

Том LVIII	<i>Труды Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)</i>	1965
Том LIII	<i>Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО)</i>	

591.524.11 (266.3)

## КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДОННОЙ ФАУНЫ ШЕЛЬФА И ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ СКЛОНА ЗАЛ. АЛЯСКА

В. Н. Семенов

ВНИРО

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу настоящей работы положены дночерпательные пробы бентоса, собранные в августе — сентябре 1962 г. на э/с «Жемчуг» в зал. Аляска и в проливе Унимак. Всего взята 91 проба и все они, за исключением 2—3, могут считаться количественными. Пробы взяты на глубинах от 44 до 1182 м; 61 проба получена на шельфе зал. Аляска, 25 — в зоне материкового склона и 4 — на вершинах подводных возвышенностей; кроме того, одна проба взята в Беринговом море, у выхода из пролива Унимак на шельфе (рис. 1). В сборе материала, кроме автора, участвовали Б. Н. Котенев, В. Н. Новиков, А. Е. Спиридонов и Г. А. Сардарян.

Пробы брали дночерпателем «Океан-50» площадью захвата 0,25 м<sup>2</sup> и промывали на миллиметровом латунном сите промывного стола. Затем материал фиксировали 4%-ным формалином. Лабораторная обработка материала проводилась автором на кафедре зоологии беспозвоночных МГУ, а также в Институте океанологии АН СССР.

На каждой станции определяли общую биомассу бентоса (в формалинном весе). Значительная часть материала была определена до вида.

Для каждого вида определяли биомассу, численность и долю (в %) от общей биомассы. Полихеты определены автором; иглокожих, кроме голотурий, определял автор (проверены Б. Г. Ивановым); двустворчатых моллюсков — автор под руководством З. А. Филатовой (некоторые виды были определены непосредственно З. А. Филатовой); амфипод (на некоторых станциях) — Р. Я. Маргулис; брахиопод — О. Н. Зезина; морские перья — Ф. А. Пастернак; некоторых декапод — Н. А. Заренков; сипункулид — В. В. Мурина. По полученным данным были составлены таблицы и диаграммы, а также карты распределения биоценозов, распределения общей биомассы и трофических зон. При

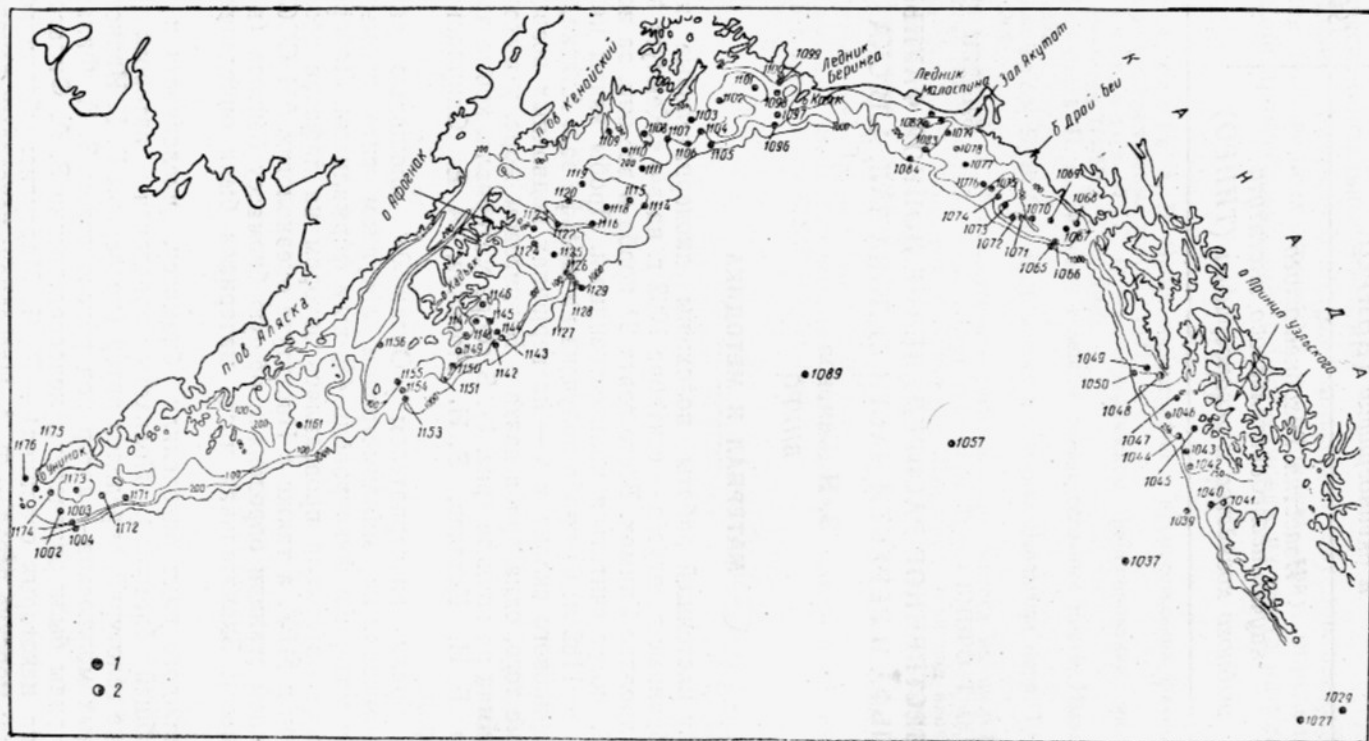


Рис. 1. Карта бентосных станций э/с «Жемчуг» (1962) в зал. Аляска:  
1 — количественные; 2 — не количественные пробы.

составлении карт распределения общей биомассы и трофических зон мною использованы оригиналы опубликованных карт В. В. Шевцова (1964 б) по северо-западной части зал. Аляска, предоставленные лабораторией кормовой базы и промысловых беспозвоночных ВНИРО.

Считаю своим долгом поблагодарить Я. А. Бирштейна за большое внимание и ценные советы, данные мне при написании этой работы; Д. Е. Гершановича, Л. Г. Виноградова, А. А. Нейман, а также всех товарищей, участвовавших в определении материала.

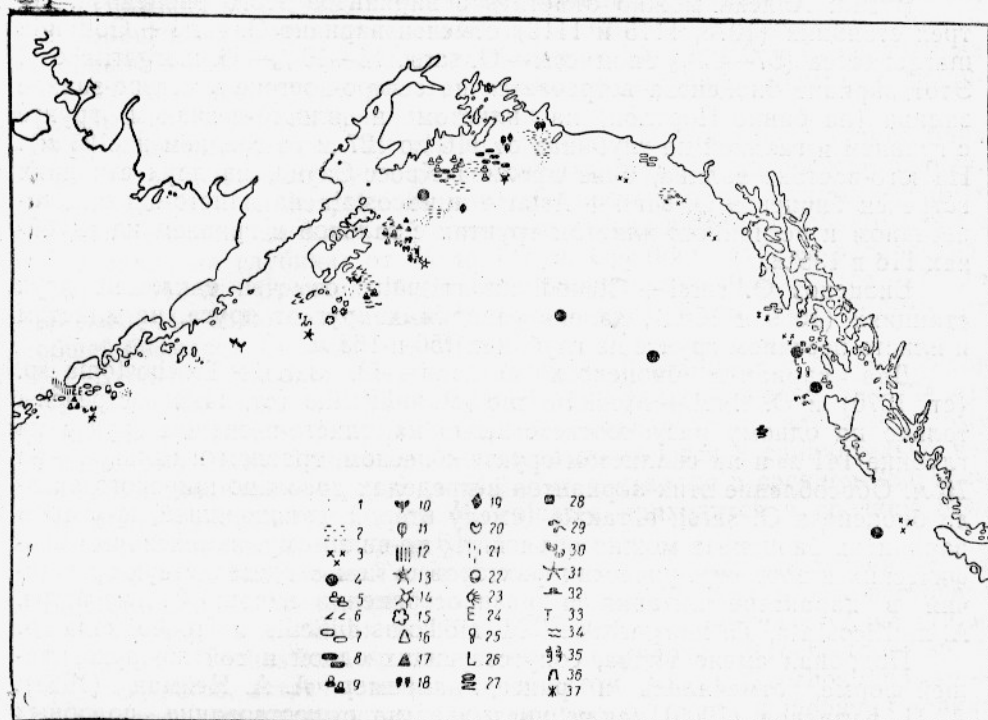


Рис. 2. Схема распределения биоценозов:

1 — *Ophiura sarsi*; 2 — *Ctenodiscus crispatus*; 3 — *Amphioplus macraspis*; 4 — *Spongia*; 5 — *Astarte multicastrata*; 6 — *Macoma calcarea*; 7 — *Trochostoma* sp.; 8 — *Molpadiidae*; 9 — *Astarte alascensis*; 10 — *Laqueus californicus*; 11 — *Leioptilum gurneyi* (?); 12 — *Modiolus modiolus difficilis*; 13 — *Ophiophthalmus catalaimnoides*; 14 — *Ophiophthalmus normani*; 15 — *Ophiopholis aculeata*; 16 — *Venericardia crebricostata* + *Macoma calcarea* + *Echinarachnius parma*; 17 — *Venericardia ventricosa* + *Astarte alascensis*; 18 — *Rictocyma esquimalti*; 19 — *Amphiophiophiura ponderosa* + *Brisaster latifrons*; 20 — *Cardium funcanum*; 21 — *Leda fossa*; 22 — *Pododesmus macrochisma* + *Chlamys beringianus*; 23 — *Limopsis acutanica*; 24 — *Echinarachnius parma*; 25 — *Golfingia margaritacea*; 26 — *Laonice cirrata*; 27 — *Celleporidae*; 28 — *Acilla castrensis* + *Pandora bilirata*; 29 — *Asychis similis* + *Macoma calcarea*; 30 — *Ampelisca eoa*; 31 — *Amphiura carchara*; 32 — *Brisaster latifrons*; 33 — *Tellinula salmonea*; 34 — *AxiotHELLa catenata*; 35 — *Crucigera irregularis*; 36 — *Chiridota muna ochotensis*; 37 — *Amphioplus* sp.

## БИОЦЕНОЗЫ ЗАЛ. АЛЯСКИ И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Состояние современной биоценологии достаточно полно и ясно освещено в работах Л. Г. Виноградова (1963), А. А. Нейман (1963) и А. П. Кузнецова (1963). В морской биоценологии весьма распространен количественный принцип выделения донных сообществ, предложенный Петерсенем, и последовательно развитый школой Л. А. Зенкевича (Зенкевич, 1927, 1930; Броцкая и Зенкевич, 1939; Бирштейн, 1945; Зенкевич и Филатова, 1958 и др.). В настоящей работе биоценозы выделялись по методу В. П. Воробьева (1949), т. е. по руководящему по биомассе виду. Мы выделили в заливе Аляске 37 биоценозов.

Наиболее широко распространен биоценоз *Ophiura sarsi*. Он отмечен на 21 станции, в основном на северо-востоке залива, а также на севере и северо-западе (рис. 2). Средняя биомасса биоценоза —  $63 \text{ г/м}^2$  (от  $12,5$  до  $148 \text{ г/м}^2$ ). Биоценоз *O. sarsi* встречается на различных грунтах — от илистого до скалистого с гравием, галькой и песком, но преимущественно на илистом песке и песчанистом иле с примесью гравия и гальки. Биоценоз распространен на глубине от 46 до 225 м, средняя глубина распространения — 136 м.

В зал. Аляска можно отметить 6 вариантов этого биоценоза. На трех станциях (1078, 1115 и 1116) отмечен вариант *O. sarsi* + *Golfingia margaritacea* (57—63% биомассы — *O. sarsi*, 15—19% — *G. margaritacea*). Этот вариант биоценоза встречается на северо-востоке и северо-западе залива (на банке Портлок) на илистом и илисто-песчаном грунте с гравием и галькой на глубинах от 116 до 127 м (в среднем на 123 м). На юго-востоке залива, близ пролива Кросс-Саунд, на двух станциях встречен биоценоз *O. sarsi* + *Astarte multicostata* на илистом и илисто-песчаном и песчанисто-илистом грунтах с галькой и гравием на глубинах 116 и 135 м.

Биоценоз *O. sarsi* + *Stenodiscus crispatus* отмечен также на двух станциях (1069 и 1082), далеко удаленных друг от друга, на илистом и илисто-песчаном грунте на глубинах 150 и 165 м.

Два варианта биоценоза *O. sarsi* — *O. sarsi* + *Trochostoma* sp. (ст. 1070) и *O. sarsi* + *Modiolus modiolus difficilis* (ст. 1120) встречены только по одному разу соответственно на илисто-песчаном грунте на глубине 141 м и на скалистом грунте с песком, гравием и галькой — на 76 м. Обсoblнение этих вариантов в пределах довольно широкого ареала биоценоза *O. sarsi*, а также смену второй руководящей формы в вариантах биоценоза можно объяснить, по-видимому, изменениями трофических и зоогеографических факторов, о чем свидетельствуют различия в характере питания и распространения видов: *S. crispatus*, *A. multicostata*, *G. margaritacea*, *M. modiolus difficilis* и *Trochostoma* sp.

Подобная смена видов, сопутствующих одной и той же руководящей форме, отмечалась и ранее, например А. А. Нейман (1963). А. П. Кузнецов (1963) также указывает на существование подобных группировок в биоценозах у берегов Восточной Камчатки и Северных Курильских о-вов. *O. sarsi*, обитает в этих районах при температурах приблизительно от минус 1—1,5 до плюс 1,0—1,5°C и при соленостях 32,4—34,0‰. В зал. Аляска этот вид обитает при более высоких температурах (до 6—8°C). Солевой диапазон примерно тот же.

Вторым, широко распространенным биоценозом в зал. Аляска, является биоценоз *Stenodiscus crispatus*. Средняя биомасса его составляет  $64,8 \text{ г/м}^2$  (от 23 до  $103 \text{ г/м}^2$ ). Биоценоз отмечен на 9 станциях в основном в северной и в северо-западной (на траверзе п-ова Кенай) частях залива обычно на илистом грунте и на глубинах от 100 до 244 м (в среднем на 169 м). В значительной мере этот биоценоз приурочен к зоне накопления тонкого ледникового материала. Степень доминирования руководящего вида *S. crispatus* довольно высока и составляет от 45 до 88% по биомассе. В трех разобщенных участках (ст. 1076, 1097, 1111) прослеживается вариант биоценоза — *S. crispatus* (45—58% от биомассы) + голотурия сем. *Molpadiidae* (*Trochostoma* sp.) — 12—41%. На отдельных станциях в биоценозе *S. crispatus* высокая биомасса у *Travisia* sp. (40%) и *Terebratulina unguicula* (11%). По-видимому, к этому биоценозу следует отнести очень близкое к нему по составу и условиям местообитания население ст. 1101, хотя *S. crispatus* на этой станции и не попал в дночерпатель.

На востоке залива на глубинах от 160 до 517 м (в среднем на 377 м) широко распространен биоценоз *Amphioplus macraspis*. Наиболее благоприятны для него хорошо сортированные мелкозернистые илесто-песчаные осадки. Степень доминирования руководящего вида колеблется от 1,2—6 до 57—80%, составляя в среднем 33%. Средняя биомасса биоценоза — 16,5 г/м<sup>2</sup> (от 2 до 38 г/м<sup>2</sup>). На глубине 160 м на ст. 1074 отмечен вариант биоценоза: *A. macraspis* + *S. crispatus*.

На ст. 1050 на глубине 870 м найден биоценоз *Amphioplus* sp., очень близкий по составу и условиям обитания к биоценозу *A. macraspis*.

Биоценоз *Spongia*, отмеченный на 6 станциях, встречается также в основном на востоке залива на глубинах от 148 до 810 м (в среднем на 457 м) на более грубых илесто-песчаных и песчаных грунтах с значительным содержанием гравия и гальки.

Биоценоз *Astarte multicosata* распространен на севере залива близ п-ва Кенай к юго-западу от о-ва Монтегю, а также на востоке залива, в проливе Диксон-Энтрэнс на илистых, песчаных и илесто-песчаных грунтах с очень значительной примесью гальки и гравия. Обнаружен на 4 станциях на глубинах от 85 до 157 м. Средняя глубина распространения — 112 м. Средняя биомасса биоценоза — 40 г/м<sup>2</sup> (от 17 до 86 г/м<sup>2</sup>). На долю руководящего вида приходится от 20 до 50% от общей биомассы (в среднем — 37%).

Биоценоз *Mascoa calcaea* отмечен на 3 станциях у берегов о-вов Кадьяк и Афогнак на глубинах от 86 до 158 м (в среднем на 134 м); приурочен к мелкозернистым осадкам — алевритовому илу и илистому пылеватому песку. Биомасса биоценоза колеблется в сравнительно небольших пределах — от 21,5 до 64,2 г/м<sup>2</sup>, составляя в среднем 38,6 г/м<sup>2</sup>. На долю руководящего вида *M. calcaea* приходится в среднем 52% биомассы биоценоза (от 39 до 64%).

Биоценоз голотурии *Trochostoma* sp. по данным, полученным на трех станциях, встречается близ входа в зал. Якутат и юго-восточнее о-ва Унимак на глубинах от 113 до 225 м, в среднем на глубине 172 м. Биоценоз *Trochostoma* sp. дает два варианта: *Trochostoma* sp. + *S. crispatus*, встречающийся на илистом дне, и *Trochostoma* sp. + *O. sarsi* — на песчаном иле с примесью гравия и щебня. Средняя биомасса биоценоза 111,7 г/м<sup>2</sup> (от 58 до 209 г/м<sup>2</sup>). Степень преобладания руководящих видов составляет в среднем для *Trochostoma* sp. 62% (от 49 до 76%), для *S. crispatus* — 17% (от 14 до 20%), для *O. sarsi* — 15%.

Биоценоз голотурии (сем. *Molpadiidae*) отмечен на трех станциях южнее о-ва Монтегю (Цукли) на тонких глинистых илах ледникового происхождения на глубинах от 142 до 217 м, в среднем на 183 м. На руководящий вид — голотурию сем. *Molpadiidae* приходится от 55 до 91% от общей биомассы, в среднем 75%. Средняя биомасса биоценоза — 58,5 г/м<sup>2</sup> (от 21 до 96 г/м<sup>2</sup>).

Биоценоз *Astarte alascensis* прослеживается юго-восточнее о-вов Кадьяк и Афогнак на двух станциях на глубине 67—68 м на грубых песчаных и илесто-песчаных грунтах с большим содержанием гальки и обломков раковин моллюсков. Биомасса биоценоза относительно высокая — от 71,8 до 102,3 г/м<sup>2</sup>, в среднем составляет 87 г/м<sup>2</sup>. Степень доминирования руководящего вида на станции 1124—66% от общей биомассы, на станции 1143, где отмечается вариант биоценоза *A. alascensis* + *Chlamys beringianus* — 27%; на долю *Chlamys beringianus* приходится 22%.

Биоценоз *Laqueus californicus* отмечен на двух станциях юго-восточнее о-ва Кадьяк на глубине 70 м и восточнее о-вов Шумагина —

на 78 м; биомассы его равны соответственно 395,5 и 21,6 г/м<sup>2</sup>, доля *L. californicus* — 28 и 89%. Восточнее о-вов Шумагина *L. californicus* образует биоценоз вместе с *O. sarsi*, на которую приходится около 20% биомассы биоценоза.

Биоценоз *Leiophtilum gurneyi* (?) обнаружен недалеко от устья Коппер-ривер (реки Медной) и юго-восточнее о-ва Монтегю (Цукли) на глубинах 44 и 74 м, в среднем на глубине 59 м. Биоценоз приурочен к мягким илисто-песчаным и песчанисто-илистым грунтам с незначительной примесью крупнозернистой фракции и находится в районе стыка разных вод. Общая биомасса биоценоза колеблется от 156,8 до 209,7 г/м<sup>2</sup> (183 г/м<sup>2</sup> в среднем). Биомасса руководящего вида составляет от 60 до 89% от общей биомассы (в среднем — 74%).

Биоценоз *Modiolus modiolus difficilis* встречен на двух станциях в проливе Унимак на песчаном и скалистом дне на глубинах 166 и 80 м (средняя глубина — 123 м). Этот биоценоз дает наибольшую биомассу бентоса в исследованном районе — в среднем 691 г/м<sup>2</sup> (от 53,7 до 1328,6 г/м<sup>2</sup>). Доля руководящего вида в биоценозе от 10 до 52,5%, в среднем — 31%.

Биоценоз *Ophiophthalmus cataleimoides* найден на двух станциях юго-восточнее о-ва Монтегю (Цукли) и юго-западнее о-ва Кадык на 290 и 910 м (в среднем на глубине 600 м) на илисто-песчаном грунте с гравием и галькой. Средняя биомасса его 58,7 г/м<sup>2</sup> (от 47,3 до 70,1 г/м<sup>2</sup>). На руководящий вид приходится от 7,5 до 71%, в среднем 39% от общей биомассы.

Следующие 23 биоценоза отмечены в исследованном районе только на одной станции и могут быть сведены в табл. I.

В настоящей работе из-за недостаточного количества определений, выполненных до вида, не разбирается детально видовой состав биоценозов, а только сделана попытка выяснить основные зависимости распределения биоценозов в зал. Аляска от абiotических факторов. Среди основных факторов, влияющих на распределение биоценозов мелководья зал. Аляска, следует отметить характер грунта, распределение органического материала, глубину, а также температуру придонных вод.

По глубине местообитания в зал. Аляска можно выделить так же, как это делает А. П. Кузнецов (1963) для Курило-Камчатского мелководья, две основные группы биоценозов: сублиторальные и батигальные. К группе сублиторальных в нашем районе относятся 26 биоценозов, приуроченных в среднем к глубинам 44—205 м: *Ophiura sarsi*, *Stenodiscus crispatus*, *Astarte multicostata*, *Macoma calcarea*, *Trochostoma* sp., *Molpadiidae*, *Astarte alascensis*, *Laqueus californicus*, *Leiophtilum gurneyi* (?), *Modiolus modiolus difficilis*, *Ophiopholis aculeata*, *Venericardia crebricostata* + *Macoma calcarea* + *Echinarachnius parma*, *Venericardia ventricosa* + *Astarte alascensis*, *Rictocyma esquimalti*, *Cardium funcanum*, *Leda fossa*, *Pododesmus macrochisma*, *Limopsis aquitanica*, *Echinarachnius parma*, *Gollingia margaritacea*, *Laonice cirrata*, *Celleporidae*, *Acila castrensis*, *Ampelisca eoa*, *Tellinula salmonea*, *Chiridota* типа *ochotensis*.

Все эти биоценозы развиты на шельфе и не отмечены глубже 244 м. К батигальным относятся 11 ниже перечисленных биоценозов, приуроченных к зоне материкового склона (средние глубины от 235 м до 1182 м — предельная глубина, на которой брались пробы): *Amphioplus macraspis*, *Amphioplus* sp., *Spongia*, *Ophiophthalmus cataleimnoides*, *Ophiophthalmus normani*, *Amphiophiura ponderosa*, *Brisaster latifrons*, *Asychis similis* + *Macoma calcarea*, *Amphiura carchara* + *Leda pernula* (?), *Axiothella catenata* *Crucigera irregularis*.

Таблица 1

## Биоценозы, встреченные на одной станции

Биоценозы	Номер станции	Глубина, м	Грунт	Общая биомасса биоценоза, г/м <sup>2</sup>	Доля руководящего вида в % от общей биомассы
<i>Ophiophthalmus normani</i>	1129	1143	Песчанисто-илистый, илисто-песчаный	7,4	20
<i>Ophiopholis aculeata</i>	1151	83	Илисто-песчаный с гравием и галькой	987,8	96
<i>Venericardia crebricostata</i> + <i>M. calcarea</i> + <i>Echinarachnius parma</i>	1002	89	Песок	23,8	27
<i>Venericardia ventricosa</i> + <i>A. alascensis</i>	1122	102	Песок, ракушка, галька	42,8	20 16 25 19
<i>Rictocyra esquamalti</i>	1125	81	Песок, ракушка, галька, гравий	131,8	45
<i>Amphiophiura ponderosa</i> + <i>Brisaster latifrons</i>	1114	502	Илистый песок, гравий, галька	75,4	52 25
<i>Cardium funcanum</i>	1149	62	Ракушка, галька, гравий	14,5	29
<i>Leda fossa</i>	1148	143	Песчанистый ил	3,3	16
<i>Pododesmus macrochisma</i>	1172	54	Скала, ракушка	133,3	74
<i>Limopsis aquitanica</i>	1150	136	Илистый песок, галька, гравий	208,6	72
<i>Echinarachnius parma</i>	1174	102	Песок	92	97
<i>Golfingia margaritacea</i>	1042	205	Песок, гравий, галька	14,7	46
<i>Laonice cirrata</i>	1043	100	Илистый песок, гравий, галька	6	30
<i>Celleporidae</i> g. sp.	1037	92	Вулканический туф, песок, галька	80,6	82
<i>Acila castrensis</i> + <i>Pandora bilirata</i>	1045	113	Песок	15	20 13
<i>Asychis similis</i> + <i>M. calcarea</i>	1039	1030	Песчаный ил, гравий, песок	4,4	57 5
<i>Ampelisca eoa</i>	1003	183	Илистый песок, гравий, галька	31	35
<i>Amphiura carchara</i> + <i>Leda pernula</i> (?)	1004	1182	Глина, галька	4	19 14
<i>Brisaster latifrons</i>	1075	250	Ил	48,0	67
<i>Tellinula salmonea</i>	1155	52	Песок	5,7	44
<i>Axiothella catenata</i>	1142	300	Илистый песок	17,9	24
<i>Crucigera irregularis</i>	1127	235	Песок, камни	6,0	60
<i>Chiridota</i> типа <i>ochotensis</i>	1154	176	Илистый песок, галька, гравий	32,5	25

Благодаря работам А. П. Кузнецова (1963) и А. А. Нейман (1963) можно отметить несколько биоценозов, общих для Курило-Камчатского мелководья, восточной части Берингова моря и мелководья зал. Аляска. Из 37 биоценозов зал. Аляска 10 известны также и на востоке Берингова моря: *M. calcarea*, *O. sarsi*, *E. parma*, *Spongia*, *V. crebricostata*, *Ch. ochotensis*, *L. cirrata*, *B. latifrons*, *G. margaritacea* и *O. portmani*. Следующие 8 биоценозов — общие для зал. Аляска и мелководья Восточной Камчатки и Северных Курильских о-вов: *Modiolus modiolus*, *E. parma*, *A. alascensis*, *M. calcarea*, *O. sarsi*, *O. aculeata*, *B. latifrons* и *A. castrensis* (биоценозы перечисляются по первой руководящей форме). И 4 биоценоза являются общими для восточной части Берингова моря и побережья Восточной Камчатки, а также и для зал. Аляска: *O. sarsi*, *M. calcarea*, *E. parma* и *B. latifrons*. А. А. Нейман (1963) отмечает, что в восточной части Берингова моря наблюдается некоторый подъем на меньшие глубины и увеличение биомассы руководящих видов биоценозов *O. sarsi* и *M. calcarea* по сравнению с западной частью моря. В зал. Аляска эти биоценозы снова опускаются почти на те же глубины, что и на востоке Камчатки. Однако биоценоз *M. calcarea* опускается в зал. Аляска на меньшую глубину (86—158 м против 100—200 м); биоценоз *O. sarsi* обитает в более широких пределах глубин (46—225 м против 70—200 м). Биомасса *O. sarsi* в биоценозе составляет в зал. Аляска в среднем до 20,8 г/м<sup>2</sup> против 54,2 г/м<sup>2</sup> у Восточной Камчатки. Биомасса *M. calcarea* в биоценозе при переходе из восточной части Берингова моря в зал. Аляска снижается от 70 до 37,3 г/м<sup>2</sup>, уменьшаясь лишь на 10,2 г/м<sup>2</sup> по сравнению с биомассой (47,5 г/м<sup>2</sup>) у Восточной Камчатки.

Сравнивая распространение и биомассу биоценозов общих для мелководий Северных Курил и Восточной Камчатки и для зал. Аляска, можно отметить, что биомассы этих биоценозов, за исключением *O. aculeata*, в зал. Аляска меньше приблизительно в 3—4 раза. Распространены биоценозы в общем на одних и тех же глубинах, кроме биоценозов *O. aculeata* и *A. castrensis*. У восточной Камчатки и Северных Курильских о-вов эти биоценозы являются батинальными. Биоценоз *O. aculeata* распространен от 130 до 350—400 м, *A. castrensis* от 600 до 900—1000 м. В зал. Аляска эти биоценозы отмечены в сублиторали на глубине 83 и 113 м при более высоких температурах (летом 6,1—6,6°С) и при соленостях 32,7—33,9‰, тогда как в Курило-Камчатском районе они приурочены к более холодным (2—4°С) водам с высокой океанической соленостью. Вообще почти все биоценозы, встречающиеся в Курило-Камчатском районе и в зал. Аляска, в последнем встречаются при более высокой температуре и меньшей солености.

Поскольку здесь были приведены только летние температуры (за август—сентябрь), то можно предположить, что они являются верхним пределом колебаний температуры. Зимой придонные воды (до 150 м) охлаждаются примерно до 4—5°С (Плахотник, 1964), а в отдельных мелководных районах и меньше.

При сравнении количественного развития и вертикального распространения биоценозов, общих для востока Берингова моря и зал. Аляска, видно (табл. 2), что общие биомассы этих биоценозов при переходе из Берингова моря в зал. Аляска значительно уменьшаются; биоценозы фильтраторов и собирающих вследствие геосинклиналиного строения шельфа и более интенсивных в процессе перемешивания в зал. Аляска опускаются в среднем на большую глубину, тогда как биоценозы глобальных отмечены в заливе на меньшей глубине (часто на шельфе).



Средние биомассы и вертикальное распространение одних и тех же биоценозов в восточной части Берингова моря (по Нейман, 1963) и в заливе Аляска

Биоценозы	Средняя биомасса, г/м <sup>2</sup>		Глубина, м		Принадлежность биоценоза к трофической зоне
	Берингово море	зал. Аляска	Берингово море	зал. Аляска	
<i>M. calcarea</i>	214	38,6	40—100	86—158	С
<i>O. sarsi</i>	76	62,6	35—135	46—225	С
<i>E. parma</i>	42	92	25—60	102	Ф
<i>V. crebricostata</i>	42	23,8	21—90	79	Ф
<i>L. cirrata</i>	14	5,8	160—600	200	С
<i>O. normani</i>	?	7,4	350*	1143	С
<i>Ch. ochotensis</i>	45	32,5	110—460	176	Г
<i>B. latifrons</i>	98	48	450—500	250	Г
<i>G. margaritacea</i>	92	14,7	100—245	205	Г

\* Сведения о глубине распространения биоценоза *O. normani* взяты из работы Б. Г. Иванова (1964).

Примечание. С — собирающие; Ф — фильтраторы, Г — глотающие.

#### ТРОФИЧЕСКАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ ДОННОЙ ФАУНЫ МЕЛКОВОДЬЯ ЗАЛ. АЛЯСКИ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОМАССЫ

Исследование трофической зональности в океане было начато М. Н. Соколовой (1956, 1960) на примере глубоководной фауны. Еще раньше Е. П. Турпаева (1949, 1953, 1954) показала зависимость распределения биоценозов разного типа (по преобладающей в них трофической группировке) от характера грунта. Изучением основных закономерностей распределения трофических группировок в морях занимались А. И. Савилов (1957, 1961), А. П. Кузнецов (1963), А. А. Нейман (1961, 1963), В. В. Шевцов (1964 а, б) и др.

Для классификации животных по способу питания мы приняли схему М. Н. Соколовой. Выделены трофические группировки: неподвижные фильтраторы (или сестонофаги «Б» по Турпаевой), подвижные (и малоподвижные) фильтраторы (или сестонофаги — «А»), собирающие детритофаги и глотающие детритофаги или грунтоеды. Хищники и трупоеды в дночерпатель попадают не полностью и их распределение здесь не рассматривается. Данные о способах питания животных получены из работ: Лотси (Lotcy, 1895), Джонстона (Johnston, 1899), Раушенплатта (Rauschenplatt, 1901), Эйхельбаума (Eichelbaum, 1910), Петерсена и Бойсен-Йенсена (Petersen and Boysen-Jensen, 1911), Ортона (Orton, 1912, 1914), Блевгада (Blegvad, 1914), Келлога (Kellog, 1915), Йонга (Yong, 1928, 1952, 1953), Ханта (Hunt, 1925), Брандта (Brandt, 1927), Турпаевой (1948, 1949, 1953), Аллена (Allen, 1953), Соколовой (1957 а, б, 1958), Дельса (Dales, 1955), Соколовой и Кузнецова (1960), Кузнецова и Соколовой (1961).

В зал. Аляска отмечена зависимость вертикального распределения биоценозов от характера питания руководящих видов.

В пределах сублиторали самый верхний ярус (глубины 44\*—92 м, средняя — 72 м) занимают биоценозы неподвижных фильтраторов: *Laqueus californicus*, *Leioptilum gurneyi* (?), *Pododesmus macrochisma*,

\* Минимально исследованная глубина.

*Ophiopholis aculeata*, Celleporidae. Исключение представляет биоценоз *Modiolus modiolus difficilis*, опускающийся в проливе Унимак до 166 м. Биоценозы неподвижных фильтраторов, за исключением биоценоза *L. gigueyi*, распространены в местах развития наиболее грубых галечно-гравийно-ракушечных слегка заиленных или слабо-песчаных осадков, или в местах выхода скалистого дна, характеризующихся, по-видимому, самым низким содержанием органического углерода. Хотя прямых данных о процентном содержании органического углерода в этих осадках залива нет, Д. Е. Гершанович (1964 б) отмечает прямую пропорциональную связь накопления органического углерода с накоплением мелкозернистой фракции осадков. Средние биомассы биоценозов неподвижных фильтраторов колеблются от 80,6 до 987,8 г/м<sup>2</sup> (наивысшие в исследованном районе).

На глубинах от 62 до 157 м (в среднем до 93 м) опускаются биоценозы подвижных фильтраторов или сестонофагов «А»: *Astarte multicosata*, *A. alascensis*, *Rictocuma esquimalti*, *Venericardia crebricostata* + *Macoma calcarea* + *Echinarachnius parma*, *V. ventricosa* + *A. alascensis*, *Cardium funcanum*, *E. parma*, *Limopsis acuitanica*. Только биоценоз *Ampelisca* опускается до 183 м в районе, прилежащем к проливу Унимак.

Биоценозы подвижных сестонофагов, занимающие большие глубины, по сравнению с биоценозами неподвижных фильтраторов обитают, по-видимому, в условиях меньшей подвижности придонных вод. Осадки здесь также представлены в основном крупнозернистой фракцией (галька, гравий, ракуша), но с большим участием песчаных и глинисто-песчаных отложений (Гершанович, 1964 а). Содержание органического углерода в осадках здесь также невелико. Средние биомассы биоценозов от 14,5 до 208,5 г/м<sup>2</sup>.

Средние горизонты сублиторали, приходящиеся на выположенные участки шельфа со спокойным рельефом и покрытые в основном мелкозернистыми песчаными и заиленными пылевато-песчаными отложениями, занимают на глубине от 52 до 158 м (в среднем на 111 м) в основном биоценозы собирающих детрит моллюсков. Эти биоценозы: *M. calcarea*, *Leda fossa*, *Acila castrensis* + *Pandora bilirata* и *Tellinula salmonea*. Содержание органического углерода в осадках в зоне развития этих биоценозов колеблется в среднем от 0,39 до 0,50% от сухого веса осадка (Гершанович, 1964 б). Средние биомассы биоценозов составляют от 3,9 до 38,6 г/м<sup>2</sup>.

Биоценоз собирающего детритофага *Ophiura satzi* опускается еще ниже и приурочен к средней глубине 136 м, но распространен на шельфе от 46 до 225 м примерно так же, как и на мелководье восточного берега Камчатки. В отличие от биоценозов собирающих моллюсков он распространен на самых различных грунтах от илистого до скалистого с гравием и галькой, но преимущественно встречается на илистом песке и песчаном иле с примесью гравия и гальки. Содержание органического углерода в илистом песке и песчаном иле составляет в среднем 0,50—0,51% (Гершанович, 1964 б). Биомасса биоценоза составляет в среднем 62,5 г/м<sup>2</sup> (от 12,5 до 148 г/м<sup>2</sup>).

Самые нижние горизонты сублиторали (и внешнего края шельфа) занимают биоценозы группы глотающих детритофагов: *Ctenodiscus crispatus*, *Trochostoma* sp., *Molpadiidae*, *Golfingia margaritacea* и *Chiridota* типа *ochotensis*. В среднем они приурочены к горизонту 181 м и распространены по вертикали от 100 до 244 м. Характерными осадками ареала биоценозов этой группы являются тонкие осадки от мелкозернистого песка и песчаного ила до ледниково-морских отложений

типа ила и глинистого ила с незначительной примесью крупнозернистого галечно-гравийного материала и с относительно высоким содержанием органического углерода, в среднем от 0,50% для песчанистого ила до 0,80—0,90 для ила и глинистого ила. Средние биомассы биоценозов от 14,6 до 111,7 г/м<sup>2</sup>. Следует отметить, что наибольшие средние биомассы биоценозов грунтоедов (до 64,8—111,7 г/м<sup>2</sup>) встречаются на севере залива, где содержание органического углерода в осадках типа глинистого ила достигает наиболее высоких на шельфе значений — до 1,47% (Гершанович, Котенев, Новиков, 1964; Гершанович, 1964 б).

Биоценозы верхних горизонтов батиаля по трофическому принципу объединяются лишь в 3 группировки: биоценозы неподвижных сестонофагов и собирающих и глотающих детритофагов.

Наиболее широко распространенная на батиаля трофическая группировка собирающих детритофагов представлена только биоценозами офиур, располагающимися сверху вниз в следующем порядке: *Amphioplus macrasis* (глубина от 160 до 517 м, средняя — 377 м), *Amphiophiura ponderosa* (глубина 502 м), *Ophiophthalmus cataleimnoides* (от 290 до 910 м, средняя — 600 м), *Amphioplus* sp. (870 м), *O. portmani* (1143 м) и *Amphiura carchara* (1182 м). Биоценозы офиур приурочены к илистому песку и песчанистому илу с примесью гальки и гравия. Биомассы меняются от 4 до 75,4 г/м<sup>2</sup>. Средняя глубина распространения — 527 м.

Зону неподвижных сестонофагов в батиаля составляют лишь два биоценоза: *Crucigera irregularis* и *Spongia*. Биоценоз *Spongia* отмечен также на вершинах трех (из четырех исследованных) подводных вулканов. Биоценозы неподвижных фильтраторов встречаются лишь отдельными пятнами на северо-западе и востоке залива на илисто-песчаных и песчаных с гравием, галькой и камнями грунтах. Средняя глубина распространения — 425 м.

Биоценозы детритофагов, заглатывающих грунт целиком, *Brisaster latifrons*, *Asychis similis* и *Axiothella* встречены всего лишь на трех станциях на дне подводных долин, пересекающих материковый склон по нормали и выходящих своими вершинами на шельф. Дно этих долин обычно занято более тонкими илисто-песчаными, песчанисто-илистыми и илистыми осадками с редкими вкраплениями обломков коренной породы. Биомассы биоценозов колеблются на батиаля от 4,4 до 48 г/м<sup>2</sup>, составляя в среднем 23,4 г/м<sup>2</sup>.

В литературе встречаются разноречивые сведения о приуроченности биоценозов с преобладанием группировки глотающих детритофагов к определенному типу грунта. Так, Е. П. Турпаева (1954) и А. А. Нейман (1963) указывают, что биоценозы типа «глотающий» по сравнению с биоценозами типа «собирающий» приурочены к несколько более грубым грунтам в зоне слабого осадконакопления, тогда как у А. И. Савилова (1961) в Охотском море зона безвыборочно заглатывающих грунт развита в основном на пологих равнинах глубоководных районов, покрытых тонкими диатомовыми илами с высоким содержанием органического углерода (до 2%). Приуроченность глотающих к мягким алевритовым и алевритово-глинистым осадкам средней части склона наблюдается также в Кроноцком заливе и у Северных Курильских о-вов с охотоморской стороны (Кузнецов, 1963). По данным В. В. Шевцова (1964 б), группировка глотающих в зал. Аляска также преобладает на более тонких илистых осадках, чем группировка собирающих детритофагов. В. В. Шевцов, однако, считает, что содержание органического углерода в осадках в зоне преобладания глотающих меньше, чем в зоне собирающих. С этим трудно согласиться, так как имеются косвен-

ные данные о наибольшем содержании органического углерода именно в тонких осадках типа глинистого ила, к которым приурочена группировка глотающих (табл. 3).

Наиболее высокое содержание  $C_{орг}$  в зоне глотающих отмечают также А. И. Савилов (1961) и А. П. Кузнецов (1963). Интересно отметить, что во всех районах, где глотающие в своем распределении связаны с более тонкими осадками, они представлены сходными биоценозами иглокожих. Как правило, эти биоценозы: *C. crispatus*, *B. latifrons*, *Molpadiidae* в том числе и *Trochostoma* sp., *Chiridota*, *G. margaritacea*. Наоборот, на мелководье востока Берингова моря группировка глотающих, которая встречается здесь на более грубых грунтах, представлена в основном биоценозами полихет: *Scoloplos armiger*, *Sternaspis scutata*, *Travisia forbesii*, *Maldane sarsi*, *Axiothella catenata*, *Praxilella gracilis* и в значительно меньшей степени глотающими иглокожими.

В некоторых биоценозах, особенно широко распространенных в зал. Аляска, образуются как бы варианты основного биоценоза [Кузнецов (1963) называет такие варианты группировками биоценоза]. Таковы варианты биоценозов *O. sarsi*, *C. crispatus*, *Trochostoma* sp. Характерно, что в образовании различных вариантов биоценозов участвуют одни и те же виды из числа примерно 36—37 руководящих видов, что позволяет предполагать не резкую смену биоценозов при изменении абиотических условий, а существование каких-то переходных или промежуточных типов биоценозов. В пользу этого свидетельствует и обычная приуроченность разновидностей биоценозов к осадкам смешанного состава. Обычно руководящими видами таких переходных вариантов являются виды, относящиеся к разным трофическим группировкам, например в биоценозах: *O. sarsi* + *A. multicostata*, *O. sarsi* + *G. margaritacea*, *Trochostoma* sp. + *O. sarsi*. Но в отдельных случаях известны исключения из этого правила. Так, например, биоценоз *C. crispatus* представлен на некоторых станциях вариантом *C. crispatus* + *Trochostoma* sp.; биоценоз *Trochostoma* sp. также дает вариант *Trochostoma* sp. + *C. crispatus*. Однако в результате непосредственных наблюдений при сборе материала оказалось, что грунтоед *C. crispatus* живет на поверхности грунта (или в верхнем слое), тогда как голотурия *Trochostoma* sp., также питающаяся грунтом, обитает в его толще. Все это хорошо согласуется с выводом Я. А. Бирштейна о том, что виды, доминирующие в сообществе, в наименьшей степени биологически связаны между собой, или, иначе говоря, занимают разные экологические ниши. Это не противоречит также выводам Е. П. Турпаевой (1949), В. П. Воробьева (1949), В. С. Ивлева (1954), А. А. Нейман (1963) и А. П. Кузнецова (1963). А. А. Нейман отмечает, что доминирующие виды в биоценозе *M. calcaea* принадлежат к одной трофической группировке и объясняет это более тонкими различиями в питании этих видов. А. П. Кузнецов ставит в зависимость от количества и объемов экологических ниш степень доминирования тех или иных видов. В этом отношении для зал. Аляска можно отметить, что наибольшая степень доминирования руководящих видов наблюдается часто в биоценозах иглокожих: *O. sarsi*, *C. crispatus*, *Molpadiidae*, *E. parva* и приходится в основном на места с наиболее монотонным составом грунта. Для биоценоза *O. sarsi* это, например, песок; для *C. crispatus* и *Molpadiidae* — серый ил.

Несмотря на довольно строгую, как было показано выше, приуроченность трофических зон к определенным горизонтам, по всему заливу эти зоны распространены далеко не равномерно благодаря очень сильной расчлененности шельфа и материкового склона и очень сильным различиям в распределении пищевого материала в отдельных частях

Зависимость распределения трофических группировок бентоса от характера грунта

Грунт	Содержание С органиче- ского в осад- ках, % (по Гершановичу)	Фильтраторы				Детритофаги				Плотоядные		Общая биомасса, г/м <sup>2</sup>	Число станций
		неподвижные		подвижные		собирающие		глотающие		г/м <sup>2</sup>	%		
		г/м <sup>2</sup>	%	г/м <sup>2</sup>	%	г/м <sup>2</sup>	%	г/м <sup>2</sup>	%				
Ил . . . . .	0,80	0,66	1,0	1,27	2,0	11,16	17,7	41,90	66,4	8,15	12,9	63,14	12
Песчанистый ил . . . . .	0,50	0,19	0,3	2,65	4,57	11,51	19,9	39,54	68,3	4,03	6,96	57,92	10
Илистый песок . . . . .	0,51	12,88	32,5	1,08	2,72	15,55	39,6	5,75	14,4	4,54	11,4	39,80	11
Песок . . . . .	0,39	0,64	1,3	19,13	40,1	20,26	42,5	0,51	1,12	7,17	15,0	47,71	9
Ил с примесью гальки и гравия . . . . .	—	7,09	17,0	7,09	17,0	15,05	36,2	5,71	13,7	6,66	16,0	41,60	7
Песчанистый ил, гравий, галька . . . . .	—	32,36	46,0	4,62	6,55	17,99	25,6	13,53	19,3	1,88	2,67	70,38	6
Илистый песок, гравий, галька . . . . .	—	62,69	52,2	18,76	15,6	22,27	18,5	4,16	3,46	12,35	10,2	120,23	20
Галька, гравий, песок, камни, ракуша . . . . .	—	15,82	31,7	9,55	19,0	12,22	24,5	1,35	2,70	11,00	22,1	49,94	14
Скала . . . . .	—	470,30	91,0	4,78	0,923	11,90	2,3	0,04	0,007	30,27	5,85	517,29	3

залива. Очень пестрое распределение трофических зон в зал. Аляска отмечал и В. В. Шевцов (1964 а, б), который исследовал трофическую зональность в северо-западной части, от пролива Унимак до зал. Якутат в 1960—1961 гг. Он отметил, что в зал. Аляска хорошо выражена трофическая зональность в распределении донной фауны и ее зависимость от морфологии шельфа и распределения донных отложений. По развитию трофических группировок В. В. Шевцов делит шельф зал. Аляска на 2 области, отмечая, что восточнее о-ва Кадьяк в северной области залива биомасса бентоса резко падает за счет почти полного выпадения группировки сидячих сестонофагов, достигающей значительной биомассы лишь в западной области, и приходится в основном на детритофагов, особенно глотающих.

Выше уже отмечалось, что при составлении схемы распределения трофических зон в зал. Аляска (рис. 3) были использованы и материалы В. В. Шевцова. Общая картина распределения трофических зон на северо-западе залива осталась почти такой же, как у В. В. Шевцова, за исключением отдельных дополнений и исправлений на основании новых данных. Так, гораздо обширнее оказалась зона преобладания глотающих детритофагов на севере залива, отдельные участки ее отмечены и юго-восточнее п-ва Кенай и в подводной долине, пересекающей банку Альбатросс. Юго-восточнее о-ва Афогнак на обширном плато, поднимающемся на шельфе между банкой Альбатросс и банкой Портлок, обнаружен значительный участок с преимущественным развитием подвижных сестонофагов *Astarte alascensis*, *Rictocuma esquimalti*, *Venericardia ventricosa*, *Cardium funcanum*, *Rictocuma zenkevitchi* и пр. Несколько большей оказалась площадь, занятая неподвижными сестонофагами мягкого грунта *Leioptilum gurneyi* (?), близ устья Копперривер и т. д. Восточнее района зал. Якутат — о-ва Королевы Шарлотты большая площадь занята зоной преобладающего развития собирающих. Лишь недалеко от зал. Якутат и Драй-бей и у входа в пролив Диксон-Энтранс встречаются районы, занятые зоной глотающих детритофагов. Зоны преобладания неподвижных и подвижных сестонофагов встречаются близ о-ва Принца Уэльского и о-ва Грейэм (см. рис. 3). К сожалению, неисследованными остались районы вдоль о-вов Чичагова и Баранова и вдоль о-вов Королевы Шарлотты. Фауна вершин подводных возвышенностей Сарвеор, Уэлкера, Бови и Делвуд-Хилл представлена биоценозами неподвижных фильтраторов *Spongia* и *Celleporidae*.

Наибольшую площадь на мелководье зал. Аляска занимает зона преобладающего развития собирающих детритофагов. Однако в образовании общей биомассы бентоса всего залива они играют не главную роль. Так, на шельфе на севере залива (табл. 4) они достигают в среднем биомассы  $24,1 \text{ г/м}^2$ , составляя  $37,4\%$  от общей биомассы. У В. В. Шевцова эта цифра занижена, так как он объединил вместе данные по шельфу и материковому склону. Наивысшее значение общей биомассы бентоса в зоне собирающих на севере залива —  $147,9 \text{ г/м}^2$  (рис. 4). На востоке залива (на шельфе) средняя их биомасса равна  $9,9 \text{ г/м}^2$ , что составляет  $42,7\%$  от общей биомассы. Наибольшая биомасса бентоса в этой зоне —  $84 \text{ г/м}^2$ . На западном шельфе собирающие детритофаги играют весьма незначительную роль в общей биомассе бентоса — всего  $8,4\%$ , однако средняя их биомасса остается относительно высокой —  $15,1 \text{ г/м}^2$ . Наибольшая общая биомасса в зоне собирающих здесь составляет  $109,2 \text{ г/м}^2$ .

Довольно значительная доля общей биомассы приходится на группировку собирающих детритофагов на западе и востоке верхних гори-

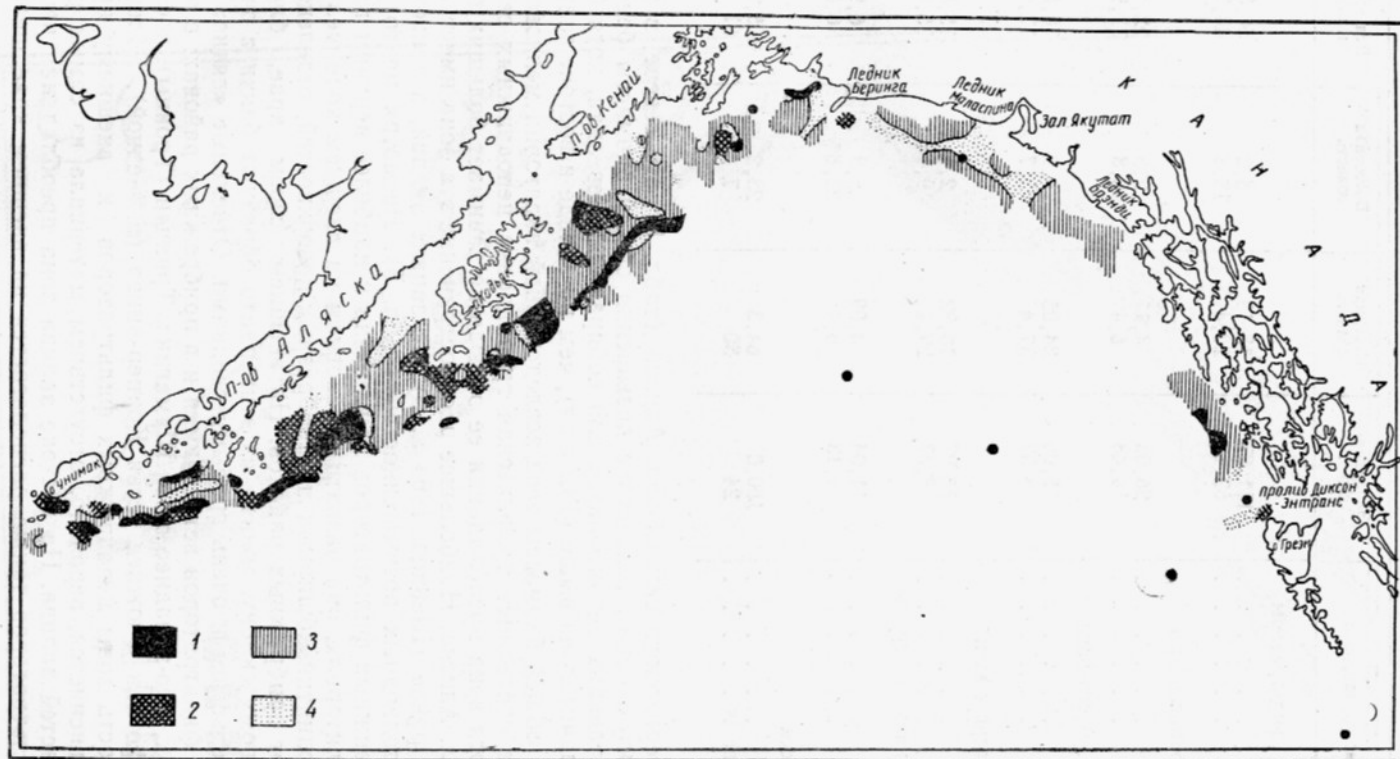


Рис. 3. Схема распределения трофических зон в зал. Аляска:

1 — неподвижные фильтраторы; 2 — подвижные фильтраторы; 3 — собирающие детритофаги; 4 — глотающие детритофаги.

Распределение биомассы трофических группировок бентоса на шельфе зал. Аляска  
(в г/м<sup>2</sup> и в % от общей биомассы)

Трофические группировки	Западная область	Северная область	Восточная область	Вся зона шельфа
Неподвижные фильтраторы				
г/м <sup>2</sup> . . . . .	111,87	13,13	3,2	50,84
% . . . . .	62,15	20,4	13,8	48,37
Подвижные фильтраторы				
г/м <sup>2</sup> . . . . .	26,06	4,11	2,5	12,57
% . . . . .	14,48	6,4	10,8	11,96
Собирающие детритофаги				
г/м <sup>2</sup> . . . . .	15,06	24,05	9,9	18,89
% . . . . .	8,37	37,4	42,7	17,97
Глоતાющие детритофаги				
г/м <sup>2</sup> . . . . .	15,97	18,92	2,1	15,83
% . . . . .	8,87	29,4	9,1	15,06
Прочие (хищники и труподы)				
г/м <sup>2</sup> . . . . .	11,04	4,09	5,3	6,97
% . . . . .	6,13	6,4	22,8	6,63
Общая биомасса				
г/м <sup>2</sup> . . . . .	180,0	64,3	23,2	105,1
Число станций . . . . .	24	30	7	61

зонтов материкового склона зал. Аляска (табл. 5). На севере, в зоне материкового склона, вследствие повышения общей биомассы бентоса за счет глотающих детритофагов для собирающих невелика, хотя биомасса их значительно выше (13,7 г/м<sup>2</sup>), чем на западе и востоке залива.

Основу общей биомассы всей исследованной акватории мелководья зал. Аляска составляет трофическая группировка неподвижных сестонофагов, хотя зона преобладания ее отнюдь не занимает больших площадей в зал. Аляска. Наибольшее распространение эта зона имеет, как отмечалось ранее (Шевцов, 1964 а, б), на западе залива, а также на вершинах подводных возвышенностей (табл. 6). Несмотря на то что зона неподвижных фильтраторов приурочена к наиболее верхним горизонтам сублиторали, она развита в основном на внешнем крае шельфа в местах поднятий обширных платообразных поверхностей, отделенных долинами от прибрежных районов. На внешнем своем крае, ближе к материковому склону, многие из этих плато образуют банки с очень сложным рельефом и очень грубыми осадками. Отдельные «пятна» неподвижных фильтраторов встречаются и в прибрежных районах: в проливе Унимак, юго-западнее о-вов Шумагина, Тринити (Троицы), восточнее о-ва Афогнак и южнее устья Коппер-ривер (р. Медной). Большая приуроченность зоны неподвижных фильтраторов к внешнему краю шельфа объясняется, вероятно, отсутствием материала из самых прибрежных частей залива. На востоке залива зона преобладания неподвижных фильтраторов также располагается на внешнем крае шельфа (см. рис. 3).

Зона преобладания группировки подвижных сестонофагов также распространена в основном на западе залива и приурочена к тем же



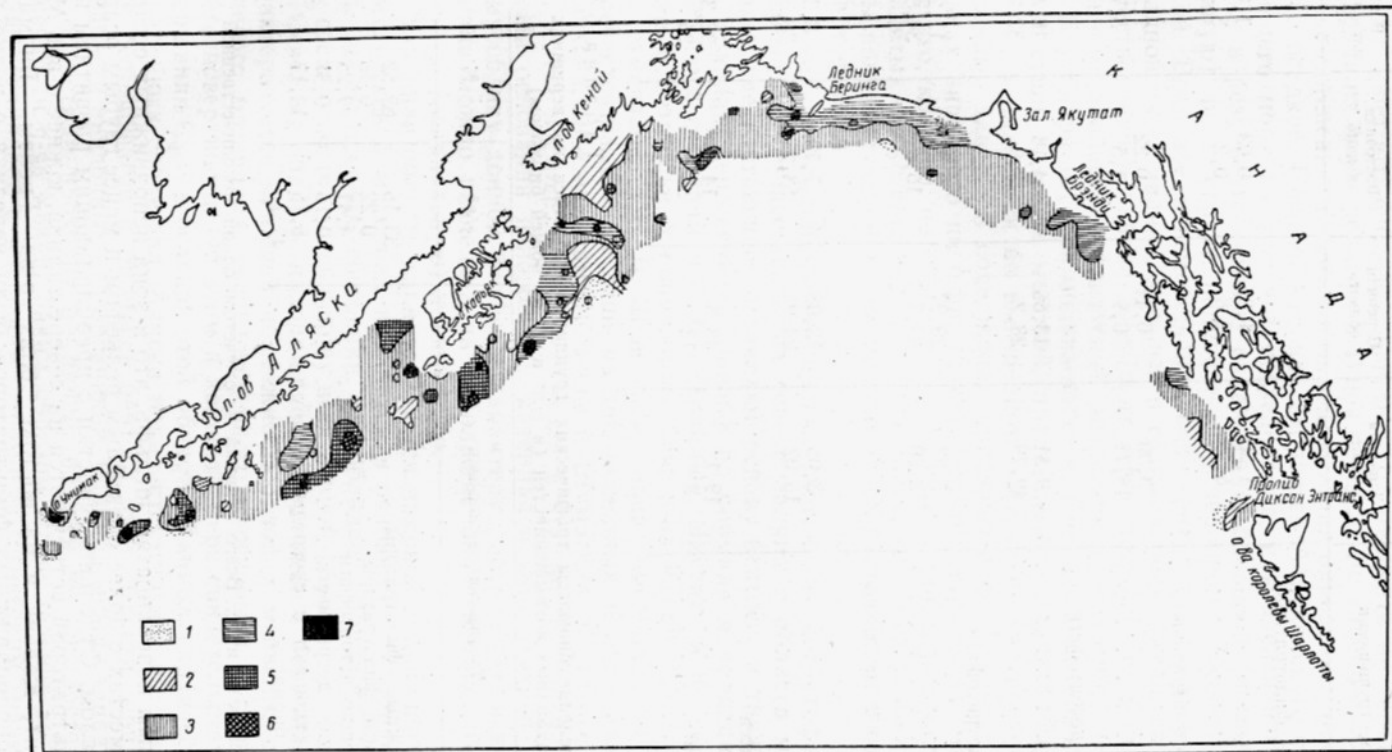


Рис. 4. Схема распределения общей биомассы бентоса зал. Аляска, г/м<sup>2</sup>:  
 1 — < 5; 2 — 5—10; 3 — 10—50; 4 — 50—100; 5 — 100—250; 6 — 250—500; 7 — > 500.

Таблица 5

Распределение биомассы трофических группировок бентоса на материковом склоне верхних горизонтов зал. Аляска (в г/м<sup>2</sup> и % от общей биомассы)

Трофические группировки	Западная область	Северная область	Восточная область	Вся зона материкового склона
Неподвижные фильтраторы				
г/м <sup>2</sup> . . . . .	1,20	1,35	0,03	1,04
% . . . . .	6,28	2,8	0,2	3,22
Подвижные фильтраторы				
г/м <sup>2</sup> . . . . .	3,00	0,44	0,22	1,22
% . . . . .	15,71	0,9	1,5	3,78
Собирающие детритофаги				
г/м <sup>2</sup> . . . . .	9,51	13,66	4,18	10,43
% . . . . .	49,79	28,2	28,9	32,29
Гложающие детритофаги				
г/м <sup>2</sup> . . . . .	2,33	20,97	2,31	11,27
% . . . . .	12,20	43,2	16,0	34,89
Прочие (хищники и трупоеды)				
г/м <sup>2</sup> . . . . .	3,06	12,08	7,73	8,34
% . . . . .	16,02	24,9	53,2	25,82
Общая биомасса				
г/м <sup>2</sup> . . . . .	19,1	48,5	14,5	32,3
Число станций . . . . .	8	12	5	25

Таблица 6

Распределение биомассы трофических группировок бентоса на вершинах подводных возвышенностей (в г/м<sup>2</sup> и % от общей биомассы)

Трофические группировки	г/м <sup>2</sup>	%
Неподвижные фильтраторы . . . . .	33,16	69,52
Подвижные фильтраторы . . . . .	0,22	0,46
Собирающие детритофаги . . . . .	4,41	9,25
Гложающие детритофаги . . . . .	0,15	0,31
Прочие (хищники и трупоеды) . . . . .	6,76	14,17
Общая биомасса . . . . .	47,7	

Примечание. Всего станций 4, с учетом одной нечисленной пробы.

платообразным поверхностям шельфа, что и зона неподвижных сестонофагов, но в местах с более спокойным рельефом и менее грубым осадочным материалом. Отдельные участки с преобладающим развитием подвижных фильтраторов встречаются на севере залива, южнее о-вов Монтегю (Цукли), Кадьяк и на востоке близ о-ва Грейэм. Биомассы бентоса в зоне подвижных фильтраторов были невелики и редко превышали 100 г/м<sup>2</sup> (наибольшая — 208,6 г/м<sup>2</sup> и на долю подвижных фильтраторов приходилось 167,5 г/м<sup>2</sup>). В. Шевцов отмечал более высо-

кие биомассы подвижных сестонофагов. На банке Портлок им зарегистрирована биомасса подвижных фильтраторов до  $900 \text{ г/м}^2$  (40% от общей биомассы). Преобладание в бентосе западного мелководья зал. Аляска животных-фильтраторов можно объяснить не только наличием подходящих форм рельефа и типов осадков, но главным образом очень высокой степенью подвижности вод, которая определяет также и накопление осадков. Помимо высоких скоростей Аляскинского течения, проходящего мористее района исследования, и конвективного перемешивания в результате зимнего охлаждения, большую (а может быть и главную) роль играет волновое перемешивание, особенно сильное зимой. Волновое перемешивание вод — результат частых штормов в западной части залива, которые в свою очередь являются следствием существования в районе Алеутских о-вов постоянного минимума атмосферного давления — Алеутской депрессии (Плахотник, 1964).

Благодаря высокой подвижности вод пищевой материал, поступающий с суши, а также местный, производимый планктоном, не оседает на дно, а находится во взвешенном состоянии. Это подтверждают и косвенные данные о содержании органического углерода в грубых осадках западного шельфа, которое оказывается здесь минимальным (все это, конечно, не касается подводных долин, пересекающих шельф и занятых мелкозернистыми отложениями). В таких условиях фильтраторы получают явное преимущество перед глотающими и собирающими детритофагами.

Зона преобладания группировки глотающих детритофагов распространена преимущественно на севере залива в области материкового склона, где глотающие составляют основу бентоса, а также в подводных долинах, пересекающих шельф по нормали и подходящих своими вершинами к входам в бухты Драй-бей, Якутат и к устью Копперивер, и в отдельных понижениях близ п-ва Кенай. На западе залива, как отмечалось и В. В. Шевцовым, зона преобладания глотающих встречается на шельфе лишь на дне подводных долин у входа в пролив Шелихова, между о-вами Семиды и Шумагина, восточнее о-ва Санак и т. д. На востоке залива — у входа в пролив Диксон-Энтрэнс.

На основании изложенных материалов, зал. Аляска по трофическому облику донной фауны и характеру распределения пищевого материала можно разделить на 3 большие области (рис. 5): западную, северную (гляциальную) и восточную.

Западная область характеризуется высокой подвижностью вод, поэтому пищевой материал находится в основном в придонных слоях воды во взвешенном состоянии. Преобладает группировка фильтраторов, составляющих здесь основу всей донной фауны.

Северная область, находящаяся под влиянием береговых ледников, характеризуется меньшей подвижностью вод и меньшим содержанием пищевого материала, сосредоточенного в основном в самом грунте и на его поверхности. Об этом в какой-то мере свидетельствуют высокие содержания  $C_{\text{орг}}$  в осадках этой области. Данные о количестве взвесей в придонных слоях зал. Аляска пока отсутствуют, но незначительная доля сестонофагов в биомассе бентоса этой области свидетельствует о бедности придонных вод органикой. Граница между западной и северной областями проходит по линии, идущей на юго-восток от южной оконечности п-ва Кенай. Таким образом, наше деление зал. Аляска не вполне совпадает с новейшим геоморфологическим районированием (Гершанович, Котенев, Новиков, 1964).

Граница восточной области совпадает с геоморфологической границей восточных областей шельфа и материкового склона. По восточ-

ной области имеется мало данных, но иной характер осадков с меньшим содержанием  $C_{org}$  и сильные приливные течения позволяют считать ее обособленной от северной.

Общая биомасса бентоса в зал. Аляска (см. рис. 4) невелика и колеблется от нескольких граммов до  $1328,6 \text{ г/м}^2$  и более (Шевцов, 1964 б). Обычно она составляет несколько десятков  $\text{г/м}^2$ . На шельфе средняя биомасса бентоса равна  $105 \text{ г/м}^2$ , на материковом склоне — около  $32 \text{ г/м}^2$  (см. табл. 4 и 5). Наибольшие биомассы отмечены отдельными пятнами на северо-западе залива (более  $500 \text{ г/м}^2$ ) в проливе Уни-

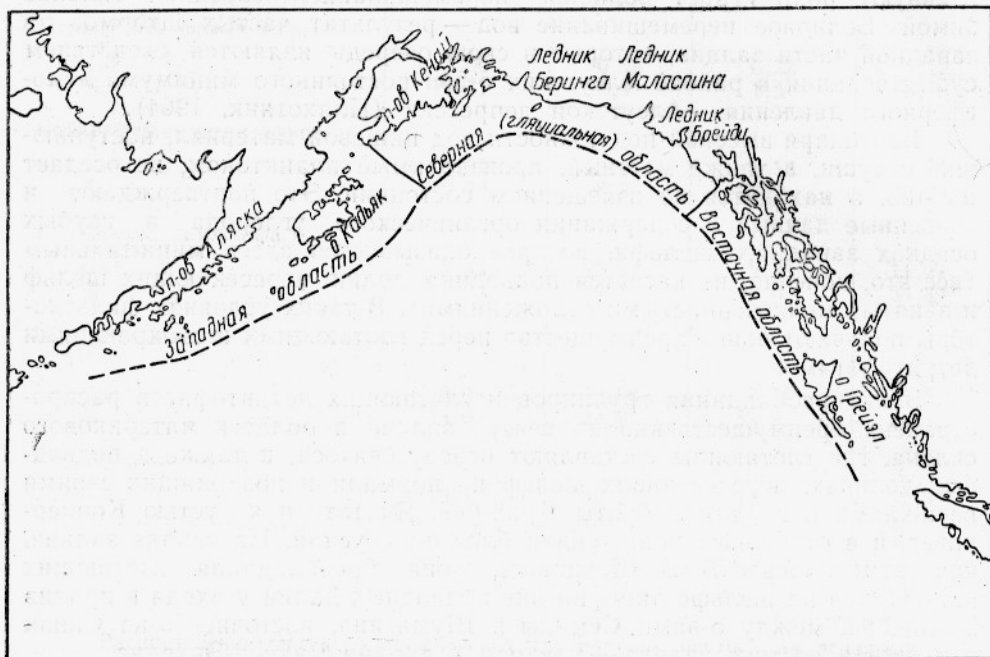


Рис. 5. Районирование мелководья зал. Аляска по трофическому облику донной фауны и распределению пищевого материала.

мак, южнее о-ва Санак, на банках у о-вов Тринити, на банках Альбатрос, Портлок и к западу от о-ва Каяк. Наименьшие биомассы встречаются на нижних участках материкового склона ( $5 \text{ г/м}^2$ ) и в глубоководных частях залива (около  $1 \text{ г/м}^2$ ) (Зенкевич и Филатова, 1960).

#### КРАТКАЯ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ МЕЛКОВОДЬЯ ЗАЛ. АЛЯСКИ

О зоогеографическом составе бентоса мелководья зал. Аляска имеется мало данных. Широтное положение залива позволяет полагать, что он населен в основном бореальными видами. Ряд авторов, занимавшихся изучением распространения видов, входящих в состав Американской фауны, относит зал. Аляска к Бореальной или, по другой терминологии, к Умеренной области. Так, Долл (Dall W. H., 1921), основываясь на распространении моллюсков, считает умеренной фауну, распространенную от летней границы льдов в Беринговом море до мыса Концепшен (Калифорния). В пределах умеренной он выделяет Алеутскую,

Орегонскую и Калифорнийскую фауны, не проводя между ними строгих границ.

Другие авторы (Андрияшев, 1939; Ушаков, 1955) касаются зоогеографической принадлежности только западных мелководий зал. Аляска. А. П. Андрияшев включает западную часть залива (до о-ва Афогнак в состав Алеутской (умереннобореальной) провинции Орегонской под-области Тихоокеанской [Бореальной (Умеренной)] области, проводя границу между Бореальной и Арктической областями по Берингову

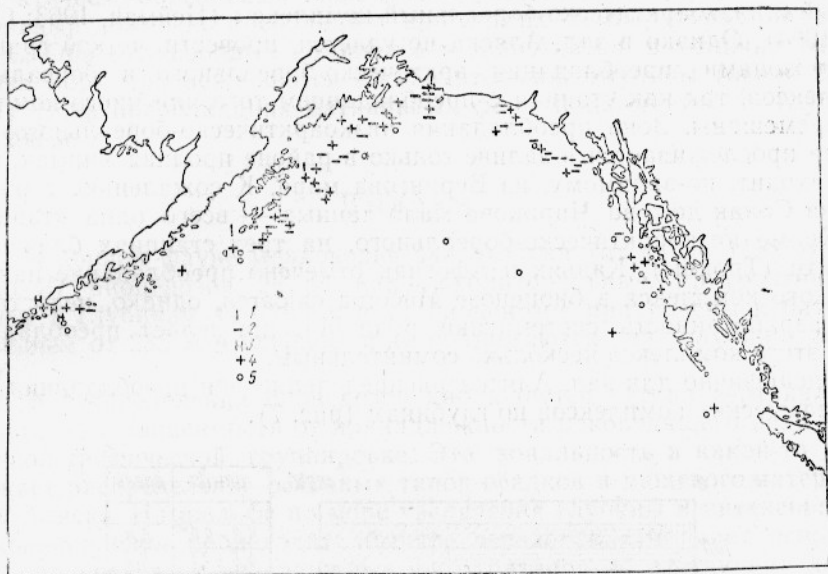


Рис. 6. Распределение зон преобладания животных разных комплексов: 1 — панарктический; 2 — арктическо-бореальный; 3 — низкоарктическо-бореальный; 4 — бореальный; 5 — баттальный.

проливу. Подобных взглядов придерживается и П. В. Ушаков. А. Н. Голиков (1963), анализировавший распространение видов рода *Neptunea*, включает зал. Аляска вместе с востоком Берингова моря в состав Алеутской умереннобореальной провинции (А. Голиков выделяет в Бореальной области Пацифики только 2 провинции — умеренную и южную), считая границей между Арктикой и Бореальной областью линию, проведенную от мыса Наварин до о-ва Нунивак, т. е. почти так же, как А. А. Нейман (1963).

А. А. Нейман (1963), пользуясь системой зоогеографических характеристик Л. Г. Виноградова (1949), выделила в донной фауне восточной части Берингова моря по схеме Хофстена (1915) 4 основных комплекса. На основании их распространения она сделала вывод о принадлежности восточного мелководья Берингова моря (к югу от о-ва Матвея и о-ва Нунивак) к северобореальной подобласти Северотихоокеанской бореальной области.

В исследованном районе, применяя ту же схему, что и А. А. Нейман (1963), можно выделить следующие основные комплексы: арктическо-бореальный, низкоарктическо-бореальный, бореальный и баттальный, аналогичный субарктическо-бореальному в Беринговом море.

Распространение видов взято из работ Долла (Dall, 1921), Олдройда (Oldroyd, 1924), Томсона (Thomson, 1927), А. А. Шорыгина (1928), Хертлейна и Гранта (Hertlein and Grant, 1944), А. М. Дьяконова (1949,

1954), Е. Ф. Гурьяновой (1951), Е. и С. Беркелей (E. Berkeley and C. Berkeley, 1948, 1952), П. В. Ушакова (1955), Е. Д. Конжуковой (1957), З. А. Филатовой (1957), Мак-Гинити (Mac Ginitie, 1959), О. А. Скарлато (1960) и Б. Г. Иванова (1964). Кроме того, использованы непосредственные данные А. А. Нейман (1963) о принадлежности видов к зоогеографическим комплексам.

На шельфе зал. Аляска преобладающими являются арктическо-бореальный и бореальный комплексы (рис. 6), тогда как в северобореальной подобласти востока Берингова моря преобладают арктическо-бореальный и низкоарктическо-бореальный комплексы (Нейман, 1963; Семенов, 1964). Однако в зал. Аляска не удается провести четкой границы между зонами преобладания арктическо-бореального и бореального комплексов, так как станции с преобладанием того или иного комплекса перемешаны. Зона преобладания низкоарктическо-бореального комплекса прослеживается в заливе только в районе пролива Унимак, куда она заходит, по-видимому, из Берингова моря. К сожалению, в районе от о-ва Санак до о-ва Чирикова мало данных — всего одна станция.

Кроме низкоарктическо-бореального, на трех станциях близ о-вов Тринити (Троицы), Кадьяк и Афогнак отмечено преобладание панарктического комплекса в биоценозе *Mascosca calcegea*, однако, недостаточная разработанность систематики рода *Mascosca* делает преобладание здесь этого комплекса несколько сомнительным.

Специфично для зал. Аляска распределение зон преобладания зоогеографических комплексов по глубинам (рис. 7).

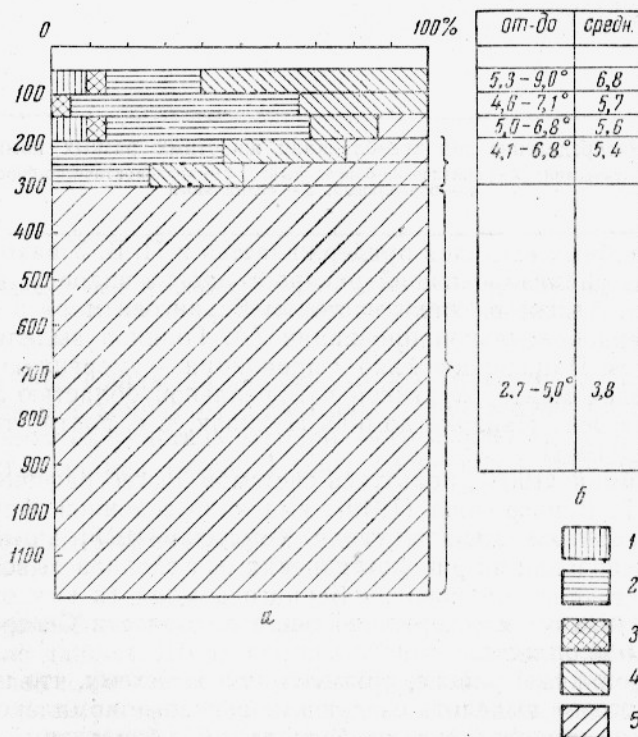


Рис. 7. Вертикальное распределение зон преобладания животных разных комплексов, %:

а — комплексы: 1 — панарктический; 2 — арктическо-бореальный; 3 — низкоарктическо-бореальный; 4 — бореальный; 5 — батнальный; б — летняя придонная температура, °С.

На рис. 7 по горизонтальной оси через каждые 50 м отложено число станций с преобладанием того или иного комплекса в процентах от общего количества станций. В горизонте до 100 м преобладает бореальный комплекс, тогда как арктическо-бореальный доминирует на глубинах от 100 до 250 м, характеризующихся меньшими сезонными колебаниями температуры (Гершанович, Котенев и Новиков, 1964; Плахотник, 1964). Высокие летние придонные температуры (местами до 9—10° С) на глубинах менее 100 м создают неблагоприятные условия для развития арктическо-бореальных животных. В Беринговом море арктическо-бореальный комплекс преобладает при летних температурах не выше 4—5° С. Оба мелководных комплекса в зал. Аляска в отличие от Берингова моря прослеживаются до значительной глубины (около 250—300 м). Зона преобладания батинальных форм поднимается до глубины 150—200 м.

### Выводы

1. В донной фауне мелководья зал. Аляска (от 44 до 1182 м) выделено 37 биоценозов: 26 из них — сублиторальные, приуроченные в среднем к глубинам 44—205 м и 11 биоценозов приурочены к батии (в среднем от 235 м и глубже) и не поднимаются на глубину менее 148 м.

2. В распределении биоценозов наблюдается четкая вертикальная зональность в зависимости от принадлежности руководящего вида к той или иной трофической группировке. Эта зональность в какой-то мере отражает распределение основных типов осадков и пищевого материала в зал. Аляска. На шельфе по мере увеличения глубины и интенсивности осадконакопления происходит обычное чередование четырех основных типов биоценозов от неподвижных фильтраторов до глотающих детритофагов. Благодаря интенсивному осадконакоплению биоценозы глотающих детритофагов приурочены к зоне шельфа, несмотря на его геосинклинальный характер. Кроме того, они приурочены в зал. Аляска к более мягким грунтам, чем биоценозы собирающих детритофагов, тогда как в Беринговом море наблюдается обратная картина.

3. Широко распространенные биоценозы в пределах своего ареала образуют несколько вариантов. Как правило, руководящие виды вариантов биоценозов относятся к разным трофическим группировкам, либо имеют более тонкие различия в способах питания.

4. Из 37 биоценозов зал. Аляска 8 являются общими для Курило-Камчатского мелководья и зал. Аляска, 10 — общие для зал. Аляска и востока Берингова моря и 4 биоценоза — общие для всех трех областей.

В зал. Аляска, как правило, биомассы всех этих биоценозов значительно меньше, чем в сравниваемых районах.

Глубины распространения биоценозов, общих для Курило-Камчатского мелководья и мелководья зал. Аляска, сходны. В Беринговом море общие биоценозы собирающих детритофагов заселяют меньшие глубины, чем в зал. Аляска, вероятно, в связи с меньшей крутизной шельфа Берингова моря.

5. По распределению пищевого материала и трофическому облику донной фауны зал. Аляска можно разделить на 3 области: западную, северную (гляциальную) и восточную. Такое деление не полностью совпадает с новейшим геоморфологическим районированием залива.

6. В целом для залива биомасса бентоса невелика и составляет в среднем несколько десятков г/м<sup>2</sup>. Наибольшая биомасса встречается на западе залива.

7. Основные комплексы донной фауны зал. Аляска: арктическо-бореальный, бореальный и батинальный, аналогичный субарктическо-бореальному в Беринговом море. Четкую границу между зонами преобладания мелководных арктическо-бореального и бореального комплексов в зал. Аляска провести не удастся.

На мелководье смежных районов Берингова моря преобладают арктическо-бореальный комплекс и низкоарктическо-бореальный, заходящий в зал. Аляска только в районе пролива Унимак. Таким образом, в зоогеографическом составе бентоса востока Берингова моря и мелководья зал. Аляска имеются различия, но широкое распространение арктическо-бореального комплекса в зал. Аляска препятствует обособлению его от Берингова моря в самостоятельную подобласть.

ПРИЛОЖЕНИЕ

СПИСОК ОСНОВНЫХ ВИДОВ ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ МЕЛКОВОДЬЯ ЗАЛИВА АЛЯСКИ

ОСТОКОРАЛЛИА

Сем. Pennatulidae			
<i>Leioptilum gunneyi</i> (?) Gray		Н	Б
LAMELLIBRANCHIATA			
Сем. Nuculidae			
<i>Nucula tenuis</i> (Montagu)		С	
<i>Nucula charlottensis</i> Dall		С	Б
<i>Acila castrensis</i> Hinds			
Сем. Lediidae		С	Па
<i>Leda fossa</i> Baird		С	А
<i>Leda pernula</i> Müller		С	Па
<i>Leda</i> ( <i>Nuculana</i> ) <i>conceptionis</i> Dall		С	Су
<i>Leda minuta</i> Fabricius		С	
<i>Yoldia myalis</i> Couthouy		С	На
<i>Yoldia</i> ( <i>Cnesterium</i> ) <i>scissurata</i> Dall		С	А
<i>Yoldia sanesia</i> Dall		С	
<i>Portlandia</i> ( <i>Portlandella</i> ) <i>japonica</i> (Adams et Reeve) *		С	Б
Сем. Arcidae			
<i>Limopsis aquitana</i> Dall		П	Б
Сем. Mytilidae			
<i>Dacrydium vitreum</i> (Möller)			
<i>Modiolus modiolus difficilis</i> (Kuroda et Habe)		Н	Б
<i>Musculus discors</i> (Gray)		Н	
<i>Musculus seminudus</i> (Dall)		Н	
<i>Crenella columbiana</i> Dall		П	Су
Сем. Pectinidae			
<i>Chlamys beringianus</i> (Middendorff)		П	На
<i>Pecten</i> ( <i>Propeamusium</i> ) <i>alaskense</i> Dall		П	Б
Сем. Anomiidae			
<i>Pododesmus macrochisma</i> Deshayes		Н	Б
Сем. Limidae			
<i>Lima attenuata</i> Dall		П	Б
Сем. Astartidae			
<i>Astarte multicostrata</i> Filatova		П	Б
<i>Astarte alascensis</i> Dall		П	Б
<i>Astarte</i> ( <i>Astartella</i> ) <i>ioani</i> Filatova *		П	Б
<i>Astarte bennettii</i> Dall		П	Па
<i>Astarte montagui</i> var. <i>warhami</i> Hancock		П	
<i>Rictocyma esquimalti</i> (Baird)		П	Б
<i>Rictocyma zenkevitchi</i> Filatova *		П	Б
Сем. Carditidae			
<i>Venericardia ventricosa</i> Gould		П	Б
<i>Venericardia crebricostata</i> Krause		П	На
<i>Venericardia stearnsii</i> Dall		П	Б



Cem. Cardiidae		
<i>Serripes gröenlandicus</i> (Chemnitz)	П	А
<b><i>Cardium funcanum</i> (Dall)</b>	П	Б
<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius	П	А
Cem. Veneridae		
<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould)	П	
Cem. Mactridae		
<i>Spisula alascana</i> (Dall)	П	
Cem. Tellinidae		
<b><i>Tellinula salmonea</i> (Carpenter)</b>	С	Б
<b><i>Macoma calcarea</i> Gmelin</b>	С	Па
<i>Macoma incongrua</i> Martens	С	Б
Cem. Saxicavidae		
<i>Saxicava arctica</i> Linnaeus	Н	
Cem. Myacidae		
<i>Mya intermedia</i> Dall		
Cem. Pandoridae		
<b><i>Pandora bilirata</i> Conrad</b>	П	Б
Cem. Cuspidariidae		
<i>Cuspidaria beringensis</i> Lemche		

### POLYCHAETA

Cem. Phyllodoceidae		
<i>Phyllodoce (Anaitides) gröenlandica</i> Oersted		
Cem. Glyceridae		
<i>Glycera capitata</i> Oersted	А	
<i>Glycera tessellata</i> Grube	Б	
<i>Goniada annulata</i> Moore		
<i>Glycinde armigera</i> Moore		
Cem. Nephthydidae		
<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	А	
Cem. Eunicidae		
<i>Eunice kobiensis</i> McIntosh	Б	
<i>Onuphis (Nothria) conchylega</i> Sars	А	
<i>Onuphis (Nothria) iridescens</i> (Johnson)	Б	
<i>Lumbriconereis bifurcata</i> McIntosh		
Cem. Spionidae		
<b><i>Laonice cirrata</i> (Sars)</b>	С	Cy
Cem. Magelonidae		
<i>Magelona pacifica</i> Monro	С	Б
Cem. Cirratulidae		
<i>Cirratulus cirratulus</i> (O. F. Müller)		
<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren	С	
Cem. Scalibregmidae		
<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke	Г	
Cem. Maldanidae		
<i>Praxilella gracilis</i> (Sars)	Г	Cy
<b><i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)</b>	Г	А
<b><i>Asychis similis</i> (Moore)</b>	Г	Б
<i>Maldane sarsi</i> Malmgren	Г	А
Cem. Sabellariidae		
<i>Idanthyrus armatus</i> Kinberg	С	
Cem. Sternaspidae		
<i>Sternaspis scutata</i> (Ransani)	Г	Б
Cem. Ampharetidae		
<i>Melinna elisabethae</i> McIntosh	С	
<i>Lisippe labiata</i> Malmgren	С	
<i>Amphicteis scapobranchiata</i> (Moore)	С	
Cem. Trichobranchidae		
<i>Terebellides ströemi</i> Sars	С	Б
Cem. Terebellidae		
<i>Artacama proboscidea</i> Malmgren	Г	Б
<i>Pista vinogradovi</i> Uschacov	С	Б
Cem. Sabellidae		
<i>Chone cincta</i> Zachs	П	Б
<i>Myxicola infundibulum</i> (Renier)	Н	
Cem. Serpullidae		
<b><i>Crucigera irregularis</i> Bush</b>	Н	Б

## SIPUNCULIDA

Cem. Sipunculidae		
<b>Golfingia margaritacea (Sars)</b>	Г	A
Golfingia vulgaris (Blainville)	Г	
Phascolion strombi (Montagu)	Г	

## BRACHIOPODA

Cem. Terebratulidae		
<b>Laqueus californicus (Koch)</b>	H	B
Cem. Terebratulidae		
Terebratulina unguicula Carpenter	H	B
Cem. Rhynchonellidae		
Frieleia halli Dall	H	

## CRUSTACEA

Otp. Amphipoda		
Cem. Lysianassidae		
Anonyx nugax (Phipps)		
Cem. Ampeliscidae		
Ampelisca plumosa Holmes	H	
<b>Ampelisca eoa Gurjanova</b>	H	Cy
Ampelisca macrocephala Lilljeborg	H	
Byblis gaimardi (Kröyer)	H	A
Cem. Phoxocephalidae		
Pontarpinia longirostris Gurjanova		
Cem. Gammaridae		
Maera prionochira Brügger		
Melita dentata (Kröyer)		
Cem. Tironidae		
Surrhoe crenulata Goes		
Otp. Decapoda		
Cem. Axiiidae		
Calastacus investigatoris Anderson		Cy

## ASTEROIDEA

Cem. Porcellanasteridae		
<b>Ctenodiscus crispatus (Retzius)</b>	Г	A
Cem. Echinasteridae		
Henricia spiculifera (Clark)		Ha

## OPHIUROIDEA

Cem. Ophiacanthidae		
<b>Ophiophthalmus cataleimnoides (Clark)</b>	C	Cy
<b>Ophiophthalmus normani (Liman)</b>	C	Cy
Cem. Ophiactidae		
<b>Ophiopholis aculeata (Linne)</b>	C	A
Ophiopholis pilosa Djaconov	C	B
Ophiopholis mirabilis (Duncan)	C	B
Cem. Amphiuroidae		
<b>Amphioplus macraspis (Clark)</b>	C	B
Amphiodia craterodmeta Clark	C	Ha
Amphiodia perirecta Clark	C	B
Amphiura sundevalli (Müller et Troschel)	C	A
<b>Amphiura carchara Clark</b>	C	Cy
Amphipholis pugetana (Lyman)	C	B
Cem. Ophiolepididae		
<b>Amphiphouriura ponderosa (Lyman)</b>	C	Cy
<b>Ophiura sarsi Lütken</b>	C	A
Ophiura leptoctenia Clark	C	Cy
Ophiopenia tetracantha Clark	C	Ha

## ECHINOIDEA

Сем. Scutellidae		
Echinarachnius parma Lamark	П	На
Сем. Schisasteridae		
Brisaster latifrons (Agassiz)	Г	Су

Условные обозначения, принятые в списке:

Принадлежность к трофической группировке: Н — неподвижные сестонофаги, П — подвижные, С — собирающие детритофаги, Г — глотающие.

Принадлежность к зоогеографическому комплексу: Па — панарктические, На — низкоарктическо-бореальные, А — арктическо-бореальные, Б — бореальные, Су — ба- ттальные (субарктическо-бореальные), В — всеветные.

Выделены руководящие по биомассе виды; звездочкой обозначены виды, впервые отмечаемые для тихоокеанского побережья Америки.

## ЛИТЕРАТУРА

- Андрияшев А. П. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Изд-во Ленинградского университета, 1939.
- Берг Л. С. Открытия русских в Тихом океане. Избранные труды. Т. 1. Изд-во АН СССР, 1926.
- Бирштейн Я. А. Годовые изменения бентоса Северного Каспия. Зоологический журнал. Т. 24, № 3, 1945.
- Броцкая В. А. и Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря. Труды ВНИРО. Т. 4, 1939.
- Виноградов Л. Г. О зоогеографическом районировании дальневосточных морей. Известия ТИНРО. Т. 28, 1949.
- Виноградов Л. Г. Морские донные биоценозы и использование данных об их распределении в воисковом деле. Труды ВНИРО. Т. 48 — Известия ТИНРО. Т. 50 Вып. 1, 1963.
- Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. Труды АзчерНИРО. Вып. 13. Крымиздат, 1949.
- Гершанович Д. Е. Новые данные о накоплении органического вещества в современных осадках Крайнего Севера Тихого океана. Морская геология (доклады советских геологов на XXII сессии МГК). Изд-во АН СССР, М., 1964.
- Гершанович Д. Е., Котенев Б. Н., Новиков В. Н. Рельеф и донные отложения залива Аляска. Труды ВНИРО. Т. 53. Вып. 3. М., 1964.
- Голиков А. Н. Брюхоногие моллюски рода Neptunea Volten. ЗИН АН СССР, 85. Вып. 1. М. — Л., 1963.
- Гурьянова Е. Ф. Бокоплавы морей СССР. Определители по фауне СССР, Изд-во Зоологического института АН СССР. М. — Л., 1951.
- Дьяконов А. М. Определитель иглокожих дальневосточных морей. Известия ТИНРО. Т. 30, 1949.
- Дьяконов А. М. Офиуры (змеехвостки) морей СССР. Определители по фауне СССР. 55. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1954.
- Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Печерского района. Труды Морского научно-исследовательского института, 2, 4, 1927.
- Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Прикапинского района. Труды Морского научно-исследовательского института 3, 4, 1930.
- 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. Труды Института океанологии АН СССР. Т. 27, 1958.
- Зенкевич Л. А. и Филатова З. А. Количественное распределение глубоководной донной фауны в северной части Тихого океана. Доклады АН СССР. Т. 133. № 2, 1960.
- Иванов Б. Г. Количественное распределение иглокожих на шельфе восточной части Берингова моря. Тр. ВНИРО. Т. 49. Известия ТИНРО. Т. 51. Вып. 2, 1964.
- Ивлев В. С. О структурных особенностях биоценозов. Изв. АН Латв. ССР, 10(87), 1954.
- Конжукова Е. Д. Плеченогие (Brachiopoda) дальневосточных морей СССР. «Исследования дальневосточных морей СССР». Вып. 4, 1957.

- Кузнецов А. П. и Соколова М. Н. О характере питания и распределения *Ophiopholis aculeata*. Труды ИОАН. Т. 46, 1961.
- Кузнецов А. П. Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских о-вов. Изд-во АН СССР, 1963.
- Нейман А. А. Некоторые закономерности количественного распределения бентоса в Беринговом море. «Океанология». Т. 1. Вып. 2, 1961.
- Нейман А. А. Количественное распределение бентоса на шельфе и верхних горизонтах склона восточной части Берингова моря. Труды ВНИРО. Т. 48 — Известия ТИНРО. Т. 50. Вып. 1, 1963.
- Плахотник А. Ф. Гидрологическая характеристика залива Аляска. Труды ВНИРО. Т. XLIX — Известия ТИНРО. Т. LI, 1964.
- Савилов А. И. Биологический облик группировок донной фауны северной части Охотского моря. Труды Института океанологии АН СССР. Т. 20, 1957.
- Савилов А. И. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря. Труды Института океанологии АН СССР. Т. 46, 1961.
- Семенов В. Н. Количественное распределение бентоса на шельфе юго-восточной части Берингова моря (Бристольский залив и побережье п-ова Аляска и о-ва Унимак). Труды ВНИРО. Т. 53. Вып. 3, 1964.
- Скарлато О. А. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР. Определители по фауне СССР, 71. М. — Л., Изд-во ЗИН АН СССР, 1960.
- Соколова М. Н. О закономерностях распределения глубоководного бентоса. Влияние макрорельефа и распределение взвесей на пищевые группировки донных беспозвоночных. ДАН СССР. Т. 110, № 4, 1956.
- Соколова М. Н. Питание некоторых плотоядных беспозвоночных глубоководного бентоса дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана. Труды Института океанологии АН СССР. Т. 20, 1957 а.
- Соколова М. Н. Питание некоторых видов дальневосточных Crangonidae. Труды Института океанологии АН СССР. Т. 23, 1957 б.
- Соколова М. Н. Питание глубоководных беспозвоночных детритоядов. Труды Института океанологии АН СССР. Т. 27, 1958.
- Соколова М. Н. Распределение группировок (биоценозов) донной фауны глубоководных впадин северо-западной части Тихого океана. Труды ИОАН. Т. 46, 1960.
- Соколова М. Н. и Кузнецов А. П. О характере питания и роли трофического фактора в распространении плоского ежа. «Зоологический журнал». Т. 39, 1960, № 8.
- Турпаева Е. П. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцева моря. «Зоологический журнал». Т. 27, 1948, № 6.
- Турпаева Е. П. Значение пищевых взаимоотношений в структуре морских донных биоценозов. Доклады АН СССР. Т. 15, № 1, 1949.
- Турпаева Е. П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных. Труды Института океанологии АН СССР. Т. 7, 1953.
- Турпаева Е. П. Типы морских донных биоценозов и зависимость их распределения от абиотических факторов среды. Труды ИОАН. Т. 11, 1954.
- Ушаков П. В. Многощетинковые черви дальневосточных морей СССР. (Polychaeta). Определитель по фауне СССР, № 56. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1955.
- Филатова З. А. Общий обзор двустворчатых моллюсков северных морей СССР. Труды ИОАН СССР. Т. 20, 1957.
- Шевцов В. В. О количественном распределении донной фауны в заливе Аляска. Труды ВНИРО. Т. 49 — Известия ТИНРО. Т. 51. Вып. 2, 1964 а.
- Шевцов В. В. Количественное распределение и трофические группировки бентоса залива Аляска. Труды ВНИРО. Т. 53. Вып. 3, 1964 б.
- Шорыгин А. А. Иголкожные Баренцева моря. Труды Морского научного института. Т. 3. Вып. 4, 1928.
- Allen I. A. Function of the food in the Lucinacea. Nature, v. 171, № 4364, 1953.
- Berkeley Ed. and Berkeley C. Annelida, Polychaeta errantia. Canadian Pacific Fauna, № 9b (1), Fish. Res. Board Canada, Toronto, 1948.
- Berkeley Ed. and Berkeley C. Annelida, Polychaeta sedentaria. Canadian Pacific Fauna, № 9b (2), Fish. Res. Board Canada, Toronto, 1952.
- Blegvad H. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. «Rep. Dan. Biol. St.». XXII, Copenhagen, 1914.
- Brandt T. F. Stoffbestand und Ernährung einiger Polychäten and anderer marinen Wurmer. L. vergb. Physiol., Bd. V. 1927.
- 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., № 112, 1921.
- Dales P. The feeding and digestion in Terebellid Polychaetes. J. Mar. Biol. Assoc. vol. 34, 1955.

- Eichelbaum E. Über die Nahrung und Ernährungsorgane von Echinodermen.,  
Wiss. Meeresuntersuch. Abt., Bd. XX, Kiel, 1910.
- Hertlein L. G. and Grant U. S. The cenozoic Brachiopoda of Western North  
America, Publ. of the Univ. of California at Los Angeles in Mathematical and Physical  
Sciences, vol. 3, 1944.
- Hofsten N. Die Echinodermen des Eissjords. Kungl. Svensk. Akad. Handling.  
Bd. 54, № 2, Stockholm, 1915.
- Hunt O. D. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. J. Mar.  
Biol. Assoc. U. K., N. S., XIII, № 3, Plymouth, 1925.
- Johnston J. Cardium, Liverpool Marine Biology Committee, Mem II, 1899.
- Kellog J. M. Ciliary mechanisms of Lamellibranchiata with descriptions of anatomy.  
Journ. of Morphology. vol. 26, № 4, 1915.
- Lotsy I. P. The food of the Oyster, Clam and ribbed Mussel. U. S. Commis. of  
Fish and Fisheries. Part XIX, Washington, 1895.
- MacGinitie N. Marine Mollusca of Point Barrow, Alaska. Smithsonian Institution  
U. S. Nat. Mus., Washington, 1959.
- Oldroyd I. S. The Marine Shells of the west coast of North America. vol. I. Stan-  
ford Univ., California. Published by the Univ. 1924.
- 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.
- Orton J. H. On ciliary mechanisms in Brachiopoda and some Polychaetes. J. Mar.  
Biol. Assoc. vol. X, 1914.
- Petersen C. G. Joh. and Boysen-Jensen P. Valuation of the sea. I. Animal life of  
the sea-bottom, its food and quantity. «Rept. Dan. Biol. St», XX, Copenhagen, 1911.
- Rauschenplatt E. Über die Nahrung von Tieren aus der Kieler Bucht. Wiss.  
Meeresuntersuch., N. F., Bd. 5, 1901.
- Thomson J. A. Brachiopod Morphology and Genera (Recent and Tertiary).  
Wellington. N. Z., Dominion Museum, 1927.
- Yonge C. M. Feeding mechanism in the invertebrates. Biol. Rev., vol. 3, 1928.
- Yonge C. M. Aspects of life on muddy shores. «Essays in Marine Biology. Memorial  
Lectures». Edinburg, 1952.
- Yonge C. M. Aspects of life on the muddy shores. «Essays in Marine Biology».  
London, 1953.
-