

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ИНСТИТУТ ОКЕАНОЛОГИИ

А. П. КУЗНЕЦОВ

**ФАУНА ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
ПРИКАМЧАТСКИХ ВОД ТИХОГО ОКЕАНА
И СЕВЕРНЫХ
КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ**

288
14382

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва 1963

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

И. А. ФИЛАТОВА

ПРЕДИСЛОВИЕ

Последние два десятилетия (40—50-е годы) характеризуются значительным ростом исследований морей Дальнего Востока. Научные результаты, достигнутые за это время в изучении названных акваторий, свидетельствуют о том, что период эпизодических и рекогносцировочных исследований сменился периодом планомерного и более углубленного изучения их природы и обобщения накопленных материалов.

Появившиеся за эти годы многочисленные статьи, а также ряд монографий и обобщающих работ, суммировавших данные предыдущего периода и использовавшие результаты новейших экспедиций (на экспедиционном судне «Витязь» и других судах), способствовали выяснению особенностей физико-географических условий Берингова, Охотского и Японского морей и состава и закономерностей распределения населяющего их растительного и животного мира, составив основу наших современных знаний природы этих водоемов.

К этому же времени относится и проведение комплексных исследований в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов, выполненных во время экспедиций на э/с «Витязь» (1949—1955), р/т «Лебедь» (1954) и с/р «Академик Шулейкин». Бентосные материалы, собранные в названных экспедициях, были использованы в настоящей работе, имеющей своей задачей дать по возможности всестороннее описание состава и особенностей распределения восточнокамчатской и северокурильской донной фауны, остававшейся изученной сравнительно слабо, так как единственная крупная работа по донной фауне этого района сводка К. А. Виноградова (1946) — касалась в основном шельфовой зоны Авачинского залива и была основана главным образом на качественных пробах, а работа Н. Н. Спасского (1961) содержала описание литоральной фауны.

Наряду с кратким описанием истории исследований и физико-географических условий района количественное распределение фауны, состав и особенности образуемых ею биоценозов, экология массовых видов, зоогеографический состав, трофическая зональность и пищевая значимость для промысловых бентосоядных животных составляют круг вопросов, рассматриваемых в работе. Необходимость такого разностороннего освещения природы восточнокамчатской и северокурильской донной фауны диктуется не только недостаточной ее изученностью. Она вызывается и тем, что в силу своего разнообразного состава, количественного обилия и своеобразного распределения, связанных с воздействием на этот район вод различного происхождения и со сложным рельефом дна и неравномерным распределением донных осадков, донная фауна этого района является исключительно удобным и интересным объектом исследования для решения ряда теоретически важных вопросов. Однако в первую очередь необходимость эта вызывается запросами непрерывно растущего здесь тралового промысла, так как прибрежная зона восточной Камчатки и северных Курильских островов — важнейший и перспективный промысловый район морей Дальнего Востока, в котором обитают

громадные стада минтая, трески, камбал, морских окуней и других бентосоядных промысловых животных, исчисляемые в общей сложности сотнями тысяч и миллионами центнеров.

Все эти промысловые животные, привлекаемые к берегам восточной Камчатки и северных Курильских островов разнообразной и обильной фауной двусторчатых моллюсков, многощетинковых червей, ракообразных и других донных беспозвоночных, служащих им пищей, при рациональной системе промысла способны обеспечить высокие и устойчивые уловы и дать дополнительно большое количество ценных пищевых продуктов (Богданов, 1946; Расс, 1953, 1955, 1956; Мухачева и Звягина, 1955; Полутов и Васильев, 1959). Создание такой системы промысла может быть основано лишь на данных по экологии как самих объектов промысла, так и донной фауны, являющейся их кормовой базой.

Автор надеется, что настоящая работа послужит названной цели и будет полезна работникам камчатского рыболовства. Автор надеется также, что излагаемые в работе фактические данные и соображения помогут в той или иной степени развитию наших представлений по основным общеэкологическим вопросам, особенно по вопросу о составе и структуре биоценозов, закономерностям их распределения и системе взаимоотношений между слагающими биоценозы компонентами.

К сожалению, такие важнейшие моменты экологии донных беспозвоночных, как особенности размножения и развития, сезонная, годовая и многолетняя динамика их жизненных циклов, определяющие соответствующие изменения в составе и распределении биоценозов и всей фауны в целом, а также ряд других моментов не получили отражения в работе из-за отсутствия необходимых материалов.

Глава I

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИССЛЕДОВАНИЙ ДОННОЙ ФАУНЫ В РАЙОНЕ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ И СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ¹

Несмотря на то что с начала фаунистических исследований в районе Камчатки и северных Курильских островов прошло уже более 200 лет, донная фауна этого района оставалась до последнего времени мало изученной.

Еще совсем недавно наши знания об обитающих здесь морских донных животных ограничивались лишь самыми общими представлениями, так как первая крупная работа по донной фауне прикамчатских вод Тихого океана появилась только в конце 40-х годов текущего столетия (Виноградов, 1946). Это объясняется тем, что исследования, проводившиеся различными экспедициями в прикамчатских водах, носили главным образом случайный характер и выполнялись преимущественно во время стоянок судов или на пути их следования к районам основных работ. Особенно слабо фауна прикамчатских вод и северных Курильских островов оставалась изученной в количественном отношении.

Первые научные сведения о донной фауне тихоокеанского побережья Камчатки и ближайших к ней островов Курильской гряды были получены в 1733—1743 гг. Второй Камчатской экспедицией В. Беринга и А. Чирикова, когда натуралисты этой экспедиции Г. Стеллер и С. Крашенинников положили начало изучению морской фауны и флоры наших дальневосточных морей (Крашенинников, 1948; Берг, 1926 а, 1926 б, 1946).

Собранные ими богатые коллекции по морской фауне и флоре легли в основу обширного труда П. С. Палласа (Pallas, 1811), явившегося первой монографией по фауне северной части Тихого океана и оказавшего большое влияние на развитие исследований в морях Дальнего Востока.

Дальнейшим этапом в изучении природы Камчатки и северных Курильских островов явились кругосветные плавания русских моряков под командованием Ф. Крузенштерна (1809, 1810, 1812) и Ю. Лисянского на судах «Надежда» и «Нева» (1803—1806 гг.), В. Головина (1819а, 1819б) на шлюпе «Диана» (1807—1809 гг.), О. Коцебу, (1828, 1948) на бриге «Рюрик» (1816—1817 гг.) и шлюпе «Предприятие» (1823—1825 гг.), Ф. Литке (1836, 1948) на шлюпе «Сенявин» (1826—1829 гг.). Натуралистами Тилезиусом, Лангсдорфом, Гарнером, Шамиссо, Вармшильдом, Эншольцем, Мертенсом, Киттлицем и Постельсом, участвовавшими в этих

¹ Материал для этой главы во многом заимствован из докторской диссертации К. А. Виноградова (1946).

экспедициях, были собраны разнообразные материалы по фауне прикамчатских вод Тихого океана.

Небольшие зоологические материалы были собраны в этом районе английской экспедицией на фрегате «Блоссом» (1827 г.), а также русской кругосветной экспедицией на корвете «Витязь» в 1887—1888 гг. (Макаров, 1894; Рыкачев, 1894).

Для познания донной фауны прибрежной зоны Камчатки и прилежащих к ней районов большое значение имели русские Гидрографические экспедиции по изучению Восточного океана и экспедиции Министерства земледелия на судах «Сторож» (1899—1902 гг.), «Командор Беринг» (1907—1908 гг.), «Охотск» (1908—1912 гг.) и «Таймыр» (1911—1913 гг.). В этих экспедициях коллекции по морской фауне и флоре собирались натуралистами и врачами В. Бражниковым и Дормашевым, Н. Смирновым и Бегаком, Б. Гейнеманом, Дербекком, Старокадомским и Арнольди и др. В настоящее время эти материалы хранятся в Зоологическом институте АН СССР. Зоологические материалы были частично опубликованы в «Ежегоднике Зоологического музея Императорской Академии наук» и в журнале «Морской сборник» за 1903—1916 гг. (Бражников, 1903, 1907; Смирнов и Бегак, 1908; Дербек, 1909а, 1909б; Гейнеман, 1915; Старокадомский, 1912, 1916; Медер, 1915).

Наиболее полные сборы в эти годы были сделаны Н. Смирновым и Бегаком (1908) и В. Бражниковым и Арнольди (1899—1902). Материалы, собранные на шхуне «Сторож», позволили Бражникову (1907) более подробно, чем это было до того времени, рассмотреть вопрос о зоогеографической принадлежности наших дальневосточных морей и внести некоторые дополнения в схему зоогеографического районирования северо-западной части Тихого океана Ортманна (Ortmann, 1896).

В 1896, 1900 и 1906 гг. прикамчатские воды и северные Курильские острова посетила американская экспедиция на судне «Альбатрос». Экспедицией был сделан ряд станций и произведены биологические исследования, в том числе и сборы донной фауны. Материалы экспедиции были опубликованы в виде отчетов и отдельных статей в различных американских изданиях.

Небольшие сборы по донной фауне были сделаны в эти годы также А. Н. Державиным — участником Камчатской экспедиции Рябушинского (1908—1909). По материалам этой экспедиции Михаэльсеном (Michaelsen, 1929) была написана небольшая работа об олигохетах Камчатки.

В период первой мировой войны и в годы интервенции, в связи с общим прекращением научных исследований на Дальнем Востоке, прекращаются и фаунистические исследования в водах Камчатки и северных Курильских островов.

Некоторые зоологические материалы были собраны в эти годы у берегов Камчатки японской экспедицией на судах «Унио-Мару» и «Осийоро-Мару (1915—1917 гг.), проводившей под руководством профессора Токийского рыбохозяйственного института Марукава Хисатоси (1918, 1919а, 1919б) исследования гидрологического режима, биоценозов и промысловых зон в Японском и Охотском морях. Эта экспедиция охватила своими исследованиями также и южную оконечность Камчатки.

Гидробиологические исследования в прибрежной зоне Камчатки вновь возобновляются только после установления на Дальнем Востоке советской власти.

Начиная с 1925 г., когда под руководством К. М. Дерюгина была организована Тихоокеанская научно-промысловая станция под Владивостоком (на мысе Басаргина), на базе которой впоследствии был образован ТИНРО (Тихоокеанский научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии), исследования принимают

широкий размах и проводятся по единой программе в Японском, Охотском и Беринговом морях (Дерюгин, 1933а, б). Исследования охватывают также и район восточной Камчатки и северных Курильских островов, но здесь они носят случайный характер и проводятся в большинстве случаев лишь попутно.

В 1927 г. на Камчатке вторично побывал А. Н. Державин. Он собрал здесь небольшие материалы по донной фауне. В 1929 г., во время плавания ледокола «Литке», П. В. Ушаков сделал несколько драгировок в горле Авачинской губы и в бухте Раковой, а также произвел сборы материала на литорали у мыса Сигнального.

В 1930 г. Авачинская губа была обследована экспедицией по изучению фауны и флоры, организованной Дальневосточным краевым научно-исследовательским институтом (Хабаровск). По небольшим материалам, собранным этой экспедицией при помощи драги, А. М. Поповым (1935) был опубликован небольшой очерк по распределению донной фауны в Авачинской губе.

В 1930—1931 гг. небольшие сборы зоологических материалов на литорали произвела Е. Ф. Гурьянова во время поездки на Командорские острова (Гурьянова, 1935).

В 1932 г. в районе северных Курильских островов, в заливе Камбальном и у берегов западной Камчатки работала Охотская партия Тихоокеанской экспедиции ГГИ (Государственного гидрологического института) на р/т «Гагара». П. В. Ушаковым и К. А. Виноградовым было взято около 29 траловых и дночерпательных проб. Собранные этой экспедицией материалы впоследствии были использованы К. Т. Гордеевой (1948) в работе по зообентосу западно-камчатского шельфа и П. В. Ушаковым (1953) в сводке по донной фауне Охотского моря.

В 1932 г. у берегов восточной Камчатки (в Авачинском и Камчатском заливах и в некоторых других местах) ряд траловых станций был сделан Беринговоморской партией Тихоокеанской экспедиции ГГИ на р/т «Дальневосточник» по пути его следования в Берингово море. К. М. Дерюгин и А. В. Иванов (1937) использовали эти материалы при написании обзорной работы по бентосу Берингова и Чукотского морей, в которой имеется специальный раздел «Камчатское море». В мае—июне 1932 г. небольшие сборы донной фауны у берегов восточной Камчатки произвели также участники экспедиции ТИНРО на р/т «Палтус».

Большую роль в изучении донной фауны прикамчатских вод Тихого океана сыграла Камчатская морская станция (КМС) ГГИ в Петропавловске-на-Камчатке, организованная в 1931 г. по инициативе К. М. Дерюгина. За время существования станции (до 1936 г.) ее сотрудниками К. А. Виноградовым и Н. Н. Спасским были собраны обширные по тому времени материалы по литоральной и сублиторальной морской донной фауне Авачинского и Кроноцкого заливов. Эти материалы были использованы Н. Н. Спасским (1961) для описания литорали восточного берега Камчатки, а также послужили основанием для написания уже упомянутой монографии К. А. Виноградова (1946), явившейся первым обобщением имевшихся в то время данных по донной фауне и условиям ее существования в сублиторали восточной Камчатки. В работе Виноградова приводятся списки донной фауны и флоры прибрежной зоны Камчатки, описание основных сублиторальных биоценозов, сведения о сроках размножения некоторых донных организмов и зоогеографическая характеристика донной фауны.

В 1938—1939 гг. крупные гидробиологические исследования были проведены у берегов западной Камчатки экспедицией ТИНРО на исследовательском траулере «Лебедь», впервые собравшей обширные количественные материалы по донной фауне на 136 станциях, из которых 8 станций были сделаны в заливе Камбальном, относящемся к району

наших исследований. Материалы, собранные этой экспедицией, были также использованы К. Т. Гордеевой (1948) и П. В. Ушаковым (1953).

Наиболее важными для изучения донной фауны прибрежной зоны Камчатки и северных Курильских островов явились экспедиции ИОАН (Института океанологии АН СССР) на э/с «Витязь» в 1949—1955 гг. За эти годы была подробно исследована вся прибрежная зона Восточной Камчатки и северных Курильских островов до глубин 2000 м. При этом наиболее важным моментом в работах «Витязя» были количественные исследования донной фауны. В общей сложности в этом районе «Витязем» было сделано 246 бентосных станций, на которых было получено 230 дночерпательных и 88 траловых проб.

Материалы, собранные за время плаваний э/с «Витязь», уже в 1952 г. позволили составить карты количественного распределения донной фауны (общей и кормовой биомассы бентоса и мест скопления массовых форм бентоса) в районе восточной Камчатки, вошедшие в «Атлас океанографических данных промысловых районов Берингова и Охотского морей» (1955).

По материалам этих экспедиций мною (Кузнецов, 1957, 1958, 1959а, 1959б) были написаны работы по количественному распределению донной фауны в северокурильском районе и в Кроноцком заливе, в которых одновременно рассматривается и распределение донной фауны беспозвоночных, служащих кормом для промысловых бентосоядных животных (рыб и камчатского краба). Позднее (Кузнецов, 1960, 1961 а, 1961 б, 1961 в) были опубликованы также краткие сведения по зоогеографии прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских островов и по экологии некоторых массовых видов. Те же материалы частично использовали Л. А. Зенкевич и З. А. Филатова (1958) в работе, посвященной общей характеристике донной фауны дальневосточных морей СССР и северо-западной части Тихого океана.

Сведения по питанию некоторых глубоководных беспозвоночных и распределению донной фауны по трофическим зонам на прилежащем к Камчатке и Курильским островам склоне Курило-Камчатской впадины содержатся также в работах М. Н. Соколовой (1954, 1956, 1957 а, б, 1958, 1960).

Осенью 1954 г. подробное обследование восточной стороны северных Курильских островов было произведено совместной экспедицией Зоологического института АН СССР и Камчатского отделения ТИНРО на р/т «Лебедь». На основании собранного материала была составлена карта подводных ландшафтов этого района (Гурьянова и Колтун, 1956). Этот же материал был использован В. В. Хлебовичем (1961) в сводке по полихетам литорали Курильских островов.

В 1956 г. экспедиция ИОАН на срт «Академик Шулейкин» произвела сборы донной фауны в Камчатском заливе на глубинах до 200 м, сделав 34 бентосные станции, на которых было взято 19 дночерпательных и 21 траловая проба, использованных мною в статье по Камчатскому заливу (Кузнецов, 1961, 1961а) и учтенных в предлагаемой работе.

Глава II

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ¹

В район исследований входила прибрежная зона восточной Камчатки (от п-ва Камчатского до мыса Лопатка) и островов Шумшу, Парамушир и Алаид. Весь этот район располагается между 50° и 56° с. ш. Со стороны открытого моря его граница проходит над изобатой в 2000 м. В пределах указанных границ площадь района составляет примерно 70 тыс. км², распределяясь по глубинам следующим образом (табл. 1).

Таблица 1

Распределение площадей по глубинам в прибрежной зоне восточной Камчатки и северных Курильских островов

Глубина, м	Площадь, км ²	% от общей площади района
0—50	9493	13,7
50—100	10687	15,4
100—200	11693	16,9
200—500	10249	14,7
500—1000	10480	15,1
1000—2000	16760	24,2
Всего	69362	100,0

Район характеризуется узкой материковой отмелью, край которой располагается, как правило, на расстоянии не более 10—15 миль от берега (нередко меньше). Только к востоку от п-ова Лопатка и островов Шумшу и Парамушир, а также в районе залива Камбального край отмели отходит от берега на 30—40 миль (рис. 1). Материковый

¹ Использованные при написании данной главы сведения заимствованы из следующих работ: Марукава Хисатоси (1918, 1919а, 1919б), К. А. Леонов (1939), П. В. Ушаков (1934, 1940, 1953, 1955б), А. Соловьев (1945), А. Д. Добровольский (1947, 1948, 1949), П. Ю. Шмидт (1950), П. Л. Безруков (1955а, б), П. Л. Безруков и И. О. Мурдмаа (1959), А. Д. Добровольский и В. С. Арсенев (1949), Г. Б. Удинцев (1955), К. В. Морозкин (1955), А. Н. Богоявленский (1955), Д. А. Сметанин (1958), В. Ф. Канаев (1959), В. Ф. Канаев и Н. Н. Ларина (1959), А. П. Лисицын (1959), В. П. Петелин (1959), А. Е. Гамутилов (1959), В. И. Кукса (1959), А. В. Ильин (1961), Лоция (1954), Морской атлас (1953), Атлас океанографических данных промысловых районов Берингова и Охотского морей (1955), Н. Н. Спасский (1961) и др.

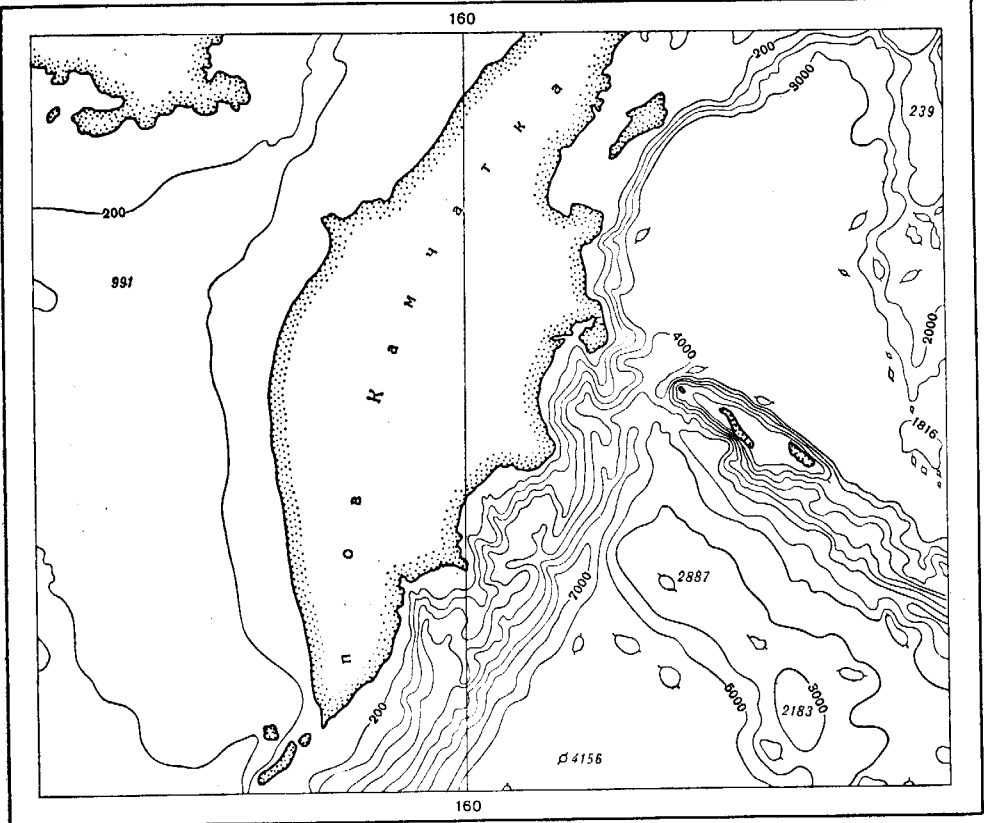


Рис. 1. Рельеф дна в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов (по Будановой, 1961)

склон чрезвычайно крут. Особенно резкое падение глубин наблюдается с охотоморской стороны о-ва Парамушир и в Камчатском, Кроноцком и Авачинском заливах, склоны которых расчленены глубокими подводными желобами — «каньонами» (см. рис. 1).

Воды, омывающие берега восточной Камчатки и северных Курильских островов, принадлежат к субарктической водной массе, распространенной в северо-западной части Тихого океана (Бурков, 1958). Д. А. Сметанин (1958) выделяет в составе этой водной массы верхние (0—300 м) и нижние (от 300 до 1300—1500 м) субарктические воды, глубже которых располагаются глубинные воды океана. Верхние субарктические воды подвержены резкому зимнему охлаждению, особенно сильно выраженному у западных берегов Берингова моря и у тихоокеанского побережья восточной Камчатки. В результате охлаждения температура вод в зимнее время опускается до $-0,5$ — $-1,5$ и даже $-1,8^{\circ}$ и удерживается на этом уровне на глубинах 50—250 м до апреля-мая (Леонтьева и Гамутилов, 1959).

С началом весны поверхностные воды начинают прогреваться. Вблизи берегов прогрев вод протекает особенно интенсивно. Уже в мае-июне поверхностные горизонты (0—10 м)греваются до $+1$ — $+3^{\circ}$, а к концу лета (август—сентябрь) температура их поднимается до 5—10, а местами до 12 — 14° . Поскольку прогрев глубже расположенных горизонтов идет более медленно, то в весенне-летнее время у берегов восточной Камчатки и северных Курильских островов на глубинах 50—250 м образуется холодный промежуточный слой, имеющий весной отрица-

тельные температуры, а в конце лета — низкие положительные температуры $+1,0$ — $+2,0^{\circ}$ (табл. 2).

Сезонным изменениям подвержена также и соленость верхних субарктических вод. В среднем она изменяется в пределах от 31,0 до 33,0—33,5‰, однако в прибрежных районах и в особенности в поверхностных

Таблица 2

Вертикальное распределение температуры на некоторых станциях восточного побережья Камчатки весной 1955 г.
(по Леонтьевой и Гамутилову, 1959)

Глубина, м	Ст. 3296 (мелководье)	Ст. 3293 (Кроноцкий каньон)	Глубина, м	Ст. 3296 (мелководье)	Ст. 3293 (Кроноцкий каньон)
0	+3,1	+1,7	150	—	—0,6
10	+0,6	+0,5	200	—	+0,0
25	—1,0	—1,3	300	—	+1,5
50	—1,2	—1,2	500	—	+3,4
100	—1,1	—1,0	1000	—	+2,8

горизонтах предустьевых пространств рек Камчатки, Кроноцкой, Жупановой и других и в мелких заливах и бухтах она изменяется в значительно более широких пределах (табл. 3).

Таблица 3

Изменения солености в Авачинской губе в течение года
(по Виноградову, 1946)

Глубина, м	Соленость, ‰		
	наименьшая	наибольшая	амплитуда
0	2,92	32,59	29,67
5	24,51	32,66	8,15
10	28,96	32,75	3,79
15	29,78	32,92	3,14
20	31,02	33,04	2,02

Иной температурный и солевой режимы имеют воды, расположенные на глубинах более 300 м. Изменения температуры и солености этих вод незначительны. Некоторые колебания их наблюдаются только на границе с расположенными выше верхнесубарктическими водами. У берегов восточной Камчатки и с океанской стороны северных Курильских островов эти воды имеют постоянную температуру 3 — 4° и соленость 33,5—34,5‰. Несколько меньшую температуру (2 — 3°) они имеют с охотморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки. Понижение температуры этих вод вызывается в данном случае интенсивным перемешиванием их с поверхностными водами Курильского течения. Перемешивание происходит в Курильских проливах, через которые воды Курильского течения поступают в Охотское море.

Еще более однородны в отношении температуры и солености глубинные океанские воды. По данным Д. А. Сметанина (1958), они имеют постоянную температуру 2 — 1° и соленость 34,6—34,7‰.

Весьма существенные различия наблюдаются между тремя указан-

ными водными массами в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов и в содержании кислорода.

Д. А. Сметанин (1958) отмечает, что в этом районе для слоя 0—250 м характерно содержание кислорода в 85—100% насыщения. В самом поверхностном слое (0—50 м) оно нередко достигает даже более 100%. Так, по данным Леонтьевой и Гамутилова (1959), содержание кислорода в Кроноцком заливе весной 1955 г. достигало в слое 0—10 м 170% насыщения. В это же время в этом заливе наблюдалось обильное «цветение» моря (Семина, 1959), которое несомненно и вызвало столь высокую концентрацию кислорода.

Начиная с 200—250 м содержание кислорода в придонных слоях постепенно понижается. На глубинах 500—1000 м оно обычно удерживается на уровне 20—10% насыщения. С 1000—1500 м количество кислорода вновь начинает возрастать и на глубинах около 3000 м достигает 3,0—3,5 мг O_2/m^3 .

С северо-востока на юго-запад вдоль берегов восточной Камчатки проходит хорошо выраженное Камчатское течение. По мнению Буркова (1958), оно сохраняет свои основные черты до глубины в 500 м. Скорость течения достаточно высока. Еще на глубинах около 400 м наблюдается перемещение вод со скоростью 10—20 см/сек (Сметанин, 1958).

В районе о-ва Парамушир к потоку прибрежного Камчатского течения, которое здесь получает название Курильского течения, примешиваются воды океана. Часть этих смешанных вод поступает через Курильские проливы в Охотское море. Остальная часть проходит дальше к югу. По данным В. И. Куксы (1959), часть вод, поступающих через Первый Курильский пролив, образует в районе залива Камбального круговорот, обусловленный рельефом дна. Основная же их часть, а также воды, входящие в Охотское море через Четвертый Курильский пролив, включают в местный циклонический круговорот, расположенный к северо-западу от о-ва Алаид. Здесь происходит дальнейшее перемешивание вод Курильского течения с местными охотоморскими водами.

Наибольшее распространение у берегов восточной Камчатки и северных Курильских островов имеют пески. Они покрывают большую часть отмели и часто опускаются на значительную глубину по склону. Особенно широкое развитие пески получают у южной оконечности восточной Камчатки (к югу от Авачинского залива) и с тихоокеанской стороны островов Шумшу и Парамушира. Здесь пески прослеживаются до 2000 м и глубже (рис. 2). Вблизи берегов пески сменяются в ряде мест гравийно-галечными и валунно-галечными осадками. Наиболее широкое распространение осадки этого типа получают у восточных берегов южной оконечности Камчатки и островов Шумшу и Парамушир, где, благодаря наличию проливов, динамика вод особенно интенсивна. В Камчатском, Кроноцком и Авачинском заливах и, в особенности, с охотоморской стороны северных Курильских островов широко распространены также алевритовые осадки. Основным районом их распространения является склон. В ряде случаев они занимают значительные пространства также и на мелководьях, например, в северной части Камчатского залива и в районе залива Камбального, где наблюдаются круговые вращения вод, обусловленные конфигурацией берегов и особенностями рельефа дна. С охотоморской стороны северных Курильских островов, кроме алевритов, широко представлены также глинистые осадки (але-вритово-глинистые и глинисто-диатомовые илы), занимающие наиболее глубоководную часть района (Безруков и Мурдмаа, 1959) над которой располагается отмеченное выше циклоническое вращение охотоморских вод и вод Курильского течения.

Сведения о содержании органического вещества в донных отложе-

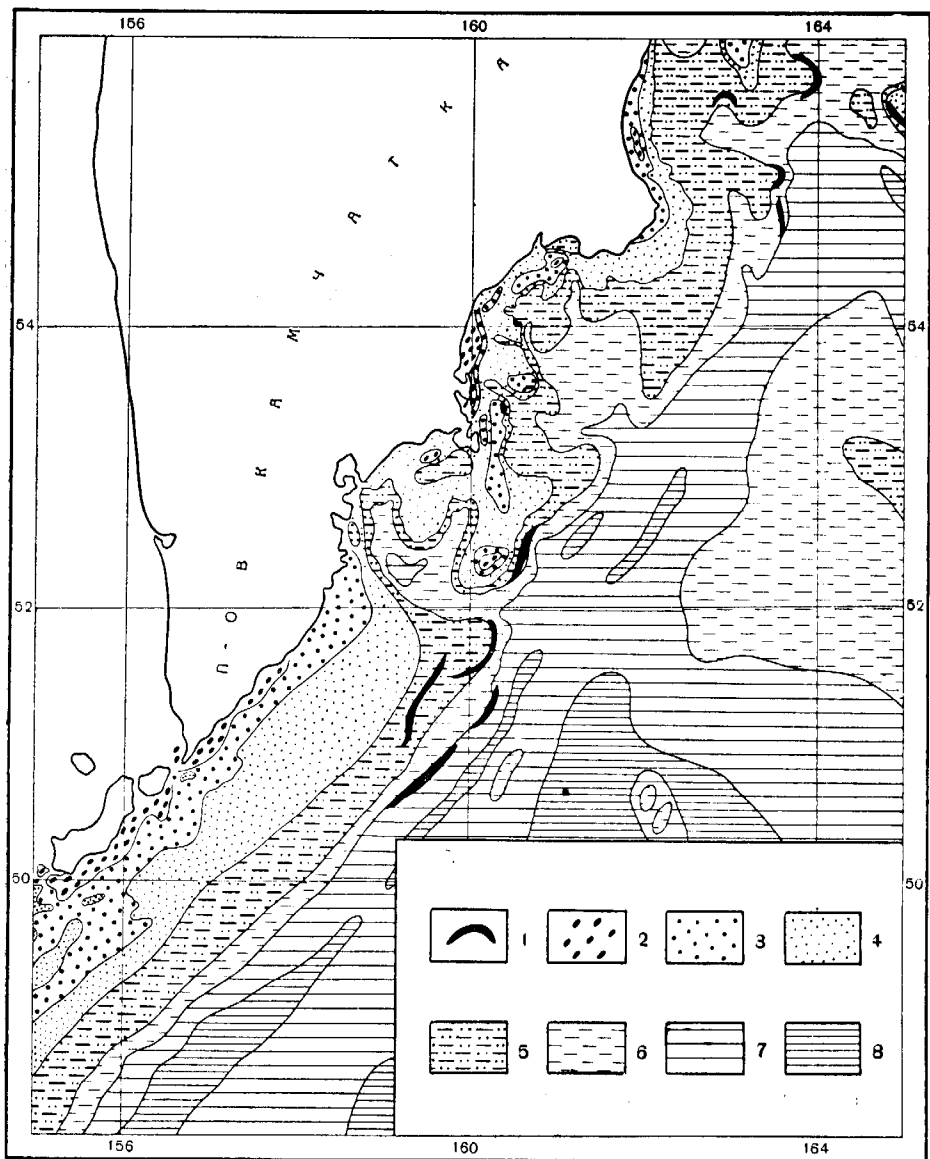


Рис. 2. Распределение донных осадков в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов (по Романкевичу, 1958)

1 — выходы коренных пород; 2 — гравийно-галечные осадки; 3 — крупные и средние пески; 4 — мелкие пески; 5 — крупные алевриты; 6 — мелкоалевритовые илы; 7 — алевритово-глинистые илы; 8 — глинистые илы

ниях прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов содержатся в работах Е. А. Романкевича (1958, 1959) и П. Л. Безрукова (1955а, 1960б). Эти данные сведены частично в табл. 4.

Как видно из табл. 4, с уменьшением размеров частиц осадков происходит увеличение процентного содержания органического углерода. Аналогичная зависимость была установлена в Охотском море П. Л. Безруковым (1955а).

Как отмечает П. Л. Безруков, такое распределение органического вещества отражает общую закономерность, состоящую в том, что с уменьшением размера частиц осадков, т. е. с увеличением содержания в них

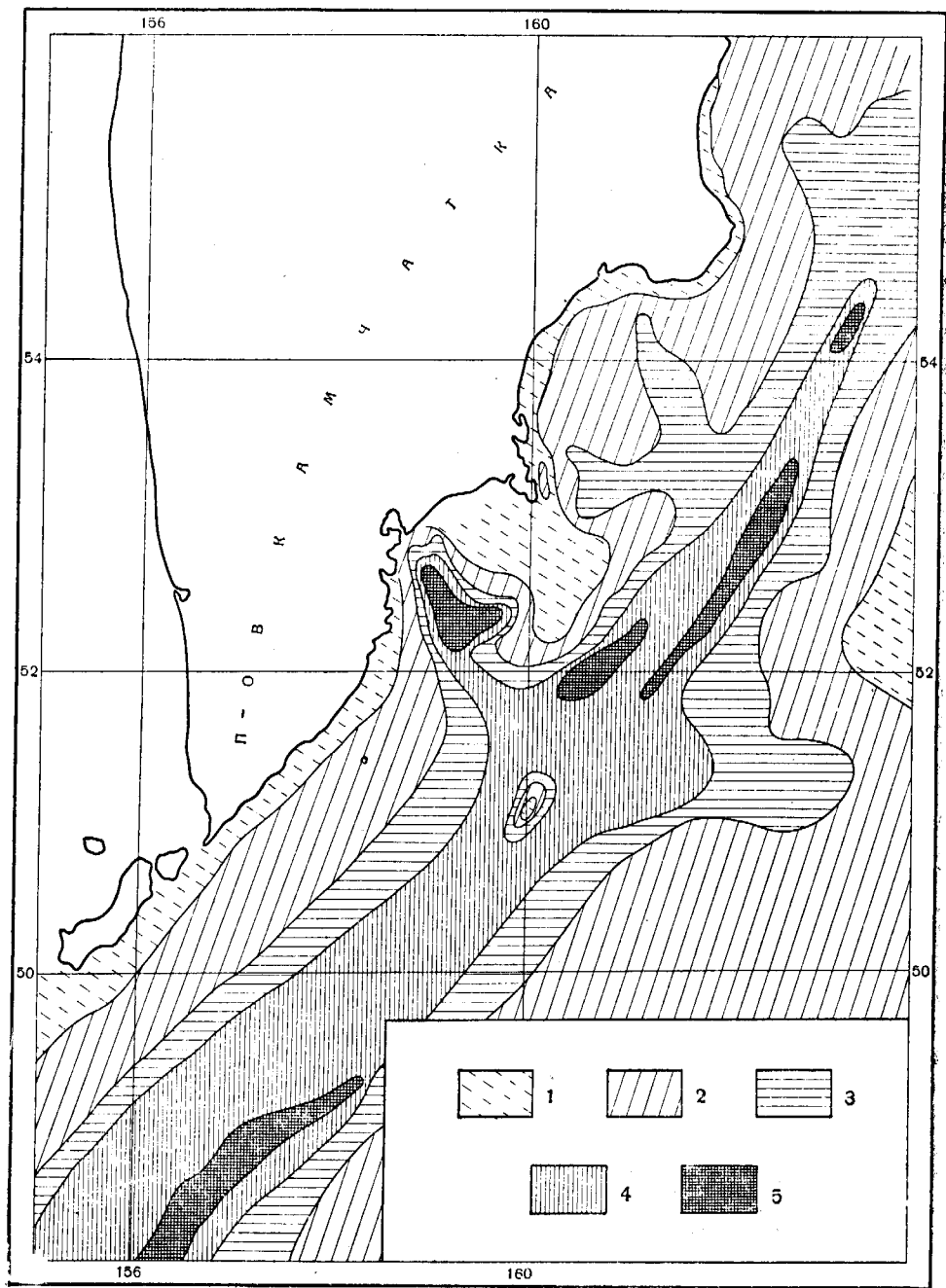


Рис. 3. Содержание органического углерода (в %) в донных осадках района восточной Камчатки и северных Курильских островов (по Романкевичу, 1958)
 1 — <0,25; 2 — 0,25—0,50; 3 — 0,50—0,75; 4 — 0,75—1,00; 5 — >1,00

пелитовой фракции, процентное содержание органического углерода возрастает.

Наименьшее среднее содержание органического углерода наблюдается вблизи берегов (рис. 3), где преобладают гравийно-галечные осадки и крупные и средние пески (ср. с рис. 2) и где условия захоронения органического вещества наименее благоприятны. С увеличением

Содержание органического углерода ($C_{орг}$) в различных типах осадков Кронцкого залива (восточная Камчатка)
(по Романкевичу, 1958)

Тип осадков	$C_{орг}$ в % на воздушно-сухой осадок	
	пределы колебаний	среднее
Гравийно-галечные осадки	0,08—0,24	0,16
Крупные и средние пески	0,15—0,33	0,24
Мелкие пески	0,29—0,32	0,30
Крупные алевриты	0,26—0,58	0,39
Мелкоалевритовые илы	—	0,73

глубины, содержание $C_{орг}$ возрастает, достигая своего максимального значения в наиболее глубоководных районах, занятых мелкоалевритовыми и алевритово-глинистыми грунтами.

По мнению Безрукова (1955а, 1955б) и Романкевича (1958), наиболее важным источником органического вещества в грунтах восточной Камчатки и северных Курильских островов является планктон. В качестве второго источника авторы указывают донную фауну.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В этой работе использованы качественные и количественные материалы по донной фауне, собранные э/с «Витязь» в 1949—1955 гг. в прибрежной зоне восточной Камчатки и в районе северных Курильских островов.

Материал собирался преимущественно в весенне-летнее время. Количественные пробы бентоса собирались дночерпателем Петерсена с площадью раскрытия 0,25 м² и дночерпателем «Океан-50» с площадью раскрытия 0,25 и 0,30 м². Качественные пробы брались в основном тралом Сигсби-Горбунова, реже — бимтралом. Использовался также прилов донной фауны из оттертрала.

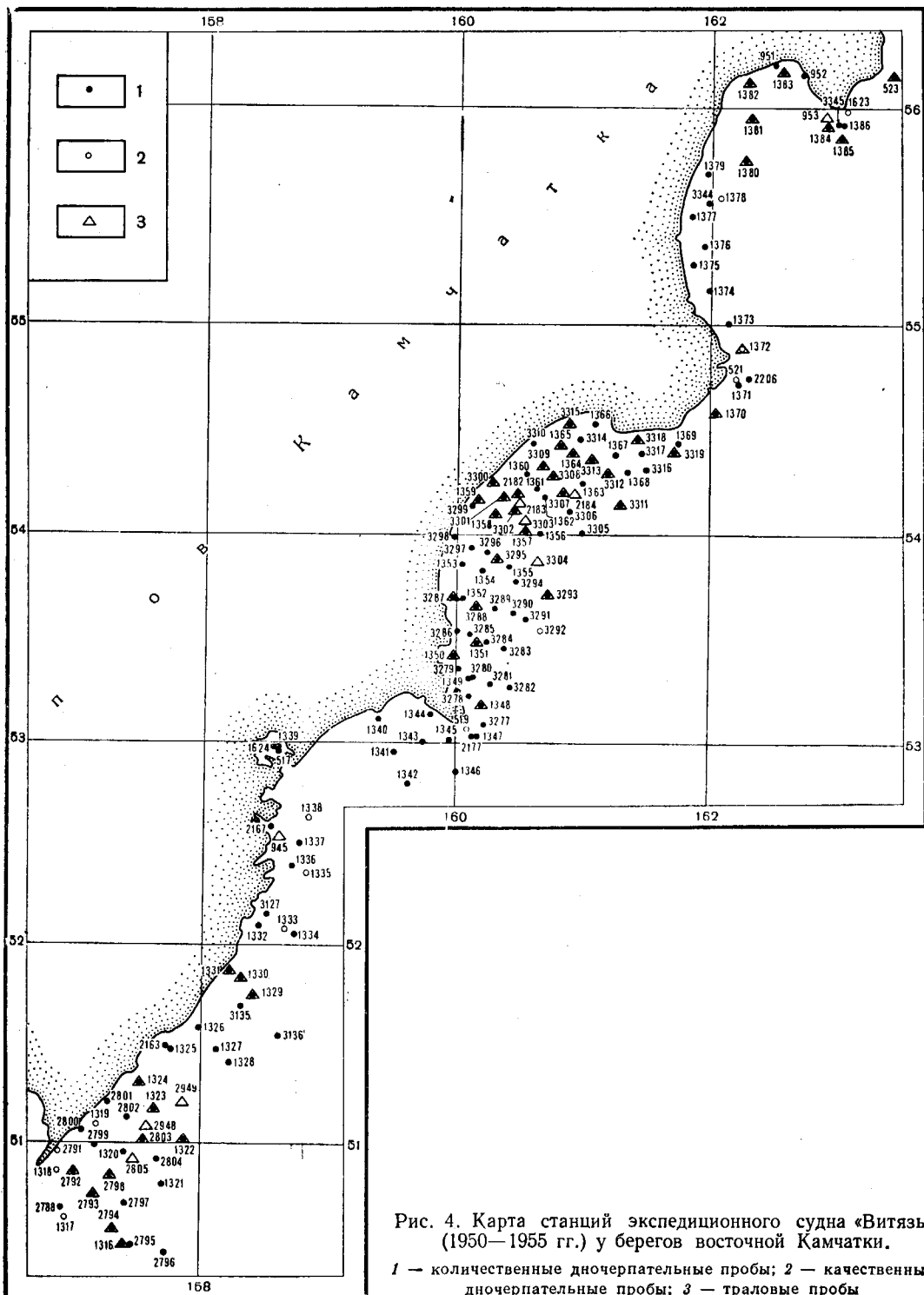
Всего было сделано 246 бентосных станций (табл. 5), сетка которых дана на рис. 4 и 4а. Дночерпательные пробы были получены на 230 станциях, траловые пробы — на 88 станциях (табл. 6).

Таблица 5

Объем материала по донной фауне, использованного в работе (станции э/с «Витязь»)

Рейсы э/с «Витязь»	Время работ	Число станций
II	Август 1949 г.	4
IV	Май-июнь 1950 г.	3
V	Август 1950 г.	4
VIII	Сентябрь 1951 г.	4
X	Май—июль 1952 г.	76
XII	Сентябрь — октябрь 1952 г.	4
XIV	Май—июль 1953 г.	9
XVIII	Май — июнь 1954 г.	92
XIX	Август—октябрь 1954 г.	4
XX	Апрель — май 1955 г.	46
—	—	246

Как правило, на каждой станции дночерпателем брались две полноценных пробы. Грунт промывался по частям в промывном станке системы Н. В. Федикова (1961) на круглых ситах из плотного шелкового мельничного газа № 140. При этом способе промывки, впервые примененном на «Витязе» в 8-м рейсе (1951 г.), обеспечивалась лучшая сохранность животных, прежде всего полихет и различных мелких животных и молоди, хорошо задерживающихся на мелкоячейстом сите. Траловые пробы разбирались после промывки на металлических ситах



M 382

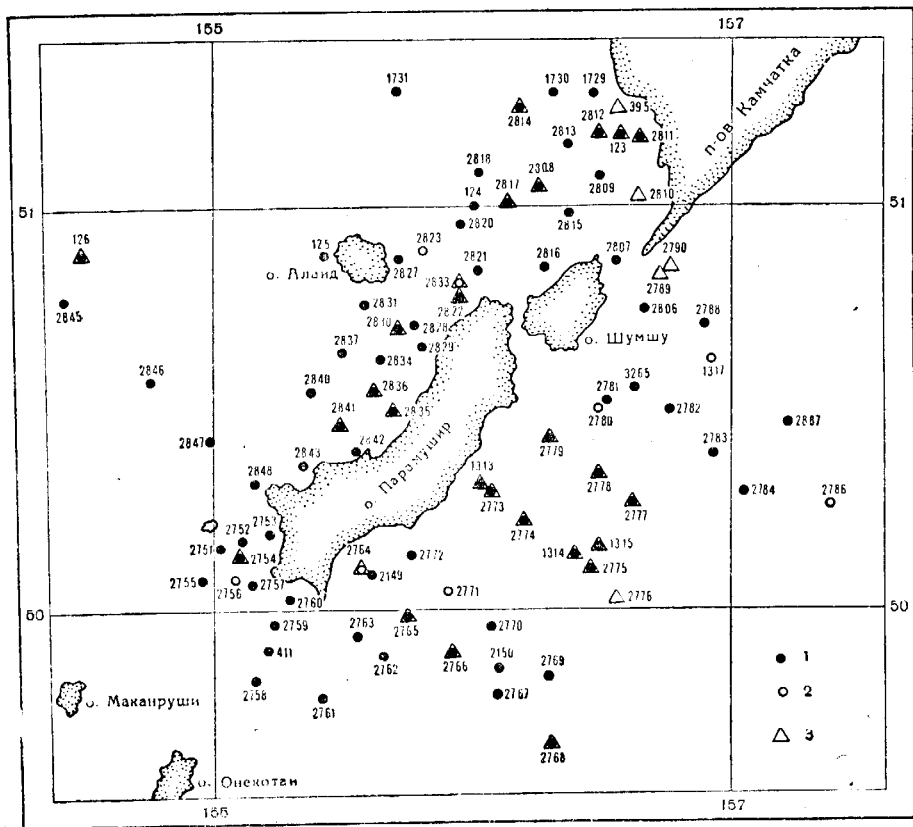


Рис. 4а. Карта станций экспедиционного судна «Витязь» (1949—1955 гг.) в районе северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки.

1 — количественные дночерпательные пробы; 2 — качественные дночерпательные пробы; 3 — траловые пробы

тралового станка и описывались с указанием массовых и наиболее характерных форм.

Материал разбирался по группам и фиксировался 70°-ным спиртом и 4%-ным формалином, нейтрализованном содой.

Дночерпательный материал, а также моллюски и иглокожие из траловых сборов консервировались в спирту.

Кроме материалов э/с «Витязь», частично были использованы также материалы по донной фауне, собранные экспедицией ЗИН АН СССР — КотИНРО (Зоологический ин-т АН СССР — Камчатское отделение ТИНРО) на р/т «Лебедь» у восточных берегов Парамушира, Шумшу и п-ова Лопатка летом 1954 г.

В систематическом отношении материал был обработан неравномерно. Наиболее полно (до вида) определены гидроиды, полихеты, усонogie и десятиногие ракообразные, двустворчатые моллюски, губки. В остальных группах до вида определены массовые и часто встречающиеся формы. Редкие формы определялись лишь до рода и иногда до семейства. Определения были выполнены В. М. Колтуном (ЗИН) — губки, Д. В. Наумовым (ЗИН) — кишечнополостные, В. С. Короткевич (ЗИН) — немуртины, Р. Я. Левенштейн (ИОАН) и В. Хлебович (ЗИН) — полихеты, Н. И. Тарасовым (ИОАН) — усонogie ракообразные, Н. Б. Ломакиной (ЗИН) — кумовые ракообразные, Е. Ф. Гурьяновой (ЗИН) — равноногие ракообразные и амфиподы, Н. Заренковым (ТИНРО) — под

руководством Я. А. Бирштейна (МГУ) — десятиногие ракообразные, З. А. Филатовой (ИОАН) и О. А. Скарлато (ЗИН) — брюхоногие и двустворчатые моллюски, Г. М. Гостиловской (ЗИН) — мшанки, З. И. Барановой (ЗИН) и Г. М. Белявым (ИОАН) — иглокожие. Считаю своим приятным долгом выразить мою глубокую благодарность всем названным сотрудникам, оказавшим мне большую помощь.

Окончательная обработка всех материалов и подготовка их для написания настоящей работы проводилась в лаборатории бентоса ИОАН по методике, изложенной в работах З. А. Филатовой (1938), В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича (1939), В. П. Воробьева (1949), Л. А. Зенкевича (1947, 1951) и других авторов.

В соответствии с этой методикой для каждой станции производились взвешивание и подсчет числа экземпляров животных по видам и группам, а затем пересчет общей биомассы и численности особей всего бентоса в пробе на 1 м^2 поверхности дна. Полученные результаты использовались для составления карт, графиков и таблиц по распределению общей биомассы бентоса, биомассы кормового бентоса и основных систематических и экологических групп.

Обычно при делении донной фауны на основные экологические группы разграничивают животных, обитающих в толще грунта (инфауна), и животных поверхности дна (эпифауна), ведущих как подвижный (свободный), так и неподвижный (прикрепленный) образ жизни (Spärk, 1929, 1933, 1936; Gislep, 1930; Броцкая и Зенкевич, 1939; Лейбсон, 1939; Виноградова, 1954; Thorson, 1957, и др.). Однако при таком делении в одну группу под названием «эпифауна» объединяются две экологически различные категории организмов (свободно живущие и прикрепленные). Поэтому в составе бентоса, обитающего на поверхности дна, мною выделяется бентос подвижный (вагильный) и бентос неподвижный (сессильный), или «эпифауна», и закономерности их распределения анализируются отдельно¹.

Основное внимание в работе уделено биоценозам и, прежде всего, изучению их видового состава, количественного соотношения видов и особенностям распределения.

Существуют два основных подхода к выделению биоценозов: по биотопам (Зернов, 1913, 1949; Загоровский и Рубинштейн, 1916; Лосовская, 1960, и др.) и по массовым видам (Petersen, 1913, 1915; Stephen, 1922; Ford, 1923; Devis, 1923, 1925; Hunt, 1925; Thorson, 1933, 1934, 1955, 1957; Филатова, 1938; Броцкая и Зенкевич, 1939; Воробьев, 1949; Зенкевич, 1947, 1951, и многие др.).

В настоящей работе применен второй принцип. К данному биоценозу относились все станции, на которых преобладал (доминировал) один и тот же вид совместно с небольшим числом характерных для каждого биоценоза видов (характерные I и II порядка). К одному и тому же биоценозу относились и те станции, на которых в силу тех или иных причин руководящий вид в пробе отсутствовал, но оставался неизменным состав сопровождающих его характерных видов и свойственный данному биоценозу комплекс абиотических факторов (характер грунта, глубина, динамика вод, температурный режим и т. д.)². Название биоценозу давалось по преобладающему (руководящему) виду. Иногда в числе руководящих оказывались два и даже три вида. В таких случаях биоценоз обозначался по названию всех трех видов.

¹ Как указывает Л. А. Зенкевич (1951), термин «эпифауна» более применим к животным, ведущим прикрепленный образ жизни, а весь бентос, живущий на поверхности дна, предпочтительней называть «онфауной».

² Обычно это связано с «пятнистым» распределением популяции руководящего вида.

Распределение материала по районам,

Район	Орудие лова
Камчатский залив	Дночерпатель (количественные пробы) » (качественные пробы) Трал Сигсби Бимтрал Оттертрал <hr/> Всего дночерпатели тралы
Кроноцкий залив	Дночерпатель (количественные пробы) » (качественные пробы) Трал Сигсби Бимтрал Оттертрал <hr/> Всего дночерпатели тралы
Авачинский залив	Дночерпатель (количественные пробы) » (качественные пробы) Оттертрал <hr/> Всего дночерпатели тралы
Восточное побережье южной оконечности Камчатки (к югу от Авачинского залива) и северных Курильских островов	Дночерпатель (количественные пробы) » (качественные пробы) Трал Сигсби Бимтрал Оттертрал <hr/> Всего дночерпатели тралы
Охотоморская сторона северных Курильских островов	Дночерпатель (количественные пробы) » (качественные пробы) Трал Сигсби Бимтрал Оттертрал <hr/> Всего дночерпатели тралы
Весь район исследований в целом	Дночерпатель (количественные пробы) » (качественные пробы) Трал Сигсби Бимтрал Оттертрал <hr/> Всего дночерпатели тралы

глубинам и орудиям лова

Глубина, м						
0—50	50—100	100—200	200—500	500—1000	1000—2000	Общее
4 — 1	3 — 2	11 2 3	2 1 —	— — —	— — —	20 3 6
1	—	1	1	—	—	3
4 2	3 2	13 4	3 1	— —	— —	23 9
9 — 1 — 3	17 — 3 1 5	16 — — 1 6	15 — 2 — 3	6 — 4 — —	3 — 1 — —	66 — 11 2 17
9 4	17 9	16 7	15 5	6 4	3 1	66 30
4 — —	5 — —	4 — 1	1 2 —	— — —	— — —	14 2 1
4 —	5 —	4 1	3 —	— —	— —	16 1
7 4 4 — —	21 5 1 1 8	23 2 3 1 6	15 2 4 1 3	3 — — — —	1 1 — — —	70 14 12 3 17
11 4	26 10	25 10	17 8	3 —	2 —	84 32
5 1 2 — 1	6 — — 1 3	6 1 1 — 2	10 1 2 — 3	8 2 — — 1	2 — — — —	36 5 5 1 10
6 3	6 4	6 3	11 5	10 1	2 —	41 16
29 5 8 — 5	52 5 6 3 16	59 5 7 2 16	43 6 8 1 10	17 2 4 — 1	6 1 1 — —	206 24 34 6 48
34 13	57 25	64 25	49 19	19 5	7 1	230 88

В тех случаях, когда на станциях сохранялся тот же доминирующий вид, но состав характерных видов, в силу произошедших изменений в условиях обитания, оказывался различным, эти станции относились к разным группировкам одного и того же биоценоза¹. Названия группировкам давались по руководящему виду и следующему за ним наиболее массовому характерному виду.

Для выяснения значимости отдельных видов и групп видов в биоценозах и сопоставления особенностей видового состава и количественного соотношения видов между биоценозами вычислялись следующие количественные показатели.

1. Среднее число экземпляров на 1 м² (плотность или численность) — среднеарифметическое из общего числа станций, приходящихся на биоценоз: а) для каждого вида; б) для систематических и экологических групп видов (губки, кишечнополостные и т. д.; руководящие, характерные и т. п.; инфауна, вагильный и сессильный бентос; пищевые группировки); в) для всего биоценоза в целом.

2. Средняя биомасса (в г/м²) — среднеарифметическое из общего числа станций, приходящихся на биоценоз: а) для каждого вида; б) для систематических и экологических групп видов; в) для всего биоценоза в целом.

3. Частота встречаемости, или «коэффициент постоянства», т. е. процент станций, на которых встретился тот или иной вид в биоценозе.

4. Индексы плотности — среднеарифметическое из произведения средней биомассы вида на его частоту встречаемости (Зенкевич и Броцкая, 1937; Филатова, 1938; Броцкая и Зенкевич, 1939; Лейбсон, 1939; Воробьев, 1949; Зенкевич, 1947, 1951): а) для каждого вида и б) для групп видов, как сумма индексов плотности видов, входящих в каждую группу (руководящие, характерные, второстепенные виды и пищевые группировки).

5. Коэффициент общности видов (C), определяемый по формуле $C = \frac{c \cdot 100}{a}$, где a — общее число видов, зарегистрированных в этих биоценозах, и c — количество видов, общих для двух сравниваемых биоценозов. Этот коэффициент выражает степень видовой сходимости между биоценозами (Баскина и Фридман, 1928; Кац, 1930; Воробьев, 1949; Лосовская, 1960), а следовательно, и степень их экологической разобщенности.

6. Отношение числа видов к числу родов в биоценозах — $K = \frac{S \cdot 100}{G}$, где S — количество видов, G — количество родов в биоценозе. Турчек (1956; цит. по Иоганзену, 1959) пользуется обратным отношением $K = \frac{G \cdot 100}{S}$, где S и G имеют те же значения. Однако последний вариант представляется менее удобным.

При выявлении значимости отдельных видов в биоценозах, делении их на руководящие, характерные и второстепенные и для более полной их количественной характеристики использовались первые четыре показателя, так как ни один из них в отдельности (даже индексы плотности) не позволяют во всех случаях разграничить видовой состав на указанные группы. Однако в большинстве случаев при делении все же можно было руководствоваться только одними индексами плотности, поскольку по их величинам границы между руководящими и характер-

¹ В таких биоценозах в пределах всего ареала остается неизменным лишь комплекс условий, необходимых для сохранения руководящих и иногда лишь некоторых характерных видов, в то время как остальная часть характерных форм, так же как и многие более редкие (второстепенные) формы заменяются новыми видами.

ными и этими последними и второстепенными видами обозначались достаточно четко.

В соответствии с таким делением в группу руководящих форм попали виды, имеющие наибольший индекс плотности, встречаемость не менее чем на 70% станций биоценоза, почти всегда наибольшую среднюю биомассу, а часто и наибольшую среди группы близких видов численность. В группу характерных попали виды с достаточно высокими индексами плотности и биомассой, но заметно меньшими, чем у руководящих видов. Эти виды обычно встречались более чем на 50% станций биоценоза, хотя часто их встречаемость не превышала 50%¹. Данная группа сравнительно легко разделяется на две подгруппы: характерные виды I и характерные виды II порядка.

Наконец, в группу второстепенных форм попали виды, которые имели еще более низкие индексы плотности и биомассу и обычно встречались на небольшом количестве станций. В свою очередь среди них выделяются второстепенные виды I порядка и второстепенные виды II порядка. Последние встречались менее чем на 25% станций, а их биомасса и индексы плотности были крайне малы.

Руководящие, характерные и второстепенные виды I порядка образуют основное ядро биоценозов. В ядре каждого биоценоза обычно насчитывается не более 30 таких видов, которые составляют в среднем только 10—12% видового состава биоценозов.

Данные по количественному обилию названных видов сведены в таблицы, а для руководящих видов дополнительно дается подробная экологическая характеристика.

Помимо перечисленных количественных показателей, устанавливалась также приуроченность биоценозов к определенному типу донных осадков и интервалу глубин (в процентах от общего числа станций биоценоза).

Для более полной характеристики биоценозов в их составе выделялись пищевые группировки в соответствии с принятой в настоящее время классификацией донных беспозвоночных по характеру питания (Зернов, 1949; Турпаева, 1953; Соколова, 1954; Савилов, 1961).

В каждом биоценозе выделяются: 1) группа сестоноядных животных с двумя подгруппами: а) неподвижных (прикрепленных) сестонофагов и б) подвижных и малоподвижных сестонофагов; 2) группа детритоядных с двумя подгруппами: а) детритофагов, собирающих детрит с поверхности дна, и б) детритофагов, заглатывающих грунт целиком; 3) группа плотоядных животных, объединяющая хищников и трупоедов (подробнее см. разделы «Описание биоценозов» и «Трофическая зональность в распределении донной фауны»).

В настоящей работе рассматривается также распределение донной фауны по трофическим зонам, представляющим собой области распространения относительно однородных физико-химических условий (рельеф дна, грунты, динамика вод, кислородный режим, состав и характер распределения пищи и т. д.) и преобладающего развития в их пределах определенной пищевой группировки донных животных. Зоны выделялись по преобладающим пищевым группировкам на станциях. Для выявления соотношения между биоценозами и трофическими зонами распространение зон сопоставлялось с распределением биоценозов.

¹ З. А. Филатова (1938) считает, что характерные виды должны встречаться не менее чем на 50—70% станций биоценоза. Видимо, такая высокая встречаемость устанавливается при определенной густоте сетки станций. В исследованном нами районе в некоторых биоценозах встречаемость ряда очень характерных для них видов была меньше 50%.

Для анализа зоогеографического состава фауны, помимо обычно употребляемого процентного соотношения видов различных зоогеографических групп, использовались данные по количественному распределению наиболее массовых (руководящих и характерных) видов, подобно тому, как это делали Сперк (Spärk, 1936), З. А. Филатова (1938), В. А. Броцкая и Л. А. Зенкевич (1939).

Эти данные позволили выявить значимость различных зоогеографических групп видов в составе донной фауны всего исследованного района и его отдельных частей, проследить распределение этих групп по глубинам и установить, таким образом, вертикальную зоогеографическую зональность донной фауны района восточной Камчатки и северных Курильских островов.

Во время обработки фактического материала и подготовки рукописи к изданию автор встречал повседневную помощь со стороны коллектива Лаборатории бентоса ИОАН, которому автор выражает большую благодарность.

Глава IV

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДОННОЙ ФАУНЫ

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОМАССЫ БЕНТОСА И ОСНОВНЫХ СОСТАВЛЯЮЩИХ ЕГО ГРУПП ДОННЫХ ЖИВОТНЫХ

Количественное распределение донной фауны в прибрежной зоне восточной Камчатки и северных Курильских островов до последнего времени оставалось почти неизученным.

В 1955 г. по материалам 8-го и 10-го рейсов э/с «Витязь» З. А. Филатовой были составлены предварительные карты общей и кормовой биомассы бентоса и мест скопления отдельных, наиболее массовых видов донных животных у берегов восточной Камчатки. Эти карты (см. Атлас... промысловых районов Берингова и Охотского морей, 1955), сопровождавшиеся кратким пояснительным текстом, были до сих пор по существу единственной работой по количественному распределению донной фауны в рассматриваемом районе. В работе Зенкевича и Филатовой (1958) приводится только схема распределения общей биомассы бентоса у берегов восточной Камчатки и северных Курильских островов без подробного анализа состава фауны в прибрежной зоне этого района.

В предлагаемой работе дается более подробная и основанная на более обширном материале характеристика количественного распределения донной фауны в прибрежной зоне восточной Камчатки и северных Курильских островов.

Для облегчения изложения весь район исследования разбит на пять более мелких районов, в которых количественное распределение донной фауны рассматривается по отдельности.

КАМЧАТСКИЙ ЗАЛИВ

Камчатский залив является широко открытым и слабо вдающимся в сушу заливом восточной Камчатки. Характеризуется слабоизрезанной береговой линией, очень узкой отмелью и крутым склоном (см. рис. 1). Площадь залива по изобате в 2000 м составляет 7000 км². Из них только 2730 км² (39%) приходится на материковую отмель.

Основной тип осадков в заливе — пески (см. рис. 2), выстилающие большую часть отмели и опускающиеся на значительную глубину по склону в южной части залива. Более мелкие (алевритовые) осадки встречаются на отмели только в северной части залива. Основным же районом их распространения являются глубины более 500 м. Залив

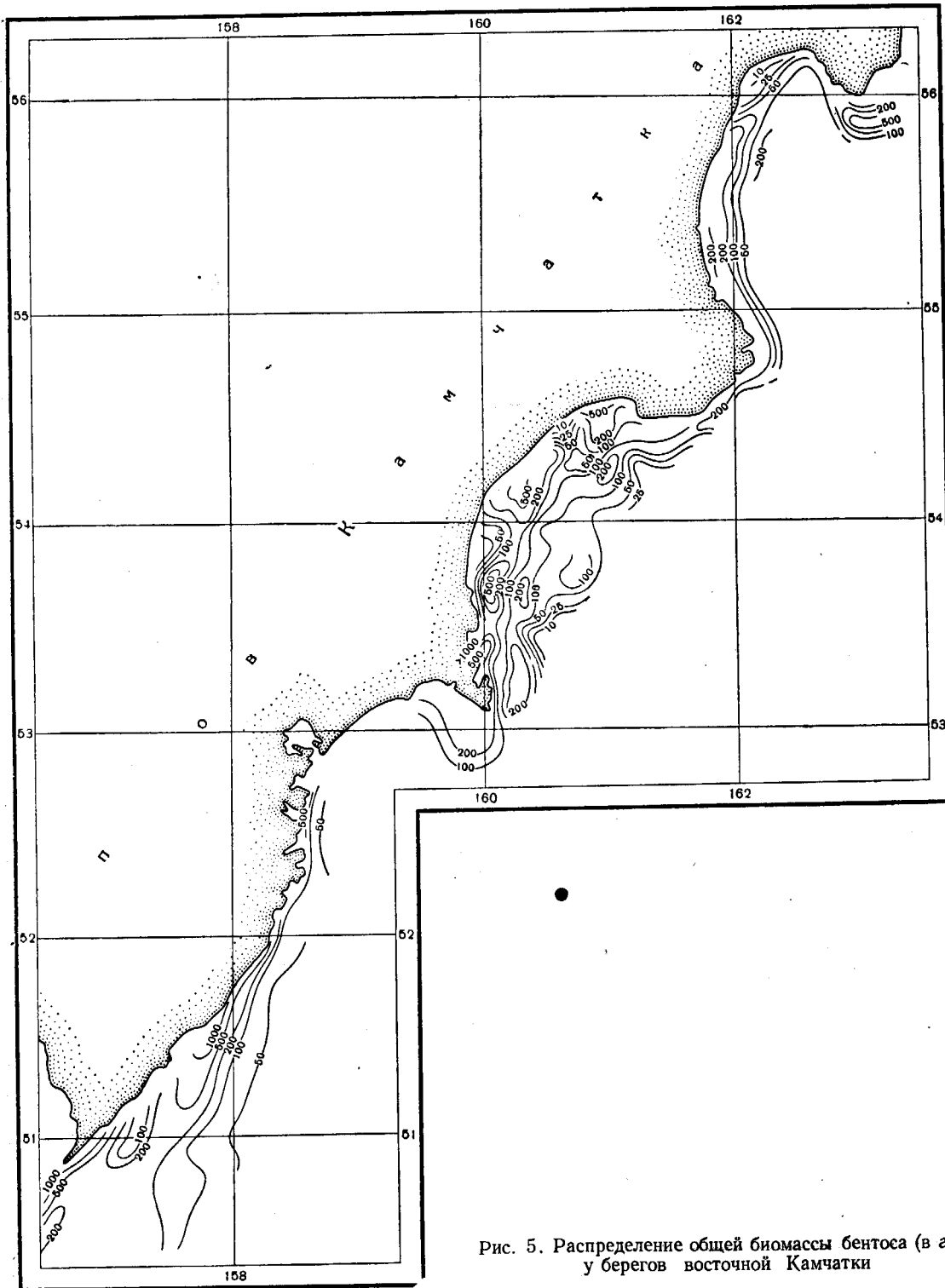


Рис. 5. Распределение общей биомассы бентоса (в г) у берегов восточной Камчатки

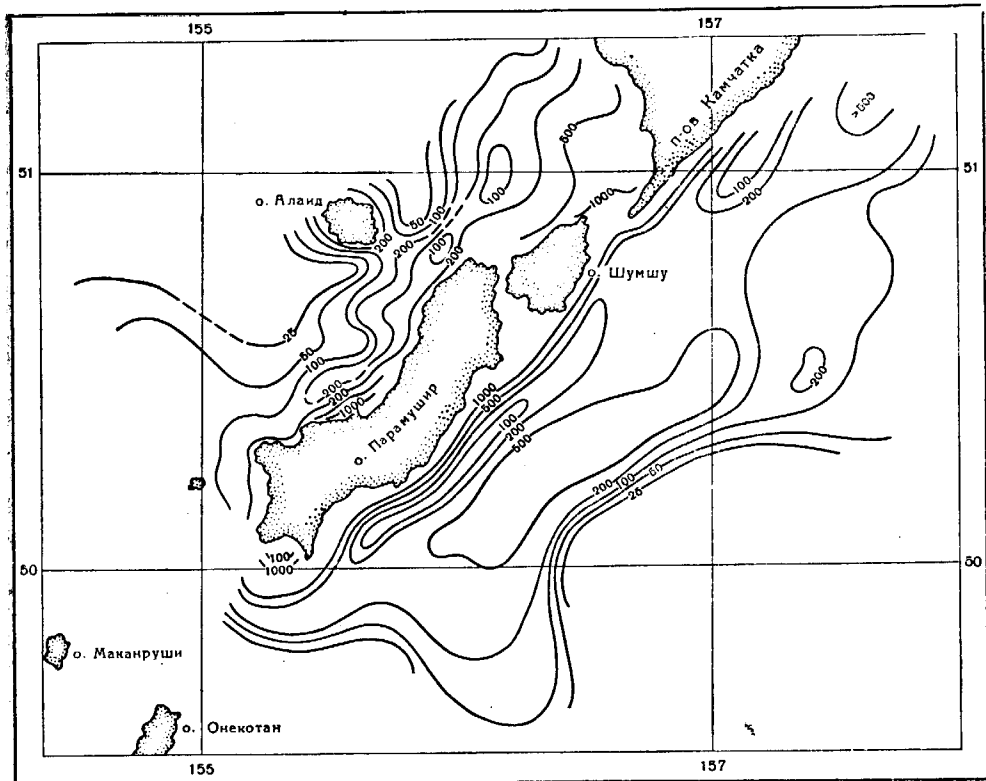


Рис. 5а. Распределение общей биомассы бентоса (в $г/м^2$) в районе северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки

находится под влиянием вод холодного Камчатского течения, но в то же время подвержен воздействию более теплых океанских вод.

В пределах обследованной части Камчатского залива¹ донная фауна характеризуется следующими показателями. Общая биомасса колеблется здесь от 3,5 (ст. 951) до 588 $г/м^2$ (ст. 1385). Средняя общая биомасса равняется 174 $г/м^2$. Суммарная биомасса бентоса в пределах глубин 0—500 м составляет 610 тыс. т.

Таблица 7

Соотношение основных экологических групп донных животных в бентосе Камчатского залива

Группы	Средняя биомасса, $г/м^2$	% от общей биомассы
Онфауна		
сессильный бентос	26,4	15,2
вагильный бентос	89,8	51,5
Инфауна	57,8	33,3
Всего	174,0	100,0

¹ Данные о распределении донной фауны в Камчатском заливе имеются только до глубины 500 м.

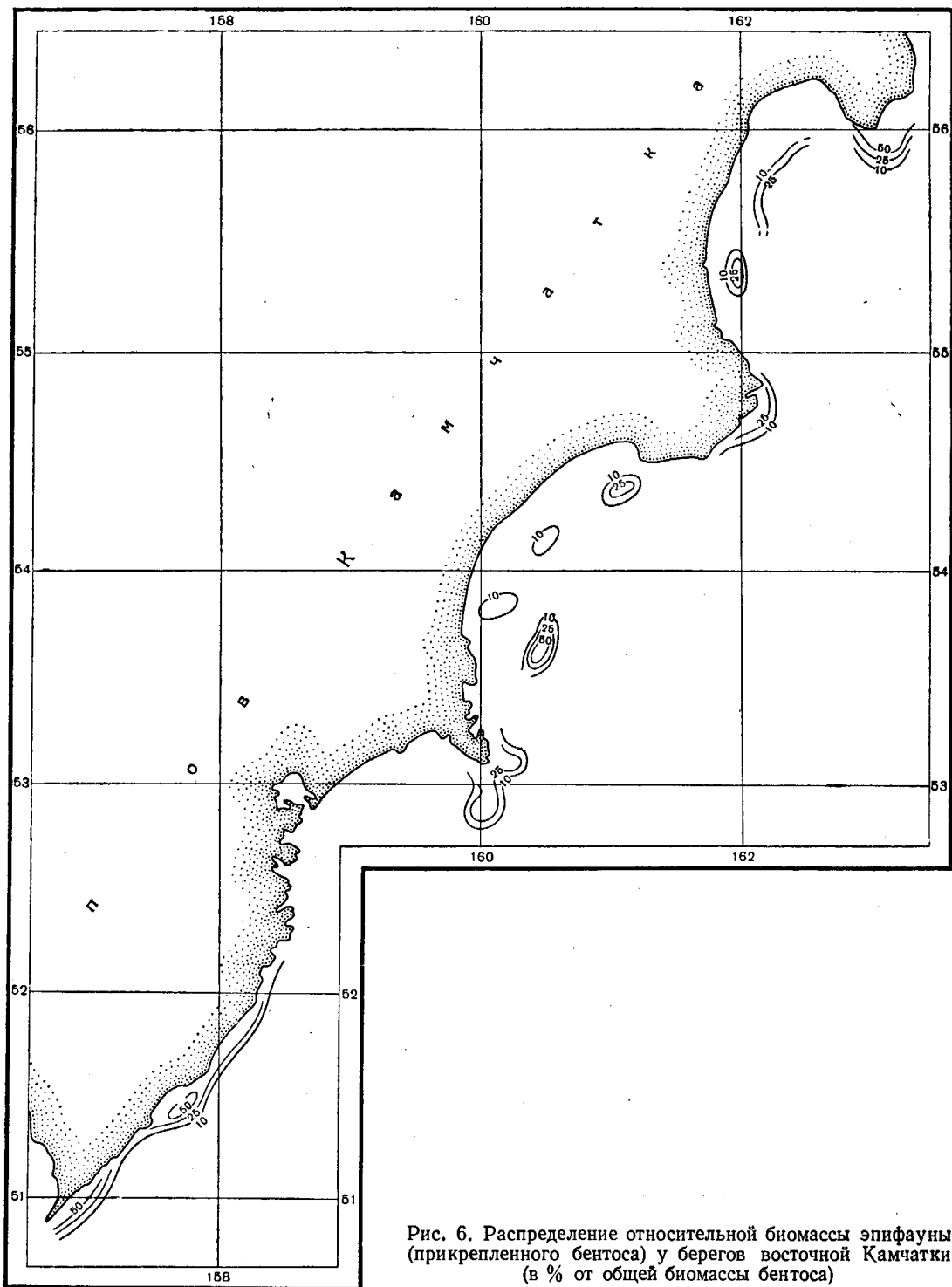


Рис. 6. Распределение относительной биомассы эпифауны (прикрепленного бентоса) у берегов восточной Камчатки (в % от общей биомассы бентоса)

Основную роль в составе донной фауны играют свободно живущие на поверхности дна подвижные животные (вагильный бентос) и инфауна (табл. 7).

В прибрежных районах залива (главным образом в верхней сублиторали), где распространены песчанистые грунты, ведущую роль играют представители вагильного бентоса. На глубинах склона преобладают представители инфауны, обитающие здесь на мелкопесчанистых и алевритовых грунтах (табл. 8).

Таблица 8

Распределение основных экологических групп донных животных в Камчатском заливе по глубинам

Глубина, м	Онфауна				Инфауна		Весь бентос
	сессильный бентос		вагильный бентос		средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	средняя биомасса, г/м ²
	средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы			
0—50 *	—	—	39,2	61,5	16,6	38,5	55,8
50—100	1,6	0,8	175,6	85,0	29,8	14,2	207,0
100—200	39,4	15,9	126,7	51,4	81,6	32,7	247,7
200—500	69,1	29,4	53,9	22,8	112,5	47,8	235,5
Для всех глубин**	26,4	15,2	89,8	51,5	57,8	33,3	174,0

* Для глубин 0—50 м данные по эпифауне отсутствуют. Это объясняется тем, что станции, приходящиеся на эти глубины, были сделаны в местах, где эпифауна почти не развивается.

** При вычислении средних показателей общей биомассы донной фауны и составляющих ее групп донных животных учитывалась площадь того района, для которого вычислялись эти средние показатели.

Как видно из рис. 5—8, значительная часть прибрежной зоны залива характеризуется биомассой в 200—500 г/м², образованной преимущественно представителями вагильного бентоса, среди которых наибольшее значение имеют плоские ежи *Echinarachnius parma*, двустворчатые моллюски *Astarte alaskensis* и *A. rollandi*, правильные ежи *Strongylocentrotus* sp. и офиуры *Gorgonocephalus caryi*. Только у мыса Камчатского, где биомасса бентоса превышает 500 г/м², основное значение в ее составе приобретает эпифауна: мшанки *Leischara*, *Cellepora*, *Membranipora* и др.; гидроиды *Laphoëa grandis*, *Grammaria abietina*, *Sertularella tricuspидata*, альционарии *Eunephthya*; асцидии, губки и другие формы прикрепленного (сессильного) бентоса, обитающего здесь на смешанных песчанисто-каменистых грунтах.

Повышение биомассы бентоса до 400—450 г/м² наблюдается также на склоне (на глубинах от 250 до 500 м) средней части залива (см. рис. 5). Оно обусловлено поселениями неправильных ежей *Brisaster townsendi*, полихет и некоторых других форм инфауны, связанных в своем распространении с мелкопесчанистыми и алевритовыми грунтами. Существенную роль в составе биомассы бентоса в этой части залива играет также своеобразная эпифауна, приспособленная к жизни на мягких (алевритовых) грунтах и представленная поселениями морских перьев *Pavonaria* sp. с обитающими на них крупными змеехвостками *Asteronyx loveni*.

Наряду с рассмотренными районами повышенной биомассы бентоса следует отметить участок залива, характеризующийся весьма низкими

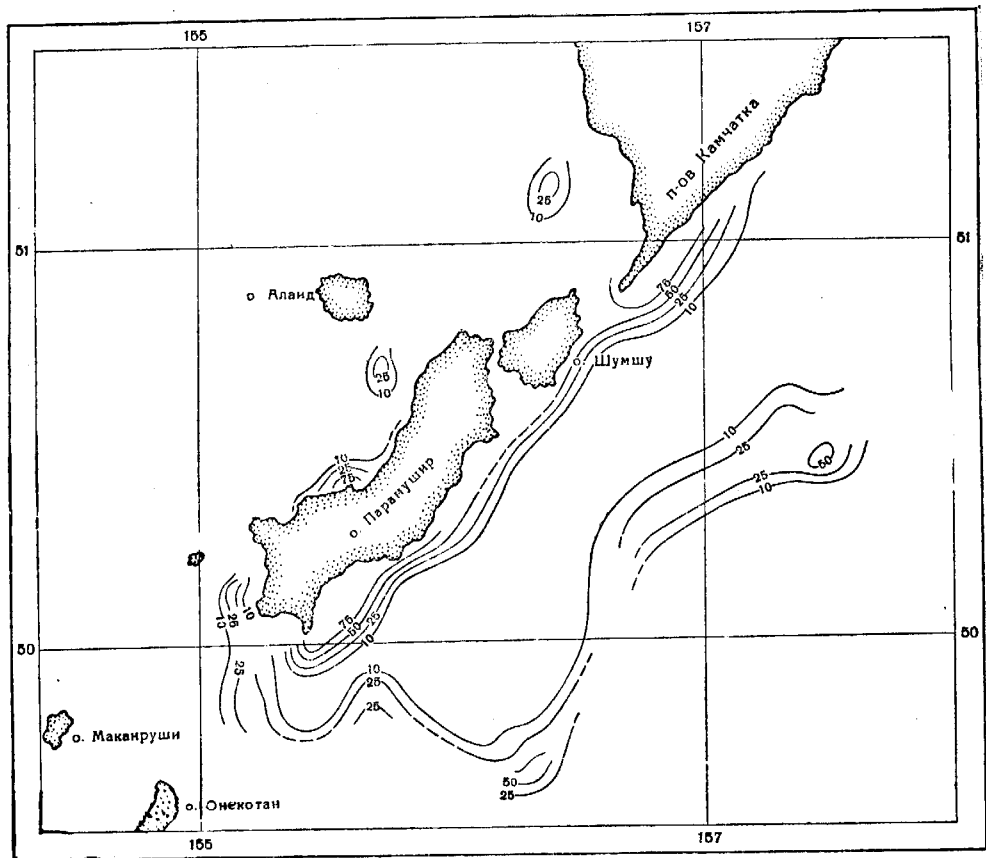


Рис. 6а. Распределение относительной биомассы эпифауны (прикрепленного бентоса) в районе северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки (в % от общей биомассы бентоса)

показателями количественного развития донной фауны, не превышающими, как правило, $25-50 \text{ г/м}^2$. Таким районом является северная часть залива, куда впадает р. Камчатка, вызывающая здесь значительное опреснение, неблагоприятно сказывающееся на развитии донной фауны. На это указывает хотя бы почти полное отсутствие иглокожих. Основными видами донных животных являются здесь кумовые ракообразные, амфиподы из сем. *Lysianassidae*, некоторые полихеты (*Nephtys ciliata*, *Praxillela praetermissa*, *Pectinaria hyperborea* и другие) и мелкие двустворчатые моллюски (*Yoldia* sp., *Macoma calcarea*, молодь *Tellina lutea Axinopsis orbiculata*).

Отдельные группы донных животных играют различную роль в создании биомассы бентоса в Камчатском заливе. Наибольшее значение в составе фауны имеют моллюски, иглокожие и полихеты.

На долю моллюсков в Камчатском заливе приходится более 36% всей биомассы бентоса (табл. 9). Около 85% этого количества составляют двустворчатые моллюски, которые приурочены к узкой прибрежной полосе 0—200 м (рис. 9) и, в особенности, к глубинам 100—200 м (табл. 10), где они находят для себя более обильную пищу в виде оседающего на дно органического детрита.

Основными массовыми видами, слагающими биомассу двустворчатых в Камчатском заливе, являются *Macoma calcarea*, *Astarte alaskensis*, *A. rollandi*, *Cardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus* и некоторые другие. В ряде мест прибрежной зоны залива эти виды образуют поселе-

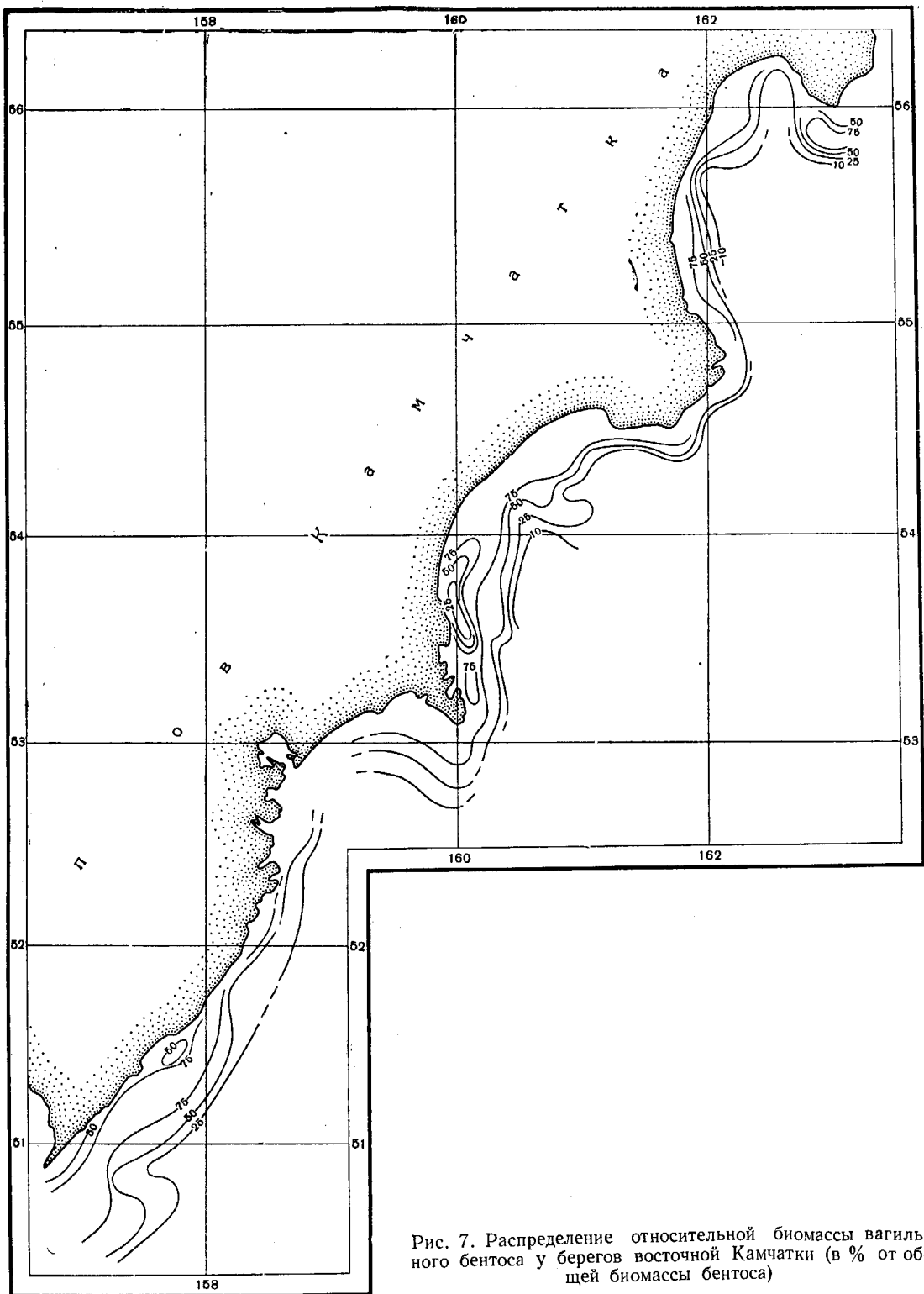


Рис. 7. Распределение относительной биомассы вагильного бентоса у берегов восточной Камчатки (в % от общей биомассы бентоса)

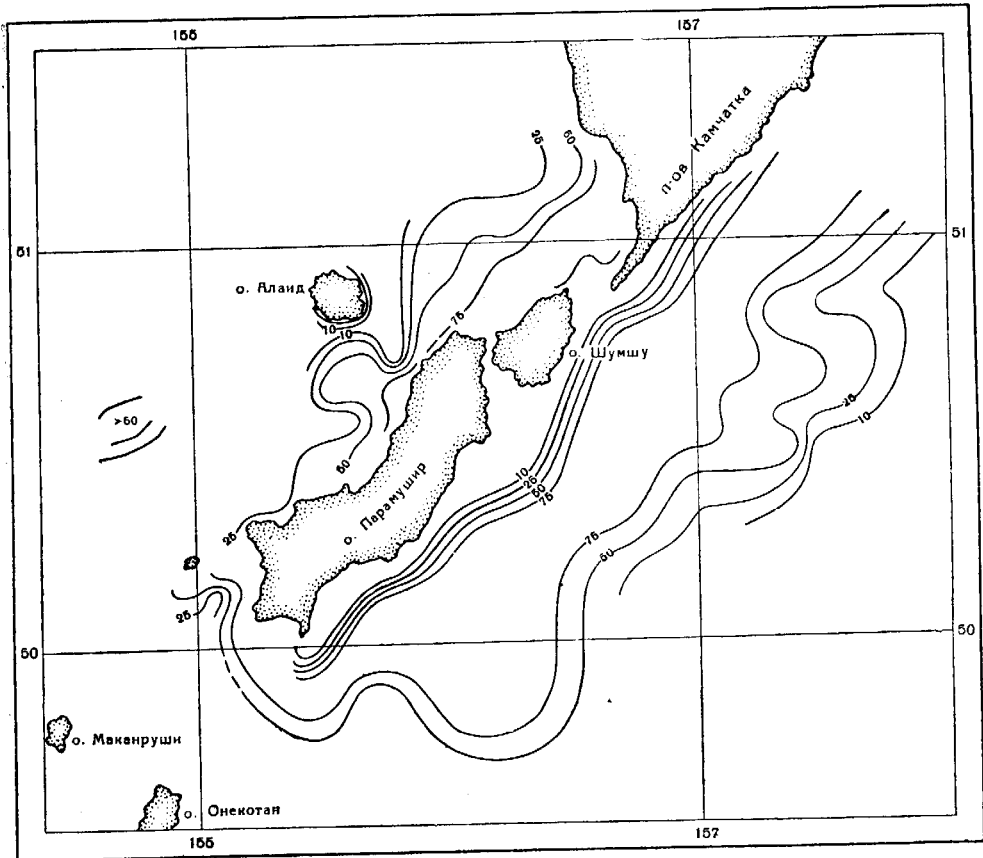


Рис. 7а. Распределение относительной биомассы вагильного бентоса в районе северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки (в % от общей биомассы бентоса)

ния численностью до 100—200 экз/м² и более при биомассе в 100—200 г/м² и выше. Такие поселения двустворчатых наблюдаются, как видно из рис. 9, у мысов Камчатского и Кроноцкого и в средней части залива.

Таблица 9

Соотношение отдельных групп донных животных в бентосе Камчатского залива

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Spongia	—	0,6	0,3
Coelenterata	11	11,5	6,6
Nemertini	2	0,6	0,3
Polychaeta	214	24,4	14,0
Sipunculoidea	2	0,3	0,2
Crustacea	626	7,1	4,2
Mollusca	95	64,1	36,6
Bryozoa	—	2,7	1,6
Echinodermata	119	61,5	35,4
Varia	—	1,2	0,8
Всего	1069	174,0	100,0

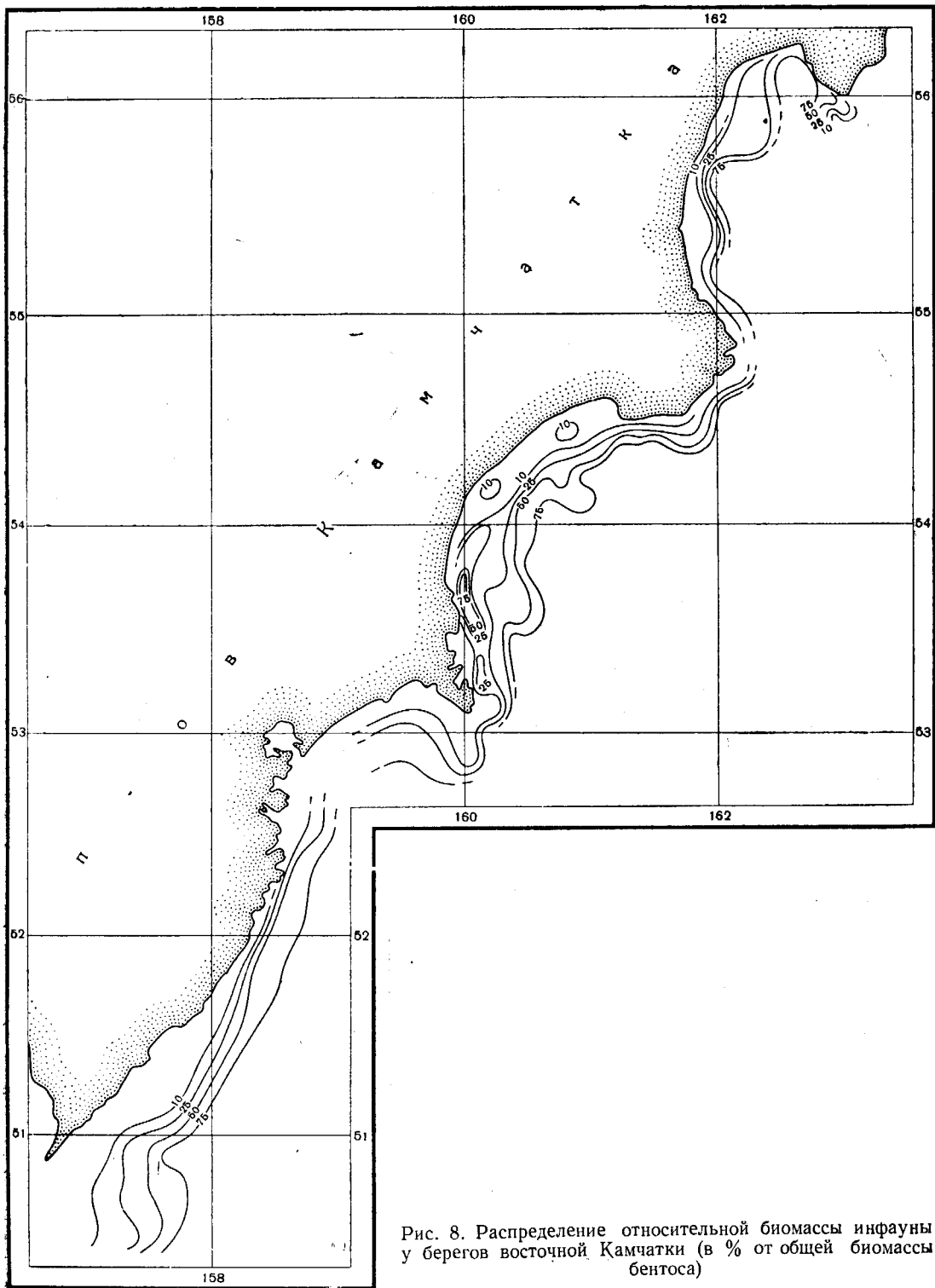


Рис. 8. Распределение относительной биомассы инфавны у берегов восточной Камчатки (в % от общей биомассы бентоса)

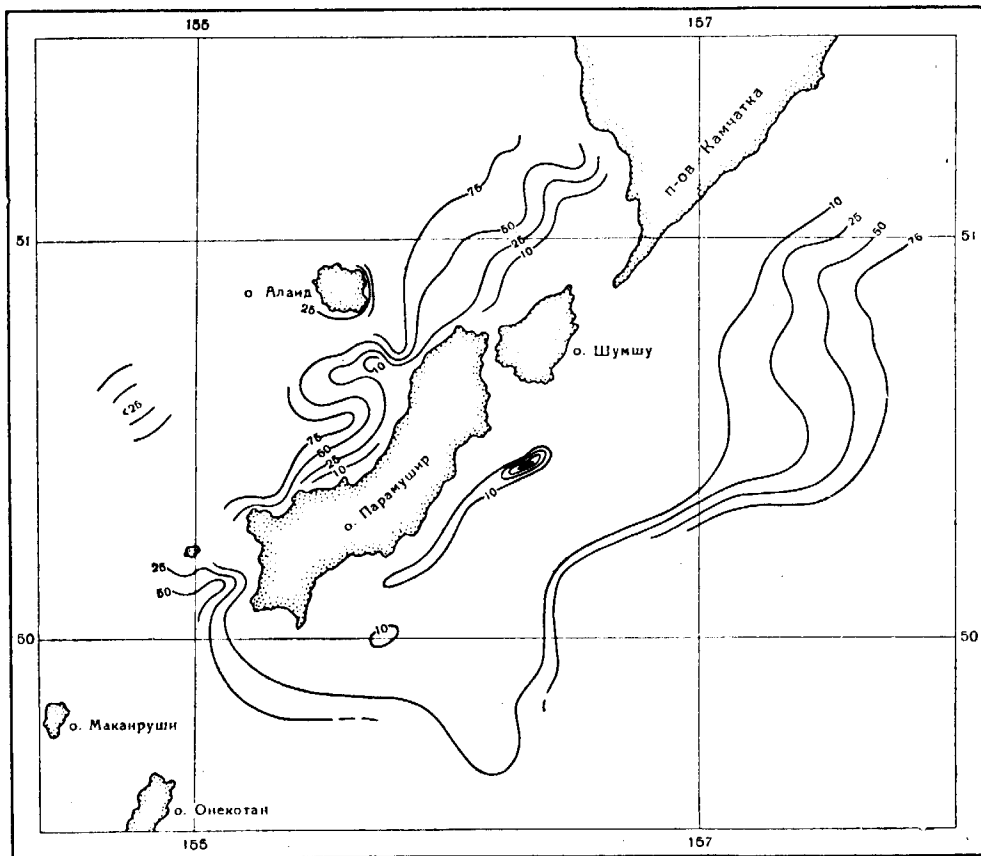


Рис. 8а. Распределение относительной биомассы инфавны в районе северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки (в % от общей биомассы бентоса)

В остальных районах залива биомасса двустворчатых невелика и обычно не превышает 10—25 г/м².

Вторым, очень важным компонентом донной фауны в Камчатском заливе являются иглокожие (см. табл. 9). Основная их масса сосредоточена на материковой отмели и в верхней части склона — от 200 до 500 м (табл. 11).

Таблица 10

Распределение двустворчатых моллюсков в Камчатском заливе по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
0—50	24	20,7	37,2
50—100	114	31,0	14,0
100—200	105	102,3	41,3
200—500	132	24,1	10,3
Среднее . . .	83	54,1	31,0

Вблизи берегов (на глубинах от 50 до 100—150 м) средней и южной частей залива, где биомасса иглокожих составляет 100—200 г/м² и более

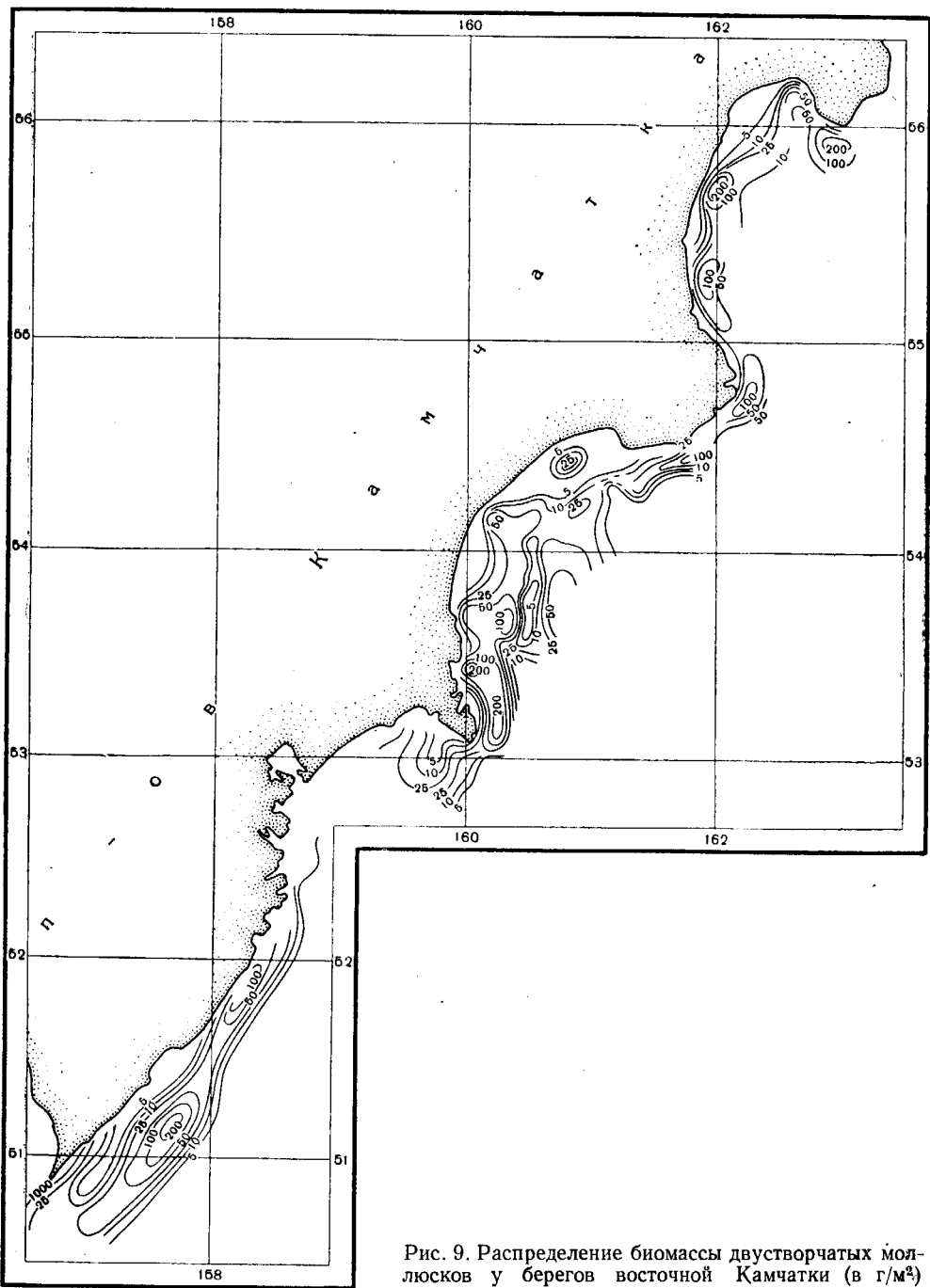
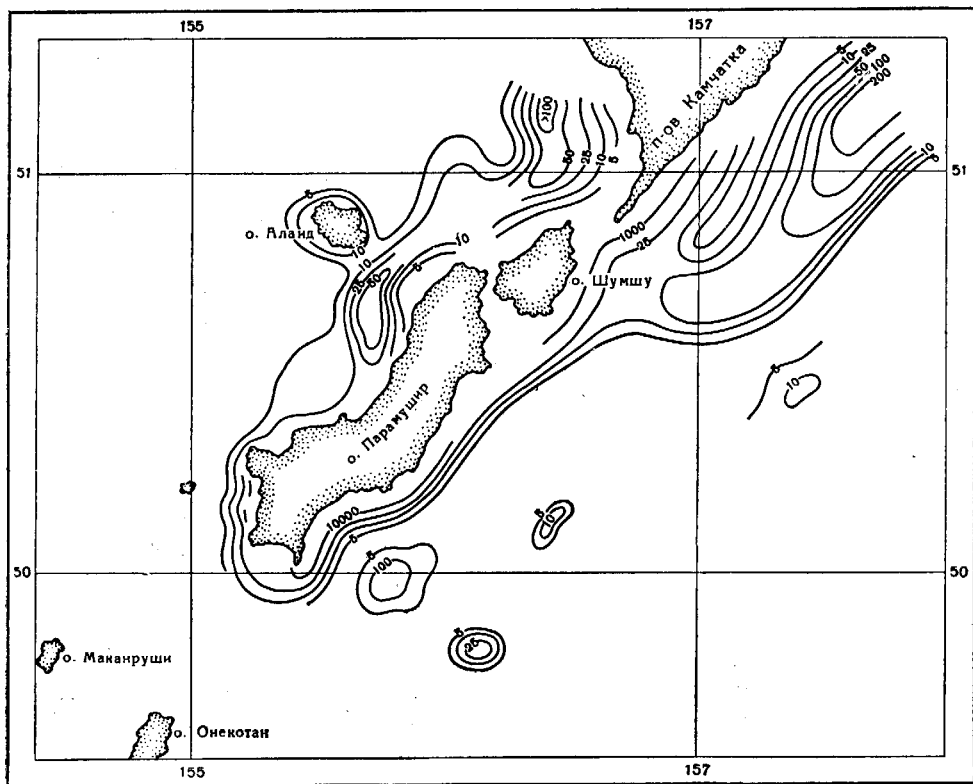


Рис. 9. Распределение биомассы двусторчатых моллюсков у берегов восточной Камчатки (в г/м²)



Рас. 9а. Распределение биомассы двусторчатых моллюсков в районе северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки (в г/м²)

(рис. 10), основную роль играет плоский еж *Echinarachnius parma*, который, как уже отмечалось (Кузнецов, 1959), является сублиторальной (преимущественно верхнесублиторальной) формой, связанной в своем распространении с песчанистыми и прежде всего с мелкопесчанистыми

Таблица 11

Распределение иглокожих в Камчатском заливе по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
0—50	2	1,2	2,1
50—100	20	67,6	32,7
100—200	96	66,9	27,1
200—500	393	134,8	57,5
Среднее . . .	119	61,5	35,4

грунтами. У внешнего края отмели южной части залива, а также у мыса Камчатского, где преобладают более жесткие песчанисто-галечные осадки и где биомасса иглокожих особенно высока и достигает более 400 г/м², доминируют ежи *Strongylocentrotus* sp. и офиуры *Gorgonocephalus caryi* и *Ophiopholis aculeata*. Что касается верхней части склона,

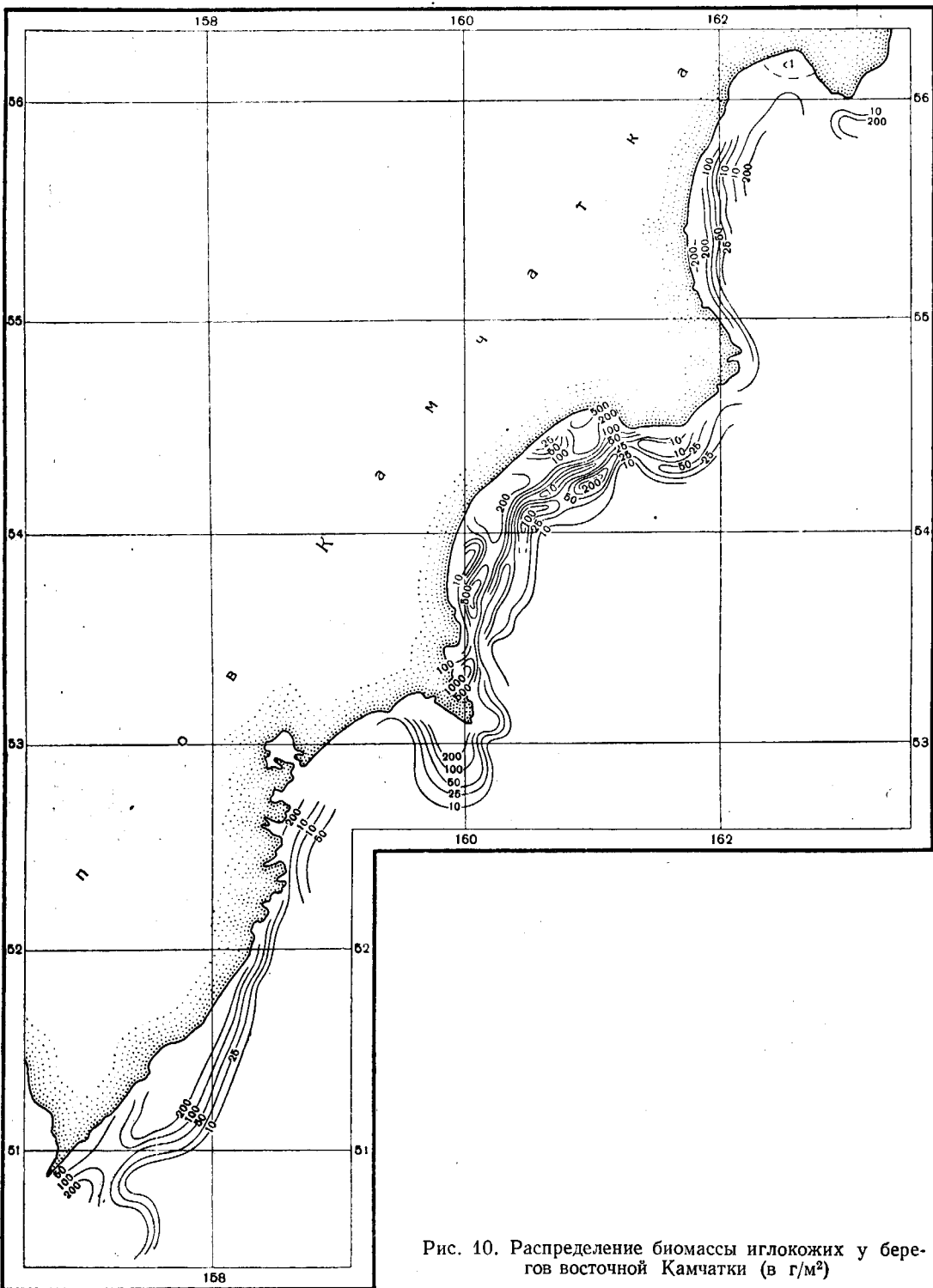


Рис. 10. Распределение биомассы иглокожих у берегов восточной Камчатки (в г/м^2)

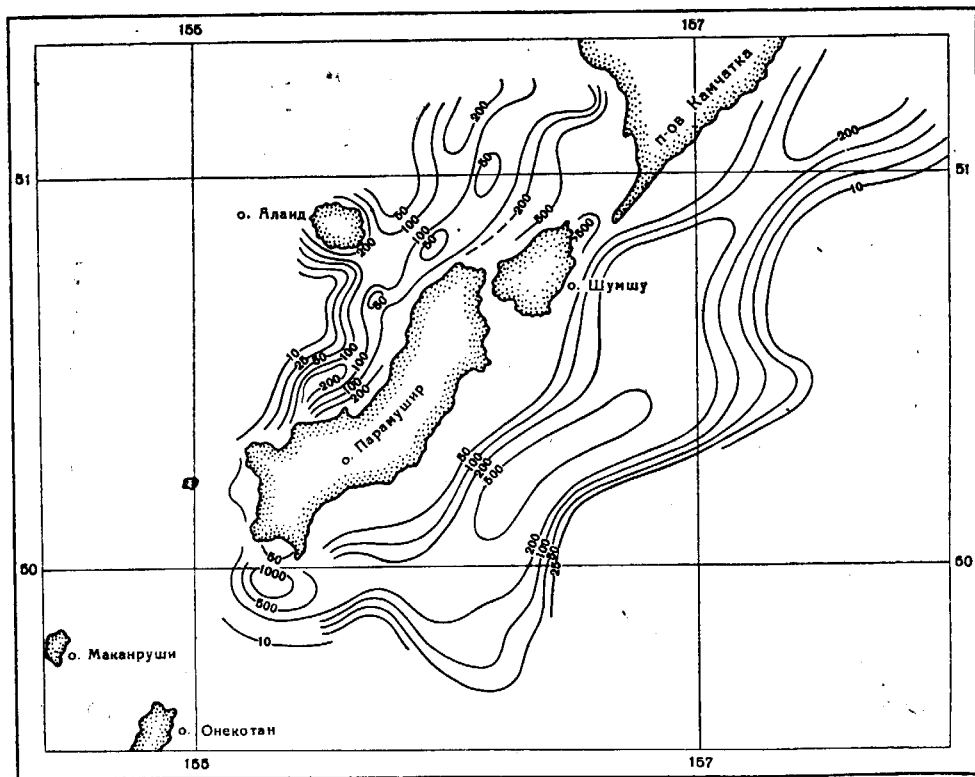


Рис. 10а. Распределение биомассы иглокожих в районе северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки (в $г/м^2$)

где преобладают алевроитовые осадки, то здесь основное значение в биомассе иглокожих, достигающей, как видно на рис. 10, $> 200 г/м^2$, приобретает неправильный еж *Brisaster townsendi*, связанный с более теплыми глубинными океанскими водами, обычно имеющими постоянную температуру $2-3^{\circ}$.

Во всей остальной части залива биомасса иглокожих намного меньше, чем в рассмотренных выше районах, и чаще всего составляет немногим более $25 г/м^2$. Особенно мало иглокожих в северной части залива. Здесь, в прилежащих к Усть-Камчатску районах, иглокожие почти отсутствуют (см. рис. 10) и только на станциях, удаленных на 5—10 миль, они встречаются в количестве $1-5 г/м^2$ (ст. 1381, 1383). Основной причиной отсутствия иглокожих в этом районе, как уже отмечалось, является опреснение.

Существенную роль в бентосе Камчатского залива играют также полихеты. На их долю (табл. 9) приходится 14% от общей биомассы донной фауны (величина довольно значительная, если учесть мелкие размеры и небольшой вес тела этих животных). Распределяются полихеты по заливу относительно равномерно (рис. 11). По мере увеличения глубин и возрастания доли мелких фракций в грунте биомасса полихет постепенно увеличивается с $3-5 г/м^2$ вблизи берегов до $20-25 г/м^2$ и выше в нижней сублиторали и в верхней части склона (от 200 до 500 м). Одновременно с этим происходит увеличение и относительной биомассы этих животных (табл. 12).

Основными массовыми видами полихет, имеющими наибольшее значение в биомассе как самих полихет, так и в общей биомассе

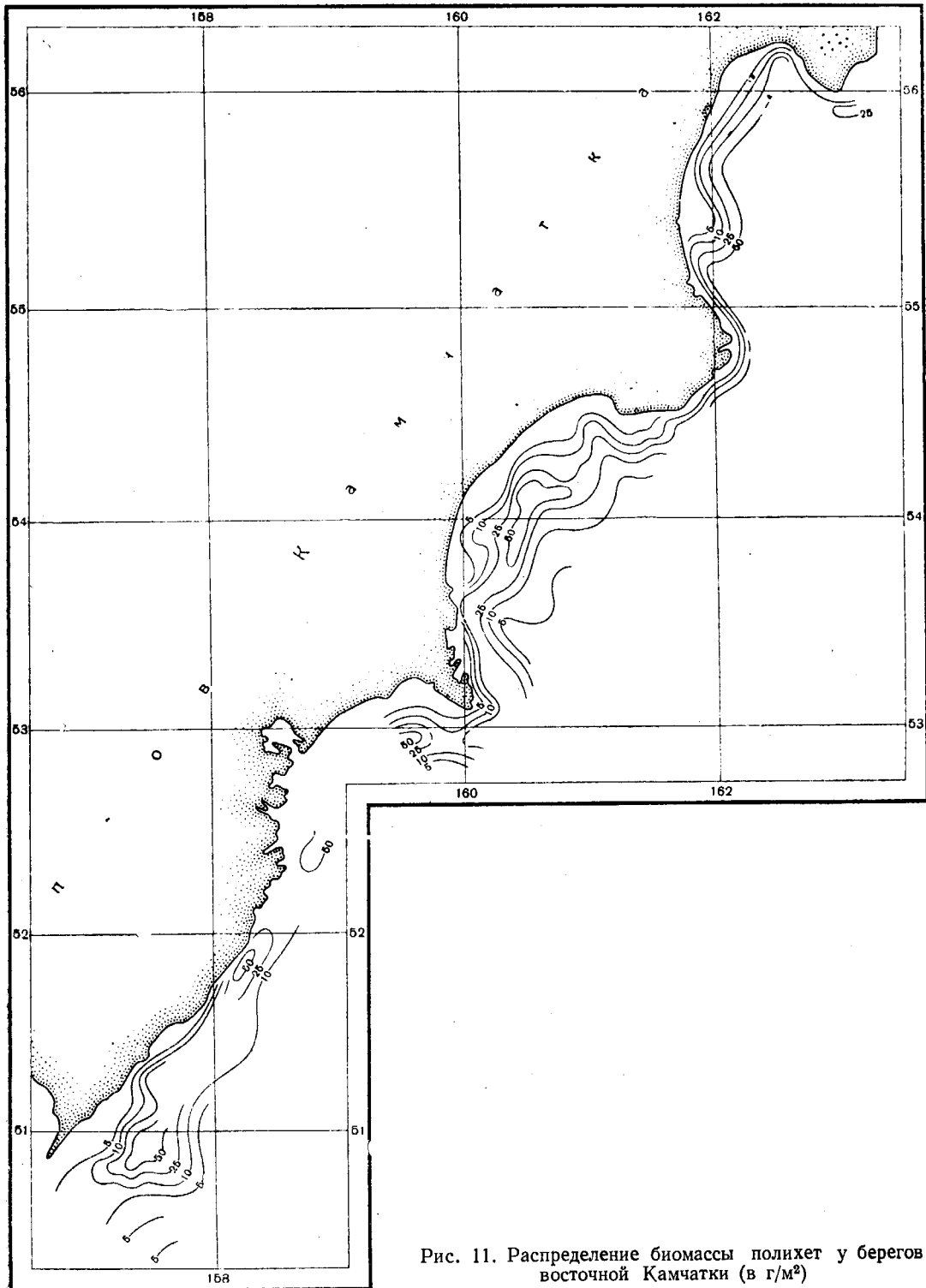


Рис. 11. Распределение биомассы полихет у берегов
восточной Камчатки (в г/м^2)

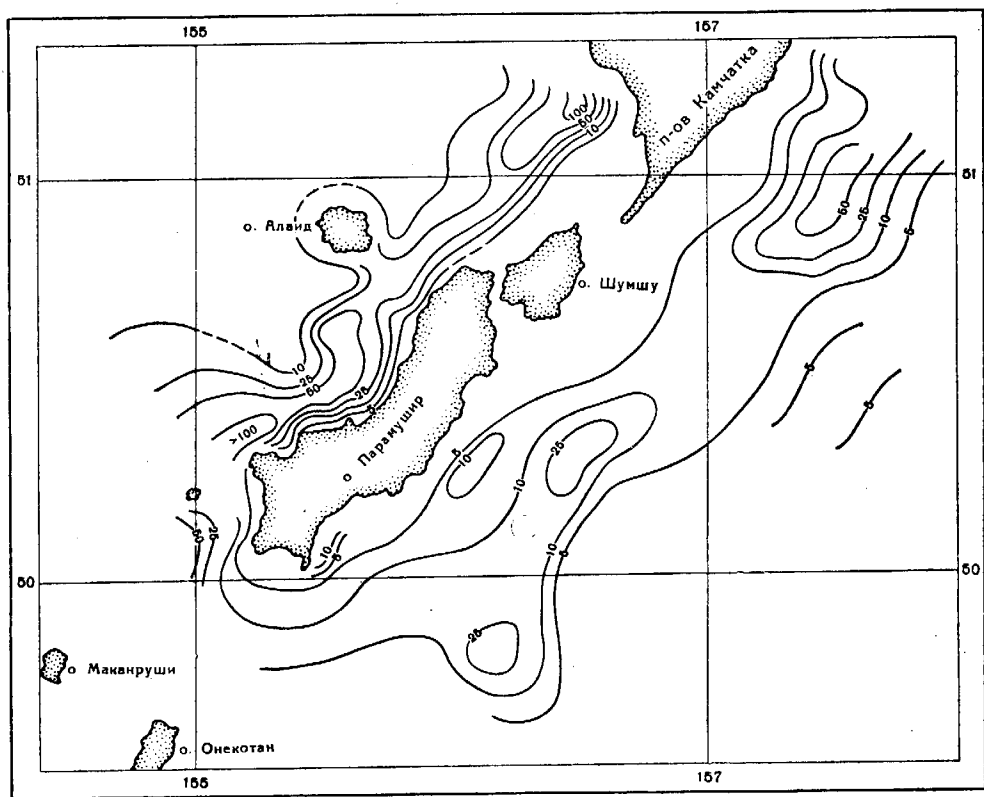


Рис. 11а. Распределение биомассы полихет в районе северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки (в г/м²)

бентоса Камчатского залива, являются: *Nephtys ciliata*, *Clycera capitata*, *Nicomache lumbricalis*, *Praxillela praetermissa*, *Maldane sarsi*, *Chaetosome setosa*, *Pectinaria hyperborea*, *Scoloplos armiger*, *Laonice cirrata*, *Terebellides stroemi*, *Ampharete acutifrons*, *Polynoe tarasovi*, *Arcteobea anticostiensis* и некоторые другие.

Таблица 12

Распределение полихет в Камчатском заливе по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы бентоса
0—50	34	4,9	8,8
50—100	118	11,7	5,6
100—200	282	32,1	13,0
200—500	498	52,8	22,3
Среднее . . .	214	24,4	14,0

КРОНОЦКИЙ ЗАЛИВ

Так же, как и Камчатский залив, представляет собой широко открытый и слабо вдающийся в сушу залив восточной Камчатки.

Береговая линия залива слабо изрезана. Материковая отмель узка

(хотя и несколько шире, чем в Камчатском заливе), склон крут и расчленен глубокими подводными желобами («каньоонами») (см. рис. 1). Площадь залива по изобате в 2000 м составляет около 8000 км², из них 4100 км² (51%) приходится на глубины 0—200 м. Дно залива покрыто в основном песками, опускающимися в ряде мест до 1000 м и более (см. рис. 2).

На гидрологическом режиме вод залива сказывается, с одной стороны, влияние относительно холодных вод Камчатского течения, омывающих прибрежную мелководную зону, и, с другой стороны,— более теплых глубинных вод Тихого океана. Существенное влияние на гидрологический режим вод залива оказывают также реки Жупанова, Семлячик, Кроноцкая и другие, вносящие в залив большое количество пресных вод во время паводка и опресняющие предустьевые пространства залива.

В Кроноцком заливе донная фауна характеризуется большим обилием. Общая биомасса бентоса колеблется здесь от 0,96 (ст. 3283) до 1182 г/м² (см. 3279), в среднем составляя на глубинах 0—500 м — 206 г/м², а в целом для всего залива (для глубин 0—2000 м) — 154 г/м².

Суммарная биомасса бентоса в заливе составляет 1,7 млн/т. Главную роль в составе донной фауны залива играет вагильный бентос (табл. 13), основным районом развития которого является занятая песчанистыми грунтами прибрежная зона 0—200 м.

Таблица 13

Соотношение основных экологических групп донных животных в бентосе Кроноцкого залива

Группы	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Онфауна		
сессильный бентос	3,5	2,3
вагильный бентос	114,0	74,2
Инфауна	36,5	23,5
Всего	154,0	100,0

Начиная со 100—150 м роль вагильного бентоса в составе фауны постепенно снижается и за пределами двухсотметровой изобаты на первое место выступает инфауна (табл. 14).

По мере увеличения глубины возрастание роли инфауны в составе бентоса идет параллельно с увеличением в грунтах количества органического вещества (табл. 15).

Общая биомасса бентоса в заливе распределяется довольно неравномерно. Наиболее высокая биомасса наблюдается в прибрежной зоне залива (на глубинах 0—100 м), где выделяются 4 района высокой биомассы, достигающей 500 г/м² и больше: район бухты «Сторож» (северная часть залива), средняя часть залива и два участка, расположенные в южной части залива (рис. 5). Основное значение в составе биомассы бентоса в указанных районах имеет наиболее массовый представитель вагильного бентоса — плоский еж *Echinarachnius parma*, на долю которого обычно приходится до 80—90 % от общей биомассы бентоса.

Сравнительно высокая биомасса бентоса (100—200 г/м² и больше) встречается также у внешнего края отмели и в верхней части склона, образуя область повышенной биомассы, простирающуюся в виде узкой полосы по глубинам от 150 до 300—500 м от п-ова Кроноцкого до

Распределение основных экологических групп донных животных в Кроноцком заливе по глубинам

Глубина, м	Онфауна				Инфауна		Весь бентос
	сессильный бентос		вагильный бентос		Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	средняя биомасса г/м ²
	средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы			
0—50	4,7	1,9	224,2	93,0	12,1	5,1	241,0
50—100	3,3	1,2	268,5	92,3	19,2	6,5	291,0
100—200	3,6	3,8	57,0	60,6	34,0	35,6	94,6
200—500	14,3	7,4	83,8	43,6	93,9	49,0	192,0
500—1000	1,6	2,5	9,3	14,8	52,4	82,7	63,3
1000—2000	0,1	0,5	3,5	18,9	14,8	80,6	18,4
Среднее . . .	3,5	2,3	114,0	74,0	36,5	23,7	154,0

п-ова Шипунского (см. рис. 5). Здесь наиболее массовыми формами, играющими главную роль в создании биомассы бентоса, являются двустворчатые моллюски *Astarte ioani*, *Serripes groenlandicus*, *Cardium ciliatum* (на глубинах 150—250 м), ежи *Brisaster townsendi* (на глубинах 250—500 м), амфиподы *Ampelisca macrocephala*, полихеты и некоторые другие формы. Биомасса в 100 г/м² и выше наблюдается, кроме того, в центре открытой части залива, на глубинах 600—900 м, где подъем

Таблица 15

Изменение содержания органического углерода (С_{орг}) в осадках Кроноцкого залива с глубиной (по Романкевичу, 1959)

Глубина, м	С _{орг} в % на воздушно-сухой осадок
0—100	0,23
100—200	0,32
200—1000	0,43
1000—2000	0,78

биомассы обусловлен массовыми поселениями глубоководного двустворчатого моллюска *Acila castrensis*.

Наряду с рассмотренными районами повышенной и средней биомассы бентоса в Кроноцком заливе встречаются участки, в которых биомасса донной фауны, как правило, не превышает 25—50 г/м² (рис. 5). Особенно низкой биомассой бентоса (меньше 25 г/м²) характеризуются прилегающие к устьям рек Жупановой, Семлячик и Кроноцкой и подверженные опреснению пространства, а также наиболее глубоководные части залива, расположенные в области южного и северного подводных «каньонов».

Роль отдельных групп донных животных в создании биомассы бентоса в Кроноцком заливе весьма различна.

Как и в Камчатском заливе, основными группами здесь являются иглокожие, моллюски, полихеты. Существенное значение, кроме того, приобретают ракообразные (табл. 16), роль которых в Камчатском заливе крайне мала.

Соотношение отдельных групп донных животных в бентосе Кроноцкого залива

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Spongia	—	0,3	0,2
Coelenterata	5	1,5	1,0
Nemertini	1	0,5	0,3
Polychaeta	134	16,7	10,8
Sipunculoidea	1	0,3	0,2
Crustacea	510	11,0	7,0
Mollusca	55	35,5	23,0
Bryozoa	—	0,6	0,4
Echinodermata	30	87,1	56,8
Varia	—	0,5	0,3
Всего	736	154,0	100,0

Количественное распределение указанных четырех групп донных животных дано на рисунках 9, 10, 11, 12.

Как видно из рис. 10, иглокожие приурочены в основном к верхней сублиторали, покрытой песчанистыми грунтами. В этой зоне глубин их биомасса достигает 500—1000 г/м² и выше, составляя в среднем около 220 г/м² (табл. 17). Основное значение в образовании биомассы иглокожих здесь имеет плоский еж *Echinarachnius parma*, встречающийся

Таблица 17

Распределение иглокожих в Кроноцком заливе по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
0—50	35	216,3	89,6
50—100	33	223,5	75,6
100—200	9	6,5	6,9
200—500	104	41,8	21,7
500—1000	3	8,3	13,1
1000—2000	2	1,0	5,2
Среднее . . .	30	87,6	56,8

в количестве до 50—100 экз/м² и составляющий до 80% биомассы иглокожих и более. Другой областью повышенной биомассы иглокожих в Кроноцком заливе является верхний горизонт склона континентальной ступени (от 200 до 500 м). Хотя средняя биомасса иглокожих составляет здесь 42 г/м² (см. табл. 17), однако в ряде мест мест она достигает 100—200 и даже 300 г/м² (см. рис. 10), благодаря массовому развитию неправильных сердцевидных ежей *Brisaster townsendi*.

В остальных районах залива биомасса иглокожих невелика и обычно не превышает 25—50 г/м². Особенно низкими показателями количественного развития иглокожих характеризуются прилежащие к устьям рек Жупановой, Семлячик и Кроноцкой пространства, подверженные, как

мы уже отмечали, опреснению, а также вся наиболее глубоководная часть залива, расположенная за пределами изобаты в 1000 м.

Кроме указанных выше двух основных массовых форм иглокожих (ежей *Echinarachnius parma* и *Brisaster townsendi*) существенную роль в создании биомассы играют также ежи *Strongylocentrotus*, крупные офиуры *Gorgonocephalus caryi*, звезды *Lethasterisas nanimensis* и некоторые другие иглокожие.

Из моллюсков наибольшее значение в составе донной фауны Кроноцкого залива имеют двустворчатые моллюски. Их биомасса составляет в среднем около 80% от биомассы всех моллюсков. Двустворчатые широко распространены в заливе. Они встречаются в более или менее значительном количестве от самых берегов до 500—1000 м (табл. 18), образуя ряд скоплений (пятен) с биомассой от 25—50 до 200—300 г/м² и выше в северном, центральном и южном районах залива (рис. 9).

Таблица 18

Распределение двустворчатых моллюсков в Кроноцком заливе по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
0—50	24	11,9	4,9
50—100	44	37,3	12,2
100—200	41	38,9	41,0
200—500	76	63,4	32,0
500—1000	52	28,4	48,0
1000—2000	20	1,5	8,0
Среднее . . .	41	28,4	18,3

Наиболее плотные поселения двустворчатых приурочены к глубинам от 100—150 до 300—400 м. В направлении же к берегам и в сторону больших глубин количество двустворчатых уменьшается. Особенно мало их на глубинах более 1000 м, где биомасса двустворчатых не превышает 1—2 г/м².

Основными массовыми видами двустворчатых в Кроноцком заливе являются: *Astarte ioani*, *A. alaskensis*, *A. rollandi*, *A. borealis*, *Macoma calcarea*, *Cardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Liocyma fluctuosa*, *Tellina lutea*, *Acila castrensis* и некоторые другие.

В отличие от иглокожих в двустворчатых полихеты в Кроноцком заливе распределяются более или менее равномерно (см. рис. 11). В заливе выделяется только один район высокой биомассы полихет (50—70 г/м²) — это центральная часть залива в области распространения алевроитовых грунтов на глубинах 200—500 м. В остальных районах залива биомасса полихет колеблется в среднем от 2—5 до 25—50 г/м², причем по мере удаления от берегов в сторону больших глубин она постепенно возрастает от 1—5 г/м² в прибрежной зоне 0—50 м до 25—50 г/м² на глубинах 200—500 м, а затем снова понижается до 10—15 г/м² в области максимальных глубин залива (табл. 19). Основными массовыми видами полихет в Кроноцком заливе являются: *Nephtys ciliata*, *Lumbriconereis* sp., *Nicomache lumbricalis*, *Praxillela praetermissa*, *Laonice, cirrata*, *Ammotrypane aulogaster*, *Pectinaria granulata*, *Chaetozone setosa*, *Scoloplos armiger*, *Travisia kerguelensis intermedia*, *Taryx* sp., *Ophelia limacina*, *Rhodine gracilior*, *Terebellides stroemi*, *Pista vinogradovi*.

Несколько меньшую, чем полихеты, роль в бентосе залива играют ракообразные. На долю этой группы животных приходится 7% от общей

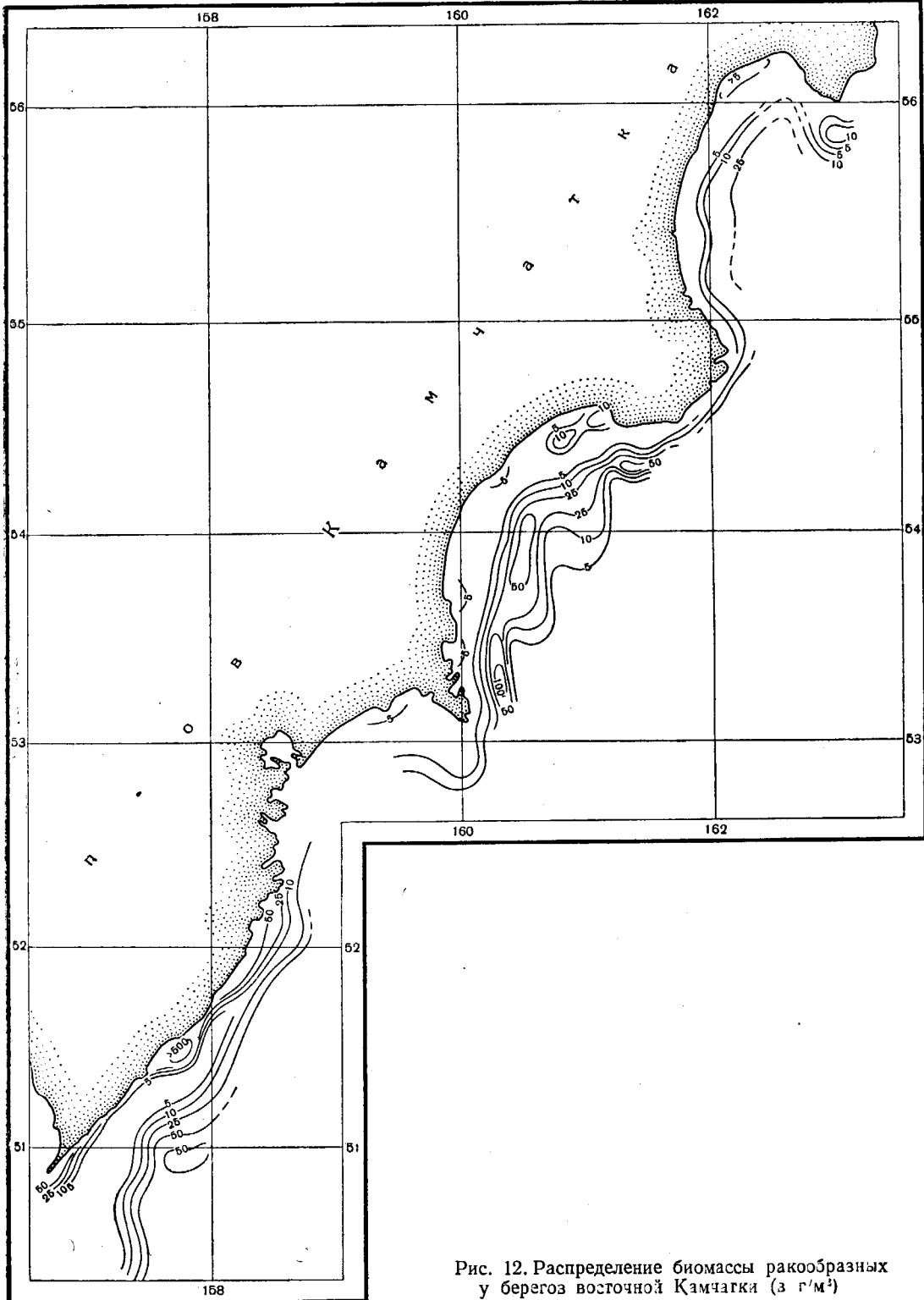


Рис. 12. Распределение биомассы ракообразных у берегов восточной Камчатки (з г/м²)

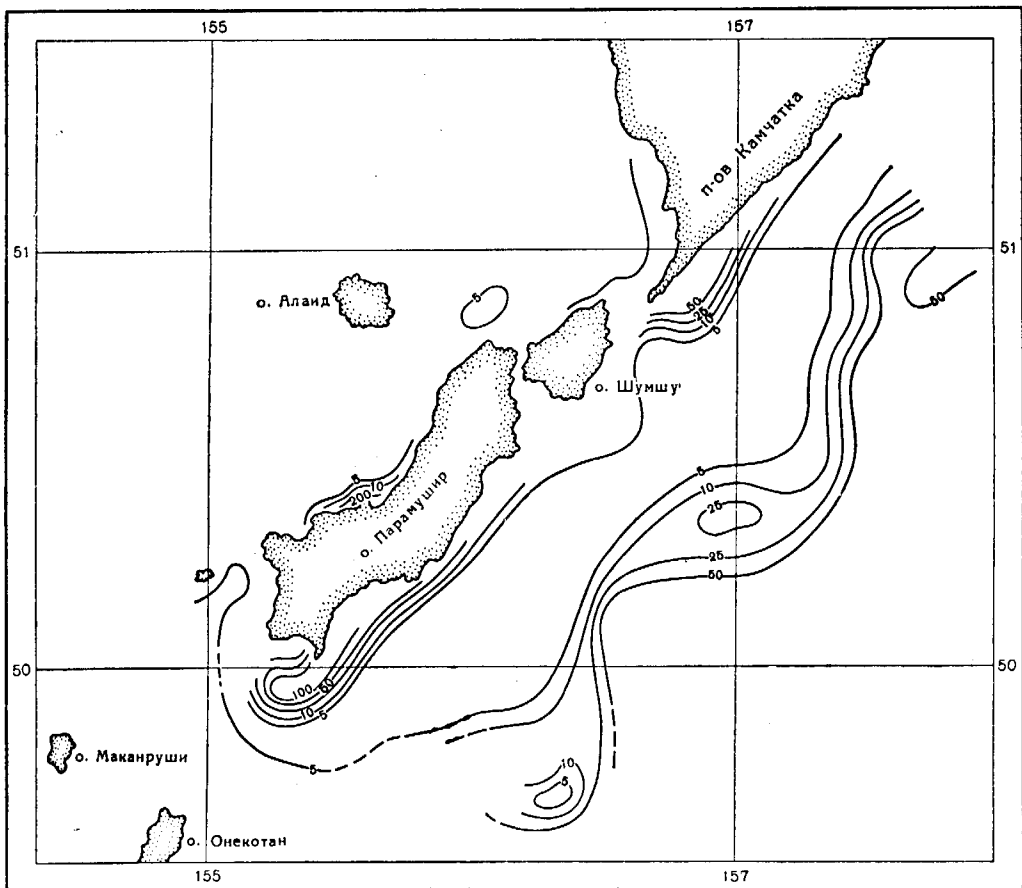


Рис. 12а. Распределение биомассы γ -ракообразных в районе северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки (в $г/м^2$)

биомассы бентоса. Из этого количества около 90% составляют амфиподы. Основная их масса (65% всей биомассы) приурочена к внешнему краю отмели и верхней части склона (табл. 20), т. е. к той же зоне глубин, где сосредоточено наибольшее количество двустворчатых моллюсков и полихет. Амфиподы образуют здесь массовые поселения, в которых их численность достигает 1500—2000 экз/м² и более при биомассе

Таблица 19

Распределение полихет в Кроноцком заливе по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
0—50	15	2,4	1,1
50—100	125	11,3	3,8
100—200	190	26,9	22,1
200—500	238	30,8	17,0
500—1000	220	16,9	26,8
1000—2000	52	14,0	75,9
Среднее . . .	134	16,7	10,8

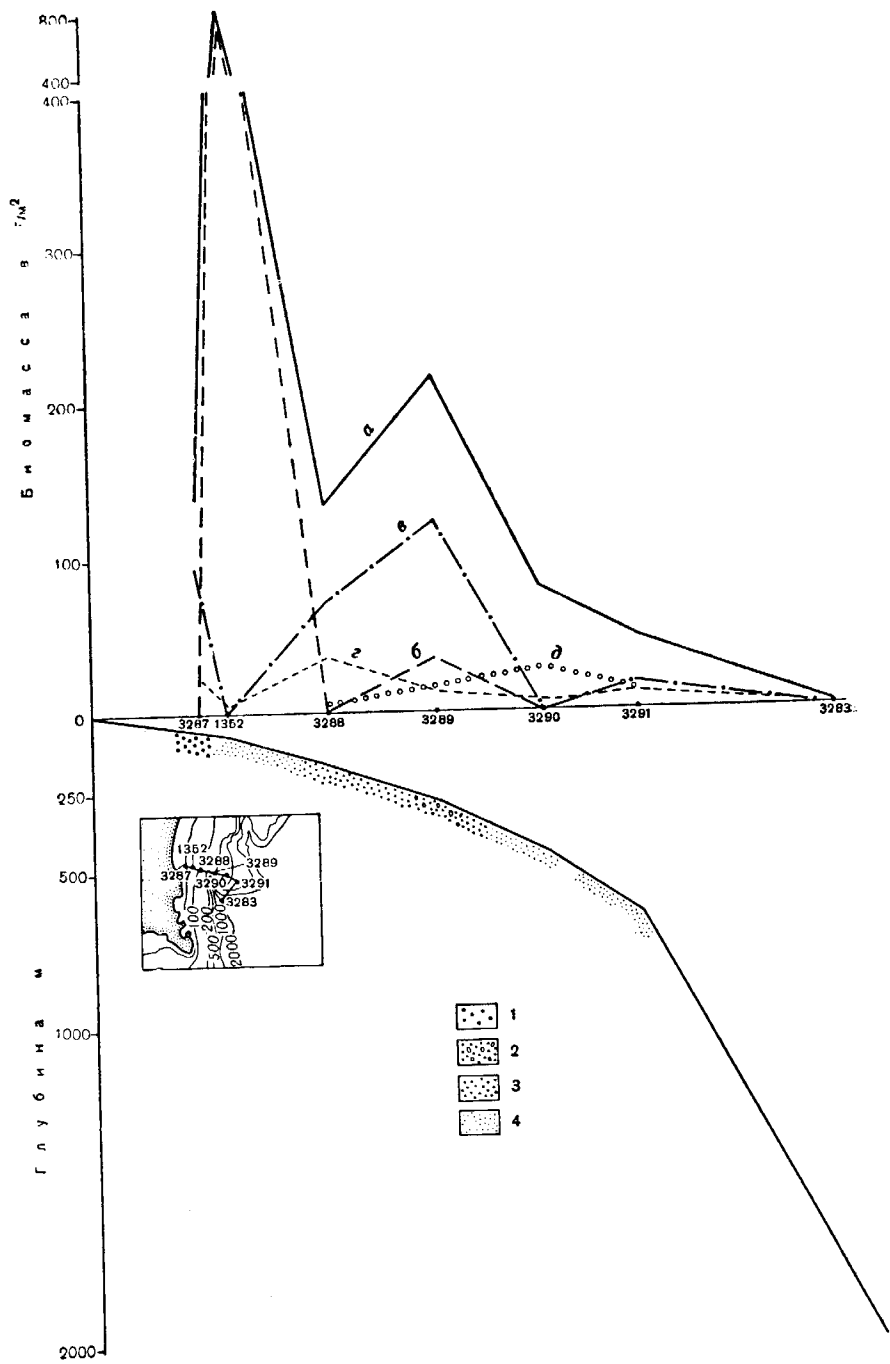


Рис. 13. Распределение общей биомассы и биомассы основных составляющих ее групп донных животных на разрезе через отмель и склон южной части Кроноцкого залива
a — общая биомасса; *б* — иглокожие; *в* — двустворчатые моллюски; *г* — полихеты; *д* — ракообразные;
 1 — гравийно-галечные осадки; 2 — пески с примесью гравия и гальки; 3 — разнозернистые пески;
 4 — мелкие пески

в 50—100 г/м² и выше (рис. 12). Основными массовыми видами амфипод являются бокоплавы из сем. *Ampellicidae* (главным образом *Ampelisca macrocephala*), обитающие в илистых погруженных в грунт трубках.

В направлении к берегам и в сторону больших глубин от указанной зоны массового развития амфипод биомасса ракообразных постепенно понижается и вблизи берегов и на глубинах более 500 м составляет 10—5 г/м² и меньше.

Таблица 20

Распределение ракообразных в Кроноцком заливе по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
0—50	423	7,2	2,9
50—100	187	7,5	2,5
100—200	316	5,1	5,4
200—500	974	31,9	16,6
500—1000	756	7,2	11,3
1000—2000	44	0,7	3,7
Среднее . . .	510	11,0	7,0

Кроме *Ampelisca macrocephala*, существенную роль в создании биомассы ракообразных в Кроноцком заливе играют также амфиподы *Byblis gaimardi*, *Pseudalibrotus* sp., *Pontarpinia* sp., *Anonyx nugax*, крабы *Chionoecetes opilio*, *Ch. angulatus*, креветки *Sclerocrangon intermedia*, *S. communis*, раки-отшельники *Pagurus pubescens* и некоторые другие.

Представление об изменении общей биомассы и основных групп донных беспозвоночных с увеличением глубины дает рис. 13.

АВАЧИНСКИЙ ЗАЛИВ

Самый южный из трех восточнокамчатских заливов. Как и предыдущие два залива, широко открыт в океан и слабо вдается в сушу. Береговая линия сравнительно сильно изрезана. В южной части имеется много бухт и мелких заливов, из которых наиболее крупным является Авачинская губа. Площадь залива по изобате в 2000 м составляет около 7000—7500 км². Большая часть дна залива покрыта песками (рис. 2). Гидрологический режим в основном сходен с таковым Камчатского и Кроноцкого заливов.

Из-за недостатка данных нельзя дать подробную характеристику количественного распределения донной фауны в Авачинском заливе. Имеющиеся материалы позволяют сделать лишь некоторые общие замечания.

Из рисунков 5, 6, 7 и 8 видно, что в прибрежных районах южной и в особенности в северной частях залива, характеризующихся преобладанием песчаных и крупноалевритовых грунтов, большую часть биомассы бентоса, достигающей 200—400 г/м² и более, составляет вагильный бентос. Последний представлен главным образом плоскими ежами *Echinarachnius parma*.

Того же порядка биомасса бентоса, по всей вероятности, встречается и в остальной части мелководной прибрежной зоны залива, где также распространены песчаные грунты и где, по данным Виноградова

(1946), так же, как и в северной и южной частях залива, встречается биоценоз *Echinarachnius parma*. С увеличением глубины наблюдается уменьшение биомассы бентоса. На глубинах 100—150 м она снижается до 100—50 г/м². Меняется здесь и состав фауны. Ежи *E. parma* встречаются очень редко, и основное значение в составе биомассы приобретают полихеты *Axiothella catenata*, *Maldane sarsi*, *Praxillella praetermissa*, *Ammotrupane aulogaster*, *Laonice cirrata*, моллюски *Yoldia* sp., *Nucula tenuis*, *Macoma calcarea*, *Leda* sp. и некоторые другие представители инфауны.

На глубинах 200—500 м к указанным формам присоединяются неправильные ежи *Brisaster townsendi*, вызывающие повышение биомассы бентоса до 150 г/м² и больше (ст. 1336, 1337). Глубже 500 м данные по количественному распределению донной фауны в Авачинском заливе отсутствуют, однако, по аналогии с Кроноцким заливом, можно думать, что в этих наиболее глубоких районах Авачинского залива биомасса бентоса постепенно понижается и в области максимальных глубин (1000—2000 м) не превышает нескольких граммов на 1 м².

Обработка материалов с трех станций (517, 1339 и 1624), сделанных в центральной части Авачинской губы на глубинах 24 и 25 м в местах распространения мелкоалевритовых грунтов, показывает, что биомасса бентоса там достигает довольно высоких показателей. Так, на ст. 1339 была встречена биомасса 843 г/м², состоящая почти на 100% из *Pectinaria hyperborea* и *Macoma calcarea*.

ВОСТОЧНОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ ЮЖНОЙ ОКОНЕЧНОСТИ КАМЧАТКИ (К ЮГУ ОТ АВАЧИНСКОГО ЗАЛИВА) И СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

Этот район представляет собой совершенно открытый участок прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов. Его площадь по изобате в 2000 м составляет примерно 35 000 км². Район характеризуется относительно спокойным рельефом дна (см. рис. 1). Материковая отмель в северной части района очень узка — не более 5—10 миль. К югу она расширяется и на широте Первого Курильского пролива и о-ва Шумшу достигает 35—40 миль. В целом для всего района на отмель приходится около 18000 км², или 51,4% всей его площади. Отмель и склон покрыты песками, сменяющимися вблизи берегов п-ова Лопатка и островов Шумшу и Парамушир валунно-галечными и скалистыми грунтами (рис. 2). Так же, как и заливы, район находится под воздействием вод Камчатского течения и океанских вод. Благодаря наличию проливов динамика вод в районе чрезвычайно интенсивна.

Бентос в этом районе количественно особенно богат. Общая биомасса его колеблется здесь от 20,78 (ст. 2761) до 10536,0 г/м² (ст. 70 р/т «Лебедь»), составляя на глубинах 0—500 м в среднем 495 г/м², а в целом для всего района (для глубин 0—2000 м) — 400 г/м². Суммарная биомасса бентоса в районе составляет 11,4 млн. т.

Основу донной фауны в районе образуют сессильный и вагильный бентос (табл. 21).

Основным районом развития сессильного бентоса является прибрежная мелководная зона 0—50 м, где распространены валунно-галечные и скалистые грунты и где динамика вод особенно интенсивна. Прикрепленные организмы составляют значительную часть биомассы донной фауны также на границе отмели и склона, т. е. в области взаимодействия относительно холодных и несколько опресненных шельфовых вод с более теплыми и солеными глубинными водами океана.

Соотношение основных экологических групп донных животных в бентосе восточной стороны южной оконечности Камчатки (к югу от Авачинского залива) и северных Курильских островов

Группы	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Онфауна		
сессильный бентос	210,0	52,5
вагильный бентос	153,0	38,3
Инфауна	37,0	9,2
Всего	400,0	100,0

Основные скопления вагильного бентоса сосредоточены на глубинах среднего и нижнего горизонтов сублиторали и в верхней части склона (от 200 до 500 м), покрытых песчанистыми грунтами. Глубже 500 м большую часть донной фауны составляет инфауна (рис. 6, 6а, 7, 7а, 8, 8а; табл. 22).

Таблица 22

Распределение основных экологических групп донных животных у восточных берегов южной оконечности Камчатки (к югу от Авачинского залива) и северных Курильских островов по глубинам

Глубина, м	Онфауна				Инфауна		Весь бентос
	сессильный бентос		вагильный бентос		средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	средняя биомасса, г/м ²
	средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы			
0—50	1280,5	86,1	168,0	11,3	39,1	2,6	1487,6
50—100	35,7	9,1	315,0	79,5	45,2	11,4	395,9
100—200	30,4	12,2	195,0	78,4	23,4	9,4	248,8
200—500	13,3	14,8	45,2	50,2	31,5	35,0	90,0
500—1000	3,2	6,7	1,3	2,7	43,1	90,6	47,6
Среднее . . .	210,0	52,5	153,0	38,3	37,0	9,2	400,0

Благодаря обильному количественному развитию двух основных экологических групп — сессильного и вагильного бентоса — большая часть площади района, приходящаяся главным образом на глубины 0—200 м, занята биомассой в 200—500 г/м² и выше (рис. 5, 5а). Понижение биомассы до 100—50 г/м² наблюдается в сублиторали лишь у берегов Парамушира и п-ова Лопатка на глубинах 50—80 м, где распространены сильно промытые гравийно-галечные грунты и ракушечники, являющиеся неблагоприятным субстратом для развития донных животных.

Вблизи берегов п-ова Лопатка и островов Шумшу и Парамушир (на глубинах 0—50 м) биомасса бентоса особенно высока и достигает, как видно из рис. 5а, 1000—2000, а в отдельных случаях (у южной оконечности Парамушира) 10 000 г/м² и выше. Основную роль в ее образовании играют двустворчатые моллюски *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*.

Anomia macroschisma, губки, гидроды, мшанки, усонogie ракообразные и некоторые другие представители сессильного бентоса, получающего здесь, как упоминалось, обильное развитие на валунно-галечных и скалистых грунтах в условиях высокой динамики вод, обеспечивающей обильную пищу и хорошую аэрацию придонных вод. В остальных районах распространения высокой биомассы бентоса основное значение в ее составе имеют плоские ежи *Echinarachnius parma*, правильные ежи *Strongylocentrotus* sp., офиуры *Ophiopholis aculeata* и *Ophiura sarsi*, двустворчатые моллюски *Cardium ciliatum* и некоторые другие формы вагильного бентоса.

В противоположность указанным районам высокой биомассы бентоса у восточных берегов южной оконечности Камчатки и северных Курильских островов выделяется область сравнительно низкой биомассы бентоса — менее 50 г/м². Эта область, где основное значение в составе донной фауны имеют амфиподы *Ampellicidae*, полихеты и некоторые другие представители инфавны, простирается вдоль берегов южной оконечности восточной Камчатки и северных Курильских островов по глубинам от 300—500 до 1000—1200 м.

Отдельные группы донных животных по-разному участвуют в создании общей биомассы бентоса у восточных берегов южной оконечности восточной Камчатки и северных Курильских островов. Наибольшее значение имеют моллюски (главным образом двустворчатые) и иглокожие (табл. 23).

Таблица 23

Соотношение отдельных групп донных животных в бентосе восточной стороны южной оконечности Камчатки и северных Курильских островов

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
<i>Spongia</i>	—	7,2	1,8
<i>Coelenterata</i>	—	5,0	1,2
<i>Nemertini</i>	2	2,5	0,6
<i>Polychaeta</i>	110	10,6	2,6
<i>Sipunculoidea</i>	6	3,5	0,9
<i>Crustacea</i>	510	23,5	5,9
<i>Mollusca</i>	43	207,0	52,0
<i>Bryozoa</i>	—	2,0	0,5
<i>Echinodermata</i>	58	129,7	32,3
<i>Tunicata</i>	2	4,0	1,0
<i>Varia</i>	—	5,0	1,2
Всего	731	400,0	100,0

Основная масса двустворчатых моллюсков (более 95% всей их биомассы) сосредоточена в этом районе в пределах сублиторали и прежде всего в верхнем ее горизонте (на глубинах 0—50 м), который характеризуется наиболее высокими показателями количественного развития двустворчатых (табл. 24). Особенно большие скопления их наблюдаются у берегов п-ова Лопатка и островов Шумшу и Парамушир, на глубинах до 20—40 м, где двустворчатые получают обильную пищу в виде остатков отмирающих макрофитов, которые здесь весьма обильны. В этой наиболее мелководной прибрежной зоне района биомасса двустворчатых достигает 1000—2000, а в отдельных случаях и 10 000 г/м² (рис. 9а). Основными массовыми формами здесь являются

Modiolus modiolus, *Mytilus edulis*, *Anomia macroschismia*, *Saxicava arctica*. Особенно большое количественное развитие получает первая форма, составляющая нередко до 80—90% всей биомассы бентоса при плотности поселений в 200—500 экз/м² и больше.

Таблица 24

Распределение двустворчатых моллюсков у восточных берегов южной оконечности Камчатки и северных Курильских островов по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
0—50	115	1264,5	84,9
50—100	9	25,0	6,3
100—200	11	28,0	11,2
200—500	15	3,0	3,3
500—1000	9	0,3	0,6
Среднее . . .	26	203,0	50,4

Другим районом скопления двустворчатых моллюсков является нижний горизонт сублиторали (100—200 м) к востоку от южной оконечности Камчатки (см. рис. 9). Хотя двустворчатые в этом районе количественно менее обильны, чем у берегов п-ова Лопатка и островов Шумшу и Парамушир, тем не менее их биомасса здесь достигает 100—200 г/м² и более. Наиболее массовыми видами являются *Cardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Yoldia myalis*, *Macoma calcarea*, *Venericardiu* sp. и некоторые другие формы, обитающие здесь на средних и мелких песках. Численность этих форм достигает нередко 30—50 экз/м² и больше.

Следует также отметить небольшое пятно повышенной биомассы двустворчатых (более 100 г/м²), расположенное к юго-востоку от мыса Васильева (южная оконечность Парамушира). В этом пятне, расположенном на мелких песках нижней сублиторали, основную роль в создании биомассы двустворчатых играют *Serripes laperosi*, *Yoldia myalis*, *Nucula tenuis expansa* и *Liocima fluctuosa*, образующие поселения плотностью до 60 экз/м². За исключением указанных мест повышенной биомассы двустворчатых, во всей остальной части рассматриваемого района биомасса двустворчатых невелика и обычно не превышает 10—25 г/м². Особенно бедны двустворчатые наиболее глубоководные районы (за пределами 300—400 м), где биомасса двустворчатых составляет не более 2—3 г/м².

Иглокожие в основной своей массе (около 95% всей биомассы), как и двустворчатые моллюски, обитают с восточной стороны южной оконечности Камчатки и северных Курильских островов в пределах материковой и островной отмели. Наибольшее их количество приурочено к глубинам 50—100 м (табл. 25). С этой зоной глубин совпадают места наиболее высокой биомассы иглокожих, достигающей 500 г/м² и выше. К числу таких мест относятся средняя часть восточного побережья южной оконечности Камчатки и значительная часть отмели к востоку от островов Парамушир и Шумшу (рис. 10, 10а).

Основной массовой формой, принимающей участие в создании биомассы иглокожих в указанных районах, является плоский еж *Echinarachnius parma*, на долю которого приходится нередко до 80—90% биомассы иглокожих. Большую роль играют также правильные ежи *Strongylocentrotus* sp. и офиуры *Ophiopholis aculeata* и *Ophiura sarsi*.

Последние две формы имеют особенно большое значение в создании биомассы иглокожих на глубинах 150—200 м к востоку от Парамушира и Шумшу. Их биомасса достигает здесь 150—200 г/м², составляя до 60—80% и более от общей биомассы иглокожих. В прибрежных мелководных районах (на глубинах менее 50 м) высокая биомасса иглокожих

Таблица 25

Распределение иглокожих у восточных берегов южной оконечности Камчатки и северных Курильских островов по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
0—50	150	178,1	11,9
50—100	52	270,0	68,5
100—200	50	143,7	58,0
200—500	24	26,7	29,7
500—1000	36	1,2	2,5
Среднее . . .	58	129,7	32,3

(около 800 г/м²), образованная поселениями ежей *Strongylocentrotus* sp. и *Ophiopholis aculeata*, была встречена только на ст. 2807, расположенной в Первом Курильском проливе. На всех остальных станциях, проходящих на глубины 0—50 м, биомасса иглокожих обычно не превышает 100—150 г/м². Еще более низкой биомассой иглокожих характеризуется глубоководная часть района — за пределами сублиторали. Биомасса иглокожих не превышает там, как правило, 25 г/м²; только в

Таблица 26

Распределение ракообразных у восточных берегов южной оконечности Камчатки и северных Курильских островов по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
0—50	133	78,0	5,0
50—100	109	11,9	3,0
100—200	200	18,3	7,0
200—500	632	24,9	27,7
500—1000	1475	14,2	30,0
Среднее . . .	510	23,5	5,9

некоторых местах, где еще встречаются опускающиеся на эти глубины ежи *Echinarachnius parma* и *Strongylocentrotus* (ст. 1316, 2752, 2795) или получает развитие свойственная батинальной зоне крупная змеехвостка *Asteronyx loveni* (ст. 1315, 2758), поселяющаяся на морских перьях *Pavonaria* sp., биомасса иглокожих достигает 100—150 г/м².

Кроме указанных выше форм, следует отметить также офиур *Gorgonocephalus caryi*, звезд *Pteraster tessellatus*, *Crosaster papposus*, *Pteraster militaris*, *Henricia* sp., голотурий *Chiridota pellucida* и *Cucumaria japonica*, которые встречаются в большом количестве в уловах тралов

и, следовательно, также играют существенную роль в создании биомассы иглокожих в рассматриваемом нами районе.

Иной характер имеет распределение ракообразных. Их основные скопления приурочены к глубинам 0—50 и 200—500 м (табл. 26, рис. 12, 12а).

В прибрежных районах, где биомасса ракообразных наиболее высока и достигает, как видно из рис. 12, 12а, 100—200 г/м², а в отдельных случаях 500 г/м² и выше, основную роль в ее создании играют усоногие ракообразные *Balanus balanus*, *B. evermanni*, *B. rostratus apertus*, *B. rostratus dalli*, обитающие здесь на скалистых и валунно-галечных грунтах, а также десятиногие раки *Pagurus gilli*, *P. undosus*, *Nectocranogon lar*, *N. crassa*, *Eualius fabricii*, *E. flexa* и др.¹

В отличие от прибрежных районов, биомасса ракообразных на глубинах более 200 м намного ниже. Лишь в отдельных местах она превышает 50 г/м². Вместе с тем именно здесь роль ракообразных в создании биомассы донной фауны особенно велика. Их доля в составе биомассы бентоса на этих глубинах достигает в среднем 27—30% (см. табл. 26).

Основными массовыми видами, принимающими участие в создании биомассы ракообразных в этих глубоководных районах, являются амфиподы и прежде всего *Ampelisca macrocephala*, образующие поселения численностью в 1000—2000 экз/м² и больше и составляющие нередко до 90—95% всей биомассы ракообразных.

Роль полихет в составе донной фауны рассматриваемого района в общем невелика. Их биомасса составляет в среднем немногим более

Таблица 27

Распределение полихет у восточных берегов южной оконечности Камчатки и северных Курильских островов по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
0—50	112	7,8	0,5
50—100	98	15,9	4,0
100—200	93	15,4	6,2
200—500	51	9,6	10,7
500—1000	182	8,3	22,2
Среднее . . .	100	10,6	2,6

10 г/м², или 2,6% от общей биомассы бентоса. Это связано с тем, что в этом районе на глубинах до 1000 м отсутствуют мягкие алевритовые и алевритово-глинистые грунты, к которым обычно бывают приурочены наиболее плотные поселения полихет. Роль этих животных в составе донной фауны заметно возрастает лишь на больших глубинах, где полихеты как одна из наиболее эмбрионтных групп донных животных обычно преобладают над всеми остальными группами (табл. 27).

Несмотря на незначительную роль полихет в составе донной фауны района, в некоторых его местах и прежде всего там, где примесь илистых частиц в грунте повышается, биомасса полихет достигает до-

¹ В действительности биомасса ракообразных на глубинах 0—50 м характеризуется, видимо, еще более высокими показателями, поскольку большая часть указанных видов плохо улавливается дночерпателем.

вольно высоких показателей — 25—50 г/м² и даже больше. К числу таких мест относятся (см. рис. 11, 11а): 1) два пятна с биомассой 25—50 г/м² и выше, образованной поселениями *Nicomache lumbricalis*, *Nephtys ciliata*, *Lumbriconereis* sp., *Pectinaria granulata*, *Laonice cirrata*,

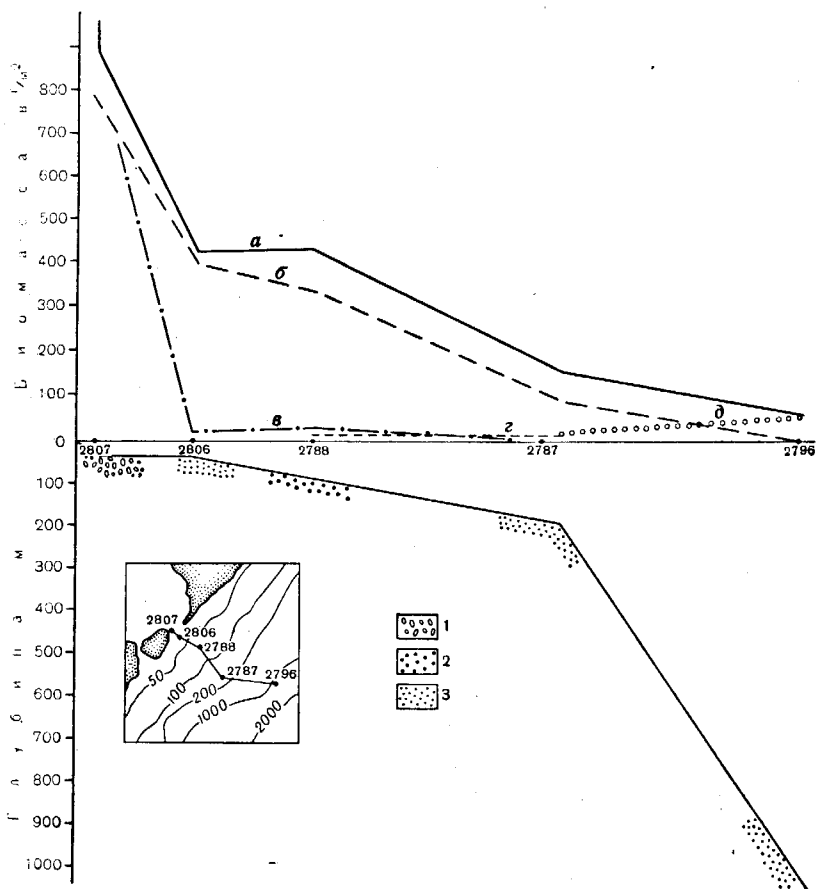


Рис. 14. Распределение общей биомассы и биомассы основных составляющих ее групп донных животных на разрезе через отмель и склон к востоку от южной оконечности Камчатки (в г/м²)

1 — валунно-галечные осадки; 2 — разнозернистые псыки; 3 — мелкие псыки
Остальные обозначения те же, что на рис. 13.

Terebellides ströemi, *Ammotrypane aulogaster* и некоторыми другими видами, расположенные в нижней сублиторали с восточной стороны южной оконечности Камчатки, и 2) пятно с биомассой до 25—30 г/м², образованное поселениями *Nicolea zostericola* — в средней части островной отмели о-ва Парамушир; поселения *Serpulidae* с биомассой 25—40 г/м² у мыса Васильева и небольшое пятно полихет с биомассой 25—30 г/м², образованной за счет *Laonice cirrata*, *Lumbriconereis* sp. *Nephtys ciliata* и некоторых других видов, расположенное у края отмели к юго-востоку от мыса Васильева. В пределах всей остальной части района биомасса полихет не превышает, как правило, 5—10 г/м².

Кроме двустворчатых моллюсков, иглокожих, ракообразных и полихет, в отдельных местах района в большом количестве встречаются также и некоторые другие группы донных животных, которые в общем играют незначительную роль в создании биомассы донной фауны. Так,

на ст. 71 (р/т «Лебедь», 1954), расположенной у мыса Васильева, были встречены «заросли» гидроидов (*Campanularia integra*, *Verticillina verticillata*, *Boneviella grandis*, *Lafoea fruticosa*, *Grammaria abietina* и др.) с биомассой более 50 г/м².

На станциях 2777, 2783 и на некоторых других станциях, расположенных у края отмели к востоку от о-ва Парамушир, существенную роль в составе фауны играют губки *Suberites montiniger*, *Myxilla in crustans*, *Myscale adharens*, *Phakellia cribrosa*, *Inflatella globosa*, *Haliclona gracilis* и другие, обитающие здесь на песчаных грунтах с примесью гравия и гальки и образующие поселения с биомассой до 100—200 г/м² и выше. На глубинах 250—350 м в этом же районе нами встречены громадные поселения морских перьев *Pavonaria* sp.

В Третьем и Четвертом Курильских проливах большое значение в создании биомассы имеют гидрокораллы *Allopora boreopacifica*, *A. norvegica*, *A. steinegeri*; мшанки *Flustra* sp., *Cellepora* sp., *Porella* sp.; губки *Tetilla cranium* и др. На ст. 2779 (в 6—7 милях к востоку от залива Пуйшария) на глубине 62 м была обнаружена биомасса *Echiurus* sp. в 129 г/м² при плотности поселений 118 экз/м².

Изменение общей биомассы и основных составляющих групп донных животных по вертикали можно видеть на рис. 14.

ОХОТОМОРСКАЯ СТОРОНА СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ И ЮЖНОЙ ОКОНЕЧНОСТИ КАМЧАТКИ

К данному району относятся прилегающие к берегам островов Парамушир, Шумшу и Алаид и залива Камбального участки дна Охотского моря, ограниченные со стороны открытого моря изобатой в 2000 м. Площадь всего этого района в целом равняется примерно 12 000 км², из которых только 2680 км², или около 23%, приходится на прибрежную мелководную зону 0—200 м. Основным типом осадков в районе являются алевритовые и алевритово-глинистые грунты, выстилающие большую часть его площади. Песчаные грунты покрывают лишь узкую прибрежную зону до 100—150 м. Более жесткие (гравийно-галечные, валунно-галечные и скалистые) осадки имеют ограниченное распространение и встречаются, по-видимому, у самых берегов островов Шумшу, Алаид и Парамушир.

Наиболее характерной особенностью гидрологического режима района является приток относительно теплых океанских вод, поступающих через Курильские проливы, и взаимодействие этих вод с местными охотоморскими водами. По сравнению с океанской стороной северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки количественное обилие донной фауны в рассматриваемом районе характеризуется более низкими показателями. Общая биомасса бентоса колеблется здесь от 9 (ст. 2831) до 1135 г/м² (ст. 2842), составляя, в среднем, на глубинах 0—500 м — 268 г/м², а в целом для всего района (для глубин 0—2000 м) — 143,5 г/м². Суммарная биомасса бентоса в районе равна 1,7 млн. т. По величине средней биомассы бентоса охотоморская сторона северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки приближается к Кроноцкому и Камчатскому заливам. Это связано с тем, что с охотоморской стороны северных Курильских островов так же, как и в заливах, вследствие ограниченного распространения скалистых и валунно-галечных грунтов, слабо развита эпифауна, а основу донной фауны образуют вагильный бентос и инфауна, связанные с песчанистыми, алевритовыми и алевритово-глинистыми грунтами (табл. 28).

Соотношение основных экологических групп донных животных в бентосе охотоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки

Группы	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Онфауна		
сессильный бентос	5,0	3,5
вагильный бентос	75,0	52,3
Инфауна	63,5	44,2
Всего	143,5	100,0

Основным районом развития вагильного бентоса здесь также является прибрежная зона 0—200 м, занятая преимущественно мелкопесчанистыми грунтами, а основные скопления инфауны приурочены к склонам континентальной ступени, покрытым алевритовыми и алевритово-глинистыми осадками (рис. 7а, 8а, табл. 29).

Таблица 29

Распределение основных экологических групп донных животных с охотоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки по глубинам

Глубина, м	Онфауна				Инфауна		Весь бентос
	сессильный бентос		вагильный бентос		средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	средняя биомасса, г/м ²
	средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы			
0—50	0,3	0,1	445,7	94,0	28,1	5,9	474,1
50—100	30,9	16,3	78,0	41,1	80,9	42,6	189,8
100—200	17,7	12,2	94,3	64,8	33,4	23,0	145,4
200—500	1,4	0,8	47,5	27,2	126,2	72,0	175,1
500—1000	1,9	2,0	20,6	21,4	73,5	76,6	96,0
1000—2000	1,3	2,0	24,4	37,4	39,5	60,6	65,2
Среднее . . .	5,0	3,5	75,0	52,3	63,5	44,2	143,5

Общая биомасса бентоса с охотоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки распределяется следующим образом (рис. 5а). Наиболее высокая биомасса, достигающая 500 г/м² и выше, встречается здесь на глубинах до 100 м, образуя узкую, прижатую к берегам зону обильно развитого бентоса, основную роль в составе которого играет плоский еж *Echinarachnius parma*. Последний имеет особенно большое значение в составе биомассы (до 90—95%) в районе залива Камбального, где биомасса в 500 г/м² и выше имеет наиболее широкое распространение.

В ряде мест к *Echinarachnius parma* в большом количестве присоединяются правильные ежи *Strongylocentrotus* spp., офиуры *Ophiura sarsi* и некоторые другие формы. В некоторых местах, где получают распространение смешанные песчано-галечные или валунно-галечные осадки,

основное значение в составе биомассы бентоса приобретают представители эпифауны: плеченогие, мшанки, усонogie ракообразные, губки и др. Биомасса бентоса в этих случаях возрастает до 1000 г/м² и больше. К числу таких мест относятся: средняя часть охотоморского побережья Парамушира, район Первого Курильского пролива (см. рис. 5а), а также, по-видимому, ряд других необследованных прибрежных мелководных районов Парамушира, Шумшу и Алаида.

По мере удаления от берегов и увеличения глубины биомасса бентоса постепенно уменьшается. На глубинах 100—150 м она опускается до 200—150 г/м² и ниже. Это уменьшение биомассы связано с тем, что на глубинах около 100 м происходит смена песчаных грунтов алевритами. Одновременно происходит и смена состава фауны. Исчезает основной компонент верхнесублиторального бентоса — плоский еж *Echinarachnius parma*. В нижней сублиторали его место занимает *Ophiura sarsi*, биомасса которой вместе с другими сопровождающими ее видами (полихетами, двусторчатными моллюсками и др.) не превышает обычно 150—200 г/м². Начиная с 200—250 м биомасса донной фауны снова возрастает, что обуславливается появлением в составе бентоса неправильного сердцевидного ежа *Brisaster latifrons*, связанного в своем распространении с алевритовыми грунтами и глубинными океанскими водами, проникающими через глубокие Курильские проливы. На глубинах 300—400 м, где *Brisaster latifrons* встречается в наибольшем количестве, общая биомасса бентоса возрастает до 200—300 г/м² (см. рис. 5а), после чего опять постепенно уменьшается вследствие снижения численности *Brisaster latifrons* и на глубинах около 1000 м она опускается до 100—50 г/м², а в наиболее глубоководных районах (к северо-востоку и к юго-западу от о-ва Алаид) — до 25 г/м² и меньше.

Таблица 30

Соотношение отдельных групп донных животных в бентосе с охотоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Spongia	—	0,5	0,3
Coelenterata	1	0,7	0,5
Nemertini	0,2	0,8	0,6
Polychaeta	190	36,5	25,4
Sipunculoidea	2	0,2	0,1
Crustacea	62	1,7	1,2
Mollusca	64	14,1	9,8
Bryozoa	—	0,1	<0,1
Echinodermata	66	88,0	61,4
Varia	—	0,9	0,7
Всего	385	143,5	100,0

Уже из сказанного видно, что основной группой донных животных в бентосе охотоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки являются иглокожие (табл. 30), причем примерно половина их количества приходится на прибрежную зону 0—50 м. Биомасса иглокожих здесь особенно высока и достигает, как правило, 300—500 г/м² и выше (рис. 10а), составляя в среднем 430 г/м², или 91% от общей биомассы донной фауны (табл. 31). При этом подавляющая ее

часть (до 80—90%) приходится на долю плоского ежа *Echinarachnius parma*, нередко образующего поселения в 100 экз/м² и более.

Другим районом значительного скопления иглокожих является верхняя часть склона в области глубин 200—500 м, где, как отмечалось, получают массовое распространение сердцевидные ежи *Brisaster latifrons*. Биомасса иглокожих составляет здесь обычно не менее 100—150 г/м², достигая в районе средней части Парамушира и к северу от 51° с. ш.—200—250 г/м². Наряду с *Brisaster latifrons* в большом количестве здесь встречаются также звезды *Ctenodiscus crispatus*, голотурии из сем. *Synaptidae* и *Chiridota pellucida*, а также офиуры *Ophiura leptoctenia*.

Т а б л и ц а 31

Распределение иглокожих с охотоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
0—50	65	429,6	90,8
50—100	164	74,1	39,0
100—200	44	66,3	45,6
200—500	125	134,3	76,7
500—1000	46	3,9	4,0
1000—2000	30	2,0	3,0
Среднее . . .	66	88,0	61,4

Глубже 500 м биомасса иглокожих резко уменьшается. Уже на глубинах 600 м она обычно не превышает 25 г/м², а в области максимальных глубин (1000—2000 м), где в небольшом количестве встречаются преимущественно лишь некоторые виды офиур (*Ophiura leptoctenia*, *Amphiura* sp. и некоторые другие), она колеблется в пределах 1—10 г/м².

Наряду с отмеченными районами повышенной и низкой биомассы иглокожих выделяется область средней биомассы иглокожих в 50—100 г/м². Область эта, приходящаяся на глубины 70—200 м, располагается между областями массовых поселений ежей *Echinarachnius parma* и *Brisaster latifrons*, простираясь, как и эти две последние, в виде узкой полосы с северо-востока на юго-запад вдоль берегов южной оконечности Камчатки и островов Шумшу и Парамушир.

Основными массовыми формами в указанной области средней биомассы являются *Ophiura sarsi*, *Chiridota pellucida* и некоторые другие формы, обитающие здесь на мелкопесчанистых и алевроитовых грунтах. Из видов, встречающихся в более или менее значительном количестве в уловах тралов, можно отметить звезд *Henricia* spp., *Pedicellaster magister*, *Solaster stimpsoni*, *Leptychaster anomalus*, *Pseudarchaster parelli*, *Crosaster papposus*, *Hippasteria spinosa*, *Pteraster marsippus*.

Вторым чрезвычайно важным компонентом донной фауны с охотоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки являются полихеты. Вследствие широкого распространения мягких алевроитовых и алевроитово-глинистых грунтов эти животные встречаются в данном районе в большом количестве. В среднем они составляют здесь 25,4% от общей биомассы бентоса, или 36,5 г/м². Наибольшие скопления полихет сосредоточены в районе залива Камбального (район южной оконечности Камчатки) на глубинах 100—300 м и у берегов юго-западной половины о-ва Парамушир на глубинах 500—1000 м.

Оба эти района, где биомасса полихет достигает 50—100 г/м² и выше (рис. 11а), составляя до 50% и более от общей биомассы бентоса, совпадают с областями циклонических вращений вод (см. раздел «Физико-географическая характеристика района исследований»), где происходит оседание на дно основной массы органической взвеси. Эти два пятна высокой биомассы полихет вместе с соединяющей их зоной несколько меньшей биомассы (25—50 г/м²), простирающейся в виде узкой полосы с северо-востока на юго-запад по глубинам 200—800 м, образуют область концентрации основной массы полихет с охотоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки. В сторону больших глубин и в направлении к берегам от этой области биомасса полихет постепенно уменьшается и вблизи берегов, где получают распространение песчанистые грунты, она снижается до 5 г/м² и меньше. При этом по направлению к берегам происходит как абсолютное, так и относительное падение биомассы полихет, тогда как в сторону открытого моря происходит уменьшение абсолютного количества полихет при одновременном возрастании относительного их количества (табл. 32).

Таблица 32

Распределение полихет с охотоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
0—50	251	7,7	1,6
50—100	198	61,4	32,3
100—200	104	16,2	11,2
200—500	117	25,6	14,6
500—1000	303	48,7	50,7
1000—2000	31	35,1	54,0
Среднее . .	190	36,5	25,4

Основными формами, слагающими биомассу полихет с охотоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки, являются *Artacama proboscidea*, *Ammotrypane aulogaster*, *Axiothella catenata*, *Nicomache lumbricalis*, *Laonice cirrata*, *Travisia kerguelensis intermedia*, *Sternaspis scuttata*, *Praxillella praetermissa*, *Onuphis conchylega*, *Nephtys ciliata*, *N. coeca*, *Lumbriconereis* sp., *Brada* sp., *Aphrodita talpa* и некоторые другие.

Таблица 33

Распределение двустворчатых моллюсков с охотоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки по глубинам

Глубина, м	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
0—50	50	22,3	4,7
50—100	50	45,5	24,0
100—200	12	26,1	18,0
200—500	57	12,1	6,9
500—1000	46	2,6	2,7
1000—2000	5	0,05	0,1
Среднее . .	33	8,5	5,9

Таким образом, иглокожие и полихеты являются основными группами донных животных в составе донной фауны охотоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки (на их долю приходится более 85% общей биомассы бентоса).

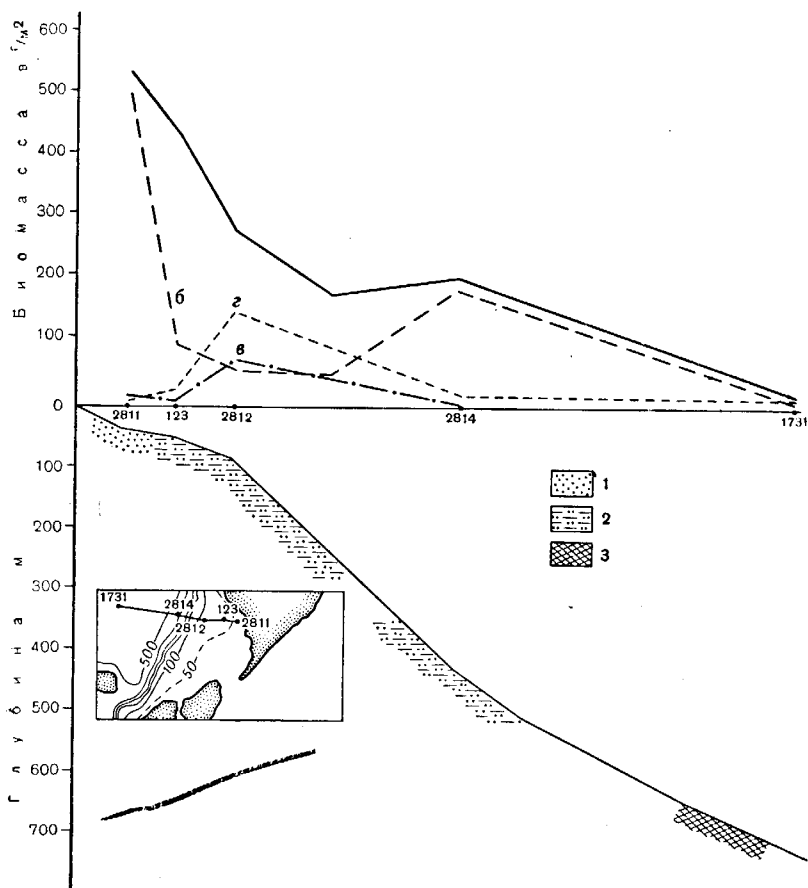


Рис. 15. Распределение общей биомассы и биомассы основных составляющих ее групп донных животных на разрезе через отмель и склон к западу от южной оконечности Камчатки (в $г/м^2$)

1 — мелкие пески; 2 — крупные алевриты; 3 — глинистые илы
Остальные обозначения те же, что на рис. 13

Остальные группы играют незначительную роль в создании биомассы бентоса в этом районе, и только моллюски имеют некоторое значение, составляя около 10% от общей биомассы бентоса, или $14,1 г/м^2$ (см. табл. 30). Примерно 60% этого количества моллюсков приходится на долю двустворчатых. Последние приурочены, в основном, к прибрежной зоне 0—200 м (табл. 33), где сосредоточено около 90% всей их биомассы, причем основные скопления, в которых биомасса двустворчатых достигает 50—100 $г/м^2$ и выше, сосредоточены в районе залива Камбального и у северной оконечности Парамушира (рис. 9а) на глубинах 50—150 м.

В остальных районах прибрежной зоны 0—200 м биомасса двустворчатых составляет обычно 10—25 $г/м^2$, уменьшаясь вблизи берегов северной оконечности Парамушира, о-ва Шумшу и п-ова Лопатка до 5 $г/м^2$ и

меньше. Незначительной биомассой двустворчатых (менее 5 г/м²) характеризуется также и вся глубоководная часть района, расположенная за пределами 500 м.

Преобладающее значение в создании биомассы двустворчатых с охтоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки имеют: *Yoldia limatula*, *Y.* типа *scissurata*, *Macoma calcarea*, *M.* типа *loveni*, *Nucula tenuis*, *Leda* sp., *Musculus nigra*, *Serripes lapereoussi*, *Liocyma* sp.

Представление об изменении биомассы донной фауны по вертикали в данном районе дает рис. 15.

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ О СОСТАВЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИИ ДОННОЙ ФАУНЫ В РАЙОНЕ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ И СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

Подводя итоги анализу количественного распределения донной фауны у берегов восточной Камчатки и северных Курильских островов, необходимо сделать некоторые замечания о составе и характере распределения фауны во всем исследованном районе в целом.

В табл. 34 сведены фактические данные по составу и вертикальному распределению донной фауны в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов. Эти данные позволяют сделать следующие выводы:

1) В составе восточнокамчатской и северокурильской донной фауны преобладают иглокожие и моллюски. (Последние по биомассе на 96% представлены двустворчатыми моллюсками.) Существенное значение имеют также полихеты и ракообразные. В общей сложности эти четыре группы донных животных составляют около 84% от общей биомассы донной фауны.

2) Большинство животных, входящих в состав донной фауны восточной Камчатки и северных Курильских островов, принадлежат к числу свободноживущих на поверхности дна подвижных животных (вагильный бентос), составляющих около половины всей биомассы фауны.

3) Основная масса иглокожих обитает на глубинах 0—500 м. Особенно много их сосредоточено в пределах верхней сублиторали, где они составляют в среднем 30—70% и более всей биомассы бентоса.

4) Наиболее высокие показатели биомассы моллюсков наблюдаются в зоне 0—50 м, характеризующейся высокой динамикой вод и распространением жестких (валунно-галечных и смешанных песчанисто-каменистых) грунтов. Моллюски в этой зоне представлены главным образом двустворчатыми: *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Anomia* sp., *Saxicava arctica*. Остальные (свободноживущие) моллюски приурочены, в основном, к глубинам 50—500 м. Средняя биомасса этих моллюсков сравнительно невелика. Наиболее высокая абсолютная и относительная средняя биомасса их наблюдаются в зоне глубин 100—200 м (см. табл. 34).

5) В отличие от иглокожих и моллюсков, полихеты и ракообразные распределяются более равномерно. По мере увеличения глубин наблюдается постепенное нарастание их роли в составе фауны, а на глубинах более 500 м они становятся наиболее массовыми группами, преобладающими в количественном отношении над всеми остальными формами донных животных. Особенно четко данная закономерность проявляется в отношении полихет, которые, как известно, распределяются аналогичным образом во многих районах Мирового океана (Ушаков, 1934; Брошкая и Зенкевич, 1939; Беляев и Ушаков, 1957; Филатова и Зенкевич, 1958).

Таблица 34
 Распределение биомассы донной фауны и составляющих ее групп по глубинам в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов

Глубина, м	Spon- gia	Coelenterata	Nemertini	Polychaeta	Sipuncu- loidea	Crustacea	Mollusca	Bryozoa	Echinoder- mata	Varia	Весь бентос	Онифауна		Инифауна
												сесиль- ный бентос	вагальный бентос	
0—50	$\frac{0,8}{0,1}$	$\frac{3,8}{0,5}$	$\frac{0,5}{0,1}$	$\frac{5,5}{0,8}$	$\frac{1,7}{0,2}$	$\frac{9,4}{1,3}$	$\frac{466}{65,5}$	$\frac{0,6}{0,1}$	$\frac{215,0}{30,2}$	$\frac{8,7}{1,2}$	$\frac{712}{100}$	$\frac{463}{65,1}$	$\frac{234}{32,8}$	$\frac{15,0}{2,1}$
50—100	$\frac{0,3}{0,1}$	$\frac{4,9}{1,5}$	$\frac{0,8}{0,3}$	$\frac{17,5}{5,5}$	$\frac{3,5}{1,1}$	$\frac{18,8}{5,9}$	$\frac{37,9}{42,0}$	$\frac{0,8}{0,3}$	$\frac{226}{71,3}$	$\frac{6,5}{2,0}$	$\frac{317}{100}$	$\frac{33,2}{10,5}$	$\frac{258}{81,4}$	$\frac{25,8}{8,1}$
100—200	$\frac{9,9}{4,7}$	$\frac{5,8}{2,7}$	$\frac{5,4}{2,5}$	$\frac{21,6}{10,2}$	$\frac{1,8}{0,9}$	$\frac{13,9}{6,5}$	$\frac{47,7}{22,5}$	$\frac{3,5}{1,6}$	$\frac{98,0}{41,2}$	$\frac{4,4}{2,1}$	$\frac{212}{100}$	$\frac{24,2}{11,4}$	$\frac{151}{71,4}$	$\frac{36,8}{17,2}$
200—500	$\frac{2,0}{1,3}$	$\frac{3,4}{2,2}$	$\frac{0,9}{0,5}$	$\frac{22,9}{14,6}$	$\frac{14,3}{9,1}$	$\frac{28,2}{18,0}$	$\frac{30,0}{19,1}$	$\frac{2,8}{1,8}$	$\frac{52,5}{33,4}$	—	$\frac{157}{100}$	$\frac{16,1}{10,2}$	$\frac{65,4}{41,8}$	$\frac{75,5}{48,0}$
500—1000	$\frac{0,1}{0,1}$	$\frac{0,5}{0,8}$	$\frac{0,3}{0,5}$	$\frac{31,5}{50,8}$	$\frac{0,6}{1,0}$	$\frac{8,0}{13,0}$	$\frac{15,7}{25,3}$	$\frac{0,1}{0,1}$	$\frac{5,2}{8,4}$	—	$\frac{62}{100}$	$\frac{2,0}{3,2}$	$\frac{14,2}{22,9}$	$\frac{45,8}{73,9}$
1000—2000	$\frac{0,2}{0,6}$	$\frac{0,1}{0,3}$	$\frac{0,3}{0,8}$	$\frac{15,4}{42,8}$	$\frac{0,3}{0,8}$	$\frac{11,7}{32,5}$	$\frac{3,0}{8,3}$	—	$\frac{5,0}{13,9}$	—	$\frac{36}{100}$	$\frac{0,3}{0,8}$	$\frac{6,7}{18,7}$	$\frac{29,0}{80,5}$
Всего . .	$\frac{2,1}{0,9}$	$\frac{3,0}{1,4}$	$\frac{1,3}{0,6}$	$\frac{17,8}{8,2}$	$\frac{3,0}{1,4}$	$\frac{15,0}{6,9}$	$\frac{83}{38,5}$	$\frac{1,3}{0,6}$	$\frac{87,0}{40,3}$	$\frac{2,5}{1,2}$	$\frac{216}{100}$	$\frac{71,0}{33,0}$	$\frac{106,0}{49,0}$	$\frac{39,0}{18,0}$

Примечание. Цифры над чертой означают среднюю биомассу в г/м²; цифры под чертой — % от средней общей биомассы.

6) В отношении остальных групп бентоса четко выраженной зависимости распределения от глубины или приуроченности их к определенной зоне глубин не наблюдается.

7) В отношении изменения показателей общей биомассы бентоса в зависимости от глубины наблюдается вполне определенная закономерность, выражающаяся в уменьшении биомассы фауны по мере увеличения глубины¹. Эта закономерность, связанная, в первую очередь, с уменьшением количества пищевого материала, поступающего на дно по мере продвижения от берегов в сторону больших глубин, свойственна также и ряду других районов Мирового Океана (Идельсон, 1934; Броцкая и Зенкевич, 1939; Виноградова, 1954; Зенкевич, 1956; Зенкевич, Бирштейн, Беляев, 1960а, 1960б; Беляев и Виноградова, 1961; Spärck, 1951).

8) Одновременно с уменьшением величины общей биомассы донной фауны происходит вполне закономерное изменение в соотношении основных составляющих ее экологических подразделений — эпифауны, вагильного бентоса и инфауны. Вблизи берегов, где распространены жесткие грунты, являющиеся хорошим субстратом для поселения сессильных форм эпифауны, последняя получает обильное развитие и резко доминирует над вагильным бентосом и в особенности над инфауной.

На глубинах 50—200 м, в основном занятых песчанистыми грунтами, преобладающее развитие получают представители вагильного бентоса. Биомасса эпифауны резко падает, а роль инфауны возрастает с 2,1 до 17,2%. Дальнейшее увеличение глубины, сопровождающееся одновременным возрастанием в составе грунтов мелких фракций и количества органического вещества, приводит к резкому повышению роли инфауны, приобретающей на глубинах более 500 м основное значение в составе фауны (см. табл. 34).

Суммарная биомасса донной фауны в исследованном районе может быть определена примерно в 16—18 млн. т.

СРАВНЕНИЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КОЛИЧЕСТВЕННОГО РАЗВИТИЯ ДОННОЙ ФАУНЫ РАЙОНА ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ И СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ С ДРУГИМИ РАЙОНАМИ МИРОВОГО ОКЕАНА

Развитие жизни на дне водоемов подвержено суммарному воздействию многих факторов: питания, газового, температурного и химического режимов, вертикальной и горизонтальной циркуляции вод, рельефа дна, химических и механических свойств грунтов и т. д. (Броцкая и Зенкевич, 1939).

Находясь в определенных соотношениях (в смысле их влияния на развитие донной жизни), свойственных каждому водоему, указанные факторы обуславливают определенные темпы продуцирования органического вещества на дне водоемов, определенные величины показателей количественного развития всей донной фауны в целом и отдельных составляющих ее частей.

В свете сказанного интересно сделать сопоставление средней биомассы донной фауны района восточной Камчатки и северных Курильских островов с некоторыми другими районами Мирового океана. Из

¹ В силу местных условий (особенностей рельефа дна, гидродинамики и т. д.) данная закономерность проявляется в некоторых местах лишь в виде общей тенденции. Так, в Кроноцком заливе и с охотоморской стороны на глубинах 250—500 м имеется второй, хотя и менее сильно выраженный, чем на мелководье, подъем биомассы.

Средняя биомасса (в г/м²) бентоса в различных морских водоемах

Водоем	Средняя биомасса	Автор
Район восточной Камчатки и северных Курильских островов (до глубины в 2000 м)	216	А. П. Кузнецов, наст. изд.
Прибрежная зона восточной Камчатки и северных Курильских островов (0—200 м)	394	» » »
Камчатский залив (0—500 м)	174	» » »
Кроноцкий залив (0—2000 м)	154	» » »
» » (0—200 м)	210	» » »
Юго-восточная оконечность Камчатки (к югу от Авачинского залива) и тихоокеанская сторона северных Курильских островов (0—2000 м)	400	» » »
» » (0—200 м)	600	» » »
Охотоморская сторона северных Курильских островов (0—2000 м)	143	» » »
» » (0—200 м)	308	» » »
Берингово море (северо-западная часть)	174	Г. М. Беляев, 1960а
Анадырский залив	439	Там же
Олюторский залив	378	» »
Мелководье к северу от о-ва Св. Лаврентия	843	В. В. Макаров, 1937
Охотское море (открытая часть)	170	Н. Г. Виноградова, 1954
Пенжинский залив	470	Там же
Мелководье (шельф) у западных берегов Камчатки	483	К. Т. Гордеева, 1948
Японское море (северная часть)	100—125	К. М. Дерюгин и Н. М. Сомова, 1941
Залив Петра Великого	Около 125	К. М. Дерюгин и Н. М. Сомова, 1941
Чукотское море	213	В. В. Макаров, 1937
Карское »	50	В. П. Воробьев, 1949
Белое »	20	Л. А. Зенкевич, 1947
Баренцево »	100—150	Там же
Шпицбергенская банка	Около 800	М. С. Идельсон, 1930
Стурфиорд	468	В. А. Броцкая, 1930
Северное море	346	Л. А. Зенкевич, 1947
Айсфиорд	459	Там же
Каттегат	239	» »
Большой Бельт	338	» »
Малый Бельт	117,5	» »
Скагеррак	508	» »
Балтийское море	33	» »
Черное море (Кавказское побережье)	136	В. Н. Никитин, 1942
Азовское море	321	В. П. Воробьев, 1949
Северный Каспий	47,5	Л. А. Зенкевич, 1947

табл. 35 видно, что донная фауна прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов (в особенности ее отдельные части) характеризуется высокой биомассой, ставящей восточную Камчатку и северные Курильские острова в общий ряд с наиболее продуктивными районами Мирового Океана.

Весьма показательным представляется также сравнение максимальной биомассы отдельных форм бентоса исследованного района с другими районами (табл. 36), которое подтверждает вывод о высокой продуктивности восточнокамчатской и северокурильской донной фауны.

Таблица 36

Максимальная биомасса (в г/м²) некоторых видов бентоса в различных районах

Виды	Восточная Камчатка и северные Курильские острова	Западное побережье Камчатки	Пенжинский залив	Анадырский залив	Белое море	Баренцево море	Фарерские острова	Исландия	Восточная Гренландия
<i>Modiolus</i>	9950	—	—	—	—	—	16500	1964	—
<i>Echinarachnius parma</i> . . .	1142	1545	—	Около 2000	—	—	—	—	—
<i>Ophiopholis aculeata</i> . . .	1000	—	—	—	—	74	441	48,5	225
<i>Macoma calcarea</i>	402	—	>30	200	24	243	642	941	—
<i>Strongylocentrotus</i>	400	—	275	—	—	191	—	—	—
<i>Pectinaria hyperborea</i> . . .	324	—	—	—	6	64	—	—	—
<i>Astarte rollandi</i>	307	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Astarte ioani</i>	232	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Astarte alaskensis</i>	113	—	—	—	—	—	—	—	540
<i>Astarte borealis</i>	—	—	—	—	—	457	—	—	75
<i>Astarte montagui</i>	—	—	—	—	20	80	—	—	307
<i>Astarte elliptica</i>	—	—	—	—	39	173	—	—	—
<i>Brisaster townsendi</i>	200	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Brisaster latifrons</i>	160	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Brisaster fragilis</i>	—	—	—	—	—	73	297	—	—
<i>Ophiura sarsi</i>	114	—	Около 35	70	—	26	17	—	—
<i>Cardium ciliatum</i>	63	—	—	—	20	365	—	243	—
<i>Ctenodiscus crispatus</i> . . .	57	—	—	—	—	97	—	44,5	—
<i>Travisia</i> sp.	42	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Travisia forbesi</i>	—	—	—	—	—	8	—	—	—
<i>Leda</i> типа <i>pernula</i>	23	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leda pernula</i>	—	—	—	—	—	20	—	—	—
<i>Owenia fusiformis</i>	10	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Owenia assimilis</i>	—	—	—	—	—	3	—	—	—

Примечание. Авторы те же, что и в табл. 35.

БИОЦЕНОЗЫ РАЙОНА ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ И СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

ОПИСАНИЕ БИОЦЕНОЗОВ

К моменту написания этой работы сведения о биоценозах прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов имелись в работах А. М. Попова (1935), К. А. Виноградова (1946), Е. Ф. Гурьяновой и В. М. Колтуна (1956) и Н. Н. Спасского (1961)¹.

В работе А. М. Попова приводится описание одного литорального биоценоза (валов морской капусты) и семи сублиторальных биоценозов (фукусов, галечника с *Pagurus pubescens*, энтероморфы, камней с известковыми трубками *Serpulidae*, морской капусты, морской травы *Zostera* и мальданидового ила) Авачинской губы. В работе Н. Н. Спасского дается описание литоральных биоценозов Кроноцкого и частично Авачинского заливов.

Виноградовым было описано одиннадцать биоценозов: 1) зарослей морской травы *Zostera*; 2) ламинарий; 3) бурых водорослей *Desmarestia* и *Chordaria*; 4) красных водорослей *Ptilota asplenoides*, *P. californica* и *P. pectinata*; 5) известковых водорослей *Amphiroa cretacea*, корковых литотамниев и актиний *Metridium (Actinoloba) dianthus*; 6) *Anomia macroschisma*, *Serpula zygophora* и желтых губок (*Syconidae*); 7) гидроидов, губок, мшанок и асцидий; 8) *Saccocirrus*; 9) *Polygordius* и *Synidothea nebulosa*; 10) *Echinarachnius parma*; 11) илов.

Все эти биоценозы, приуроченные к верхнему отделу сублиторали, за исключением биоценоза гидроидов, губок, мшанок и асцидий, получающего распространение на глубинах 60—200 м, Виноградов делит на два основных биономических типа: а) прибрежно-океанические, к которым относятся биоценозы ламинарий, бурых водорослей *Desmarestia* и *Chordaria*, красных водорослей *Ptilota asplenoides*, *P. californica* и *P. pectinata*, двустворчатого моллюска *Anomia macroschisma*, полихеты *Serpula zygophora* и желтых губок (*Syconidae*), гидроидов, губок, мшанок и асцидий, мелкого иловатого песка (*Echinarachnius parma*) и б) биоценозы бухт, куда относятся все остальные биоценозы. Для каждого биоценоза он приводит подробные списки видового состава, с указанием наиболее массовых форм, играющих основную роль в составе того или иного биоценоза.

В работе Е. Ф. Гурьяновой и В. М. Колтуна дается краткое описание 8 фаунистических группировок в районе северных Курильских островов: 1) гидроидов, мшанок, аномии и мидии; 2) плоских морских ежей и двустворчатых моллюсков; 3) морской черепашки *Tecticeps renoculus* и змеехвосток *Ophiura sarsi* и *Ophiopholis aculeata*; 4) гидрокораллов,

¹ Не считая работы П. В. Ушакова (1931), в которой приводятся первые и лишь самые общие сведения о биоценозах Авачинской губы и прилежащих к ней участков открытого побережья.

колючей змеехвостки *Ophiopholis aculeata*, гидроидов и мшанок; 5) стеклянных губок, морских перьев *Pavonarta* sp. и змеехвостки *Asteronyx loveni* 6) змеехвосток *Ophiura sarsi*, полихет и двустворчатого моллюска мидии; 7) неправильных сердцевидных ежей *Brisaster latifrons*, звезд и полихет; 8) полихет *Maldanidae* и *Ammotrypane aulogaster* и двустворчатого моллюска *Leda* sp. Во всех указанных работах описание биоценозов дается исключительно на основании качественных материалов.

В настоящей работе дается описание 16 биоценозов прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов и анализ количественного соотношения их компонентов (см. ниже).

Для каждого биоценоза дается описание распространения и условий обитания, состава и количественного соотношения слагающих его видов, а также состава и соотношения входящих в биоценоз пищевых группировок. Кроме того, для большинства биоценозов приводится экологическая характеристика руководящих видов, по которым имеется достаточно обширный количественный материал.

При установлении характера питания и принадлежности составляющих биоценозы видов к той или иной пищевой группировке мною были использованы работы Лотси (Lotsy, 1895), Джонстона (Johnston, 1899), Раушенплата (Rauschenplatt, 1901), Эйхельбаума (Eichelbaum, 1910), Петерсена и Бойсен-Йенсена (Petersen a. Boysen-Jensen, 1911), Ортона (Orton, 1912, 1914), Блегвада (Blegvad, 1914), Келлога (Kellog, 1901, 1915), Йонга (Yong, 1923; 1928; 1949, 1951a, 1951b, 1952), Ханта (Hunt, 1925), Брандта (Brandt, 1927), Турпаевой (1948, 1949a, б, 1953), Зернова (1949), Аллена (Allen, 1953), Соколовой (1954, 1957a, б, 1958), Дельса (Dales, 1957), Соколовой и Кузнецова (1960), Урсина (Ursin, 1960), Кузнецова и Соколовой (1961) и др.

За основу классификации донных животных по их принадлежности к той или иной пищевой группировке была взята схема Соколовой (1954), с некоторыми дополнениями из схемы Турпаевой (1948, 1949a, 1949б). У последней мною заимствованы названия двух подгрупп сестоноядных донных беспозвоночных: «Фильтраторы Б» — губки, гидроиды, асцидии, моллюски сем. *Mytilidae* и др. и «Фильтраторы А» — двустворчатые *Cardium*, *Astarte*, амфиподы *Ampeliscidae*, плоские ежи *Echinarachnius* и др. (Подробнее об этом см. в главе VI).

Биоценоз **MODIOLUS MODIOLUS + MYTILUS EDULIS + SPONGIA + HYDROIDEA**

Распространение и условия обитания

Названный биоценоз распространен в основном у восточных берегов островов Парамушир и Шумшу и п-ова Лопатка (рис. 16а). Встречается на скалистых и валунно-галечных грунтах прибрежной мелководной зоны (на глубинах до 50—80 м), которая характеризуется большой скоростью постоянных и приливо-отливных течений, значительными сезонными колебаниями температуры (от отрицательных до +10—12°), несколько пониженной соленостью и высокой концентрацией кислорода в придонных горизонтах.

На биоценоз приходятся станции э/с «Витязь»: 2759, 2764, 2772, 2773, 2807 и станции р/т «Лебедь»: 36, 37, 60, 66, 67, 70, 71, 87, 88, 92, 93, 94, 104, 108, 109, 140, 146, 147, 148, 151, 152, 153, 154, 155, 160, 161.

Состав биоценоза

На большинстве относящихся к рассматриваемому биоценозу станций были получены только качественные пробы, что не позволяет дать его подробную количественную характеристику. В данном биоценозе большого обилия достигают двустворчатые моллюски *Modiolus*

Состав биоценоза *Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea*
(в уловах дочерпателя)

Виды	Ст. 71 (глубина 47 м, галька)		Ст. 104 (глубина 34 м, валуны)		Ст. 2807 (глубина 35 м, скала)	
	числен- ность, экз/м ²	биомас- са, г/м ²	числен- ность, экз/м ²	биомас- са, г/м ²	числен- ность, экз/м ²	биомас- са, г/м ²
Hydroidea	—	52,8	—	6,0	—	—
Actinaria	—	—	185	25,5	26	12,2
<i>Eunephythya</i> sp.	—	—	—	—	4	1,2
В с е р о Coelenterata	—	52,8	185	31,5	30	13,4
Nemertini	10	8,0	—	—	4	<0,1
<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller) . . .	10	—	—	—	—	—
<i>Flabelligera affinis</i> Sars.	—	—	—	—	2	1,1
<i>Ophelia limacina</i> (Rathke)	5)	—	—	—	—	—
<i>Travisia</i> sp.	5)	26,6	—	—	—	—
<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	35)	—	20	6,0	8	0,7
<i>Polychaeta varia</i>	—	—	—	2,9	—	0,1
В с е р о Polychaeta	55	26,6	20	8,9	10	1,9
<i>Phascolosoma</i> sp.	165	29,7	5	0,5	2	2,5
<i>Ampelisca</i> sp.	—	—	—	—	2	0,4
<i>Lysianassidae</i>	—	—	—	—	6	0,4
Amphipoda varia	280	5,7	230	9,5	48	0,8
<i>Pagurus gilli</i> (Benedict.)	5	1,0	—	—	—	—
Decapoda varia	—	—	20	24,0	10	0,8
В с е р о Crustacea	285	6,7	250	33,5	66	2,4
Pantopoda	10	1,9	—	—	—	—
<i>Margarites vorticifera</i> (Dall.)	—	—	—	—	16	1,6
<i>Argobuccinum</i> sp.	—	—	—	—	4	4,4
<i>Neptunea</i> sp.	10	1,5	—	—	—	—
<i>Volutopsius</i> sp.	—	—	—	—	2	4,4
Gastropoda varia	—	—	—	—	12	3,5
<i>Pecten</i> sp.	10	—	—	—	—	—
<i>Anomya</i> sp.	10	—	—	—	—	—
<i>Modiolaria</i> sp.	100	15,5	—	—	—	—
<i>Macoma calcarea</i> (Chemnitz)	10	—	—	—	—	—
<i>Saxicava arctica</i> (Linné)	35	—	+	+	+	+
<i>Modiolus modiolus</i> (Linné)	30	728	560	875	+	+
<i>Mytilus edulis</i> Linné	+	+	5	1,0	2	50,4
Кладки Mollusca	—	1,8	—	—	—	—
В с е р о Mollusca	205	746,8	565	876,0	36	64,3
Bryozoa	—	5,4	—	2,5	—	—
Brachiopoda	30	1,5	—	—	—	—

Таблица 37 (окончание)

Виды	Ст. 71 (глубина 47 м, галька)		Ст. 104 (глубина 34 м, валуны)		Ст. 2807 (глубина 35 м, скала)	
	численность, экз/м ²	биомасса, г/м ²	численность, экз/м ²	биомасса, г/м ²	численность, экз/м ²	биомасса, г/м ²
Asteroidea	—	—	—	—	4	7,8
<i>Ophiopholis aculeata</i> (Linné)	205	49,7	—	—	288	367,0
<i>Amphiodia craterodmeta</i> (Clark)	—	—	135	7,4	74	2,8
<i>Ophiura maculata</i> (Ludwig)	1965	41,5	—	—	360	14,0
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> (O. F. Müller)	10	16,4	—	—	68	400,0
<i>Cucumaria</i> sp.	105	106,0	—	—	—	—
<i>Chiridota pellucida</i> Vahl.	—	—	—	—	10	3,1
<i>Psolus</i> sp.	20	3,3	—	—	—	—
Holothurioidea	—	—	20	0,9	—	—
Всего Echinodermata	2305	216,9	155	8,3	804	794,7
Tunicata (Ascidia)	5	14,3	—	5,4	—	—
Всего	2800	1110,6	1180	966,6	954	889,2
Онфауна						
сессильный бентос	—	803,8	—	915,4	—	63,8
вагильный бентос	—	250,4	—	41,8	—	808,6
Инфауна	—	56,4	—	9,4	—	7,8

modiolus, *Mytilus edulis*, *Saxicava arctica*, *Anomia macroschisma*, различные виды губок, гидроида, мшанки, усонogie ракообразные, плеченogie и некоторые другие формы эпифауны (табл. 37). В большом количестве здесь встречаются также офиуры *Ophiopholis aculeata*, ежи *Strongylocentrotus* sp., десятиногие ракообразные и другие представители вагильного бентоса и нектобентоса. Мощное развитие здесь получают также и макрофиты (Ушаков, 1955б), доставляющие обильную пищу донным животным.

Особенно обильны в биоценозе двустворчатые моллюски *Modiolus modiolus*, образующие у берегов Парамушира и Шумшу и п-ова Лопатка мощные банки, в которых биомасса этих моллюсков достигает 1000—2000, а в отдельных случаях 10 000 г/м² и выше (ст. 70 р/г «Лебедь»).

Частота встречаемости этой формы также высока. Хотя в таблице видового состава биоценоза (табл. 38) она помещена в группу видов, имеющих частоту встречаемости 25—49%, в действительности эта цифра, по-видимому, составляет 100%. Небольшая частота встречаемости *M. modiolus* объясняется тем, что тралами, по данным которых в основном составлена таблица, она облавливалась плохо вследствие очень прочного прикрепления к субстрату (в дочерпателях, например, этот вид встречается на всех относящихся к биоценозу станциях).

Таблица 38

Состав биоценоза *Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea* по частоте встречаемости в уловах тралов и дочерпателей

75—100%

Actiniaria; Nemertini; *Ophiopholis aculeata* (L.), *Ophiura maculata* (Lüdwig).

Sertularella tricuspidata (Alder), *Abietinaria abietina* (Lenné), *Nereis* sp., *Pectinaria* (*Cistenides*) *granulata* (L.); *Caprella* sp., *Anomia macroschizma* Deshayes, *Saxicava arctica* (Linné), Brachiopoda, Ascidia.

Suberites montiniger (Carter), *Mycale adharens* (Lambe), *Hymeniacion* *assimilis* (Levinsen), *Grammaria* sp., *Eunephthya* sp., *Arctonoe vittata* (Grube), *Eunoë spinicirris* An-nenkova, *Harmothoe imbricata* (L.), *Harmothoe* sp., *Syllis* sp. *Terebellidae*, *Serpula* (*Crucigera*) *zygophora* (Johnson), *Spirorbis* sp., *Phascolosoma* sp.; *Balanus* sp.; *Eualus fabricii* (Kröyer), *E. flexa* (Rathbun); *Pagurus undosus* (Benedict), *Pagurus gilli* (Benedict), *Oregonia gracilis* Dana; Nudibranchia, *Mytilus edulis* Linne, *Modiolus modiolus* (Linné); *Henricia* sp., *Gorgonocephalus caryi* (Lyman), *Strongylocentrotus echinoides* Agassiz; Synascidia.

Leuconia sp., *Grantia* sp., *Semisuberites arctica* Carter, *Esperiopsis digitata digitata* (M.—Mcl.), *Homoeodictia* sp., *Myxilla incrustans* (Johnston), *Lissodendoryx oxeota* Koltun, *Forcepia uschakovi* (Burton), *Cornulum tubiformis* Burton, *Phorbis paucistyliferus* Burton, *Phakellia cribrata* (M.—Mcl.), *Halichondria panicea* (Pallas), *Haliclona aqueductus* (O. Schmidt), *H. gracilis* (M.—Mcl.), *H. spatula* (Lundbeck), *H. borealis* (Lambe); *Tubularia indivisa* Linne, *Campanularia groenlandica* Levinsen, *C. speciosa* Clark, *C. integra* Mc. Gillivray, *Verticillina verticillata* (Linne), *Laphoea fruticosa* (M. Sars), *Bonneviella regia* (Nutting), *B. grandis* (Allman), *Sertularella polyzonias* (Linne), *S. gigantea* Mereschkowsky, *Sertularia similis* Mereschkowsky, *S. plumosa* (Clark), *S. tatarica* Kudelin, *Thuraria subthuja* Feniuk, *T. thuja* (Linne), *T. sachalini* (Kudelin), *T. hartlaubi* (Nutting), *T. mereschkowskii* Kudelin, *T. lebedi lebedi* Naumov, *T. wulffiusi* Naumov, *T. coronifera* Allman, *Halecium speciosum* Nutting, *H. beani* Johnston, *H. corrugatum* Nutting, *Pentatheca anguilifera* Naumov, *Allopora stejnegeri* Fisher; *Phyllococe* (*Anaitides*) *citrina* Malmgren, *Ph. (Anaitides) maculata* (L.), *Ph. (Anaitides) groenlandica* var. *orientalis* Zachs, *Eulalia viridis* (L.), *E. (Eumida) nigrimaculata* Moore, *E. (Eumida) sanguinea* (Oersted), *Eteone longa* (Fabricius), *Lepidonotus helotypus* (Grube), *Parahalosyndra krassini* (Annenkova), *Gattiana ciliata* Moore, *G. cirrosa* (Pallas), *Arctoebea anticostiensis* (Mc Intosh), *Eunoë senta* (Moore), *E. nodosa* (Sars), *Pholoë minuta* Fabricius, *Glycera capitata* Oersted, *Glycinde armigera* Moore, *Syllis uschakovi* (Chlebovitch), *Sphaerosyllis* sp., *Exogone* sp., *Autolitus* sp., *Nereis pelagica* L., *Nephtys ciliata* (O. F. Müller), *Ephesia gracilis* Rathke, *Euphosyne* sp., *Lumbriconereis* sp., *Aricia norvegica* Sars, *Scoloplos armiger* (O. F. Müller), *Cirratulus cirratus* (O. F. Müller), *Acrocirrus* sp., *Brada* sp., *Ophelia limacina* (Rathke), *Idanthyrsus armatus* Kinberg, *Spirorbis (Dexiospira) spirillum* (L.), *Diaspyllis bidentata* Calman, *Janira* sp., *Tecticeps renoculis* Richardson, *Synidothea bicuspidata* (Owen), *Synidothea nebulosa* Benedict, *Arcturus* sp., *Lamprops beringi* Calman; *Aristias tumidus* (Kröyer), *Anonyx nugax* (Phipps), *Socarnes bidenticulatus* (Bate), *Hippomedon kurilicus* Gurjanova, *Stegocephalus inflatus* Kröyer, *Ampelisca macrocephala* Lilljeborg, *Metopa majuscula* Gurjanova, *Monoculoides zernovi* Gurjanova, *Leucothoe spinicarpa* (Abildgaard), *Pleustes cataphractus* (Stimpson), *Pleustes behningi* Gurjanova, *Nototropis bruggeni* Gurjanova, *Rhachotropis aculeata* (Lepechin), *Melita dentata* (Kroyer), *Ischyrocerus pachtusovi* Gurjanova, *I. commensalis* Chevreux, *Erictonius hunteri* (Bate), *E. tolli* Bruggen, *E. grebnitzkii* Gurjanova, *Unciola leucopis* (Kröyer), *Dulichia* sp.; *Pandalus goniuirus* Stimpson, *P. montagui tridens* Rathbun, *Spirontocaris spina intermedia* Makarov, *S. arcuata* Rathbun, *S. ochotensis* (Brandt), *S. prionota* (Stimpson), *Hetairus polaris* (Sabine), *Eualus pusiola* (Kroyer), *E. townsendi* (Rathbun), *Crangon dalli* Rathbun, *Nectocrangon lar* (Owen), *N. crassa* Rathbun, *Sclerocrangon intermedia* (Stimpson), *S. alata* Rathbun, *Pagurus capillatus* (Benedict), *P. splendescens* Owen, *Paralithodes platypus* Brandt, *Haplogaster grebnitzkii* Schalfeev, *Dermaturus mandti* Brandt, *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius); *Chiton* sp., *Acmea* sp., *Margarites* sp., *Trichotropis bicarinata* Sowerby, *Natica* sp., *Velutina* sp., *Crepidula* sp., *Argobussinum* sp., *Trophon* sp., *Thais* sp., *Neptunea* sp.; *Yoldia myalis* Couthouy, *Chlamis* sp., *Musculus* sp.,

Serripes laperousi Deshayes, *Cardium* sp., *Macoma muddendorffii* Dall, *Saxicava pholadis* Linné; *Stomatopora* sp., *Tubulipora* sp., *Heteropora* sp., *Alcyonidium* sp., *Flustrella* sp., *Membranipora* sp., *Flustra* sp., *Dendrobeania* sp., *Smittina majuscula* (Smitt), *Porella saccata* (Busk), *Leischara* sp., *Hippothoa hyalina* (L.), *S. concinna* (Busk), *Microporella* sp., *Rhamphostomella* sp., *Cellepora* sp., *Solaster endeca* (Linné), *Crosaster papposus* (Linné), *Pteraster militaris* (O. Müller), *P. tessellatus* Ives, *Lethasterias nanimensis chelifera* (Verrill), *Stephanasterias albula* (Stimpson), *Evasterias retifera* f. *retifera* Djakonov, *Lep-tasterias subarctica* Djakonov, *L. polaris acervata* (Stimpson), *L. camtschatica* (Brandt); *Amphiodia craterodmeta* Clark, *Stegophiura brachiactis* (Clark), *Ophiura sarsi* Lütken, *Oph. leptoctenia* Clark, *O. quadrispina* Clark; *Strongylocentrotus droebachiensis* (O. Müller), *S. sachalinicus* Doderlein, *Echinarachnius parma* Lamarck, *Cucumaria fallax* Lüdwig, *C. japonica* Semper., *C. pusiola* Lüdwig, *C. vegae* Theel, *Psolus chitonoides* Clark, *P. fabricii* Düben et Koren; *Chelyozoma* sp., *Boltenia* sp., *Molgula* sp.

Исходя из сказанного, я считаю именно этот вид основной руководящей формой биоценоза. В качестве характерных видов могут быть указаны губки *Suberites montiniger*, *Mycale adharens*, *Hymeniacidon assimilis*; некоторые актинии; гидроиды *Abietinaria abietina*, *Sertularella tricuspидata*, альционарии *Eunephthya* sp. полихеты *Nereis* sp., *Pectinaria granulata*, *Arctonoë vittata*, *Harmothoë imbricata*, *Serpula zygo-phora*, *Spirorbis* sp., усонogie ракообразные *Balanus* sp.; двустворчатые моллюски *Anomia macroschisma*, *Mytilus edulis* и *Saxicava arctica*; плеченогие; офиуры *Gorgonocephalus caryi*, *Ophiopholis aculeata*, некоторые асцидии и другие формы.

Встречаемость большинства этих видов достигает не менее 50—75%, а многие из них, в особенности губки, офиуры и гидроиды, нередко образуют большие скопления. Среди весьма обычных для биоценоза видов следует также указать креветок *Eualus fabricii*, *E. flexa*; раков-отшельников *Pagurus undosus*, *Pagurus gilli*; десятиногих ракообразных *Oregonia gracilis*, *Nectocrangon lar*, *N. crassa*; ежей *Strongylocentrotus echinoides*; мшанок *Flustrella gigantea*, *Membranipora* sp.; гидроидов *Grammaria abietina*.

Наибольшее значение в составе биоценоза имеют северо-бореальные (северотихоокеанские и амфибореальные) виды. К их числу относятся и руководящий вид биоценоза *Modiolus modiolus*, на долю которого, как мы видели, приходится основная часть биомассы биоценоза.

Пищевые группировки биоценоза

Вопрос о соотношении представленных в биоценозе пищевых групп донных животных отчасти был затронут выше. При этом было отмечено, что наибольшей численности и биомассы в биоценозе достигают формы сессильного бентоса (эпифауна), в основном представленные сестоноядными организмами: двустворчатыми моллюсками *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Saxicava arctica*, *Anomia macroschisma*, губками, гидроидами, усоногими ракообразными, плеченогими и другими, среди которых в изобилии встречаются офиуры *Ophiopholis aculeata*, ежи *Strongylocentrotus*, десятиногие ракообразные и некоторые другие плотоядные формы, привлекаемые сюда обильной пищей.

Не имея возможности проанализировать соотношение пищевых группировок для всего биоценоза в целом вследствие недостатка количественных данных, рассмотрим его на примере отдельных наиболее полноценных количественных станций. Так, на ст. 70 и 104 (р/т «Лебедь»), расположенных на валунно-галечных грунтах на глубине 34 м, основу всей биомассы и плотности, достигающих здесь соответственно 10290,2 г/м² и 975 экз/м² и 967 г/м² и 1182 экз/м², составляют сестоноядные фильтрующие организмы, представленные двустворчатыми *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Saxicava arctica*, офиурами *Ophiopholis acu-*

leata, асцидиями и мшанками. На долю этих животных на ст. 104 приходится более 90% всей биомассы и около половины плотности населения донной фауны (табл. 39). Следующей по значению пищевой группировкой на этой станции являются плотоядные животные.

Таблица 39

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea* (ст. 104 р/т «Лебедь»)

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «Б»	<i>Modiolus modiolus</i> (Linné)	560	875,0	91,6
	<i>Mytilus edulis</i> Linné	5	1,0	0,1
	Tunicata	2	5,4	0,5
	Bryozoa	—	2,5	0,3
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна заглатывающие грунт целиком		567	883,9	92,5
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	20	6,0	0,6
	<i>Phascolosoma</i> sp.	5	0,5	<0,1
Плотоядные (хищники и трупоеды)		25	6,5	0,6
	<i>Amphiodia</i> [†] <i>craterodmeta</i> Clark	135	7,4	0,8
	Actiniaria	185	25,5	2,6
Прочие		320	32,9	3,4
	Amphipoda, Decapoda, Holothuroidea	270	43,3	4,5
	Всего	1182	1166,6	100,0

Аналогичное соотношение пищевых группировок имеется и на ст. 70 р/т «Лебедь» (табл. 40), где биомасса почти целиком представлена сестонофагами (*Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis* и др.).

Таким образом, из приведенных данных следует, что сестонофаги-фильтраторы являются доминирующей группировкой в рассматриваемом биоценозе.

Биоценоз *ECHINARACHNIUS PARMA*

Распространение и условия обитания

Один из наиболее широко распространенных биоценозов сублиторали северо-западной части Тихого океана. Встречается в Беринговом (Макаров, 1937; Виноградова, 1954; Нейман, 1960), Охотском (Гордеева, 1948; Ушаков, 1953; Савилов, 1957, 1961) и Японском (Анненкова, 1938; Дьяконов, 1938; Дерюгин, 1939) морях, а также у тихоокеанского побережья Камчатки и северных Курильских островов.

Во всех указанных районах биоценоз встречается на песчанистых грунтах и в местах распространения вод, сравнительно хорошо прогреваемых в летнее время. Отсутствует он в северных частях Охотского моря и Анадырского залива и в некоторых других районах, где в летнее

Соотношение пищевых группировок в биоценозе
Modiolus modiolus + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea*
 (ст. 70 р/т «Лебедь»)

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «Б»	<i>Modiolus modiolus</i> (Linné)	330	9950,0	96,7
	<i>Mytilus edulis</i> Linné . . .	15	127,6	1,2
	<i>Saxicava arctica</i> (Linné)	55	78,7	0,8
	Bryozoa	—	3,3	<0,1
	<i>Ophiopholis aculeata</i> (Linné)	105	69,2	0,7
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна заглатывающие грунт целиком		505	10228,8	99,4
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	145	12,0	0,1
	<i>Phascolosoma</i> sp.	30	14,4	0,1
Плотоядные (хищники и трупоеды)		175	26,4	0,2
	Actiniaria	40	4,5	<0,1
	Nemertini	5	3,0	<0,1
	<i>Caprella</i> sp.	70	0,6	<0,1
Прочие		115	8,1	0,1
	Polychaeta	180	26,9	0,3
Всего	—	975	10290,2	100,0

время в придонных горизонтах сублиторали удерживаются отрицательные температуры.

В прикамчатских водах Тихого океана биоценоз *Echinarachnius parma* был впервые описан из Авачинской губы А. М. Поповым (1935). Позднее К. А. Виноградовым (1946) было сделано более подробное описание биоценоза из Авачинского и Камчатского заливов с указанием глубин, грунтов, температур и солености, при которых этот биоценоз встречается в указанных заливах. Однако эти описания были основаны преимущественно на качественных сборах и, следовательно, не давали полного представления о закономерностях количественного состава и распределения биоценоза. Первая количественная характеристика биоценоза из Камчатского залива была дана мною (Кузнецов, 1961, 1961а) по материалам э/с «Витязь» (1950—1952 гг.) и р/т «Академик Шулейкин» (1956 г.). Однако она носила в значительной степени предварительный характер. В настоящей работе представляется возможность дать более подробную количественную характеристику биоценоза и проследить его распространение у океанского побережья Камчатки и в районе северных Курильских островов.

Из наших материалов на биоценоз *Echinarachnius parma* приходятся станции э/с «Витязь»: 1314, 1317, 1323, 1326, 1343, 1344, 2792, 1352,

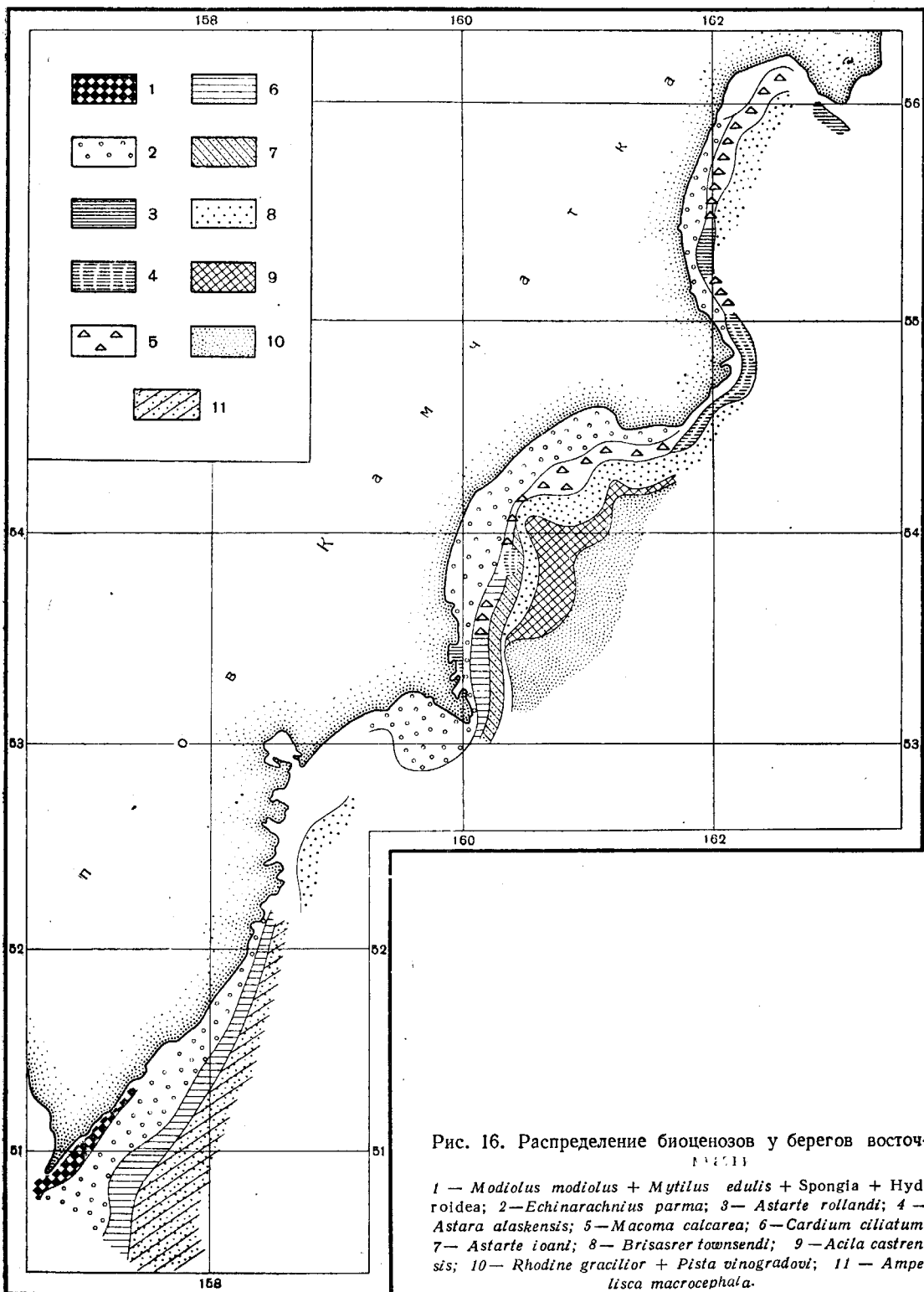


Рис. 16. Распределение биоценозов у берегов восточ-

1 — *Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea*; 2 — *Echinarachnius parma*; 3 — *Astarte rollandi*; 4 — *Astara ataskensis*; 5 — *Macoma calcarea*; 6 — *Cardium ciliatum*; 7 — *Astarte ioani*; 8 — *Brisasrer townsendi*; 9 — *Acila castrensis*; 10 — *Rhodine gracillior* + *Pista vinogradovi*; 11 — *Ampelisca macrocephala*.

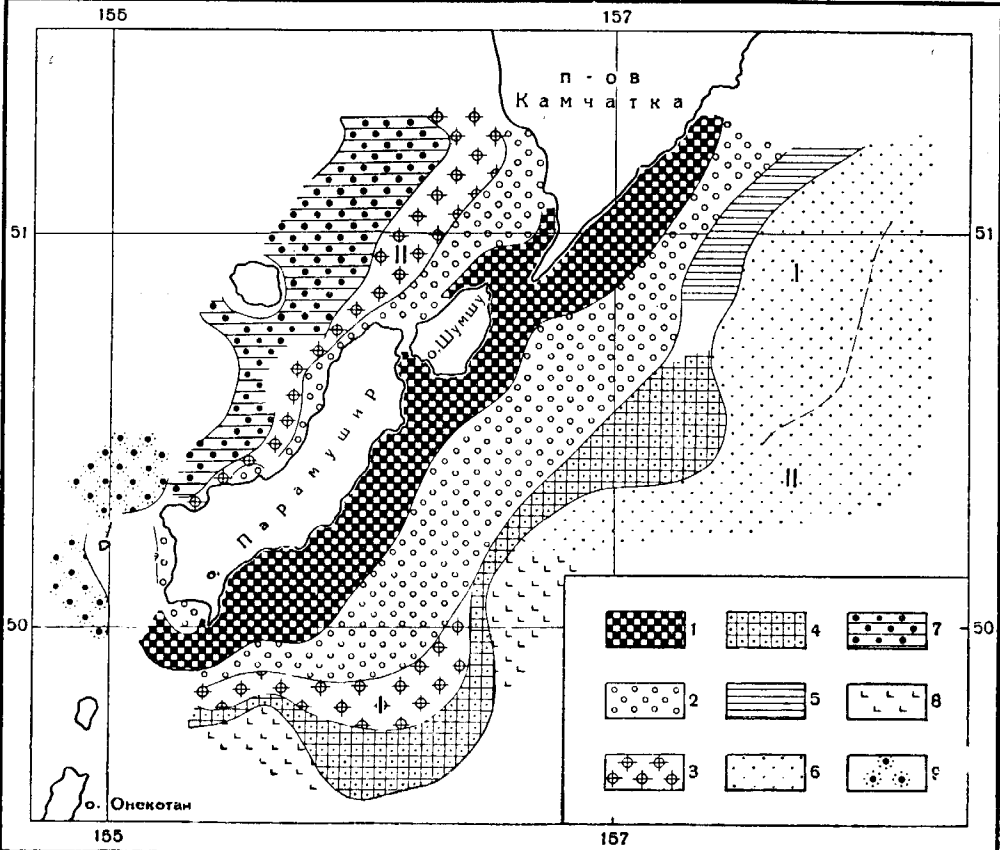


Рис. 16а. Распределение биоценозов в районе северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки

1 — *Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea*; 2 — *Echinarachnius parma*; 3 — *Ophiura sarsi* (I — группировка *Ophiura sarsi* + *Ampelisca macrocephala*, II — группировка *Ophiura sarsi* + *Chiridota pellucida*); 4 — *Ophiopholis aculeata* + *Spongia*; 5 — *Cardium ciliatum*; 6 — *Ampelisca macrocephala* (I — группировка *Ampelisca macrocephala* + *Nicomache lumbricalis*, II — группировка *Ampelisca macrocephala* + *Byblis gaimardi*); 7 — *Brisaster latifrons*; 8 — *Pavonaria* sp. + *Asteronyx loveni*; 9 — *Artacama proboscidea* + *Ammotrypane aulogaster*

1354, 1358—1360, 1365, 1366, 1377, 1382, 2167, 2752, 2753, 2760, 2763, 2766, 2770, 2774, 2788, 2778, 2779, 2781, 2782, 2806, 2809, 2810, 2811, 2815, 2816, 2829, 3279, 3286, 3288, 3296—3301, 2802, 3309, 3315, 3318, 2793, 2799, 2801, а также станции р/т «Лебедь»: 38, 39, 44, 45, 49, 50, 55, 56, 62—64, 74, 78, 85, 89, 101—103, 105, 106, 110, 111, 115, 117—119, 123, 125, 126, 128, 130, 133, 134, 135, 138, 149, 150, 156, 165, 169—173. Биоценоз распространен вдоль всего тихоокеанского побережья восточной Камчатки и с океанской и охотоморской сторон северных Курильских островов (рис. 16, 16а). Обитает на глубинах от 25 до 160 м. По Виноградову (1946) заходит на меньшие глубины. Наиболее мощного развития достигает в зоне от 25 до 100 м. Встречается, как правило, на мелкозернистых песках, содержащих в среднем 0,25—0,50% $C_{орг}$ (см. рис. 2, 3), и находится под воздействием Камчатского течения, воды которого в придонных горизонтах в зимнее время охлаждаются до нулевых и даже отрицательных температур (—1, —1,5). Судя по данным Ушакова (1953) и Виноградова (1946), в летнее время придонные горизонты прогреваются до 1—2°, а в прибрежных районах, по-видимому, до 5—6° и выше.

Соленость колеблется от 32,5 в прибрежных районах до 33,3‰ — у внешней границы биоценоза. Придонные горизонты вод в местах распространения биоценоза характеризуются высоким насыщением O_2 . По данным, полученным сотрудниками ИОАН, концентрация O_2 у тихоокеанского побережья Камчатки в 1950—1955 гг. на глубинах распространения биоценоза в апреле-мае составляла 7,20—8,36 $см^3/л$ (88—104% насыщения).

Состав биоценоза

Биоценоз образуют типично морские, преимущественно сублиторальные виды, представленные главным образом иглокожими и двусторчатыми моллюсками (табл. 41).

Таблица 41

Соотношение отдельных групп донных животных в биоценозе *Echinarachnius parma*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Coelenterata	3,6	1,1	0,3
Nemertini	0,3	0,1	<0,1
Polychaeta	83,0	6,2	1,9
Crustacea	159,0	4,7	1,4
Mollusca	43,0	28,5	8,6
Bryozoa	—	0,1	<0,1
Echinodermata	43,0	284,0	85,8
Tunicata	0,1	0,6	0,2
Varia	20,0	5,5	1,7
Всего	352,0	330,8	100,0
Онфауна			
сессильный бентос	—	4,9	1,5
вагильный бентос	—	312,5	94,5
Инфауна	—	13,4	4,0

Общее количество видов в биоценозе достигает, по-видимому, 300. Большая их часть принадлежит к представителям вагильного бентоса.

Руководящая форма биоценоза — плоский еж *Echinarachnius parma* — типичнейшая для sublitorали дальневосточных морей и тихоокеанского побережья Северной Америки форма; характерная форма I порядка — *Strongylocentrotus* sp. (табл. 42).

Эти два вида совместно с остальными 16 из группы характерных II порядка и второстепенных I порядка образуют основное ядро биоценоза, на долю которого, как видно из табл. 42, приходится более 90% всей биомассы биоценоза. Существенное значение в составе биоценоза имеют также и некоторые другие формы, часто встречающиеся в большом количестве в уловах тралов, но не облавливающиеся дночерпателем. К их числу относятся крабы *Chionoecetes opilio*, *Paralithodes camtschatica*, креветки *Eualus macilentus*, *Crangon dalli*, *Sclerocrangon intermedia*, *S. communis*, раки-отшельники *Pagurus capillatus*, *P. splendescens*, брюхоногие моллюски *Neptunea satura beringiana*, *N. lirata*, офиуры *Gorgonocephalus caryi* и некоторые другие (см. приложение).

В качестве типичной для биоценоза может быть указана ст. 1352 (см. табл. 44) ¹.

¹ Типичные станции биоценозов используются нами также и для демонстрации соотношения представленных в биоценозе пищевых группировок. Поэтому они демонстрируются в разделах «пищевые группировки биоценоза» (см. дальше). Их видовой состав представлен не в систематическом порядке, а по пищевым группировкам.

Состав биоценоза *Echinarachnius parma*
(по дочерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	% встречаемости	Индексы плотности
Руководящие	<i>Echinarachnius parma</i> Lamarek	23	265,0	80,1	98,2	161,5
Характерные I порядка	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	3,5	20,5	6,2	43,4	29,8
Характерные II порядка	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	31	1,1	0,3	63,4	8,8
	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould)	2	1,9	0,6	36,3	8,3
	<i>Ophiopholis aculeata</i> (L.)	2	6,9	2,1	9,0	7,8
	<i>Tellina lutea</i> Grey.	2	2,6	0,8	20,0	7,2
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	0,5	3,8	1,1	10,9	6,4
Второстепенные I порядка	Всего	37,5	16,3	4,9	—	38,5
	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	2	1,8	0,5	12,7	4,8
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	8	0,5	0,2	41,6	4,5
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	3	0,6	0,2	30,9	4,3
	<i>Stegophiura brachiactis</i> (Clark)	2	0,7	0,2	25,4	4,2
	<i>Serripes laperousi</i> Deshayes	0,3	2,4	0,7	7,2	4,1
	<i>Ophelia limacina</i> (Rathke)	1,5	0,5	0,2	21,6	3,3
	<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius	0,2	0,6	0,2	12,7	2,9
	<i>Yoldia myalis</i> Couthouy	0,5	0,8	0,2	10,9	2,9
	<i>Mactra sachalinensis</i> Schrenck	0,5	0,8	0,2	9,0	2,7
	<i>Macoma calcaria</i> (Chemnitz)	4	0,5	0,1	14,5	2,4
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	1	0,3	0,1	20,0	2,4
	Всего	23	9,5	2,8	—	38,5
	Остальные виды биоценоза*	265	19,5	6,0	—	—
	Всего	352	330,8	100,0	—	—

* См. приложение

Экологическая характеристика руководящего вида биоценоза

Руководящий вид биоценоза — плоский еж *Echinarachnius parma* (сем. *Scutellidae*, отр. *Clypeastroidea*)¹ является амфибореальным видом. Он встречается (рис. 17) от Анадырского залива до Японии по

¹ Так как вопрос о систематической структуре вида *Echinarachnius parma* до сих пор остается нерешенным (см. Agassiz, 1872—1874; Mortensen, 1907; Clark, 1914; Дьяконов, 1938, 1949; Баранова, 1952, 1957), мы вынуждены рассматривать весь имеющийся в нашем распоряжении материал, как принадлежащий к одному виду *Echinarachnius parma* Lam.

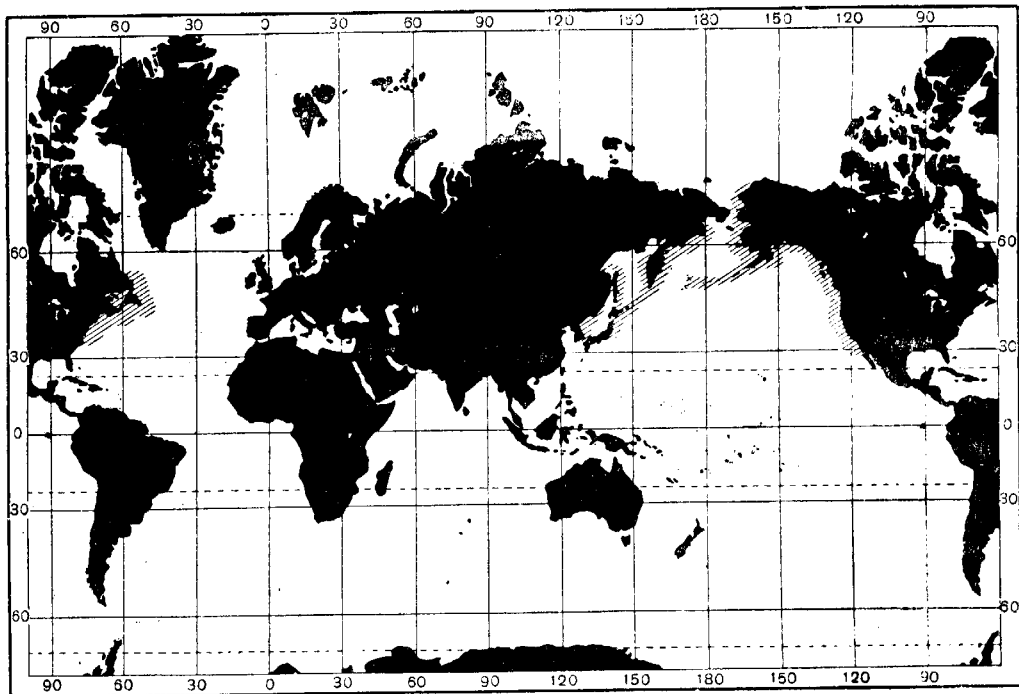


Рис. 17. Ареал плоского ежа *Echinarachnius parma*

азиатскому и от южной части Чукотского моря до Пюджет-Саунд — по американскому побережью Тихого океана (Mortensen, 1907; Clark, 1914, Екман, 1935; Дьяконов, 1938, 1949; Баранова, 1952, 1955, 1957), а также по атлантическому побережью Северной Америки от Лабрадора до Нью-Джерси, куда *Echinarachnius* проник вдоль берегов Канадского архипелага в более теплое послеледниковое время (Дьяконов, 1927, 1938, 1945).

Во многих районах своего ареала *E. parma* образует громадные скопления в 100—400 экз/м² и более при биомассе до 2—3 кг/м² (Макаров, 1937; Гордеева, 1948; Виноградова, 1954; Кузнецов, 1959а, 1959б). Судя по данным, содержащимся в работах Кларка (Clark, 1914), Попова (1935), Макарова (1937), Дьяконова (1938, 1949), Дерюгина (1939), Дерюгина и Сомовой (1941), Гордеевой (1948), Виноградовой (1946), Поганкина (1952), Барановой (1952, 1955, 1957), Виноградовой (1954), Ушакова (1953), *Echinarachnius parma* является сублиторальным видом и встречается преимущественно на песчаных грунтах, выдерживая довольно большие колебания температуры и солености. М. В. Поганкин (1952), исследовавший влияние некоторых абиотических факторов (глубины, грунтов, температуры, солености и O₂) на распределение *E. parma* в заливе Петра Великого, отмечает, что этот еж встречается на глубинах 2—100 м на илесто-песчаных, песчаных и каменных грунтах при температурах от —1,8 до 22,3° и солености 14,13—34,09‰. Максимальное количество его приходится на глубины 2—40 м на песчаные грунты и соленость 30,64—34,09‰. Поганкин считает, что в заливе Петра Великого *E. parma* ведет себя как стенобатный, эвритермный и эвригалинный вид, способный переносить недостаток кислорода и даже небольшое количество H₂S.

В районе наших исследований (у тихоокеанского побережья восточной Камчатки и в районе северных Курильских островов) *Echinarach-*

nius parma имеет широкое распространение, являясь одной из наиболее массовых форм бентоса. Он встречается здесь на гравийно-галечных, крупных, средних и мелкозернистых песчаных грунтах, а также на крупных и мелких алевритах на глубинах от 24 до 460 м. К. А. Виноградов (1946) указывает на его нахождение в Авачинском заливе также и в более мелководных районах прибрежной зоны — в мелких заливах и бухтах, неглубоко вдающихся в сушу.

Наибольшее количество *Echinarachnius parma* приходится на мелкозернистые, нередко сильно промытые водами Камчатского течения и бедные органикой (менее 0,5% $C_{орг}$) пески верхнего отдела сублиторали — от 25 до 100 м (рис. 18), достигая в отдельных местах 800—

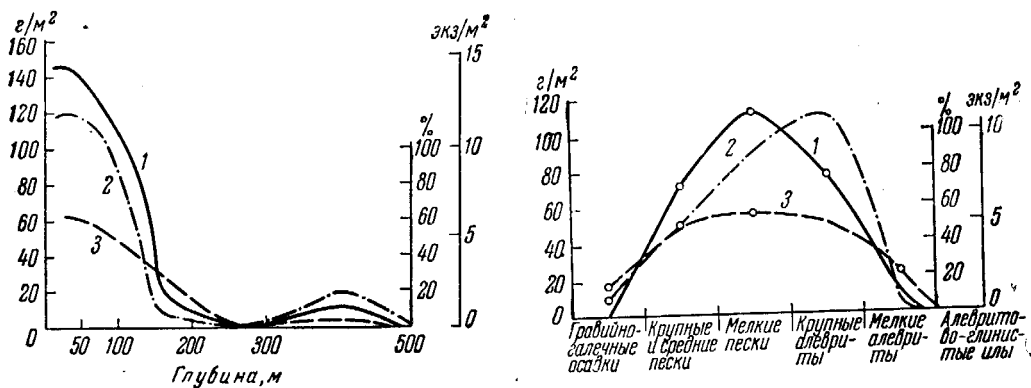


Рис. 18. Распределение *Echinarachnius parma* по глубинам и грунтам

1 — биомасса; 2 — численность; 3 — частота встречаемости

1000 г/м² и выше, при плотности поселений в 100 экз/м² и более. На эти же глубины приходится, как мы видели, и биоценоз *Echinarachnius parma*. К сожалению, отсутствие данных по среднегодовым и сезонным температурам и солености не позволяет говорить о зависимости распределения *E. parma* от этих абиотических факторов. По имеющимся же материалам можно судить лишь о тех температурах и той солености, которые наблюдались в местах распространения *E. parma* во время наших работ у берегов Камчатки и в районе северных Курильских островов в мае-июне 1952—1955 гг. В эти месяцы придонные температуры на станциях, на которых был встречен *E. parma*, колебались в пределах $-1,87$ — $+1,5^\circ$. Соленость в то же время изменялась от 31,88 до 33,5‰. В районах наиболее высокой биомассы и плотности поселений *E. parma*, приходящихся, как уже отмечалось, на глубины 25—100 м, придонные слои вод в этот период года имели близкую к нулевой температуру и соленость 32,5—33,5‰. В конце лета (июль—сентябрь) температура придонных горизонтов на этих глубинах достигает 2—3° (Ушаков, 1953), а в более мелководных прибрежных районах, где *Echinarachnius parma* также встречается, она поднимается до 10—12°. Соленость в этих мелководных районах, по-видимому, бывает сильно пониженной. Так, в Авачинской губе соленость придонных горизонтов на глубине 10—12 м понижается в летнее время до 29,8—24,5‰ (Виноградов, 1946). Сравнивая приведенные данные об условиях обитания *E. parma* в районе наших исследований с данными о зависимости распределения *E. parma* от абиотических факторов в заливе Петра Великого, полученными М. В. Поганкиным (1952), можно видеть, что в обоих районах *E. parma* ведет себя в значительной степени сходно, т. е. яв-

ляется стенобатным (преимущественно верхнесублиторальным) и эври-термным видом, предпочитающим мелкопесчанистые грунты и выдерживающим сравнительно широкий диапазон колебания солёности, предпочитая, однако, солёность в 31—34 ‰. (Утверждение М. В. Поганкина об эвригалинности *E. parma* представляется сомнительным).

Приуроченность *E. parma* к районам с описанным выше режимом обуславливается его способом питания¹. Исследования, проведенные М. Н. Соколовой и мною (1961) с целью выяснения характера питания и роли трофического фактора в распределении *E. parma*, показали, что этот еж является сестонофагом-седиментатором, добывающим себе пищу из тонкого придонного слоя воды, осаждающая пищевые частицы при помощи ресничек, покрывающих спинную поверхность его тела. Благодаря такому способу питания в местах повышенных придонных течений и песчанистых грунтах, где он обычно обитает, *Echinarachnius parma* получает достаточное количество пищи в виде проносимой над дном органической взвеси, что и обеспечивает существование там огромного количества ежей.

Пищевые группировки биоценоза

Как уже отмечалось, биоценоз *Echinarachnius parma* распространен на песчанистых, нередко сильно промытых грунтах сублиторали и находится под влиянием прибрежного Камчатского течения, имеющего сравнительно высокую скорость в придонных горизонтах — 10—20 см/сек (Сметанин, 1958). Это препятствует оседанию на дно сколько-нибудь значительных количеств органической взвеси и основная ее часть проносится над дном, оседая в более «спокойных» районах.

Естественно, что в этих условиях могут процветать только те организмы, которые способны улавливать пищу из придонного слоя воды. В биоценозе преобладает группировка сестоноядных животных, к числу которых, кроме руководящего вида, относятся двустворчатые моллюски *Liocyma fluctuosa*, *Serripes groenlandicus*, *S. laperousi*, *Cardium ciliatum*, *Mactra sachalinensis* и некоторые другие формы (табл. 43). Все эти животные снабжены специальными приспособлениями для улавливания проносящейся над дном органической взвеси.

Все остальные пищевые группировки биоценоза имеют подчиненное значение, особенно группа форм, заглатывающих грунт целиком.

Указанное соотношение пищевых групп донных животных сохраняется, в основном, на всех станциях биоценоза, за исключением станций, расположенных в пограничных («переходных») районах ареала биоценоза, где второстепенные пищевые группировки нередко бывают обильны вследствие того, что в этих районах, уклоняющихся по своим экологическим условиям от типичных для биоценоза местообитаний, они находят для себя более благоприятные условия обитания. Так, на типичной для биоценоза ст. 1352 сестоноядные формы составляли 98% от общей биомассы бентоса (табл. 44), в то время как на ст. 3301, расположенной у нижней границы распространения биоценоза, больше половины биомассы составляли плотоядные формы, а на группе сестоноядных животных приходилось только 40% (табл. 45).

Такие станции переходного характера, на которых состав фауны и соотношение пищевых группировок сильно уклоняются от типичных для биоценоза станций, имеются не только в пограничных районах

¹ Впервые механизм питания плоских ежей был изучен Мак Гинити (Mac Ginitie, 1949) на примере ежа *Dendraster excentricus*.

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Echinarachnius parma*
(для всего биоценоза в целом)

Группировки	Виды	Средняя числен- ность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индекс плотности
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Echinarachnius parma</i> Lam. . . .	23	265,0	80,1	161,5
	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould)	2	1,9	0,6	8,3
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	0,5	3,8	1,1	6,4
	<i>Serripes laperosi</i> Deshayes	0,3	2,4	0,7	4,1
	<i>Cardium ciliatum</i> Deshayes	0,2	0,6	0,2	2,9
	<i>Maetra sachalinensis</i> Schrenck	0,5	0,8	0,2	2,7
		26,5	274,5	82,9	185,9
фильтраторы «Б»	<i>Ophiopholis aculeata</i> (L.)	2	6,9	2,1	7,8
		28,5	281,4	85,0	193,7
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Pectinaria (Cistenides) granula- ta</i> (L.)	31	1,1	0,3	8,8
	<i>Tellina lutea</i> Grey	2	2,6	0,8	7,2
	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	2	1,8	0,5	4,8
	<i>Yoldia myalis</i> Counthouy	0,5	0,8	0,2	2,9
	<i>Macoma calcarea</i> (Chemnitz) . .	4	0,5	0,1	2,4
			39,5	6,8	1,9
заглатывающие грунт целиком	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Muller)	8	0,5	0,2	4,5
	<i>Ophelia limacina</i> (Rathke)	1,5	0,5	0,2	3,3
		9,5	1,0	0,4	7,8
		49,0	7,8	2,3	33,9
Плооядные (хищники и трупоеды)	<i>Stegophiura brachiactis</i> (Clark)	2	0,7	0,2	4,2
	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	3,5	20,5	6,2	29,8
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Muller) . .	3	0,6	0,2	4,3
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	1	0,3	0,1	2,4
		9,5	22,1	6,7	48,5
	Остальные виды	265	19,5	6,0	—
Всего		352	330,8	100,0	—

ареала биоценоза *Echinarachnius parma*, но и во всех других биоценозах. Поэтому в дальнейшем, при описании всех остальных биоценозов, станции переходного характера не будут рассматриваться.

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Echinarachnius parma*

на ст. 1352

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Echinarachnius parma</i> Lam.	66	825,70	98,4
	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould)	6	0,80	
	<i>Venericardia</i> sp.	4	0,30	
		76	826,80	98,5
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна заглатывающие грунт целиком	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	2	<0,20	
	<i>Oaenia fusiformis</i> Delle Chiaje	10	2,40	
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	14	0,56	
		24	2,96	
		26	2,98	0,4
Плотноядные (хищники и трупоеды)	<i>Stegophiura brachiactis</i> (Clark) .	4	4,50	
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	4	1,70	
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	4	0,36	
	<i>Phyllodocidae</i>	2	0,04	
	<i>Polynoidae</i>	2	0,01	
	<i>Eupagurus</i> sp.	2	0,02	
		18	6,63	0,8
Прочие	Polychaeta	—	0,30	
	Amphipoda	68	1,86	
	Crustacea varia	6	0,16	
		74	2,32	0,3
Всего		194	838,73	100,0

Биоценоз *ASTARTE ROLLANDI*

Распространение и условия обитания

Встречен на станциях 1350, 1375 и 1384, расположенных в Кроноцком и Камчатском заливах на глубине 40—60 м в местах распространения крупнозернистых песков и гравийно-галечных грунтов, характеризующихся низким содержанием органического вещества (менее 0,25% C_{org}) (см. рис. 2, 3, 16). Гидрологические условия в местах обитания биоценоза сходны с таковыми биоценоза *Echinarachnius parma*.

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Echinarachnius parma* на ст. 3301

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Echinarachnius parma</i> Lam.	7	135,2	
	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould)	44	22,0	
	<i>Thyasira</i> sp.	8	0,2	
		59	157,4	47,2
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren	56	0,7	
	<i>Terebellidae</i>	12	0,2	
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui)	4	0,1	
		72	1,0	0,3
заглатывающие грунт целиком	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	24	0,4	
	<i>Malदानidae</i>	2	0,4	
	<i>Myriochele oculata</i> Zachs.	12	0,1	
		38	0,9	0,3
	110	1,9	0,6	
Плогодные (хищники и трупоеды)	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	2	73,2	
	<i>Chionoecetes opilio</i> (O. Fabricius)	8	70,0	
	<i>Gastropoda</i>	28	26,2	
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	20	4,0	
	<i>Actiniaria</i>	12	0,8	
	<i>Pholoe minata</i> Fabricius	8	0,1	
		78	174,3	52,0
Прочие	<i>Polychaeta</i>	—	0,3	
	<i>Amphipoda</i>	96	0,4	
	<i>Ophiuroidea</i>	8	0,1	
	104	0,8	0,2	
Всего	—	351	334,4	100,0

Состав биоценоза

На всех трех станциях основу образуют типично морские, преимущественно сублиторальные виды. Наибольшее значение из них имеют двустворчатые моллюски, на долю которых приходится около 90% всей биомассы биоценоза (табл. 46). Руководящей формой биоценоза является *Astarte rollandi*, образующая поселения плотностью 18—210 экз/м² при биомассе 114—310 г/м², что составляет 50—93% биомассы биоценоза.

Остальные формы играют в биоценозе незначительную роль. Из них следует отметить, как наиболее часто встречающихся и имеющих наибольшую биомассу и плотность полихет *Glycera capitata*, *Nephtys ci-*

Соотношение отдельных групп донных животных в биоценозе *Astarte rollandi*

Группа	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Coelenterata	1	0,03	<0,1
Nemertini	3	0,06	<0,1
Polychaeta	32	7,61	2,9
Sipuncoloidea	3	0,04	<0,1
Crustacea	57	4,80	1,8
Mollusca	53	247,70	94,2
Bryozoa	9	1,60	0,6
Echinodermata	4	1,20	0,4
Всего	162	263,04	100,0
Онфауна			
сессильный бентос . .	—	1,64	0,6
вагильный бентос . .	—	258,00	98,1
Инфауна	—	3,40	1,3

liata, *Ophelia limacina*, рачков из сем. *Lysianassidae*, раков-отшельников *Pagurus pubescens* и двустворчатых моллюсков *Spisula* sp. (табл. 47).

Кроме отмеченных в табл. 47 видов, в состав биоценоза входит также ряд форм, которые встречаются в траловых пробах, но не попадают в дночерпатели. К ним относятся: краб *Chionoecetes opilio*, креветки *Pandalus goniurus*, *Nectocrangon crassa*, *N. dentata*, брюхоногие моллюски *Volutopsius* sp., *Colus* sp., *Sipho* sp., *Neptunea oncoda*, *Neptunea* sp., *Admete* sp. и др.; двустворчатые моллюски *Cardium ciliatum*, *Macoma calcarea*; звезды *Lethasterias nanimensis chelifera*, *Pteraster obscurus*, *Henricia* sp.; офиуры *Gorgonocephalus caryi*, *Amphiodia craterodmeta* и ежи *Strongylocentrotus* sp.

Таким образом, общее число видов, зарегистрированных в биоценозе *Astarte rollandi*, составляет примерно 60—65. В действительности же видов в биоценозе, вероятно, больше. Можно думать, что количество их должно быть не менее 100.

Большинство указанных выше видов биоценоза принадлежит к числу арктическо-бореальных форм, широко распространенных в Арктике и Северной Атлантике, однако они не достигают здесь большого количественного развития и основную роль в создании биомассы биоценоза играют более тепловодные северо-тихоокеанские виды, к числу которых относится и руководящая форма биоценоза — *Astarte rollandi*, встречающаяся, кроме Камчатского и Кроноцкого заливов, у Алеутских и Прибыловых островов и в Аляскинском заливе (Dall, 1903, 1921; Oldroyd, 1924; La Roque, 1953) ¹.

Пищевые группировки биоценоза

Среди пищевых группировок биоценоза преобладает группа сестонофагов-фильтраторов, питающихся органической взвесью из тонкого придонного слоя воды. Эта группа животных, в которую входят такие

¹ Из-за недостатка собственных данных и отсутствия в литературе сведений об образе жизни *Astarte rollandi*, не представляется возможным дать экологическую характеристику этой формы.

Состав биоценоза *Astarte rollandi* *
(по дночерпательным пробам)

Виды	Ст. 1350 (глубина 52 м, крупный песок с галькой)		Ст. 1375 (глубина 58 м, разнозернистый песок)		Ст. 1384 (глубина 48 м, крупный песок)	
	численность, экз/м ²	биомасса, г/м ²	численность, экз/м ²	биомасса, г/м ²	численность, экз/м ²	биомасса, г/м ²
<i>Lafoea</i> sp.	—	—	—	—	2	0,06
<i>Sertularella</i> sp.	—	—	—	—	2	0,02
Всего Coelenterata	—	—	—	—	4	0,08
Nemertini	—	0,44	2	0,04	—	—
<i>Polynoidae</i>	—	—	2	0,12	—	—
<i>Glycera capitata</i> Oersted	—	—	24	1,48	74	4,10
<i>Nephtys coeca</i> (O. F. Müller)	—	—	2	10,20	—	—
<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	4	1,14	8	0,42	—	—
<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	—	—	2	0,10	—	—
<i>Cirratulidae</i>	—	—	—	—	2	0,02
<i>Ophelia limacina</i> (Rathke)	10	0,64	—	—	6	3,40
<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	—	—	2	0,01	—	—
<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> L.	2	0,40	2	0,30	—	—
<i>Ampharetidae</i>	2	0,08	2	0,04	2	0,10
<i>Lanassa venusta venusta</i> (Malm.)	—	—	—	—	42	0,72
<i>Polychaeta varia</i>	—	0,40	4	0,04	—	0,02
Всего Polychaeta	18	2,06	48	12,41	126	8,36
<i>Priapulius caudatus</i> Lamarck.	—	—	—	—	2	0,10
<i>Phascolosoma</i> sp.	—	—	6	0,12	—	—
Всего Gephyrea	—	—	6	0,12	2	0,10
Cumacea.	62	1,50	2	0,06	4	0,08
<i>Lysianassidae</i>	14	3,00	170	3,46	4	0,44
<i>Phoxocephalidae</i>	10	0,20	—	—	—	—
<i>Haustoriidae</i>	—	—	32	0,08	—	—
Amphipoda varia	16	0,76	16	0,18	2	0,04
<i>Pagurus pubescens</i> Kröyer	8	2,54	—	—	—	—
<i>Eupagurus</i> sp.	—	—	—	—	2	2,18
Всего Crustacea	110	8,00	220	3,48	12	2,74
<i>Natica clausa</i> Broderip et Sowbery	—	—	4	0,28	—	—
<i>Buccinum</i> sp.	—	—	2	1,02	2	2,30

* Небольшое число станций, имевшихся из района распространения биоценоза *A. rollandi*, не позволяет дать его подробную характеристику. В частности, не приводится таблица видового состава биоценоза с указанием руководящих, характерных и второстепенных форм, устанавливаемых на основании учета плотности поселений, биомассы, частоты встречаемости и индексов плотности.

Таблица 47 (окончание)

Виды	Ст. 1350 (глубина 52 м, крупный песок с галькой)		Ст. 1375 (глубина 58 м, разнорезнистый песок)		Ст. 1384 (глубина 48 м, крупный песок)	
	Численность, экз/м ²	биомасса, г/м ²	численность, экз/м ²	биомасса, г/м ²	численность, экз/м ²	биомасса, г/м ²
Gastropoda varia	—	—	2	0,08	4	0,08
<i>Astarte rollandi</i> Bernardi	34	307,20	18	114,00	210	294,70
<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	2	3,20	—	—	—	—
<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould)	—	—	4	0,44	—	—
<i>Spisula</i> sp.	24	16,68	—	—	—	—
<i>Mya</i> sp.	2	0,12	2	2,90	—	—
<i>Bivalvia</i> varia	—	—	—	—	4	0,08
Всего Mollusca	62	327,20	32	118,72	220	297,16
Bryozoa	—	—	—	—	—	4,68
Brachiopoda	—	—	—	—	2	0,02
<i>Ophiura maculata</i> Ludwig	—	—	—	—	6	0,06
<i>Echinarachnius parma</i> Lam.	6	1,60	—	—	—	—
Всего Echinodermata	6	1,60	—	—	6	0,06
Всего	196	339,0	308	134,77	372	313,20
Онфауна:						
сесильный бентос	—	—	—	—	—	4,92
вагильный бентос	—	337,96	—	131,14	—	303,16
Инфауна	—	1,04	—	3,63	—	5,12

формы, как *Astarte rollandi*, *Spisula* sp., *Serripes groenlandicus*, *Mya* sp., *Liocyma fluctuosa* и др., составляет в биоценозе от 80 до 97% биомассы. Так, на ст. 1350, расположенной в южной части Кроноцкого залива, на гравийно-галечных грунтах с примесью крупного песка, на глубине 58 м, сестонофаги, представленные двусторчатыми моллюсками *Astarte rollandi*, *Spisula* sp., *Serripes groenlandicus*, *Mya* sp. и плоским ежом *Echinarachnius parma*, составляли 97% от общей биомассы бентоса. При этом основная часть биомассы (90,5%) приходилась на долю *Astarte rollandi* как наиболее многочисленной (34 экз/м²) и имеющей наиболее высокую биомассу (307,2 г/м²) формы (табл. 48).

Все остальные группы биоценоза развиты на этой станции чрезвычайно слабо, особенно группа детритоядных (собирающих и безвыборочно заглатывающих) животных, которые не превышают в общей сложности одного процента от общей биомассы бентоса на станции.

Аналогичное соотношение пищевых группировок имеется и на двух остальных станциях биоценоза. По соотношению пищевых группировок биоценоз *Astarte rollandi* имеет большое сходство с биоценозом *Echinarachnius parma*, в котором сестоноядные животные, улавливающие сестон из придонного слоя, также резко доминируют над всеми остальными пищевыми группировками. Такое сходство в соотношении пищевых групп донных животных, представленных в обоих биоценозах, не случайно. Оно связано с тем, что оба биоценоза обитают в сходных

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Astarte rollandi* на ст. 1350

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестооядные фильтраторы «А»	<i>Astarte rollandi</i> Bernardi	34	307,2	90,5
	<i>Spisula</i> sp.	24	16,7	4,9
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	2	3,2	1,0
	<i>Mya</i> sp.	2	0,1	0,1
	<i>Echinarachnius parva</i> Lam.	6	1,6	0,5
		68	328,8	97,0
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	2	0,1	<0,1
	<i>Ampharetidae</i>	2	0,1	<0,1
		4	0,2	<0,1
заглатывающие грунт целиком	<i>Ophelia limacina</i> (Rathke)	10	0,6	0,2
		14	0,8	0,3
Плодоядные (хищники и трупоеды)	Nemertini	—	0,1	0,1
	<i>Pagurus pubescens</i> Kröyer	8	2,5	0,7
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	4	1,1	0,3
		12	3,6	1,1
Прочие	Polychaeta	—	0,1	<0,1
	Cumacea	62	1,5	0,4
	<i>Lysianassidae</i>	14	3,0	0,9
	<i>Phoxocephalidae</i>	10	0,2	<0,1
	<i>Amphipoda varia</i>	16	0,8	0,2
		102	5,6	1,6
Всего	—	196	339,8	100,0

гидрологических условиях и прежде всего в условиях повышенных придонных течений, поддерживающих большую часть органического детрита во взвешенном состоянии. Естественно, что в этих условиях наибольшей численности и биомассы могут достигать только сестооядные фильтрующие организмы.

Биоценоз *ASTARTE ALASKENSIS*

Распространение и условия обитания

Встречается у берегов восточной Камчатки в районе п-ова Камчатского и в средней части Кроноцкого залива (рис. 16) на глубинах от 100 до 180—200 м на песчаных грунтах с низким содержанием органического вещества (от 0,25 до 0,50% $C_{орг}$) (см. рис. 2, 3).

На биоценоз приходится станции 1351, 1369, 1371, 1372, 1373, 3295.

В районе распространения биоценоза придонные горизонты вод в весенне-летнее время года имеют близкие к нулю температуры и высокую концентрацию кислорода. Так, по материалам, полученным экспедициями Института океанологии АН СССР на э/с «Витязь», придонные температуры на станциях, относящихся к биоценозу *Astarte alaskensis*, в апреле-мае 1952—1955 гг. колебались от — 0,07 до 0,77°. В то же время придонная соленость составляла 33,19—33,31‰, концентрация кислорода — 0,06—7,71 мл/л, или 88—94% насыщения. В конце лета придонная температура вод поднимается до 1,0—1,5°.

Состав биоценоза

Основу биоценоза образуют типично морские, преимущественно сублиторальные виды. Наиболее массовой группой животных являются двустворчатые моллюски, составляющие около половины всей биомассы биоценоза (табл. 49).

Таблица 49

Соотношение отдельных групп донных животных в биоценозе *Astarte alaskensis*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Coelenterata	22	6,7	3,6
Nemertini	1	6,1	3,3
Polychaeta	208	28,2	15,1
Sipunculoidea	2	0,5	0,3
Crustacea	256	21,5	11,5
Mollusca	85	89,9	48,4
Bryozoa	30	1,7	0,9
Echinodermata	24	16,0	8,8
Tunicata	5	12,1	6,5
Varia	—	3,0	1,6
Всего	630	185,7	100,0
Онфауна			
сессильный бентос . . .	—	25,1	13,5
вагильный бентос . . .	—	122,8	66,1
Инфауна	—	37,8	20,4

В биоценозе зарегистрировано 108 видов. В действительности их больше. (По-видимому, общее их число составляет не менее 150).

Руководящая форма биоценоза — двустворчатый моллюск *Astarte alaskensis*. Она составляет треть биомассы биоценоза. 25% биомассы приходится на долю характерных I порядка и примерно столько же на долю характерных II порядка и второстепенных I порядка.

Остальные виды биоценоза, за исключением некоторых форм, плохо облавливаемых дночерпателем, но встречающихся в большом количестве в уловах тралов, играют в биоценозе незначительную роль. В общей сложности они составляют менее 1/3 общей биомассы биоценоза (табл. 50).

Большинство видов, входящих в состав биоценоза, принадлежит к числу арктическо-бореальных форм. К этой же группе видов относятся и наиболее массовые формы биоценоза: *Astarte alaskensis*, *Nicomache lumbricalis*, *Astarte borealis*, *Ampelisca macrocephala* и др. В качестве типичной для биоценоза может быть указана ст. 1369 (см. табл. 52).

Состав биоценоза *Astarte alaskensis*
(по дочерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индексы плотности
Руководящие	<i>Astarte (Elliptica) alaskensis</i> Dall.	12	56,2	30,4	100,0	75,0
Характерные I порядка	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	18	10,3	5,6	80,0	28,7
	<i>Astarte borealis</i> Schumacher . .	25	18,8	10,1	40,0	27,0
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	133	7,1	3,8	100,0	27,0
	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	2	10,8	5,8	40,0	20,8
	Всего	178	47,0	25,3	—	103,5
Характерные II порядка	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	14	2,8	1,5	100,0	17,0
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars).	15	3,2	1,7	80,0	16,0
	<i>Astarte montagui</i> (Dillwyn) . .	14	4,0	2,2	60,0	15,5
	<i>Molgula</i> sp.	4	10,5	5,8	20,0	14,5
	<i>Byblis</i> aff. <i>gaimardi</i>	31	1,7	0,9	100,0	13,2
	<i>Leischara</i> sp.	14	3,6	1,9	40,0	12,0
	<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius . .	1	2,8	1,5	40,0	10,0
	<i>Hyas coarctatus alutaceus</i> Brandt	3	4,6	2,4	20,0	9,6
	Всего	96	33,2	17,9	—	107,8
Второстепенные I порядка	<i>Sertularella polyzonias</i> L. . . .	10	3,1	1,6	20,0	7,9
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren . .	14	0,9	0,5	60,0	7,6
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	4	0,9	0,5	60,0	7,6
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	0,5	2,7	1,5	20,0	7,3
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui) . . .	7	0,6	0,3	60,0	6,2
	<i>Travisia kerguelensis intermedia</i> Annenkova	2	0,6	0,3	60,0	6,0
	<i>Boltenia echinata</i> L.	1	1,8	1,0	20,0	6,0
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	3	0,5	0,3	60,0	5,5
	<i>Arcteoeba anticostiensis</i> (McIntosh)	8	0,6	0,3	40,0	4,9
	<i>Ophiopholis aculeata</i> (L.)	2	0,6	0,3	40,0	4,9
	<i>Amphiodia craterodmeta</i> Clark . .	8	0,3	0,16	60,0	4,2
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	3	0,3	0,16	60,0	4,2
		Всего	62,5	12,9	6,9	—
	Остальные виды*	281,5	36,0	19,5	—	—
	Всего	630	185,3	100,0	—	—

* См. приложение.

Экологическая характеристика руководящего вида биоценоза

Экология *Astarte (Elliptica) alaskensis* Dall. (сем. *Astartidae*, *Eulamellibranchia*), руководящего вида биоценоза, не изучена. Особенно мало сведений об экологии *A. alaskensis* имелось до работ э/с «Витязь» (1950—1955). Было известно только (Dall, 1903, 1921; Oldroyd, 1924; La Roque, 1953), что этот вид встречается в южной части Берингова моря (о-в Унимак), в районе островов Шумагина, в Аляскинском

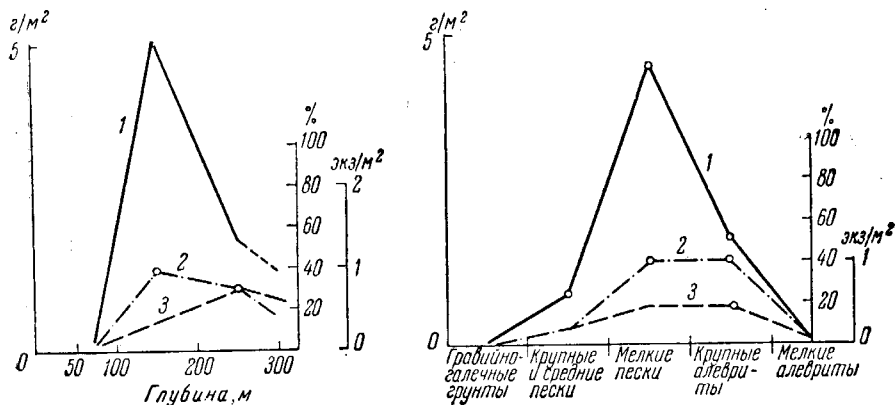


Рис. 19. Распределение *Astarte alaskensis* по глубинам и грунтам
Условные обозначения, как на рис. 18.

заливе, у Пюджет-Саунд и в районе Хершельских островов (Канадский архипелаг). Было также известно, что *A. alaskensis* обитает на глубинах 18—127 м (Dall, 1903). Имелось, кроме того, единственное указание (Dall, 1903) о нахождении этого вида при температуре 39° F (3,9° C). С началом работ э/с «Витязь» сведения о распространении и образе жизни *A. alaskensis* значительно расширились.

A. alaskensis была обнаружена в западной части Берингова моря (ст. 521 и 1595), в Охотском море («Витязь»: ст. 1715, 1741, 1773, 1884, 1903; «Лебедь»: ст. 510), у тихоокеанских берегов Камчатки (ст. 1323, 1330, 1331, 1338, 1348, 1357, 1362, 1368, 1369, 1371, 1373, 1380, 3295, 3302) и с восточной стороны о-ва Парамушир (ст. 1314). В Беринговом море она была встречена на крупном песке и крупном алевроите на глубинах 118 и 194 м при температурах 1,18 и 1,39° C и солености 33,27 и 33,30‰; в Охотском море — на крупных и мелкозернистых песках и крупных алевроитах с примесью гравия и гальки на глубинах 88—184 м. В прикамчатских водах *A. alaskensis* обнаружена на крупных, средних и мелких песках и на крупных алевроитах, на глубинах 94—342 м, в количестве 2—14 экз/м² при биомассе 0,7—113,2 г/м². В мае-июне 1952—1955 гг., когда производились сборы бентоса в указанном районе, на этих глубинах была зафиксирована температура, которая колебалась в пределах —0,07—+1,16° C. В то же время соленость варьировала от 32,96 до 33,42‰, концентрация кислорода — от 5,98 до 8,94 мл/л, или 75—111% насыщения.

A. alaskensis наиболее обильна на мелких песках нижнего отдела сублиторали (рис. 19), где достигает, соответственно, биомассы 113,2 г/м² и плотности 13 экз/м².

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Astarte alaskensis*
для всего биоценоза в целом

Группировки	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индексы плотности
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Astarte (Elliptica) alaskensis</i> Dall.	12	56,6	30,4	75,0
	<i>Astarte borealis</i> Schumacher . . .	25	18,8	10,1	27,0
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	133	7,1	3,8	27,0
	<i>Astarte montagui</i> (Dillwyn) . . .	14	4,0	2,2	15,5
	<i>Byblis</i> типа <i>gaimardi</i>	31	1,7	0,9	13,2
	<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius . . .	1	2,8	1,5	10,0
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	0,5	2,7	1,5	7,3
			216,5	93,7	50,4
фильтраторы «Б»	<i>Molgula</i> sp.	4	10,5	5,8	14,5
	<i>Leishara</i> sp.	14	3,6	1,9	12,0
	<i>Sertularella polyzonias</i> L. . . .	10	3,1	1,6	7,9
	<i>Bollania echnata</i> L.	1	1,8	1,0	6,0
	<i>Ophiophotis acuteata</i> (L.)	2	0,6	0,3	4,9
			31	19,6	10,6
		247,5	113,3	61,1	220,3
Детритоядные собирающие детрит с по- верхности дна	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	14	3,2	1,7	17,0
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren . . .	14	0,9	0,5	7,6
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle chiaje	4	0,9	0,5	7,6
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui)	7	0,6	0,3	6,2
	<i>Amphiodia craterodmeta</i> Clark . .	8	0,3	0,16	4,2
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	3	0,3	0,16	4,2
			50	6,2	3,3
заглатываю- щие грунт целиком	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	18	10,3	5,6	28,7
	<i>Travosia kerguelensis intermedia</i> Annenkova	2	0,6	0,3	6,0
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	3	0,5	0,3	5,5
			23	11,4	6,2
		73	17,6	9,5	87,0
Плотовые (хищники и трупоеды)	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	2	10,8	5,8	20,8
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	14	2,8	1,5	17,0
	<i>Hyas coarctatus alutaceus</i> Brandt	3	4,6	2,4	9,6
	<i>Arctoebea anticostiensis</i> (McIntosh)	8	0,6	0,3	4,9
			27	18,8	17,9
	Остальные виды	281,5	36,0	19,5	—
Всего . . .	—	630,0	185,7	100,0	—

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Astarte alaskensis* на ст. 1369

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Astarte (Elliptica) alaskensis</i> Dall	24	106,7	51,3
	<i>Astarte montagui</i> (Dillwyn) . .	28	13,8	6,6
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	198	9,6	4,6
	<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius . . .	4	8,1	3,9
	<i>Byblis</i> sp.	12	0,5	0,2
		266	138,7	66,6
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	20	5,9	2,6
	<i>Amphiodia craterodmeta</i> Clark . .	28	1,0	0,5
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui) . . .	10	0,5	0,3
	<i>Terebellides stroemi</i> Sars. . . .	4	0,3	>0,1
	<i>Terebellidae</i>	2	0,1	<0,1
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	4	0,3	>0,1
		68	8,1	3,7
заглатывающие грунт целиком	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	20	12,0	5,8
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	8	1,2	0,6
	<i>Sternaspis scuttata</i> (Ranzani) . .	6	0,9	0,4
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	8	0,5	0,2
	<i>Capitellidae</i>	—	0,1	<0,1
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	4	0,1	<0,1
		46	14,8	7,1
		114	22,9	10,8
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	2	17,4	8,3
	Nemertini	2	9,4	4,5
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	14	4,2	2,0
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	24	1,8	0,9
	<i>Arcteozea anticostiensis</i> (McIntosh)	22	1,2	0,6
	Actiniaria	2	0,2	<0,1
	<i>Glycinde armigera</i> Moore	6	0,1	<0,1
		72	34,3	16,4
Прочие	<i>Idantirsus armatus</i> Kinberg . . .	14	4,3	2,0
	<i>Polychaeta varia</i>	10	0,6	0,3
	Amphipoda	98	6,8	3,2
	Cumacea	76	1,0	0,7
		198	12,7	6,2
Всего		650	208,6	100,0

Поскольку наиболее типичным местообитанием для *A. alaskensis* является нижний отдел сублиторали, где сезонные изменения гидрологического режима сравнительно невелики, то, по-видимому, следует считать, что наиболее часто встречающимися и удерживающимися в течение большей части года в местах обитания *A. alaskensis* температуры являются невысокие (не более 1—1,5°) положительные температуры и соленость 33,0—33,5‰.

Все изложенное выше дает основание считать, что *A. alaskensis* ведет себя (во всяком случае в районе наших исследований) как преимущественно нижнесублиторальная стенотермная, стеногалинная и стенооксибионтная (оксифильная) форма, предпочитающая мелкопесчанистые грунты, приуроченность к которым связана с характером ее питания как сестонофага-фильтратора.

Пищевые группировки биоценоза

Население биоценоза характеризуется преобладанием группы сестоноядных животных-фильтраторов (табл. 51). Эта группа видов, представленная *Astarte alaskensis*, *Astarte borealis*, *Ampelisca macrocephala*, *Astarte montagui*, *Byblis* типа *giamardi*, *Cardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Molgula* sp., *Leischara* sp., *Sertularella polyzonias*, *Boltenia echinata* и некоторыми другими формами из группы редких видов биоценоза, неоднородна и в свою очередь подразделяется на животных, питающихся органическим сестоном из тонкого придонного слоя воды (первые 7 видов), и животных, отфильтровывающих сестон из более высокого и более мощного слоя воды (последние 4 формы). Из этих двух подгрупп сестонофагов преобладает первая подгруппа. Она же является доминирующей пищевой группировкой биоценоза (табл. 51, 52). Наличие в биоценозе сестонофагов-фильтраторов второй подгруппы, являющихся прикрепленными животными, обусловлено наличием в районах распространения биоценоза участков каменистых грунтов, с которыми обычно связаны эти представители эпифауны. Их присутствие в биоценозе указывает на высокую динамику вод, а следовательно, и обильное снабжение придонных горизонтов органической взвесью, обуславливающее развитие фауны сестонофагов.

Биоценоз *MACOMA CALCAREA*

Распространение и условия обитания

Биоценоз широко распространен в сублиторали арктической и северо-бореальной областей Северного полушария.

У берегов восточной Камчатки встречается в Камчатском заливе, северной части Кроноцкого залива и в центральной части Авачинской губы (рис. 16).

В Камчатском и Кроноцком заливах распространен на глубинах от 85—100 до 200—250 м, в Авачинской губе на глубине 20—25 м.

На биоценоз приходятся станции 1339, 1367, 1374, 1379, 1381, 1383, 3285, 3307, 3308, 3313, 3314, 3317 э/с «Витязь».

Так же как и предыдущие биоценозы, биоценоз *Macoma calcarea* находится под влиянием вод Камчатского течения, придонные горизонты которого на глубинах распространения биоценоза имеют в весеннее время температуру —0,57—+1,18°, соленость 32,60—33,45‰ и концентрацию кислорода 6,19—8,13 мл/л, или 79—100% насыщения.

В местах обитания биоценоза преобладают мелкопесчанистые и крупноалевритовые грунты, содержащие, согласно Романкевичу (1958), 0,25—0,50% $C_{орг}$ (см. рис. 2, 3).

Состав биоценоза

В биоценозе доминируют типично морские преимущественно сублиторальные виды, представленные главным образом двустворчатыми моллюсками и полихетами. Большую часть биомассы биоценоза образуют представители инфауны (табл. 53).

Таблица 53

Соотношение отдельных групп донных животных в биоценозе *Macoma calcarea*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Spongia	2	0,6	0,6
Coelenterata	8	0,5	0,5
Nemertini	4	0,4	0,4
Polychaeta	250	25,2	23,6
Sipunculoidea	4	0,7	0,6
Crustacea	413	6,6	6,1
Mollusca	111	67,4	63,3
Bryozoa	—	0,5	0,5
Echinodermata	39	4,0	3,7
<i>Varia</i>	2	0,8	0,7
Всего	833	106,7	100,0
Онфауна			
сессильный бентос	—	3,0	2,8
вагильный бентос	—	24,5	23,0
Инфауна	—	79,2	74,2

В биоценозе зарегистрировано 100 видов. В действительности их по-видимому, не менее 150. Руководящая форма — *Macoma calcarea* — обычная в северных и дальневосточных морях мелководная (сублиторальная) форма, которая резко доминирует в биоценозе и составляет половину биомассы. На остальные 22 вида из ядра биоценоза приходится около 25% биомассы (табл. 54).

В составе биоценоза весьма существенную роль играют также крабы *Chionoecetes opilio*, креветки *Pandalus goniurus*, *Sclerocrangon communis*, раки-отшельники *Pagurus pubescens*, брюхоногие моллюски *Buccinum* sp., *Neptunea eulimata*, *N. satura beringiana*, *N. lirata*, *Plicifusus kröyeri*, ежи *Strongylocentrotus* sp., офиуры *Gorgonocephalus* sp., некоторые звезды и другие животные, встречающиеся нередко в огромном количестве в уловах тралов (см. Приложение).

Виды, образующие биоценоз *Macoma calcarea*, представлены преимущественно арктическо-бореальными формами, широко распространенными в наших северных морях и в Северной Атлантике. К их числу относятся и все наиболее массовые (руководящие и характерные) формы. Так, *Macoma calcarea*, *Cardium ciliatum*, *Maldane sarsi*, *Nephtys ciliata*, *Scoloplos armiger* и ряд других видов входят, как известно, в качестве руководящих и характерных форм в состав сообществ Балтийского моря (Зенкевич, 1951), датских вод (Петерсен, 1914, 1915), прибрежных районов Исландии (Spärck, 1929), восточноренладского побережья (Spärck, 1933, Thorson, 1933, 1934), Баренцева (Дерюгин, 1915; Зенкевич, 1927; 1930; Идельсон, 1930; Броцкая и Зенкевич, 1932,

Состав биоценоза *Macoma calcarea*
(по дночерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индексы плотности
Руко- водя- щие	<i>Macoma calcarea</i> (Chemnitz) . .	34	54,2	50,7	100,0	73,5
Характерные I порядка	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	26	4,7	4,4	75,0	18,8
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	100	3,6	3,4	58,5	14,5
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	9	4,0	3,7	50,0	14,3
	<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius . . .	1	4,1	3,8	41,7	13,0
	Всего	136	16,4	15,3	—	60,6
Характерные II порядка	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui) . . .	12	1,0	0,9	75,0	8,6
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	36	0,7	0,7	83,5	7,4
	<i>Sternaspis scuttata</i> (Ranzani) . .	4	0,8	0,7	50,0	6,4
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	7	0,4	0,4	50,0	5,7
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	5	0,6	0,6	50,0	5,6
	<i>Maldane sarsi</i> Malmgren	14	1,2	1,1	25,0	5,4
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	4	0,7	0,7	41,7	5,4
	<i>Leda</i> sp.	4	0,6	0,6	41,7	5,0
	Всего	86	6,0	5,7	—	49,5
	Второстепенные I порядка	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	2,5	0,7	0,7	33,3
<i>Terebellides stroemi</i> Sars.		2	0,4	0,4	41,7	4,3
<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren . . .		20	0,2	0,2	50,0	3,1
<i>Axiiothella catenata</i> (Malmgren)		2	0,4	0,4	25,0	3,1
<i>Thyasira gouldi</i> Philippi		12	0,2	0,2	33,3	2,5
<i>Astarte montagui</i> (Dillwyn) . . .		2	0,9	0,8	8,3	2,3
<i>Pectinaria (Cistenides) hyperborea</i> (Malmgren)		5,5	0,2	0,2	25,0	2,0
<i>Phyllodoce (Anaitides) groenlandica</i> Oersted		1	0,1	0,1	33,3	1,8
<i>Amphicteis gunneri</i> var. <i>japonica</i> McIntosh.		1	0,2	0,2	16,3	1,8
<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke . .		2	0,1	0,1	25,0	1,6
Всего		50	3,4	3,3	—	27,0
Остальные виды *		527	26,7	25,0	—	—
Всего		833	106,7	100,0	—	—

* См. приложение.

1939; Лейбсон, 1939), Белого (Дерюгин, 1928), Карского (Филатова, и Зенкевич, 1957) и Чукотского (Ушаков, 1952; Филатова, 1957) морей, а также холодноводных (Анадырского и Пенжинского) заливов Берингова и Охотского морей (Виноградова, 1954). В нижней сублиторали Тихоокеанского побережья Восточной Камчатки, где в летнее время удерживаются сравнительно низкие (близкие к нулю) температуры придонных вод, эти виды, по-видимому, находят для себя относительно благоприятные условия обитания.

В качестве типичной для биоценоза приводится станция 1379 (табл. 56).

Экологическая характеристика руководящего вида биоценоза

Руководящий вид биоценоза — *Macoma calcarea* (Chemnitz) из сем. *Tellinidae* (отр. Eulamellibranchiata) принадлежит, как сказано выше, к числу арктическо-бореальных видов, широко распространенных в Северном полушарии (Дерюгин, 1915; Dall, 1921; Oldroyd, 1924; La Rocque, 1953; Филатова, 1938, 1957). Встречается в Северной Атлантике, во всех наших северных и дальневосточных морях, у тихоокеанского побережья Северной Америки, спускаясь на юг до берегов Франции и Флориды в Атлантическом океане и до Японии и Британской Колумбии — в Тихом океане (рис. 20). Нередко образует массовые скопления, входя в качестве руководящего или характерного вида в сообщества указанных выше районов. По характеру своего распределения *Macoma calcarea* является преимущественно сублиторальной формой, обитающей на песчаных, илесто-песчаных и илистых грунтах при отрицательных и невысоких положительных температурах. Кроме того, она встречается также и на литорали.

M. calcarea, образующая биоценоз в Сасмё Бельт и Дрёбек (Sasmø Belt u. Drøbek) и в некоторых других районах датских вод, встречается на песчаных и илесто-песчаных грунтах, на глубинах 20—74 м (Петерсен, 1914, 1915). В Дрёбек биоценоз *Macoma calcarea*, по Петерсену (1915), обитает при температурах, достигающих в летнее время 5,5—7,3° С. В Балтийском море этот биоценоз, по данным Зенкевича (1947), встречается в Борнхольмской и Арконской впадинах, характеризующихся на глубинах более 50 м, где распространена *Macoma calcarea*, мало меняющимися в течение года положительными температурами 3—5° С и колебаниями солёности и кислорода от 14,87 до 18,93‰ и от 0,7 до 80,0% насыщения. У берегов Исландии и Фарерских островов «сообщество» (биоценоз) *Macoma calcarea* отмечается Сперком (Spärk, 1929) для глинистых грунтов с глубин 8—30 м. У восточных берегов Гренландии этот биоценоз отмечен примерно на тех же грунтах и на глубинах 3—45 м, где в летнее время удерживаются невысокие положительные температуры (Thorson, 1933; Spärk, 1933, 1936).

В Кольском заливе *Macoma* встречается на песках, илистых песках и илах на глубинах от 0 до 175 сажен (402,5 м), с преобладанием на глубинах 10—30 сажен (23—70 м) (Дерюгин, 1915). В Баренцевом море она обитает на песках, илистых песках и песчаных грунтах сублиторали, входя в число руководящих видов в группе восточных и юго-восточных комплексов (Броцкая и Зенкевич, 1939).

По Зенкевичу и Броцкой (1937) наиболее высокую биомассу и плотность поселений *Macoma* образует в Баренцевом море при отрицательных температурах —1, —2°, но в то же время дает второй пик биомассы при положительных температурах около 3° С. Названные авторы объясняют это наличием двух рас баренцевоморской *Macoma cal-*

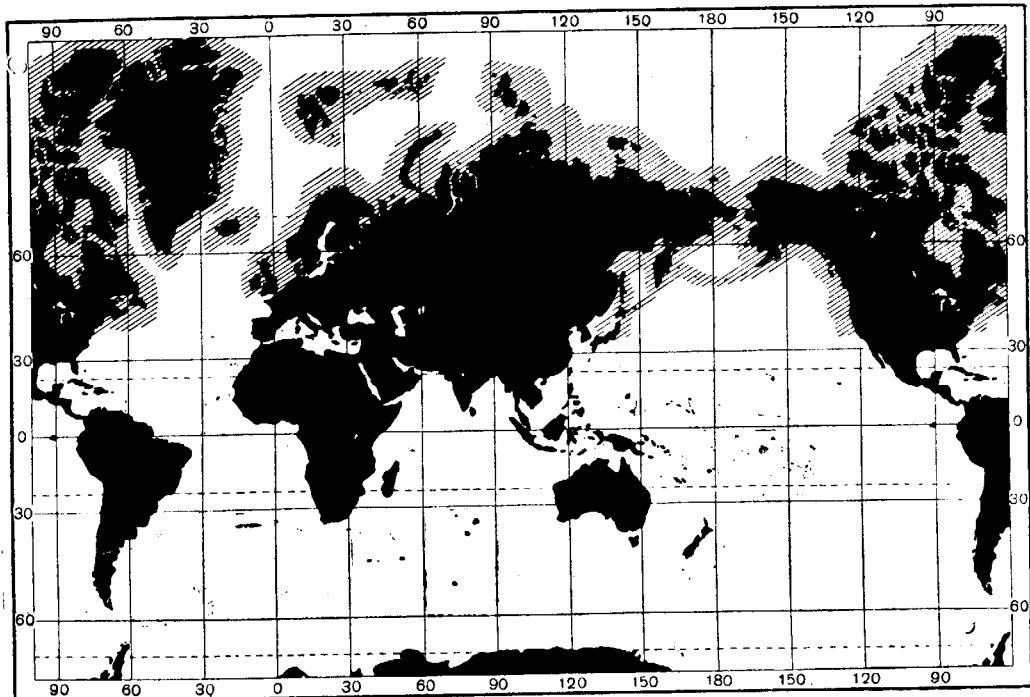


Рис. 20. Ареал *Macoma calcarea*

care. П. В. Ушаков (1952) отмечает *Macoma calcarea* в числе массовых видов среди населения илесто-глинистых грунтов западного и юго-восточного районов Чукотского моря на глубинах 25—60 м.

В наших дальневосточных морях *Macoma calcarea* известна из района Берингова пролива и западной части Берингова моря с глубин до 150 м с песчанистыми и илесто-песчанистыми грунтами (Дерюгин и Иванов, 1937), из центральных холодноводных районов Анадырского и Пенжинского заливов с илесто-песчанистыми грунтами, где она образует биоценоз совместно с офиурой *Ophiura sarsi* (Виноградова, 1954) из восточной части Берингова моря, где *Macoma calcarea* также входит в число руководящих видов (Нейман, 1962). Известна *M. calcarea* и из сублиторали северной части Охотского моря (Ушаков, 1953; Савилов, 1957, 1961) и западно-камчатского шельфа, где обычно (особенно в северной части Охотского моря) удерживаются отрицательные температуры в придонных горизонтах в течение большей части года.

В районе наших исследований *M. calcarea* встречается на гравийно-галечных, крупных, средних и мелкозернистых песчанистых, а также на крупных и мелкоалевритовых грунтах материковой и островной отмели (от 20—25 до 200—220 м), при температурах $-0,57$ — $+1,18^{\circ}$ и солености 32,11—33,96‰. Наибольшие средняя биомасса, плотность поселений и частота встречаемости ее наблюдаются на глубинах 100—200 м (рис. 21). Здесь же встречается и ее максимальная биомасса (402 г/м²). Это свидетельствует о том, что нижний отдел сублиторали является наиболее благоприятным районом Восточной Камчатки и Северных Курильских островов для обитания *M. calcarea* как в отношении гидрологического режима, так и в отношении обеспеченности пищей.

Подходящие, хотя и менее благоприятные условия обитания, *M. calcarea* встречает также в самой мелководной (прибрежной) зоне 0—

50 м, о чем свидетельствует второй подъем биомассы и плотности, приходящийся на эти глубины (см. рис. 21). Что касается малого процента частоты встречаемости этой формы на глубинах 0—50 м, то он объясняется преобладанием на этих глубинах жестких (каменистых, гравийно-галечных и песчаных с примесью гравийного и галечного материала) грунтов, на которых этот моллюск обычно отсутствует.

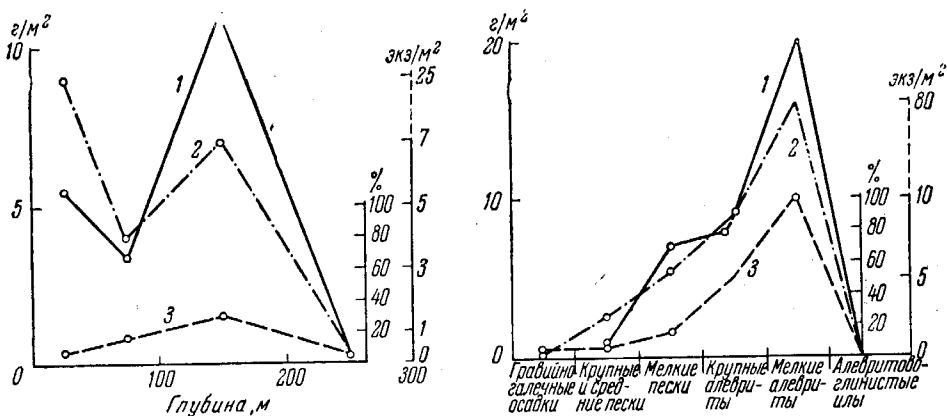


Рис. 21. Распределение *Macoma calcaria* по глубинам и грунтам
Условные обозначения как на рис. 18

В тех же районах указанной мелководной зоны (как например, в Авачинской губе), где получают распространение мягкие (мелкопесчаные и, в особенности, богатые органическим детритом, алевритовые) осадки, которые *Macoma calcaria* как инфаунная и детритоядная собирающая форма предпочитает всем остальным грунтам (рис. 21), она также довольно обильна, достигая 140 г/м² и 700 экз/м² (ст. 1339).

Все сказанное выше позволяет сделать вывод, что *M. calcaria* является преимущественно сублиторальным, эвритермным, эвригалинным видом, предпочитающим низкие температуры и мягкие алевритовые (или илистые) грунты.

Пищевые группировки биоценоза

Основную пищевую группировку в биоценозе *Macoma calcaria* составляют детритоядные животные, собирающие детрит с поверхности дна при помощи специальных органов, приспособленных для обшаривания окружающего пространства и захвата находящихся в нем пищевых частиц. Эти виды, представленные *Macoma calcaria*, *Nucula tenuis*, *Laonice cirrata*, *Terebellides stroëmi* и другими, образуют более половины всей биомассы биоценоза, в то время как на долю всех прочих группировок приходится меньшая часть биомассы (табл. 55).

Такое соотношение пищевых группировок донных животных сохраняется на всех станциях биоценоза, с небольшими отклонениями в сторону большего или меньшего развития группы детритоядных собирающих организмов. В качестве примера можно рассмотреть состав фауны на ст. 1379, где подавляющую часть биомассы (более 90%) образуют детритоядные собирающие формы (*Macoma calcaria*, *Leda* sp., *Amphicteis gunneri* var. *japonica* и др.) (табл. 56).

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Macoma calcarea*
(для всего биоценоза в целом)

Группировки	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индексы плотности	
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	100	3,6	3,4	14,5	
	<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius . . .	1	4,1	3,8	13,0	
	<i>Thyasira gouldi</i> Phipps	12	0,2	0,2	2,5	
	<i>Astarte montagui</i> (Dillwyn)	2	0,9	0,8	2,3	
			115	8,8	8,2	32,3
Детритоядные собирающие с поверхности дна	<i>Macoma calcarea</i> (Chemnitz) . . .	34	54,2	50,7	73,5	
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui)	12	1,0	0,9	8,6	
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	2,5	0,7	0,7	4,5	
	<i>Terebellides stroemi</i> Sars	2	0,4	0,4	4,3	
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren	20	0,2	0,2	3,1	
	<i>Leda</i> sp.	4	0,6	0,6	5,0	
	<i>Pectinaria (Cistenides) hyperborea</i> (Malmgren)	5,5	0,2	0,2	2,0	
	<i>Amphicteis gunneri</i> var. <i>japonica</i> McIntosh.	1	0,2	0,2	1,8	
			81	57,5	53,9	102,8
	заглатывающие целиком грунт	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	9	4,0	3,7	14,3
<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)		36	0,7	0,7	7,4	
<i>Sternaspis scuttata</i> (Ranzani) . . .		4	0,8	0,7	6,4	
<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren		7	0,4	0,4	5,7	
<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje		5	0,6	0,6	5,6	
<i>Maldane sarsi</i> Malmgren.		14	1,2	1,1	5,4	
<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke		4	0,7	0,7	5,4	
<i>Axiiothella catenata</i> (Malmgren)		2	0,4	0,4	3,1	
<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke. . . .		2	0,1	0,1	1,6	
			83	8,9	8,4	54,9
			164	66,4	62,3	157,7
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	26	4,7	4,4	18,8	
	<i>Phyllodoce (Anaitides) groenlandica</i> Oersted.	1	0,1	0,1	1,8	
		27	4,8	4,5	20,6	
	Остальные виды	527	26,7	25,0	—	
Всего		833	106,7	100,0	—	

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Macoma calcarea* на ст. 1379

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А» фильтраторы «Б»	<i>Byblis</i> sp.	2	0,2	<0,1
	<i>Crammaria</i> sp.	2	0,1	<0,1
	<i>Sabellidae</i>	4	1,3	0,3
		8	1,6	0,4
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Macoma calcarea</i> (Chemnitz) . .	136	402,0	93,1
	<i>Leda</i> sp.	8	4,5	1,0
	<i>Amphiteis günneri</i> var. <i>japonica</i> McIntosh	4	1,8	0,4
	<i>Amphiodia craterodmeta</i> Clark . .	28	0,4	0,1
		176	408,7	94,6
заглатывающие грунт целиком	<i>Sternaspis scuttata</i> (Ranzani) . .	14	4,9	1,1
	<i>Maldane sarsi</i> Malmgren	20	2,7	0,6
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	14	2,6	0,6
	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren) .	16	1,7	0,4
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	6	1,1	0,3
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	12	0,4	
	<i>Capitellidae</i>	4	0,1	
		86	13,5	3,1
	262	422,2	97,7	
Плотовые (хищники и трупоеды)	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	60	6,6	1,5
	<i>Arcteoeba anticostiensis</i> (McIntosh)	10	0,7	0,2
	<i>Pholoe minuta</i> Fabricius	80	0,5	0,1
	Nemertini	—	0,1	
		150	7,9	1,8
Прочие	Polychaeta	4	<0,1	
	<i>Solariella</i> sp.	6	0,3	
		10	0,3	
Всего	—	430	432,0	100,0

Нетрудно заметить, что биоценоз *Macoma calcarea* по соотношению пищевых группировок сильно отличается от рассмотренных ранее биоценозов (*Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea*; *Echinarachnius parma*; *Astarte rollandi* и *Astarte alaskensis*), в которых наибольшего развития достигают сестоноядные организмы. Это свидетельствует о том, что в районах распространения биоценоза *Macoma calcarea* условия обитания и прежде всего характер распре-

деления пищевого материала значительно отличаются от характера распределения его в районах обитания упомянутых биоценозов, в которых вследствие достаточно интенсивной динамики вод пищевой материал находится в основном во взвешенном состоянии. Напротив, в местах обитания биоценоза *Macoma calcaria* большая часть пищевого материала отлагается, по-видимому, на поверхности дна, что подтверждается также не только преобладанием в названном биоценозе детритоядных собирающих животных, но и возрастанием в нем роли детритоядных форм, безвыборочно заглатывающих грунт. Последнее возможно лишь при условии повышения кормности грунта, что, в свою очередь, вызывается увеличением количества органического вещества, поступающего в осадки.

Биоценоз *CARDIUM CILIATUM*

Распространение и условия обитания

Как и биоценоз *Macoma calcaria*, принадлежит к числу сублиторальных биоценозов, встречающихся в наших северных морях и в Северной Атлантике. В прикамчатских водах биоценоз *C. ciliatum* распространен в нижней сублиторали к югу от Авачинского залива (рис. 16). Отдельные пятна биоценоза встречаются также в южной части Кроноцкого залива. На биоценоз приходятся станции 1320, 1332, 2798, 3127, 3278, 3280, расположенные на глубинах 100—150 м на песчаных и крупно-алевритовых грунтах, содержащих 0,20—0,50% C_{org} (см. рис. 2, 3). Температурный, солевой и кислородный режимы вод в районе распространения биоценоза *Cardium ciliatum* сходны с таковыми в районах распространения биоценоза *Macoma calcaria*.

Состав биоценоза

Основными группами в фауне биоценоза являются двустворчатые моллюски и полихеты, составляющие вместе около 90% биомассы биоценоза (табл. 57). В этом отношении биоценоз *Cardium ciliatum* очень

Таблица 57

Соотношение отдельных групп донных животных в биоценозе *Cardium ciliatum*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Coelenterata	6	1,9	1,7
Nemertini	1	2,8	2,5
Polychaeta	216	40,7	36,6
Sipunculoidea	1	0,1	0,1
Crustacea	197	5,4	4,9
Mollusca	38	58,1	52,3
Echinodermata	20	0,7	0,6
Varia	—	1,4	1,3
Всего	479	111,1	100,0
Онфауна			
сессильный бентос	—	3,2	8,7
вагильный бентос	—	73,0	63,5
Инфауна	—	34,9	27,8

Видовой состав биоценоза *Cardium ciliatum*
(по дочерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индекс плотности
Руководящие	<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius . . .	3	41,3	37,2	83,5	58,6
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	28	13,7	12,3	83,5	33,8
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	27	4,7	4,9	100,0	21,3
	Всего	58	59,7	54,4	—	113,7
Характерные I порядка	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	43	2,8	2,5	83,5	15,3
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	1	7,6	6,8	16,7	11,2
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui) . . .	6	2,3	2,1	50,0	10,7
	<i>Macoma calcarea</i> (Chemnitz) . .	3	1,9	1,7	50,0	9,7
	<i>Yoldia myalis</i> Counthouy . . .	2	2,0	1,8	33,3	8,2
Всего	55	16,6	14,9	—	55,1	
Характерные II порядка	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould) . . .	2	0,9	0,8	50,0	6,7
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	24	0,5	0,4	83,5	6,4
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	3	0,6	0,5	66,7	6,3
	<i>Leda</i> типа <i>pernula</i>	2	2,3	2,1	16,7	6,2
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren . . .	6	0,6	0,5	50,0	5,5
	<i>Yoldia scissurata</i> Dall.	1	1,5	1,3	16,7	5,0
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	3	0,6	0,5	33,3	4,4
	<i>Anonyx nugax</i> (Phipps)	43	0,5	0,4	33,3	3,9
	<i>Macoma</i> типа <i>moesta</i>	1	0,9	0,8	16,7	3,8
	<i>Terebellides stroëmi</i> Sars.	3	0,4	0,4	33,3	3,6
	<i>Praxillella pratermissa</i> Malmgren.	2	0,2	0,2	50,0	3,1
	<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke. . .	4	0,3	0,3	33,3	3,1
Всего	94	9,3	8,2	—	58,0	
Второстепенные I порядка	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	3	0,3	0,3	16,7	2,2
	<i>Onuphis (Nothria) conchylega</i> Sars.	1	0,1	0,1	33,3	1,8
	<i>Aricia norvegica</i> Sars.	1	0,2	0,2	16,7	1,8
	<i>Arcteoeba spinelitrис</i> Uschakov.	3	0,2	0,2	16,7	1,8
	<i>Parahalasindra crassini</i> (Annenkova)	1	0,2	0,2	16,7	1,8
	<i>Astarte montagui</i> (Dillwin) . . .	0,5	0,1	0,1	16,7	1,3
	<i>Arcteoeba anticostiensis</i> Uschakov	2	0,1	0,1	16,7	1,3
	<i>Glycinde armigera</i> Moore	2	0,1	0,1	16,7	1,3
	<i>Maldane sarsi</i> Malmgren	3	0,1	0,1	16,7	1,2
Всего	16,5	1,4	1,4	—	14,5	
Остальные виды*	255,5	24,1	21,1	—	—	
Всего	479	111,1	100,0	—	—	

* См. приложение.

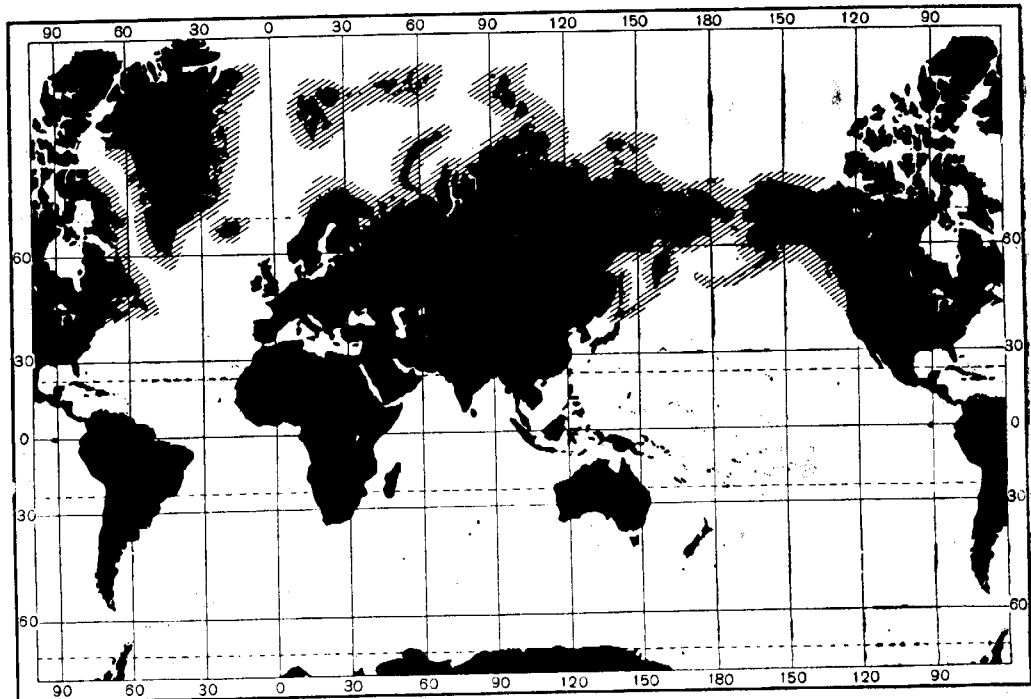


Рис. 22. Ареал *Cardium ciliatum*.

Условные обозначения как на рис. 18

сходен с биоценозом *Macoma calcarea*. Общее число видов в биоценозе достигает, по-видимому, не менее 100.

Руководящие формы: *Cardium ciliatum*, *Nicomache lumbricalis*, *Nephtys ciliata* образуют более половины биомассы биоценоза; характерные I и II порядка немногим более 20%.

Большинство видов, составляющих основное ядро биоценоза (табл. 58), принадлежит к числу арктическо-бореальных форм, широко распространенных, как уже отмечалось, в Арктике и входящих в качестве руководящих и характерных видов в сообщества указанных районов.

В качестве типичных для биоценоза приводятся станции 1320 и 3280 (табл. 60 и 61).

Экологическая характеристика руководящего вида биоценоза

Cardium (Cerastoderma) ciliatum O. Fabricius из сем. *Cardiidae* (отр. Eulamellibranchiata), являющийся руководящим видом биоценоза, принадлежит к числу видов, широко распространенных в арктических и бореальных районах. Он встречается в Баренцевом, Белом, Карском, Восточно-Сибирском, Чукотском, Беринговом и Охотском морях и в море Лаптевых, а также у берегов Японии и Северной Америки, где доходит на юг до мыса Код по атлантическому побережью и до Сан-Диего по Тихоокеанскому побережью (рис. 22).

В отношении зоогеографической природы *C. ciliatum* в литературе существуют различные точки зрения.

К. М. Дерюгин (1915) относил его к числу преимущественно высокоарктических циркумполярных видов. Примерно того же мнения при-

держивается и З. А. Филатова (1948), считающая *C. ciliatum* арктическим циркумполярным видом.

Иную точку зрения, опираясь на большой фактический материал, высказывает Г. П. Горбунов (1952), который считает мнение о циркумполярном распространении *C. ciliatum* необоснованным, так как нет точных указаний о нахождении этого вида в море Лаптевых и так как он еще ни разу не был обнаружен в Восточно-Сибирском море. «В сущности говоря,— отмечает Горбунов (стр. 251),— в настоящей высокой Арктике этот вид как бы отсутствует и вместе с тем он спускается на юг в Атлантическом океане до мыса Код и Восточного Финмаркена (по Йенсену, 1912, и др.), а в Тихом океане до Северной Японии и Пюджет Саунд (Dall, 1921), что не соответствует понятию высокоарктического вида. Полагаем, что правильнее будет считать *Cardium ciliatum* видом нижнеарктическим».

Впоследствии эта точка зрения Горбунова не подтвердилась, так как в своей более поздней работе З. А. Филатова (19576) указывает на то, что *C. ciliatum* встречается не только в нижнеарктической подобласти северных морей, но и является обычным видом в Беломорско-Печорском, Баренцевоморско-Карско-Новосибирском и Восточно-Сибирско-Чукотском районах Сибирско-Беломорской сублиторальной морской провинции высокоарктической сублиторальной подобласти.

Эти данные Филатовой подтверждают выводы Дерюгина о циркумполярном распространении *C. ciliatum* в арктическом бассейне. Однако с мнением последнего автора в отношении того, что *C. ciliatum* является арктическим, и тем более высокоарктическим видом согласиться трудно, поскольку этот вид встречается (нередко в большом количестве) в районах, характеризующихся ярко выраженным бореальным климатом (Япония, Британская Колумбия и др.). В силу тех же причин нельзя согласиться и с мнением Горбунова о принадлежности *C. ciliatum* к нижнеарктическим видам.

Наиболее правильной следует признать точку зрения П. В. Ушакова (1953), причисляющего *C. ciliatum* к арктическо-бореальным видам. В пользу правильности такого вывода говорит установленный Зенкевичем и Броцкой (1937) факт обитания *C. ciliatum* в Баренцевом море, где он является руководящим видом в комплексах восточных и юго-восточных районов малых глубин как при отрицательных ($-1, -2^\circ$), так и при положительных ($5-7^\circ$) температурах, причем в тепловодной части ареала он образует второй четко выраженный подъем численности. При аналогичных температурных условиях (от $-1,7$ до $+4,8^\circ$) *C. ciliatum* обитает и в Охотском море (Ушаков, 1953).

Во всех районах своего ареала *C. ciliatum* преимущественно придерживается мелководной зоны (различных горизонтов сублиторали), поселяясь на илистых, илисто-песчанистых и песчанистых грунтах (Дерюгин, 1915, 1928; Зенкевич и Броцкая, 1937; Дерюгин и Иванов, 1937; Броцкая и Зенкевич, 1939; Ушаков, 1953; Филатова, 1948, 19576 и др.). В Баренцевом море, например, наибольшие биомасса, плотность поселений и частота встречаемости *C. ciliatum* приходятся, по Зенкевичу и Броцкой (1937), на глубины верхнего отдела сублиторали (0—100 м). К той же зоне глубин *C. ciliatum* приурочен, по-видимому, и в остальных северных морях (Филатова, 19576).

Несколько иной характер распределения *C. ciliatum* по глубинам наблюдается в районе наших исследований (у берегов Восточной Камчатки и Северных Курильских островов). Здесь *Cardium ciliatum* встречается на глубинах 40—445 м в количестве 1—16 экз/м² (0,3—115,0 г/м²). Максимальные и наиболее высокие средние биомасса и плотность поселений, а также наиболее высокая частота встречаемости *C. ciliatum* приходятся здесь на глубины 100—200 м (рис. 23), т. е. на

нижний отдел сублиторали, где, как мы уже неоднократно отмечали, в отличие от верхней сублиторали, сезонные колебания температуры и солености сравнительно невелики, и в течение большей части года удерживаются невысокие (нередко близкие к нулю) положительные температуры и соленость 33,0—33,5‰. По-видимому, именно это обстоятельство обуславливает приуроченность *C. ciliatum* в основном к нижнему отделу сублиторали восточнокамчатской и северокурильской прибрежной зоны.

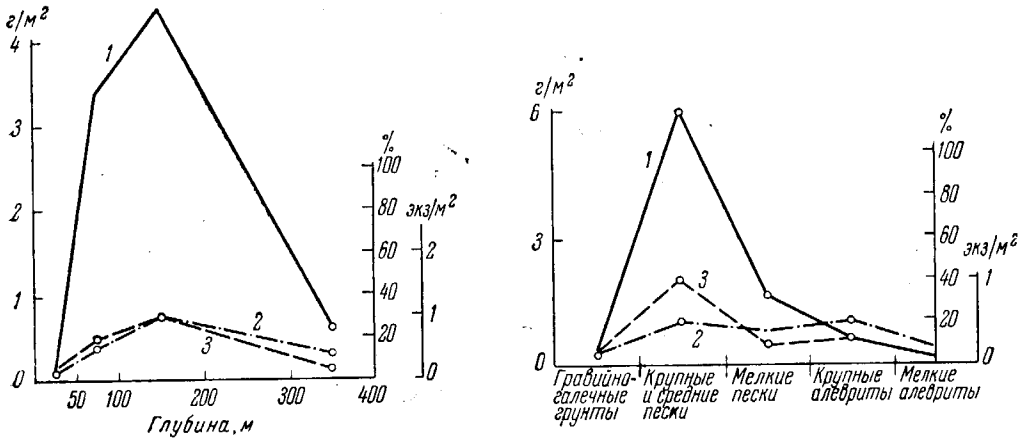


Рис. 23. Распределение *Cardium ciliatum* по глубинам и грунтам
Условные обозначения как на рис. 18

В рассматриваемом районе *C. ciliatum* встречается на различных грунтах, начиная от гравийно-галечных и кончая мелкоалевритовыми. Однако его наибольшее обилие наблюдается на среднезернистых песках (рис. 23), что может быть объяснено характером питания *C. ciliatum*, являющегося сестонофагом-фильтратором (Турпаева, 1953). На этих сравнительно жестких грунтах, распространенных в местах высокой подвижности вод, *C. ciliatum*, по-видимому, находит для себя наиболее благоприятные условия питания, получая здесь наибольшее количество пищи в виде органического сестона, проносимого течениями над дном, который он улавливает путем фильтрации.

Таким образом, *Cardium ciliatum*, являющийся в целом сублиторальным эвритермным, стеногалинным и эвриэдафичным видом, в районе наших исследований ведет себя как преимущественно нижнесублиторальный стеногалинный вид, обитающий, как правило, при низких положительных температурах и тесно связанный преимущественно с крупнозернистыми и среднезернистыми песками.

Пищевые группировки биоценоза

Доминирующей пищевой группировкой в биоценозе являются сестонядные животные, питающиеся органической взвесью, которую они отфильтровывают из тонкого придонного слоя воды. Наряду с *Cardium ciliatum* к ним относятся двусторчатые моллюски *Serripes groenlandicus*, *Liocyma fluctuosa*, *Astarte montagui*, амфиподы *Ampelisca macrocephala* и некоторые другие формы из группы редких видов. В общей сложности эта группа видов составляет около половины всей биомассы биоценоза, вторую половину которой составляют остальные группировки биоценоза. Из них наибольшее значение в биоценозе (14% от общей био-

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Cardium ciliatum*
(в целом для всего биоценоза)

Группировки	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индекс плотности
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius . . .	3	41,3	37,2	58,6
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	43	2,8	2,5	15,3
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	1	7,6	6,8	11,2
	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould) . . .	2	0,9	0,8	6,7
	<i>Astarte montagui</i> (Dillwin) . . .	0,5	0,1	0,1	1,3
		49,5	52,7	47,4	93,1
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui) . . .	6	2,3	2,1	10,7
	<i>Macoma calcarea</i> (Chemnitz) . .	3	1,9	1,7	9,7
	<i>Yoldia myalis</i> Couthouy . . .	2	2,0	1,8	8,2
	<i>Leda</i> типа <i>pernula</i>	2	2,3	2,1	6,2
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren . . .	6	0,6	0,5	5,5
	<i>Yoldia scissurata</i> Dall.	1	1,5	1,3	5,0
	<i>Laonica cirrata</i> (Sars)	3	0,6	0,5	4,4
	<i>Macoma</i> типа <i>moesta</i>	1	0,9	0,8	3,8
	<i>Terebellides stroëmi</i> Sars.	3	0,4	0,4	3,6
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	3	0,3	0,3	2,2
		30	12,8	11,5	59,3
заглатывающие грунт целиком	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	28	13,7	12,3	33,8
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	24	0,5	0,4	6,4
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	3	0,6	0,5	6,3
	<i>Praxillella practermissa</i> Malmgren	2	0,2	0,2	3,1
	<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke . .	4	0,3	0,3	3,1
	<i>Aricia norvegica</i> Sars.	1	0,2	0,2	1,8
	<i>Maldane sarsi</i> Malmgren	3	0,1	0,1	1,2
			65	15,6	14,0
		95	28,4	25,5	
Плоотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	27	4,7	4,9	21,3
	<i>Anonyx nugax</i> (Phipps)	43	0,5	0,4	3,9
	<i>Onuphis (Nothria) conchylega</i> Sars.	1	0,1	0,1	1,8
	<i>Arcteoeba spinelitrис</i> Uschakov	3	0,2	0,2	1,8
	<i>Arcteoeba anticostiensis</i> Uschakov	2	0,1	0,1	1,3
	<i>Parahalasindra crassini</i> (Annenkova)	1	0,2	0,2	1,8
	<i>Glycinde armigera</i> Moore	2	0,1	0,1	1,3
		79	5,9	6,0	33,2
	Остальные виды	255,5	24,1	21,1	—
Всего	—	479	111,1	100,0	

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Cardium ciliatum* на ст. 1320

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius . . .	4	51,40	32,2
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	44	2,24	1,4
	<i>Mya truncata</i> Linne	fr.	2,00	1,2
	<i>Astarte montagui</i> (Dillwin) . . .	2	0,90	0,6
	<i>Liocyma fluctuosa</i> Gould	4	0,28	0,2
		54	56,82	35,6
Фильтраторы «Б»	<i>Sabellidae</i>	2	0,50	0,3
		56	57,32	35,9
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Yoldia myalis</i> Couthouy	7	9,14	5,7
	<i>Macoma</i> типа <i>moesta</i>	4	5,04	3,1
	<i>Amphiura</i> sp.	26	1,76	1,1
	<i>Leda</i> sp.	4	1,54	0,9
	<i>Terebellidae</i>	2	0,40	0,3
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren . . .	4	0,24	0,2
		47	18,12	11,3
заглатывающие грунт целиком	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	60	36,72	22,9
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	8	1,60	1,0
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	12	0,12	<0,1
	<i>Myriochele oculata</i> Zachs	10	0,02	<0,1
	<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke . . .	2	0,06	<0,1
		92	38,52	24,0
		139	56,64	35,3
Плотноядные (хищники и трупоеды)	Nemertini	2	14,34	9,0
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	38	12,30	7,7
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	54	3,50	2,2
	Actiniaria	6	2,80	1,7
	<i>Nereis</i> sp.	2	2,24	1,4
	<i>Polynoidae</i>	24	2,34	1,5
	<i>Lunatia</i> типа <i>groenlandica</i>	2	0,28	0,2
	Gastropoda	14	1,72	1,0
	<i>Asteroidea</i> juv.	2	0,18	0,1
		144	39,70	24,8

Таблица 60 (окончание)

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Прочие	<i>Polychaeta</i>	—	1,70	1,1
	<i>Lysianassidae</i>	44	4,26	2,7
	<i>Ophiuroidea</i>	14	0,38	0,2
		58	6,34	4,0
Всего	—	397	160,00	100,0

Таблица 61

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Cardium ciliatum* на ст. 3280

Группировка	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius . . .	5	63,00	34,1
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	5	45,50	24,6
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	270	10,25	5,5
	<i>Astarte</i> sp.	15	4,25	2,3
		295	123,00	66,5
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	15	6,00	3,2
	<i>Leda pernula</i> (Müller)	15	4,00	2,2
	<i>Pectinaria hyperborea</i>	5	0,35	0,2
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	20	2,00	1,1
	<i>Terebellides stroëmi</i> Sars.	10	1,75	0,9
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren . .	15	1,25	0,7
	<i>Macoma</i> sp.	5	1,00	0,5
	<i>Prionospio malmgreni</i> Claparede	20	0,30	<0,2
	<i>Crenella decussata</i> Montagu . .	5	0,15	<0,1
		110	16,80	9,1
заглатывающие грунт целиком	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	40	17,50	9,5
	<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke . .	15	1,50	0,8
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	70	1,25	0,7
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	2	0,25	0,1
		127	20,50	11,1
		237	37,30	20,2

Таблица 61 (окончание)

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	45	5,50	3,0
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	15	1,50	0,8
	<i>Hololepidella tuta</i> (Grube) . . .	5	1,50	0,8
	<i>Arcteobea spinelitr</i> is Uschakov	20	1,25	0,7
	<i>Arcteobea anticostiensis</i> Uschakov	10	0,40	0,2
	<i>Parachalasindra crassini</i> (Annenkova)	10	0,50	0,3
	<i>Glycinde armigera</i> Moore	10	0,50	0,3
	<i>Glycera capitata</i> Oersted	5	0,25	0,1
	Nemertini	5	2,25	1,2
	Actiniaria	5	0,50	0,3
		130	14,15	7,8
Прочие	Polychaeta	—	2,50	1,4
	<i>Turritella</i> sp.	25	2,50	1,4
	Gammaridae	100	2,00	1,1
	<i>Lysianassidae</i>	20	1,75	0,9
	Amphipoda <i>varia</i>	35	0,50	0,3
	Cumacea	185	0,80	0,4
	Ostracoda	15	0,10	0,1
		380	10,15	5,5
Всего	—	1042	184,60	100,0

массы) имеют животные, заглатывающие грунт целиком, такие как *Nicotache lumbricalis*, *Scoloplos armiger*, *Praxillella praetemissa* и др. (табл. 59). Относительно большое количество этих животных в биоценозе связано с наличием участков, в которых к пескам примешивается сравнительно большое количество илстых частиц.

Сказанное можно иллюстрировать сопоставлением соотношения пищевых группировок на станциях 1320 и 3280 (табл. 60, 61). Из приведенных в табл. 60 и 61 данных видно, что первая станция характеризуется более высокими показателями относительного и абсолютного количества грунтоядных форм, чем вторая. Одновременно на этой станции (1320) наблюдается и более высокая примесь илстых частиц в грунте.

Биоценоз *OPHIURA SARSI*

Распространение и условия обитания

Широко распространен в наших дальневосточных морях. Встречается на восточноберинговоморском шельфе (Нейман, 1962), в Анадырском и Пенжинском заливах (Виноградова, 1954), в северной части Охотского моря, у берегов Восточного Сахалина и Западной Камчатки (Ушаков, 1953; Савилов, 1957, 1961) и в заливе Петра Великого (Дерюгин и Сомова, 1941). Кроме того, в качестве руководящего вида *Ophiu-*

ra sarsi входит также в группировку, распространенную в центральных и юго-западных районах Чукотского моря (Ушаков, 1952).

Во всех указанных районах биоценоз *Ophiura sarsi* встречается преимущественно на илисто-песчаных грунтах верхнего и нижнего отделов сублиторали.

Наиболее широкое распространение и мощное развитие биоценоз получает в сублиторали северной части Охотского моря, а также в центральном районе Анадырского залива, где в течение всего года удерживаются отрицательные или близкие к нулю температуры (холодный промежуточный слой). В районе наших исследований (у берегов Восточной Камчатки и Северных Курильских островов) биоценоз *Ophiura sarsi* распространен к юго-востоку от о-ва Парамушир и с охотоморской стороны южной оконечности Камчатки и островов Шумшу и Парамушир (рис. 16а). Здесь он встречается на глубинах от 76 до 150—200 м, в местах распространения песчаных и крупноалевритовых грунтов и сравнительно холодных нижнесублиторальных вод, температура которых в течение года колеблется примерно от $-1,5$ — $-0,5^{\circ}$ в зимнее время, до $1,0$ — $1,5^{\circ}$ в июле-августе (Ушаков, 1953). Соленость в этих районах колеблется в среднем от 33,0 до 33,5‰. Вследствие интенсивного перемешивания вод, особенно сильно выраженного в весенне-летнее время, придонные воды хорошо аэрируются. Количество O_2 во всей двухсотметровой толще воды не бывает меньше 70% насыщения.

Условия обитания биоценоза неоднородны. Так, в районе распространения биоценоза с охотоморской стороны преобладают мелкопесчаные и крупноалевритовые осадки, более богатые органикой, а со стороны океана основной грунт составляют среднезернистые пески с содержанием органического углерода не выше 0,5% (см. рис. 2 и 3).

Температурный режим придонных горизонтов оказывается несколько более суровым со стороны Охотского моря. Отрицательные температуры здесь нередко удерживаются до июня — начала июля, тогда как в восточной части биоценоза в это время их не бывает. На биоценоз приходятся станции э/с «Витязь» — 2150, 2767, 2769, 2808, 2812, 2813, 2817, 2821, 2822, 2835 и станции р/т «Лебедь» — 57, 90, 91, 98, 159, 162, 166

Состав биоценоза

Основные группы донных животных представлены иглокожими и полихетами (более 70% всей биомассы биоценоза). Существенную роль играют также двусторчатые моллюски и ракообразные (табл. 62).

В биоценозе зарегистрировано 182 вида. Наибольшего обилия достигают представители вагильного бентоса. Руководящая форма биоценоза — змеехвостка *Ophiura sarsi* — одна из наиболее массовых сублиторальных форм, составляющая более трети биомассы биоценоза. В состав ядра биоценоза входят 28 видов, составляющих около 80% его биомассы. Остальные виды, за исключением небольшого числа крупных и подвижных форм, плохо облавливаемых дночерпателем, но в большом количестве встречающихся в уловах тралов, довольно редки и играют незначительную роль (табл. 63).

Большинство форм биоценоза принадлежат к числу широко распространенных в северном полушарии арктическобореальных видов. К ним относятся *Ophiura sarsi*, *Ophiopholis aculeata*, *Laonice cirrata*, *Ampelisca macrocephala* и некоторые другие, наиболее массовые виды биоценоза. В целом вся эта группа видов составляет около половины биомассы биоценоза. Кроме них, существенную роль в биоценозе играют также северобореальные виды, такие, как *Chiridota pellucida*, *Amphiodia craterodmeta*, *Tecticeps renoculus*, *Aricia norvegica* и др.

Соотношение отдельных групп донных животных в биоценозе *Ophiura sarsi*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Coelenterata	1	0,3	0,2
Nemertini	3	7,0	5,0
Polychaeta	135	26,8	19,2
Sipunculoidea	4	1,0	0,7
Crustacea	349	14,7	10,5
Mollusca	38	15,0	10,7
Echinodermata	107	73,6	52,8
Varia	—	1,2	0,9
Всего	637	139,6	100,0
Онифауна			
сессильный бентос	—	1,9	1,4
вагильный бентос	—	91,8	65,7
Инифауна	—	45,9	32,9

Таблица 63

Состав биоценоза *Ophiura sarsi*
(по дночерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индексы плотности
Руководящие	<i>Ophiura sarsi</i> Lutken	34	47,5	34,0	100,0	69,0
Характерные I порядка	<i>Chiridota pellucida</i> Vahl.	3	8,3	6,0	33,3	16,5
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	7	3,1	2,2	78,0	15,7
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	109	3,6	2,6	56,0	14,2
	<i>Synaptidae</i> gen. sp.	8	6,0	4,3	22,0	13,3
	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	1	7,8	5,6	22,0	13,1
	<i>Axiiothella catenata</i> (Malmgren) .	20	2,6	1,9	56,0	12,0
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	4	4,1	2,9	33,3	11,6
	Всего	152	35,5	25,5	—	96,4
Характерные II порядка	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	1	3,4	2,4	33,0	10,5
	<i>Artacama proboscidea</i> Malmgren	7	4,3	3,1	22,0	9,7
	<i>Proclea emmi</i> Annenkova	8	4,0	2,9	22,0	9,0
	<i>Amphiodia craterodneta</i> Clark. .	50	2,1	1,5	33,0	8,3
	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould.) . . .	7	1,0	0,7	56,0	7,5
	<i>Sternaspis scuttata</i> (Ranzani) . .	11	1,6	1,2	33,0	7,1
	<i>Aricia norvegica</i> Sars.	11	0,9	0,6	56,0	7,1
	<i>Tecticeps renoculus</i> Richardson	6	0,6	0,4	67,0	6,3
	<i>Nephthys ciliata</i> (O. F. Müller)	11	1,2	0,9	33,0	6,3
	Всего	112	19,1	13,7	—	71,8

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индексы плотности
Второстепенные I порядка	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	10	0,5	0,4	56,0	5,3
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	3	0,4	0,3	56,0	4,8
	<i>Ophiopholis aculeata</i> (L.)	1	2,2	1,5	11,0	4,7
	<i>Macoma calcarea</i> (Chemnitz). . .	1	1,6	1,1	11,0	4,2
	<i>Yoldia limatula</i> Say.	3	1,5	1,1	11,0	4,0
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	12	0,2	0,1	67,0	3,6
	<i>Chaetopterus variopedatus</i> (Renier)	0,5	1,2	0,9	11,0	3,6
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagu)	1	0,4	0,3	33,0	3,6
	<i>Terebellides stroemi</i> Sars.	4	0,2	0,1	45,0	3,0
	<i>Lyonsia</i> sp.	0,5	0,6	0,4	11,0	2,6
	<i>Travisia kerguelensis</i> [†] <i>intermedia</i> Annenkova	2	0,3	0,2	22,0	2,6
	Всего	38	9,0	6,4	—	42,0
Остальные виды*	301	28,5	20,4	—	—	
Всего	637	139,6	100,0	—	—	

* См. приложение.

Таблица 64

Соотношение отдельных групп донных животных в группировке *Ophiura sarsi* + *Ampelisca macrocephala*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Coelenterata	1	0,6	0,5
Polychaeta	63	15,5	12,5
Sipunculoidea	3	0,9	0,7
Crustacea	639	28,7	23,2
Mollusca	29	14,0	11,3
Echinodermata	59	63,9	51,6
Tunicata	1	0,3	0,2
Всего	695	123,9	100,0
Онфауна			
сессильный бентос	—	0,9	0,7
вагильный бентос	—	104,3	84,2
Инфауна	—	18,7	15,1

Биоценоз представлен двумя группировками: *Ophiura sarsi* + *Ampelisca macrocephala* и *Ophiura sarsi* + *Chiridota pellucida* (рис. 16а), сложившимися вследствие различий в условиях обитания в океанской и охотоморской частях ареала.

Группировка биоценоза *Ophiura sarsi* + *Ampelisca macrocephala* распространена к юго-востоку от о-ва Парамушир (см. рис. 16а) на среднерезнистых песках нижнего отдела сублиторали (100—200 м). К ней относятся станции 2150, 2767, 2769, 57, 90, 91, 98, 159, 162, 166.

Таблица 65

Видовой состав группировки *Ophiura sarsi* + *Ampelisca macrocephala* биоценоза *Ophiura sarsi*
(по дочерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индексы плотности
Руководящие	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	48	56,0	45,2	100,0	75,0
Характерные I порядка	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	234	7,2	5,8	50,0	19,0
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	7	4,1	3,3	75,0	17,5
	<i>Tecticeps renoculus</i> Richardson .	24	2,7	2,2	75,0	14,2
	Всего	265	14,0	11,3	—	50,7
Характерные II порядка	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	1	7,4	5,9	25,0	13,6
	<i>Byblis</i> типа <i>gaimardi</i>	195	3,5	2,8	50,0	13,2
	<i>Pagurus pubescus</i> Kroyer	1	5,8	4,8	25,0	12,0
	<i>Ophiopholis aculeata</i> (L.)	2	4,7	3,8	25,0	10,8
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	12	2,0	1,6	50,0	10,0
	Всего	211	23,4	18,9	—	59,6
Второстепенные I порядка	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould)	4	1,2	0,8	25,0	6,1
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	2	0,7	0,6	50,0	5,9
	<i>Macoma loveni</i> (Steenstrup)	2	0,5	0,4	50,0	5,0
	<i>Nucula tenuis expansa</i> Reeve	4	1,0	0,8	25,0	5,0
	<i>Terebellides stroëmi</i> Sars.	4	0,2	0,2	75,0	3,9
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren.	4	0,3	0,2	50,0	3,9
	<i>Axiiothella catenata</i> (Malmgren)	1	0,5	0,5	25	3,5
	<i>Nephtys coeca</i> (O. F. Müller)	2	0,5	0,5	25,0	3,5
	<i>Aricia norvegica</i> Sars.	2	0,3	0,2	25,0	2,7
	Всего	25	5,2	4,2	—	39,5
	Остальные виды*	146	25,3	20,4	—	—
	Всего	635	123,9	100,0	—	—

* См. приложение 1.

Соотношение отдельных групп донных животных в группировке
Ophiura sarsi + *Chiridota pellucida*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Nemertini	2	12,4	8,3
Polychaeta	192	35,9	23,9
Sipunculoidea	8	1,1	0,7
Crustacea	116	3,2	2,1
Mollusca	46	15,7	10,5
Echinodermata	145	81,2	54,2
<i>Varia</i>	—	0,4	0,3
Всего	509	149,9	100,0
Онфауна			
сессильный бентос	—	2,7	1,8
вагильный бентос	—	81,8	54,5
Инфауна	—	65,4	43,7

Таблица 67

Видовой состав группировки *Ophiura sarsi* + *Chiridota pellucida* биоценоза
Ophiura sarsi

(по дночерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индексы плотности
Руководящие	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	23	34,4	23,0	100,0	58,0
	<i>Chiridota pellucida</i> Vahl.	5	15,6	10,4	60,0	30,6
	Всего	28	50,0	33,4	—	88,6
Характерные I порядка	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	2	13,1	8,6	40,0	23,0
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	37	4,7	3,1	100,0	21,6
	<i>Synaptidae</i> gen. sp.	14	11,0	7,4	40,0	21,0
	<i>Artacama proboscidea</i> Malmgren	12	7,8	5,2	40,0	17,6
	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	5	6,6	4,4	40,0	16,4
	Всего	70	43,2	28,7	—	99,6
Характерные II порядка	<i>Amphiodia craterodmeta</i> Clark . .	90	3,9	2,6	60,0	15,2
	<i>Laonice cirrata</i> (O. F. Müller)	5	2,4	1,6	80,0	13,8
	<i>Sternaspis scuttata</i> (Ranzani) . .	20	2,9	1,9	60,0	13,6
	<i>Proclea emmi</i> Annenkov	12	6,8	4,5	20,0	11,0
	<i>Aricia norvegica</i> Sars.	10	0,9	0,6	100,0	9,5
	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould)	9	1,0	0,7	80,0	8,9
	<i>Macoma calcarea</i> (Chemnitz) . .	1	2,9	1,9	20,0	7,6
	<i>Praxillella praeterrmissa</i> Malmgren	3	0,9	0,6	60,0	7,3
Всего	150	21,7	14,4	—	86,9	

Таблица 67 (окончание)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индексы плотности
Второстепенные I порядка	<i>Ampelisca</i> sp.	20	0,7	0,5	60,0	6,5
	<i>Nucula tenuis</i> (Gould)	2	0,7	0,5	60,0	6,5
	<i>Chaetopterus variopedatus</i> (Renier)	1	2,1	1,4	20,0	6,4
	<i>Byblis</i> sp.	33	0,9	0,6	40,0	6,0
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	10	0,6	0,4	60,0	6,0
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	25	0,3	0,2	80,0	4,9
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	4	0,3	0,2	60,0	4,2
	<i>Travisia kerguelensis intermedia</i> Annenkova.	4	0,4	0,3	40,0	4,0
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	0,5	0,4	0,3	40,0	4,0
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L).	2	0,3	0,2	40,0	3,4
	Всего	101,5	6,7	4,6	—	51,9
Остальные виды *	159,5	28,3	18,9	—	—	
Всего	509	149,9	100,0	—	—	

* См. приложение

Основную роль в группировке играют иглокожие и ракообразные, составляющие соответственно 52 и 23% от общей биомассы группировки (табл. 64).

Судя по нашим данным, в группировку входит примерно 100—130 видов. Из них 18 видов составляют основное ядро группировки и дают около 80% всей ее биомассы (табл. 65).

Иной состав и соотношение компонентов наблюдается в группировке биоценоза *Ophiura sarsi* + *Chiridota pellucida*, которая распространена с охотоморской стороны северных Курильских островов на глубинах 70—120 м (рис. 16а). Общая средняя биомасса этой группировки составляет 150 г/м². Примерно половина этого количества приходится на долю инфауны.

В отличие от группировки *Ophiura sarsi* + *Ampelisca macrocephala*, значительного обилия здесь достигают полихеты, составляющие 24% от общей биомассы группировки. В то же время роль ракообразных резко сокращается (до 3,2 г/м², или 2,1% от общей биомассы) (табл. 66). Заметные изменения происходят и в видовом составе. Общее число видов здесь, по-видимому, также уменьшается. К основному руководящему виду, которым как и в первой группировке остается *Ophiura sarsi*, добавляется еще один руководящий вид — голотурия *Chiridota pellucida*. а в группе характерных видов I порядка происходит полная смена состава. Ряд новых видов появляется и в группах характерных II порядка, второстепенных I порядка, а также в группе редких видов (табл. 67).

В качестве типичных для биоценоза могут быть указаны станции 2767 и 2835 (табл. 69, 71).

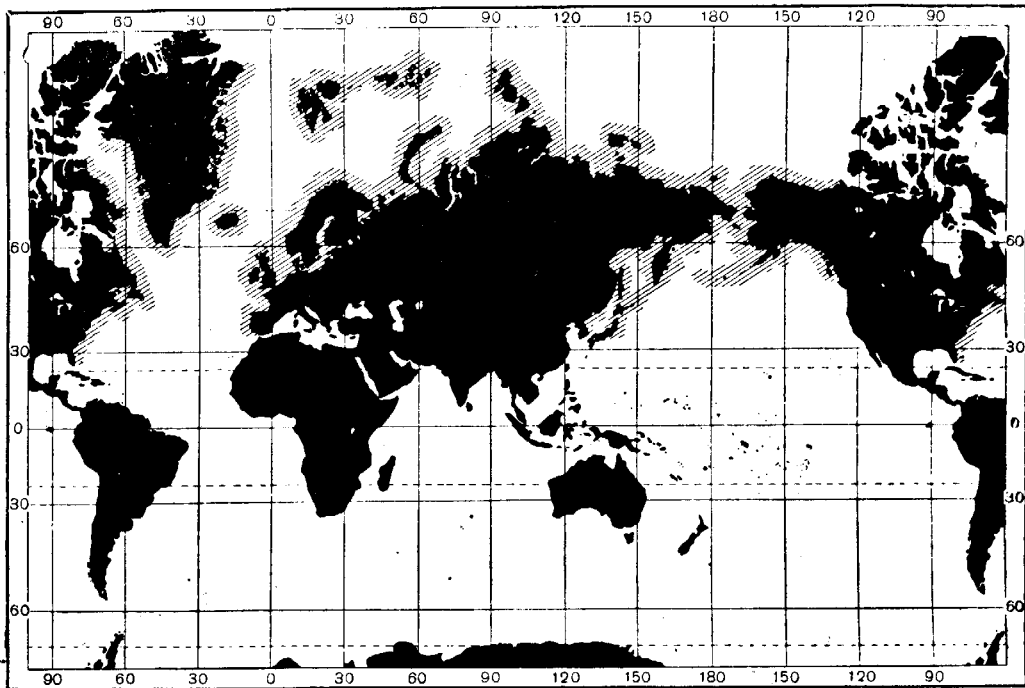


Рис. 24. Ареал *Ophiura sarsi*

Экологическая характеристика руководящего вида биоценоза

Ophiura sarsi принадлежит к числу широкораспространенных в Северном полушарии арктическо-бореальных циркумполярных видов. Она встречается (см. рис. 24) в северной части Атлантического океана (до Гельголанда — по европейскому берегу и до 35° с. ш. — по американскому), в Баренцевом, Карском, Восточно-Сибирском и Чукотском морях и в море Лаптевых (Дьяконов, 1954¹). В Тихом океане она обитает как по азиатскому, так и по американскому побережьям, встречаясь от Берингова пролива до Японии и Кореи на западе (Дьяконов, 1954) и до 38° с. ш. — на востоке (Clark, 1911).

Судя по литературным данным (Ludwig, 1886; Clark, 1911; Дерюгин, 1915; Matsumoto, 1917; Дьяконов, 1926, 1938, 1949, 1954; Mortensen, 1927; Шорыгин, 1928, 1948; Spärck, 1929; Филатова, 1938; Зенкевич и Броцкая, 1937; Лейбсон, 1939; Макаров, 1937; Дерюгин и Иванов, 1937; Броцкая и Зенкевич, 1939; Дерюгин и Сомова, 1941; Виноградов, 1946; Гордеева, 1948; Поганкин, 1952; Баранова, 1955, 1957; Ушаков, 1952, 1953; Виноградова, 1954, и др.) *Ophiura sarsi* — одна из самых обычных змеехвосток в водах Северного полушария. Дерюгин (1954) отмечает, что она очень неприхотлива и обитает на различных глубинах от 3 до 3000 м, на разнообразных грунтах и при разных температурах, нередко образуя массовые скопления.

Наиболее полно изучен образ жизни *Ophiura sarsi* из Баренцева моря, в котором она встречается особенно в большом количестве (Дерюгин, 1915; Филатова, 1938; Броцкая и Зенкевич, 1939; Лейбсон, 1939). По Дерюгину (1915), в Кольском заливе эта форма образует настолько массовые поселения, что буквально все дно бывает усеяно ею. По Шорыгину (1928), *O. sarsi* в Баренцевом море обитает на глубинах от 3

¹ В Белом море известна только из Горла.

до 761 м на всех видах грунтов, при температурах от -2 до $+7^\circ$ и солености 33,0—35,0‰. Наибольшая частота ее встречаемости приходится там на глубины 350—450 м, температуры $1-3^\circ$ и соленость 34,0—35,0‰. Согласно Шорыгину, баренцевоморская *O. sarsi* ведет себя как стенобатная, эвритермная, стеногаалинная и эвриэдафичная форма.

Несколько иные данные о распределении *O. sarsi* в Баренцевом море приводят Зенкевич и Брокца (1937), которые на основании учета распределения биомассы этого вида приходят к выводу о том, что наибольшую биомассу *O. sarsi* дает на средних (100—200 м) глубинах и при более низких положительных температурах (от 0 до $+1^\circ$). Вместе с тем, по данным упомянутых авторов *O. sarsi* образует в Баренцевом море второй, довольно четко выраженный подъем биомассы в более теплопроводной части температурной кривой, приходящийся на температуры $2-3^\circ$ и совпадающий в этой части температурного ареала с максимумом встречаемости по А. А. Шорыгину (1928).

По характеру питания *O. sarsi* принадлежит к числу детритоядных собирающих животных (Турпаева, 1949а, 1953).

Образ жизни *Ophiura sarsi*, обитающей в северной части Тихого океана, изучен значительно хуже. Но даже и те сведения по экологии *O. sarsi* из северной части Тихого океана, которые имеются, требуют очень осторожного обращения с ними, так как в настоящее время есть указания на систематическую, а следовательно, и экологическую неоднородность вида *O. sarsi*, обитающего в морях Дальнего Востока.

До работ А. М. Дьяконова (1938) считалось, что в северной части Тихого океана обитает вполне однородный в систематическом отношении вид типичной *O. sarsi* Lüthken. Правда, Кларк (1911) обратил внимание на сильно выраженную изменчивость в форме и окраске тела этого вида в различных районах северной части Тихого океана, однако он не пошел дальше этих указаний, и весь имевшийся в его распоряжении материал отнес к виду типичной *O. sarsi* Lüthken. Аналогичного взгляда придерживался также и Н. Матцумото (1917), считавший этот вид однородным как в систематическом, так и в экологическом отношении. Однако Дьяконов установил, что обитающий в северной части Тихого океана вид *O. sarsi* не является однородным ни систематически, ни экологически. В 1938 г. Дьяконовым была описана форма *O. sarsi* f. *vadicola* Дьяконов, обитающая в Японском море, в Татарском проливе и на южно-курильском мелководье (Дьяконов, 1954), которая и экологически отличается от *O. sarsi* f. *typica* (Дьяконов, 1938; Поганкин, 1952). В заливе Сяку эта форма встречается, по Дьяконову (1938), на небольших глубинах от 22 до 73 м, в то время как типичная *Ophiura sarsi* обитает в том же заливе значительно глубже — от 98 до 175 м.

М. В. Поганкин (1952), подробно исследовавший распределение обеих форм в заливе Петра Великого в зависимости от глубины, температуры, солености и характера грунта, отмечает, что *O. sarsi* f. *vadicola* живет на глубинах от 2,5 до 90 м, на различных грунтах (ил, ил с песком, песок с камнями, камни с илом, ракуша) при температурах от $1,8$ до 22° и солености от 17 до 34,11‰, встречаясь в наибольших количествах на глубинах от 20 до 50 м на ракуше, песке, песке с илом и камнями при температурах $-1,8-18,6^\circ$ и солености 32,24—34,11‰, а *O. sarsi* f. *typica* встречается на глубинах от 120 до 1600 м на иле, иле с песком, песке, песке с камнями, камнях с илом, глине, при температурах от $-0,84$ до $3,12^\circ$ и солености от 33,8 до 34,11‰ при максимальной частоте встречаемости, приходящейся на глубины 200—500 м с песчанистыми, илисто-песчанистыми и илистыми грунтами, с температурами $0,19-1,75^\circ$ и соленостью 33,9—34,11‰. Из сопоставления этих данных означенный автор приходит к выводу, что *O. sarsi* f. *vadicola* принадлежит к числу стенобатных, эвриэдафичных, эвритермных и эвригаалинных

форм, тогда как *O. sarsi* f. *typica* является эврибатной, стеноэдафичной, стенотермной и стеногалинной формой. На основании указанных различий в морфологии и образе жизни указанных форм *O. sarsi* А. М. Дьяконов (1954) считает даже возможным выделение *O. sarsi* f. *vadicola* в самостоятельный вид.

Кроме типичной формы *Ophiura sarsi* и f. *vadicola*, в дальневосточных морях, по устному сообщению З. И. Барановой, обитает еще и третья форма, которую Баранова склонна рассматривать как подвид — *O. sarsi kurilensis*. Эта форма имеется в наших материалах как из района восточной Камчатки, так и из района северных Курильских островов. По сравнению с типичной *O. sarsi*, встреченной «Витязем» (1950, 1952 гг.) в Анадырском заливе и в остальной части азиатского побережья Берингова моря она отличается сильно выраженным гигантизмом. В то время как средний вес одного взрослого экземпляра офиуры из Берингова моря составляет 0,5 г (при максимальном весе не более 1 г), средний вес одного экземпляра формы *kurilensis* равняется 2,6 г (при минимальном весе не менее 1 г), а отдельные особи достигают нередко 4—5,5 г.

На гигантизм *O. sarsi* указывал еще Кларк (1911), обративший внимание на крупные размеры этой формы из северной части Тихого океана. Кларк считал вид *O. sarsi*, обитающий в северной части Тихого океана, систематически вполне однородным, хотя и достаточно изменчивым по форме и окраске тела в различных географических областях, но он не упоминает, в каких конкретно районах была встречена «Альбатросом» эта «гигантская» офиура. Помимо указанных выше отличий *O. sarsi* f. *kurilensis* от *O. sarsi* f. *typica*, по мнению Барановой, у первой формы имеется ряд других, хорошо выраженных морфологических признаков, как, например, форма игл лучей, чешуек диска, строение аборального щитка и некоторые другие, которые дают основание считать эту форму подвидом. В описываемом нами биоценозе эта форма, по определению Барановой, встречается одновременно с типичной, хотя с океанской стороны встречается преимущественно f. *kurilensis*. Это еще более подчеркивает самостоятельность выделенных нами двух группировок в составе биоценоза *Ophiura sarsi*. Однако, в силу того, что в настоящее время вопрос о существовании подвида (или формы) *kurilensis* не решен окончательно, приходится рассматривать весь имеющийся у нас материал как принадлежащий к одной форме *Ophiura sarsi* f. *typica*.

В районе наших исследований *O. sarsi* встречена в Кроноцком и Авачинском заливах, у берегов юго-восточной оконечности Камчатки к югу от Авачинского залива и с восточной и западной сторон островов Парамушира и Шумшу. Общая глубина распространения этой формы в указанном районе — 38—360 м. У берегов юго-восточной оконечности Камчатки она встречается на глубинах от 62 до 360 м, с восточной стороны северных Курильских островов — от 38 до 274 м, со стороны Охотского моря — от 76 до 122 м. Наибольшее количество ее у берегов юго-восточной Камчатки приходится на глубины 100—200 м. Средняя биомасса офиуры на этих глубинах составляет 12,0 г/м². Здесь же наблюдаются и максимальные биомасса и плотность *O. sarsi* (до 54,1 г/м² и 10 экз/м²). Наибольшее обилие *O. sarsi* с восточной стороны северных Курильских островов также приходится на глубины 100—200 м. Средняя биомасса офиуры здесь вдвое выше, чем в предыдущем районе (24,0 г/м²), а максимальная биомасса и плотность возрастают до 146,0 г/м² и 164 экз/м². С охотоморской стороны островов область наибольшего обилия смещается на глубины 50—100 м, т. е. переходит из нижнего отдела сублиторали в ее верхний отдел. Здесь средняя биомасса *Ophiura sarsi* составляет 24,0 г/м², а максимальные биомассы и плотность поселений — соответственно 60,0 г/м² и 32 экз/м². В целом для всего исследованного рай-

она областью наибольшего обилия *O. sarsi* является нижний отдел сублиторали (рис. 25).

Указанные выше различия в распределении *O. sarsi* между отдельными районами связаны с тем, что эта преимущественно сублиторальная и детритоядная собирающая форма предпочитает такие места, где она находит наибольшее количество пищи в виде осевшего на дно органического детрита. Именно поэтому *O. sarsi*, встречаясь на крупных, средних, мелкопесчанистых и крупноалевритовых грунтах и давая наиболее высокую среднюю биомассу и плотность поселений на крупноалевритовых (наиболее богатых органическим веществом) грунтах, достигает

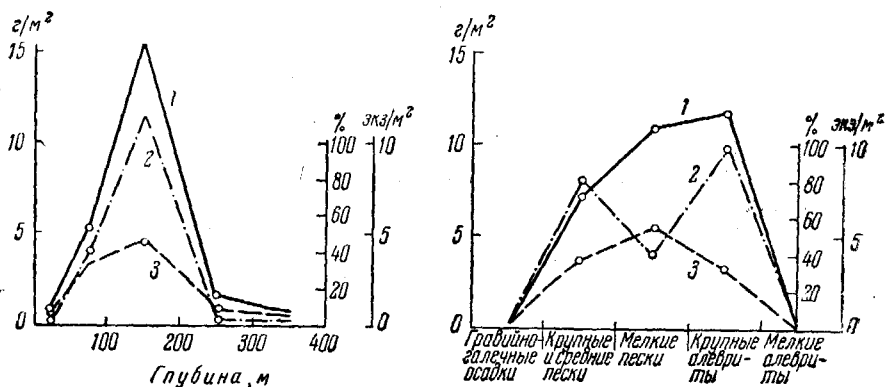


Рис. 25. Распределение *Ophiura sarsi* по глубинам и грунтам

Условные обозначения как на рис. 18

вместе с тем сравнительно большого обилия также и на мелких и даже на средних и крупных песках (рис. 25). Отсутствие же *O. sarsi* на мелких алевроитах, на которых, казалось бы, она также могла найти для себя благоприятные условия питания, объясняется тем, что эти грунты встречаются в районе наших исследований на глубинах, выходящих за пределы ареала распространения офиуры, а кроме того, эти грунты вследствие их большой мягкости являются неблагоприятным субстратом для животных, питающихся детритом с поверхности дна.

Что касается температурных и солевых условий обитания *Ophiura sarsi* у берегов восточной Камчатки и северных Курильских островов, то имеющиеся у нас данные весьма ограничены и дают возможность говорить об этом только в первом приближении. Принимая во внимание приуроченность основной массы *O. sarsi* к нижнему отделу сублиторали, где сезонные колебания температуры и солености сравнительно невелики, а также отсутствие ее на глубинах менее 50 и более 400 м, надо полагать, что весь температурный и солевой диапазон обитания этой формы колеблется примерно от $-1,5$ — $-1,0$ до $+1,0$ — $+1,5^\circ$ и от 32,4 до 34,0‰. Оптимальными температурами и соленостью являются близкие к нулю положительные температуры и соленостью 33,0—33,5‰, причем в охотоморской части ареала *O. sarsi* часть времени года (зимой и в начале весны) обитает, по-видимому, преимущественно при отрицательных температурах.

Таким образом, можно сказать, что *O. sarsi* ведет себя у берегов восточной Камчатки и северных Курильских островов как сублиторальный (преимущественно нижнесублиторальный) стенотермный и стеногалинный вид, предпочитающий, как собирающая детритоядная форма, мелкозернистые и крупноалевритовые грунты, которые в районе распространения офиуры наиболее богаты органическим детритом.

Сравнивая поведение офиуры в Баренцевом море и в районе наших исследований, можно прийти к выводу, что в образе жизни *O. sarsi* из этих районов много сходного.

Пищевые группировки биоценоза

Отмеченные выше различия между двумя самостоятельными фаунистическими группировками, входящими в состав биоценоза *O. sarsi*,

Таблица 68

Соотношение пищевых групп в группировке *Ophiura sarsi* + *Ampelisca macrocephala* биоценоза *Ophiura sarsi*
(для всей группировки в целом)

Группы	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индексы плотности
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	234	7,2	5,8	19,0
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	1	7,4	5,9	13,6
	<i>Byblis</i> типа <i>gaimardi</i>	195	3,5	2,8	13,2
	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould.)	4	1,2	0,9	6,1
			434	19,3	15,4
фильтраторы «Б»	<i>Ophiopholis aculeata</i> (L.)	2	4,7	3,8	10,8
		436	24,0	19,2	52,7
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	48	56,0	45,2	75,0
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	7	4,1	3,3	17,5
	<i>Macoma loveni</i> (Steenstrup)	2	0,5	0,4	5,0
	<i>Nucula tenuis expansa</i> Reeve	4	1,0	0,8	5,0
	<i>Terebellides stroëmi</i> Sars	4	0,2	0,2	3,9
		65	61,8	49,9	106,4
заглатывающие грунт целиком	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	2	0,7	0,6	5,9
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	4	0,3	0,2	3,9
	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	1	0,5	0,4	3,5
	<i>Aricia norregica</i> Sars	2	0,3	0,2	2,7
		9	1,8	1,4	16,0
		74	63,6	51,3	122,4
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Tecticeps renoculus</i> Richardson	24	2,7	2,2	14,2
	<i>Pagurns pubescens</i> Krøyer	1	5,8	4,8	12,0
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	12	2,0	1,6	10,0
	<i>Mephtys coeca</i> (O. F. Müller)	2	0,5	0,5	3,5
		39	11,0	9,1	39,7
	Остальные виды	146	25,3	20,4	—
Всего	—	695	123,9	100,0	—

Соотношение пищевых групп в группировке *Ophiura sarsi*+*Ampelisca macrocephala* на ст. 2767

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Thyasira flexuosa</i> Montagu	7	0,3	>0,1
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	1	28,6	11,7
	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould)	16	4,1	1,7
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	100	3,1	1,3
	<i>Cardium</i> sp.	8	0,2	<0,1
		132	36,3	14,9
фильтраторы «Б»	<i>Ascidia</i>	4	1,4	0,6
		136	37,7	15,5
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	164	146,3	60,6
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	12	9,6	4,0
	<i>Nucula tenuis expansa</i> Reeve	16	4,1	1,7
	<i>Terebellides stroemi</i> Sars	4	0,1	0,1
			196	160,1
заглатывающие грунт целиком	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	4	2,0	0,8
	<i>Aricia norvegica</i> Sars	2	1,0	0,4
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	4	0,6	0,2
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	2	0,3	0,1
	<i>Phascolosoma</i> sp.	3	0,2	0,1
			16	4,1
		212	164,2	68,0
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Lumbriconereis</i> sp.	48	11,4	4,6
	<i>Nephythys ciliata</i> (O. F. Müller)	28	3,6	1,6
	Actiniaria	1	2,3	0,9
	Gastropoda	8	1,8	0,7
	<i>Pagurus</i> sp.	4	0,1	<0,1
		89	19,2	7,9
Прочие	Amphipoda	396	18,2	7,5
	Polychaeta	8	1,9	0,8
	Cumacea	20	0,3	0,1
	Isopoda	8	0,4	0,2
	Ophiuroidea	8	0,1	<0,1
		440	20,9	8,6
Всего	—	877	242,1	100,0

Соотношение пищевых групп в группировке *Ophiura sarsi* + *Chiridota pellucida* биоценоза *Ophiura sarsi*

(для всей группировки в целом)

Группировки	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индекс плотности
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Liocyma fructuosa</i> (Gould.)	9	1,0	0,7	8,9
	<i>Ampelisca</i> sp.	20	0,7	0,5	6,5
	<i>Chaetopterus variopedatus</i> (Reni- er)	1	2,1	1,4	6,4
	<i>Byblis</i> sp.	33	0,9	0,6	6,0
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Chemnitz)	0,5	0,4	0,3	4,0
		63,5	5,1	3,5	31,8
фильтраторы «Б»	<i>Proclea emmi</i> Annenkova	12	6,8	4,5	11,0
		75,5	11,9	8,0	42,8
Детритоядные собирающие детрит споверхности дна	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	23	34,4	23,0	58,0
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	5	2,4	1,6	13,8
	<i>Macoma calcarea</i> (Chemnitz)	1	2,9	1,9	7,6
	<i>Nucula tenuis</i> (Gould)	2	0,7	0,5	6,5
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	2	0,3	0,2	3,4
		33	40,7	27,2	89,3
заглатывающие грунт целиком	<i>Chiridota pellucida</i> Vahl.	5	15,6	10,4	30,6
	<i>Synaptidae</i> gen. sp.	14	11,0	7,4	21,0
	<i>Artacama proboscidea</i> Malmgren	12	7,8	5,2	17,6
	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	5	6,6	4,4	16,4
	<i>Sternaspis scuttata</i> (Ranzani)	20	2,9	1,9	13,6
	<i>Aricia norvegica</i> Sars.	10	0,9	0,6	9,5
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	3	0,9	0,6	7,3
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	25	0,3	0,2	4,9
	<i>Travisia kerguelensis intermedia</i> Annenkova.	4	0,4	0,3	4,0
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	4	0,3	0,2	4,2
		102	46,7	31,2	129,1
	135	87,4	58,4	218,4	
Плотоядные (хищники и трупеды)	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	2	13,1	8,7	23,0
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	37	4,7	3,1	21,6
	<i>Amphiodia craterodmeta</i> Clark	90	3,9	2,6	15,2
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	10	0,6	0,4	6,0
	139	22,3	14,8	65,8	
Остальные виды	159,5	28,3	18,8	—
Всего	—	509	149,9	100,0	—

Соотношение пищевых групп донных животных в группировке
Ophiura sarsi + *Chiridota pellucida* на ст. 2835

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Serripis groenlandicus</i> (Chemnitz)	4	2,0	1,0
	<i>Ampeliscidae</i>	12	1,0	0,5
	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould) . . .	4	0,1	0,05
	<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius . .	4	0,1	0,05
		24	3,2	1,6
фильтраторы «Б»	<i>Alcyonidium</i> sp.	2	0,2	0,1
	Bryozoa	—	0,4	0,2
		26	3,8	1,9
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Ophiura sarsi</i> Lüthken	16	52,0	25,7
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	8	3,2	1,6
	<i>Spiochaetopterus typicus</i> Sars . . .	—	0,8	0,4
		24	56,0	27,7
заглатывающие грунт целиком	<i>Synaptidae</i> gen. sp.	68	51,0	25,25
	<i>Chiridota pellucida</i> Vahl.	4	4,4	2,2
	<i>Sternaspis scuttata</i> (Ranzani) . .	24	5,8	2,9
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	56	0,5	0,25
	<i>Aricia norvegica</i> Sars	4	0,5	0,25
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	8	0,2	0,1
	<i>Priapulid</i> <i>caudatus</i> Lamarck	4	0,1	0,05
		168	62,5	31,0
		192	118,5	58,7
Плотноядные (хищники трупоеды)	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	8	65,6	32,4
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	16	2,8	1,4
	<i>Onuphis</i> (<i>Nothria</i>) <i>conchylega</i> Sars	8	1,0	0,5
	<i>Parachalasin</i> <i>krassini</i> (Annenkova)	16	1,1	0,5
	<i>Glycinde armigera</i> Moore	36	0,4	0,2
	Gastropoda	28	2,2	1,1
	<i>Chionoecetes</i> sp.	12	0,3	0,1
		124	73,4	36,2

Таблица 71 (окончание)

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Прочие	Polychaeta	—	0,6	0,3
	Bivalvia	4	4,5	2,3
	Amphipoda	60	1,1	0,5
	Cumacea	24	0,2	0,1
		88	6,4	3,2
Всего	—	430	202,1	100,0

наблюдаются также и в соотношении входящих в них пищевых групп донных животных. При этом различия между группировками в этом отношении настолько значительны, что рассмотрение состава пищевых группировок во всем биоценозе в целом могло бы в значительной степени исказить истинную картину соотношения пищевых групп животных в биоценозе. Исходя из этих соображений, необходимо рассмотреть соотношение пищевых групп животных в каждой группировке отдельно.

Основной пищевой группой животных в группировке *Ophiura sarsi* + *Ampelisca macrocephala*, распространенной к юго-востоку от о-ва Парамушир, являются детритоядные животные, собирающие детрит с поверхности дна. К их числу относятся здесь *Ophiura sarsi*, *Laonice cirrata*, *Macoma loveni*, *Nucula tenuis expansa*, *Terebellides stroëmi* и некоторые другие виды. В общей сложности эта группа форм составляет более половины всей биомассы группировки (табл. 68, 69). Существенную роль в группировке играют также сестоноядные фильтрующие формы, такие, как рачки *Ampelisca macrocephala*, *Bylbia* типа *gaimardi* и др., достигающие значительной численности поселений.

Иное соотношение пищевых групп животных наблюдается в группировке *Ophiura sarsi* + *Chiridota pellucida*, распространенной с охотоморской стороны северных Курильских островов, где наибольшего обилия достигают грунтоеды (голотурии *Chiridota pellucida* и *Synaptidae* gen. sp., полихеты *Artacama proboscidea*, *Axiothella catenata*, *Sternaspis scuttata* и др.), на долю которых приходится 32% всей биомассы (табл. 70). В то же время группа детритоедов, собирающих детрит с поверхности дна (*Ophiura sarsi*, *Laonice cirrata*, *Macoma calcarea*, *Nucula tenuis*, *Pectenaria granulata*), составляет здесь лишь 27% от общей биомассы, т. е. имеет уже второстепенное значение.

Преобладание грунтоядных форм особенно сильно сказывается на станциях, расположенных на более богатых органикой мягких алевритовых грунтах, где условия обитания для этих животных наиболее благоприятны.

Таким образом, можно видеть, что по соотношению пищевых группировок, так же как и по видовому составу и количественному развитию отдельных видов и отдельных систематических групп животных, биоценоз *Ophiura sarsi* неоднороден. Эти различия в его структуре позволяют признать наличие в нем двух самостоятельных фаунистических группировок (экологических разновидностей биоценоза), вызванных особенностями обитания в океанской и охотоморской частях ареала биоценоза.

Распространение и условия обитания

В районе исследований встречается к востоку от островов Парамушир и Шумшу (рис. 16а) на глубинах от 130 до 350—400 м. В своем распространении приурочен к зоне взаимодействия глубинных океанских вод теплого промежуточного слоя северотихоокеанской субарктической водной массы, имеющих температуру 2—4° и полную океаническую соленость 34—35‰, с более холодными и несколько распресненными прибрежными водами Курильского течения. Это взаимодействие вод с различным температурным режимом способствует более интенсивному перемешиванию вод, а следовательно, и обогащению придонных горизонтов кислородом и пищей, что приводит к обильному развитию фауны.

Основным видом осадков в районе распространения биоценоза являются разнозернистые пески с примесью гравия и гальки и низким содержанием органического вещества — не более 0,25% $C_{орг}$ (см. рис. 2, 3), что также указывает на повышенную подвижность вод в районе распространения биоценоза. На биоценоз приходится станции э/с «Витязь» — 1316, 2768, 2777, 2783, 2787, 2794 и станции р/т «Лебедь» — 40, 41, 46, 51, 52, 58, 59, 68, 69, 76, 80, 82, 97, 131 и 136.

Состав биоценоза

В биоценозе преобладают представители онфауны, среди которых доминируют иглокожие и губки, составляющие в общей сложности около 80% общей биомассы биоценоза (табл. 72).

В биоценозе около 250 видов. К числу руководящих форм принадлежат *Ophiopholis aculeata*, *Strongylocentrotus echinoides* и некоторые губки, дающие более 70% биомассы (табл. 73).

Большинство видов ядра биоценоза (см. табл. 73) принадлежит к числу широко распространенных арктическо-бореальных форм. Они до-

Таблица 72

Соотношение отдельных групп донных животных в биоценозе *Ophiopholis aculeata* + Spongia

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Spongia	—	74,3	24,2
Coelenterata	7	12,3	4,1
Polychaeta	60	6,1	2,0
Sipunculoidea	3	9,8	3,2
Crustacea	179	13,6	4,5
Mollusca (преимущественно Gastropoda)	9	11,8	3,8
Bryozoa	—	9,3	3,0
Echinodermata	93	166,3	54,2
Varia	5	3,1	1,0
Всего	356	306,6	100,0
Онфауна			
сессильный бентос	—	97,9	31,9
вагильный бентос	—	184,0	59,9
Инфауна	—	24,7	8,2

Состав биоценоза *Ophiopholis aculeata* + Spongia

(по дочерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индексы плотности.
Руководящие	<i>Ophiopholis aculeata</i> (L.)	31	97,6	31,8	100,0	98,5
	<i>Strongylocentrotus echinoides</i> Agassiz et Clark	5	37,0	12,0	60,0	47,2
	Spongia	—	88,9	29,0	100,0	—
	Всего	36+	223,5	72,8	—	145,7+
Характерные I порядка	<i>Ophiura maculata</i> (Ludwig)	48	3,1	1,0	80,0	15,7
	<i>Phascalosoma</i> sp.	2	6,2	2,0	40,0	15,7
	<i>Tecticeps renoculus</i> Richardson	12	1,8	0,6	80,0	12,0
	<i>Echinarachnius parma</i> Lamarck	1	7,1	2,3	20,0	11,0
	<i>Plicifusus krøyeri</i> Müller	1	5,6	1,8	20,0	10,0
	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	2	5,0	1,6	20,0	10,0
Всего	66	28,8	9,3	—	74,4	
Характерные II порядка	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	16	1,9	0,6	80,0	8,8
	<i>Stylaster</i> sp.	—	1,5	0,5	40,0	7,7
	<i>Natica</i> sp.	—	0,8	0,3	40,0	5,6
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	12	0,3	0,1	80,0	4,9
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	4	0,6	0,2	40,0	4,9
Всего	32	5,1	1,7	—	31,9	
Второстепенные I порядка	<i>Terebellides stroemi</i> Sars	2	0,3	0,1	40,0	3,4
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	2	0,5	0,2	20,0	3,1
	<i>Eunice cobiensis</i> McIntosh	2	0,5	0,2	20,0	3,1
	<i>Abietinaria abietina</i> (L.)	—	0,3	0,1	20,0	2,4
	<i>Ophelia limacina</i> (Rathke)	—	0,3	0,1	20,0	2,4
	<i>Travisia kerguelensis intermedia</i> Annenkova	—	0,3	0,1	20,0	2,4
	<i>Glycera capitata</i> Oersted	—	0,2	0,1	20,0	2,0
	<i>Margarites</i> sp.	—	0,2	0,1	20,0	2,0
Всего	6	2,6	1,0	—	20,8	
Остальные виды *	216	46,6	15,1	—	—	
Всего	356	306,6	100,0	—	—	

* См. приложение.

Примечание. Вследствие того, что видовой состав губок из дочерпательных проб не определен и что среди них, как и среди других групп животных, может быть не более 1—3 доминирующих видов, вся группа губок включена в состав руководящих форм биоценоза.

стигают в биоценозе наибольшего обилия. Вместе с тем, большую роль в биоценозе играют и бореальные (преимущественно северитихоокеанские) виды, такие, как *Strongylocentrotus*, *echinoides*, *Ophiura maculata*, *Tecticeps renoculus* и некоторые другие.

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Ophiopholis aculeata* + *Spongia*
(для всего биоценоза в целом)

Группировки	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индекс плотности
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Echinarachnius parma</i> Lamarck .	1	7,1	2,3	11,0
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	16	1,9	0,6	8,8
		17	9,0	2,9	19,8
фильтраторы «Б»	<i>Ophiopholis aculeata</i> (L.)	31	97,6	31,8	98,5
	<i>Spongia</i>	—	88,9	29,0	—
	<i>Stylaster</i> sp.	—	1,5	0,5	7,7
	<i>Abietinaria abietina</i> (L.)	—	0,3	0,1	2,4
		31	188,3	61,4	
		48	197,3	64,3	
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Ophiura maculata</i> (Ludwig)	48	3,1	1,0	15,7
	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	2	5,0	1,6	10,0
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	4	0,6	0,2	4,9
	<i>Terebellides stroemi</i> Sars.	2	0,3	0,1	3,4
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	2	0,5	0,2	3,1
			58	9,5	3,1
заглатывающие грунт целиком	<i>Phascolosoma</i> sp.	2	6,2	2,0	15,7
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	12	0,3	0,1	4,9
	<i>Ophelia limacina</i> (Rathke)	2	0,3	0,1	2,4
	<i>Travisia kerguelensis intermedia</i> Annenkova	2	0,3	0,1	2,4
			18	7,1	2,3
		76	16,6	5,4	62,5
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Strongylocentrotus echinoides</i> Agassiz et Clark	5	37,0	12,0	47,2
	<i>Tecticeps renoculus</i> Richardson	12	1,8	0,6	12,0
	<i>Plicifusus krøyeri</i> Müller	1	5,6	1,8	10,0
	<i>Natica</i> sp.	1	0,8	0,3	5,6
	<i>Eunice cobienensis</i> McIntosh	2	0,5	0,2	3,1
	<i>Glycera capitata</i> Oersted	2	0,2	0,1	2,0
	<i>Margarites</i> sp.	1	0,2	0,1	2,0
		24	46,1	15,1	81,9
Прочие	Остальные виды	216	46,6	15,2	—
Всего	—	356+	306,6	100,0	

Соотношение пищевых группировок донных животных в биоценозе
Ophiopholis aculeata + *Spongia* на ст. 2783

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «Б»	<i>Spongia</i>	—	289,0	41,6
	<i>Ophiopholis aculeata</i> (L.)	60	175,6	25,3
	Bryozoa	—	13,9	2,0
	<i>Abietinaria abietina</i> (L.)	2	2,0	0,3
		>62	480,5	69,2
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Terebellides stroemi</i> Sars	8	1,1	0,2
	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	6	22,4	3,2
	<i>Amphiodia craterodmeta</i> Clark	18	1,5	0,2
	<i>Ophiura maculata</i> (Lüdwig)	142	8,5	1,2
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	12	2,0	0,3
		186	35,5	5,1
заглатывающие грунт целиком	<i>Phascolosoma</i> sp.	4	4,7	0,6
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	44	1,1	0,2
		48	5,8	0,8
		234	41,3	5,9
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Strongylocentrotus echinoides</i> Agassiz et Clark	14	142,5	20,5
	<i>Tecticeps renoculus</i> Richardson	26	4,2	0,6
	<i>Glycera capitata</i> Oersted	4	0,9	0,1
	Decapoda	14	0,6	0,1
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	8	0,4	0,1
		66	148,6	21,3
Прочие	Amphipoda	296	21,3	3,1
	Holothurioidea	2	2,1	0,3
	Polychaeta	—	0,7	0,1
	<i>Chiton</i>	4	0,8	0,1
	Cumacea	2	0,1	0,1
		306	25,0	3,6
Всего		668	695,4	100,0

Такая «двойственность» зоогеографического состава фауны в биоценозе может быть объяснена приуроченностью биоценоза к области взаимодействия сравнительно теплых глубинных вод океана и относительно холодных прибрежных вод Камчатского течения.

В качестве типичной для биоценоза приводится ст. 2783 (см. табл. 75).

Пищевые группировки биоценоза

Анализируя состав биоценоза *Ophiopholis aculeata* + *Spongia* по характеру питания животных, можно видеть (табл. 74, 75), что сестоноядные животные достигают в нем значительного обилия, в то время как собирающие и глотающие детритофаги малочисленны. Довольно много в биоценозе плотоядных животных, что указывает на высокую продуктивность всей фауны биоценоза в целом.

Биоценоз *PAVONARIA* SP. + *ASTERONYX LOVENI*

Распространение и условия обитания

Распространен к востоку от о-ва Парамушир (рис. 16а). Встречается в верхней части склона континентальной ступени (250—400 м) на песчаных грунтах с небольшой примесью алеврита. В своем распространении биоценоз связан с глубинными водами теплого промежуточного слоя северотихоокеанской субарктической водной массы, имеющими полную океаническую соленость и постоянную температуру 2—4°.

Состав биоценоза

В биоценозе *Pavonaria* sp. + *Asteronyx loveni*, состав которого приводится по материалам экспедиции ЗИН Котинро (В. М. Колтун, рукопись), кроме указанных двух руководящих форм, весьма обычны четырехлучевые и кремне-роговые губки *Tetilla* (*Craniella*) *cranium* (Müller), *Biemna variantia* (Bowerbank), *Hymeniacidon assimilis* (Levinsen), *Halichondria panicea* (Pallas); гидроиды *Sertularia plumosa* (Clark), *Abietinaria derbeki* (Kudelin), *A. kincaidi* (Nutting), *Plumularia microtheca* Naumov и др.; полихеты *Eunoe senta* (Moore), *Aphrodita talpa* Quatrefages, *Syllis uschakovi* Chlebovitsch; амфиподы *Anonyx birulai* Gurjanova, *A. eous* Gurjanova, *Eusirus cuspidatus* Kröyer, *Paroedicerus lynceus* (M. Sars); десятиногие ракообразные *Pagurus cornutus* (Benedict), *Pandalus borealis eous* Makarov; иглокожие *Pteraster militaris* (O. Müller) и некоторые другие формы.

Фауна биоценоза носит четко выраженный бореальный характер. Об этом говорит тот факт, что *Pavonaria* sp.¹ принадлежит к числу бореальных видов, а *Asteronyx loveni* встречается в умеренных и южных районах океанов. К числу бореальных видов относятся также и *Abietinaria kincaidi*, *Sertularia plumosa*, *Plumularia microtheca*, *Eunoe senta*, *Pagurus cornutus*, *Pandalus borealis*. Многие виды, в том числе и наиболее массовая форма биоценоза — *Pavonaria* sp., как видно из приведенного списка, являются сестоноядными организмами. Остальные же формы представлены главным образом плотоядными организмами. К их числу относится и второй руководящий вид биоценоза — *Asteronyx loveni*.

Биоценоз *AMPELISCA MACROCEPHALA*

Распространение и условия обитания

Встречается у берегов юго-восточной оконечности Камчатки к югу от Авачинского залива и с восточной стороны островов Шумшу и Парамушир (рис. 16а) на глубинах от 150 до 800—1000 м. На биоценоз приходятся станции 1315, 1321, 1322, 1327—1330, 1334, 2797, 2803—2805, 2775, 2784, 2795, 2796.

¹ Морские перья, входящие в состав описываемого биоценоза, по предварительным определениям Ф. А. Пастернака, относятся к *Pavonaria finmarchica* (M. Sars).

В районе распространения биоценоза основным грунтом является мелкий песок, содержащий в среднем 0,32% $C_{орг}$, при колебаниях от 0,25 до 0,50% (см. рис. 2, 3).

Значительный диапазон распространения биоценоза по вертикали обуславливает ряд особенностей и различий в условиях обитания между верхней (более мелководной) и нижней (глубоководной) частями ареала биоценоза. Прежде всего это касается температурного и кислородного режимов, претерпевающих довольно существенные изменения по мере перехода от верхней границы биоценоза к нижней его границе. Так, по данным 10-го и 18-го рейсов э/с «Витязь» (1952 и 1954 гг.), придонные горизонты вод на станциях, приходившихся на верхнюю часть биоценоза *Ampelisca macrocephala*, имели в конце весны — начале лета температуры 0,39—0,79°, соленость 33,0—33,4‰ и концентрацию кислорода 6,77—7,31 мл/л, или 85—91% насыщения. В то же время у нижней границы биоценоза температура, соленость и концентрация кислорода в придонных горизонтах составляли соответственно 2,81—3,37°, 33,93—34,44‰ и 0,68—1,56 мл/л, т. е. характеризовались такими показателями температуры, солености и кислорода, которые присущи водам нижней субарктической северотихоокеанской водной массы (по терминологии Д. А. Сметанина, 1958). Указанные различия в условиях обитания биоценоза *Ampelisca macrocephala* на разных глубинах его распространения обуславливают довольно существенные изменения состава биоценоза и количественных соотношений входящих в его видов. Эти различия являются, на наш взгляд, одной из причин наличия в составе биоценоза двух различных группировок.

Состав биоценоза

Основу фауны в биоценозе *Ampelisca macrocephala* составляют ракообразные, главным образом амфиподы, на долю которых приходится около половины биомассы биоценоза. Большая часть последней представлена инфауной (табл. 76).

Таблица 76

Соотношение отдельных групп донных животных в биоценозе *Ampelisca macrocephala*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Coelenterata	1	0,7	0,9
Nemertini	2	1,4	1,8
Polychaeta	74	12,9	16,9
Sipunculoidea	4	4,1	5,3
Crustacea	1139	39,7	52,0
Mollusca	16	6,9	9,0
Echinodermata	7	10,8	14,1
Всего	1243	76,5	100,0
Онфауна			
сессильный бентос . . .	—	1,2	1,6
вагильный бентос . . .	—	26,3	34,4
Инфауна	—	49,0	64,0

Состав биоценоза *Ampelisca macrocephala*

(по дочерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индекс плотности
Руководящие	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	960	31,8	41,5	100,0	56,4
Характерные I порядка	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	2	8,5	11,2	33,4	17,1
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	10	6,2	8,1	41,6	16,1
	<i>Tecticeps renoculus</i> Richardson	55	2,6	3,4	80,0	14,5
	Всего	67	17,3	22,7	—	47,7
Характерные II порядка	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	3	1,0	1,3	73,3	8,5
	<i>Byblis</i> типа <i>gaimardi</i>	80	1,6	2,1	40,0	8,0
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	5	0,8	1,0	60,0	6,9
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	4	0,3	0,4	60,0	4,2
	Всего	92	3,7	4,8	—	27,6
Второстепенные I порядка	<i>Acila castrensis</i> Hinds	1	1,0	1,3	13,4	3,6
	<i>Nephtys coeca</i> (O. F. Müller)	1	0,7	0,9	13,4	4,0
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	4	0,2	0,3	40,0	2,8
	<i>Astarte montagui</i> (Dillwin) . . .	1	0,2	0,3	33,4	2,2
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	3	0,1	0,1	40,0	2,0
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui) . . .	1	0,1	0,1	20,0	1,4
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	1	0,1	0,1	20,0	1,4
	Всего	12	2,4	3,1	—	17,4
	Остальные виды *	112	21,3	27,9	—	—
	Всего	1243	76,5	100,0	—	—

* См. приложение.

В биоценозе отмечено 117 видов. Большая часть их — эврибатные формы, встречающиеся как на глубинах склона континентальной ступени, так и в сублиторали.

Руководящий вид биоценоза — *Ampelisca macrocephala* — широко распространенная в дальневосточных морях форма. Образует более 40% биомассы при огромной плотности населения. Остальные виды ядра биоценоза менее обильны и все вместе составляют 30% биомассы.

Прочие формы имеют подчиненное значение в биоценозе. На их долю приходится в среднем лишь 28% биомассы биоценоза (табл. 77).

Большая часть видов, составляющая около 53% биомассы биоценоза, принадлежит к числу широкораспространенных арктическобореальных форм.

В состав биоценоза входят две группировки: 1) *Ampelisca macrocephala* + *Nicomache lumbricalis* + *Tecticeps renoculus* и 2) *Ampelisca macrocephala* + *Byblis* sp. + *Acila castrensis* (рис. 16, 16а), отличающиеся друг от друга видовым составом, соотношением отдельных групп животных и величиной общей биомассы группировок.

Группировка I: *Ampelisca macrocephala* + *Nicomache lumbricalis* + *Tecticeps renoculus*, на которую приходится станции 1315, 1321, 1322, 1327, 1328, 1329, 1330, 1334, 2797, 2803, 2804 и 2805, распространена в нижней сублиторали и в верхней части склона (от 135 до 236—300 м). Основу фауны в группировке образуют ракообразные, полихеты и иглокожие (табл. 78).

Таблица 78

Соотношение отдельных групп донных животных в группировке
Ampelisca macrocephala + *Nicomache lumbricalis* + *Tecticeps renoculus*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Coelenterata	1,5	0,6	0,7
Nemertini	2	1,4	1,7
Polychaeta	75	17,1	20,8
Sipunculoidea	5	6,2	7,6
Crustacea	685	39,2	47,6
Mollusca	14	3,3	4,0
Bryozoa	—	0,2	0,2
Echinodermata	8	14,2	17,3
Varia	—	0,1	0,1
Всего	790,5	82,3	100,0
Онфауна			
сессильный бентос	—	1,1	1,2
вагильный бентос	—	28,2	34,2
Инфауна	—	53,0	64,6

В группировке отмечено 80 видов.

Из них 19 образуют ее основу (ядро).

Вместе с руководящим видом указанные формы составляют более 70% биомассы группировки, тогда как на долю всей остальной части видов приходится всего 26% (табл. 79).

Группировка II: *Ampelisca macrocephala* + *Byblis* типа *gaimardi* + *Acila castrensis* (рис. 16, 16а), на которую приходятся станции 2775, 2784, 2795, 2796, распространена в более глубоководной части ареала биоценоза (от 350 до 1000—1200 м). В этой группировке ракообразные составляют подавляющую часть биомассы (около 70%). Полихеты и иглокожие играют здесь значительно меньшую роль, чем в предыдущей группировке, составляя соответственно 10 и 6% от общей биомассы группировки (табл. 80). Кроме того, в этой группировке выпадают такие

Состав группировки *Ampelisca macrocephala* + *Nicomache lumbricalis* + *Tecticeps renoculus* биоценоза *Ampelisca macrocephala*
(по дочерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индексы плотности
Руководящие	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	555	32,7	39,8	100,0	57,2
Характерные I порядка	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	16	9,3	11,4	60,0	23,6
	<i>Tecticeps renoculus</i> Richardson	47	3,4	4,1	100,0	18,4
	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	2	10,7	13,0	30,0	17,9
	Всего	65	23,4	28,5	—	59,9
Характерные II порядка	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	4	1,0	1,2	80,0	8,9
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	4	0,9	1,1	70,0	7,9
	<i>Ammotrypane auligaster</i> Rathke	4	0,4	0,5	70,0	5,3
	<i>Astarte montagui</i> (Dillwin)	2	0,3	0,4	40,0	3,4
	<i>Byblis</i> типа <i>gaimardi</i>	11	0,3	0,4	40,0	3,4
	Всего	25	2,9	3,6	—	28,9
Второстепенные I порядка	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui)	2	0,2	0,2	30,0	2,4
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	3	0,2	0,2	30,0	2,4
	<i>Nephtys coeca</i> (O. F. Müller)	2	0,5	0,6	10,0	2,2
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	4	0,1	0,1	50,0	2,2
	<i>Terebellides stroemi</i> Sars.	1	0,2	0,2	20,0	2,0
	<i>Macoma ataskana</i> Dall.	1	0,2	0,2	20,0	2,0
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	2	0,2	0,2	20,0	2,0
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje.	1	0,1	0,1	20,0	1,4
	<i>Aricia norvegica</i> Sars.	1	0,1	0,1	20,0	1,4
	<i>Amphiodia craterodmeta</i> Clark	4	0,2	0,2	10,0	1,4
	Всего	21	2,0	2,1	—	19,4
	Остальные виды *	124,5	21,3	26,0	—	—
	Всего	790,5	82,3	100,0	—	—

* См. приложение.

группы, как Nemertini, Sipunculoidea и Bryozoa, представленные в первой группировке. Общая биомасса здесь также понижается (64 г/м²).

Значительные изменения происходят и в видовом составе. Общее число видов здесь сокращается до 48.

Полностью меняется состав характерных видов I порядка. Таковы-

Соотношение отдельных групп донных животных в группировке *Ampelisca macrocephala* + *Byblis* типа *gaimardi* + *Acila castrensis*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Coelenterata	0,5	0,9	1,4
Polychaeta	71	6,3	9,8
Crustacea	2050	42,7	66,8
Mollusca	22	8,0	12,5
Echinodermata	2	4,1	6,4
Varia	—	2,0	3,1
Всего	2145,5	64,0	100,0
Онфауна			
сессильный бентос	—	1,4	2,2
вагильный бентос	—	21,4	33,4
Инфауна	—	41,2	64,6

ми здесь являются *Byblis* типа *gaimardi*, *Acila castrensis* и *Lumbriconereis* sp. (табл. 81). В качестве типичных для биоценоза могут быть указаны станция 1321 (см. табл. 84).

Таблица 81

Состав группировки *Ampelisca macrocephala* + *Byblis* типа *gaimardi* + *Acila castrensis* биоценоза *Ampelisca macrocephala* (по дочерпательным и траловым пробам)

Виды		Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индекс плотности
Руководящие	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	1769	30,0	47,0	100,0	54,6
Характерные I порядка	<i>Byblis</i> типа <i>gaimardi</i>	217	4,2	6,6	60,0	15,8
	<i>Acila (Truncacila) castrensis</i> Hinds	1	3,0	4,7	80,0	15,5
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	5	2,4	3,7	80,0	13,8
	Всего	223	9,6	15,0	—	45,1
Характерные II порядка	<i>Pagurus pubescens</i> (Kröyer)	2	4,7	7,3	20,0	9,7
	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	1	4,1	6,4	20,0	9,1
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	5	0,9	1,4	80,0	8,5
	<i>Tecticeps renoculus</i> Richardson	6	1,1	1,7	40,0	6,6
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	6	0,7	1,1	60,0	6,5
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	3	0,9	1,4	40,0	6,0
Всего	23	12,4	19,3	—	46,4	

Таблица 81 (окончание)

Виды		Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индексы плотности
Второстепенные I порядка	<i>Venericardia</i> sp.	1	0,8	1,3	40,0	5,2
	<i>Leda</i> типа <i>pernula</i>	3	0,6	0,9	40,0	4,9
	<i>Nephtys coeca</i> (O. F. Müller) . .	2	1,1	1,7	20,0	4,7
	<i>Macoma</i> типа <i>loveni</i>	2	0,5	0,8	40,0	4,5
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	6	0,3	0,4	40,0	3,1
	<i>Liocyma</i> sp.	3	0,5	0,8	20,0	3,1
	<i>Crenella</i> sp.	2	0,3	0,5	20,0	2,4
<i>Maldane sarsi</i> Malmgren	2	0,1	0,2	40,0	2,0	
Всего		21	4,2	6,6	—	29,9
Остальные виды *		109,5	7,9	12,1	—	—
Всего		2145,5	64,1	100,0	—	—

* См. приложение.

Пищевые группировки биоценоза

Для биоценоза характерно преобладание сестонофагов-фильтраторов, таких, как *Ampelisca macrocephala*, *Byblis* типа *gaimardi*, *Astarte montagui* и других, получающих пищу из тонкого придонного слоя воды при помощи специальных органов, создающих токи воды и отфильтровывающих органический сестон, находящийся во взвешенном состоянии.

Сестонофаги-фильтраторы этого биоценоза примерно в 2 раза превышают все остальные группы донных животных по биомассе и во много раз превышают их по плотности населения (табл. 82). Такая «ориентация» большей части населения биоценоза на органический сестон как на основной источник питания может служить указанием на сравнительно высокую динамику вод в придонных горизонтах в районе распространения биоценоза, что, по-видимому, обусловлено близостью глубоких северных Курильских проливов, через которые происходит интенсивное поступление глубинных океанских вод.

Рассмотрим теперь соотношение пищевых группировок в указанных выше двух группировках биоценоза.

В каждой из них сохраняется преобладание группы сестоноядных животных-фильтраторов, составляющих большую часть биомассы и плотности населения группировок. Вместе с тем в степени развития отдельных пищевых групп животных между ними наблюдаются и различия, являющиеся следствием расхождения видового состава группировок, обусловленного неоднородностью условий обитания в более мелководной и глубоководной частях ареала биоценоза. Так, в группировке I, распространенной в нижней сублиторали и в самой верхней части батимальной зоны, группа сестонофагов-фильтраторов имеет меньшее значение, чем в глубоководной группировке II, в которой сестоноядные животные составляют подавляющую часть биомассы и плотности поселений группировки. В то же время группа форм, заглатывающих грунт целиком, очень слабо представленная в группировке II, играет более существенную роль в группировке I (табл. 83—85).

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Ampelisca macrocephala*
(для всего биоценоза в целом)

Группировки	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индексы плотности
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	960	31,8	41,5	56,4
	<i>Byblis</i> типа <i>gaimardi</i>	80	1,6	2,1	8,0
	<i>Astarte montagui</i> (Dillwin)	1	0,2	0,3	2,2
		1041	33,6	43,9	66,6
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	2	8,5	11,2	17,1
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	3	1,0	1,3	8,5
	<i>Acila (Truncacila) castrensis</i> Hinds	1	1,0	1,3	3,6
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui)	1	0,1	0,1	1,4
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	1	0,1	0,1	1,4
		8	10,7	14,0	32,0
заглатывающие грунт целиком	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	10	6,2	8,1	16,1
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	4	0,3	0,4	4,2
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	4	0,2	0,3	3,0
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	3	0,1	0,1	2,0
		21	6,8	8,9	25,3
	29	17,5	22,9	57,3	
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Tecticeps renoculus</i> Richardson	55	2,6	3,4	14,5
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	5	0,8	1,0	6,9
	<i>Nephtys coeca</i> (O. F. Müller)	1	0,7	0,9	3,0
	61	4,1	5,3	24,4	
	Остальные виды биоценоза	112	21,3	27,9	—
Всего	—	1243	76,5	100,0	—

Таким образом, в биоценозе при переходе от наиболее мелководных районов к его более глубоководным районам возрастает относительное количество сестоноядных животных и уменьшается количество грунтоедов. Это указывает на усиление динамики вод на глубинах около

1000 м, поддерживающей основную массу органического детрита во взвешенном состоянии. Распространение на этих глубинах в районе биоценоза хорошо промытых песчаных грунтов, с низким содержанием органического углерода, подтверждает такое предположение.

Таблица 83

Соотношение пищевых групп в группировке *Ampelisca macrocephala* + *Nicomache lumbricalis* + *Tecticeps renoculus* биоценоза *Ampelisca macrocephala* (для всей группировки в целом)

Группировки	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индекс плотности
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	555	32,7	39,8	57,2
	<i>Astarte montagui</i> (Dillwin) . . .	2	0,3	0,4	3,4
	<i>Byblis</i> типа <i>gaimardi</i>	11	0,3	0,4	3,4
		568	33,3	40,6	64,0
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	2	10,7	13,0	17,9
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	4	1,0	1,2	8,9
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui) . . .	2	0,2	0,2	2,4
	<i>Terebellides stroemi</i> Sars.	1	0,2	0,2	2,0
	<i>Macoma alaskana</i> Dall.	1	0,2	0,2	2,0
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	2	0,2	0,2	2,0
		12	12,5	15,0	35,2
заглатывающие грунт целиком	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	16	9,3	11,4	23,6
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	4	0,4	0,5	5,3
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	3	0,2	0,2	2,4
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	4	0,1	0,1	2,2
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	1	0,1	0,1	1,4
	<i>Aricia norvegica</i> Sars.	1	0,1	0,1	1,4
	29	10,2	12,4	36,3	
	41	22,7	27,6	71,5	
Плотноядные (хищники и трупоеды)	<i>Tecticeps renoculus</i> Richardson	47	3,4	4,1	18,4
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	4	0,9	1,1	7,9
	<i>Nephtys coeca</i> (O. F. Müller)	2	0,5	0,6	2,2
	<i>Amphiodia craterodmeta</i> Clark . .	4	0,2	0,2	1,4
	57	5,0	6,0	29,9	
	Остальные виды	124,5	21,3	26,0	—
Всего	—	790,5	82,3	100,0	—

Соотношение пищевых групп в группировке *Ampelisca macrocephala* + *Nicomache lumbricalis* + *Tecticeps renoculus* биоценоза *Ampelisca macrocephala* на ст. 1321

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	1092	63,7	42,7
	<i>Byblis</i> типа <i>gaimardi</i>	10	0,4	0,3
	<i>Astarte montagui</i> (Dillwin)	2	0,1	0,1
		1104	64,2	43,1
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	5	27,1	18,2
	<i>Macoma alascanica</i> Dall.	4	1,1	0,8
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	8	1,1	0,7
		17	29,3	19,7
заглатывающие целиком грунт	<i>Phascolosoma</i> sp.	14	22,0	14,8
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	20	12,4	8,3
	<i>Travisia</i> sp.	2	1,0	0,7
	<i>Ammotrypane auligaster</i> Rathke	12	0,9	0,6
	<i>Aricia norvegica</i> Sars	4	0,6	0,4
	<i>Praxillella praeterrmissa</i> Malmgren	4	0,1	0,1
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	6	0,1	
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	2	0,1	
		64	37,2	24,9
	81	66,5	44,6	
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Tecticeps renoculus</i> Richardson	60	4,6	3,1
	<i>Sipho</i> sp.	2	7,8	5,2
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	10	1,0	0,7
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	16	1,0	0,7
	<i>Polynoidae</i>	4	0,3	0,2
	Nemertini	—	0,7	0,4
		92	15,4	10,3
Прочие	Amphipoda	28	1,7	1,2
	Polychaeta	—	0,8	0,5
	Isopoda	4	0,1	<0,1
	Ostracoda	16	0,2	0,1
	Bivalvia	6	0,1	0,1
	Cumacea	4	0,1	<0,1
	58	3,0	2,0	
Всего	—	1335	149,1	100,0

Соотношение пищевых групп в группировке *Ampelisca macrocephala* + *Byblis* типа *gaimardi* + *Acila castrensis* биоценоза *Ampelisca macrocephala* (для всей группировки в целом)

Группировки	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индекс плотности
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Byblis</i> типа <i>gaimardi</i>	217	4,2	6,6	15,8
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	1769	30,0	47,0	54,6
	<i>Venericardia</i> sp.	1	0,8	1,3	5,2
	<i>Liocyma</i> sp.	3	0,5	0,8	3,1
	<i>Crenella</i> sp.	2	0,3	0,5	2,4
		1992	35,8	56,2	81,1
Детритоядные собирающие с поверхности дна детрит	<i>Acila (Truncacila) castrensis</i> Hinds	1	3,0	4,7	15,5
	<i>Ophiura sarsi</i> Lütken	1	4,1	6,4	9,1
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	3	0,9	1,4	6,0
	<i>Leda</i> типа <i>pernula</i>	3	0,6	0,9	4,9
	<i>Macoma</i> типа <i>loveni</i>	2	0,5	0,8	4,5
		10	9,1	14,2	40,0
заглатывающие целиком грунт	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	5	0,9	1,4	8,5
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	6	0,3	0,4	3,1
	<i>Maldane sarsi</i> Malmgren	2	0,1	0,2	2,0
		13	1,3	2,0	13,6
		23	10,4	16,2	53,6
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Lumbriconereis</i> sp.	5	2,4	3,7	13,8
	<i>Pagurus pubescens</i> (Kröyer) . . .	2	4,7	7,3	9,7
	<i>Tecticeps renoculus</i> Richardson	6	1,1	1,7	6,6
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	6	0,7	1,1	6,5
	<i>Nephtys coeca</i> (O. F. Müller)	2	1,1	1,7	4,7
		21	10,0	15,5	41,3
	Остальные виды	109,5	7,8	12,1	—
Всего	—	2145,5	64,0	100,0	—

Биоценоз *ASTARTE IOANI*

Распространение и условия обитания

Распространен в Кроноцком заливе (рис.16) в самой верхней части склона континентальной ступени на глубинах от 200 до 350—400 м и приурочен (как и биоценоз *Ophiopholis aculeata* + *Spongia*) к зоне взаимодействия холодных и несколько распресненных вод Камчатского течения с более теплыми глубинными водами, имеющими полную океа-

ническую соленость 34,0—35,0‰ и постоянную положительную температуру 2—3°. В результате этого взаимодействия вод с различным температурным режимом здесь создаются условия, в некоторой степени аналогичные явлению «полярного фронта» (Броцкая и Зенкевич, 1939; Зенкевич, 1947, 1951), что способствует развитию фауны сестоноядных животных и повышению общей биомассы бентоса.

На биоценоз приходится станции 1348, 1355, 3277, 3281, 3284, 3289, расположенные на разнозернистых песках, со сравнительно небольшим для этих глубин количеством органического вещества — 0,25—0,50% $C_{орг}$ (см. рис. 2, 3).

Состав биоценоза

В биоценозе преобладают двустворчатые моллюски и ракообразные, составляющие вместе более 70% биомассы биоценоза (табл. 86).

Общее число видов биоценоза достигает, по-видимому, не менее 100. Большая их часть представлена формами, свободно живущими на поверхности дна.

Таблица 86

Соотношение отдельных групп донных животных в биоценозе *Astarte ioani*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Spongia	—	0,5	0,2
Coelenterata	15	0,5	0,2
Nemertini ?	1	2,4	1,0
Polychaeta	114	19,0	7,9
Sipunculoidea	5	5,0	2,1
Crustacea	652	44,8	18,8
Mollusca	69	125,6	52,8
Bryozoa	—	7,0	2,9
Echinodermata	147	26,6	11,2
Tunicata	1	6,0	2,6
Varia	—	0,9	0,3
Всего	1004	238,3	100,0
Онфауна			
сессильный бентос	—	15,8	6,7
вагильный бентос	—	160,4	67,2
Инфауна	—	62,1	26,1

Руководящая форма биоценоза — двустворчатый моллюск *Astarte ioani*, на долю которой приходится 42,5% биомассы.

Характерные I порядка — *Ampelisca macrocephala*, *Leda* типа *pernulla* — составляют 20% биомассы. Характерные II порядка и второстепенные I порядка — 17,5% (табл. 88).

Кроме этих форм, в биоценозе в большом количестве встречаются также губки, гидроиды *Lafoe grandis*, *Abietinaria abietina*, мшанки *Leischara* sp., полихеты *Chaetopterus variopedatus* и некоторые другие. Остальные виды играют незначительную роль в биоценозе. Обычно они имеют невысокую среднюю биомассу (менее 1,0 г/м²), частоту встречаемости меньше 16% и индексы плотности меньше 3,0 (табл. 87).

Видовой состав биоценоза *Astarte ioani*
(по дочерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, г/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индексы плотности
Руководящие	<i>Astarte (Astartella) ioani</i> Filatova	24	101,2	42,5	100,0	100,6
Характерные I порядка	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	527	39,7	16,7	100,0	63,0
	<i>Leda</i> типа <i>pernula</i>	17	7,6	3,2	100,0	27,4
	Всего	544	47,3	19,9	—	90,4
Характерные II порядка	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	4	6,3	2,6	50,0	17,7
	<i>Ophiopholis aculeata</i> (L.)	10	7,0	2,9	33,3	15,2
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	5	2,0	0,8	83,3	12,9
	<i>Astarte montagui</i> (Dillwyn)	1	4,2	1,8	33,3	11,8
	<i>Astarte (Elliptica) alaskensis</i> Dall.	1	3,9	1,6	33,3	11,4
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	5	5,4	2,3	16,7	9,5
	<i>Ophiura quadrispina</i> Clark.	34	2,3	1,0	33,3	8,7
	Всего	60	31,1	13,0	—	87,3
Второстепенные I порядка	<i>Ophiura sarsi</i> Lüthken	1	3,5	1,5	16,7	7,6
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren . . .	17	0,8	0,3	66,7	7,4
	<i>Ophiura leptocenia</i> Clark.	52	1,5	0,6	33,3	7,0
	<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke . . .	5	0,4	0,2	100,0	6,3
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	4	0,6	0,3	66,7	6,3
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	7	0,5	0,2	66,7	5,7
	<i>Anonyx nugax</i> (Phipps)	6	0,6	0,3	50,0	5,5
	<i>Byblis</i> типа <i>gaimardi</i>	30	0,8	0,3	33,3	5,1
	<i>Melinna elisabethae</i> McIntosh . . .	7	0,2	0,1	83,3	4,1
	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	3	0,5	0,2	33,3	4,1
	<i>Glycera capitata</i> Oersted	3	0,3	0,1	50,0	3,9
	<i>Plectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	3	0,3	0,1	50,0	3,9
	<i>Chone cincta</i> Zachs	10	0,7	0,3	16,7	3,4
		Всего	148	10,7	4,5	—
	Остальные виды*	228	48,1	20,1	—	—
	Всего	1004	238,4	100,0	—	—

* См. приложение.

В зоогеографическом отношении биоценоз *Astarte ioani* представляет особый интерес. Виды, образующие в нем основное ядро, представлены преимущественно двумя зоогеографическими категориями: арктическо-бореальными и северотихоокеанскими (бореальными), имеющими примерно одинаковое значение в биоценозе (соответственно 32 и 43% от общей биомассы биоценоза). Такая «двойственность» объясняется тем, что этот биоценоз распространен в той зоне глубин, которая находится под воздействием, с одной стороны, охлажденных шельфовых вод Камчатского течения и, с другой стороны, более теплых глубинных океанических вод. То же самое наблюдалось и в биоценозе *Ophiopholis aculeata* + *Spongia*. В качестве типичной для биоценоза может быть указана ст. 3284 (см. табл. 89).

Экологическая характеристика руководящего вида биоценоза

Руководящий вид биоценоза — *Astarte (Astartella) ioani* Filatova (сем. *Astartidae*, отр. *Eulamellibranchia*) известен в настоящее время только из Кроноцкого залива, откуда он был описан З. А. Филатовой (1957) по материалам э/с «Витязь» (1952—1955 гг.). В других районах дальневосточных морей *A. ioani* пока не обнаружена.

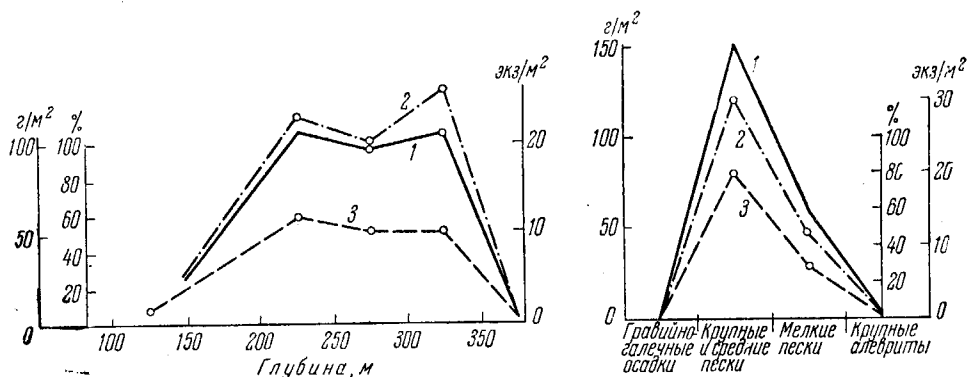


Рис. 26. Распределение *Astarte ioani* по глубинам и грунтам
Условные обозначения как на рис. 18

В Кроноцком заливе *A. ioani* встречается на 7 станциях (1348, 1355, 1371, 3277, 3281, 3284, 3289), приходящихся на места распространения разнозернистых песков с примесью гравийно-галечного материала.

Общая глубина нахождения этой формы 126—340 м, что соответствует зоне взаимодействия охлажденных и несколько распресненных шельфовых вод с более теплыми и солеными глубинными водами.

Astarte ioani встречается при температурах — 0,38—+ 1,9°, солёности 33,15—33,63‰ и концентрации кислорода 7,26—7,80 мл/л, или 89—98% насыщения O₂. Наиболее обычными являются, по-видимому, близкие к нулю положительные температуры. Они, видимо, удерживаются в придонных горизонтах в течение большей части года, так как на глубинах нижнего отдела сублиторали и в верхней части склона, где обитает *Astarte ioani*, сезонные колебания невелики. Так, по данным П. В. Ушакова (1953), даже в конце лета (июль — сентябрь), когда наблюдается максимальный прогрев вод, температура придонных слоев в этом районе на глубине 200 м обычно не превышает 1,0°.

Наибольшее количество *A. ioani* приходится на глубины 200—350 м, на крупные и среднезернистые пески (рис. 26). Максимальные биомасса (232,0 г/м²) и плотность поселений (52 экз/м²) наблюдалась на средних песках на глубине 239 м (ст. 1348).

Таким образом, можно предполагать, что *Astarte ioani* является нижнесублиторальной и верхнебатиальной, стенотермной, стеногалинной, стеноксобионтной и стеноэдафичной формой.

По характеру питания этот вид, как и все астарты, является сестоноядным животным, отфильтровывающим сестон из тонкого придонного слоя воды. Этим объясняется, почему *A. ioani* придерживается в своем распространении мест, характеризующихся повышенной активностью вод и распространением жестких крупно- и среднезернистых песков.

Пищевые группировки биоценоза

Основную роль в биоценозе играют сестоноядные животные (*Astarte ioani*, *Ampelisca macrocephala*, *Astarte montagui*, *Astarte alaskensis* и некоторые другие формы), питающиеся органической взвесью, которую они отфильтровывают из тонкого придонного слоя воды (табл. 88). В тех районах биоценоза, где встречаются более жесткие грунты (крупные пески с примесью гравия и гальки), к ним добавляются представители сестонофагов-фильтраторов, облавливающих более толстый слой (губки, мшанки, гидроиды и другие животные), обычно связанные с районами высокой подвижности вод, обеспечивающей хорошую аэрацию и обильное снабжение пищей придонных горизонтов (табл. 89).

Преобладание сестонофагов, достигающих большого обилия, указывает на то, что в районе распространения биоценоза придонные горизонты хорошо снабжаются органическим детритом. С другой стороны, преобладание фильтраторов и небольшое количество в нем детритофагов и, особенно, организмов, заглатывающих грунт целиком (см. табл. 88, 89), свидетельствует о том, что в районе распространения биоценоза оседание органической взвеси на дно выражено сравнительно слабо и большая ее часть находится во взвешенном состоянии. Подтверждением этому может служить распространение в этих районах разномыслистых песков с небольшим количеством органического вещества, указывающих на большую подвижность вод в придонных горизонтах, что, в свою очередь, связано с приуроченностью района распространения биоценоза к зоне взаимодействия вод прибрежного Камчатского течения с глубинными океаническими водами.

Биоценоз *BRISASTER TOWNSENDI*

Распространение и условия обитания

Встречается в Камчатском, Кроноцком и Авачинском заливах (рис. 16). В последнее время встречен также в верхней части склона восточной части Берингова моря (Нейман, 1962).

В прикамчатских водах распространен на глубинах от 250—300 до 500—600 м на песчаных; крупно- и мелкоалевритовых грунтах. В своем распространении связан с глубинными водами нижней субарктической тихоокеанской водной массы, имеющими полную океаническую соленость и мало меняющуюся положительную температуру 2—4°, а также характеризующимися пониженными концентрациями кислорода, достигающими нередко до долей мл О₂/л.

На биоценоз приходятся станции 1336, 1362, 1363, 1368, 1370, 1380, 3302, 3312, 3316, 3319.

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Astarte ioani*
(для всего биоценоза в целом)

Группировки	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индекс плотности
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Astarte (Astartella) ioani</i> Filatova	24	101,2	42,5	100,6
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	527	39,7	16,7	63,0
	<i>Astarte mantagui</i> Dillwyn . . .	1	4,2	1,8	11,8
	<i>Astarte (Elliptica) alaskensis</i> Dall	1	3,9	1,6	11,4
	<i>Byblis</i> типа <i>gaimardi</i>	30	0,8	0,3	5,1
	<i>Chone cincta</i> Zachs	10	0,7	0,3	16,7
		593	150,5	63,2	195,6
фильтраторы «Б»	<i>Ophiopholis aculeata</i> (L.)	10	7,0	2,9	15,2
		603	157,5	66,1	210,8
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Leda pernula</i> (Müller)	17	7,6	3,2	27,4
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	5	2,0	0,8	12,9
	<i>Ophiura quadrispina</i> Clark	34	2,3	1,0	8,7
	<i>Ophiura sarsi</i> Lüthken	1	3,5	1,5	7,6
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren . . .	17	0,8	0,3	7,4
	<i>Melinna elisabethae</i> McIntosh	7	0,2	0,1	4,1
	<i>Pectinaria (Cistenides) granulata</i> (L.)	3	0,3	0,1	3,9
		84	16,7	7,0	72,0
заглатывающие грунт целиком	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	5	5,4	2,3	9,5
	<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke . .	5	0,4	0,2	6,3
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	4	0,6	0,3	6,3
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	7	0,5	0,2	5,7
	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	3	0,5	0,2	4,1
			24	7,4	3,2
		108	24,1	10,2	105,9
Плотоядные (хищные и трупоеды)	<i>Strongylocentrorus</i> sp.	4	6,3	2,6	17,7
	<i>Ophiura leptoctenia</i> Clark	52	1,5	0,6	7,0
	<i>Anonyx nugax</i> (Phipps)	6	0,6	0,3	5,5
	<i>Glycera capitata</i> Oersted	3	0,3	0,1	3,9
			65	8,7	3,6
	Остальные виды	228	48,1	20,1	—
Всего	—	1004	238,4	100,0	—

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Astarte ioani* на ст. 3284

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Astarte (Astartella) ioani</i> Filatova	28	90,6	53,3
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	452	48,2	28,4
	<i>Limopsis</i> sp.	8	5,7	3,3
	<i>Lima</i> sp.	4	0,1	<0,1
		492	144,6	85,0
фильтраторы «Б»	<i>Spongia</i>	—	2,2	1,3
	<i>Leischara</i> sp.	—	1,2	0,7
	<i>Serularella tricuspidata</i> (Alder)	—	1,0	0,6
		—	4,4	2,6
		492	149,0	87,6
Детритоядные собирающие с поверхности дна	<i>Leda pernula</i> (Müller)	14	5,6	3,3
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	10	2,8	1,6
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren	8	0,6	0,4
	<i>Melinna elisabethae</i> McIntosh	6	0,2	0,1
	<i>Pista</i> sp.	—	0,1	<0,1
		38	9,3	5,4
заглатывающие грунт целиком	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	12	2,0	1,2
	<i>Phascolosoma</i> sp.	14	0,4	0,3
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	2	0,3	0,2
	<i>Scalibrogma inflatum</i> Rathke	4	0,3	0,2
	<i>Aricia norvegica</i> Sars	6	0,2	0,1
		38	3,2	2,0
		76	12,5	7,4
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Glycera capitata</i> Oersted	12	1,0	0,6
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	8	0,4	0,2
	<i>Turritella</i> sp.	10	1,6	0,9
	<i>Natica</i> sp.	2	0,04	0,1
	<i>Gastropoda</i> gen. sp.	2	2,4	1,4
		34	5,5	3,2
Прочие	Polychaeta	—	0,4	0,2
	Isopoda	2	0,3	0,2
	Amphihoda	50	2,4	1,4
	Dentalium	6	0,02	<0,1
	Bivalvia	8	0,04	<0,1
		66	3,16	1,8
Всего	—	668	170,16	100,0

Состав биоценоза

Основное значение в биоценозе имеют иглокожие и полихеты, обитающие в толще грунта и составляющие в общей сложности около 80% всей биомассы биоценоза (табл. 90).

Таблица 90

Соотношение отдельных групп донных животных в биоценозе *Brisaster townsendi*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Coelenterata	2	0,2	0,1
Nemertini	0,5	0,4	0,2
Polychaeta	357	47,8	25,8
Crustacea	937	14,8	8,1
Mollusca	109	22,8	12,3
Echinodermata	109	97,1	52,6
Tunicata	0,5	0,2	0,1
Varia	5	1,5	0,8
Всего	1620	184,8	100,0
Онфауна			
сессильный бентос	—	0,4	0,2
вагильный бентос	—	37,7	20,6
Инфауна	—	146,7	79,2

В биоценозе отмечено 138 видов. Некоторые виды являются типично батинальными формами, встречающимися только на склоне.

Руководящая форма — широкораспространенный в батиили северной части Тихого океана неправильный еж *Brisaster townsendi* (табл. 91).

Большинство входящих в биоценоз видов принадлежат к числу арктическобореальных форм, однако наибольшее значение имеют северотихоокеанские бореальные виды, к которым относится и руководящая форма — *Brisaster townsendi*, что указывает на ярко выраженный бореальный характер фауны в биоценозе. Об этом свидетельствует также и наличие в числе характерных форм видов южного происхождения, таких, как *Aphrodita talpa* и *Asteronyx loveni*, встречающихся в субтропических водах. В качестве типичной для биоценоза может быть указана станция 1380 (см. табл. 93).

Экологическая характеристика руководящего вида биоценоза

Неправильный еж *Brisaster townsendi* (Agassiz) из сем. *Schizasteridae* (отр. *Spatangoidea*) принадлежит к числу северотихоокеанских видов, встречающихся по азиатскому и американскому побережьям Тихого океана (рис. 27).

До работ э/с «Витязь» (1952—1955 гг.) он был известен из Берингова моря, к северу от о-ва Беринга (Дьяконов, 1949) и от юго-восточной Аляски до Южной Калифорнии и Панамского залива (Баранова, 1957).

Видовой состав биоценоза *Brisaster townsendi*
(по дочерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индекс плотности	
Руководящие	<i>Brisaster townsendi</i> (Agassiz) . . .	3	80,6	43,7	100	89,0	
Характерные I порядка	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	68	9,0	4,9	87,5	28,0	
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	326	7,3	3,9	87,5	25,4	
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	21	4,8	2,6	75,9	19,0	
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	6	8,2	4,4	37,5	17,5	
	Всего	421	29,3	15,8	—	89,9	
Характерные II порядка	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	14	4,7	2,5	37,5	13,3	
	<i>Rictocyma zenkevitschi</i> Filatova	2	3,0	1,6	37,5	11,8	
	<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke . .	10	1,5	0,8	75,0	10,6	
	<i>Pavonaria</i> sp.	2	10,0	5,4	12,5	11,2	
	<i>Aphrodita talpa</i> Quatrefages . . .	2	8,4	4,5	12,5	10,2	
	<i>Asteronyx loveni</i> Müller et Tro-schel	2	7,2	3,9	12,5	9,5	
	<i>Yoldia</i> sp.	3	6,8	3,8	12,8	9,2	
	<i>Calathura brachiata</i> (Stimpson)	41	1,5	0,8	50,0	8,7	
	<i>Maldane sarsi</i> Malmgren	32	1,4	0,8	37,5	7,2	
	<i>Pectinaria (Amphictene) moorei</i> Annenkova	6	0,8	0,4	50,0	6,3	
		Всего	114	45,3	24,5	—	98,0
	Второстепенные I порядка	<i>Terebellides stroemi</i> Sars.	2	0,4	0,2	62,5	5,3
<i>Ophiura leptoctenia</i> Clark.		51	1,1	0,6	25,0	5,2	
<i>Yoldia scissurata</i> Dall.		1	1,0	0,5	25,0	5,0	
<i>Amphiodia craterodmeta</i> Clark . .		42	0,6	0,3	37,5	4,7	
<i>Yoldia limatula</i> Say.		1	0,8	0,4	25,0	4,4	
<i>Phyllochaetopterus claparedii</i> McIntosh		1	0,7	0,4	25	4,2	
<i>Praxillela praetermissa</i> Malmgren		6	0,4	0,2	37,5	3,9	
<i>Ophiura quadrispina</i> Clark		5	0,4	0,2	37,5	3,8	
<i>Nucula tenuis</i> (Montagui)		9	0,5	0,3	25,0	3,6	
<i>Prionospio malmgreni</i> Claparede		32	0,5	0,3	25	3,6	
<i>Macoma</i> типа <i>loveni</i>		3	0,4	0,2	25,0	3,1	
		Всего	153	6,8	3,6	—	46,8
	Остальные виды *	929	22,8	12,4	—	—	
	Всего	1620	184,8	100,0	—	—	

* См. приложение.

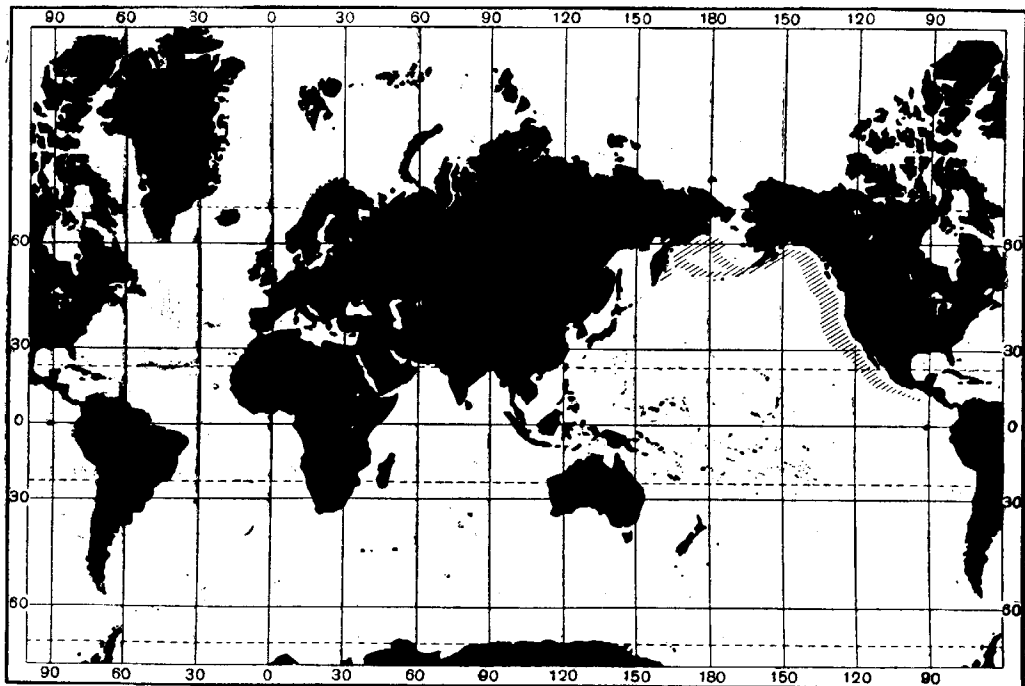


Рис. 27. Ареал *Brisaster townsendi*

Brisaster townsendi отличается большой изменчивостью в форме тела и очень близок к другому виду — *Brisaster latifrons* (Agassiz). Кларк (1917) считает, что между обоими видами происходит скрещивание, так как встречаются переходные формы. Такие промежуточные формы были встречены «Витязем» в 1952 г. в Беринговом море (ст. 1023).

Литературные данные по экологии *Brisaster townsendi* чрезвычайно скудны. В большинстве случаев указываются только глубины, грунты и температуры в местах нахождения ежей. У американского побережья *B. townsendi* встречается на глубинах 124—1165 м на илистых грунтах при температурах 3,8—9,5° (Кларк, 1917). З. И. Баранова (1952) указывает на нахождение этого ежа у о-ва Беринга и мыса Олюторского (Берингово море) на песчанистом грунте на глубинах 136—512 м. По Нейман (1961, 1962) *B. townsendi* обитает в восточной части Берингова моря при температуре не ниже +2°. К. М. Дерюгин и А. В. Иванов (1937) встречали ежей типа *Brisaster townsendi* в Авачинском заливе на глубинах 1500—2000 м на слабопесчанистом илу при температуре ила 4,8°. «Витязем» (1952) *Brisaster townsendi* встречен в Беринговом море на глубинах 120—780 м преимущественно на крупноалевритовых грунтах при температурах 1,78—3,48° и солености 33,3—34,26‰.

В наших материалах из района Восточной Камчатки этот вид имеется из Камчатского, Кроноцкого и Авачинского заливов. Он встречен в Камчатском заливе на глубине 320 м на крупноалевритовых грунтах при температуре 0,66° и солености 33,26‰; в Кроноцком заливе — на глубинах 300—588 м, на мелких песках и крупных алевритах, при температурах 0,62—2,95° и солености 33,24—34,54‰; в Авачинском заливе — на глубинах 130 и 420 м, на мелкоалевритовом грунте при температурах 0,28° и 0,80° и солености 33,12 и 33,43‰.

Наибольшее количество *B. townsendi* приходится на глубины 300—400 м и крупноалевритовые грунты (рис. 28). Оптимальными являются температуры 1—3° и соленость 33,5—34,5‰.

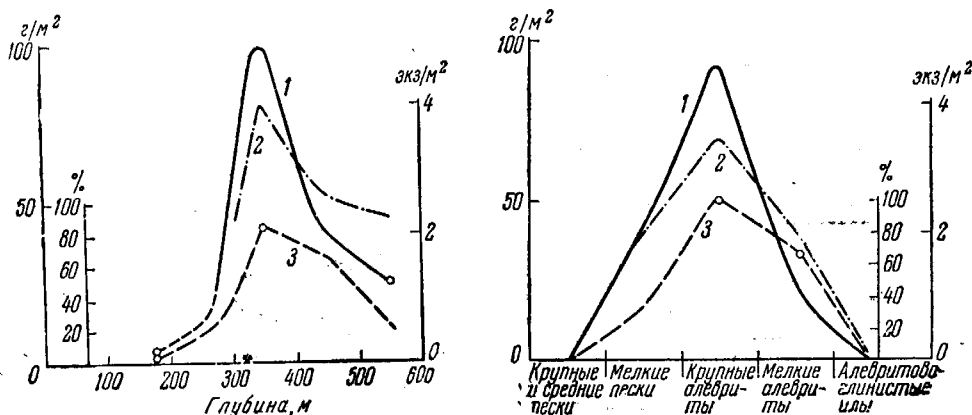


Рис. 28. Распределение *Brisaster townsendi* по глубинам и грунтам
Условные обозначения, как на рис. 18

На основании изложенного *Brisaster townsendi* должен быть отнесен к числу стенотермных, стеногалинных, преимущественно батинальных видов¹, предпочитающих крупноалевритовые грунты. По характеру питания *B. townsendi* является, видимо, безвыборочно заглатывающим грунт детритофагом. Об этом можно судить по аналогии с характером питания близкого к нему тихоокеанского вида *Brisaster latifrons*, относимого М. Н. Соколовой (1956) к безвыборочно заглатывающим грунтоядным формам.

Пищевые группировки биоценоза

Основную пищевую группировку биоценоза составляют виды, использующие в качестве пищевого материала органическое вещество грунта. В эту группу входят ежи *Brisaster townsendi*, полихеты *Ammotrupane aulogaster*, *Nicomache lumbricalis*, *Scalibregma inflatum*, *Maldane sarsi*, *Praxillella praetermissa* и некоторые другие формы, составляющие в общей сложности более половины биомассы биоценоза (в среднем 55%), тогда как на долю остальных пищевых группировок приходится меньшая часть биомассы (табл. 92 и 93). В этом отношении биоценоз *Brisaster townsendi* отличается от всех ранее рассмотренных биоценозов и является первым биоценозом, в котором мы встречаемся с преобладанием животных, заглатывающих грунт целиком.

Основным условием, благоприятствующим процветанию в биоценозе организмов, питающихся грунтом, должно быть сравнительно высокое содержание пищевых веществ в грунте, зависящее от количества поступающего в него органического детрита. Можно предполагать, что в районах распространения биоценоза *Brisaster townsendi* количество органического вещества, поступающего в донные отложения в виде

¹ Все приведенные выше данные, а также материалы, полученные «Витязем» в Беринговом море (1952 г.), не позволяют согласиться с мнением З. И. Барановой (1952) о том, что *B. townsendi* является типично глубоководным видом, встречающимся преимущественно на глубинах более 1000 м.

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Brisaster townsendi*
(для всего биоценоза в целом)

Группировки	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индекс плотности
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	326	7,3	3,9	25,4
	<i>Rictocyma zenkewitschi</i> Filatova	2	3,0	1,6	11,8
		328	10,3	5,5	37,2
фильтраторы «Б»	<i>Pavonaria</i> sp.	2	10,0	5,4	11,2
		330	20,3	10,9	48,4
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	21	4,8	2,6	19,0
	<i>Yoldia</i> sp.	3	6,8	3,8	9,2
	<i>Pectinaria (Amphictene) moorei</i> Annenkova	6	0,8	0,4	6,3
	<i>Terebellides stroemi</i>	2	0,4	0,2	5,2
	<i>Yoldia scissurata</i> Dall	1	1,0	0,5	5,0
	<i>Yoldia limatula</i> Say	1	0,8	0,4	4,4
	<i>Phyllochaetopterus claparedii</i> McIntosh	1	0,7	0,4	4,2
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui)	5	0,4	0,2	3,8
	<i>Ophiura quadrispina</i> Clark	9	0,5	0,3	3,6
	<i>Prionospira malmgreni</i> Claparede	32	0,5	0,3	3,6
	<i>Macoma</i> типа <i>loveni</i>	3	0,4	0,2	3,1
			84	17,1	9,3
заглатывающие грунт целиком	<i>Brisaster townsendi</i> (Agassiz) . .	3	80,6	43,7	89,0
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	68	9,0	4,9	28,0
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	6	8,2	4,4	17,5
	<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke . .	10	1,5	0,8	10,6
	<i>Maldane sarsi</i> Malmgren	32	1,4	0,8	8,7
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	6	0,4	0,2	3,9
			125	101,1	54,8
		209	118,2	64,1	215,1
Плотовые (хищники и трупоеды)	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	14	4,7	2,5	13,3
	<i>Aphrodita talpa</i> Quatrefages . .	2	8,4	4,5	10,2
	<i>Asteronyx loveni</i> Müller et Tro-schel	2	7,2	3,9	9,5
	<i>Ophiura leptoctenia</i> Clark	51	1,1	0,6	5,2
	<i>Amphiodia craterodmeta</i> Clark . .	42	0,6	0,3	4,7
		111	22,0	11,8	42,9
	Остальные виды	970	24,3	13,2	—
Всего	—	1620	184,8	100,0	—

Примечание. *Calathura brachiata*, входящая в число характерных форм биоценоза (см. табл. 91), включена в графу «Остальные виды биоценоза», так как характер питания этого вида неизвестен.

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Brisaster townsendi* на ст. 1380

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Rictozyma zenkewitschi</i> Filatova	2	3,00	0,7
	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	12	0,88	0,2
		14	3,88	0,9
фильтраторы «Б»	<i>Pavonaria</i> sp.	12	80,00	17,8
		26	83,88	18,7
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Pectinaria (Cistenides) hyperborea</i> (Malmgren)	12	0,52	
	<i>Amphiteis gunneri</i> var. <i>japonica</i> McIntosh	4	0,48	
	<i>Terebellides stroemi</i> Sars	4	0,16	
	<i>Terebellidae</i>	4	0,40	
	<i>Amphiodia craterodmeta</i> Clark	24	0,60	
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui)	12	0,52	
	<i>Yoldia</i> sp.	16	0,20	
	<i>Macoma</i> sp.	4	0,08	
	<i>Leda</i> sp.	4	0,01	
			84	2,97
заглатывающие целиком грунт	<i>Brisaster townsendi</i> (Agassiz)	4	200,00	44,5
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	16	15,40	3,4
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	4	0,10	
	<i>Capitellidae</i>	16	0,12	
	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	4	0,04	
	<i>Priapulys caudatus</i> Lamarck	4	0,08	
	<i>Myriochele oculata</i> Zachs	4	0,01	
			52	215,75
		136	218,72	48,6
Плотноядные (хищники и трупоеды)	<i>Aphrodita talpa</i> Quatrefages	4	67,40	15,0
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	16	11,52	2,5
	<i>Polynoidea</i>	16	0,28	
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	4	0,20	
	<i>Asteronyx loveni</i> Müller et Tro-schel.	8	58,08	12,9
	<i>Ophiura leptoctenia</i> Clark	136	1,04	
	Gastropoda	4	6,24	1,4
	Decapoda	8	0,59	
	Nemertini	—	0,08	
		496	145,43	32,2

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Прочие	<i>Polychaeta</i>	—	0,28	
	<i>Solenogastres</i>	8	0,04	
	<i>Bivalvia varia</i>	8	0,84	
	<i>Ostracoda</i>	12	0,08	
	<i>Amphipoda</i>	28	0,44	
	<i>Cumacea</i>	36	0,44	
	<i>Varia</i>	—	0,04	
		92	2,16	0,5
Всего	—	450	450,19	100,0

детрита, выносимого с материковой отмели и в виде отмирающего планктона, оседающего из поверхностных горизонтов, достаточно велико. Об этом говорит, например, тот факт, что на некоторых наиболее типичных для биоценоза станциях количество органического вещества в грунте значительно больше, чем на станциях, относящихся к любому из описанных выше биоценозов. Так, на ст. 3312, расположенный на склоне одного из каньонов северной части Кроноцкого залива на глубине 532 м, количество органического вещества в грунте составляло, по определению Е. Романкевича (1958), 0,73% $S_{орг}$, тогда как в грунтах даже такого биоценоза, как *Macoma calcarea*, в котором группа видов, заглатывающих грунт целиком, играет значительную роль, максимальная концентрация $S_{орг}$ не превышает 0,50%.

Фактором, способствующим обогащению донных отложений в районе распространения биоценоза *Brisaster townsendi* органическим веществом, наряду с прочими условиями, является недостаточная аэрация придонных горизонтов. При этих условиях процессы разложения органического вещества замедляются и грунты обогащаются органическим веществом.

Биоценоз *ACILA CASTRENSIS*

Распространение и условия обитания

Встречен в центральной части Кроноцкого залива (рис. 16) на глубинах от 600 до 900—1000 м. На биоценоз приходятся станции 1356, 3291, 3293, 3303—3305, приходящиеся на области распространения глубинных океанических вод, характеризующихся постоянной положительной температурой 3—4°, соленостью 34—35‰ и довольно сильно выраженным дефицитом кислорода. Так, по данным 20-го рейса э/с «Витязь» (1955 г.), концентрация O_2 в придонных горизонтах на станциях, приходящихся на биоценоз *A. castrensis*, колебалась от 0,46 до 0,75 мл/л, или 6—10% насыщения.

Основным видом осадков в районе распространения биоценоза являются разнозернистые пески, сменяющиеся мелкими песками и алевритовыми грунтами только на дне каньонов. Данных по содержанию органического вещества в грунтах на станциях, относящихся к биоце-

нозу, очень мало. Имеется всего одна станция (3304), расположенная на склоне центрального каньона Кроноцкого залива на глубине 1045 м, на которой Романкевичем (1958) было произведено определение органического вещества в грунте. По его определению крупнозернистые пески, встреченные на этой станции, содержали 0,33% $C_{орг}$.

Состав биоценоза

Основную часть биомассы биоценоза составляют двустворчатые моллюски. Существенную роль играют также полихеты и ракообразные (табл. 94), причем последние представлены главным образом амфиподами. Общее число видов в биоценозе достигает 46. Большинство видов — представители инфауны.

Таблица 94

Соотношение отдельных групп донных животных в биоценозе *Acila castrensis*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Polychaeta	243	11,3	17,3
Crustacea	1045	9,4	14,4
Mollusca	58	42,5	65,2
Echinodermata	2	0,4	0,6
Tunicata	1	1,1	1,6
Varia	2	0,6	0,9
Всего	1351	65,3	100,0
Онфауна			
сессильный бентос	—	1,6	2,4
вагильный бентос	—	5,1	7,8
Инфауна	—	58,6	89,8

Многие из них — эврибатные формы, встречающиеся как в сублиторали, так и на глубинах склона континентальной ступени. Однако ряд видов (*Acila castrensis*, *Pectinaria moorei*, *Notoproctus oculatus* и другие) принадлежит к числу преимущественно батинальных и верхнеабиссальных форм.

Руководящая форма биоценоза — двустворчатый моллюск *Acila castrensis*.

Кроме нее в состав ядра входят еще 10 видов, но они значительно уступают ей по обилию.

Все эти 11 видов, образующие ядро биоценоза, составляют более 90% его биомассы, в то время как на долю остальных форм приходится всего около 8% (табл. 95).

Основную роль в биоценозе играют бореальные (северотихоокеанские) виды. Из группы руководящих и характерных видов к их числу относятся *Acila castrensis*, *Chone cincta*, *Pectinaria moorei*, *Ampharete arctica* var. *gagarae*, составляющие в общей сложности более 70% биомассы биоценоза. В качестве типичной для биоценоза рассматривается ст. 3293 (см. табл. 97).

Видовой состав биоценоза *Acila castrensis*
(по дочерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индекс плотности
Руководящие	<i>Acila (Truncacila) castrensis</i> Hinds	24	47,4	72,5	100,0	60,0
Характерные I порядка	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	948	6,0	9,2	57,1	18,5
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	43	1,2	1,8	42,8	7,1
	<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke . .	13	1,5	2,3	28,7	6,5
	Всего	1004	8,7	13,3	—	32,1
Характерные II порядка	<i>Ampharete acutifrons</i> (Grube) . .	26	1,4	2,1	14,3	4,5
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	0,5	0,5	0,8	28,7	3,8
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui)	4	0,4	0,6	28,7	3,4
	<i>Chone cincta</i> Zachs	13	0,4	0,6	28,7	3,4
	<i>Pectinaria (Amphictene) moorei</i> Annenkova	2	0,3	0,5	28,7	2,9
	<i>Ampharete arctica</i> var. <i>gagarae</i> Uschakov	8	0,2	0,3	28,7	2,4
	Всего	53,5	3,2	4,9	—	20,4
Второстепенные I порядка	<i>Netoproctus oculatus</i> Arwidsson	5	0,1	0,2	28,7	1,7
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	8	0,1	0,2	28,7	1,7
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	1	0,2	0,3	14,3	1,7
	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	0,5	0,2	0,3	14,3	1,7
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	1	0,1	0,2	14,3	1,2
	<i>Goniada maculata</i> Oersted	1	0,1	0,2	14,3	1,2
	<i>Lysippe labiata</i> Malmgren	3	0,1	0,2	14,3	1,2
	Всего	19,5	0,9	1,6	—	10,4
	Остальные виды биоценоза* . . .	250	5,1	7,7	—	—
	Всего	1351	65,3	100,0	—	—

* См. приложение.

Экологическая характеристика руководящего вида биоценоза

Acila (Truncacila) castrensis Hinds (сем. *Nuculidae*, отр. *Prionodesmacea*) принадлежит к числу бореальных северотихоокеанских видов (рис. 29). Судя по литературным данным (Dall, 1921; Oldroyd, 1924; La Rocque, 1953, и др.), этот моллюск был известен из района тихоокеанского побережья Северной Америки — от Берингова моря до Сан-Диего (Калифорния). В последние годы (1950—1955 гг.) он обнаружен в сборах э/с «Витязь» из западной части Берингова моря (на склоне по

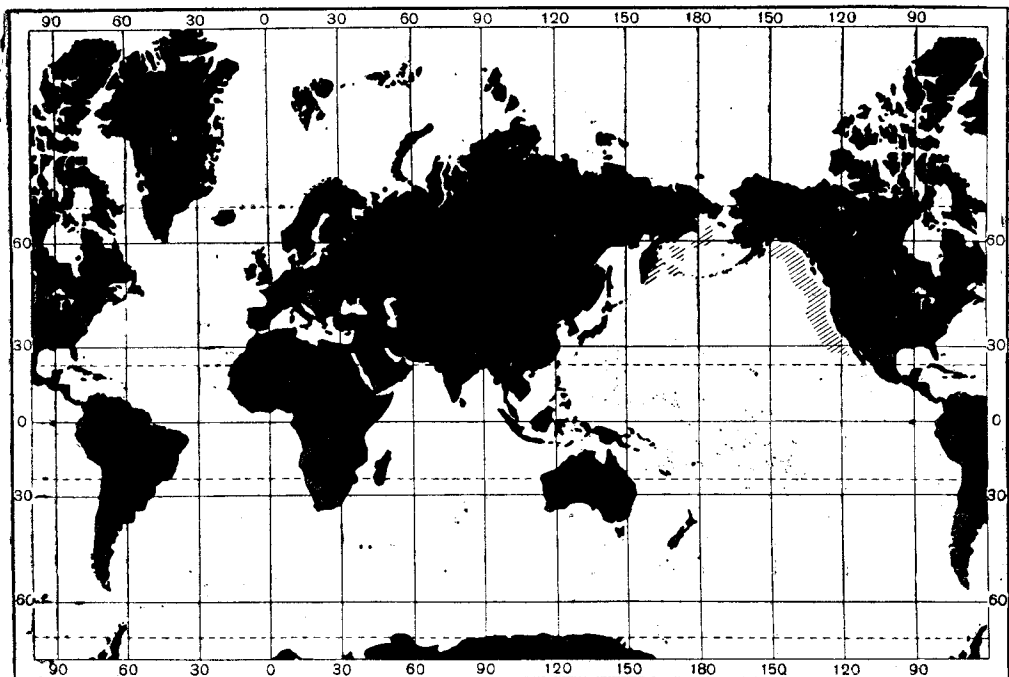


Рис. 29. Ареал *Acila castrensis*

выходе из Анадырского залива, на хребте Ширшова и в проливе между Командорскими и Ближними островами) и из района прикамчатских вод Тихого океана.

Экология *Acila castrensis* совершенно не изучена. Поэтому имеющиеся в нашем распоряжении явно хотя и недостаточные материалы заслуживают рассмотрения.

В районе исследований *Acila castrensis* встречена на 6 станциях (1356, 1362, 3291, 3304, 3305) в Кроноцком заливе и на двух станциях (2784, 2796), расположенных к востоку от п-ова Лопатка. В Кроноцком заливе она встречена на мелкопесчанистых и крупно-алевритовых грунтах на глубинах от 340 до 921 м, при температурах 1,16—3,40°, солености 33,45—34,44‰ и концентрации кислорода 1,04—6,67 мл/л, или 6,0—85,0% насыщения, а у юго-восточной оконечности Камчатки — на мелких песках на глубинах 793 и 1113 м при температуре 3,37 и 2,81°, солености 33,93 и 34,44‰ и концентрации кислорода 1,56 и 0,68 мл/л. Характерно, что в сходных условиях *Acila castrensis* обнаружена и в Беринговом море. Так, на ст. 968 (глубина 270 м), расположенной на склоне по выходе из Анадырского залива, этот моллюск встречен на мелких песках при температуре 3,38° и солености 33,62‰; на ст. 608 (склон хребта Ширшова, на глубине 510 м) — на мелком песке, при температуре 3,38° и солености 34,16‰, а на ст. 964 (пролив между Командорскими и Ближними островами, глубина 962 м) — на мелких песках при температуре 3,01° и солености 34,39‰.

Если проследить характер распределения *Acila castrensis*, то оказывается, что имеется довольно четко выраженная приуроченность этой формы к мелким пескам и глубинам 500—1000 м (рис. 30), где постоянно удерживаются положительные температуры 3—4°, полная океаническая соленость 34—35‰ и сильно выраженный дефицит

кислорода, доходящий до 10% насыщения O_2 . Все это позволяет охарактеризовать *Acila castrensis* как баттально-верхнеабиссальную, стенотермную и стеногалинную форму, тесно связанную в своем распространении с мелкопесчанистыми грунтами и преимущественно приспособленную к жизни в условиях низкой концентрации кислорода.

Причины приуроченности *Acila castrensis* к мелким пескам пока не вполне ясны. Кажется бы, что для нее как для детритоядной собирающей формы крупные алевриты подходят больше, чем мелкие пески, содержащие обычно значительно меньше детрита.

Однако и биомасса и плотность поселений и частота встречаемости этой формы свидетельствуют о явном предпочтении ею мелких песков

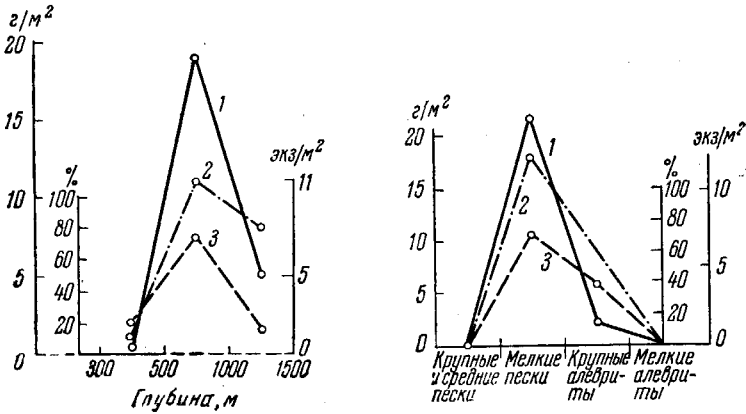


Рис. 30. Распределение *Acila castrensis* по глубинам и грунтам
Условные обозначения те же, что на рис. 18

(см. рис. 30). Об этом говорит и тот факт, что в западной части Берингова моря *Acila castrensis* встречена только на мелкопесчанистых грунтах, несмотря на то, что в этом районе на склоне континентальной ступени преобладают крупные алевриты.

Пищевые группировки биоценоза

Выше отмечалось, что биоценоз *Acila castrensis* встречается в Кроноцком заливе на глубинах 600—1000 м, т. е. располагается значительно глубже, чем биоценоз *Brisaster townsendi*, в котором ведущую роль играют грунтоядные животные, использующие органическое вещество грунта в качестве основного источника питания.

Казалось бы, что в соответствии с общей закономерностью относительного увеличения количества грунтоядов с глубиной в биоценозе *Acila castrensis*, как в биоценозе более глубоководном, относительное количество грунтоядных животных должно возрасти или, во всяком случае, сохраниться на том же уровне, что и в биоценозе *Brisaster townsendi*.

Однако в биоценозе *Acila castrensis* больше всего не грунтоядных беспозвоночных, а животных, собирающих детрит с поверхности дна, причем на долю этих форм приходится подавляющая часть биомассы всего лишь 5% биомассы (табл. 96, 97). Характерно также и то, что даже группа сестоноядных животных, играющих в биоценозе сравнительно небольшую роль, и та превосходит по обилию группу безвыборочно заглатывающих форм примерно вдвое.

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Acila castrensis*
(для всего биоценоза в целом)

Группировки	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индексы плотности
Сестоноядные фильтраторы «А» фильтраторы «Б»	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	948	6,0	9,2	18,5
	<i>Chone cincta</i> Zachs	13	0,4	0,6	3,4
		961	6,4	9,8	21,9
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Acila (Truncacila) castrensis</i> Hinds	24	47,4	72,5	69,0
	<i>Ampharete acutifrons</i> (Grube) . .	26	1,4	2,1	4,5
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui) . . .	4	0,4	0,6	3,4
	<i>Pectinaria (Amphictene) moorei</i> Annenkova	2	0,3	0,5	2,9
	<i>Ampharete arctica</i> var. <i>gagarae</i> Uschakov	8	0,2	0,3	3,4
	<i>Lysippe labiata</i> Malmgren . . .	3	0,1	0,2	1,2
	<i>Laonice cirrata</i> (Sars)	1	0,2	0,3	1,7
			68	50,0	76,5
заглатывающие грунт целиком	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	43	1,2	1,8	7,1
	<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke . .	13	1,5	2,3	6,5
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	0,5	0,5	0,8	3,8
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	8	0,1	0,2	1,7
	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	0,5	0,2	0,3	1,7
	<i>Notoproctus oculata</i> Arwidsson . .	5	0,1	0,2	1,7
			70	3,6	5,6
		138	53,6	82,1	107,6
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	1	0,1	0,2	1,2
	<i>Goniada maculata</i> Oersted . . .	1	0,1	0,2	1,2
		2	0,2	0,4	2,4
	Остальные виды	250	5,1	7,7	
Всего	—	1351	65,3	100,0	

В соотношении пищевых группировок в биоценозе *Acila castrensis* мы видим картину как бы обратную той, что наблюдается в более мелководном биоценозе *Brisaster townsendi*. По соотношению пищевых групп животных биоценоз *Acila castrensis* стоит ближе не к биоценозу *Brisaster townsendi*, а к таким нижнесублиторальным биоценозам, как *Macoma calcarea* и *Ophiura sarsi*, в которых также преобладают животные, питающиеся детритом, собираемым с поверхности дна. Все это заставляет предполагать, что в районах распространения биоценоза

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Acila castrensis* на ст. 3293

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А» фильтраторы «Б»	<i>Ampelisca macrocephala</i> Lilljeborg	204	3,20	3,0
	<i>Chone cincta</i> Zachs	16	0,72	0,7
		220	3,92	3,7
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Acila (Truncacila) castrensis</i> Hinds	40	96,00	89,6
	<i>Leda</i> sp.	20	3,60	3,4
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui) . . .	4	0,58	0,5
	<i>Macoma</i> sp.	4	0,40	0,4
	<i>Ampharete arctica</i> var. <i>gagarae</i> Ushakov	4	0,24	0,2
	<i>Prionospio malmgreni</i> Claparede	28	0,48	0,4
			100	101,30
заглатывающие грунт целиком	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	2	0,80	0,7
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	16	0,20	0,2
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	4	0,04	<0,1
	<i>Notoproctus oculatus</i> Arwidson	4	0,12	0,1
	<i>Myriochele oculata</i> Zachs	2	0,02	<0,1
			28	1,18
		128	102,48	95,5
Плотноядные (хищники и трупоеды)	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	4	0,24	0,2
	<i>Goniada maculata</i> Oersted	4	0,24	0,2
		8	0,48	0,4
Прочие	Coelenterata	4	0,40	0,4
Всего	—	360	107,28	100,0

Acila castrensis, т. е. на глубинах порядка 600—1000 м, вновь появляются условия, сходные с теми, что имеются в районах распространения указанных выше шельфовых биоценозов *Macoma calcarea* и *Orphiura sarsi*, иными словами, условия, способствующие развитию собирающих детритоядных животных.

Исходя из того факта, что в биоценозе *Acila castrensis* грунтоядные животные в количественном отношении представлены очень слабо и что основную роль в нем играют собирающие формы, можно предполагать,

что пищевая ценность грунтов в районах распространения этого биоценоза невелика и что основная часть оседающего на дно детрита содержится в самом поверхностном горизонте грунта, не проникая в более глубокие слои. Об этом говорит сравнительно малое количество органического углерода в донных осадках (не более 0,5% $C_{орг}$).

Биоценоз *BRISASTER LATIFRONS*

Распространение и условия обитания

Этот биоценоз является одним из наиболее широко распространенных в батииали Охотского моря биоценозов (Ушаков, 1953; Савилов, 1957), связанных в своем распространении с глубинными водами тихоокеанского происхождения, характеризующимися постоянными положительными температурами около 2°, полной океанической соленостью и низким содержанием кислорода, доходящим, по данным П. В. Ушакова (1953), на глубинах 300—500 м до 60—30%, а на глубинах около 1000 м — до 10% насыщения.

В районе наших исследований биоценоз *Brisaster latifrons* встречается с охотоморской стороны северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки (рис. 16а) на глубинах от 250 до 800—900 м. На биоценоз приходятся станции 2131, 2814, 2820, 2827, 2828, 2841, 2843, 2845, расположенные в области распространения указанных выше вод тихоокеанского происхождения и крупноалевритовых грунтов, содержащих, по П. Л. Безрукову (1960б), в среднем 0,60 $C_{орг}$.

По данным 18-го рейса э/с «Витязь» (1954 г.), придонные горизонты вод на этих станциях на глубинах 300—500 м характеризовались в мае—июне температурами 1,0—1,62°, соленостью 33,13—33,77‰ и концентрацией кислорода 3,79—6,42 мл/л.

Характерно, что условия обитания биоценоза *Brisaster latifrons* во многом напоминают условия обитания биоценоза *Brisaster townsendi*. Это, в свою очередь, приводит, как будет видно из дальнейшего изложения, к значительному сходству структуры обоих биоценозов, к сходству состава и соотношения входящих в эти биоценозы жизненных форм.

Состав биоценоза

Так же, как и в биоценозе *Brisaster townsendi*, в биоценозе *Brisaster latifrons* основу населения составляет инфауна, представленная преимущественно иглокожими и полихетами, на долю которых в общей сложности приходится более 90% всей биомассы биоценоза (табл. 98). В биоценозе отмечено 112 видов. Большинство из них относится к эврибатным формам.

Однако некоторые виды (*Brisaster latifrons* и другие) встречаются преимущественно в батииальной зоне. То же самое наблюдается, как мы видели, и в биоценозе *B. townsendi*.

Руководящей формой является неправильный еж *Brisaster latifrons*, помимо которого в состав ядра биоценоза входят еще 26 видов, составляющих вместе с ним около 90% его биомассы. Все остальные виды играют в биоценозе незначительную роль (табл. 99).

Большое сходство биоценоза *Brisaster latifrons* с биоценозом *B. townsendi* проявляется и в отношении зоогеографического состава фауны. Основную роль в нем так же, как и в последнем, играют виды северобореальные (тихоокеанские и амфибореальные), образующие более 50% биомассы биоценоза. Из группы руководящих, характерных и второстепенных форм I порядка к их числу относятся: *Brisaster latifrons*, *Chiri-*

Соотношение отдельных групп донных животных в биоценозе *Brisaster latifrons*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей био- массы
Spongia	—	0,3	0,2
Coelenterata	—	0,4	0,3
Nemertini	0,3	0,3	0,2
Polychaeta	118	21,3	15,5
Sipunculoidea	2	0,1	0,1
Crustacea	77	1,0	0,8
Mollusca	61	5,7	4,2
Bryozoa	—	0,3	0,2
Echinodermata	104	107,2	78,5
Всего	262,3	136,6	100,0
Онфауна			
сессильный бентос	—	1,0	0,8
вагильный бентос	—	36,4	26,6
Инфауна	—	99,2	72,6

dota pellucida, *Travisia kerguelensis intermedia*, *Ophiura leptoctenia*, *Echinarachnius parma*, *Glycinde armigera*, *Goniada maculata*, *Amphitecis gunneri* var *japonica*, *Chaetoderma robusta*.

Весьма характерно также наличие в числе этой группы видов таких форм, как *Aphrodita talpa* и *Goniada annulata*, относящихся к видам южного происхождения (встречаются в тропических, субтропических и южно-бореальных водах).

Из числа типичных для биоценоза станций может быть указана ст. 2814 (см. табл. 101).

Экологическая характеристика руководящего вида биоценоза

Brisaster latifrons (Agassiz) из сем. *Schizasteridae* (отр. *Spatangoidea*) является бореальным северотихоокеанским видом (рис. 31).

До работ «Витязя» (1949—1952 гг.) он был известен из Охотского моря, из пролива Лаперуза, с побережья Японии, из района банки Бауэрса (Берингово море) и с побережья Северной Америки (от п-ова Аляска до южной Калифорнии).

Экология *Brisaster latifrons*, так же как и экология *B. townsendi*, изучена недостаточно. По данным Кларка (Clark, 1917), *B. latifrons* встречен «Альбатросом» (1902—1906 гг.) на различных грунтах (преимущественно на мягких илах) при температурах 1,6—14,3°. А. М. Дьяконов (1949) и З. И. Баранова (1952) указывают, что этот еж встречается на глубинах от 54 до 1552 м. В Беринговом море *B. latifrons* встречен «Витязем» (1952) на глубинах 423 м (ст. 1461) и 1710 м (ст. 1543) на крупных и мелкоалевритовых грунтах при температурах 3—4° и солёности 33,93—34,50‰.

В районе Камчатки и северных Курильских островов *Brisaster latifrons* встречается только с охотоморской стороны, где он является, как

Видовой состав биоценоза *Brisaster latifrons*
(по дочерпательным и траловым пробам)

	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Встречаемость, %	Индекс плотности
Руководящие	<i>Brisaster latifrons</i> (Agassiz) . .	5	63,7	47,0	100,0	80,0
Характерные I порядка	<i>Chiridota pellucida</i> Vahl.	4	11,5	8,5	30,0	18,5
	<i>Travisia kerguelensis intermedia</i> Annenkova	18	6,6	4,8	50,0	18,2
	<i>Echinarachnius parma</i> Lamarck	1,5	12,8	9,4	20,0	16,0
	<i>Ctenodiscus crispatus</i> (Retzius)	1,5	9,9	7,2	20,0	14,1
	<i>Ophiura leptoctenia</i> Clark	78	1,8	1,3	70,0	11,2
	Всего	103	42,6	31,2	—	78,0
Характерные II порядка	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	28	2,9	2,1	20,0	7,6
	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	4	1,2	0,9	40,0	6,9
	<i>Artacama proboscidea</i> Malmgren	2	1,1	0,8	40,0	6,3
	<i>Trochostoma orientale</i> Saveljeva.	2	2,3	1,7	10,0	4,9
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui) . . .	6,5	0,7	0,5	30,0	4,6
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	2	0,7	0,5	30,0	4,6
	<i>Onuphis (Nothria) conchylega</i> Sars.	10	1,0	0,7	20,0	4,4
	<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius . .	0,5	2,0	1,5	10,0	4,4
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	3	0,6	0,4	30,0	4,2
	<i>Sternaspis scutata</i> (Ranzani) . .	2	0,8	0,6	20,0	4,0
<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould) . . .	3	0,4	0,3	40,0	4,0	
	Всего	63	13,7	10,0	—	56,9
Второстепенные I порядка	<i>Aphrodita talpa</i> Quatrefages . .	0,5	0,7	0,5	10,0	2,6
	<i>Terebellides stroemi</i> Sars.	2	0,2	0,1	30,0	2,4
	<i>Goniada annulata</i> Moore	2	0,2	0,1	30,0	2,4
	<i>Yoldia</i> типа <i>lanceolata</i>	1	0,6	0,4	10,0	2,4
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	1	0,5	0,4	10,0	2,2
	<i>Glycinda armigera</i> Moore	2	0,1	0,1	30,0	1,7
	<i>Goniada maculata</i> Oersted	3	0,1	0,1	30,0	1,7
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	2	0,1	0,1	20,0	1,4
	<i>Amphicteis gunneri</i> var. <i>japonica</i> McIntosh	1	0,2	0,1	10,0	1,4
	<i>Chaetoderma robusta</i> Hoeth . . .	2	0,1	0,1	20,0	1,4
		Всего	16,5	2,8	2,0	—
	Остальные виды*	74,8	13,8	9,8	—	—
	Всего	262,3	136,6	100,0	—	—

* См. приложение.

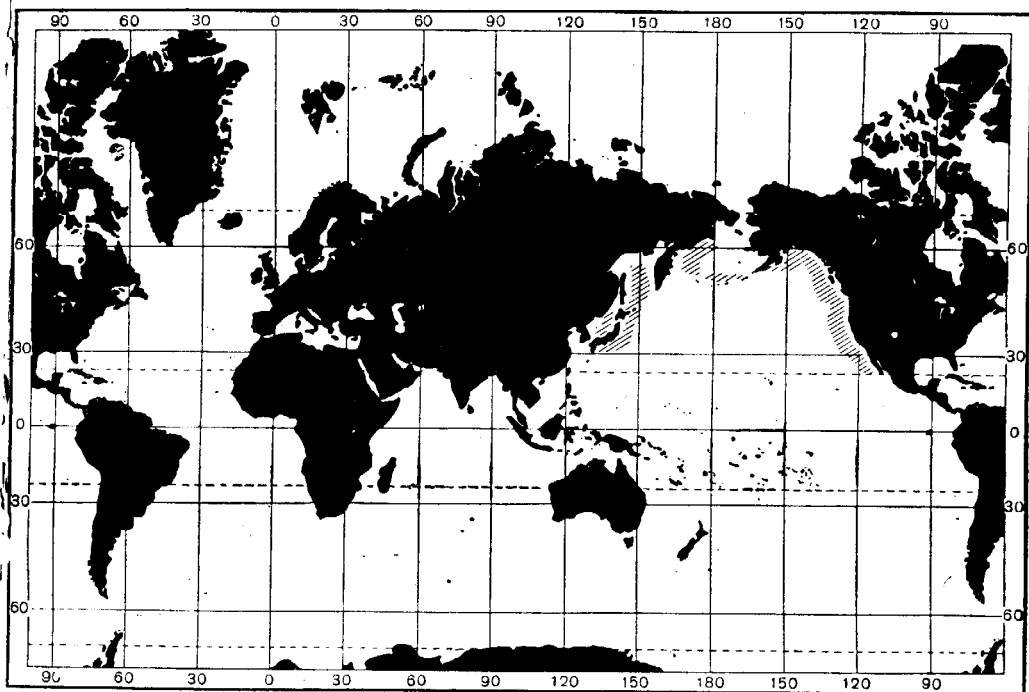


Рис. 31. Ареал ежа *Brisaster latifrons*

указывалось, руководящим видом в образуемом им биоценозе. В этом районе своего ареала он встречен на глубинах от 152 до 1226 м на всех видах грунтов (кроме валунно-галечных и гравийно-галечных) при температурах 1,0—2,4° и солености 33,30—34,21%, т. е. в зоне распространения глубинных охотоморских вод тихоокеанского происхождения. *B. latifrons* наиболее многочислен на глубинах 350—450 м на крупно-алевритовых грунтах (рис. 32) при температурах 1,5—2° и солености 33,5—34,0‰.

Максимальная биомасса *Brisaster latifrons* (160 г/м²) отмечена на глубине 430 м на крупном алеврите, при температуре около 2° и солености 33,6‰. Таким образом, этот вид может быть охарактеризован как стенотермный, стеногалинный, преимущественно батигальный вид, предпочитающий сравнительно богатые органикой алевритовые грунты, что связано с характером питания этого ежа, являющегося грунтоядным животным (Соколова, 1956).

Если сравнить приведенные материалы с таковыми по *Brisaster townsendi*, то нетрудно заметить, что в образе жизни обеих ежей наблюдается большое сходство, которое подтверждает правильность вывода Кларка (1917) об их систематической близости. Экология этих двух ежей, в свою очередь, весьма сходна с экологией североатлантического ежа *Brisaster fragilis* Düben et Koren, обитающего у берегов Норвегии и в юго-западной части Баренцева моря и заходящего в периоды потепления в Кольский залив (Шорыгин, 1948). По данным А. А. Шорыгина (1928, 1948), этот бореальный, стенотермный, стеногалинный и эвридафичный вид встречается на глубинах 65—1300 м (в Баренцевом море от 124 до 413 м) при температурах от 0 до 5°. Наибольшая частота встречаемости его, по Шорыгину, приходится на глубины 300—400 м, на илисто-песчанистые грунты, при температуре 3—4° и солености 34,0‰. На эти же глубины и температуру 2—4° приходится, по Зенкевичу и

Броцкой (1937), и его наиболее высокая биомасса. Все эти данные в значительной мере совпадают с нашими данными по экологии *Brisaster latifrons* и *B. townsendi*. Характер распространения всех трех рассмотренных видов ежей и сходство их экологии свидетельствуют о том, что

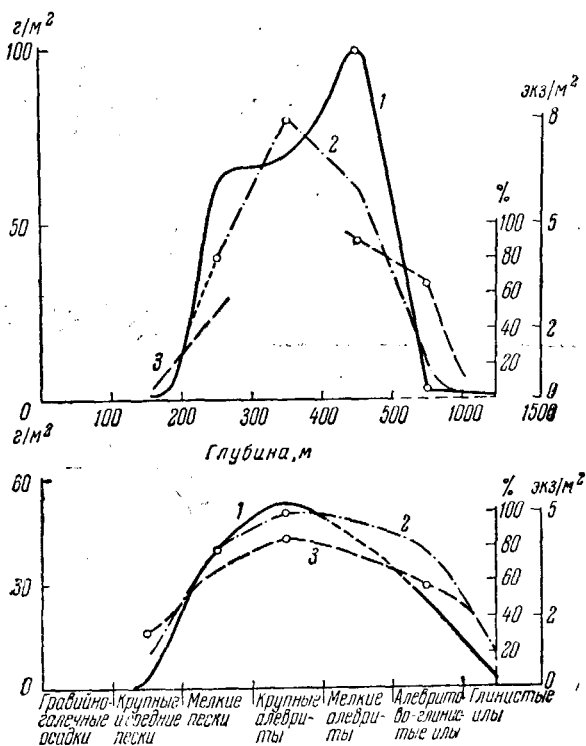


Рис. 32. Распределение *Brisaster latifrons* по глубинам и грунтам
Условные обозначения те же, что на рис. 18

они, видимо, ведут свое начало от одного предка, обитавшего в более теплое послеледниковое время вдоль всего побережья Сибири. Последовавшее затем похолодание разорвало его сплошной ареал и привело к появлению трех новых видов.

Пищевые группировки биоценоза

Основную пищевую группировку биоценоза составляют животные, безвыборочно заглатывающие грунт (табл. 100, 101).

Сходное соотношение пищевых группировок наблюдается и в биоценозе *Brisaster townsendi*, встречающемся на тех же глубинах в Камчатском, Кроноцком и Авачинском заливах. Только в биоценозе *Brisaster latifrons* доминирование группы форм, заглатывающих грунт целиком, выражено более резко, так как здесь на их долю приходится в среднем 75% от общей биомассы биоценоза. Это связано с тем, что в районе наших исследований биоценоз *Brisaster latifrons* распространен преимущественно на алевроитовых грунтах, более богатых органическим веществом и, следовательно, имеющих большую кормовую ценность.

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Brisaster latifrons*
(для всего биоценоза в целом)

Группировки	Виды	Средняя численность экз./м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы	Индекс плотности
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Cardium ciliatum</i> Fabricius . . .	0,5	2,0	1,5	4,4
	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould) . . .	3	0,4	0,3	4,0
	<i>Echinarachnius parma</i> Lamarck .	1,5	12,8	9,4	16,0
		5,0	15,2	11,2	24,4
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui) . . .	6,5	0,7	0,5	4,6
	<i>Terebellides stroëmi</i> Sars	2	0,2	0,1	2,4
	<i>Yoldia</i> типа <i>lanceolata</i>	1	0,6	0,4	2,4
	<i>Amphicteis gunneri</i> var. <i>japonica</i> McIntosh	1	0,2	0,1	1,4
		10,5	1,7	1,1	10,8
заглатывающие грунт целиком	<i>Brisaster latifrons</i> (Agassiz) . .	5	63,7	47,0	80,0
	<i>Chiridota pellucida</i> Vahl	4	11,5	8,5	18,5
	<i>Travisia kerguelensis intermedia</i> Annenkova	18	6,6	4,8	18,2
	<i>Ctenodiscus crispatus</i> (Retzius)	1,5	9,9	7,2	14,1
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	28	2,9	2,1	7,6
	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	4	1,2	0,9	6,9
	<i>Artacama proboscidea</i> Malmgren	2	1,1	0,8	6,3
	<i>Trochostoma orientale</i> Saveljeva	2	2,3	1,7	4,9
	<i>Praxillella praelermis</i> Malmgren	3	0,6	0,4	4,2
	<i>Sternaspis scuttata</i> (Ranzani) . .	2	0,8	0,6	4,0
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	1	0,5	0,4	2,2
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	2	0,1	0,1	1,4
	<i>Chaetoderma robusta</i> *	2	0,1	0,1	1,4
		74,5	101,3	74,6	169,7
		85	103,0	75,7	180,5
Плотноядные (хищники и трупоеды)	<i>Ophiura leptoctenia</i> Clark	78	1,8	1,3	11,2
	<i>Onuphis (Nothria) conchylega</i> Sars	10	1,0	0,7	4,4
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	2	0,7	0,5	4,6
	<i>Aphrodita talpa</i> Quadrefages . .	0,5	0,7	0,5	2,6
	<i>Goniada annulata</i> Moore	2	0,2	0,1	2,4
	<i>Glycinde armigera</i> Moore	2	0,1	0,1	1,7
	<i>Goniada maculata</i> Oersted	3	0,1	0,1	1,7
	97,5	4,6	3,3	28,6	
	Остальные виды	74,8	13,8	9,8	—
Всего	—	262,3	136,6	100,0	—

* *Chaetoderma robusta* условно включена в группу форм, заглатывающих грунт целиком, так как характер питания этого вида не изучен.

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Brisaster latifrons*
на ст. 2814

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould) . . .	12	1,12	0,4
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Terebellides stroemi</i> Sars	4	0,36	> 0,1
	<i>Ampharetidae</i>	4	0,20	< 0,1
	<i>Amphiodia craterodmeta</i> Clark . .	4	0,32	> 0,1
		12	0,88	0,4
заглатывающие грунт целиком	<i>Brisaster latifrons</i> (Agassiz) . .	4	149,84	73,2
	<i>Ctenodiscus crispatus</i> (Retzius)	4	41,92	20,4
	<i>Artacama proboscidea</i> Malmgren	4	6,40	3,1
	<i>Maldanidae</i>	5	1,64	0,8
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	4	0,16	< 0,1
		21	199,96	97,5
		33	200,84	97,9
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Pandalus</i> sp.	4	1,16	0,6
	<i>Glycinde armigera</i> Moore	8	0,68	0,3
	<i>Nephtys coeca</i> (O. F. Müller)	8	0,52	< 0,3
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	8	0,36	> 0,1
		28	2,72	1,3
Прочие	Amphipoda	8	1,20	0,5
Всего	—	81	205,88	100,0

Биоценоз *ARTACAMA PROBOSCIDEA* + *AMMOTRYPANE AULOGASTER*

Распространение и условия обитания

Распространен к западу и северо-западу от островов Алаид и Парамушир (ст. 2755, 2847 и 2848) на глубинах от 600 до 1020 м (рис. 16а). Встречается на мелкопесчанистых и алевритовых грунтах. Приурочен к глубинным тихоокеанским водам, проникающим в Охотское море через Третий и Четвертый Курильские проливы и характеризующимся постоянными положительными температурами 2—3°, полной океанической соленостью и резко выраженным дефицитом кислорода, достигающим на глубинах около 1000 м лишь до 10% насыщения (Ушаков, 1953).

Состав биоценоза

Основной группой животных в биоценозе являются полихеты (табл. 102). Благодаря их массовому развитию, большую часть биомассы биоценоза составляет инфауна, на долю которой приходится около 80% всей биомассы биоценоза. Общее число видов в биоценозе невелико (по-видимому, не превышает 40—50 видов).

Таблица 102

Соотношение отдельных групп донных животных в биоценозе *Artacama proboscidea* + *Ammotrypane aulogaster*

Группы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Coelenterata	0,7	0,3	0,3
Polychaeta	395	79,0	74,5
Priapulioidea	2	0,2	0,2
Crustacea	553	3,6	3,4
Mollusca	25	9,2	8,7
Bryozoa	—	3,2	3,1
Echinodermata	74	5,6	5,3
Varia	—	4,8	4,5
Весь бентос	1049,7	105,9	100,0
Онфауна			
сессильный бентос	—	3,5	3,3
вагильный бентос	—	21,2	19,8
Инфауна	—	81,2	76,9

Руководящие формы: *Artacama proboscidea* и *Ammotrypane aulogaster*, на долю которых приходится $\frac{2}{3}$ биомассы биоценоза (табл. 103).

Таблица 103

Состав биоценоза *Artacama proboscidea* + *Ammotrypane aulogaster* (по дочерпательным пробам) *

Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Руководящие	<i>Artacama proboscidea</i> Malmgren	12	35,6
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	331	30,0
Всего		343	65,6
Характерные I порядка	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	4	3,9
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	4	3,3
	<i>Praxillella praeterrmissa</i> Malmgren	14	2,9
	<i>Amphiodia</i> sp.	3	2,2
Всего	—	25	12,3

	В и д ы	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Характерные II порядка	<i>Ophiura leptoctenia</i> Clark	69	1,2	1,3
	<i>Chaetoderma</i> sp.	7	0,9	1,0
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	1	0,7	0,8
	<i>Nephtys</i> sp.	3	0,7	0,8
	<i>Dentalium</i> sp.	2	0,7	0,8
Всего		82	4,2	4,7
Остальные виды **		599,5	9,2	10,0
Всего		1049,5	91,3	100,0

* Из-за недостатка данных более подробная количественная характеристика видового состава биоценоза не дается.

** См. приложение.

Большинство видов биоценоза — арктическо-бореальные формы: они составляют более половины всей его биомассы. Из числа руководящих и характерных видов к ним относятся *Artacama proboscidea*, *Axiothella catenata*, *Praxillella praetermissa* и др. В качестве типичной для биоценоза можно указать ст. 2848 (см. табл. 105).

Экологическая характеристика руководящих видов биоценоза

а) *Artacama proboscidea*

Artacama proboscidea Malmgren (сем. *Terebellidae* отр. *Terebellomorpha*) — арктическо-бореальный, циркумполярный и биполярный вид (Hessle, 1917; Анненкова, 1937, 1938; Зацепин, 1948; Ушаков, 1955а, 1955б и др.). Встречается во всей Арктике, в датских водах (Скагеррак, Каттегат, Бельт), в западной части Балтийского моря, у Кергеленских островов (Michaelson, 1897, цит. по Дерюгину, 1915), у Южной Георгии (Анненкова, 1937, 1938) (рис. 33).

По Н. П. Анненковой (1938), *Artacama proboscidea* является сублиторальной формой, свойственной илистым грунтам и встречающейся на глубинах от 10 до 350 м; по В. И. Зацепину (1948), она приурочена к илистым и илисто-песчанистым грунтам средних и нижних горизонтов сублиторали. К. М. Дерюгиным (1915) *A. proboscidea* была обнаружена на илах южной и средней части Кольского залива на глубинах 22—73 м. До работ «Витязя» (1949—1954 гг.) этот вид в Охотском море был известен с глубин 51—120 м и в Японском море — с глубин 70—1180 м (Ушаков, 1955а, 1955б). В сборах «Витязя» из Берингова моря *A. proboscidea* имеется с 20 станций с глубин 64—187 м и 957—3059 м. В этом море она встречена на мелких песках, крупных и мелких алевритах и алевритово-глинистых илах при температурах от —1,56 до +3,28° и солености от 32,50 до 34,68‰. Наибольшее число находок приходится на глубины среднего и нижнего горизонтов сублиторали с крупноалевритовыми илами, положительными (до 2—2,5°) температурами и соленостью 33,0—33,5‰. В прикамчатских водах *A. proboscidea* встре-

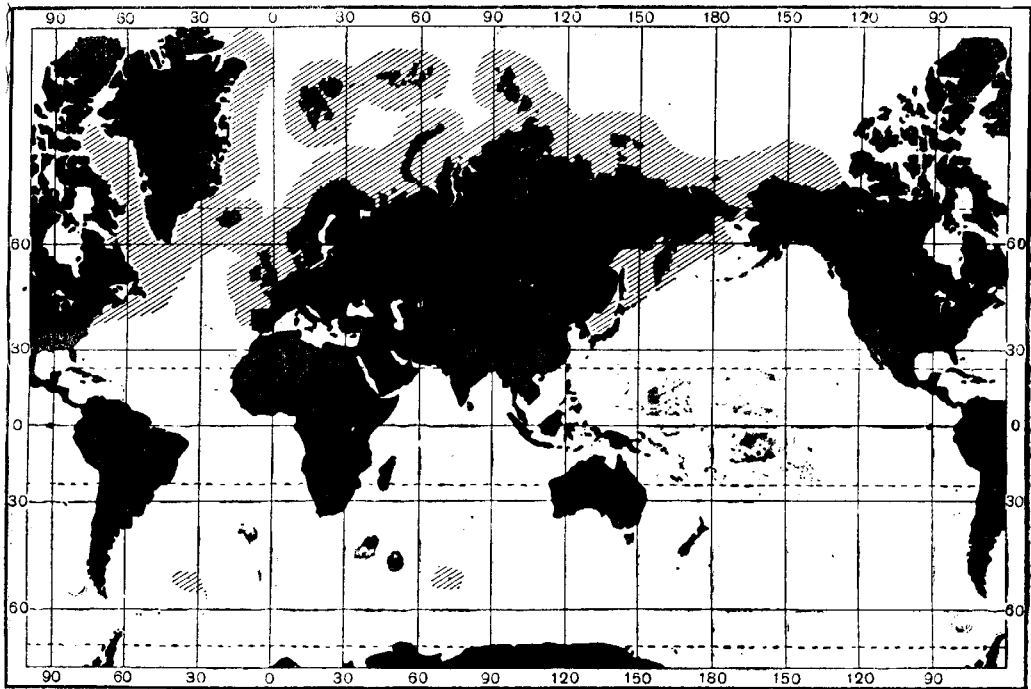


Рис. 33. Ареал *Artacama proboscidea*

чена в Кроноцком заливе и в охотоморских водах северных Курильских островов. В последнем районе она является массовой формой, образуя в нем поселения плотностью до 50 экз/м^2 при биомассе в 70 г/м^2 . В Кроноцком заливе встречена на мелкопесчанистых грунтах верхней части склона (от 350 до 888 м) при температурах $0,96\text{--}2,95^\circ$ и солености $33,42\text{--}34,54\text{‰}$. С охотоморской стороны северных Курильских островов встречена на глубинах 76—1226 м на мелкопесчанистых, крупноалевритовых, мелкоалевритовых, алевритово-глинистых и глинистых грунтах при температурах $0,5\text{--}2,11^\circ$ и солености $33,10\text{--}34,30\text{‰}$. Максимум обилия *A. proboscidea* приходится на крупно- и мелкоалевритовые грунты, что связано с характером питания данного вида как детритоядной грубо сортирующей формы (Блегвад, 1914).

Распределение *Artacama proboscidea* по глубинам характеризуется двувосходящей кривой с увеличением биомассы, плотности и встречаемости на глубинах 50—100 и 500—1500 м (рис. 34). Второй, наиболее сильно выраженный пик кривой, приходящийся на глубины 500—1500 м, совпадает с глубинами распространения биоценоза, в котором *A. proboscidea* является руководящим видом. При таком распределении *A. proboscidea* по глубинам гидрологические условия обитания в мелководной части ее ареала должны сильно отличаться от таковых в глубоководной его части. *A. proboscidea*, обитающая на мелководье, испытывает сравнительно большие сезонные колебания температуры (примерно от $-1,5$ до $+2,3^\circ$) и обитает при пониженной солености (не более $33,5\text{‰}$) и хорошей аэрации вод, в то время как на глубинах более 500 м она живет в условиях постоянных положительных температур $1,5\text{--}3,0^\circ$, полной океанической солености и острого дефицита кислорода. Характерно, что аналогичное распределение *A. proboscidea* по глубинам наблюдается и в Беринговом море.

Все это говорит о том, что в морях Дальнего Востока *Artacama proboscidea*, по-видимому, представлена двумя экологическими расами или разновидностями — сублиторальной и батинально-верхнеабиссальной. В целом же она ведет себя как эврибатная, эвритермная стеногалинная и стеноэдафичная форма.

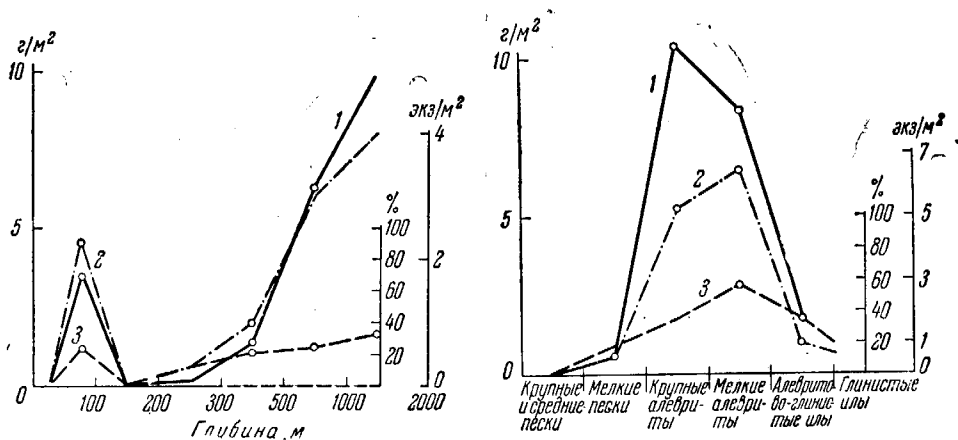


Рис. 34. Распределение *Artacama proboscidea* по глубинам и грунтам
Условные обозначения те же, что на рис. 18

В свете полученных данных вывод Аппенковой (1938) о том, что в Японском море *A. proboscidea* является сублиторальной формой, уже не соответствует действительности, так как впоследствии эта форма была обнаружена в Японском море на глубинах до 1180 м (Ушаков, 1953).

б) *Ammotrypane aulogaster*

Второй руководящий вид биоценоза — *Ammotrypane aulogaster* Rathke (сем. *Opheliidae*, подкласс *Sedentaria*) принадлежит к числу видов, широко распространенных в Северном полушарии (рис. 35). Он встречается во всей Арктике, в северной части Атлантического и Тихого океанов, а также в Персидском заливе, у берегов Индии и у Филиппинских островов (Fauvel, 1927; Анненкова, 1937, 1938; Hartman, 1944; Wesenberg-Lund, 1953; Ушаков, 1955, 1955a).

Образ жизни этого вида и, прежде всего, температурные условия его обитания изучены еще очень мало. Особенно сильно ощущается отсутствие данных об условиях обитания *A. aulogaster* в южных (субтропических и тропических) районах ее распространения, что в значительной степени затрудняет установление зоогеографической природы этого вида. Что же касается условий обитания *A. aulogaster* в арктических и бореальных районах ее распространения, то они, согласно данным ряда авторов (Дерюгин, 1915, 1928; Анненкова, 1938; Брочкая и Зенкевич, 1939; Hartman, 1944; Зацепин, 1948; Wesenberg-Lund, 1953; Ушаков, 1953, 1955, и др.), представляются в следующем виде. В. И. Зацепин (1948) указывает, что в северных морях *A. aulogaster* является часто встречающейся в сублиторали формой, в основном обитающей на илистых и илисто-песчаных грунтах. Преимущественно иловой формой считал *A. aulogaster* и К. М. Дерюгин (1915), отмечая ее нахождение в Кольском заливе на глубинах 3—120 саженей (6,6—280 м). В Белом море Дерюгин (1928) указывает на нахождение *A. aulogaster* на глубинах около 40 и 100 м. В Мотовском заливе эта форма встречена

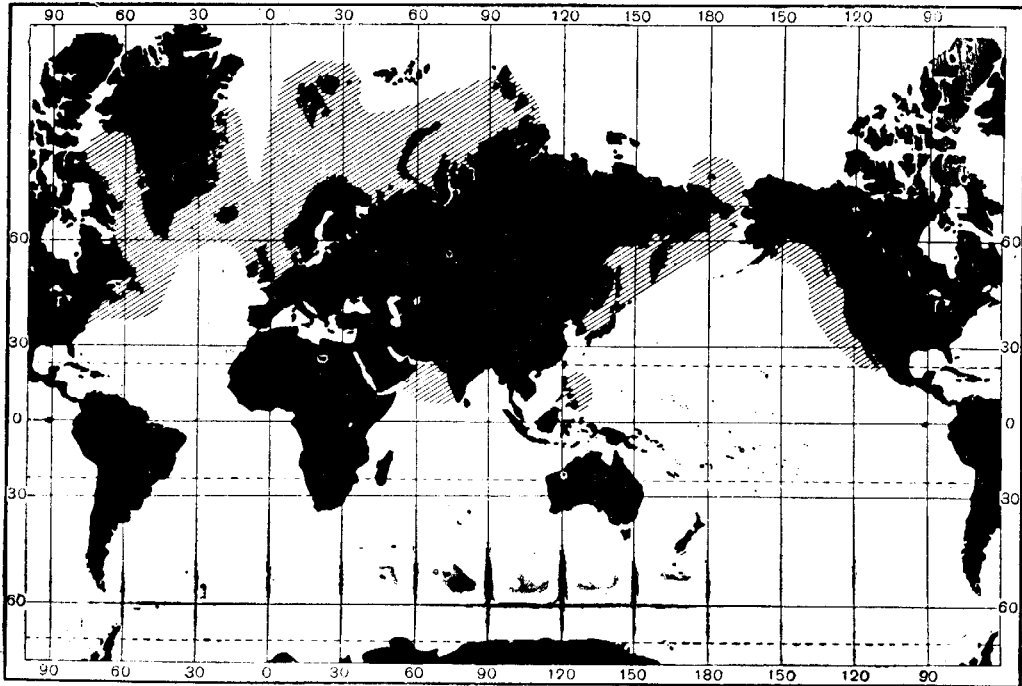


Рис. 35. Ареал *Ammotrypane aulogaster*

Р. Г. Лейбсоном (1939) в составе прибрежного комплекса *Balanus porcatus* + *Astarte crenata*, обитающего на илесто-песчаных и песчаных грунтах на глубинах от 65 до 195 м.

В основном бассейне Баренцева моря В. А. Броцкая и Л. А. Зенкевич (1939) указывают на нахождение *A. aulogaster* в составе центрально-баренцевоморских, восточных и юго-восточных прибрежных холодно-водных комплексов, распространенных на песчаных и илесто-песчаных грунтах и на песчаных илах в количестве 2—12 экз/м² при биомассе 0,04—1,44 г/м². При этом наибольшее количество *A. aulogaster* (12 экз/м² и 1,44 г/м²) отмечено ими для центрально-баренцевоморского комплекса *Spiochaetopterus typicus*, распространенного на песчаных илах на глубинах 100—200 м в области преобладания отрицательных придонных температур (Зенкевич, 1947).

В Карском море *Ammotrypane aulogaster* отмечается З. А. Филатовой и Л. А. Зенкевичем (1957) в составе биоценоза *Ophiopleura borealis*, встречающегося на коричневых илах на глубине 62—395 м при температурах около —1° и ниже. Большой материал по встречаемости *A. aulogaster* в мелководных районах восточной Гренландии приводит Везенберг-Лунд (Wesenberg-Zund, 1953). Судя по данным этого автора, у берегов восточной Гренландии *A. aulogaster* часто встречается на гравийных, песчаных и преимущественно на глинистых грунтах на глубинах 8—200 м.

Таким образом, исходя из приведенных данных, можно считать, что в северных морях *A. aulogaster* часто встречается в холодных районах сублиторальной зоны и в самой верхней части склона, предпочитая илистые грунты.

Несколько иные данные имеются в отношении образа жизни *A. aulogaster* в дальневосточных морях. Прежде всего это касается характера распределения этой формы по грунтам. Так, П. В. Ушаков (1955а)

указывает, что во всех трех наших дальневосточных морях (Беринговом, Охотском и Японском) *A. aulogaster* встречается преимущественно на мелководьях и предпочитает не илистые, а песчанистые грунты. С таким выводом трудно согласиться, принимая во внимание материалы э/с «Витязь», полученные в Беринговом и Охотском морях и, в особенности, у берегов восточной Камчатки и северных Курильских островов в 1949—1955 гг.

Судя по этим материалам, *Ammotrypane aulogaster* встречается на глубинах склона континентальной ступени не менее часто, чем в сублиторали, и предпочитает скорее илистые (алевроитовые), чем песчанистые

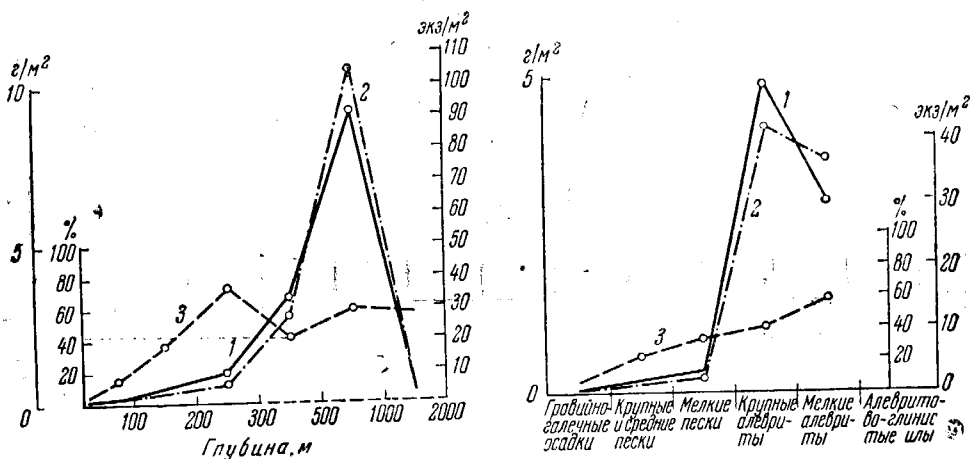


Рис. 36. Распределение *Ammotrypane aulogaster* по глубинам и грунтам
Условные обозначения те же, что на рис. 18

грунты. В пользу последнего обстоятельства говорят не только имеющиеся данные по количественному распределению этой формы, но также и характер питания *A. aulogaster*, являющейся детритоядной формой, заглатывающей грунт целиком. В Беринговом море, например, *A. aulogaster*, встречающаяся на гравийно-галечных, песчанистых, крупноалевроитовых и мелкоалевроитовых грунтах на глубинах 73—780 м при температурах 0,94—3,44° и солёности 32,90—34,27‰, чаще всего попадалась на алевроитовых осадках. У берегов восточной Камчатки и в районе северных курильских островов *Ammotrypane aulogaster* встречена на 62 станциях, которые приходятся на гравийно-галечные, крупные, средние и мелкопесчанистые, крупные и мелкоалевроитовые грунты. Общая глубина нахождения *A. aulogaster* в этом районе 37—1512 м при температурах — 0,57 — +3,42° и солёности 32,59—34,60‰. Плотность поселения *A. aulogaster* в пределах указанных глубин колеблется от 2 до 888 экз/м² при биомассе от 0,01 до 58,4 г/м². Наиболее высокие показатели плотности и биомассы *A. aulogaster* приходятся на алевроитовые грунты верхней части склона континентальной ступени (рис. 36), где удерживаются невысокие положительные температуры (2,0—4,0°) и близкая к океанической солёность вод.

Такой характер распределения *A. aulogaster* по глубинам может быть объяснен тем, что она, видимо, избегает мелководных районов, характеризующихся значительным прогревом вод в летнее время и как холодолюбивая форма предпочитает районы с маломеняющимися низкими положительными температурами. Об этом говорит тот факт, что, несмотря на тесную связь с алевроитовыми грунтами, приуроченность к которым обусловлена характером питания *A. aulogaster*, она почти отсутствует на них в прибрежной зоне 0—50 м.

Исходя из сказанного, можно охарактеризовать *A. aulogaster* из района проведенных исследований как сублиторально-батинальную, стено-термную и стеногалинную эвриэдафичную, но предпочитающую мягкие (алевроитовые) грунты, форму. Сходный характер распределения *A. aulogaster*, по-видимому, имеет место и в других районах дальневосточных морей.

Пищевые группировки биоценоза

Как указывалось выше, рассматриваемый биоценоз встречается в районах с большим дефицитом кислорода. Естественно, что в этих условиях наибольшего обилия могут достигать только животные, способные переносить недостаток кислорода и использовать органическое вещество грунтов в качестве источника пищи. Такими формами в биоценозе *Artacama proboscidea* + *Ammotrypane aulogaster*, кроме двух основных мастсовых видов, являются полихеты *Axiothella catenata*, *Praxillella praetermissa*, *Nicomache lumbricalis* и некоторые другие формы из группы более редких видов. Все они относятся к числу детритоядных безвыборочно

Таблица 104

Соотношение пищевых группировок в биоценозе *Artacama proboscidea* + *Ammotrypane aulogaster* (в целом для всего биоценоза)

Группировки	Виды	Средняя численность, экз/м ²	Средняя биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Dentalium</i> sp.	2	0,7	0,8
	<i>Amphiodia</i> sp.	3	2,2	2,4
		5	2,9	3,2
заглатывающие грунт целиком	<i>Artacama proboscidea</i> Malmgren	12	35,6	39,0
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	331	30,0	32,8
	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	4	3,9	4,3
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	14	2,9	3,2
	<i>Chaetoderma</i> sp.	7	0,9	1,0
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	1	0,7	0,8
		369	74,0	81,1
		374	76,9	84,3
Плотноядные (хищники и трупоеды)	<i>Lumbriconereis</i> sp.	4	3,3	3,6
	<i>Ophiura leptoctenia</i> Clark. . . .	69	1,2	1,3
	<i>Nephtys</i> sp.	3	0,7	0,8
		76	5,2	5,7
Прочие	Остальные виды	599,7	9,2	10,0
Всего	—	1049,7	91,3	100,0

Примечание. *Dentalium* sp. и *Chaetoderma* sp. включены в таблицу условно, так как характер их питания не вполне ясен.

заглатывающих грунт, или грубо-сортирующих животных, и составляют подавляющую часть биомассы и плотности биоценоза. В среднем эта группа форм дает 369 экз/м² и 74,0 г/м², что составляет более 80% от общей биомассы биоценоза, тогда как на долю всех остальных пищевых группировок приходится лишь около четверти его биомассы (табл. 104). Такое соотношение пищевых группировок наблюдается на всех относящихся к биоценозу станциях. Это можно видеть на примере состава и соотношения пищевых групп донных животных на ст. 2848 (табл. 105), где детритоядные организмы, заглатывающие грунт

Т а б л и ц а 105

Соотношение пищевых группировок в биоценозе
Artacama proboscidea + *Ammotrypane aulogaster* на ст. 2848

Группировки	Виды	Число, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А» фильтраторы «Б»	<i>Liocyta fluctuosa</i> (Gould)	24	5,32	3,3
	Bryozoa	—	0,10	< 0,1
	Hydroidea	—	0,02	< 0,1
		24	5,44	3,4
Детритоядные заглатывающие грунт целиком	<i>Artacama proboscidea</i> Malmgren	14	62,14	38,7
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> Rathke	888	31,64	19,7
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	36	8,70	5,4
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	2	1,80	1,1
	<i>Travisia kerguelensis intermedia</i> Annenkova	6	1,18	0,7
	<i>Chaetoderma</i> sp.	14	0,80	0,5
	<i>Priapulius caudatus</i> Lamarck.	6	0,50	0,3
		966	106,76	66,4
Плотноядные (хищники и трупоеды)	<i>Lumbriconereis</i> sp.	6	8,38	5,2
	Gastropoda gen. sp.	2	7,74	4,8
	<i>Ophiopholis aculeata</i> (L.)	1	3,20	2,0
	<i>Ophiura leptoctenia</i> Clark	128	3,14	2,0
	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	1	3,00	1,9
	<i>Nephthys</i> sp.	4	2,10	1,3
	<i>Phyllodoce (Anaitides) groenlandica</i> Oersted	8	1,40	0,9
	<i>Goniada maculata</i> Oersted	5	0,18	0,1
	155	29,14	18,2	
Прочие	Amphipoda	274	2,56	1,6
	<i>Dentalium</i> sp.	2	2,00	1,2
	Polychaeta	—	0,08	< 0,1
	Cumacea	20	0,04	< 0,1
	<i>Varia</i>	—	14,60	8,1
	296	19,28	11,9	
Всего	—	1441	160,62	100,0

Состав фауны в глубоководном биоценозе *Rhodine gracilior* + *Pista vinogradovi* + *Terebellides stroemi* в Кроноцком заливе

Виды	Станция 3282 (глубина 1135 м, мелкий песок)		Станция 3311 (глубина 1567 м, крупный алеврит)	
	численность, экз/м ²	биомасса, г/м ²	численность, экз/м ²	биомасса, г/м ²
<i>Spongia</i>	—	0,33	—	—
<i>Edwardsiidae</i>	—	—	2	0,10
Nemertini	—	—	4	1,40
<i>Rhodine gracilior</i> (Tauber) . . .	30	9,30	18	0,14
<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	4	7,10	—	—
<i>Praxillella gracilis orientalis</i> Zachs.	8	3,33	—	—
<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	4	0,22	2	0,60
<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	6	1,33	—	—
<i>Ampharete arctica</i> var. <i>gagarae</i> Uschakov	23	1,55	—	—
<i>Ampharete</i> sp.	6	0,44	—	—
<i>Terebellides stroemi</i> Sars.	8	1,55	16	2,40
<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke . .	21	2,67	2	0,20
<i>Pista vinogradovi</i> Uschakov . .	4	1,33	6	4,00
<i>Pectinaria moorei</i> Annenkova . .	—	—	2	0,30
<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	2	0,33	—	—
» <i>paradoxa</i> Malmgren	1	1,11	—	—
» <i>malmgreni</i> Théel	4	0,67	—	—
<i>Lumbriconereis</i> sp.	—	—	2	0,30
<i>Aphroditidae</i>	—	—	2	0,30
<i>Polychaeta varia</i>	—	1,11	—	0,50
Всего Polychaeta	121	32,04	50	8,74
<i>Isopoda</i>	6	0,13	8	0,16
Cumacea	23	0,11	—	—
<i>Ampelisca</i> sp.	19	0,44	—	—
<i>Amphipoda varia</i>	48	0,33	—	—
<i>Chionoecetes</i> sp.	2	0,89	—	—
Всего Crustacea	98	1,90	8	0,16
<i>Gastropoda</i>	2	0,67	—	—
<i>Macoma</i> sp.	11	1,80	2	0,04
<i>Nucula tenuis</i> (Montagui)	17	0,89	—	—
<i>Axinopsis</i> sp.	636	1,35	—	—
<i>Leda</i> sp.	1	0,22	—	—
<i>Bivalvia varia</i>	41	0,17	—	—
Всего Mollusca	708	5,10	2	0,04

Виды	Станция 3282 (глубина 1135 м, мелкий песок)		Станция 3311 (глубина 1567 м, крупный алеврит)	
	численность, экз/м ²	биомасса, г/м ²	численность, экз/м ²	биомасса, г/м ²
Ophiuroidea	4	0,02	—	—
<i>Ctenodiscus crispatus</i> (Retzius)	2	2,89	—	—
Всего Echinodermata	6	2,91	—	—
Всего	933	42,28	66	10,44
Онфауна				
сесильный бентос	—	0,33	—	0,10
вагильный бентос	—	8,30	—	2,08
Инфауна	—	34,65	—	8,36

целиком, дают более 100 г/м² (66,4% от общей биомассы) и около 1000 экз/м².

Приведенные данные свидетельствуют о том, что в районе распространения биоценоза грунтоядные животные находят для себя наиболее благоприятные условия обитания и, прежде всего, обильную пищу в виде богатых органикой алевритовых грунтов.

Глубоководный биоценоз полихет

(*RHODINE GRACILIOR* + *PISTA VINOGRADOVI* + + *TEREBELLIDES STROEMI* И ДР.)

Встречен в Кроноцком заливе (см. рис. 16) в области его максимальных глубин — на дне южного (ст. 3282) и северного (ст. 3311) подводных каньонов, где водные массы в придонных горизонтах характеризуются почти не меняющейся положительной температурой 2—4°, полной океанической соленостью и высоким дефицитом кислорода. Так, по материалам 20-го рейса э/с «Витязь», в мае 1955 г. придонные слои на ст. 3282 имели температуру 2,73°, соленость 34,45‰ и концентрацию кислорода 0,54 мг/л или 7% насыщения O₂, а на ст. 3311 — температуру 2,2°, соленость 34,54‰ и концентрацию кислорода 0,88 мг/л, или 12% насыщения. Биоценоз распространен на мелкопесчанистых и алевритовых грунтах, содержащих 0,50—0,75% C_{орг}.

Основной группой животных в биоценозе, составляющей более половины всей его биомассы, являются полихеты (табл. 106). Их преобладание в биоценозе согласуется с указанием Зенкевича и Филатовой (1958) на то, что полихеты являются ведущей группой животных в фауне абиссали северо-западной части Тихого океана. Наиболее высокую биомассу в биоценозе образуют амфибореальные и северо-тихоокеанские бореальные виды, такие, как *Rhodine gracilior*, *Pista vinogradovi*, *Praxillella gracilis orientalis*, что позволяет охарактеризовать фауну биоценоза как бореальную.

Основной пищевой группировкой в биоценозе являются детритоядные безвыборочно заглатывающие грунт формы, которые составляют больше половины биомассы биоценоза (табл. 107).

Соотношение пищевых группировок в биоценозе
Rhodine gracilior + *Pista vinogradovi* + *Terebellides stroemi* на ст. 3282

Группировки	Виды	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	% от общей биомассы
Сестоноядные фильтраторы «А»	<i>Axinopsis</i> sp.	636	1,35	3,2
	<i>Ampelisca</i> sp.	19	0,44	1,0
		655	1,79	4,2
фильтраторы «Б»	<i>Spongia</i>	—	0,33	0,8
		655	2,12	5,0
Детритоядные собирающие детрит с поверхности дна	<i>Macoma</i> sp.	11	1,80	4,2
	<i>Ampharete arctica</i> var. <i>gagarae</i> Uschakov	23	1,55	3,7
	<i>Ampharete</i> sp.	6	0,44	1,0
	<i>Terebellides stroemi</i> Sars	8	1,55	3,7
	<i>Pista vinogradovi</i> Uschakov	4	1,33	3,1
	<i>Nucula tenuis</i> (Montagui)	17	0,89	2,1
	<i>Leda</i> sp.	1	0,22	0,5
		70	7,78	18,3
заглатывающие грунт целиком	<i>Rhodine gracilior</i> (Tauber)	30	9,30	22,1
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius)	4	7,10	16,9
	<i>Ctenodiscus crispatus</i> Retzius	3	2,89	6,8
	<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke	20	2,67	6,3
	<i>Praxillella gracilis orientalis</i> Zachs	8	3,33	7,9
	<i>Axiothella catenata</i> (Malmgren)	6	1,33	3,1
	<i>Praxillella praetermissa</i> Malmgren	4	0,22	0,5
		75	26,84	63,6
		145	34,62	81,9
Плотоядные (хищники и трупоеды)	<i>Nephtys paradoxa</i> Malmgren	1	1,11	2,6
	<i>Nephtys malmgreni</i> Théel	4	0,67	1,6
	<i>Nephtys ciliata</i> (O. F. Müller)	2	0,33	0,8
	<i>Chionocetes angulatus</i> Rathbun	2	0,89	2,1
	Gastropoda	2	0,67	1,5
		11	3,67	8,6
Прочие	Polychaeta	—	1,11	2,6
	Isopoda	6	0,13	0,3
	Cumacea	23	0,11	0,3
	Amphipoda	48	0,33	0,8
	Bivalvia	41	0,17	0,4
	Ophiuroidea	4	0,02	< 0,1
		122	1,87	4,5
Всего	—	933	42,28	100,0

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ О БИОЦЕНОЗАХ РАЙОНА ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ И СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БИОЦЕНОЗОВ

Как и отдельные виды организмов, биоценозы могут существовать только при наличии вполне определенного комплекса факторов, находящихся в определенных сочетаниях и количественных соотношениях. При изменении этих соотношений происходит изменение видового состава биоценозов, изменение количественного соотношения видов, смена одних биоценозов другими. На дне моря такие изменения особенно отчетливо проявляются по вертикали, так как здесь с изменением глубины происходит более резкая смена условий окружающей среды.

Так, биоценозы исследованного района имеют поясное распределение: они быстро сменяют друг друга по вертикали, но имеют значительную протяженность в горизонтальном направлении (рис. 16 и 16а). Они объединяются в то же время в две естественные группы:

1) биоценозы сублиторальные (*Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea*, *Echinarachnius parma*, *Astarte rollandi*, *A. alaskensis*, *Macoma calcarea*, *Cardium ciliatum* и *Ophiura sarsi*) и 2) биоценозы батимальные (*Ophiopholis aculeata* + *Spongia*, *Astarte ioani*, *Ampeliscia macrocephala*, *Brisaster townsendi*, *B. latifrons*, *Acila castrensis*, *Artacama proboscidea* + *Ammotrypane aulogaster*, *Pavonaria* sp. + *Asteronyx loveni*, *Rhodine gracilior* + *Pista vinogradovi*).

Граница между этими группами биоценозов отчетливо прослеживается у внешнего края шельфа — в зоне наиболее резкой смены всех показателей водной среды (табл. 108). В соответствии с приуроченностью каждого биоценоза к той или иной зоне глубин в пределах первой группы, в свою очередь, выделяются: а) верхнесублиторальные биоценозы (*Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea*, *Echinarachnius parma* и *Astarte rollandi*) и б) нижнесублиторальные биоценозы (*Astarte alaskensis*, *Macoma calcarea*, *Cardium ciliatum*, *Ophiura sarsi*). В пределах второй группы выделяются: а) верхнебатимальные биоценозы (*Ophiopholis aculeata* + *Spongia*, *Astarte ioani*, *Ampeliscia macrocephala*, *Brisaster townsendi*, *B. latifrons* и *Pavonaria* sp. + *Asteronyx loveni*) и б) биоценозы нижнебатимальные (*Artacama proboscidea* + *Ammotrypane aulogaster* и *Rhodine gracilior* + *Pista vinogradovi*).

Одним из важнейших факторов, определяющих указанный характер распределения биоценозов по глубинам, является грунт, который, как известно, служит донным животным субстратом для поселения, убежищем, пищевым материалом и т. д.¹

Распределение грунтов в исследованном районе соответствует в основном закономерности возрастания в донных осадках доли мелких фракций по мере увеличения глубины. В соответствии с этим, биоценозы, имеющие максимум встречаемости на жестких валунно-галечных и крупно-зернистых песчаных грунтах с примесью гравия и гальки, а также большинство биоценозов, связанных преимущественно со средними и мелкими песками, оказываются в то же время и наиболее мелководными биоценозами, т. е. верхне- и нижнесублиторальными, или встре-

¹ С. А. Зернов (1913, 1949) и его последователи (Загоровский и Рубинштейн, 1916, и др.) придавали грунту решающее значение в распределении морских донных животных и образуемых ими биоценозов. Торсон (1955, 1957) также считает грунт важнейшим фактором, влияющим на состав и распределение сообществ.

Частота встречаемости
 биоценозов восточной Камчатки и северных Курильских островов на различных
 глубинах (в м) (в % от общего числа станций)

Биоценозы	0—25	25—50	50—100	100—150	150—200	200—300	300—500	500—1000	1000
<i>Modiolus modiolus</i> + <i>Mytilus edulis</i> + Spongia + Hydroidea	9	56	31	4	—	—	—	—	—
<i>Echinarachnius parma</i>	2	27	58	13	—	—	—	—	—
<i>Astarte rollandi</i>	—	33	67	—	—	—	—	—	—
<i>Astarte alaskensis</i>	—	—	—	100	—	—	—	—	—
<i>Macoma calcarea</i>	—	—	23	69	8	—	—	—	—
<i>Cardium ciliatum</i>	—	—	14	86	—	—	—	—	—
<i>Ophiura sarsi</i>	—	—	27	60	13	—	—	—	—
<i>Ophiopholis aculata</i> + Spongia	—	—	—	13	20	40	27	—	—
<i>Astarte ioani</i>	—	—	—	—	—	83	17	—	—
<i>Ampelisca macrocephala</i>	—	—	—	20	13	41	13	13	—
<i>Brisaster townsendi</i>	—	—	—	—	—	7	93	—	—
<i>Brisaster latifrons</i>	—	—	—	—	—	17	58	25	—
<i>Açila castrensis</i>	—	—	—	—	—	—	100	—	—
<i>Artacama proboscidea</i> + <i>Ammotrypane aulogaster</i>	—	—	—	—	—	—	100	—	—
<i>Rhodine gracilior</i> + <i>Pista vinogradovi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	100

чающимися также в самом верхнем горизонте склона континентальной ступени (на свале глубин). Биоценозы же, встречающиеся преимущественно на более мягких, алевроитовых, грунтах (в особенности на мелко-алевроитовых и алевроито-глинистых), оказываются в то же время наиболее глубоководными батигальными биоценозами (табл. 108, 109).

Кроме грунтов, большое влияние на распределение биоценозов оказывают соленость и температура. Хотя недостаток материалов по солевому и температурному режимам в исследованном районе не позволяет установить четкую зависимость распределения биоценозов от этих факторов, тем не менее имеющиеся данные показывают, что влияние солености и температуры на распределение биоценозов у берегов восточной Камчатки и северных Курильских островов достаточно велико. Так, например, наличие песчаных грунтов и обилие пищи в предъуступевых пространствах рек Камчатки (Камчатский залив), Жупанова, Семлячик и в ряде других мест могли бы способствовать заселению этих районов биоценозом *Echinarachnius parma*. Между тем, он здесь почти не встречается или оказывается выраженным очень слабо. Основной причиной, препятствующей развитию биоценоза *Echinarachnius parma* в указанных районах, является опреснение.

Наличие песков и необходимой для *E. parma* и других входящих в этот биоценоз видов пищи могли бы, с другой стороны, способствовать распространению биоценоза *E. parma* и на глубине более 150—200 м, где этот биоценоз также отсутствует, так как этому препятствуют глубинные океанские воды (200—800—1000 м), характеризующиеся постоянными положительными температурами 2—4°. Биоценоз же *Echina-*

Встречаемость биоценозов восточной Камчатки и северных Курильских островов
на различных грунтах

(в % от общего числа станций)

Биоценозы	Скала	Валуно-галечные осадки	Крупные пески с гравием и галькой	Мелкие и средние пески	Крупные алевроиты	Мелкие алевроиты
<i>Modiolus modiolus</i> + <i>Mytilus edulis</i> + <i>Spongia</i> + <i>Hydroidea</i>	7	71	22	—	—	—
<i>Astarte rollandi</i>	—	33	67	—	—	—
<i>Astarte alaskensis</i>	—	17	66	17	—	—
<i>Echinarachnius parma</i>	—	—	—	83	17	—
<i>Cardium ciliatum</i>	—	—	14	58	28	—
<i>Macoma calcarea</i>	—	—	—	54	39	7
<i>Ophiura sarsi</i>	—	—	2	68	25	5
<i>Ophiopholis aculeata</i> + <i>Spongia</i>	—	—	—	100	—	—
<i>Astarte ioani</i>	—	—	—	100	—	—
<i>Ampelisca macrocephala</i>	—	—	6	94	—	—
<i>Acila castrensis</i>	—	—	16	68	—	16
<i>Brisaster townsendi</i>	—	—	—	35	37	28
<i>Brisaster latifrons</i>	—	—	—	41	51	8
<i>Artacama proboscidea</i> + <i>Ammotrypane aulogaster</i>	—	—	—	—	67	33
<i>Rhodine gracilior</i> + <i>Pista vinogradovi</i>	—	—	—	50	50	—

rachnius parma обитает в условиях периодических сезонных колебаний температуры ($-1,8$ — $+2$ — 5° и выше) и не может развиваться при постоянных положительных температурах.

Зависимость распределения биоценозов от солёности и температуры может быть прослежена и на примере биоценозов неправильных сердцевидных ежей: *Brisaster townsendi* и *Brisaster latifrons*. Как уже говорилось, эти ежи предпочитают крупноалевритовые осадки, которые встречаются, однако, не только на глубинах 300—600 м, где, в основном, располагаются означенные биоценозы, но также и на меньших глубинах. Между тем выше 200 м эти биоценозы не поднимаются, так как в своем распространении они связаны с относительно теплыми (2 — 4° С) и солёными (34,0—35,0‰) глубинными океанскими водами, встречающимися ниже 200 м.

Зависимость распределения восточнокамчатских и северокурильских биоценозов от температуры и солёности могла бы быть прослежена и на примере всех остальных биоценозов, но уже приведенные примеры достаточно наглядно показывают, что солёность и температура, так же как и грунт, являются важнейшими абиотическими факторами, определяющими границы распространения биоценоза и распределение их по глубинам.

По отношению к температуре и солёности биоценозы района наших исследований могут быть разделены на две группы: а) биоценозы, обитающие в условиях периодических сезонных изменений температуры и несколько пониженной солёности (31—33‰), и б) биоценозы, обитающие в условиях маломеняющихся или постоянных положительных температур (2 — 4°) и полной океанической солёности 34—35‰. К первой группе относится большинство сублиторальных биоценозов, ко второй — все батинальные биоценозы.

Несомненно, что и другие абиотические факторы также оказывают свое влияние на состав и распределение биоценозов, но недостаток данных не позволяет пока прийти к каким-либо выводам.

Однако некоторые замечания можно сделать лишь в отношении кислорода. Так, по данным Ушакова (1953), Сметанина (1958), Леонтьевой и Гамутилова (1959), в прибрежной зоне восточной Камчатки и северных Курильских островов в придонных горизонтах на глубинах от 0 до 200—300 м, где распространены биоценозы *Modiolus modiolus*+*Mytilus edulis*+*Spongia*+*Hydroidea*, *Echinarachnius parma*, *Astarte rollandi*, *A. alaskensis*, *Macoma calcarea*, *Cardium ciliatum*, *Ophiopholis aculeata*+*Spongia*, *Astarte ioani* и группировка *Ampelisca macrocephala*+*Nicomache lumbricalis* + *Tecticeps renoculus* биоценоза *Ampelisca macrocephala*, концентрация кислорода удерживается на высоком уровне и обычно не бывает ниже 70—80% насыщения.

В то же время на глубинах от 300 до 800—1000 м, где обитают биоценозы *Brisaster townsendi*, *B. latifrons*, *Acila castrensis*, *Artacama proboscidea*+*Ammotrypane uulogaster*, *Pavonaria* sp.+*Asteronyx loveni* и группировка *Ampelisca macrocephala*+*Acila castrensis* биоценоза *Ampelisca macrocephala*, концентрация кислорода, как правило, не превышает 30—40% насыщения, снижаясь часто до 20—10%.

СХОДСТВО ВИДОВОГО СОСТАВА МЕЖДУ БИОЦЕНОЗАМИ

Сходство видового состава между биоценозами определяется количеством общих видов, обитающих в биоценозах, которое зависит от степени сходства условий обитания этих биоценозов.

Рассуждая логически, мы вправе ожидать, что степень видового сходства между биоценозами (коэффициент общности видов) должна служить показателем степени их самостоятельности, обособленности друг от друга. В действительности же дело обстоит иначе и коэффициент общности видов далеко не всегда может быть показателем обособленности биоценозов. В ряде случаев общих видов между биоценозами оказывается больше, чем между отдельными участками одного и того же биоценоза (см., например, работу Воробьева, 1949), так как биоценозы отличаются друг от друга прежде всего количественным соотношением видов, а не видовым составом. В то же время коэффициент общности видов может служить хорошим показателем расхождения биоценозов в условиях обитания, показателем степени их экологической разобщенности.

В настоящее время вопрос о сходстве видового состава между биоценозами наиболее полно разработан В. П. Воробьевым (1949) в его работе по бентосу Азовского моря. Воробьев отмечает, что коэффициент общности видов между биоценозами Азовского моря из двух любых выделенных районов был всегда меньше 50, а в большинстве случаев — меньше 25. Аналогичные данные приводит Г. В. Лосовская (1960) для района Карадага (Черное море).

При установлении степени видового сходства между биоценозами района восточной Камчатки и северных Курильских островов был также использован коэффициент общности видов (C), но при этом для сравнения бралось не общее число зарегистрированных в биоценозах видов, как это делал в своих исследованиях В. П. Воробьев (1949), а число видов, установленное в равном количестве наиболее типичных для каждого биоценоза учетных площадок¹. Аналогичным образом поступали

¹ Для каждого биоценоза было использовано по 10 площадок (лишь для биоценозов *Astarte alaskensis* и *Acila castrensis* были учтены все площадки, поскольку на долю каждого из них приходилось меньше 10 площадок).

В. П. Баскина и Г. М. Фридман (1928) при установлении видového сходства луговых сообществ Камской поймы и Г. В. Лосовская (1960) при учете числа общих видов в донных биоценозах Карадага. При таком методе сравнения достигается бoльшая достоверность получаемых результатов, так как, во-первых, из сравнения исключаются все станции переходного характера и, во-вторых (что особенно важно), сравнение проводится при равных условиях (одинаковое число площадок) ¹.

Возможно, что высокий процент общих видов (более 50) у некоторых биоценозов одного и того же района Азовского моря, приводимый Воробьевым (1949 стр. 121), объясняется не только «специфическими условиями обитания» фауны в Азовском море, но и тем обстоятельством, что при сравнении использовалось общее, т. е., как правило, неодинаковое для каждого биоценоза количество станций.

Коэффициент общности видов между биоценозами района восточной Камчатки и северных Курильских островов во всех случаях оказался ниже 50 (от 15 до 37). В 22 случаях из 45 (48,5%) он был ниже 25, в 2 случаях (4,4%) равен 25 и в 21 случае (47,1%) — выше 25 (табл. 110). В среднем этот коэффициент составляет 24,7 и по своему значению оказывается очень близким к коэффициентам, указываемым Баскиной и Фридман (1928) и Лосовской (1960).

Из той же табл. 110 следует, что биоценозы, наиболее далеко отстоящие друг от друга по условиям обитания (например, биоценозы *Echinarachnius parma* и *Brisaster latifrons*), имеют наименьший коэффициент общности видов и, наоборот, между биоценозами с более сходными условиями обитания (биоценозы *Macoma calcarea* и *Cardium ciliatum*, *Macoma calcarea* и *Brisaster townsendi* и др.) он имеет наибольшую величину.

Таблица 110

Коэффициент общности видов (С) между биоценозами восточной Камчатки и северных Курильских островов

Биоценозы	<i>Echinarachnius parma</i>	<i>Astarte ataskensis</i>	<i>Macoma calcarea</i>	<i>Cardium ciliatum</i>	<i>Ophiura sarsi</i>	<i>Ampelisca macrocephala</i>	<i>Astarte ioani</i>	<i>Brisaster townsendi</i>	<i>Acila castrensis</i>	<i>Brisaster latifrons</i>
<i>Echinarachnius parma</i> . . .	×	25	21	18	19	17	19	18	15	15
<i>Astarte ataskensis</i>		×	34	30	24	27	35	28	18	24
<i>Macoma calcarea</i>			×	33	30	35	22	37	25	33
<i>Cardium ciliatum</i>				×	32	37	23	24	17	32
<i>Ophiura sarsi</i>					×	34	15	27	14	31
<i>Ampelisca macrocephala</i>						×	28	31	16	21
<i>Astarte ioani</i>							×	24	19	24
<i>Brisaster townsendi</i>								×	28	33
<i>Acila castrensis</i>									×	29
<i>Brisaster latifrons</i>										×

Еще бoльший процент общих видов наблюдается между группировками биоценозов и особенно в составе населения двух экологически наиболее близких районов одного и того же биоценоза. Так, у группировок *Ophiura sarsi*+*Ampelisca macrocephala* и *Ophiura sarsi*+*Chiridota pellucida* биоценоза *Ophiura sarsi* C=38. Между группировками *Ampelisca macrocephala*+*Nicomache lumbricalis* и *Ampelisca macrocephala*+*Acila castrensis* биоценоза *Ampelisca macrocephala* C=40. В то же время

¹ По мнению В. Н. Беклемишева (1931), последнее обстоятельство является непременным условием сравнения видového состава двух разных сообществ.

между отдельными близкими районами одного и того же биоценоза¹ этот коэффициент нередко достигает 50, т. е. два с лишним раза превышает коэффициент общности видов между биоценозами.

Уменьшение числа общих видов с увеличением экологической разоб- щенности биоценозов может быть рассмотрено и на примере группы ру- ководящих и характерных видов, причем здесь оно проявляется еще бо- лее отчетливо.

Так, у биоценозов *Echinarachnius parma* и *Brisaster latifrons*, *E. par- ma* и *Acila castrensis*, *Astarte alaskensis* и *Brisaster latifrons*, *Astarte ioani* и *Brisaster latifrons*, *Acila castrensis* и *Ophiura sarsi* и др., особен- но сильно отличающихся по условиям обитания, общие виды отсутст- вуют, тогда как у экологически сходных биоценозов, например у биоце- нозов *Astarte alaskensis* и *Astarte ioani* *C* достигает 46 (табл. 111)².

Коэффициент же, рассчитанный по группе руководящих и характер- ных видов по станциям внутри биоценозов, колеблется от 48 до 71,3 (при среднем значении 62,8). Естественно, что близкое к 100 значение коэф- фициента получается при этом при его расчете только по руководящим видам.

Таблица 111

Коэффициент общности (*C*) руководящих и характерных видов между биоценозами

Биоценозы	<i>Echinarach- nius parma</i>	<i>Astarte alaskensis</i>	<i>Macoma calcareo</i>	<i>Cardium ciliatum</i>	<i>Ophiura sarsi</i>	<i>Ampelisca macrocephala</i>	<i>Astarte ioani</i>	<i>Brisaster townsendi</i>	<i>Acila castrensis</i>	<i>Brisaster latifrons</i>
<i>Echinarachnius parma</i> . . .	×	13	12	13	9	6	6	3	0	0
<i>Astarte alaskensis</i>		×	26	20	8	30	46	16	13	0
<i>Macoma calcarea</i>			×	33	0	19	10	15	11	0
<i>Cardium ciliatum</i>				×	8	21	11	12	13	0
<i>Ophiura sarsi</i>					×	14	8	7	0	4
<i>Ampelisca macrocephala</i> . . .						×	20	18	23	7
<i>Astarte ioani</i>							×	12	12	0
<i>Brisaster townsendi</i>								×	12	13
<i>Acila castrensis</i>									×	7
<i>Brisaster latifrons</i>										×

В среднем *C* по группе руководящих и характерных видов между биоценозами равен 10,3, т. е. в два с лишним раза меньше коэффициента, вычисленного по всему видовому составу биоценозов. В то же время он в пять раз меньше коэффициента, вычисленного по группе руководящих и характерных видов для отдельных станций (или участков) одного и того же биоценоза.

Приведенные данные показывают, что внутри биоценозов степень ви- дового сходства оказывается наименьшей при расчете ее по всему ви- довому составу и наибольшей — при ее расчете по наиболее массовым, ру- ководящим видам. Она возрастает по мере последовательного исключе- ния из сравнения наиболее редко встречающихся, второстепенных II порядка и т. д. видов и расчета ее по все более важным (характерным II, I порядка и руководящим) видам биоценоза.

¹ Для вычисления коэффициента общности видов в отдельных районах одного и того же биоценоза использован биоценоз *E. parma*, по которому материал представ- лен наиболее полно.

² Следует отметить, что в группе руководящих и характерных видов общие между биоценозами виды имеются, как правило, только среди характерных форм I и II по- рядка.

Наоборот, между биоценозами степень видового сходства оказывается наибольшей при сравнении биоценозов по всему видовому составу и уменьшается по мере исключения из сравнения наиболее редко встречающихся и малочисленных видов и расчете ее по все более многочисленным и часто встречающимся (характерным II, I порядка и руководящим) видам. Эта вполне очевидная закономерность изменения сходства видового состава биоценозов не отмечалась, однако до сих пор специально и не получала фактического обоснования. Вместе с тем она заслуживает внимания, так как позволяет сделать вывод о том, что ареалы наиболее массовых (руководящих) видов в значительной своей части представляют собой ареалы определяемых этими видами (одноименных) биоценозов. В границах последних названные виды достигают наибольшей численности, так как условия для них оказываются здесь оптимальными. Как наиболее приспособленные к данным условиям, эти виды доминируют над другими компонентами биоценозов, в то время как за пределами «своих» биоценозов (в частях ареалов, приходящихся на другие биоценозы) их обилие резко падает¹.

Как видно из табл. 112, каждый из 13 массовых видов исследованного района встречается в роли руководящего (доминирующего) вида только в одном (определяемом данным видом) биоценозе. В других же (т. е. в «чужих») биоценозах названные виды (за исключением лишь *Ampelisca macrocephala*) либо совсем не встречаются, либо их обилие резко снижается. Эти данные подтверждаются и другими примерами. Так, плоский еж *Echinarachnius parma* в пределах почти всего своего ареала является руководящим видом биоценоза (Дерюгин и Иванов, 1937; Виноградова, 1954; Нейман, 1961, 1962; Филатова и Барсанова, в печати; Виноградов, 1946; Кузнецов, 1961а; Гордеева, 1948; Савилов, 1957, 1961; Дерюгин, 1939; Дерюгин и Сомова, 1941).

Судя по имеющимся данным (Ушаков, 1953; Савилов, 1957, 1961; Кузнецов, 1961б; Нейман, 1961, 1962; Филатова и Барсанова, в печати), неправильные ежи *Brisaster townsendi* и *B. latifrons* встречаются крайне редко за пределами батииали (200—600—800 м), где распространены биоценозы этих ежей и где они образуют нередко биомассу до 100—200 г/м². То же самое в значительной мере относится и к таким видам, как *Macoma calcarea*, *Ophiura sarsi* и др.

Отмеченный характер количественного распределения руководящих видов является результатом пространственного расхождения массовых видов, происходящего в процессе заселения данной местности (биотопа) и формирования в ней биоценозов.

Если в процессе развития биоценозов в каком-либо районе выявляются два или более экологически близких вида, которые, быстро и «лучше» других видов приспосабливаясь к условиям данного биотопа, могут в дальнейшем войти в число доминирующих форм, то они неизбежно начинают расходиться территориально, определяя впоследствии самостоятельные биоценозы. Примеров территориального разобщения массовых экологически близких видов очень много. Трофические зоны, например (см. ниже), складываются из биоценозов, руководящие виды которых принадлежат к одной и той же пищевой группировке, имеют одинаковый характер питания и обитают в относительно сходных условиях. Территориальное расхождение экологически сходных биоценозов лежит и в основе параллелизма в распределении сообществ по дну океана (Торсон, 1955, 1957). Если же названные виды остаются в пределах одного и того же биоценоза, они вырабатывают приспособления для более полного

¹ Б. Г. Иоганзен (1959) отмечает, что наиболее многочисленные виды являются в то же время и наиболее приспособленными, а уровень численности разных видов может служить косвенным показателем степени их адаптированности к среде.

использования условий, расходятся по разным пирам, ослабляя тем самым конкуренцию друг с другом.

Для иллюстрации изменения количества общих видов между биоценозами по мере возрастания их экологической разобщенности приводится график (рис. 37), на котором по оси абсцисс отложены пары сравниваемых биоценозов, в соответствии с возрастанием экологической разобщенности последних, а по оси ординат — величина коэффициента общности видов (C) в каждой паре.

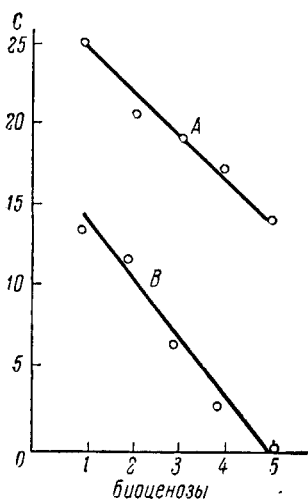


Рис. 37. Коэффициент общности видов (C) между биоценозом *Echinarachnius parma* и другими биоценозами в Кроноцком заливе

A — по общему числу видов;
B — по руководящим и характерным видам

1 — биоценозы *Echinarachnius parma* и *Astarte alaskensis*; 2 — биоценозы *E. parma* и *Macoma calcarea*; 3 — биоценозы *E. parma* и *Astarte ioani*; 4 — биоценозы *E. parma* и *Brisaster townsendi*; 5 — биоценозы *E. parma* и *Acila castrensis*

СООТНОШЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ВИДОВ В БИОЦЕНОЗАХ

В современной биоценологии вопрос о количественных соотношениях видов в биоценозах и причинах, обуславливающих эти соотношения, занимает одно из центральных мест (Беклемишев, 1928, 1931; Кашкаров, 1945; Зенкевич, 1947; Ивлев, 1947, 1954, 1955; Thorson, 1955, 1957; Воробьев, 1949; Шорыгин, 1955, и др.).

Накопленный в настоящее время обширный фактический материал из области морской биоценологии (Петерсен, 1914, 1915, 1918, и др.; Блегвад, 1922; Stephen, 1922; Devis, 1923; Devis, 1925; Ford, 1923; Shelford a. Towler, 1925; Зенкевич, 1927, 1930, 1947, 1951; Spärk, 1929, 1933, 1936, 1937; Gislén, 1930; Броцкая, 1930; Идельсон, 1930; Thorson, 1933, 1934, 1955, 1957; Броцкая и Зенкевич, 1932, 1939; Макаров, 1937; Филатова, 1938; Лейбсон, 1939; Дерюгин и Сомова, 1941; Виноградов, 1946; Воробьев, 1949; Ушаков, 1952; Виноградова, 1954; Шорыгин, 1955; Филатова и Зенкевич, 1957, и др.) и наземной (Сукачев, 1928; Баскина и Фридман, 1928; Фридерикс, 1932; Элтон, 1934; Кашкаров, 1945; Йогансен, 1959 и мн. др.) свидетельствует о том, что в любом биоценозе, из скольких бы видов он ни состоял, всегда существует определенная группа форм,

которая доминирует над остальными видами биоценоза и что доминирование отдельных или нескольких наиболее массовых видов над остальными компонентами биоценоза может рассматриваться как общебиоценологическая закономерность. Так, в биоценозах Азовского моря, фауна которого может считаться наиболее полно изученной во всех отношениях, массовые (руководящие и характерные) виды, т. е. виды, образующие ядро биоценоза, составляют в среднем 90% от общей биомассы и 94% от суммы индексов плотности (Воробьев, 1949). В каждый биоценоз таких видов входит обычно не более 5—6 (чаще меньше) и в среднем они составляют в бентосе Азовского моря лишь 27% видового состава.

В биоценозах донной фауны Баренцева моря на долю руководящих и характерных форм приходится около 75% всей биомассы (Броцкая и Зенкевич, 1939).

Весьма показательные данные в отношении доминирования небольшой группы руководящих видов в морских комплексах¹ приводит

¹ В данном случае Шорыгин не делает различий между понятиями «биоценоз» и «комплекс» и употребляет эти термины как синонимы.

А. А. Шорыгин (1955). В результате анализа уловов морских рыб из 22 районов различных морей он установил, что, независимо от числа улавливаемых и учитываемых видов, основу уловов (от 76 до 98%) составляет всего 5 видов. Эти цифры «...показывают, что резкое доминирование немногих видов является правилом» (Шорыгин, 1955, стр. 87).

В районе восточной Камчатки и северных Курильских островов основу донной фауны составляют 67 форм. Из них 24 руководящих формы (*Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Astarte rollandi*, *A. alaskensis*, *A. ioani*, *Macoma calcareo*, *Cardium ciliatum*, *Acila castrensis*, *Echinarachnius parma*, *Strongylocentrotus echinoides*, *Brisaster townsendi*, *B. latifrons*, *Ophiopholis aculeata*, *Ophiura sarsi*, *Asteronyx loveni*, *Ampelisca macrocephala*, *Artacama proboscidea*, *Ammotrypane aulogaster*, *Nicomache lumbricalis*, *Nephtys ciliata*, *Rhodine gracilior*, *Pista vinogradovi*, *Terebellides stroemi*, *Pavonaria* sp.); 18 характерных форм I порядка (*Strongylocentrotus* sp., *Ctenodiscus crispatus*, *Ophiura leptoctenia*, *Ophiura maculata*, *Chiridota pellucida*, *Amphiura* sp., *Pectinaria granulata*, *Laonice cirrata*, *Scalibregma inflatum*, *Axiothella catenata*, *Lumbriconereis* sp., *Travisia kerguelensis intermedia*, *Praxillella praetermissa*, *Phascolosoma* sp., *Tecticeps renoculus*, *Rictocima zenkewitschi*, *Leda pernula*, *Astarte borealis*); 25 характерных форм II порядка (*Liocyma fluctuosa*, *Tellina lutea*, *Serripes groenlandicus*, *Yoldia myalis*, *Y. limatula*, *Yoldia* sp., *Astarte montagui*, *Nucula tenuis*, *Plicifusus kroyeri*, *Scoloplos armiger*, *Sternaspis scuttata*, *Owenia fusiformis*, *Maldane sarsi*, *Aphrodita talpa*, *Chone cincta*, *Pectinaria moorei*, *Proclea emmi*, *Aricia norvegica*, *Nephtys coeca*, *Stegophiura brachiactis*, *Ophiura quadrispina*, *Amphiodia craterodmeta*, *Byblis gaimardi*, *Calathura brachiata*, *Solenogastres* gen. sp.).

Указанные виды в фауне восточной Камчатки и северных Курильских островов дают около 80% всей биомассы бентоса, составляя вместе с тем всего лишь 12—14% его видового состава. Из всего числа руководящих и характерных видов в каждый отдельный биоценоз входит от 7 до 21 вида, составляющих от 5 до 22% (в среднем 11%) видового состава и от 50 до 91% биомассы биоценозов (табл. 113).

В составе группы массовых видов, в свою очередь, выделяются отдельные виды (руководящие), которые доминируют над всеми остальными видами и составляют нередко большую часть численности (или биомассы) населения биоценоза.

По А. А. Шорыгину (1955), в морских водоемах наиболее многочисленный вид рыб составляет от $\frac{1}{4}$ до $\frac{3}{4}$ уловов (28—78%, в среднем 44,5%). В бентосе Азовского моря, согласно Воробьеву (1949), руководящие виды образуют от 59 до 99% биомассы биоценозов. Воробьев выделяет 4 типа биоценозов с различной степенью доминирования в них руководящих видов: 1) биоценозы, где эти виды составляют 99% по биомассе и численности, а кривая их индексов плотности характеризуется крутым падением; 2) биоценозы, в которых руководящие виды составляют 82—93% биомассы биоценозов, а кривая индексов плотности также крута; 3) биоценозы, которым свойственны колебания биомассы и численности руководящих видов от 69 до 96% и от 30 до 80% соответственно и то более крутое, то более пологое падение кривой индексов плотности, и 4) биоценозы, в которых на долю руководящих видов приходится 59—72% биомассы биоценозов, 40—95% численности их населения, а вертикальная часть кривой индексов плотности выражена слабо. В названных типах биоценозов показатели количественного обилия руководящих видов в ряде случаев перекрывают друг друга и это делает малообоснованным их выделение, несмотря на комплексное использование таких показателей, как биомасса, индексы, плотности и численность.

Количественное соотношение руководящих и характерных видов в биоценозах восточной Камчатки и северных Курильских островов

Биоценозы	Руководящие						Характерные I порядка						Характерные II порядка						Всего			
	число видов	% от общего числа видов	средняя био-масса, г/м ²	% от общей биомассы	индексы плотности	число видов	% от общего числа видов	средняя био-масса, г/м ²	% от общей биомассы	индексы плотности	число видов	% от общего числа видов	средняя био-масса, г/м ²	% от общей биомассы	индексы плотности	число видов	% от общего числа видов	средняя био-масса, г/м ²	% от общей биомассы	индексы плотности		
<i>Modiolus modiolus</i> + <i>Mytilus edulis</i> + Spongia + Hydroidea *	2	0,9	723	56	—	Ок. 5	2,3	52	9,5	—	Ок. 13	5,8	25	4,5	Ок. 20	9	9	Ок. 800	70	—		
<i>Echinarachnius parma</i>	1	0,7	265	80	162	1	0,7	21	6	30	5	3,6	14	5	7	5	300	91	230			
<i>Astarte alaskensis</i>	1	0,7	57	29	75	4	2,7	47	24	103	8	5,6	33	18	13	9	137	71	286			
<i>Macoma calcareo</i>	1	0,9	54	51	74	4	3,7	16	15	61	8	7,4	6	6	13	12	76	72	176			
<i>Cardium ciliatum</i>	3	2,1	60	54	114	5	3,5	17	15	55	12	8,4	9	8	20	14	86	77	227			
<i>Ophiura sarsi</i>	1	0,5	48	34	69	7	3,5	36	26	96	9	5,0	19	14	17	9	103	74	227			
<i>Ophiopholis aculeata</i> + Spongia	1—3	0,3—0,8	224	73	150	6	4,7	29	9	74	5	1,5	5	2	14	4	258	84	250			
<i>Ampelisca macrocephala</i>	1	1,6	32	42	56	3	4,9	17	23	48	4	6,5	4	5	8	13	53	70	132			
<i>Astarte ioani</i>	1	0,6	101	43	101	7	4,0	31	13	87	13	7,4	11	5	21	12	143	61	258			
<i>Brisaster toewsendi</i>	1	1,0	81	44	89	4	4,0	29	16	90	10	10,0	45	25	15	15	155	85	277			
<i>Brisaster latifrons</i>	1	0,5	64	47	80	5	2,3	43	31	78	11	5,2	14	10	17	8	121	88	225			
<i>Acila castrensis</i>	1	2,0	47	73	69	3	6,0	9	13	32	6	12,0	3	5	10	20	59	91	121			
<i>Artacama proboscidea</i> + <i>Ammotrupane aulogaster</i> *	2	4,0	66	72	—	4	8,0	12	14	—	5	10,0	4	5	11	22	82	91	—			
В среднем	1—2	1,2	140,2	54	94	4—5	3,6	27,6	16,5	68	8	6,8	14,7	8,5	14	11,6	182,5	79,0	219			

Примечание. 1 — звездочками отмечены биоценозы, для руководящих и характерных видов которых индексы плотности не вычислены из-за недостаточного количества приходящихся на эти биоценозы количественных станций; 2 — в таблицу не вошли биоценозы *Astarte rolandi*, *Rhodine gracilior* + *Pista vinogradovi* и *Raonaria* sp. + *Asteronux loventi*. Первые два биоценоза не включены, из-за недостатка количественных данных, что не позволило достаточно четко выявить роль характерных видов. Последний биоценоз исключен из рассмотрения вследствие полного отсутствия количественных данных.

Естественнее поэтому разграничивать только две крайние категории биоценозов по степени преобладания в них массовых видов, как это делает А. А. Шорыгин (1955). Шорыгин выделяет биоценозы с резко выраженным преобладанием руководящих видов («островерхий биоценоз» по терминологии Шорыгина) и биоценозы со сравнительно слабо выраженным доминированием руководящих видов («пологий тип биоценоза» по Шорыгину), относя все остальные биоценозы в категорию переходных.

То же показывают и данные по исследованному нами району. Из

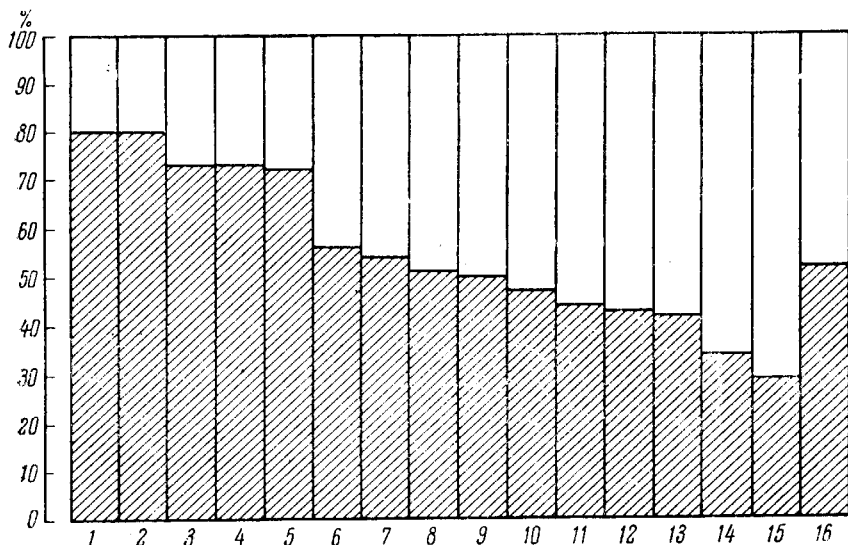


Рис. 38. Роль руководящих видов в биоценозах восточной Камчатки и северных Курильских островов (в % от общей биомассы биоценоза)

1 — биоценоз *Echinarachnius parma*; 2 — биоценоз *Astarte rollandi*; 3 — биоценоз *Ophiopholis aculeata* + *Spongia*; 4 — биоценоз *Acila castensis*; 5 — биоценоз *Arlacama proboscidea* + *Ammotrypane au'ogaster*; 6 — биоценоз *Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea*; 7 — биоценоз *Cardium ciliatum*; 8 — биоценоз *Macoma calcarea*; 9 — биоценоз *Rhodine gracillior* + *Pista vino. gradovi*; 10 — биоценоз *Brisaster latifrons*; 11 — биоценоз *Brisaster townsendi*; 12 — биоценоз *Astarte ioani*; 13 — биоценоз *Ampelisca macrocephala*; 14 — биоценоз *Ophiura sarsi*; 15 — биоценоз *Astarte alaskensis*; 16 — «осредненный» биоценоз

табл. 113 и рис. 38 видно, что в каждой группе руководящих и характерных видов выделяется по одному, реже по 2—3 руководящих вида¹, которые составляют от $\frac{1}{3}$ до $\frac{4}{5}$ всей биомассы биоценоза и от 48 до 94% биомассы и от 31 до 68% суммы индексов плотности данной группы видов, и что проведение резких границ между биоценозами с такой различной степенью доминирования руководящих видов не представляется возможным, хотя крайние варианты биоценозов различаются по этому признаку достаточно четко.

Вопрос о причинах доминирования в биоценозах отдельных наиболее массовых видов до сих пор далек от своего окончательного разрешения и, пока что остается наиболее слабо изученным разделом биоценологии.

Полнее всего он рассматривается Тиннеманом (Thiennann, 1918), Шорыгиным (1955) и Ивлевым (1954, 1955).

Тиннеман впервые высказал мысль о том, что чем более специализированной (по тем или иным факторам) становится среда, тем

¹ В тех случаях, когда в числе руководящих оказывается более одного вида (биоценозы первый, седьмой и тринадцатый в табл. 112), один из них по количественному обилию всегда превосходит остальные.

беднее по числу видов и богаче по количеству особей оказывается населяющий ее животный мир. К подобным же выводам пришли Шорыгин и Ивлев.

По Шорыгину, степень доминирования, являющаяся результатом длительной эволюции совместно существующих видов, зависит от степени разнообразия среды, в которой обитает биоценоз. «...Наиболее типичные „островерхие“ биоценозы должны наблюдаться в наиболее монотонных биотопах в периоды наибольшей неизменности этих биотопов» (Шорыгин, 1944, стр. 91).

«...Чтобы свести к минимуму напряженность внутри некоторого населения,— пишет Ивлев (1955, стр. 204),— последнее должно стремиться к максимально гомогенному составу...» Однако окончательному и полному вытеснению одним видом других видов, по мнению Ивлева, препятствует наличие различных экологических ниш, которые способствуют уменьшению точек соприкосновения между видами и ослабляют конкуренцию.

Действительно, в природе никогда не бывает идеально однородных биотопов и всегда имеется возможность для совместного существования нескольких видов. В то же время в природе не бывает и предельно разнообразных биотопов, которые могли бы в силу этого быть населенными равноценными (в смысле количественного обилия) видами и поэтому в биоценозах всегда наблюдается более или менее резко выраженное преобладание одних видов над другими.

Таким образом, согласно взглядам названных авторов, наиболее резко выраженное доминирование отдельных видов предполагает одновременно и максимально гомогенный состав биоценоза. Однако имеются примеры, которые трудно объяснить исходя только из данного положения. К числу таких примеров относятся биоценоз *Echinarachnius parma*, биоценоз + *Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea* и некоторые другие биоценозы из района наших исследований, а также некоторые биоценозы из Баренцева моря (Броцкая и Зенкевич, 1939) и других районов, в которых наблюдается большое число видов, наряду с резко выраженным доминированием руководящих видов.

Поэтому при объяснении доминирования в биоценозах отдельных видов следует, по-видимому, говорить не столько о специализированности (однородности) среды, сколько о количестве и соотношении «объемов» (величин) экологических ниш, представленных в занимаемых биоценозами ареалах, о степени выраженности и распространении того комплекса факторов, которые составляют необходимые условия существования отдельных компонентов биоценоза. При этом количество и обилие входящих в биоценоз видов и степень доминирования отдельных наиболее массовых видов будут в известной мере служить косвенным показателем количества и «объемов» экологических ниш, занимаемых этими видами.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВИДАМИ В БИОЦЕНОЗАХ

Выяснение взаимоотношений (связей) между видами в биоценозах — важнейшая задача биоценологии. Этот вопрос неоднократно был предметом изучения, однако до сих пор он остается еще в значительной степени нерешенным. Во взглядах на характер межвидовых связей в биоценозах существует два основных направления. Одно из них (Möbius 1877, 1904; Clements, 1922, 1929; Верещагин, 1923; Резвой, 1924; Thienemann, 1925; Карзинкин, 1926, 1927; Фридерикс, 1932; 1939; Беклемишев, 1951, и др.) исходит из допущения того, что все виды в

биоценозах связаны между собой многочисленными и исключительно тесными и сложными «внутрибиоценотическими» связями, и придает последним решающее значение, недооценивая при этом из вида огромную роль негативных (см. ниже) связей в отношениях между видами в биоценозах.

По Мебиусу (1877), члены биоценозов, представляющих собой исторически сложившиеся в определенных условиях группировки организмов, связаны между собой многообразными взаимоотношениями настолько тесно, что изменение в численности особей любого вида вызывает перестройку всего биоценоза¹.

Подобную классификацию и анализ этих взаимоотношений (связей) дает В. Н. Беклемишев (1951), который различает среди них восемь типов.

1. Прямые топические связи: один вид (кондиционирующий) определяет условия для другого (зависимого вида).

2. Косвенные топические связи: третий вид (модификатор) видоизменяет воздействие кондиционирующего вида на зависимый вид.

3. Прямые трофические связи: вид потребитель питается за счет вида-продуцента (живыми особями, мертвыми остатками или продуктами его жизнедеятельности).

4. Косвенные трофические связи: третий вид влияет так или иначе на связь первых двух видов.

5. Прямые фабрические связи: один вид использует для своих сооружений (трубок, домиков) особей, их части, мертвые остатки или продукты жизнедеятельности другого вида.

6. Косвенные фабрические связи: третий вид влияет на использование первым видом второго в качестве строительного материала.

7. Прямые форические связи: один вид использует другой вид в целях передвижения.

8. Косвенные форические связи: третий вид оказывает воздействие на перенос (передвижение) одного вида другим.

Названные простые биоценотические связи находятся в сложном переплетении друг с другом и образуют системы связей, так как «...взаимодействие между двумя биоценотически связанными видами или их популяциями бывает разносторонним и многосложным...» (Беклемишев, 1951, стр. 5).

Крайнее выражение данного направления представляют взгляды Клементса (Clements, 1922, 1929), Тиннемана (Thienemann, 1925), Фридерикса (1932), Клементса и Шелфорда (Clements a. Shelford, 1939) и некоторых других биоценологов, рассматривающих биоценозы в качестве «организмов высшего порядка», в которых развитие и соотношение отдельных компонентов и связи (взаимоотношения) между ними создают якобы полную аналогию с многоклеточным живым организмом.

Представители другого направления (Elton, 1946; Бирштейн, 1947; Воробьев, 1949; Турпаева, 1949, 1957; Ивлев, 1947, 1954, 1955; Шорыгин, 1955, и др.) считают, что биоценозы образуются в основном из видов, связанных друг с другом в наименьшей степени и что взаимоотношения между видами в биоценозах носят в большинстве случаев «негативный» характер. Так, Элтон (Elton, 1946) указывает, что из 55 наземных и водных сообществ, исследованных им, по литературным источникам, в среднем 85% родов имеют всего по одному виду, а остальные — по два (реже по три) вида. Такой состав сообществ, по мнению Элтона, имеет большое значение для совместного существования видов, так как при этом ослабляется конкуренция за пищу между

¹ Мебиус был первый, кто ввел в науку термин «биоценоз» и дал ему определение.

видами, поскольку расхождения между ними в характере, времени и месте питания оказываются более полными¹.

В результате анализа донных сообществ северного Каспия Я. А. Бирштейн (1947, стр. 314) пришел к выводу, что «...наибольшего развития в данном сообществе достигают виды, не вступающие между собой в конкурентные отношения, т. е. в наименьшей степени биологически связанные между собой. Чем менее тесны биологические связи между двумя организмами, тем большие возможности представляются для их совместного обитания и благоденствия..., если разные организмы используют различные стороны среды обитания, например, разные пищевые ресурсы, они в своем размножении могут не зависеть друг от друга, что явно противоречит установкам Мёбиуса и его последователей.»

К исходным выводам приходят также В. П. Воробьев (1949), Е. П. Турпаева (1949, 1957), В. С. Ивлев (1954, 1955) и А. А. Шорыгин (1955).

О преобладании негативных связей в биоценозах свидетельствуют и данные по соотношению представителей разных пищевых группировок в биоценозах восточной Камчатки и северных Курильских островов. Наиболее массовые и часто встречающиеся виды биоценозов в большинстве случаев располагаются по степени своего количественного обилия таким образом, что каждый последующий вид отличается по характеру своего питания от предыдущего вида (табл. 114).

В тех же случаях, когда два или несколько рядом стоящих наиболее массовых вида биоценоза оказываются принадлежащими к одной и той же пищевой группировке, как это, например, наблюдается в биоценозах *Brisaster townsendi*, *B. latifrons*, *Artacama proboscidea* + *Ammotrypane aulogaster* и в некоторых других биоценозах, происходит пространственная изоляция видов (например, распределение по ярусам или территориальное расхождение) или же более тонкая дифференциация видов по характеру питания (уклонение в сторону большей монофагии). При этом территориальное расхождение (встречаемость на различных станциях)² свойственно чаще всего видам из группы характерных форм, в то время как между руководящими видами или между руководящим и следующим за ним характерным наблюдается пространственное расхождение по «ярусам» (горизонтам).

В этой связи представляют интерес данные М. Н. Соколовой (1957а) по характеру питания представителей батинального и верхнеабиссального бентоса — краба *Chionoecetes angulatus* и звезды *Psilaster pectinatus*, обитающих в одном и том же биоценозе. Оба эти вида, будучи хищниками-моллюскоедом, расходятся между собой в том, что каждый из них поедает лишь определенные виды моллюсков.

Тонкая экологическая дифференциация между видами, видимо, существует даже и в тех случаях, когда, на первый взгляд, те или иные стороны экологии видов представляются тождественными, в силу несовершенства наших методов наблюдения, которые подчас слишком общи и поверхностны, чтобы обнаружить эти различия. Торсон (1952) отмечает, например, что в тропических прибрежных водах почти постоянная высокая температура и обильный солнечный свет делают

¹ Следует заметить, что впервые мысль об этом, хотя и в несколько ином плане, высказал еще Дарвин (1939, стр. 352): «...Преимущество разнообразия в строении, сопровождаемого различиями в конституции и образе жизни, определяет то, что тесно живущие друг около друга обитатели принадлежат, как общее правило, к тому, что мы называем различными родами и отрядами».

² Следует иметь в виду, что в данном случае речь идет о распределении видов внутри биоценозов.

Количественное соотношение представителей различных пищевых группировок в биоценозах района восточной Камчатки и северных Курильских островов

Биоценозы	Виды	Индекс плотности	Характер питания
Echinarachnius parma	<i>Echinarachnius parma</i>	161,5	Сестонофаг «А»
	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	29,8	Плотоядный
	<i>Pectinaria granulata</i>	8,8	Собирающий детритофаг
	<i>Liocyma fluctuosa</i>	8,3	Сестонофаг «А»
	<i>Ophiopholis aculeata</i>	7,8	Сестонофаг «Б»
	<i>Tellina lutea</i>	7,2	Собирающий детритофаг
	<i>Serripes groenlandicus</i>	6,4	Сестонофаг «А»
Astarte alaskensis	<i>Astarte alaskensis</i>	75,0	Сестонофаг «А»
	<i>Nicomachae lumbricalis</i>	28,7	Грунтоед
	<i>Astarte borealis</i>	27,0	Сестонофаг «А»
	<i>Ampelisca macrocephala</i>	27,0	Сестонофаг «А» (самый придонн. слой)
	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	20,8	Плотоядный
Macoma calcarea	<i>Macoma calcarea</i>	73,5	Собирающий детритофаг
	<i>Nephtys ciliata</i>	18,8	Плотоядный
	<i>Ampelisca macrocephala</i>	14,5	Сестонофаг «А» (самый придонн. слой)
	<i>Nicomache lumbricalis</i>	14,3	Грунтоед
	<i>Cardium ciliatum</i>	13,0	Сестонофаг «А»
Cardium ciliatum	<i>Cardium ciliatum</i>	58,6	Сестонофаг «А»
	<i>Nicomachae lumbricalis</i>	33,8	Грунтоед
	<i>Nephtys ciliata</i>	21,3	Плотоядный
	<i>Ampelisca macrocephala</i>	15,3	Сестонофаг «А» (самый придонн. слой)
	<i>Serripes groenlandicus</i>	11,2	Сестонофаг «А»
	<i>Nucula tenuis</i>	10,7	Собирающий детритофаг
	<i>Macoma calcarea</i>	9,7	» »
<i>Yoldia myalis</i>	8,2	» »	
Ophiura sarsi	<i>Ophiura sarsi</i>	69,0	Собирающий детритофаг
	<i>Chiridota pellucida</i>	16,5	Грунтоед
	<i>Laonice cirrata</i>	15,7	Собирающий детритофаг
	<i>Ampelisca macrocephala</i>	14,2	Сестонофаг «А» (самый придонный слой)
	<i>Synaptidae</i> gen. sp.	13,3	Грунтоед
	<i>Strongylocentrotus</i> sp.	13,1	Плотоядный
	<i>Axiothella catenata</i>	12,0	Грунтоед
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	11,6	Плотоядный
	<i>Ampelisca macrocephala</i>	56,4	Сестонофаг «А» (самый придонн. слой)
Ampelisca macrocephala	<i>Ophiura sarsi</i>	17,1	Собирающий детритофаг
	<i>Nicomache lumbricalis</i>	16,1	Грунтоед
	<i>Tecticeps renoculus</i>	14,5	Плотоядный (грунтоед)
	<i>Laonice cirrata</i>	8,5	Собирающий детритофаг
	<i>Biblis</i> типа <i>gaimardi</i>	8,0	Сестонофаг «А» (самый придонн. слой)
	<i>Nephtys ciliata</i>	6,9	Плотоядный
	<i>Ammotrypane aulogaster</i>	4,2	Грунтоед

Биоценозы	Виды	Индекс плотности	Характер питания
Astarte ioani	<i>Astarte ioani</i>	100,6	Сестонофаг «А»
	<i>Ampelisca macrocephala</i> . .	63,0	Сестонофаг «А» (самый придонный слой)
	<i>Leda pernula</i>	27,4	Собирающий детритофаг
	<i>Strongylocentrotus</i> sp. . . .	17,7	Плотоядный
	<i>Ophiopholis aculeata</i>	15,2	Сестонофаг «Б»
	<i>Laonice cirrata</i>	12,9	Собирающий детритофаг
	<i>Astarte montagui</i>	11,8	Сестонофаг «А»
	<i>Astarte alaskensis</i>	11,4	»
	<i>Nicomache lumbricalis</i>	9,5	Грунтоед
	<i>Ophiura quadrispina</i>	8,7	Собирающий детритофаг
Brisaster townsendi	<i>Brisaster townsendi</i>	89,0	Грунтоед
	<i>Ammotrypane aulogaster</i>	28,0	»
	<i>Ampelisca macrocephala</i> . .	25,4	Сестонофаг «А» (самый придонный слой)
	<i>Laonice cirrata</i>	19,0	Собирающий детритофаг
	<i>Nicomache lumbricalis</i> . .	17,5	Грунтоед
Acila castrensis	<i>Acila castrensis</i>	60,0	Собирающий детритофаг
	<i>Ampelisca macrocephala</i> . .	18,5	Сестонофаг «А»
	<i>Ammotrypane aulogaster</i> . .	7,1	Грунтоед
	<i>Scalibregma inflatum</i>	6,5	Грунтоед
	<i>Ampharete acutifrons</i>	4,5	Собирающий детритофаг
	<i>Nicomache lumbricalis</i>	3,8	Грунтоед
	<i>Nucula tenuis</i>	3,4	Собирающий детритофаг
	<i>Chone cincta</i>	3,4	Сестонофаг «Б»
	<i>Pectinaria granulata</i>	2,9	Собирающий детритофаг
	<i>Ampharete arctica</i>	2,4	Собирающий детритофаг
Ophiopholis aculeata + Spongia	<i>Ophiopholis aculeata</i>	98,5	Сестонофаг «Б»
	<i>Strongylocentrotus echinoides</i>	47,2	Плотоядный
	Spongia	?	Сестонофаг «Б»
	<i>Ophiura maculata</i>	15,7	Собирающий детритофаг
	<i>Phascolosoma</i> sp.	15,7	Грунтоед
	<i>Tecticeps renoculus</i>	12,0	Плотоядный
	<i>Echinarachnius parma</i>	11,0	Сестонофаг «А»
	<i>Plicifusus kroyeri</i>	10,0	Плотоядный
	<i>Ophiura sarsi</i>	10,0	Собирающий детритофаг
Brisaster latifrons	<i>Brisaster latifrons</i>	80,0	Грунтоед
	<i>Chiridota pellucida</i>	18,5	Грунтоед
	<i>Travisia kerguelensis</i>	18,2	Грунтоед
	<i>Echinarachnius parma</i>	16,0	Сестонофаг А»
	<i>Ctenodiscus crispatus</i>	14,1	Грунтоед
	<i>Ophiura leptoctenia</i>	11,2	Собирающий детритофаг

Биоценозы	Виды	Индекс плотности	Характер питания
Artacama proboscidea + Ammotrypane aulogaster	<i>Artacama proboscidea</i> . .	39,0	Грунтоед
	<i>Ammotrypane aulogaster</i>	32,8	Грунтоед
	<i>Axiothella catenata</i>	4,3	Грунтоед
	<i>Lumbriconereis</i> sp.	3,6	Плотноядный
	<i>Praxillella praetermissa</i> . .	3,2	Грунтоед
	<i>Amphiodia</i> sp.	2,4	Собирающий детритофаг

Примечание. В целях сокращения объема таблицы для анализа взяты только руководящие виды и характерные виды I порядка, составляющие в биоценозах от 50 до 80% всей биомассы. Для биоценозов *Echinarachnius parma*, *Ampelisca macrocephala*, *Astarte ioani*, *Acila castrensis*, в которых данная группа видов представлена небольшим числом форм (не более 4), использованы также характерные виды II порядка. Биоценозы *Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea*, *Astarte rollandi*, *Pavonaria* sp. + *Asteronyx loveni* и *Rhodine gracilior* + *Pista vinogradovi* из рассмотрения исключены из-за недостатка количественных данных.

возможным развитие фитопланктона в течение всего года. В этих условиях для нелогических личинок большого числа видов донных животных, населяющих прибрежные тропические воды, пища имеется постоянно. И тем не менее все эти виды имеют различное время размножения и их личинки сменяют друг друга в течение года. Торсон указывает, что такое расхождение во времени размножения между видами снижает конкуренцию между их личинками¹.

О том, что биоценозы «подбираются» преимущественно из форм биологически неоднородных, расходящихся по экологическим нишам и по возможности не зависящих друг от друга, говорит также и то, что во всех биоценозах, известных мне по литературе и по собственным исследованиям, группа форм, образующих ядро биоценоза, как правило, состоит из видов, относящихся к разным родам и даже к разным семействам. Так, в исследованном районе в 13 биоценозах из 16 (81,3%) группа форм, образующих ядро биоценозов, оказалась представленной видами, относящимися к разным родам, а показатель (степень) обилия видов в родах оказался равным 105 по группе видов, составляющих ядро биоценозов, и 113 по всему видовому составу² (табл. 115). В комплексах (биоценозах) Баренцева моря этот показатель для тех же групп видов оказался очень сходным: 105 и 108.

Эти данные хорошо согласуются с приведенными выше данными Элтона (1946).

¹ Интересно отметить, что экологическая дифференциация существует также и внутри видовых популяций, причем здесь она оказывается, видимо, еще более «тонкой», а «несобходимость» в ней особенно большой, так как внутривидовая конкуренция (особенно пищевая) имеет более напряженный характер (Торсон, 1952; Шорыгин, 1955; Ивлев, 1955, и др.). Так, Стефен (Stephen, 1931) указывает большую смертность молодежи *Tellina tenuis* при ее оседании на взрослую популяцию того же вида у берегов Шотландии. По Девису (Devis, 1923), различные возрастные группы *Spisula subtruncata* никогда не встречаются в тех же районах ареала вида потому, что старшие группы оказываются сильными конкурентами для более молодых возрастов (цит. по Торсону, 1952).

У большой группы видов донных животных с непелагическим личиночным развитием ослабление конкуренции достигается тем, что вылупление молодежи происходит постепенно (Торсон, 1952).

² Приведенные цифры означают, что на каждый род в биоценозах приходится в первом случае 1,05 вида, во втором — 1,13 вида или 5 и 13 видов соответственно на каждые 100 родов.

Чем еще, как не «стремлением» совместно обитающих видов ослабить напряженность всей системы, ослабить конкуренцию друг с другом путем расхождения по экологическим нишам, можно объяснить эту закономерность, имеющую, по-видимому, общебиценологическое значение? Чем объяснить тот факт, что виды одного рода, у которых сходство

Т а б л и ц а 115

Степень видового обилия родов (*K*) в биоценозах восточной Камчатки и северных Курильских островов

Биоценозы	Ядро биоценозов	Весь видовой состав
<i>Modiolus modiolus</i> + <i>Mytilus edulis</i> + + <i>Spongia</i> + <i>Hydroidea</i>	113	127
<i>Echinarachnius parma</i>	106	140
<i>Astarte alaskensis</i>	109	109
<i>Macoma calcarea</i>	100	112
<i>Cardium ciliatum</i>	107	108
<i>Ophiura sarsi</i>	100	117
<i>Ophiopholis aculeata</i> + <i>Spongia</i>	104	117
<i>Ampelisca macrocephala</i>	100	109
<i>Astarte ioani</i>	110	106
<i>Pavonaria</i> sp. + <i>Asteronyx loveni</i>	110	—
<i>Brisaster townsendi</i>	113	116
<i>Acila castrensis</i>	100	102
<i>Brisaster latifrons</i>	100	109
<i>Ammotrypane aulogaster</i>	100	100
<i>Rhodine gracilior</i> + <i>Terebellides stroemi</i> + <i>Pista vinogradovi</i>	—	115
В среднем	105	113

в образе жизни (характер питания, особенности размножения и т. д.) бывает особенно велико, почти не встречаются в составе основного ядра биоценозов, а если и встречаются, то никогда не получают равного количественного развития в одном и том же биоценозе, как это бывает с видами разных родов?

Принимая во внимание все сказанное, нельзя не согласиться с мнением тех авторов (Бирштейн, 1947; Зенкевич, 1947; Ивлев, 1955; Шорыгин, 1955, и др.), которые понимают биоценоз как исторически сложившуюся в определенных условиях группировку организмов, совместно использующих данное место обитания для питания, размножения, укрытия от врагов и т. д. при наименьшей конкуренции друг с другом. Конечно, конкуренция между видами в биоценозах существует, имеются между ними и «положительные» (по определению Шорыгина, 1955) связи. Но в каждый данный момент, при данных условиях конкуренция и зависимость между видами оказываются минимальными.

В процессе эволюции у видов вырабатываются приспособления для максимального использования условий среды в «целях» ослабления конкуренции друг с другом. Это целесообразно с точки зрения процветания видов.

Глава VI

ТРОФИЧЕСКАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ДОННОЙ ФАУНЫ У БЕРЕГОВ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ И СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

Известно, что животные, так же как и растения, обладают рядом сходных приспособительных особенностей, возникающих у них вследствие существования в сходных условиях и проявляющихся в сходном строении тела и в сходном образе жизни независимо от их систематической принадлежности. Это дает возможность разграничения растительного и животного миров на крупные биологически обособленные группы, выделения основных приспособительных типов растительных и животных организмов и установления закономерностей распределения этих типов в связи с распределением основных факторов окружающей среды. Иначе говоря, это дает возможность установления зональности в распределении жизни как на суше, так и в море, которая, в свою очередь, может служить основой экологического районирования. В море примером применения такого районирования являются исследования по трофической зональности в распределении донной фауны.

На основании изучения характера питания отдельных видов донных беспозвоночных и соотношения пищевых группировок в биоценозах Баренцева моря Турпаева (1949б, 1953, 1954) устанавливает несколько типов биоценозов, указывая на наличие определенной связи их распределения в море с распределением в нем ряда абиотических факторов среды.

Впоследствии работы аналогичного характера были выполнены М. Н. Соколовой (1954) в Беринговом море и северо-западной части Тихого океана (на примере глубоководной донной фауны) и А. И. Савиловым (1957, 1961) в Охотском море (на примере сублиторальной и батинальной фаун).

А. И. Савилов (1957, 1961) выделяет в Охотском море пять последовательно сменяющих друг друга зон преобладающего развития различных приспособительных типов донных животных. Выделенные им на количественной основе биологические зоны, биологическая структура которых отражает единство распределения донной жизни и режима водоема, он кладет в основу естественного районирования Охотского моря¹.

В районе проведенных исследований — у берегов восточной Камчатки и северных Курильских островов — также можно выделить несколько аналогичных зон, распространенных в сходных условиях и сменяющих

¹ Более правильно называть эти зоны «трофическими зонами», а не «биологическими», как это делает Савилов (1957), поскольку в каждую такую зону мы объединяем районы распространения донных животных со сходным характером питания.

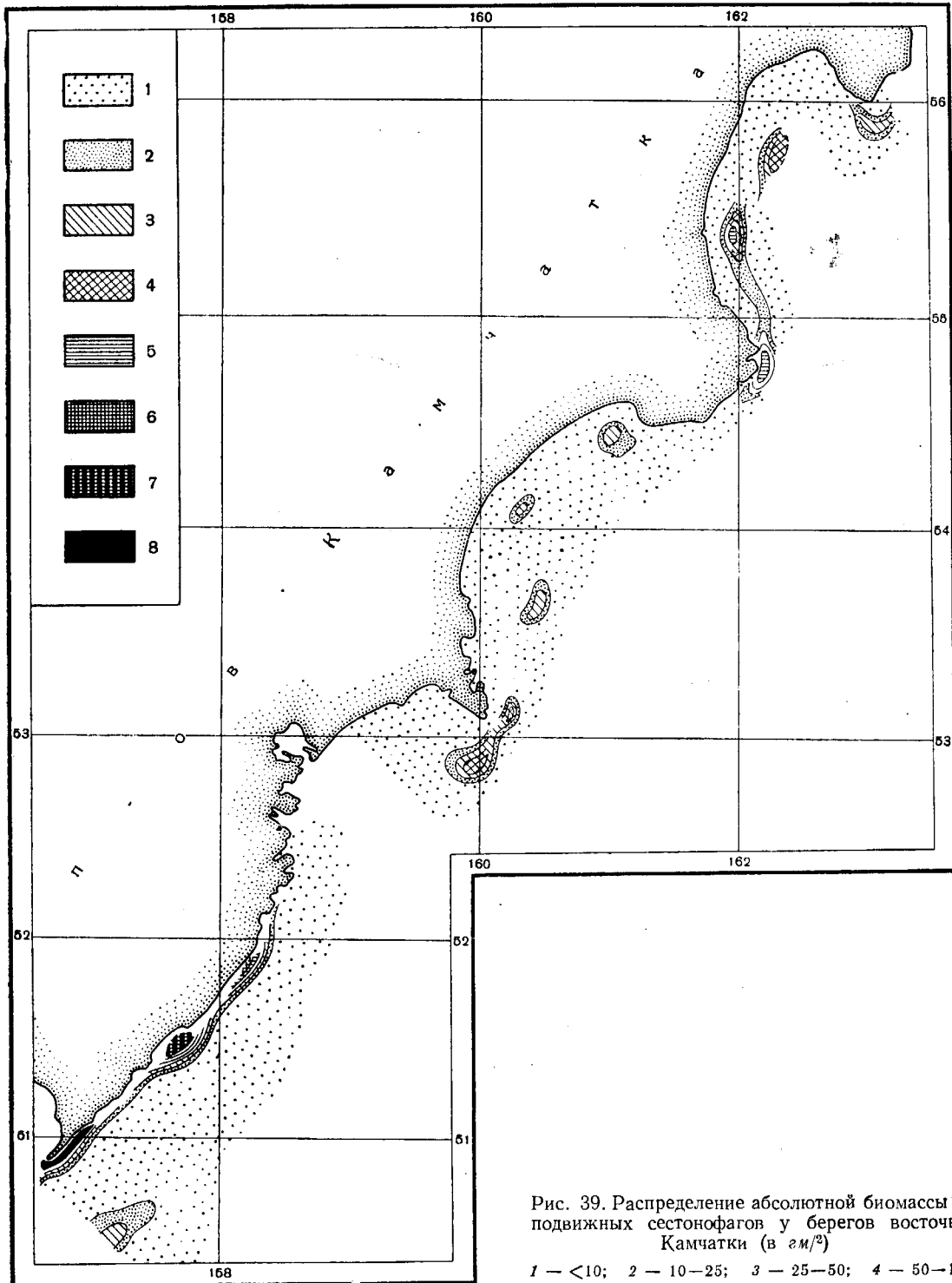


Рис. 39. Распределение абсолютной биомассы не подвижных сестонофагов у берегов восточной Камчатки (в $г/м^2$)

1 — <10; 2 — 10–25; 3 — 25–50; 4 — 50–100; 5 — 100–200; 6 — 200–500; 7 — 500–1000; 8 — >1000

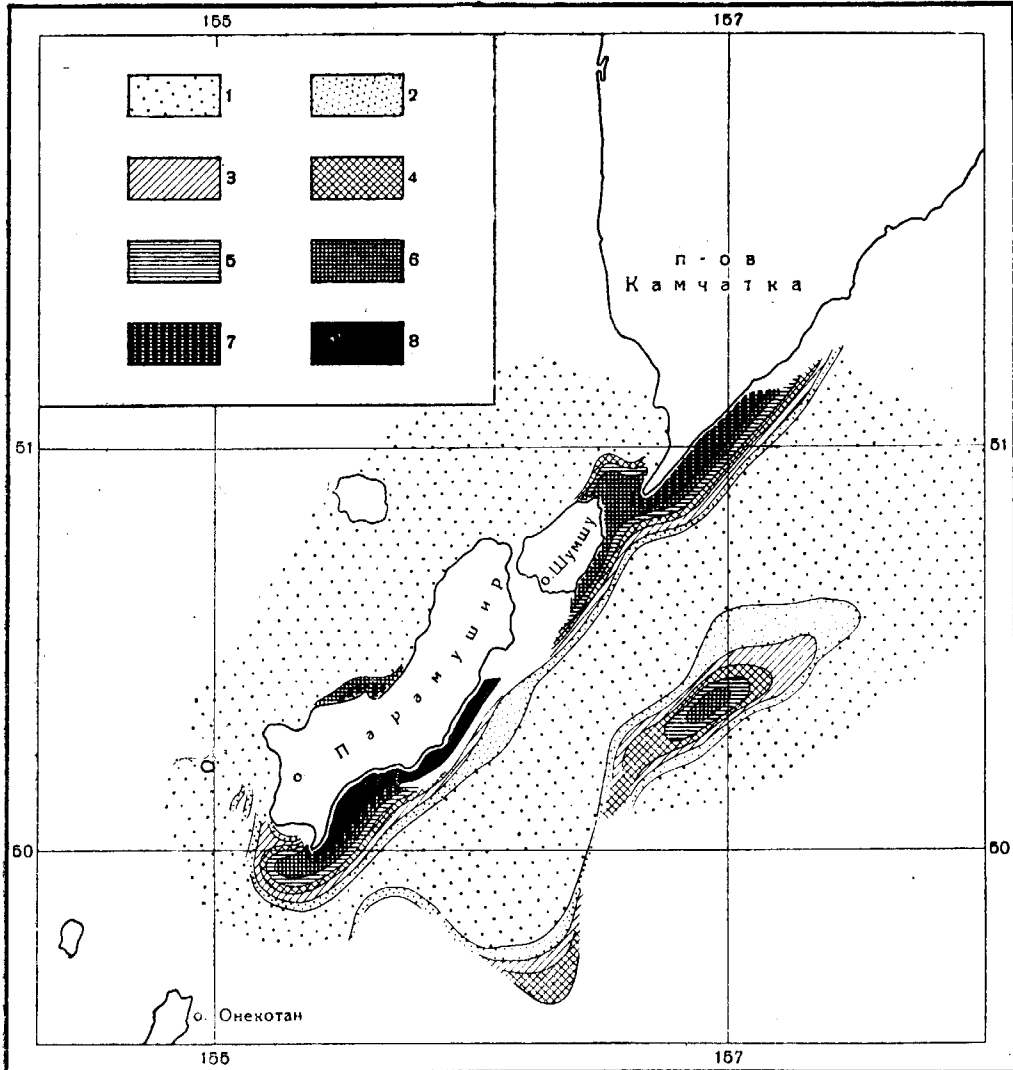


Рис. 39а. Распределение абсолютной биомассы неподвижных сестонофагов в районе северных Курильских островов (в $г/м^2$)
Условные обозначения те же, что на рис. 39

друг друга в соответствии с изменением основных абиотических факторов среды, в первую очередь динамической активности вод, обуславливающей распределение пищевого материала и его доставку в различные районы моря. При этом я, как и предыдущие авторы, исхожу, прежде всего, из особенностей характера питания животных (из учета строения органов захвата пищи, состава пищи, характера ее распределения, степени ее доступности и т. д.), поскольку трофический фактор в конечном счете является основным фактором, определяющим образ жизни и распределение организмов по дну водоема.

В основу выделения зон, как уже сказано, положен метод количественного учета, позволяющий выявить для каждой станции количественное соотношение основных групп донных животных со сходным характером питания. При этом плотоядные животные как наиболее подвижный (мигрирующий) элемент фауны при выделении зон не учитывались,

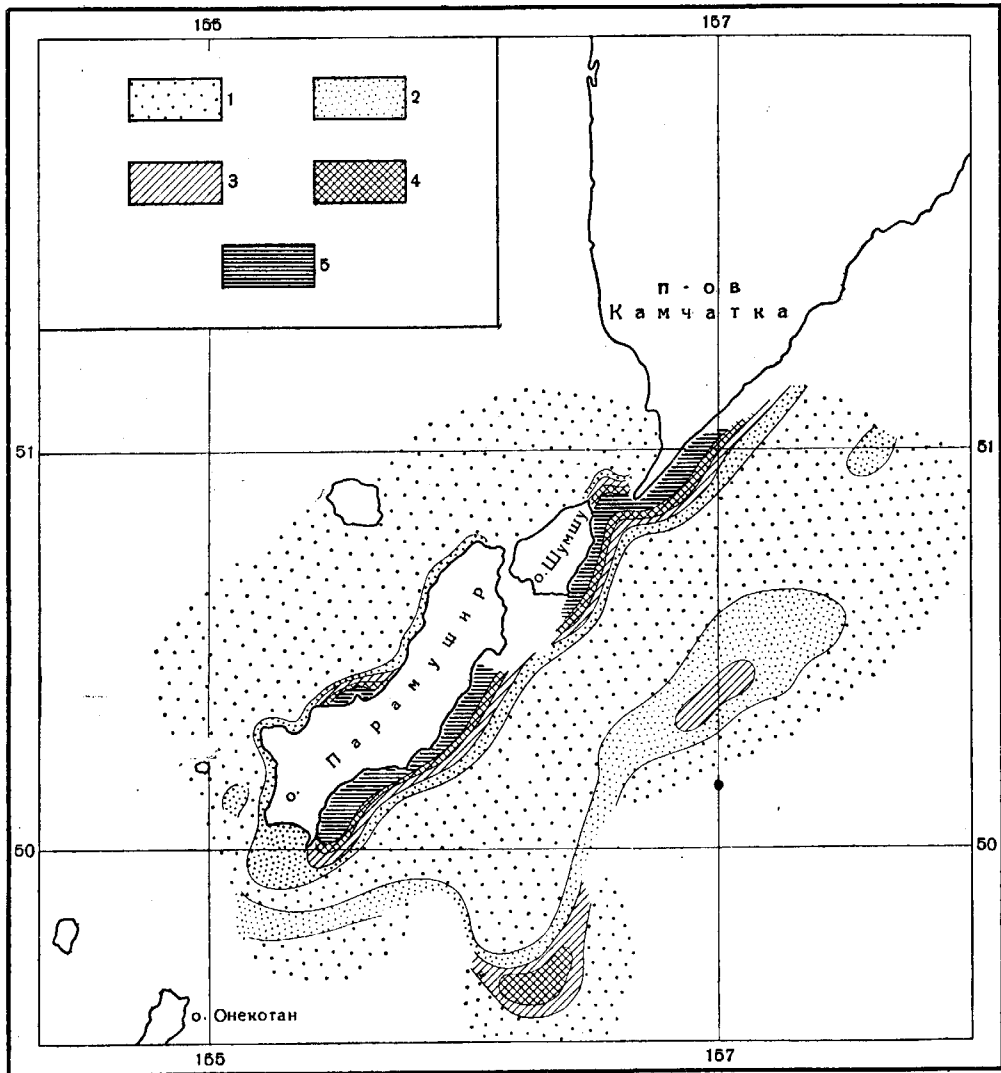


Рис. 40а. Распределение относительной биомассы неподвижных сестонофагов в районе северных Курильских островов (в %)
 Условные обозначения те же, что на рис. 40

хотя на ряде станций каждой зоны они нередко составляли значительную часть населения.

Результаты анализа были нанесены на карты (см. рис. 39, 40, 39а, 40а, 41, 42, 41а, 42а, 43, 44, 43а, 44а, 45, 46, 45а, 46а), отображающие распределение абсолютной и относительной биомассы каждой пищевой группировки и показывающие приуроченность их максимального развития к различным районам, характеризующимся определенным гидрологическим режимом. На основании этих карт была составлена сводная карта, дающая представление о распределении у берегов восточной Камчатки и северных Курильских островов основных пищевых групп донных животных — основных трофических зон: 1) зоны преобладающего развития неподвижных сестонофагов; 2) зоны преобладающего развития подвижных и малоподвижных сестонофагов; 3) зоны преобладающего развития форм, собирающих детрит с поверхности дна, и

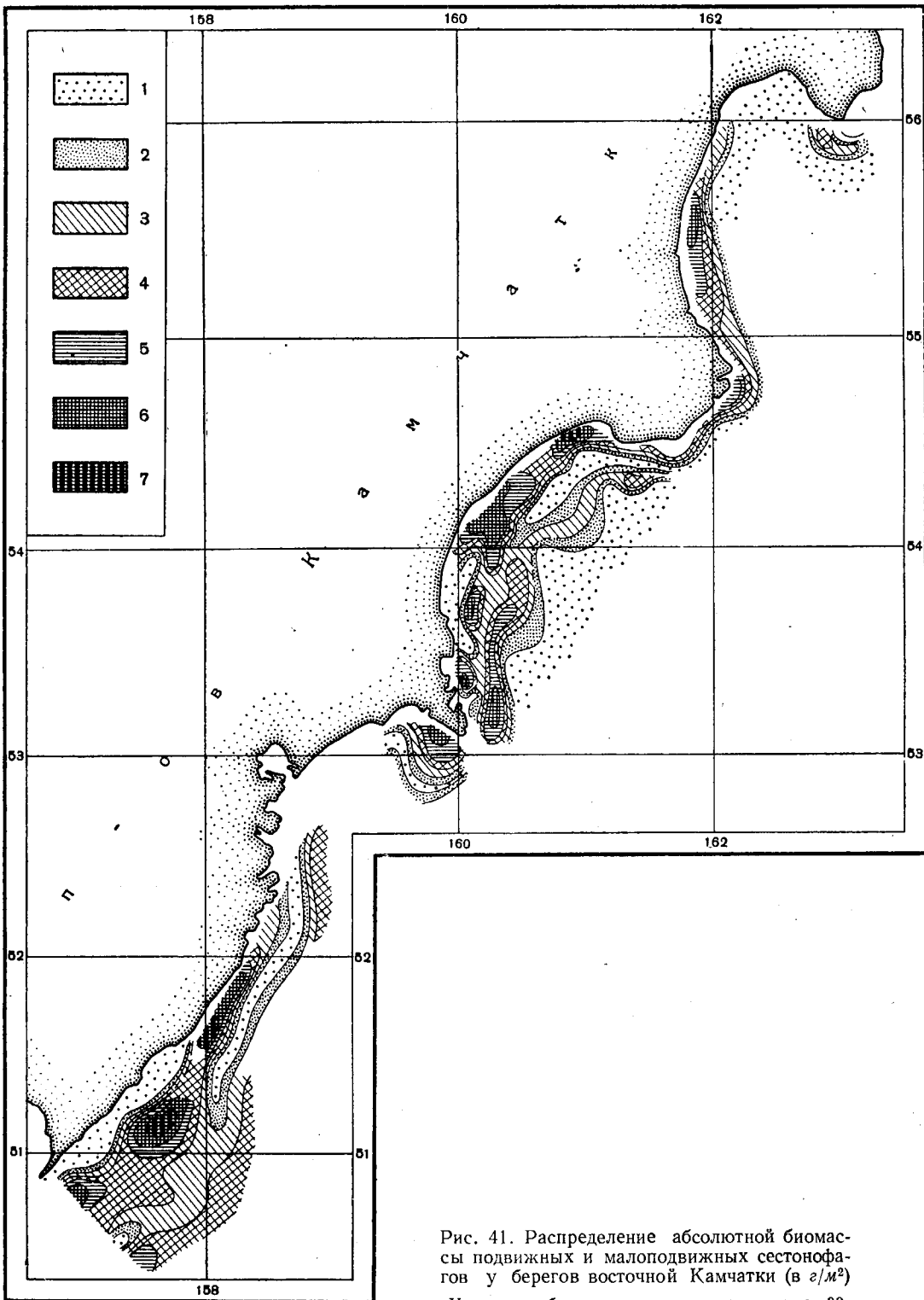


Рис. 41. Распределение абсолютной биомассы подвижных и малоподвижных сестонофагов у берегов восточной Камчатки (в $г/м^2$)
 Условные обозначения те же, что на рис. 39

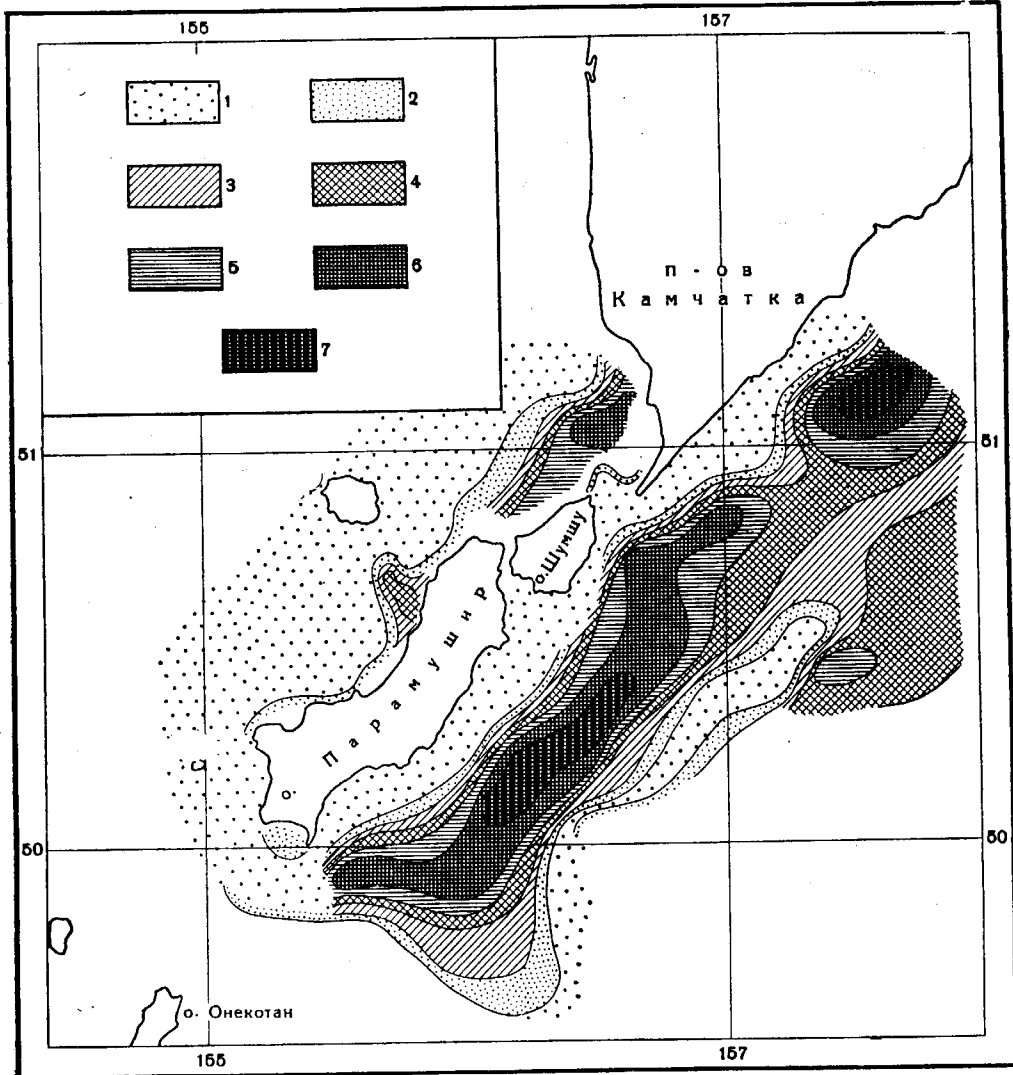


Рис. 41а. Распределение абсолютной биомассы подвижных и малоподвижных сестонофагов в районе северных Курильских островов (в г/м²)

Условные обозначения те же, что на рис. 39

4) зоны преобладающего развития форм, заглатывающих грунт безвыборочно (рис. 47, 47а).

Первая зона охватывает районы массового развития губок, гидродов, альционарий, усоногих ракообразных, двусторчатых моллюсков *Mytilus edulis*, *Modiolus modiolus*, *Musculus* sp., *Saxicava* sp., мшанок, брахиопод, асцидий и других сестонофагов-фильтраторов (фильтраторов «Б» по терминологии Е. П. Турпаевой, 1949а), способных облавливать значительные объемы воды для получения пищи. Эта зона распространена (см. рис. 47, 47а) в наиболее мелководных прибрежных районах южной оконечности Камчатки и северных Курильских островов и у мысов Кроноцкого и Камчатского, где наблюдаются сильные придонные течения и распространены жесткие каменистые или смешанные грунты (см. рис. 2), а также в ряде мест на границе материковой отмели и склона континентальной ступени (на свале глубин), где имеется взаимодействие охлажденных и несколько распресненных прибрежных

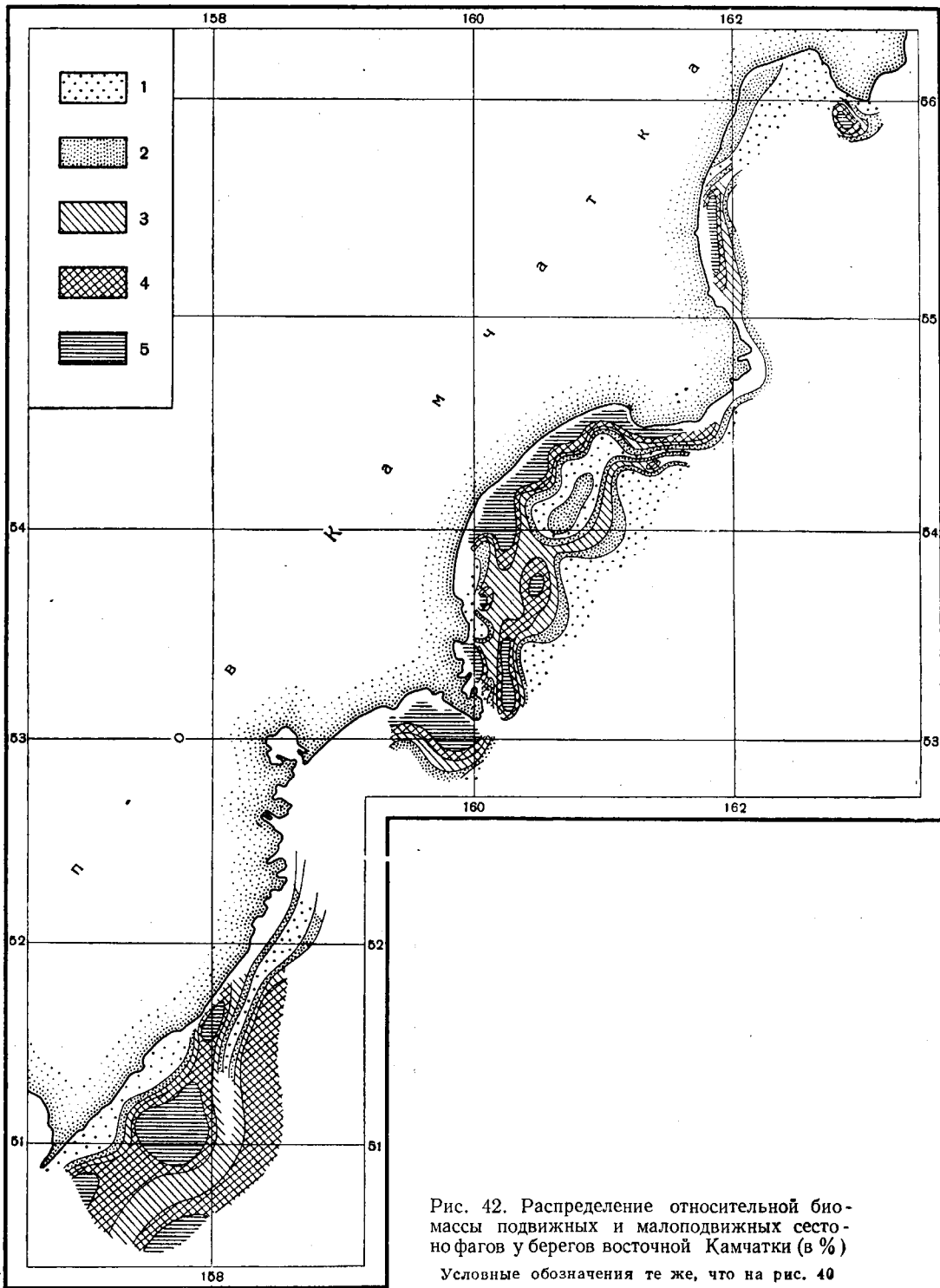


Рис. 42. Распределение относительной биомассы подвижных и малоподвижных сестонофагов у берегов восточной Камчатки (в %)

Условные обозначения те же, что на рис. 40

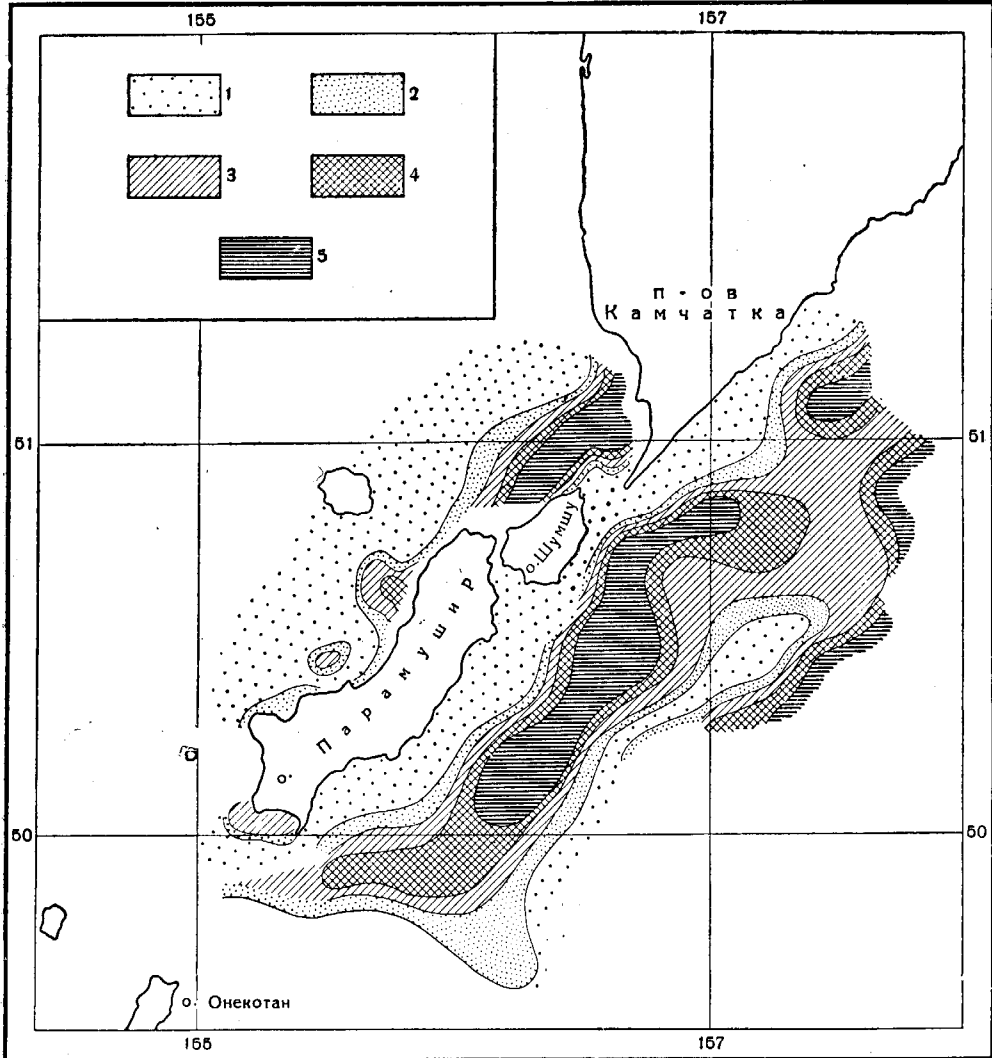
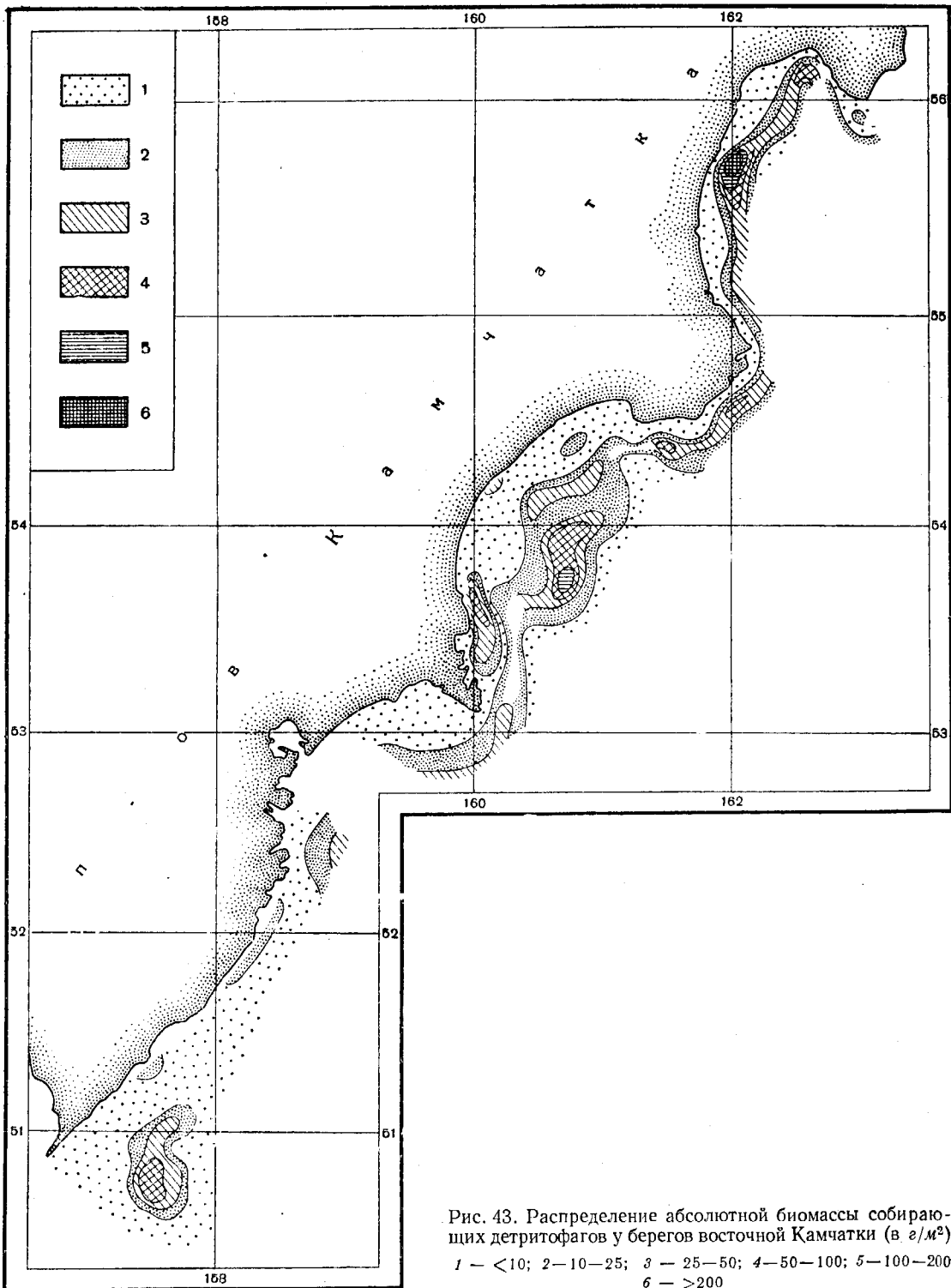


Рис. 42а. Распределение относительной биомассы подвижных и малоподвижных сестонофагов в районе северных Курильских островов (в %) Условные обозначения те же, что на рис. 40

вод Камчатского течения с более теплыми и солеными океаническими водами промежуточного слоя северо-тихоокеанской субарктической водной массы, вызывающее повышение динамической активности вод и способствующее развитию здесь фауны сестонофагов.

Вторая зона объединяет районы преобладающего развития таких форм, как плоский еж *Echinarachnius parma*, двустворчатые моллюски *Astarte rollandi*, *A. alaskensis*, *A. ioani*, *Cardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, бокоплав *Ampelisca* и некоторые другие виды, которые, в отличие от животных предыдущей зоны, обладают более слабыми ловчими аппаратами (фильтраторы «А» по терминологии Турпаевой, 1949а) и распространены преимущественно на песчаных грунтах, в условиях уже значительно менее интенсивной подвижности вод, хотя и достаточной еще для поддержания во взвешенном состоянии в самом придонном слое основной массы органического сестона.

У этих животных более слабое развитие фильтрующих приспособлений, по сравнению с представителями зоны прикрепленных фильтратор-



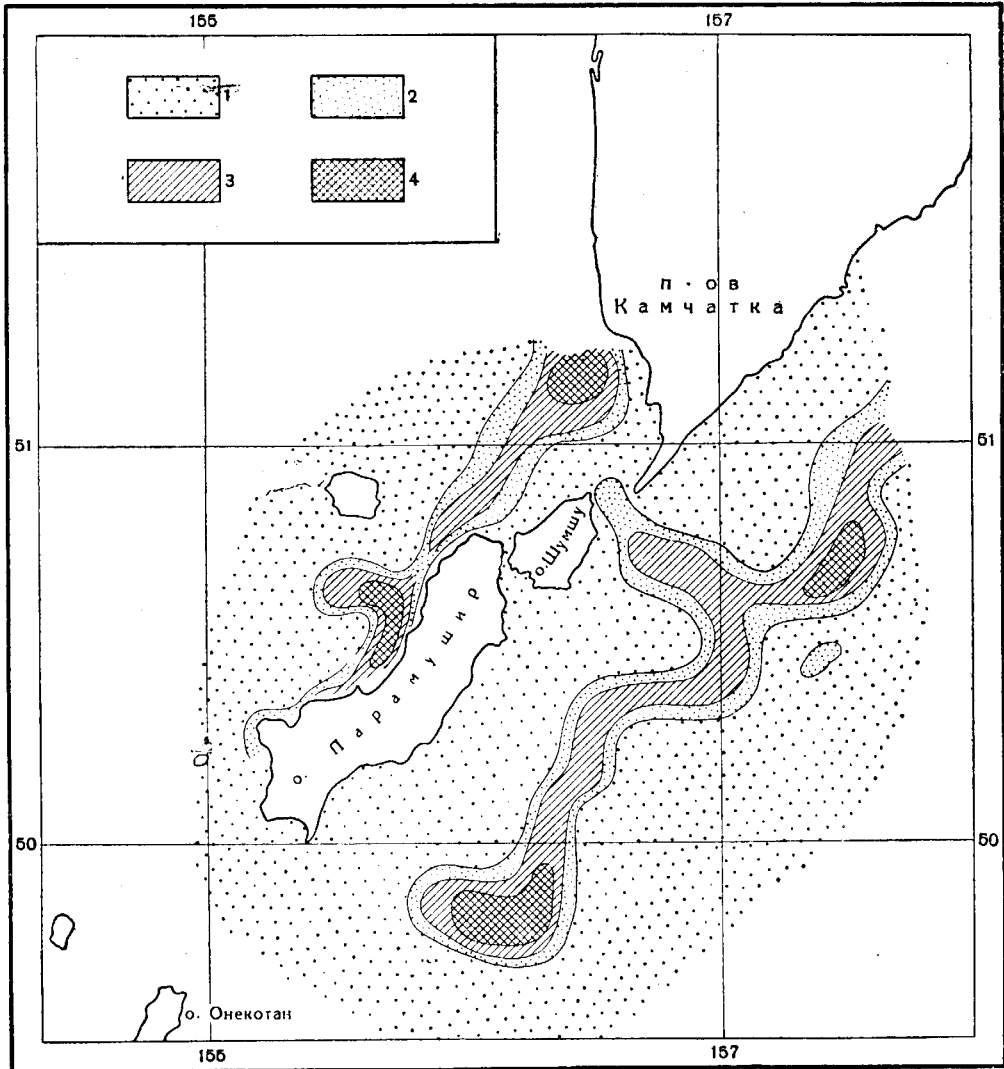


Рис. 43а. Распределение абсолютной биомассы собирающих детритофагов в районе северных Курильских островов (в $г/м^2$)

Условные обозначения те же, что на рис. 43

ров, как бы компенсируется тем, что в районах их обитания основная часть органического сестона, составляющего их пищу, концентрируется в самом придонном слое воды и может с успехом улавливаться при помощи их ловчих аппаратов.

Данная зона простирается вдоль всего побережья восточной Камчатки и северных Курильских островов (рис. 47, 47а) и совпадает с областью распространения песчаных грунтов верхнего и среднего горизонтов сублиторали (см. рис. 1, 2). В Кроноцком заливе и в районе южной оконечности Камчатки (на широте п-ова Лопатка), где, в силу особенно высокой динамики вод, песчаные грунты опускаются на большие глубины, наблюдается распространение зоны подвижных и малоподвижных сестонофагов до глубин 500 и даже 1000 м и более (южная оконечность Камчатки). В этих наиболее глубоководных районах зоны основное значение имеют рачки *Ampelisca*, достигающие здесь

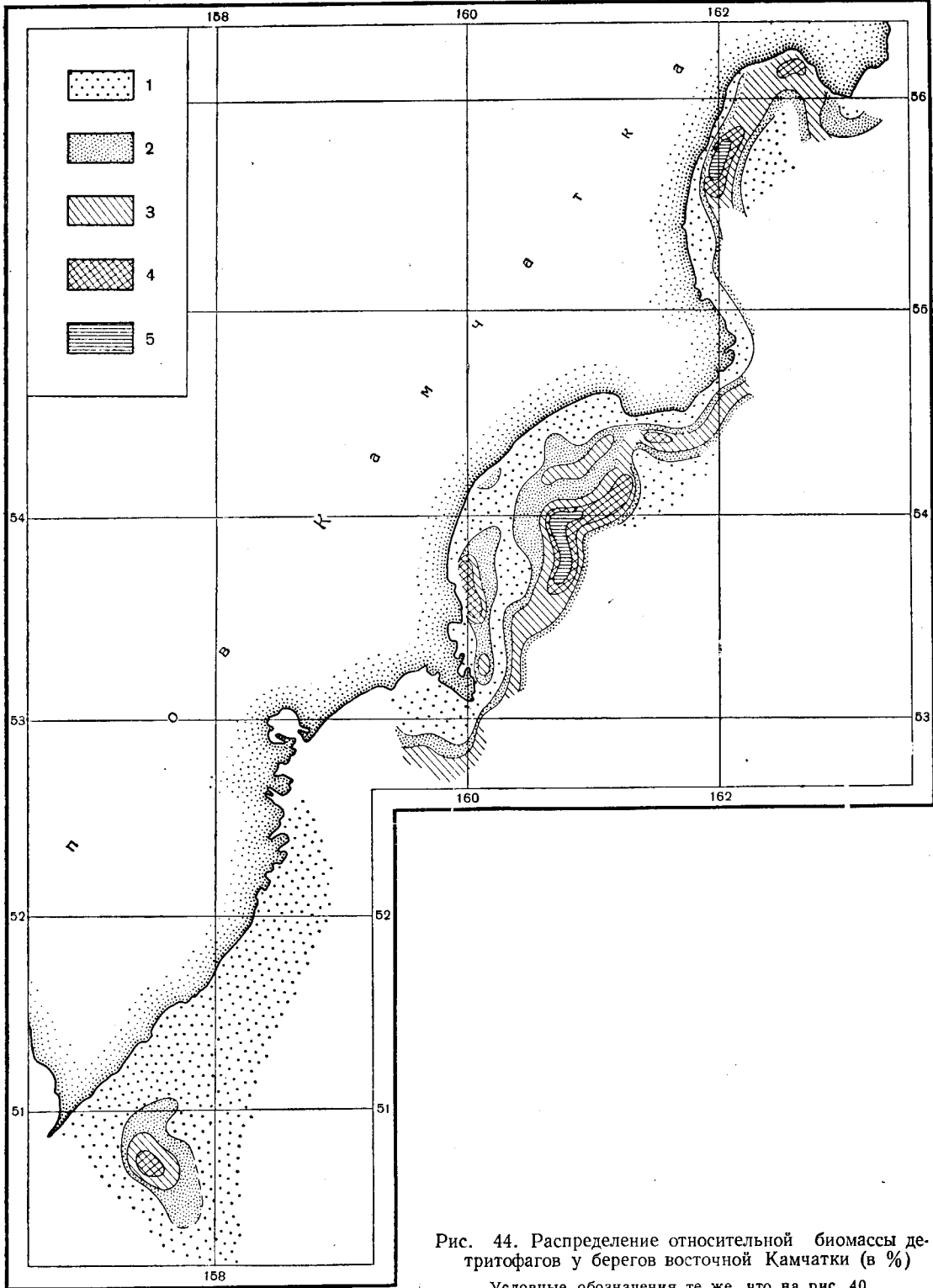


Рис. 44. Распределение относительной биомассы детритофагов у берегов восточной Камчатки (в %) Условные обозначения те же, что на рис. 40

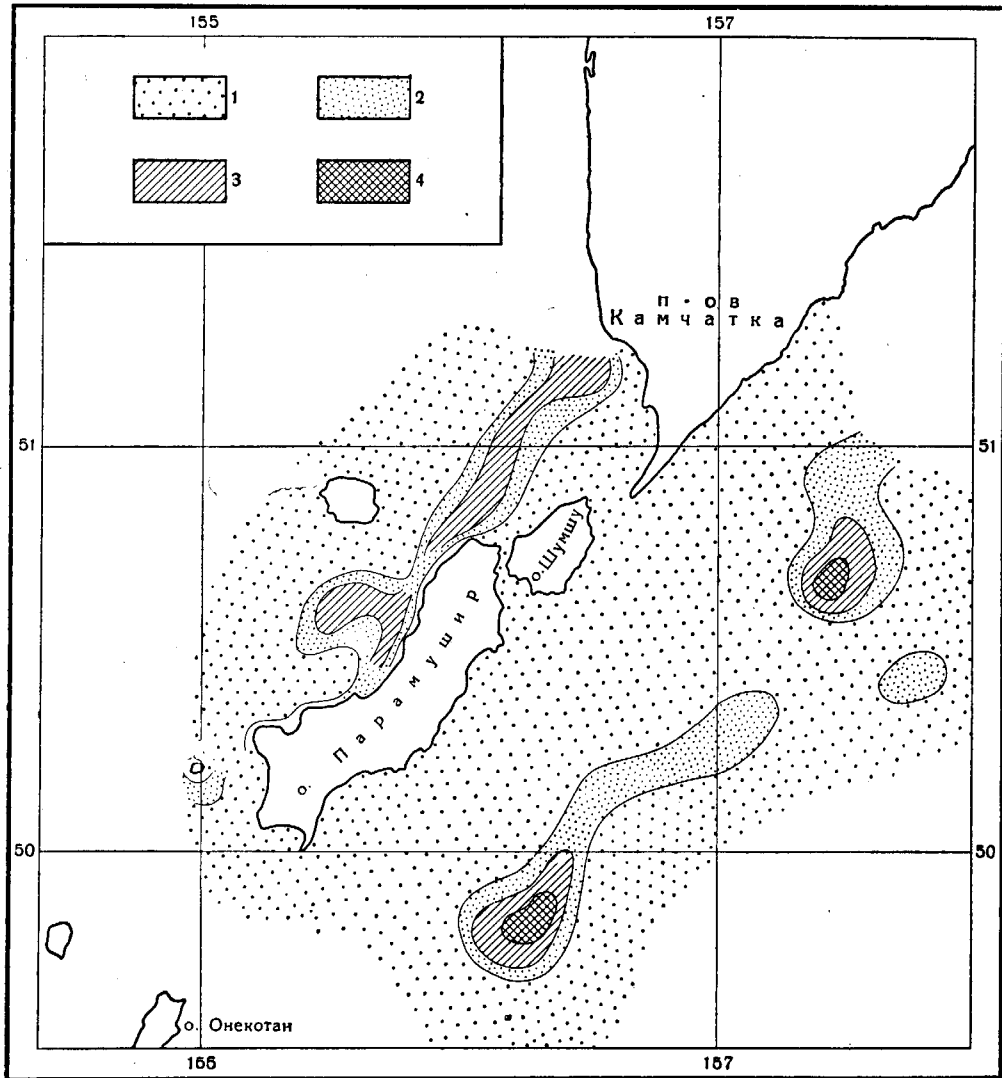
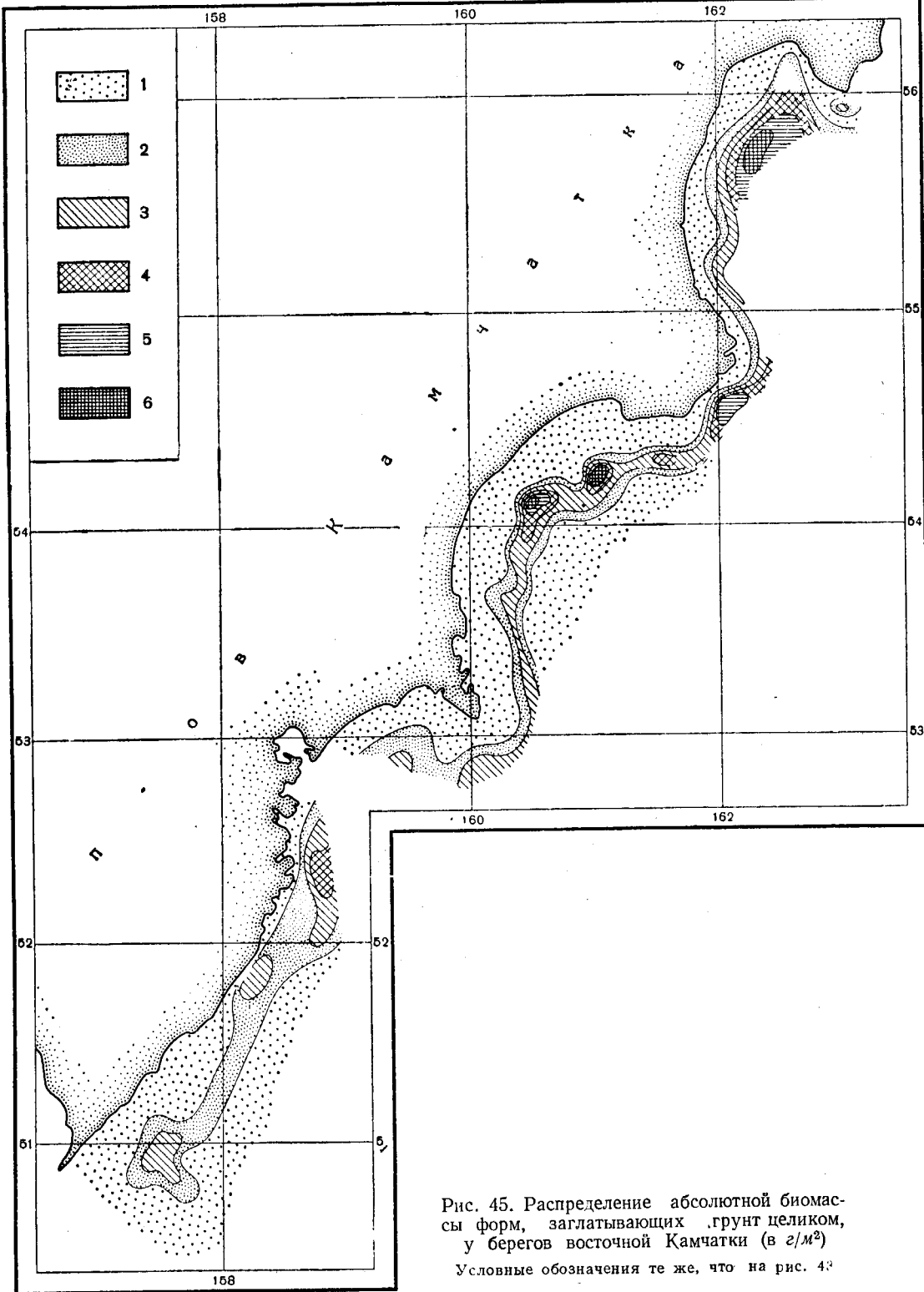


Рис. 44а. Распределение относительной биомассы собирающих детритофагов в районе северных Курильских островов (в %)

Условные обозначения те же, что на рис. 40

массового развития. Эти бокоплавы из грунта строят трубки, внутри которых движением ног создают сильные токи воды и отфильтровывают взвешенные в воде пищевые частицы (Yonge, 1928).

В третью зону, зону преобладающего развития форм, собирающих детрит с поверхности дна, объединены районы массового развития двусторчатых моллюсков *Macoma calcarea*, *Acila castrensis*, *Yoldia myalis*, *Y. limatula*, полихет из семейства *Spionidae* (*Laonice cirrata*), *Ampharetidae*, *Amphictenidae* (*Pectinaria*), *Terebellidae* и других детритоядных животных, имеющих специальные органы (сильно вытянутые ротовые лопасти, щупальцы и т. д.) для обшаривания окружающего пространства дна и собирания находящегося на его поверхности органического детрита. Эти животные обычно поселяются в районах сравнительно слабых придонных течений, где процессы оседания органической взвеси преобладают над процессами ее переноса над дном. И действи-



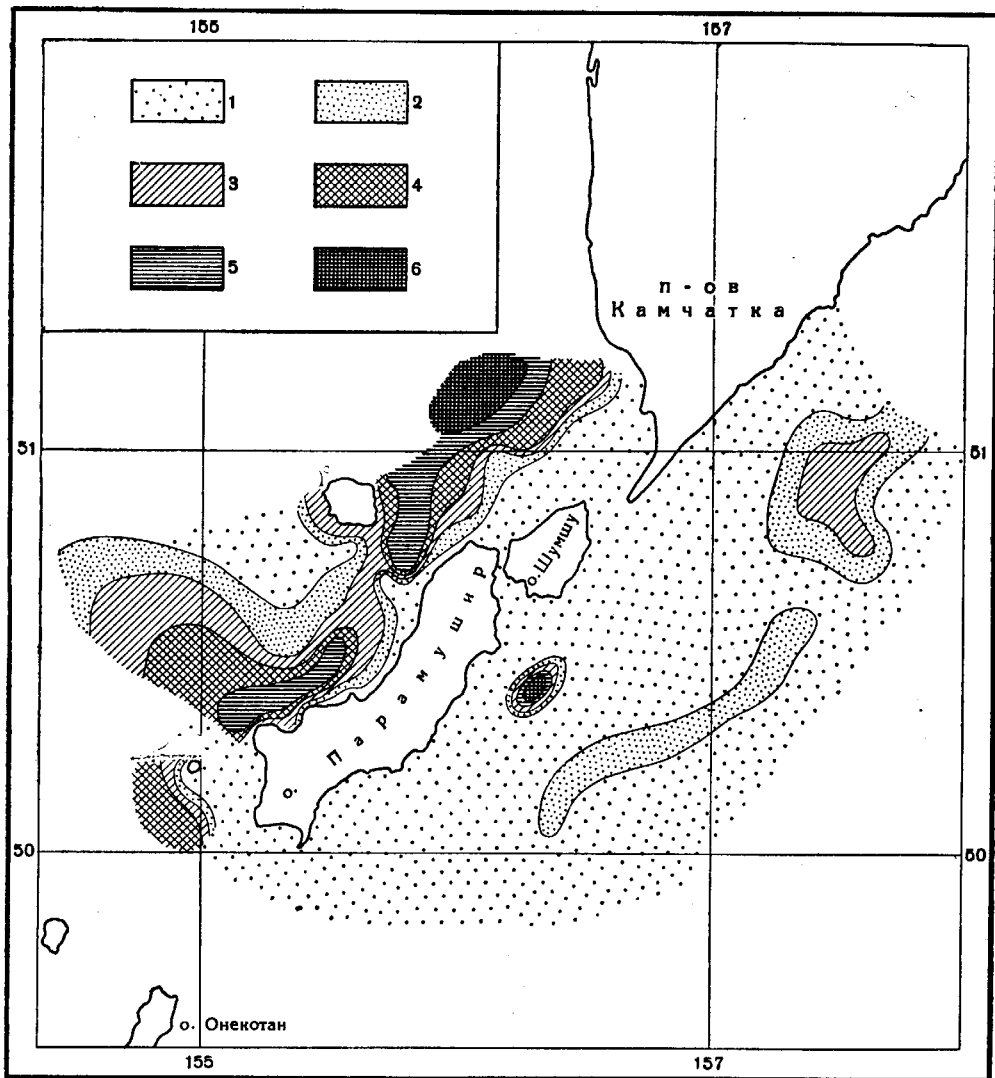


Рис. 45а. Распределение абсолютной биомассы форм, заглатывающих грунт целиком, в районе северных Курильских островов (в $г/м^2$)

Условные обозначения те же, что на рис. 43

тельно, сравнивая распространение зоны преобладающего развития собирающих детритоядных животных (рис. 47, 47 а) с рельефом дна и распределением донных отложений в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов (рис. 1, 2), можно видеть, что область максимального развития этой зоны, как правило, совпадает с районами залегания мелкопесчаных и крупноалевритовых грунтов нижних отделов сублиторали и верхней части склона континентальной ступени, совпадающими, в свою очередь, с областями затишных зон и замедленных течений. Особенно четко приуроченность третьей зоны к таким районам видна на примере охотоморской стороны северных Курильских островов и северной части Камчатского залива. В последнем районе, например, отложению на дно более мелких (алевритовых) фракций способствует далеко выдающийся в океан п-ов Камчатский, который отклоняет основной поток Камчатского течения в юго-западном направлении,

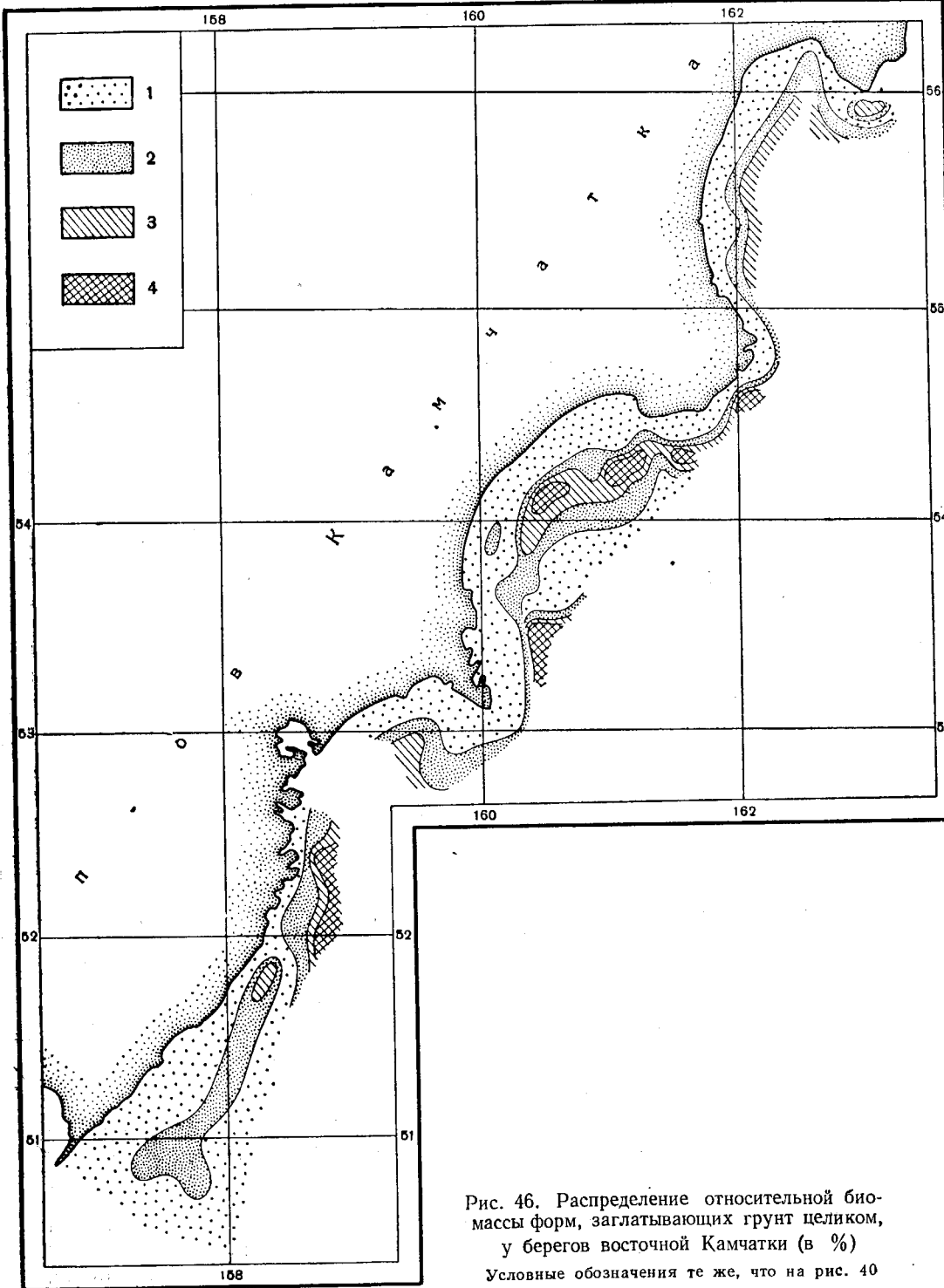


Рис. 46. Распределение относительной биомассы форм, заглатывающих грунт целиком, у берегов восточной Камчатки (в %) Условные обозначения те же, что на рис. 40

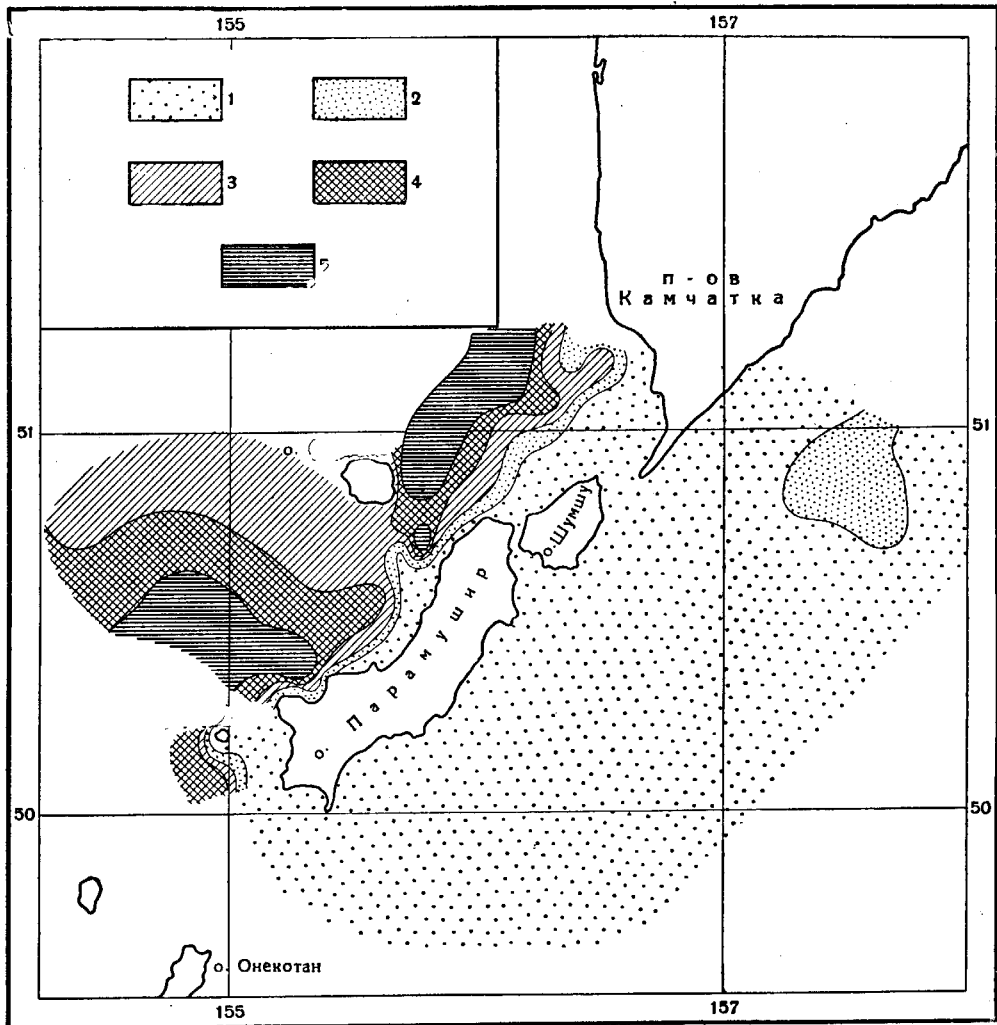


Рис. 46а. Распределение относительной биомассы форм, заглатывающих грунт целиком, в районе северных Курильских островов (в %)
 Условные обозначения те же, что на рис. 40

изолируя тем самым всю северную часть залива от его воздействия. В результате здесь образуется затишная область, в которой детрит интенсивно оседает на дно и где собирающие животные находят благоприятные условия. Аналогичные условия наблюдаются и у охотоморского побережья о. Парамушира и о. Шумшу, также изолированного от непосредственного влияния Камчатского течения.

Как видно из рис. 47, зона собирающих детрит животных в Кроноцком заливе распространена не только в нижней сублиторали, но также и в средней части склона континентальной ступени (на глубинах 600—1000 м), простираясь по заливу с северо-востока на юго-запад в виде двух параллельно идущих полос, разделенных на глубинах 300—600 м зоной преобладающего развития форм, заглатывающих грунт безвыборочно. Такое распространение собирающих детрит животных в Кроноцком заливе показывает, что в нем на глубинах средней части склона вновь появляются условия, способствующие развитию собирающих детритофагов, т. е. условия, в известной мере, аналогичные тем,

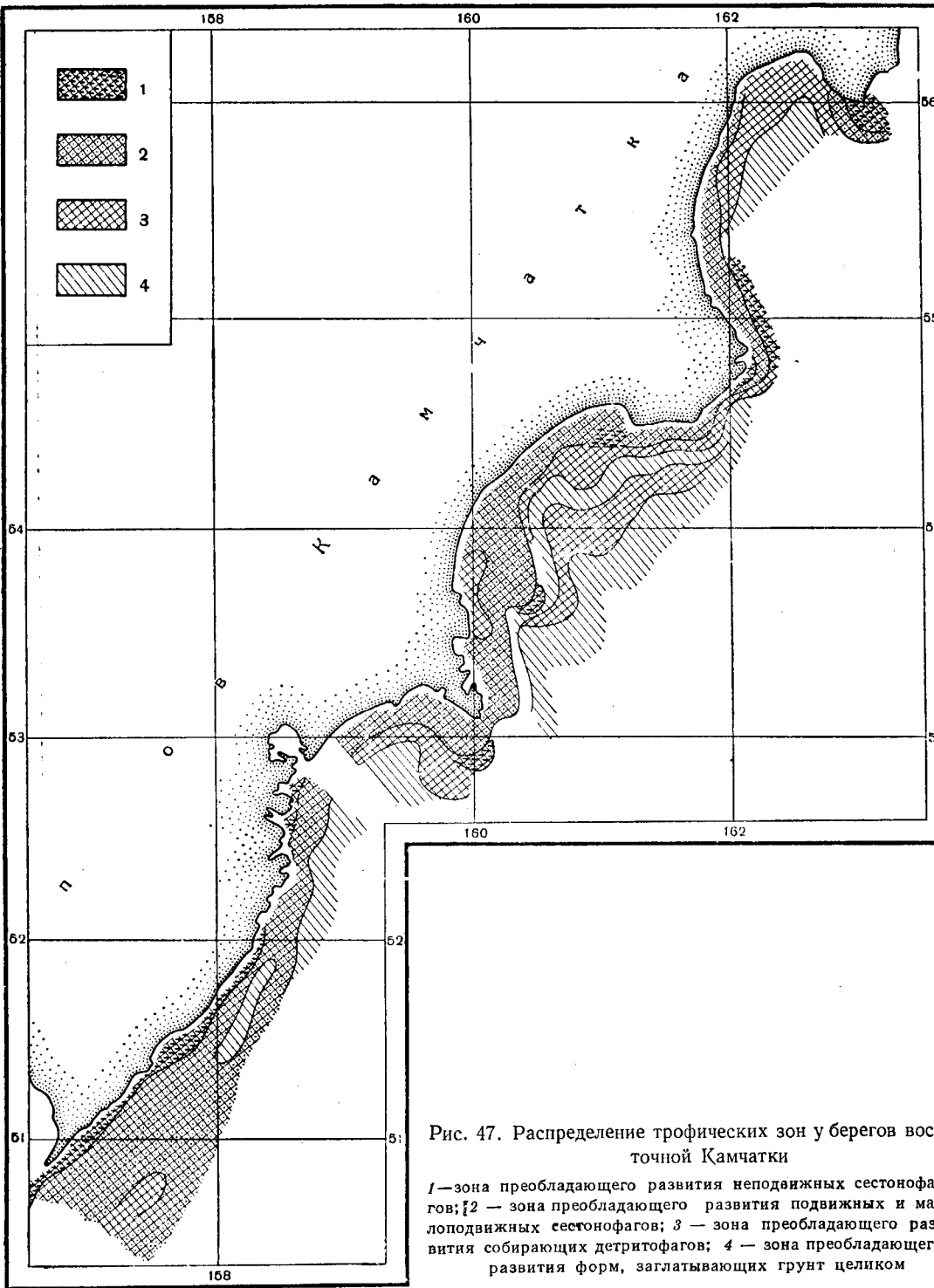


Рис. 47. Распределение трофических зон у берегов восточной Камчатки

1 — зона преобладающего развития неподвижных сестонофагов; 2 — зона преобладающего развития подвижных и малоподвижных сестонофагов; 3 — зона преобладающего развития собирающих детритофагов; 4 — зона преобладающего развития форм, заглатывающих грунт целиком

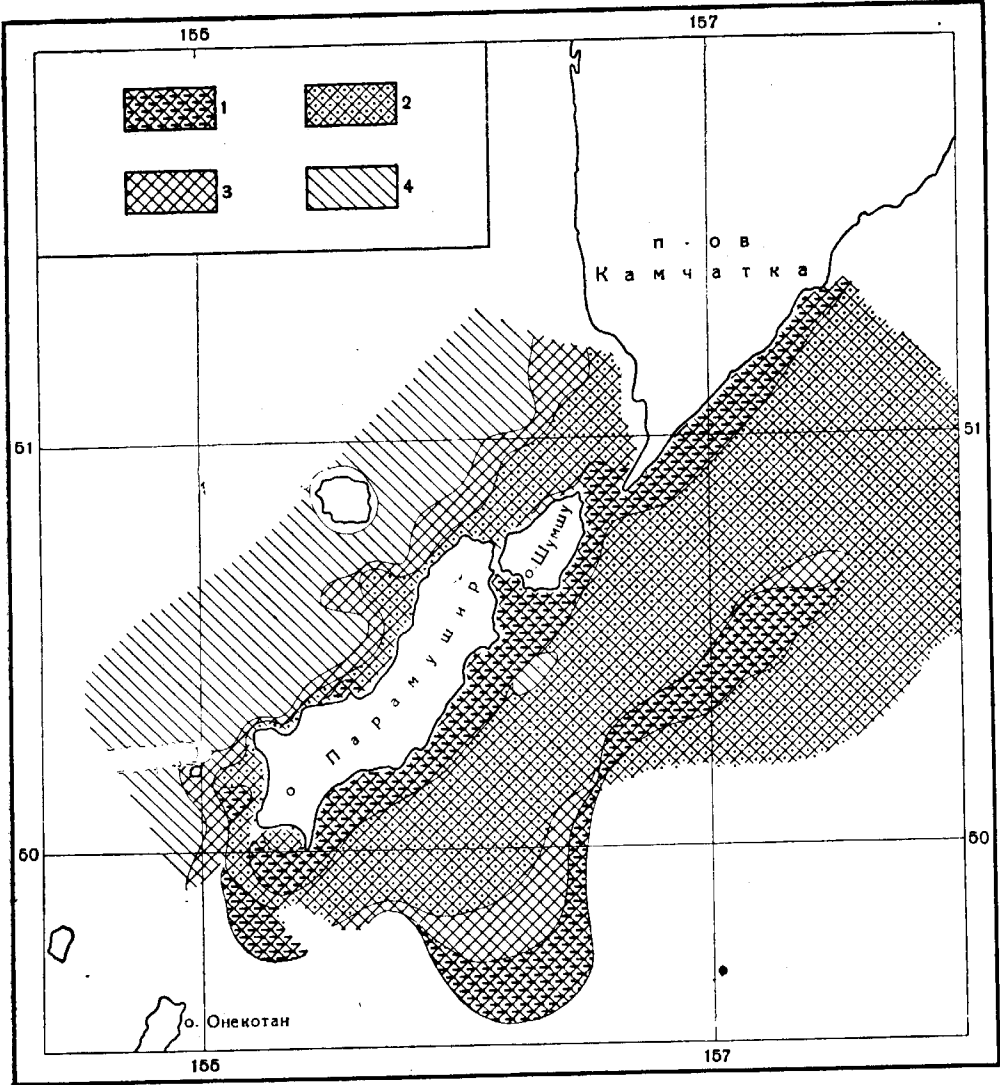


Рис. 47а. Распределение трофических зон в районе северных Курильских островов
Условные обозначения те же, что на рис. 47

какие имеются в некоторых районах нижней сублиторали, где частицы детрита могут спокойно оседать на дно.

К четвертой зоне отнесены районы преобладающего развития неправильных ежей *Brisaster townsendi*, *B. latifrons*, звезд *Ctenodiscus crispatus* из сем. *Porcellanasteridae*, голотурий *Chiridota pellucida*, полихет из сем. *Maldanidae* и других форм, питающихся детритом и органическим веществом грунта, который они заглатывают безвыборочно, поселяясь преимущественно на мягких (алевроитовых и алевроитово-глинистых) грунтах в районах распространения малоподвижных вод, характеризующихся нередко высоким дефицитом кислорода. Рассматриваемая зона приурочена в основном к алевроитовым и алевроитово-глинистым грунтам средней части склона. Она особенно широка с охотоморской стороны северных Курильских островов, где занимает значительную площадь, а также в Кроноцком заливе. В этом последнем она, как и описанная выше зона собирающих детритофагов, не непрерывна, а простирается

также в виде двух параллельно идущих с севера на юг полос, разделенных на глубинах 600—1000 м нижним ярусом области преобладающего развития глубоководных собирающих детритофагов, представленными двустворчатыми моллюсками *Acila castrensis* и некоторыми другими видами (рис. 47).

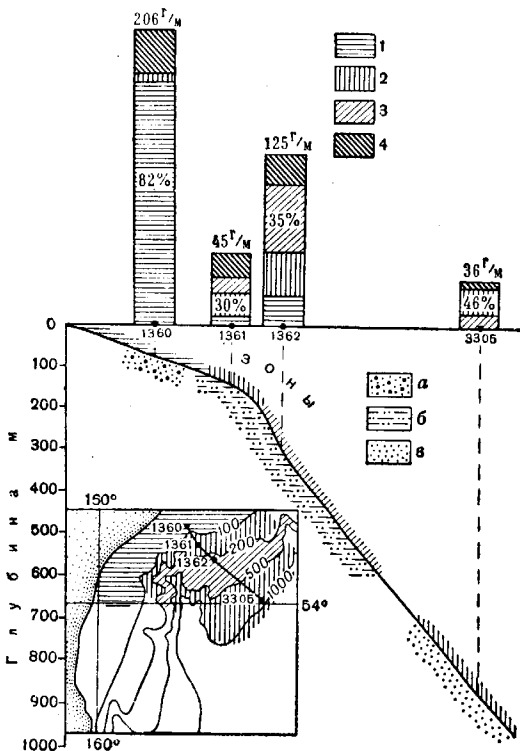


Рис. 48. Распределение трофических зон по вертикали в Кроноцком заливе

1 — подвижные и малоподвижные сестонофаги; 2 — собирающие детритофаги; 3 — заглатывающие детритофаги; 4 — плотоядные; а — разнoзернистые пески; б — крупные алевриты; в — мелкозернистые пески

Характер распределения в Кроноцком заливе двух последних зон показывает, что в море, в зависимости от особенностей рельефа дна, системы придонных течений и интенсивности вертикального перемешивания вод, влияющих на скорость осадконакопления, состав и характер распределения осадков (в том числе и органического детрита) и т. д., могут неоднократно повторяться условия, способствующие развитию на различных глубинах экологически сходных группировок донных животных (одних и тех же жизненных форм), но представленных, как правило, разными видами. Впервые это было отмечено М. Н. Соколовой (1954) для абиссальных глубин северо-западной части Тихого океана.

Зональность в распределении донной фауны и приуроченность одной и той же зоны к различным горизонтам можно проследить на примере вертикальных разрезов в Кроноцком заливе и у берегов южной оконечности Камчатки (рис. 48, 49).

Сравнивая распределение донной фауны в исследованном районе по трофическим зонам с распределением ее по биоценозам (ср. рис. 47, 47 а и рис. 16, 16 а), можно видеть, что каждая из указанных выше

зона включает в себя по несколько биоценозов. В зону преобладающего развития неподвижных сестонофагов входят биоценозы *Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea*, *Ophiopholis aculeata* + *Spongia*, *Pavonaria sp.* + *Asteronyx loveni*.

В зону преобладающего развития биоценозы развития подвижных и малоподвижных сестонофагов входят биоценозы *Echinarchnius parma*, *Astarte rollandi*, *Astarte alaskensis*, *Cardium ciliatum*, *Astarte ioani*, *Ampelisca macrocephala*.

В зону преобладающего развития форм, собирающих детрит с поверхности дна, входят биоценозы *Macoma calcarea*, *Ophiura sarsi* и *Acila castrensis*.

И, наконец, в зону преобладающего развития форм, заглатывающих грунт целиком, входят биоценозы *Brisaster townsendi*, *Brisaster latifrons*, *Artacama prodoscidea* + *Ammotrypane aulogaster* и *Rhodine gracilior* + *Pista vinogradovi*.

Такое распределение биоценозов по трофическим зонам вполне закономерно, так как наиболее массовые (по биомассе, численности и индексам плотности) виды биоценозов, входящих в ту или иную зону, обладают рядом сходных черт в морфологии и экологии, возникающих у них в результате существования в сходных условиях окружающей среды. Так, например, руководящие виды биоценозов, входящих в состав зоны преобладающего развития неподвижных сестонофагов, несмотря на их принадлежность к различным систематическим группам, сходны в том отношении, что все они ведут прикрепленный образ жизни, поселяясь преимущественно на жестких каменистых и смешанных грунтах, в местах повышенных придонных течений. Будучи сестоноядными фильтрующими организмами, они имеют специальные приспособления для процеживания больших объемов воды и улавливания находящегося в ней органического сестона. То же самое можно сказать в отношении всех прочих биоценозов, входящих в состав остальных трех зон. Поэтому, естественно, что биоценозы, образованные такими экологически близкими видами, встречаются в одних и тех же, или в сходных по своему режиму районах моря.

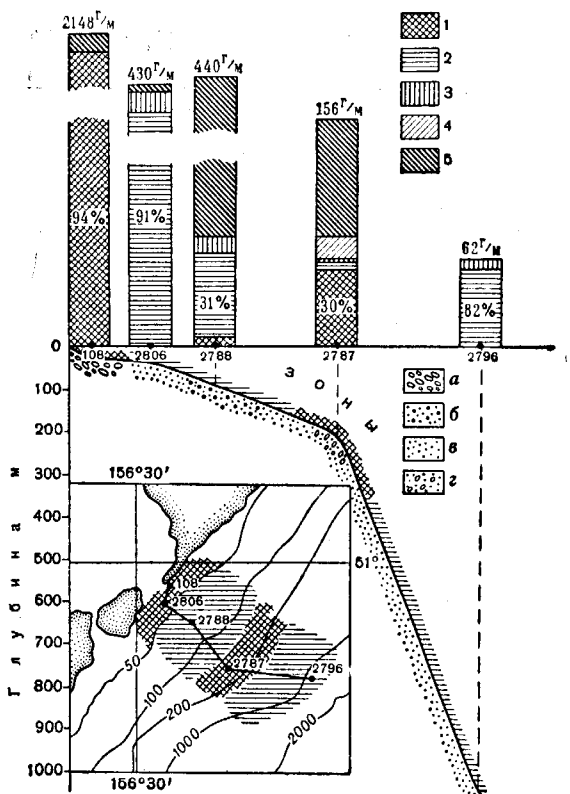


Рис. 49. Распределение трофических зон по вертикали с океанской стороны южной оконечности Камчатки и северных Курильских островов

1 — неподвижные сестонофаги; 2 — подвижные и малоподвижные сестонофаги; 3 — собирающие детритофаги; 4 — заглатывающие детритофаги; 5 — плотоядные; а — валуно-галечные осадки; б — разнозернистые пески; в — мелкозернистые пески; г — мелкозернистые пески с примесью гравия и гальки

Глава VII

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДОННОЙ ФАУНЫ РАЙОНА ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ И СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

Вопрос о зоогеографической принадлежности прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов до последнего времени оставался малоразработанным. Различные авторы (Dall, 1876, 1899; Ortmann, 1896; Шмидт, 1904, 1948; Андрияшев, 1939; Ушаков, 1953, 1955, и др.) устанавливали зоогеографическую принадлежность этого района северо-западной части Тихого океана преимущественно на основании анализа географического распространения отдельных групп животных, а не всей фауны в целом. Между тем, именно анализ по возможности всех или большинства обитающих здесь животных может дать наиболее полное представление о зоогеографической принадлежности данного района. Кроме того, в большинстве случаев вопрос о зоогеографической природе фауны восточной Камчатки и северных Курильских островов рассматривался только попутно, при установлении границ зоогеографических областей Берингова, Охотского и Японского морей (Шмидт, 1904; Бражников, 1907; Андрияшев, 1939; Ушаков, 1953, 1955) или во всей северной части Тихого океана (Dall, 1876; Ortmann, 1896; Шмидт, 1948, 1950; Ерман, 1935, 1953). Это объяснялось тем, что видовой состав фауны (в особенности донной) северной части Тихого океана до последнего времени оставался чрезвычайно мало изученным.

Первые работы по зоогеографическому составу донной фауны прикамчатских вод Тихого океана, в которых дается анализ зоогеографического состава всей фауны этого района в целом, появились сравнительно недавно (Виноградов, 1946, 1949). Но и эти работы не дают еще полного представления о зоогеографической принадлежности района, так как в них соотношение различных зоогеографических категорий фауны устанавливалось только на основании процентного соотношения видов, без учета их количественного обилия.

Только с началом работ на э/с «Витязь» (1949—1955 гг.), когда были получены обширные качественные и количественные материалы по донной фауне, стало возможным подойти к разработке вопроса о зоогеографической природе фауны района восточной Камчатки и северных Курильских островов на количественной основе.

Но прежде чем приступить к изложению фактического материала по зоогеографическому составу фауны этого района, необходимо хотя бы кратко остановиться на истории зоогеографических исследований в северной части Тихого океана с тем, чтобы сопоставить имеющиеся у нас данные с существовавшими ранее и существующими в настоящее время представлениями о зоогеографической принадлежности прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов.

Основываясь на анализе распространения гидроидов, Долл (Dall, 1876) впервые разделил северную часть Тихого океана (к северу от Калифорнии и Центральной Японии) на три фаунистические провинции: Орегонскую, Алеутскую и Арктическую, которые, по его мнению, различаются как по температурному режиму, так и по составу и распространению видов гидроидов.

Границы Орегонской провинции Долл проводил от залива Монтерей на юге до островов Шумагина (55° с. ш.) на севере. У этих островов, по Доллу, проходит и восточная граница Алеутской провинции, простирающаяся на запад до конца Алеутской гряды, а на север — до зимней границы плавающих льдов (в Беринговом море). К северу от этой последней, а также вдоль всего азиатского побережья вплоть до северных Японских островов располагается Арктическая провинция. Ее граница, по Доллу, проходит по изотерме 32° F ($0,55^{\circ}$ C) на поверхности воды.

Примерно тех же взглядов на зоогеографическую классификацию северной части Тихого океана Долл придерживался и в своих последующих работах (1899, 1921).

Ортманн (Ortmann, 1896) в своей известной работе «Основы морской зоогеографии» приводит карту зоогеографического районирования Мирового океана, построенную на основании изучения географического распространения десятиногих ракообразных. Он относит северную часть Японского моря, Охотское и Берингово моря (включая прикамчатские воды), а также западное побережье Северной Америки вплоть до Северной Калифорнии к Тихоокеанской Бореальной подобласти Арктической области, считая фауну всех указанных районов весьма однородной. В значительной степени однородными считал Ортманн эти районы и в отношении их физико-географических условий, придавая последним большое значение при зоогеографическом районировании.

Согласно В. Бражникову (1907), схема Ортмана впервые обстоятельно увязала зоогеографическую классификацию морских вод с физико-географическими условиями. Однако Бражников считал, что правильнее было бы сохранить Арктическую область Ортмана, но выделить в Пацифико-бореальной подобласти этой области, в свою очередь, Северную и Южную подобласти, включив в первую холодноводные Беринговоморский (с Камчаткой) и Охотоморский районы, а во вторую — более тепловодный Северояпонский район. Такое деление, основанное на особенностях температурного режима, подтверждается, по его мнению, всеми фаунистическими сборами «Сторожа».

Несколько иную точку зрения на зоогеографическое районирование северо-западной части Тихого океана высказывает П. Ю. Шмидт (1904) в своей работе по ихтиофауне дальневосточных морей, который относит Берингово, Камчатское (прикамчатские воды Тихого океана) и Охотское моря к Циркумпольярно-арктической подобласти Арктической области, а северную часть Японского моря — к самостоятельной «Субарктической области». Как справедливо отмечает Бражников (1907), с таким взглядом Шмидта трудно согласиться, так как разница в составе фаун между Полярным бассейном и Беринговым и Охотским морями слишком велика, чтобы их можно было объединять в одну зоогеографическую область и, тем более, в одну подобласть. Впоследствии Шмидт (1948) отказался от такого взгляда на зоогеографическую принадлежность дальневосточных морей и признал точку зрения тех зоогеографов, которые считают нецелесообразным выделение в северной части Тихого океана Арктической области. Специальную главу в своей книге «Tiergeographie des Meeres» (1935) посвятил зоогеографическому районированию северной части Тихого океана Экман.

В результате анализа температурного режима вод (которому Экман придавал решающее значение при зоогеографических исследованиях) и состава северо-тихоокеанской фауны Экман пришел к выводу, что к северу от Центральной Японии на западе и от центральной части Калифорнийского полуострова на востоке обитает умеренно-холодноводная фауна¹, которая постепенно переходит в арктическую берингоморскую фауну на севере. Точных границ распространения арктической фауны Экман не указывает. Особенно неясно местоположение границы арктической фауны в северо-западной части Тихого океана². По-видимому, он склонен был все же относить к районам арктического характера, кроме Берингова моря, значительную часть Охотского моря, восточную Камчатку, Курильскую островную гряду (во всяком случае ее северную часть) и некоторые другие районы. Одним из косвенных доказательств этого является упоминание Экмана о Камчатском течении, выходящем из Берингова моря как о холодном (Kaltwasserstrom) течении, которое совместно с лиманным охотоморским течением представляет собой тихоокеанские арктические воды подобно водам Лабрадорского течения в западной части Атлантического океана. («...das Arktische Wasser an der pazifisch-amerikanischen Seite, gerade wie der Labradorstrom die Westseite des Atlantischen Ozeans...», 227).

Из сказанного видно, что по вопросу зоогеографической природы фауны наших дальневосточных морей Экман (1935, 1953) придерживался тех же взглядов, что и Шмидт (1904). Хотя Экман и не называет районы распространения выделенных им в северной части Тихого океана умеренной и арктической фаун зоогеографическими областями, тем не менее ареал его «арктической фауны» полностью совпадает с Циркумполярно-арктической подобластью Арктической области Шмидта, к которой последний относил Берингово море (с Камчаткой), Охотское море и Курильские острова. Наличие Арктической области в северной части Тихого океана признавали также и американские исследователи Шенк и Кин (Schenck u. Keen, 1936), проводившие южную границу Арктической области примерно по 62° с. ш.

В дальнейшем взгляды на зоогеографическое районирование северной части Тихого океана претерпевают существенные изменения. Под влиянием новых обширных материалов, добытых за время многочисленных экспедиций предвоенных лет, большинство исследователей (Андряшев, 1939; Гурьянова, 1939; Макаров, 1941; Дьяконов, 1945, 1950а, б; Шмидт, 1948; Виноградов, 1948; Ушаков, 1953, 1955а, и др.) в своих представлениях о зоогеографическом характере фауны северной части Тихого океана возвращаются к взглядам Ортмана (1896) и относят фауну Тихого океана, обитающую к северу от центральной Японии и центральной Калифорнии, к бореальной области. Однако, в отличие от Ортмана, считавшего фауну указанной части Тихого океана в значительной степени однородной, большинство этих авторов разделяет Бореальную Северо-тихоокеанскую область на ряд более мелких зоогеографических подразделений.

Первое такое деление Северо-тихоокеанской Бореальной области произвел А. П. Андряшев (1939). В результате детального изучения ихтиофауны Берингова моря и сопредельных вод названный автор выделил в Тихоокеанской Бореальной области Азиатскую (или Дальневосточную)

¹ Экман (1935) предлагает отказаться от термина «бореальный» применительно к Тихому океану и называет фауну, обитающую у берегов Северной Америки (от Северной Калифорнии до Берингова моря) и у берегов Центральной и Северной Японии, — умеренной.

² Никаких разъяснений по этому поводу Экман не приводит и в последнем издании своей работы (Экман, 1953).

и Орегонскую подобласти. В свою очередь, в пределах первой подобласти он различает: 1) Северо-беринговскую провинцию субарктического характера с Анадырским и Орегонским округами и 2) Восточнокамчатскую бореальную провинцию с Коряцким северо-бореальным и Авачинским и Командорским умеренно-бореальными округами, а в пределах второй подобласти — Алеутскую (умеренно-бореальную) провинцию, к которой он относит юго-восточную часть Берингова моря и район Алеутской островной гряды.

Несколько иное районирование для прибрежной мелководной зоны (0—50 м) северной части Тихого океана приводит Т. Ф. Шапова (1948) в итоге фитогеографического анализа макрофитов (ламинариевых). Шапова выделяет в бореальной области северной части Тихого океана четыре самостоятельные и однородные в фитогеографическом отношении подобласти: 1) Северо-Бореальную, 2) Верхне-Умеренно-Бореальную, 3) Нижне-Умеренно-Бореальную и 4) Южно-Бореальную, проводя, как и Андрияшев (1939), границу между Арктической и Бореальной областями в Беринговом проливе.

К Северо-Бореальной подобласти Шапова относит большую часть прибрежной зоны Берингова моря к северу от Корфо-Карагинского залива на западе и от начала Алеутской гряды на востоке, объединяя таким образом в одну подобласть западное и восточное побережья Берингова моря, которые Андрияшев (1939) включал в различные подобласти (Азиатскую и Орегонскую). К Верхне-Умеренно-Бореальной подобласти Шапова относит Камчатку, Курильские острова, о-в Сахалин, северную часть Японского моря, а также Алеутские острова, которые Андрияшев также включал в самостоятельную Умеренно-Бореальную Алеутскую провинцию Орегонской подобласти.

К Нижне-Умеренно-Бореальной подобласти Шапова относит южную часть Японского моря, Тихоокеанское побережье северной Японии и соответствующий им по широте участок тихоокеанского побережья Северной Америки.

И, наконец, в состав Южно-Бореальной подобласти Шапова включает побережье центральной и южной Японии, Желтое море и побережье Калифорнии.

В последние годы несколько иная схема зоогеографического районирования сублиторали и склона дальневосточных морей была предложена П. В. Ушаковым (1953), который в основу своей схемы положил принцип географического распространения донной фауны («фаунистический принцип» по Ушакову), считая этот принцип единственно правильным для биогеографического районирования океана. При биогеографических исследованиях Ушаков (1953) считает недопустимым объединение фаунистического и экологического принципов, как это делали Ортман (1896), Экман (1935, 1953), Андрияшев (1939), Виноградов (1948) и др. Подобный взгляд представляется малообоснованным. К тому же и сам Ушаков для построения своей схемы все же вынужден был использовать, как он сам отмечает, также и обычный метод биогеографического анализа фауны, основанный на формальном (по мнению этого автора) делении всей фауны на основные зоогеографические категории: арктические-бореальные, бореальные и бореально-субтропические. Последние же, как известно, были разработаны скандинавскими исследователями на фауне северной части Атлантического океана на основании анализа как географического распространения фауны, так и температурных условий ее обитания (Hofsten, 1915, 1919, и др.).

В отличие от Андрияшева (1939) и Шаповой (1948), считавших западную часть Берингова моря и побережье восточной Камчатки районами неоднородными в биогеографическом отношении Ушаков (1953, 1955а) объединяет эти районы и включает их в одну зоогеографически

однородную Беринговоморскую провинцию Дальневосточной (или Восточно-азиатской) подобласти Северотихоокеанской умеренной (бореальной) области.

В заключение необходимо остановиться на работе Шмидта (1950) по рыбам Охотского моря. Взгляды на зоогеографическое районирование северной части Тихого океана, излагаемые им в этой работе, отличаются от взглядов не только всех указанных выше авторов, но также и от взглядов самого автора, высказанных им ранее (1904, 1948). Прежде всего, Шмидт считает нецелесообразным зоогеографическую терминологию, разработанную скандинавскими авторами для Атлантического океана, использовать для зоогеографического подразделения Тихого океана: «...уже само понятие бореальности»,— пишет Шмидт (1950, стр. 285),— сложившееся на основании представлений об атлантических условиях, плохо укладывается в то, что мы находим в Тихом океане... Понятие «бореальная фауна» для Тихого океана равносильно понятию умеренная. По существу, однако, если исходить из высказываемых мною соображений о генезисе фауны¹ и их связи с климатическими особенностями вод, то в Тихом океане от термина «бореальный» должно совершенно отказаться». В основу своей классификации Тихого океана Шмидт кладет температурный фактор и выделяет в умеренной области северной части океана три типа вод.

1. Умеренно-холодные воды, характеризующиеся отсутствием льдов и температурой на поверхности 15—20°C в летнее время, 5—10°C в зимнее время и 5—10°C на глубине 200 м.

2. Холодные воды, для которых характерно наличие льдов менее 6 месяцев в году и температура на поверхности 10—15° С в летнее время, 0—6°C в зимнее время и 0—5°C на глубине 200 м.

3. Максимально холодные воды, характеризующиеся наличием льдов более 6 месяцев в году, температурой на поверхности 5—10°C летом,— 1° зимой и от 0 до —1,6° С на глубине 200 м.

Каждой из этих категорий вод соответствует своя зоогеографическая подобласть и ее ареал: умеренно-холодным водам — умеренно-холодноводная подобласть, к которой относятся районы о-ва Хонсю, Сангарского пролива и восточная часть о-ва Хоккайдо, штаты Орегон и Вашингтон, Британская Колумбия и Южная Аляска; холодным водам — холодноводная подобласть, к которой Шмидт относит южную часть Охотского моря, северную часть Японского моря, восточное побережье Камчатки, Курильские острова, Бристольский залив и восточную часть Берингова моря; максимально холодным водам — максимально холодноводная подобласть, включающая в себя северную часть Охотского моря, воды восточного Сахалина и северной части западного побережья Камчатки.

Таким образом, взгляды зоогеографов на зоогеографические подразделения северной части Тихого океана развивались в двух основных направлениях. Одни (Dall, 1876, 1899, 1921; Шмидт 1904; Ekman, 1935; Schenck a. Keen, 1936, и некоторые другие) высказываются за существование в северной части Тихого океана Арктической области и относят к ней большую часть Берингова и северную часть Охотского морей, восточную Камчатку и Курильские острова и некоторые другие районы, а другие (Ortmann, 1896; Бражников, 1907; Андрияшев, 1939; Гурьянова, 1939; Макаров, 1941; Дьяконов, 1945, 1950; Щапова, 1948; Ушаков, 1952, 1953, 1955а, 1955б, и др.), все дальневосточные моря относят к Бореальной области, проводя границу между нею и Арктической областью в Беринговом проливе или в южной части Чукотского

¹ П. Ю. Шмидт считает, что умеренная тихоокеанская фауна сама явилась источником возникновения наиболее молодой, арктической фауны.

моря. К последней группе авторов по существу присоединяется и П. Ю. Шмидт (1948, 1950), так как дальневосточные моря он относит все же всецело к умеренной («бореальной» у других авторов) области.

* * *

По имеющимся у нас далеко неполным данным¹ в составе донной фауны прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов насчитывается около 550 видов. В действительности в составе донной фауны этого района видов несомненно больше. Так, только для прибрежной зоны восточной Камчатки К. А. Виноградов (1946, 1949) указывает около 700 видов донных животных². Надо полагать, что по мере обработки материала количество видов донной фауны в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов увеличится не менее чем на 100—200 и в общей сложности составит, по-видимому, не менее 800—900 видов.

Из этого довольно большого числа видов донных животных далеко не все играют одинаковую роль в составе фауны. Большинство их малочисленно и только некоторые виды, относящиеся к числу наиболее массовых и часто встречающихся (руководящие и характерные виды), составляют основу всей донной фауны (ее основное ядро). Таких видов, как мы уже знаем, 67, или 10—12% видового состава фауны. Однако на их долю приходится более 80% всей биомассы донной фауны. Это обстоятельство дает возможность, не затрагивая весь видовой состав фауны, использовать для зоогеографической характеристики района только эту, хотя и немногочисленную, но зато обильную группу видов. Значение количественного метода в гидробиологии именно в том и состоит, что он позволяет выделить из общего многообразия жизненных форм и процессов наиболее характерные, наиболее полно отражающие данное явление.

Отмечая большое значение количественных исследований донной фауны для целей зоогеографии, Петерсен (1913) писал, что посредством небольшого числа видов, которые составляют основную массу животных сообщества, можно дать значительно более достоверную характеристику фауны, чем это было при прежних (качественных) способах исследования. Аналогичные высказывания мы встречаем и у Л. А. Зенкевича (1951, стр. 244): «Наиболее существенным моментом (введения в практику фаунистических исследований количественных орудий лова — А. К.) явилась возможность выделения из всей фауны небольшого числа массовых форм, которым принадлежит ведущая роль в биологических процессах, совершающихся в водоеме, иначе говоря, явилась возможность отделить главное от второстепенного».

При делении видов на зоогеографические категории я исходил, в основном, из системы А. П. Андрияшева (1939), несколько упростив ее. В соответствии с этим группа руководящих и характерных видов была разделена на четыре зоогеографические категории: 1) арктическо-бореальные, 2) бореальные, 3) субтропическо-бореальные и 4) виды со всесветным распространением.

1. Арктическо-бореальные виды — формы, широко распространенные как в арктических, так и в бореальных водах. Как

¹ Из материалов по донной фауне, собранных «Витязем» в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов, до вида определены главным образом массовые и наиболее часто встречающиеся формы. Из района северных Курильских островов более полно определены только губки, гидроиды, полихеты, амфиподы и иглокожие.

² Необходимо отметить, что в приводимых Виноградовым списках донной фауны полностью отсутствуют губки, немертины, разноногие ракообразные и некоторые другие группы.

правило, это эвритермные формы, встречающиеся как при отрицательных, так и при положительных температурах, но предпочитающие близкие к нулю температуры. Из группы руководящих и характерных видов к ним относятся:

Sertularella tricuspидata (Alder),
Abietinaria abietina (Linné),
Nephthys coeca (O. F. Müller),
Nephthys ciliata (O. F. Müller),
Laonice cirrata (Sars),
Ammotrypane aulogaster (Rathke),
Rhodine gracilior (Tauber),
Nicomache lumbricalis Fabricius,
Praxillella praetermissa Malmgren,
Axiothella catenata (Malmgren),
Pectinaria (Cistenides) granulata (L.),
Calathura brachiata (Stimpson),
Plicifusus kröyeri (Möller),
Yoldia limatula (Say),
Yoldia myalis Couthouy,
Serripes groenlandicus (Chemnitz),
Cardium ciliatum Fabricius,
Astarte borealis (Schum),
Astarte montagui (Dillwyn),
Liocyma fluctuosa (Gould),
Macoma calcarea (Chemnitz),
Saxicava arctica (Linné),
Ctenodiscus crispatus (Retzius),
Ophiopholis aculeata (L.),
Ophiura sarsi Lütken,
Chiridota pellucida Vahl.

В эту же группу входят и арктическо-бореальные виды, имеющие биполярное распространение. К их числу относятся:

Scalibregma inflatum Rathke
Artacama proboscidea Malmgren,
Ampelisca macrocephala (Lilljeborg),
Byblis gaimardi (Kröyer).

2. Бореальные виды. В эту группу включены виды амфибореальные и бореальные северотихоокеанские в широком смысле. В основной своей массе обе эти подгруппы представлены видами, встречающимися главным образом в более холодноводной северной части бореальной области, т. е. они являются видами северо-бореальными. Из числа руководящих и характерных форм бентоса восточной Камчатки и северных Курильских островов к данной группе принадлежат:

- а) из амфибореальных:
Aricia norvegica Sars
Modiolus modiolus (Linné),
Echinarachnius parma Lamarck.
- б) из бореальных северотихоокеанских:
Travisia kerguelensis intermedia Annenkova,
Pectinaria (Amphictene) moorei Annenkova,
Pista vinogradovi Uschakov,
Proclea emmi Annenkova,
Chone cincta Zachs,
Tecticeps renocutus Richardson,

Acila castrensis Hinds,
Astarte alaskensis Dall,
Astarte ioani Filatova,
Astarte rollandi Bernardi,
Rictocyra zenkevitchi Filatova,
Tellina lutea Gray,
Gorgonocephalus caryi (Lyman),
Amphiodia craterodmeta Clark,
Stegophiura brachiactis (Clark).
Ophiura leptoctena Clark,
Ophiura quadrispina Clark,
Ophiura maculata (Ludwig),
Strongylocentrotus echinoides Agassiz,
Brisaster townsendi (Agassiz),
Brisaster latifrons (Agassiz).

3. Виды субтропическо-бореальные. К ним отнесены виды, встречающиеся в южных (тропических и субтропических) районах и заходящие в бореальные воды. В наших материалах имеется только два таких вида, относящихся к этой группе: *Aphrodita talpa* Quatrefages и *Asteronyx loveni* Müller et Troschel.

4. Виды, имеющие всесветное распространение. Это группа наиболее эврибионтных видов. В наших материалах из руководящих и характерных форм к ней относятся:

Scoloplos armiger (O. F. Müller),
Maldane sarsi Malmgren,
Owenia fusiformis Delle Chiaje,
Sternaspis scuttata (Ranzani),
Terebellides stroemi Sars,
Mytilus edulis Linné.

Таким образом, руководящие и характерные виды, составляющие основу донной фауны восточной Камчатки и северных Курильских островов, распределяются в зоогеографическом отношении следующим образом (табл. 116).

Таблица 116

Зоогеографический состав руководящих и характерных видов донной фауны района восточной Камчатки и северных Курильских островов

Виды	Число видов	% от общего числа руководящих и характерных видов
Арктическо-бореальные	30	48,3
из них: биполярных	4	6,5
Бореальные	24	38,8
из них: амфибореальных	3	4,9
северотихоокеанских	21	33,9
Субтропическо-бореальные	2	3,2
Виды с всесветным распространением	6	9,7
Всего	62 *	100,0

* 5 массовых форм, не определенных до вида, из рассмотрения исключены.

Как видно из табл. 116, в целом для всего района наших исследований характерно преобладание холодноводных арктическо-бореальных видов над более теплолюбивыми бореальными видами. При этом

такое соотношение сохраняется, если даже к группе бореальных видов прибавить и виды субтропическо-бореальные.

Арктическо-бореальные виды являются ведущей группой видов в районе проведенных исследований не только по числу видов, но и по их биомассе и индексам плотности (табл. 117, рис. 50). При этом преобладание их наиболее сильно выражено в прибрежной зоне восточной Камчатки, которая подвержена непосредственному влиянию холодных вод Камчатского течения. И только с океанской стороны северных Курильских островов, где наиболее сильно сказывается влияние теплых тихоокеанских вод, арктическо-бореальные виды отступают на второе место и основное значение в составе фауны приобретают виды бореальные, составляющие в этом районе около 50% от суммы индексов плотности группы руководящих и характерных видов, а вместе с видами южного происхождения дающие несколько более 50%.

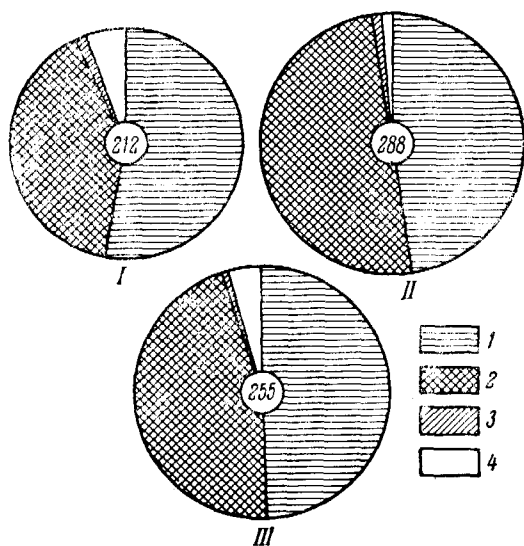


Рис. 50. Зоогеографический состав руководящих и характерных видов: у берегов восточной Камчатки (I), с тихоокеанской (II) и охотоморской (III) сторон северных Курильских островов

1 — арктическо-бореальные; 2 — бореальные; 3 — субтропическо-бореальные; 4 — виды с всеветным распространением

Числа в центре кругов означают сумму индексов плотности группы руководящих и характерных видов

ный характер фауны северо-бореального типа и только фауна восточного побережья северных Курильских островов может рассматриваться как переходная к более тепловодной (южно-бореальной) фауне.

Сделанные мною на основании применения количественного метода выводы в отношении зоогеографической природы донной фауны восточной Камчатки и северных Курильских островов подтверждаются также и данными по температурному режиму. Так, по данным Виноградова (1946), Ушакова (1953, 1955а, 1955б), Сметанина (1958), Куксы (1959), Гомутилова (1959) и других, поверхностные воды района восточной Камчатки и северных Курильских островов имеют летом температуру, обычно не превышающую 10°C, охлаждаясь в зимнее время до нулевых и отрицательных температур. На глубине же около 200 м температура большую часть удерживается на уровне 0—1°, причем у берегов восточной Камчатки и с охотоморской стороны северных Курильских островов придонные горизонты нередко имеют зимой и в начале весны даже отрицательную температуру. Воды с таким температурным режимом П. Ю. Шмидт (1950) относит к холодным и, отчасти, даже к максимально холодным водам и включает побережье восточной Камчатки и северные Курильские острова в состав холодноводной Северотихоокеанской подобласти, которая у него соответствует Северо-бореальной подобласти других авторов. К числу северных холодноводных

Зоогеографический состав донной фауны района восточной Камчатки и северных Курильских островов (по руководящим и характерным видам)

В и д ы	Восточная Камчатка				Океанская сторона северных Курильских островов				Охотоморская сторона северных Курильских островов			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
	Арктическо-бореальные	27	46,7	113,5	53,5	21	44,6	136,5	47,2	24	53,4	125,7
из них биполярных	3	5,2	27,4	12,9	2	4,2	9,0	3,1	3	6,0	17,3	6,8
Бореальные	24	41,3	86,1	40,6	20	42,5	142,4	49,5	15	33,3	120,4	47,2
из них:												
амфибореальных	8	13,8	52,9	25,0	7	14,8	120,1	41,6	5	11,1	42,5	16,7
северитоокеанских	16	27,5	33,2	15,6	13	27,7	22,3	7,9	10	22,2	77,9	30,5
Субтропическо-бореальные	2	3,4	2,1	1,5	2	4,2	5,7	2,0	1	2,2	0,3	0,1
Виды с всеветным распространением	5	8,6	11,5	5,4	4	8,7	3,6	1,2	5	11,1	8,6	3,5
В с е г о	58	100,0	213,2	100,0	47	100,0	284,6	100,0	45	100,0	255,0	100,0

П р и м е ч а н и е. А — число видов; В — % от общего числа руководящих и характерных видов; С — индексы плотности; D — процент от общей суммы индексов плотности руководящих и характерных видов.

районов Пацифико-бореальной подобласти относил восточную Камчатку и прилегающие к ней районы и В. Бражников (1907).

Все сказанное выше указывает на необходимость включения района восточной Камчатки и северных Курильских островов в состав Северо-бореальной подобласти.

Как уже сказано, А. П. Андрияшев (1939) и Т. Ф. Шапова (1948) считали этот район более тепловодным. Первый включал пелагиаль этого района в состав умеренно-бореального округа, вторая — относила верхнюю сублитораль к Верхне-Умеренно-Бореальной подобласти. Возможно, что фауна пелагиали и макрофиты прибрежной полосы действительно носят более тепловодный характер. Что же касается донной фауны, то она может рассматриваться только как фауна северо-бореального типа, основу которой составляют холодноводные арктическо-бореальные и северо-бореальные виды, а не бореальные, как считал К. А. Виноградов (1949).

Следующим весьма существенным моментом, на котором необходимо остановиться и без которого зоогеографическая характеристика любого района Мирового Океана не может быть полной, является вопрос о распределении различных зоогеографических групп донных животных по глубинам. Общеизвестно, что с увеличением глубины происходит изменение температурного режима вод, сопровождающееся одновременным изменением видового состава фауны, в том числе и изменением ее зоогеографического состава.

Указывая на необходимость дифференцированного подхода к изучению зоогеографического состава донной фауны — изучению ее по глубинам, Экман (1953, стр. 155) пишет: «значительные различия в температуре между поверхностью и придонными водами... являются достаточно веским основанием для того, чтобы признать необходимым, что зоогеографические подразделения должны устанавливаться исходя из учета взаимоотношений животных с факторами окружающей среды...» К тем же выводам приходит и Зенкевич (1955, стр. 10): «Для фаун прибрежной, верхнего и нижнего горизонтов сублиторали, батимальной и абиссальной должны существовать для каждой свои схемы зоогеографического районирования». В качестве примера, показывающего значительные различия зоогеографического состава фауны на разных глубинах Зенкевич приводит Белое море, в котором на средних глубинах преобладает нижнеарктическая, а на наибольших глубинах — высокоарктическая фауна. Весьма показательным примером дифференцированного подхода к изучению зоогеографического состава фауны по глубинам может служить также работа Виноградова (1947).

Имеющиеся у меня материалы подтверждают правильность и эффективность такого подхода к зоогеографическому анализу. Как видно из табл. 118, 119, 120, у берегов восточной Камчатки и в районе северных Курильских островов наблюдается закономерное изменение количественного обилия различных зоогеографических групп донных животных с глубиной (рис. 51).

Приведенные в таблицах и на рисунке данные показывают, что две основные зоогеографические группы донных животных — арктическо-бореальные и бореальные виды — имеют прямо противоположное вертикальное распределение в пределах исследованного района. Каждая из этих групп образует по два максимума количественного обилия, приуроченных к определенным глубинам: для бореальных видов он приходится на глубины 0—100 и 250—500 м, для арктическо-бореальных видов — на глубины 100—250 и 500—1200 м. Бореальные виды являются доминирующей зоогеографической группой на глубинах 0—100 м во всем исследованном районе и на глубинах 250—500 м в районе северных Курильских островов. Арктическо-бореальные виды

Распределение по глубинам донных животных (руководящих и характерных видов) различных зоогеографических групп у берегов восточной Камчатки

Виды	0—100 м				100—200 м				200—300 м			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
	Арктическобореальные	23	59	76,8	30	22	56	196,5	80	20	59	124,5
из них биполярных	2	5	3,6	1,4	2	5	25,6	10	2	6	50,6	24
Бореальные	11	28	173,3	67	12	31	30,9	13	11	32	83,3	40
из них амфибореальных	3	7	155,4	60	5	13	16,0	7	2	6	1,5	0,7
северитихоокеанских	8	21	17,9	7	7	18	14,9	6	9	26	81,8	39,3
Субтропическобореальные	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Виды с всеветным распространением	5	13	7,9	3	5	13	16,4	7	3	9	2,7	1,7
Всего	39	100,0	257	100,0	39	100,0	243,3	100,0	34	100,0	210,5	100,0

Виды	300—500 м				500—1000 м				1000—2000 м			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
	Арктическобореальные	16	51,4	151,3	60	10	67	73,0	59	7	44	47,0
из них биполярных	3	10	53,6	21,5	3	20	51,3	41	2	12,5	30,4	35
Бореальные	9	29	76,1	29	5	33	51,1	44	6	37	36,3	42
из них амфибореальных	1	3,3	8,4	3	1	6	1,3	1	1	6	15,4	18
северитихоокеанских	8	25,7	67,7	26	4	27	49,8	40	5	31	20,9	24
Субтропическобореальные	2	6,6	15,0	6	—	—	—	—	—	—	—	—
Виды с всеветным распространением	4	13	12,4	5	—	—	—	—	3	19	2,5	3
Всего	31	100,0	254,8	100,0	15	100,0	124,1	100,0	16	100,0	85,8	100,0

Таблица 118 (окончание)

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 117.

Распределение по глубинам донных животных (руководящих и характерных видов) различных зоогеографических групп с оканской стороны северных Курильских островов

Виды	0—100 м				100—200 м				200—300 м			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
Арктическобореальные	10	50	148,9	43,7	16	55,1	147,2	65,0	9	56,5	85,9	74,5
из них биполярных	1	5	1,1	0,3	1	3,4	3,7	1,6	1	6,2	27,2	23,6
Бореальные	9	45	189,6	55,8	11	38,0	68,3	30,2	5	31,0	27,7	24,0
из них амфибореальных	5	25	183,9	54,1	3	10,4	30,5	13,5	1	6,2	13,2	11,4
северотихоокеанских	4	20	5,7	1,7	8	27,6	37,8	16,7	4	24,8	14,5	12,6
Субтропическобореальные	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Виды с всеветным распространением	1	5	1,6	0,5	2	6,9	11,0	4,8	2	12,5	1,7	1,5
Всего	20	100,0	340,1	100,0	29	100,0	226,5	100,0	16	100,0	115,3	100,0

Таблица 119 (окончание)

Виды	300—500 м				500—1000 м				1000—2000 м			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
Арктическобореальные	5	31,0	43,4	36,1	2	40,0	27,1	54,5	—	—	—	—
из них биполярных	1	6,2	23,2	19,3	1	20,0	22,1	44,5	—	—	—	—
Бореальные	7	44,0	61,2	51,0	3	60,0	22,7	45,5	—	—	—	—
из них амфибореальных	2	12,5	40,5	33,8	1	20,0	2,2	4,4	—	—	—	—
северотихоокеанских	5	31,5	20,7	17,2	2	40,0	20,5	41,1	—	—	—	—
Субтропическобореальные	2	12,5	10,0	8,4	—	—	—	—	—	—	—	—
Виды с всеветным распространением	2	12,5	5,4	4,5	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего	16	100,0	120,0	100,0	5	100,0	49,8	100,0	—	—	—	—

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 117.

Распределение по глубинам донных животных (руководящих и характерных видов) различных зоогеографических групп с охотоморской стороны северных Курильских островов

Виды	0—100 м				100—200 м				200—300 м			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
	Арктическобореальные	18	54,8	127,5	32,0	17	63,0	146,6	72,6	—	—	—
из них: биполярных	3	9,1	15,1	3,8	2	7,4	—	—	—	—	—	—
Бореальные	11	33,2	160,4	40,0	7	25,9	45,3	22,5	—	—	—	—
из них: амфибореальных	4	12,0	110,5	36,7	2	7,4	6,0	2,9	—	—	—	—
северитихоокеанских	7	21,2	49,9	12,3	5	18,5	39,3	19,6	—	—	—	—
Субтропическобореальные	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Виды с всеветным распространением	4	12,0	11,2	28,0	3	11,1	9,8	4,9	—	—	—	—
Всего	33	100,0	299,1	100,0	27	100,0	201,7	100,0	—	—	—	—

Таблица 120 (окончание)

Виды	300—500 м				500—1000 м				1000—2000 м			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
	Арктическобореальные	10	50	54,3	26,7	7	58,3	67,5	80,4	6	50	73,6
из них: биполярных	1	5	8,7	4,2	1	8,3	15,7	18,7	2	16,7	38,9	40,2
Бореальные	7	35	135,9	66,7	3	25,0	14,9	17,7	3	25	10,3	10,6
из них: амфибореальных	2	10	5,7	2,8	—	—	—	—	1	8,3	2,2	2,2
северитихоокеанских	5	25	130,2	63,8	3	25,0	14,9	17,7	2	16,7	8,1	8,4
Субтропическобореальные	1	5	3,8	1,8	—	—	—	—	—	—	—	—
Виды с всеветным распространением	3	15	9,7	4,8	2	16,7	1,6	1,9	3	25	13,9	14,0
Всего	21	100,0	203,7	100,0	12	100,0	84,0	100,0	12	100,0	97,8	100,0

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 117.

доминируют на глубинах 100—250 м в районе северных Курильских островов и на глубинах 100—1200 м у берегов восточной Камчатки. Виды субтропическо-бореальные в своем распространении приурочены исключительно к глубинам 250—500 м. Из бореальных видов на глубинах 0—100 м преобладают амфибореальные виды, на глубинах более 250 м — северотихоокеанские.

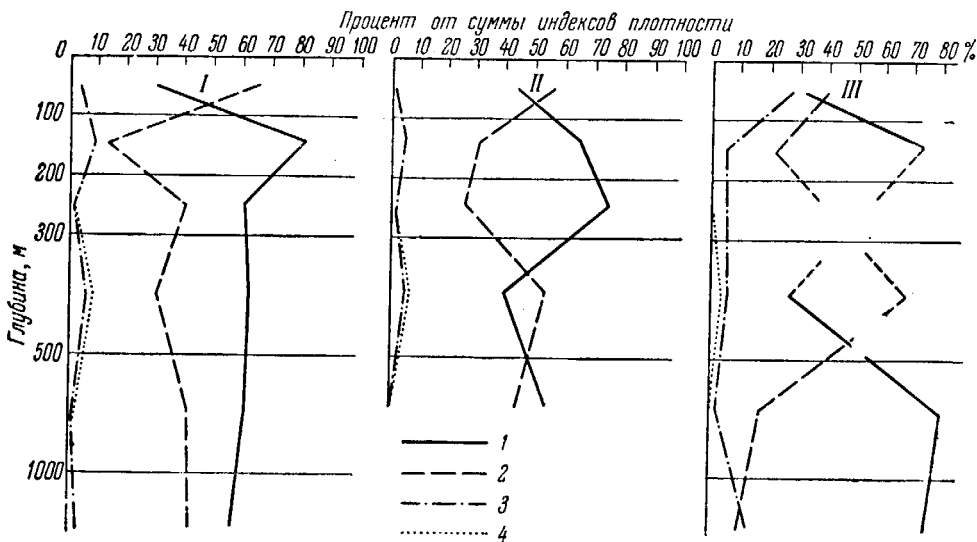


Рис. 51. Вертикальное распределение руководящих и характерных видов донной фауны различных зоогеографических групп (в % от суммы индексов плотности группы руководящих и характерных видов)

1 — арктическо-бореальные; 2 — бореальные; 3 — виды с всеветным распространением; 4 — субтропическо-бореальные

I—III — то же, что на рис. 50

Преобладание арктическо-бореальных видов на глубинах 100—200 и более 500 м* объясняется тем, что здесь удерживаются наиболее низкие придонные температуры: на глубинах 100—200 м — близкие к нулю, на глубинах более 500 м — около 2—2,5°. Этим же объясняется и то, что наибольшее количественное обилие арктическо-бореальных видов приходится на глубины 100—200 м (нижний отдел сублиторали). Как известно, арктическо-бореальные виды, хотя и являются эвритермными, тем не менее предпочитают более низкие положительные (близкие к нулю) температуры, при которых они достигают наибольшего обилия. Такие температуры у берегов восточной Камчатки и в районе северных Курильских островов наблюдаются в нижнем отделе сублиторали, удерживаясь здесь в течение большей части года (что весьма существенно).

В отличие от арктическо-бореальных, виды бореальные как более теплолюбивые предпочитают и более высокие температуры. Последние наблюдаются в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов в наиболее мелководной, хорошо прогреваемой в летнее время прибрежной зоне 0—100 м (верхний отдел сублиторали) и на глубинах от 250—300 до 500—600 м, где по данным Сметанина (1958) и

* В данном случае имеется в виду количественное обилие видов каждой зоогеографической группировки, так как по числу видов на всех глубинах, за исключением батимальной зоны восточной стороны северокурильского района, преобладают арктическо-бореальные виды (см. табл. 116).

Буркова (1958) распространены воды теплого промежуточного слоя субарктической северо-западно-тихоокеанской водной массы, имеющие постоянную температуру 3—4°. Именно поэтому максимумы количественного обилия бореальных видов наблюдаются на глубинах 0—100 и 250—500 м. При этом преобладание амфибореальных видов в прибрежной зоне 0—100 м объясняется тем, что они как более эвритермные организмы легче, чем северотихоокеанские виды, переносят зимнее охлаждение вод, которое имеет место в прибрежной зоне, в то время как последние, в силу своей большей stenотермности, получают наибольшее обилие на глубинах 250—500 м. Характерно, что виды субтропическо-бореальные, так же как и северотихоокеанские, имеют максимум своего развития на глубинах 250—500 м, т. е. в той зоне глубин, где наблюдаются наиболее высокие постоянные положительные температуры.

Таким образом, в пределах восточной Камчатки и северных Курильских островов, относящихся в целом к северо-бореальной подобласти северотихоокеанской бореальной области, выделяются две холодноводных (нижнесублиторальная и верхнеабиссальная) и две более тепловодных (верхнесублиторальная и батимальная) зоны, отличающихся друг от друга по происхождению своих водных масс и по зоогеографическому составу донной фауны. Есть все основания предполагать, что аналогичное соотношение зоогеографических групп донной фауны имеет место и в остальных районах северо-бореальной подобласти Тихого океана.

Глава VIII

КОРМОВОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДОННОЙ ФАУНЫ

Разнообразная и количественно обильная донная фауна прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов привлекает в этот район множество различных бентосоядных промысловых животных. Огромные стада минтая, трески, камбал, морских окуней и других промысловых животных, запасы которых исчисляются в общей сложности миллионами центнеров, делают возможным развитие интенсивного промысла с годовой добычей в несколько сотен тысяч, а возможно и миллионов центнеров рыбы (Богданов, 1946; Расс, 1953, 1955, 1956; Мухачева и Звягина, 1955; Полутов, 1957; Полутов и Васильев, 1959). Так, например, только в районе северных Курильских островов в 1938—1943 гг. японцами ежегодно добывалось 46,5—137 тыс. ц трески и 12—37 тыс. ц камбалы (Богданов, 1946). Однако следует иметь в виду, что устойчивые высокие уловы промысловых рыб могут быть обеспечены здесь лишь при наличии рациональной системы промысла, опирающейся на данные по экологии как самих объектов промысла, так и их кормовой базы. Учет этих данных делает возможным развитие промысла без перенапряжения запасов объектов промысла и подрыва их сырьевой базы.

Важнейшим условием, способствующим налаживанию такой системы промысла, является знание кормовых ресурсов района, знание состава и величины кормовой биомассы донной фауны и характера ее распределения в пределах района.

Имеющиеся материалы позволяют рассмотреть распределение кормовой биомассы бентоса и полей питания камбал как основных промысловых потребителей бентоса. Желательно также определить, хотя бы в первом приближении, и величину возможного годового вылова рыбы, исходя из запасов и продуктивности кормового бентоса. Такая попытка делается мною для Кроноцкого залива.

При оценке состава и величины кормовой биомассы бентоса я исходил главным образом из данных о питании камбал, являющихся основными бентосоядными промысловыми животными в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов. Как известно, основные виды дальневосточных камбал питаются главным образом мелкими двусторчатными моллюсками, многощетниковыми червями, ракообразными (Моисеев, 1953; Микулич, 1954). Камбалы, кроме того, поедают в большом количестве мелких офиур, молодь плоского ежа *Echinarachnius parma* и некоторых других животных (Микулич, 1954). Все эти беспозвоночные рассматриваются мною в качестве кормовой биомассы бентоса. Количество их на 1 м² поверхности дна характеризует кормность бентоса.

Кормовая биомасса донной фауны в прибрежной зоне восточной Камчатки и северных Курильских островов составляет довольно большую долю от общей биомассы бентоса. В целом для всего района на кормовую часть бентоса приходится 20,5% донной фауны, или 64,2 г в расчете на 1 м² площади дна¹.

Если район восточной Камчатки и северных Курильских островов по величине кормовой биомассы бентоса сравнить с таким сравнительно продуктивным в отношении кормового бентоса районом, как датские воды (Петерсен, 1918), то оказывается, что в процентном отношении кормовая биомасса бентоса в районе проведенных исследований превосходит кормовую биомассу бентоса датских вод (20,5% против 16,6%). Особенно высокими показателями кормового бентоса отличается охотоморская сторона северных Курильских островов и Камчатский залив, в которых широко распространены мелкопесчанистые и алевроитовые грунты, подходящие для развития двустворчатых моллюсков, полихет и других кормовых организмов. В каждом из этих районов средняя кормовая биомасса составляет соответственно 84,7 и 77,3 г/м² или в 1,5—2 раза превышает величину средней биомассы кормового бентоса всех остальных районов прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов (табл. 121). На эти же два района приходится и наиболее высокие показатели абсолютной биомассы бентоса, достигающей 200—400 г/м².

Таблица 121

Доля кормового бентоса в донной фауне различных районов прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов
(в % от общей биомассы)

Р а й о н	Средняя кормовая биомасса, г/м ²	% от общей биомассы бентоса
Камчатский залив	77,3	44,4
Кроноцкий залив	62,5	32,9
Юго-восточная оконечность Камчатки и восточная (океанская) сторона северных Курильских островов . . .	53,5	22,5
Охотоморская сторона северных Курильских островов	84,7	28,4
Восточная Камчатка и северные Курильские острова в целом	64,2	20,5

Несмотря на сравнительно высокий процент кормового бентоса в фауне прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов, кормовая биомасса распределяется в этом районе весьма неравномерно. Наиболее высокая кормовая биомасса бентоса, достигающая 100—200 г/м² и выше, имеется как видно из рис. 52, 53, в значительной части Камчатского залива, в северной и, в особенности, в центральной и южной частях Кроноцкого залива, в районе мыса Поворотного и к востоку от п-ова Лопатка (юго-восточная оконечность Камчатки), в заливе Камбальном и в средней части охотоморского побережья о-ва Парамушир, а также в районе Второго Курильского пролива

¹ Вычисление кормовой биомассы бентоса производилось только до глубины 500 м, так как глубже 500 м донная фауна практически не используется промысловыми бентосоядными животными.

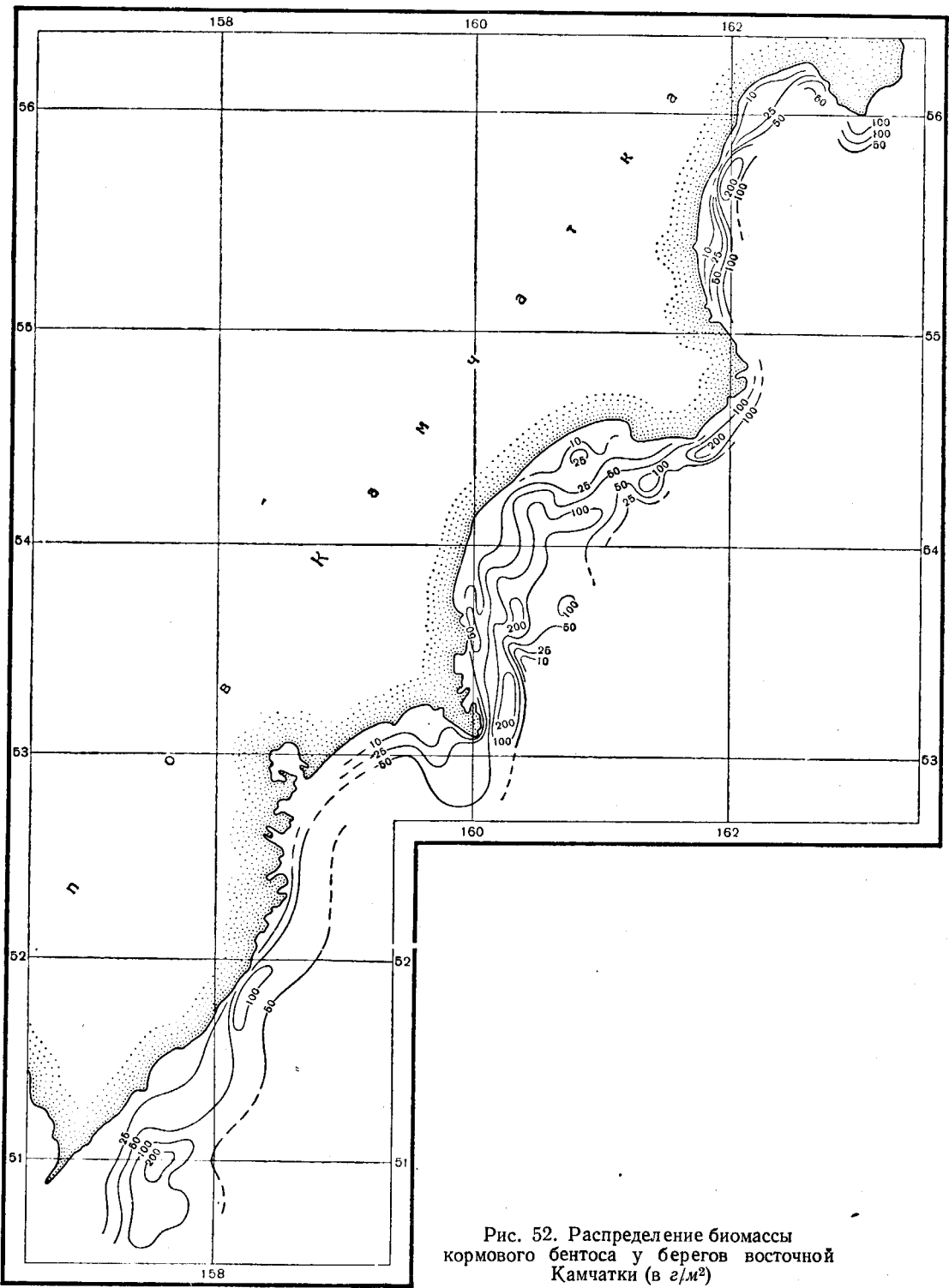


Рис. 52. Распределение биомассы кормового бентоса у берегов восточной Камчатки (в g/m^2)

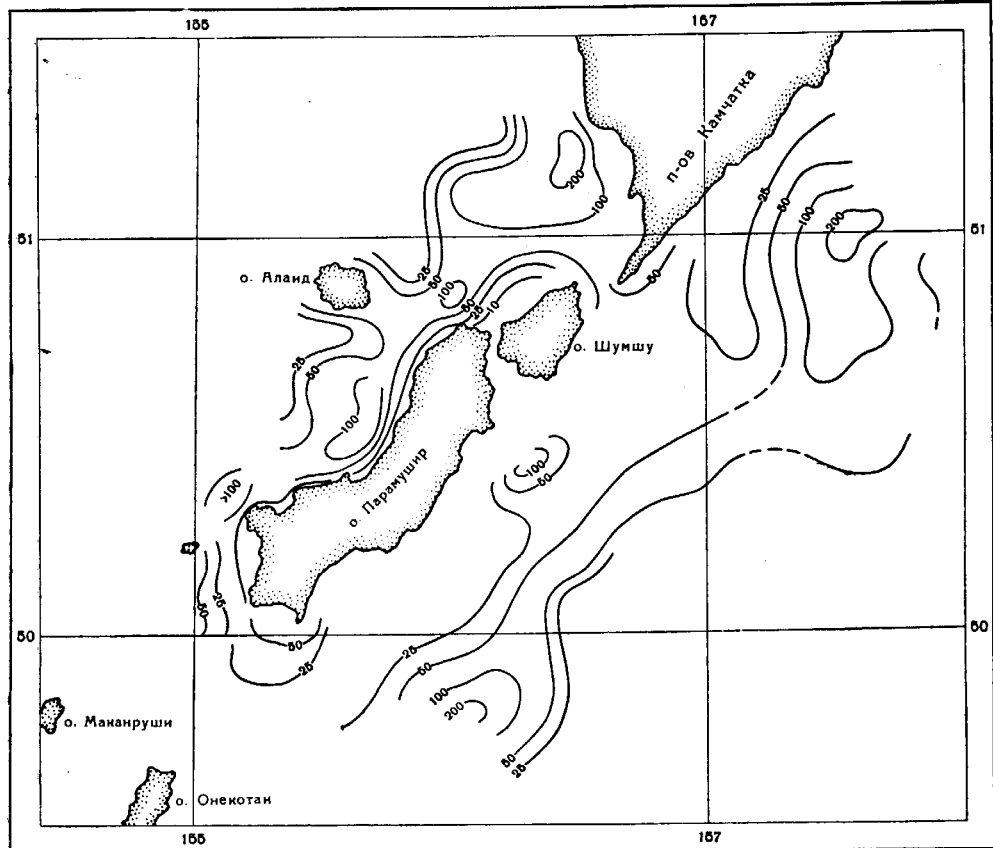


Рис. 53. Распределение биомассы кормового бентоса в районе северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки (в $г/м^2$)

и в мористой части прибрежной зоны тихоокеанского побережья северных Курильских островов. Все эти участки высокой кормовой биомассы бентоса располагаются преимущественно в нижнем отделе сублиторали и в самом верхнем горизонте склона материковой отмели и совпадают с районами распространения биоценозов *Macoma calcarea*, *Astarte alaskensis*, *Astarte ioani*, *Cardium ciliatum*, *Ampelisca macrocephala*, *Ophiura sarsi* и с наиболее мелководными частями биоценозов *Brisaster townsendi* и *B. latifrons*, т. е. с районами наиболее плотных поселений двустворчатых моллюсков, многощетинковых червей, ракообразных (амфипод) и других кормовых животных. Исключение составляет лишь район залива Камбального, в котором высокая кормовая биомасса распространена также и в верхней части сублиторали вследствие массового скопления здесь *Ophiura sarsi* и полихет (биоценоз *Ophiura sarsi*), и отдельные участки у п-ова Камчатского и в районе Второго Курильского пролива (тихоокеанское побережье северных Курильских островов).

В отличие от этих районов повышенной кормовой биомассы бентоса в прибрежной зоне восточной Камчатки и северных Курильских островов имеются участки, характеризующиеся довольно низкой биомассой кормового бентоса, не превышающей обычно $50-25 г/м^2$. Особенно низкой биомассой кормового бентоса отличается наиболее мелководная часть прибрежной зоны (верхний горизонт сублиторали) восточной

Камчатки и тихоокеанской стороны северных Курильских островов, где распространены биоценозы *Echinarachnius parma* и *Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea*.

Если сравнить всю наиболее мелководную часть прибрежной зоны (самый верхний отдел сублиторали) с более глубоководными ее районами (с нижним отделом сублиторали и самой верхней частью склона) по величине средней биомассы кормового бентоса, то оказывается, что кормовая биомасса донной фауны в последних в среднем в 2—2,5 раза превышает величину кормовой биомассы верхнего отдела сублиторали

Таблица 122

Распределение биомассы кормового бентоса в прибрежной зоне восточной Камчатки и северных Курильских островов по глубинам

Глубина, м	Камчатский залив		Кроноцкий залив		Ю.-в. оконечность Камчатки и восточная сторона Курильских островов		Западная сторона Курильских островов		Весь район	
	средняя кормовая биомасса, г/м ²	% от общей биомассы бентоса	средняя кормовая биомасса, г/м ²	% от общей биомассы бентоса	средняя кормовая биомасса, г/м ²	% от общей биомассы бентоса	средняя кормовая биомасса, г/м ²	% от общей биомассы бентоса	средняя кормовая биомасса, г/м ²	% от общей биомассы бентоса
0—50	31,3	56,0	16,2	6,7	40,5	2,7	67,6	14,2	30,7	5,0
50—100	57,0	27,5	33,0	11,3	38,0	9,6	130,7	41,0	50,1	15,6
100—200	122,7	49,5	72,1	77,6	79,5	31,9	86,4	59,5	82,2	42,6
200—500	110,0	46,8	158,8	76,5	48,0	53,3	63,8	39,4	89,6	58,2
В среднем	77,3	44,4	62,5	32,9	53,5	22,5	84,7	28,4	64,2	20,5

(табл. 122). Исходя из такого распределения биомассы кормового бентоса, можно было бы сделать вывод о том, что нижний отдел сублиторали и верхняя часть батинальной зоны являются наиболее важными для откорма камбаловых рыб районами прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов.

Однако в отношении района проведенных исследований такой вывод был бы неправильным. В работах по количественному распределению донной фауны и полей питания бентосоядных рыб (камбал) в Кроноцком заливе мною (Кузнецов, 1958, 1959а, 1959б) отмечено, что распределение кормовой биомассы бентоса само по себе еще не дает представления о значении тех или иных районов для откорма промысловых бентосоядных рыб.

Весьма существенным моментом, который необходимо учитывать при определении районов откорма, помимо состава и величины кормовой биомассы бентоса, является температурный режим придонных горизонтов, с которыми камбаловые рыбы, как малоподвижные организмы, очень тесно связаны и от которого зависит их годовой жизненный цикл. Тесная связь жизненного цикла камбал с температурным режимом придонных вод была, как известно, подробно изучена П. А. Моисеевым (1946) на примере камбал залива Петра Великого. По его данным, камбалы этого залива зимуют (декабрь — март) на глубинах, превышающих, как правило, 180—200 м, где удерживаются положительные тем-

пературы 1,5—2,7°. В это время они ведут малоподвижный образ жизни и не питаются. С началом весны (конец марта — апрель) стадо камбал начинает мигрировать к берегам, где происходит нерест большинства видов камбал. После нереста, который, в основном, заканчивается в июне, камбалы начинают усиленно питаться, придерживаясь в течение всего периода откорма (май — октябрь) прибрежных мелководных районов залива, после чего, по мере охлаждения прибрежных районов, снова начинают постепенно отходить на большие глубины в места зимовок.

Наблюдения П. А. Моисеева (1952) над камбалами залива Петра Великого позволили ему сделать вывод, что во многих районах дальневосточных морей имеются свои обособленные локальные стада камбал со сходным годовым жизненным циклом, тесно связанным с температурным режимом придонных вод этих районов. В последнее время этот вывод нашел подтверждение в работе И. А. ПолUTOва и Ф. И. Васильева (1959) по промысловым рыбам Кроноцкого залива. Этими авторами было показано, что стадо кроноцких камбал, так же как и камбалы залива Петра Великого, зимует (декабрь — март) на глубинах 200—300 м, т. е. в области распространения вод с температурами 1,5—2,5°, а с началом весны (в апреле — мае) оно мигрирует к берегам, где происходит нерест и откорм (с июня по сентябрь-октябрь). В летне-осеннее время стадо камбал держится на хорошо прогреваемых прибрежных мелководьях и в своем распространении ограничено изотермой в 2°, которая в холодные годы проходит примерно на глубинах около 100 м и только в более теплые годы отодвигается к внешнему краю отмели.

Сравнивая распределение стада кроноцких камбал в различные сезоны года (данные ПлUTOва и Васильева, 1959) с распределением в Кроноцком заливе биомассы кормового бентоса, я пришел к выводу (Кузнецов, 1959б), что, в силу особенностей температурного режима залива, стадо кроноцких камбал в холодные годы вынуждено откармливаться в наименее богатых по запасам кормового бентоса прибрежных районах залива, тогда как более глубоководные, хотя и более продуктивные районы, в такие годы оказываются недоступными для камбал в период их откорма и только в более теплые годы могут служить в качестве полей питания.

То же самое, по-видимому, наблюдается во всех остальных районах прибрежной зоны восточной Камчатки и северных Курильских островов, в которых температурный режим придонных горизонтов в основных своих чертах сходен с температурным режимом Кроноцкого залива.

Сходство температурного режима всех трех указанных районов, а именно: Кроноцкого и Камчатского заливов и северных Курильских островов, позволяет выводы о зависимости распределения стада камбал от температурного режима, сделанные для Кроноцкого залива, перенести на весь район проведенных исследований, за исключением залива Камбального, в котором наиболее богатые в кормовом отношении участки дна расположены не в нижнем, а в верхнем отделе сублиторали, вследствие чего камбалы этого залива имеют возможность откармливаться на богатых в кормовом отношении участках как в холодные, так и в более теплые годы.

На основании всего изложенного выше можно сделать следующие, практически важные выводы.

1. В холодные годы лов камбал в период их откорма в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов следует производить в верхнем отделе сублиторали.

2. В более теплые годы, когда камбалы получают возможность использовать для откорма и более богатые в кормовом отношении глубо-

ководные районы прибрежной зоны (нижний отдел сублиторали), наиболее плотные скопления этих животных следует ожидать на глубинах 100—200 м.

3. В заливе Камбальном наиболее плотные промысловые скопления камбал в летнее время и в холодные и более теплые годы должны наблюдаться на глубинах 0—100 м.

Попробуем теперь определить, хотя бы приблизительно, величину ежегодного вылова рыбы, исходя из запасов кормового бентоса. Заранее должно оговориться, что этот вопрос является одним из наиболее трудных и наименее изученных вопросов гидробиологии. Поэтому излагаемые здесь соображения по этому вопросу я рассматриваю только как первую попытку практического применения результатов количественного исследования донной фауны в одном из районов дальневосточных морей.

Как уже отмечалось, такая попытка делается для Кроноцкого залива. При этом расчеты величины улова даются на примере малоротых камбал как основных потребителей бентоса в Кроноцком заливе и касаются только прибрежной зоны залива 0—100 м, где камбалы держатся большую часть времени в период откорма.

Как уже отмечалось, малоротые дальневосточные камбалы питаются мелкими двустворчатыми моллюсками, многощетинковыми червями, мелкими ракообразными, молодью плоского ежа *Echinarachnius parva*, мелкими офиурами и некоторыми другими донными организмами. Средняя биомасса этих кормовых организмов в Кроноцком заливе на глубинах 0—100 м составляет 24 г/м², или 9% от общей биомассы бентоса. По величине кормовой биомассы донной фауны прибрежная зона 0—100 м в Кроноцком заливе может быть поставлена в один ряд с таким продуктивным в отношении кормового бентоса районом, как датские воды. Так, в Тистед Бреднинг (Thisted Bredning) кормовая биомасса бентоса по данным Петерсена и Бойсен-Иенсена (1911) составляет 30,7 г/м², или 9,7%, от общей биомассы донной фауны, т. е. лишь на 7 г/м² превышает величину кормовой биомассы бентоса в Кроноцком заливе. Вместе с тем датские воды и, в частности, Тистед Бреднинг, считаются морским районом с хорошо развитым и организованным промыслом.

По данным тех же авторов, в 1908—1910 гг. в нем ежегодно вылавливалось в среднем 12 кг камбалы на 1 гектар.

Отсюда вполне естественно напрашивается вывод, что в Кроноцком заливе без ущерба для стада также может ежегодно вылавливаться до 10—12 кг камбалы на 1 гектар.

В пересчете на всю площадь прибрежной зоны 0—100 м это составит 29—33 тыс. ц.

Близкие к указанным цифры получаются и в том случае, если при определении величины вылова камбал исходить из учета продуктивности и количества ежегодно выедаемого рыбами кормового бентоса.

Правда, отсутствие непосредственных наблюдений над продуктивностью и потреблением камбалами кормового бентоса вынуждает и в этом случае пользоваться методом сопоставления, используя и перенося на район проведенных исследований данные по другим водоемам.

Многолетние наблюдения над продуктивностью и выеданием кормового бентоса, проведенные В. П. Воробьевым (1949) в Азовском море, показывают, что бентосоядные рыбы потребляют около $\frac{2}{5}$ (40%) всего бентоса в год и что вместе с естественной смертностью ежегодно убывает $\frac{3}{5}$ (60—65%) азовоморского бентоса, который полностью восстанавливается за счет размножения и прироста.

Если принять, что в Кроноцком заливе как в водоеме более холодноводном и более глубоководном, а, следовательно, и менее продуктивном, может без ущерба ежегодно выедаться бентосоядными рыбами¹ не $\frac{3}{5}$, а хотя бы $\frac{1}{3}$ (33%) кормового бентоса, то при коэффициенте потребления пищи камбалами, равным 10 (Петерсен, 1918), ежегодный прирост («урожай») стада камбал за счет потребления этого количества кормового бентоса, т. е. за счет откорма только в зоне 0—100 м составит 26 тыс. ц — величина, которая может ежегодно изыматься промыслом и восстанавливаться стадом камбал за счет прироста от весны к осени.

Возможно, что полученные величины годового улова камбал в Кроноцком заливе являются несколько заниженными вследствие того, что из расчета были исключены более глубоководные районы залива, расположенные за пределами стометровой изобаты, но вместе с тем эти цифры могут рассматриваться, как величина годового улова, которую промысел не должен превышать, не рискуя подорвать запасы стада кроноцких камбал.

¹ Поскольку последние представлены в заливе преимущественно камбалами, то для простоты расчета рыбной продукции вся потребляемая рыбами часть кормового бентоса относится на счет камбал.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Большое разнообразие видового и зоогеографического состава, количественное обилие и сложное распределение донной фауны прикамчатских вод Тихого океана и побережья северных Курильских островов явились причиной того исключительного научного интереса, который она вызывала и вызывает до сего времени как объект исследования.

Вместе с тем, в силу ряда причин и, в частности, в результате сравнительно позднего начала фаунистических исследований в морях Дальнего Востока донная фауна прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских островов оставалась слабоизученной (особенно в количественном отношении) до самого последнего времени.

Только с 1949 г., когда развернулись исследования дальневосточных морей на э/с «Витязь», у берегов восточной Камчатки и в районе северных Курильских островов начались систематические сборы донной фауны, проводившиеся вплоть до 1955 г. Полученные в результате этих сборов достаточно обширные качественные и количественные материалы позволили рассмотреть характер количественного распределения, состав и особенности биоценозов, зоогеографический состав, экологическую зональность в распределении и пищевую значимость (для промысловых бентосоядных животных) донной фауны района восточной Камчатки и северных Курильских островов и прийти, в результате этого рассмотрения, к следующим основным выводам.

1. По количественному обилию донной фауны прикамчатские воды Тихого океана и северные Курильские острова (в особенности мелководная прибрежная зона этого района) могут быть поставлены в один ряд с наиболее продуктивными районами Мирового Океана.

2. В составе донной фауны восточной Камчатки и северных курильских островов преобладают иглокожие и двустворчатые моллюски. Существенное значение имеют также полихеты и ракообразные.

3. Основная масса иглокожих обитает на глубинах 0—500 м. Основные скопления двустворчатых моллюсков сосредоточены на глубинах 0—200 м. Полихеты и ракообразные (амфиподы) достигают наиболее высокого количественного развития на глубинах более 200 м, а на глубинах более 500 м они в количественном отношении преобладают над всеми остальными группами донных животных.

4. Большинство животных, входящих в состав донной фауны прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских островов, принадлежит к числу свободноживущих на поверхности дна подвижных животных (вагильный бентос), составляющих около половины всей биомассы донной фауны.

5. Основным районом развития прикрепленного (сессильного) бентоса (эпифауны) является мелководная зона 0—50 м, характеризующаяся повышенной динамикой вод и распространением жестких грунтов (скалистых, валунно-галечных и крупнозернистых с примесью гравия и гальки песчаных). Основные скопления вагильного бентоса со-

средоточены в среднем и нижнем горизонтах сублиторали (на глубинах от 25—50 до 200—250 м), занятых в основном песчанистыми грунтами. На склоне, покрытом мелкопесчанистыми, алевритовыми и алевритово-глинистыми осадками, в составе фауны преобладает инфауна.

6. С увеличением глубины наблюдается уменьшение общей биомассы бентоса, связанное с уменьшением количества пищевого материала, поступающего на дно и в придонные горизонты по мере удаления от берегов в сторону больших глубин.

7. В состав донной фауны исследованного района входят 16 биоценозов: 1) *Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + *Spongia* + *Hydroidea*, 2) *Echinarachnius parma*, 3) *Astarte rollandi*, 4) *Astarte alaskensis*, 5) *Macoma calcarea*, 6) *Cardium ciliatum*, 7) *Ophiura sarsi*, 8) *Ophiopholis aculeata* + *Spongia*, 9) *Pavonaria* sp. + *Asteronyx loveni*, 10) *Ampelisca macrocephala*, 11) *Brisaster townsendi*, 12) *Acila castrensis*, 13) *Brisaster latifrons*, 14) *Rhodine gracilior* + *Pista vinogradovi*, 15) *Astarte ioani*, 16) *Artacama proboscidea* + *Ammotrypane aulogaster*. Перечисленные биоценозы по ряду признаков разделяются на две естественные группы: а) биоценозы сублиторальные (первые семь биоценозов и группировка *Ampelisca macrocephala* + *Tecticeps renoculus* биоценоза *A. macrocephala*) и б) биоценозы батимальные (остальные биоценозы).

8. Максимумы встречаемости и количественного развития биоценозов обеих групп разделяются четкой границей, проходящей у внешнего края отмели, т. е. в той зоне глубин, где происходит, как известно, наиболее резкое изменение всех абiotических факторов (температура, соленость, насыщенность O_2 и т. д.).

9. Биоценозы, имеющие максимумы встречаемости и количественного развития на валунно-галечных и крупнозернистых песчанистых с гравием и галькой грунтах, а также большинство биоценозов, связанных с мелкопесчанистыми грунтами, являются в то же время и наиболее мелководными (сублиторальными) биоценозами. Биоценозы же, встречающиеся преимущественно на мягких (алеvритовых и алевритово-глинистых) грунтах, принадлежат к числу биоценозов склона.

10. Биоценозы сублиторальные «обитают» в условиях периодических сезонных колебаний температуры от $-1,5^\circ$ — -1 до $+3$ — $+5^\circ$ и выше, пониженной (30—33‰) солености и высокой концентрации кислорода (не менее 70—80% насыщения), в то время как батимальные биоценозы обитают в условиях мало меняющихся или даже постоянных положительных температур $2-4^\circ$, полной океанической солености (34—35‰) и, нередко, сильно выраженного дефицита кислорода, доходящего до 20% насыщения и менее.

11. Биоценозы исследованного района достаточно четко отличаются друг от друга по видовому составу. Во всех случаях коэффициент общности видов между биоценозами оказался ниже 50 при колебаниях от 15 до 37. В 22 случаях он оказался ниже 25, в 2 случаях — равным 25 и в 21 случае — выше 25.

Среднее значение этого коэффициента оказалось равным 24,7. Количество общих видов в биоценозах находится в прямой зависимости от сходства условий обитания биоценозов.

12. Соотношение численности видов в биоценозах района наших исследований находится в соответствии с общей закономерностью структуры биоценозов, заключающейся в том, что в любом биоценозе, из скольких бы видов он ни состоял, всегда существует определенная немногочисленная группа форм, доминирующих над остальными членами биоценоза и составляющая его основное ядро, причем в этой группе форм, в свою очередь, имеется, как правило, один, реже 2—3 вида, которые достигают особенно высокого количественного развития.

13. Наряду с преобладанием в биоценозах отдельных наиболее массовых видов биоценозы отличаются друг от друга различной степенью доминирования этих видов над остальными сочленами биоценозов.

14. Количество видов в биоценозах, а также степень количественного развития отдельных видов определяются в каждом данном случае количеством и соотношением «объемов» (величин) экологических ниш, т. е. степенью выраженности и распространения того комплекса факторов, которые составляют необходимые условия жизни каждого из этих видов.

15. Между видами в биоценозах наблюдаются как положительные, так и отрицательные (негативные) связи. Последний тип связей является преобладающим. В большинстве случаев виды, входящие в состав биоценоза, в особенности наиболее массовые (руководящие и характерные) виды, «подбираются» из организмов, предъявляющих неодинаковые требования к окружающей среде и в наименьшей степени зависящих друг от друга.

Такой состав биоценозов способствует наиболее полному использованию видами условий, представленных в данном биотопе, в силу чего конкуренция между видами оказывается максимально ослабленной.

16. Выделенные биоценозы объединяются в четыре трофические зоны. Каждая такая зона представляет собой область, характеризующуюся относительно постоянством условий абиотической среды (грунт, интенсивность гидродинамики, обуславливающей распределение и доставку на дно и в придонные горизонты пищевого материала, концентрация O_2 и т. д.) и преобладанием в составе входящих в нее биоценозов беспозвоночных, которые, независимо от их систематической принадлежности, ведут сходный образ жизни.

17. Первая зона, зона преобладающего развития во входящих в нее биоценозах неподвижных сестонофагов (двустворчатых моллюсков *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, губок, гидroids, усонюгих ракообразных, мшанок и т. д.), обладающих мощными фильтрующими аппаратами, получает развитие главным образом в наиболее мелководных районах, где распространены жесткие валунно-галечные и скалистые грунты и где наблюдается особенно высокая динамика вод, поддерживающая органический сестон во взвешенном состоянии.

18. Вторая зона, зона преобладающего развития во входящих в нее биоценозах подвижных и малоподвижных сестонофагов (плоских ежей *Echinarachnius parma*, видов двустворчатых моллюсков *Astarte*, *Cardium*, рачков *Ampeliscidae* и др.), имеющих менее мощные аппараты для улавливания сестона, получает распространение преимущественно на песчаных грунтах сублиторали в условиях значительно менее интенсивной подвижности вод, хотя и достаточной еще для поддержания в самом придонном слое воды основной массы органического сестона.

19. Третья зона, зона преобладающего развития в биоценозах собирающих детритофагов (видов двустворчатых моллюсков *Macoma*, *Acila*, *Yoldia*, офиур *Ophiura sarsi*, полихет из сем. *Spionidae* и других), снабженных специальными приспособлениями для собирания детрита с поверхности дна, совпадает преимущественно с районами распространения мелкопесчаных и крупноалевритовых грунтов нижнего отдела сублиторали и верхней части склона и районами замедленных течений, где процессы оседания органической взвеси преобладают над процессами ее переноса над дном.

20. Четвертая зона, зона преобладающего развития в биоценозах форм, заглатывающих грунт целиком (ежей *Brisaster*, полихет из сем. *Maldanidae*, *Opheliidae* и других), охватывает районы малоподвижных вод и алевритовых и алевритово-глинистых грунтов, получая распространение преимущественно в нижней батии.

21. В зависимости от особенностей рельефа дна, системы придонных течений и интенсивности вертикального перемешивания вод, влияющих на скорость осадконакопления, на состав и характер распределения осадков (в том числе и органического детрита) и т. д., одна и та же зона может быть приуроченной одновременно к различным горизонтам по вертикали, указывая тем самым на возможность неоднократного повторения в море на различных глубинах условий, способствующих развитию экологически сходных, но представленных разными видами группировок донных животных.

22. В пределах района восточной Камчатки и северных Курильских островов, относящихся в целом к северо-бореальной подобласти бореальной северотихоокеанской области, выделяются две относительно холодноводные (нижнесублиторальная и нижнебатиальная) и две более тепловодные (верхнесублиторальная и верхнебатиальная) зоны.

23. Прикамчатские воды Тихого океана и северные Курильские острова являются одним из важнейших и особенно перспективных районов дальневосточных морей. Громадные стада промысловых бентосоядных животных и, в первую очередь, камбал находят здесь обильную пищу в виде двусторчатых моллюсков, многощетинковых червей, ракообразных и других донных организмов.

24. Наиболее богатые в кормовом отношении участки прибрежной зоны, в которых кормовая биомасса бентоса достигает 100—200 г/м² и выше, располагаются преимущественно в нижней сублиторали и в самом верхнем горизонте склона (на глубинах 100—300 м) и совпадают с районами распространения биоценозов *Macoma calcarea*, *Astarte alaskensis*, *Astarte ioani*, *Cardium ciliatum*, *Ampelisca macrocephala* и *Ophiura sarsi*, т. е. с местами наиболее плотных поселений основных кормовых организмов. Однако в силу особенностей температурного режима придонных вод района восточной Камчатки и северных Курильских островов эти участки в период их откорма оказываются изолированными от камбал большую часть времени. Только в более теплые годы, когда изотерма в 2°, ограничивающая распространение камбал в летнее время, отходит к внешнему краю отмели, богатые в кормовом отношении районы нижней сублиторали и верхней части склона становятся доступными для них и могут служить в качестве полей питания. Все остальное время стада восточнокамчатских и северокурильских камбал вынуждены откармливаться на хорошо прогреваемых в летнее время, но менее богатых по запасам кормового бентоса мелководьях верхней сублиторали, где и следует производить лов этих животных в летнее время.

25. Нормы ежегодного вылова должны базироваться на научнообоснованных данных и не должны превышать возможности стада камбал восполнять ежегодную убыль за счет промысла. В Кроноцком заливе, в частности, величина вылова камбал должна составлять не более 33 тыс. ц в год.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас океанографических данных промысловых районов Берингова и Охотского морей. 1955, Изд. Ин-та океанол. АН СССР и Тихоокеанского научно-исслед. ин-та рыбн. хозяйства и океаногр.
- Андрияшев А. П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Изд. ЛГУ, 1—187.
- Анненкова Н. П. 1937. Фауна Polychaeta северной части Японского моря. Исслед. морей СССР, вып. 23, 139—216.
- Анненкова Н. П. 1938. Полихеты северной части Японского моря и их фациальное распределение.— Труды Гидробиол. экспед. Зоол. ин-та АН СССР в 1934 г. на Японское море, вып. 1. М.—Л. Изд-во АН СССР, 81—230.
- Баранова З. И. 1952. Фауна иглокожих Берингова моря и прикамчатских вод Тихого океана. Дисс. (рукопись), Б-ка им. Ленина, Москва.
- Баранова З. И. 1955. Новые виды и подвиды иглокожих из Берингова моря.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. XVIII, 334—342.
- Баранова З. И. 1957. Иглокожие Берингова моря. Исследования дальневост. морей СССР, вып. IV, 149—266.
- Баскина В. П. и Фридман Г. М. 1928. Статистическое исследование животного населения двух сообществ Камской поймы.— Труды Биол. научно-исслед. ин-та при Пермском Гос. ун-те, т. I, вып. 2—3.
- Безруков П. Л. 1955а. О распределении органического вещества в осадках Охотского моря.— Докл. АН СССР, т. 103, № 2.
- Безруков П. Л. 1955б. Донные отложения Курило-Камчатской впадины. Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XII.
- Безруков П. Л. 1960а. Осадкообразование в северо-западной части Тихого океана. Междунар. геол. конгресс. XXI. Серия «Морская геология». Изд-во АН СССР.
- Безруков П. Л. 1960б. Донные отложения Охотского моря.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXXII.
- Безруков П. Л. и Мурдмаа И. О. 1959. Донные осадки Северо-Курильского района.— Там же, т. XXXVI.
- Беклемишев В. Н. 1928. Организм и сообщество.— Труды Биол. научно-исслед. ин-та при Пермском Гос. ун-те, т. I, вып. 2—3.
- Беклемишев В. Н. 1931. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ.— Труды по защите растений, т. I, вып. 2. Л.
- Беклемишев В. Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей.— Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. VI (5), 3—30.
- Беляев Г. М. 1960а. Количественное распределение донной фауны в северо-западной части Берингова моря.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXXIV.
- Беляев Г. М. 1960б. Некоторые закономерности количественного распределения донной фауны в западной части Тихого океана.— Там же, т. XLI.
- Беляев Г. М. и Виноградова Н. Г. 1961. Количественное распределение донной фауны в северной половине Индийского океана.— Докл. АН СССР, т. 138, № 5.
- Беляев Г. М. и Ушаков П. В. 1957. Некоторые закономерности количественного распределения донной фауны в водах Антарктики.— Там же, т. 112, № 1.
- Берг Л. С. 1926а. Заслуги русских в деле изучения Тихого океана.— Природа, № 5—6, 65—75.
- Берг Л. С. 1926б. Открытия русских в Тихом океане. Сб. «Тихий океан». Русские научные исследования. Л., Изд-во АН СССР, 25—36.
- Берг Л. С. 1946. Открытие Камчатки и экспедиции Беринга 1725—1742 гг. М.—Л., Изд-во АН СССР, 3-е изд., 1—379.
- Бирштейн Я. А. 1947. Реликты в пресных и солоноватых водах СССР. Докт. дисс. (рукопись). Б-ка им. Ленина, Москва.
- Бирштейн Я. А., Виноградов М. Е., Чиндонова Ю. Г. 1954. Вертикальная зональность планктона Курило-Камчатской впадины.— Докл. АН СССР, т. XCV, № 2.
- Богданов А. С. 1946. Рыбная промышленность Курильских островов.— Рыбное хоз-во, № 8.

- Богоявленский А. Н. 1955. Химическая характеристика вод района Курило-Камчатской впадины.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XII.
- Бражников В. К. 1903. Список пунктов, где производились зоологические сборы паровой шхуною МЗ и ГИ «Сторож» в 1889—1902 гг. Ежегодник Зоол. музея Акад. наук, т. VIII, № 3—4, СПб., XXXIX—XLIV.
- Бражников В. К. 1907. Материалы по фауне русских восточных морей, собранные шхуною «Сторож» в 1899—1902 гг.— Зап. Акад. наук, 8-я серия, т. 20, № 6, СПб., 1—185.
- Броцкая В. А. 1930. Материалы по количественному учету донной фауны Стурфиорда.— Труды Морск. научного ин-та, т. IV, вып. 3, М., 47—63.
- Броцкая В. А. и Зенкевич Л. А. 1932. Количественный учет донной фауны Чешской губы.— Труды Гос. океаногр. ин-та, т. II, вып. 2, М., 40—51.
- Броцкая В. А. и Зенкевич Л. А. 1939. Количественный учет донной фауны Баренцева моря.— Труды Всесоюз. научно-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., т. IV, 5—126, М., Пищепромиздат.
- Буданова Л. Я. 1961. Батиметрическая карта северо-западной части Тихого океана в масштабе 1 : 5 000 000. Океанология, № 2.
- Бурков В. А. 1958. К гидрологии Командоро-Камчатского района Тихого океана в весеннее время.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXVII.
- Верещагин Г. Ю. 1923. К вопросу о биоценозах и стациях в водоемах. Русск. гидробиол. журнал, т. II, № 3—4, 53—64.
- Виноградов К. А. 1946. Фауна прикамчатских вод Тихого океана. Докт. дисс. (рукопись). Б-ка им. Ленина, Москва.
- Виноградов К. А. 1949. Зоогеографический очерк прибрежной морской фауны юго-восточной Камчатки.— Зоол. журнал, т. XXVIII, вып. 1, 99—101.
- Виноградов Л. Г. 1947. Опыт решения некоторых прикладных зоогеографических задач на примере распространения камчатского краба. Докт. дисс., М., Библиотека им. Ленина.
- Виноградов Л. Г. 1948. О зоогеографическом районировании дальневосточных морей.— Изв. Тихоокеанск. научно-исслед. ин-та рыбн. хозяйства и океаногр., т. 28, Владивосток, 162—163.
- Виноградова Н. Г. 1954. Материалы по количественному учету донной фауны некоторых заливов Охотского и Берингова морей.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. IX.
- Воробьев В. П. 1949. Бентос Азовского моря.— Труды АзЧерНИРО, вып. 13, Крымиздат, 1—193, 42 рис.
- Гамутилов А. Е. 1959. Гидрологическая характеристика вод Кроноцкого залива. Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXXVI.
- Гейнemann Б. А. 1915. Выписка из журнала текущих работ во время плавания на крейсере «Командор Беринг» в навигацию 1908 г. Ежегодник Зоол. музея Акад. наук, т. XX, № 2, XXXVI—XXXVIII.
- Головнин. 1819а. Путешествие российского императорского шлюпа «Диана» из Кронштадта в Камчатку, совершенное под начальством флота лейтенанта (ныне капитана I ранга) Головнина в 1807, 1808 и 1809 годах. Ч. I, 1—241; ч. II, 1—234. СПб., Изд. Адмирал. Департа.
- Головнин 1819б. Сокращенные записки флота капитана-лейтенанта (ныне капитана первого ранга) Головнина о плавании его на шлюпе «Диана» для описи Курильских островов в 1811 годы. Изд. Гос. Адмирал. Департа., 1—146.
- Горбунов Г. П. 1952. Двустворчатые моллюски (Bivalvia) Чукотского моря и Берингова пролива.— Сб. Крайний северо-восток Союза ССР, т. II. Изд-во АН СССР, 216—279.
- Гордеева К. Т. 1948. Материалы по количественному изучению зообентоса западно-камчатского шельфа.— Изв. Тихоокеанск. научно-исслед. ин-та рыбн. хозяйства и океаногр., т. 26. Владивосток, 131—198.
- Гурьянова Е. Ф. 1935. Командорские острова и их морская прибрежная фауна и флора.— Природа, № 11, 64—72.
- Гурьянова Е. Ф. 1939. К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна (на основе анализа фауны Amphipoda и Isopoda).— Изв. АН СССР, № 5, 679—704.
- Гурьянова Е. Ф. и Колтун В. М. 1956. Карта-схема подводных ландшафтов района острова Парамушир. Л.
- Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов путем естественного отбора. Соч., т. 3, Изд-во АН СССР.
- Дербек Ф. А. 1909а. Из отчета о плавании описного парохода «Охотск» в 1908 г. Медицинское приключение к Морск. сборнику, СПб. (октябрь). 197—218.
- Дербек Ф. А. 1909б. Фаунистические изыскания, веденные во время плавания гидрографической экспедиции Восточного океана. Ежегодник Зоол. музея Акад. наук, т. XIV, № 3—4, XVII—XXIX.
- Дерюгин К. М. 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования.— Зап. Акад. наук, т. XXXIV.

- Дерюгин К. М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Исследования морей СССР, вып. 7—8. Л., Изд. Гос. гидр. ин-та, 1—511.
- Дерюгин К. М. 1933а. Исследования дальневосточных морей.— Природа, № 10, 32—37.
- Дерюгин К. М. 1933б. Тихоокеанская экспедиция Гос. Гидрологического ин-та 1932 г. Исследования морей СССР, вып. 19, 5—35.
- Дерюгин К. М. 1939. Зоны и биоценозы залива Петра Великого. (Японское море).— Сб., посв. научн. деятелю Н. М. Книповича (1885—1939). М., 115—141.
- Дерюгин К. М. и Иванов А. В. 1937. Предварительный обзор работ по изучению бентоса Берингова и Чукотского морей. Исследования морей СССР, вып. 25, 246—249.
- Дерюгин К. М. и Сомова Н. М. 1941. Материалы по количественному учету бентоса залива Петра Великого (Японское море). Там же, вып. 1. Изд-во АН СССР, 13—36.
- Добровольский А. Д. 1947. Водные массы северной части Тихого океана. Дисс. (рукопись), Б-ка ин-та океанол. АН СССР, Москва.
- Добровольский А. Д. 1948. Карты изотерм северной части Тихого океана.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. II.
- Добровольский А. Д. 1949. Карты поверхностных течений северной части Тихого океана.— Там же, т. III.
- Добровольский А. Д. и Арсеньев В. С. 1949. К вопросу о течениях Берингова моря.— Проблемы севера, вып. 3.
- Дьяконов А. М. 1926. Иголкожие Баренцова, Карского и Белого морей.— Труды Ленингр. об-ва естеств., т. 56, вып. 2, 98—131.
- Дьяконов А. М. 1927. Фауна иглокожих северных частей Тихого океана.— Труды II съезда зоологов, анатомов и гистологов в Москве в 1925 г. Изд. Главнауки, 274—276.
- Дьяконов А. М. 1938. Иголкожие (Echinodermata) залива Сяку в Японском море.— Труды Гидробиол. экспед. Зоол. ин-та АН СССР в 1934 г. на Японское море, вып. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 425—498.
- Дьяконов А. М. 1945. Взаимоотношение арктической и тихоокеанской морских фаун на примере зоогеографического анализа иглокожих.— Журнал общей биологии, т. VI, № 2. М., 125—155.
- Дьяконов А. М. 1949. Определитель иглокожих дальневосточных морей.— Изв. Тихоокеанск. ин-та рыбн. хозяйства и океаногр., т. 30, 3—127.
- Дьяконов А. М. 1950а. Морские звезды морей СССР. Опред. по фауне СССР, № 34, Изд-во АН СССР, 1—152.
- Дьяконов А. М. 1950б. Монографический очерк морских звезд северо-западной части Тихого океана (Echinodermata, Asteroidea).— Исследования дальневосточных морей, вып. II. Изд-во АН СССР.
- Дьяконов А. М. 1954. Офиуры (змеехвостки) морей СССР.— Опред. по фауне СССР, Изд-во АН СССР, 1—135.
- Загоровский Н. и Рубинштейн Д. 1916. Материалы к системе биоценозов Одесского залива.— Зап. Импер. об-ва, сельского хозяйства Южной России, т. 86, кн. 1.
- Зацепин В. И. 1948. Класс Polychaeta — многощетинковые черви. В кн.: Определитель фауны и флоры северных морей СССР. Сов. наука, М., 94—167.
- Зенкевич Л. А. 1927. Количественный учет донной фауны Печорского района Баренцева моря и Белого моря.— Труды Плавучего Морского научного ин-та, т. II, вып. 4. М.
- Зенкевич Л. А. 1930. Количественный учет донной фауны Приканинского района.— Труды Морского научного ин-та, т. IV, вып. 3. М., 5—25.
- Зенкевич Л. А. 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. II, Сов. наука.
- Зенкевич Л. А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. I, Сов. наука.
- Зенкевич Л. А. 1955. Значение изучения глубин океана.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XII.
- Зенкевич Л. А. 1956. Новейшие океанологические исследования в северо-западной части Тихого океана.— Изв. АН СССР, серия геогр., № 4.
- Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А. и Беляев Г. М. 1955. Исследования донной фауны Курило-Камчатской впадины.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XII.
- Зенкевич Л. А. и Броцкая В. А. 1937. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцова моря.— Уч. зап. МГУ, вып. XIII, 203—225.
- Зенкевич Л. А. и Филатова З. А. 1958. Общая краткая характеристика качественного состава и количественного распределения донной фауны дальневосточных морей СССР и северо-западной части Тихого океана. Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXVII.
- Зернов С. А. 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря.— Зап. Импер. Акад. наук, 8 серия, т. XXXII, № 1. СПб., 1—299.
- Зернов С. А. 1949. Общая гидробиология. Изд. 2. Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Ивлев В. С. 1947. Некоторые вопросы пищевой конкуренции животных.— Успехи соврем. биологии, т. XXIV, вып. 6.

- Ивлев В. С. 1954. О структурных особенностях биоценозов.— Изв. АН Латв. ССР, 10(87), 55—68.
- Ивлев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепромиздат, М.
- Идельсон М. С. 1930. Материалы по количественному учету донной фауны Шпицбергенской банки.— Труды Морского научного ин-та, т. IV, вып. 3, 25—47.
- Идельсон М. С. 1934. Материалы по количественному учету донной фауны Баренцева, Белого и Карского морей, № 7. Распределение биомассы бентоса в южной части Баренцева моря.— Труды Гос. океаногр. ин-та, т. III, вып. 4, 49—74.
- Ильин А. В. 1961. Рельеф дна Камчатского залива.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. L.
- Иоганзен Б. Г. 1959. Основы экологии. Изд. Томского ун-та.
- Канаев В. Ф. 1959. Рельеф дна Кроноцкого залива.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXXVI.
- Канаев В. Ф. и Ларина Н. И. 1959. Подводный рельеф Северо-Курильского района.— Там же.
- Карзинкин Г. С. 1926. Попытка практического решения понятия «биоценоз», ч. I.—Русский зоол. журнал, т. VI, вып. 4.
- Карзинкин Г. С. 1927. Попытка практического решения понятия «биоценоз», ч. II.— Там же, т. VII, вып. 1—2.
- Кашкаров Д. Н. 1945. Основы экологии животных. Л., Учпедгиз, 1—383.
- Кац Н. Н. 1930. Основные закономерности растительных сообществ и понятие «ассоциация».— Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., нов. серия, т. XXXIX, вып. 1—2. М.— Л., 147—176.
- Коцебу О. Е. 1828. Путешествие вокруг света, совершенное по повелению государя императора Александра Первого, на военном шлюпе «Предприятие» в 1823, 1824, 1825 и 1826 годах, под начальством флота капитан-лейтенанта Коцебу. Санкт-Петербург, в Морской типографии, 1—200.
- Коцебу О. Е. 1948. Путешествия вокруг света. Изд. второе. М., Гос. изд. геогр. литературы, 1—332.
- Крашенинников С. 1755. Описание земли Камчатки. Изд. Акад. наук, СПб., т. 1, ч. 1—2, 1—438; т. II, ч. 3—4, 1—319, сокр. изд. ОГИЗ, 1—292, М., 1948.
- Крузенштерн И. 1809. Путешествие вокруг света в 1803, 1804, 1805 и 1806 годах по повелению его Императорского Величества Александра Первого на кораблях «Надежда» и «Нева», ч. I, 1—388. СПб., Петербург.
- Крузенштерн И. 1810. Путешествие вокруг света в 1803, 1804, 1805 и 1806 годах по повелению его Императорского Величества Александра Первого на кораблях «Надежда» и «Нева», ч. II, 1—471.
- Крузенштерн И. 1812. Путешествие вокруг света в 1803, 1804, 1805 и 1806 годах по повелению его Императорского Величества Александра Первого на кораблях «Надежда» и «Нева», ч. III, 1—451.
- Кузнецов А. П. 1957. Поля питания донных промысловых рыб и камчатского краба в районе Северных Курильских островов.— Рыбн. хозяйство, № 10.
- Кузнецов А. П. 1958. Поля питания камбал в Кроноцком заливе.— Рыбн. хозяйство, № 1.
- Кузнецов А. П. 1959а. Распределение донной фауны у северных Курильских островов.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXXVI.
- Кузнецов А. П. 1959б. Распределение донной фауны в Кроноцком заливе.— Там же.
- Кузнецов А. П. 1960. К вопросу о взаимоотношениях видов в биоценозах.— Докл. АН СССР, т. 131, № 4.
- Кузнецов А. П. 1961а. Материалы по количественному учету донной фауны Камчатского залива.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XLVI.
- Кузнецов А. П. 1961б. Материалы по экологии некоторых массовых форм бентоса из района восточной Камчатки и северных Курильских островов.— Там же.
- Кузнецов А. П. 1961в. Материалы по зоогеографии прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских островов.— Докл. АН СССР, т. 137, № 2.
- Кузнецов А. П. и Соколова М. Н. 1961. О характере питания и распределении *Ophiopholus aculeata* (L).— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XLVI.
- Кукса В. И. 1959. Гидрологическая характеристика вод Северо-Курильского района.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXXVI.
- Лейбсон Р. Г. 1939. Количественный учет донной фауны Мотовского залива.— Труды Всесоюз. научно-исслед. ин-та морск. рыбн. хозяйства и океаногр., т. IV, 127—198. М. Пищепромиздат.
- Леонов А. К. 1939. Охотское море.— Большая Советская Энциклопедия, т. 43, 693—695.
- Леонтьева В. В. и Гомутилова А. Е. 1959. Влияние вод Тихого океана на гидрологические условия в Кроноцком заливе (на примере съемки весной 1955 г.).— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXXVI.
- Лисицын А. П. 1959. Донные отложения Берингова моря.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXIX.
- Литке Ф. П. 1836. Путешествие вокруг света, совершенное по повелению Государя Императора Николая I на военном шлюпе «Сеявлин» в 1826, 1827, 1828 и 1829 г.

- флота капитаном Федором Литке. Часть III (составлена Александром Постельсом). СПб., 1—270.
- Литке Ф. П. 1948. Путешествие вокруг света на военном шлюпе «Сенявин» 1826—1829 гг. Изд. 2-е. М., ОГИЗ, Гос. изд. геогр. литер., 1—302.
- Лосовская Г. В. 1960. Распределение и количественное развитие донной фауны Черного моря в районе Карадага.— Труды Карадагск. Биол. ст. АН УССР, вып. 16.
- Люция Берингова моря, ч. I, II, Гидрографическое Управление ВМС. 1954.
- Макаров С. О. 1894. «Витязь» и Тихий океан. СПб., 1—511.
- Макаров В. В. 1937. Материалы по количественному учету донной фауны северной части Берингова моря и Чукотского моря.— Исследования морей СССР, вып. 25, 260—291.
- Макаров В. В. 1941. Фауна Decapoda Берингова и Чукотского морей.— Там же, I, М.—Л., Изд-во АН СССР, 111—163.
- Марукава-Хисатоси. 1918. Исследования гидрологического режима, биоценозов и промысловых зон в Охотском и Японском морях и в открытых водах Кинкадзана.— Труды Токийского рыбохоз. ин-та, т. 6, Токио. (Пер. с японск. Л. Ховрина; б-ка Ин-та океанол., М.).
- Марукава-Хисатоси. 1919а. Исследование гидрологического режима, биоценозов и промысловых зон в Охотском море и в районе северо-восточных вод Тихого океана у Японских островов.— Там же, т. 8, кн. 1. (Пер. с японск. Л. Ховрина; б-ка Ин-та океанол., М.).
- Марукава-Хисатоси. 1919б. Исследование гидрологического режима, биоценозов и промысловых зон в Охотском море и в открытом море против Кинкадзана.— Там же, т. 7, кн. 2. (Пер. с японск. Л. Ховрина; б-ка Ин-та океанол.).
- Медер Г. Р. 1915. Отчет о собирании естественно-исторических коллекций во время плавания Гидрографической экспедиции Восточного океана в 1914 г. на транспорте «Охотск».— Ежегодник Зоол. музея Акад. наук, т. XX, № 4, XXIII—XCI.
- Микулич Л. В. 1954. Питание камбал у берегов Южного Сахалина и Южных Курильских островов.— Изв. Тихоокеанск. научно-исслед. ин-та рыбн. хозяйства и океаногр., т. 39, 135—235.
- Моисеев П. А. 1946. Некоторые данные по биологии и промыслу камбал залива Петра Великого.— Там же, т. 22, 75—184.
- Моисеев П. А. 1952. Некоторые специфические черты распределения донных и придонных рыб в дальневосточных морях.— Там же, т. 37, 129—137.
- Моисеев П. А. 1953. Камбалы.— Там же, т. 40, 119—187.
- Мокиевский О. Б. 1960. Фауна литорали Японского моря.— Труды Ин-та океанологии, т. XXXIV.
- Морозов Г. Ф. 1928. Лес как растительное сообщество. Госиздат.
- Морошкин К. В. 1955. Водные массы северо-западной части Тихого океана в районе Курило-Камчатской впадины.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XII.
- Морской Атлас, т. II, Изд. ГУ ВМС. 1953.
- Мухачева В. А. и Звягина О. А. 1955. Новые данные о зимне-весенних преднерестовых скоплениях камбалы в Кроноцком заливе.— Рыбное хозяйство, № 6.
- Нейман А. А. 1961. Некоторые закономерности количественного распределения бентоса в Беринговом море.— Океанология, т. I, вып. 2.
- Нейман А. А. 1962. Количественное распределение бентоса на шельфе и верхних горизонтах склона восточной части Берингова моря. Дисс. Б-ка им. Ленина, Москва.
- Петелин В. П. 1959. Донные осадки Кроноцкого залива.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXXVI.
- Поганкин М. В. 1952. Материалы по экологии иглокожих зал. Петра Великого.— Изв. Тихоокеанск. научно-исслед. ин-та рыбн. хозяйства и океанографии, т. 37, 175—200.
- Полутов И. А. 1957. О зимнем траловом промысле трески в водах Камчатки.— Рыбное хозяйство, № 1.
- Полутов И. А. и Васильев Ф. И. 1959. Промысловые рыбы Кроноцкого залива и их использование.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXXVI.
- Попов А. М. 1935. О фауне Авачинской губы и ее распределении по биоценозам.— Докл. АН СССР, новая серия, т. IV (IX), № 8—9, 353—356.
- Расс Т. С. 1953. Значение исследований размножения рыб для оценки возможных уловов.— Рыбное хозяйство, № 2.
- Расс Т. С. 1955. Новые районы и новые объекты рыбного промысла в дальневосточных морях.— Вопросы ихтиологии, вып. 4, 71—81, изд. АН СССР.
- Расс Т. С. 1956. Возможности значительного увеличения уловов рыб на Дальнем Востоке.— Рыбное хозяйство, № 9.
- Резвой П. Д. 1924. К определению понятия «биоценоз».— Русск. гидробиол. журн., т. III, № 8—10.
- Романкевич Е. А. 1958. Органическое вещество в донных отложениях северо-западной части Тихого океана к востоку от Камчатки. Дисс. (рукопись), б-ка Ин-та океанол. АН СССР. Москва.
- Романкевич Е. А. 1959. Органическое вещество в осадках Кроноцкого залива.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXXVI.
- Рыкачев М. А. 1894. «Витязь» и Тихий океан.— Морской сборник, № 7, СПб., 1—40.

- Савилов А. И. 1957. Биологический облик группировок донной фауны северной части Охотского моря.—Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XX.
- Савилов А. И. 1961. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря.— Там же, т. XLVI.
- Сметанин Д. А. 1958. Гидрохимия района Курило-Камчатской глубоководной впадины.— Там же, т. XXVII.
- Смирнов Н. и Бёгак А. 1908. Маршруты зоологических работ крейсера «Командор Беринг» в 1907 г. в Охотском и Беринговом морях.— Ежегодник Зоол. музея Акад. наук, СПб., т. XIII, № 4, X, IX—VI.
- Соколова М. Н. 1954. Питание и пищевые группировки глубоководного бентоса дальневосточных морей. Канд. дисс. (рукопись), б-ка им. Ленина, Москва.
- Соколова М. Н. 1956. О закономерностях распределения глубоководного бентоса. Влияние макрорельефа и распределения взвеси на пищевые группировки донных беспозвоночных.— Докл. АН СССР, т. 110, № 4.
- Соколова М. Н. 1957а. Питание некоторых плотоядных беспозвоночных глубоководного бентоса дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XX.
- Соколова М. Н. 1957б. Питание некоторых видов дальневосточных Crangonidae.— Там же, т. XXIII.
- Соколова М. Н. 1958. Питание глубоководных беспозвоночных детритоядов.— Там же, т. XXVII.
- Соколова М. Н. 1960. Распределение группировок (биоценозов) донной фауны глубоководных впадин северо-западной части Тихого океана.— Там же, т. XLVI.
- Соколова М. Н. и Кузнецов А. П. 1960. О характере питания и роли трофического фактора в распределении плоского ежа *Echinarachnius parma* Lam.— Зоол. журнал, т. XXXIX, вып. 8.
- Соловьев А. 1945. Курильские острова. Изд. 2-е, М.-Л., Изд-во Главсевморпути. 1—304.
- Спаский Н. Н. 1961. Литораль юго-восточного побережья Камчатки. Исследования дальневосточных морей СССР, вып. VII.
- Старокадомский Л. М. 1912. Краткие замечания о плавании транспорта «Таймыр» в 1911 году.— Ежемесячник журн. «Морской врач», 366—371, СПб.
- Старокадомский Л. М. 1916. Зоологические станции транспорта «Таймыр» в 1913 г.— Ежегодник Зоол. музея Акад. наук, т. XXI, № 1, XXVII—L.
- Сукачев В. 1928. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е дополн. издание; «Книга», Л.— М.
- Турпаева Е. П. 1948. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцова моря.— Зоол. журнал, т. XXVII, вып. 6.
- Турпаева Е. П. 1949а. Пищевые группировки и их значение в донных биоценозах Баренцова моря. Дисс. Б-ка Ин-та океанол. АН СССР, Москва.
- Турпаева Е. П. 1949б. Значение пищевых взаимоотношений в структуре морских донных биоценозов.— Докл. АН СССР, т. XV, № 1.
- Турпаева Е. П. 1953. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. VII.
- Турпаева Е. П. 1954. Типы морских донных биоценозов и зависимость их распределения от абиотических факторов среды.— Там же, т. XI.
- Турпаева Е. П. 1957. Пищевые взаимоотношения в морских донных биоценозах.— Там же, т. XX.
- Удинцев Г. Б. 1955. Рельеф Курило-Камчатской впадины.— Там же, т. XII.
- Ушаков П. В. 1931. Отчет об организации Камчатской морской станции.— Изв. Гос. гидрол. ин-та, № 41, 45—47.
- Ушаков П. В. 1934. Некоторые особенности фауны и гидрологического режима Охотского моря.— Природа, № 11, 67—72, Л.
- Ушаков П. В. 1940. Охотское море (физико-географическая справка в связи с трехсотлетием открытия Охотского моря).— Морской сборник, № 1, Л., 69—92.
- Ушаков П. В. 1952. Чукотское море и его донная фауна. Сб. Крайний Северо-Восток Союза ССР, т. II. Изд-во АН СССР, 5—83.
- Ушаков П. В. 1953. Фауна Охотского моря и условия ее существования. Изд-во АН СССР.
- Ушаков П. В. 1955а. Многощетинковые черви дальневосточных морей СССР. (Polychaeta). Опред. по фауне СССР, № 56. М.— Л. Изд-во АН СССР, 1—445.
- Ушаков П. В. 1955б. Дальневосточные моря. В кн.: Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР. М.— Л., Изд-во АН СССР, 3—21.
- Филатова З. А. 1938. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцова моря.— Труды Полярного научно-исслед. ин-та морского рыбн. хозяйства и океаногр., вып. 2.
- Филатова З. А. 1948. Класс двустворчатых моллюсков (Bivalvia, Lamellibranchiata). В кн.: Определитель фауны и флоры северных морей СССР, Сов. наука, 405—446.
- Филатова З. А. 1957а. Некоторые новые представители семейства Astartidae (Bivalvia) дальневосточных морей.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XX.

- Филатова З. А. 1957б. Зоогеографическое районирование северных морей по распространению двусторчатых моллюсков.—Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. XXIII.
- Филатова З. А. 1960. Количественное распределение двусторчатых моллюсков в дальневосточных морях СССР и в западной части Тихого океана.—Там же, т. XLI.
- Филатова З. А. и Барсанова Н. Донные сообщества западной части Берингова моря (В печати).
- Филатова З. А. и Зенкевич Л. А. 1957. Количественное распределение донной фауны Карского моря.—Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. VIII, 3—67.
- Фридерикс К. 1932. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. Пер. с нем. Л.—М., Госиздат колх. и совх. литер., 1—672.
- Хлебович В. В. 1961. Многощетинковые черви (Polychaeta) литорали Курильских островов.—Исследования дальневост. морей СССР, вып. VII.
- Шмидт П. Ю. 1904. Рыбы восточных морей Российской империи.—Научные результаты Корейско-Сах. экспед. русск. геогр. об-ва 1900—1901 гг. СПб., I—XI, 1—466. Изд. Импер. Росс. геогр. об-ва.
- Шмидт П. Ю. 1948. Рыбы Тихого океана. (Очерк современных теорий и воззрений на распространение и развитие фауны рыб Тихого океана). М., Пищепромиздат.
- Шмидт П. Ю. 1950. Рыбы Охотского моря.—Труды Тихоокеанск. комитета, т. VI. М.—Л., Изд. АН СССР, 2—370.
- Шорыгин А. А. 1928. Иголкожие Баренцова моря.—Труды Плавучего морск. научного ин-та, т. III, вып. 4, 1—407.
- Шорыгин А. А. 1948. Тип Echinodermata — иглокожие. В кн.: Определитель фауны и флоры северных морей СССР, Сов. наука, 465—495.
- Шорыгина А. А. 1955. О биоценозах.—Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол., т. X, вып. 6, 87—98.
- Щапова Т. Ф. 1948. Географическое распространение представителей порядка Lamipariales в северной части Тихого океана. Труды Ин-та океанологии АН СССР, т. II.
- Элтон Ч. 1934. Экология животных. Перев. с англ. Биомедгиз.
- Agassiz A. 1872—74. Revision of the Echini.—Mem. Museum Compar. Zool. Harvard Coll., v. III. N 7, pts. I—IV, 4—762, Cambridge.
- Allen I. A. 1953. Function of the food in the Lucinacea.—Nature, v. 171, N 4364.
- Blegvad H. 1914. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters.—Repts Danish biol. stat., XXII, 41—78, Copenhagen.
- Blegvad H. 1922. Animal communities in the southern North Sea.—Proc. Zool. Soc. London, v. XXVII.
- Brandt T. F. 1927. Stoffbestand und Ernährung einiger Polychäten und anderer marinen Würmer.—Z. vergl. Physiol., Bd. V.
- Clark H. L. 1911. North Pacific Ophiurans.—Bull. U. S. Nat. Museum, 75, 1—297.
- Clark H. L. 1914. Hawaiian and other Pacific Echini. Clypeastroi dea.—Mem. Museum Compar. Zool. Harvard Coll., 46, 1, 9—78.
- Clark H. L. 1917. Hawaiian and other Pacific Echini (Echinoneidae, Nucleolitidae, Urechinidae, Echinocorythidae, Calymnidae, Pourtalesidae, Palaeostomatidae, Aëropsidae, Palaeopneustidae, Hemiasteridae and Spatangidae).—Mem. Museum Compar. Zool. Harvard Coll., XLVI, N 2, 91—269.
- Dales R. Ph. 1957. The feeding mechanism and structure of the gut of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje.—J. Mar. Biol. Assos. U. K., v. 36, N 1, 81—89.
- Dall W. H. 1876. On the marine faunal regions of the North Pacific.—Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 205—239.
- Dall W. H. The mollusk fauna of the Pribiloff Islands. The Fur-Seal and Fur-Seal Island of the North Pacific Ocean. Pt III. Washington, 539—546.
- Dall W. H. 1903. Synopsis of the family Astartidae with a review of the American species.—Proc. U. S. Nat. Museum, XXIV, 933—951. Washington.
- Dall W. H. 1921. Summary of the marine shell-bearing mollusks of the Northwestern coast of America, from San Diego, California, to the Polar Sea.—Bull. U. S. Nat. Museum, N. 112, 1—212.
- Davis B. A. 1925. Quantitative studies on the fauna of the sea bottom. N 2. Results of the investigations in the southern North Sea, 1921—24.—Min. Agric. and Fish. Fishery Invest., Ser. II, v. VIII, N 4, 1—50. London.
- Devis F. M. 1923. Quantitative studies on the fauna of the sea bottom. I. Preliminary investigation of the Dogger Bank.—Min. Agric. and Fish. Fishery Invest., Ser. II, v. VI, N 2.
- Eichelbaum E. 1910. Über Nahrung und Ernährungsorgane von Echinodermen.—Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel, N. F., Bd. XI.
- Ekman Sv. 1935. Tiergeographie des Meers. I—XII. Leipzig, Akad. Verlagsges. 1—542.
- Ekman Sv. 1953. Zoogeography of the sea. London, Sadgwick and Jackson, 417 pp.
- Elton Ch. 1946. Competition and the structure of ecological communities.—J. Animal Ecol., v. 15, N 1.
- Fauvel P. 1927. Polychaetes sedentaires. Faune de France, t. 16, 1—494.

- Ford E. 1923. Animal communities of the level sea-bottom in the waters adjacent to Plymouth.—J. Marine Biol. Assoc. U. K., N. Ser., v. XIII, N 1, 164—224, Plymouth.
- Gislén T. 1930. Epibioses of the Gullmar Fjord. I. Geomorphology and hydrography. II. Marine sociology. Kristinbergs Zool. Stat. 1877—1927, N 3, 1—123; N 4, 1—380. Uppsala.
- Hartman O. 1944. Polychaetous annelids. Allan Hancock Atlantic Exped., Rept. N 3, 3—32, Los Angeles.
- Hessle Ch. 1917. Zur Kenntnis der Terebellomorphen Polychaeten.—Zool. Bidrag Uppsala, Bd V, 39—259.
- Hofsten N. 1915. Die Echinodermen des Eisfjords.—Kungl. Svensk. Acad. Handling. Bd. 54, N2: 1—282. Stockholm.
- Hofsten N. 1919. Die Fische des Eisfjords.—Kungl. Svensk. Acad. Handl., Bd. 54, N 10, 1—129, Stockholm.
- Hunt O. D. 1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds.—J. Marine Biol. Assoc. U. K. (N. Ser.), v. XIII, Plymouth.
- Johnston J. 1899. II. *Cardium*. Med. Liverpool Marine Biology Committee, 1—84 + 6 pl. + 1 map.
- Kellogg J. L. 1901. Observations on the life-history of the common clam, *Mya arenaria*.—Bull. U. S. Fish Comm., v. XIX (1899), 193—202. Washington.
- Kellogg J. L. 1915. Ciliary mechanisms of Lamellibranchs with descriptions of anatomy.—J. Morphol., v. 26, N 4, 625—701.
- Lotsy J. P. 1895. The food of the oyster, clam and ribbed mussel. Rept. U. S. Fish Comm. a. Fisheries, Pt. XIX (Rept for 1893). Washington.
- Ludwig H. 1886. Echinodermen des Beringsmeers.—Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. 1, 275—296.
- Mac Ginitie G. E. and Nettie. 1949. Natural history of marine animals. N. Y.—London—Toronto.
- Matsumoto H. 1917. A monograph of Japanese Ophiuroidea, arranged according to a new classification.—J. Coll. Sci. Univ. Tokyo, v. XXXVIII, art. 2, 1—408.
- Michaelsen W. 1929. Oligochäten der Kamtschatka-Expedition 1908—1909.
- Moebius K. 1877. Die Auster und Austerwirtschaft. Berlin.
- Moebius K. 1904. Die Lebensgemeinschaften im naturkundlichen Unterrichte.—Naturwiss und Schule. Bd. 3, H. 7.
- Mortensen Th. 1907. Echinodea (II). The Danish «Ingolf»-Expedition, c. IV, Pt. 2.
- Mortensen Th. 1927. Handbook of the Echinoderms of the British Isles. Oxford, 1—461.
- Oldroyd J. S. 1924. The marine shells of the West Coast of North America.—Strandford Univ. Pubs., Geol. Sci. v. 1, N 1, 1—247.
- Ortmann A. 1896. Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena.
- Orton J. H. 1912. The mode of feeding of *Crepidula*, with an account of the current-producing mechanism in the mantle cavity, and some remarks on the mode of feeding in Gastropods and Lamellibranchs.—J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. IX, N 3, Plymouth.
- Orton J. H. 1914. On ciliary mechanisms in Brachiopods and some Polychaetes, with a comparison of the ciliary mechanisms on the gills of Molluscs, Protochordata, Brachiopods, and Cryptocephalous Polychaetes, and an Account of the endostyle of *Crepidula* and its allies.—J. Marine Biol. Assoc. U. K., N. Ser., v. X, N 2, 238—326, Plymouth.
- Pallas P. S. 1811. Zoographia Rosso-Asiatica. T. I—II, Petr. Off. Caes. Acad. Sci.
- Petersen C. G. Joh. and Boysen-Jensen P. 1911. Valuation of the sea. I. Animal life of the sea-bottom, its food and quantity, Rep. Dan. Biol. St. XX: 3—81, Copenhagen.
- Petersen C. G. Joh. 1913. Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea-bottom and their importance to marine zoogeography. Rept. Dan. Biol. Stat., XXI, Copenhagen.
- Petersen C. G. Joh. 1914. Appendix to Report XXI. Notes to Charts I. and II. Rep. Danish biol. stat., XXII: 1 + 7. Copenhagen.
- Petersen C. G. Joh. 1915. On the animal communities of the sea bottom in the Skagerak, the Christiania Fjord and the Danish waters.—Rept. Danish biol. stat., XXIII, 3—28. Copenhagen.
- Petersen C. G. Joh. 1918. The sea bottom and its production of fishfood. Rept. Danish biol. stat. to the Board of Agriculture, 1—62, Copenhagen.
- Rauschenplatt E. 1901. Über die Nahrung von Tieren aus der Kieler Bucht.—Wiss. Meeresuntersuch., N. F., Bd. V, H. 2, 83—151, Kiel—Leipzig.
- Rocque A., La. 1953. Catalogue of the recent Mollusca of Canada. Bull. Nat. Museum Canada, N 129.
- Schenck H. G. and Keen A. M. 1936. Marine Molluscan provinces of Western North America.—Proc. Amer. Phil. Soc., v. LXXVI, N 6, 921—939, Philadelphia.
- Schmitt W. L. 1945. Chronology of the U. S. Fisheries Steamer «Albatross». Appendix to «The United States Fish Commission Steamer «Albatross», by J. W. Hedgpeth.—Amer. Neptune, v. V, N 1, 5—26. Massachusetts.

- Shelford V. E. and Towler F. D. 1925. Animal communities of the San Juan Channel and adjacent areas.—Publ. Puget Sound Biol. Stat., Univ. Washington, v. 5, 33—75.
- Spärck R. 1929. Preliminary survey of the results of quantitative bottom-investigations in Iceland and Farøe waters 1926—1927.—Rapp. et procès-verbaux., reunions: v. LVII.
- Spärck R. 1933. Contributions to the animal ecology of the Franz-Joseph Fjord and adjacent waters. I—II.—Medd. Grönland, bd. 100, N 2.
- Spärck R. 1936. Review of the Danish investigations on the quantitative composition of the bottom fauna in Iceland and East Greenland waters.—Rapp. et procès-verbaux réunions, v. XCIX.
- Spärck R. 1937. The benthonic animal communities of the coastal waters. The Zoology of Iceland, 1.
- Spärck R. 1951. Density of bottom animals on the ocean floor. Nature, v. 168, N 4264, 112—113.
- Stephen A. C. 1922. Preliminary survey of the Scottish waters of the North Sea with a Petersen grab. Fish. Scot. Sci. Invest., N 3, Edinburgh.
- Thienemann A. 1918. Lebensgemeinschaft und Lebensraum.—Naturwiss. Wochenschr., N. F., Bd 17, N 20, 281—290; N 21; 297—303.
- Thorson G. 1925. Der See als Lebensinheit.—Naturwissenschaften, 27.
- Thorson G. 1933. Investigations on shallow water communities in the Franz-Joseph Fjord (East Greenland) and adjacent waters.—Medd. Grönland, bd. 100, N 2.
- Thorson G. 1934. Contribution to the animal ecology of the shores by Sound Fjord complex (East Greenland). Medd. Grönland, bd 100, N 3.
- Thorson G. 1952. Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier-Ökologie. Zool. Anz., 16, Suppl.-Bd., Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., 1951, Wilhelmshaven; 276—327.
- Thorson G. 1955. Modern aspects of marine level bottom animal communities.—J. Marine Res., v. 14, N 4, 387—397.
- Thorson G. 1957. Bottom communities (sublittoral of shallow shelf). In: «Treatise on marine ecology and paleoecology», v. I, Ecology.—Mem. Geol. Soc. America, v. 67, 461—534.
- Townsend C. H. 1901. Dredging and other records of the U. S. Fish Commission steamer «Albatross», with bibliography relative to the work of the vessel.—U. S. Comm. Fish and Fisheries, Pt XXVI, (Rept. for 1900), 387—562. Washington.
- Ursin E. 1960. A quantitative investigation of the echinoderm fauna of the central North Sea.—Medd. Danmarks fisk.—og. havundersøgelser. N. Ser., bd. 2, N 24.
- Wesenberg-Lund E. 1953. The zoology of East Greenland Polychaeta. Medd. Grönland, bd 122, N 3, 5—173. København.
- Yonge C. M. 1923. Studies on the comparative physiology of digestion. I. The mechanism of feeding. Digestion and assimilation in the lammellibranch *Mya*.—British J. exp. Biol., v. 1, N 1, 15—64. Edinburgh—London.
- Yonge C. M. 1928. Feeding mechanism in the invertebrates.—Biol. Revue a. Biol. Proc. Cambridge Philos. Soc., v. III, N 1, 21—76.
- Yonge C. M. 1949. On the structure and adaptations of the Tellinacea, deposit-feeding Eulamellibranchiata—Philos. Trans. Roy. Soc., Ser. B., v. 234, 29—76. London.
- Yonge C. M. 1951a. On the structure and adaptations of *Cryptomya californica* (Conrad). Univ. Calif., Publ. Zool., v. 55, N 6—8, 395—420.
- Yonge C. M. 1951b. Structure and adaptations for rock boring in *Platyodon cancellatus* (Conrad). Univ. California, Publs. Zool., v. 55, N 6—8, 401—407.
- Yonge C. M. 1952. Aspects of life on muddy shores. In: «Essay in marine biology being the Richard Elmhirst Memorial Lectures». Edinburgh, 29—49.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Видовой состав биоценозов восточной Камчатки и северных Курильских островов (по дночерпательным и траловым пробам)

Примечание. Звездочками отмечены виды, часто встречающиеся в большом количестве в уловах тралов. Виды, не отмеченные звездочками, имеют частоту встречаемости меньше 25% и индексы плотности меньше 3,0. Приводимый в приложении список видов, встреченных в биоценозах, далеко не полный, так как к моменту написания работы сборы донной фауны исследованного района еще не были определены полностью. Многие более редкие виды в списке не учтены. Не отражены в нем и некоторые группы.

***Echinarac-
hnius
parma***

1. *Suberites montiniger* (Carter). 2. *Semisuberites arc-
tica* Carter. 3. *Ficulina ficus* (Linne)*. 4. *Mycale adharens*
(Lamb)*. 5. *Esperiopsis digitata digitata* (M.-Mcl.)*. 6. *E. di-
gitata infundibula* Koltun. 7. *Myxilla incrustans* (Johnston).
8. *M. parasitica* Lambe. 9. *Stelodoryx alaskensis* (Lambe).
10. *Forcepia uschakovi* (Burton). 11. *Cornulum tubiformis*
Burton*. 12. *Phorbis paucistiliferus* Burton. 13. *Homoxinella*
subdola (Bowerband)*. 14. *Hymeniacion assimilis* (Levin-
sen)*. 15. *Halichondria panicea* (Pallas). 16. *H. aqueductus*.
(O. Schmidt). 17. *Haliclona gracilis* (M.-Mcl.)*. 18. *H. spa-
tula* (Lundbeck). 19. *Tubularia indivisa* L. 20. *Verticillina*
verticillata (L.). 21. *Lafoea grandis grandis* Hincks. 22.
Grammaria stentor Allman. 23. *Lafoeina maxima* Levensen.
24. *Sertularella tricuspидata* (Alder)*. 25. *Sertularia similis*
Mereschkowsky. 26. *S. tatarica* Kudelin. 27. *S. bidentata*
(Allman). 28. *Abietinaria abietina* (L.). 29. *A. variabilis*
(Clark). 30. *A. pulchra* (Nutting). 31. *Thuiaria laxa* Allman.
32. *T. thuja* (L.). 33. *T. sachalini* (Kudelin). 34. *T. hartlaubi*
(Nutting). 35. *T. tetrastrata* Naumov*. 36. *T. lebedi*
Naumov*. 37. *T. kudelini* Naumov. 38. *T. coronifera* All-
man*. 39. *Halecium labrosum* Alder. 40. *Eunephthys* sp.
41. *Actinia* sp. 42. *Phyllodoce* (Anaitides) *citrina* Malmgren.
43. *A. (Anaitides) groenlandica* Oersted. 44. *Parachalosyindra*
krassini (Annenkova). 45. *Arctonoë vittata* (Grube). 46. *Gat-
tiana cirrosa* (Pallas). 47. *Arcteoëa anticostiensis* (McIntosh).
48. *Eunoë depressa* Moore. 49. *E. nodosa* (Sars). 50. *E. spi-
nicirris* Annenkova. 51. *Harmothoë imbricata* (L.). 52. *H. im-
par* (Johnson). 53. *Pholoë minuta* Fabricius. 54. *Glycera nana*
Johnson. 55. *G. capitata* Oersted. 56. *Glycinde armigera* Moo-
re. 57. *Autolytus prismaticus* (Fabricius). 58. *Nereis pelagica*
L. 59. *Nephthys coeca* (O. F. Müller). 60. *N. longysetosa*
Oersted. 61. *Onuphis (Nothria) conchylega* Sars. 62. *O. (No-
thria) holobranchiata* Marenzeller. 63. *Aricia norvegica* Sars.
64. *Laonice cirrata* (Sars.) 65. *Prionospio malmgreni* Clapa-
rede. 66. *Chaetopterus variopedatus* (Renier). 67. *Chaetozone*
setosa Malmgren. 68. *Acrocirrus* sp. 69. *Flabelligera affinis*
Sars. 70. *Brada* sp. 71. *Scalibregma inflatum* Rathke. 72.
Ammotrypane aulogaster Rathke. 73. *Travisia kerguelensis*
intermedia Annenkova. 74. *Capitellidae*. 75. *Leiochone borea-
lis* Arwidsson. 76. *Praxillella praetermissa* Malmgren. 77.
Axiothella catenata (Malmgren). 78. *Maldane sarsi* Malmgren.
79. *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. 80. *Myriochele oculata*
Zachs. 81. *Idanthyrus armatus* Kinberg. 82. *Sternaspis scut-
tata* (Ranzani). 83. *Pectinaria (Cistenides) hyperborea* (Malm-
gren). 84. *Ampharete acutifrons* Grube. 85. *Lysippe labiata*
Malmgren. 86. *Terebellides stroëmi* Sars. 87. *Nicolea zoster-
ricola* (Oersted). 88. *Serpula (Crucigera) zygophora* (Johnson).
89. *Protula pacifica* Pixell. 90. *Spirorbis (Paradexiospira)*
vitreus (Fabricius). 91. *Spirorbis (Dexiospira) spirillum* (L.).
92. *S. (Leodora) validus* Verrill. 93. *Priapulid caudatus* La-
marck. 94. *Phascolosoma* sp. 95. Ostracoda. 96. *Balanus bal-
anus* L. 97. *B. (Hesperioëalanus) hesperius* Pilsbry. 98. *B.*

***Echinarac-
hnius
parma***

(*Chirona*) *evermanni* Pilsbry. 99. *Cumacea*. 100. *Tecticeps renoculus* Richardson. 101. *Synidothea bicuspidata* (Owen). 102. *S. nebulosa* Benedict. 103. *Arcturus setosus* Gurjanova. 104. *Pseudalibrotus* sp. 105. *Anonyx nugax* (Phipps)*. 106. *A. lilljeborgi* Boeck*. 107. *A. taxicoxae* Gurjanova. 108. *A. pavlovskii* Gurjanova. 109. *Socarnes bidenticulatus* (Bate). 110. *Hippomedon granulatus* Bulychева. 111. *H. pacificus* Gurjanova. 112. *H. kurilicus* Gurjanova. 113. *Stegocephalus ampulla* (Phipps.). 114. *S. inflatus* Kröyer. 115. *Orchomella* sp. 116. *Ampelisca macrocephala* Lilljeborg. 117. *Bybllis gaimardi* (Kröyer). 118. *Haustorius* sp. 119. *Euchaustorius eous* (Gurjanova.) 120. *Metopa norvegica* (Lilljeborg). 121. *M. majuscula* Gurjanova. 122. *Leucothoe spinicarpa*. (Abildgaard). 123. *Acanthozonia inflatum* (Kröyer). 124. *Monoculoides zernovi* Gurjanova. 125. *M. crassirostris* Hansen. 126. *Pleustes panopla* (Kröyer). 127. *Nototropis beringianus* Gurjanova. 128. *Nototropis* sp. 129. *Rhachotropis aculeata* (Lepechin). 130. *Melita dentata* (Kröyer). 131. *M. pacifica* Gurjanova*. 132. *M. kurilica* Gurjanova. 133. *Podoceroopsis nitida* (Stimpson). 134. *Protomedeia grandimana* Brügger. 135. *Isaea concinna* Gurjanova. 136. *Ischyrocerus commensalis* Chevreux. 137. *I. serratus* Gurjanova. 138. *Erictonius hunteri* (Bate). 139. *E. tolli* Brügger. 140. *E. grebnitzkii* Gurjanova. 141. *E. kurilensis* Gurjanova. 142. *Dulichia spinissima* Kröyer. 143. *Pandalus jordani* Rathbun*. 144. *P. goniturus* Stimpson*. 145. *P. borealis eous* Makarov. 146. *P. montagui tridens* Rathbun. 147. *Spirontocaris arcuata* Rathbun. 148. *S. spina intermedia* Kobjakova. 149. *Lebbeus polaris* (Sabine). 150. *Eualus pusiola* (Kröyer). 151. *E. sucley* (Stimpson). 152. *E. macilenta* (Kröyer)*. 153. *E. tounsendi* (Rathbun). 154. *E. fabricii* (Kröyer). 155. *Heptacarpus flexa* (Rathbun). 156. *Crangon dalli* Rathbun. 157. *Nectocrangon lar* (Owen.). 158. *N. dentata* Rathbun*. 159. *N. crassa* Rathbun. 160. *Sclerocrangon intermedia* (Stimpson)*. 161. *S. communis* (Rathbun)*. 162. *S. sharpi* Ortmann. 163. *S. alata* Rathbun. 164. *S. variabilis* (Rathbun). 165. *Pagurus pubescens* Kröyer. 166. *P. capillatus* (Benedict)*. 167. *P. splendescens* Owen*. 168. *P. undosus* (Benedict). 169. *P. gilli* (Benedict). 170. *Paralithodes camtschatica* (Tilesius)*. 171. *P. platypus* Brandt. 172. *Oregonia gracilis* Dana. 173. *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius)*. 174. *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt. 175. *Erimacrus isenbeckii* (Brandt). 176. *Margarites* sp. 177. *Solariella (Machaeroplax) obscura* Counthouy. 178. *Natica clausa* Broderip et Sowbery. 179. *Lunatia* sp. 180. *Crepidula grandis* Middendorff. 181. *Buccinum* sp. 182. *Neptunea satura beringiana* (Middendorff)*. 183. *N. lirata* (Martyn)*. 184. *Trophon* sp., 185. *Sipho* sp. 186. *Pyrolofusus harpi* Morch. 187. *Plicifusus kroyeri* (Möller). 188. *Volutopsius* sp. 189. *Turritella* sp. 190. *Lora* sp. 191. *Gylichna* sp. 192. *Nucula tenuis* (Montagui). 193. *Yoldia scissurata* Dall. 194. *Yoldia* sp. 195. *Mytilus edulis* Linne. 196. *Modiolaria nigra* Gray. 197. *Astarte alaskensis* Dall. 198. *Astarte montagui* (Dillwyn).

***Echinarac-
hnius
parma***

198a. *Astarte rollandi* Bernardi. 199. *Venericardia* sp. 200. *Thyasira* sp. 201. *Axinopsis orbiculata* G. O. Sars. 202. *Lio-cyma beckii* Dall. 203. *Macoma middendorffii* (Dall). 204. *Ma-coma* типа *loveni*. 205. *Maetra* sp. 206. *Siliqua* sp. 207. *Spisula* sp. 208. *Saxicava arctica* (Linne). 209. *Mya truncata* Linne. 210. *M. intermedia* Dall. 211. *Thracia* sp. 212. *Octo-pus* sp. 213. *Lichenopora* sp. 214. *Flustrella* sp. 215. *Flu-stra* sp. 216. *Dendrobeania fruticosa* (Packard). 217. *Smittina concinna* (Busk). 218. *Schizoporella* sp. 219. *Porella* sp. 220. *Hippodiplosia* sp. 221. *Hippothoe divaricata* f. *arctica* Klu-ge. 222. *Rhamphostomella* sp. 223. *Cellepora* sp. 224. *Troph-odiscus uber* Djakonov. 225. *Hippasteria leiopelta* Fisher. 226. *Crosaster papposus* (Linne). 227. *Pteraster tessellatus* Ives. 228. *P. obscurus* (Perrier). 229. *Henricia* sp. 230. *Le-thasterias nanimensis chelifera* (Verrill). 231. *Stephanasterias albula* (Stimpson). 232. *Leptasterias orientalis* Djakonov. 233. *L. subarctica* Djakonov. 234. *L. polaris acervata* (Stimpson). 235. *Gorgonocephalus caryi* (Lyman)*. 236. *Amphiodia craterodmeta* Clark. 237. *Stegophiura nodosa* (Lüthken). 238. *Ophiura maculata* (Lüdwig). 239. *Ophiura leptoctenia* Clark. 240. *Strongylocentrotus sachalinicus* Doderlein*. 241. *S. echi-noides* Agassiz et Clark*. 242. *Cucumaria japonica* Semper. 243. *C. calcigera* Stimpson. 244. *C. pusiola* Lüdwig. 245. *Psolus eximius* Saveljeva. 246. *Myriotrochus rinkii* Steen-strup. 247. *Boltenia ovifera* (Linne). 248. *Pelonaia corrugata* Forbes et Goods.

***Astarte
ataskensis***

1. *Tubularia indivisa* L. 2. *Eudendrium* sp. 3. *Campa-nularia* sp. 4. *Lafoea fruticosa* (M. Sars). 5. *L. dumosa* (Flem-ming). 6. *L.* sp. 7. *Abietinaria* sp. 8. *Halecium* sp. 9. *Eu-nephthya* sp. 10. *Actinia* sp.* 11. *Phyllodoce (Anaitides) gro-ënlandica* Oersted. 11a. *Aphrodita talpa* Quatrefages. 12. *Gat-tiana amundseni* (Malmgren). 13. *Eunoë* sp. 14. *Glycera capi-tata* Oersted. 15. *Glycinde armigera* Moore. 16. *Nephthys lo-nysetosa* Oersted. 17. *Spinter* sp. 18. *Onuphis (Nothria) con-chylega* Sars. 19. *O. parva striata* Uschakov. 20. *Lumbrico-neris* sp. 21. *Scoloplos armiger* (O. F. Müller). 22. *Scalib-regma inflatum* Rathke. 23. *Ophelia limacina* (Rathke). 24. *Capitellidae*. 25. *Praxillella praetermissa* Malmgen. 26. *My-riochele oculata* Zachs. 27. *Idantirsus armatus* Kinberg. 28. *Sternaspis scuttata* (Ranzani). 29. *Melinna elisabethae* McIn-tosh. 30. *Ampharete acutifrons* Grube. 31. *A. reducta* Cham-berlin. 32. *Lysippe labiata* Malmgren. 33. *Amphicteis gun-neri* var. *japonica* McIntosh. 34. *Terebellides stroëmi* Sars. 35. *Sabellidae*. 36. *Phascolosoma* sp. 37. *Echiurus* sp. 38. *Ba-lanus balanus* (L.). 39. Cumacea. 40. *Pseudalibrotus* sp. 41. *Stegocephalus* sp. 42. *Ampelisca* sp. 43. *Byblis* sp. 44. *Hau-storiidae*. 45. *Pontarpinia* sp. 46. *Maera* sp. 47. *Pandalus borealis eous* Makarov. 48. *Eualus biunguis* (Rathbun). 49. *Nectocrangon* sp. 50. *Crangon* sp. 51. *Sclerocrangon commu-nis* (Rathbun). 52. *Pagurus pubescens* Kröyer. 53. *P. rath-*

***Astarte
alaskensis***

buni (Benedict). 54. *P. splendescens* Owen. 55. *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius). 56. *Chaetoderma* sp. 57. *Natica clausa* Broderip et Sowerby. 58. *Natica* sp. 59. *Lunatia* sp. 60. *Trophon* sp. 61. *Turritella* sp. 62. *Neptunea* sp. 63. *Yoldia* sp. 64. *Leda pernula* (Müller). 65. *Crenella* sp. 66. *Axinopsis orbiculata* G. O. Sars. 67. *Thyasira gouldi* (Philippi). 68. *Liocyma fluctuosa* (Gould). 69. *Thracia* sp. 70. *Macoma* sp. 71. *Crisia denticulata* (Lamarck). 72. *Membranipora* sp.* 73. *Flustra* sp. 74. *Porella* sp. 75. *Cellepora* sp.*. 76. *Lepthyxaster* sp. 77. *Crosaster papposus* Linne. 78. *Trophodiscus uber* Djakonov. 79. *Stegophitura nodosa* (Lüken). 80. *Ophiopenia tetracantha* Clark. 81. *Strongylocentrotus* sp.*. 82. *Echinarachnius parma* Lam.

***Macoma
calcareo***

1. *Tubularia indivisa* L. 2. *Campanularia* sp. 3. *Verticillina verticillata* (L.). 4. *Thuiaria carica* Levinsen. 5. *Eunephthya* sp. 6. *Edwardsiidae* gen. sp. 7. *Pavonaria* sp. 8. Nermertini. 9. *Polynoë tarasovi* Annenkova. 10. *Polynoë (Enipo) canadensis* (McIntosh). 11. *Arcteoba anticostiensis* (McIntosh). 12. *Eunoë depressa* Moore. 13. *E. nodosa* (Sars). 14. *Harmothoë rarispina* (Sars). 15. *Pholoë minuta* Fabricius. 16. *Glycinde armigera* Moore. 17. *Nephtys longysetosa* Oersted. 18. *Spirochaetopterus typicus* Sars. 19. *Phyllochaetopterus claparedii* McIntosh. 20. *Tharyx pacifica* Annenkova. 21. *Brada* sp. 22. *Travisia kerguelensis intermedia* Annenkova. 23. *Capitellidae*. 24. *Rhodine gracilior* (Tauber). 25. *Myriochele oculata* Zachs. 26. *Pectinaria (Cistenides) granulata* (L.). 27. *Ampharete acutifrons* Grube. 28. *A. reducta* Chamberlin. 29. *Terebellidae*. 30. *Sabellidae*. 31. *Spirorbis* sp. 32. *Priapulus caudatus* Lamarck. 33. *Phascolosoma* sp. 34. *Cumacea*. 35. *Pseudalibrotus* sp. 36. *Orchomenella* sp. 37. *Ampelisca* sp. 38. *Byblis gaimardi* (Krøyer). 39. *Byblis* sp. 40. *Maera* sp. 41. *Pandalus goniurus** Stimpson. 42. *Nectocrangon dentata* Rathbun*. 43. *Nectocrangon* sp. 44. *Sclerocrangon communis* (Rathbun)*. 45. *Pagurus pubescens* Krøyer*. 46. *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius)*. 47. *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt. 48. *Chaetoderma* sp. 49. *Solarliella (Machaeroplax) obscura* Couthouy. 50. *Natica clausa* Broderip et Sowerby. 51. *Lunatia* sp. 52. *Buccinum* sp.*. 53. *Neptunea eulimata* (Dall)*. 54. *N. satura beringiana* (Middendorff)*. 55. *N. lirata* (Martyn)*. 56. *Volutopsius* sp*. 57. *Sipho* sp. 58. *Admete* sp. 59. *Dentalium* sp. 60. *Yoldia thraiciaeformis* Storer. 61. *Yoldia myalis* Couthouy. 62. *Yoldia* sp. 63. *Musculus* sp. 64. *Crenella decussata* (Montagui). 65. *Axinopsis orbiculata* G. O. Sars. 66. *Cardium californiense* Deshayes. 67. *Serripes groenlandicus* (Chemnitz). 68. *Liocyma fluctuosa* (Gould). 69. *Liocyma beckii* Dall. 70. *Macoma* типа *loveni*. 71. *Macoma* sp. 72. *Cellepora* sp. 73. *Lethasterias nanimensis chelifera* (Verrill)*. 74. *Gorgonocephalus carryi* (Lyman)*. 75. *Amphiodia craterodmeta* Clark. 76. *Strongylocentrotus* sp. 77. *Echinarachnius parma* Lam.

Cardium ciliatum

1. *Lafoea* sp. 2. *Edwardsiidae*. 3. Nemertini. 4. *Hololepidella tuta* (Grube). 5. *Polynoë* sp. 6. *Pholoe minuta* Fabricius. 7. *Glycera capitata* Oersted. 8. *Nereis* sp. 9. *Nephtys coeca* (O.F. Müller). 10. *N. longisetosa* Oersted. 11. *Lumbriconereis* sp. 12. *Prionospio malmgreni* Claparede. 13. *Phyllochaetopterus claparedii* McIntosh. 14. *Cirratulidae*. 15. *Ophelia limacina* (Rathke). 16. *Ammotrypane aulogaster* Rathke. 17. *Travisia kerguelensis intermedia* Annenkova. 18. *Axiothella catenata* (Malmgren). 19. *Myriochele oculata* Zachs. 20. *Sternaspis scuttata* (Ranzani). 21. *Pectinaria* (*Cistenides*) *hyperborea* (Malmgren). 22. *Ampharetidae* gen. sp. 23. *Terebellidae*. 24. *Sabella maculata* (Bush). 25. *Sabellidae* gen. sp. 26. *Phascolosoma* sp. 27. *Balanus* sp. 28. Cumacea. 29. *Lysianassidae*. 30. *Ampelisca* sp. 31. *Byblis* sp. 32. *Maera* sp. 33. *Crangon* sp. 34. *Pagurus rathbuni* (Benedict). 35. *Pagurus* sp. 36. *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt. 37. *Natica clausa* Broderip et Sowerby. 39. *Lunatia* sp. 39. *Cylichna* (*Bullenella*) *alba corticata* (Beck). 40. *Turritella* sp. 41. *Leda* sp. 42. *Astarte montagui* (Dillwyn). 43. *Crenella decussata* (Montagui). 44. *Axinopsis* sp. 45. *Macoma* типа *moesta*. 46. *Macoma* sp. 47. *Mya truncata* Linne. 48. *Saxicava arctica* Linne. 49. *Pseudarchaster* sp. 50. *Ophiopholis aculeata* (Linne). 51. *Amphiodia craterodmeta* Clark. 52. *Amphitura* sp. 53. *Styelopsis* sp. 54. Tunicata.

Ophiura sarsi**Группировка
Ophiura sarsi +
*Ampelisca macrocephala***

1. *Ficulina ficus* (Linne)*. 2. *Mycale loveni* (Fristedt)*. 3. *Myxilla parasitica* Lambe*. 4. *Stelodoryx ataskensis* (Lambe)*. 5. *Lissodendoryx oxecta* Koltun. 6. *Tedania* sp. 7. *Phakellia cribrosa* (M.-Mcl). 8. *Hymeniacion assimilis* (Levinson). 9. *Holiclona borealis* (Lambe)*. 10. *Sertulariella albida* Kirchenpauer. 11. *S. tricuspидata* (Alder)*. 12. *Sertularia bidentata* (Alder). 13. *Abietinaria abietina* (L.)*. 14. *Thuiaria hippuris* Allman. 15. *T. thuja* (L.)*. 16. *T. tetrastrata* Naumov. 17. *T. lebedi lebedi* Naumov. 18. *T. coronifera* Allman*. 19. *Allopora steinegeri* Fisher*. 20. *Eunepthya* sp. 21. *Arctonoë vittata* Grube. 22. *Eunoë nodosa* (Sars)*. 23. *E. spinicirris* Annenkova*. 24. *Harmothoe imbricata* (L.)*. 25. *H. rarispina* (Sars). 26. *H. impar* (Johnson). 27. *Glycinde armigera* Moore. 28. *Eusillis tubicola* var. *bilobata* (Uschakov). 29. *Lumbriconereis* sp. 30. *Scoloplos armiger* (O. F. Müller). 31. *Brada* sp. 32. *Scalibregma inflatum* Rathke. 33. *Capitellidae*. 34. *Pectinaria* (*Cistenides*) *granulata* (L.). 35. *Spirorbis* (*Dexiospira*) *spirillum* (L.). 36. *Priapulus caudatus* Lamarck. 37. *Phascolosoma* sp. 38. *Diastillis bidentata* Calman*. 39. *Synidothea nebulosa* Kröyer. 40. *Caprella* sp.*. 41. *Anonyx nugax* (Phipps)*. 42. *A. lilljeborgii* Boeck. 43. *Socarnes bidentatus* (Bate). 44. *Stegocephalus inflatus* Kröyer*. 45. *Metoca norvegica* (Lilljeborg). 46. *M. majuscula* Gurjanova. 47. *Monoculoides zernovi* Gurjanova*. 48. *Pleustes panoplus* (Kr.) s. sp. *tuberculatus* Bate. 49. *Rhachotropis oculata pacifica* Gurjanova*. 50. *Melita* sp. 51. *Yschy-*

*Ophiura sarsi*Грпуну-
повка*Ophiura sarsi* ++ *Ampellicca macrocephala*

rocerus pachtusovi Gurjanova. 52. *Y. commensalis* Chevreux. 53. *Erictonius tolli* Bruggen*. 54. *Dulichia* sp. 55. *Pandalus goniurus* Stimpson. 56. *P. montagui tridens* Rathbun. 57. *Spirontocaris arcuata* Rathbun. 58. *S. spina intermedia* Kobjakova. 59. *Eualus pusiola* (Kröyer). 60. *E. fabricii* (Kröyer). 61. *Sclerocrangon sharpi* Ortman. 62. *S. intermedia* (Stimpson). 63. *S. variabilis* (Rathbun). 64. *Nectocrangon dentata* Rathbun. 65. *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt. 66. *Margarites* sp. 67. *Natica* sp. 68. *Crepidula* sp. 69. *Velutina* sp. 70. *Buccinum* sp. 71. *Plicifusus* sp. 72. *Chlamis* sp.* 73. *Mytilus edulis* Linne. 74. *Astarte (Nicania) montagui* (Dillwyn). 75. *Venericardia* sp. 76. *Thyasira gouldi* Philippi. 77. *Cardium ciliatum* Fabricius. 78. *Heteropora* sp. 79. *Alcyonidium* sp. 80. *Membranipora* sp.* 81. *Flustra* sp. 82. *Smittina* sp. 83. *Porella saccata* (Busk). 84. *Schizoporella* sp. 85. *Leischara* sp.* 86. *Hippothoa hyalina* (L.). 87. *Retepora* sp. 88. *Cellepora* sp.* 89. *Hippasteria leiopelta* Fisher. 90. *H. kurilensis* Fisher. 91. *Crosaster papposus* (Linne). 92. *Stephanasterias albulata* (Stimpson). 93. *Leptasterias orientalis* Djakonov. 94. *Asteronyx loveni* Müller. 95. *Gorgonoccephalus caryi* (Lyman). 96. *Ophiolima capillata* (Clark). 97. *Amphiura megapoma* (Clark). 98. *Ophiura maculata* (Ludwig). 99. *O. leptocenia* Clark. 100. *Strongylocentrotus sachalinicus* Döderlein*. 101. *Echinarachnius parma* Lam. 102. *Chelyozoma* sp.

Грпуну-
повка*Ophiura sarsi* ++ *Chiridota pellucida*

1. *Tubularia indivisa* L. 2. *Sertularella tricuspidata* (Alder). 3. *Eunephthya* sp. 4. *Lineus* sp. 5. *Mystides borealis* Theel. 6. *Aphrodita talpa Quatrefages*. 7. *Parachalosyndra krassini* (Annenkova.). 8. *Gattiana amundseni* (Malmgren). 9. *Eunoë depressa* Moore*. 10. *E. nodosa* (Sars). 11. *Hatmothoë imbricata* (L.)*. 12. *Glycinde armigera* Moore. 13. *Exogone gemmifera* Pagenstecher*. 14. *Autolytus* sp. 15. *Nephtys coeca* (O. F. Müller). 16. *Onuphis (Nothria) conchylega* Sars. 17. *Phyllochaetopterus claparedii* McIntosh. 18. *Flabelligera affinis* Sars. 19. *Brada* sp. 20. *Scalibregma inflatum* Rathke. 21. *Capitellidae*. 22. *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. 23. *Myriochele oculata* Zachs. 24. *Pectinaria (Cistenides) hyperborea* (Malmgren). 25. *Terebellides stroëmi* Sars. 26. *Sabella maculata* (Bush). 27. *Serpula (Crucigera) zygophora* (Johnson). 28. *Protula pacifica* Pixell. 29. *Spirorbis (Dixiospira) spirillum* (L.). 30. *Priapulid caudatus* Lamarck. 31. *Phascolosoma* sp. 32. Cumacea. 33. *Lysianassidae*. 34. *Pagurus pubescens* Kröyer*. 35. *Paralithodes camtschatica* (Tilesius)*. 36. *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius)*. 37. *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt. 38. *Margarites* sp. 39. *Natica* sp. 40. *Trichotropis bicarinata* Sowerby. 41. *Neptunea* sp.* 42. *Lora* sp. 43. *Nucula tenuis expansa* Reeve. 44. *Leda* sp. 45. *Yoldia limatula* Say. 46. *Yoldia thraciaeformis* Storer. 47. *Pecten* sp. 48. *Musculus nigra* (Gray). 49. *Astarte (Nicania) montagui* (Dillwin). 50. *Venericardia* sp. 51. *Thyasira gouldi* Philippi. 52. *Tharas alouticus* Dall. 53. *Montacuta* sp. 54.

**Грпунну-
ровка**
Ophiura
sarsi +
**Chirido-
ta pelluci-
da**

Cardium ciliatum Fabricius. 55. *C. californiense* Deshayes. 56. *Siliqua* sp. 57. *Lyonsia* sp. 58. *Thracia beringiana* Dall. 59. *Alcyonidium* sp.*. 60. *Flustra* sp. 61. *Leptychaster arcticus* (M. Sars). 62. *Trophodiscus uber* Djakonov. 63. *Pseudarchaster* sp. 64. *Crosaster obscurus* (Verrill). 65. *Pedicellaster magister ochotensis* Djakonov*. 66. *Lethasterias nanimensis chelifera* (Verrill). 67. *Evasterias echinosoma* Fisher. 68. *Gorgonoccephalus caryi* (Lyman). 69. *Ophiolima papillata* (Clark). 70. *Ophiopholis aculeata* (L.). 71. *Ophiura leptocentia* Clark. 72. *Strongylocentrotus droebachiensis* O. Müller*. 73. *S. sachalinicus* Döderlein. 74. *Echinarachnius parma* Lam*. 75. *Cucumaria* sp.* 76. *Psolus fabricii* Duben et Koren.

**Ophiopho-
lis aculea-
ta** + **Spon-
gia**

1. *Tetilla cranium* (Muller)*. 2. *Donata cyncorium* (Linne)*. 3. *Polymastia* sp.* 4. *Suberites montiniger* (Carter). 5. *Mycale adharens* (Lambe). 6. *M. loveni* (Fristedt)*. 7. *M. lindbergi* Koltun. 8. *Asbestopluma* sp. 9. *Esperiopsis digitata digitata* (M.-Mcl)*. 10. *Biemna variantia* (Bowerbank)*. 11. *Myxilla incustans* (Johnston)*. 12. *M. parasitica* Lambe. 13. *Stelodoryx alaskensis* (Lambe)*. 14. *Jophon piceus* Vosmaer*. 15. *Forcepia uschakovi* (Burton)*. 16. *Cornulum tubiformis* Burton*. 17. *Inflatella globosa* Burton. 18. *Microcion primitiva* Koltun*. 19. *Phorbas paucistyliferus* Burton*. 20. *Phakellia cribrosa* (M.Mcl.). 21. *Homaxinella subdola* (Bowerband)*. 22. *Hymeniacion assimilis* (Levinsen)*. 23. *Halichondria panicea* (Pallas). 24. *Haliclona gracilis* (M.-Mcl.) 25. *H. borealis* (Lambe)*. 26. *Eudendrium* sp. 27. *Verticillina verticillata* (L.)*. 28. *Lafoea grandis grandis* Hincks*. 29. *L. fruticosa* (M. Sars)*. 30. *L. dumosa* (Flemming). 31. *Grammaria stentor* Allman. 32. *G. abietina* (M. Sars)*. 33. *G. immersa* f. *gracilis* (Wulffius). 34. *Sertularia polyzonias* (L.)*. 35. *S. gigantea* Mereschkovsky. 36. *S. abida* Kirchenpauer*. 37. *S. tricuspidata* (Alder). 38. *Sertularia brashnikovii* Kudelin. 39. *S. plumosa* (Clark). 40. *Thuiaria subthuja* (L.)*. 41. *T. laxa* Allman. 42. *T. thuja* (L.). 43. *T. tetrastrata* Naumov. 44. *Halecium beani* Johnston. 45. *Cladocarpus formosus* Allman. 46. *Allopora steinigeri* Fisher*. 47. *A. boreopacifica* (Broch). 48. *A. norvegica* (Gunnerth) pacifica (Broch). 49. *Eunephthya* sp. 50. *Pavonaria* sp. 51. *Lineus torgatus* Coe. 52. *Phyllococe (Anaitides) groenlandica* Oersted. 53. *Gattyana cirrosa* (Pallas). 54. *G. cirrosa* (Pallas)*. 55. *Arcteobea spinelytris* Uschakov. 56. *Eunoë senta* (Moore)*. 57. *E. depressa* Moore. 58. *E. nodosa* (Sars)*. 59. *E. spinicirris* Annenkova. 60. *Harmathoe imbricata* (L.). 61. *H. impar* (Johnston). 62. *Syllis (Typosyllis) fasciata* Malmgren. 63. *Autolytus prismaticus* (Fabricius). 64. *Exogone* sp. 65. *Nereis zonata* Malmgren. 66. *Nephthys minuta* Theel. 67. *N. coeca* (O. F. Müller). 68. *N. ciliata* (O. F. Müller)*. 69. *N. longisetosa* Oersted. 70. *Ephesia gracilis* Rathke. 71. *Euphrosyne borealis* Oersted. 72. *Onuphis (Nothria) conchylega* Sars. 73. *Lumbriconereis* sp. 74. *Chaetopterus va-*

**Ophiopho-
lis aculea-
ta + Spon-
gia**

riopedatus (Renier). 75. *Cirratulus* sp. 76. *Chaetozone setosa* Malmgren. 77. *Flabelligera affinis* Sars. 78. *Stylarioides plumosa* (O. F. Müller). 79. *Brada granulata* Malmgren. 80. *Scalibregma inflatum* Rathke. 81. *Ammotrypane aulogaster* Rathke. 82. *Capitellidae*. 83. *Nicomache lumbricalis* (Fabricius). 84. *Praxillella praetermissa* Malmgren. 85. *Axiothella catenata* (Malmgren). 86. *Myriochele oculata* Zachs. 78. *Melinna elisabethae* McIntosh. 88. *Spirorbis (Leodora) validus* Verrill*. 89. *Balanus rostratus dalli* Pilsbry.* 90. *B. rostratus apertus* Pilsbry. 91. *B. evermanni* Pilsbry. 92. *B. balanus* (Linne). 93. *Diastylis bidentata* Calman. 94. Cumacea. 95. *Rocinella maculata* Schioedte et Meinert. 96. *Arcturus setosus* Gurjanova. 97. *Caprellidae**. 98. *Anonyx birulai* Gurjanova. 99. *A. nugax* (Phipps). 100. *A. nugax pacificus* Gurjanova. 101. *A. compacta* Gurjanova. 102. *Socarnes vahli* (Kröyer). 103. *S. bidentatus* (Bate). 104. *Orchomenella* sp.. 105. *Stegocephalus inflatus* Kröyer*. 106. *S. ampulla* (Phipps). 107. *Byblis gaimardi* (Kröyer). 108. *Metopa majuscula* Gurjanova. 109. *Leucothoe spinicarpa* (Abildgaard). 110. *Pardalisca* sp. 112. *Pleustes cataphractus* (Stimson). 113. *Eusirus cuspidatus* Kröyer. 114. *Rhachotropis aculeata* (Lepechin). 115. *Melita kurilica* Gurjanova. 116. *M. uncinata* Gurjanova. 117. *Podoceroopsis nitida* (Stimpson). 118. *Ychyrocerus commensalis* Chevreux. 119. *Erictonius tolli* Brüggem. 120. *Unciola leucopis* (Kröyer). 121. *Dulichia* sp. 122. *Pandalus montagui tridens* Rathbun. 123. *Spirontocaris arcuata* Rathbun. 124. *S. spina intermedia* Makarov. 125. *Hetairus polaris* (Sabine). 126. *Eualus pusiola* (Kröyer). 127. *E. fabricii* (Kröyer). 128. *E. suceyi* (Stimpson). 129. *Nectocrangon dentata* Rathbun. 130. *Sclerocrangon intermedia* (Stimpson)*. 131. *Pagurus pubescens* Kröyer*. 132. *P. splendescens* Owen*. 133. *Lithodes aequispina* Benedict. 134. *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius). 135. *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt. 136. *Coloscendeis orientalis* Losinsky. 137. *Lophyrochiton* sp. 138. *Lepeta* sp. 139. *Crepidula* sp.* 140. *Velutina* sp. 142. *Argobuccinum* sp. 143. *Buccinum* sp.* 144. *Trophon clatratus* Linne. 145. *Neptunea* sp. 146. *Volutopsius* sp.* 147. *Pyrolofusus* sp. 147. *Plicifusus* sp.* 148. *Beringius* sp. 149. *Ancistrolepis* sp. 150. *Antiplanes* sp. 151. *Leda* sp. 152. *Yoldia myalis* Couthouy. 153. *Pecten (Clamys) albidus* Dall*. 154. *Pecten* sp.*. 155. *Crenella columbiana* Dall. 156. *Musculus* sp. 157. *Astarte (Nicania) montagui* (Dillwin). 158. *Venericardia* sp. 159. *Thyasira gouldi* Philippi. 160. *Cardium ciliatum* Fabricius. 161. *Serripes groenlandicus* (Chemnitz). 162. *Liocyma fluctuosa* (Gould). 163. *Saxicava arctica* (Linne)*. 164. *Stomatopora* sp. 165. *Tubulipora* sp. 166. *Crisia* sp.* 167. *Lichenopora* sp. 168. *Heteropora* sp. 169. *Membranipora* sp. 170. *Amphiblestrum* sp. 171. *Flustra* sp.*. 172. *Dendrobeania* sp.* 173. *Corynoporella* sp. 174. *Cribrillina* sp. 175. *Escharella ventricosa* (Hassel). 176. *Escharella* sp. 177. *Phylactella* sp. 178. *Smittina* sp. 179. *Porella saccata* (Busk). 180. *Schizoporella crustacea*

Ophiopholis aculeata* + *Spongia

(Smitt). 181. *Schizoporella* sp. 182. *Hippodiplosia* sp.* 183. *Stomatochetosella* sp.*. 184. *Leischara* sp. 185. *Hippothoe hyalina* (L.). 186. *Hippothoe* sp. 187. *Microporella* sp. 188. *Retepora* sp. 189. *Hippoponella* sp. 190. *Trophodiscus uber* Djakonov. 191. *Luidiaster dawsoni* (Verrill). 192. *Ceramaster patagonicus* (Sladen). 193. *C. arcticus* (Verrill). 194. *Hippasteria spinosa* Verrill. 195. *Hippasteria* sp.* 196. *Solaster paxillatus* Sladen. 197. *Crosaster papposus* (Linne). 198. *Pteraster militaris* (O. Müller). 199. *Pteraster* sp. 200. *Henricia* sp.* 201. *Pedicellaster* sp. 202. *Leptasterias orientalis* Djakonov. 203. *L. subarctica* Djakonov. 204. *Gorgonocephalus caryi* (Lyman). 205. *Ophiolebes vivipara* Djakonov. 206. *Amphiodia craterodmeta* Clark. 207. *Amphiura megapoma* (Clark). 208. *Ophiura leptoctenia* Clark. 209. *O. quadrispina* Clark. 210. *Strongylocentrotus* sp.*. 211. *Boltenia* sp.

Ampelisca macrocephala

**Грунну-
ровка**

Ampelisca macrocephala* + *Nicomache lumbricalis* + *Tecticeps renoculus

1. *Spongia*. 2. *Pavonaria* sp. 3. Nemertini. 4. *Hololepiddella tuta* (Grube). 5. *Polynoë tarasovi* Annenkova. 6. *Arctoebea anticostiensis* Uschakov. 7. *Eunoë nodosa* (Sars). 8. *Glycinde armigera* Moore. 9. *Onuphis (Nothria) conchylega* Sars. 10. *Lumbriconereis* sp. 11. *Scoloplos armiger* (O. F. Müller). 12. *Chaetopterus variopedatus* (Renier). 13. *Chaetozone setosa* Malmgren. 14. *Travisia kerguelensis intermedia* Annenkova. 15. *Capitellidae*. 16. *Axiothella catenata* (Malmgren). 17. *Maldane sarsi* Malmgren. 18. *Myriochele oculata* Zachs. 19. *Melinna elisabethae* McIntosh. 20. *Polycirrus medusa* Grube. 21. *Sabellidae*. 22. *Spirorbis* sp. 23. *Phascolosoma* sp. 24. *Diastylis* sp. 25. Cumacea 26. *Anonyx nugax* (Phipps)*. 27. *A. nugax pacificus* Gurjanova*. 28. *Hippomedon* sp. 29. *Stegoccephalus* sp. 30. *Ampelisca derjugini* Bulicheva*. 31. *A. pacifica* Gurjanova. 32. *Melita* sp. 33. *Pandalus borealis* Kroyer.* 34. *Nectocrangon ovifer* Rathbun. 35. *Sclerocrangon intermedia* (Stimpson)*. 36. *S. communis* (Rathbun)*. 37. *Pagurus pubescens* Kröyer. 38. *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius)*. 39. *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt. 40. *Chaetoderma* sp. 41. *Margarites* sp. 42. *Turritella* sp. 43. *Crepidula* sp. 44. *Natica* sp. 45. *Buccinum* sp. 46. *Neptunea eulimata* (Dall). 47. *N. pribiloffensis* (Dall). 48. *Neptunea* sp. 49. *Volutopsius* sp. 50. *Plicifusus kroyeri* (Möller). 51. *Ancistrolepis* sp. 52. *Beringius* sp. 53. *Lora* sp. 54. *Scala* sp. 54. *Leda* sp. 55. *Pecten* типа *alaskensis*. 56. *Axinopsis orbiculata* G. O. Sars. 57. *Cardium ciliatum* Fabricius. 58. *Serripes groenlandicus* (Chemnitz). 59. *Liocyma* типа *beckii*. 60. *Macoma calcarea* (Chemnitz)*. 61. *Macoma* sp. 62. *Tellina lutea* Grey. 63. *Thracia* sp. 63. *Octopus* sp. 65. *Leischara* sp. 66. *Trophodiscus uber* Djakonov. 67. *Pteraster obscurus* (Perrier). 68. *Gorgonocephalus caryi* (Lyman). 69. *Ophiopholis aculeata* (L.). 70. *Amphiura beringiana* Baranova. 71. *Amphiura* sp. 72. *Stegophiura brachiactis* (Clark). 73. *Ophiura maculata* (Ludwig). 74. *O. leptoctenia* Clark. 75. *Ophiopenia tetracantha* Clark. 76. *Strongylocentrotus droebachiensis* (O. F. Müller). 77. *Echinarachnius parma* Lam. 78. *Ascidia* sp. 79. *Synascidia*.

Группировка
Ampelisca macrocephala* + *Byblis gaimardi* + *Acila castrensis

1. *Spongia*. 2. *Lafoea grandis grandis* Hincks. 3. *Pavonaria* sp.* 4. *Actinaria*. 5. *Gattiana cirrosa* (Pallas). 6. *Eunoe depressa* Moore. 7. *E. nodosa* (Sars). 8. *Harmothoe rarispina* (Sars). 9. *Glycera capitata* Oersted. 10. *Syllis (Ehlersia) oerstedii* (Malmgren). 11. *Euphrosyne hortensis* Moore. 12. *Scalibregma inflatum* Rathke. 13. *Travisia kerguelensis intermedia* Annenkova. 14. *Capitellidae*. 15. *Axiothella catenata* (Malmgren). 16. *Pectinaria (Cistenides) granulata* (L.). 17. *Melinna elisabethae* McIntosh. 18. *Terebellides stroemi* Sars. 19. *Phascolosoma* sp. 20. *Cumacea*. 21. *Anonyx nugax* (Phipps). 22. *Ampelisca* sp. 23. *Byblis* sp. 24. *Pandalus goniurus* Stimpson*. 25. *P. borealis* Krøyer*. 26. *Crangonidae*. 27. *Pagurus undosus* (Benedict). 28. *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius). 29. *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt. 30. *Crepidula* sp. 31. *Buccinum* sp. 32. *Neptunea* sp. 33. *Plicifusus krøyeri* (Möller). 34. *Japellion* sp. 35. *Lora* sp. 36. *Leda* sp. 37. *Astarte (Nicania) montagui* (Dillwin). 38. *Serripes laperousi* Deshayes. 39. *Macoma calcarea* (Chemnitz). 40. *Saxicava* sp. 41. *Octopus* sp. 42. *Flustra* sp. 53. *Crosaster* sp. 44. *Asteronyx loveni* Müller et Troschel*. 45. *Gorgonocephalus caryi* (Lyman)*. 46. *Ophiopholis aculeata* (L.). 47. *Ophiura leptoctenia* Clark. 48. *Molgula* sp.

Astarte ioani

1. *Spongia**. 2. *Eudendrium* sp. 3. *Lafoea grandis grandis* Hincks.* 4. *Grammaria stentor* Allman. 5. *Sertularella tricuspadata* (Alder). 6. *Sertularia* sp. 7. *Abietinaria abietina* (L.)*. 8. *Thuiaria* sp. 9. *Helecium* sp. 10. *Nemertini*. 11. *Phyllodoce (Anaitides) groenlandica* Oersted. 12. *Aphrodita talpa* Quatrefages. 13. *Polynoë (Enipo) canadensis* (McIntosh). 14. *Arcteoeba spineltris* Uschakov. 15. *Harmothoe rarispina* (Sars). 16. *Glycinde armigera* (Sars). 17. *Nereis* sp. 18. *Nephtys paradoxa* Malmgren. 19. *N. coeca* (O. F. Müller). 21. *Eunice cobincsis* McIntosh. 20. *N. ciliata* (O. F. Müller). 22. *Lumbriconereis* sp. 23. *Aricia norvegica* Sars. 24. *Scoloplos armiger* (O. F. Müller). 25. *Chaetopterus variope-datus* (Renier)*. 26. *Travisia* sp. 27. *Capitellidae*. 28. *Myriochele oculata* Zachs. 29. *Amphicteis gunneri* var. *japonica* McIntosh. 30. *Terebellides stroemi* Sars. 31. *Pista* sp. 32. *Priapulus caudatus* Lamarck. 33. *Phascolosoma* sp. 34. *Cumacea*. 35. *Rocinella* sp. 36. *Caprellidae*. 37. *Lysianassidae*. 38. *Stegocephalus inflatus* Krøyer. 39. *Pandalus* sp. 40. *Pagurus* sp. 41. *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt. 42. *Chiton* sp. 43. *Crepidula grandis* Middendorff. 44. *Turritella* sp. 45. *Natica* sp. 46. *Volutopsius* sp. 47. *Beringius* sp. 48. *Dentalium* sp. 49. *Nucula tenuis* (Montagui). 50. *Pecten islandicus islandicus* Müller. 51. *Axinopsis* sp. 52. *Cardium ciliatum* Fabricius. 53. *Liocyma fluctuosa* (Gould). 54. *Arca* sp. 55. *Limopsis* sp. 56. *Flustra* sp. 57. *Leishara* sp.* 58. *Cellepora* sp. 59. *Cheilopora* sp. 60. *Lethasterias nanimensis chelifera* (Verrill). 61. *Henricia* sp. 62. *Amphiodia craterodmeta* Clark. 63. *Ophiura maculata* (Ludwig). 64. *Molgula* sp.*

Brisaster townsendi

1. *Verticillina verticillata* (L.). 2. *Lafoea grandis* Hincks. 3. *L. fruticosa* (M. Sars). 4. *Grammaria stentor* Allman. 5. *G. abietina* (M. Sars). 6. *Sertularia* sp. 7. *Thuiaria* sp. 8. *Actiniaria* *. 9. *Nemertini*. 10. *Phyllodoce* (*Anaitides*) *groenlandica* var. *orientalis* Zachs. 11. *Aphrodita talpa* Quatrefages. 12. *Polynoë tarasovi* Annenkova. 13. *Arcteobea spinelitrís* Uschakov. 14. *Eunoë nodosa* (Sars). 15. *Pholoë minuta* Fabricius. 16. *Goniada maculata* Oersted. 17. *Glycinde armigera* Moore. 18. *Nephtys brachicephala* Moore. 19. *N. coeca* (O. F. Müller). 20. *Onuphis* (*Nothria*) *conchylega* Sars. 21. *Onuphis parva striata* Uschakov. 22. *Lumbriconereis* sp. 23. *Aricia norvegica* Sars. 24. *Scoloplos armiger* (O. F. Müller). 25. *Tharyx* sp. 26. *Chaetozone setosa* Malmgren. 27. *Brada* sp. 28. *Travisia* sp. 29. *Capitellidae*. 30. *Notoproctus oculus* Arwidsson. 31. *Rhodine gracilior* (Tauber). 32. *Petaloproctus tenuis* (Theel). 33. *Axiothella catenata* (Malmgren). 34. *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. 35. *Myriochele oculata* Zachs. 36. *Pectinaria* (*Cistenides*) *granulata* (L.). 37. *P.* (*Cistenides*) *hyperborea* (Malmgren). 38. *Melinna elisabethae* McIntosh. 39. *Amphareta acutifrons* Grube. 40. *Lysippe labiata* Malmgren. 41. *Amphicteis gunneri* var. *japonica* McIntosh. 42. *Amphicteis mederi* Annenkova. 43. *Pista vinogradovi* Ushakov. 44. *Pista incariensis* Annenkova. 45. *Artacama proboscidea* Malmgren. 46. *Sabellidae*. 47. *Priapulus caudatus* Lamarck. 48. *Phascolosoma* sp. 49. *Ostracoda*. 50. *Cumacea*. 52. *Rocinella maculata* Schioedte et Meinert. 53. *Anonyx nugax* (Phipps). * 54. *Pseudalibrotus* sp. 55. *Stegocephalus inflatus* Kröyer. 56. *Ampelisca* sp. 57. *Byblis* sp. 58. *Pandalus goniurus* Stimpson. 59. *P. borealis eous* Makarov. * 60. *Eualus biuinguis* (Rathbun). 61. *Nectocrangon dentata* Rathbun. * 62. *N. ovifer* Rathbun. * 63. *Sclerocrangon communis* (Rathbun). * 64. *Pagurus pubescens* Kröyer *. 65. *P. rathbuni* (Benedict). 66. *P. splendescens* Owen. 67. *P. cornutus*. (Benedict). 68. *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) *. 69. *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt. 70. *Chaetoderma* sp. 71. *Margarites* sp. 72. *Turritella* sp. 73. *Natica* sp. 74. *Trophon clathratus* Linné. 75. *T. truncatus* Ström. 76. *Buccinum* sp. * 77. *Neptunea lirata* (Martyn). 78. *Neptunea* sp. 79. *Admete viridula* (Fabricius). 80. *Volutopsius* sp. 81. *Plicifusus kröyeri* Möller. 82. *Antiplanes* sp. 83. *Cylichna alba corticata* Beck. 84. *Siphonodentalium* sp. 85. *Dentalium* sp. 86. *Nucula* sp. 87. *Acila castrensis* Hinds. 88. *Leda* sp. 89. *Yoldia thraciaeformis* Storer. 90. *Y. beringiana* Dall. 91. *Crenella columbiana* Dall. 92. *Montacuta* sp. 93. *Thyasira gouldi* Philippi. 94. *Axinopsis* sp. 95. *Cardium ciliatum* Fabricius. 96. *Serripes groenlandicus* (Chemnitz). 97. *Liocyma fluctuosa* Gould. 98. *Macoma moesta* Deshayes. 99. *Macoma* sp. 100. *Panope* sp. 101. *Heliometra gracilis maxima* Clark *. 102. *Trophodiscus uber* Djakonov. 103. *Ceramaster patagonicus* (Sladen). 104. *Crosaster papposus* (Linne). 105. *Henricia* sp. * 106. *Lethasterias nanimensis chelifera* (Verrill). 107. *Gorgonocephalus caryi* (Lyman). 108. *Strongylocentrotus* sp. 109. *Echinarachnius parma* Lam. 110. *Chiridota* sp. 111. *Trochostoma* sp. 112. *Tunicata*.

***Acila
castrensis***

1. *Pavonaria* sp. 2. *Nemertini*. 3. *Phyllodoce* (*Anaitides*) *groenlandica* Oersted. 4. *Arctoebea spinelitr*is Uschakov. 5. *Lumbriconereis* sp. 6. *Prionospio malmgreni* Claparede. 7. *Myriochele oculata* Zachs. 8. *Flabelligera* sp. 9. *Rhodine gracilior* (Tauber). 10. *Petalloproctus tenuis* (Theel). 11. *Axiothella catenata* (Malmgren). 12. *Maldane sarsi* Malmgren. 13. *Melinna elisabethae* McIntosh. 14. *Ampharete longipaleolata* McIntosh. 15. *Ostracoda*. 16. *Cumacea*. 17. *Erictonius* sp. 18. *Eualus biuguis* (Rathbun). 19. *Gennadas borealis* Rathbun. 20. *Hymenodora frontalis* Rathbun. 21. *Pagurus rathbuni* (Benedict). 22. *Chionoecetes angulatus angulatus* Rathbun*. 23. *Buccinum* sp. 24. *Neptunea* sp. 25. *Sipho* sp. 26. *Lora* sp. 27. *Admete* sp. 28. *Dentalium* sp. 29. *Leda* sp. 30. *Yoldia beringiana* Dall. 31. *Yoldia* sp. 32. *Montacuta* sp. 33. *Macoma* sp. 34. *Ophiura leptoctenia* Clark. 35. *Molgu-*
la sp.

***Brisaster
latifrons***

1. *Lafœa grandis grandis* Hincks. 2. *Abietinaria abietina* (L.). 3. *Pavonaria* sp. 4. *Nemertini*. 5. *Phyllodoce* (*Anaitides*) *groenlandica* Oersted. 6. *Leanira areolata* McIntosh. 7. *Glycera capitata* Oersted. 8. *Nephtys brachicephala* Moore. 9. *N. coeca* (O. F. Müller). 10. *Lumbriconereis* sp. 11. *Laonice cirrata* (Sars). 12. *Phyllochaetopterus claparedii* McIntosh. 13. *Stylarioides schmidti* Annenkova. 14. *Brada inhabilis* (Rathke). 15. *Brada* sp. 16. *Maldanella hazai* (Izuka). 17. *Maldane sarsi* Malmgren. 18. *Myriochele oculata* Zachs. 19. *Amphicteis mederi* Annenkova. 20. *Pista zachsi* Annenkova. 21. *Sabellidae*. 22. *Priapululus caudatus* Lamarck. 23. *Phascolosoma* sp.* 24. *Cumacea*. 25. *Isopoda*. 26. *Lysianassidae*. 27. *Ampelisca* sp. 28. *Byblis* sp. 31. *Pandalus* sp. 29. *Pagurus rathbuni* (Benedict)*. 30. *Pagurus* sp. 31. *Chionoecetes* sp. 32. *Pantopoda* gen. sp. 33. *Chiton* sp. 34. *Turritella* sp. 35. *Natica* sp. 36. *Trophon* sp. 37. *Buccinum* sp. 38. *Ancistrolepis* sp. 39. *Neptunea* sp. 40. *Retusa* sp. 41. *Cylichna* sp. 42. *Dentalium* sp. 43. *Leda* sp. 44. *Yoldia limatula* Say. 45. *Propeamussium* sp. 46. *Thyasira flexuosa* (Montagui). 47. *Macoma calcarea* (Chernitz). 48. *Macoma* типа *loveni*. 49. *Cuspidaria* sp. 50. *Leptychaster arcticus* (M. Sars). 51. *L. anomalus* Fisher. 52. *Pseudarchaster parelli* (Düben et Koren). 53. *Hippasteria spinosa* Verrill*. 54. *Solaster stimpsoni* Verrill.* 55. *Crosaster papposus* (Linne)*. 56. *Cr. borealis* Fisher. 57. *Pteraster marsippus* Fisher.* 58. *Henricia* sp.* 59. *Pedicellaster magister ochotensis* Djakonov*. 60. *Distola stieris* sp. 61. *Ophiolebes vivipara* Djakonov. 62. *Amphiodia craterodmeta* Clark. 63. *Stegophiura brachyactis* (Clark). 64. *Amphiophiura ponderosa* (Lyman). 65. *Ophiura sarsi* Lütken. 66. *O. quadrispina* Clark. 67. *Strongylocentrotus sachalinicus* Döderlein. 68. *S. echinodes* Agassiz et Clark. 69. *Cucumaria* sp. 70. *Psolus* sp.

Биоценозы	Виды
<p><i>Artacama proboscidea</i> + <i>Ammotrypane aulogaster</i></p>	<p>1. <i>Sertularia</i> sp. 2. <i>Abietinaria</i> sp. 3. <i>Thuiaria mereschkowskii</i> Kudelin. 4. <i>Phyllodoce (Anaitides) groenlandica</i> Oersted. 5. <i>Goniada maculata</i> Oersted. 6. <i>Travisia kerguelensis intermedia</i> Annenkova. 7. <i>Myriochele oculata</i> Zachs. 8. <i>Ampharetidae</i> 9. <i>Priapulid caudatus</i> Lamarck. 10. <i>Cumacea</i>. 11. <i>Isopoda</i>. 12. <i>Amphipoda</i>. 13. <i>Gastropoda</i>. 14. <i>Axiopsis</i> sp. 15. <i>Montacuta</i> sp. 16. <i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould). 17. <i>Alcyonidium</i> sp. 18. <i>Bryozoa varia</i>. 19. <i>Ophiopholis aculeata</i> (L.). 20. <i>Strongylocentrotus</i> sp.</p>

SUMMARY

1. In respect to the abundance of their bottom fauna the Kamchatkan waters of the Pacific Ocean and the northern Kurile Islands (especially their shallow coastal zone) are ranking among the most productive regions of the World Ocean.

2. Echinoderms and bivalve molluscs are dominant in the bottom fauna of eastern Kamchatka and northern Kurile Islands. Polychaetes and crustaceans are important too.

3. The bottom fauna of the Kamchatkan waters of the Pacific Ocean and the northern Kurile Islands consists mostly of free moving animals, living on the surface of the bottom (movable benthos). They constitute about 50% of the whole benthos biomass.

4. The total mass of benthos decreases with depth owing to a diminishing supply of nutrient matter reaching the sea bottom and near-bottom water layers with increasing distance from the shores to the great depths.

5. The bottom fauna of the region investigated comprises sixteen biocoenoses (*Modiolus modiolus* + *Mytilus edulis* + Spongia + Hydroidea, *Echinarachnius parma*, *Astarte rollandi*, *Astarte alaskensis*, *Macoma calcaria*, *Cardium ciliatum*, *Ophiura sarsi*, *Astarte ioani*, *Ophiopholis aculeata* + Spongia, *Pavonaria* sp. + *Asteronyx loveni*, *Ampelisca macrocephala*, *Brisaster townsendi*, *Acila castrensis*, *Brisaster latifrons*, *Rhodine glaci-lior* + *Pista vinogradovi*, *Artacama proboscidea* + *Ammotrypane aulogaster*) which fall into two natural groups, distinguished by several characteristics: (a) sublittoral biocoenoses (the first seven biocoenoses) and (b) bathyal biocoenoses (the remaining nine biocoenoses).

6. The greatest frequency of occurrence and highest quantitative abundance of these groups are delimited by a well pronounced border line which passes along the outer edge of the shelf, i. e. in the zone of depths, where the most abrupt changes of all oceanographic features are known to occur.

7. The animal communities most frequent and abundant on pebble and coarse-grained sand and gravel, as well as the majority of communities associated with fine-grained sandy grounds are also pre-eminently shallow-water (sublittoral) biocoenoses, whereas the animal communities encountered mostly on soft grounds (aleurite or sandy aleurite) generally belong to the continental slope biocoenoses.

8. Sublittoral biocoenoses are exposed to seasonal variations of temperature, ranging from -1° — $-1,5^{\circ}$ C to 3° — 5° C, reduced salinity (30—33‰), and high oxygen concentrations (no less than 70—80% of saturation), whereas the bathyal biocoenoses live under conditions of fairly uniform or even constant temperature (2° to 4° C), normal oceanographic salinity (34—35‰) and not unfrequently considerably reduced concentration of O_2 (20% of saturation or less).

9. The animal communities of the investigated region are markedly

differing from each other by their specific composition. The number of similar species is directly related to similarity of living conditions in biocoenoses.

10. The relationship of species in the biocoenoses conforms to a general rule, which governs the structure of all biocoenoses, namely that within every biocoenosis, independently of the number of its component species, always exists a certain small-numbered group of forms which predominates over all other members of the biocoenosis and forms its basic nucleus. This group of forms, in its turn, generally contains one (less frequently two or three) species of especially high quantitative abundance.

11. The quantity of species in the biocoenoses as well as the quantitative abundance of their different species are determined in every case by the quantity and the «volumes» (sizes) of the ecological niches, i. e. by the greater or lesser intensity and range of the complex of factors which govern the living conditions of the various species.

12. The relationships between the species of a community are mostly negative. In most cases the groups of forms composing a biocoenosis, especially the dominating and most characteristic of them (the so-called dominant species), consist of organisms with different life requirements, and, therefore, less dependent from one another. Such a structure of the communities contributes to a most complete use of living conditions presented by a biotope and keeps down interspecific competition.

13. The 16 biocoenoses listed above are referred to four zones, designated as tropical ones; everyone of them is characterised by a relatively uniform (stable) abiotic environment (type of ground, intensity of hydrodynamic factors which govern distribution and transfer of nutrient matter to the bottom and to the near-bottom water layers, concentration of O₂ etc., as well as by a predominance of invertebrates, which, regardless of their taxonomic position, are characterised by a similar mode of life, feeding habits and several common features of morphological adaptation.

14. According to its bottom relief, system of bottom currents and intensity of vertical mixing, which affect the rate of sedimentation, the composition of deposits (including organic detritus) and the pattern of their distribution, one and the same zone may simultaneously occupy several different vertical horizons. It seems, thus, that at different depths conditions reoccur which favor the development of definite groups of bottom animals which are ecologically similar, though represented by different species.

15. Within the region of eastern Kamchatka and northern Kurile Islands, which in its entity belongs to the North-boreal subregion of the Boreal north-pacific region, two relatively cold-water regions (a lower sublittoral and a lower bathyal) and two warmer regions (an upper sublittoral and an upper bathyal) are distinguished.

16. The Kamchatkan waters of the Pacific and the northern Kurile Islands belong to the most important and promising regions of the Far — Eastern seas. Huge stocks of commercial benthos-eating animals, first of all flatfish, find here abundant food, consisting of bivalve molluscs, polychaetes, crustaceans and various other bottom organisms.

17. The total annual catch should be regulated on the basis of scientific data, so as not to affect the natural capacity of the stocks of flatfish to replenish losses caused by fishery. In the individual case of the Kronotzkyy Gulf the annual catch of flatfish should be restricted to 33 thousand of cwts.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
<i>Глава I.</i> Краткий очерк исследований донной фауны в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов	5
<i>Глава II.</i> Краткая характеристика физико-географических условий района исследований	9
<i>Глава III.</i> Материал и методика	16
<i>Глава IV.</i> Количественная характеристика донной фауны	25
Распределение общей биомассы бентоса и основных составляющих его групп донных животных	25
Камчатский залив	25
Кроноцкий залив	40
Авачинский залив	48
Восточное побережье южной оконечности Камчатки (к югу от Авачинского залива) и северных Курильских островов	49
Охотоморская сторона Северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки	56
Некоторые общие замечания о составе и распределении донной фауны в районе восточной Камчатки и северных Курильских островов	62
Сравнение показателей количественного развития донной фауны района восточной Камчатки и северных Курильских островов с другими районами Мирового Океана	64
<i>Глава V.</i> Биоценозы района восточной Камчатки и северных Курильских островов	67
Описание биоценозов	67
Биоценоз <i>Modiolus modiolus</i> + <i>Mytilus edulis</i> + <i>Spongia</i> + <i>Hydroidea</i>	68
Биоценоз <i>Echinarachnius parma</i>	73
Биоценоз <i>Astarte rollandi</i>	83
Биоценоз <i>Astarte alaskensis</i>	88
Биоценоз <i>Macoma calcarea</i>	94
Биоценоз <i>Cardium ciliatum</i>	102
Биоценоз <i>Ophiura sarsi</i>	110
Биоценоз <i>Ophiopholis aculeata</i> + <i>Spongia</i>	126
Биоценоз <i>Pavonaria sp.</i> + <i>Asteronyx loveni</i>	130
Биоценоз <i>Ampelisca macrocephala</i>	130
Биоценоз <i>Astarte ioani</i>	140
Биоценоз <i>Brisaster townsendi</i>	144
Биоценоз <i>Acila castrensis</i>	153
Биоценоз <i>Brisaster latifrons</i>	160
Биоценоз <i>Artacama proboscidea</i> + <i>Ammotrypane aulogaster</i>	166
Глубоководный биоценоз полихет (<i>Rhodine gracilior</i> + <i>Pista vinogradovi</i> + <i>Terebellides stroemi</i> и др.)	176
Некоторые общие замечания о биоценозах района Восточной Камчатки и северных Курильских островов	178
Влияние некоторых абиотических факторов окружающей среды на распределение биоценозов	178
Сходство видового состава между биоценозами	181
Соотношение численности видов в биоценозах	186
Взаимоотношения между видами в биоценозах	190
<i>Глава VI.</i> Трофическая зональность в распределении донной фауны у берегов восточной Камчатки и северных Курильских островов	197
<i>Глава VII.</i> Зоогеографическая характеристика донной фауны района восточной Камчатки и северных Курильских островов	218
<i>Глава VIII.</i> Кормовое значение донной фауны	234
Заключение	242
Литература	246
Приложение	254

CONTENTS

Introduction	3
<i>Chapter I.</i> Historical review of the investigation of the bottom fauna in the region of eastern Kamchatka and northern Kurile Islands	5
<i>Chapter II.</i> Brief description of physico-geographical conditions in the region of investigation	9
<i>Chapter III.</i> Material and methods	16
<i>Chapter IV.</i> Quantitative distribution of bottom fauna	25
Distribution of total biomass of benthos and its main components	25
Kamchatsky bay	25
Kronotzky bay	40
Avachinsky bay	48
Eastern coast of the southern extremity of Kamchatka (to the South of Avachinsky bay) and northern Kurile Islands	49
Okhotsk coast of northern Kurile Islands and the southern extremity of Kamchatka	56
Some general remarks on the composition and distribution of bottom fauna in the region of eastern Kamchatka and northern Kurile Islands	62
Comparison of abundance of bottom fauna of the region of eastern Kamchatka and northern Kurile Islands with other regions of the World Ocean	64
<i>Chapter V.</i> Communities of the region of eastern Kamchatka and northern Kurile Islands	67
Description of communities	67
<i>Modiolus modiolus</i> + <i>Mytilus edulis</i> + Spongia + Hydroidea community	68
<i>Echinarachnius parma</i> community	73
<i>Astarte rollandi</i> community	83
<i>Astarte alaskensis</i> community	88
<i>Macoma calcarea</i> community	94
<i>Cardium ciliatum</i> community	102
<i>Ophiura sarsi</i> community	110
<i>Ophiopholis aculeata</i> + Spongia community	126
<i>Pavonaria</i> sp. + <i>Asteronyx loveni</i> community	126
<i>Ampelisca macrocephala</i> community	130
<i>Astarte ioani</i> community	130
<i>Brisaster townsendi</i> community	144
<i>Acila castrensis</i> community	153
<i>Brisaster latifrons</i> community	160
<i>Artacama proboscidea</i> + <i>Ammotrypane aulogaster</i> community	166
Polychaetous Deep-Sea community <i>Rhodine gracilior</i> + <i>Pista vinogradovi</i> + <i>Terebellides stroemi</i> et al	176
Some general remarks on the communities of eastern Kamchatka and northern Kurile Islands	178
a) Influence of some abiotic factors on the distribution of communities	178
b) Similarities in species composition of communities	181
c) Correlation of quantitative abundance of species in communities	186
d) Interrelation between species in communities	190
<i>Chapter VI.</i> Ecological zonation in the distribution of bottom fauna of eastern Kamchatka and northern Kurile Islands	197
<i>Chapter VII.</i> Zoogeographical characteristic of bottom fauna of eastern Kamchatka and northern Kurile Islands	218
<i>Chapter VIII.</i> Bottom fauna as feeding resource	234
Conclusion	242
Bibliography	246
Appendix	254

Алексей Павлович Кузнецов

Фауна донных беспозвоночных Прикамчатских вод
Тихого океана и северных Курильских островов

Утверждено к печати Институтом океанологии
Академии наук СССР

Редактор Издательства В. М. Макушок
Художник В. Г. Виноградов
Технический редактор Ю. В. Рылина
Корректор О. М. Кроп

РИСО АН СССР № 85-60В

Сдано в набор 14/III 1963 г. Подписано к печати 5/VIII 1963 г.
Формат 70×108^{1/16}. Печ. л. 17 Усл. печ. 23,29.
Уч.-изд. л. 23,2. Тираж 800 экз.
Т-08999. Изд. № 1247. Тип. зак. № 1953.

Цена 1 р. 72 к.

Издательство Академии наук СССР
Москва, К-62, Подсосенский пер., д. 21

2-я типография Издательства АН СССР
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
44	17 св.	в двухстворчатых	и двухстворчатых
48	26 св.	<i>opilio</i>	<i>opilio</i>
50	Таблица 22, 2 графа слева	m/c^2	g/m^2
54	8 св.	эмбрионтных	эмбрионтных
72	4 св.	<i>Hippothoa</i>	<i>Hippothoe</i>
128	Таблица 74, 1 графа справа, 9 св.	356	109,6
	10 св.		129,4
	4 графа справа, 1 св.		364
141	7 св.	88	87
	5 св.	биомассы	биомассы (в среднем 77%), на долю грунтоедов
145	Таблица 88, 1 графа справа, 7 св.	16,7	0,3
157	8 св.	195,6	192,2
	10 св.	210,8	207,4
174	5 св.	лишь около	не более
191	11 св.	Подобную	Подробную
192	14 св.	исходным	сходным
247	23 св.	1811	1811—1812
268	4 св.	oceanographic	oceanic