобласти бореальной области. Поэтому животных, распространенных в высокой и низкой Арктике и в северобореальной подобласти бореальной области (в морях Северного Ледовитого океана, Беринговом, Охотском и северной части Японского морей), следует называть панарктическими. Животные, распространенные в высокой и низкой Арктике и широко распространенные в бореальной области (т. е. в морях Северного Ледовитого океана, в Беринговом, Охотском и Японском морях), являются арктическо-бореальными. Животные, распространенные в низкой Аркти-

* Докторская диссертация, 1951.

** Докторская диссертация, 1947.

ке и в бореальной области (т. е. не заходящие в Чукотское море севернее м. Лисбурн), являются низкоарктическо-бореальными. Животные, не преодолевающие Анадырский фаунистический барьер, т. е. не проникающие в Арктику, даже в низкую, являются бореальными видами. Эта группа делится на две: распространенные на шельфе бореальные виды и распространенные в верхней части склона субарктическо-бореальные виды. Это деление хорошо видно на примере распространения и вертикального распределения разных видов семейства Scograenidae [73, 74].

В донной фауне восточной части Берингова моря мы выделили четыре основных комплекса (см. рис. 1) — панарктический, арктическо-бореальный, низкоарктическо-бореальный и субарктическо-бореальный. Кроме того, имеется группа животных с очень широким распространением, условно названных всесветными, и несколько бореальных (амфиоцифических и орегонских) видов.

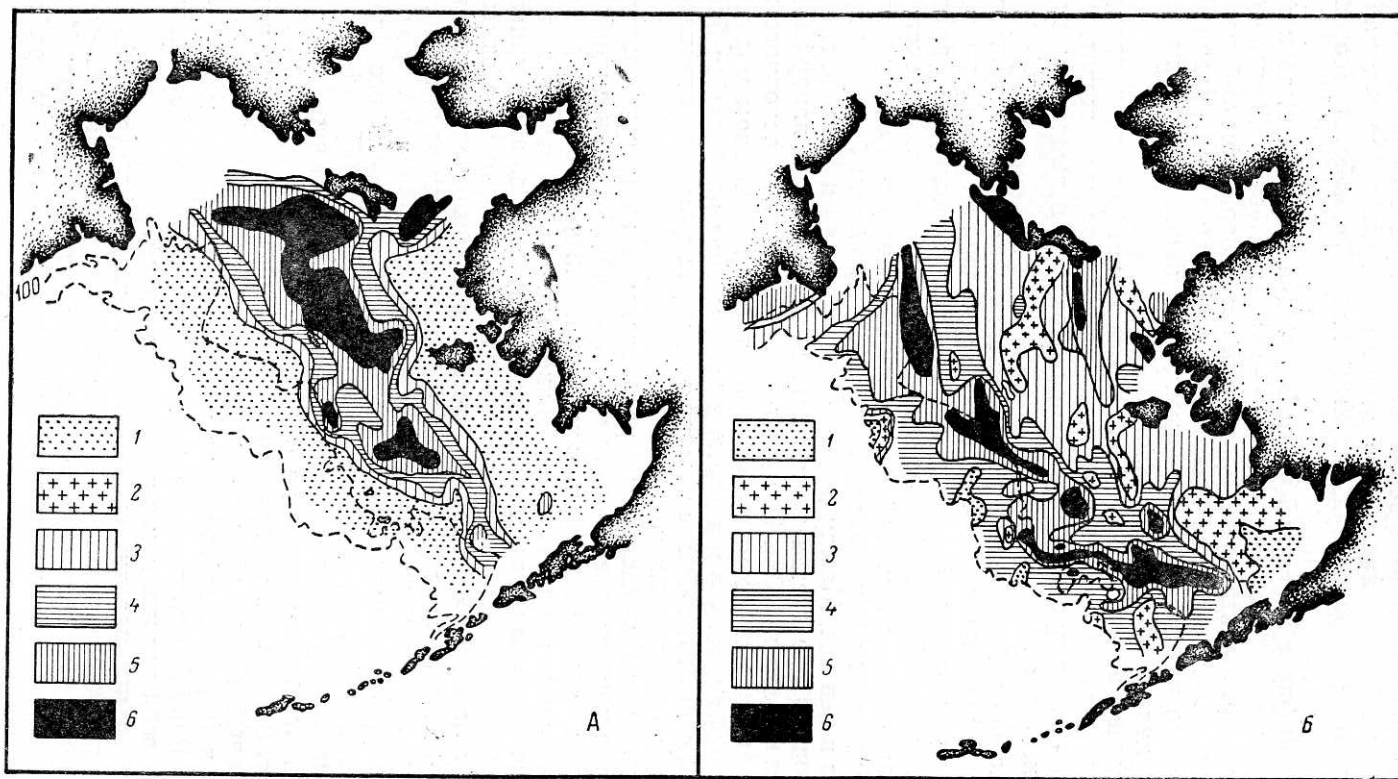
На каждой станции мы группировали животных по их принадлежности к зоогеографическому комплексу, вычисляли долю животных каждого комплекса в процентах от общей биомассы и выделяли преобладающий комплекс.

На рис. 6А и 7 приведено распределение животных панарктического комплекса в процентах от общей биомассы и зона их преобладания. При сравнении распределения этого комплекса с положением придонных изотерм видно, что наибольшая доля животных панарктического комплекса приурочена к зоне соприкосновения с дном холодного промежуточного слоя и чем ниже температура этого слоя, тем больше доля этих животных в бентосе. Между о-вами Св. Лаврентия и Матвея, где температура воды у дна всегда ниже нуля, доля животных панарктического комплекса близка к 100%. При сравнении термопатий основного животного панарктического комплекса *M. calcaea* в Беринговом море и в Баренцевом [69] видно, что и в том, и в другом море наибольшая биомасса и встречаемость *M. calcaea* приурочена к участкам с отрицательной температурой придонных вод.

На рис. 6Б и 7 представлено распределение животных арктическо-бореального комплекса и зона его преобладания. Участки с наибольшим количеством арктическо-бореальных животных окаймляют участки с преобладанием панарктических животных. Наибольшие количества арктическо-бореальных животных также связаны с зоной соприкосновения с дном слоя остаточного зимнего охлаждения, но не с самыми холодными участками, а с теми, где летом придонные воды прогреваются до $+1 - +2^\circ$, а также с участками дна, омываемыми водами, пограничными с теплым промежуточным слоем. При сравнении приуроченности к температуре основного животного арктическо-бореального комплекса — *O. sarsi* в Беринговом море и в Баренцевом [106], оказалось, что в обоих морях она образует наибольшее скопление и чаще всего встречается при температуре от 0 до $+2^\circ$.

На рис. 8 показано распределение некоторых декапод по данным наших траловых ловов, где видно, что панарктические *Hyas coarctatus alutaceus* и *Pagurus splendescens* и арктическо-бореальные *Nectocrangon lag* и *Pandalus* связаны со слоем остаточного зимнего охлаждения, т. е. ведут себя так же, как и в Охотском море*.

Животные низкоарктическо-бореального комплекса (см. рис. 6В и 7) образуют наибольшую долю в биомассе бентоса на прибрежном мелководье, в зоне соприкосновения с дном слоя летнего прогрева. Исключение составляет *Yoldia traciaeformis*, которая, являясь по географическому распространению низкоарктическо-бореальной формой, распределена в нашем районе подобно арктическо-бореальным формам. Это связано с ее приуроченностью как формы, собирающей детрит с поверхности грунта, к заиленным грунтам; *Y. traciaeformis* образует наиболь-



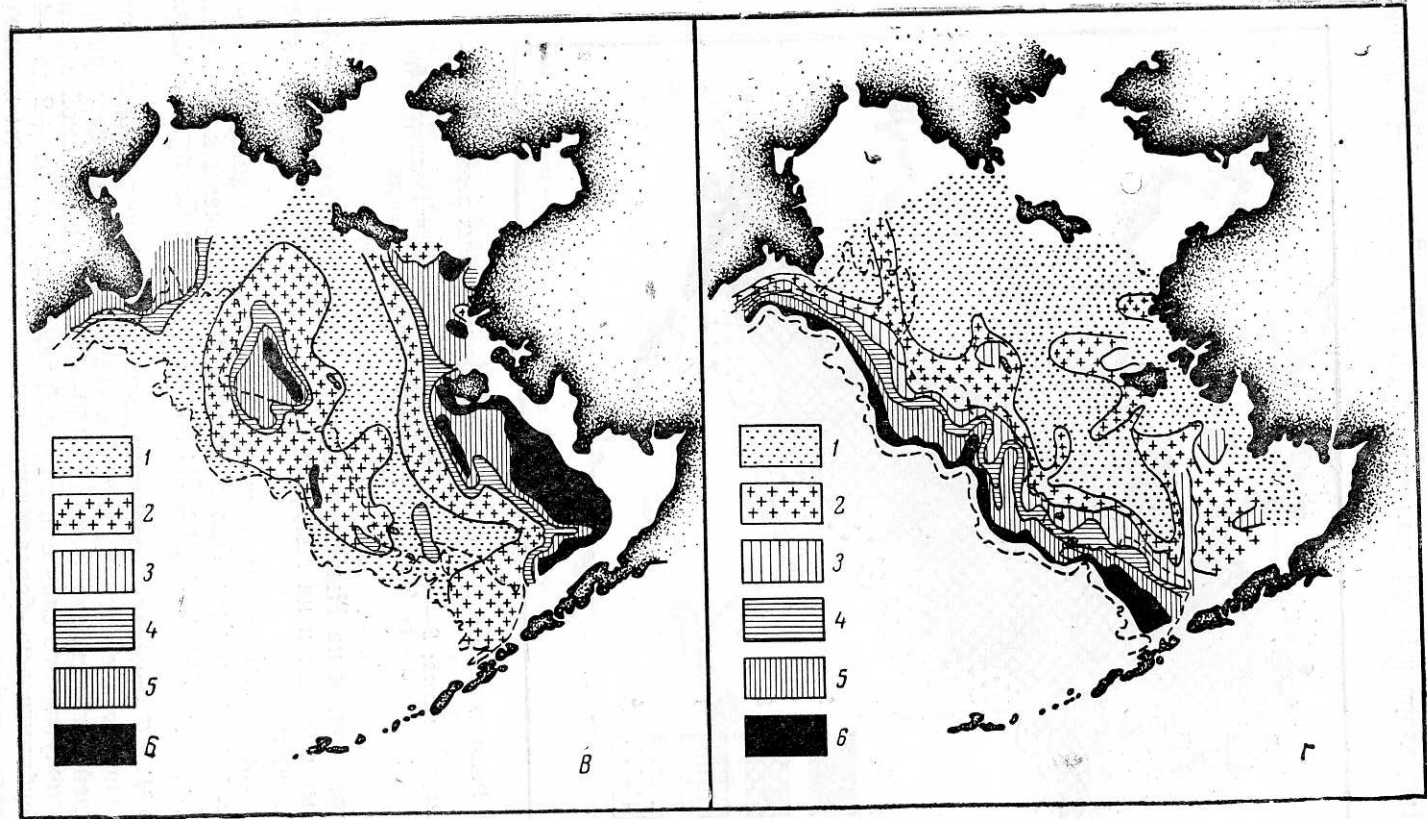


Рис. 6. Распределение животных в процентах от общей биомассы:
 А — панарктического комплекса; Б — арктическо-бореального комплекса; В — низкоарктическо-бореального комплекса; Г — субарктическо-бореального комплекса; 1 — менее 1%, 2 — 1—10%, 3 — 10—25%, 4 — 25—50%, 5 — 50—75%, 6 — 75—100%.

шую биомассу на нижней части шельфа, несколько глубже зоны соприкосновения с дном холодного промежуточного слоя.

Животные, образующие у нас основу низкоарктическо-бореального комплекса *E. parva*, *V. crebricostata*, *S. polynima*, *Y. traciaeformis*, в морях Европейского Севера отсутствуют, обитают в Атлантике только в районе Лабрадора и Ньюфаундленда. Судя по данным К. Н. Несиса [75]

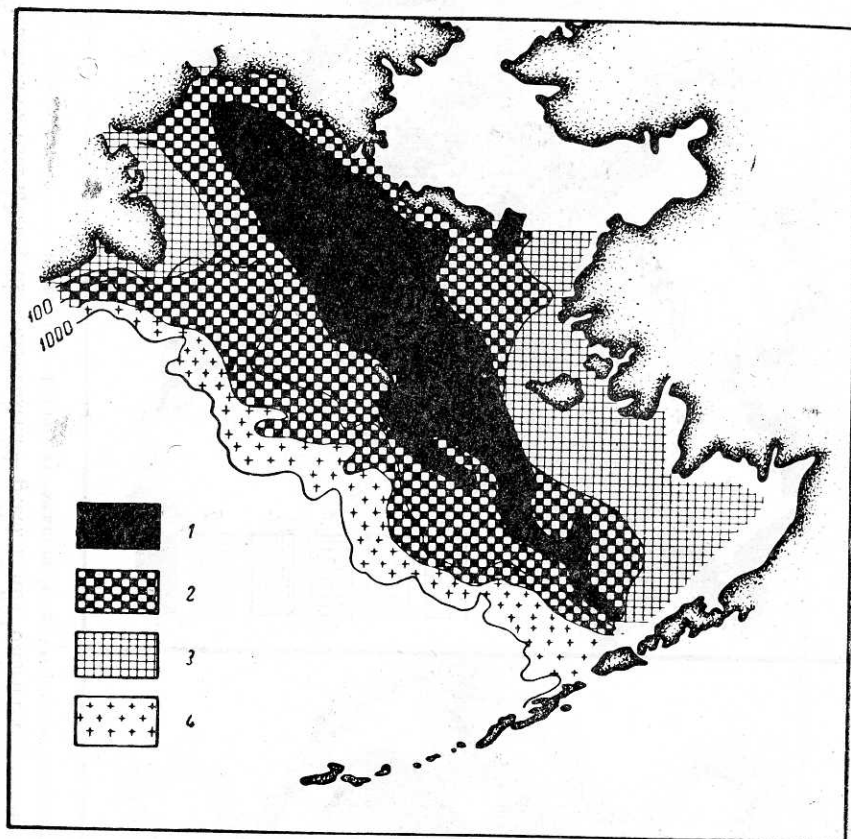


Рис. 7. Распределение зон преобладания животных разных зоогеографических комплексов: 1 — панарктического; 2 — арктическо-бореального; 3 — низкоарктическо-бореального; 4 — субарктическо-бореального.

об их распределении на Ньюфаундлендско-Лабрадорском мелководье, эти животные обитают и на Ньюфаундленде, и в Беринговом море в сходных условиях.

Десятиногие ракообразные, принадлежащие к этому комплексу в нашем районе, так же как и в Охотском море*, приурочены к прогреваемому летом мелководью (см. рис. 8): *Crangon dalli* и *Crangon septempinosus*.

На рис. 6Г и 7 показано распределение субарктическо-бореального комплекса. Наибольшее количество животных этого комплекса приурочено к верхней части склона (глубина 150—500 м), омываемой водами теплого промежуточного слоя с постоянной температурой от +2 до +4°. Животные субарктическо-бореального комплекса в основном не выходят за пределы глубины 150 м. Однако на некоторых участках шель-

* Л. Г. Виноградов. Докторская диссертация, 1947.

фа — вход в Анадырский залив, у о-ва Матвея, у о-вов Прибылова — Нунивак, к северу от о-ва Уника — четко прослеживаются участки, где доля животных субарктическо-бореального комплекса составляет от 1 до 25%, хотя почти на всем шельфе доля животных этого комплекса меньше 1%. По сообщению Е. А. Ахметьевой, есть основание предположить именно на этих участках подъем глубинных вод. По данным М. Е. Виноградова [19], на этих участках животные южноберингоморской океанической группировки планктона проникают далеко на шельф.

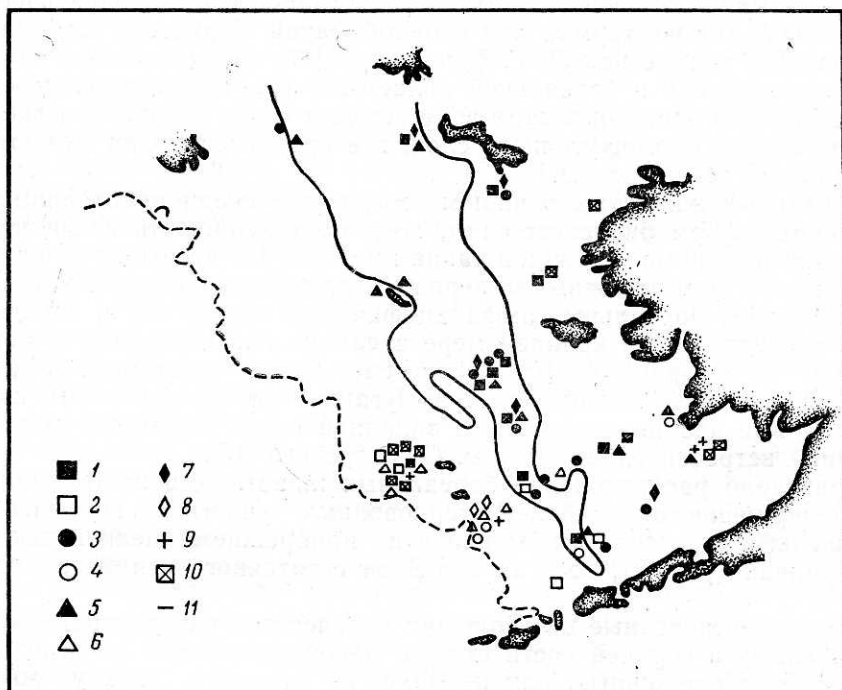


Рис. 8. Распределение некоторых десятиногих ракообразных, принадлежащих к разным зоогеографическим комплексам (по данным траловых ловов):

1 — арктическо-бореальный *Nectocrangon lag*; 2 — субарктическо-бореальный *Nectocrangon dentata*; 3 — панарктический *Hyas coarctatus alutaceus*; 4 — бореальный оregonский *Hyas lyratus*; 5 — арктическо-бореальный *Pandalus goniurus*; 6 — субарктическо-бореальный *Pandalus borealis eous*; 7 — панарктический *Pagurus splendescens*; 8 — бореальный амфиоцифический *Pagurus savimanus*; 9 — бореальный оregonский *Pagurus tanneri*; 10 — бореальный оregonский *Pagurus ochotensis aleuticus*; 11 — граница зоны преобладания животных панарктического комплекса.

Так как животные, составляющие основу этого комплекса, — *Laonice cirrata*, *Praxillella gracilis*, *Brisaster latifrons*, *Ophiura leptoctenia*, *Chiridota ochotensis*, *Ophiophthalmus normani*, *Amphiodia euryaspis*, *Crenella columbiana*, *Ampelisca catalinensis*, *Pandalus borealis eous* — не преодолевают Анадырский фаунистический барьер (не заходят в Арктическую область), то по своему географическому распространению эти животные должны быть отнесены к бореальным животным. Но это было бы справедливым, если бы в бореальной области они обитали бы на самом шельфе (сублиторали). Однако просмотр литературных данных (в которых, к сожалению, почти всегда указываются лишь крайние глубины, на которых они встречаются) показал, что на всем своем ареале эти животные приурочены к верхним горизонтам склона, в

крайнем случае, — к нижним горизонтам шельфа, т. е. они связаны со слоем вод с низкой положительной температурой, в котором практически нет сезонных смен температуры. В Баренцевом море близкий к *Brisaster latifrons* *B. fragilis* [106] и близкий к *Pandalus borealis* *P. borealis* [83, 84] так же связаны в своем распространении с океаническими водами, имеющими круглый год низкую положительную температуру.

Так как фауну, связанную с океаническими водами, имеющими низкую положительную температуру, Дерюгин [33] назвал субарктической, мы приняли этот же термин для сходной фауны Берингова моря, понимая под ним, так же как Л. Г. Виноградов [17], не переходную область между арктической и бореальной областями и не самостоятельную область в верхних зонах океана, а зону верхней части склона, омываемую водами теплого промежуточного слоя, где практически отсутствуют сезонные смены температуры.

Бореальных животных в нашем материале среди руководящих и характерных форм биоценозов нет, хотя несомненно, что среди второстепенных (по биомассе) видов такие имеются. Из десятиногих ракообразных могут быть названы, во-первых, *Pagurus cavimanus* и *Paralithodes camtchatica* бореальные амфицифические виды, т. е. имеющие ареал, прерванный по крайней мере в самых холодноводных участках западной и северной частей Берингова моря; во-вторых, *Pagurus tanneri*, *P. ochotensis* *aleuticus*, *Hyas lygatus* — оregonские виды, из которых первые два не встречены в западной части Берингова моря, а последний встречен однажды у м. Олюторского [15].

Характерно распределение бореальных животных в нашем районе: они придерживаются наиболее тепловодных участков по нижнему краю шельфа до о-вов Прибылова и по прибрежному мелководью до о-ва Нунивак (рис. 8), избегая вод слоя остаточного зимнего охлаждения.

Всесветные животные в небольших количествах распространены по всему шельфу и верхней части склона, преобладая лишь на отдельных станциях, расположенных, как правило, на границах между зонами преобладания других комплексов.

Л. Г. Виноградов* четко показал на примере десятиногих ракообразных наличие связи географического распространения животных с приуроченностью их к определенной водной массе. А. П. Кузнецов** делает сходные выводы на примере распределения донной фауны Тихоокеанского побережья Камчатки. Однако Кузнецов свел в одну группу пачарктических и арктическо-бореальных животных, а в другую низкоарктическо-бореальных и субарктическо-бореальных, поэтому у него не получилась строгая приуроченность каждой зоогеографической категории к определенной водной массе.

В нашем районе исследования, как и в Охотском море, имеются три основные водные массы каждая со своим температурным режимом: 1) верхний слой, прогреваемый летом до дна (от +5 до 11°), а зимой охлаждаемый до отрицательной температуры; 2) слой остаточного зимнего охлаждения — воды этого слоя в одних участках имеют круглогодично отрицательную температуру, а на других участках летом прогреваются до плюс 3—4° или, что имеет место в нижних частях этого слоя, — не охлаждаются до отрицательной температуры; 3) теплый промежуточный слой с постоянной температурой плюс 3—5°.

К каждому из этих слоев приурочена фауна, имеющая определенное географическое распространение; это было показано Л. Г. Виноградовым на примере десятиногих ракообразных Охотского моря и хорошо видно на нашем материале.

* Докторская диссертация, 1947.

** Кандидатская диссертация, 1959.

В восточной части Берингова моря на прибрежном мелководье, которое омывают воды, прогревающиеся летом, преобладают животные низкоарктическо-бореального комплекса. В слое остаточного зимнего охлаждения преобладают животные панарктического и арктическо-бореального комплекса, причем первые преобладают в самых холодных водах, а вторые — или в водах, прогревающихся летом до низкой положительной температуры, или в водах, не охлаждающихся до отрицательной температуры. К водам теплого промежуточного слоя приурочена зона преобладания животных субарктическо-бореального комплекса.

Принципиально такое же распределение животных разных зоогеографических комплексов видно и из существующей литературы по бентосу дальневосточных морей [19, 20, 45, 86, 87, 99, 100].

А. П. Кузнецов* провел анализ вертикального распределения представителей разных зоогеографических комплексов. При сравнении его данных с нашими видно, что в водах Восточной Камчатки по сравнению с восточной частью Берингова моря все зоны преобладания зоогеографических комплексов сдвинуты на большую глубину; такая же картина прослеживается и по данным Л. А. Зенкевича, З. А. Филатовой [45] и Г. М. Беляева [9] о распределении бентоса в западной части Берингова моря. Эти различия в распределении животных разной зоогеографической природы, очевидно, следует объяснить тем, что в связи с большей холодноводностью западной части Берингова моря и прикамчатских вод слой остаточного зимнего охлаждения имеет там большую толщину, чем в восточной части моря.

По-видимому, можно с достаточным основанием утверждать, что распространение донных животных зависит от наличия или отсутствия свойственных им вод**. Распространение низкоарктическо-бореальных животных на север лимитируется степенью развития слоя летнего прогрева, распространение панарктических и арктическо-бореальных животных на юг — степенью развития слоя остаточного зимнего охлаждения, причем арктическо-бореальные животные идут дальше на юг, так как они, хотя и связаны со слоем остаточного зимнего охлаждения, но все же избегают участков с круглогодичной отрицательной температурой. Распространение субарктическо-бореальных животных связано с водами с постоянной низкой положительной температурой. Бореальные животные, по-видимому, связаны с водами, сильно прогреваемыми летом и слабо охлаждаемыми зимой, и, очевидно, поэтому они слабо представлены в нашем районе.

Упомянулось, что по гидрологическому режиму наш район делится на два — северо-западный и юго-восточный. Для того чтобы детально сопоставить распределение отдельных комплексов с распределением водных масс, для каждого района составлен график вертикального распределения комплексов в процентах от общей биомассы бентоса (рис. 9).

Как видно из рисунка, ход кривых распределения каждого комплекса в обоих районах очень сходен, кривые в обоих районах образуют максимумы на одних и тех же глубинах в соответствии с одинаковым характером распределения водных масс. В северо-западном районе в связи с тем, что воды слоя остаточного зимнего охлаждения имеют круглогодичную отрицательную температуру и накрывают большие площади, основным комплексом шельфа является панарктический комплекс; в юго-восточном районе в связи со слабым развитием слоя остаточного зимнего охлаждения и большой мощностью слоя летнего

* Кандидатская диссертация, 1947.

** Разумеется, в том случае, если нет каких-либо непроходимых барьеров. Так, отсутствие некоторых тихоокеанских низкоарктическо-бореальных видов в Баренцевом море следует, очевидно, объяснить историческими причинами и современным непроходимым температурным барьером в Арктике.

прогрева основным комплексом шельфа является низкоарктическо-бореальный комплекс.

Арктическо-бореальный и субарктическо-бореальный комплексы почти одинаково развиты в обоих районах, лишь в северо-западном районе зоны их преобладания сдвинуты на большую глубину по сравнению с их положением в юго-восточном районе, что, очевидно, также связано с различной степенью развития слоя остаточного зимнего охлаждения в обоих районах.

На схеме вертикальной биологической зональности, принятой в Институте океанологии АН СССР [110], границы между зонами проводятся в местах наиболее резкой смены фаун. По этой схеме зона до глубины 200 м относится к сублиторали, глубины от 200 до 500 м к верхней части горизонта, переходного к батии (сама батия начинается с глубины 1000 м). Нами исследована в восточной части Берингова моря зона глубин от 20 до 500 м. В пределах этих глубин наиболее резкая смена фаун происходит (см. рис. 9) в месте смены арктическо-бореальной фауны на субарктическо-бореальную. Эта смена в северо-западном районе происходит на глубине 150—200 м, а в юго-восточном на глубине 100—150 м.

Толщина слоя зимнего охлаждения уменьшается с севера на юг, и зимой температура в северной части моря становится отрицательной от поверхности до 150—200 м. В южной части моря охлаждение проникает до глубины 100—200 м, но не всегда во всем слое достигается отрицательная температура. По-видимому, нижняя граница сублиторали и зон преобладания комплексов шельфа определяется нижней границей слоя зимнего охлаждения; это доказывает тот факт, что зона преобладания субарктическо-бореальной фауны в юго-восточном районе начинается на меньшей глубине, чем в северо-западном.

Верхнебатияльная фауна, названная нами субарктическо-бореальной, обитает уже вне зоны влияния сезонных явлений, чем принципиально отличается от фауны сублиторали. К сожалению, не имея данных о фауне более глубоких зон, нам трудно судить о степени обособленности фауны глубин 200—500 м от более глубоководной фауны.

На рис. 10 представлено зоогеографическое районирование Берингова моря. Южную границу Арктической области мы провели, руководствуясь степенью развития панарктического комплекса (см. рис. 6А, 7). Как указывал уже А. П. Андрияшев, граница Арктики в западной части моря очень четкая, мы проводим ее почти непосредственно по границе зоны преобладания животных панарктического комплекса. В восточной части моря положение границы арктической области проследить очень трудно, и мы ведем ее от о-ва Матвея на о-в Нунивак, так как южнее этой линии доля в бентосе животных панарктического комплекса резко падает даже в зоне его преобладания.

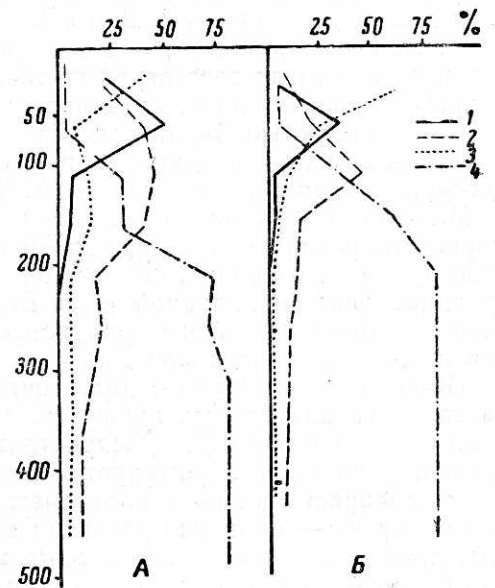


Рис. 9. Вертикальное распределение животных разных зоогеографических комплексов в % от общей биомассы: А — северо-западный; Б — юго-восточный районы: 1 — панарктический; 2 — арктическо-бореальный; 3 — низкоарктическо-бореальный; 4 — субарктическо-бореальный.

В северной части Берингова моря, относящейся к низкоарктической подобласти, основными комплексами шельфа являются панарктический и арктическо-бореальный комплексы. В южной части Берингова моря, относящейся к северобореальной подобласти, основными комплексами шельфа являются низкоарктическо-бореальный и арктическо-бореальный комплексы.

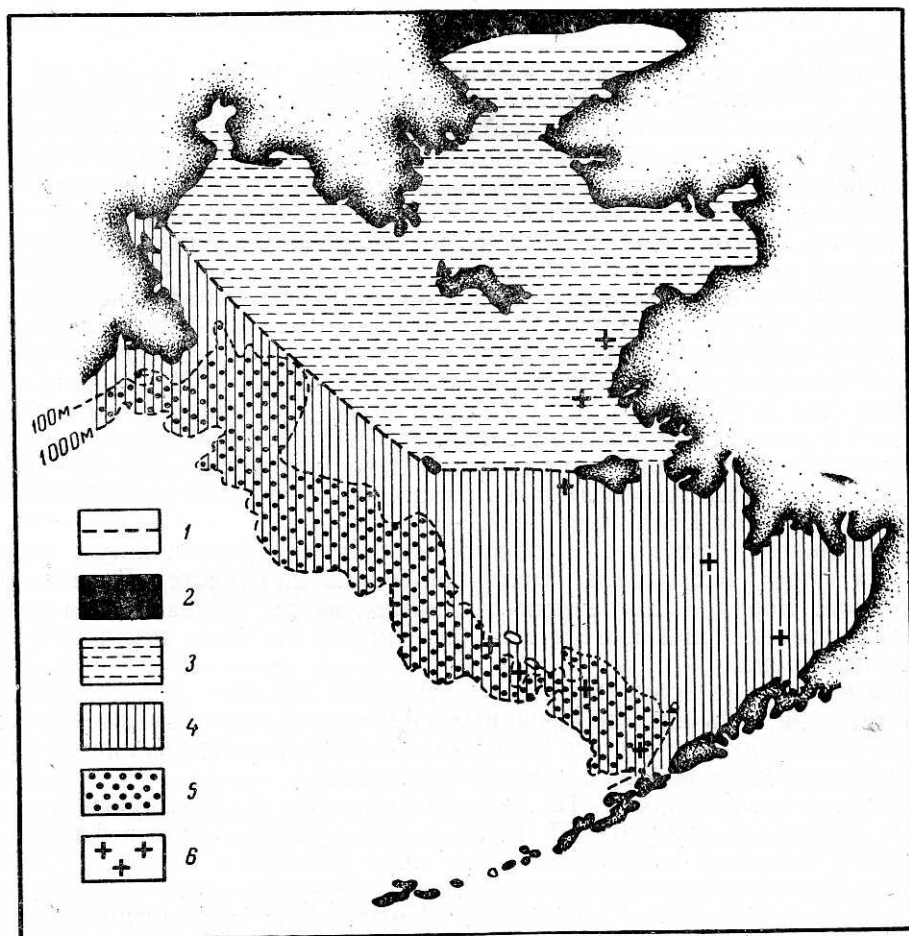


Рис. 10. Зоогеографическое районирование восточной части Берингова моря: 1 — южная граница арктической области; 2 и 3 — высокоарктическая и низкоарктическая подобласти арктической области; 4 — северобореальная подобласть североитихоокеанской бореальной области; 5 — верхнебатиальный район субарктического характера; 6 — бореальный (орегонский и амфиоцифический) элемент.

А. П. Андрияшев [1], Я. А. Бирштейн и Л. Г. Виноградов [13] указывали на значительные различия в фауне восточной и западной частей Берингова моря. Эти авторы отмечают наличие в восточной и, в особенности, в юго-восточной частях Берингова моря ряда орегонско-калифорнийских видов рыб и десятиногих ракообразных, которые, будучи бореальными видами, не заходят в более холодноводные участки моря. На существенные различия в фауне полихет восточной и западной частей Берингова моря указывает П. В. Ушаков [101]. Только в восточной части Берингова моря встречаются, например, *Neoleprea spiralis*, *Heteromastus filiformis*.

Работа Н. П. Новикова [82] показала, что *Atherestes stomias*, считавшийся ранее характерным для восточной части Берингова моря, и *Atherestes evermani*, считавшийся ранее характерным для западной части моря, имеют общий ареал по крайней мере от Кроноцкого зал. до о-ва Кадьяк. Так же обстоит дело с *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*, *Hippoglossus hippoglossus stenolepis* и др. Однако все эти рыбы, распространение которых уточняет Н. П. Новиков, являются обитателями вод теплого промежуточного слоя, омывающего верхнюю часть склона, и должны быть отнесены к субарктическо-бореальному комплексу.

Животные, составляющие в бентосе нашего района основу (по биомассе) субарктическо-бореального комплекса, так же как и субарктическо-бореальная декапода *Pandalus borealis eous*, широко распространены вдоль верхней части склона во всей Северной Пацифике, и в составе основных видов субарктическо-бореального комплекса мы не видим разницы между восточной и западной частями Берингова моря.

Так же обстоит дело с видами, составляющими у нас основу (по биомассе) низкоарктическо-бореального, арктического бореального и панарктического комплексов — эти виды широко распространены как по западному, так и по восточному берегу Северной Пацифики и распределяются в свойственных им водных массах. Правда, вследствие значительно большей теплопроводности восточного побережья Пацифики, отмеченной еще А. Ортманом [137] и С. Экманом [119], животные панарктического комплекса не выходят в зал. Аляска, но в пределах Берингова моря составляют основу (по биомассе) населения зоны соприкосновения с дном слоя остаточного зимнего охлаждения как в западной, так и в восточной частях Берингова моря.

Разумеется, несмотря на общность состава руководящих и характерных форм биоценозов восточной и западной частей Берингова и Охотского морей, между этими районами имеется существенная разница в распределении и составе этих биоценозов, что было отмечено в предыдущей главе.

Во избежание возможных недоразумений мы еще раз повторяем, что там, где речь идет об **основных видах комплекса**, имеются в виду виды, составляющие основу биомассы комплекса и являющиеся руководящими и характерными видами биоценозов.

Однако отмеченная А. П. Андрияшевым [1], Я. А. Бирштейном и Л. Г. Виноградовым [13] и П. В. Ушаковым [101] разница в фауне восточной и западной частей Берингова моря остается в силе.

Так, только в восточной части моря имеются оregonские *Pagurus tanneri*, *P. beringanus*, *P. ochotensis aleuticus* [68]; *Hyas lyratus* распространен от о-вов Прибылова до Вашингтона и лишь один раз отмечен у мыса Олюторского [13]; амфипацифический *Pagurus savinanus* встречается от пролива Лаперуза до Южной Японии и у берегов Аляски [18, 68]; *Paralithodes camtchatica* распространен от Камчатского залива до Южной Кореи, в западной части Берингова моря отсутствует и от зал. Нортон до Британской Колумбии [13], образуя в Бристольском заливе промысловые концентрации. Амфипацифическое распространение имеют ряд полихет.

С другой стороны, только в западной части Берингова моря [13] обнаружены северобореальные *Spirontocaris ochotensis*, *S. takarovi*, *Lebbeus grandimana*, *L. fasciata*, эндемик северо-западной части Берингова моря *Eualus ratmanovi* и *Sclerocrangon volki*, единственный экземпляр которого описан Я. А. Бирштейном и Л. Г. Виноградовым [13]; тихоокеанско-гладциальный* *Sclerocrangon salebrosa***; *Paralithodes platypus* образует промысловые концентрации в Олюторском заливе, а

* Гладциально-охотоморский Андрияшева [1].

** Л. Г. Виноградов. Докторская диссертация, 1947

в восточной части Берингова моря встречается единично в районе о-вов. Прибылова и его, очевидно, следует относить к группе тихоокеанско-гладциальных животных [Л. Г. Виноградов. Рейсовый отчет. ВНИРО, 1958].

Таким образом, несмотря на то что основные (по биомассе) виды бентоса общие для всего Берингова моря, в составе бентоса и нектобентоса имеются значительные различия между восточной и западной частями моря.

*
*
*

В наши задачи не входило изучение истории фауны Берингова моря. Однако нельзя не сделать несколько замечаний о распространении представителей разных комплексов.

Животные панарктического и арктическо-бореального комплексов, распространенные циркумполярно или амфиарктически, присутствуют в Северной Пацифике, в морях европейского и американского секторов Атлантики.

Животные, составляющие в рассматриваемом районе основу субарктическо-бореального комплекса, если они принадлежат к амфибореальным родам, широко распространены в Северной Атлантике.

Животные, составляющие основу низкоарктическо-бореального комплекса, широко распространены в Северной Пацифике, в водах Ньюфаундленда и Лабрадора и отсутствуют в европейских водах.

Эта особенность, выявленная благодаря новому распределению форм по схеме Хорстена, интересна с палеозоогеографической точки зрения.

ТРОФИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ДОННОЙ ФАУНЫ И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Наличие вертикальной зональности в распределении разных экологических типов донных животных в настоящее время довольно подробно разработано в ряде работ, так же как и зависимость этого распределения от различных факторов внешней среды.

В работах Марсельской биологической станции [142, 143] подробно разобрано вертикальное распределение донной фауны в зависимости от освещенности, грунта, кислорода, солености, температуры и условий питания.

В работе А. Лонгхерста [131] по донной фауне шельфа западного побережья Африки показана четкая зональность в распределении обрастаний (самая верхняя сублитораль), биоценозов типа «Venus» (по терминологии Торсона) на песчаных грунтах несколько больших глубин, биоценозов типа «Mascota» в нижней сублиторали на заиленных грунтах.

Е. П. Турпаева [97, 98] показала зависимость распределения биоценозов разных типов (т. е. с преобладанием разных трофических группировок) от характера грунта, а М. Н. Соколова [90, 92] на примере распределения донной фауны глубоководных впадин Тихого океана показала, что биоценоз одного типа закономерно складывается в зоны, чередующиеся по вертикали в зависимости от чередования зон осадко-накопления и размыва.

Животные, фильтрующие seston из придонного слоя воды, концентрируются в зонах наибольшей концентрации взвеси в придонных слоях воды, что зависит от степени подвижности придонных вод в свою очередь обусловливаемой конфигурацией дна; поэтому зоны преобладания фильтрующих животных соответствуют зонам наибольшей выпуклости гипсографической кривой.

Зоны преобладания животных, собирающих детрит с поверхности грунта и в той или иной степени сортирующих его, с которыми связаны участки интенсивного осадконакопления с наибольшим содержанием $C_{орг}$ в донных отложениях (1,5—2%), приурочены к наибольшей вогнутости гипсографической кривой.

Зоны преобладания животных, безвыборочно заглатывающих грунт, расположены глубже зон преобладания собирающих животных и связаны с участками несколько менее интенсивного, чем в предыдущей зоне, осадкообразования и меньшего содержания $C_{орг}$ (до 1%).

Закономерности распределения донных животных разных трофических типов, показанные М. Н. Соколовой на примере глубоководной донной фауны, оказались в принципе одинаковыми для всех зон океана, и аналогичные трофические зоны были выделены в сублиторали и батии А. И. Савиловым [86, 87] в Охотском море и А. П. Кузнецовым* в водах Восточной Камчатки и Северных Курильских о-вов.

Определяющими факторами в распределении зон преобладания различных трофических группировок в сублиторали и батии, так же как в абиссали, является рельеф дна, степень подвижности придонных вод, распределение зон размыва и осадконакопления, распределения $C_{орг}$ в донных отложениях.

Как указывалось, мы приняли классификацию морских донных беспозвоночных С. А. Зернова с изменениями по Е. П. Турпаевой и М. Н. Соколовой.

На каждой станции была вычислена биомасса (в $г/м^2$) каждой трофической группировки и выделена преобладающая группировка.

На рис. 11 приведена карта распределения зон преобладания трофических группировок в восточной части Берингова моря, на которой видно, что все прибрежное мелководье с песчаными грунтами занято зоной преобладания животных, фильтрующих сестон из придонных слоев воды. В северо-западном районе песчаные грунты развиты слабее, чем в юго-восточном, вследствие чего в юго-восточном районе зона преобладания фильтраторов занимает большую площадь и опускается на большую глубину (местами до 80 м), чем в северо-западном районе (до 40—50 м).

Наоборот, заиленные грунты достигают наибольшего развития в северо-западном районе, вследствие чего в северо-западном районе зона преобладания собирающих животных расположена в зоне глубин от 40—50 до 100—120 м, а в юго-восточном — в зоне глубин от 50—60 до 80—90 м.

Между двумя зонами, описанными выше, на отдельных участках преобладают животные, безвыборочно заглатывающие грунт *Scoloplos armiger*, *Sternaspis scutata*, *Travisia forbesii*, т. е. те животные, которые в предыдущих двух главах были описаны как широко эврибионтные. По-видимому, на стыке двух зон местами образуются условия, в которых не могут существовать представители двух смежных зон, и на этих участках преобладают эврибионтные животные. Животные, безвыборочно заглатывающие грунт, преобладают и на нижних горизонтах шельфа.

На кромке шельфа, в месте наиболее резкого изменения глубин, на песчаных и местами гравийных грунтах снова появляется зона преобладания фильтрующих животных.

Глубже, на склоне, рельеф дна (по данным Д. Е. Гершановича) значительно усложняется, вследствие чего и распределение донных отложений очень пестро. На обследованных нами глубинах склона — от 200 до 500—600 м — преобладают местами собирающие животные, а местами — безвыборочно заглатывающие грунт. Ввиду сложности рельефа и распределения донных отложений на склоне трудно провести

* Кандидатская диссертация, 1959.

четкую границу между зоной преобладания собирающих животных и безвыборочно заглатывающих грунт. Однако последние на каждом разрезе располагаются на большей глубине, чем собирающие.

Таким образом, в пределах обследованных нами глубин дважды повторяется совокупность трех зон преобладания животных разных трофических группировок — фильтрующих, собирающих и безвыборочно заглатывающих грунт — явление, открытое М. Н. Соколовой [90, 92],

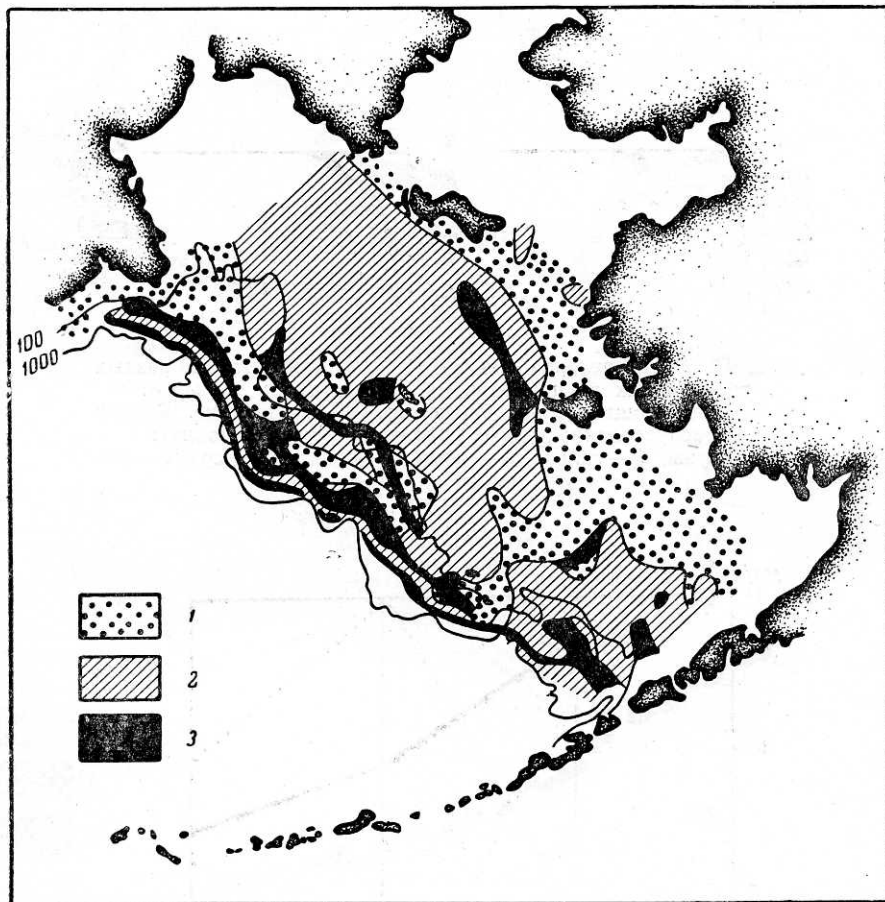


Рис. 11. Распределение зон преобладания животных разных трофических группировок:
1 — фильтрующих, 2 — собирающих, 3 — безвыборочно заглатывающих грунт.

на глубоководной фауне. Соколова отмечала также, что при повторении по вертикали одноименных трофических зон, их население образуется каждый раз на различной систематической основе.

Это явление четко прослеживается и на нашем материале. Так, население первой совокупности трех трофических зон (на шельфе) образовано в основном за счет комплексов сублиторали — панарктического, арктическо-бореального и низкоарктическо-бореального. Население второй совокупности (на склоне, начиная со второй зоны преобладания фильтрующих организмов) образовано в основном за счет батинального субарктическо-бореального комплекса.

Нам представилось интересным сравнить распределение трофических зон на шельфах разного строения. Из шельфов, на которых выделены трофические зоны, к широкому эпиконтинентальным шельфам от-

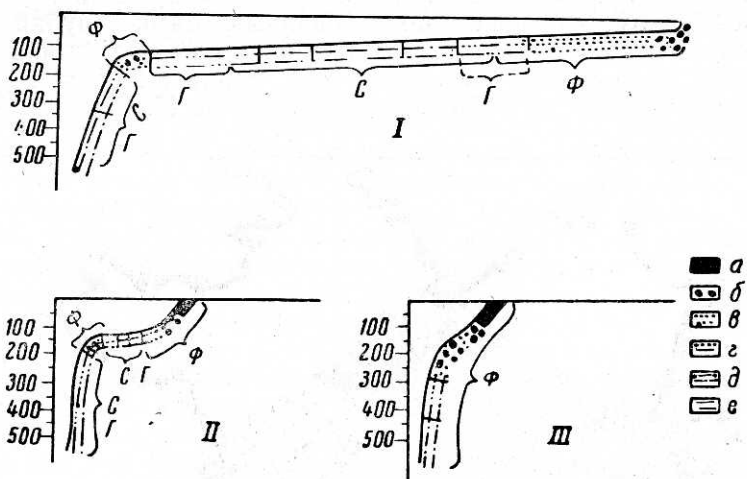


Рис. 12. Распределение зон преобладания животных разных трофических группировок на разных типах шельфов: Ф — фильтрующие, С — собирающие, Г — глотающие. Рельеф и распределение донных отложений по Гершановичу: а — валуны, б — галька, в — песок, г — илистый песок, д — песчаный ил, e — ил.

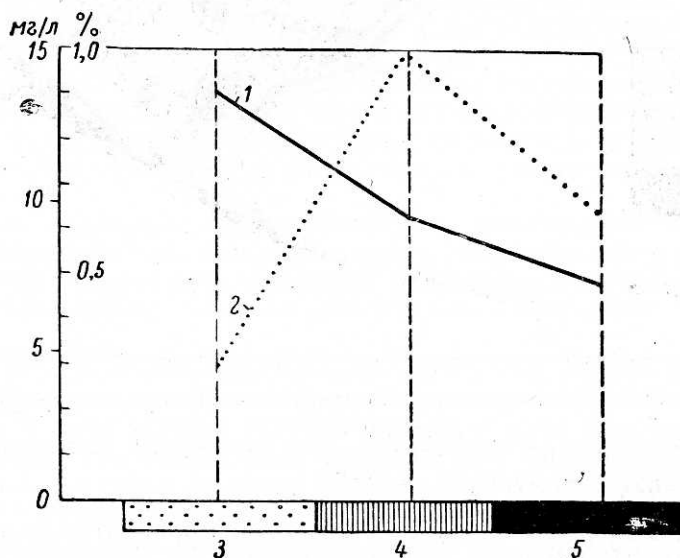


Рис. 13. Соотношение содержания взвеси в придонном слое воды в мг/л и органического углерода в верхнем слое грунта в процентах от воздушно-сухого веса осадка в зонах преобладания животных разных трофических группировок: 1 — содержание взвеси, 2 — содержание $C_{орг}$ в осадках; зоны преобладания: 3 — фильтрующих; 4 — собирающих; 5 — безвыборочно заглатывающих грунт (количество $C_{орг}$ вычислено по исходным данным Д. Е. Гершановича, количество взвеси — наши данные).

носятся восточная часть Берингова моря и северо-западная часть Охотского моря, а к узким, геосинклинальным шельфам — океаническое побережье Камчатки [23].

Эти типы шельфов различаются, в частности, по распределению зон осадконакопления (рис. 12). На эпиконтинентальных шельфах на средних горизонтах (глубина от 40—50 до 90—100 м) имеются зоны более

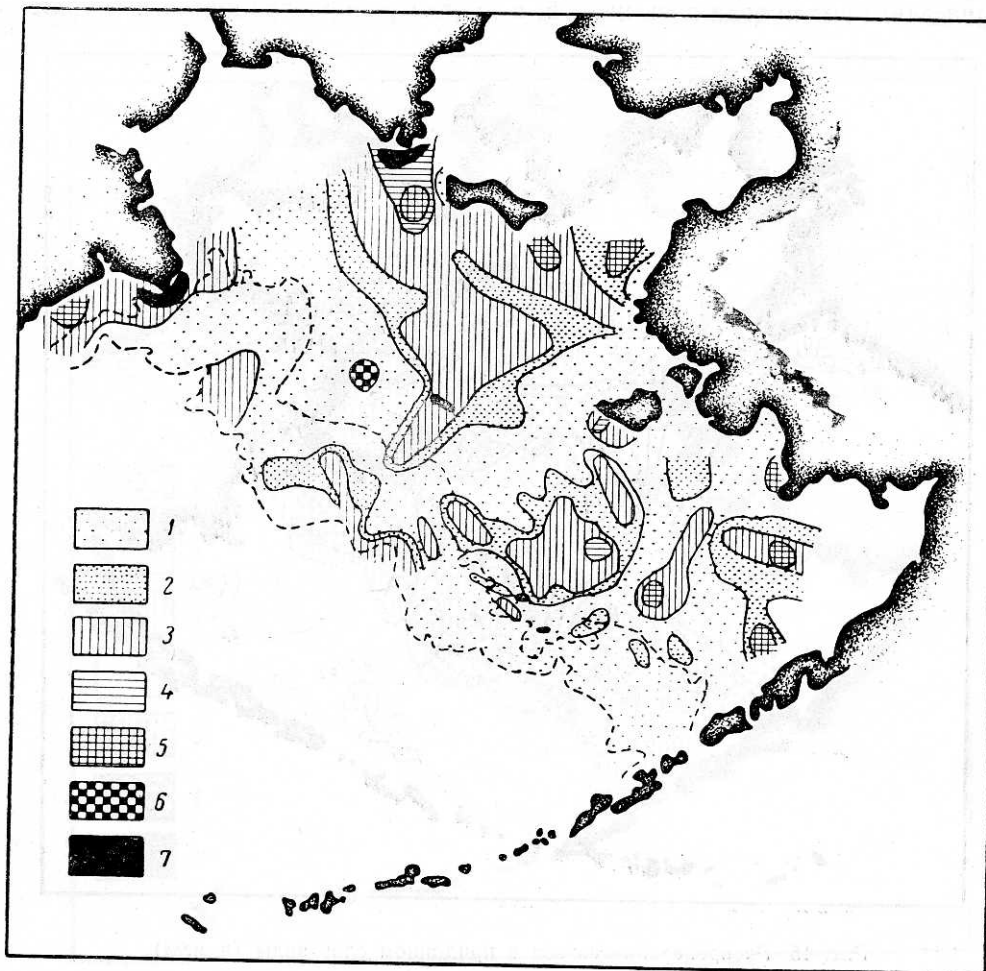


Рис. 14. Распределение животных, фильтрующих сестон из придонного слоя воды
(в г/м²):
1 — менее 5; 2 — 5—10; 3 — 10—50; 4 — 50—100; 5 — 100—250; 6 — 250—500; 7 — более 500.

или менее интенсивного осадконакопления (рис. 12, I), тогда на геосинклинальных шельфах эта зона или слабо выражена (рис. 12, II), или при очень большой крутизне шельфа отсутствует (рис. 12, III). На геосинклинальных шельфах зона наиболее интенсивного осадконакопления сдвинута на самые нижние горизонты шельфа или на верхнюю часть склона.

В соответствии с распределением донных отложений на разных шельфах по-разному распределяются трофические зоны. Хорошо выраженная зона преобладания собирающих животных на глубине 40—100 м имеется на эпиконтинентальных шельфах восточной части Берингова моря (см. рис. 11) и в северо-западной части Охотского моря [86,

87]. На шельфах западной части Берингова моря [19, 45], у океанического побережья Камчатки * на банке Бауэрс, у о-ва Беринга и у м. Наварин (наши данные) зона преобладания собирающих животных сдвинута на нижний край шельфа или даже на верхнюю часть склона.

Соответственно зона преобладания фильтрующих животных на эпиконтинентальных шельфах, как правило, ограничена верхней сублиторалью до глубины около 50 м, а на геосинклинальных шельфах эта зона занимает иногда весь шельф, а иногда распространяется и глубже.

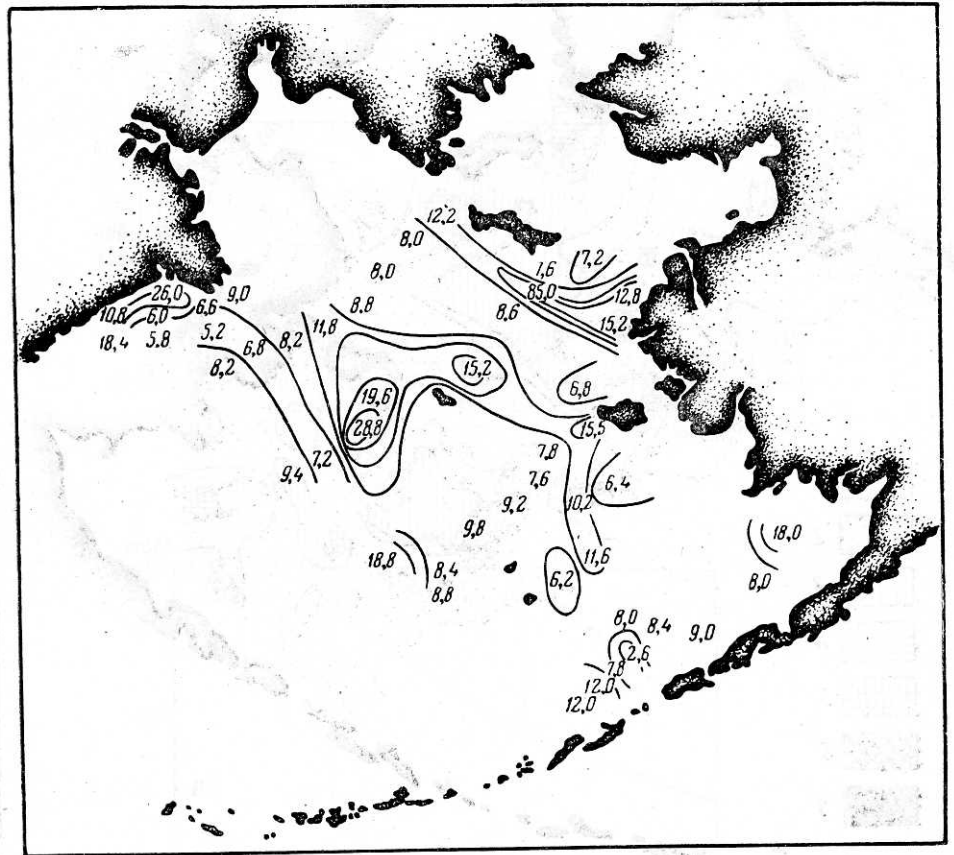


Рис. 15. Распределение взвеси в придонном слое воды (в мг/л).

Зона преобладания животных, безвыборочно заглатывающих грунт, расположена глубже зоны преобладания собирающих животных; на эпиконтинентальных шельфах она расположена на нижних горизонтах шельфа, а на геосинклинальных — на верхних горизонтах склона.

Таким образом, первая совокупность трех трофических зон на геосинклинальных шельфах занимает по вертикали большее пространство, чем на эпиконтинентальных, так же как, по всей видимости, и сублиторальные комплексы, представители которых составляют основу фауны этой первой совокупности.

Для каждой трофической зоны было вычислено среднее количество взвеси в придонном слое воды и количество $S_{орг}$ в грунте.

На рис. 13 видно, что наибольшее количество взвеси в придонном слое воды приходится на зону преобладания фильтрующих животных, наибольшее количество $S_{орг}$ в грунте — на зону преобладания собирающих животных.

* А. П. Кузнецов. Кандидатская диссертация, 1959.

щих животных. Наименьшее количество питательных веществ (как взвесей, так и $C_{орг}$ в грунте) приходится на зону преобладания животных, безвыборочно заглатывающих грунт. По-видимому, существование этой последней зоны в относительно неблагоприятных условиях питания следует объяснить широкой эврибионтностью животных, образующих население этой зоны.

К. Петерсен [144, 145, 146] различает в составе донной фауны комплексы инфауны и эпифауны. Зависимость количественного развития

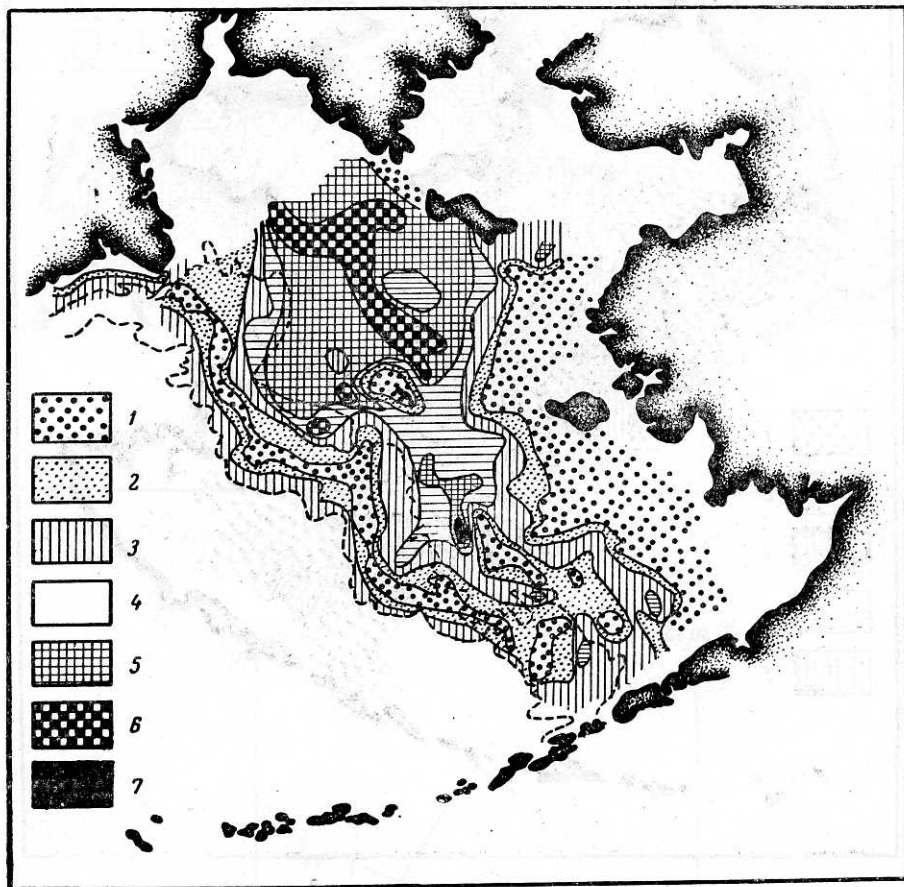


Рис. 16. Распределение животных, собирающих детрит с поверхности грунта и в той или иной степени сортирующих его (в $г/м^2$):
1 — менее 5; 2 — 5—10; 3 — 10—50; 4 — 50—100; 5 — 100—250; 6 — 250—500;
7 — более 500.

эпифауны (т. е. в основном фильтрующих животных) от распределения sestона и инфауны (т. е. в основном животных собирающих и безвыборочно заглатывающих грунт) от распределения детрита хорошо разобрана в ряде работ по бентосу Баренцева моря и отдельных его районов [14, 15, 40, 41, 42, 43, 44, 52, 53, 64]. В работе Р. Г. Лейбзон приведена таблица, на которой четко видна прямая зависимость биомассы инфауны от количества органического углерода в грунте. Четкая связь количественного распределения собирающих животных с количеством $C_{орг}$ в грунте видна при сопоставлении карт количественного распределения собирающих животных в Охотском море [87] и карты распределения $C_{орг}$ в грунте [6].

Тесную связь количественного распределения мидий (фильтрующих животных) в северо-западной части Черного моря с обилием детрита в воде нашел В. Н. Никитин [80].

На рис. 14—18 представлено количественное распределение собирающих и глотающих животных в сопоставлении с распределением $S_{орг}$ в грунте и фильтрующих животных в сопоставлении с распределением взвеси* в придонном слое воды.

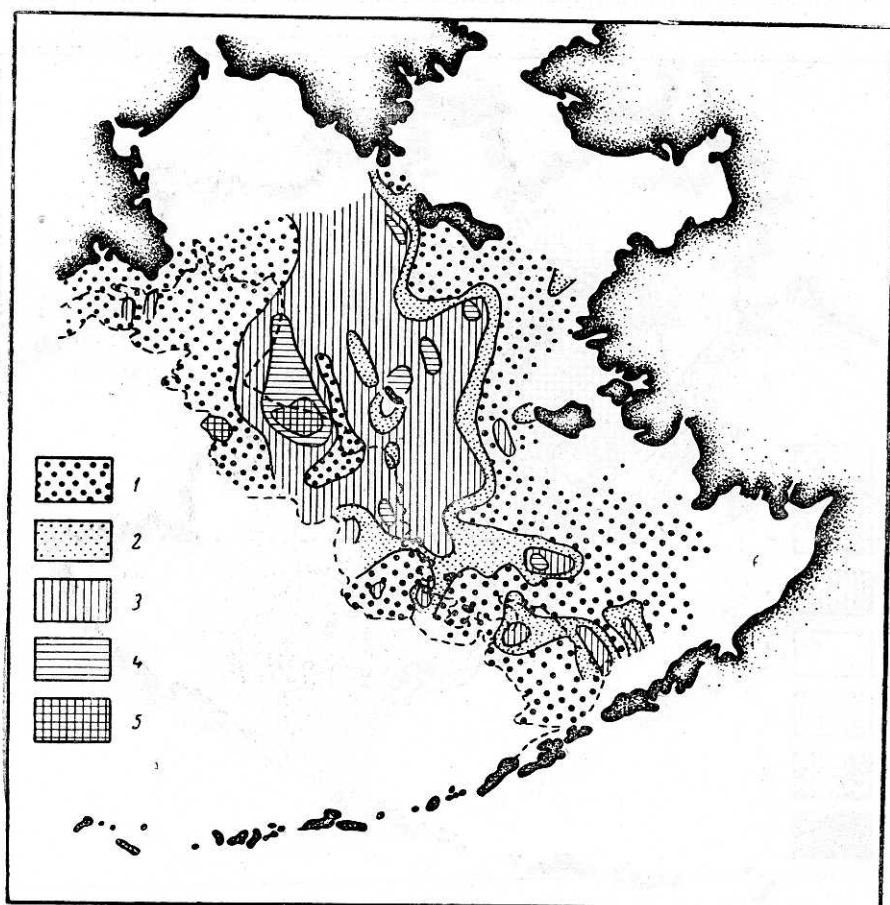


Рис. 17. Распределение животных, безвыборочно заглатывающих грунт (в $г/м^2$):
1 — менее 5; 2 — 5—10; 3 — 10—50; 4 — 50—100; 5 — 100—250.

На рисунках видна достаточно ясная связь количественного распределения собирающих животных с распределением $S_{орг}$ в грунте. Распределение животных, безвыборочно заглатывающих грунт, также связано с распределением $S_{орг}$ в грунте, но их биомасса нигде не достигает той величины, которой достигают собирающие. Биомасса фильтрующих животных связана с количеством взвеси в придонном слое воды.

Из рис. 15, 18, 19 видно, что в юго-восточном районе в любой зоне питания — в придонном слое воды, на поверхности и в верхних слоях грунта — питательных веществ гораздо меньше, чем в северо-западном.

* В настоящее время мы не располагаем данными о содержании органического углерода во взвеси, но так как распределение взвеси хорошо совпадает с распределением фильтрующих животных, сходное количественное распределение имеет фитопланктон [88] и величина первичной продукции [50], мы считаем количество взвеси индикатором количества питательных веществ в придонном слое воды.

Вследствие этого животные всех трех трофических группировок в юго-восточном районе развиваются хуже, чем в северо-западном.

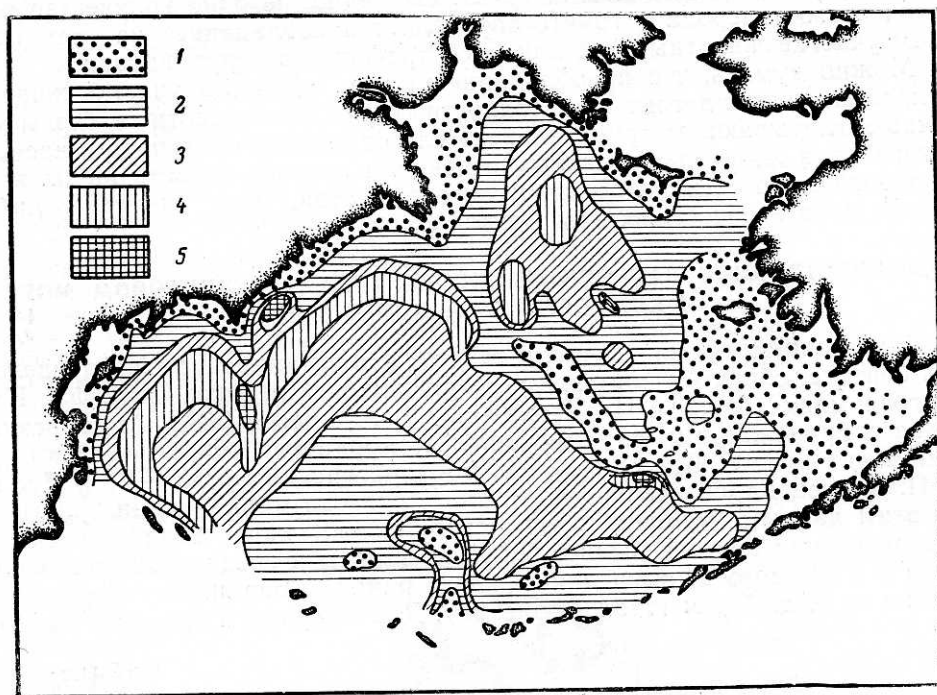


Рис. 18. Распределение $C_{орг}$ в осадках в % от воздушно-сухого веса осадка: 1 — менее 0,50; 2 — 0,50—1,0; 3 — 1,0—1,50; 4 — 1,50—2,0; 5 — более 2,0 (по Гершановичу).

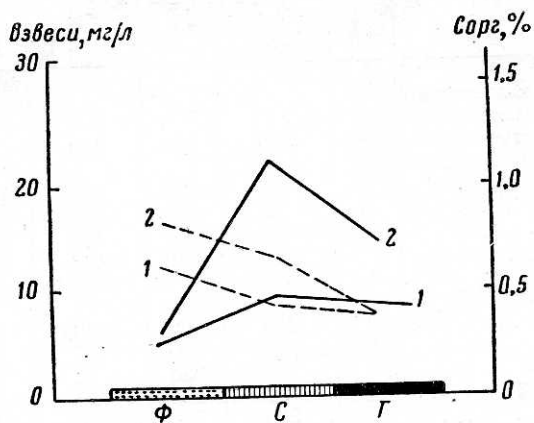


Рис. 19. Распределение взвеси в придонном слое воды в мг/л и органического углерода в верхнем слое грунта в % от воздушно-сухого веса осадка в юго-восточном (1) и северо-западном (2) районах. Зоны преобладания животных; Ф — фильтрующих, С — собирающих, Г — глотающих: — органический углерод, - - - взвесь.

Из рис. 19 следует один интересный вывод. Мы видим, что в зоне преобладания животных, безвыборочно заглатывающих грунт, в северо-западном районе содержание $C_{орг}$ много больше, чем в зоне преобладания животных, собирающих детрит с поверхности грунта, в юго-восточном

ном районе, хотя в каждом районе количество $S_{орг}$ уменьшается от зоны преобладания собирающих животных к зоне преобладания животных, безвыборочно заглатывающих грунт. Очевидно, не одно количество органического углерода в грунте определяет преобладание на том или ином участке животных той или иной трофической группировки.

Можно думать, что преобладание на том или ином участке животных, собирающих детрит с поверхности грунта, или животных, безвыборочно заглатывающих грунт, зависит или от степени доступности частиц детрита для животных с разным строением органов захвата пищи, или от химического состава органического вещества, или от каких-либо других пока неизвестных нам факторов.

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БЕНТОСА В БЕРИНГОВОМ МОРЕ И КОРМОВАЯ БАЗА ДОННЫХ РЫБ

В настоящее время имеются данные о количественном распределении бентоса, общего и кормового, почти для всех районов шельфа Берингова моря (бассейн Чирикова — В. В. Макарова [67]; Анадырский залив с прилежащими частями шельфа, Коряцкое побережье, Олюторский залив — Г. М. Беляева [9]; Корфо-Карагинский район — В. Я. Лус и А. П. Кузнецова [66]; восточная часть Берингова моря — наши данные). По этим данным методом планиметрирования карт количественного распределения бентоса были вычислены запасы и средняя биомасса общего и кормового бентоса для каждого района Берингова моря для глубин от 20 до 500 м (табл. 3, рис. 20). Для северной и западной частей

Таблица 3

Запасы бентоса на шельфе Берингова моря

Районы по термическим условиям	№*	Площадь, тыс. км ²	Средняя биомасса бентоса, г/м ²	Запасы бентоса, млн. ц	Запасы кормового бентоса		
					биомасса, г/м ²	млн. ц	% от общего бентоса
Малодоступные для донных рыб							
Северо-западный Нунивакско-лаврентьевский Прианадырский шельф	2	230	169	450	63	167	37
Анадырский залив	3	97	323	334	136	146	42
Бассейн Чирикова	5	76	468	244	243	136	52
Всего	4	43	905	405	181	81	20
		446 (60%)	320	1433 (80%)	120	530 (80%)	39
Доступные для донных рыб							
Юго-восточный	1	210	55	140	30	75	54
Корякский берег	6	26	220	45	55	12	25
Олюторский залив	7	13	320	42	80	10	25
Карагинский залив	8	30	410	123	80	14	20
Всего		280 (40%)	125	350 (20%)	40	111 (20%)	31
Все обследованные районы шельфа		726 (100%)	250	1783 (100%)	85	640 (100%)	36

* Соответствуют номерам на рис. 20.

моря мы приняли районирование Г. М. Беляева [9], для восточной — наше.

Из табл. 3 видно, что по биомассе бентоса на единицу площади восточная часть Берингова моря и в особенности юго-восточный район самые бедные в Беринговом море. Из табл. 4 видно, что шельф северной

Средняя биомасса бентоса в морях северной Пацифики и Атлантики

Район	Биомасса, г/м ²	Автор
Японское море		
Северная часть	100—125	Дерюгин и Сомова, 1941
Зал. Петра Великого	Около 175	То же
Охотское море		
Открытая часть	170	Виноградова, 1954
Пенжинский залив	470	То же
Мелководье у западных берегов Камчатки	450—500	Гордеева, 1948
Океаническое побережье Камчатки		
Камчатский залив	174	Кузнецов, 1959
Кроноцкий залив	206	То же
Чукотское море	213	Макаров, 1937
Баренцево море	100—150	Зенкевич, 1947
Стурфиорд	468	Броцкая, 1930
Шпицбергенская банка	Около 800	Идельсон, 1930
Северо-Западная Атлантика		
Ньюфаундлендская банка	100—200	Несис, 1962
Банка Георгия	156	Wigley, 1961
Северо-восточная Атлантика		
Фарерские воды	30	Spärk, 1935

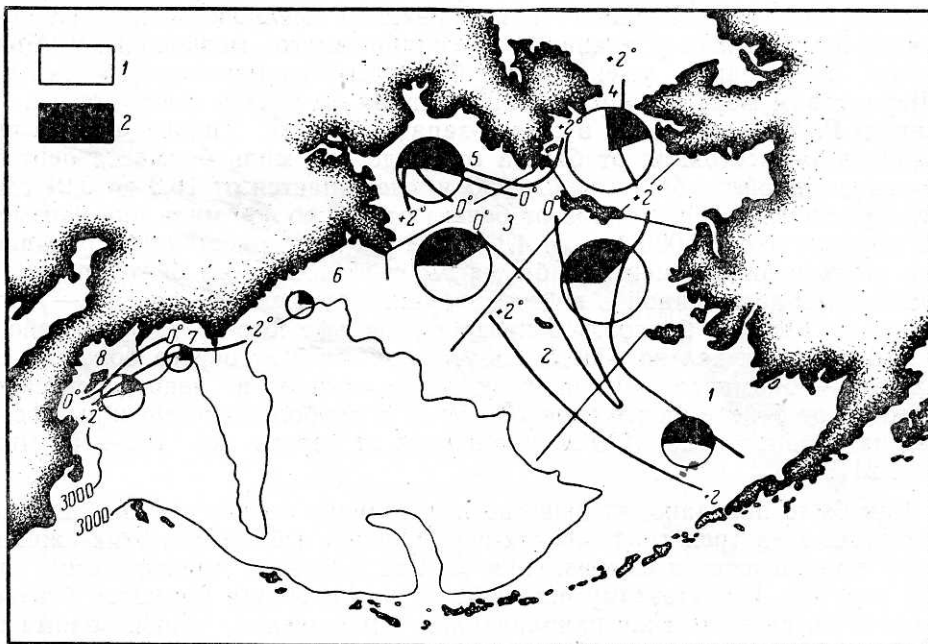


Рис. 20. Районирование шельфа Берингова моря и запасы бентоса в каждом районе (1 и 2 не кормовой и кормовой бентос, площадь кругов соответствует общему запасу бентоса района).

и западной частей Берингова моря по средней биомассе бентоса стоит в одном ряду с шельфами других дальневосточных морей, Баренцевым морем, банкой Георгия, Ньюфаундлендской банкой. Биомасса же бентоса в юго-восточной части Берингова моря близка к биомассе района Фарерских о-вов.

При сопоставлении положения юго-восточной части Берингова моря и района Фарерских о-вов оказывается, что они находятся под воздействием аналогичных течений — район Фарерских о-вов омывается водами

Северо-Атлантического течения, а юго-восточный район Берингова моря находится под воздействием вод Северо-Тихоокеанского Дрейфа. Воды этих двух течений бедны планктоном и фитопланктоном, низка и первичная продукция [8, 54, 55, 62]. Возможно, что бедность вод этих течений обуславливает низкую биомассу бентоса в омываемых ими районах.

По данным Г. М. Беляева [9], средняя биомасса бентоса на глубине 500—1000 м в западной части Берингова моря по 11 станциям равна 42 г/м², а максимальная — 124 г/м². С глубины более 500 м в восточной части моря в нашем распоряжении был материал с трех станций: 600 м — 23 г/м²; 1000 м — 5 г/м²; в среднем 18,3 г/м². Но и по этим данным можно судить о том, что на глубине 500—1000 м, как и на мелководье, бентос в восточной части моря беднее, чем в западной.

Для западной глубоководной котловины Берингова моря Беляев приводит среднюю биомассу бентоса в 14,6 г/м², а для западной части восточной глубоководной котловины — 6,7 г/м², т. е. биомасса бентоса на больших глубинах Берингова моря также больше на западе, чем на востоке. Можно с достаточным основанием предположить, что биомасса бентоса в еще не исследованной восточной части восточной глубоководной котловины окажется еще меньше.

Г. М. Беляев показал зависимость количественного развития глубоководной донной фауны от степени удаленности участка от источников питания, связанных с сушей и прибрежным мелководьем. Очевидно, именно постепенным удалением от прибрежного мелководья и объясняется постепенное уменьшение биомассы глубоководного бентоса в Беринговом море в направлении с запада на восток и юго-восток. По данным Г. М. Беляева [9], в северо-западной части Тихого океана при увеличении расстояния от берега от 53 до 498 миль биомасса бентоса при неизменной глубине около 3000 м уменьшается от 16,3 до 0,91 г/м², а при увеличении расстояния от берега от 137 до 466 миль при неизменной глубине около 5000 м — от 4,1 до 0,8 г/м². Эти расстояния, вызывающие столь резкие изменения биомассы глубоководного бентоса, вполне соизмеримы с шириной восточоберингоморского шельфа — 240—360 миль. Однако бедность бентоса на шельфе юго-восточного района Берингова моря нельзя объяснить удаленностью от берега больших его участков — биомасса бентоса очень мала именно в непосредственной близости от берега на глубине 20—50 м, а наибольшей величины достигает на глубинах 100—150 м, удаленных от берега на 100—150 миль (рис. 21).

Как было показано, количество питательных веществ для донных животных всех трех трофических группировок и биомасса этих животных увеличиваются в направлении от п-ва Аляска к Анадырскому зал. (см. рис. 15—19). Поэтому естественно, что и общая биомасса бентоса увеличивается в этом же направлении. Уменьшение общей биомассы бентоса в направлении от Анадырского зал. на юго-восток было уже отмечено Г. М. Беляевым [9], но более ясно видно на карте количественного распределения бентоса в северной, северо-западной и восточной частях Берингова моря (см. рис. 21, А), составленной по данным В. В. Макарова [67], Г. М. Беляева [9] и нашим.

Объяснить причину такого распределения питательных веществ в Беринговом море в настоящее время трудно. Можно лишь предположить, что одной из причин этого являются постоянные поверхностные течения, которые, по-видимому, выносят на север и северо-запад моря сток обеих крупных рек, впадающих в восточную часть Берингова моря — Кукоквима и Юкона.

На рис. 21, Б представлено количественное распределение бентоса.

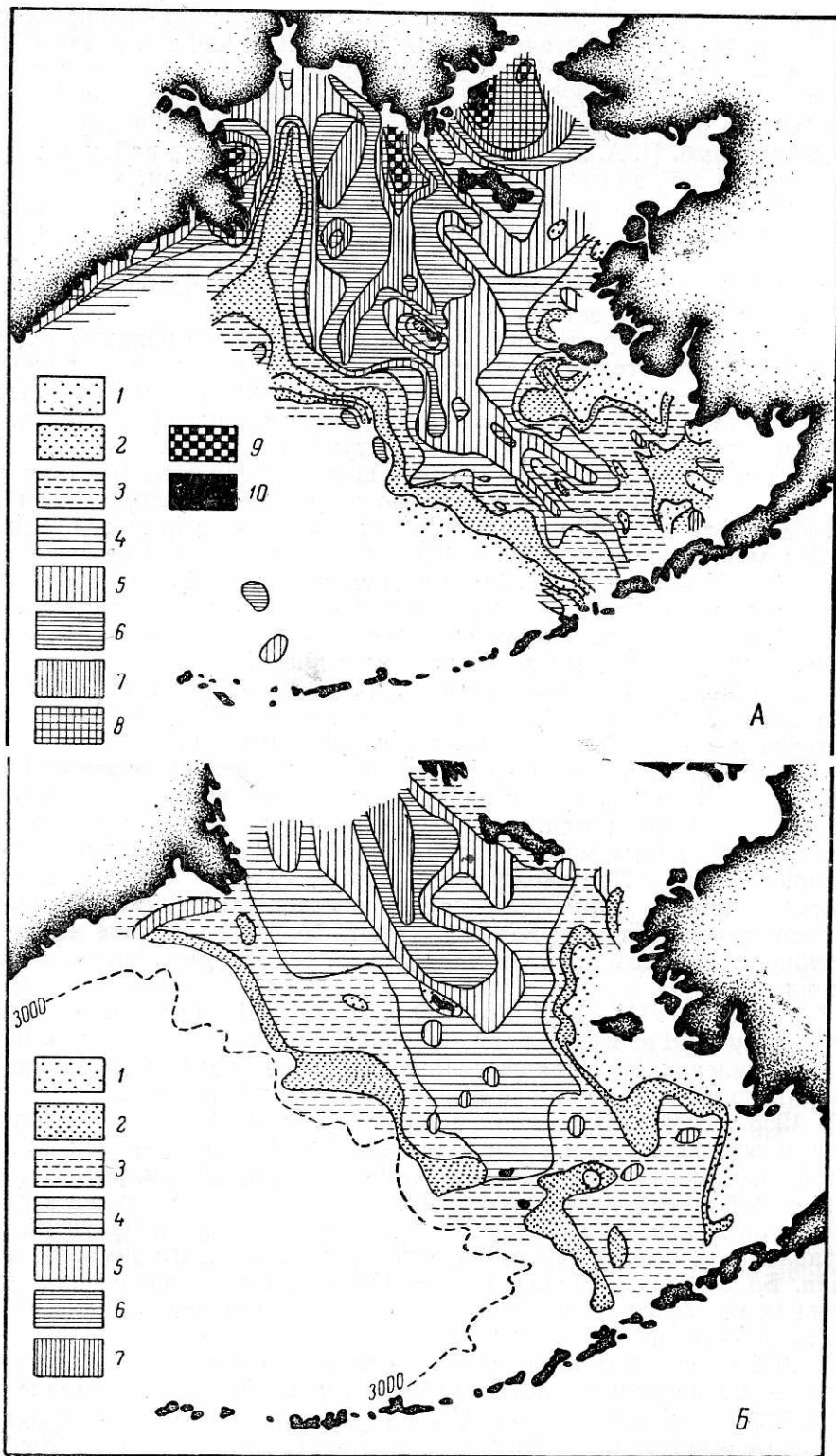


Рис. 21. Распределение бентоса (в г/м²):
 А — общая биомасса; Б — биомасса кормового бентоса: 1 — менее 10,
 2 — 10—25; 3 — 25—50, 4 — 50—100, 5 — 100—200, 6 — 200—400, 7 — 400—
 600, 8 — 600—1000, 9 — 1000—3000, 10 — более 3000.

кормового для рыб *. Закономерность количественного распределения кормового бентоса в восточной части моря такая же, как и для общего бентоса, — кормовой бентос наименее обилен в юго-восточном районе.

Однако одного только знания количественного распределения кормового бентоса недостаточно для суждения о распределении кормовых полей донных рыб. П. А. Моисеев [71, 72] показал, что ряд районов дальневосточных морей, зачастую богатых кормовым бентосом, камбалам недоступен, так как дно этих районов покрыто водами слоя остаточного зимнего охлаждения. А. П. Кузнецов [57, 58] считает кормовыми полями камбал в Кроноцком заливе лишь прогреваемое летом мелководье до глубины 100 м, хотя запасы кормового бентоса на больших глубинах превышают запасы в зоне, доступной для камбал.

В Беринговом море дно ряда районов круглый год покрыто водами с постоянной отрицательной температурой или лишь кратковременно прогревается не выше $+2^{\circ}$, поэтому эти районы недоступны для питания камбал. В табл. 3 биомасса и запасы бентоса вычислены отдельно для районов, доступных камбалам и недоступных для них **.

Из табл. 3 и рис. 20 видно, что 60% шельфа Берингова моря, на которые приходится 80% запасов кормового бентоса, недоступны для камбал. Камбалам доступно для использования 20% кормового бентоса, или 111 млн. ц. Из них около $\frac{2}{3}$ (75 млн. ц) приходится на юго-восточный район. Несмотря на наиболее низкую из всех районов моря биомассу бентоса, из-за большой площади района запасы бентоса там очень велики. Кроме того, доля кормового бентоса в общей биомассе бентоса в юго-восточном районе много выше, чем в промысловых районах западной части моря — в этих последних районах вследствие большего развития эпифауны кормовой бентос составляет 20—25% от общей биомассы, тогда как в юго-восточном — превышает 50%. Поэтому юго-восточный район является основным районом промысла донных рыб в Беринговом море. В 1961 г. в этом районе было выловлено более 6 млн. ц камбалы, в основном желтоперой. Однако и в доступных районах часть их площадей занята зонами соприкосновения с дном холодного промежуточного слоя. Подтверждением этому служит наличие на таких участках донных животных панарктического комплекса. Положение этих зон, температура их вод оказывают большое влияние на степень доступности бентоса отдельных участков, на распределение скоплений камбал.

В 1958 г. 25/VIII—1/IX и в 1959 г. 25—31/VII на разрезе от мыса Пирс к о-ву Св. Георгия наряду с дночерпательными работами были проведены траления оттертралом. Распределение камбал и температура придонного слоя воды во время работ приведены на рис. 22.

В 1958 г. температура воды в зоне соприкосновения с дном холодного промежуточного слоя к концу августа повысилась до $+3^{\circ}$, и, так как в этой зоне биомасса кормового бентоса наибольшая (см. рис. 21), здесь скопилось большое количество желтоперой камбалы. Желудки этих рыб были набиты пищей, в составе которой преобладали донные животные, составляющие основу населения зоны слоя остаточного зимнего охлаждения. Более теплолюбивая двухлинейная камбала даже при таких условиях не образует скоплений в зоне соприкосновения с дном слоя остаточного зимнего охлаждения.

В 1959 г. температура воды в этом слое не превышала $+2^{\circ}$ не только во время проведения траловых работ, но и много позже, в начале сен-

* Кормовой для рыб бентос был выделен по данным о питании донных рыб дальневосточных морей [28, 29, 30, 70]. К кормовому бентосу мы относим всех червей, моллюсков длиной не более 4—5 см, амфипод, изопод, кумацей, офиур, голотурий, молодь плоских ежей.

** Следует отметить некоторую условность такого деления, так как степень доступности бентоса каждого района от года к году меняется в зависимости от годовых изменений гидрологического режима.

тября. Камбалы, как видно на рис. 22, не образовывали скоплений в зоне соприкосновения с дном слоя остаточного зимнего охлаждения, а питались на прибрежном мелководье, где биомасса кормового бентоса составляет 5—10 г/м², где также не образовывали плотных скоплений.

По-видимому, кормовые условия для камбал в юго-восточном районе в различные годы не остаются постоянными. В годы интенсивного прогрева вод шельфа камбалам в конце лета доступен весь кормовой бентос района. В более холодные годы участки с наиболее обильным кормовым бентосом остаются недоступными камбалам.

В Беринговом море, особенно в юго-восточном районе с большой площадью мелководий, запасы камбал безусловно велики, но их промысел должен осуществляться с учетом численности и биологии этих рыб, чтобы не допустить перелова. Мы сделали попытку в самом первом приближении подсчитать возможный вылов камбал.

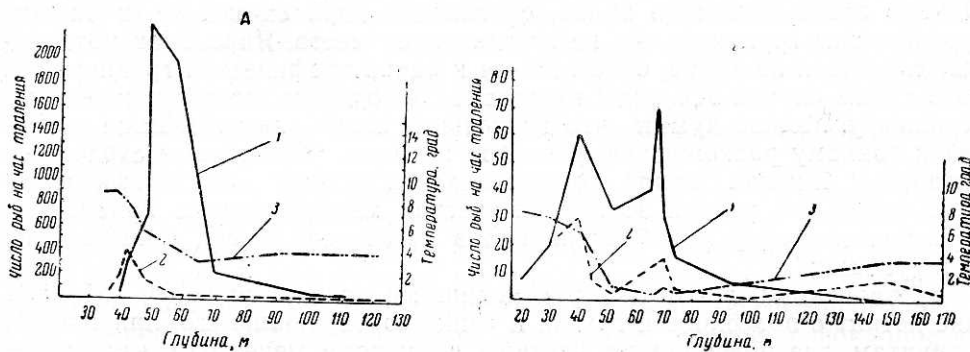


Рис. 22. Распределение камбал и температуры придонного слоя воды на разрезе от мыса Пирс до о-ва Св. Георгия:
А — 31/VIII—5/IX 1958 г.; Б — 25—31/VII 1959 г.; 1 — двухлинейная, 2 — желтоперая камбала, 3 — температура воды.

Если принять возможный вылов камбал без ущерба для их запасов в 12 кг/га, как это делает А. П. Кузнецов * для Кроноцкого залива, где биомасса кормового бентоса близка к биомассе для Берингова моря, то мы получим цифру возможного ежегодного устойчивого вылова камбал во всем Беринговом море в 2,5 млн. ц.

Если же мы примем Р/В-коэффициент для бентоса Берингова моря, равным 1/4, как это делает Л. А. Зенкевич [43] для сходного по температурному режиму Баренцева моря, и кормовой коэффициент для рыб, равным 15, то мы получим цифру ежегодной продукции донных рыб в 2—2,5 млн. ц при условии, что весь кормовой бентос доступных районов будет использоваться камбалами.

Полученные цифры продукции и возможного вылова донных рыб в Беринговом море очень предварительны, но, по-видимому, 2—2,5 млн. ц в год — это предел для ежегодной устойчивой добычи камбал в Беринговом море.

ВЫВОДЫ

1. В бентосе шельфа и верхней части склона восточной части Берингова моря (глубины от 20 до 500 м) выделено 40 биоценозов. Их состав и распределение приведены на рис. 1 и в приложении. Анализ этого

* Кандидатская диссертация, 1959.

материала позволяет высказать следующие общие соображения о морских донных биоценозах:

а) правило доминирования одного вида по биомассе в биоценозе подтверждается для исследуемого района, однако это явление не всегда имеет одинаковое биологическое значение. В большинстве случаев наблюдается совпадение ареала биоценоза с участками максимального развития его руководящего вида, что, очевидно, является показателем оптимальных (в пределах данной акватории) условий для руководящего вида. В некоторых случаях наблюдалось доминирование вида вне участков его максимального развития, что, очевидно, свидетельствует о большой его эврибионтности, которая позволяет этому виду преобладать там, где другие виды не могут достичь сколько-нибудь значительного развития;

б) наши данные подтверждают положение о том, что биоценоз состоит из форм, в наименьшей степени конкурирующих друг с другом. Однако принадлежность видов, слагающих ядро биоценоза, к разным трофическим группировкам не всегда имеет место. Ядро биоценоза может слагаться из видов, относящихся к одной трофической группировке, но в таком случае эти виды относятся к одному зоогеографическому комплексу. Можно думать, что длительная совместная эволюция приводит к тонкому расхождению способов питания. Наибольшее сходство в питании у близких видов, относящихся к разным зоогеографическим комплексам, но разная зоогеографическая характеристика приводит к пространственному разобщению видов и, следовательно, к выходу из конкуренции;

в) биоценозы, в которых руководящими являются виды, собирающие детрит с поверхности грунта и тонко сортирующие его, приурочены к грунтам, где преобладают частицы диаметром менее 0,01 мм; биоценозы, где руководящими являются виды, собирающие детрит с поверхности грунта и грубо сортирующие его, приурочены к грунтам, где преобладают частицы диаметром 0,1—0,05 мм, но с достаточно большим содержанием частиц диаметром менее 0,01 мм; биоценозы, где руководящими являются виды, безвыборочно заглатывающие грунт, приурочены к грунтам, где преобладают частицы диаметром 0,1—0,05 мм, а частицы диаметром менее 0,01 мм мало; биоценозы, где руководящими являются подвижные животные, фильтрующие сестон из придонного слоя воды, приурочены к грунтам, где преобладают частицы 0,25—0,10 мм.

г) имеются существенные различия в составе и распределении биоценозов на разных типах шельфов. На эпиконтинентальных шельфах на средних горизонтах имеются более или менее обширные зоны интенсивного осадкообразования, с которыми связано развитие биоценозов, где руководящими являются животные, собирающие детрит с поверхности грунта и в той или иной степени сортирующие его.

На узких геоксинклинальных шельфах вследствие сдвига зоны интенсивного осадкообразования на верхнюю часть склона на самом шельфе преобладают биоценозы, где руководящими являются животные, фильтрующие сестон из придонного слоя воды. Биоценозы с преобладанием собирающих животных сдвинуты на нижний край шельфа или верхнюю часть склона.

2. Основные виды донной фауны восточной части Берингова моря относятся к панарктическому, арктическо-бореальному, низкоарктическо-бореальному и субарктическо-бореальному комплексам. Кроме того, имеется несколько видов, чрезвычайно широко распространенных (всесветных) и несколько представителей бореального комплекса. Животные панарктического комплекса достигают наибольшего развития в зоне соприкосновения с дном наиболее холодных вод слоя остаточного зимнего охлаждения; арктическо-бореального комплекса — в зоне соприкосновения с дном менее холодных вод слоя остаточного зимнего охлажде-

ния; низкоарктического-бореального комплекса — в зоне соприкосновения с дном слоя вод, прогреваемых летом и охлаждаемых зимой до отрицательной температуры; субарктического-бореального комплекса — в зоне соприкосновения с дном вод теплого промежуточного слоя. Четкая приуроченность животных каждого комплекса к определенным водам, по-видимому, ставит распространение животных в зависимость от распространения свойственных им вод.

В зависимости от различий гидрологического режима в северо-западном районе основным комплексом шельфа является панарктический комплекс, а в юго-восточном — низкоарктическо-бореальный комплекс. Границу между арктической и северо-тихоокеанской бореальной областями следует проводить от устья Анадыря на о-ве Св. Матвея до о-ва Нунивак. Эта граница очень четка в западной части моря и размыта в восточной. Животные, составляющие основу (по биомассе) четырех зоогеографических комплексов и являющиеся руководящими и характерными видами биоценозов — общие для восточной и западной частей Берингова моря, но имеются различия в распределении и относительном значении этих биоценозов. Кроме того, только в восточной части моря имеется ряд орегонских и амфипацифических бореальных видов, только в западной части моря — ряд азиатских северо-бореальных и тихоокеанских-гляциальных видов.

3. В пределах шельфа и верхних горизонтов склона восточной части Берингова моря дважды повторяется совокупность трех трофических зон — фильтрующих, собирающих, безвыборочно глотающих. Население первой совокупности (на шельфе) состоит в основном из представителей сублиторальных комплексов — панарктического, арктическо-бореального и низкоарктическо-бореального. Население второй совокупности (край шельфа — верхняя часть склона) состоит в основном из животных верхнебатиального субарктическо-бореального комплекса. На геосинклинальных шельфах в связи со сдвигом зоны интенсивного осадкообразования на верхние горизонты шельфа весь шельф и самая верхняя часть склона заняты первой совокупностью трех трофических зон, вторая совокупность сдвинута на большую глубину.

4. Количество питательных веществ для животных всех трех трофических группировок увеличивается в направлении с юго-востока на северо-запад. В соответствии с этим количественное обилие животных всех трех группировок и биомасса общего и кормового бентоса увеличивается в этом же направлении.

Запасы бентоса на шельфе Берингова моря составляют 1783 млн. ц, кормового — 640 млн. ц. Запасы кормового бентоса в районах, доступных для откорма камбал, составляют 111 млн. ц, из них 75 млн. ц приходится на юго-восточный район.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Условные обозначения.

Принадлежность к зоогеографическому комплексу:

П — панарктический; А — арктическо-бореальный; Н — низкоарктическо-бореальный; Су — субарктический; В — чрезвычайно широко распространенные.

Принадлежность к трофической группировке:

Ф — фильтрующие сестон из придонных слоев воды; С — собирающие детрит с поверхности грунта и в той или иной степени сортирующие его; Г — безвыборочно заглатывающие грунт.

Биоценоз *Macoma calcarea*, 33 станции, глубина 40—100 м,
средняя биомасса биоценоза 214 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Macoma calcarea</i>	131,0	61,0	200	100	П	С
<i>Yoldia hyperborea</i>	17,2	8,0	40	80	П	С
<i>Nucula tenuis</i>	14,2	6,0	95	80	П	С
<i>Leda pernula</i>	8,5	4,0	38	23	П	С
<i>Ophiura sarsi</i>	11,1	5,0	17	23	А	С
<i>Scoloplos armiger</i>	3,0	1,7	83	92	В	Г
<i>Sternaspis scutata</i>	2,6	1,4	12	72	В	Г
<i>Scalibregma inflatum</i>	2,6	1,4	7	46	А	Г
<i>Axiothella catenata</i>	2,1	1,0	17	40	А	Г
<i>Maldane sarsi</i>	2,0	0,9	4	8	В	Г
<i>Pontoporeia femorata</i>	1,8	0,8	10	15	П	Ф
<i>Ampelisca macrocephala</i>	1,6	0,7	24	30	А	Ф
<i>Byblis gaimardi</i>	1,4	0,6	8	23	А	Ф
<i>Serripes groenlandicum</i>	1,0	0,4	4	15	А	Ф

П — 79,3%; А — 9,6%; В — 3,9%; Ф — 3%; С — 84%; Г — 11,4%

Биоценоз *Leda pernula*,
9 станций, глубина 73—100 м, средняя биомасса биоценоза 193 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Leda pernula</i>	127,0	66,0	134	100	П	С
<i>Nucula tenuis</i>	21,0	10,8	81	44	П	С
<i>Ophiura sarsi</i>	9,5	5,1	7	22	А	С
<i>Axiothella catenata</i>	9,0	5,0	19	11	А	С
<i>Sternaspis scutata</i>	7,2	3,4	21	33	В	Г
<i>Pontoporeia femorata</i>	4,4	2,2	14	11	П	Ф
<i>Macoma calcarea</i>	2,1	1,0	5	22	П	С
<i>Yoldia hyperborea</i>	1,8	0,8	22	11	П	С
<i>Torebellides stroemi</i>	1,4	0,7	8	11	В	С
<i>Ammotrypane aulogaster</i>	1,2	0,6	3	33	А	Г

П — 80,8%; А — 10,7%; В — 4,1%; Ф — 2,2%; С — 84,4%; Г — 9,0%

Биоценоз *Nucula tenuis*,
5 станций, глубина 40—80 м, средняя биомасса биоценоза 21 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Nucula tenuis</i>	6,1	29,0	26	100	П	С
<i>Macoma calcarea</i>	5,1	24,0	18	80	П	С
<i>Scoloplos armiger</i>	2,8	14,0	20	80	В	Г
<i>Ampharete acutifrons</i>	2,7	13,0	2	40	А	С
<i>Sternaspis scutata</i>	1,2	6,0	1	40	В	Г
<i>Torebellides stroemi</i>	0,6	3,0	1	20	В	С
<i>Axiothella catenata</i>	0,5	2,6	7	60	А	С
<i>Ophiura sarsi</i>	0,3	1,4	8	40	А	С
<i>Yoldia hyperborea</i>	0,3	1,4	2	40	П	С
<i>Ampelisca macrocephala</i>	0,3	1,4	2	20	А	Ф

П — 55,4%; А — 18,4%; В — 23,0%; Ф — 1,4%; С — 72,8%; Г — 22,6%

**Биоценоз *Yoldia hyperborea*,
7 станций, глубина 58—102 м, средняя биомасса биоценоза 144 г/м²**

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Yoldia hyperborea</i>	63,0	44,6	114	100	П	С
<i>Nucula tenuis</i>	7,6	5,0	214	50	П	С
<i>Macoma calcarea</i>	23,1	16,0	105	100	П	С
<i>Sternaspis scutata</i>	9,7	6,7	38	53	В	Г
<i>Scoloplos armiger</i>	6,6	4,5	33	66	В	Г
<i>Ophiura sarsi</i>	6,1	4,2	38	33	А	С
<i>Axiothella catenata</i>	3,4	1,8	77	26	А	Г
<i>Byblis gaimardi</i>	3,0	1,7	11	33	А	Ф
<i>Ampharete acutifrons</i>	2,5	1,5	12	55	А	С
<i>Pontoporeia femorata</i>	2,2	1,4	14	33	П	Ф
<i>Melinna cristata</i>	1,1	0,7	1	11	А	С

П — 66,0%; А — 12,5%; В — 11,5%; Ф — 2,8%; С — 72,0%; Г — 14,2%

**Биоценоз *Yoldia traciaeformis*,
10 станций, глубина 100—138 м, средняя биомасса биоценоза 266 г/м²**

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Yoldia traciaeformis</i>	140,0	46,0	80	100	Н	С
<i>Ctenodiscus crispatus</i>	97,3	32,0	8	100	А	Г
<i>Macoma calcarea</i>	5,1	2,3	5	50	П	С
<i>Laonice cirrata</i>	1,3	0,7	1	10	Су	С
<i>Maldane sarsi</i>	6,3	3,0	13	60	В	Г
<i>Praxilella gracilis</i>	2,5	2,4	1	50	В	Г
<i>Scoloplos armiger</i>	1,5	0,7	4	50	В	Г
<i>Artacama proboscidea</i>	2,0	0,8	1	10	А	Г
<i>Terebellides stroemi</i>	1,6	0,7	2	30	В	С
<i>Ampelisca macrocephala</i>	1,0	0,5	3	40	А	Ф

П — 2,3%; А — 42,0%; Н — 46,0%; Су — 3,0%; В — 4,5%;
Ф — 0,5%; С — 60,0%; Г — 39,0%

**Биоценоз *Ophiura sarsi*,
29 станций, глубина 35—135 м, средняя биомасса биоценоза 76 г/м²**

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Ophiura sarsi</i>	46,0	60,5	98	100	А	С
<i>Yoldia hyperborea</i>	7,6	10,7	10	34	П	С
<i>Macoma calcarea</i>	4,5	4,4	36	50	П	С
<i>Axiothella catenata</i>	2,0	2,3	9	58	А	Г
<i>Maldane sarsi</i>	2,0	2,3	5	48	В	Г
<i>Leda pernula</i>	1,5	1,9	12	58	Г	С
<i>Sternaspis scutata</i>	1,5	1,9	13	40	В	Г
<i>Echinarachnius parma</i>	1,2	1,4	4	6	Н	Ф
<i>Cucumaria caldigera</i>	1,2	1,4	4	14	А	Ф
<i>Cardium ciliatum</i>	1,2	1,4	4	6	А	Ф
<i>Nucula tenuis</i>	0,6	0,7	9	58	П	С
<i>Praxilella gracilis</i>	0,6	0,7	3	27	Су	Г

П — 19,1%; А — 64,8%; Н — 1,5%; Су — 0,7%; В — 4,2%; Ф — 4,9%;
С — 78,2%; Г — 7,2%

Биоценоз Ophiura leptoctenia,
14 станций, глубина 120—580 м, средняя биомасса биоценоза 12 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Ophiura leptoctenia</i>	4,4	37,0	242	100	Су	С
<i>Laonice cirrata</i>	1,9	14,5	18	57	Су	С
<i>Travisia forbesii</i>	1,5	12,5	19	75	А	Г
<i>Ampelisca catalinensis</i>	1,0	7,9	5	75	Су	Ф
<i>Amphiodia euriaspis</i>	1,0	7,0	8	60	Су	С
<i>Axiothella catenata</i>	0,8	7,0	5	35	А	Г
<i>Praxilella gracilis</i>	0,3	2,4	4	50	Су	С
<i>Nucula mirabilis</i>	0,3	2,4	4	50	Су	С
<i>Prionospio malmgreni</i>	0,3	2,4	2	50	Су	С
<i>Terebellides stroemi</i>	0,2	1,6	1	30	В	С
<i>Brisaster latifrons</i>	0,1	0,8	1	8	Су	Г

А — 19,5%; Су — 75,3%; В — 1,6%; Ф — 7,9%; С — 65,4%; Г — 22,7%

Биоценоз Laonice cirrata,
10 станций, глубина 160—600 м, средняя биомасса биоценоза 14 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Laonice cirrata</i>	6,4	46,0	53	100	Су	С
<i>Travisia forbesii</i>	3,0	20,0	38	100	А	Г
<i>Leda sp. (radiata?)</i>	0,9	6,0	4	50	Су?	С
<i>Praxilella gracilis</i>	0,8	5,8	16	100	Су	Г
<i>Nucula mirabilis</i>	0,4	2,9	5	83	Су	С
<i>Ophiura leptoctenia</i>	0,4	2,9	200	50	Су	С
<i>Prionospio malmgreni</i>	0,3	2,1	17	66	Су	С
<i>Ampelisca catalinensis</i>	0,3	2,1	22	50	Су	Ф
<i>Ampelisca macrocephala</i>	0,1	0,7	8	16	А	Ф
<i>Crenella columbiana</i>	0,1	0,7	8	33	Су	Ф
<i>Axiothella catenata</i>	0,1	0,7	3	33	А	Г
<i>Maldane sarsi</i>	0,1	0,7	1	16	В	Г
<i>Rhodine gracilior</i>	0,1	0,7	2	33	Су	Г
<i>Scoloplos armiger</i>	0,1	0,7	4	50	В	Г
<i>Pista cristata</i>	0,1	0,7	1	33	А	С

А — 22,0%; Су — 69,1%; В — 1,4%; Ф — 3,3%; С — 60,6%; Г — 28,6%

Биоценоз Venericardia crebricostata,
20 станций, глубина 21—90 м, средняя биомасса биоценоза 42 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Venericardia crebricostata</i>	42,0	34,0	140	100	Н	Ф
<i>Scoloplos armiger</i>	1,0	4,0	30	60	В	Г
<i>Echiurus echiurus alaskanus</i>	0,6	3,0	52	60	Н	С
<i>Pontarpinia longirostris</i>	0,6	3,0	8	40	Н	Ф
<i>Ampelisca macrocephala</i>	0,5	2,6	7	40	А	Ф
<i>Travisia forbesii</i>	0,2	0,1	4	50	А	Г
<i>Spisula polynima voyi</i>	0,1	0,1	3	10	Н	Ф
<i>Scalibregma inflatum</i>	0,1	0,1	1	30	А	Г
<i>Macoma calcarea</i>	0,1	0,1	1	20	Г	С
<i>Tellina lutea</i>	0,1	0,1	1	10	Н	С
<i>Ampharete acutifrons</i>	0,1	0,1	1	20	А	С
<i>Solariella obscura</i>	0,1	0,1	1	20	А	С

П — 0,1%; А — 5,5%; Н — 90,2%; В — 4,0%; Ф — 89,5%; С — 6,0%; Г — 0,2%

Биоценоз *Echinarachnius parma*,
станций 9, глубина 25—60 м, средняя биомасса биоценоза 42 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Echinarachnius parma</i>	38,0	90,0	244	100	Н	Ф
<i>Scoloplos armiger</i>	0,5	1,2	5	100	В	Г
<i>Spisula polynima voyi</i>	0,5	1,2	3	50	Н	Ф
<i>Tellina lutea</i>	0,5	1,2	3	50	Н	С
<i>Ampharete acutifrons</i>	0,5	1,2	4	30	А	С
<i>Spiophanes bombyx</i>	0,3	1,0	1	30	Н	С

А—1,2%; Н—93,4%; В—1,2%; Ф—91,2%; С—3,4%; Г—1,2%

Биоценоз *Spisula polynima voyi*,
6 станций, глубина 35—60 м, средняя биомасса биоценоза 14 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Spisula polynima voyi</i>	7,0	50	360	100	Н	Ф
<i>Venericardia crebricostata</i>	2,8	20	70	100	Н	Ф
<i>Nucula tenuis</i>	1,2	10	20	40	П	С
<i>Scoloplos armiger</i>	1,1	9	100	100	В	Г
<i>Solariella obscura</i>	0,3	3	1	60	А	С
<i>Echinarachnius parma</i>	0,2	3	4	20	Н	Ф
<i>Tellina lutea</i>	0,1	1	1	40	Н	С
<i>Pontarpinia longirostris</i>	0,1	1	5	40	Н	Ф
<i>Spiophanes bombyx</i>	0,1	1	3	40	Н	С

П—8,5%; А—3,0%; Н—75,0%; В—7,5%; Ф—74%; С—13,5%; Г—7,5%

Биоценоз *Chiridota ochotensis*,
8 станций, глубина 110—460 м, средняя биомасса биоценоза 45 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Chiridota ochotensis</i>	28,0	62,0	10	100	Су	Г
<i>Ophiura leptocentia</i>	3,0	6,0	60	50	Су	С
<i>Venericardia crebricostata</i>	1,5	3,3	2	50	Н	Ф
<i>Ampelisca catalinensis</i>	2,0	4,0	3	75	Су	Ф
<i>Travisia forbesii</i>	1,5	3,3	4	75	А	Г
Bryozoa	1,5	3,3		25	?	Ф
<i>Chaetozone setosa</i>	1,2	2,5	1	50	А	Г
<i>Leda sp. (radiata?)</i>	1,0	2,0	2	50	Су?	С
<i>Sternaspis scutata</i>	1,0	2,0	2	50	В	Г
<i>Amphiodia euryaspis</i>	0,7	1,6	3	50	Су	С
<i>Axiothella catenata</i>	0,5	1,0	1	50	А	Г
<i>Laonice cirrata</i>	0,6	1,2	3	50	Су	С
<i>Nucula tenuis</i>	0,2	0,4	1	50	П	С
<i>Praxilella gracilis</i>	0,1	0,2	1	13	СуI	Г
<i>Prionospio malmgreni</i>	0,1	0,2	1	50	Су	С

П—0,5%; А—6,4%; Н—3,3%; Су—78,7%; В—1,6%; ?—3,3%; Ф—11,0%; С—12,6%; Г—70,0%;

Биоценоз *Cucumaria calcigera*,
3 станции, глубина 60—70 м,
средняя биомасса биоценоза 55 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Cucumaria calcigera</i> . . .	37,0	66,5	1366	100	П	Ф
<i>Axiothella catenata</i> . . .	3,6	6,7	45	100	А	Г
<i>Macoma calcarea</i>	1,5	3,0	50	100	П	С
<i>Yoldia hyperborea</i>	2,0	4,0	20	100	Г	С
<i>Pontoporeia femorata</i> . . .	2,0	4,0	8	66	П	Ф
<i>Byblis gaimardi</i>	2,0	4,0	10	100	А	Ф
<i>Nucula tenuis</i>	1,2	2,2	100	100	П	С
<i>Scoloplos armiger</i>	1,0	2,0	6	100	В	Г
<i>Serripes groenlandicum</i> . . .	0,9	2,0	10	33	А	Ф
<i>Sternaspis scutata</i>	0,9	2,0	4	66	В	Г

П—79,7%; А—12,7% В—4,0%; Ф—76,5%; С—15,9%; Г—4,0%

Биоценоз *Cardium ciliatum*,
2 станции, глубина 60 м,
средняя биомасса биоценоза 162 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Cardium ciliatum</i>	160,0	98,5	42	100	А	Ф
<i>Sternaspis scutata</i>	0,6	0,4	6	100	В	Г
<i>Ampharete acutifrons</i>	0,6	0,4	4	100	А	С

А—98,9%; В—0,4%; Ф—98,5%; С—0,4%; Г—0,4%

Биоценоз *Serripes groenlandicum*,
2 станции, глубина 27 м,
средняя биомасса биоценоза 111 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Serripes groenlandicum</i> . . .	55,0	49,6	31	100	А	Ф
<i>Echinarachnius parma</i> . . .	51,3	46,0	28	100	Н	Ф
<i>Ampelisca macrocephala</i> . . .	2,0	1,8	13	50	А	Ф
<i>Yoldia hyperborea</i>	1,0	0,9	4	50	П	С

П—0,9%; А—51,4%; Н—51,3%; Ф—97,4%; С—0,9%

Биоценоз *Sternaspis scutata*,
5 станций, глубина, 40—70 м
средняя биомасса биоценоза 67 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Sternaspis scutata</i>	34,0	52,0	120	100	В	Г
<i>Yoldia hyperborea</i>	8,0	12,0	100	80	П	С
<i>Macoma calcarea</i>	4,0	6,0	70	60	П	С
<i>Axiothella catenata</i>	3,2	4,6	10	80	А	Г
<i>Nucula tenuis</i>	2,6	4,0	62	100	П	С
<i>Leda pernula</i>	2,6	4,0	50	60	П	С
<i>Ampharete acutifrons</i>	2,0	3,0	2	80	А	С
<i>Byblis gaimardi</i>	2,0	3,0	5	20	А	Ф
<i>Scoloplos armiger</i>	1,1	1,6	3	60	В	Г
<i>Maldane sarsi</i>	0,5	0,7	3	20	В	Г
<i>Tellina lutea</i>	0,5	0,7	3	20	Н	С
<i>Ampelisca macrocephala</i>	0,5	0,7	4	20	А	Ф

П—26,0%; А—11,3%; Н—0,7%; В—54,3%; Ф—3,7%; С—29,7%; Г—58,9%

Биоценоз *Idanthysus armatus*,
2 станции, глубина 51 м,
средняя биомасса биоценоза 108 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Idanthysus armatus</i>	78,0	71,0	120	100	Н	Ф
<i>Saxicava arctica</i>	21,6	20,0	20	50	А	Ф
<i>Balanus crenatus</i>	4,8	4,4	8	50	Н	Ф
<i>Ampharete acutifrons</i>	2,0	1,8	12	100	А	С
<i>Bryozoa</i>	2,0	1,8		100	?	Ф

А—21,8%; Н—75,4%; ?—1,8%; Ф—96,2% С—1,8%

Биоценоз *Echiurus echiurus alaskanus*,
4 станции, глубина 25—60 м,
средняя биомасса биоценоза 17 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Echiurus echiurus</i>	10,0	58,0	120	100	Н	С
<i>Myriochelle oculata</i>	2,3	14,0	5	50	Н	Ф
<i>Scoloplos armiger</i>	2,8	16,5	10	75	В	Г
<i>Travisia forbesii</i>	0,5	3,0	2	50	А	Г
<i>Venericardia crebricostata</i>	0,5	3,0	1	50	Н	Ф
<i>Tellina lutea</i>	0,2	1,1	1	50	Н	С
<i>Spiophanes bombyx</i>	0,2	1,1	2	50	Н	С
<i>Echinarachnius parma</i>	0,2	1,1	4	50	Н	Ф

А—3,0%; Н—78,3%; В—16,5%; Ф—18,1%; С—60,2%; Г—19,5%

Биоценоз *Golfingia margaritacea*,
3 станции, глубина 100—245 м,
средняя биомасса биоценоза 92 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Golfingia margaritacea</i> . . .	40,0	43,5	5	100	А	Г
Bryozoa	28,0	30,0	—	100	А?	Ф
<i>Laonice cirrata</i>	5,0	5,4	4	66	Су	С
<i>Ampharete acutifrons</i> . . .	10,0	10,8	2	33	А	С
<i>Ammotrypane aulogaster</i> . .	3,0	3,0	4	100	А	Г

А — 84,3%; Су — 5,4%; Ф — 30,0%; С — 16,2%; Г — 48,5%.

Биоценоз *Brisaster latifrons*,
3 станции, глубина 450—500 м,
средняя биомасса биоценоза 98 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Brisaster latifrons</i>	50,0	49,0	4	100	Су	Г
<i>Chiridota ochotensis</i>	27,2	22,1	16	100	Су	Г
<i>Ophiura leptoctenia</i>	16,1	16,0	70	66	Су	С
<i>Amphiodia euryaspis</i>	2,0	3,2	2	66	Су	С
<i>Laonice cirrata</i>	0,6	1,0	6	33	Су	С
<i>Ampelisca catalinensis</i> . . .	0,3	0,5	4	66	Су	Ф
<i>Crenella columbiana</i>	0,3	0,5	1	33	Су	Ф
<i>Travisia forbesii</i>	0,1	0,2	2	66	А	Г
<i>Axiothella catenata</i>	0,1	0,2	3	33	А	Г

А — 0,5%; Су — 92,2%; Ф — 1,0%; С — 20,2%; Г — 71,5%

Биоценоз *Crenella columbiana*,
4 станции, глубина 130—150 м,
средняя биомасса биоценоза 9,7 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
<i>Crenella columbiana</i>	4,0	42,0	7	100	Су	Ф
<i>Ampelisca catalinensis</i> . . .	1,2	12,4	16	75	Су	Ф
<i>Ampelisca macrocephala</i> . . .	0,8	8,0	10	50	А	Ф
<i>Amphiodia euryaspis</i>	0,4	4,0	5	50	Су	С
<i>Praxilella gracilis</i>	0,3	3,0	2	75	Су	Г
<i>Axiothella catenata</i>	0,8	8,0	7	75	А	Г
<i>Leda</i> sp. (<i>radiata</i> ?)	0,4	4,0	1	50	Су?	С
<i>Travisia forbesii</i>	0,4	4,0	2	75	А	Г
<i>Terebellides stroemi</i>	0,3	3,0	1	50	В	С
<i>Chaetozone setosa</i>	0,3	3,0	2	50	А	Г
<i>Amphiodia craterodmeta</i> . . .	0,2	2,0	11	75	А	С

А — 25,0%; Су — 65,4%; В — 3,0%; Ф — 62,4%; С — 13,0%; Г — 18,0%.

Биоценоз Ampelisca catalinensis,
число станций 6, глубина 130—300 м,
средняя биомасса биоценоза 19 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животного	
					зоогеографическая	трофическая
Ampelisca catalinensis	6,0	32,0	8	100	Су	Ф
Laonice cirrata	3,8	24,0	4	100	Су	С
Ophiura leptoctenia	2,0	10,2	30	50	Су	С
Crenella columbiana	0,7	3,6	1	25	Су	Ф
Travisia forbesii	1,7	8,0	2	50	А	Г
Ammotrypane aulogaster	1,0	5,1	2	50	А	Г
Praxilella gracilis	0,9	4,0	2	50	Су	Г
Anonyx nugas	0,5	2,5	4	25	А	Ф
Pista cristata	0,4	2,0	1	25	А	С
Axiothella catenata	0,2	1,0	1	25	А	Г

А — 17,1%; Су — 73,8%; Ф — 36,6%; С — 36,2%; Г — 18,1%.

Биоценоз Praxilella gracilis,
4 станции, глубина 100—300 м,
средняя биомасса биоценоза 12 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животных	
					зоогеографическая	трофическая
Praxilella gracilis	7,5	62,5	20	100	Су	Г
Terebellides stroemi	2,5	21,0	10	75	В	С
Scaphopoda	0,3	2,5	1	75	А?	С
Rhodine gracillior	0,2	1,6	1	25	Су	Г
Scoloplos armiger	0,1	0,8	2	75	В	Г
Ophiura leptoctenia	0,1	0,8	5	25	Су	С
Scalibregma inflatum	0,1	0,8	3	50	А	Г
Ampelisca macrocephala	0,1	0,8	3	50	А	Ф
Nicomache lumbricalis	0,1	0,8	3	50	А	Г
Prionospio malmgreni	0,1	0,8	1	25	Су	С

А — 5,1%; Су — 68,2%; В — 21,8%; Ф — 0,8%; С — 25,4%; Г — 66,6%.

Биоценоз Axiothella catenata,
6 станций, глубина 100—200 м,
средняя биомасса биоценоза 31 г/м²

Вид	Средняя биомасса, г/м ²	Доля в % от общей биомассы	Средняя численность, экз/м ²	Встречаемость в % от числа станций	Характеристика животного	
					зоогеографическая	трофическая
Axiothella catenata	9,0	30,0	16	100	А	Г
Leda pernula	4,0	13,0	30	41	П	С
Ampharete acutifrons	2,4	6,5	2	62	А?	С
Scoloplos armiger	2,0	6,4	6	62	В	Г
Scaphopoda	2,0	6,4	2	41	А?	С
Echiurus echiurus	1,6	5,8	30	20	Н	С
Travisia forbesii	1,3	4,2	10	83	А?	Г
Magelona pacifica	1,0	3,2	5	62	Су	С
Terebellides stroemi	1,0	3,2	30	41	В	С
Yoldia hyperborea	1,0	3,2	4	62	П	С
Praxilella gracilis	0,7	2,0	3	20	Су	Г
Laonice cirrata	0,7	2,0	1	20	Су	С
Ophiura leptoctenia	0,7	2,0	16	20	Су	С
Ampelisca catalinensis	0,2	0,7	6	41	Су	Ф
Myriochelle oculata	0,3	0,7	11	41	Н	Ф
Crenella columbiana	0,2	0,6	2	41	Су	Ф

П — 18,2%; А — 44,7%; Н — 1,6%; Су — 18,6%; В — 9,6%; Ф — 2,0%;
С — 52,3%; Г — 44,6%.

Биоценоз *Maldane sarsi*

«Первенец», ст. 163
160 м; 17,7 г/м²

«Первенец», ст. 102
68 м; 14,0 г/м²

<i>Maldane sarsi</i>	9,0	<i>Maldane sarsi</i>	5,0
<i>Laonice cirrata</i>	2,0	<i>Ampharete acutifrons</i>	2,5
<i>Ammotrypane aulogaster</i>	2,0	<i>Scalibregma inflatum</i>	1,8
<i>Pista cristata</i>	1,8	<i>Sternaspis scutata</i>	1,7
<i>Ampelisca macrocephala</i>	1,8	<i>Byblis gaimardi</i>	1,7
<i>Amphiodia craterodmeta</i>	1,0	<i>Leda pernula</i>	0,8

Биоценоз *Travisia forbesii*

«Жемчуг», ст. 174
142 м; 14,0 г/м²

«Жемчуг», ст. 195
30 м; 13,8 г/м²

<i>Travisia forbesii</i>	3,0	<i>Travisia forbesii</i>	4,5
<i>Terebellides stroemi</i>	2,7	<i>Venericardia crebricostata</i>	3,0
<i>Ampelisca catalinensis</i>	2,7	<i>Pontarpinia longirostris</i>	2,8
<i>Nucula tenuis</i>	2,5	<i>Scoloplos armiger</i>	1,0
<i>Anonyx nugas</i>	0,9	<i>Echinarachnius parma</i>	0,5
<i>Axiiothella catenata</i>	0,7	<i>Tellina lutea</i>	0,5

Биоценоз *Travisia forbesii*

«Первенец», ст. 51
67 м; 33,0 г/м²

«Первенец», ст. 83
26 м; 3,6 г/м²

<i>Scoloplos armiger</i>	11,8	<i>Scoloplos armiger</i>	1,0
<i>Sternaspis scutata</i>	8,0	<i>Tellina lutea</i>	0,5
<i>Ammotrypane aulogaster</i>	2,0	<i>Spiophanes bombyx</i>	0,5
<i>Axiiothella catenata</i>	2,0	<i>Echinarachnius parma</i>	0,5
<i>Chaetozone setosa</i>	2,0	<i>Travisia forbesii</i>	0,5
<i>Artacama proboscidea</i>	1,5	<i>Terebellides stroemi</i>	0,4
<i>Terebellides stroemi</i>	1,5	<i>Praxilella gracilis</i>	0,2
<i>Ampelisca macrocephala</i>	1,5	<i>Nucula tenuis</i>	0,2
<i>Nucula tenuis</i>	1,5		

ЛИТЕРАТУРА

1. Андрияшев А. П. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Изд. Лен. ун-та, 1939.
2. Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР. Изд. АН СССР, 1955.
3. Атлас океанографических данных промысловых районов Берингова и Охотского морей. Изд. ИОАН и ТИНРО, 1955.
4. Атлас океанографических основ рыбопоисковой карты Южного Сахалина и Южных Курильских островов. Т. 1. Карты распределения кормовых и поисковых организмов, 1955.
5. Баранова З. И. Иглокожие Берингова моря. Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. IV, 1957.
6. Безруков П. Л. Донные отложения Охотского моря. Труды ИОАН. Т. 32, 1960.
7. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. «Советская наука», 1952.
8. Беклемишев К. В. Зоопланктон северо-восточной части Тихого океана зимой 1958—1959 гг. Труды ИОАН. Т. 45, 1962.
9. Беляев Г. М. Количественное распределение донной фауны в северо-западной части Берингова моря. Труды ИОАН. Т. 34, 1960.
10. Беляев Г. М., Бирштейн Я. А., Богоров В. Г., Виноградов М. Е., Виноградова Н. Г., Зенкевич Л. А. О схеме вертикальной биологической зональности океана. ДАН СССР. Т. 129, № 3, 1959.
11. Берг Л. С. Открытия русских в Тихом океане. Избранные труды. Т. I. Изд-во АН СССР, 1926.
12. Бирштейн Я. А. Годовые изменения бентоса Северного Каспия. «Зоол. журн.». Т. 24, № 3, 1945.
13. Бирштейн Я. А. и Виноградов Л. Г. Новые данные по фауне десятиногих ракообразных Берингова моря. «Зоол. журн.». Т. 32, № 2, 1953.
14. Бродская В. А. Материалы по количественному изучению донной фауны Стурфюрда (Восточный Шпицберген). Труды Мор. научн. ин-та. Т. 4. Вып. 3, 1930.
15. Бродская В. А. и Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря. Тр. ВНИРО. Т. 4, 1939.
16. Виноградов К. А. Зоогеографический очерк морской фауны юго-восточной Камчатки. «Зоол. журн.». Т. 28, № 1, 1949.

17. Виноградов Л. Г. О зоогеографическом районировании дальневосточных морей. Изв. ТИНРО. Т. 28, Владивосток, 1949.
18. Виноградов Л. Г. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока. Изв. ТИНРО. Т. 33, Владивосток, 1950.
19. Виноградов М. Е. Распределение зоопланктона в западных районах Берингова моря. Труды Всес. гидробиол. общества. Т. 7, 1956.
20. Виноградова Н. Г. Материалы по количественному учету донной фауны некоторых заливов Охотского и Берингова морей. Тр. Ин-та океанол. Т. 9, 1954.
21. Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. Тр. АзчерНИРО. Вып. 13, Крымиздат, 1949.
22. Галкин Ю. И. Брюхоногие моллюски трохиды дальневосточных и северных морей СССР. Определители по фауне СССР. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1955.
23. Гершанович Д. Е. Современные шельфовые отложения краевых морей Северо-Восточной Азии. Междунар. геол. конгресс. Доклады советских геологов. Морская геология. Изд. АН СССР, 1960.
24. Гершанович Д. Е. Морские геологические исследования в рыбопромысловых районах Берингова моря. «Бюлл. Океаногр. комиссии» 8, 1961.
25. Гершанович Д. Е. Исследования рельефа и современных осадков Беринговоморского шельфа. Труды ВНИРО. Т. 46, 1960.
26. Гершанович Д. Е. Новые данные о современных отложениях Берингова моря. Тр. ВНИРО. Т. 46, 1960.
27. Горбунов Г. П. Двустворчатые моллюски Чукотского моря и Берингова пролива. Крайний Северо-Восток Союза СССР. Т. 2, Изд. АН СССР.
28. Гордеева К. Т. Материалы по количественному учету зообентоса западнокамчатского шельфа. Изв. ТИНРО. Т. 26, 1948.
29. Гордеева К. Т. О питании трески в северной части Берингова моря. Изв. ТИНРО. Т. 37, 1952.
30. Гордеева К. Т. Питание палтусов в Беринговом море. Изв. ТИНРО. Т. 39, 1954.
31. Гурьянова Е. Ф. Бокоплавы морей СССР. Определители по фауне СССР. Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 41, 1951.
32. Дерюгин К. М. Фауна Кольского залива и условия ее существования. Зап. АН СССР. VIII. Сер. 34, № 1, 1915.
33. Дерюгин К. М. Баренцево море по Кольскому меридиану. Тр. Сев. науч. пром. экп. Вып. 19, 1924.
34. Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования. Иссл. морей СССР № 7—8, 1928.
35. Дерюгин К. М. Зоны и биоценозы залива Петра Великого (Японское море). Сб. посвящ. П. М. Книповичу, Пищепромиздат, 1939.
36. Дерюгин К. М. и Иванов А. В. Предварительный обзор работ по изучению бентоса Берингова и Чукотского морей. Исслед. морей СССР. Вып. 25. Л., Гидрометеоздат, 1937.
37. Дерюгин К. М. и Сомова Н. М. Материалы по количественному учету бентоса залива Петра Великого. Исслед. дальневосточных морей СССР. Вып. 1, 1941.
38. Дьяконов А. М. Определитель иглокожих дальневосточных морей. Изв. ТИНРО. Т. 30, 1949.
39. Дьяконов А. М. Морские звезды морей СССР. Определители по фауне СССР. Изд. Зоол. ин-там АН СССР, 34, 1950.
40. Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Печорского района. Тр. МНИ, 2, 4, 1927.
41. Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Приканинского района. Тр. МНИ, 3, 4, 1930.
42. Зенкевич Л. А. и Броцкая В. А. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцева моря. Уч. Зап. МГУ, XIII, 1937.
43. Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. II, 1917.
44. Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. I, 1951.
45. Зенкевич Л. А. и Филатова З. А. Общая краткая характеристика качественного состава и количественного распределения донной фауны дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана. Тр. ИОАН. Т. 27, 1958.
46. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Зап. АН VIII, сер. 32, 1, 1913.
47. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Тр. Особ. Зоол. лаб. и Севаст. биол. ст. АН, 1914.
48. Зернов С. А. Основные черты распределения животных в Черном море у Севастополя. Изв. АН, 6 сер. Т. 12. Вып. I, 1918.
49. Зернов С. А. Общая гидробиология. 1949.
50. Иваненков В. Н. Первичная продукция Берингова моря. Труды ИОАН. Т. 51, 1961.
51. Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепромиздат, 1955.

52. Идельсон М. С. Материалы по количественному учету донной фауны Шпицбергенской банки. Тр. МНИ. IV. 3, 1930.
53. Идельсон М. С. Материалы по количественному учету донной фауны Баренцева, Белого и Карского морей, № 7. Распределение биомассы бентоса в южной части Баренцева моря. Тр. ГОИН. III. 4, 1934.
54. Канаева И. П. Распределение планктона в Атлантическом океане по тридцатому меридиану в апреле—мае 1959 года. Советск. рыбхоз. иссл. в морях Европейского Севера. ВНИРО—ПИНРО. Изд-во журнала «Рыбное хозяйство», 1960.
55. Кобленц-Мишке О. И. Видовой состав фитопланктона и первичная продукция в северо-восточной части Тихого океана. Тр. ИОАН. Т. 45, 1962.
56. Кобякова З. И. Зоогеографический обзор фауны декапода Охотского и Японского морей. Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. Т. 65. Вып. 2, 1936.
57. Кузнецов А. П. Поля питания донных промысловых рыб и камчатского краба в районе Северных Курильских островов. «Рыбное хозяйство» № 10, 1957.
58. Кузнецов А. П. Кормовые поля камбал в Кроноцком заливе. «Рыбное хозяйство» № 1, 1958.
59. Кузнецов А. П. К вопросу о взаимоотношениях видов в биоценозах ДАН СССР. Т. 131, № 4, 1960.
60. Кузнецов А. П. Материалы по экологии некоторых массовых форм бентоса из района Восточной Камчатки и Северных Курильских островов. Тр. ИОАН. Т. 46, 1961.
61. Кузнецов А. П. и Соколова М. Н. О характере питания и распределения *Orphiopholis aculeata*. Тр. ИОАН. Т. 46, 1961.
62. Кусморская А. П. Зоопланктон фронтальной зоны Северной Атлантики весной 1958. Советск. рыбхоз. иссл. в морях Европейского Севера. ВНИРО—ПИНРО. Изд. журнала «Рыбное хозяйство», 1960.
63. Левенштейн Р. Я. Количественное распределение полихет в северо-западной части Берингова моря. Тр. ИОАН. Т. 34, 1960.
64. Лейбсон Р. Г. Количественный учет донной фауны Мотовского залива. Тр. ВНИРО. Т. 4, 1939.
65. Лисицин А. П. Методы сбора и исследования водной взвеси для геологических целей. Тр. ИОАН. Т. 19, 1956.
66. Лус В. Я. и Кузнецов А. П. Материалы по количественному учету донной фауны в Корфо-Карагинском районе Берингова моря. Тр. ИОАН. Т. 46, 1961.
67. Макаров В. В. Материалы по количественному учету донной фауны северной части Берингова и южной части Чукотского морей. Иссл. морей СССР, 25, 1937.
68. Макаров В. В. Ракообразные. Фауна СССР. Т. X. Вып. 3. М.—Л., Изд. АН СССР, 1938.
69. Месяцев И. И. Моллюски Баренцева моря. Тр. ГОИН. Т. I. Вып. 1, 1931.
70. Микулич Л. В. Питание камбал у берегов Южного Сахалина и Южных Курильских островов. Изд. ТИНРО. Т. 39, 1954.
71. Моисеев П. А. Некоторые специфические черты распределения донных и придонных рыб в дальневосточных морях. Изв. ТИНРО. Т. 37, 1952.
72. Моисеев П. А. Треска и камбала дальневосточных морей. Изв. ТИНРО. Т. 40, 1953.
73. Моисеев П. А. Морские ерши, морские окуни. Тр. ИОАН. Т. 14, 1955.
74. Моисеев П. А. и Паракецев И. А. Некоторые данные по экологии морских ершей (сем. Scorpaenidae) северной части Тихого океана. «Вопросы ихтиологии». Т. I. Вып. 1, 1961.
75. Несис К. Н. Советские исследования бентоса на Ньюфаундлендской банке. Тр. ВНИРО. Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. М., изд-во журнала «Рыбное хозяйство», 1962.
76. Никитин В. Н. Гудаутская устричная банка. Тр. Научн. рыбн. хоз. и биол. ст. Грузии. Т. I. Вып. II, 1934.
77. Никитин В. Н. Нижняя граница донной фауны и ее распределение в Черном море. ДАН, № 6, 1947.
78. Никитин В. Н. Биоценотические группировки и количественное распределение донной фауны в восточной части южного берега Черного моря. Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР. Т. 4, 1948.
79. Никитин В. Н. Основные закономерности распределения жизни в Черном море. Тр. ИОАН. Т. III, 1949.
80. Никитин В. Н. Количественное распределение донной фауны в северо-западной части Черного моря. ДАН СССР, 138, № 5, 1959.
81. Никольский Р. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии. «Зоол. журн.». Т. 26, № 3, 1953.
82. Новиков Н. П. Новые данные о распределении палтусов и некоторых других промысловых рыб в Беринговом море. «Зоол. журн.». Т. 40. Вып. 10, 1961.
83. Паленичко З. Г. Экологическое распределение десятиногих раков в Белом море. «Зоол. журн.». Т. 19. Вып. 2, 1940.
84. Паленичко З. Г. Распространение и биология креветки *Pandalus borealis* в Баренцевом море. «Зоол. журн.» Т. XX. Вып. 3, 1941.

85. Рябинина Н. В. Carditidae Чукотского моря и Берингова пролива. Крайний Северо-Восток Союза ССР. 2. Изд. АН СССР, 1952.
86. Савилов А. И. Биологический облик группировок донной фауны северной части Охотского моря. Тр. ИОАН. Т. XX, 1957.
87. Савилов А. И. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря. Тр. ИОАН. Т. 46, 1961.
88. Семина Г. И. Сезонные смены фитопланктона западной части Берингова моря. Ботанич. ин-та АН СССР. Отд. споровых раст. 11, 1956.
89. Скарлато О. А. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР. Определители по фауне СССР. Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 71, 1960.
90. Соколова М. Н. О закономерностях распределения глубоководного бентоса. ДАН СССР, 110, № 4, 1956.
91. Соколова М. Н. Питание нескольких детритоядных беспозвоночных глубоководного бентоса дальневосточных морей. Тр. ИОАН, 27, 1958.
92. Соколова М. Н. Распределение группировок (биоценозов) донной фауны глубоководных впадин северо-западной части Тихого океана. Тр. ИОАН. Т. 34, 1960.
93. Соколова М. Н. и Кузнецов А. П. О характере питания и роли трофического фактора в распределении плоского ежа. «Зоол. журн.». Т. 39, № 8, 1960.
94. Тарасов Н. И. и Зевина Г. Б. Усоногие раки морей СССР. Фауна СССР. Ракообразные. Т. VI. Вып. I, М.—Л., 1957.
95. Турпаева Е. П. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцева моря. «Зоол. журн.». Т. 27, № 6, 1948.
96. Турпаева Е. П. Значение пищевых взаимоотношений в структуре морских донных биоценозов. ДАН СССР. Т. 65, № 1, 1949.
97. Турпаева Е. П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных. Тр. ИОАН. Т. 7, 1953.
98. Турпаева Е. П. Типы морских донных биоценозов и зависимость их распределения от абиогических факторов среды. Тр. ИОАН. Т. 11, 1954.
99. Ушаков П. В. Некоторые особенности фауны и гидрологического режима Охотского моря. «Природа» № 11, 1934.
100. Ушаков П. В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. Л., 1953.
101. Ушаков П. В. Многощетинковые черви дальневосточных морей. Определители по фауне СССР. Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 56, 1958.
102. Филатова З. А. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря. Тр. ПИНРО, 2, 1938.
103. Филатова З. А. Общий обзор двустворчатых моллюсков северных морей СССР. Тр. ИОАН. Т. 20, 1957.
104. Филатова З. А. Количественное распределение двустворчатых моллюсков в дальневосточных морях СССР и северо-западной части Тихого океана. Тр. ИОАН. Т. 41, 1960.
105. Шмидт П. Ю. Рыбы восточных морей Российской Империи, Изд. Геогр. об-ва, 1904.
106. Шорыгин А. А. Иголкокожие Баренцева моря. Тр. Мор. научн. ин-та. Т. 3. Вып. 4, 1928.
107. Шорыгин А. А. О биоценозе. Бюлл. МОИП. Отд. биол. 6, 1955.
108. Vagnard J. L. Amphipoda of the family Ampeliscidae, collected in the eastern Pacific ocean. The Univ. of Southern California Press, VIII, 1954.
109. Vagnard J. L. Influence of near-shore sediments on marine animals. Int. Oceanogr. Congr., Preprints, Washington, 1959.
110. Blegvad H. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. «Rep. of Dan. Biol. St.», XII, 1915.
111. Blegvad H. Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Kattegat with special reference to the food. «Rep. Dan. Biol. St.», XXXVI, 1930.
112. Clark C. V. Report of the Hydroids collected on the coast of Alaska and the Aleutian islands by W. H. Dall. Proc. Ac. Nat. Sci. Philad.: 209—247, 1876.
113. Dales P. The feeding and digestion in Terebellid Polychaetes. J. Mar. Biol. Assoc. Vol. 34, 1955.
114. Dall W. H. On the marine faunal regions of the North Pacific, Proc. Ac. Nat. Sci. Philad.: 205—208, 1876.
115. Dall W. H. Report on the currents and temperatures of Bering sea and the adjacent waters. U. S. Coast and Geodesic Surv. for 1880, App. 16, 1882.
116. Dall W. H. The Molluska fauna of the Pribiloff Islands. The Fur Seals and Fur Seal Islands of the North Pacific, part III, Washington, 1889.

117. Dall W. H. Summary of the marine shellbearing mollusks of the Northwest Coast of America from San Diego, California, to Polar Sea. Bull. U. S. Nat. Mus., No 112, 1921.
118. Eichelbaum E. Über die Nahrung und Ernährungsorgane von Echinodermen, Wiss. Meeresuntersuch. Abt., Bd. XX, Kiel, 1910.
119. Ekman S. v. Tiergeographie des Meers, Leipzig, 1935.
120. Ellis D. V. The benthos of soft sea bottom in Arctic North America. Nature. Vol. 184, No 4688, 1959.
121. Ellis D. V. The benthos of soft sea bottom in Arctic North America. Arctic Inst. of North America. Technical Paper, No 5, 1960.
122. Fisher W. K. Echiuroid worms of the North Pacific Ocean. Proc. of the U. S. Nat. Mus. Vol. 96, 1946.
123. Graham A. Molluskan diet., Proc. Malacol. Soc., London, 31, 1955.
124. Hesse K. and Doflein A. Tierbau and tierleben in ihrem Zusammenhand betrachtet, 1943.
125. Holme N. A. Notes on the mode of life of the Tellinidae. J. Mar. Biol. Assoc. Vol. 41, No 3, 1961.
126. Hofsten N. Die Echinodermen des Eisfjord, K. Svensk. Ventensk. Akad. Handling. Stokh. Bd. 54, No. 2, 1915.
127. Hunt O. D. The food of the bottom fauna of the Plymouth Fishing grounds, J. Mar. Biol. Assoc., N. S., XIII, No 3, 1925.
128. Johnston J. Cardium, Liverpool Marina Biology Commission Mem., 1899.
129. Kellog J. M. Observations on the life—hystory of the common Clam, Mya arenaria, Bull. of the U. S. Fish Comm., XIX, 1901.
130. Kellog J. M. Ciliary Mechanisms of Lamellibranchiata with description of anatomy. Journ. of Morphology. Vol. 26, No 4, 1915.
131. Longhurst A. R. An Ecological survey of the west African Benthos. Colonial Office, Fishery publ., No. 11, London, 1958.
132. Lotsy I. P. The food of the Oyster, Clam and ribbed Mussel. U. S. Commis. of Fish and Fisheries. Part XIX, Rep. 1893, 1895.
133. Ludwig H. Echinodermen des Beringmeres. «Zool Jahrbücher». Abt. für System, Bd. 1, 1886.
134. Mac Ginitie G. On the Method of feeding of four Pelecypods. «Biol. Bull. Woods Hole», 80, 1941.
135. Mobius K. Die Auster und Austerwirtschaft. Berlin, 1877.
136. Moore J. P. The Polychaetous Annelids dredged by the U. S. S. «Albatross» of the coast of Southern California in 1904. IV. Spionidae to Sabellariidae. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. V. 75, 1923.
137. Ortmann A. E. Grundzüge der marinen Tiegeographie. Jena, 1896.
138. Orton J. H. The mode of feeding in Crepidula and some remarks on the mode of feeding in Gastropoda and Lamellibranchia. J. Mar. Biol. Assoc. V. IX, 1912.
139. Orton J. H. On ciliary mechanisms in Brachiopoda and some Polychaetes. J. Mar. Biol. Assoc. Vol. X, 1914.
140. Parker R. H. Macro-invertebrate assemblages as indicators of sedimentary enviroments in east Misissippi delta region. Bull. Amer. Assoc. of Petroleum Geology. Vol. 40, No 2, 1956.
141. Parker R. H. Macro-invertebrate assemblages of Central Texas coastal bays and laguna. Scripps Inst. of Oceanogr., Contributions, 1959.
142. Peres J. M. Oceanographie biologique et biologie marine. Vol. 1. La vie benthique, Paris, 1961.
143. Peres J.—M. et Picard J. Manuel de biologie benthique de la Mediterranee. Res. Trav. St. Mar. Endoume, fasc. 24, 1958.
144. Petersen C. G. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeographie. «Rep. Dan. Biol. St.». Vol. XXI, 1913.
145. Petersen C. G. On the animal communities of the sea bottom in the Skagerak, the Cristiania Fjord and the Danish Waters. «Rep. Dan. Biol. St.». Vol. XXVI, 1915.
146. Petersen C. G. A brief survey of the animal communities in Danish waters, based upon quantitative samples, taken with the bottom sampler. Amer. J. Sci. Vol. 7, 1924.
147. Petersen C. G. and Boysen Yensen P. Animal life of the sea bottom, its food quantity. «Rep. Dan. Biol. St.». Vol. XIX, 1911.
148. Rathbun M. List of the Crustacea known to occur on or near the Pribiloff Islands. The Fur Seals and Fur Seal Islands of the North Pacific Ocean. part III, 1899.

149. Raushenplatt E. Über die Nahrung von Tieren aus der Kieler Bucht Wiss. Meeresuntersuch, N. F. B., 5, 1901.
 150. Sanders H. L. Oceanography of Long Island Sound, 1952—1954, X. The biology of marine bottom communities. Bull. Oceanogr. Coll.». Vol. 15, 1956.
 151. Sanders H. L. Sediments and the structure of bottom communities. Int. Oceanogr. Congr., Preprints, Washington, 1959.
 152. Spärck R. On the importance of quantitative investigations on the bottom fauna in marine biology. J. Cons. Perm. Explor. Mem., 10, 1935.
 153. Sutton M. The feeding mechanism, functional morphology and hystology of the alimentary canal of Terebella Lapidaria. «Proc. Zool. Soc. London», 129, No 4, 1957.
 154. Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Medd. Komm. Fisk.—og Havunders, 4, 1950.
 155. Thorson G. Animal communities on the level sea bottom «Ann. Biol.». 27, 7, 1951.
 156. Thorson G. Zur jetzige Lage der marinen Bodentierökologie. «Zool. Anz.» 16 Suppl.—Bd., Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. 1951 in Wilhelmshaven, 1952.
 157. Thorson G. Modern aspects of marine level—bottom animal communities. J. Mar. Res.: 387, 1955.
 158. Thorson G. Marine level bottom animal communities. In: A treatise on marine ecology and paleoecology, I. Geological Society of American, 1957.
 159. Thorson G. Parallel level bottom communities, their temperature adaptation and their balance between predators and foor animal. Univ. California Press, 1960.
 160. Wigley R. L. Benthic fauna of Georges Bank. Trans. 26—th North Amer. Wildlife and Nature Resourses Conf. Washington, 1961.
 161. Yonge C. M. The Mechanism of feeding, digestion and assimilation in the lamellibranchs Mya. «Brit. J. Exper. Biol.», X, 1923.
 162. Yonge C. M. Feeding mechanism in the invertebrates. Biol. Rev. Vol. 3, 1928.
 163. Yonge C. M. Aspects of life on the muddy shores. Esseys in Marine Biology. London, 1953.
-