

**ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ
АКАДЕМИИ НАУК**

На правах рукописи
УДК 574.587 : 574.62 :
/595.371 + 595.384/ (268.4)

БРЯЗГИН
Валерий Федорович

**АМФИПОДЫ (GAMMARIDEA) И ДЕКАПОДЫ
(NATANTIA) БАРЕНЦЕВА МОРЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОД**

Специальность: 03.00.08 - зоология

ДИССЕРТАЦИЯ
НА СОИСКАНИЕ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ ДОКТОРА
БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК В ФОРМЕ НАУЧНОГО
ДОКЛАДА

Санкт-Петербург
1994

Работа выполнена в Карельском государственном педагогическом институте МО РФ

Официальные оппоненты - доктор биологических наук,
профессор, член-корреспондент АЕН
Я. И. Старобогатов,
доктор биологических наук,
профессор К. Н. Несис,
доктор биологических наук С. П. Китаев

Ведущее учреждение - кафедра зоологии биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета

Защита диссертации состоится 14 декабря 1994 года в 14 часов на заседании Специализированного совета Д 002.63.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Зоологическом институте Санкт-Петербургского государственного университета

С публ
миться в би

ознако-

Автореферат

Ученый
Специализир
кандидат би

Лукина

1. ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Высшие раки (Crustacea, Malacostraca) по числу видов самая многочисленная группа животных арктических морей - на их долю приходится до 20% и более всего списка обитающих здесь гидробионтов. Особенно велики разнообразие и массовость представителей двух отрядов - Amphipoda и Decapoda.

Амфиподы или бокоплавы (Amphipoda) широко представлены во всех зонах Мирового океана - сюда входят более 4.5 тыс. видов. Большое видовое разнообразие амфипод в комплексе с высокой экологической пластичностью многих видов позволили им широко расселиться и в арктических морях - обилие амфипод здесь столь разительно, что еще в 1853 г Л. Шмарда (Scharda, 1853) при выделении зоогеографических провинций объединил фауну морей Северного Ледовитого океана в царство амфипод и морских млекопитающих. В частности, в Баренцевом море 15% от всех живущих здесь видов беспозвоночных, 50% от всех ракообразных и 70% от всех видов высших ракообразных - это амфиподы (Брызгин и др., 1981). Роль амфипод в биологических процессах водоемов очень высока. Часто эти рачки по численности и биомассе являются руководящими формами биоценозов. Важная биологическая особенность амфипод - их прямое развитие, поэтому расширение ареалов большинства видов происходит за счет активных миграций взрослых особей. Эта особенность ставит амфипод в ряд ценных для зоогеографических построений групп. Обладая высокими кормовыми свойствами и массовостью они служат важным компонентом в питании многих видов рыб, птиц и млекопитающих и особенностями своего распределения могут определять места кормовых концентраций этих животных. В последнее время возрастает хозяйственная роль амфипод, разрабатываются методы их искусственного размножения и выращивания как высококалорийного корма для молоди и взрослых рыб, изыскиваются возможности их промысла. Учитывая это биомические исследования амфипод, особенно видов массовых и широко распространен-

№ 1205
Библиотека

ных, имеют большое научное и практическое значения.

Фауна десятиногих раков, в частности креветок (*Decapoda, Natantia*), не столь богата видами в северных морях, но зато в их составе имеются ценные промысловые объекты. В последние десятилетия в водах Северо-Восточной Атлантики развился отечественный промысел северной розовой глубоководной креветки *Pandalus borealis Kröyer*. Для успешного его становления и дальнейшей эксплуатации запасов необходимо было изучение основных особенностей распределения этого объекта, его биологии, экологии и поведения. Особенно важно познание популяционной структуры вида, регуляторных свойств популяций и степени взаимосвязи и зависимости между ними.

Данные направления и были основой многолетней программы исследований автора.

Цель и задачи исследований. Цель работы - выявление закономерных процессов, влияющих на состав и функционирование донных сообществ морей Северо-Европейского сектора Арктики и Атлантики. При этом решались следующие задачи:

- 1 - уточнение видового состава фауны сублиторальных ракообразных и их ареалов;
- 2 - накопление сведений по биологии, экологии и особенностям распределения видов и их роли в экосистемах северных морей;
- 3 - изучение популяционной структуры и жизненных циклов массовых видов амфипод и декапод;
- 4 - выявление изменений в составе, распределении и численности амфипод и декапод под воздействием многолетних сукцессий;
- 5 - биологическое обоснование, организация и регулирование промысла высших ракообразных в морях Европейского Севера.

Научная новизна результатов исследований. Изучен видовой состав фауны сублиторальных амфипод и декапод, сделаны замечания по систематике и морфологии 140 видов бокоплавов и 3 видов декапод, проведены переописания

отдельных таксонов, описание новых для науки родов и видов. Получены обширные сведения по экологии и особенностям распределения около 200 видов высших ракообразных, впервые приводятся сведения по популяционной структуре и жизненным циклам массовых сублиторальных амфипод и декапод морей Европейского Севера, установлена роль термического режима в определении их уровня воспроизводства, скорости роста, продолжительности жизни и размеров.

Подтверждено и развито положение о периодических изменениях в составе и распределении донной фауны Баренцева моря в цикле многолетних климатических флуктуаций и долгопериодных изменений гидрологического режима. Установлено, что изменения фауны в сублиторали Баренцева моря в результате климатических сукцессий могут происходить быстро, в короткие сроки и быть при этом достаточно масштабными.

Впервые изучена экология, жизненные циклы и особенности распределения северной розовой глубоководной креветки в Баренцевом море и сопредельных водах Северной Атлантики. Показано, что в отличие от существующих мнений наибольшую численность креветка имеет не в прибрежных, а в открытых, удаленных на сотни миль от берегов районах Баренцева моря. Определены основные закономерности образования скоплений, выявлены основные районы их расположения и условия формирования, а также сезонная динамика численности, индивидуальное развитие, миграции, половая, размерная и возрастная структуры. Изучена популяционная разобщенность и составлена схема популяционной структуры креветки, определена степень взаимозависимости различных популяций, основные биологические особенности креветки разных популяций, механизмы воспроизводства и пополнения, темпы роста, скорость созревания, плодовитость, продолжительность жизни креветки в различных районах ее ареала, сезонная и многолетняя динамика плотности концентрации различных скоплений. Впервые обоснована возможность промысла креветки в Баренцевом море и передана промышленности биологически обоснованная схема промысла в районах Баренцева моря и о. Ян-Майен (Гренланд-

ское море). Создано специальное селективное орудие промысла розовой глубоководной креветки.

Практическая значимость результатов исследований. Установлен видовой состав наиболее многочисленной в систематическом ранге группы высших ракообразных Баренцева и прилегающих к нему районов Норвежского, Гренландского и Карского морей, Арктического Бассейна и Белого моря. Определена возможность использования сублиторальных амфипод в качестве биоиндикаторов гидрологического режима и общей продуктивности моря.

Показана ценность и возможность использования амфипод как живого корма для рыб, выращиваемых на рыбоводных заводах, проведены исследования по биотехнике выращивания гаммарид как кормовой аквакультуры.

Обоснована возможность промысла креветки в открытых районах Баренцева моря, представлены промышленности для внедрения биологическое обоснование и схема промысла креветки, определены ее общий и промысловый запасы, сроки и величины возможного вылова индивидуально для каждого скопления, даны рекомендации по организации и ведению промысла, изданы промысловые планшеты по районам Баренцева моря и о. Ян-Майен, издана и передана промышленности методика поисково-промысловых работ, создан и передан промышленности селективный трал для лова данного вида креветок, составлены текущие прогнозы промысла креветки в морях Северо-Восточной Атлантики и прогнозы на перспективу до 2020 г.

Апробация работы. Основные положения и материалы исследований докладывались на 23 региональных, областных, всесоюзных и международных конференциях:

на 8-ой сессии Ученого Совета по проблемам Белого моря (Петрозаводск, 1969), II съезде ВГЕО (Кишинев, 1971), конференции молодых ученых ПИНРО (Мурманск, 1972), конференции молодых ученых Кольского филиала АН СССР (Апатиты, 1972), на сессии Северного отделения Географического общества

(Мурманск, 1973), Мурманской областной научной конференции (Мурманск, 1973), в Бергенском институте рыбохозяйственных исследований (Норвегия, Берген, 1973), Бергенском университете (Норвегия, Берген, 1973), конференции молодых ученых (Керчь, 1973), всесоюзном симпозиуме "Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана" (Ленинград, 1974), научно-практической конференции по основным направлениям развития рыбной промышленности Мурманской области (Мурманск, 1974), II симпозиуме по поведению пресноводных беспозвоночных (Борок, 1975), отчетных сессиях ПИНРО (1971-1975 гг), отчетных сессиях Мурманского морского биологического института (Дальние Зеленцы, 1979-1983 гг), на гидробиологических семинарах Лаборатории морских исследований Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, 1973 и 1994 гг), на III всесоюзной конференции зоологов пединститутов (Витебск, 1984), на III региональной конференции по проблемам Белого моря (Ленинград, 1987), на научных конференциях Карельского пединститута (Петрозаводск, 1984-1994 гг), на семинаре Карельского отделения ВГЕО (Петрозаводск, 1994), на VIII международном коллоквиуме по амфиподам (Польша, Лодзь, 1994).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 39 научных работ общим объемом 20 печатных листов, в том числе 3 коллективных и одна индивидуальная монографии. В фондах ПИНРО (Мурманск) зарегистрировано II рукописных работ объемом 25 печатных листов.

II. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ФАУНЫ АМФИПОД И ДЕКАПОД БАРЕНЦЕВА, БЕЛОГО И КАРСКОГО МОРЕЙ

Для выяснения хода и направленности биологических процессов в океане и рационального использования его ресурсов необходимо разностороннее изучение гидробионтов - их онтогенеза, экологии, видового состава, трофических взаимоотношений, географического распространения. Каждый вид промысловых организмов должен не только максимально эксплуатироваться, но и сохраняться, поэтому изучение и периоди-

ческий контроль состояния фауны водоемов крайне необходимы.

История гидробиологических исследований одного из основных районов отечественного промысла - Баренцева моря и прилегающих к нему акваторий насчитывает более двухсот лет. По интенсивности и характеру проводимых работ она состоит из нескольких этапов, неоднократно освещавшихся в литературе (Книпович, 1906; Дерюгин, 1919; Дьяконов, 1926; Зацепин, 1937; Маслов, 1944; Черемисина, 1947; Зенкевич, 1947; Вязгин, 1979, 1982; Галкин, Алексеев, 1981 и др.).

Первый этап, начавшийся в 1771 г. экспедицией Н. Озерецковского (1804), продолжался до 1898 г. Это был период эпизодических фаунистических сборов, носящий, в основном, описательный характер.

Следующий этап занял первые два десятилетия в начале нашего века. Тогда впервые была поставлена и начала разрабатываться проблема распределения фауны в связи с основными факторами среды.

Очередной также 20-летний по продолжительности этап был открыт экспедицией Е. К. Суворова в 1920 г. Этой экспедицией было подтверждено предположение К. М. Дерюгина (1915) о начавшемся потеплении Арктики (Суворов, 1925). 20-ые - 40-ые годы нашего столетия отличаются самыми интенсивными и планомерными исследованиями за всю историю изучения северных морей. Прекрасные труды К. М. Дерюгина, И. И. Месяцева, А. А. Шорыгина, Н. М. Книповича, А. М. Дьяконова, Е. Ф. Гурьяновой, И. Г. Закса, Л. А. Зенкевича, Г. А. Клюге, Н. П. Танасийчука, З. А. Филатовой, Л. С. Берга и многих других отечественных и зарубежных исследователей позволили вывести Баренцево море в ранг наиболее изученных морских водоемов.

В послевоенные годы Полярный научно-исследовательский институт (ПИНРО), Мурманский морской биологический институт (ММБИ) и Зоологический институт РАН (ЗИН) вновь развернули здесь планомерные исследования. Основное внимание на этом этапе было уделено обработке материалов прошлых лет (Черемисина, 1947, 1948; Булычева, 1947; Филатова, 1957; В. В. Кузнецов, 1964; А. П. Кузнецов, 1970, 1980; Зацепин, 1971 и др.). Сведения о распределении отдельных

групп бентоса в конце 50-х годов представлены в работах К. Н. Несиса (1959, 1960), Л. И. Галкина (1964), И. В. Ходкиной (1964).

Началом нового этапа гидробиологических исследований Баренцева моря и его сопредельных вод можно считать 70-80-ые годы. Этот этап характеризуется более сложными задачами, направленными не только на изучение состава и распределения бентосных сообществ и их многолетней динамики в условиях изменений внешней среды, но и на выявление биоценотических связей, определение продукционных свойств экосистем и роли донного населения в энергетическом балансе водоемов.

С 1968 по 1972 гг. ПИНРО повторил тотальную съемку 30-ых годов по всей акватории Баренцева моря. В дальнейшем на экспедиционных судах ПИНРО были выполнены небольшие по объему бентосные работы в районах Лофотенских островов, острова Медвежий (впадина Квейтехола), Западного желоба, западной части Шпицбергена и его фьордах, Норвежском, Гренландском и Карском морях. В последнее время ММБИ вновь возобновил работы в открытых районах Северо-Восточной Атлантики и Полярного бассейна. Проведено также несколько прибрежных экспедиций, в основном, с применением водолазного метода ММБИ и ЗИН РАН). Обширные гидробиологические материалы перечисленных экспедиций позволили получить много новых сведений по составу и функционированию сообществ, особенностям экологии многих массовых и доминирующих в биоценозах видов, в том числе и ракообразных.

Первая полная сводка по амфиподам Баренцева моря была представлена А. И. Булычевой в 1947 г. На основе многочисленных, почти 50-летних сборов со всей акватории Баренцева моря и обширных литературных источников (Sars, 1895; Stebbing, 1906; Брюгген, 1907, 1909; Stappers, 1911; Дерюгин, 1915, 1924; Schellenberg, 1925; Гурьянова, 1926, 1927, 1928, 1929, 1930, 1931, 1934, 1935; Stephensen, 1933, 1935-1942) ею было отмечено 268 видов амфипод, из которых 254 относятся к подотряду Gammaridea.

В дальнейшем Е.Ф.Гурьянова (1951) при более детальном анализе литературных сведений увеличила список баренцево-морских амфипод до 276 наименований (262 вида из подотряда *Gammaridea*).

С 1951 по 1973 годы этот список пополнился только 4 видами (Булычева, 1951; Oldvig, 1959; Steele, 1967; Steele and Brunel, 1968).

Таким образом к началу наших исследований в фауне *Amphipoda* Баренцева моря было зарегистрировано 280 видов, из которых 266 видов, 113 родов и 30 семейств (по: Гурьянова, 1951 с дополнениями) входили в подотряд *Gammaridea*, 8 видов в подотряд *Caprellidea* и 6 видов в подотряд *Hyperidea*.

Первые сведения о фауне амфипод Белого моря мы находим в сообщениях И.И.Лепехина (1780), Ф.Ф.Яржинского (1870) и Д.Л.Педашенко (1897), а первые наиболее полные списки были представлены в монографии К.М.Дерюгина (1928). Списки эти были составлены им на основе определений Э.Шевре и Е.Ф.Гурьяновой и включали 85 видов, из которых к подотряду *Gammaridea* относилось 78. В сводке 1951 г Е.Ф.Гурьянова указывает уже 82 вида бокоплавов (*Gammaridea*), а в 1957 г А.И.Булычева пополняет этот список до 95 видов. Наряду с нахождением 15 новых для Белого моря видов, 12 указанных прежде были вычеркнуты ею как ошибочные. Исследования Р.Я.Маргулис (1962) увеличили список беломорских гаммарид до 114 видов. Еще два новых для фауны Белого моря вида гаммарид были отмечены Н.Л.Цветковой (1985) при исследовании биоценозов губы Чупа.

Фауна амфипод Карского моря значительно разнообразнее беломорской, достаточно хорошо изучена, в основном, благодаря многочисленным работам Е.Ф.Гурьяновой и насчитывает на настоящий момент 232 вида, из которых 227 относится к подотряду *Gammaridea*.

Изучение видового состава, биологии, экологии и особенностей распределения декапод исследуемого региона также имеет почти 200-летнюю историю, но наиболее активный период ее - последние 100 лет и связан он, в основном, с изучением промысловых видов креветок семейств *Pandalidae* и

Crangonidae (Бируля, 1897, 1910; Wollboeck, 1903, 1908; Дерюгин, 1915; Grieg, 1927; Hjort and Ruud, 1938; Rasmussen 1942, 1946, 1953; Паленичко, 1941 и др.). При этом исследование как в Баренцевом, так и в Норвежском морях проводилось, главным образом, в прибрежной зоне, в фьордах и заливах, поскольку считалось, что в открытом море креветки не образуют промысловых скоплений (Паленичко, 1941; Образцов и др., 1957; Дробышева, 1959; Кузнецов, 1964; Пахомова, 1966).

III. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основные материалы собраны автором в 23 экспедициях на научно-исследовательских судах ЗИН РАН, ПИНРО и ММБИ в различные районы морей восточного сектора Северной Атлантики и западного сектора Арктики с 1961 по 1985 гг (табл. 1, 2).

Таблица 1
Районы сбора и количество гидробиологических проб

Годы	: Экспедиционное судно	Районы сбора проб	: Количество проб	
			: Трал:	: Дно-Сигсби:
			би	пат.
1951-	"Пр.Дерюгин"	Баренцево море, юго-вост. районы	278	250
1959	"Диана"	Баренцево море, юго-вост. районы		
1961-	"Пр.Месяцев"	Белое море, Онежский и Кандалакшский заливы	175	155
1964	"Онега"	Баренцево море, Сев. Норвегия, Зап. Шпицберген	543	540
1968-	"Водник"	Баренцево море, прибрежные районы	22	22
1970	"Н.Маслов"	Баренцево море, прибрежные районы		
1971	"Струя"	Баренцево море, прибрежные районы		
1972	"Атлантида"	Баренцево, Норвежское моря	45	44
1975	"Вычегда"	Карское море, юго-зап. район		25
1983	"Дальние Зеленцы"	Баренцево море, Сев. Норвегия, Зап. Шпицберген	44	44
		Всего:		2187

Амфиподные коллекции собраны, главным образом, тралом Сигсби (качественные пробы) и дночерпателями системы

Таблица 2
Районы сбора, количество тралений и проб креветки

Годы	Экспедиционное судно	Районы тралений	Количество тралений	Количество проб
1966	"Дагестан"	Баренцево море, Кольский и Мотовский заливы	30	25
1967	"Дагестан"	Баренцево море, центр. р-н	45	30
1967	"Волгодонск"	Баренцево море, центральные и западные районы	54	18
1968	"Н. Маслов"	Баренцево море, центр. р-н	40	16
1969	"Н. Маслов"	Баренцево море, вост. р-н	50	26
1972	"Атлантида"	Баренцево, Гренландское, Северное и Норвежское моря	239	63
1972	"Атлантида"	Баренцево море, зап. район	305	81
1973	"Атлантида"	Баренц. и Гренландск. моря	431	102
1974	"Атлантида"	Баренц. и Норвежское моря	235	59
1975	"Артемиды"	Гренл. море, р-н о. Ян-Майен	29	9
1979	"Барзуга"	Арктич. Бассейн, р-н ЗФИ	23	8
		Всего:	1481	437

"Океан-50" (количественные пробы) и частично из притраловых сетей. Наиболее полный материал собран при проведении комплексной бентосной съемки сублиторали Баренцева моря на глубинах от 15 м и более, выполненной в 1968-1972 гг. На каждой станции гидробиологические работы совмещались с физико-химическими наблюдениями, результаты которых положены в основу характеристики абиотической среды.

В 1978-1981 гг на Князегубском рыбозаводе (Кандалакшская губа Белого моря) был проведен эксперимент по определению эффективности откорма молоди семги в возрасте 2+ при частичной замене стандартного корма живым рачком-гаммарусом. Рачков для опыта собирали на литорали и в дальнейшем содержали в слабопроточных бассейнах. На литорали в разные сезоны и годы было собрано 127 проб бентоса с помощью рамки площадью 0.1 м². Определены численность и биомасса гаммарусов на обследованном участке литорали и биохимический состав рачков по сезонам.

Биотехника содержания и кормления контрольной и подопытной рыбы были одинаковы во всех экспериментах. Периодически определялись средний вес рыб, их биохимический состав и среднесуточный прирост по формуле (Боровик, 1969):

$$C_{cp} = \frac{2(w_n - w_0)}{n(w_n + w_0)} \cdot 100$$

где C_{cp} - средний суточный прирост, выраженный в % к среднему весу за расчетный период; w_0 - первоначальный вес; w_n - конечный вес; n - количество суток в расчетном периоде.

Креветочные пробы (от 100 до 300 особей в пробе) собраны при проведении промыслово-поисковых работ специальными креветочными тралами с ячейей в кутке 12-16 мм. Методика сбора, полевого и камерального анализа проб во всех рейсах была одинаковой (Брызгин, 1970). Всего в креветочных экспедициях сделано более 2.5 тыс. контрольных тралений, произведено около 5 тыс. измерений придонной и поверхностной температуры, собрано в разных районах Северо-Восточной Атлантики около 1500 проб на биологический анализ, выполнены многочисленные гидрохимические, эхометрические и фотографические наблюдения, совершено несколько спусков в глубоководном гидростате "Север-1" до глубин 360 м.

IV. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Баренцево море входит в систему морей Северного Ледовитого океана. На востоке и севере его граница проходит по линии, соединяющей остров Вайгач, Новую Землю, Землю Франца-Иосифа, Северо-Восточную Землю и мыс Кжний (Шпицберген). На западе граница проходит от мыса Кжний через остров Медвежий до мыса Нордкап. Площадь моря в этих пределах 1405 тыс. км², объем 322 тыс. км³, средняя глубина 229 м (Истошин, 1969).

Некоторые авторы (Филатова, 1938 и др.) включают в систему Баренцева моря и район от мыса Нордкап до Лофотенских островов.

Море расположено на материковой отмели, поэтому большая часть его площади находится в пределах глубин 300 м. В целом для всего моря глубины до 100 м занимают 23% площади дна, глубины 100-200 м - 25%, 200-300 м - около 40% и

глубины больше 300 м только около 12% (Кузнецов, 1970). Участки с глубинами до 200 м располагаются в районах Центральной возвышенности, Шпицбергенской банки, возвышенности Персея, Мурманского мелководья и Гусиной банки. Крайняя юго-восточная часть моря, расположенная между островом Колгуев, южным берегом Новой Земли и островом Вайгач, называется Печерским морем.

С разных сторон в Баренцево море входят несколько глубоководных желобов - Норвежский с глубинами до 550 м, Зюйдкапский с глубиной до 400 м, Британский канал в архипелаге Земли Франца-Иосифа и Полярный желоб с глубинами до 530 м на северо-востоке моря. Через эти желоба осуществляется водообмен с соседними морями.

Климатические условия Баренцева моря определяются в основном тремя факторами: соседством с холодным Полярным бассейном, хорошей островной изоляцией от льдов Северного Ледовитого океана и взаимодействием с Норвежским морем, из которого в Баренцево море проникает восточная (Нордкапская) ветвь теплых и соленых вод Северо-Атлантического течения.

Гидрологический режим водоема усложняется непостоянством положения и интенсивности теплых и холодных потоков. Система течений и их физико-химическая структура изменяются под воздействием величины берегового стока, циркуляции атмосферы и скорости отдельных течений. Рельеф дна при этом имеет определяющее значение, но кроме него существуют и другие факторы, обуславливающие положение течений - усиление противотоков, стонно-нагонные ветровые и приливо-отливные течения, стратификация, сопряженность в динамике отдельных струй течения (Танцора, 1959; Адров, 1960).

Атлантические воды, втекающие в Баренцево море, имеют в течение всего года положительную температуру (до 8-9°), однако в дальнейшем на севере и востоке водоема они подвергаются распреснению и охлаждению - температура собственно баренцевоморских вод колеблется от 2.4 до 1.8° (Морской атлас, 1950).

Температура придонных вод, хоть и не в той степени, как поверхностных, но также подвергается сезонным и годовым колебаниям. Изотерма 2-3° удерживается преимущественно только в западной и юго-западной областях моря. В северных и восточных районах термика водоема определяется ходом осенне-зимнего охлаждения моря и количеством тепла, приносимого течениями из Атлантики. В свою очередь, эти факторы зависят от зимней температуры воздуха над морем и в районах, прилегающих к нему, и от интенсивности циклонической и антициклонической деятельности, а в конечном счете - от типа атмосферной циркуляции (Вангейм, 1946; Визе, 1937, 1941). Климатические флуктуации, а следовательно и изменения термики моря, определяются колебаниями солнечной активности (Прик, 1965; Smed, 1965; Бочков, 1972 и др.). Из многих по продолжительности циклов солнечной активности наиболее масштабным по своему воздействию является вековой 80-90-летний цикл, получивший многочисленные подтверждения отечественными и зарубежными исследованиями.

Грунты Баренцева моря, их генезис, состав и распределение изучены достаточно подробно (Кленова, 1940, 1960; Финоградова, Литвин, 1960; наши данные - Брызгин, 1973 и др.). Наиболее широко распространен песчаный ил, покрывающий склоны возвышенности Персея, Центральной возвышенности, Мурманской банки, северные и южные склоны Западного желоба, север Печерского моря, часть северного Новоземельского мелководья и приновоземельских желобов и другие районы (Кленова, 1960). Дно глубоководных желобов в основном покрыто илами. Мелководные участки Приканинского и Канинско-Колгуевского районов, Гусиной банки, юго-восточных и северо-восточных склонов Новой Земли, Медвежинско-Шпицбергенского мелководья и побережье Мурмана заняты песками, содержащими большое количество гравийно-галечного материала.

Распределение органического вещества в донных осадках находится в тесной зависимости от гранулометрического состава грунтов и рельефа дна водоема. В целом для моря максимальное содержание легко гидролизуемой органики

находится в мелких аллелритах (фракция 0.05-0.01 мм) на глубинах 200-400 м. Наибольшие концентрации $C_{орг}$ наблюдаются в районах центральной котловины моря, Западного желоба и его отрогов и южной части Приновоземельского желоба (Кузнецов, 1970).

Население Баренцева моря довольно разнообразно и включает около 3 тыс. видов, относящихся к 23 типам. Почти 2.2 тыс. видов приходится на долю беспозвоночных (Брызгин и др. 1981; Семенов, 1986). Наибольшее видовое разнообразие в Баренцевом море имеют членистоногие, моллюски, щупальцевые, черви, кишечнополостные и губки. В ранге класса по числу видов преобладают ракообразные, мшанки, полихеты, брюхоногие моллюски и губки. В ранге отряда наиболее разнообразно представлены амфиподы - их 325 видов.

Характер физико-химических условий и состав донного населения в различных регионах сопредельных вод в целом сходен с таковыми в пограничных районах Баренцева моря и не требует детализации.

У. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Систематический обзор материалов исследований.

Всего в обработанных материалах из Баренцева моря встречено 132 вида амфипод подотряда *Gammaridea* (30 семейств, 73 рода) и 5 видов подотряда *Caprellidea* (1 семейство, 3 рода). 4 вида - *Acanthonotozoma rusanovae*, *Menigraetes maslovi*, *Arrhis phyllonux arcticus* и *Hippomedon propinguis petschoricus* являются новыми для науки, 2 рода и 18 видов (*Anonyx laticoxae*, *A. compactus*, *Onisimus crassini*, *O. simus*, *Orchomene lepidula*, *O. macroserrata*, *O. tschernyshevi*, *Tryphosella abyssalis*, *Harloops sibirica*, *H. similis*, *Ampelisca spinipes*, *Leptamphopus sarsi*, *Phippsiella similis*, *Aristias topsenti*, *Ischyrocerus enigmaticus*, *Anisogammarus macginitiei*, *Unciola laticornis* впервые указаны для водоема.

В коллекциях из Белого моря отмечено 52 вида амфипод подотряда *Gammaridea* и 2 подотряда *Caprellidea*. Из них 2 вида (*Acanthonotozoma monodentatum* и *Harloops laevis*) впервые указываются для водоема.

В материалах из Карского моря обнаружено 25 видов амфи-

Таблица 3
Состав семейств подотряда *Gammaridea* в Баренцевом море

№	Семейство	: Всего в водоеме :		: В обработанных коллекциях :	
		: РОДОВ :	: ВИДОВ :	: РОДОВ :	: ВИДОВ :
1	<i>Acanthonotozomatidae</i>	1	5	1	5
2	<i>Amathillopsidae</i>	1	2	-	-
3	<i>Ampeliscidae</i>	3	17	3	15
4	<i>Amphiloohidae</i>	4	7	-	-
5	<i>Amphithoidae</i>	1	1	1	1
6	<i>Aoridae</i>	4	7	3	5
7	<i>Argissidae</i>	1	1	1	1
8	<i>Astyridae</i>	1	1	-	-
9	<i>Atylidae</i>	1	5	1	3
10	<i>Calliopidae</i>	7	15	4	7
11	<i>Corophiidae</i>	3	5	1	1
12	<i>Dexaminidae</i>	1	1	-	-
13	<i>Epimeriidae</i>	2	4	2	2
14	<i>Eusiridae</i>	3	8	2	4
15	<i>Gammaracanthidae</i>	1	1	1	1
16	<i>Gammarellidae</i>	1	1	1	1
17	<i>Gammaridae</i>	3	12	2	2
18	<i>Hyalidae</i>	1	1	1	1
19	<i>Iphimediidae</i>	1	1	1	1
20	<i>Isaeidae</i>	3	8	2	4
21	<i>Ischyroceridae</i>	3	13	2	6
22	<i>Lafistiidae</i>	1	1	-	-
23	<i>Leucothoidae</i>	1	1	1	1
24	<i>Liljeborgiidae</i>	2	3	2	2
25	<i>Lysianassidae</i>	27	82	14	32
26	<i>Melitidae</i>	3	7	3	7
27	<i>Melphidippidae</i>	1	2	-	-
28	<i>Odiidae</i>	1	1	-	-
29	<i>Oedicerotidae</i>	12	32	5	6
30	<i>Pardaliooideae</i>	2	4	2	4
31	<i>Phoxocephalidae</i>	3	6	2	3
32	<i>Pleustidae</i>	6	13	6	8
33	<i>Podoceridae</i>	4	9	1	1
34	<i>Pontoporeiidae</i>	4	4	3	3
35	<i>Stegocephalidae</i>	5	5	2	2
36	<i>Stenothoidae</i>	5	22	-	-
37	<i>Synopiidae</i>	2	2	2	2
38	<i>Urothoidae</i>	1	1	1	1
Всего:		126	311	73	132

под подотряда *Gammaridea* и 1 вид подотряда *Caprellidea*, из них один род - *Carinocanthus* и один вид - *C. careostrostrum* являются новыми для науки (Bryazgin, in prep.).

На основе полученных данных составлены полные на настоящий момент списки амфипод Баренцева и Белого морей, в ко-

торых для Баренцева моря указано 325 видов (40 семейств, 130 родов), из них 311 видов, 38 семейств и 126 родов относятся к подотряду Gammaridea (табл. 3).

Беломорскую фауну амфипод представляют 145 видов (24 семейства, 70 родов), из которых 136 видов (22 семейства, 68 родов) относятся к подотряду Gammaridea.

Данные проведенной ревизии являются основой для составленного регионального определителя амфипод Баренцева моря и для подготовленного к печати определителя амфипод Белого моря.

Обработанные материалы позволили также представить в печати сведения по 45 видам ракообразных других таксонов, из которых 19 являются представителями подотряда Natantia (Decapoda), из них креветка *Bythocaris elegans* Bryazgin - новый для науки вид.

2. Экология и особенности распределения амфипод Баренцева и Белого морей.

Амфиподы в Баренцевом море являются неперенным компонентом любых типов биоценозов от супралиторали до максимальных глубин. Бокоплавы семейств Amphilochidae, Dexaminidae, Gammaridae, Lafistiidae и Stenothoidae обитают, главным образом, в литоральной зоне. В сублиторали моря наиболее разнообразно представлены семейства Lysianassidae, Ampeliscidae, Pleustidae, Calliopidae и Melitidae.

Абсолютное большинство гаммарид относится к донным или придонным видам, некоторые из них закапываются в грунт или прячутся среди водорослей, в раковинах моллюсков, трубках полихет, под камнями или другими предметами, другие, как например Ampeliscidae, Corophiidae, сами строят трубки-домики. Многие виды бокоплавов являются нектобентическими и периодически совершают суточные вертикальные и сезонные горизонтальные миграции (например Lysianassidae) и только единичные представители гаммарид основную часть жизни проводят в толще воды (батипелагический *Eurythenes gryllus*, пелагические *Onisimus glacialis*, *O. nanseni*, *Bathyporeia elegans*, *Apherusa glacialis*). Среди гаммарид есть виды-комменсалы морских млекопитающих, рыб и беспозвоночных.

Средняя частота встречаемости амфипод в Баренцевом море довольно высока - по данным съемки 1968-1972 гг. в сублиторали моря она составляет 66.5%. Наибольшая встречаемость (98.2%) отмечена в Печорском море, наименьшая - в юго-западной части моря (18%).

Видовое разнообразие амфипод также варьирует по районам моря. Наименьшее количество видов встречается в глубоководных северо-восточной, центральной и юго-западной частях моря, наибольшее - на северо-западе моря, в принозовельском и печорском мелководных районах. О преобладании в Баренцевом море среди амфипод мелководных видов свидетельствует и распределение самых массовых гаммарид - оптимальная глубина их обитания около 50-150 м (табл. 4).

Большинство видов приурочено к плотным илам, глинам и заиленным каменистым грунтам. Низкое видовое разнообразие амфипод на скалистых, гравийных, ракушечных и песчаных грунтах, зарегистрированное с помощью стандартных гидробиологических орудий лова (тралы Ситсби и челюстные дночерпатели) объясняется частично их неудовлетворительной работой на твердых грунтах, а не отсутствием рачков, поэтому, на наш взгляд, данные дночерпательных проб вообще нерепрезентативны на любых типах грунтов для оценки численности и биомассы амфипод (кроме форм закапывающихся и трубокостроящих).

Одним из доминирующих факторов в распределении амфипод являются температурные условия их обитания. Бокоплавы встречены в сублиторали при любой наблюдаемой температуре баренцевоморских вод, но основная масса амфиподной фауны представлена здесь холодноводными, stenothermными видами, предпочитающими диапазон температур от -1.8 до 3.5°.

В сублиторали Белого моря амфиподам также свойственен высокий уровень встречаемости. По данным бентосной съемки 1962-1963 гг частота встречаемости бокоплавов составила в Кандалякшском заливе 34.4% (летом 43.3%, осенью 30%), в Онежском 57.5% (весной 50%, летом 75%, осенью 30%). Максимальная частота встречаемости и наибольшее видовое разнообразие отмечены в северо-восточной части Онежского залива.

Таблица 4

Частота встречаемости наиболее массовых и широко распространенных видов сублиторальных амфипод в Баренцевом море

Вид	:Оптимальные ус-		: Частота встречаемости, в %							
	: ловия обитания :		: по районам моря : средн.							
В И Д Ы	: Глуби-	: темпера-	: юго-	: сев-	: сев-	: юго-	: Печ-	: по		
	: на, м :	: тура, С :	:	:	:	:	: орск:	: по		
	: от:	: до:	: зап.:	: зап.:	: вост:	: вост:	: море:	: морю		
<i>Anonyx nugax</i>	50	100	-1.2	0.5	1.4	7.0	6.6	12.1	13.9	9.5
<i>Stegocephalus inflatus</i>	80	150	-1.0	0.5	1.4	6.0	13.3	6.8	4.3	6.0
<i>Ampelisca eschrichti</i>	50	100	-1.6	0.5	17.1	20.0	12.0	34.0	36.5	20.9
<i>Ampelisca macrocephala</i>	50		-0.4	3.4	4.3	3.0		3.1	8.7	4.0
<i>Byblis gaimardi</i>	14	300	-0.5	1.5	1.3	3.0		7.8	18.2	7.1
<i>Haploops laevis</i>	50	100	-1.8	1.0	2.8	3.0	10.6	13.7	13.0	9.9
<i>H. setosa</i>	250	350	-1.5	2.7	45.7	20.0		11.0	2.6	12.1
<i>H. tubicola</i>	80	480	-1.5	2.0	7.1	11.0	2.6	5.1	4.3	6.2
<i>Acanthostepha malmgreni</i>	50	100	-1.5	1.0		2.0	4.0	6.3	6.1	4.4
<i>A. behringi-ensis</i>	50		-1.2	1.0				2.6	13.9	3.8
<i>Arrhois phyllonyx arcticus</i>	50	100	-1.5	1.0	2.8	5.0		1.6	10.0	3.8
<i>Rhachotropis aculeata</i>	50	100	-0.5	2.5	5.7	18.0		4.7	12.1	8.2
<i>Melita dentata</i>	50		-0.5	2.0	1.3	3.0	1.3	5.2	10.4	4.9
<i>Arctolembos arcticus</i>	50		-1.5	0.5				1.6	16.5	4.0

В среднем: 55 160 -0.9 1.5

74.1% видов амфипод были добыты на илистых и илисто-песчаных грунтах, а на плотных скалистых, каменистых и песчаных грунтах найдено только 25.9% видов. Почти 78% всех обнаруженных видов являются преимущественно мелководными и, в основном, встречаются на глубинах до 50 м, причем 33.4% из них предпочитают глубины 20-50 м. Только 9 из 52 обнаруженных видов гаммарид преимущественно встречаются на глубинах свыше 50 м.

На основе полученных при обработке материалов данных и анализа литературных сведений для каждого из обнаруженных видов приводятся описания их экологии, где представлены сведения по размерам, весу, возрасту, продолжительности

жизни, плодовитости, срокам созревания и размножения, условиям обитания, особенностям распределения, ареалам и зоогеографии. Эти сведения частично представлены в печати, но в основном они используются при экологической характеристике видов в составляемых региональных определителях по амфиподам Баренцева и Белого морей.

В 1978-1981 гг в районе губы Княжая (Белое море) были проведены исследования литоральных гаммарид с целью подбора кормовых объектов для нужд рыбоводных и выращенных хозяйств. Изучены абиотические условия существования локальной популяции гаммарид и их эколого-биологические особенности. Биомасса доминирующего на исследуемой литорали *Gammarus duebeni* составляет в среднем 57 г/м² при численности 1.5 тыс. экз./м², достигаая на отдельных участках соответственно 400 г/м² и 9 тыс. экз./м². В летний период молодь по численности составляет до 70% популяции (по биомассе 10-15%) и представлена она двумя группами - весенней генерацией (длина тела 6-7 мм) и летней генерацией (длина тела 2-4 мм). Половозрелая часть популяции на 40% состоит из самцов длиной 7-19 мм и на 60% из самок длиной 7-17 мм. Средний размер половозрелых рачков 10-14 мм, средний вес 37 мг. Индивидуальная плодовитость колеблется от 17 до 53 экз. на самку, в среднем составляя 29 экз. Продолжительность жизни *G. duebeni* на литорали г. Княжая 2 года. За этот период рачки дают 3-4 генерации. Годовая продукция составляет 100-120 г/м². Биохимический состав гаммаруса данной популяции следующий: белок 12.7-13.9%, жир 5.4-8.9%, влага 73.8-76.2%, зола 4.2-4.4%. Проведенные исследования позволили рекомендовать *G. duebeni* данной локальной популяции как экспериментальный объект для разработки биотехники выращивания живых кормов для молоди и взрослых рыб.

3. Зоогеографический состав сублиторальных амфипод и его многолетние изменения.

Гаммариды без сомнения среди всех других групп баренцевоморских беспозвоночных являются наиболее ценными для зоогеографических построений, поскольку фауна этих животных здесь очень разнообразна и многочисленна, сами рачки не

способны к большим активным пространственным миграциям, многим видам свойственна высокая экологическая пластичность, а развитие их проходит без пелагической личинки. Бокоплавы служат хорошим индикатором постоянно меняющихся гидрологических условий в водоеме, реагируя не только на долгопериодные, но на короткопериодные изменения климата моря. Реакция их выражается в изменении численности, видового состава, ареалов, популяционной структуры, темпа роста, сроков инкубации, дифинитивной плодовитости и т.д.

При зоогеографическом анализе баренцевоморской фауны гаммарид в целом (то есть всего списка из 311 видов, составленного более чем за 200 лет исследований) выявляется преобладание в их составе арктическо-бореальных видов - 38.9% и арктических - 23.1%. Высока доля и бореальных видов - вместе с амфибореальными они составляют 22.8%. Это связано с тем, что в анализ включена не только сублиторальная, но и литоральная фауна.

Данная среднеголетняя структура амфиподной фауны, как и всех других групп беспозвоночных и рыб, не является постоянной и зависит в первую очередь от климата моря. Поскольку Баренцево море - пограничный район взаимодействия холодной Арктики и теплой Атлантики, то в зависимости от преобладающего значения тех или иных водных масс гидрологическая обстановка периодически подвергается изменениям, наиболее значительным в циклах потепления и похолодания Арктики. Такие изменения климата моря главным образом происходят, видимо, в связи с вековыми 80-90-летними колебаниями солнечной активности, хотя нельзя исключать из внимания и более короткие по срокам наблюдаемые циклы.

Перестройка фауны в многолетнем цикле климатических флуктуаций вызывает не только смещение границ между арктической и бореальной областями, но и приводит к изменению общей продуктивности водоема. Ряд видов, в зависимости от направления и глубины процессов потепления или похолодания нацело исчезает, другие, хоть и в угнетенном состоянии, но продолжают существовать в водоеме, третьи расширяют свой ареал и увеличивают численность. Изменения затрагивают все группы населения - планктонные и бентические,

беспозвоночных и рыб. Планктонные животные обычно индицируют короткопериодные изменения термики вод (Богоров, 1945; Fraser, 1952; Бродский, 1957), бентосные же формы реагируют лишь на устойчивые, продолжительные однонаправленные изменения гидрологического режима (Держгин, 1924, 1930; Горбунов, 1934, 1937; Черемисина, 1947; Blacker, 1957, 1965; Несис, 1960; Кобякова, 1960). Бентос в отличие от планктона характеризует не температуру воды и распределение водных масс в момент наблюдения, а их среднее распределение за длительный период времени (Несис, 1959, 1963; Ursin, 1960).

Сейчас уже достаточно достоверно установлено, что после длительного, относительно теплого периода 20-50-ых лет в Арктике наступила новая волна похолодания (Бочков, 1972), продолжающаяся, фактически, до настоящего времени. Устойчивое снижение теплосодержания баренцевоморских вод началось в конце 50-ых лет и уже первые предположения о начале нового цикла похолодания, высказанные на основе анализа донной фауны юго-западной части моря и района Западного Шпицбергена, содержатся в работах К.Н. Несиса (1960) и Р. Блекера (Blacker, 1965). В. Вадер (Vader, 1971) обнаружил в 1967 г несколько высокоарктических видов амфипод в Баренцфьорде (северная Норвегия), где эти виды ранее не отмечались. Позднее аналогичные факты были представлены в работах В.Ф. Брызгина (1973), Т.В. Антиповой (1974), Ю.И. Галкина (1976) и других исследователей при анализе бентосных материалов, собранных со всей акватории Баренцева моря всего за 3 года (1968-1970).

При анализе амфиподных коллекций этого периода (сборы 1968-1970 гг) выявляются значительные изменения в составе и распределении сублиторальных гаммарид - отмечается относительное увеличение процентной доли холодноводных арктических и высокоарктических видов и практически полное отсутствие в сублиторали моря бореальных форм. Из 120 найденных в материалах этого периода гаммарид к группам арктических (совместно с высокоарктическими) и арктическо-бореальных видов относится по 50 или по 41.7%. На долю амфибореальных и бореальных видов приходится только 9.1%, причем все бореальные виды отмечены к западу от линии мыс Норкап - о-в Медвежий.

Значительно расширилась акватория, занятая высокоарктическими видами гаммарид - они не обнаружены только в юго-западном районе моря, ограниченном параллелью 73° сев.шир. и меридианом 30° вост. долготы. Особенно обильны высокоарктические виды в восточной половине моря. Найдены они, главным образом, на глубинах не свыше 200-250 м, средняя температура их обитания от -1.1 до 0.5° .

Арктические виды в сублиторали Баренцева моря представлены, в основном, циркумполярными (63.4%), мелководными (39%) формами с оптимальной температурой обитания от -0.5 до 2.0° . Распространены арктические виды практически по всей акватории водоема.

Арктическо-бореальные виды в своем распространении тяготеют к западным и южным районам моря и не встречаются в его северо-восточном секторе. Они обитают при температуре от -1.8° до максимальных в водоеме, но в основном приурочены к температурному диапазону $1.4-4.6^{\circ}$.

Роль арктическо-бореальных видов в годы последнего похолодания климата моря заметно снизилась среди всех групп баренцевоморского населения. Их видовой состав, видимо, не изменился в значительной степени, но численность и биомасса резко снизились. Многие из видов этой группы вышли из состава доминирующих форм биоценозов. Общая биомасса бентоса в связи с этим снизилась со 128 г/м^2 в 30-40-ых годах (Зацепин, Риттих, 1968) до 77.6 г/м^2 в 70-е годы (Антипова, 1972), то есть на 39.4%.

Наряду с уже отмеченным уменьшением числа бореальных видов гаммарид произошло параллельное пополнение фауны сублиторали рядом арктических, мелководных видов, известных ранее только из восточного сектора Арктики, - это *Anonyx laticoxae*, *Onisimus krassini*, *O. simus*, *Orchomene lepidula*, *O. macroserrata*, *Ischyrocerus enigmaticus* и другие. Бокоплав *O. lepidula* в настоящее время широко распространен по водоему и является теперь его обычным обитателем. Значительно расширил свой ареал в восточной половине Баренцева моря *O. tschernyshevi*, прежде отмечавшийся только в Кгорском Шаре (Bruggen, 1909; Гурьянова, 1951).

Таким образом за относительно короткий период времени в составе амфиподной фауны сублиторали Баренцева моря, как и всей фауны в целом, произошла глубокая перестройка - вместо видов арктическо-бореальной природы стали преобладать холодноводные, stenotherмные, мелководные виды арктического комплекса. Изменения в сторону холодноводной амфиподной фауны были настолько значительными, что позволили нам отнести Баренцево море этого периода к типично арктическим водоемам (Брызгин, 1973), в котором граница между арктическим и бореальным бентосом передвинулась в цикле многолетнего похолодания из центральных районов моря (Дерюгин, 1924; Филатова, 1938) к западу до линии мыс Нордкап-остров Медвежий. Следует также отметить, что происшедшие изменения в составе, распределении и численности отдельных видов бентоса и снижение общей биопродуктивности водоема произошли за относительно короткий временной промежуток, исчисляемый даже не десятилетиями, а годами (Брызгин, 1973, 1974). То есть изменения в фауне моря в циклах климатических флуктуаций могут происходить в короткие сроки и быть при этом значительными и масштабными, затрагивая животных всех зоогеографических групп на всей акватории Баренцева моря и сопредельных с ним вод (Брызгин, 1974, 1994; Галкин, 1991; Семенов, 1989).

Сравнение фауны амфипод Баренцева моря с фаунами других северных акваторий показывает их наибольшее сходство с Карским и Белым морями и районом Восточной Гренландии.

Зоогеографический состав фауны амфипод Белого моря рассматривается на основе материалов 1961-1963 гг из районов Онежского и Кандалакшского заливов (Брызгин, 1982). В Онежском заливе обнаружено 47 видов гаммарид, из которых 34% виды арктические (совместно с высокоарктическими), 38.3% арктическо-бореальные и 27.7% бореальные (совместно с амфибореальными). В Кандалакшском заливе встречен 31 вид, среди которых 38.7% арктических (совместно с высокоарктическим), 29% арктическо-бореальных и 25.8% бореальных (совместно с амфибореальными).

Фауна амфипод Белого моря в целом более чем на 60% сос-

тоит из арктических и арктическо-бореальных мелководных видов. Верхним пределом 77 из них являются глубины менее 10 м, 60 видов распространены до глубин 100 м и лишь 2 вида глубже 100 м. Число арктических видов увеличивается с глубиной от 39% на глубинах менее 10 м и до 58-72% на глубинах более 100 м. Число арктическо-бореальных видов с глубиной уменьшается от 34% (выше 10 м) до 27% (глубже 100 м).

Наибольшее сходство фауна амфипод Белого моря имеет с юго-восточной частью Баренцева моря и с Карским морем.

4. Экология и особенности распределения декапод Баренцева моря и сопредельных вод.

1) Видовой состав и экология декапод.

На основе многолетних материалов, собранных во время гидробиологических исследований донной фауны и поисково-промысловых траловых работ, представлены данные по видовому составу, частоте встречаемости, условиям обитания, ареалам распространения и зоогеографической природе 24 видов декапод (Брызгин, Сенников, 1979; Брызгин, Боркин, 1982), среди которых 19 видов креветок: *Pandalus borealis*, *P. montagui*, *Spirontocaris spinus*, *Sp. turgida*, *Sp. secutifrons*, *Eualis gaimardi gaimardi*, *E. gaimardi gibba*, *Hetairus polaris*, *Crangon crangon*, *Cr. almanni*, *Sclerocrangon boreas*, *S. ferox*, *Pontophilus norvegicus*, *Sabinea septemcarinata*, *S. sarsi*, *Hymenodora glacialis*, *Bythocaris biruli*, *B. elegans* и *Pasiphaea tarda*. Один из видов креветок *Bythocaris elegans* явился новым для науки (Брызгин, 1982). Для 15 видов креветок приведены карты распространения в Баренцевом море.

2) Экология и популяционная структура *Pandalus borealis* Kr. в Баренцевом море и сопредельных водах.

Наиболее полные сведения по экологии, биологии и особенностям распределения из всех видов высших ракообразных, включая амфипод и декапод, получены при исследовании северной глубоководной розовой креветки *Pandalus borealis* как возможного объекта промысла в Баренцевом море.

Глубоководная креветка или северный шримс - тихоокеанский по происхождению, амфибореальный вид (Иванов, 1972).

Обитает в умеренной зоне Тихого и Атлантического океанов. В водах Северо-Восточной Атлантики и западного сектора Арктики распространен от центральных районов Северного моря до Новой Земли на востоке, Земли Франца-Иосифа и Северного Шпицбергена (до 82° сев.шир.) на севере. Встречается в Белом и Карском морях. В пределах указанного ареала многочисленен в фиордах норвежского и баренцевоморского побережий, у Западного Шпицбергена, а также на шельфе Северного, Норвежского и Баренцева морей (Брызгин, 1981).

Этот вид является нектобентическим - креветка ведет подвижный образ жизни в придонном горизонте. В Атлантике отмечена на глубинах 20-900 м, но в разных частях ее ареала глубины преимущественного обитания различны и колеблются от 80 до 650 м (Allen, 1959). В норвежских и баренцевоморских фиордах креветка придерживается, главным образом, глубин 60-120 м, в Северном море - 180-250 м, в открытых районах Баренцева моря - 300-350 м, около Шпицбергена - 400-500 м. В северных водах креветка предпочитает большую глубину.

Рельеф дна в местах распределения вида обычно спокойный. Либо это подводные долины или ровные склоны с небольшим перепадом глубин, либо основания желобов, подводных каньонов или фиордов. Креветка встречается исключительно на илистых грунтах с большим содержанием органического вещества в донных осадках - $C_{орг}$ не менее 4% (Bigelow a. Schroeder, 1939). Привязанность к илистым грунтам обусловлена тем, что одним из основных компонентов ее пищи являются органические остатки, содержащиеся в илах.

Одним из главных факторов, лимитирующих распространение вида, является температура. На севере низкая температура замедляет рост, созревание, смену пола (этому виду свойственен протерандрический гермафродитизм) и может оказывать губительное воздействие на икру и даже на взрослых особей. При температуре воды ниже 0.4° часть самок теряет икру, при 0° икра гибнет, а длительное воздействие отрицательной температуры может вызвать массовую гибель взрослых особей (Horsted a. Smid, 1956). В южных районах оказывается неблагоприятной высокая температура. Выдерживая в целом большой

диапазон температурных колебаний (от -1.8 до 11.1°), креветка обитает в основном при температуре от 0.4 до 8° (Паленичко, 1941; Allen, 1959).

В отдельных участках своего ареала, в местах, где имеется комплекс положительных абиотических и биотических факторов (рельеф дна, грунты, температура, течения, биоценоз), креветки концентрируются в плотные скопления. Места концентрации таких скоплений, как правило, постоянны и определяются не столько оптимальными температурными условиями, сколько динамикой вод: креветка всегда концентрируется только в зоне взаимодействия двух водных масс различного происхождения или фронтальных зонах (Иванов, 1967; Брызгин, 1970). В этих зонах теплые атлантические воды соприкасаются с холодными арктическими и опускаются вниз, увлекая с собой огромное количество органических веществ и планктонных организмов. Здесь же происходит оседание личинок креветки.

Совокупность перечисленных факторов дает возможность креветке образовывать здесь довольно плотные скопления. Они могут сохраняться круглогодично (например, в глубоководных фиордах и подводных каньонах) или создаваться только в определенные сезоны года в период размножения креветки (на склонах желобов). В последнем случае площадь и плотность концентрации особей полностью зависит от интенсивности динамических процессов во фронтальной зоне, а последние, в свою очередь, от термического режима взаимодействующих водных масс. Закономерно, что чем уже фронтальная зона, тем выше плотность концентрации креветки.

Скопления в пределах ареала чаще всего существуют обособленно, то есть они географически разобщены. Обособленные популяции могут либо существовать самостоятельно (независимые популяции), либо частично или полностью зависеть от других популяций (полузависимые и зависимые популяции - Беклемишев, 1960).

Независимые популяции в Северо-Восточной Атлантике находятся в районах Северного моря и норвежского побережья (видимо, в основном, это фиордовые скопления). Пополнение

этих популяций происходит за счет собственного генофонда. Кроме того, большое количество репродуцируемых здесь личинок уносится течениями на север, где ими пополняются другие популяции.

Полузависимые популяции частично могут существовать за счет своих репродуктивных возможностей, частично за счет вноса личинок извне. К этому типу относится большинство популяций открытых и прибрежных районов Баренцева моря.

Зависимые популяции обитают в районах, где по ряду абиотических и биотических факторов (сильные течения, пониженная постоянно или периодически до критических значений придонная температура, пресс хищников и т.д.) пополнение за счет собственного генофонда невозможно. Такие популяции существуют только за счет приноса личинок извне и отмечены нами в районах Западного Шпицбергена, на севере и востоке Баренцева моря (Брызгин, 1980).

Пресс промысла на популяции зависимого типа может увеличиваться соответственно степени усиления их зависимости. Наибольшую осторожность необходимо проявлять при облове основной "маточной" популяции вида (в пределах являющейся частью его ареала), поставляющей личинок и поддерживающей этим численность других популяций. В Северо-Восточной Атлантике "маточные" популяции находятся в районе Норвежского желоба и норвежских фиордов.

Существование зависимых популяций креветки полностью определяется величиной приноса туводных личинок и в случае перелома их восстановление определяется только темпами роста и развития особей в данном районе. Отрицательный эффект перелома здесь может выразиться лишь в нарушении межвидовых связей - креветка является одним из основных пищевых объектов многих промысловых рыб.

Как показали наши исследования в Баренцевом море креветка распространена почти повсеместно, но неравномерно. В крайних восточных и северных районах она встречается очень редко. В этих так называемых зонах стерильного выселения (Беклемишев, 1966) креветка не способна к размножению, рост и развитие ее резко замедлены, численность низка. В юго-западном секторе моря численность креветки

высока только в местах циклонического круговорота атлантических вод. В прибрежье это глубоководные фьорды, в открытом море - глубоководные впадины и подводные каньоны.

Все баренцевоморские популяции (а их описано нами 8 - Брызгин, 1980, 1981) не способны к самостоятельному существованию. Популяции в районах острова Медвежий, восточного и западного склонов Западного желоба и Демидовской банки предположительно отнесены нами к полузависимому типу, а популяции в районах Гусиной банки, острова Надежды и Западного Шпицбергена - к полностью зависимому типу.

Площадь и плотность концентрации креветки различных популяций неодинаковы по районам и значительно колеблется по годам и сезонам. Межгодовые различия зависят в первую очередь от многолетних изменений гидрологического режима вод (климата моря), сезонные - от гидрологических условий и биологического состояния креветки.

В разных районах моря скопления образуются при различной температуре в диапазоне от 0.4 до 8°. Наибольшая плотность концентрации креветки в районе о. Надежды наблюдается при 0.7° и значительно уменьшается при повышении или понижении температуры хотя бы на 0.2°. Оптимальная температура образования скоплений на восточном склоне Западного желоба 0.8-0.9°, около о. Медвежий и Западного Шпицбергена 1.9-2.2°. Таким образом оптимальная температура в каждом районе не столько свидетельствует о наилучших условиях жизнедеятельности креветки, сколько о динамических процессах водных масс, то есть о наличии при этом термическом режиме в данном районе фронтальной зоны.

Наблюдения за скоплениями креветки в разное время года позволили выявить ход сезонной динамики численности и состава популяций. Наиболее полный материал по биологическому состоянию креветки был получен на восточном склоне Западного желоба. Наименьшая плотность скопления была здесь в начале января. В конце января и феврале плотность начала постепенно повышаться и в марте-апреле достигла максимальных величин. В начале января наибольшую часть популяции составляли самки - 72.9%, тогда как переходные особи в это

время составляли 26.8%.

В феврале-апреле размерно-возрастной состав популяции постепенно изменялся, главным образом, за счет переходных особей. Во-первых численность их увеличилась и оставалась высокой за счет включения в переходную фазу многочисленных самцов, имеющих возраст 2-3 года. С другой стороны переходные особи в возрасте 3-4 года уже заканчивали превращение и пополняли группу самок. Процентное отношение икротосных особей уменьшалось только за счет увеличения численности других групп в процессе концентрации скопления. Массовый выклев молоди у креветки данной популяции происходил в конце мая и июне.

В апреле переходные особи составляли 21.4%, длина их карапакса 14-21 мм. Основная часть популяции (78.3%) в этот период состояла из самок. Небольшая часть последних была представлена особями, только что закончившими превращение, а большая часть, видимо, группой "отдыхающих от икроношения" особей, не принимавших участия в размножении в прошедшем году. Возраст последних - 4-5 лет, длина карапакса 23-26 мм. Основная часть самок в апреле была представлена икротосными особями. Вынашиваемая ими икра находилась в третьей стадии (Kjennegruud, 1952), то есть в яичевой оболочке были вполне сформировавшиеся, готовые к выклеву личинки. Массовый выклев молоди к июлю завершился полностью. Основу популяции в этот период составляли переходные особи в возрасте 3-4 года. В отличие от других сезонов года переходные особи имели крупные размеры тела - около 24 мм по карапаксу. Самки в июле составляли всего 44.6%, из них немногочисленная группа была представлена особями с длиной карапакса 25-26 мм. Это уже отнерестившаяся группа отдохнувших в прошлом году креветок.

К середине июля количество переходных особей несколько уменьшилось - они составляли только 43.5%. Поскольку к этому периоду крупные особи уже закончили процесс превращения, максимальный размер переходных особей уменьшился до 22 мм. Количество самок увеличилось до 55.4%. Состав их примерно такой же, как и в начале июля.

К концу июля количество переходных особей значительно уменьшается, а в связи с тем, что большая часть особей уже закончила превращение, уменьшается и средний размер переходных особей - I4-I7 мм по карапаксу. Самки в это время составляют 66.9%. В основном это особи готовые к нересту.

Массовый нерест креветки данного скопления проходит в августе и начале сентября. После массового нереста креветки скоплений сезонного типа начинают рассредоточиваться по акватории, плотность их концентрации резко уменьшается. В миграции принимают участие особи всех возрастных групп.

Аналогичные схемы биологического развития и динамики популяций свойственны креветке и других районов Баренцева моря. Различаются они только сроками и продолжительностью отдельных стадий (Брызгин, Русанова, 1974).

Продолжительность икроношения в разных районах Баренцева моря различна и колеблется от 8 до 10 месяцев. У более северных популяций нерест проходит раньше, а выклев личинок позднее. В связи со столь растянутым инкубационным периодом основная часть креветки нерестится один раз в жизни. Вторично участие в нересте принимают только 20% самок, причем после первого нереста самки в течение года находятся в стадии полового покоя.

Плодовитость креветки по районам варьирует от 0.5 до 2 тыс. икринок (3.5 тыс. в Северном море), но до 50% кладки теряется во время ее вынашивания. В северных и восточных районах значительная часть, а в районах стерильного выселения 100% икры гибнет от неблагоприятного температурного режима. Таким образом средняя плодовитость баренцевоморской креветки составляет в среднем около 500 яиц. Диаметр икры после нереста 0.9-1.3 мм, перед выклевом 1.7-2.0 мм.

Продолжительность жизни креветки зависит от района оседания молоди и от условий обитания взрослых особей. При продвижении на север и восток скорость развития резко замедляется (табл.5). В Баренцевом море в районе Нордкинской банки продолжительность жизни составляет около 4-4.5

Таблица 5

Экологическая характеристика *P. borealis* различных популяций Баренцева моря и Северо-Восточной Атлантики

Районы	Возраст, годы			Длина карапакса, мм	
	самцы	переходные особи	самки	молодь	самцы
Баренцево море	2.5-3.5	3-5	4.5-8.5	5-9	9-15
Исландия	2.5-3.5	3-4	4.5-7.0	5-9	9-14
Норвежск. желоб	1.5-2.5	2-3	2.5-4.5	5-9	9-14
Прол. Скагеррак	1.5-2.5	2.3	2.5-4.5	5-9	9-15
Северное море	0.7-1.5	1-2	1.5-3.0	5-8	8-16

Районы	Продолжение				
	Длина карапакса, мм: переходные особи	Сроки: самки	Сроки: нерест та	Продолж.: эмбрион разви- тия, мес:	Сроки: выклева
Баренцево море	I4-24	I9-32	IV-УП	8-9	IV-УП
Исландия	I4-23	I7-30	VI-УП	8-9	У-VI
Норвежск. желоб	I4-26	I8-32	IX-X	6-7	III-IV
Прол. Скагеррак	I4-24	I8-30	X	5-6	III-IV
Северное море	I4-20	I3-24	X-XI	4.5	II-III

лет, в районах о. Медвежий, Западного желоба, Демидовской и Гусиной банок 6-6.5 лет, в районе о. Надежды до 7-7.5 лет и в районе Западного Шпицбергена до 8-II лет. В связи с этим различны и темпы созревания креветок. На Нордкинской банке большая часть особей становится половозрелой (на стадии самца) на втором году жизни и превращается в самок в конце третьего года. Если креветка живет 6-6.5 лет, то половозрелость наступает на третьем, а превращение в самок заканчивается на 4-5 годах. Таким образом, при большей продолжительности жизни половозрелость наступает позднее (Rasmussen, 1953; Allen, 1959; Брызгин, 1970).

Аналогичные данные получены нами при сравнении экологической характеристики креветки различных популяций Северо-Восточной Атлантики (Брызгин, Русанова, 1974).

Средние размеры креветок в Баренцевом море колеблются

незначительно и зависят, главным образом, от соотношения численности особей различных возрастных групп: при большей продолжительности жизни значительно увеличивается количество мелких креветок, находящихся в стадии смены пола.

Средний размер баренцевоморской креветки составляет 67.6 мм при длине карапакса 20.4 мм и весе 6.5 г.

5. Заключение.

Таким образом на основе многолетних исследований проведена ревизия фауны наиболее многочисленной в систематическом ранге группы высших ракообразных Баренцева и прилегающих к нему акваторий Норвежского, Гренландского и Карского морей, Арктического Бассейна и Белого моря. Получены обширные сведения по экологии и особенностям распределения около 200 видов амфипод и декапод, при необходимости сделаны описания и переописания отдельных таксонов.

Обосновано положение о значительных преобразованиях фауны сублиторали Баренцева моря и его сопредельных вод в цикле долгопериодных изменений климата моря и обосновывается концепция, что эти изменения могут быть быстрыми и происходить в короткие сроки. Определена возможность использования сублиторальных амфипод в качестве биоиндикаторов гидрологического режима и общей продуктивности моря.

Показана возможность использования литоральных гаммарид как объектов кормовой аквакультуры для нужд рыболовных и выращенных хозяйств, проведены предварительные исследования по подбору объектов и биотехнике их выращивания.

Значительно расширены имеющиеся сведения по экологии, жизненным циклам и особенностям распределения ценного промыслового вида - креветки *Pandalus borealis*. Показано, что в отличие от существующих в отечественной и зарубежной литературе мнений этот вид в Баренцевом море имеет значительно большую численность не в прибрежных, а в открытых районах.

На основании полученных в результате исследований теоретических положений обоснована возможность промысла креветки в открытых районах Баренцева моря, разработаны мето-

дические пособия, представлены промышленности биологическое обоснование и схема промысла, определены общий и допустимый промысловый запасы, составлены текущие и перспективные прогнозы промысла.

VI. ВЫВОДЫ

1. В обработанных коллекциях из сублиторали Баренцева моря (1857 проб собранных в 1951-83 гг) обнаружено 132 вида амфипод п/о *Gammaridea* и 5 видов п/о *Caprellidea*. Впервые отмечается для водоема 2 рода (*Anisogammarus* и *Leptocheirus*) и 18 видов. 4 вида оказались новыми для науки.

2. В сублиторали Белого моря в обработанных материалах (330 проб собранных в 1961-64 гг) найдено 52 вида амфипод п/о *Gammaridea* и 2 вида п/о *Caprellidea*. 2 вида гаммарид впервые отмечаются в водоеме.

3. В материалах из Карского моря (25 проб собранных в 1975 г) обнаружено 25 видов амфипод п/о *Gammaridea* и 1 вид п/о *Caprellidea*. 1 род (*Cariocanthus*) и 1 вид (*C. careostrostrum*) оказались новыми для науки.

4. В фауне амфипод Баренцева моря на настоящий момент отмечено 325 видов (40 семейств, 130 родов), из которых 311 видов (38 семейств, 126 родов) относятся к п/о *Gammaridea*. Фауна Белого моря включает 145 видов (24 семейства, 70 родов), из которых 136 видов (22 семейства, 68 родов) относятся к п/о *Gammaridea*.

5. Отмечена высокая частота встречаемости амфипод в Баренцевом и Белом морях, достигающая в отдельных районах морей 75-98%. Основная часть гаммарид этих морей представлена мелководными, холодолюбивыми видами, предпочитающими температурный диапазон от -1.8 до 3.5°.

6. Зоогеографический состав среднемноголетней структуры амфипод Баренцева моря показывает преобладание арктическо-бореальных видов (около 40%). Арктический и бореальный комплексы представлены примерно одинаково - по 23%. Данная структура не является постоянной и меняется при изменении термического режима вод.

7. Высказано и обосновано предположение о периодических изменениях состава и распределения донной фауны Баренцева моря в цикле многолетних климатических флуктуаций. Показано, что в период последнего похолодания Арктики в фауне сублиторали резко увеличилась доля арктических и уменьшилась доля бореальных видов, значительно изменились их ареалы.

8. Установлено, что изменения фауны в сублиторали Баренцева моря в результате климатических сукцессий могут проходить быстро, в короткие сроки и быть достаточно масштабными, способными не только вызвать структурную перестройку в ее составе, но и изменить общую продуктивность моря.

9. Показана целесообразность использования литоральных гаммарид как объектов кормовой аквакультуры. На литорали Белого моря проведены предварительные исследования по подбору объектов и биотехнике их выращивания.

10. Уточнен видовой состав и описаны экология и временные ареалы распространения в сублиторали Баренцева моря 19 видов креветок. 1 вид явился новым для науки.

11. Впервые представлены сведения о распределении северной глубоководной креветки в открытых районах Баренцева моря. Изучены особенности распределения вида в пределах всего ареала в Северо-Восточной Атлантике. Найдены промысловые концентрации, выявлены районы их расположения.

12. Определены основные закономерности образования и условия формирования скоплений, сезонная и многолетняя динамика численности, размерная, возрастная и половая структуры.

13. Впервые изучена популяционная разобщенность и составлена схема популяционной структуры креветки, определена степень взаимозависимости различных популяций, основные экологические особенности, а также механизмы воспроизводства и пополнения, темпы роста, скорость созревания, плодовитость, продолжительность жизни креветки различных популяций во всем ареале исследований от Северного моря до Шпицбергена и от Исландии до Новой Земли.

14. Обоснована возможность промысла креветки в открытых районах Баренцева моря, переданы промышленности методические пособия, биологическое обоснование и схемы промысла креветки, составленной на основе исследования популяционной структуры вида. Определен общий и промысловый запасы креветки, сроки и величины возможного вылова индивидуально для каждого скопления. Создан и передан промышленности селективный трал, составлены текущие и перспективный прогнозы.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. On the biology and distribution of *Pandalus borealis* Kr. in the offshore waters of Barents Sea. - In: Conseil Permanent Intern. pour l'Exploration de la Mer. Ann. Biol., v. 24, 1968 (1967), p. 204.
2. Рыбопропускное сооружение на Верхнетуломской ГЭС. - ж. Рыбное хозяйство, 1967, №10, стр. 27-30.
3. Адаптация массовых видов амфипод арктического комплекса к существованию в Белом море. - В кн.: Карельский филиал АН СССР, 8-я сессия Ученого Совета. Тез. докл., Петрозаводск, 1969, стр. 197-199.
4. О распределении и биологии креветки *Pandalus borealis* Kr. в открытых районах Баренцева моря. - в кн.: Материалы рыбохоз. иссл. Северного Бассейна. Вып. 16 (ч. II), Мурманск, 1970, стр. 93-107.
5. Фауна *Lysianassidae* (Amphipoda, Gammaridea) Баренцева моря. - В кн.: Материалы рыбохоз. иссл. Северного Бассейна. Вып. 21, Мурманск, 1974, стр. 83-87.
6. *Lysianassidae* (Amphipoda, Gammaridea) Баренцева моря. - Конф. мол. учен. ПИПРО, Тез. докл., Мурманск, 1972, стр. 16-18.
7. Изучение распределения и оценка состояния запасов Северного шрима в открытых районах морей Северо-Восточной Атлантики. - В сб.: Тезисы докл. конф. по промысловым беспозвоночным. Калининград, 1973, стр. 24-25.
8. Эколого-географический анализ фауны амфипод сублиторали Баренцева моря. - В сб.: Состав, распределение и экологи-

гия донной фауны Баренцева моря. Тез. докл. Мурманск. обл. научн. конф., Мурманск, 1973, стр. II-12.

9. К вопросу методики изучения донной фауны техническими средствами. - В сб.: Состав, распределение и экология донной фауны Баренцева моря. Тез. докл. Мурманск. обл. научн. конф., Мурманск, 1973, стр. 30-32 (соавт.: М.Л. Заферман, О.Н. Киселев).

10. О распределении северной креветки в открытых районах Северо-Восточной Атлантики. - Тез. докл. научно-технич. конф. ПИНРО по итогам работ за 1971-1972 гг., Мурманск, 1973, стр. 17-19.

11. Дополнения к фауне Gammaridea (Amphipoda) Баренцева моря. - Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 9, стр. 1417-1420.

12. Новые для фауны Баренцева моря виды амфипод семейства Lysianassidae (Amphipoda, Gammaridea). - Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 10, стр. 1570-1575.

13. Изучение распределения и поведения северной глубоководной креветки методом подводной фотосъемки. - ж. Рыбное хозяйство, 1974, № 1, стр. 17-18 (соавт.: Л.И. Серебров).

14. Эколого-биологическая характеристика северного шrimса различных популяций Северо-Восточной Атлантики. - Промысловая ихтиология. Реф. информ. ЦНИИТЭИРХ, сер. I, вып. 4, стр. 5 (соавт.: Н.К. Буторова, К.П. Двинин, Л.Л. Константинова).

15. Закономерности распределения и популяционная изменчивость *Pandalus borealis* Kr. в открытых районах Северо-Восточной Атлантики. - В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л., "Наука", 1974, стр. 88-89 (соавт.: М.Н. Русанова).

16. Перспективы промысла и искусственного выращивания пищевых и кормовых беспозвоночных в Северном промысловом бассейне. - В сб.: Основные направл. развития рыбн. промысл. Мурманск. обл. в 10 пятилетке и до 1990 г. Тез. докл. научно-практич. конф., Мурманск, 1974, стр. II-12.

17. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) Баренцева моря. - Автореф. дисс. канд. биол. наук. Петрозаводск, 1973, 19 стр.

18. О возможности промысла креветки в районах Северо-Восточной Атлантики. Экология и распределение креветки

различных возрастных групп. - Прогноз сырьевой базы на 1975 г., Мурманск, ПИНРО, 1974, 23 стр.

19. Investigation on ecology and biology of *Pandalus borealis* in open parts of the Northeast Atlantic. - Intern. Council. Explor. Sea. Rept. Meet. Work Group Assesm. *Pandalus borealis* stocks, Charlottenlund Slot, 42-15 March, 1973 (Prepr.), 4 p.

20. Изучение поведения глубоководной креветки *Pandalus borealis* Kröyer. - В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975, стр. 7-9 (соавт.: Л.И. Серебров, Г.П. Тарасова).

21. Промысловые беспозвоночные. - В кн.: Промысл. биологич. ресурсы Сев. Атлантики и прилегающих морей Сев. Ледов. океана. М., Пиц. пр-сть, 1977, стр. 136 (соавт.: Н.К. Буторова).

22. Десятиногие ракообразные. - В кн.: Промысл. биологич. ресурсы Сев. Атлантики и прилегающих морей Сев. Ледов. океана. М., Пиц. пр-сть, 1977, стр. 136-140.

23. Cumacea, Isopoda и Decapoda Баренцева моря. I. Состав и экологическая характеристика видов. - В кн.: Биология и индивид. развитие возможн. объектов марикультуры в морях Европ. Севера. Изд-во Кольского ФАН СССР, Апатиты, 1979, стр. 89-102 (соавт.: А.М. Сенников).

24. Развитие гидробиологических исследований ММБИ. - В кн.: Биология и индивид. развитие возможн. объектов марикультуры в морях Европ. Севера. Изд-во Кольского ФАН СССР, Апатиты, 1979, стр. 121-127.

25. *Pandalus borealis* Kr. Экология и структура вида. - В кн.: Физико-химические условия формир. биол. продукции Баренцева моря. Изд-во Кольского ФАН СССР, Апатиты, 1980, стр. 93-106.

26. Животные и растения Баренцева моря. - Изд-во Кольского ФАН СССР, Апатиты, 1981, 188 стр (сост.: Н.В. Денисенко, С.Г. Денисенко, Э.Е. Калужный, В.М. Рыжов).

27. Глубоководная креветка Баренцева моря (биология, распределение и промысел). - Мурманское книжн. изд-во, Мурманск, 1981, 72 стр.

28. О двух видах креветок рода *Bythosaris* из Арктического бассейна.- Зоол. журнал, 1982, т. 61, вып. 4, стр. 603-605.

29. Эффективность применения гаммаруса при откорме молоди семги.- В сб.: Повыш. продукт. и рац. использ. биол. ресурсов Белого моря. Матер. координац. совещ., Л., 1982, стр. 141-142 (соавт.: С.М. Мартыненко, А.В. Сапожников).

30. К фауне Amphipoda Белого моря.- В сб.: Повыш. продукт. и рац. использ. биол. ресурсов Белого моря. Матер. координац. совещ., Л., 1982, стр. 32-33.

31. Роль Соловецкой биологической станции в развитии гидробиологических исследований северных морей.- В кн.: Проблемы экологии Белого моря. Архангельск-Соловки, 1982, стр. 11-12.

32. Креветки желоба Франца-Виктория, Арктический Бассейн.- В кн.: Проблемы рац. использ. промысл. беспозвоночных. Тез. докл., Калининград, 1982, стр. 11-12 (соавт.: И.В. Боркин).

33. Амфиподы рода Ампелиска сублиторали Баренцева моря.- В кн.: Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологич. дисциплин педвуза. III всес. конф. зоологов пед-институтов, Тез. докл., ч. II, Витебск, 1984, стр. 206-207.

34. Отряд Amphipoda.- В кн.: Жизнь и условия существования в бентали Баренцева моря. Изд-во Кольского ДАН СССР, 1986, стр. III-III4.

35. К фауне амфипод Онежского и Кандалакшского заливов Белого моря.- В кн.: Проблемы изуч. и рац. использ. и охраны природн. ресурсов Белого моря. III региональн. конф. по проблеме Белое море. Л., 1987, стр. 133-134.

36. Sublittoral Amphipods of the Barents Sea.- In.: VIII International Colloquium on Amphipoda. Abstracts. University of Lodz, Poland, 12-15 September, 1994, p.9.

37. Amphipoda from the sublittoral of the Barents Sea.- Pol. Arch. Hydrobiol., in print.

38. Fauna Amphipods of the western part of the Kara Sea.- Pol. Arch. Hydrobiol., in print.

39. Long-term changes of species compositions and biomass of sublittoral amphipods in the Barents Sea.- In.: International Conference on Long-term Changes in marine ecosystems. Arcachon, France, 1-3 February, 1995, in print.