

В.В. Ошурков

**СУКЦЕССИИ И ДИНАМИКА
ЭПИБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ
ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ
БОРЕАЛЬНЫХ ВОД**

**Владивосток
Дальнаука**



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
FAR EASTERN BRANCH

Kamchatka Institute of the Ecology and Environment

V.V. Oshurkov

**SUCCESSIONS AND DYNAMIC OF EPIBENTHIC
COMMUNITIES
FROM THE BOREAL UPPER
SUBTIDAL ZONE**



Vladivostok
Dalnauka
2000

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Камчатский институт экологии и природопользования

В.В. Ошурков

**СУКЦЕССИИ И ДИНАМИКА ЭПИБЕНТОСНЫХ
СООБЩЕСТВ
ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ
БОРЕАЛЬНЫХ ВОД**



Владивосток
Дальнаука
2000

Ошурков В.В. Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали бореальных вод. Владивосток: Дальнаука, 2000. 206 с. ISBN 5-7442-1254-X.

Рассматриваются закономерности формирования и динамики эпибентосных сообществ мелководий Белого моря и северной Пацифики. Приводятся данные многолетних экспериментов по формированию эпибентосных сообществ на естественных и антропогенных субстратах. Излагается концепция сукцессионной гетерогенности эпибентоса верхней сублиторали в бореальных водах, позволяющая объяснить пространственную неоднородность населения бентали и разрешить противоречия между дискретной и континуальной моделями распределения сообществ донных организмов. Показано, что представления большей скорости сукцессионных процессов в морской среде, нежели в наземной, не имеют достаточных оснований.

Книга предназначена для гидробиологов, экологов и других специалистов, занимающихся проблемами морской биологии, а также преподавателей и студентов биологических факультетов.

Ил. 51, табл. 41, библиограф. 439.

Oshurkov V.V. Successions and dynamic of epibenthic communities from the boreal upper subtidal zone. Vladivostok: Dalnauka, 2000. 206 p. ISBN 5-7442-1254-X.

This book presents analysis of formation and dynamics of epibenthic communities from the White Sea and Northern Pacific. Results of the long-term experiments on the formation of epibenthic communities from the natural and artificial substrata are given. Conception of the succession heterogeneity is stated. This lets explain territorial heterogeneity of epibenthic communities from boreal upper subtidal zone and solve contradictions between discrete and continual models of distribution of benthic communities. It is shown, that opinion about fast succession processes in the seas in compare with ground dose not well-grounded.

The book is intended for hydrobiologists, ecologists and specialists who are involved in marine biology as well as for lectures and students of biological faculties.

Ил. 51, табл. 41, библиограф. 439.

Фото перед титулом:
Владимир Васильевич Ошурков

Ответственный редактор А.В. Ржавский
Рецензент А.Н. Кафанов

Утверждено к печати Ученым советом
Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН

ПРЕДИСЛОВИЕ

Вскоре после защиты докторской диссертации трагически ушел из жизни Владимир Васильевич Ошурков¹. Появление этой книги – скромная дань памяти талантливому ученому.

Публикуемая монография – крупное обобщение в морской биоценологии и теории биоразнообразия. Актуальность исследования, предпринятого В.В. Ошурковым, определяется не только принципиально новым взглядом на пространственную дифференциацию живого покрова верхних отделов шельфа, но также обоснованными рекомендациями для разных отраслей подводной биотехнологии (борьба с обрастанием судов и гидротехнических сооружений, анализ последствий тралового промысла, марикультура, охрана природной среды и др.).

Полученные автором результаты трудно назвать просто новыми. Во многих отношениях они уникальны. Исследователь-практик, владеющий техникой подводных гидробиологических работ, вполне оценит сложность получения сезонных, причем многолетних, данных, собранных при непосредственном участии автора в 2 районах Кандалакшского залива Белого моря, на 21 участке Авачинской губы (восточная Камчатка), в 19 районах Командорских островов и на разновозрастных подводных лавовых потоках вулкана Алаид на о-ве Атласова (северные Курильские острова).

Не только нетривиальными, но и значительно изменяющими традиционные представления о природе макробентосных сообществ верхних отделов шельфа являются теоретические воззрения В.В. Ошуркова на сукцессионную гетерогенность (мозаичность) эпибентоса верхней сублиторали, которая, по мнению автора, объясняет наблюдаемую неоднородность последнего существованием постоянных сукцессий и континуума гетерохронных (сериальных) и гетеротопных группировок бентоса. Согласно данной концепции в верхней сублиторали (высокобореальных и субарктических районов) от 0 до 15 м на твердых субстратах могут существовать по крайней мере 5-6 хорошо выраженных альтернативных сообществ: мидий–баланусов, бурых водорослей порядков *Laminariales* и *Fucales*, губок, актиний и асцидий. Смешанные структуры характеризуют проходящие сукцессии и являются неустойчивыми. Поступление в сублитораль огромного количества скального обломочного материала в

¹ Куликова В.А., Жирмунский А.В., Кафанов А.И., Ржавский А.В. Владимир Васильевич Ошурков (1945–1994) // Биол. моря. 1994. Т. 20, № 4. С. 322–323.



Осторожно - «красный прилив»! В.В. Ошурков на побережье Авачинской бухты в период изучения «красного прилива» (1980-е годы)

результате вулканической и тектонической деятельности, денудационных процессов на побережье и эрозии прибрежных скальных пород создает новые субстраты, которые, в зависимости от характеристик среды, постепенно заселяются и представляют собой начальные стадии сукцессий тех либо иных из указанных сообществ. Климаксное состояние сообществ достигается при формировании ассоциаций инкрустирующих кораллиновых водорослей с доминированием морских ежей. Таким образом, выделяемые большинством исследователей верхнесублиторальные эпибентосные сообщества представляют собой не что иное, как «различные фазы или стадии сукцессий».

Насколько оригинальна концепция, развиваемая В.В. Ошурковым, и как она соотносится с системой существующих взглядов? По сути, проблема заключается в пространственно-временных масштабах, избираемых разными исследователями при изучении пространственной гетерогенности живого покрова. В одних случаях биоценологи оперируют пространствами, измеряемыми максимум десятками метров, на протяжении времени, редко превышающем несколько последовательных лет (чаще же – сезонами одного года). Другой полюс представляют биогеографы, изучающие пространственные неоднород-



Рабочие будни. В.В. Ошурков (в центре) с сотрудниками своей лаборатории за обработкой проб обрастания в бух. Турпанка (Авачинская бухта, 1980-е годы)

ности живого покрова, составляющие сотни и тысячи километров и имеющие историю в сотни тысяч и миллионы лет. В.В. Ошурков – один из немногих специалистов-гидробиологов, остановившихся на мезомасштабном экологическом шкалировании, поэтому устанавливаемые им «сообщества» (впрочем, в выводах последние обозначаются как «типы обрастания» или «группировки бентоса») не имеют прямого отношения к петерсеновским сообществам, которыми оперирует большинство морских биоценологов. Разумеется, такой подход имеет все права на существование и вносит много нового в развитие концепций сообщества и биоразнообразия.

В развиваемых В.В. Ошурковым идеях, как и во всякой оригинальной точке зрения, конечно, много спорного, но одно несомненно: конструктивный анализ полученных результатов послужит прогрессу морских биоценологических исследований. В наше время публикация научной книги в России, к сожалению, требует зачастую огромных усилий. В связи с этим следует выразить искреннюю признательность ученикам В.В. Ошуркова, сотрудникам Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН, к.б.н. А.В. Ржавскому и Е.А. Иванюшиной, подготовившим рукопись к печати.

Книга появляется на свет и начинает жить своей собственной жизнью уже после смерти автора. Она представляет собой лишь незначительно отре-



Проведение в Авачинской бухте в зимний период (февраль 1988 г.) работ по сезонному изучению состояния гонад морских ежей. Погружение водолаза осуществлялось в легком водолазном снаряжении в сложной ледовой обстановке. Во время работы постоянно приходилось отталкивать баграми льдины, а перед спуском заливать в гидрокостюм водолазу горячую воду. Руководитель водолазных спусков - В.В. Ошурков (на борту)

дактированную рукопись докторской диссертации В.В. Ошуркова. Наверное, сам Владимир Васильевич написал бы ее как-то иначе, привел новые данные, что-то изменил, добавил или опустил. Мы, к сожалению, лишены этой возможности, в частности, список публикаций, на которые ссылался Владимир Васильевич в тексте, мы вынуждены оставить в авторском варианте.

Надеемся, что монография В.В. Ошуркова найдет своего благодарного читателя и займет подобающее ей высокое место в отечественной литературе по морской биоценологии.

Д.б.н. А.И. Кафанов, д.б.н. В.Я. Бергер

ВВЕДЕНИЕ

В морской экологии в последние десятилетия отчетливо наметилось смещение интересов от популяционных исследований к изучению структуры и функционирования сообществ гидробионтов. В настоящее время накоплены значительные материалы, касающиеся экологии, физиологии, продуктивности различных популяций бентосных организмов, однако для решения проблем функционирования морских экосистем эти подходы оказались недостаточными, поскольку в природных условиях лишь немногие виды можно рассматривать как изолированные популяции, а сообщества не есть простая совокупность отдельных популяций (Джиллер, 1988). Это становится особенно очевидным, когда не сбываются оптимистические прогнозы о восстановлении численности промысловых видов животных, основанные только на изучении динамики популяций отдельных видов (Pearson, 1986; Медников, 1988; Riedman, Estes, 1990). В то время как на суше, правда ценой больших потерь, выработаны основные принципы хозяйственной деятельности и управления некоторыми экосистемами, для морских донных сообществ такие подходы только начинают разрабатываться (Keegan, 1986). За редким исключением, например в собственных территориальных водах стран Юго-Восточной Азии, Средиземноморья и Северной Европы, эксплуатация морских биоресурсов находится на уровне доисторического «собираательства», правда, на значительно более высокой технической базе, что только усугубляет ситуацию.

Обширные сведения о видовом составе и распределении сообществ морского бентоса, накопленные в течение двух столетий, как правило, являются результатом одноразовых экспедиционных исследований и подобны ретроспективному ряду мгновенных фотоснимков, сделанных в различные времена года в разных местностях, масштабах и технике, что существенно затрудняет экологические обобщения. И только во второй половине XX в. в связи с очевидными катастрофическими изменениями прибрежных экосистем – при прямом или опосредованном влиянии человека – и с разработкой эффективных подводных технологий начались многолетние исследования морских сообществ как структурных и функциональных единиц сложных биологических систем с использованием экспериментальных методов. По сравнению с успехами изучения наземных экосистем морская экология делает лишь первые шаги и испытывает огромные трудности в классификации морской биоты, поскольку ландшафтный и геоботанический подходы все еще не адаптированы для морских исследований (Александров, 1984; Александров, Нинбург, 1983; Арзамасцев,

Преображенский, 1990; Мануйлов, 1990), а оригинальные методы только разрабатываются (Погребов, 1982, 1991).

Необходимость изучения динамики и сукцессий морских сообществ совершенно очевидна, поскольку только эти исследования позволяют получить необходимую информацию о естественных направлениях и темпах развития экосистем и их деградации при антропогенных воздействиях. На основании кратковременных наблюдений за изменениями некоторых эпибентосных сообществ в наиболее удобных для исследователей местообитаниях (литоральные сообщества, сообщества обрастания антропогенных субстратов, расположенные на небольших глубинах) порой складываются неверные представления о том, что морские сообщества вообще формируются значительно быстрее, чем наземные (Wilson, 1925; Hewatt, 1935; Moore, 1939; Steel, 1985), что, следовательно, они быстрее восстанавливаются после различного рода нарушений (Connell, 1983; Frontier, 1985) и что их развитие носит стохастический характер (Sutherland, 1975). Отсутствие или фрагментарность данных о скоростях и направлениях сукцессий многообразных морских сообществ бентоса, об общих тенденциях изменчивости и устойчивости различных морских экосистем значительно сдерживают разработку методологии рационального использования ресурсов Мирового океана.

В связи с этим целью настоящего исследования явилась попытка выявления закономерностей формирования и динамики широко распространенных эпибентосных сообществ мелководий бореальных вод. При этом под формированием или развитием сообществ мы понимаем прежде всего первичные сукцессии, сопровождающиеся изменениями не только видовых композиций и структурных характеристик сообществ, но и экотопов, под динамикой – разнообразные (сезонные и многолетние) изменения обилия, распределения и распространения сообществ, не приводящие к существенным биотопическим преобразованиям.

В процессе исследований нами использовались исторический и географический принципы, позволяющие анализировать не только собственные материалы, полученные в различных временных и пространственных масштабах, но и данные других исследователей, например Е.Ф. Гурьяновой (1935), А.М. Попова (1935), З. Моревой (1939), К.А. Виноградова (1946), В.И. Лукина (Ошурков и др., 1989а,б,в; 1991).

Экспедиционные исследования, в ходе которых получены наши данные, и обработка бентосных материалов были бы абсолютно невозможны без участия сотрудников лаборатории бентосных сообществ (ныне лаборатория гидробиологии) Камчатского института экологии и природопользования

ДВО РАН. В определении организмов бентоса принимали участие О.Н. Селиванова (водоросли), А.В. Ржавский (многощетинковые черви), Е.А. Иванюшина (ракообразные и мшанки), В.И. Стрелков (брюхоногие моллюски и баянусы), А.И. Буяновский (двусторчатые моллюски), А.Г. Бажин (иглокожие), К.Э. Санамян (асцидии), О.В. Шейко (книдарии).

Большую помощь в определении беспозвоночных оказали сотрудники лаборатории морских исследований Зоологического института РАН: С.Д. Степаньянц, С.Д. Гребельный, А.В. Смирнов, В.Н. Гонтарь, Г.Н. Бужинская, Б.И. Сиренко.

Работы, выполненные на Белом море и в Тихом океане, проведены благодаря инициативе и поддержке профессора Санкт-Петербургского университета Льва Николаевича Серавина и академика РАН Алексея Викторовича Жирмунского. Многолетнее сотрудничество с учеными Беломорской биологической станции ЗИН РАН В.В. Луканиным, В.В. Федяковым и А.Д. Наумовым позволило провести исследование некоторых сообществ бентоса в Белом море. В работах по обрастанию большое содействие оказали к.б.н. И.В. Оксов и к.б.н. М.Б. Шилин.

Особо благодарю Е.А. Иванюшину за творческое участие в исследованиях бентоса в северо-западной части Тихого океана, А.В. Ржавского – за помощь в организации 10 экспедиций, В.Я. Бергера и Б.И. Сиренко – за критические замечания и поддержку при подготовке рукописи.

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ СООБЩЕСТВ БЕНТОСА: КРАТКАЯ ИСТОРИЧЕСКАЯ СПРАВКА

Среди огромного количества данных о структуре разнообразных эпибентосных сообществ вопросы развития и динамики прибрежных экосистем занимают пока еще скромное место. Многие исследования, посвященные этим аспектам существования морской биоты, стимулируются очевидной деградацией донного населения вследствие чрезмерного антропогенного воздействия. Это выражается в постоянно расширяющейся промысловой деятельности, росте морского гидростроительства и загрязнениях, которые в первую очередь отражаются на сообществах мелководий шельфов морей и океанов. Для оценки реального состояния прибрежных экосистем и возможного прогнозирования негативных последствий антропогенной экспансии необходимы знания закономерностей распределения и функционирования различных морских сообществ.

Многочисленные данные о распространении, обилии, структуре популяций донных организмов, полученные в одних и тех же мелководных районах морей, океанов и внутренних пресноводных и солоноводных водоемов на протяжении ряда лет, свидетельствуют об активных динамических процессах, которые, очевидно, являются не исключением, а скорее чертой, характерной для гидросферы в целом. Широко известны закономерности деградации озерных экосистем (Одум, 1975, 1986), сообществ бентоса изолированных морских акваторий (Haderlie, Winfield, 1978; Жуков, 1988; Жуков, Кондаков, 1985; Семенов, 1988), сукцессии сообществ обрастания различных антропогенных субстратов (Hewatt, 1935; Moor, 1939; Moor, Sproston, 1940; Scheer, 1945; Долгопольская, 1954; Crisp, 1965; Meadows, 1969; Зевина, 1972; Сиренко и др., 1978; Ошурков, 1982 а, б, в; Ошурков, Серавин, 1983; Ошурков, 1986; Ardizzone et al., 1989), значительные флуктуации обилия и распределения популяций и сообществ бентоса, например морских трав (Вехов, 1979; Zavconic, Jaklon, 1990), бурых водорослей и беспозвоночных животных (Пропп, 1966; Paine, Vadas, 1969; Foreman, 1977; Buchanan et al., 1986; Buchanan, Moore, 1986; Druehl, Breen, 1986; Lundalv, Christie, 1986; Lundalv et al., 1986; Okamura, 1986; Scheibling, 1986; Pearse, Hines, 1987; Hart, Schiebling, 1988; D'Elia, Taylor, 1988; Levitan, 1988; Lewin, 1988; Beukema, 1989). Зачастую эти изменения не связаны с воздействием человека, а

имеют естественную природу. Однако, несмотря на огромный фактический материал, глубокие теоретические обобщения в этой области еще не сделаны, хотя существуют многочисленные гипотезы и спекуляции, отражающие фрагментарность наших знаний по этим вопросам. Она обусловлена тем, что, во-первых, натурные исследования и эксперименты проводятся преимущественно в теплых, мелководных районах; во-вторых, большинство из них носит кратковременный характер и, в-третьих, при изучении сообществ редко используются исторический и географический подходы (Pearson, 1986; Estes, Harrold, 1988; Hughes, 1989). Кроме того, возникают трудности при интерпретации данных, полученных различными полуколичественными методами.

Благодаря накопленному в последние десятилетия материалу по морским сообществам бентоса, определенно можно утверждать, что прибрежные экосистемы весьма динамичны, и именно в связи с пониманием этого в последнее время одним из центральных теоретических аспектов морских гидробиологических исследований становятся вопросы многолетней естественной изменчивости, стабильности во времени и в пространстве, сукцессионные процессы, связанные с реакцией популяций и сообществ бентосных организмов на стрессовые воздействия. Работы такого направления нашли воплощение в виде специальных межгосударственных программ, например «COST 647» (Symposium on long-term changes in coastal benthic communities, 1986), многих международных совещаний (First European Symposium on Marine Biology, 1967; International Helgolander Symposium «Ecosystem Research», 1977; International Symposium «Stress Effects on Natural Ecosystems», 1981 и др.) и частных исследований, проведенных в различных регионах Мирового океана.

Р. Левонтин (Lewontin, 1969) полагал, что существуют два подхода при исследовании структуры сообществ: 1) на наблюдаемое в настоящем состояние сообщества влияют исторические причины, т. е. нельзя объяснить структуру конкретного сообщества без рассмотрения исторических предпосылок, ибо в одном и том же месте вероятно существование множественных стабильных состояний бентоса с различными структурами («multiple stable points»); задача исследователя сводится к определению причин развития в данный момент времени конкретного сообщества и выявлению необходимых для этого условий; 2) современная структура (состояние) популяций или сообществ суть результат взаимодействия некоторых фиксированных сил (факторов). Иными словами, в данной точке возможно существование единственной стабильной структуры («one stable point»).

Д. Сатерленд (Sutherland, 1984) поставил вопрос так: могут ли межвидовые взаимоотношения формировать множественные стабильные сообщества (точки) в одной и той же физической среде? Результаты исследований ряда

авторов в условиях нестабильной среды, в частности на литорали и на экспериментальных пластинах в сублиторали (Paine, 1966, 1974; Paine, Vadas, 1969; Dayton, 1971), свидетельствуют в пользу первого подхода и позволяют положительно ответить на вопрос, сформулированный в гипотезе Джона Сатерленда.

Вообще говоря, подобно тому как среди многообразия сообществ бентоса различают «физически контролируемые» и «биологически контролируемые» сообщества (Margalef, 1968; Sanders, 1968, 1969; Menge, 1975; Несис, 1977), события, связанные с изменениями структуры донного населения, также могут быть обусловлены разными обстоятельствами. Основные гипотезы, объясняющие многолетнюю динамику и гетерогенность сообществ бентоса (Connell, 1975; Dean, Connell, 1987a, b), мы попытались проанализировать с использованием привлеченных и собственных данных.

1.1. Флуктуации пополнения бентосных организмов

Бентосные организмы, имеющие пелагическую планктотрофную личинку, например полихеты, усоногие ракообразные, двусторчатые моллюски, морские звезды и морские ежи (Mileikovsky, 1971; Кауфман, 1977; Касьянов и др., 1980, 1983; Касьянов, 1987), как правило, воспроизводят огромное потомство, но по разным причинам эффективность размножения и интенсивность оседания их личинок на субстраты в разные годы не одинаковы (Милейковский, 1970; Долгопольская и др., 1971; Keough, 1983; Ошурков, Оксов, 1983; Садыхова, Буяновский, 1983; Ошурков, 1986; Ржавский и др., 1986; Буяновский, 1987; Оксов и др., 1987; Смирнов, Ошурков, 1987; Lession, 1988; Bushek, 1988; Ошурков и др., 1989б). Различия обилия личинок могут составлять несколько порядков. Например, у морской звезды *Asterias rubens* в отдельных районах Белого моря в 1977 г. наблюдалось массовое оседание личинок, а в последующие 2 года личинки были малочисленны или отсутствовали вовсе. В 1981 г. отмечена задержка метаморфоза у науплиусов баянусов в Белом море, что привело к гибели циприсовидных личинок и слабому пополнению популяции *Semibalanus balanoides*. В Баренцевом, Белом, Японском морях и у восточной Камчатки неоднократно отмечались значительные флуктуации гаметогенеза, нереста и интенсивности пополнения мидиевых популяций, причем в Авачинской губе низкое обилие пелагических личинок моллюсков, наблюдавшееся в 1983–1984 гг., очевидно, было вызвано их выеданием нектохетами полихеты *Polydora limicola*, численность личинок которой в течение этих лет достигала 200 тыс. экз./м².

Известно, что в акваториях с выраженным летним термоклином более 90 % численности планктотрофных личинок сосредоточено в верхнем 10-метровом слое воды (Ошурков и др., 1982; Ошурков, Оксов, 1983; Шилин, Ошурков, 1985; Буяновский, 1987). Во время сильных и продолжительных штормов, сопровождающихся вертикальным перемешиванием воды, происходит перераспределение личинок, при этом возможно их оседание в несвойственных для данного вида биотопах и последующая массовая элиминация молоди. Такие явления мы неоднократно наблюдали в Белом море в период осенних штормов (Ошурков, 1982а,б,в). Имеются сведения о межгодовых флуктуациях размножения и пополнения молодью на бурых водорослях, объясняемые особенностями климатических и гидрологических условий в отдельные годы (Возжинская, 1986б; Паймеева, 1990).

Однако в большинстве биотопов с резко выраженными градиентами абиотических факторов значительные изменения структуры эпибентоса маловероятны или носят мелкомасштабный (во времени и в пространстве) характер, благодаря тому что взрослые организмы и их личинки, обитающие в этих экстремальных условиях, являются эврибионтными организмами, имеют огромную численность, быстрый рост, короткие жизненные циклы (r-стратегия) и ограниченный пресс хищников, как правило более стенобионтных, чем их жертвы.

1.2. Изменения распределения и обилия популяций «ключевых» и массовых видов морских организмов

Резкие изменения обилия массовых видов, вызванные особенностями популяционной динамики, патогенными организмами, влиянием хищников, фитофагов или абиотическими стрессами, быстро отражаются на других компонентах экосистем. Последнее показано экспериментально на примере различных бентосных сообществ (Hewatt, 1935; Jones, Kain, 1967; Kain, 1975; Kennelly, 1987а,б; Burgett, 1988; Engel, 1990). Особенно широко известны факты бурного развития водорослей после массовой смертности морских ежей (Foreman, 1977; de Ruyter van Steveninck, Bak, 1986; Scheibling, 1986; de Ruyter van Steveninck, Breeman, 1987; Liddell, Ohlhorst, 1987; Pearse, Hines, 1987; D'Elia, Taylor, 1988; Glynn, 1988; Carpenter, 1988, 1990а,б; Walbram et al., 1989; Watanabe, Harrold, 1991). Наблюдались и противоположные процессы: истребление зарослей бурых водорослей морскими ежами у побережья Новой Шотландии (Канада) в 1960–1970-е гг. Причем причины массового развития популяции

Strongylocentrotus droebachiensis в этот период и именно в этом районе установить не удалось (Hart, Schiebling, 1988).

К катастрофическим последствиям для населения сообществ коралловых рифов привела также экспансия хищной морской звезды *Acanthaster planci* в конце 1960-х гг. (Humphrey, 1983; Glynn, 1985; Colgan, 1987). Истинные причины экспансии «тернового венца» в сообществах коралловых рифов не установлены, но существует множество спекуляций относительно ее антропогенной природы. Незапланированный природный эксперимент дал значительный материал для изучения динамики и механизмов сукцессионных процессов в морских экосистемах и вместе с тем вскрыл неопределенность для морских сообществ бентоса таких понятий, как климакс и устойчивость. Отмечено, что восстановительные сукцессии в стабильных эпибентосных сообществах тропической зоны вообще протекают быстро, но для формирования некоторых (может быть, наиболее существенных для стабилизации сообществ видов кораллов), очевидно, требуются столетия.

В умеренных водах подобные долговременные изменения обилия различных видов бентосных организмов зарегистрированы только для каланзависимых сообществ и для сообществ инфауны мягких грунтов (Галкин, 1964, 1976; Buchanan et al., 1986; Buchanan, Moore, 1986; Sirenko, Koltun, 1992). Петроспективный анализ подобных изменений показал (Simenstad et al., 1978), что распределение и обилие популяций многих массовых видов бентоса, судя по частоте встречаемости и множественности остатков экзоскелетов различных видов беспозвоночных животных в культурных слоях разного возраста, обнаруженных на Алеутских островах, в историческое время существенно менялись в зависимости от численности ключевых видов, которыми были древний человек, стеллерова корова (*Hydrodamalis gigas*), современный человек и морская выдра (*Enhydra lutris*). В каждой фазе развития происходили изменения обилия и смещение границ различных водорослевых сообществ, формировалась определенная, устойчивая по отношению к внешним факторам среды, биологическая система. Однако сукцессионные преобразования бентоса, если они и имели место, носили локальный характер. Иными словами, в верхней сублиторали сохранялись основные сообщества бурых (ламинариевых) и красных (инкрустирующих кораллиновых) водорослей. При этом на протяжении последних тысячелетий, столетий и даже десятилетий происходили изменения видового состава и обилия некоторых групп макрофитов и беспозвоночных в литоральной и верхнесублиторальной зонах островов. В частности, Е.С. Зинова (1933, 1940) обнаружила на Командорах бурю водоросль *Costaria mertensii* (= *C. costata*) и упоминала, со ссылкой на Мертенса, о наличии на восточной Камчатке гигантской водоросли *Macrocyctis pyrifera*, а Е.Ф. Гурьянова (1935) среди водо-

послей Командор также называла последний вид и, кроме того, *Nereocystis luetkeana*, которые в настоящее время, по нашим наблюдениям, там не образуют зарослей и лишь *N. luetkeana* встречается в выбросах на литорали, вероятно, приносится сюда течениями с восточных Алеутских островов.

Сравнение распределения и структуры эпибентоса верхней сублиторали Белого моря (Денисов, 1971; Мягков, 1975; Луканин и др., 1982; Наумов и др., 1982; Наумов, Ошурков, 1982; Федяков и др., 1982; Голиков и др., 1985а,б), Баренцева моря (Пропп, 1966, 1971; Макаров, Шошина, 1986), Курильских островов (Лукин, 1974, 1975, 1978, 1979) и восточной Камчатки (Виноградов, 1946; Иванюшина и др., 1986; Ошурков, 1988б; Ошурков и др., 1989а; Иванюшина и др., 1991) показало, что независимо от наличия значительных популяций фитофагов – морских ежей рода *Strongylocentrotus* – или их полного отсутствия (большинство районов Белого моря) в однотипных биотопах фитали существуют сообщества ламинариевых водорослей и инкрустирующих кораллиновых багрянок. Таким образом, исходные предпосылки для формирования этих сообществ исторически имеют абиотическую природу, а хищничество в широком смысле этого слова (Connell, 1975) лишь несколько модифицирует распространение и обилие как отдельных популяций, так и сообществ бентоса в целом.

1.3. Роль биологических взаимоотношений в формировании эпибентосных сообществ

Характер и механизмы биологических взаимоотношений морских организмов, определяющие экологические сукцессии и динамику эпибентосных сообществ, могут изменяться во времени. Например, взаимодействия между личинками и взрослыми особями и внутривидовая конкуренция за субстрат могут оказаться наиболее важными на ранних стадиях сукцессий (Connell et al., 1987; Walker, Chapin, 1987) в период колонизации видами-оппортунистами нарушенных или новых субстратов. Несмотря на то что выделить доминирующие механизмы таких взаимоотношений не всегда удается (Scheltema, 1974), даже в «физически контролируемых» сообществах литорали известную роль в процессе их становления играют аллелохимические взаимоотношения, что показано на примере сообществ водорослей, фукоидов, двустворчатых моллюсков и в экспериментах на баялнусах и мшанках (Crisp, Williams, 1960; Crisp, 1974; Larman, Gabbott, 1975; Зеликман, 1977; Osman et al., 1989; Janke, 1990). Так,

известно, что личинки гидроидов, спирорбид и мшанок обладают хеморецепцией и при оседании на слоевища ламинарии выбирают наиболее молодые участки (Stebbing, 1972). Экологический «смысл» такого выбора заключается в том, что только на молодом слоевище эти организмы в течение 1-2 лет смогут успешно расти и размножаться. Кроме того, при последующем разрушении слоевища им гарантировано широкое расселение по акватории. При оседании на старую пластину они погибли бы, не обеспечив потомства. В экспериментах по метаморфозу личинок морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* на различных субстратах установлено, что некоторые виды живых кораллиновых инкрустирующих водорослей, а также и водные экстракты, полученные из них, индуцируют развитие личинок. Таким образом, действующий фактор имеет химическую природу (Pearce, Scheibling, 1990).

Пастбищные пищевые взаимодействия и хищничество наиболее характерны для средних стадий сукцессии (Sanders, 1968). Они также определяют многолетнюю динамику распределения и обилия относительно упругих сообществ, что было показано на примере влияния калана на структуру водорослевых сообществ на Курильских (Шитиков, 1971; Шитиков, Лукин, 1977) и Командорских островах (Ошурков и др., 1991; Oshurkov, Ivanjushina, 1993). По мере приближения к климаксу в стабильных условиях среды роль хищничества снижается и наиболее важное значение приобретает межвидовая конкуренция (Connell, 1983), при этом простые «пищевые цепи» замещаются сложными «конкурентными сетями», в которых аллелохимические взаимодействия представлены весьма разнообразно (Лукас, 1964; Хайлов, 1966, 1971; Jackson, 1977; Sara, 1986).

Немногие виды-доминанты, формирующие эпибентосные сообщества в стабильных условиях среды, вероятно, обладают наиболее эффективными репеллентными или ингибирующими развитие других организмов свойствами. Экспериментально показано, что экзометаболиты известковых инкрустирующих багрянок подавляют прорастание спор и развитие гаметофитов ламинариевых водорослей (Masaki et al., 1981). Вместе с тем некоторые виды красных водорослей проявляют сильную антибиотическую активность по отношению к зообентосу. Установлено и экспериментально подтверждено, что одна из доминирующих на Большом Барьерном рифе Австралии багрянок (*Plocamium hamatum*) в процессе нормальной жизнедеятельности выделяет хлоромертензен, вызывающий некротические изменения тканей у альционарий, губок и некоторых других сидячих животных (de Nys et al., 1991).

Хорошо известны репеллентные и ингибирующие свойства экзометаболитов губок, актиний, альционарий, асцидий – организмов, наиболее широко представленных в сообществе инкрустирующих кораллиновых водорослей се-

верной Атлантики и северной Пацифики. При экспериментальном изучении сообществ обрастания было обнаружено, что губки и асцидии не только сами не имеют эпibiонтов, но и подавляют оседание личинок других обрастателей даже на соседних пластинах (Goodbody, 1961; Stoecker, 1978). Губка *Plakortis halichondroides*, обитающая на глубине 20-30 м у Виргинских островов, в результате прямых или дистантных контактов убивает симбиотические зооксантеллы у 14 видов кораллов, тем самым вызывая гибель последних (Porter, Targett, 1988). Под актиниями и, вероятно, другими крупными одиночными сессильными животными формируется кислая ($pH = 4-4,5$) специфическая среда, практически лишенная кислорода и убивающая все живое (Woolmington, Davenport, 1983). Для многих гидроидов и кораллов характерно пассивное поведение при контактах с клонально идентичными или близкородственными колониями и агрессивность при взаимодействиях с колониями других клонов или видов (Grosberg, 1988).

Таким образом, наряду с хищничеством существуют иные биологические механизмы, определяющие структуру бентосных сообществ.

1.4. Антропогенное воздействие на экосистемы мелководий шельфа

Антропогенное загрязнение, гидротехническое строительство, промышленная деятельность оказывают огромное влияние на абиотические и биологические компоненты морских экосистем (Fishelson, 1977; Simenstad et al., 1978; Gray, 1982, 1989; Frontier, 1985; Druehl, Breen, 1986; Warwick, 1986, 1988; Киселева, 1988; Rauck, 1988; Duran, Castilla, 1989; Moran, Grant, 1989a,b; Engel, 1990; McLoughlin et al., 1991). Природные экосистемы обладают значительной резистентностью, упругостью либо обоими этими свойствами, которые позволяют переносить периодические тяжелые или острые нарушающие воздействия. Вероятно, это связано с адаптацией таких систем к стрессам в ходе эволюции (Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Одум, 1986). И в самом деле популяции многих организмов (и сообщества, состоящие из них) приспособлены к существованию в условиях постоянных и значительных пертурбаций, что, очевидно, обеспечивает их конкурентное преобладание над более стенобионтными организмами. Это хорошо известно благодаря исследованиям лесных экосистем, когда периодические низовые пожары обуславливают стабилизацию сообществ хвойных деревьев. В прибрежных экосистемах волновое воздействие, приливные течения также способствуют выносу метаболитов и других веществ, выраба-

тываемых в процессе жизнедеятельности бентосных организмов. Происходит обновление эдафона, способствующее поддержанию обилия существующих биологических систем. Поэтому некоторые экосистемы, особенно литоральные, расположенные на границе двух сред (Хайлов, 1971; Айзатуллин и др., 1979), довольно хорошо восстанавливаются после многих антропогенных нарушений: разовых загрязнений морской среды, снятия урожая. Но постоянные нарушения могут привести к выраженным и устойчивым последствиям, особенно при загрязнении промышленными химическими отходами или веществами, не характерными для данной среды, поскольку в этих случаях изменения происходят не только в сообществах, но и в экотопах, т. е. на уровне целых экосистем. В таких ситуациях механизмы адаптации, выработанные в процессе естественной эволюции, часто не эффективны.

Деградация морских прибрежных экосистем в результате длительного антропогенного воздействия выражается разными процессами и на различных уровнях организации биологических систем: происходит исчезновение одних видов и резкое увеличение обилия других, наблюдаются нарушения в онтогенезе бентосных организмов, возрастает доля особей с морфологическими и физиологическими отклонениями от нормы, изменяются продукционные характеристики популяций. Однако вследствие того что функциональные показатели значительно варьируют по величине даже в ненарушенных сообществах, интерпретация таких реакций на антропогенные стрессы часто неоднозначна. Поэтому, как справедливо считают некоторые исследователи (Kokkinn, Davis, 1986; Gray, 1989; Southward et al., 1990), такие функциональные показатели развития бентосных сообществ, как первичная и особенно вторичная продукция, являющаяся дериватом биомассы, недостаточно «чувствительны» в качестве критериев антропогенных изменений в прибрежных экосистемах. Данные о структурных характеристиках сообществ оказываются более информативными (Warwick, 1986, 1988; Gray, 1989) и более адекватно отражают изменения морской биоты. Это утверждение справедливо и для наземных экосистем (Odum, 1985).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Данные о формировании, структуре, распределении и динамике разнообразных сообществ обрастания и бентоса на Белом море, на шельфе восточной Камчатки, северных Курильских и Командорских островов были получены во время гидробиологических экспедиций Биологического научно-исследовательского института Ленинградского (Санкт-Петербургского) государственного университета, Зоологического института Академии наук СССР (России), Камчатского отдела Института биологии моря Дальневосточного отделения АН СССР и Камчатского отдела Тихоокеанского института географии ДВО АН СССР (России) в 1976–1991 гг. Работы проводились на морских биологических станциях и во время рейсов научно-исследовательских судов (табл. 1). Материалом для исследований служили сборы морских организмов из обрастания антропогенных субстратов, сборы бентоса, личиночного планктона и данные измерений абиотических параметров морской среды. Стремление получить наиболее полное представление о закономерностях формирования и динамики эпибентосных сообществ вызвало необходимость использования как традиционных гидробиологических методов исследований бентоса, так и экспериментальных методик, в значительной степени оригинальных.

Таблица 1

Характеристики материала и методов, использованных в работе

Акватория, район и сроки исследования	Материал, глубина, м	Орудие сбора, площадь пробы, м ²	Число проб
Экспериментальные исследования (мониторинг)			
Белое море			
Губы Чупа, Княжая, острова Кемь-Луды, Керетский архипелаг, 1976–1982 гг.	Обрастание пла- стин, 0,5; 2,5; 5; 10; 20	0,01-0,02	1340
Тихий океан			
Авачинская губа, 1983–1989 гг.	Обрастание пла- стин, 0,5; 1; 3; 6; 8	0,01-0,02	108

Акватория, район и сроки исследования	Материал, глубина, м	Орудие сбора, площадь пробы, м ²	Число проб
1984–1989 гг.	Эпибентос камней. 4; 8	0.01–0.05; 2,6–2,8	84
Командорские острова, 1989–1991 гг.	Бентос, 0–1; 8 Обрастание фала	Рамка, фал, 0,25–20 0,5 погон. м	392 24
Описательные исследования			
Белое море Губа Чула, 1977–1990 гг.	Обрастание судна, 0–7	Рамка, 0,1–0,25	56
Разрезы по Канда拉克шскому и Онежскому заливам	Бентос, +2–15	Рамка, водолазный дночерпатель, 0,1	Более 300
Тихий океан Авачинская губа, 1983–1985, 1989 гг.	Обрастание гидротехнических сооружений, 0–25	Рамка, 0,01–0,02	180
Бух. Русская, 1985 г.	Обрастание пирса, 0–10	Рамка, 0,25	12
О-в Беринга, 1991 г.	Обрастание пирса, +1,8–3	Рамка, 0,02–1	12
Восточная Камчатка, северные Курилы, 1985, 1988 гг.	Бентос, 0–30	Рамка, 0,25–1	182
Командорские острова, 1986, 1991 гг.	Бентос, 0–40	Трансекта, 75–125	380
Берингово море Корфо-Карагинский залив, бухты Южная Глубокая, Лаврова, Глубокая, 1988 г.	Бентос, 0–30	Рамка, 0,25	134
Охотское море О-в Атласова, 1985, 1989 гг.	Бентос, +2–43	Рамка, 0,25–1	58

2.1. Экспериментальное изучение эпибентосных сообществ

Белое море. Исследования сукцессий и структуры сообществ обрастания искусственных субстратов проводили во время экспедиций Биологического НИИ ЛГУ на подводных стендах оригинальной конструкции и буйковых системах (Горин и др., 1975) в период с 1976 по 1978 г. в губах Чула, Княжая и в районе Керетского архипелага Канда拉克шского залива Белого моря (рис. 1, 2; табл. 1).

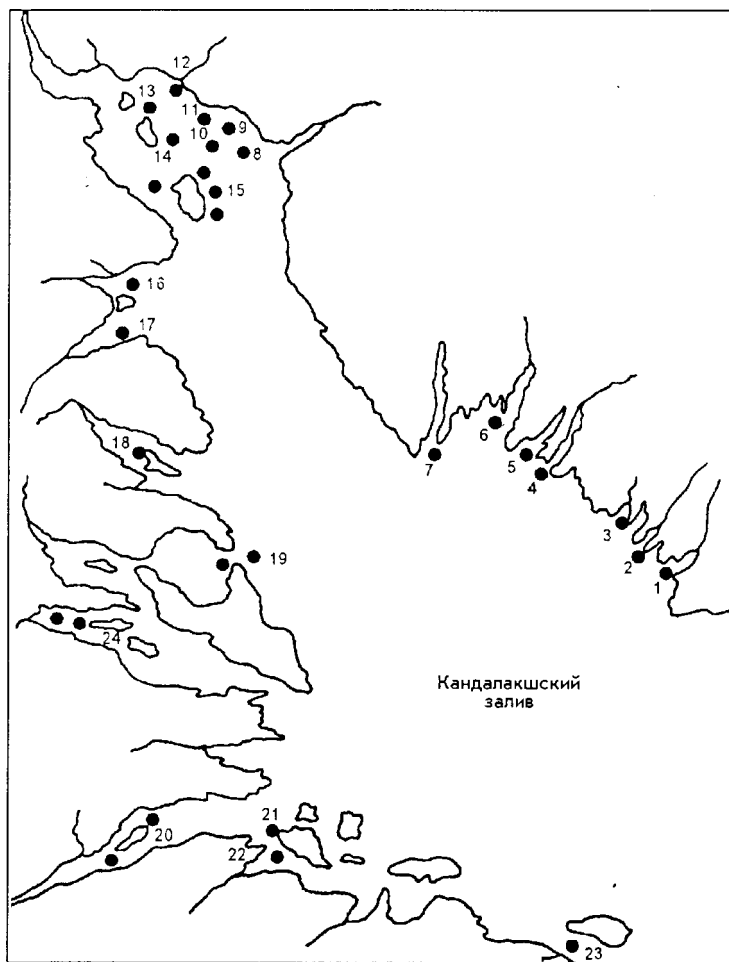


Рис. 1. Схема районов исследования обрастания и бентоса в Кандалакшском заливе Белого моря: 1 – губа Умба, 2 – губа Пирью, 3 – губа Падан, 4 – губа Лувеньга, 5 – губа Лов, 6 – губа Восточная Порья, 7 – губа Педуниха, 8-11 – Власовы острова, 12 – устье р. Нива, 13 – о-в Телячий, 14 – о-в Олений, 15 – о-в Ряжков, 16 – губа Воронья, 17 – губа Княжая, 18 – губа Ковда, 19 – Городицкий порог, 20 – губа Чупа, 21, 22 – устье р. Кереть, 23 – Сон-остров, 24 – устье р. Черной

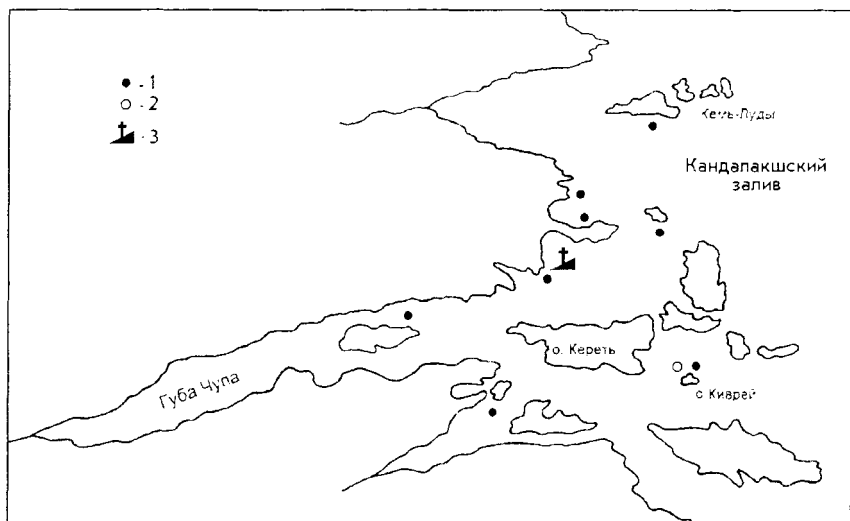


Рис. 2. Схема района многолетних исследований обрастания: 1 – буйковые системы, 2 – придонные стенды, 3 – затопленное судно

Выбор района для проведения многолетних исследований был обусловлен близостью научно-исследовательских стационаров: биологических станций Зоологического института РАН (м. Картеш) и Ленинградского университета (о-в Средний). Кроме того, гидрологический режим и биота в устьевом районе губы Чупа и возле Керетского архипелага весьма типичны для Кандакшского залива в целом (Голиков и др., 1985а; Бабков, 1985; Бабков, Луканин, 1985). Соленость воды в летний период (июль–сентябрь) в верхнем 10-метровом слое в районе исследований изменялась незначительно (рис. 3). Как правило, её колебания были обусловлены выпадением атмосферных осадков и не превышали 2-3‰ на глубине до 1 м. Лишь в мае и начале июня в поверхностном слое воды наблюдался значительный градиент солености (табл. 2). Температура воды изменялась в широком диапазоне и в течение года, и в зависимости от глубины.

Максимальная температура воды была отмечена в августе 1980 г. и достигала у поверхности $18,3^{\circ}\text{C}$, а минимальная – в марте 1979 г. – составляла на глубине 10 м – $1,4^{\circ}\text{C}$. Вертикальный градиент температуры в летние месяцы также весьма значителен. Быстрый прогрев поверхностного слоя при отсутствии сильного ветрового перемешивания определяет возникновение температурной стратификации. При этом образуется ярко выраженный термоклин,

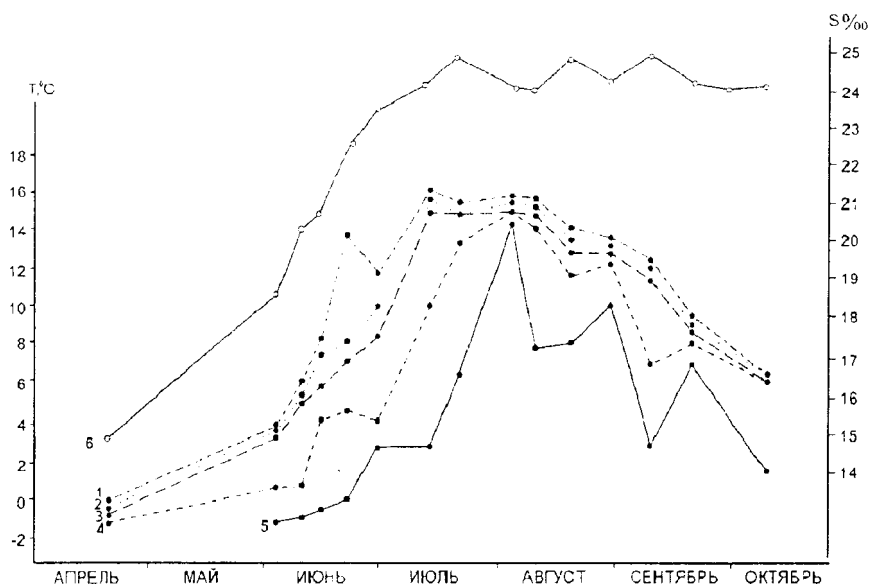


Рис. 3. Изменение температуры воды на разной глубине (1 – 0,5 м; 2 – 2,5 м; 3 – 5 м; 4 – 10 м; 5 – 20 м) и при разной солёности (6 – глубина 0,5 м) в районе о-ва Киврей в 1979 г.

граница которого изменяется в широких пределах. В июне граница термоклина с градиентом до $5-6^{\circ}\text{C}/\text{м}$ проходит по изобате 5-8 м, а по мере прогревания и вертикальной циркуляции воды опускается на глубину 10-15 м с градиентом температуры в этом слое $1,2-1,4^{\circ}\text{C}/\text{м}$. Наибольшие различия между температурой воды у поверхности и на глубине 20 м достигали в конце июня 1980 г. – $14-15^{\circ}\text{C}$.

Таблица 2

Изменение солёности воды на разных глубинах в районе о-ва Киврей (Керетский архипелаг) в июне–сентябре 1979 г.

Время измерений	Глубина, м	Солёность, ‰
6 июня	0,5	18,7
	10,0	24,6
13 июля	0,5	24,2
	10,0	25,6
19 августа	0,5	24,9
	10,0	26,1
10 сентября	0,5	25,0
	10,0	25,8

Сезонный ход температуры воды в пределах 20-метрового слоя более или менее одинаков из года в год (рис. 3). Максимальная температура воды у поверхности (0,5 м) в течение 5 лет изменялась в пределах 3°C:

Время измерений	10.08.1977	2.08.1978	16.07.1979	4.08.1980	27.07.1981
Температура, °C	17,4	15,6	15,8	17,2	14,7

Переход через нулевое значение температуры происходил обычно в конце апреля (рис. 3).

Существенное влияние на жизненные циклы донных беспозвоночных оказывает скорость прогрева воды в начале лета. Наши наблюдения показали, что в течение 2 соседних лет (1979–1980 гг.) сроки прогрева воды до температуры 10°C смешались на 1-2 нед на разных глубинах. Это, вероятно, явилось причиной изменения сроков начала размножения некоторых видов двустворчатых моллюсков (Максимович, 1980).

На глубине 20 м температура даже в самое теплое время года обычно не превышает 10°C. Наблюдавшееся в августе 1979–1980 гг. кратковременное повышение температуры на указанной изобате было вызвано штормовым перемешиванием воды. При этом отмечено нарушение термоклина и возникновение гомотермии в пределах всего 20-метрового слоя (рис. 3).

Принципиально иной гидрологический режим характерен для другого района исследований – губы Княжой, расположенной в северо-западной части Кандалакшского залива (рис. 1). Он в значительной мере определяется мощным пресноводным стоком канала князегубской ГЭС и более северным расположением самой губы по сравнению с районом Керетского архипелага (табл. 3). До глубины 1-2 м распространяется практически пресная вода, имеющая в летний период более высокую температуру, чем морская. На глубине около 3 м проходит термогалоκлин с градиентами температуры и солёности соответственно 3°C/м и 6‰/м. Скорость пресноводного стока в отлив достигала 5 м/с, а на глубине более 5 м отмечено противотечение морской солёной и холодной воды, движущейся со скоростью около 4 м/с. Таким образом, в Княжой губе существует компенсационный глубинный подток, в котором температура воды никогда не поднималась выше 10°C.

В отношении грунтов сравниваемые районы различаются незначительно. Литораль и верхняя сублитораль представлены твердыми (камень, валуны) грунтами. На глубинах более 5 м между камнями появляются песок и галечник (губа Княжая) или заиленный песок (о-в Киврей). Илы небольшой

Температура и соленость воды на разной глубине в губе Княжой (12 августа 1981 г.)

Параметры	Глубина, м				
	0,5	2,5	5,0	10,0	20,0
Температура, °С	15,5-17,5	8,5-9,3	4,0-6,4	2,2-2,5	2,2
Соленость, ‰	0,8-5,2	15,0-15,2	17,5-20,8	25,9-26,3	26,8

мощности (10-30 см) распространены на глубине более 10 м и подстилаются камнем и галькой. В губе Княжой, кроме того, в бентали много железобетонных конструкций и других антропогенных субстратов.

Конструкция буйковых систем для изучения формирования обрастания (рис. 4) отличалась простотой, что позволяло быстро изготавливать их в полевых условиях и устанавливать с маломерных судов. Недостатком конструкции было то, что для нее требовались мощные якоря, способные удерживать систему от дрейфа во время шторма. Зимой поплавки необходимо было заглублять на 1-1,5 м, иначе они вмерзали в лед и впоследствии выносились в море. Поэтому для проведения многолетних исследований буйковые системы оказались неудобными.

В 1978 г. в районе о-ва Киврей (Керетский архипелаг) были установлены придонные стенды (рис. 2, 4, 5), предназначенные для многолетнего изучения

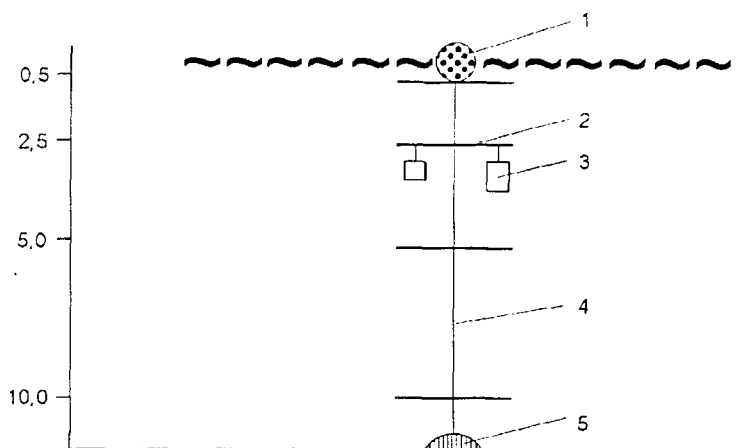


Рис. 4. Схема буйковой системы для изучения обрастания: 1 – поплавок, 2 – кронштейн, 3 – пластина, 4 – буйреп, 5 – якорь

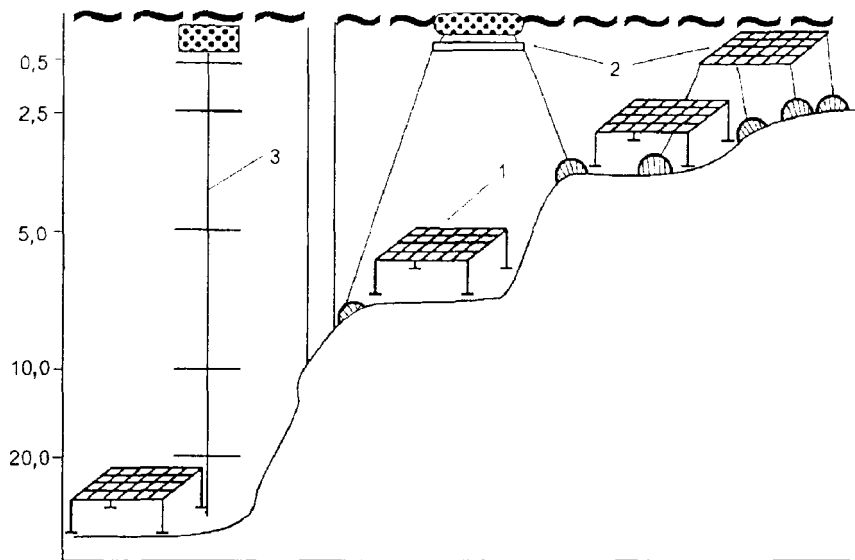


Рис. 5. Схема установок для многолетнего изучения обрастания: 1 – придонный стенд, 2 – плавающие стенды, 3 – буйковая система

обрастания. Стенды были размещены на грунте на полуметровых металлических опорах таким образом, что экспериментальные пластины располагались на глубинах 2,5; 5; 10 и 20 м от уровня малой воды. Кроме того, над глубиной 3–4 м был установлен плавающий стенд, расположенный на расстоянии 0,5 м от поверхности воды. В зимнее время этот стенд притапливали на глубину 1–2 м. Все пять стендов имели одинаковую конфигурацию и устройства, при помощи которых осуществлялось крепление экспериментальных пластин. Пластины были изготовлены из асбестоцемента и стеклотекстолита, имели размеры 100 x 200 мм и располагались в вертикальной и горизонтальной плоскостях.

Для изучения оседания баянусов в 1980 г. в районе м. Картеш (губа Чупа) был установлен «литоральный стенд», на котором пластины размещались с одинаковым интервалом на пяти уровнях: от +0,5 м (нижняя литораль) до глубины 0,5 м (сублитораль).

Описанные стендовые установки были использованы для проведения ряда экспериментов.

«Многолетний эксперимент» был начат в конце мая 1978 г. и продолжался до конца 1981 г. В течение первого летне-осеннего сезона съемки пластин (по

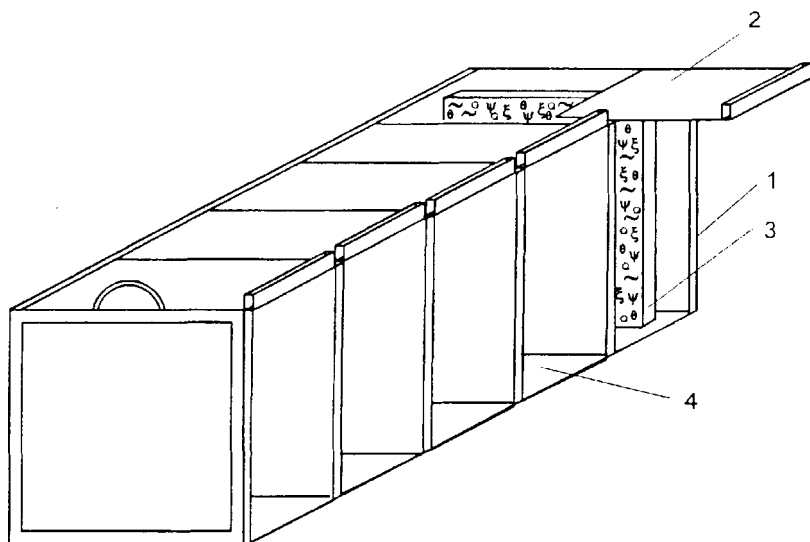


Рис. 6. Схема бокса для транспортировки пластин с обрастанием: 1 – корпус, 2 – крышка, 3 – пластина с обрастанием, 4 – отдельная камера

4 шт. с каждого горизонта) проводили через 20 дней, а начиная с 1979 г. – дважды в год: весной (март–апрель) и осенью (сентябрь–октябрь).

«Дифференциальный эксперимент», проводившийся в 1979 г., служил для установления сроков оседания личинок обрастателей и выявления предполагаемой вариабельности начальных стадий формирования сообществ обрастания. Схема эксперимента в общих чертах напоминала методики, применявшиеся ранее другими исследователями (Долгопольская, 1954; Горин, 1975).

В апреле 1979 г. на глубине 1 м (подо льдом) на притопленном стенде были размещены 48 пластин из стеклотекстолита. В дальнейшем до середины октября съемку пластин и установку новых проводили каждые 10 дней, при этом количество снимаемых субстратов увеличивалось, а вновь устанавливаемых уменьшалось в арифметической прогрессии (при $d=2$).

«Сезонные эксперименты» проводили ежегодно в течение 6 лет (1976–1981 гг.). Их основное назначение заключалось в том, чтобы выявить межгодовые и межсезонные различия в формировании сообществ обрастания, а также установить влияние особенностей гидрологического режима отдельных районов Кандалакшского залива на структуру сообществ макрообрастания. Применялись буйковые установки с погруженным поплавком (рис. 5) и донные стенды. В качестве экспериментальных субстратов использовали пластины из

плексигласа, асбоцемента и стеклотекстолита. Кронштейны с пластинами обычно устанавливали на глубинах 0,5; 2,5 и 10 м. Съемку образцов проводили 1 раз в конце летнего или зимнего периодов.

Экспериментальные работы обслуживались водолазами-аквалангистами. Для транспортировки субстратов под водой и с целью исключения потерь организмов были изготовлены специальные боксы (рис. 6), имевшие 8-10 камер, в каждую из которых помещалась одна пластина с обрастанием. В лаборатории пластины переносили в фотографические кюветы и содержали в термостатированных помещениях при температуре 6-10°C. Просмотр и разборку проб обрастания проводили при 16-56-кратном увеличении под бинокулярными микроскопами.

Тихий океан. Экспериментальное изучение формирования эпибентоса на искусственных и природных субстратах проводили во время экспедиций Камчатского отдела Института биологии моря ДВНЦ АН СССР, Камчатского отдела природопользования Тихоокеанского института географии ДВО АН СССР и Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН в Авачинской губе (восточная Камчатка) и на Командорских островах в 1983-1991 гг. (табл. 1).

Авачинская губа (рис. 7) вдается в восточное побережье Камчатки и представляет собой обширный водоем площадью около 215 км² с длиной береговой линии 110 км (Виноградов, 1946). Губа соединяется с океаном узким проливом, в котором постоянно действуют приливоотливные течения. Общее направление циркуляции воды в губе циклоническое. Во время прилива вдоль восточного побережья и центрального участка губы распространяются воды с океанической соленостью (31-32‰ в летний период), а по западной ее половине скатываются опресненные до 2-5‰ (в июне, июле) воды эстуариев рек Паратунка, Авача, Калаус, Половинка и др. Во время отлива наблюдается более или менее равномерное перемещение поверхностного опресненного слоя воды в направлении Авачинского залива. Далее воды губы отклоняются на юг.

На температурно-соленостный режим вод в губе значительное влияние оказывают направление и сила ветра. При сильных западных и северо-западных ветрах опресненные воды распространяются по всей акватории губы. В течение года в губе развивается ветровое волнение с высотой волны около 0,5 м. Во время штормов, которые наиболее обычны в феврале-марте и сентябре-ноябре, высота волны может превышать 3 м. Для Авачинской губы характерно раннее (ноябрь) образование льда в северо-западной ее части. Вдоль западного побережья губы припайный лед появляется в декабре и стоит до конца марта. В центральном и восточном районах лед, как правило, не

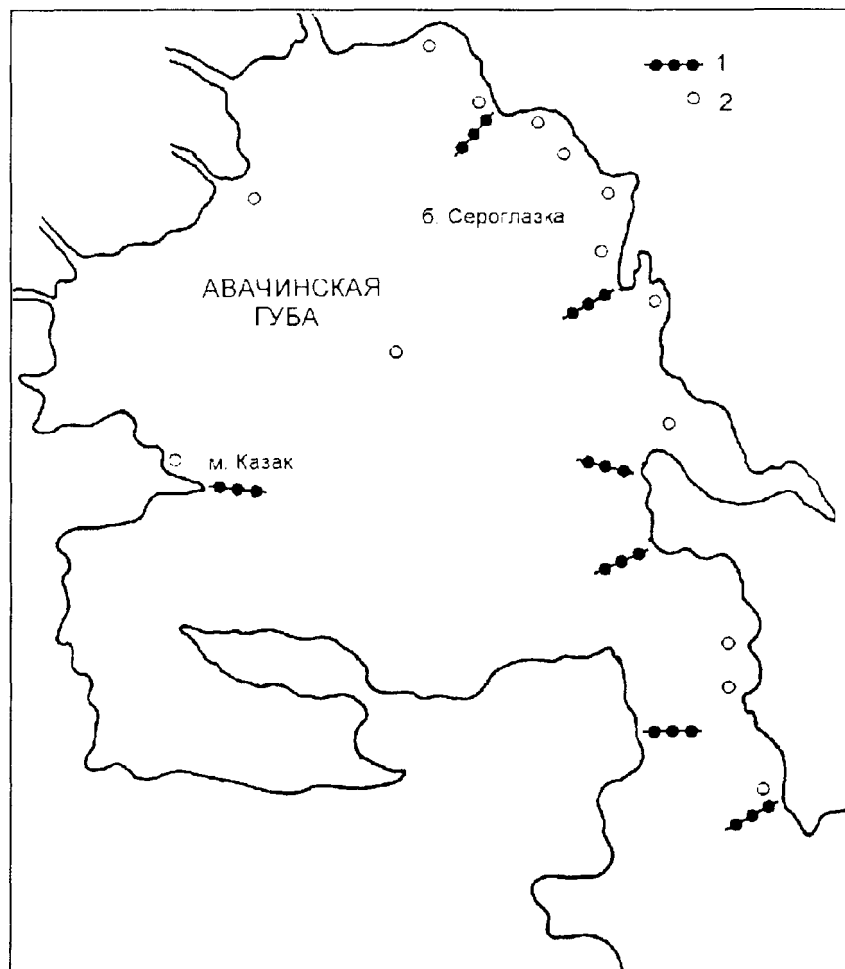


Рис. 7. Схема гидробиологических исследований в Авачинской губе (восточная Камчатка). 1 – водозапасные бентосные разрезы, 2 – районы сбора обрастания

образует сплошного покрова и постоянно выносятся течениями в океан. Температурный режим вод Авачинской губы отличается относительной континентальностью по сравнению с открытым океаном (Попов, 1935). Максимальный прогрев и температурная стратификация воды наблюдаются в июле–августе (рис. 8). Минимальная температура воды ($-1,2 \dots -1,5^{\circ}\text{C}$) отмечена в феврале–

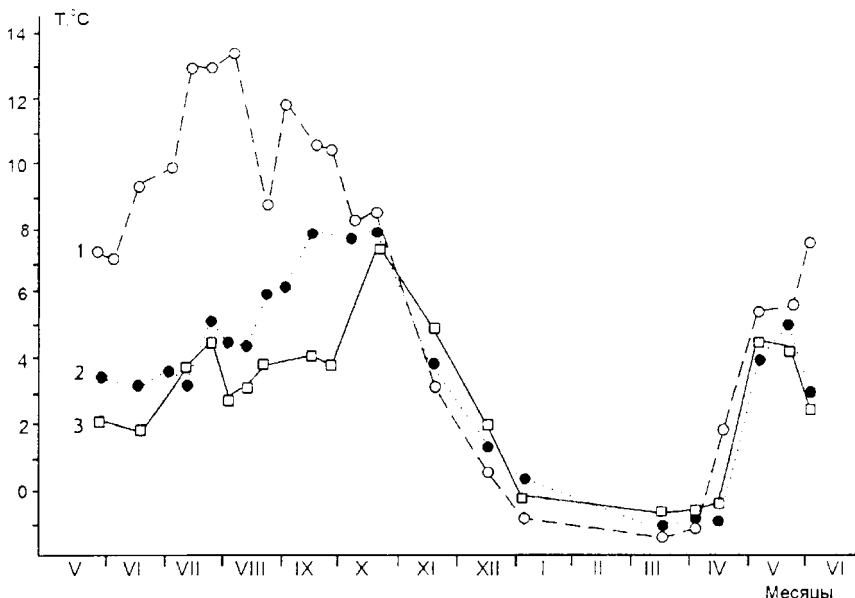


Рис. 8. Годовой ход температур в Авачинской губе в 1983–1984 гг. 1 – у поверхности, 2 – на глубине 10 м, 3 – на глубине 20 м

марте (Ошурков и др., 1989а). Относительная гомотермия выражена в период с середины октября до начала апреля. Вертикальное распределение температуры воды в летний период в различных районах губы неодинаково (рис. 9), но в центральной ее части соответствует таковому в ближайших к Авачинской губе бухтах Русской, Бичевинской и Моржовой (Виноградов, 1946; Голиков, Скарлато, 1982; Орлова и др., 1985; Ошурков и др., 1989а,в).

Приливы неправильные полусуточные с амплитудой до 2 м. Наиболее сильные отливы наблюдаются в июне–июле, приливы – в октябре–ноябре.

Прибрежная полоса, представленная твердыми грунтами, составляет приблизительно 35 % периметра губы и около 10 % ее площади. Они распространяются преимущественно до глубины 8–12 м. Глубже в значительном количестве появляются алевриты. В центральном глубоководном (20–27 м) бассейне губы в грунтах преобладают алевритовые и пелитовые фракции.

Наиболее характерными эпибентосными сублиторальными сообществами являются сообщества кельпа (*Laminaria bongardiana* + *Alaria marginata*) и инкрустирующих кораллиновых водорослей (*Clathromorphum circumscriptum* + *Strongylocentrotus droebachiensis*). Первое распространено на глубине от 0

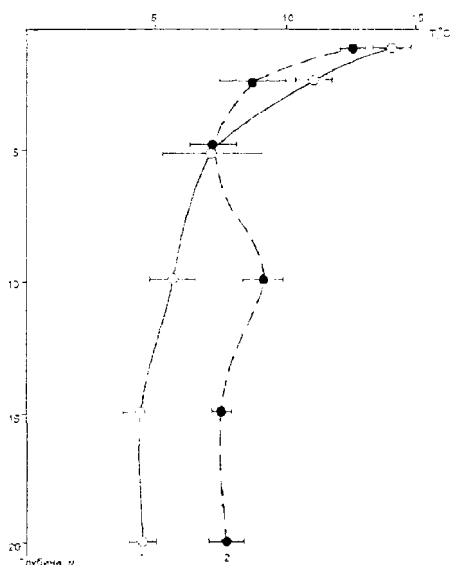


Рис. 9. Различия вертикального распределения температур в июле-августе 1984 г. в центральном (1) и эстуарном (2) районах Авачинской губы

до 3-5 м, а нижняя граница второго проходит по изобатам, где начинаются смешанные и мягкие грунты (обычно 8-10 м) (Бажин и др., 1983; Ошурков и др., 1989а). В умеренно опресненных участках губы встречаются небольшие мидиевые банки (Ошурков, Буяновский, 1986; Ошурков и др., 1989б).

Командорские острова (рис. 10) удалены от ближайшей точки Камчатского полуострова на расстояние 98 морских миль (около 181 км), благодаря чему они не подвержены влиянию холодного и опресненного Камчатского течения. Температура воды у поверхности в летний период достигает 12-14°C, а зимой в непосредственной близости от берегов — -1,2°C. Уже на глубинах более 20 м температура воды не опускается ниже 2,5°C (Гурьянова, 1935). Плавающие льды не доходят до побережья Командор, а припайный лед формируется только в отдельных бухтах. В летний период вертикальные градиенты температуры воды до глубины 40 м незначительны (2-3°C). Гомотермия до глубины 15-20 м — обычное явление. На термический режим вод, омывающих Командоры, оказывает влияние левая ветвь теплого Алеутского течения, которое, взаимодействуя с холодным Северокамчатским, создает вокруг островов антициклонические течения (Арсеньев, 1967; Hood, 1983). Соленость морской воды у побережья в течение года изменяется в пределах 32-33‰, и только вблизи мелких рек она локально снижается.

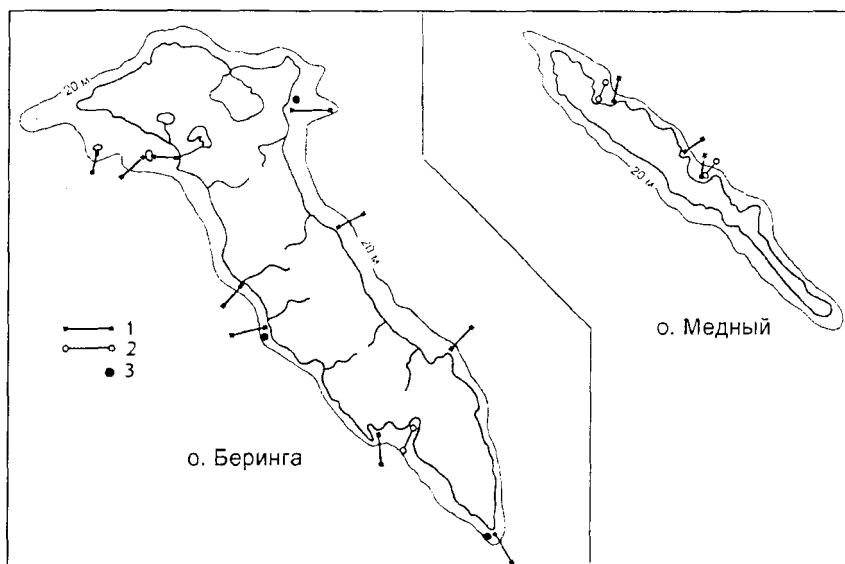


Рис. 10. Схема гидробиологических исследований на Командорских островах в 1986 г. 1 — водолазные разрезы, 2 — дночерпательные разрезы, 3 — дночерпательные станции

По данным Е.Ф. Гурьяновой (1935), в осенне-зимний период из 253 сут штормовое волнение наблюдалось в течение 71, атмосферные осадки выпадали в течение 123 сут, а ясный день был всего 1. Низкая инсоляция, обилие осадков и отсутствие льдов способствуют обильному развитию литоральной флоры и фауны. При этом кораллиновые известковые багрянки и ламинариевые водоросли поднимаются в литоральную зону (+0,3-0,5 м). В настоящее время даже такие сублиторальные виды, как гигантская водоросль *Alaria fistulosa* и *Laminaria dentigera* в районе пос. Никольское встречаются на глубине 0,1-0,2 м. Наиболее характерными для твердых грунтов верхней сублиторали являются поясообразующие сообщества ламинариевых и инкрустирующих известковых водорослей. Первое преобладает до глубин 12-15 м (иногда более 20 м), а второе распространено между изобатами 10-30 м (Иванюшина и др., 1991; Ошурков и др., 1989а, 1991).

Материалы по сезонному прибрежному обрастанию были получены с подводных стендов с экспериментальными пластинами и навигационных буйков, установленных в Авачинской губе (восточная Камчатка) в мае-июне 1983-1984 гг. (рис. 7, 11). Конструкция стендов была подобна использованной ранее на Белом море (Ошурков, 1986). Кронштейны с 60 асбоцементными пластина-

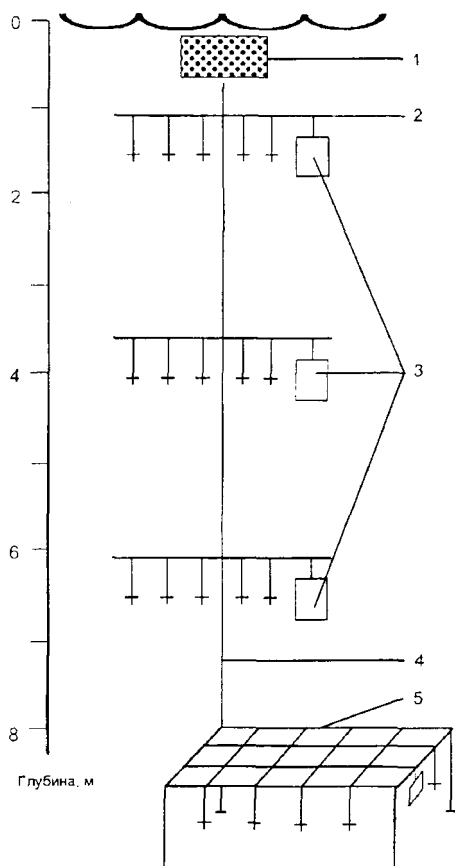


Рис. 11. Схема буйковой установки для изучения обрастания в Авачинской губе. 1 - поплавок, 2 - кронштейн, 3 - пластины, 4 - буйреп, 5 - придонный стенд

ми размером 100 x 100 мм располагались на глубинах 1, 3, 6 и 8 м в районе м. Сигнального. Кроме того, 24 пластины были подвешены внутри затопленного корабля в бух. Турпанка в северо-западной части Авачинской губы на глубине 0,5 м от уровня максимального отлива. Съемки пластин с обрастанием проводили ежемесячно в течение 1983 г. и дважды летом 1984 г.

Для изучения закономерностей формирования сообществ бентоса жестких грунтов в июне 1984 и 1985 гг. в северо-западной части Авачинской губы (м. Казак) в верхней сублиторали на глубинах 4 и 8 м были заложены экспериментальные полигоны. На скальную платформу (глубина 4 м) и каменистый грунт (8 м) были уложены природные камни уплощенной формы, собранные на

берегу и не имевшие видимого животного и растительного обрастания. Площадь полигонов определялась размерами металлических рам, ограждавших камни от перемещения, и на глубине 4 м составляла 2,6 м², а на глубине 8 м – 2,8 м². Полигоны были соединены между собой капроновым фалом, который из-за неровностей рельефа на значительных по протяженности участках располагался на расстоянии 0,5 м от грунта. Выбор полигонов был обусловлен тем, что грунты и бентос в этом районе и на этих глубинах были более или менее однородными, в то время как на глубинах 0–2 и 5–7 м преобладала фация крупных валунов, между которыми располагались линзы мелкого галечника и песка с очень неоднородным населением. Кроме того, температурный режим в районе 1-го и 2-го полигонов в летний период существенно различался, поскольку полигоны располагались выше и ниже отмеченного здесь в летний период на глубине около 5 м термоклина. По мнению некоторых исследователей, именно от температурных условий зависят распределение и структура тех или иных сообществ верхней сублитерали в прикамчатских водах Тихого океана (Голиков, Скарлато, 1982).

Съемки проводили, как правило, в начале лета (май–июнь) и осенью (сентябрь–ноябрь), поскольку в летний период мы работали в составе подвижных морских экспедиций, а зимой из-за сильных подвижек льда водолазные работы в губе затруднены. Во время съемки водолазы извлекали с каждого полигона по 3–4 камня общей площадью поверхности от 0,03 до 0,1 м². Под водой камни помещали в питомцы и доставляли на поверхность. Кроме того, водолазы проводили учет и измерение крупных форм бентоса (морских ежей, звезд, креветок, крабов, актиний) на всей поверхности полигонов, не повреждая развивающиеся сообщества. Для восстановления биомасс организмов в 1983–1984 гг. в районе полигонов нами был собран массовый количественный материал, на основании которого получены размерно-весовые соотношения для макробентоса, и поэтому в дальнейшем нам удалось избежать сборов животных непосредственно на полигонах, что нарушило бы ход сукцессии. В лаборатории определяли видовой состав, плотность поселения, сырую массу различных организмов мезобентоса, прикрепленных к камням. Мелкие животные учитывались на 3–4 случайно выбранных участках камней площадью от 1 до 10 см². За период исследований (1984–1988 гг.) проведено 15 съемок. В 1988 г. в районе 1-го полигона на глубине 4–5 м были вырезаны участки 12-миллиметрового капронового фала, на котором сформировалось обрастание. В лаборатории были собраны животные и водоросли с 6 полуметровых участков этого субстрата.

В мае–июне 1989 и 1990 гг. на литерали и в верхней сублитерали в районе м. Входной Риф Никольской бухты (о-в Беринга, Командорские острова) было

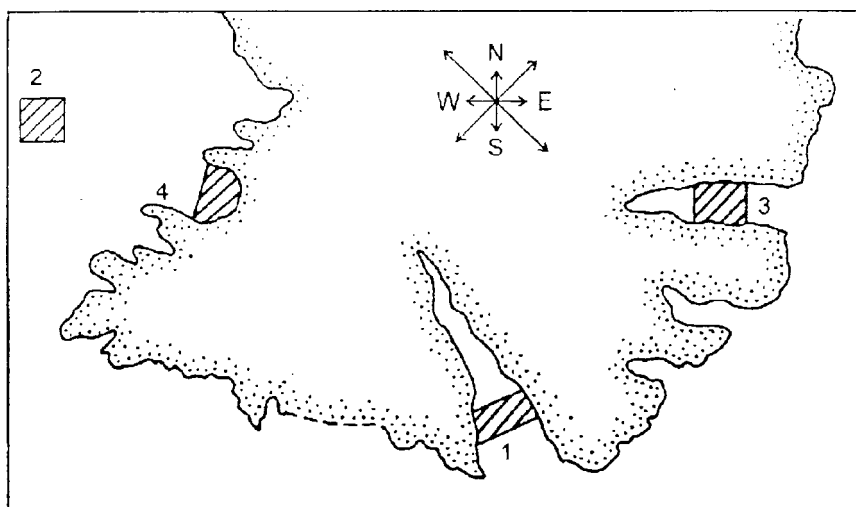


Рис. 12. Схема расположения экспериментальных полигонов в районе м. Входной Риф (Командорские острова, о-в Беринга). Номерами обозначены полигоны. На розе ветров длина стрелок пропорциональна продолжительности воздействия ветра в данном направлении

заложено 4 экспериментальных полигона площадью по 20 м²: полигоны 1 и 3 – в микрофьордах скальной платформы рифа (глубина +1,5-1,0 м), полигон 2 – на глубине 8 м и полигон 4 – в скалистой литоральной ванне с глубинами от 0 до 0,5 м в отлив (рис. 12). Перед началом эксперимента на каждом полигоне определяли видовой состав, плотность поселения и биомассу бентосных организмов. В 1990 г. была также проведена оценка обилия ламинариевых водорослей непосредственно за границей полигона 2, а в 1991 г. – за границами полигонов 3 и 4. Схемы эксперимента на каждом полигоне различались. На полигоне 1 в 1989 г. проведено полное выкашивание всех ламинариевых водорослей крупнее 15 см; в 1990 г. беспорядочно выкошено 50 % макрофитов.

На полигоне 2 в 1989 г. также проведено полное выкашивание макрофитов на всей площади, при этом учет обилия водорослей осуществлен по 15 пробам, а сообществ бентоса – по 6 пробам. В 1990 г. полигон 2 был разбит на две половины: на одной было повторено тотальное выкашивание, другая оставлена без изменений.

На полигоне 3 и в 1989, и в 1990 гг. беспорядочно выкашивали 50 % ламинариевых. На полигоне 4, заложенном в 1990 г., проведено полное изъятие крупных макрофитов и оставлены молодые растения и зообентос.

При выкашивании на всех полигонах растения срезались под основание черешка, чтобы исключить восстановление пластины. Каждый год обилие ламинарий оценивали приблизительно в одни и те же сроки, чтобы исключить сезонную вариабельность биомассы. Всего для этих целей на полигоне 1 отобрано 85 проб, на полигоне 2 – 53 пробы, на полигоне 3 – 89 проб, на полигоне 4 – 118 проб. Рядом с полигоном 2 было взято 7 проб, а за границами полигонов 3 и 4 – по 20 проб. Минимальная учетная площадь всегда составляла 0,25 м².

Помимо выкашивания на полигонах 1 и 2 с помощью рамки площадью 0,25 м² ежегодно отбирали гидробиологические пробы для оценки изменений в структуре зоо- и фитобентоса: на полигоне 1 в 1989, 1990 и 1991 гг. – соответственно 5, 20 и 10 проб; на полигоне 2 – соответственно 6, 12 и по 5 проб в 1991 г. на каждой из половин полигона.

Кроме того, в 1990 и 1991 гг. проведена оценка обилия *L. bongardiana* в районе бух. Федоскина на скальном рифе, где с 1987 по 1990 г. в июне–июле проводился ограниченный промысел морской капусты местным населением на литорали во время больших отливов. Сборщики срезали ножами наиболее крупные экземпляры несколько выше (на 3–10 см) основания пластины. В этом районе отобрано 42 пробы.

В районе м. Входной Риф (о-в Беринга) в 1990 г. над глубиной 8 м был установлен буй, который крепился к якорю капроновым фалом. Для определения качественного состава обрастания и его вертикального распределения в 1991 г. буйреп был срезан возле якоря. Анализировалось обрастание фала на 24 полуметровых участках.

2.2. Описательные количественные исследования эпибентоса

Мониторинг сообществ обрастания был проведен на корпусе затопленного в бух. Круглой (губа Чупа Кандалакшского залива Белого моря) судна. В течение 14 лет водолазные количественные сборы эпибентоса осуществляли одним и тем же методом с помощью мерных рамок, скребков и водолазного ножа на глубинах 0,5–1; 2–3 и 5–7 м (табл. 1). Сборы крупных водорослей и морских звезд проводили на площади 1–4 м². Эпибентос помещали под водой в питомзы из мельничного газа с ячейей не более 0,5 мм или в полиэтиленовые пакеты.

Многолетние исследования сукцессии сообществ обрастания в Авачинской губе были проведены в 1987–1990 гг. Пробы отбирали на вертикальных стальных конструкциях двух пирсов, расположенных в бух. Сероглазка на расстоянии около 200 м один от другого. Новый пирс был установлен летом 1986 г., а старый – в 1979 г. Обрастание счищали с причальной стенки в питомзу из мельничного газа при помощи водолазного ножа и скребка с площадок 0,1–0,2 м², расположенных на глубинах 0,5; 1; 2–3 и 4–5 м. Пирсы контактировали с грунтом на глубине 6–7 м.

Пробы многолетнего (4–22 года) обрастания собирали со стальных и бетонных причальных сооружений и конструкций навигационного ограждения в Авачинской губе, бух. Русской и на Командорских островах на глубинах от +1,5 до 21 м с площадок от 0,025 до 0,25 м². Как правило, пробы отбирали в трех повторностях.

На о-ве Беринга (Командорские острова) в июле 1991 г. пробы собирали на вертикальной причальной стенке пирса, построенного летом 1986 г., начиная с границы «средней литорали» (на уровне 1,8 м выше нулевой отметки футштока) и до глубины около 3 м, где пирс контактировал с грунтом. Для отбора проб использовали мерную рамку площадью 0,02 м², скребок, водолазный нож и питомзу из мельничного газа с ячейей 1 мм.

Пробы собирали в трех повторностях на участках пирса с однородным населением после рекогносцировочного осмотра его водолазом. Для учета крупных и агрегированно распределенных организмов площадь пробы увеличивали до 0,2 м².

Исследования сообществ бентоса жестких грунтов проводили на мелководьях Белого, Берингова, Охотского морей, тихоокеанского побережья восточной Камчатки и Командорских островов. Пробы бентоса отбирали водолажным количественным методом (Мокневский, 1950; Скарлато и др., 1964; Голиков, Скарлато, 1965; Денисов, 1979; Фадеев, Лукин, 1982) на глубинах от 0 до 45 м с использованием металлических рамок площадью 0,25; 0,5 и 1,0 м², трансект длиной 75 и 125 м и водолажных дночерпателей конструкции Е.Н. Грузова (Зоологический институт АН СССР) с площадью захвата 0,025 и 0,05 м². В зависимости от характера распределения макробентоса общая площадь, на которой проводился учет обилия донных организмов, составляла от 0,25 до 10–20 м².

Белое море. Материал был собран в Кандалакшском и Онежском заливах в 1978–1981, 1987 и 1989 гг. во время рейсов научно-исследовательских судов «Картеш», «Ладога» и «Онега», работавших в составе экспедиций Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР. Работы про-

водили на литорали и в верхней сублиторали до глубины 15 м. Мониторинг мидиевых сообществ осуществляли на разрезах в губах Падан и Княжая Канда-лакшского залива (рис. 1). Пробы отбирали рамками и водолазными дночерпателями у границ и в центральных участках поселений мидии.

Прикамчатские воды Тихого океана, Берингово и Охотское моря. Сборы материалов проводили с 1982 по 1991 г. во время экспедиции Института биологии моря ДВНЦ АН СССР (в рейсе НИС «Берилл», 1985 г.), Камчатского отдела природопользования Тихоокеанского института географии ДВО АН СССР (т/х «Алексей Марков», 1986 г.; СРТМ «Назаровск», 1988 г.). Для анализа динамики сообществ бентоса и популяции калана нами были использованы данные совместных экспедиций Института биологии моря и Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии (1972–1973 гг.), любезно предоставленные В.И. Лукиным, и, кроме того, опубликованные материалы по бентосу Командор (Сидоров и др., 1982; Зорин, 1984, 1986; Севостьянов, 1984, 1987).

Сборы крупных организмов фито- и зообентоса проводили вручную, а мелких многочисленных животных – с использованием эрлифта оригинальной конструкции. Как правило, на одной станции пробы отбирали в трех повторностях. Для анализа размерной структуры популяций и распределения массовых видов двусторчатых моллюсков, морских ежей и бурых водорослей количество проб на одной станции увеличивали до 20–30. Так же поступали, когда в результате визуальной оценки обнаруживали значительную неоднородность распределения бентоса.

В июле–августе 1989 г. нами был собран макробентос в районе о-ва Атласова (северные Курильские острова) на подводных продолжениях лавовых потоков вулкана Алаид. Работы проводили возле паразитических кратеров Олимпийский и Такетоми, эффузивная активность которых была зарегистрирована соответственно в 1972 и 1934 гг. Кроме того, были исследованы эпибентосные сообщества на лавах «древнего конуса», точный возраст которых неизвестен, но, по крайней мере, составляет многие сотни лет (Федотов и др., 1982). Таким образом, исследованиями был охвачен весь периметр острова (рис. 13). Работы проводились на глубинах от 15 до 25 м. Выбор диапазона глубин обусловлен тем, что в его пределах твердые скальные грунты в меньшей степени подвержены абразии под действием гидродинамических факторов, чем в мелководной зоне побережья. К тому же в выбранном диапазоне глубин отсутствуют резкие сезонные градиенты температуры и солёности, которые могут накладывать отпечаток на ход сукцессий бентоса. В июле–августе 1989 г. в 30-метровой водной толще возле о-ва Атласова перепад температуры постоянно не превышал 2–3°C при размахе ее варьирования у поверхности в этот период от 3,5 до 7,5°C.

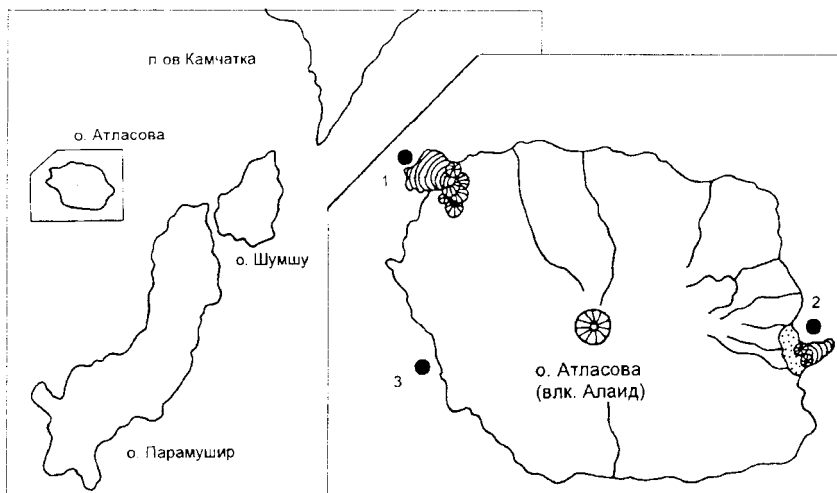


Рис. 13. Схема района гидробиологических исследований у о-ва Атласова (северные Курильские острова). 1 – Олимпийский прорыв (17-летние лавы), 2 – м. Владимира или кратер Такетоми (55-летние лавы и каменистые осыпи), 3 – древние лавы

Сессильный бентос собирали с помощью различных механических орудий: скребков, зубил, водолазных ножей. На скальном грунте водолазы отделяли от субстрата известковые инкрустирующие кораллиновые водоросли, а на каменистом по возможности проводили сбор камней с эпибентосом с фиксированных площадок. Пробы бентоса доставлялись на поверхность в питомцах из плотного мельничного газа с ячейе не более 1 мм.

Сборы макробентоса проводили на водолазных разрезах с использованием трансект, учетных рамок и водолазных дночерпателей. Количественному учету обычно предшествовала визуальная оценка распределения донного населения для выбора наиболее типичных участков бентали (Фадеев, Лукин, 1982). Металлические рамки различной площади (табл. 1) в зависимости от характера распределения и обилия бентоса водолазы перекладывали от 4 до 20 раз. Как правило, на станциях пробы отбирали в трех повторностях. При учете эпипитических водорослей, крупных губок и синасцидий вычисляли их проективное покрытие на площадках от 0,25 до 10 м². Обилие бурых макрофитов определяли с помощью трансект и скользящих рамок на площадках от 1 до 100 м².

Оценку обилия организмов проводили в лабораторных условиях, за исключением очень крупных форм бурых водорослей, взвешивание, подсчет и

измерение которых осуществляли непосредственно после сбора и определения их видовой принадлежности.

Сырую массу макробентоса измеряли с точностью до 0,1 г, а размеры животных и водорослей – с точностью до 0,1 мм. Как правило, пробы бентоса отбирали на глубинах 0-1; 3-5; 10-12; 15; 20-25 и 30-35 м. Глубину определяли с помощью ручных лотов, подводных глубиномеров и шлюпочным эхолотом «Язь». Измерение температуры воды проводили электротермометрами ГР-41 и опрокидывающимися термометрами с точностью до 0,1°C. Соленость воды определяли ареометрически с использованием таблиц Н.Н. Зубова.

2.3. Методы обработки материалов

Пробы бентоса разбирали в живом виде либо после фиксации их в 70 %-ном этаноле или в 4 %-ном растворе формалина. Измерения животных и водорослей проводили штангенциркулем. У мидий определяли высоту раковины, а у морских ежей – диаметр панциря без игл. В процессе камеральной обработки по кольцам нарастания раковины вычисляли возраст мидий. Для анализа размерной структуры популяций морских ежей и моллюсков выборки животных разбивали на размерные классы с интервалом 5 мм. Определяли средний размер особей в локальных поселениях, а для морских ежей, кроме того, средний диаметр максимального размерного класса особей из различных местообитаний. Эта величина может быть использована для анализа селективности выедания морских беспозвоночных каланом, поскольку не зависит от сезонной вариабельности размерной структуры их популяций, связанной с размножением. Во время экспедиций 1976–1990 гг. промерено более 6 тыс. экз. морских ежей и несколько десятков тысяч моллюсков. Водорослевый гербарий и зоологические материалы хранятся в коллекции Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН (г. Петропавловск-Камчатский).

Основным критерием оценки обилия бентосных организмов, определения доминирования и выделения группировок и сообществ эпибентоса была биомасса (г/м^2 , кг/м^2). Это обосновано тем, что учет индивидуумов многих инкрустирующих кораллиновых водорослей и колониальных беспозвоночных животных (губок, гидроидов, мшанок, синасцидий) практически невозможен.

При анализе сходства–различия однотипных олигомиксных сообществ (например, мидиевых) были использованы парные коэффициенты «полярного расстояния» (Cabioc'h, 1979):

$$K = \frac{1}{\sqrt{2}} \sqrt{\frac{(x-a)^2}{x} + \frac{(y-a)^2}{y}},$$

$$\theta = \text{Arctg} \frac{x(y-a)}{y(x-a)},$$

где x и y – число видов в сравниваемых списках, a – число общих видов. Удобство «полярного расстояния» заключается в том, что коэффициент K , измеряющий расстояние (сходство) между сравниваемыми списками видов, имеет верхний предел. При $K < 0,707$ коэффициент θ позволяет объяснить тенденцию наблюдаемых различий между списками. Величина $\theta < 30$ свидетельствует об обеднении видового списка, $\theta > 60$ – о его обогащении, промежуточная – о замещении одних видов другими.

Для выявления уровней сходства отдельных станций, группировок и сообществ эпибентоса (например, на вулканических лавах различного возраста и в обрастании пирса на Командорских островах) наиболее информативными оказались различные модификации индекса Чекановского–Серенсена (Песенко, 1982), основанные на анализе флористико-фаунистического состава и структурных характеристик: обилие таксонов и трофических группировок бентоса.

1. При сравнении видовых списков

$$I_{cs} = \frac{2c}{(a+c) + (b+c)},$$

где c – число видов, общих для обеих проб, a и b – число видов, встреченных только в одной из двух сравниваемых проб (сообществ).

2. При определении количественного сходства

$$I_{cs_a} = \frac{2\sum \min(B_{ij}, B_{ik})}{\sum B_{ij} + \sum B_{ik}},$$

где $B_{ij,k}$ – биомасса i -го вида в j, k -й пробе (сообществе).

Вторичные дендрограммы построены методом «взвешенной групповой средней», широко используемым при классификации сообществ бентоса (Фадеев, 1982; Погребов, 1992).

Для анализа сукцессионных изменений и регистрации пространственно-временного распределения сообществ эпибентоса был использован информа-

ционный индекс видового разнообразия Шеннона–Уивера (Shannon, Weaver, 1963; Margalef, 1968; Одум, 1975):

$$\bar{H} = -\sum p_i \log_2 p_i; p_i = \frac{B_i}{B},$$

где \bar{H} – индекс видового разнообразия; p – показатель относительного обилия i -го вида; B_i – биомасса i -го вида; B – биомасса сообщества (группировки) бентоса.

Обработка количественных данных проводилась статистическими методами с использованием критериев Стьюдента, Фишера (Терентьев, Ростова, 1977).

СУКЦЕССИИ СООБЩЕСТВ ОБРАСТАНИЯ В БЕЛОМ МОРЕ И ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ ТИХОГО ОКЕАНА

Из данных о пространственно-временной неоднородности распределения меропланктона и эколого-этологических особенностей оседания личинок на субстраты следует, что вероятно существование различных сообществ обрастания и на начальных этапах его развития, и после стабилизации видового состава.

Многие исследователи отмечали, что многообразие путей формирования сообществ бентоса и обрастания, сезонные изменения их состава и межгодовые флуктуации обилия бентосных организмов маскируют сукцессионный характер развития эпибентосных сообществ (Coe, Allen, 1937; Scheer, 1945; Crisp, 1965; Calder, Brehmer, 1976; Meadows, 1969; Long, 1972; Брайко, Кучерова, 1976; Mook, 1976; Турпаева, Симкина, 1978; Osman, 1978; Kawahara et al., 1979; Glemarec, 1979; Keen, Neil, 1980; Sutherland, 1984; Ошурков, 1985). При этом большинство исследователей принимают, что сукцессия – упорядоченное развитие сообществ, связанное с изменением во времени видовой структуры и процессов, происходящих в сообществе (Мордкович, 1988). Многие сукцессии носят направленный характер, и поэтому они предсказуемы (Margalef, 1963, 1968; Одум, 1975). Вместе с тем далеко не всегда на основании кратковременных наблюдений можно с большой вероятностью определить характер сукцессии. Во многих морских биотопах развитие сообществ до состояния динамического равновесия (Gray, 1977) или климакса продолжается многие месяцы (Zavadnic, Igc, 1968; Riggio, Mazzola, 1976; Haderlie, Donat III, 1978; Glemarec, 1979; Денисов, Денисова, 1979; Цветков, Грынчарова, 1979; Clokie, Boney, 1980; Ошурков, 1982а,б, 1985, 1991а).

Исследования, проведенные нами в течение 6 лет на Белом море, показали, что в резко градиентных гидрологических условиях этого водоема первые этапы формирования сообществ обрастания, которые мы вслед за Г.Б. Зевинной (1972) будем называть фазами первичной сукцессии, весьма значительно различаются и по видовому составу первопоселенцев, и по времени развития.

Хорошо известно, что обрастание некоторых антропогенных субстратов по ряду качественных и количественных характеристик отлича-

ется от эпибентосных сообществ жестких грунтов, расположенных поблизости в литоральной и сублиторальной зонах (Зевина, 1972; Резниченко и др., 1976; Ошурков, 1985). Одними из наиболее типичных для обрастания в умеренных и субарктических водах являются сообщества мидий и балянусов. Они быстро развиваются и надолго монополизуют свободную поверхность субстратов (Ошурков, 1988а,б; Oshurkov, 1992) благодаря ряду обстоятельств. Во-первых, потому что большинство антропогенных субстратов все-таки расположено в защищенных от волнового воздействия акваториях вблизи берегов, где в летний период всегда существует мощный пул личинок этих организмов. Во-вторых, балянусы и мидии имеют высокие темпы роста и являются сильными конкурентами для других сессильных организмов. В-третьих, наиболее распространенные виды балянусов и мидий отличаются широким диапазоном толерантности по отношению к основным факторам среды: температуре, солености, осыханию, низкой концентрации кислорода, различного рода антропогенному загрязнению и гидродинамическим нагрузкам. Последнее в большей степени относится к балянусам.

В связи с вышеизложенным возникает ряд вопросов.

1. Будут ли сообщества мидий и балянусов преобладать на антропогенных субстратах в прибрежных экосистемах прикамчатских вод Тихого океана?
2. Насколько универсальны процессы формирования прибрежного обрастания в эстуарных и океанических островных экосистемах Тихого океана, расположенных на значительном удалении от материков?
3. Существуют ли непреодолимые различия между эпибентосными сообществами антропогенных и естественных субстратов?

3.1. Ранние стадии сукцессий обрастания в Белом море

В экспериментах, проведенных летом 1977 г., изучали динамику формирования сообществ обрастания на буйковых системах в устьевой части губы Чула и в районе Керетского архипелага. Серии пластин были установлены на глубинах от 0,5 до 10 м (см. гл. 2) в вертикальной плоскости в начале июня.

После 20-дневной экспозиции пластин в море на трех верхних горизонтах сформировалась группировка *Obelia longissima* + *Peritricha* gen.sp. (рис. 14,а). Еще через 20 дней характер доминирования по биомассе в общих чертах сохра-

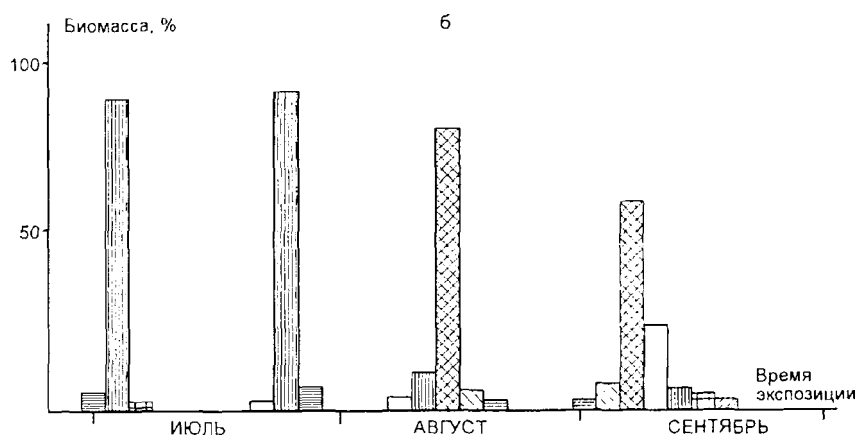
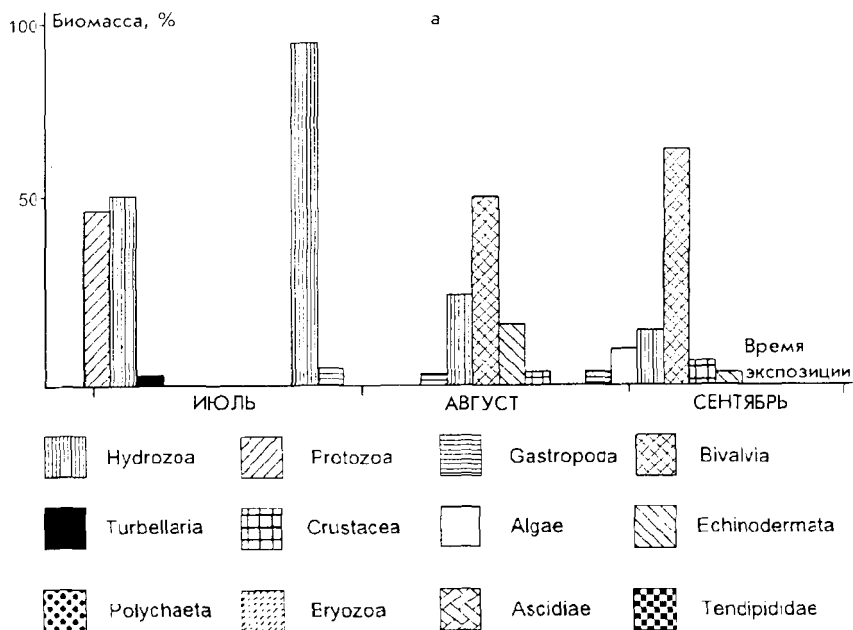
нились, но к этому времени, по мере быстрого роста гидроидов, доля простейших в общей биомассе обрастания снизилась и составляла менее 1 %. Кроме того, значительного расцвета в этот период достигли голожаберные моллюски *Eubranchius exiguus* (3-4 % общей биомассы обрастания, или 12,8 г/м²). В течение следующих 20 дней произошло оседание личинок бореальных видов зообентоса – таких как *Mytilus edulis*, *Asterias rubens*, *Nereis pelagica*, *Epheria vineta*, *Nereimyra punctata*. Температура поверхностного слоя воды в этот период достигла максимума (14,0-16,5°). Одновременно с процессом оседания личинок новых видов обрастателей происходило уменьшение биомассы гидроидов, связанное с выеданием их голожаберными моллюсками. К середине августа в обрастании по биомассе преобладали уже двустворчатые моллюски *M. edulis* и *Hiatella arctica* (59 % в среднем для трех горизонтов). Доля гидроидов снизилась до 21 %, а голожаберных моллюсков – до 1 %. В обрастании стали встречаться в массе вагильные ракообразные: Amphipoda, Copepoda (Harpacticoida) и молодь морской звезды *A. rubens*, доля которых в общей биомассе достигла соответственно 3 и 10 %.

Таким образом, после двухмесячной экспозиции пластин, расположенных на глубинах 0,5; 2,5 и 5 м, началось формирование сообществ двустворчатых моллюсков. Их биомасса в среднем достигла 149,9 г/м², что составило 64 % общей биомассы обрастания (рис. 14,а-в).

В течение лета постепенно развивалась альгофлора, представленная нитчатыми формами бурых и красных водорослей (*Petalonia zosterifolia*, *Pilayella litoralis*, *Ceramium circinatum* и др.).

К концу эксперимента доля макрофитов в общей биомассе обрастания достигла 10 % на глубине 0,5 м; 25 % – на глубине 2,5 м, но лишь 3,5 % – на глубине 5 м. Из брюхоногих моллюсков в обрастании преобладала *E. vineta*. Элементы группировки гидроидов постепенно исчезали, а доля *O. longissima* в общей биомассе обрастания снизилась до 11 %, причем в сентябре столоны гидроидов уже не имели гидрантов; сохранились только сильно хитинизированные нерастущие побеги.

В ходе изучения формирования обрастания обнаружено, что не во всем диапазоне исследуемых глубин этот процесс имел одинаковую направленность. На глубинах от 0,5 до 5 м в первом приближении можно считать, что сукцессия проходила единообразно. Первоначально здесь формировалась группировка гидроидов (первая фаза сукцессии макрообрастания), а затем, по мере выедания их голожаберными моллюсками и оседания личинок двустворчатых моллюсков, *Bivalvia* начали преобладать по биомассе (соответственно 66, 62 и 63 % общей биомассы на указанных глубинах).



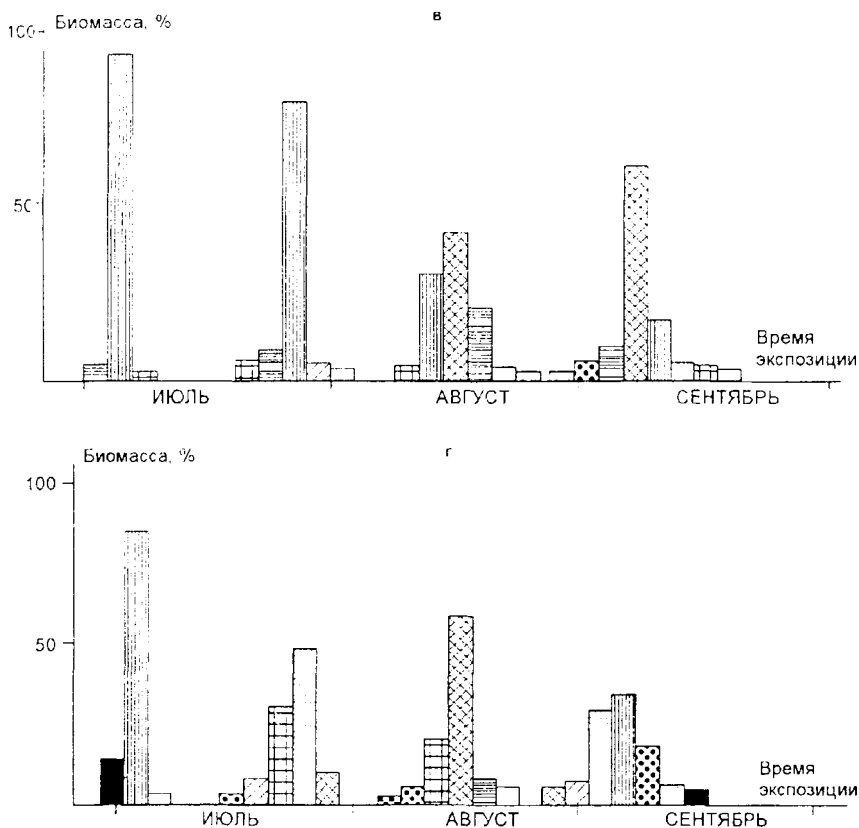


Рис. 14. Сукцессия обрастания в Белом море на глубине: а – 0,5 м, б – 2,5 м, в – 5 м, г – 10 м

Несколько иначе протекала сукцессия на глубине 10 м. Первоначально здесь также доминировали гидроиды (рис. 14,г), но абсолютная величина их биомассы была ничтожной – 0,19 г/м². В конце июля доминирующими формами в обрастании стали ракообразные и мшанки (соответственно 31 и 49 % биомассы). В это время доля двустворчатых моллюсков составляла 10 %. В середине августа она увеличилась до 60 %, однако, как показали последующие съемки, двустворчатые моллюски не стали доминирующей группой в обрастании пластин на глубине 10 м. К концу сентября их доля в общей биомассе уменьшилась до 6 %, в то время как удельный вес мшанок, гидроидов и полихет

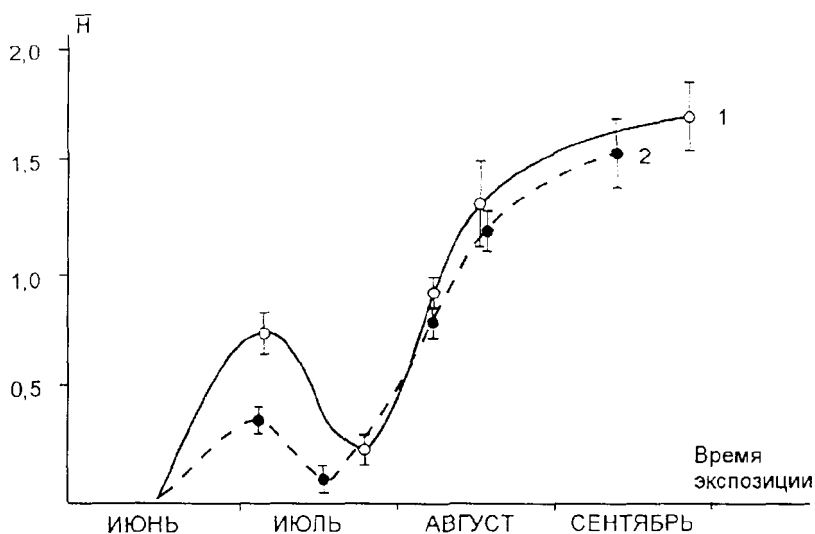


Рис. 15. Изменение индекса видового разнообразия (\bar{H}) сообществ обрастания в Белом море на глубине 0,5 м (1) и 2,5 м (2)

значительно возрос (соответственно до 32, 33 и 18 % биомассы сообщества в целом). Двустворчатые моллюски были представлены главным образом *Heteranomia squamula*, а не *M. edulis* и *H. arctica*, как на меньших глубинах.

Для выявления пространственно-временных различий структуры формирующихся сообществ обрастания нами был использован индекс видового разнообразия (рис. 15, 16). Кривые на графиках отражают изменение видового разнообразия на разных глубинах в зависимости от времени экспозиции пластин. Вполне очевидно, что на глубинах 0,5 и 2,5 м показатель видового разнообразия изменяется более или менее синхронно и синфазно (рис. 15). Это свидетельствует об однотипности происходивших здесь процессов.

На первых этапах развития обрастания при формировании группировки *O. longissima* + *Peritricha* gen. sp. показатель видового разнообразия (ИВР) достигает максимума (0,5-1,1), а затем в связи с ростом обилия гидроидов (биомасса 110-410 г/м²) видовое разнообразие уменьшалось (0,1-0,3). В дальнейшем, после элиминации обелии и оседания спата двустворчатых моллюсков, наблюдалось увеличение видового разнообразия. Первоначально этот процесс проходил быстро, затем, по мере формирования сообщества двустворчатых моллюсков, он замедлился (рис. 15). При этом индекс видового разнообразия достиг второго максимума (2,2-2,5).

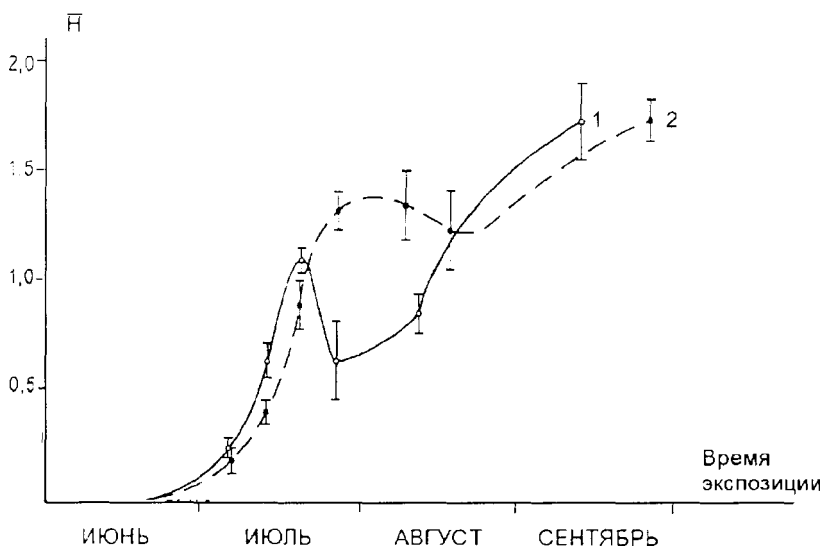


Рис. 16. Изменение индекса видового разнообразия (\bar{H}) сообществ обрастания в Белом море на глубине 5 м (1) и 10 м (2)

На больших глубинах сукцессия обрастания, судя по изменению ИВР, несколько отличается от таковой в вышележащем слое воды. Уже на глубине 5 м видовое разнообразие увеличивалось медленнее, а величина ИВР (0,3) отличалась от его значений на глубинах 0,5 и 2,5 м после 20-дневной экспозиции пластин в море (рис. 15, 16). В дальнейшем, однако, в обрастании на глубине 5 м произошли такие же изменения, что и на меньших глубинах. Здесь также сформировалось сообщество двустворчатых моллюсков, но оно имело черты качественных и количественных отличий от аналогичных сообществ на меньших глубинах. Как отмечалось ранее, там доминировала мидия, а на глубине 5 м — *H. arctica*. Субдоминантными формами были *M. edulis* и *H. squamula*.

При анализе сукцессии, происходившей в обрастании на глубине 10 м, обращает на себя внимание то обстоятельство, что здесь формируются другие сообщества (рис. 14, г). В течение 1,5 мес обрастание пополнялось новыми видами, при этом видовое разнообразие постоянно увеличивалось. Спустя 20 дней ИВР сообщества уменьшился за счет оседания личинок *H. arctica*. В дальнейшем, по мере элиминации молоди двустворчатых моллюсков и роста гидроидов, мшанок, полихет и асцидий, произошло увеличение разнообразия до максимальной величины (2,6). Поскольку к концу эксперимента скорость из-

менения ИВР уменьшилась, можно говорить о некоторой стабилизации сообщества обрастания, но на другой видовой основе, нежели в вышележащем слое воды.

Неодновременное появление в планктоне личинок разных видов и их оседание на субстраты, по-видимому, должны оказывать влияние на структуры начальных фаз сукцессии макрообрастания. То, что это имело место в других водоемах, показано многими исследователями (Долгопольская, 1954; Show, 1967; Sutherland, Karlson, 1973; Долгопольская, Брайко, 1974; Брайко, Кучерова, 1976; Kawahara et al., 1979).

Нас главным образом интересовало, насколько велики различия первых фаз сукцессии в зависимости от времени начала экспозиции пластин и каков тот минимальный временной интервал, который не влияет на направление сукцессии обрастания. Кроме того, предполагалось выяснить, насколько быстро нивелируются первоначальные различия и каков срок «сходимости» различных вариантов сукцессий к устойчивому состоянию сообщества обрастания. Для решения этих задач в 1979–1980 гг. был проведен «дифференциальный эксперимент».

На пластинах, установленных в море весной (апрель), первая фаза сукцессии была представлена водорослями, доминировавшими в обрастании в течение 4 мес. В сообществе макрофитов были широко представлены вагильные формы ракообразных и полихет. Гидроиды практически отсутствовали. Относительная биомасса водорослей в этот период составляла от 67,2 до 98,3 %. В августе произошло оседание спата мидии, а в начале сентября в обрастании уже доминировали двустворчатые моллюски. Таким образом, вторая фаза сукцессии началась после 4-месячной экспозиции пластин (рис. 17,А).

Несколько иначе формировалось обрастание на субстратах, находящихся в море с начала–середины июня (май был пропущен ввиду подвижки льдов). Первая фаза сукцессии была представлена водорослево-гидроидной группировкой, которая существовала вплоть до сентября. Гидроиды первоначально обгоняли макрофиты по темпам роста, но затем в результате выедания первых голожаберными моллюсками водоросли заняли доминирующее положение, которое и сохраняли до сентября. В дальнейшем доминантом стала мидия (рис. 17,Б,В).

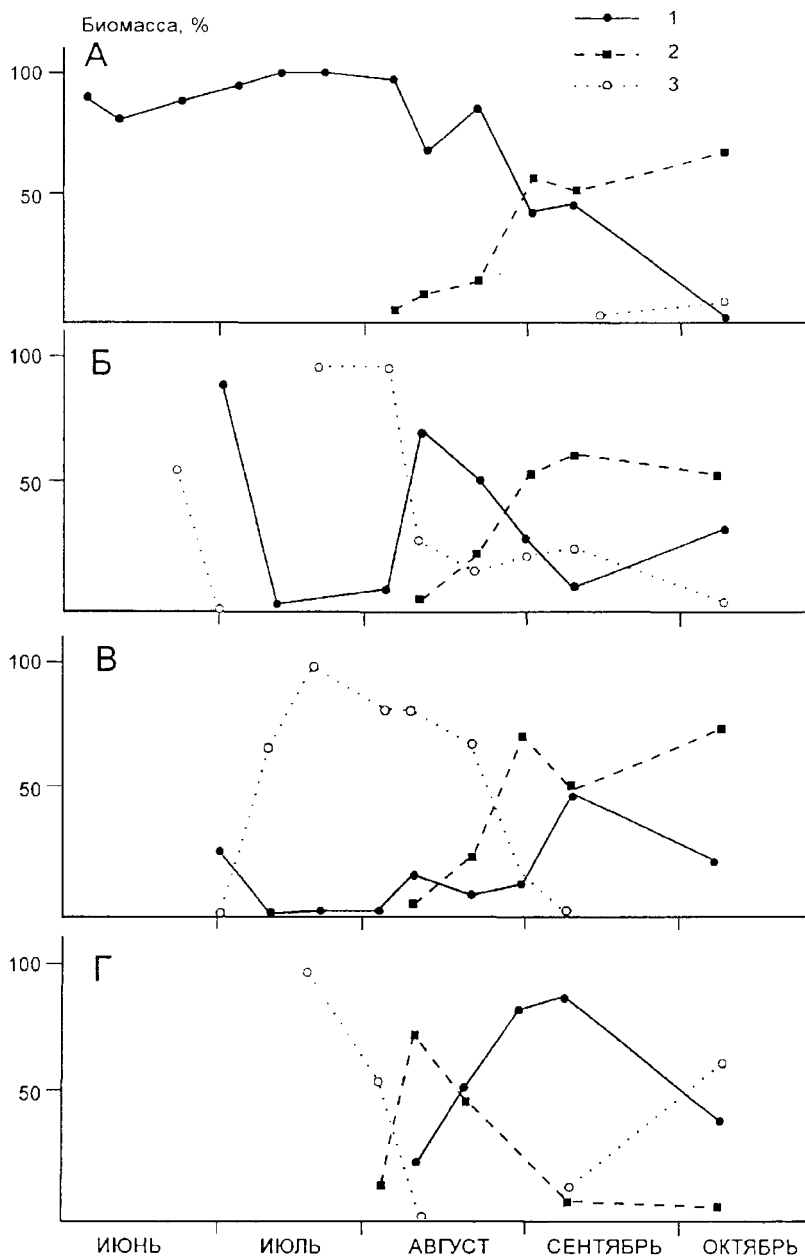
Первая фаза сукцессии обрастания на пластинах, погруженных в море 22 июня, была представлена гидроидами *O. longissima*, относительная биомасса которых варьировала на протяжении 1,5 мес от 67,1 до 98,2 %, а абсолютная ее величина достигла максимума в последней декаде августа и составила 166,1 г/м². Уже с первых чисел сентября в обрастании по биомассе доминировала мидия (рис. 17,Б,В).

Формирование обрастания пластин, установленных 1 и 12 июля, первоначально происходило так же, как на субстратах, погруженных в море ранее. Первая фаза сукцессии была представлена гидроидами, что вполне закономерно, поскольку в это время наблюдался максимум оседания их личинок (Ошурков, Оксов, 1983). В дальнейшем доминирование на короткое время перешло к двустворчатым моллюскам, относительная биомасса которых достигла 69,8 %. Однако мидии не смогли успешно развиваться на этих субстратах, поскольку ко времени их оседания пластины были покрыты ковром детрита, синезеленых и диатомовых водорослей. В сентябре–октябре в обрастании преобладали или гидроиды, или нитчатые водоросли (45,5 и 51,1 % общей биомассы соответственно).

Начиная с августа и до сентября первые этапы сукцессии обрастания на вновь погруженных пластинах проходили при доминировании водорослей, представленных колониальными формами диатомовых и проростками бурых и красных водорослей. В дальнейшем на субстратах сформировалась группировка гидроидов, водорослей и голожаберных моллюсков (рис. 17, Е-З). Относительная биомасса мидии первоначально и в более поздний период не превышала 24 %, а к осени доля двустворчатых моллюсков в общей биомассе обрастания снизилась до 0,1-1,8 %.

Исходя из полученных данных, можно заключить, что мидия монополизировала экспериментальные пластины, установленные в период с апреля по конец июня (гидрологическая весна). На субстратах, экспонированных в более поздний период (июль–сентябрь), сукцессия не продвинулась дальше водорослево-гидроидной фазы. Следует отметить, что и сообщества водорослей сравниваемых периодов отличаются по видовому составу: в начале лета оседают и получают преимущественное развитие *Petalonia zosterifolia*, *Chorda filum*, *Ceramium spp.*, *Polysiphonia sp.*, а в середине лета – *Pilayella littoralis*, *Ectocarpus sp.*, диатомовые и синезеленые водоросли. Последние в сочетании с детритом представляют собой малоподходящий субстрат для оседания молоди двустворчатых моллюсков по сравнению с гидроидами и более крупными нитчатыми водорослями.

Временные различия в сроках установки субстратов приводят к изменению структур группировок обрастания, что отражает индекс видового разнообразия (рис. 18). Минимальное видовое разнообразие отмечено во время развития водорослево-гидроидного комплекса. После оседания мидии ИВР первоначально увеличивался, а затем наблюдалась тенденция его стабилизации и последующего уменьшения до 1. Для серий пластин, где мидия не стала доминантом, видовое разнообразие оставалось высоким до конца гидрологического лета.



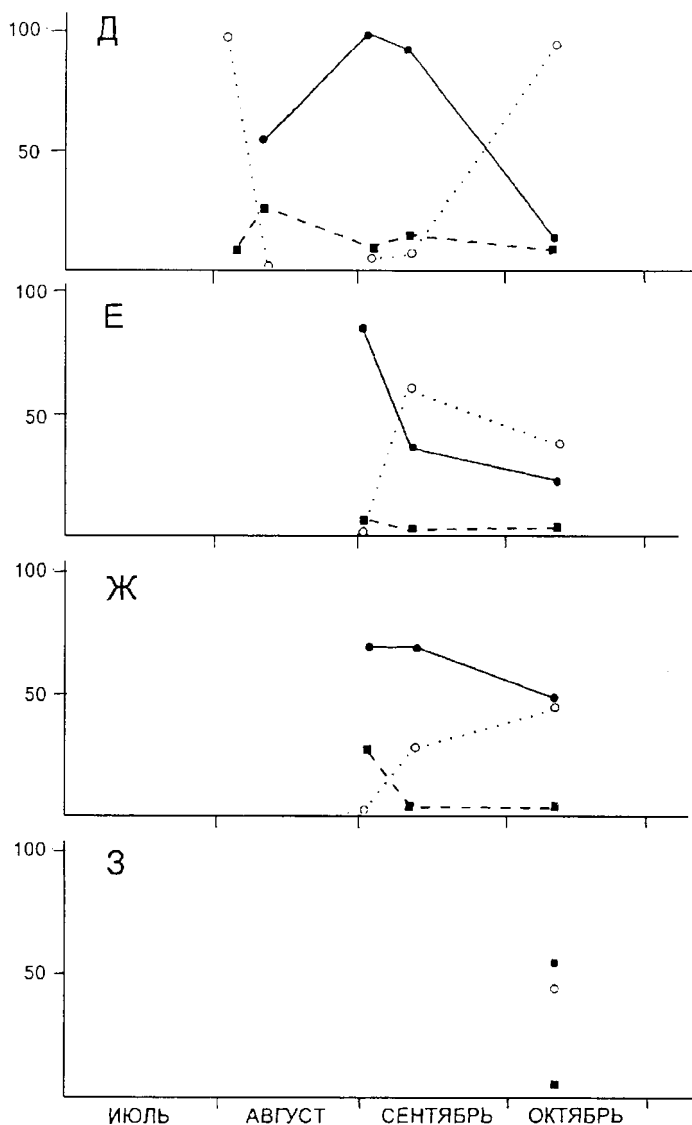


Рис. 17. Сукцессия сообществ обрастания пластин в Белом море, установленных в разное время. А – в апреле, Б, В – в июне, Г, Д – в июле, Е, Ж – в августе, З – в сентябре. По оси ординат – относительная биомасса для водорослей (1), двустворчатых моллюсков (2) и гидроидов (3)

Наблюдения за ходом сукцессии обрастания сравниваемых серий пластин были продолжены до осени следующего (1980) года. В течение 7 зимних месяцев смены доминантов в обрастании всех пластин не произошло. Отмечены лишь уменьшение относительного обилия водорослей и увеличение такового гидроидов. Изменения абсолютной величины биомассы обрастания во всех случаях были недостоверными. В течение 2 летних месяцев после нового оседания спата мидии различия структур сообществ обрастания сравниваемых серий экспериментальных пластин нивелировались (табл. 4), несмотря на то что биомасса мидиевого ценоза на пластинах более ранней экспозиции была достоверно выше, чем на субстратах, установленных после июня 1979 г.

Таким образом, результаты «дифференциального эксперимента» свидетельствуют о том, что даже незначительные временные различия на начальных этапах развития обрастания приводят к существенным изменениям продолжительности первых фаз сукцессии. Развитие макрообрастания в приповерхностном слое воды может начинаться формированием водорослевого, водорослево-гидроидного или гидроидного комплексов. Биомасса таких группировок достигает в районе исследований $500-800 \text{ г/м}^2$, но обычно составляет $200-300 \text{ г/м}^2$. Длительность первой фазы макрообрастания может варьировать от 2 мес, если субстраты установлены в море в июне, и до 1 года, когда сукцессия начинается в июле и более позднее время года.

Наряду с уже рассмотренными начальными фазами макрообрастания, характерными для приповерхностных вод Кандалакшского залива, существуют и другие. Наблюдения за развитием обрастания нижних повехностей пластин, установленных горизонтально вблизи грунта на глубинах от 2,5 до 20 м, – лучший тому пример. Пластины экспонировались в течение 40 мес (1978–1981 гг.). Первая съемка была проведена спустя 1 мес после установки субстратов. Макрообрастание отсутствовало, и на поверхности пластин была обнаружена лишь тонкая пленка микроорганизмов. По истечении 1,5 мес на всех исследуемых глубинах (см. гл. 2 наст. работы) началось формирование группировки мшанок и спирорбид. На глубинах от 2,5 до 10 м такая структура обрастания оставалась неизменной на протяжении 15 мес, после чего началось развитие сообществ двустворчатых моллюсков, что ознаменовало начало второй фазы сукцессии макрообрастания. Средняя биомасса обрастания, представленного группировкой *Bryozoa* + *Spirorbidae*, составила $176,3 \text{ г/м}^2$.

На глубине 20 м группировка мшанок и спирорбид существовала в течение 27 мес, а затем была замещена группировкой спирорбид, гидроидов и двустворчатых моллюсков. Доминировал *Circeis armoricana*, а общая биомасса была очень низкой (до $13,1 \text{ г/м}^2$).

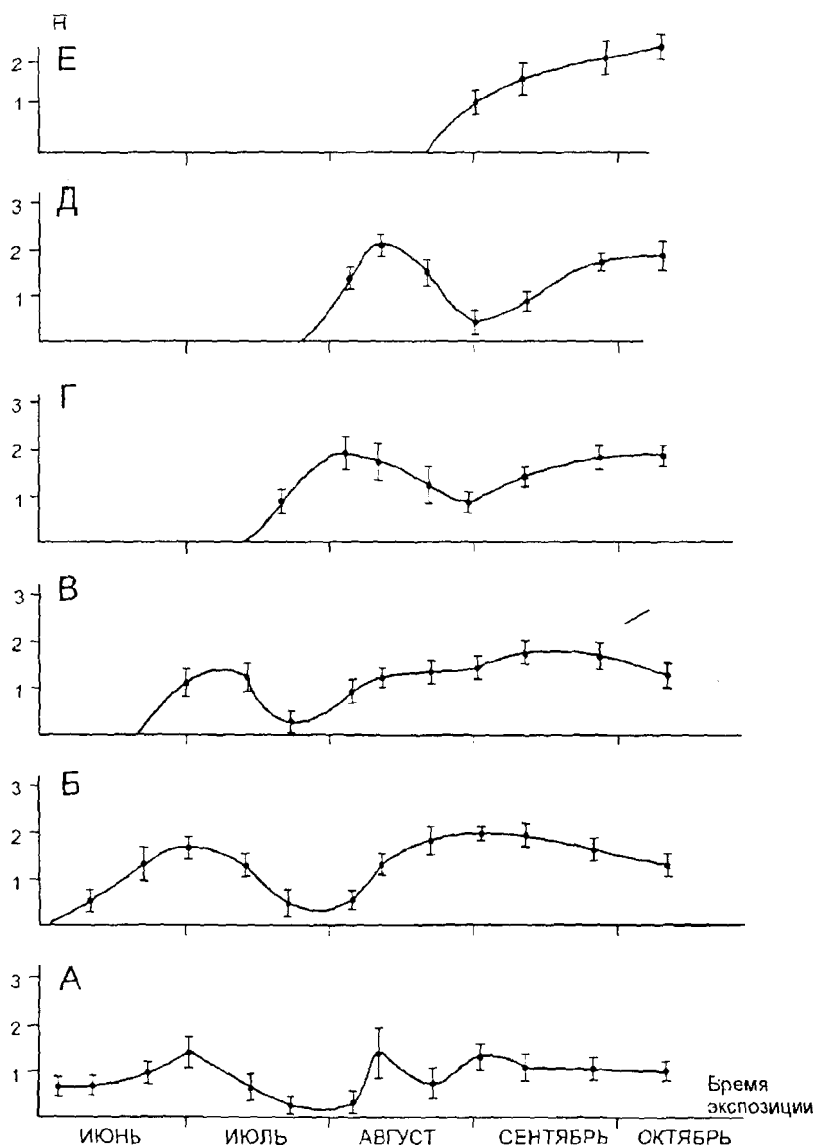


Рис. 18. Изменение индекса видового разнообразия (\bar{H}) сообщества обрастания пластин в Белом море, установленных в разное время: А – в апреле, Б, В – в июне, Г, Д – в июле, Е – в августе

Структура обрастания пластин, установленных в районе Керетского архипелага на глубине 0,5 м в разные месяцы 1979 г.

Время установки пластин	Время съемок					
	10.10.1979		31.05.1980		4.08.1980	
	Таксон	Биомасса, %	Таксон	Биомасса, %	Таксон	Биомасса, %
22 мая 1979 г.	<i>M. edulis</i>	73.2	<i>M. edulis</i>	65.8	<i>M. edulis</i>	89.4
	Algae	19.4	Hydrozoa	17.9	Algae	10.1
	Gastropoda	5.1	Algae	14.4	Hydrozoa	0.4
	Crustacea	1.3	Asteroidea	1.7	Crustacea	0.1
	Varia	1.0	Crustacea	0.2		
Общая био- масса, г/м ²		2356.0± ±436.2		2507.6± ±127.8		16226.4± ±718.0
12 июля 1979 г.	Hydrozoa	51.1	Hydrozoa	68.6	<i>M. edulis</i>	88.0
	Algae	36.9	Gastropoda	19.0	Algae	10.2
	<i>M. edulis</i>	4.4	Algae	7.0	Hydrozoa	1.4
	Crustacea	4.3	<i>M. edulis</i>	5.2	Crustacea	0.2
	Gastropoda	3.3	Crustacea	0.2	Polychaeta	0.2
Общая био- масса, г/м ²		628.4± ±108.6		426.0± 98.1		9604.8± ±553.2

Сравнительный материал по сезонному обрастанию экспериментальных пластин из асбоцемента был получен со стендов, расположенных в эстуарии губы Княжой. Время экспозиции пластин в море составило несколько более 3 мес.

Анализ сформировавшегося за этот период обрастания выявил существенные различия с тем, что наблюдалось в полносолёных районах. Прежде всего эпибентосные сообщества в губе Княжой отличаются бедностью видового состава. В то время как у о-ва Киврей в сообществе обрастания на глубине 0,5 м обнаружено 17 видов животных и 5 видов водорослей, в эстуарном районе встречались лишь 10 форм зоообрастателей, а водоросли были представлены 1 видом — *Enteromorpha prolifera*. Биомасса обрастания также на этой глубине в первом районе была выше, чем во втором (табл. 5).

На глубинах 2,5 и 5,0 м различия видового состава и биомассы обрастания в сравниваемых районах выражены еще ярственнее. Если в районе о-ва Киврей на пластинах после трехмесячной экспозиции доминировали двусторчатые моллюски — мидии, то в губе Княжой — усонogie ракообразные *Balanus crenatus*. Несмотря на значительное опреснение воды, биомасса спата мидии в губе Княжой была выше, чем в районе острова, в 3-4 раза, что, по-видимому, связано с наличием поблизости обширной сублиторальной мидиевой банки.

Структура обрастания пластин, экспонированных с июня по август 1980 г.
в двух районах Кандалакшского залива

Район работ	Глубина, м							
	0,5		2,5		5		10	
	Таксон	Биомасса, г/м ²	Таксон	Биомасса, г/м ²	Таксон	Биомасса, г/м ²	Таксон	Биомасса, г/м ²
О-в Киврей	<i>M. edulis</i>	169,9	<i>M. edulis</i>	80,3	Hydrozoa	87,0	Hydrozoa	2,60
	Algae	138,0	Algae	47,0	<i>M. edulis</i>	53,5	<i>M. edulis</i>	0,34
	Crustacea	3,9	Polychaeta	2,7	Gastropoda	14,0	Gastropoda	0,15
	Gastropoda	1,3	Hydrozoa	1,3	Crustacea	1,0	Polychaeta	0,02
	Polychaeta	0,7	Crustacea	0,7	Asteroidea	0,2	Protozoa	0,02
	Asteroidea	0,6	Gastropoda	0,2				
	Turbellaria	0,5						
Всего	17 видов	314,9	16 видов	131,8	12 видов	155,7	6 видов	3,13
Губа Княжая	Algae	161,0	Cirripedia	1111,2	Cirripedia	835,9	Cirripedia	1,23
	<i>M. edulis</i>	29,1	<i>M. edulis</i>	267,1	<i>M. edulis</i>	204,4	<i>M. edulis</i>	0,13
	Nematoda	3,3	Hydrozoa	61,5	Gastropoda	1,4	Polychaeta	0,04
	Amphipoda	2,0	Nematoda	1,1	Polychaeta	0,8		
			Polychaeta	0,7	Nematoda	0,2		
			Amphipoda	0,6	Amphipoda	0,2		
Всего	10 видов	195,4	12 видов	1142,2	7 видов	1041,9	6 видов	1,40

На глубине 10 м количественные различия обрастания пластин из сравнимых районов в значительной мере нивелируются, в то время как качественные сохраняются. В районе о-ва Киврей на этой глубине доминировали гидроиды *O. longissima*, а в эстуарии – балянусы *B. crenatus*.

Приведенные сравнительные данные дают основание полагать, что в районах, подверженных опресняющему воздействию рек, сообщества первой фазы обрастания могут иметь иные видовой состав и время существования, нежели в типично морских биотопах. В эстуарии за 3 летних месяца биомасса обрастания на глубинах до 5 м составила 0,2-1,1 кг/м², а в течение всего весенне-летнего периода может достигать 1,5-2,0 кг/м² (Ошурков, 1981).

3.2. Развитие сообществ обрастания до устойчивого состояния

Формирование сообществ обрастания, как было установлено (Ошурков, Серавин, 1983), происходит в Кандалакшском заливе Белого моря с неодинаковой скоростью, и первая фаза сукцессии может иметь несколько вариантов: 1) сообщество водорослей и (или) гидроидов; 2) сообщество мшанок и спирорбисов; 3) сообщество баянусов.

В Белом море существуют и другие направления сукцессии эпибентосных сообществ, формирующихся на субстратах, контактирующих с грунтом (Наумов, Федяков, 1985а,б), но их анализ выходит за рамки настоящих исследований.

Чтобы выяснить, как в дальнейшем развивается обрастание, в одном из типичных участков мелководий Кандалакшского залива был поставлен «многолетний эксперимент». Район исследований характеризуется отсутствием крупных поселений мидии и баянусов и не отличается богатством альгофлоры (см. гл. 2 наст. работы). Исследования сукцессии проводили на экспериментальных пластинах в течение 40 мес. Кроме данных трехлетних наблюдений мы располагали сведениями о структуре многолетнего (7-10 лет) обрастания затопленного судна «Профессор Месяцев» и материалами о ходе сезонных сукцессий из 8 точек губы Чупа, Керетского и Кемь-Лудского архипелагов.

Многолетние исследования показали, что у поверхности воды (0,5 м) в том случае, если субстраты экспонируются в течение весенне-летнего сезона, на них уже в конце августа формируется сообщество, в котором доминирует *M. edulis*. В конце гидрологического лета (сентябрь) за счет быстрого роста массы моллюсков биомасса обрастания достигла 0,8-1,2 кг/м², при этом доля мидии составляла 60-70 %. Видовое разнообразие сообщества при смене фаз сукцессии первоначально увеличивалось (1,5-1,6), а осенью уменьшалось (0,9-1,1).

В зимний период значительных изменений структуры обрастания не наблюдалось. Происходило снижение общей биомассы сообщества и уменьшение доли мидии до 40-60 %. Видовое разнообразие за счет роста колоний гидроидов *O. longissima* увеличилось до 1,4-1,6.

Второй летний сезон развития обрастания у поверхности воды характеризовался полной монополией мидии, которая доминировала, несмотря на интенсивное развитие однолетних макрофитов: *Ch. filum*, *P. zosterifolia* и др. В конце лета 1979 г. после 16-месячной экспозиции пластин началась стабилизация сообщества обрастания. Его биомасса на верхней стороне субстра-

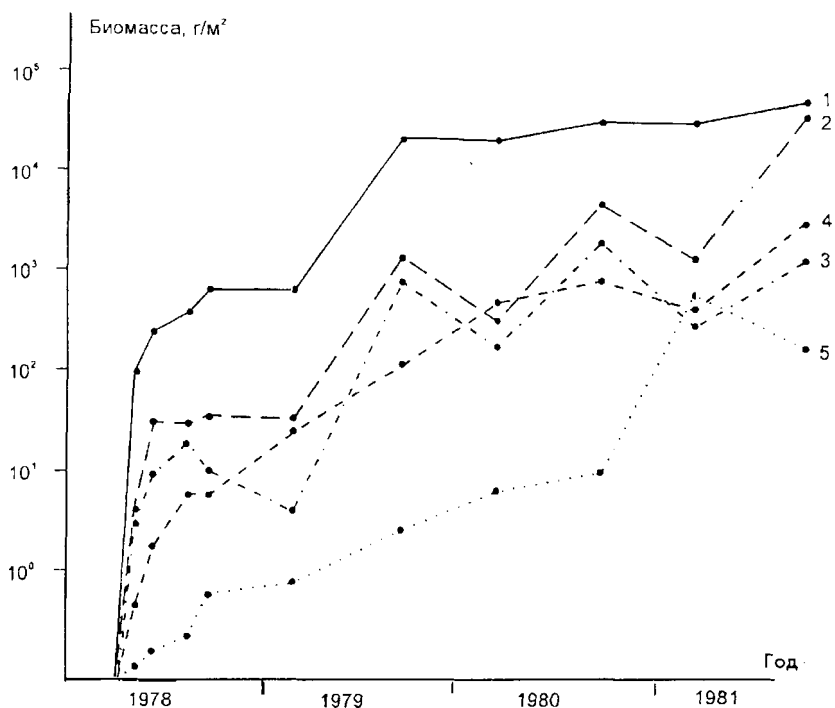


Рис. 19. Изменение биомассы обрастания на верхней стороне пластин в Белом море на глубинах 0,5 м (1), 2,5 м (2), 5 м (3), 10 м (4) и 20 м (5)

тов достигла 26 кг/м^2 и в дальнейшем изменялась незначительно (рис. 19). Основу сообщества практически составляли организмы, личинки которых осели в течение первого летнего сезона. Видовое разнообразие осенью уменьшилось до 0,6-0,7. Последующий зимний период не внес резких изменений в структуру обрастания: по-прежнему доминировала мидия (99,3 % общей биомассы). Видовое разнообразие снизилось до 0,1 (см. рис. 21).

В течение третьего летнего сезона биомасса и индекс видового разнообразия сообщества обрастания увеличились незначительно. По мере роста моллюсков плотность поселения особей уменьшилась с сотен тысяч до нескольких тысяч экземпляров на 1 м^2 .

Наиболее значительные колебания биомассы мидии осенью и зимой были вызваны эпизодическими выеданиями моллюсков гагами *Somateria mollissima* (Луканин, Ошурков, 1984) и морскими звездами

Asterias rubens. В целом на протяжении 24 мес структура сообщества оставалась неизменной. Биомасса варьировала незначительно (26-32 кг/м²), ИВР сообщества мидии с конца 1979 до 1981 г. сохранялся на низком уровне (0,1-0,6). Структуры сообществ обрастания верхней и нижней поверхностей пластин были идентичными, а количественные различия – минимальными (рис. 19, 20).

На глубине 2,5 м сообщество обрастания развивалось несколько иначе. Первая, водорослевая, фаза сукцессии, продолжалась здесь в течение 12 мес, поскольку двусторчатые моллюски оседали не так обильно, как в вышележащем слое воды. В зимний период преобладали гидроида, и лишь в конце второго летнего сезона двусторчатые моллюски стали основой обрастания (68 %). Доминировала мидия, а субдоминантным видом был *Hiatella arctica*. Видовое разнообразие этого сообщества (1,7) значительно выше, чем сообщества обрастания у поверхности, а биомасса меньше (1,5-2,1 кг/м²). После 27-месячной экспозиции пластин на глубине 2,5 м обрастание по-прежнему имело довольно высокий ИВР – 1,2. Общая биомасса сообщества увеличилась за счет роста моллюсков.

В дальнейшем на верхних сторонах пластин происходили значительные сезонные изменения биомассы. В зимний период она уменьшалась, а в течение лета существенно увеличивалась (рис. 19, 20). Так же как и в вышележащем слое воды, в сообществе постоянно доминировала мидия, а видовое разнообразие обрастания постепенно уменьшалось (рис. 21). Различия в структуре обрастания верхней и нижней поверхностей пластин затрагивали лишь субдоминантные виды. Так, только снизу поселялись усконогие ракообразные *B. crenatus* и асцидии, а водоросли, напротив, преобладали на верхней стороне пластин. В целом на глубине 2,5 м к 1981 г. сформировалось сообщество мидии, которое, в отличие от рассмотренного ранее, характеризуется большим видовым разнообразием и значительной сезонной изменчивостью биомассы на верхней стороне пластин (рис. 19).

На глубине 5 м наиболее значительное обрастание сформировалось на нижней стороне пластин, где на смену сообществу Bryozoa + Spirorbidae после 17-месячной экспозиции пришло сообщество Bivalvia (*M. edulis* и *H. arctica*). Его биомасса в этот период составляла 1,4-1,9 кг/м², а на долю моллюсков приходилось 77-80 % ее величины. Доминировала хиателла. К концу третьего летнего сезона биомасса обрастания увеличилась до 2,6-3,0 кг/м², при этом произошла смена руководящих форм. Вероятно, вследствие значительной элиминации *H. arctica* и более высокой скорости роста мидии последняя заняла лидирующее положение и до конца 1981 г. составляла основную долю биомассы обрастания (83-86 %). Субдоминантами были асцидии и губки (совместная доля в обрастании 8-11 %).

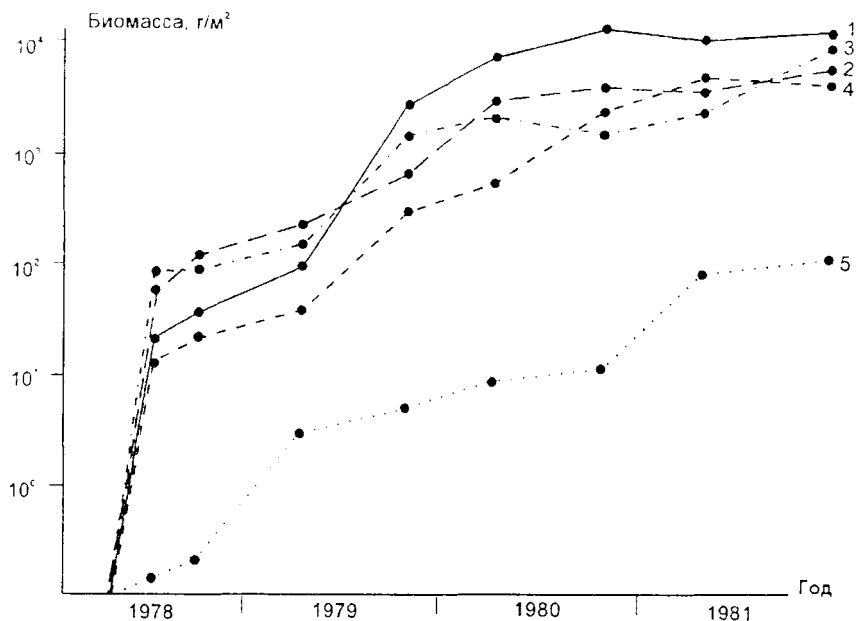


Рис. 20. Изменение биомассы обрастания на нижней стороне пластин в Белом море. Обозначения те же, что на рис. 19

Видовой состав обрастания пластин на глубине 5 м особенно богат и представлен 34 видами зообентоса и 11-13 – водорослей. После 40-месячной экспозиции пластин биомасса обрастания на нижних поверхностях достигла $20,2 \text{ кг/м}^2$ (рис. 20). Видовое разнообразие постепенно уменьшалось от 1,8 в 1979 г. до 1,2 в 1981 г. (рис. 22).

Структура обрастания верхней стороны пластин в течение 3 лет постоянно изменялась: доминировали водоросли, двустворчатые моллюски, асцидии. Первые обычно преобладали в конце лета, а две другие группы обрастателей – весной и зимой. Поверхность пластин в летний период была покрыта толстым слоем детрита, который, по-видимому, препятствовал оседанию личинок других видов обрастателей. Биомасса сообщества в течение последнего года изменялась от 0,3 до $2,0 \text{ кг/м}^2$. Видовое разнообразие было сравнительно высоким и на верхней, и на нижней сторонах пластин: 1,6-1,9 (рис. 21, 22).

Смена фаз сукцессии обрастания на глубине 10 м произошла спустя 17 мес после установки пластин на стенды. Двустворчатые моллюски

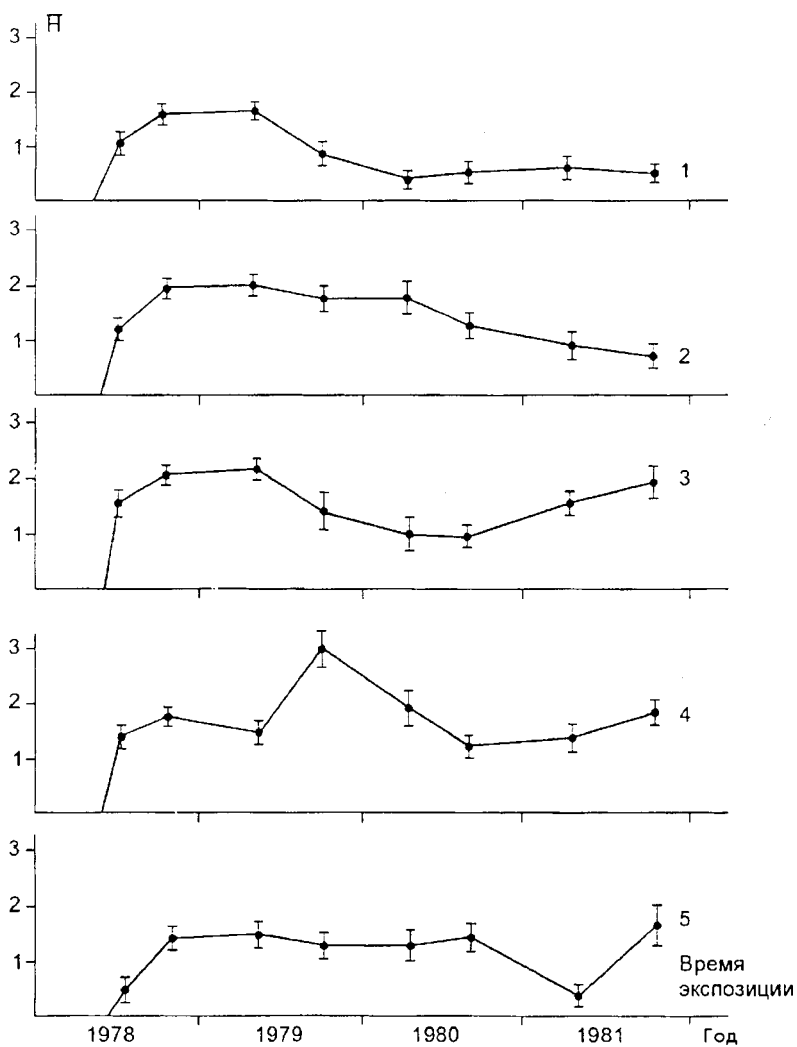


Рис. 21. Изменение индекса видового разнообразия (\bar{H}) сообществ обрастания верхней стороны пластин в Белом море на глубинах 0,5 м (1), 2,5 м (2), 5 м (3), 10 м (4) и 20 м (5)

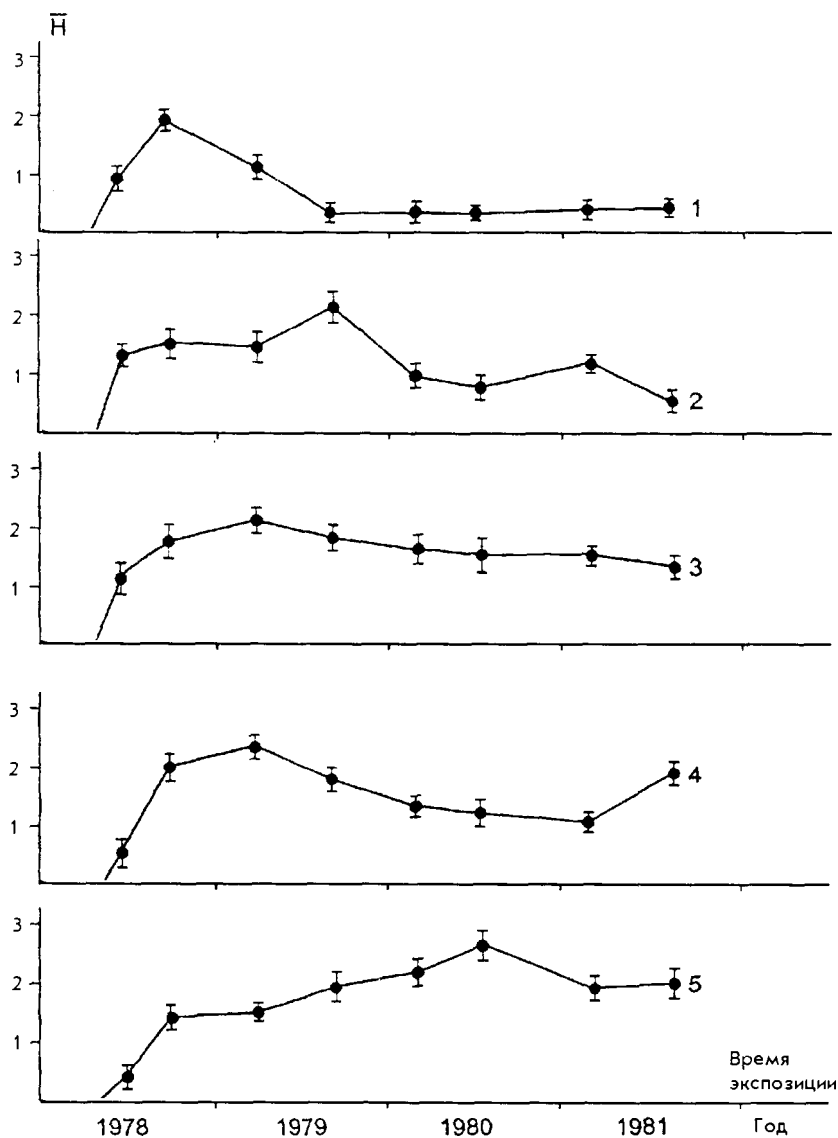


Рис. 22. Изменение индекса видового разнообразия (\bar{H}) сообществ обрастания нижней стороны пластин в Белом море. Обозначения те же, что на рис. 21

пришли на смену гидроидам и водорослям на верхней стороне пластин, мшанкам и спириорбидам – на нижней. Так же как на глубине 5 м, биомасса обрастания на нижней поверхности пластин здесь была значительно выше, чем на верхней (рис. 19, 20). В отличие от вышележащих горизонтов, где сформировалось сообщество мидий, на глубине 10 м преобладал другой вид – *Hiatella arctica*. Значительную долю в общей биомассе обрастания (17-19 %) составляли асцидии (*Molgula citrina*, *Bolthenia echinatu* и др.). Следует отметить, что оболочники встречались и на верхней, и на нижней поверхностях пластин. ИВР сообществ обрастания был постоянно высоким – от 1,8 до 3,0 (рис. 22), что свидетельствует о принципиально иной структуре обрастания на глубине 10 м по сравнению с рассмотренными ранее. В зимний период наблюдалась значительная элиминация хиателлы. По-видимому, сукцессия обрастания на глубине 10 м не замедляется при формировании сообщества двустворок, а продолжается в направлении увеличения роли асцидий и губок. Следует отметить, что биомасса обрастания здесь не подвержена заметным сезонным флуктуациям, которые наблюдались на меньших глубинах (рис. 19, 20).

Обрастание на горизонте 20 м развивалось более медленными темпами, чем в вышележащем слое воды. За 40 мес его биомасса достигла 150 г/м² (рис. 19, 20), что на 2 порядка величин меньше, чем на глубинах от 0 до 10 м. Сезонные изменения практически не оказывали влияния на ход сукцессии. В отдельные годы наблюдалось проникновение личинок некоторых форм обрастателей (гидроидов, двустворчатых моллюсков) на значительную глубину, что было вызвано, на наш взгляд (Ошурков, Оксов, 1983; Шилин, Ошурков, 1985; Шилин и др., 1987), штормовым перемешиванием и прогревом воды на значительную глубину. Так, в 1980 г. на пластинах, расположенных на глубине 20 м, в массе появились гидроиды *O. longissima*, которые сразу же стали доминировать в обрастании (47 % биомассы) верхней стороны пластин. Внизу преобладали двустворчатые моллюски *Heteranomia squamula*. Субдоминантами здесь были гидроиды и мшанки. Индекс видового разнообразия сообществ достаточно высок (1,7-2,1), что свидетельствует о нестабильности сообществ обрастания на данной глубине (рис. 21, 22).

Для выяснения вопроса о пространственно-временной устойчивости сообществ обрастания нами проведены сравнительные исследования многолетних эпибентосных группировок затопленного судна «Профессор Месяцев» и экспериментальных пластин. Рассматриваемые биотопы удалены друг от друга на расстояние более 15 км, а субстраты экспонировались в морской среде различное время: от 4 (пластины) до 6 лет (корпус судна). Кроме того, площадь корпуса значительно превосходила площадь стендов с пластинами, и материалы субстратов были разными (см. гл. 2 наст. рабо-

**Структура многолетнего обрастания
судна «Профессор Месяцев» и экспериментальных пластин**

Биотоп, возраст	Глубина, м			
	2,5		5,0	
	Состав обрастания	Биомасса, %	Состав обрастания	Биомасса, %
Судно «Профессор Месяцев», 7 лет	<i>M. edulis</i>	97.8	<i>M. edulis</i>	99.3
	Algae	0.9	Polychaeta	0.3
	Polychaeta	0.7	Tunicata	0.2
	Crustacea	0.4	Asteroidea	0.1
	Tunicata	0.2	Algae	0.1
Видовое разнообразие	0.34±0.07		0.13±0.02	
Общая биомасса, г/м ²	28964.9±7663.5		26174.6±2124.4	

Биотоп, возраст	Глубина, м			
	0,5		2,5	
	Состав обрастания	Биомасса, %	Состав обрастания	Биомасса, %
Экспериментальные пластины, 4 года	<i>M. edulis</i>	98.4	<i>M. edulis</i>	89.4
	Asteroidea	1.0	Asteroidea	5.7
	Polychaeta	0.5	Polychaeta	4.1
	Algae	0.1	Algae	0.7
	Crustacea	0.1		
Видовое разнообразие	0.12±0.02		0.62±0.05	
Общая биомасса, г/м ²	32031.8±71531.3		30050.0±9105.4	

ты). Тем не менее структуры сравниваемых сообществ имели много общего (табл. 6). Это практически одно и то же сообщество *Mytilus edulis* с незначительными вариациями биомассы (26-32 кг/м²) и индекса видового разнообразия (0,12-0,62). Максимальный возраст мидии из обрастания сравниваемых биотопов точно соответствовал времени пребывания субстратов в море. Видовой состав сообществ был весьма близок: коэффициент видового сходства составил 78±7 %, а суммарное количество видов зообентоса изменялось от 15 до 18.

Таким образом, можно считать, что в диапазоне глубин 0-2,5 м сукцессия обрастания экспериментальных пластин привела к формированию устойчивого сообщества по истечении 17-40 мес после установки их в море.

Сообщества обрастания корпуса судна и экспериментальных пластин на глубине 5 м, по-видимому, находились на разных стадиях сукцессии. Несмотря на наличие общих признаков (доминирование мидии, высокая биомасса), их нельзя считать вполне идентичными, поскольку, например, количество таксонов только зообентоса на пластинах достигало 34, а видовое разнообразие сообщества было достаточно велико – 1,9. В сообществе

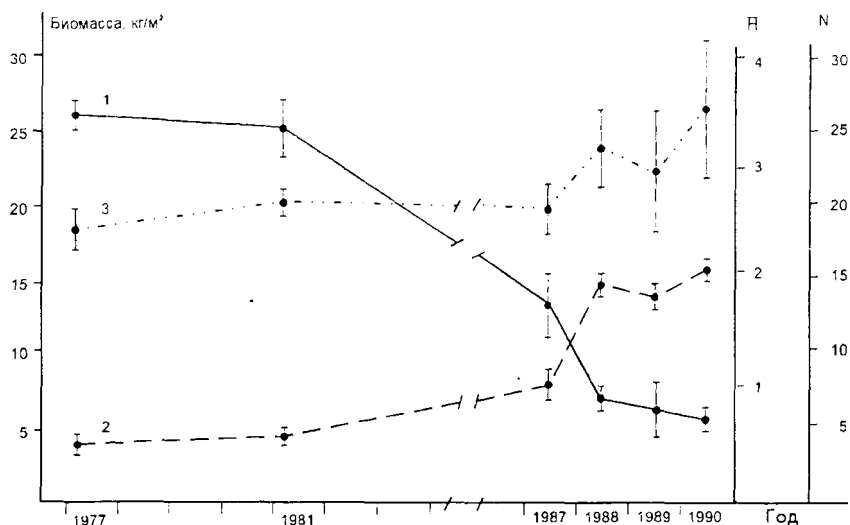


Рис. 23. Изменение биомассы (1), индекса видового разнообразия \bar{H} (2) и видового богатства N (3) в ходе сукцессии обрастания затонувшего в Белом море судна «Профессор Месяцев» в 1977-1990 гг.

обрастания судна эти показатели были значительно ниже (соответственно 18 и 0,65).

Исследования сукцессии обрастания судна «Профессор Месяцев» были продолжены в 1981, 1987–1990 гг. На протяжении 4 лет (с 1977 по 1981 г.) в сообществе обрастания существенных изменений не зарегистрировано (рис. 23, табл. 6, 7). По-прежнему от поверхности до дна было распространено мидиевое обрастание с высокой биомассой и низким видовым разнообразием. Однако на глубине 0,5-1 м появились многолетние бурые водоросли *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*, а на глубине 5 м значительно увеличилось обилие асцидий и морской звезды.

В 1987 г. при возрасте обрастания около 16 лет было отмечено резкое уменьшение биомассы мидии на всех исследуемых глубинах и одновременное увеличение обилия бурых водорослей и асцидий. На глубинах до 1-1,5 м субдоминантами в эпибентосе стали фукоиды, 2-4 м – *Laminaria saccharina*, 5-6 м – асцидия *Styela rustica*. Максимальная элиминация моллюсков отмечена у верхней и нижней границ сообщества обрастания. В течение 6 лет (1981–1987 гг.) происходило постепенное вымирание старых мидий, однако пополнение молодью было очень незначительным. Видовое разнообразие сообщества мидии за этот период в среднем достоверно увеличилось.

**Суццесія многалетняга абрастання затопленага судна «Професар Месяцэв»
(Белае мора)**

Возраст обрастання, лет	Глыбіня, м					
	0-1		2-3		5-6	
	Таксон	Біомаса, %	Таксон	Біомаса, %	Таксон	Біомаса, %
10	<i>Mytilus edulis</i>	92,4	<i>Mytilus edulis</i>	97,2	<i>Mytilus edulis</i>	99,3
	Cirripedia	3,9	Algae	0,9	Polychaeta	0,3
	Algae	1,2	Polychaeta	0,8	Ascidiae	0,2
	Hydrozoa	0,9	Cirripedia	0,4	Asteroidea	0,1
	Asteroidea	0,7	Ascidiae	0,2	Varia	0,1
	Gastropoda	0,5	Varia	0,5		
	Polychaeta	0,3				
	Varia	0,1				
15	<i>Mytilus edulis</i>	89,3	<i>Mytilus edulis</i>	83,0	<i>Mytilus edulis</i>	67,4
	Algae	10,1	Algae	12,9	Ascidiae	13,9
	Cirripedia	0,2	Ascidiae	2,5	Cirripedia	12,0
	Asteroidea	0,2	Polychaeta	0,7	Porifera	5,7
	Varia	0,2	Cirripedia	0,5	Polychaeta	0,9
			Varia	0,4	Varia	0,1
19	<i>Fucus</i> spp.	56,1	<i>Laminaria</i>	49,0	<i>Laminaria</i>	56,0
	Algae varia	33,8	Ascidiae	19,6	Ascidiae	16,7
	Bivalvia	4,4	Algae varia	12,7	Bivalvia	10,1
	Polychaeta	3,8	Bivalvia	8,2	Porifera	9,6
	Asteroidea	0,9	Porifera	5,6	Algae varia	2,6
	Ophiuroidea	0,8	Bryozoa	1,9	Asteroidea	2,0
	Varia	0,2	Cirripedia	1,3	Bryozoa	1,9
			Polychaeta	1,1	Polychaeta	0,7
			Ophiuroidea	0,2	Ophiuroidea	0,2
			Asteroidea	0,1	Varia	0,2
			Varia	0,3		

В течение следующего года в обрастании судна произошли радикальные перестройки, обусловленные дальнейшей элиминацией моллюсков и увеличением обилия многолетних водорослей и асцидий. Биомасса мидии уменьшилась по сравнению с 1970-ми годами почти в 10 раз. Моллюски доминировали только в верхней части обрастания (0-3 м). Ниже по биомассе преобладала уже асцидия *S. rustica*. В течение 1 года произошло резкое увеличение индекса видового разнообразия эпибентосных сообществ, обусловленное, с одной стороны, увеличением выравниваемости биомасс различных таксонов, с другой – увеличением видового богатства сообществ обрастания. В связи с развитием ламинарии на глубинах 2-5 м в массе появились ее эпибионты, главным образом мшанки и спирорбиды. Общая биомасса обрастания судна резко уменьшилась (рис. 23, 24; табл. 8-10).

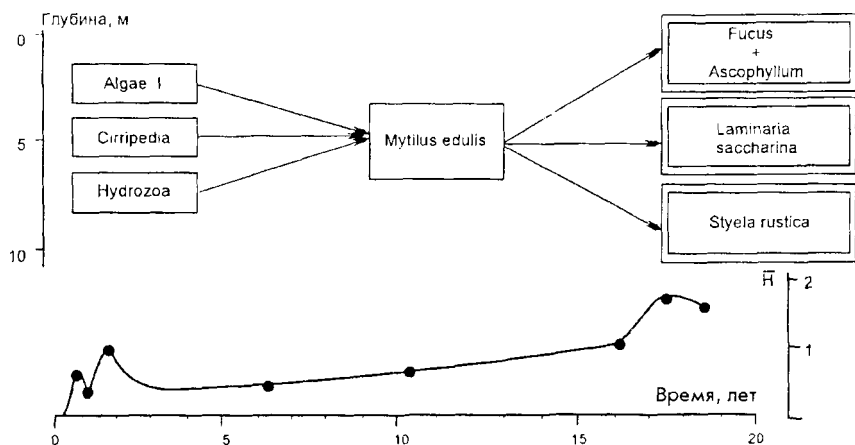


Рис. 24. Изменение структуры эпибентосных сообществ судна «Профессор Месяцев» в ходе сукцессии. Двойными линиями обведены устойчивые сообщества

В 1988–1989 гг. старое поселение мидии окончательно вымерло. На глубине 0–1 м сформировалось сообщество молодых фукоидов, доля которых в общей биомассе обрастания варьировала от 87,3 до 96,2%. На глубинах от 1 до 4 м по биомассе доминировала *L. saccharina* (более 50 % общей биомассы обрастания). Доля мидии составляла менее 10 %, а асцидий увеличилась до 20 %. В обрастании появились разнообразные губки. Одновременно с элиминацией мидии происходило и уменьшение обилия ее эпибионтов – балианусов.

Таблица 8

Формирование сообщества фукоидов в обрастании судна «Профессор Месяцев» на глубине 0,5–1 м в 1981–1990 гг.

Таксон	Биомасса, г/м ²		
	1981 г.	1988 г.	1990 г.
<i>Mytilus edulis</i>	13834,0	2259,3	0,8
<i>Balanus crenatus</i>	1924,5	–	–
<i>Fucus vesiculosus</i>	120,0	1273,8	914,2
<i>Ascophyllum nodosum</i>	47,8	1758,1	1166,6
<i>Fucus serratus</i>	–	700,1	–
<i>Asterias rubens</i>	110,3	58,2	9,0
<i>Pylaiella littoralis</i>	87,7	–	123,9
<i>Obelia longissima</i>	68,2	26,8	–
<i>Lepidonotus squamatus</i>	40,6	–	–
<i>Hiatella arctica</i>	18,4	5,7	3,4
<i>Nereis pelagica</i>	11,8	0,4	0,6
<i>Nereimyra punctata</i>	5,1	–	–

Таксон	Биомасса, г/м ²		
	1981 г.	1988 г.	1990 г.
<i>Littorina littorea</i>	4,2	18,9	21,4
<i>L. obtusata</i>	—	2,5	—
<i>Gammarus zaddachi</i>	2,7	—	—
<i>Ceramium</i> sp.	1,1	—	—
<i>Coryphella lineata</i>	0,7	—	—
<i>Eubranchius exiguus</i>	0,4	—	—
<i>Heteranomia squamula</i>	0,2	—	—
<i>Gammarus</i> sp.	0,2	0,2	0,1
<i>Corophium bonelli</i>	0,1	0,2	—
<i>Nematoda</i> gen. sp.	0,1	0,1	—
<i>Musculus discors</i>	—	14,2	5,6
<i>Polysiphonia urceolata</i>	—	10,3	—
<i>Clava multicornis</i>	—	5,7	—
<i>Eualus gaimardi</i>	—	1,8	1,9
<i>Nemertini</i> gen. sp.	—	0,5	0,8
<i>Ophiura robusta</i>	—	0,3	—
<i>Harmothoe imbricata</i>	—	0,1	0,8
<i>Chorda filum</i>	—	—	88,0
<i>Halichondria panicea</i>	—	—	38,5
<i>Pista maculata</i>	—	—	3,6
<i>Molgula citrina</i>	—	—	2,9
<i>Phyllodoce maculata</i>	—	—	1,2
<i>Caprella lineata</i>	—	—	0,8
Общая биомасса	16278,1	6135,7	2384,1
Видовое разнообразие	0,82	2,06	1,71

Таблица 9

Формирование сообщества *Laminaria saccharina* + *Styela rustica* в обрастании судна «Профессор Месяцев» на глубине 2-3 м в 1981–1990 гг.

Таксон	Биомасса, г/м ²		
	1981 г.	1988 г.	1990 г.
<i>Mytilus edulis</i>	24521,6	4861,2	603,1
<i>Nereis pelagica</i>	149,7	8,4	10,7
<i>Hiatella arctica</i>	143,2	67,1	18,7
<i>Balanus crenatus</i>	108,9	640,1	98,8
<i>Asterias rubens</i>	75,5	262,4	8,8
<i>Molgula citrina</i>	41,8	—	77,4
<i>Amphitrite cirrata</i>	34,3	—	—
<i>Lepidonotus squamatus</i>	17,3	17,7	9,9
<i>Harmothoe imbricata</i>	15,3	0,4	24,4
<i>Styela rustica</i>	12,8	549,2	1421,0
<i>Gammarus</i> spp.	12,2	1,1	0,4
<i>Obelia longissima</i>	11,1	9,5	0,7
<i>Corine loveni</i>	7,7	—	—
<i>Nerimyra punctata</i>	7,5	—	—
<i>Eubranchius exiguus</i>	3,8	—	—

Таксон	Биомасса, г м ⁻²		
	1981 г.	1988 г.	1990 г.
<i>Coryphella lineata</i>	3,2	9,1	0,6
<i>Eulalia viridis</i>	2,4	—	—
<i>Phyllodoce maculata</i>	1,5	0,1	6,5
<i>Turbellaria</i> gen. sp.	0,3	+	+
<i>Nematoda</i> gen. sp.	0,2	+	0,2
<i>Laminaria saccharina</i>	—	427,6	3754,8
<i>Littorina littorea</i>	—	42,1	—
<i>Cribrellina annulata</i>	—	27,3	21,1
<i>Porifera</i> (Sicon)	—	26,3	1,8
<i>Halisarca dujardini</i>	—	10,9	6,3
<i>Polysiphonia urceolata</i>	—	11,0	8,1
<i>Eualus gaimardi</i>	—	6,9	0,6
<i>Heteranomia squamula</i>	—	5,9	10,8
<i>Bacillariophyta</i> + Debris	—	—	807,3
<i>Halichondria panicea</i>	—	—	402,7
<i>Scrupocellaria scabra</i>	—	—	70,8
<i>Phyllophora brodiaei</i>	—	—	70,3
<i>Cristiella producta</i>	—	—	54,7
<i>Leucosolenia</i> sp.	—	—	18,5
<i>Pterosiphonia</i> sp.	—	—	17,3
<i>Nemertini</i> gen. sp.	—	—	17,2
<i>Ophiopholis aculeata</i>	—	—	12,2
<i>Lepidonotus squamatus</i>	—	—	9,9
<i>Molgula</i> sp.	—	—	6,9
<i>Sphacellaria</i> sp.	—	—	6,2
<i>Pista maculata</i>	—	—	6,0
<i>Circeis armoricana</i>	—	—	6,0
<i>Epheria vineta</i>	—	—	4,1
<i>Metridium senile</i>	—	—	2,8
<i>Onchidoris bilamellosa</i>	—	—	2,3
<i>Chaetopterus plumosa</i>	—	—	2,3
<i>Lichenopora hispida</i>	—	—	1,8
<i>Ophiura robusta</i>	—	—	1,7
<i>Neomphitrite figulis</i>	—	—	1,0
<i>Corophium bonelli</i>	—	—	0,3
<i>Musculus</i> sp.	—	—	0,3
Общая биомасса	25170,2	7029,3	7660,4
Видовое разнообразие	0,25	1,68	2,28

На глубинах более 4 м в обрастании судна по биомассе доминировала асцидия *S. rustica*. От бывшего поселения мидии остались отдельные крупные моллюски, полностью обросшие водорослями, мшанками и асцидиями. Видовое разнообразие обрастания было минимальным (1,7) в сообществе фукоидов и максимальным (2,2) – в сообществе ламинарии.

**Формирование эпибентосного сообщества
в обрастании судна «Профессор Месяцев» на глубине 5-6 м в 1981–1990 гг.**

Таксон	Биомасса, г/м ²		
	1981 г.	1988 г.	1990 г.
<i>Mytilus edulis</i>	30368,3	1407,2	352,3
<i>Asterias rubens</i>	2814,2	15,6	71,0
<i>Hiatella arctica</i>	870,3	6,4	8,3
<i>Styela rustica</i>	308,1	2782,0	570,5
<i>Molgula citrina</i>	143,6	7,1	13,5
<i>Amphitrite cirrata</i>	104,2	–	–
<i>Harmothoe imbricata</i>	31,6	4,6	–
<i>Nereis pelagica</i>	23,4	–	4,7
<i>Balanus crenatus</i>	21,3	19,7	–
<i>Lepidonotus squamatus</i>	14,3	0,5	10,6
<i>Heteranomia squamula</i>	13,4	–	+
<i>Molgula griffithsii</i>	8,3	–	–
<i>Nereimyra punctata</i>	6,4	–	–
<i>Gammarus</i> sp.	6,3	0,9	–
<i>Verruca stoemia</i>	4,1	0,7	–
<i>Harpacticoidea</i> gen. sp.	2,8	+	+
<i>Nematoda</i> gen. sp.	1,3	+	+
<i>Turbellaria</i> gen. sp.	0,5	+	+
<i>Coryphella lineata</i>	0,3	25,7	+
<i>Epheria vineta</i>	0,2	–	–
<i>Skeneopsis planorbis</i>	0,1	–	–
<i>Phyllodoce maculata</i>	0,1	0,2	0,9
<i>Phyllophora brodiaei</i>	–	132,4	39,6
<i>Laminaria saccharina</i>	–	85,5	1973,3
<i>Stomphia succinea</i>	–	82,6	–
<i>Porifera</i> (Sicon)	–	69,8	–
<i>Circeis armoricana</i>	–	53,7	6,6
<i>Metridium senile</i>	–	33,7	–
<i>Lichenopora hispida</i>	–	17,5	30,0
<i>Cribrillina annulata</i>	–	14,8	–
<i>Halichondria panicea</i>	–	9,4	335,8
<i>Halisarca dujardini</i>	–	8,2	–
<i>Crisiella producta</i>	–	8,2	16,0
<i>Littorina littorea</i>	–	7,6	–
<i>Nemertini</i> gen. sp.	–	0,3	1,0
<i>Pista maculata</i>	–	0,2	–
<i>Corophium bonelli</i>	–	0,1	+
<i>Spionidae</i> gen. sp.	–	0,1	–
<i>Bacillariophyta</i>	–	–	33,0
<i>Lichenopora hispida</i>	–	–	30,0
<i>Scrupocellaria scabra</i>	–	–	21,4
<i>Polysiphonia</i> sp.	–	–	14,3
<i>Ophiopholis aculeata</i>	–	–	10,2
<i>Ectocarpus</i> sp.	–	–	4,8
<i>Molgula rubifera</i>	–	–	4,2
<i>Neoamphitrite figulis</i>	–	–	1,8
<i>Leucosolenia</i> sp.	–	–	1,6
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	–	–	0,9
Общая биомасса	34743,1	4794,5	3525,4
Видовое разнообразие	0,76	2,45	2,14

В 1990 г. структура обрастания судна в общих чертах сохранилась без изменений. Повсеместно наблюдалось увеличение видового богатства за счет как сессильного бентоса (губки, мшанки), так и вагильных животных (офиуры, ракообразные). В верхней сублиторали окончательно сформировалось сообщество фукоидов с биомассой около 2 кг/м^2 , а на больших глубинах было распространено сообщество *Laminaria saccharina* + *Styela rustica* с биомассой от 3,5 до $7,6 \text{ кг/м}^2$ и высоким видовым разнообразием (рис. 23, 24; табл. 7-9).

Таким образом, обрастание судна «Профессор Месяцев» на протяжении 15-16 лет было относительно однородным и представляло собой сообщество *Mytilus edulis*, имевшее бедный видовой состав и низкое видовое разнообразие. Длительность существования этого сообщества определялась средней продолжительностью жизни моллюсков, осевших на субстрат в 1971–1972 гг. Сформировавшееся поселение мидии, вероятно, практически не пополнялось молодью и поэтому постепенно деградировало. Кроме того, в результате жизнедеятельности моллюсков исходный субстрат был модифицирован: развился детритно-диатомовый комплекс, на котором личинки мидии или не оседали, или в массе элиминировали. По мере гибели моллюсков в результате старения и хищничества со стороны морских звезд возникали свободные от мидии участки субстрата, которые постепенно заселялись водорослями и сессильными животными. Однородное сообщество мидии дивергировало на два типичных для верхней сублиторали Белого моря водорослевых сообщества фукоидов и ламинарий. Произошли резкие и, как нам представляется, необратимые изменения структуры эпибентосного сообщества. Уменьшилось обилие эпибионтов мидии или они полностью исчезли, и появились организмы, характерные для водорослевых сообществ. Процесс формирования новых сообществ сопровождался увеличением видового богатства и видового разнообразия.

3.3. Ранние стадии сукцессий обрастания в Авачинской губе

В общих чертах развитие обрастания на различных участках Авачинской губы проходило однотипно: первоначально в течение 2-3 летних месяцев на субстратах появлялись гидронды (*Obelia longissima*), полихеты (*Polydora limicola*), усоногие ракообразные (*Balanus crenatus*), мшанки (*Alcyonidium mytili* и *A. gelatinosum*) и макрофиты (*Ulva fenestrata*, *Pilayella littoralis*, *Ectocarpus confervoides*, *Petalonia fascia*, *P. zosterifolia*, *Alaria marginata*, *Laminaria bongardiana*).

На экспериментальных пластинах, установленных в эстуарном районе (бух. Турпанка) и на якорных цепях навигационных вех в северо-западной части Авачинской губы, в период с мая по август 1983 и 1984 гг. сформировалось сообщество с доминированием баянуса: *B. crenatus* + *O. longissima* + *P. limicola*. На протяжении 3 мес происходило нарастание биомассы, при этом видовой состав обрастания был очень бедным (не более 6 видов зообентоса на глубинах от 0 до 10 м). Биомасса баянуса достигала $12,7 \text{ кг/м}^2$, а в среднем по всем глубинам составляла $2,6 \pm 1,4 \text{ кг/м}^2$. Наибольшее обрастание отмечено на глубинах от 1 до 3 м. У поверхности и на глубине 10 м оно было ничтожным. Только в сентябре произошло оседание спата мидии (до 18600 экз./м^2), но уже к началу зимы моллюски вместе со значительной частью баянусов элиминировали, что, вероятно, было обусловлено увеличением пресного стока в результате выпадения обильных осадков осенью 1983 г. В мае 1984 г. на пластинах по-прежнему доминировали баянусы и полидора.

В районе м. Сигнального, где соленость воды даже у поверхности постоянно была выше 25‰, на экспериментальных пластинах, установленных на стенде на глубине 1 м в 1983 г., первоначально развивалась формация гидроидов и водорослей (табл. 11). В конце сентября–начале октября произошло оседание спата мидии, началось отмирание однолетних водорослей и нарастание массы гидроидов. Появились голожаберные моллюски *Eubbranchus* sp., питающиеся гидроидами обелия. В этот период в Авачинской губе неоднократно проходили сильные штормы, которые вызвали перемешивание и охлаждение воды у поверхности. Ее температура за короткий период в начале октября снизилась с 11–12 до 5–7°C, что, вероятно, неблагоприятно отразилось на поздно осевшей молодежи моллюсков. Отмечена также элиминация молодежи других обрастателей. Вместе с тем для гидроидов эти изменения гидрологической обстановки прошли бесследно. В декабре, спустя 6 мес после установки экспериментальных субстратов, в обрастании по-прежнему доминировал гидроид *O. longissima* с биомассой до $8,3 \text{ кг/м}^2$. Биомасса баянуса не превышала $0,9 \text{ кг/м}^2$, а молодежи мидии – 20 г/м^2 . Плотность поселения моллюсков в декабре составляла в среднем $312 \pm 98 \text{ экз./м}^2$. Видовое разнообразие в летний период увеличивалось, а осенью, с нарастанием обилия гидроидов, резко уменьшилось.

На глубинах 3 и 6 м в обрастании проходили аналогичные процессы (табл. 11). Отличие заключается в том, что здесь к зиме биомасса гидроидов была еще выше, а субдоминантами являлись многощетинковые черви, преимущественно *P. limicola*. Кроме того, в рассматриваемых биотопах обычными были двустворчатые моллюски *Hiatella arctica* и мшанка *Alcyonidium mytili*. Так же как и у поверхности, индекс видового разнообразия обрастания на этой глубине к зиме уменьшился.

На глубине 8 м после 1,5-месячной экспозиции пластин сформировалась группировка *B. crenatus* + *O. longissima* (табл. 11). В середине сентября баянусы все еще превосходили по биомассе гидроиды, однако в октябре–ноябре произошла значительная элиминация усоногих раков, вызванная конкуренцией со стороны быстрорастущих гидроидов и мшанок, а также усилившейся седиментацией детрита на поверхности пластин. На глубине 8 м биомасса мидии в сообществе обрастания была выше, чем в вышележащем слое воды, но и здесь моллюски не стали доминирующей формой из-за слабого и позднего оседания и высокой элиминации в осенний период. В декабре их плотность поселения составила лишь 534 ± 172 экз./м². Сукцессия обрастания на этой глубине, также как и в вышележащих горизонтах, в течение летне-осеннего периода не продвинулась дальше первой фазы – сообщества быстрорастущих организмов: гидроидов и баянусов. Биомасса этого сообщества была максимальной на глубине 3–5 м и уменьшалась по направлению к поверхности и грунту.

Наблюдения за ходом сукцессии обрастания пластин в районе м. Сигнального в 1984 г. показали, что существенных структурных изменений в зимний и весенне-летний периоды не произошло. К концу августа мидии сохранились только на глубине 3 м, причем присутствовали особи и прошлогодней, и новой генераций. Плотность поселения и биомасса моллюсков были невелики (1578 ± 388 экз./м² и $159,7 \pm 64,1$ г/м² соответственно). Повсеместно доминировал гидроид *O. longissima* с биомассой в среднем $6,5 \pm 2,1$ кг/м². Поверхности пластин были полностью покрыты гидроризой обелии, так что все прочие обрастатели прикреплялись уже к столонам гидроидов. На них, в частности, образовались муфты мшанки *A. mytili*, биомасса которой варьировала от 1,2 до 4,5 кг/м². После 15-месячной экспозиции пластин на них по-прежнему доминировали гидроиды, и сукцессия не продвинулась дальше первой фазы – сообщества быстрорастущих организмов. Летом 1984 г. видовое разнообразие эпибентосного сообщества возросло за счет вселения новых видов и увеличения обилия многощетинковых червей *Nereis vexillosa*, *Eteone longa*, *Harmothoe imbricata*, мшанок, асцидий и вагильных форм ракообразных.

Таким образом, в 1983 и 1984 гг. в связи со слабым оседанием спата мидии и высокой элиминацией ее молоди сукцессионный процесс в обрастании не стабилизировался. Только в 1986 г. на глубине от 1 до 5 м началось формирование сообщества мидии (табл. 12). Максимальное оседание спата произошло на глубине от 2 до 3 м осенью 1985 г. В течение года мидия подавила рост гидроидов и мшанок и стала доминирующим по биомассе видом среди обрастателей пластин и конструкций стенда.

На капроновом тросе-буйрепе, установленном в районе м. Озерновская Коса в 1985 г., к лету 1986 г. на глубинах от 0 до 4 м сформировалось сообщество

Сукцессия сообществ обрастания экспериментальных пластин в Авачинской губе в 1983–1984 гг. в районе м. Сигнального (биомасса таксонов, г/м²)

Глубина, м	Таксон	Время съёмки			
		11.08.1983	13.09.1983	16.12.1983	28.08.1984
1	<i>O. longissima</i>	3,2±1,7	8,5±2,7	1825,0±136,8	Нет данных
	Nudibranchia	–	–	28,8±19,7	
	<i>M. trossulus</i>	–	4,3±2,0	18,6±10,0	
	<i>B. crenatus</i>	–	0,1±0,0	–	
	Polychaeta	–	–	3,1±0,9	
	Amphipoda	0,2±0,1	–	4,1±2,4	
	Algae	1,5±0,8	290,0±102,4	–	
	Varia	+	0,3±0,1	0,1±0,0	
3	<i>O. longissima</i>	0,5±0,4	162,0±88,8	8250,0±1004,7	9566,0±957,1
	Nudibranchia	+	28,0±9,6	4,8±3,1	–
	<i>M. trossulus</i>	–	–	–	59,0±40,2
	<i>B. crenatus</i>	0,1±0,1	2,4±2,0	–	7,7±6,4
	Polychaeta	–	0,3±0,2	13,1±10,3	2,3±2,1
	Amphipoda	–	–	–	10,6±8,4
	Algae	–	19,1±18,7	–	–
	Bryozoa	–	–	3,1±1,1	4518,5±1767,5
	<i>H. arctica</i>	–	–	–	16,5±12,2
	Varia	+	0,2±0,1	+	+
6	<i>O. longissima</i>	0,7±0,6	500,0±377,4	3008,8±1794,8	3948,0±1003,0
	Nudibranchia	–	0,7±0,7	9,2±7,3	–
	<i>M. trossulus</i>	–	–	8,6±4,5	–
	<i>B. crenatus</i>	+	0,4±0,2	–	183,3±77,8
	Polychaeta	+	+	16,6±10,3	198,9±96,8
	Amphipoda	–	–	–	53,1±42,4
	Algae	0,9±0,6	54,0±17,3	–	–
	Bryozoa	–	–	3,9±1,7	1873,1±805,5
	<i>H. arctica</i>	–	0,1±0,1	5,1±2,4	28,0±9,9
	Ascidiae	–	–	–	15,0±13,2
8 (возле грунта)	Varia	0,3±0,2	0,1±0,0	0,1±0,1	+
	<i>O. longissima</i>	2,1±2,1	10,2±7,7	2600,0±344,8	3060,9±2337,5
	<i>M. trossulus</i>	–	0,1±0,1	87,4±45,9	–
	<i>B. crenatus</i>	0,9±0,6	29,1±12,3	238,6±106,7	579,0±98,7
	Polychaeta	0,2±0,1	0,2±0,0	12,3±7,5	145,1±44,6
	Amphipoda	0,4±0,2	–	10,6±8,9	35,4±17,3
	Bryozoa	–	–	70,2±33,3	1245,1±748,7
	<i>H. arctica</i>	–	0,3±0,3	3,6±2,8	–
	Ascidiae	–	–	0,7±0,2	186,0±104,2
	Varia	+	0,8±0,2	+	+

Примечание. (+) – биомасса таксона менее 0,1 г/м².

Структура сообществ трехлетнего обрасания экспериментальных пластин в 1986 г. (А) и однолетних сообществ обрасания капронового фала-буйрепа (Б) и стального пирса (В) в 1987 г. на глубине 3-4 м

Биотоп	Таксон	Биомасса, г/м ²
А	<i>Mytilus trossulus</i>	11378,8±3447,2
	<i>Balanus crenatus</i>	1973,0±824,5
	<i>Alcyonidium mytili</i>	885,6±336,0
	<i>Nereis vexillosa</i>	474,0±301,7
	<i>Obelia longissima</i>	117,8±81,0
	<i>Telmessus cheiragonus</i>	89,7±80,5
	<i>Polydora limicola</i>	73,4±12,2
	<i>Metridium senile</i>	37,1±37,1
	<i>Eteone longa</i>	34,4±21,8
	Amphipoda	13,8±5,4
	<i>Harmothoe imbricata</i>	11,1±10,5
	Nematoda	4,3±0,7
	Oligochaeta	1,8±0,2
	Polychaeta varia	2,0±0,9
	Детрит + диатомовые	68,3
Б	<i>Mytilus trossulus</i>	9969,8±6128,7
	<i>Laminaria bongardiana</i>	5247,0±5225,6
	<i>Alaria marginata</i>	715,5±712,6
	<i>Alcyonidium mytili</i>	690,8±72,2
	<i>Balanus crenatus</i>	340,9±287,5
	<i>Polydora limicola</i>	30,0±13,7
	<i>Nereis vexillosa</i>	14,6±4,5
	<i>Obelia longissima</i>	11,8±11,7
	<i>Metridium senile</i>	4,8±4,7
	Amphipoda	0,6±0,5
	Varia	1,7±1,2
В	<i>Balanus crenatus</i>	9155,3±2876,1
	<i>Mytilus trossulus</i>	8906,7±781,5
	<i>Nereis vexillosa</i>	549,7±99,5
	<i>Polydora limicola</i>	190,4±57,1
	<i>Eteone longa</i>	57,3±11,4
	<i>Alcyonidium mytili</i>	25,9±9,6
	<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	7,3±6,6
	Nematoda	6,3±2,1
	Amphipoda	1,4±0,5
	Oligochaeta	1,0±0,2
	<i>Collisella cassis</i>	0,9±0,8
	<i>Obelia longissima</i>	0,8±0,3

ламинариевых водорослей и мидии (табл. 12). А в районе бух. Сероглазка на вновь установленном в 1986 г. стальном пирсе уже в следующем году в обрастании доминировали баянусы и мидии (см. гл. 5 наст. работы). Совершенно очевидно поэтому, что на ход сукцессии в прикамчатских водах Тихого океана существенное влияние оказывают многолетние флуктуации размножения донных беспозвоночных. Биомасса однолетних сообществ обрастания, находящихся в одинаковых гидрологических условиях, в разные годы может различаться в 2-5 раз, а количество таксонов – изменяться от 8 до 20. При этом соответственно различными будут и индексы видового разнообразия, и другие характеристики сообществ, являющиеся производными от показателей обилия организмов. Первопоселенцами в эпибентосе антропогенных субстратов, расположенных в верхней сублиторали Авачинской губы, являются такие же группы организмов, что и в Белом море. Причем по биомассе преимущественно доминируют одни и те же или викарирующие виды животных и водорослей.

3.4. Распределение и структура многолетних сообществ обрастания в Авачинском заливе

Антропогенные субстраты – портовые сооружения, нефтеналивные суда, стоящие на приколе, навигационное ограждение, затопленные плавсредства – в Авачинской губе имеют протяженность более 30 км. Кроме того, в Авачинском заливе такие субстраты расположены в бухтах Русской и Бчевинской.

Биотопы, в которых сформировались исследованные нами в 1982- 1991 гг. сообщества обрастания, значительно различались тем, что причальные сооружения и затопленные суда имели хороший контакт с грунтом и фактически являлись продолжением бентали, а конструкции плавучего навигационного ограждения располагались в толще воды, и иммиграция взрослых форм вагильного зообентоса из бентали была ограниченной.

Исследование видового состава, распределения и структуры сообществ обрастания всех антропогенных субстратов в Авачинской губе показало, что их основу составляют сублиторальное сообщество мидии *Mytilus trossulus*. В нем обнаружено около 10 видов водорослей и более 40 таксонов донных беспозвоночных. Только 13 видов встречаются постоянно на всех типах субстратов.

Высота причальных стенок пирсов в Авачинском заливе, как правило, составляет 6-8 м, и вся (или почти вся) вертикальная поверхность их заселена

Видовой состав зрелого сообщества обрастания пирсов в Авачинской губе
(звездочкой помечены организмы,
постоянно встречающиеся в сообществах обрастания)

- | | |
|---------------------------------------|--|
| 1. <i>Laminaria bongardiana</i> | 27. * <i>Balanus crenatus</i> |
| 2. <i>Alaria marginata</i> | 28. * <i>Antisiganummarus pugetensis</i> |
| 3. <i>Halisarca dujardini</i> | 29. <i>A. lacustoides</i> |
| 4. * <i>Obelia longissima</i> | 30. <i>Caprella</i> sp. |
| 5. * <i>Metridium senile</i> | 31. <i>Idothea aleutica</i> |
| 6. <i>Tealia felina</i> | 32. <i>Dermaturus mandtii</i> |
| 7. <i>Polyclada</i> gen. sp. | 33. <i>Hapalogaster grebnitzkii</i> |
| 8. * <i>Nematoda</i> gen. sp. | 34. <i>Pagurus middendorffii</i> |
| 9. <i>Oligochaeta</i> gen. sp. | 35. <i>Telmessus cheiragonus</i> |
| 10. * <i>Phyllodoce maculata</i> | 36. <i>Paralithodes</i> sp. |
| 11. <i>Eulalia viridis</i> | 37. <i>Coryphella</i> sp. |
| 12. <i>Capitella capitata</i> | 38. <i>Onchidoris bilamellata</i> |
| 13. <i>Cirratulus cirratus</i> | 39. <i>Collisella cassis</i> |
| 14. <i>Typosyllis oerstedii</i> | 40. <i>Odostomia sitkaensis</i> |
| 15. <i>T. fasciata</i> | 41. * <i>Hiatella arctica</i> |
| 16. <i>Prionospio cirrata</i> | 42. <i>Mya uzensis</i> |
| 17. <i>Lagisca propinqua</i> | 43. * <i>Mytilus trossulus</i> |
| 18. <i>Flabelligera affinis</i> | 44. * <i>Alcyonidium mytili</i> |
| 19. * <i>Polydora limicola</i> | 45. <i>A. gelatinosum</i> |
| 20. * <i>Harmothoe imbricata</i> | 46. <i>Flustrellidra corniculata</i> |
| 21. <i>H. beringiana</i> | 47. <i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> |
| 22. <i>Hermulepidonothus robustus</i> | 48. <i>Asterias rathbuni</i> |
| 23. <i>Autolitus</i> sp. | 49. <i>Ascidia callosa</i> |
| 24. * <i>Nereis vexillosa</i> | 50. <i>Molguligae</i> gen. sp. |
| 25. * <i>Eteone longa</i> | 51. <i>Sinascidia</i> gen. sp. |
| 26. <i>Nemertini</i> gen. sp. | |

моллюсками. Литоральная часть причальных сооружений высотой около 1,5 м населена усоногими ракообразными *Chtamalus dalli*, *Balanus crenatus* и немногочисленными гастроподами *Collisella cassis*, питающимися мелкими нитчатыми водорослями, и полихетой *Polydora limicola*. *B. crenatus* доминирует в многолетнем обрастании в нижнем горизонте осушной зоны, а в сублиторали полностью господствует мидия (табл. 13).

Поселения мидии неоднородны и в вертикальном, и в горизонтальном направлениях. Это прежде всего обусловлено периодическим «сбросом» многослойных поселений моллюсков, в результате чего образуются бреши, которые первоначально заселяются баянусом. Именно этим, на наш взгляд, объясняется вариабельность относительной и абсолютной биомасс мидии и баянуса в отдельных пробах (см. гл. 5 наст. работы). По вертикали наибольшие плотность поселения и биомасса мидии приурочены к глубинам от 1 до 5 м. В литоральной зоне поселения моллюсков неустойчивы, поскольку постоянно

Структура и вертикальное распределение многолетнего обрастания причальных стенок пирсов в Авачинской губе

Таксон	Глубина, м				
	±0,5	0,5	3,0	6,0	8,0
<i>M. trochulus</i>	260,0/4,5	56487,0/97,5	15410,0/49,3	7507,0/56,8	3487,1/25,8
<i>B. crenatus</i>	5500,0/95,4	1220,8/2,2	12506,3/40,0	3889,0/29,6	1911,8/14,0
<i>A. mytili</i>	—	76,4/0,1	—	298,6/2,3	—
<i>O. longissima</i>	—	—	—	—	2,3/0,0
Polychaeta	3,4/0,1	140,0/0,2	241,1/0,8	25,9/0,2	34,2/0,2
<i>H. arctica</i>	—	—	—	199,7/1,5	57,8/0,4
<i>M. senile</i>	—	—	—	910,0/6,8	462,7/3,4
Algae	—	—	3014,5 / 9,6	—	—
Porifera	—	—	—	98,3/0,8	121,3/0,9
Ascidiae	—	—	—	272,2/2,0	98,4/0,7
Nudibranchia	—	—	52,9/0,2	—	—
<i>A. rathbuni</i>	—	—	—	—	7417,3/54,5
Decapoda	—	—	—	—	6,4/0,0
Varia	—	—	—	—	13,6/0,1

Примечание. Биомасса: в числителе — в г/м², в знаменателе — в %.

разрушаются штормами осенью и плавающим льдом зимой. На глубине около 7-8 м мидия уже не доминирует по биомассе в обрастании пирсов. Здесь в большом количестве (до 30 экз./м²) обитает морская звезда *Asterias rathbuni*, которая выедает моллюсков и, таким образом, определяет нижнюю границу распространения мидии на стенке причалов. На пирсах в бух. Сероглазка наряду со звездами встречаются также морские ежи, которые, по некоторым данным (Gogolev, Vorontzova, 1988), также питаются мидиями.

По мере увеличения глубины повсеместно наблюдалось возрастание видового богатства сообществ и его видового разнообразия (рис. 25). Биомасса обрастания в верхнем метровом слое резко увеличивалась, а затем постепенно уменьшалась, оставаясь все же значительно более высокой по сравнению с биомассой ближайших сообществ в бентали. Уместно отметить, что сообщества обрастания причальных сооружений вызывают заметную концентрацию вагильного бентоса на близлежащих грунтах, в частности морских звезд, ежей, волосатых крабов, креветок, раков-отшельников, хищных гастропод и бентосоядных рыб. На глубинах более 5 м в обрастании причалов появляются актинии *Metridium senile* и иногда *Tealia felina*, разнообразные мшанки, среди которых выделяется размерами *Flustrellidra corniculata*, колониальные и одиночные асцидии, губки.

Максимальная плотность поселения и биомасса двустворчатых моллюсков *Hiatella arctica* зарегистрированы на глубине 6-8 м.

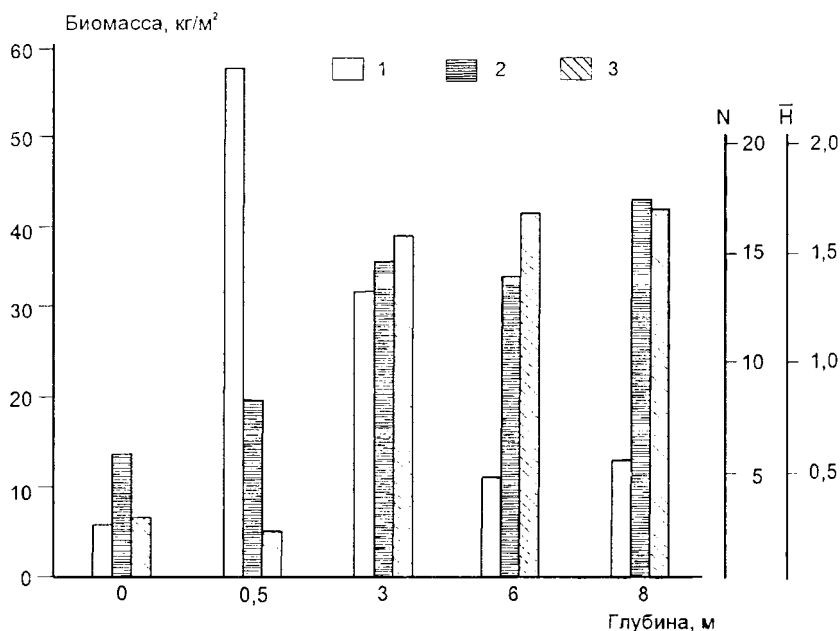


Рис. 25. Изменение биомассы (1), индекса видового разнообразия \bar{H} (2) и видового богатства N (3) сообществ обрастания причальных сооружений в Авачинской губе в зависимости от глубины

Макрофиты в обрастании не образуют выраженного непрерывного пояса, как в бентали. Их поселения приурочены к глубинам от 0,5 до 3 м и распределены пятнами, что, по-видимому, вызвано постоянной элиминацией водорослей, как правило, прикрепленных к раковинам мидий, друзы которых, как мы уже отмечали, периодически отваливаются.

Сообщества обрастания навигационного ограждения в Авачинской губе имеют некоторые локальные различия, связанные с удаленностью их от эстуариев крупных рек Авача и Паратунка. Кроме того, нами обнаружены аномалии вертикального распределения температуры воды в районе бух. Моховой, где было исследовано обрастание якорных цепей швартовых бочек. Эти особенности, по-видимому, и объясняют наблюдавшиеся различия структур сообществ обрастания в центральном и кутовом районах губы (табл. 14).

Сообщество обрастания швартовых бочек в верхнем слое воды до глубины 0,5-0,7 м является нестабильным и весьма бедным, что обусловлено, с одной стороны, значительным опреснением, особенно в весенне-летний период, с дру-

Структура многолетнего обрастания навигационного ограждения
в 2 районах Авачинской губы

Глубина, м	Таксон	Биомасса	
		Центральный район	Эстуарный район
1	<i>M. trossulus</i>	20134,6/91,5	55986,0/90,0
	<i>B. crenatus</i>	721,7/ 3,3	4613,4/7,4
	Algae	—	1507,8/2,4
	<i>O. longissima</i>	1083,3/4,9	155,0/0,2
	<i>H. arctica</i>	37,5/0,2	—
	Polychaeta	35,3/0,1	—
	<i>A. mytili</i>	0,8/0,0	—
	Amphipoda	—	23,3/0,0
3	<i>M. trossulus</i>	25625,4/87,5	31947,0/43,3
	<i>B. crenatus</i>	203,0/0,7	31422,2/42,6
	<i>A. mytili</i>	375,4/1,3	5133,3/6,9
	<i>O. longissima</i>	2750,8/9,4	4591,5/6,3
	<i>H. arctica</i>	183,3/0,7	48,9/0,1
	Polychaeta	119,7/0,4	641,6/0,7
	<i>M. senile</i>	—	22,0/0,0
	Amphipoda	—	21,1/0,1
	Nematoda	0,2/0,0	2,4/0,0
7	<i>M. trossulus</i>	24097,0/78,4	42474,3/61,0
	<i>A. mytili</i>	3251,8/10,6	13520,5/19,4
	<i>O. longissima</i>	2250,0/7,3	5887,5/8,5
	<i>H. arctica</i>	1004,2/3,3	3948,3/5,7
	<i>B. crenatus</i>	52,5/0,2	2294,5/3,3
	<i>M. senile</i>	41,5/0,1	765,5/1,1
	Polychaeta	43,1/0,1	679,6/1,0
	Amphipoda	—	26,1/0,0
	Nematoda	—	1,0/0,0
10	<i>M. trossulus</i>	12752,7/78,0	53936,3/72,6
	<i>A. mytili</i>	1988,5/12,2	4434,8/5,9
	<i>O. longissima</i>	950,7/5,7	3994,1/5,4
	<i>H. arctica</i>	254,6/1,6	7345,5/10,0
	<i>B. crenatus</i>	354,8/2,2	3102,0/4,2
	<i>M. senile</i>	2,8/0,0	362,2/0,5
	Polychaeta	39,6/0,3	321,5/0,4
	Nudibranchia	—	536,0/0,7
	Echinoidea	—	249,1/0,3
	Amphipoda	—	4,1/0,0
	Nematoda	—	1,6/0,0
25	<i>M. trossulus</i>	1366,1/26,3	26565,5/43,0
	<i>A. mytili</i>	2885,5/55,7	15052,4/24,3
	<i>O. longissima</i>	778,9/15,0	909,5/1,4
	<i>H. arctica</i>	118,8/2,3	7004,0/11,3
	<i>B. crenatus</i>	—	1972,7/3,2
	Porifera	—	10133,3/16,4
	Polychaeta	34,4/0,7	40,4/0,1
	Bryozoa	—	104,5/0,2
	Decapoda	—	56,6/0,1
	<i>M. senile</i>	—	19,5/0,0
	Nematoda	0,4/0,0	0,3/0,0

Примечание. Биомасса: в числителе — в г/м², в знаменателе — в %.

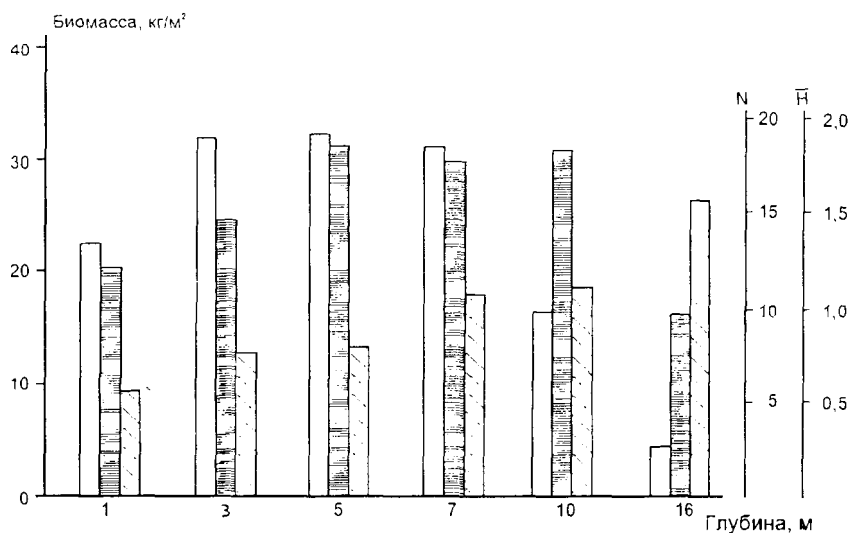


Рис. 26. Изменение биомассы, индекса видового разнообразия \bar{N} и видового богатства N сообществ обрастания якорь-цепей швартовых бочек в Авачинской губе в зависимости от глубины. Обозначения те же, что на рис. 25

гой — механическим воздействием волн и льда в осенне-зимний период. Оно представлено здесь нитчатыми водорослями, гидрондами и молодью белянусов и мидии. В слое воды от 1 до 16 м в центральном районе губы многолетнее обрастание якорных цепей представляет собой типичное сообщество мидии. Основу поселения моллюсков составляли крупные, взрослые особи в возрасте более 4-5 лет. По мере увеличения глубины наблюдались континуальные изменения структуры обрастания: доля мидии в общей биомассе ценоза уменьшалась от 90 до 45 % (табл. 14). Начиная с глубины 5 м увеличивалась доля мшанок и гидрондов. Максимальная биомасса моллюсков зарегистрирована на глубинах от 3 до 7 м (табл. 14). *N. arctica* наиболее обильна, так же как и в обрастании причалов, на глубине около 7 м. Усоногие ракообразные не играли существенной роли в обрастании, поскольку они встречались главным образом в составе эпибиоза мидии. Общее количество видов зоообрастателей в отдельных пробах не превышало 19. Максимум видового богатства приходился на глубины от 5 до 10 м (рис. 26). Индекс видового разнообразия постепенно возрастал по мере увеличения глубины и достиг максимума на глубине 25 м, где в обрастании обнаружены всего 9 видов беспозвоночных, среди которых по биомассе доминировали мшанки *Alcyonidium mytili*. Сплошное поселение мидии ограничивается глубиной около 20 м. Интересно, что бентос в районе железобетонного массива,

к которому крепились якорная цепь, по обилию и разнообразию беспозвоночных представлял собой оазис по сравнению с населением окружающего грунта.

В обрастании якорных цепей таких же швартовых бочек в бух. Моховой мидия доминировала по биомассе с глубины 1 м и до самого дна. Ее обилие было приблизительно в 2 раза выше, чем в центральном районе. Соответственно более высокими были численность и биомасса ее эпибионтов: баянусов и мшанок (табл. 14). Количество видов-обрастателей здесь несколько меньше, чем в центральном районе, а биомасса их, как правило, выше. Наибольшее видовое богатство отмечено на глубине 7 м. Тенденция увеличения индекса видового разнообразия эпибентоса с глубиной сохранилась и здесь, причем в среднем видовое разнообразие в этом районе оказалось более высоким, чем в центральном.

В сообществах обрастания навигационного ограждения совершенно отсутствовали морские звезды. Вместе с тем в бух. Моховой на глубине 10 м на якорных цепях обнаружено несколько экземпляров морского ежа *S. droebachiensis*; встречались и волосатые крабы. На глубине более 20 м в обрастании присутствовали и имели значительную биомассу губки.

В 1985 г. в бух. Русской были проведены сборы обрастания на двух пирсах, построенных из дерева и металла и расположенных вблизи выхода в море горного ледникового ручья, из которого рыболовецкие суда бункеруются пресной водой.

У верхней границы сублиторали обнаружены поселения мелких мидий, обитающих среди баянусов *Balanus crenatus* и водорослей. По биомассе доминировали усногие раки (табл. 15). Основное поселение взрослых моллюсков было сосредоточено на глубине 2-3 м, где их биомасса достигала 8 кг/м². Глубже вновь доминировали баянусы и ламинариевые водоросли (*Laminaria bongardiana* и *Alaria angusta*). В отличие от обрастания антропогенных субстратов в Авачинской губе здесь было значительно меньше мшанок рода *Alcyonidium* и полихет. Вместе с тем для бух. Русской характерно присутствие таких обычных для сообществ бентали восточной Камчатки таксонов, как сипункулиды, немертины и мелкие голотурии *Cucumaria vegae*. Биомасса сообществ обрастания пирсов в бух. Русской была значительно ниже, чем в Авачинской губе, что, вероятно, обусловлено частыми повреждениями субстрата во время круглогодичных швартовок крупных судов и стоянок с работающими винтами.

Таким образом, в бухтах Авачинского залива на всех типах антропогенных субстратов, длительно (более 3 лет) находящихся в морской воде и имеющих ограниченный контакт с грунтом, на небольших глубинах формируется олигомиксное мидиевое обрастание с высокой биомассой. На глубинах более 8-10 м обрастание может быть представлено сложными сообществами баянусов, мшанок, губок, актиний и асцидий. Водорослевые сообщества, в отличие

**Структура и вертикальное распределение многолетнего обрастания пирсов
в бух. Русской (биомасса, г/м²)**

Таксон	Глубина, м			
	0,5	2,0	4,0	5,0
<i>Mytilus trossulus</i>	1637,5	7541,7	291,7	29,3
<i>Balanus crenatus</i>	2340,0	3666,7	2402,1	940,0
<i>Laminaria bongardiana</i>	—	81,7	752,5	—
<i>Fucus evanescens</i>	151,7	—	—	—
Chlorophyta	135,0	—	—	—
Rhodophyta	5,0	—	—	—
Porifera	—	—	15,0	363,3
<i>Obelia longissima</i>	—	173,3	—	74,2
<i>Metridium senile</i>	—	14,2	—	—
<i>Phascolosoma japonica</i>	—	10,8	0,1	—
Polychaeta	—	18,3	32,5	12,5
Nemertini	3,5	5,8	—	3,5
Amphipoda	3,0	0,1	0,2	1,7
Decapoda	2,9	—	19,2	2,9
Gastropoda	0,1	44,2	—	0,1
<i>Hiatella arctica</i>	—	300,0	105,8	4,7
<i>Cucumaria vegae</i>	7,4	—	5,0	7,2
<i>Aplyosiphonia mytili</i>	—	—	75,0	80,0
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	—	2,2	—	—
Общая биомасса	4286,1	11859,0	3699,1	1519,4

от бентали, не характерны для обрастания антропогенных субстратов, расположенных в защищенных от волнового воздействия эстуарных районах.

3.5. Распределение и структура некоторых сообществ обрастания в районе Командорских островов

Визуальным наблюдением на стенке пирса, с которой отбирали пробы обрастания, выявлены 3 отчетливо различимые зоны с характерным населением обрастания. Первая зона образована поселениями фукоидов и баянусов, вторая представляет собой узкий пояс пластинчатых красных, зеленых, бурых водорослей и баянусов. Третья зона образована мощными зарослями *Laminaria bongardiana* (рис. 27). Исходя из этого пробы были собраны в первой, второй и возле верхней и нижней границ третьей зоны.

В обрастании вертикальной стенки пирса обнаружено 39 таксонов, 17 из них имеют биомассу более 10 г/м² и являются массовыми. Водоросли пред-

ставлены 16 видами; среди них преобладают пластинчатые багрянки (11 видов). Качественный состав бурых и зеленых водорослей очень беден (соответственно 3 и 2 вида). *Fucus evanescens* образует разреженные поселения шириной около 0,5 м в литоральной зоне обрастания. Ламинария начинает встречаться также на литорали, но наиболее мощные заросли образует у верхней границы сублиторали. Один вид рода *Alaria* в обрастании был представлен немногочисленными мелкими экземплярами. Пять видов красных водорослей приурочены к литоральной зоне, а 4 обнаружены только в сублиторали (табл. 16). Из багрянок в литоральной зоне наивысшую биомассу имели *Palmaria stenogona* и *Pterosiphonia bipinnata*, а в сублиторали – *Neoptilota asplenoides*.

Среди животного населения обрастания в литоральной зоне по биомассе преобладали усоногие раки *Semibalanus cariosus* и гастроподы *Collisella cassis* и *Littorina spp.* В сублиторали наиболее обильными были асцидии сем. *Styelidae* и *Asciidiidae*. Ширина верхней зоны обрастания, в которой доминировали усоногие раки и фукусы, составляла по вертикали около 0,5 м. Ее население представлено 5-7 видами макробентоса. Фукусы, в июле уже частично разрушившиеся после размножения, были распределены разреженно и неравномерно. Зона «багрянок» представляла собой узкий (0,2-0,3 м по высоте) непрерывный пояс, расположенный приблизительно на уровне «средней литорали» (рис. 27). В этой зоне по биомассе доминировали усоногие раки; наиболее обильными по плотности поселения были пластинчатые багрянки. Среди макрофитов встречались отдельные экземпляры *L. bongardiana* (f. *subsessile*). Общее количество таксонов было около 12.

Начиная от уровня около 1 м выше нулевой отметки футштока и до самого дна (2-3 м) обрастание стенки пирса представляло собой сплошные в верхней половине и разреженные – в нижней заросли *L. bongardiana* (f. *teniata*). По мере увеличения глубины наблюдались довольно резкие изменения видового состава (табл. 16) и биомассы как отдельных массовых видов, так и сообщества в целом (рис. 28).

Максимальная биомасса *S. cariosus* зарегистрирована на уровне средней литорали (+1 м). По мере увеличения глубины плотность поселения раков и их биомасса снижались (табл. 16).

«Ядро» сообщества ламинарии расположено в районе нулевой отметки футштока. Количество таксонов бентоса увеличилось на этой глубине незначительно по сравнению с вышележащим горизонтом. Исчезли из обрастания 3 вида водорослей, но появились 6 видов животных. Субдоминантом по биомассе был *S. cariosus* (табл. 16).

У нижней границы обрастания количество таксонов было максимальным и составляло более 20. Исчезли литоральные виды водорослей, и появи-

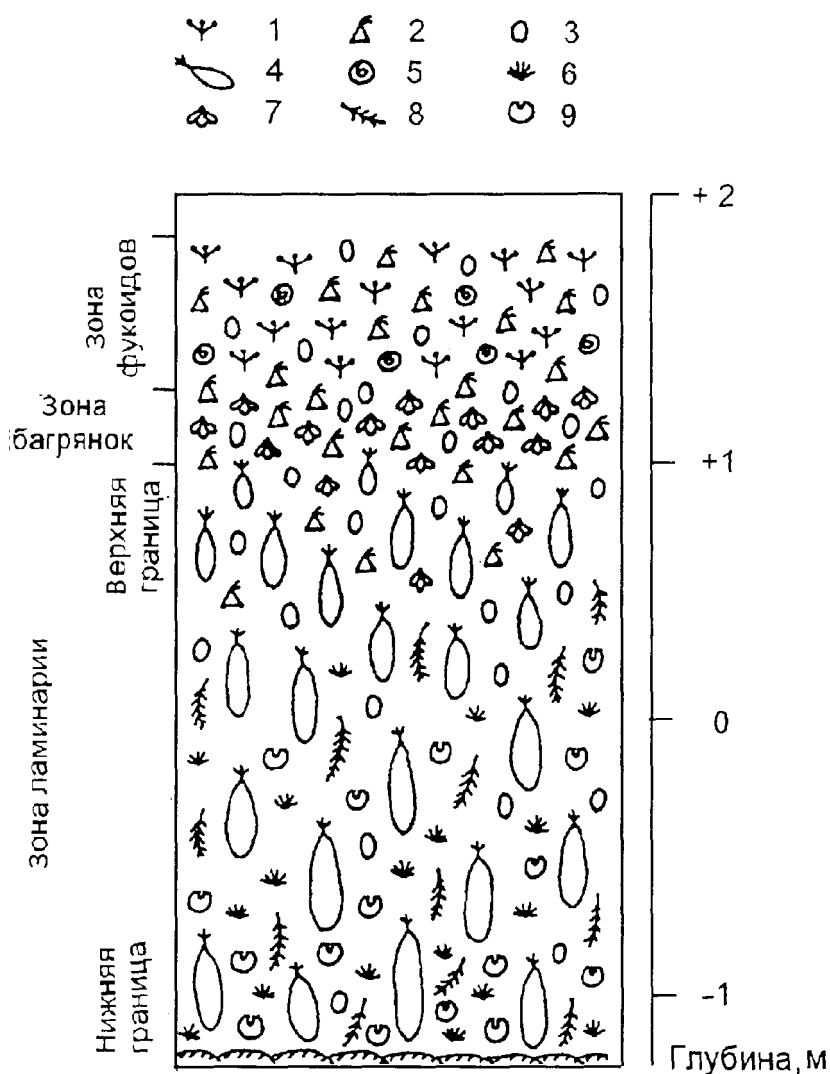


Рис. 27. Схема распределения обрастания пирса пос. Никольское (Командорские острова, о-в Беринга). 1 – *Fucus evanescens*, 2 – *Semibalanus cariosus*, 3 – *Colisella* spp., 4 – *Laminaria bongardiana*, 5 – *Littorina sitkana*, 6 – Bryozoa, 7 – пластинчатые Rhodophyta, 8 – кустистые Rhodophyta, 9 – Ascidiae

**Видовой состав и биомасса таксонов сообществ обрастания пирса
в бух. Никольской (о-в Беринга)**

Таксон	Биомасса, г/м ²			
	Зона фукоидов	Зона багрянок	Верхняя часть зоны ламинарии	Нижняя часть зоны ламинарии
<i>Semibalanus cariosus</i>	1446,2±783,8	3979,2±389,0	2712,8±491,0	540,7±221,0
<i>Fucus evanescens</i>	828,9±303,6	—	—	—
<i>Collisella cassis</i>	370,2±113,9	217,8±164,0	127,5±10,0	42,3±42,3
<i>Littorina sitchana</i>	110,3±42,4	—	—	—
<i>Neorhodomella laryx</i>	47,2±47,2	—	—	—
Amphipoda	35,2±30,2	41,2±21,5	66,5±10,5	9,6±3,6
<i>Laminaria bongardiana</i>	—	521,7±261,2	25169,5±7489,9	12592,3±1336,8
<i>Pterosiphonia bipinnata</i>	—	215,8±68,4	—	—
<i>Palmaria marginicrassa</i>	—	219,7±92,2	—	—
<i>P. stenogona</i>	—	—	102,9±69,9	—
<i>Acrosiphonia duriuscula</i>	—	62,9±9,3	9,8±9,7	—
<i>Porphyra</i> sp.	—	60,2±8,1	131,2±54,6	—
<i>Ulva fenestrata</i>	—	56,0±28,8	11,0±10,2	—
<i>Mikamiella ruprechtiana</i>	—	18,7±18,7	8,6±8,6	54,1±15,8
<i>Ulvaria splendens</i>	—	16,7±16,7	—	—
<i>Alaria</i> sp. juv.	—	27,0±27,0	0,7±0,7	—
Hydroidea	—	1,3±1,3	—	—
<i>Ptilota</i> sp.	—	—	0,9±0,9	33,8±27,3
<i>Epheria vineta</i>	—	—	11,8±5,0	6,1±2,9
Pisces	—	—	2,8±2,8	1,9±1,9
<i>Idothea aleutica</i>	—	—	6,5±4,2	—
Polychaeta gen.spp.	—	—	+	21,0±8,9
Nemertini	—	—	0,1±0,1	—
<i>Strongylocentrotus polyacanthus</i>	—	—	—	69,4±60,0
<i>Neoptilota asplenioides</i>	—	—	—	1328,4±431,4
<i>Ascidia callosa</i>	—	—	—	1283,7±599,6
<i>Didemnum gemmiparum</i>	—	—	—	236,4±54,2
<i>Styela clavata</i>	—	—	—	29,7±29,7
<i>Dendrodoa aggregata</i>	—	—	—	148,6±29,3
<i>Velutina fraudatrix</i>	—	—	—	9,2±3,5
<i>Marsenina rhombica</i>	—	—	—	11,0±3,7
<i>Pagurus</i> sp.	—	—	—	0,8±0,4
<i>Hiatella arctica</i>	—	—	—	4,3±4,1
<i>Dermathurus mandtii</i>	—	—	—	34,9±11,1
Bryozoa	—	—	—	107,2±20,0
<i>Odonthalia kamschatica</i>	—	—	—	1,7±1,7
<i>Callophyllis cristata</i>	—	—	—	15,2±13,1
<i>Hyas</i> sp.	—	—	—	4,7±4,7
<i>Musculus minutus</i>	—	—	—	1,7±1,4
<i>Lacuna reflexa</i>	—	—	—	0,6±0,6
Всего	6	13	16	27

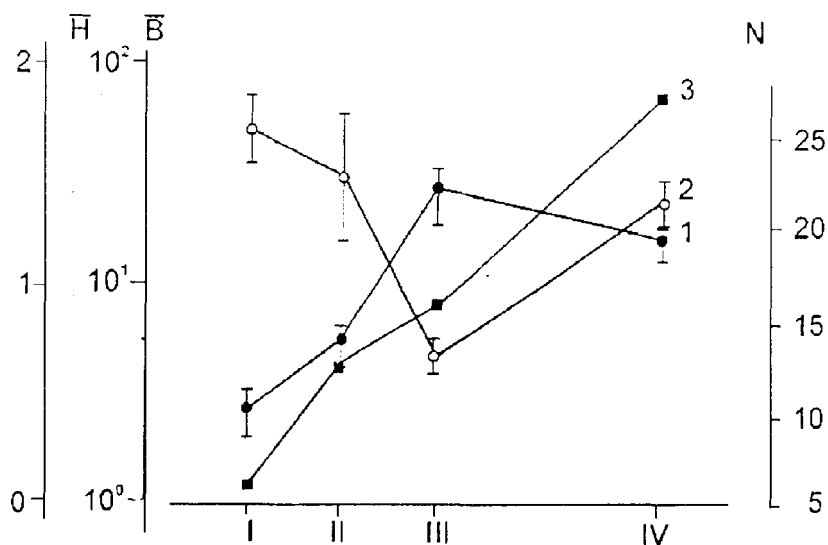


Рис. 28. Изменение средней биомассы \bar{B} , кг/м² (1), индекса видового разнообразия \bar{H} (2) и видового богатства N (3) обрастания пирса в пос. Никольское (Командорские острова, о-в Беринга). I – зона фукоидов. II – зона багрянок. III – верхняя и IV – нижняя границы зоны ламинарии

лись 4 вида багрянок. Биомасса и плотность поселения ламинарии достоверно уменьшились почти вдвое. Субдоминантами на глубине около 2 м были красная водоросль *N. asplenoides*, формирующая второй ярус растительности, и асцидия *Ascidia callosa*. Значительно пополнилась фауна ракообразных, полихет и гастропод, обитающих в ризоидах ламинарии, по сравнению с водорослями верхней границы сообщества. Появились двустворчатые моллюски, мшанки, иглокожие, сложные и одиночные асцидии (табл. 16).

Изменения основных количественных характеристик обрастания по мере увеличения глубины были резко выраженными (рис. 28). Довольно монотонно изменялось лишь количество видов эпибентоса. Биомасса сообществ выделенных зон различалась достоверно, за исключением литорали, где в первых двух зонах доминировали баянусы. По индексу видового разнообразия достоверно отличается от литоральных сообществ лишь «ядро» сообщества ламинарии, где этот показатель имел минимальную величину.

Кластерный анализ проб обрастания, собранных со стенки пирса, показал, что по видовому составу наиболее различается население верхней литора-

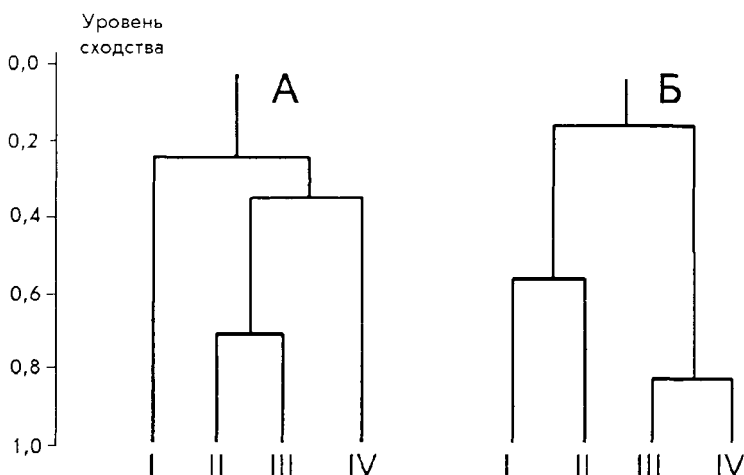


Рис. 29. Сходство обрастания различных участков пирса в пос. Никольское (Командорские острова, о-в Беринга): А – по видовому составу, Б – по биомассе таксонов. Римские цифры означают то же, что на рис. 28

ли и сублиторали. Наибольшее сходство наблюдается между совокупностью организмов нижней литорали. По количественному обилию животных и водорослей наиболее однородными являются пробы из зоны зарослей ламинарии и пробы обрастания с доминированием баянуса (рис. 29). На основании полученных данных представляется возможным объективное выделение в обрастании пирса двух отчетливо различимых сообществ: *Semibalanus cariosus* и *Laminaria bongardiana*. Зону, расположенную в нижнем горизонте литорали, можно рассматривать как экотон, поскольку здесь обитают около 53 % литоральных видов и почти 30 % сублиторальных животных и водорослей, хотя низкое значение индекса видового разнообразия не характерно для переходных группировок организмов.

Следует отметить, что фукоиды не образовали в обрастании пирса характерного для пологой каменистой литорали района м. Входной Риф одноименного сообщества.

Обрастание капронового фала, сформировавшееся в течение 1 года в районе м. Входной Риф, было водорослевым (99,6 % биомассы). Доминировала *Alaria fistulosa* (табл. 17). Самыми массовыми среди животных были ракообразные. Наиболее интенсивным обрастание было на глубинах от 3 до 5 м, где биомасса алярии достигала 35 кг с 1 погон. м фала. Характерно отсутствие

Однолетние сообщества обрастания капроновых буйрепов
в районе о-ва Беринга (А) в Авачинской губе (Б) на глубинах от 0 до 4 м

А		Б	
Таксон	Биомасса, г/погон. м	Таксон	Биомасса, г/погон. м
<i>Alaria fistulosa</i>	17724,0±6985,5	<i>Laminaria bongardiana</i>	20065,8±7164,3
<i>Ulva fenestrata</i>	42,6±11,1	<i>Mytilus trossulus</i>	7396,0±2372,5
Amphipoda	12,9±6,5	<i>Balanus crenatus</i>	879,2±703,2
<i>Neopilota asplenoides</i>	6,3±6,3	<i>Alaria marginata</i>	477,0±295,9
<i>Pterosiphonia bipinnata</i>	5,8±3,6	<i>Alcyonidium mytili</i>	373,0±155,5
<i>Idothea</i> spp.	5,3±1,8	<i>Gammarus</i> spp.	17,7±6,7
<i>Mikamiella ruprechtiana</i>	2,3±1,5	<i>Nereis vexillosa</i>	11,2±7,3
<i>Obelia</i> sp.	1,2±1,2	<i>Obelia longissima</i>	4,7±4,6
<i>Odonthalia kamtschatica</i>	1,1±1,0	<i>Idothea aleutica</i>	2,0±1,9
<i>Epheria vineta</i>	0,9±0,3	<i>Metridium senile</i>	1,9±1,8
<i>Tricellaria</i> sp.	0,3±0,3	<i>Hiatella arctica</i>	0,6±0,6
<i>Palmaria stenogona</i>	0,1±0,1	<i>Polydora limicola</i>	+
<i>Nereis pelagica</i>	+		
<i>Abietinaria</i> sp.	+		
<i>Callophyllis cristata</i>	+		

усоногих ракообразных и низкое обилие гидроидов. Около 32 % поверхности субстрата вообще не имело видимого обрастания.

Обычно в прибрежных водах морей бореальной зоны водорослевые сообщества в обрастании существуют короткое время (не более 1-2 лет). В дальнейшем они замещаются сообществами сессильного зообентоса, чаще всего двустворчатыми моллюсками в поверхностном слое воды (Ошурков, Серавин, 1983; Ошурков, 1985, 1986, 1987; Oshurkov, 1992). По этой причине практически невозможна организация морской поликультуры, несмотря на некоторые данные о преимуществах такой биотехники культивирования водных организмов (Макаров, 1987). Существуют и определенные проблемы при многолетнем культивировании ламинариевых водорослей, связанные с их обрастанием различными эпibiонтами.

Как правило, наиболее конкурентоспособными видами в условиях прибрежного обрастания, особенно в эстуарных районах, являются мидии, которые способны полностью монополизировать субстрат в течение длительного времени (Oshurkov, 1992). Естественная элиминация или экспериментальное разрушение мидиевого сообщества вызывают сукцессии, в ходе которых видовой состав бентосных организмов изменяется (Hewatt, 1935; Paine, 1966, 1974; Dayton, 1971, 1975a,b; Menge, 1975; Sousa, 1979a,b). Обычно в местообитаниях со значительными градиентами солености такие сукцессии обратимы (Лукашин, 1989). Однако при наличии ключевого хищника или других условий, пре-

пятствующих восстановлению обилия мидии (например, изменения структуры субстрата, значительные течения или волновое воздействие), водорослевые сообщества оказываются более устойчивыми, чем мидиевые. Вообще говоря, такая ситуация наиболее типична для жестких грунтов верхней сублиторали (0–10 м) в акваториях с нормальным режимом солености воды (Ошурков, 1988а). На открытых мелководьях восточной Камчатки, Белого моря и Мурмана мидии не образуют значительных поселений типа банок (Луканин, Ошурков, 1981; Луканин и др., 1982; Наумов и др., 1982; Антипова, Замилатская, 1986; Ошурков, Буяновский, 1986; Ошурков и др., 1986а, 1989в). Они встречаются в расщелинах скал, на фукоидах, реже – в ризоидах ламинариевых водорослей в небольшом количестве и представлены мелкими особями.

Быстрый рост численности калана на о-ве Беринга сопровождался значительной или полной элиминацией многих бентосных беспозвоночных (Ошурков и др., 1989а, 1991), в том числе и двусторчатых моллюсков. Различия в обилии мидии на Крысых и Ближних островах Алеутской гряды, а также в некоторых районах п-ова Аляска многие исследователи связывают с плотностью поселений калана (Estes, Palmisano, 1974; Van Blaricom, 1988; и др.). Интересно отметить, что на отвесных скалах о-ва Атласова (Курильские острова), где калана в настоящее время очень мало, в нижнем горизонте литорали существует хорошо выраженный пояс мидии. По данным А.П. Кузнецова (1963), в районе м. Лопатка (южная оконечность п-ова Камчатка) существовали крупные банки мидии и моднолуса. В течение 2 десятилетий эти поселения элиминировали (Ошурков, Буяновский, 1986, 1987), что, по-видимому, было обусловлено резким увеличением здесь численности калана. На Командорских островах оставшиеся поселения *Mytilus trossulus* сосредоточены в немногочисленных лагунах (Переладов и др., 1991) и не воспроизводят достаточного количества личинок для развития мидиевых поселений на побережье. Это, по-видимому, также является основной причиной отсутствия мидии в обрастании пирса в бух. Никольской, где нами был обнаружен всего 1 экз. данного вида.

Совершенно иная структура эпибентоса антропогенных субстратов наблюдается в опресненных бухтах восточной Камчатки (Ошурков, 1986, 1987; Ошурков и др., 1989в; Oshurkov, 1992). В Авачинской губе многолетнее обрастание практически всех гидротехнических сооружений представлено сообществом мидии, и только в течение начальных фаз сукцессии (1–2 года) ламинариевые водоросли и баянусы способны выдержать конкуренцию со стороны мидии (табл. 18, 19). Сравнимые одновозрастные (5 лет) сообщества обрастания пирсов в Авачинской губе и на Командорах имели всего несколько общих видов (крабид *Dermaturus mandtii*, моллюск *Hiatella arctica*) и, вероятно, 1–2 вида мелких ракообразных. Обрастание в бух. Русской по видовому составу и

Таблица 18

**Структура многолетнего обрастания буйрепов навигационного оборудования
на глубине 1-3 м в Авачинской губе**

Таксон	Биомасса, г/м ²
<i>Mytilus edulis</i>	33958,8±7707,4
<i>Balanus crenatus</i>	2169,1±1036,8
<i>Obelia longissima</i>	2144,0±976,5
<i>Alcyonidium mytili</i>	1577,0±1196,5
<i>Laminaria bongardiana</i>	617,0±373,3
<i>Nereis vexillosa</i>	96,8±27,4
<i>Hiatella arctica</i>	78,9±33,8
<i>Eteone longa</i>	26,3±8,8
<i>Metridium senile</i>	21,4±14,9
<i>Harmothoe imbricata</i>	15,9±13,7
<i>Amphipoda</i>	11,6±6,1
<i>Polydora limicola</i>	11,2±8,4
<i>Eulalia viridis</i>	1,9±1,6
<i>Typosyllis fasciata</i>	1,2±0,8
Средняя биомасса, г/м ²	38230,2±8573,9
Видовое разнообразие	0,8±0,2
Видовое богатство	10,8±1,9

Таблица 19

**Структура 5-летнего сообщества обрастания пирса на глубинах 0-3 м,
установленного в 1986 г. в Авачинской губе**

Таксон	Биомасса, г/м ²
<i>Mytilus trossulus</i>	10539,2±1556,1
<i>Alcyonidium mytili</i>	2440,1±555,2
<i>Balanus crenatus</i>	1145,9±368,7
<i>Polydora limicola</i>	1200,3±195,2
<i>Metridium senile</i>	592,4±523,4
<i>Obelia longissima</i>	378,1±312,3
<i>Nereis vexillosa</i>	135,5±33,6
<i>Hiatella arctica</i>	29,8±22,7
<i>Harmothoe imbricata</i>	6,6±1,7
<i>Eteone longa</i>	5,3±4,5
<i>Eulalia viridis</i>	3,6±2,3
<i>Dermathurus mandtii</i>	1,9±0,8
<i>Capitella capitata</i>	1,1±0,6
Средняя биомасса, г/м ²	13386,8±1710,6
Видовое разнообразие	1,6±0,1
Видовое богатство	12,3±2,0

Видовой состав и некоторые количественные характеристики 10-летних сообществ обрастания в Белом море (А) и Авачинской губе (Б) на глубинах 2,5-3 м

А		Б	
Таксон	Биомасса, г/м ²	Таксон	Биомасса, г/м ²
<i>Mytilus edulis</i>	25739,2±1417,2	<i>Mytilus trossulus</i>	12980,5±3011,9
<i>Hiatella arctica</i>	161,4±6,7	<i>Balanus crenatus</i>	3525,6±263,4
<i>Amphitrite cirrata</i>	113,4±47,6	<i>Metridium senile</i>	1423,1±1352,6
<i>Balanus crenatus</i>	63,3±53,5	<i>Alcyonidium mytili</i>	316,1±46,3
<i>Molgula tubifera</i>	53,8±10,8	<i>Hiatella arctica</i>	172,0±94,4
<i>Pilayella littoralis</i>	36,3±26,2	<i>Nereis vexillosa</i>	162,2±64,4
<i>Lepidonotus squamatus</i>	26,8±16,8	<i>Eteone longa</i>	85,4±24,9
<i>Polysiphonia nigrescens</i>	19,2±9,5	<i>Polydora limicola</i>	71,7±14,8
<i>Nereis pelagica</i>	16,4±4,7	<i>Aeolidia papillosa</i>	41,1±23,1
<i>Asterias rubens</i>	7,9±6,6	<i>Onchidoris lamellosa</i>	21,4±21,4
<i>Nereimyra punctata</i>	6,8±2,3	<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	15,1±13,8
<i>Harmothoe imbricata</i>	6,3±1,8	<i>Obelia longissima</i>	13,1±10,0
<i>Heteranomia squamula</i>	3,3±1,0	<i>Harmothoe imbricata</i>	12,2±6,3
<i>Metridium senile</i>	2,2±1,2	Nematoda gen.sp.	2,5±0,3
<i>Obelia longissima</i>	1,9±0,4	<i>Idothea aleutica</i>	2,0±1,1
<i>Phyllodoce maculata</i>	1,6±0,3	<i>Anisogammarus pugetensis</i>	1,7±0,6
<i>Eulalia viridis</i>	1,2±0,8	<i>Capitella capitata</i>	1,7±1,3
<i>Coryphella lineata</i>	0,4±0,2	<i>Eulalia viridis</i>	0,7±0,4
<i>Corophium bonelli</i>	0,3±0,1		
<i>Capitella capitata</i>	0,2±0,1		
Общая биомасса	26410,3±1427,8		19218,2±2401,7
Видовое разнообразие	0,31±0,10		1,62±0,22
Количество видов	18,3±1,8		19,6±3,5

распределению организмов также сильно отличается от командорского и подобно авачинскому. По данным Г.Б. Зевинной с соавторами (1989), в бухтах Вилючинской и Бичевинской Авачинского залива обрастание гидрографических буев имело некоторые особенности, но все-таки в основном состояло из белянусов и мидии. В противоположность этому обрастание антропогенных субстратов в районе о-ва Беринга представляло собой обедненные эпибентосные сообщества макрофитов и белянусов (*Semibalanus cariosus*, а не *Balanus crenatus*), характерные для скальной и каменистой литорали и верхней сублиторали всех прикамчатских мелководий Тихого океана (Иванюшина и др., 1986, 1991). Отмеченное низкое обилие фукоидов неудивительно, поскольку они также редко встречаются на вертикальных поверхностях скал и камней в прибойной литоральной зоне островов, а на Камчатке образуют сплошные поселения только в вершинах бухт. Отсутствие в обрастании инкрустирующих коралино-

вых водорослей, вероятно, обусловлено, с одной стороны, их медленным ростом (Sebens, 1985, 1986; Oshurkov, Ivanjushina, 1993), а с другой – недостаточной освещенностью под пологом сплошных зарослей ламинарии. Несколько удивительно отсутствие *Laminaria bongardiana* в обрастании капронового буйрепа, поскольку такой же фал, расположенный на грунте на глубине 8 м в районе м. Входной Риф, значительно оброс ламинарией за 2 года.

Следует отметить, что *L. bongardiana* из обрастания ширса не имела эпилонтов, что весьма важно для организации марикультуры.

Отвечая на поставленные в начале главы вопросы, касающиеся предсказуемости структуры сообществ обрастания в мелководной зоне прикамчатских вод Тихого океана, на основании приведенных данных можно утверждать, что сообщества мидии характерны для эстуарных, защищенных от волнового воздействия районов и северной Атлантики, и северной Пацифики (табл. 20). Сообщества бурых водорослей более устойчивы к значительным гидродинамическим нагрузкам, чем мидии, но менее резистентны к понижению солености, поэтому в полисоленых открытых океанических районах на антропогенных субстратах преимущественно будут развиваться первые. В отсутствие конкуренции со стороны мидии и выедания водорослей морскими ежами сообщества кельпа формируются в течение 1-3 лет и, постоянно обновляясь, могут существовать неопределенно долго.

Таким образом, специфика обрастания не связана непосредственно со свойствами антропогенных субстратов, а определяется конкретными условиями существования эпилонтовых сообществ независимо от того, являются первые натуральными или искусственными.

СУКЦЕССИИ И СТРУКТУРА ЭПИБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ ТИХОГО ОКЕАНА

Экспериментальные исследования первичных сукцессий, проведенные в Авачинской губе в 1984–1988 гг., с одной стороны, могут служить моделью развития нарушенных сообществ бентоса, например, в результате донного тралового промысла (Druehl, Breen, 1986; Peterson et al., 1987; Rauck, 1988), когда происходят коренные изменения не только биоты, но и среды обитания (в данном случае субстратов); с другой стороны, позволяют описать динамические процессы, постоянно происходящие в сообществах верхней сублиторали и связанные с периодическим обновлением природных субстратов на мелководьях в связи с денудационными процессами, интенсивной эрозией и абразией береговых вулканических пород и поступлением огромного количества обломочного материала в мелководную зону прибрежий восточной Камчатки, Курильских и Командорских островов (Берд, 1990; Каплин, 1973; Каплин и др., 1991).

Всегда ли сукцессии в морских местообитаниях проходят быстрее, чем в наземных, и каковы реальные скорости сукцессий в прибрежных экосистемах? Ответить на эти вопросы можно, либо основываясь на анализе результатов длительных экспериментов в стабильных местообитаниях (Ошурков, 1988а,б, 1991), либо при изучении заведомо разновозрастных сообществ, формирование которых происходило в сходной экологической обстановке (Connell, 1975), имея в виду, что со временем экосистем, не подверженных антропогенному воздействию, остается всё меньше и меньше.

4.1. Структура и распределение эпибентосных сообществ в Авачинской губе

На мелководьях Авачинской губы, представленных каменистыми россыпями, скальными плитами и крупнообломочным скальным материалом, эпибентосные сообщества имеют поясно-пятнистое распределение. Наибо-

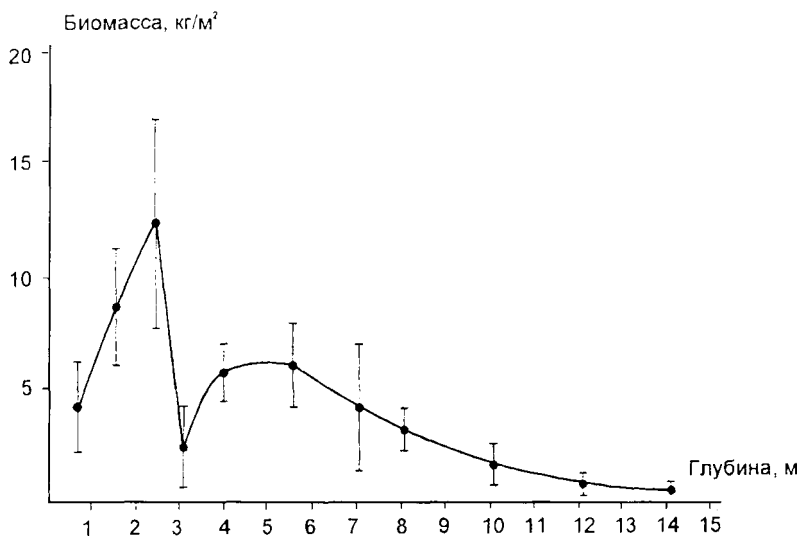


Рис. 30. Вертикальное распределение биомассы бентоса на твердых грунтах в Авачинской губе (восточная Камчатка) в зависимости от глубины

лее характерным сообществом, распространенным в районе экспериментальных полигонов (м. Казак) на глубинах 2-10 м, является сообщество инкрустирующих кораллиновых водорослей рода *Clathromorphum*. Доминирует *C. circumscriptum*. Мортмасса этого вида и обитающих совместно с ним *C. compactum*, *C. nereostratum* и *Lithothamnion* spp. в зависимости от глубины варьировала от 0,2 до 6,2 кг/м². В состав сообщества входят две группировки, в которых по биомассе доминирует морской еж *Strongylocentrotus droebachiensis*, а субдоминантами являются актинии *Metridium senile* и *Cnidopus japonica*, серпулида *Crucigera zygophora*, губка *Halichondria panicea* и альционария *Gersemia rubiformis* (Бажин и др., 1990; Ошурков и др., 1989). Наряду с корковыми багрянками в этом сообществе обычны такие красные водоросли, как *Bossiella cretacea*, *Callophyllis rhynchocarpa*, *Turnerella mertensiana*, *Polysiphonia urceolata*, *Neoptilota asplenioides*, *Constantinea rosamarina*, типичные для мелководий восточной Камчатки. Крупные бурые водоросли встречаются редко и представлены главным образом *Agarum clathratum*. Пояс инкрустирующих кораллиновых водорослей ограничен сверху (2-3 м) олигомиксным сообществом *Laminaria bongardiana* и *Alaria marginata*. В него входят наиболее эврибионтные формы животных и водорослей, вы-

держивающих значительное опреснение, которое наблюдается в этом районе в летний период (см. гл. 2 наст. работы). Нижняя граница сообщества инкрустирующих багрянок проходит по изобатам 8-12 м и обусловлена сменой на этих глубинах каменистого грунта алевропелитами и алевритами. Характер вертикального распределения биомассы бентоса в районе м. Казак (рис. 30) типичен для мелководий восточной Камчатки, сложенных твердыми грунтами (Виноградов, 1946; Голиков, Скарлато, 1982; Иванюшина и др., 1986), с теми отличиями, что верхние границы аналогичных сообществ в губе «подняты» на меньшие глубины по сравнению с открытым океаническим побережьем.

4.2. Ранние стадии сукцессий эпибентоса в Авачинской губе

Первопоселенцами на чистых камнях, установленных в июне 1984 г. в районе м. Казак на глубине 8 м, были крупные вагильные беспозвоночные животные: донная креветка *Lebbeus groenlandicus*, морской еж *S. droebachiensis*, морские звезды *Stephanasterias albula* и *Leptasterias arctica*, краб *Telmessus cheiragonus*. В течение 2 мес с начала эксперимента произошло оседание спирорбид *Circeis armoricana*, и общая биомасса эпибентоса камней достигла значительной величины (рис. 31).

В осенне-зимний период на субстратах появились крабоид-подкаменщик *Hapalogaster grebnitzkii* (до 20 экз./м²). Произошло мощное оседание другого вида спирорбид – *Paradexiospira vitrea* (до 18,5 тыс. экз./м²). Биомасса иглокожих в течение зимы практически не изменилась. Летом 1985 г. в сообществе бентоса на камнях по-прежнему доминировали десятиногие раки, но уже не креветка, а крабоид-подкаменщик. В течение следующей зимы резко возросло количество видов (13) и биомасса бокоплавов. В связи с мощной седиментацией взвеси, выносимой реками в летний период, произошла значительная элиминация спирорбид *P. vitrea* и *C. armoricana*. Камни покрылись слоем алевропелита, который полностью захоронил спирорбисов. Летом и осенью 1985 г. наблюдалось увеличение обилия морского ежа, биомасса которого на полигоне достигла того же уровня, что и на соседних участках бентали. В дальнейшем биомасса этого вида варьировала незначительно (0,8-1,4 кг/м²). В сентябре 1985 г. отмечено оседание на экспериментальные субстраты

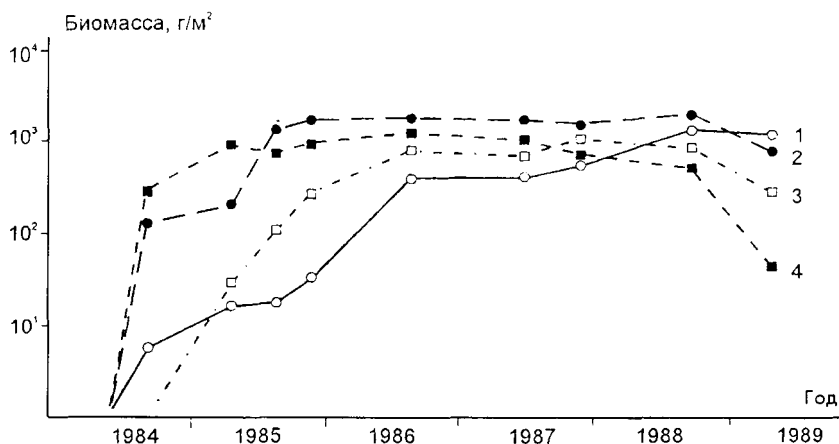


Рис. 31. Изменение биомассы некоторых таксонов эпибентоса на глубине 8 м в районе м. Казак (восточная Камчатка, Авачинская губа). 1 – Spirorbidae, 2 – Echinoides, 3 – Actiniaria, 4 – Decapoda

еще одного вида спирорбид – *Bushiella quadrangularis* (26 тыс. экз./м²). В осенне-зимний период 1985 г. наблюдалось дальнейшее заселение полигона донными беспозвоночными: гастроподами, полихетами, губками и др.

Спустя 24 мес (1986 г.) после установки свежих субстратов на камнях впервые были обнаружены инкрустирующие багрянки *Clathromorphum* sp. Суммарное количество видов зообентоса возросло до 47. По биомассе по-прежнему доминировали морские ежи. Субдоминантами были десятиногие раки и актиния *Metridium senile* (рис. 31). Среди спирорбид лидирующее положение занял *P. vitrea* (186,0 г/м²), а 2 других вида – *C. armoricana* и *B. quadrangularis* – постоянно присутствовали на камнях, но в значительно меньших количествах.

На протяжении 1987 г. существенных изменений биомассы не произошло. Так, в мае она составила 2645,1 г/м², а в конце ноября – 2518,1 г/м². Однако видовой состав второстепенных, главным образом прикрепленных, форм зообентоса постепенно изменялся. На камнях появились сложные и одиночные асцидии, двустворчатый моллюск *Monia macrochisma*, молодые особи альционарии *Gersemia rubiformis*.

После 4-летней экспозиции стендов в море камни на полигоне и вне его отчетливо различались и визуально, и по количественным характеристикам многих основных групп животных и водорослей (табл. 21). Стабилизирова-

Структура климаксного и развивающегося сообществ бентоса
на глубине 8 м в районе м. Казак (Авачинская губа)

Сообщество бентоса на заиленных камнях		Эпибентос камней на полигоне (47 мес)	
Таксон	Биомасса, г/м ²	Таксон	Биомасса, г/м ²
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	920,0	<i>Str. droebachiensis</i>	1180,0
<i>Crucigera zygophora</i>	748,4	<i>Paradexiospira vitrea</i>	936,0
<i>Metridium senile</i>	440,0	<i>Metridium senile</i>	495,7
<i>Gersemia rubiformis</i>	348,3	<i>Halisarca dujardini</i>	285,8
<i>Asterias rathbuni</i>	314,3	<i>Hapalogaster grebnitzkii</i>	224,6
<i>Clathromorphum</i> spp.	174,2	<i>Monia macroschisma</i>	141,2
<i>Hapalogaster grebnitzkii</i>	87,7	<i>Molgulidae</i> gen.sp.	91,6
<i>Lebbeus groenlandica</i>	71,9	<i>Tonicella beringensis</i>	51,1
<i>Paradexiospira vitrea</i>	68,9	<i>Asterias rathbuni</i>	46,1
<i>Halichondria panicea</i>	31,4	<i>Pagurus hirsutisculus</i>	35,6
<i>Mysidacea</i>	18,3	<i>Leptasterias alaskensis</i>	30,6
Брюзоа корковые	13,3	<i>Semibalanus cariosus</i>	30,1
<i>Tonicella marmorea</i>	1,5	<i>Crucigera zygophora</i>	9,4
<i>Nereis pelagica</i>	1,2	<i>Notophyllum foliosum</i>	6,6
<i>Lagisca propinqua</i>	1,0	<i>Clathromorphum</i> spp.	5,2
<i>Amphipoda varia</i>	0,9	Nemertini	3,1
<i>Arctonoe vittata</i>	0,7	<i>Harmothoe imbricata</i>	3,0
<i>Tonicella beringensis</i>	0,8	<i>Bushiella quadrangularis</i>	2,1
<i>Dermathurus mandtii</i>	0,8	<i>Arctonoe vittata</i>	0,9
<i>Ischioceros</i> spp.	0,4	<i>Bushiella abnormis</i>	0,8
<i>Caprella</i> sp.	0,3	Pleustidae gen. sp.	0,7
Nemertini	0,2	<i>Amphipoda varia</i>	0,4
Polyclada gen. sp.	0,2	<i>Gersemia rubiformis</i>	0,4
<i>Eulalia viridis</i>	0,1	<i>Eteone longa</i>	0,3
<i>Glycinde armigera</i>	0,1	<i>Eusiridae</i> gen. sp.	0,2
<i>Cirratulus cirratus</i>	0,1		
Varia	0,1		
Общая биомасса	3245,1±766,3	Общая биомасса	3581,5±1830,7
Видовое разнообразие	2,84±0,62	Видовое разнообразие	2,98±0,46
Количество видов	34,0±12,6	Количество видов	28,1±4,3

лись только плотность поселения и биомасса морских ежей и актиний. Даже субдоминантные формы в сравниваемых биотопах были различными: в зрелом сообществе обрастания камней преобладала серпулида *Crucigera zygophora*, а на полигоне – спирорбида *P. vitrea*. В течение последнего года эксперимента в эпибентосе камней уменьшилась численность десятиногих раков, что, по-видимому, обусловлено заполнением первоначально пустых пространств между камнями детритом и песком, оседающими из водной толщи.

На глубине 4 м свежие субстраты, установленные в июне 1985 г., также первоначально заселялись подвижными животными: морскими ежами, звез-

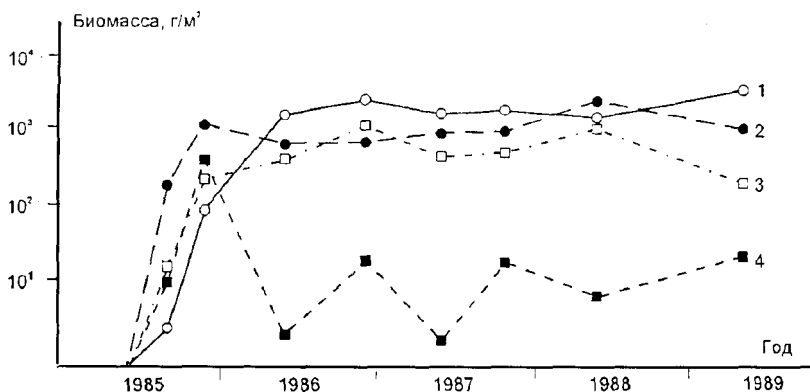


Рис. 32. Изменение биомассы некоторых таксонов эпибентоса на глубине 4 м в районе м. Казак (восточная Камчатка, Авачинская губа). Обозначения те же, что на рис. 31

дами, десятиногими раками. Следует отметить, что отдельные актинии уже в течение первого месяца успели переместиться на свежие субстраты из соседних биотопов. В конце июля на камнях была обнаружена масса (95 тыс. экз./м²) мелких, недавно осевших спирорбид (рис. 32). Через 4 мес биомасса сообщества быстро увеличилась до 1,1 кг/м², прежде всего за счет иммиграции ежа *S. droebachiensis*, плотность поселения которого достигла 52,3 экз./м², и волосатого краба *T. cheiragonus* (1,2 экз./м²). Количество и биомасса спирорбид *P. vitrea* за это время увеличились соответственно до 134 тыс. экз./м² и 65,9 г/м². На камнях появились молодые колонии мшанок, гастроподы и полихеты сем. Polynoidae.

В мае 1986 г. после 11 мес экспозиции субстратов в море спирорбид *P. vitrea* стала доминирующим по биомассе видом (861,8 г/м²), причем в зимний период плотность поселения червей практически не увеличилась и составляла 139 тыс. экз./м². На камнях появились губки *Halichondria panicea* и *Halisarca dujardini*, одиночные асцидии сем. Molgulidae, панцирные моллюски. Биомасса эпибентосного сообщества камней за зиму 1986 г. увеличилась в 2 раза и составляла весной 2020,9 г/м².

Спустя год, после 22-месячной экспозиции субстратов, число видов зообентоса достигло 31-33 без увеличения общей биомассы и при неизменном соотношении количественных характеристик доминирующих организмов обрастания. Осенью 1987 г. на камнях были обнаружены пленки инкрустирующих кораллиновых водорослей *Clathromorphum* spp., молодые альционарии *G. rubiformis*, крабид *Dermaturus mandtii*, актинии *Cnidopus japonica* и *Tealia*

felina, а также масса Amphipoda, особенно рода *Ischyrocerus*, плотность поселения которых составила 894,5 экз./м². Общее количество видов зообентоса не изменилось, а биомасса возросла до 2,7 кг/м² за счет увеличения обилия спирорбид, актиний, губок и мелких ракообразных.

Таким образом, в течение 1986–1987 гг. доминирующее положение по биомассе в эпибентосном сообществе камней на глубине 4 м занимали седентарные полихеты сем. Spirorbidae.

К концу 3-летнего эксперимента наметились некоторые качественные и количественные изменения структуры рассматриваемого сообщества. Увеличение биомассы сообщества зимой 1987/88 г. происходило за счет роста и оседания таких групп животных, как губки, асцидии, альционарии, а величины плотности поселения спирорбид, морских ежей и актиний сохранились на прежнем уровне. Вместе с тем сукцессионная фаза эпибентоса экспериментальных камней на глубине 4 м все еще существенно отличалась от характерного для данных глубины и района сообщества *Clathromorphum circumscriptum* + *Strongylocentrotus droebachiensis* (табл. 22). Слабое развитие этого вида инкрустирующих багрянок, являющегося мощным эдификатором, вероятно, определило отсутствие многих форм зообентоса на полигонах: сипункулид, полихет, форонид, немертин, панцирных и сверлящих двустворчатых моллюсков. Так, в состав сообщества инкрустирующих известковых багрянок в районе м. Казак входит более 80 видов беспозвоночных животных и около 20 видов водорослей, а в развивающемся эпибентосном сообществе их всех вместе насчитывается около 40, причем пластинчатые багрянки встречались на экспериментальных субстратах в виде отдельных молодых особей только в весенний период.

Как отмечалось ранее, полигоны с камнями были соединены между собой капроновым фалом, который из-за неровностей дна (глыбовый навал) не касался грунта на значительных по протяженности участках. На этом субстрате, по наблюдениям водолазов, в течение 1985–1986 гг. макрообрастание было представлено гидроидами рода *Obelia* и мелкими формами нитчатых и пластинчатых багрянок. Количественный учет организмов не проводился. В дальнейшем (1987–1988 гг.) эпибентосное сообщество продолжало развиваться, и в 1989 г. на глубине около 5 м были вырезаны полуметровые участки фала и собраны прикрепленные к ним животные и водоросли. В обрастании по биомассе доминировали пластинчатые и нитчатые зеленые и красные водоросли (около 70 % биомассы сообщества). Значительная часть колоний гидроидов отмерла. Появились морские ежи ($6,2 \pm 2,8$ экз./м²), которые были представлены мелкими особями, вероятно, развившимися из осевших на субстрат личинок. Видовой состав зообентоса на капроновом фале был значительно беднее

Структура климаксового и развивающихся эпибентосных сообществ на глубине 4 м в районе м. Казак (Авачинская губа)

Климаксовое сообщество на каменисто-скальном грунте		Сообщество, сформировавшееся на камнях за 33 мес		Обрастание капронового фала над грунтом (24 мес)	
Таксон	Биомасса, г/м ²	Таксон	Биомасса, г/м ²	Таксон	Биомасса, г/м ²
<i>Clathromorphum</i> spp.	1999,3	<i>S. droebachiensis</i>	1095,1	Algae	49,2
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	1304,6	Spirorbidae	1003,5	<i>Str. droebachiensis</i>	6,8
Actiniaria	725,6	Actiniaria	532,5	Amphipoda	3,4
Porifera	700,0	Porifera	318,6	Polychaeta	2,9
Spirorbidae	310,0	Tunicata	174,8	Spirorbidae	2,3
Algae	147,8	Amphipoda	47,4	Hydrozoa	1,8
Bryozoa	83,5	Bivalvia	44,9	<i>Clathromorphum</i> spp.	1,2
Loricata	83,5	Alcyonaria	39,7	Gastropoda	0,7
Sipunculida	58,9	Asteroidea	37,9	Varia	0,9
Alcyonaria	53,1	Bryozoa	20,3		
Polychaeta	50,3	Loricata	18,5		
Phoronida	41,0	<i>Clathromorphum</i> spp.	17,5		
Asteroidea	25,8	Polychaeta	11,1		
Bivalvia	25,7	Decapoda	5,9		
Tunicata	19,9	Nematoda	0,2		
Amphipoda	8,6	Varia	0,4		
Nemertini	1,3				
Decapoda	0,5				
Varia	1,3				
n – 46; H – 2,94; B – 5649,6		n – 36; H – 2,73; B – 3368,3		n – 19; H – 2,4; B – 69,2	

Примечание. n – число видов; H – видовое разнообразие; B – биомасса (г/м²).

по сравнению с камнями на полигонах и природным скальным грунтом (табл. 22). Биомасса обрастания также была очень низкой. Вероятно, крупные морские ежи были не в состоянии переползти с грунта и плотно прикрепиться к такому субстрату, поэтому большая часть водорослей оказалась неповрежденной. Наиболее обильными были все же малопривлекательные для морских ежей виды пластинчатых багрянок *Callophyllis cristata* и *Velatocarpus pustulosus*. Благодаря тому что водоросли были представлены 10-11 видами и их индивидуальные биомассы различались незначительно, индекс видового разнообразия был довольно высоким.

Таким образом, развитие эпибентоса на субстратах, расположенных на грунте, протекает при значительном воздействии фитофагов и хищников в отличие от субстратов, не контактирующих с грунтом. Морской еж

S. droebachiensis, который обитает преимущественно в бухтах (Бажин, Ошурков, 1986; Бажин и др., 1990), ограничивает распространение водорослей в глубину. Нижняя граница пояса ламинариевых в Авачинской губе проходит по изобатам 2-3 м. Именно до этих глубин в период отлива распространяется в начале лета практически пресная вода, поступающая из эстуария р. Паратунка. Морские ежи, как более стеногалинные организмы, чем ламинарии, не проникают в самые верхние горизонты сублиторали, где водоросли успешно развиваются. На океанических мелководьях, подверженных волновому воздействию, пояс ламинариевых водорослей опускается до глубины 10-12 м, а на глубинах 3-7 м хорошо выражен второй ярус растительности, образованный красными водорослями. В этих местообитаниях распространению морских ежей *S. polyacanthus* на глубины менее 5-7 м препятствует воздействие прибоя. Приведенные данные хорошо согласуются с известным явлением смещения в бухтах восточной Камчатки границ водорослевых сообществ вверх по сравнению с открытым океаническим побережьем (см., например, Виноградов, 1946, 1949; Голиков, Скарлато, 1982; Ошурков и др., 1989а). Морские ежи, обитающие в Авачинской губе на глубинах 3-10 м, испытывают явный недостаток питания. В районах со скальным грунтом их пищевой стратегией является «сидеть и ждать» (Estes, Harrold, 1988). Возле м. Казак, где проводился подводный эксперимент, существует так называемая «ежовая пустошь» (sea urchin barren ground) (Breen, Mann, 1976; Mann, 1977). Аналогичную картину мы наблюдали в вершинах бухт Русской (Авачинский залив) и Оссора (Берингово море).

Всякие мелкие организмы – проростки водорослей, в том числе известковых, молодь баяланусов, двустворчатых моллюсков, морских звезд, полихеты и многие другие – немедленно поедаются некрупными, но очень многочисленными здесь ежами. В кишечнике *S. droebachiensis* обычными были спирорбиды с их весьма прочными домиками и даже комочки окиси железа с металлических каркасов, ограничивающих полигоны. Недоступны ежам только подвижные формы зообентоса, а из сессильных организмов они избегают актиний, альционарий, губок и асцидий. Спирорбиды, характеризующиеся быстрым ростом, продолжительным периодом размножения, высокой плотностью поселения, по-видимому, способны противостоять прессу хищника в отличие от многих других быстрорастущих организмов. Именно поэтому пищевая активность морских ежей в конечном итоге и определяет направление (в смысле последовательности смены доминирующих видов) и скорость сукцессии эпибентосных сообществ в защищенных от волнового воздействия местообитаниях, таких, например, как Авачинская губа.

Начальная фаза сукцессии – группировка вагильных животных: морских ежей, актиний, десятиногих ракообразных – формируется в течение нескольких месяцев. Первыми из сессильных организмов появляются спирорбиды (преимущественно *P. vitrea*), которые быстро колонизируют поверхность субстратов. Темп сукцессии снижается, и в течение многих лет структура сообщества остается нестабильной, поскольку продолжается постепенное заселение субстратов долгорастущими сессильными несъедобными для морских ежей животными, которые постепенно вытесняют спирорбид, обрастая их домики. Но наиболее важным является то, что такие виды-эдификаторы, как инкрустирующие известковые водоросли, по данным проведенных экспериментов развиваются очень медленно, особенно в условиях высокой седиментации, свойственных для эстуарных и защищенных от волнового воздействия районов. Поэтому в местообитаниях с низкой гидродинамической активностью развитие сообществ прикрепленных организмов в верхней сублиторали может остановиться на промежуточных этапах: наиболее устойчивыми в этих условиях способны оказаться эпибентосные группировки крупных седиментаторов и фильтраторов (актиний, альционарий, асцидий, усоногих ракообразных), а также зврифагов (морских ежей и звезд). Такие сообщества действительно весьма широко распространены в защищенных бухтах восточной Камчатки (Ошурков и др., 1989а). Отметим, что многие виды губок отсутствуют или погибают в местообитаниях с интенсивным выпадением твердых осадков, поэтому по обилию и разнообразию этих животных можно судить об интенсивности седиментационных процессов в различных морских акваториях (Альколадо, 1980).

4.3. Распределение и структура разновозрастных сообществ эпибентоса на лавах вулкана Алаид

На мелководьях о-ва Атласова нами обнаружено 30 видов водорослей-макрофитов и более 250 видов беспозвоночных животных.

Мы провели качественный и количественный анализ полученных данных в отдельности по каждому из биотопов, имевших одинаковый возраст, для выявления наиболее характерных и репрезентативных проб. Судя по анализу видовых списков, в пределах каждого типа лав пробы (за некоторым ис-

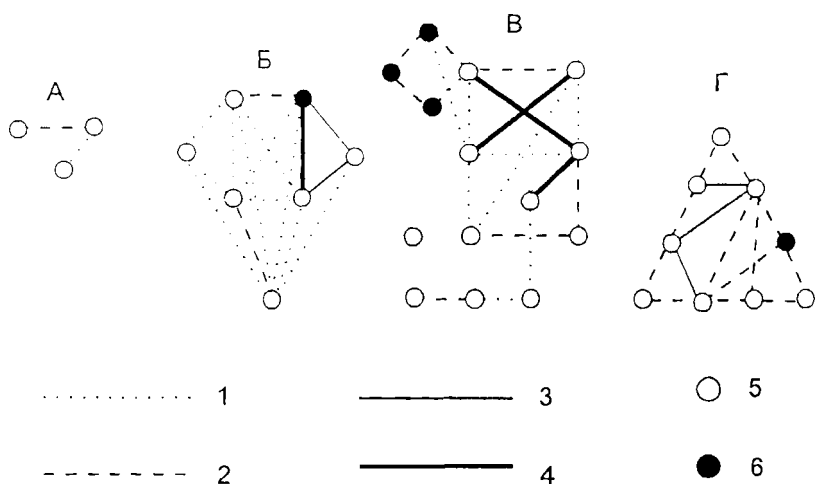


Рис. 33. Графы качественного сходства проб на разновозрастных лавах вулкана Алаид (Курильские острова, о-в Атласова). А – на осыпи, Б – на 17-летних лавах, В – на 55-летних лавах, Г – на древних лавах. Сила связи между пробами: 1 – от 0,4 до 0,5; 2 – от 0,5 до 0,6; 3 – от 0,6 до 0,7; 4 – от 0,7 до 0,8. Пробы: 5 – включенные в анализ; 6 – исключенные из анализа

ключением) связаны довольно тесно и образуют компактные плеяды (рис. 33). Характер дендрограмм сходства по видовому составу и биомассе организмов бентоса, построенных для всех типов субстратов, показал, что наиболее однородным в качественном и количественном отношении является эпибентосное сообщество древних лавовых потоков. Сообщества, сформировавшиеся на 17-летних и 55-летних лавах, оказались более гетерогенными (рис. 33, 34). При дальнейшем анализе сообществ бентоса все количественные характеристики как по типам лав в целом, так и по отдельным группам организмов приводятся нами по наиболее представительным пробам.

Средние значения биомасс сообществ, их видового богатства и индекса видового разнообразия приведены в табл. 23. Уровни достоверности различий сравниваемых сообществ по биомассе и видовому разнообразию отражены в табл. 24. Значения средних биомасс рассматриваемых групп макробентоса и их процентные соотношения приведены в табл. 25. Ниже мы проанализируем основные характеристики выделенных сообществ разновозрастных субстратов.

Эпибентосное сообщество осыпи на фоне 55-летних лавовых потоков в районе м. Владимира. Видовой состав эпибентоса на камнях бедный. Видовое разнообразие ниже, чем на 17-летних и не разрушенных 55-летних

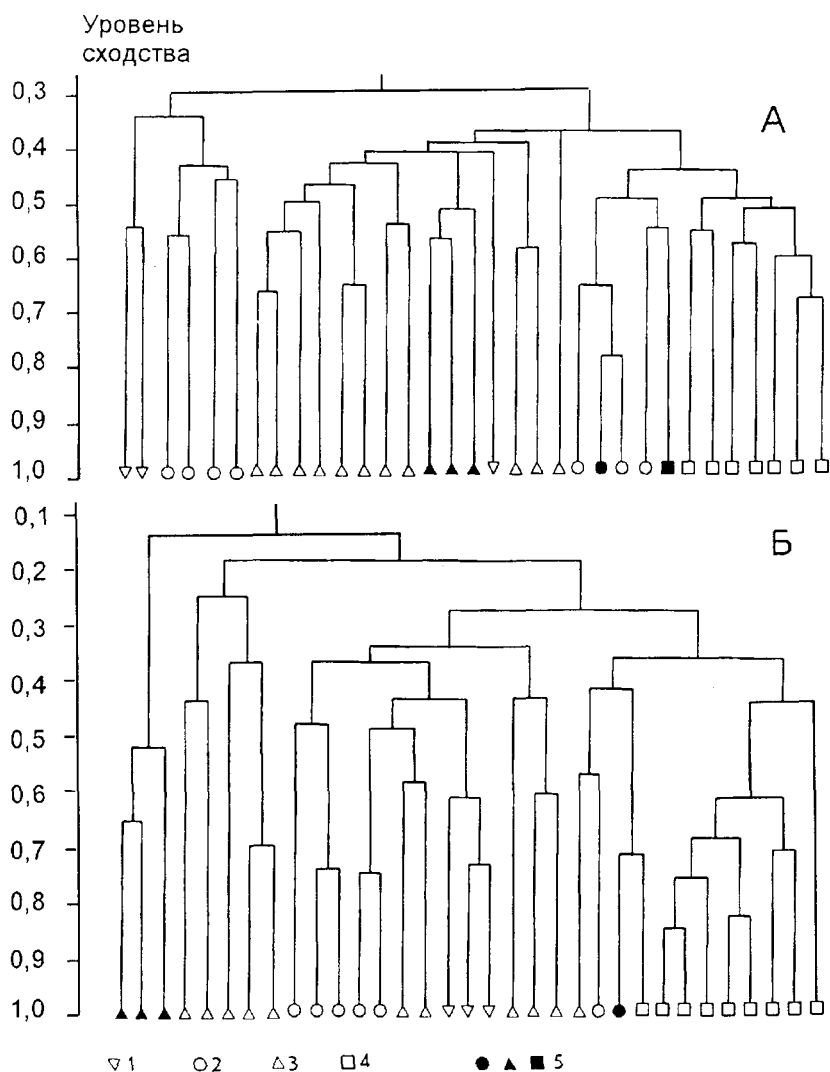


Рис. 34. Дендрограммы сходства проб эпибентоса с разновозрастных лав вулкана Алайд (Курильские острова, о-в Атласова): А – по видовому составу, Б – по биомассам таксонов. Условные обозначения: 1 – осыпь, 2 – 17-летние лавы, 3 – 55-летние лавы, 4 – древние лавы, 5 – пробы, исключенные из анализа

Величины средней биомассы (\bar{B} , г/м²), индекса видового разнообразия (\bar{H}), среднего количества видов (\bar{S}) и общее количество таксонов (S) в сообществах разновозрастных лавовых потоков вулкана Аланд и на экспериментальных полигонах в Авачинской губе

Субстрат	$\bar{B} \pm mB$	$\bar{H} \pm mH$	$\bar{S} \pm mS$	S
Вулкан Аланд				
Каменная осыпь (n = 3)	2908,9±331,9	1,92±0,37	16,00±5,57	32
17-летние лавы (n = 6)	2195,8±494,7	2,81±0,16	28,67±4,35	76
55-летние лавы (n = 11)	3821,5±582,1	2,95±0,10	41,73±4,44	157
Древние лавы (n = 8)	7643,3±809,8	2,29±0,18	43,88±4,03	136
Авачинская губа				
Камни (n = 3)	2711,7±141,4	2,29±0,19	30,50±0,50	43

лавовых потоках. Средняя биомасса сообщества ниже таковой на расположенных рядом 55-летних лавах и лавах древнего конуса. Однако от биомассы сообщества 17-летних лав она практически не отличается (табл. 23). В сообществе осыпи доминируют Spirorbidae, Echinoidea (*Strongylocentrotus polyacanthus*) и корковые формы Bryozoa. Биомасса инкрустирующих известковых багрянок (преимущественно *Clathromorphum nereostratum*) незначительна (табл. 25). Эти водоросли представлены тонкими пленками диаметром 3-4 мм, толщиной не более 0,5 мм; проективное покрытие составляло около 5 %. Наиболее характерным видом сообщества камней была полихета *Paradexiospira vitrea* (Spirorbidae). Основной трофической группировкой сообщества являются неподвижные сестонофаги (спирорбиды, корковые и приподнимающиеся над субстратом формы мшанок) и фитофаги (главным образом морские ежи) (табл. 26).

Эпибентосное сообщество 17-летних лавовых потоков в районе кратера Олимпийского. Сообщество имеет обедненный по сравнению с 55-летними и древними лавами видовой состав. Величина видового разнообразия выше, а биомасса ниже, чем в эпибентосе древних лавовых потоков (табл. 23). От 55-летних лав по этим показателям рассматриваемое сообщество прак-

Таблица 24

Уровни достоверности различий средних биомасс и индекса видового разнообразия сообществ разновозрастных лав вулкана Аланд

Индекс видового разнообразия	Средние биомассы			
	Каменная осыпь	17-летние лавы	55-летние лавы	Древние лавы
Каменная осыпь	–	Недостоверны	Недостоверны	P < 0,05
17-летние лавы	P < 0,05	–	Недостоверны	P < 0,001
55-летние лавы	P < 0,05	Недостоверны	–	P < 0,001
Древние лавы	Недостоверны	P < 0,01	P < 0,01	–

Биомассы различных таксонов эпибентосных сообществ разновозрастных лавовых потоков вулкана Алянд

Таксон	Биомасса, г/м ² (%)			
	Каменистая осечь (n = 3)	17-летние лавы (n = 6)	55-летние лавы (n = 11)	Древние лавы (n = 8)
Spirorbidae	1416,0±291,0(48,7)	93,9±27,2(4,3)	31,4±12,5(0,8)	1,1±0,6(+)
Echinoidea	1031,7±103,5(35,5)	1088,7±307,7(45,9)	692,1±129,5(18,1)	2377,3±511,7(31,1)
Bryozoa (инкрустирующие)	137,1±7,5(4,7)	66,3±5,6(3,0)	22,7±14,1(0,6)	—
Ophiuroidea	124,0±89,1(4,3)	31,7±16,8(1,4)	254,6±50,8(6,7)	125,0±24,2(1,6)
Bryozoa (ветвящиеся)	72,6±69,5(2,5)	76,3±61,9(3,5)	278,7±49,0(7,3)	128,6±56,7(1,7)
Porifera	62,7±62,7(2,2)	272,7±169,6(12,4)	1085,1±467,2(28,4)	713,9±249,4(9,3)
Corallinacea	29,1±12,7(1,0)	31,0±14,4(1,4)	146,3±34,1(3,8)	3532,3±655,8(46,0)
Asteroidea	26,7±16,7(0,9)	90,8±37,1(4,1)	50,9±23,5(1,3)	61,0±16,8(0,8)
Gastropoda	7,2±6,3(0,3)	1,5±0,5(0,1)	23,6±20,0(0,6)	152,7±86,1(2,0)
Bivalvia*	0,7±0,7(+)	7,7±4,3(0,4)	7,6±2,5(0,2)	21,1±4,8(0,3)
Rhodophyta (пластинчатые)	—	124,5±57,2(5,7)	4,6±3,7(0,1)	1,0±0,8(+)
Hydroidea	—	113,0±41,5(5,2)	10,6±5,6(0,3)	95,9±25,0(1,3)
Actiniaria **	—	55,7±30,7(2,5)	15,5±9,3(0,4)	35,9±33,1(0,5)
<i>Crucigera zygophora</i>	—	54,5±24,5(2,5)	436,1±232,9(11,4)	0,6±0,4(+)
Ascidiae	—	26,0±11,6(1,2)	16,6±7,4(0,4)	16,2±8,5(0,2)
<i>Monia macroschisma</i>	—	22,3±21,1(1,0)	147,6±49,2(3,9)	11,8±7,9(0,2)
Crustacea	—	5,6±3,5(0,3)	2,0±0,5(0,1)	9,2±2,9(0,1)
Sabellidae	—	1,9±1,3(0,1)	12,2±3,2(0,3)	16,9±9,1(0,2)
Polychaeta Errantia	—	0,7±0,6(+)	3,5±1,4(0,1)	3,0±0,6(+)
Nemertini	—	0,7±0,4(+)	0,4±0,2(+)	0,3±0,3(+)
<i>Metridium senile</i>	—	—	330,9±225,6(8,7)	22,5±22,5(0,3)
<i>Cucumaria japonica</i>	—	—	147,9±99,5(3,9)	—
Sipuncula	—	—	19,1±12,7(0,5)	16,3±4,1(0,2)
<i>Cryptochiton stellerii</i>	—	—	10,9±7,8(0,3)	—
<i>Polyplacophora variae</i>	—	—	5,1±2,9(0,1)	4,0±1,1(0,1)
<i>Cucumaria vegae</i>	—	—	3,0±0,7(0,1)	0,4±0,3
Brachiopoda	—	1,6±0,6(+)	—	112,2±40,2(1,5)
Pantopoda	—	—	+(+)	0,2±0,1(+)
Phoronida ***	—	—	+(+)	+(+)
<i>Allopora purpurata</i>	—	—	—	172,8±62,5(2,3)
<i>Metalcyonium pacificum</i>	—	—	—	8,4±6,2(0,1)
<i>Calcigorgia spiculifera</i>	—	—	—	3,3±2,4(+)

* Без *M. macroschisma*.** Без *M. senile*.

*** Биомассу форонид не учитывали.

Трофическая структура эпибентосных сообществ
разновозрастных лавовых потоков вулкана Алаид

Трофические группировки	Биомасса, г м ² (%)			
	Каменная осыпь	17-летние лавы	55-летние лавы	Древние лавы
Сестонофаги				
сесси- льные	1617.7± ±290.8(58.0)	795.9±204.6(39.6)	2393.2±542.9(66.6)	1361.0±300.5(33.1)
вагильные	124.0±89.1(4.5)	35.0±16.2(1.7)	402.5±118.7(11.2)	125.3±24.2(3.1)
Собирающие				
детрито- фаги	7.2±6.3(0.3)	1.7±0.6(0.1)	26.5±13.9(0.7)	37.9±10.3(0.9)
грунтоеды	—	—	18.1±12.8(0.5)	26.5±9.9(0.7)
хищники	126.7±50.2(4.5)	308.8±95.2(15.4)	223.2±59.5(6.2)	391.6±86.8(9.5)
фитофаги	911.7± ±147.4(32.7)	870.0±276.0(43.3)	531.5±123.2(14.8)	2165.4±504.3(52.7)
продуцен- ты	29.1±12.7	155.5±59.3	150.9±35.9	3533.3±656.7

тически не отличается. В нем по биомассе доминировали иглокожие, а из сесильных организмов — губки, пластинчатые формы красных водорослей и гидроиды. Корковые известковые багрянки, также как и в сообществе осыпи, развиты слабо. Биомасса спирорбид и корковых форм мшанок в эпибентосе 17-летних лав достоверно ниже, а обилие губок несколько выше, чем на осыпи. В сообществе довольно обильны полихета *Crucigera zygophora* (Serpulidae), асцидии и ракообразные (табл. 25). По трофическому составу доминировали неподвижные сестонофаги, фитофаги и хищники (Asteroidea, Gastropoda, Decapoda). По сравнению с сообществом осыпи биомасса сестонофагов здесь достоверно ниже (за счет меньшего обилия спирорбид и корковых мшанок) (табл. 26). Характерными для сообщества видами являются губка *Halichondria panicea* и гастропода *Margarites vorticifera*.

Эпибентосное сообщество 55-летних лавовых потоков кратера Такетоми. По обилию видов бентосных организмов сообщество данного биотопа является наиболее богатым. Индекс видового разнообразия выше, чем в сообществах осыпи и древних лавовых потоков. Средняя биомасса эпибентоса несколько ниже, чем на лавах древнего конуса, но выше, чем на осыпи (табл. 23). Доминировали по биомассе *H. panicea*, *S. polyacanthus*, *Crucigera zygophora*, актиния *Metridium senile*, приподнимающиеся над субстратом и ветвящиеся мшанки (преимущественно *Microporina articulata* и *Dendrobeania murrayana*). Мортмасса инкрустирующих кораллиновых водорослей достоверно выше, чем на осыпи и 17-летних лавах. Толщина *C. nereostratum* достигала 2 мм, а его проективное покрытие составляло около 40 %. Биомасса спи-

рорбид была достоверно ниже, чем в сообществе 17-летних лав. Вместе с тем корковые формы мшанок были менее, а серпулиды более обильны, чем в более молодом биотопе (табл. 25). Самыми распространенными трофическими группировками бентоса были неподвижные сестонофаги, затем фитофаги и подвижные сестонофаги (офиура *Ophiopholis aculeata* и голотурия *Cucumaria japonica*). Биомасса сестонофагов в целом была достоверно выше, чем в сообществе 17-летних лавовых потоков (табл. 26).

Эпибентос рассматриваемого биотопа содержал ряд видов и таксонов более высокого ранга, специфически связанных с инкрустирующими кораллиновыми водорослями: несколько видов панцирных моллюсков, сипункулид *Phascolosoma japonica*, форонид и брахиопод (табл. 26). Характерными для сообщества видами являются губка *H. panicea*, спирорбиды *Circeis spirillum*, *Bushiella quadrangularis*, *B. similis*, *P. vitrea*, сабеллиды *Chone infundibuliformis*, *Potamilla torelli*, эуфросинида *Euphrosine borealis*, хетоптериды *Chaetopterus variopedatus*, двустворчатый моллюск *Musculus minutus*, гастроподы *Oenopota* sp. 1, *M. vorticifera*, мшанки *Carbacea nordenskjoldi*, *Heteropora japonica*, иглокожие *Cucumaria vegae* и *Solaster dawsoni*.

Эпибентосное сообщество на лавовых потоках древнего конуса. Видовой состав сообщества древних лав несколько беднее, а видовое разнообразие понижено по сравнению с предыдущим сообществом. Средняя биомасса эпибентоса (с учетом мортмассы корковых известковых багрянок) значительно выше, чем на более молодых субстратах (табл. 23), что обусловлено накоплением в сообществе минеральной составляющей инкрустирующих водорослей. Среди них по биомассе доминировал *C. nereostratum*, а из зообентоса – морской еж *S. polyacanthus*, красные губки, гидрокоралл *Allopora purpurata*. Мортмасса известковых багрянок здесь была достоверно выше, чем на других типах лавовых потоков. Толщина их корок достигала 8-10 см, проективное покрытие составляло около 90 %. Хорошо развита ассоциированная с ними фауна (Loricata, Foronida, Sipunculida). Биомасса брахиопод была достоверно выше, чем в сообществах более молодых субстратов. Обилие спирорбид и серпулид было очень низким; корковые формы мшанок отсутствовали вовсе. Биомасса губок несколько понижена по сравнению с сообществом 55-летних лав (табл. 25). В трофической структуре преобладали неподвижные сестонофаги, фитофаги и хищники. Биомасса собирающих детритофагов была достоверно выше, чем в сообществе 17-летних лав (табл. 26). Эпибентос древних лавовых потоков имеет весьма характерный облик благодаря присутствию таких видов и групп зообентоса, как гидрокораллы, альционарии, горгонарии, брахиоподы и красные губки. Характерными видами сообщества являются сипункулида *Phascolosoma japonica*, панцирные мол-

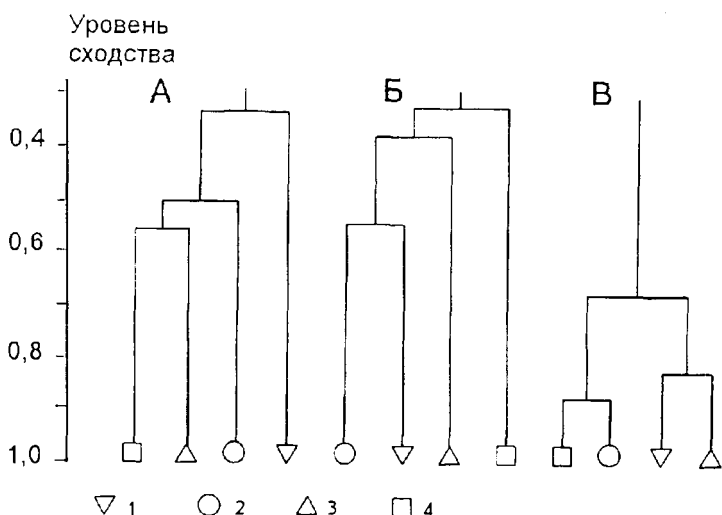


Рис. 35. Дендрограммы сходства эпибентосных сообществ разновозрастных лав вулкана Аланд (Курильские острова, о-в Атласова): А – по видовым спискам, Б – по биомассам таксонов, В – по трофической структуре. Условные обозначения: 1 – осыпь, 2 – 17-летние лавы, 3 – 55-летние лавы, 4 – древние лавы

люски *Tonicella beringensis*, *T. submarmorea*, полихеты *Chaetopterus variopedatus*, *P. torelli*, двустворчатый моллюск *Modiolus kurilensis*, морская звезда *Ceramaster arcticus*.

По совокупности обнаруженных видов наиболее сходными оказались сообщества 55-летних и древних лав (рис. 35). По показателям обилия в большей степени близки молодые сообщества каменистой осыпи и 17-летних лавовых потоков. Эпибентос, обитающий на лавах древнего конуса, наиболее оригинален, что обусловлено высоким обилием инкрустирующих кораллиновых багрянок, значительным развитием гидрокораллов и почти полным отсутствием спирорбид, серпулид и корковых форм мшанок (рис. 36). Дендрограммы сходства проб бентоса наглядно демонстрируют близость сообществ 17-летних и 55-летних лав как по видовому составу, так и по количественным характеристикам, несмотря на значительную вариабельность данных по отдельным пробам (рис. 36).

По составу трофических группировок 4 описанных сообщества могут быть дифференцированы на 2 отчетливо выраженные группы (рис. 35). В одну из них входят сообщества 17-летних и древних лав, характеризующиеся зна-

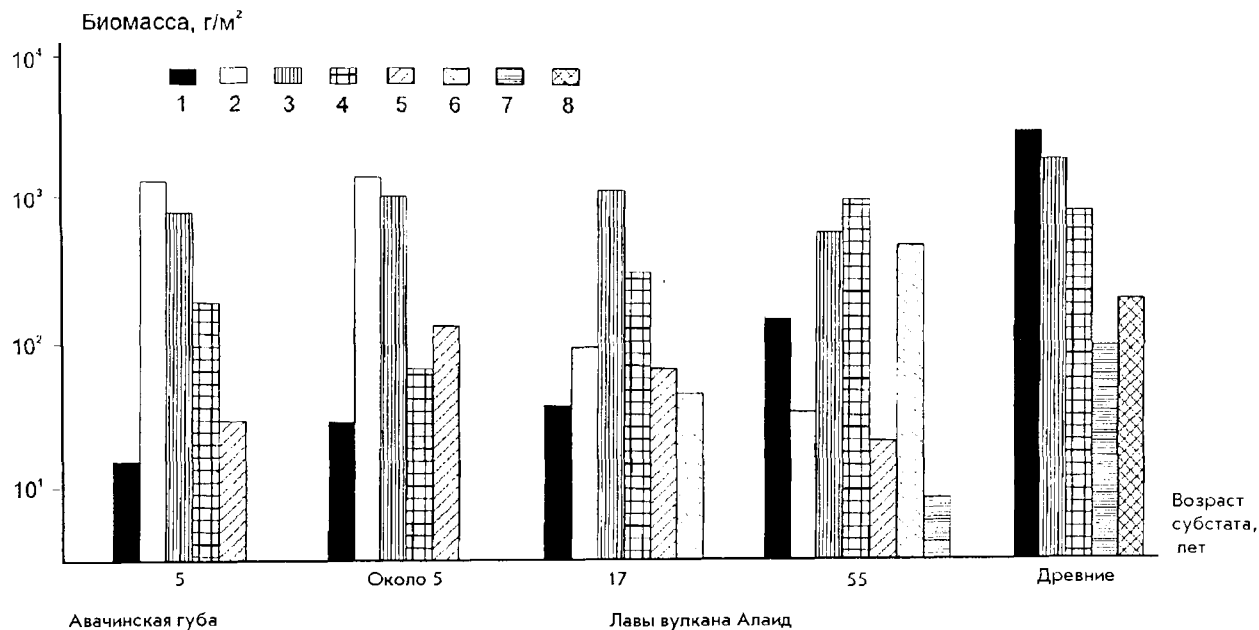


Рис. 36. Биомассы некоторых таксонов бентоса на разновозрастных субстратах. 1 -- *Clathromorphum* spp., 2 -- *Spirorbidae*, 3 -- *Echinoidea*, 4 -- *Porifera*, 5 -- корковые *Bryozoa*, 6 -- *Serpulidae*, 7 -- *Brachiopoda*, 8 -- *Hydrocorallia*

чительной долей фитофагов и умеренной (менее 50 %) – сестонофагов, а также относительно большим количеством хищников (табл. 26). Вторую группу образуют сообщества каменистой осыпи и 55-летних лав. Для нее характерно значительное обилие сестонофагов, однако следует отметить, что на осыпи они представлены главным образом спирорбидами, а на 55-летних лавах – губками и серпулидами (табл. 25, рис. 36). Грунтоеды и собирающие детритофаги большой роли в функционировании описанных сообществ не играют, поскольку для мелководной о-ва Атласова характерны значительные прибрежные течения и низкий уровень седиментационных процессов.

Основные итоги проведенных исследований структуры эпибентосных сообществ на лавах вулкана Алаид можно сформулировать в виде трех положений.

1. Формирование эпибентосных сообществ инкрустирующих кораллиновых багрянок в бореальных водах есть продолжительный процесс во многие десятки (может быть, сотни) лет. Он сопоставим во временном масштабе с длительностью сукцессий в лесах умеренной климатической зоны.

2. Устойчивые (климаксные?) эпибентосные сообщества, сформировавшиеся в стабильных биотопах, отличаются от предшествующих сукцессионных стадий (или серий) более высокой долей косного вещества и вследствие этого более низким видовым разнообразием по сравнению с сообществами промежуточных фаз сукцессии.

3. Нарушения субстратов в верхней сублиторали вследствие денудационных, тектонических, абразионных, гляциальных и других процессов, постоянно происходящих в зоне молодых клифов, – широко распространенное явление. Поэтому во время аналитических манипуляций с гидробиологическим материалом (ординация, классификация и т. п.) исследователь может сталкиваться с совокупностями организмов, сформировавшихся на *разновозрастных* субстратах, а наблюдаемая пространственная «мозаика» сообществ и группировок может представлять собой не что иное, как сукцессионные серии. Вполне вероятно, что в связи с монотонным возрастанием стабильности среды и субстратов, по мере увеличения глубины, распределение таких сукцессионных серий может носить континуальный характер.

ДИНАМИКА И СТРУКТУРА НЕКОТОРЫХ ЭПИБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ

Достаточно очевидно, что видовой состав и обилие донных организмов в верхней сублиторали претерпевают значительные сезонные и многолетние изменения (см. гл. 1 наст. работы). Первые широко известны и описаны (Дерюгин, 1928; Виноградов, 1946; Гурьянова, 1948; Матвеева, 1948; Кузнецов, 1963). Вторые обычно малозаметны (Галкин, 1964, 1976), но иногда приобретают катастрофический характер (Семенов, 1988). Отмечены, например, факты гибели мидиевых поселений, массовые выбросы морских звезд в некоторых районах Белого моря, в Авачинской губе, многих видов двустворчатых моллюсков и голотурий – в Японском, Охотском морях и на Командорских островах. Наконец, существенные изменения в распределении и обилии многих видов бентоса вызывают резкие изменения численности крупных хищников-бентофагов. В рассматриваемой проблеме нас в первую очередь интересует реакция широко распространенных в северной Атлантике и северной Пацифике сообществ и популяций макробентоса на достаточно обычные естественные изменения среды обитания, подобные тем, которые происходят на суше (Одум, 1975; Максимов, 1984). Могут ли такие изменения вызвать направленные сукцессионные преобразования в прибрежных экосистемах, или они носят обратимый характер? Ответить на этот вопрос позволяют многократные исследования бентоса, проведенные в одних и тех же местообитаниях со значительными временными интервалами. Такие работы велись в Белом море (Луканин, Ошурков, 1981; Ошурков, Луканин, 1982; Луканин и др., 1986а,б; Луканин, 1989), в Авачинской губе (Oshurkov, 1992) и в районе Командорских островов (Ошурков и др., 1989а, 1991; Ошурков, 1990; Oshurkov, Ivanjushina, 1993).

5.1. Структура, распределение и динамика мидиевых сообществ в обрастании и бентали Кандалакшского залива Белого моря

Обрастание большинства антропогенных субстратов в Белом море представлено сообществом мидий (Зевина, 1963, 1972; Перцов, 1974; Ошурков,

1985). При этом не учитываются те обстоятельства, что различные гидротехнические сооружения преимущественно располагаются в приэстуарных районах, а навигационное ограждение имеет лишь сезонное (3-4 мес) обрастание. Возникает вопрос: существуют ли принципиальные различия между многолетними сообществами эпибентоса на естественных и искусственных субстратах в сопоставимых условиях среды? Для его решения были проанализированы данные, полученные в 1978–1981 гг. и в 1987–1990 гг. при изучении мидиевых сообществ в обрастании и бентали Кандалакшского залива Белого моря.

В заливе мидия образует собственные олигомиксные сообщества, имеющие четко выраженные границы, и, кроме того, входит в состав некоторых литоральных и сублиторальных сообществ макрофитов (Паленичко, 1947, 1974; Голиков и др., 1985а,б). В кутовой части его акватории, характеризующейся значительным материковым стоком (табл. 27), мидии не образуют значительных литоральных поселений. Лишь на участках побережья, защищенных от прямого действия речной воды, имеются небольшие мидиевые банки, занимающие средний и нижний горизонты литорали. В сублиторали плотность поселения моллюсков увеличивается (рис. 37). В среднем горизонте литорали мидия обитает среди зарослей *Ascophyllum nodosum* и *Fucus vesiculosus*. Большая часть моллюсков (до 60 %) представлена половозрелыми особями в возрасте 3-4 года (рис. 38). Ближе к урезу воды (нижний гори-

Таблица 27

**Некоторые характеристики сублиторальных поселений мидии
в Кандалакшском заливе Белого моря**

Район исследований	Соленость, ‰	Максимальная глубина, м	Площадь поселений, тыс м ²	Биомасса, кг м ²	Плотность поселения, экз./м ²	Возраст поселений, лет
Эстуарные районы						
О-в Долгая Луда	14,4-17,4	5	2,5-3,0	19,3	2160	8
О-в Олений	12,0-15,1	6	10-12	20,0	3080	12
Губа Княжая	4,8-18,2	7	180-200	30,4	2760	9
Губа Пирью	12,6-17,7	5	6-8	20,8	8520	6
Губа Умба	5,2-14,2	1,5	80-90	18,2	3700	10
Губа Лувеньга	18,0-19,2	5	10-12	32,5	2700	8
Морские районы						
О-в Волей	22,8-24,3	0,7	0,6-0,8	24,1	8120	5
Губа Ковда	20,8-22,6	0,6	1,0-1,4	25,6	2760	8
Губа Падан	24,8-25,6	2,5	4,0-6,0	19,7	2160	7
Губа Педуниха	24,3-25,7	3,0	8,0-10,0	59,3	5800	8
Порог Купчинный	23,7-24,8	1,0	7,5-8,0	21,4	2880	6
Губа Чула	20,3-25,2	1,0	6,0-8,0	10,7	8350	4

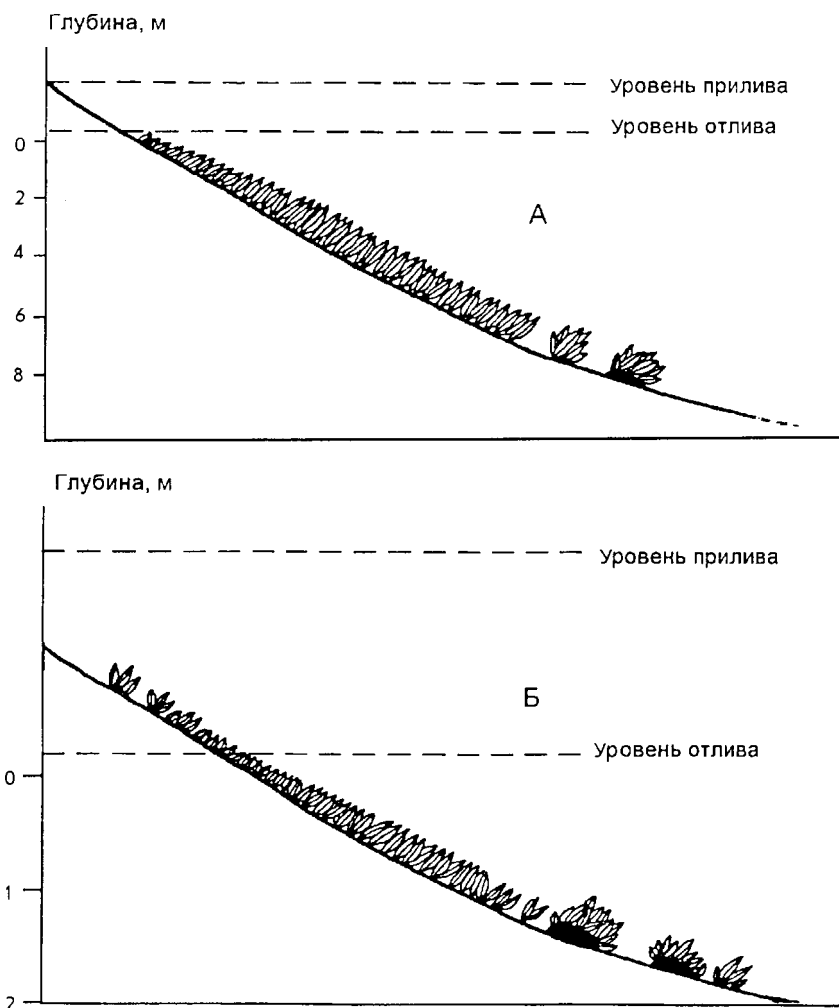


Рис. 37. Схема распределения мидий в эстуарных (А) и морских (Б) поселениях

зонт литорали) преобладают моллюски в возрасте 1-2 года, численность которых увеличивается в несколько раз, а биомасса практически не изменяется. На урзе воды и в верхней сублиторали плотность поселения мидии достигала 30-40 тыс. экз./м². Подавляющее большинство (до 85 %) моллюсков были представлены молодью в возрасте 1-5 лет.

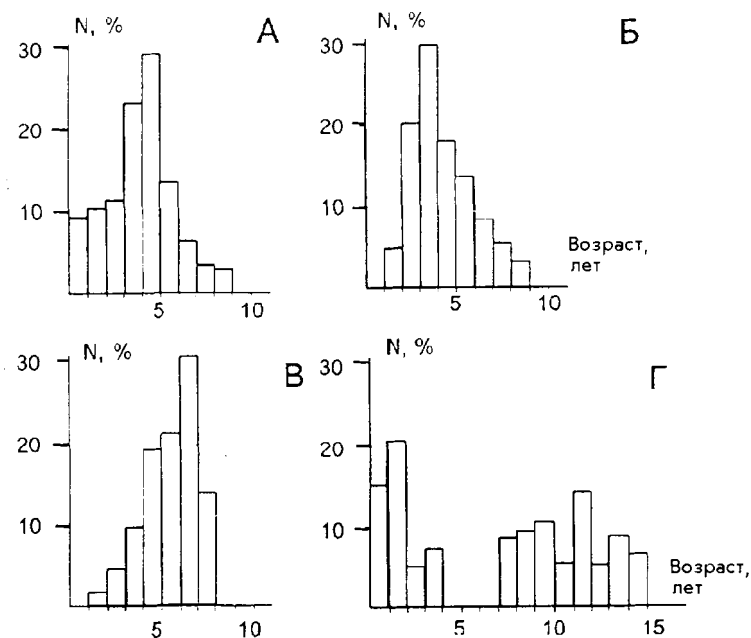


Рис. 38. Возрастная структура сублиторальных поселений мидий в эстуарных районах Кандалакшского залива (Белос море) на глубине 0 м (А), 0,5 м (Б), 1,5 м (В) и 4 м (Г)

В малоопресняемых центральном и устьевом районах Кандалакшского залива мидиевые поселения как бы поднимаются вверх по литорали (рис. 37). Моллюски встречаются во всех ее горизонтах. Ядро мидиевых банок обычно сосредоточено в среднем горизонте литорали. Здесь биомасса моллюсков наивысшая. В нижнем горизонте литорали преобладает молодь, а в верхнем — наиболее старые особи (5-8 лет), которые не образуют сплошного поселения в виде щетки, а распределены друзами (рис. 39). Мидиевые банки не опускаются глубоко в сублитораль, как это имеет место в эстуарных (или сильно опресняемых) районах.

В акваториях, не имеющих пресноводного стока, распределение и структура поселений мидии, морских звезд и сообществ ламинариевых водорослей совершенно иные, чем в опресняемых участках Кандалакшского залива. В районах с повышенным водообменом ламинарии и морские звезды поднимаются до литорали и таким образом ограничивают распространение мидии в сублиторальную зону (Винберг, 1967, 1970; Беэр, 1971, 1979).

Крупные сублиторальные поселения моллюсков были обнаружены только в эстуарных районах, где соленость воды у поверхности периодически (особенно в отлив) понижалась до 4,3-19,2‰. Литорально-сублиторальные мидиевые банки расположены главным образом в проливах с мощными приливотливными течениями. Соленость воды у поверхности в этих биотопах близка к нормальной для Кандалакшского залива (20,3-25,7‰) (см. гл. 2 наст. работы). Рассматриваемые поселения имели ряд специфических признаков (табл. 27). Во-первых, «эстуарные» банки занимают значительно большие площади, чем «морские». Во-вторых, там, где поверхностный слой воды сильно опреснен, банки распространяются в среднем до глубины 7 м. В эстуарии р. Умба мидиевая банка достигает глубины 12-13 м. Напротив, «морские» банки, верхняя граница которых приурочена к среднему горизонту литорали, распространяются в сублитораль только до глубины 2-2,5 м (рис. 37). В-третьих, как правило, средний возраст моллюсков в опресненных районах оказывается большим, чем в местообитаниях с нормальной соленостью воды.

В сублиторали на смену сообществу *Mytilus edulis* в хронологическом отношении приходят сообщества *Laminaria saccharina*, *L. digitata* или *Balanus crenatus*. На границе сообществ моллюсков и водорослей наблюдается изменение характера распределения мидии. Типичная мидиевая щетка, свойственная ядру банки, изреживается, и моллюски образуют множественные группировки в форме друзы. При сравнении возрастного состава моллюсков в группировках разного типа установлено, что в щетках по плотности поселения преобладают животные старших возрастных групп, а в друзах – молодые особи (рис. 38), хотя по биомассе везде доминировали старые мидии. Таким образом, пополнение мидиевых банок молодью осуществляется там, где освобождаются участки твердого субстрата после элиминации старых мидий.

Для выяснения пространственной структуры сублиторальных поселений моллюсков был сделан вертикальный разрез через банку, расположенную в проливе между островами Оленьим и Телячьим в кутовой части Кандалакшского залива. Рассматриваемое поселение распределено в диапазоне глубин от 0 до 5 м и неоднородно в отношении плотности поселения, биомассы и возрастного состава моллюсков. Верхняя граница сообщества определяется нижним пределом толерантности моллюсков к опреснению, составляющем 14-16 ‰ (Луканин, 1989). Ядро банки с максимальной биомассой 20,0 кг/м² расположено между изобатами 2-4 м. Уже на глубине 4,5 м мидиевая щетка изреживается, появляются линзы галечника и, наконец, на глубине 5-6 м отдельные небольшие друзы моллюсков встречаются среди ризоидов ламинарии и на камнях.

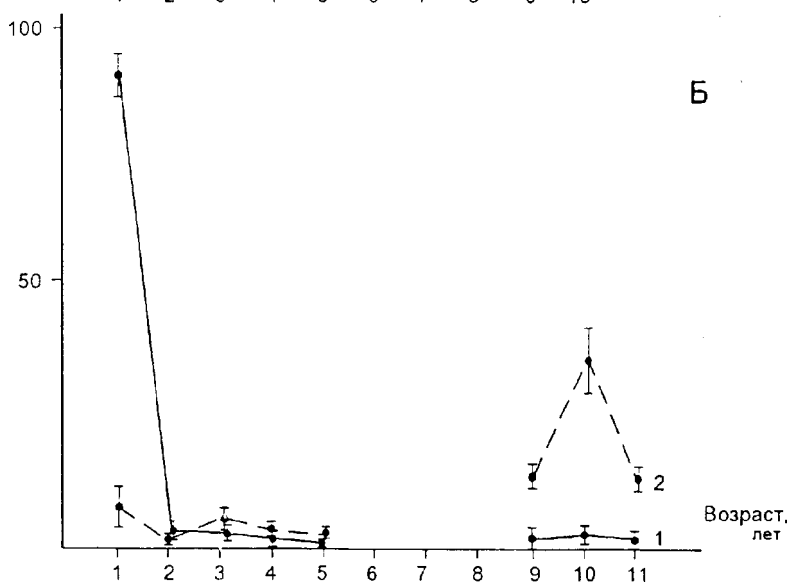
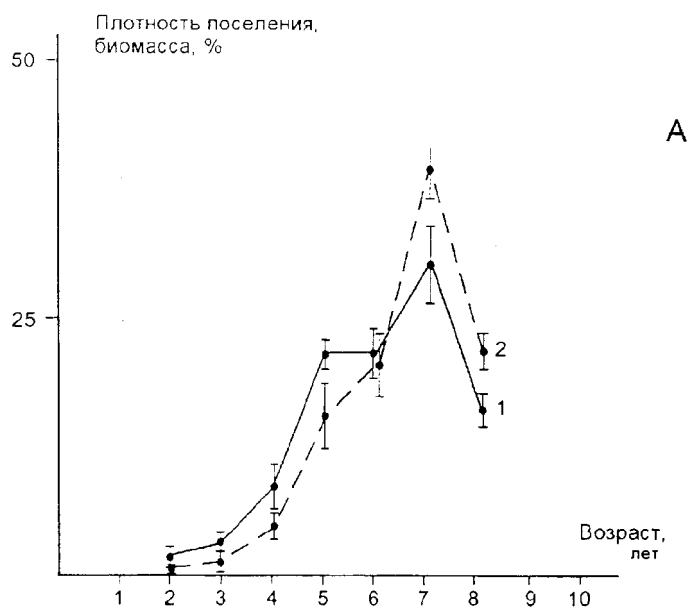


Рис. 39. Структура мидиевых поселений, организованных в виде шетки (А) и в виде друзы (Б). 1 – плотность поселения, 2 – биомасса

Структура сообществ *Mytilus edulis* в обрастании судна и на мидиевых банках

Таксон	Плотность поселения, экз./м ²	Биомасса, г/м ² (г)
Губа Падан		
<i>Mytilus edulis</i>	5012	19720.0(85.4)
Algae	—	2724.0(11.8)
Asteroidea	73	272.0(1.2)
Gastropoda	320	164.2(0.7)
Polychaeta	688	105.6(0.5)
Cirripedia	820	88.6(0.4)
Amphipoda	670	12.4
Bivalvia	82	10.4
Общая биомасса	23087.3±4324.8	
Видовое разнообразие	0.93±0.27	
Видовое богатство	17.2±7.4	
Губа Княжая		
<i>Mytilus edulis</i>	3652	26200.0(89.3)
Cirripedia	1820	2370.0(8.1)
Algae	—	341.0(1.2)
Gastropoda	400	205.0(0.7)
Hydrozoa	—	92.0(0.3)
Polychaeta	720	58.0(0.2)
Asteroidea	47	23.0
Bivalvia	350	19.5(0.2)
Amphipoda	950	18.2
Общая биомасса	29326.7±5671.3	
Видовое разнообразие	0.65±0.18	
Видовое богатство	14.4±6.1	
Обрастание судна		
<i>Mytilus edulis</i>	3255	28147.9(97.2)
Algae	—	256.8(0.9)
Polychaeta	2468	217.4(0.8)
Bivalvia	2255	168.5(0.6)
Cirripedia	362	117.2(0.4)
Ascidiae	319	43.1(0.1)
Varia	636	8.2
Общая биомасса	28959.1±6722.1	
Видовое разнообразие	0.35±0.01	
Видовое богатство	17.0±4.7	

Особенностью структуры эстуарных сообществ мидии является относительная бедность их видового состава (табл. 28). Кроме мидии здесь в значительном количестве обитают балянусы *B. crenatus*, которые поселяются на створках раковин моллюсков. Биомасса раков нередко достигала 6-9 кг/м², но обычно варьировала в пределах 2-3 кг/м². Водоросли на самой банке немногочисленны. Только на эстуарных мидиевых банках обнаружены многочис-

ленные голожаберные моллюски *Acanthodoris pilosa* и их кладки. Морские звезды на самой мидиевой банке, как правило, отсутствуют (встречается только молодь). Значительные скопления крупных *A. rubens* обнаружены на нижней границе мидиевого поселения, где моллюски распределены не сплошным слоем, а в виде отдельных пятен и друз.

Морские поселения мидии распространяются от среднего горизонта литорали до глубины 2-3 м. На верхней границе банок встречается в основном молодь в возрасте 1-3 года, плотность поселения которой очень высока (10-30 тыс. экз./м²), а биомасса варьирует от 6 до 14 кг/м². Такие банки обнаружены в губах Ковда, Педуниха, Падан и возле о-ва Ряшков. В сублиторальной части поселений преобладают моллюски в возрасте 6-8 лет, плотность поселения которых на порядок меньше, а биомасса в 2-3 раза больше, чем на литорали.

Фауна и флора морских сообществ *M. edulis* весьма богаты и разнообразны. Пояс ламинарий и багрянок, который обычно начинается в Кандалакшском заливе на глубине 2-3 м (Мягков, 1975) в условиях повышенного водообмена, характерного для проливов, где обитает мидия, поднимается до уровня 0-0,5 м. Часто макрофиты (*L. saccharina*, *L. digitata*, *Palmaria palmata*, *Odonthalia dentata*, *Chorda filum*) оказываются прикрепленными к раковинам моллюсков. Биомасса водорослей достигала 5 кг/м². В ценозе мидии были обильны многие виды эррантных полихет (*Nereis pelagica*, *Lepidonotus squamatus*, *Harmothoe imbricata*, Phyllodocidae gen. sp.), брюхоногие моллюски (*Buccinum undatum*, *Littorina littorea*), усоногие раки (*Balanus balanus*, *B. crenatus*). Кроме того, обычно присутствовали двустворчатые моллюски *Macoma balthica* и *Hiatella arctica*. Морские звезды обнаружены как на поверхности мидиевых банок, так и под поселением моллюсков. Крупные звезды обнаружены только там, где скорость течения была небольшой, и возле нижней границы мидиевых банок.

Далеко не во всех мелководных проливах существуют сублиторальные мидиевые банки, хотя, казалось бы, для этого имелись точно такие же условия, при которых в других местах моллюски образовывали плотные поселения. Не обнаружены мидиевые банки в Городецком пороге, в Нильмо-губе, Порьих губах, в районе р. Черной; очень малочисленны поселения моллюсков в губе Ковда, а по Кандалакшскому берегу незначительные поселения моллюсков встречаются в узостях губ «ковшового» типа (рис. 1). Во многих из перечисленных районах биотоп, в котором обычно располагаются мидиевые банки, в настоящее время занят сообществами бурых и красных водорослей, хотя известно, что раньше там обитали моллюски (Морева, 1939; Паленичко, 1947). По данным В.В. Луканина с соавторами (1986б, 1989), поселе-

ния мидий в приэстуарных районах иногда деградируют в результате катастрофического уменьшения солености воды в отдельные годы. Восстановление прежних характеристик биотопов сопровождалось формированием прежних мидиевых поселений и ассоциированного с моллюсками зообентоса. Таким образом, для эстуарных сообществ мидий характерны циклические сукцессии, период которых либо определяется внутрипопуляционными факторами, либо обусловлен стохастическими изменениями величины пресноводного стока.

Сообщество *Mytilus edulis* из обрастания судна «Профессор Месяцев» напоминает типичную сублиторальную мидиевую банку. Выборки для сравнения структуры сообществ мидии в бентали и в обрастании были получены с типичных мидиевых поселений, расположенных на глубине 2-2,5 м в губах Княжая и Падан (рис. 1, табл. 27). Возраст моллюсков из сравниваемых поселений составлял 6-7 лет. В обрастании судна моллюски, так же как и на мидиевых банках, образовывали сплошное поселение – щетку, в котором в 1978 г. доминировали особи в возрасте 6-7 лет. Биомасса и плотность поселения моллюсков в сравниваемых биотопах были весьма близки по величине (табл. 28). До 72-85 % видов зообентоса, обитающих на мидиевых банках, были обнаружены и в сообществе обрастания судна. Вместе с тем видовое разнообразие сообщества обрастания оказалось ниже, чем на мидиевых банках, особенно расположенных в губе Падан, где вода опреснена незначительно.

Сходство структуры сообщества обрастания судна и мидиевых банок, вероятно, обусловлено такими общими чертами биотопов, как глубина, повышенный водообмен, ограниченный пресс хищников. Различие заключается в том, что распространению морских звезд на мидиевые банки препятствуют низкая соленость воды и высокие скорости течения, а в сообществе обрастания – слабый контакт с грунтом, что ограничивает иммиграцию хищника из бентали.

Обобщая данные о распределении и структуре мидиевых сообществ в обрастании и в бентали, следует отметить, что между ними нет принципиальных различий. Мидиевое обрастание представляет собой одно из достаточно широко распространенных в Кандалакшском заливе Белого моря сообществ бентали. Как следует из сравнительного анализа различных биотопов, где имеются мидиевые банки и где они в настоящее время отсутствуют, изменение гидрологического режима либо характера грунтов приводит к конкурентному замещению мидии сообществами водорослей и баянусов (при значительном водообмене) или сообществами инфауны (при незначительных скоростях течения). Последнее обусловлено автоэвтрофированием и изменениями характера субстратов, которые становятся непригодными для оседания и существования молоди моллюсков этого вида (Hagmeier, 1925; Hewatt, 1935).

5.2. Динамика многолетних сообществ обрастания в Авачинской губе

Подавляющее большинство исследований формирования и динамики морского обрастания проводилось на экспериментальных пластинах (Долгопольская, 1954; Брайко, 1974; Брайко, Долгопольская, 1974; Брайко, Кучерова, 1976; Sutherland, 1974; и др.), расположенных в очень специфическом экотопе – в толще воды. Как было показано ранее (Ошурков и др., 1989а), видовой состав и количественные характеристики многолетних сообществ обрастания субстратов, контактирующих с грунтом и имеющих большие поверхности (например, причальные сооружения), и субстратов, расположенных в толще воды на значительном удалении от грунта (навигационное ограждение, корпуса судов и т. п.), не вполне идентичны. Поэтому экстраполяция результатов исследований сукцессии обрастания экспериментальных пластин (часто изготовленных к тому же из инертных материалов) на реальные крупные гидротехнические сооружения (как правило, металлические или железобетонные) не всегда оправдана.

В связи с постоянным гидростроительством в Авачинской губе, как это уже отмечалось, сформировался особый экотоп, населенный различными донными организмами, которые благодаря своему обилию играют существенную роль не только в процессах трансформации вещества и энергии экосистемы губы, но и безусловно оказывают влияние на характер и интенсивность обрастания судов и водоводов теплоэнергетических установок, эксплуатируемых в прикамчатских водах (Рудякова, 1958, 1967, 1981; Михайлов, 1989; и др.).

В 1987–1991 гг. были проведены исследования формирования, структуры, вертикального распределения и динамики сообществ обрастания металлических пирсов, установленных в бух. Сероглазка (северо-восточная часть Авачинской губы). Пирсы располагались на расстоянии около 200 м один от другого и были построены с разницей в 7 лет: первый (старый) – в 1980 г., второй (новый) – в 1986 г. (см. гл. 2 наст. работы). Спустя год после установки нового пирса в обрастании стальных опор на глубинах от 0 до 5 м по биомассе доминировал *Balanus crenatus* (рис. 40), а субдоминанты на разных глубинах были разными: полихета *Polydora limicola* (0–1 м), мидия (1–4 м) и мшанка *Alcyonidium mytili* (4–6 м). Поселение молодой мидии имело максимальную плотность (до 23,2 тыс. экз./м²) на глубине 2,5–3 м. Мшанки, полидоры и баянусы были прикреплены непосредственно к поверхности пирса. Моллюски прикреплялись и к баянусам, и к стенке пирса и не имели видимого обрастания на створках раковин. При возрасте обрастания около 2,5 лет на глубинах от 0 до 5 м в обрастании уже доминировала мидия, биомасса которой

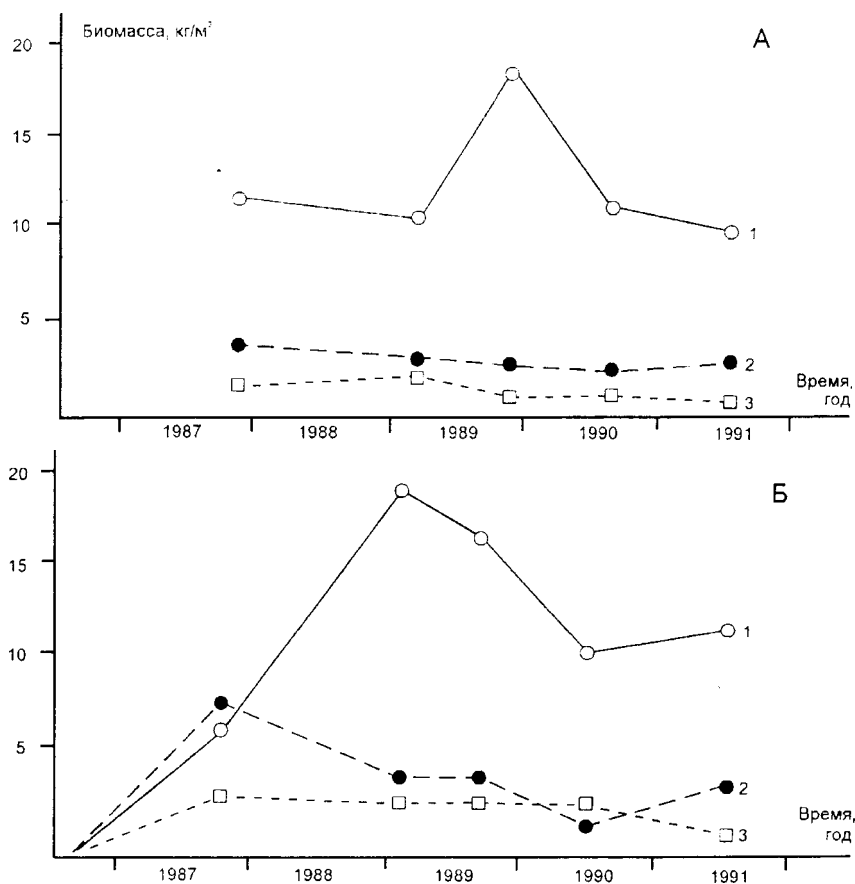


Рис. 40. Изменение биомассы мидии (1), балануса (2) и мшанки *Alcyonidium* (3) на старом (А) и новом (Б) пирсах в бух. Сероглазка (восточная Камчатка, Авачинская губа) на глубине 0,5-5 м

превышала 25 кг/м^2 , а плотность снизилась до 2,9-5,4 тыс. экз./м². Обилие баланусов существенно уменьшилось, а мшанок несколько увеличилось (рис. 40). Эти организмы стали эпibiонтами мидии, а самостоятельные поселения образовывали только в осушенной зоне (баланусы) и возле грунта (мшанки). На четвертом году исследований наблюдалось некоторое уменьшение биомассы обрастания, главным образом за счет повышенной элиминации мидии и ее эпibiонтов – баланусов (табл. 29, рис. 40, 41), причем в 1988–1989 гг. происходила не только иммиграция моллюсков, но и их гибель на субстрате. Об

Изменения основных характеристик сообществ обрастания старого (А) и нового (Б) пирсов в течение 5 лет в бух. Сероглазка

Пирс	Параметры	24.11.1987	18.05.1989	27.11.1989	24.04.1990	20.11.1991
А	В	17,2±1,1	16,1±2,5	24,7±5,7	16,8±3,2	13,2±2,4
	п	18,7±5,8	13,3±1,5	14,0±1,7	13,8±1,8	8,8±0,3
	Н	1,60±0,22	1,41±0,17	1,18±0,47	1,62±0,27	1,24±0,17
Б	В	12,0±3,2	25,6±0,8	23,3±2,8	16,5±2,0	15,0±3,2
	п	12,7±4,1	7,7±0,9	10,0±2,9	12,3±2,0	8,0±1,4
	Н	1,50±0,13	1,00±0,24	0,78±0,90	1,68±0,05	1,33±0,11

Примечание. В – биомасса, г/м²; п – количество видов; \bar{N} – индекс видового разнообразия.

этом свидетельствует высокое обилие так называемого «хряща»: смеси бисусных нитей мидии и фрагментов экзоскелета баянусов. Масса таких образований составляла на разных глубинах от 0,8 до 1,3 кг/м². Вместе с тем в 1989 г. произошло оседание молоди мидии, что выражалось в увеличении плотности поселения моллюсков и уменьшении их размеров. Снизилось также обилие эпибионтов мидии. Видовое богатство сообщества обрастания пирса в течение первого года достигло в среднем 13 (рис. 42), затем, по мере монополизации мидией субстрата, оно уменьшилось. Новое увеличение количества видов связано со стабилизацией мидиевого сообщества в 1989–1990 гг. Отмеченное в 1991 г. сокращение видового богатства связано с уменьшением обилия отдельных форм зообентоса, что может быть обусловлено ухудшением экологической обстановки в Авачинской губе.

Индекс видового разнообразия сообщества достиг первого максимума через год после начала формирования обрастания (рис. 42). В течение 2 лет он уменьшался, причем его минимум, отмеченный осенью 1989 г., несколько запоздал относительно минимума видового богатства, который был зарегистрирован весной этого же года. В 1990–1991 гг. индекс видового разнообразия достиг такого же уровня, как и в зрелом сообществе (рис. 42). Выше уреза воды в многолетнем обрастании металлического пирса, установленного в 1979 г., существует эфемерное поселение усовоногих ракообразных *Balanus crenatus* и нитчатых водорослей, которое в осенне-зимний период полностью уничтожается подвижными льдами и волнением. Это сообщество формируется каждый год в мае–июне и существует в течение летне-осеннего сезона. Поселение усовоногих раков очень бедно видами (2–5), а его биомасса варьирует в течение года от 0 до 5,8 кг/м². Многолетнее зрелое обрастание на глубинах от 0 до 5–6 м представлено сообществом мидии *Mytilus trossulus*. В его составе

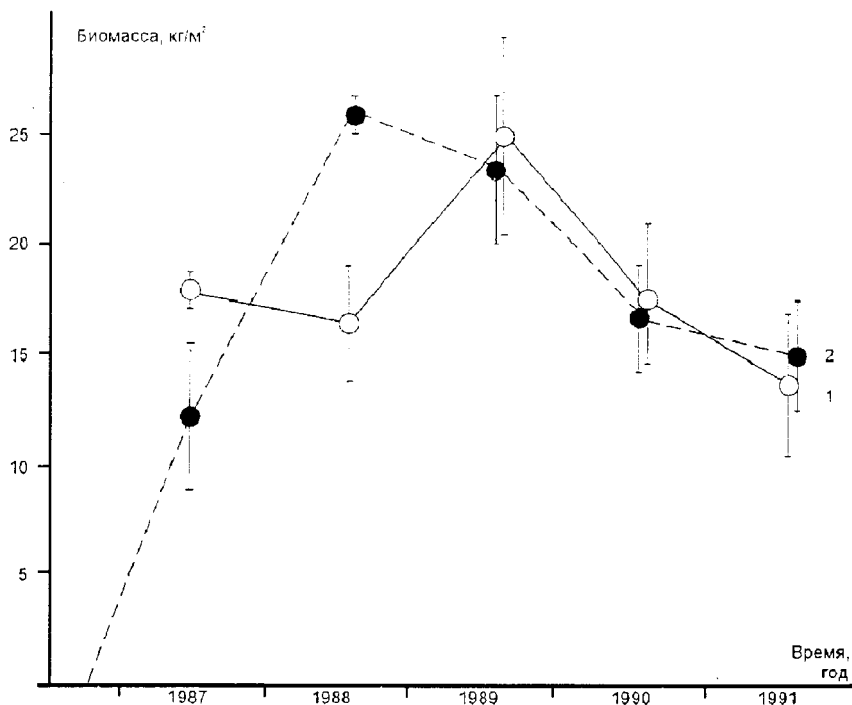


Рис. 41. Изменение средней биомассы сообществ обрастания старого (1) и нового (2) пирсов в бух. Сероглазка (восточная Камчатка, Авачинская губа) на глубине 0,5-5 м

насчитывается 2-3 вида водорослей и более 45 таксонов зообентоса, хотя постоянно встречаются лишь около 12 видов.

Максимальная биомасса сообщества приходится на глубины от 1 до 3 м и варьирует в разные сезоны и годы в пределах 3-9 кг/м² (рис. 41). Субдоминантами в сообществе являются *B. crenatus* (2-5 кг/м²), мшанка *A. mytili* (1,5-1,9 кг/м²) и иногда актиния *M. senile* (до 4,1 кг/м²). Постоянными компонентами мидиевого сообщества являются многощетинковые черви *N. vexillosa* и *Eteone longa*, которые наиболее обильны в многослойных агрегациях мидии. Их суммарная биомасса варьировала от 0,2 до 1,3 кг/м², причем в отдельные годы преобладал то один, то другой вид. *Polydora limicola* давала вспышки обилия в отдельные годы (например, в 1987 и 1990 гг.), когда ее биомасса на глубинах 0-1 м достигала 1,0-1,4 кг/м². Но в иные годы биомасса этого вида невелика. Еще один вид многощетинковых червей – *Harmothoe imbricata* – постоянно обитает в сообществе обрастания в небольшом количестве.

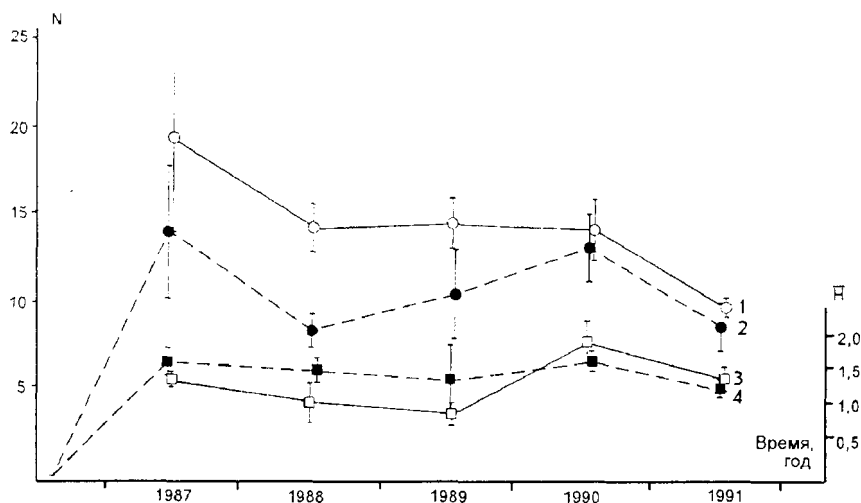


Рис. 42. Изменение средних величин видового богатства и видового разнообразия сообществ обрастания старого (1, 3) и нового (2, 4) пирсов в бух. Сероглазка (восточная Камчатка, Авачинская губа) на глубине 0,5-5 м

Систематически встречаются в обрастании гидроид *Obelia longissima*, двустворчатый моллюск *Hiatella arctica* и еще 2-3 вида мелких многощетинковых червей (табл. 30). Фауна Amphipoda насчитывает не более 2-3 видов, которые не дают значительной биомассы. Среди мшанок и актиний в отдельные годы довольно обильно представлены голожаберные моллюски. Морской еж *Strongylocentrotus droebachiensis*, как правило, встречается на глубине более 4 м в виде крупных особей. Взрослые экземпляры морской звезды *Asterias rathbuni* присутствовали в обрастании пирса эпизодически, причем они сосредоточены у нижней границы (4-5 м) сообщества мидии.

Обрастание старого пирса на глубине 5-6 м представлено группировкой баянусов, актиний, мшанок и мидий, биомасса которой сильно варьирует в разные годы и сезоны – от 3 до 19 кг/м². Биомасса сообщества мидии в обрастании старого пирса на протяжении 5 лет была относительно стабильной (табл. 29). Ее максимальная величина была зарегистрирована осенью 1989 г. и определялась увеличением обилия мидии, причем преимущественно в верхней части поселения на глубинах от 1 до 2 м. Весной следующего года, вероятно вследствие перераспределения моллюсков на субстрате и элиминации, биомасса мидии и всего сообщества восстановились до своего среднего многолетнего уровня. Отмеченное увеличение биомассы мидии сопровождалось

Структура сообщества обрастания старого (А) и нового (Б) пирсов в 1991 г.
в бух. Сероглазка

Таксон	Биомасса, г м ⁻²	
	А	Б
<i>Mytilus trossulus</i>	10450.6±368.4	12686.3±2461.0
<i>Balanus crenatus</i>	3489.2±853.1	4296.7±804.9
<i>Metridium senile</i>	857.4±696.2	1201.9±512.1
<i>Nereis vexillosa</i>	207.8±96.7	165.3±34.9
<i>Hiatella arctica</i>	100.7±68.1	64.0±27.8
<i>Eteone longa</i>	54.3±34.8	21.8±8.3
<i>Alcyonidium mytili</i>	40.0±31.7	69.2±39.8
<i>Obelia longissima</i>	18.8±12.0	26.0±14.0
Polychaeta varia	4.3±0.9	6.9±3.1
Amphipoda	1.8±1.0	0.6±0.4
Porifera	1.7±1.7	—
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> *	—	95.8±95.8
<i>Hapalogaster grebnitzkii</i> *	—	4.7±4.7
<i>Paralithodes</i> sp. *	—	2.1±2.1
Общая биомасса	13175.4±2356.2	15084.9±3170.5
Количество видов	8,8±0,3	8,0±1,4
Видовое разнообразие	1,2±0,2	1,3±0,1

* Обнаружены только на глубине 5-6 м.

уменьшением величины видового разнообразия осенью 1989 г. Характерно, что увеличение обилия эпибионтов мидии происходило на следующий год после массового оседания молоди моллюсков. Об этом свидетельствуют и абсолютные величины биомасс баянусов и мшанок, и индекс видового разнообразия сообщества, однако изменения средней величины видового богатства не наблюдалось.

Анализ динамики основных количественных характеристик 12-летнего сообщества мидии в обрастании металлического пирса демонстрирует наличие межгодовых и сезонных флуктуаций обилия доминирующего вида, а также субдоминантов – эпибионтов мидии.

Исследование размерно-возрастной структуры поселений мидии на металлических субстратах в Авачинской губе показало ее высокую неоднородность в пространственном и временном отношениях. На отдельных участках стальных опор пирсов моллюски образовывали многослойные друзы, на других – между разреженными поселениями мидии существовали промежутки, заполненные баянусами, мшанками и гидроидами. Во время сборов проб обрастания было замечено, что довольно часто организмы отваливаются вместе с кусками окисленного металла. Это свидетельствует о временной неста-

обильности стальных субстратов в морской среде, обусловленной постоянной коррозией. При этом под влиянием волновой нагрузки и плавающих льдов все время происходит отторжение окисленного слоя металла, толщиной, по нашим наблюдениям, около 1-1,5 мм. Освободившиеся от обрастания участки субстрата вновь заселяются как сохранившей подвижность молодью мидии, так и вновь оседающими личинками донных беспозвоночных. Поскольку коррозия происходит непрерывно, большая часть первопоселенцев в течение нескольких лет постепенно замещается вновь осевшими организмами. Таким образом, в сообществах обрастания на нестабильных субстратах происходят циклические процессы, в ходе которых в верхней сублиторали Авачинской губы постоянно воспроизводится мидиевое поселение. Очевидно, что аналогичные события происходят в нестабильных местообитаниях вообще.

По данным Н.А. Рудяковой (1981), при доковании судов часто наблюдалось сбрасывание «шубы» мидиевого обрастания под действием собственного веса. Кроме того, названный автор отмечала, что разные участки поверхности корпуса судна имеют неодинаковое обрастание (мидиевое или баянусное), что обусловлено особенностями их гидродинамики во время движения судна. Как правило, на корпусах быстроходных судов встречаются только относительно мелкие моллюски, так как крупные элиминируют. В носовой части судов мидии никогда не поселяются; там обрастание представлено исключительно усоногими ракообразными и гидроидами. Автор совершенно справедливо предполагает, что выделяемые (Рудякова, 1958, 1967; Горин, 1980) «типы обрастания» суть не что иное, как различные фазы или стадии сукцессии, и что они отражают лишь специфику и своеобразие гидрологических условий на плавающих судах. По-видимому, в нестабильных местообитаниях сукцессия эпибентоса не продвигается дальше начальных фаз – группировок быстрорастущих эврибионтных организмов.

Сообщества мидии в обрастании и в бентали Авачинской губы имеют много общего. Сравнение видовых списков организмов, обитающих совместно с мидией на глубинах 1,5-2,0 м на антропогенных и природных субстратах (как правило, на заиленных камнях), на основании индексов сходства Серенсена и Кабиюша (см. гл. 2 наст. работы) показало, что наиболее значительно отличается состав сообщества мидии из бентали и из обрастания, сформировавшегося в толще воды (навигационное ограждение). Судя по величине показателя Кабиюша, в сравниваемых биотопах наблюдается замещение одних второстепенных видов другими (табл. 31). Так, на естественных мидиевых банках характерными видами были гастроподы *Nucella lima*, *N. freycinetii*, *Collisella cassis* и морская звезда *A. rathbuni*. В обрастании навигационного ограждения эти виды не встречались, зато обильными были баянусы и мшанки, весьма малочисленные на мидиевых банках.

Матрица попарного сравнения видовых списков организмов сообщества мидии в бентали (А), в обрастании навигационного ограждения (Б) и в обрастании причальных сооружений (В) в Авачинской губе

	А	Б	В
А	27	$\frac{0,49}{36,94}$	$\frac{0,57}{64,22}$
Б	0,50	18	$\frac{0,56}{78,43}$
В	0,66	0,62	56

Примечание. По диагонали – видовое богатство сообществ; над диагональю – показатели сходства Кабиюша; К – в числителе, θ – в знаменателе; под диагональю – коэффициент сходства Серенсена.

Флоро-фаунистический комплекс прибрежного обрастания (портовые сооружения, суда на причале) представляет собой, судя по индексам сходства, обогащенную группировку мидии в бентали. По видовому богатству он существенно отличается и от мидиевого обрастания на навигационном ограждении (Ошурков и др., 1989в). Отмечено также, что в отличие от бентосных поселений, мидии в обрастании антропогенных субстратов в среднем более крупные и имеют более гетерогенный размерный состав.

5.3. Динамика сообществ кельпа в районе Командорских островов

Бурые водоросли порядка Laminariales играют заметную роль в прибрежных экосистемах северной Пацифики и определяют облик донных сообществ верхних горизонтов сублиторали. Как правило, они образуют густые заросли, и их биомасса достигает значительных величин.

Вопросам промысла, марикультуры и использования ламинарий посвящена обширная литература (Сарочан, 1962; Кизевертер, 1966; Блинова, Гусарова, 1971; Шмелькова, 1974; Возжинская, 1986а; Nisizawa et al., 1987). В последнее время марикультура вызывает интерес ввиду большей контролируемости получаемого урожая, но ее организация возможна далеко не повсеместно. Существующие экологически безвредные методы механизированного промысла водорослей (Погодин, 1962) до настоящего времени применения

не нашли, а использование ваера и драги наносит большой ущерб донному населению: эти орудия буквально выдирают водоросли вместе с камнями и практически полностью перепахивают субстрат, уничтожая бентос (Гемп, 1962; Возжинская, 1986а). Вместе с тем возможно использование водолазных методов промысла, выкашивание в ограниченных масштабах или сбор водорослей из свежих выбросов на литорали во время больших отливов. Последнее особенно актуально для районов, где хозяйственная деятельность ограничена природоохранным законодательством (например, на Командорских островах).

В прибрежье о-ва Беринга распространены 5 видов рода *Laminaria*. Наиболее перспективным для промысла является *L. bongardiana*. Слоевые отдельные экземпляры может достигать в длину 3 м и более; обычная длина водоросли – около 1 м, причем основная доля приходится на собственно пластину. Вид распространен от литорали до глубины 10–12 м, но основные поселения сосредоточены на глубинах от +0,2 м до 1–2 м. В настоящее время в прибойных участках побережья вертикальное распространение ламинарии ограничено глубиной около 1 м, а в защищенных местообитаниях до 12 м. В 1986 г. средняя биомасса ламинариевых в прибрежье о-ва Беринга составляла $3,1 \pm 0,5$ кг/м², а в 1991 г. эта величина достигла $11,3 \pm 1,7$ кг/м² (Иванюшина и др., 1991; Oshurkov, Ivanjushina, 1993).

Еще один вид, образующий в прибрежье о-ва Беринга значительные биомассы на глубинах 1–25 м, *L. dentigera* – имеет слоевище до 2 м, однако около половины длины приходится на ризоид и черешок, поэтому он менее перспективен в промысловом отношении.

Два другие сублиторальные вида ламинарий – *Laminaria yezoensis* и *L. gurjanovae* – встречаются небольшими группами или отдельными особями и не играют заметной роли в прибрежной экосистеме. Литоральные виды *L. longipes* и *Hedophyllum sessile* образуют узкую кайму в наиболее прибойных районах, занимают небольшие площади и имеют мелкие размеры (до 0,5 м).

Отмеченное в последние годы увеличение обилия ламинарий, очевидно, обусловлено уменьшением численности морских ежей – основных потребителей макрофитов, что в свою очередь связано с усилившимся прессом хищника – калана (Ошурков и др., 1989б; Ошурков, 1990; Ошурков и др., 1991; Oshurkov, Ivanjushina, 1993).

В настоящее время поднимается вопрос об организации промысла макрофитов на Командорских островах, однако данные о его возможном влиянии на структуру популяций водорослей и прибрежные экосистемы в целом практически отсутствуют.

Применительно к прикамчатским водам Тихого океана и Командорским островам вопрос ограниченного промысла ламинарий осложняется тем,

что, в отличие от *Laminaria saccharina*, *L. japonica* и некоторых других ламинариевых, биология *L. bongardiana* пока не изучена, и, следовательно, неизвестны ни темпы роста пластины, ни продолжительность жизни растений, ни сроки их размножения, ни ряд других аспектов биологии вида, которые в значительной мере определяют условия и сроки возможного промысла.

Исследования, проведенные нами в районе о-ва Беринга, посвящены двум аспектам проблемы: изучению зависимости между интенсивностью промысла ламинарий и восстанавливаемостью их запасов, а также выяснению влияния изъятия водорослей на видовой состав, распределение и обилие других бентосных организмов.

Полигон 1. До начала эксперимента (в 1989 г.) в сообществе насчитывалось 38 таксонов, из них – 3 вида водорослей рода *Laminaria*, биомасса которых превышала 13 кг/м² (табл. 32). В сублиторальной части полигона доминировала *L. dentigera*, а плотность поселения и биомасса *L. bongardiana* были ничтожными. Кроме них в сообществе были обильны бурые водоросли рода *Alaria*, губка *Halichondria panicea*, красные водоросли *Odonthalia* spp.; из зообентоса наибольшие биомассы были у бокоплавов и морских блюдечек *Collisella* spp. (Gastropoda) (табл. 32).

Через год после тотального выкашивания в сообществе обнаружены заметные изменения. Биомасса *L. dentigera* достоверно уменьшилась (табл. 32), причем плотность поселения этого вида практически оставалась на прежнем уровне ($23,8 \pm 3,0$ и $37,9 \pm 14,4$ экз./м² соответственно). Резко увеличилось обилие *L. bongardiana*: ее плотность через год составляла $9,3 \pm 2,0$ экз./м², а биомасса – около 1 кг/м². Не восстановились заросли *Laminaria longipes*, а биомасса *Alaria marginata* понизилась недостоверно. Существенно увеличилось обилие кустистых багрянок, особенно *Neoptilota asplenoides* и *Pterosiphonia hamata*; суммарная биомасса красных кустистых водорослей возросла почти втрое. Заметно изменилось обилие губок и бокоплавов (табл. 32). Общая биомасса сообщества достоверно уменьшилась, хотя возросло видовое богатство (в основном за счет макрофитобентоса). В сообществе появились красная водоросль *Ptilota felicina*, зеленая нитчатка *Acrosiphonia* sp., бурая водоросль *Thalassiophyllum clathrus* и др. Индекс видового разнообразия увеличился недостоверно (табл. 33). После 50 %-ного выкашивания, проведенного в 1990 г., на следующий год картина изменилась. Биомасса *L. dentigera* возросла почти до прежнего уровня, а численность и биомасса *L. bongardiana* существенно уменьшились (соответственно до $1,6 \pm 0,8$ экз./м² и $0,3 \pm 0,2$ кг/м²). Биомасса алярии в несколько превосходила первоначальную (табл. 32).

Изменения биомасс (г/м²) таксонов после экспериментального выкашивания ламинарий на полигоне 1 в 1989–1991 гг.

Таксон	1989 г. (n = 5)	1990 г. (n = 20)	1991 г. (n = 10)
<i>Laminaria bongardiana</i>	+	981,0±247,0	350,0±193,0
<i>L. dentigera</i>	13660,0±2370,0	3488,0±1589,0	12155,0±1284,0
<i>L. longipes</i>	30,0±26,0	–	–
<i>Alaria</i> spp.	3120,0±50,0	2328,0±934,0	4180,0±319,0
<i>Clathromorphum</i> spp.	+	112,0±13,0	408,0±6,7
<i>Neoptilota asplenoides</i>	33,2±28,9	328,0±110,0	326,0±96,0
<i>Mikamiella ruprechtiana</i>	89,1±47,1	133,0±78,0	106,0±30,0
<i>Porphyra</i> sp.	+	1,2±0,6	+
<i>Palmaria stenogona</i>	30,1±12,6	91,2±37,3	11,2±7,6
<i>Odonthalia</i> spp.	244,0±192,0	255,0±162,0	109,0±54,0
<i>Pterosiphonia hamata</i>	2,6±1,1	201,0±141,0	13,5±6,6
<i>Pleonosporium kobayashii</i>	5,5±2,6	0,1±0,1	+
<i>Callophyllis cristata</i>	1,2±0,8	0,3±0,2	0,1±0,1
<i>Corallina pilulifera</i>	4,1±2,8	41,7±40,8	11,7±4,0
<i>Phycodris riggii</i>	12,0±11,5	–	–
<i>Iridaea cornucopiae</i>	0,9±0,7	–	–
Hydrozoa	+	–	–
Bryozoa	3,2±3,2	–	–
<i>Chaetomorpha</i> sp.	+	–	–
<i>Cerithiopsis</i> sp.	+	–	–
Rhodophyta (кустистые)	419,0±223,0	1122,0±519,0	–
<i>Ulva-Ulvaria</i>	0,6±0,4	10,0±3,1	–
<i>Cladophora fracta</i>	0,1±0,1	0,6±0,4	–
<i>Collisella</i> spp.	24,6±9,2	14,5±5,3	15,2±5,6
<i>Strongylocentrotus polyacanthus</i>	13,7±13,7	0,6±0,4	2,7±2,2
<i>Leptasterias</i> sp.	3,7±2,3	16,6±10,4	7,2±6,5
<i>Lacuna reflexa</i>	1,5±1,1	0,4±0,1	+
<i>Epheria vineta</i>	0,1±0,1	–	0,3±0,1
<i>Vilasina pseudovernicensis</i>	0,1±0,1	0,1	0,1
Amphipoda	29,8±24,7	3,5±1,0	5,2±1,6
Polychaeta	8,2±6,8	0,7±0,3	2,7±1,5
Nemertini	0,1±0,1	0,4±0,1	1,8±0,7
Actiniaria	7,7±5,1	1,7±1,2	9,2±2,6
<i>Dermathurus mandtii</i>	0,2±0,2	0,5±0,4	1,2±0,7
<i>Idothea aleutica</i>	0,5±0,4	0,4±0,3	1,5±0,7
Loricata	0,1±0,1	+	+
<i>Ptilota</i> spp.	–	10,0±6,3	10,0±6,7
<i>Tokidadendron</i> sp.	–	8,8±4,6	41,5±20,6
<i>Halichondria panicea</i>	808,0±628,0	259,0±134,0	638,0±185,0
Rhodophyta variae	–	8,8±5,8	–
<i>Acrosiphonia duriuscula</i>	–	3,9±2,3	–
<i>Dichloria viridis</i>	–	1,3±1,3	–
<i>Thalassiphyllum clathrus</i>	–	40,5±38,3	–

Таксон	1989 г. (n = 5)	1990 г. (n = 20)	1991 г. (n = 10)
<i>Littorina sitchana</i>	—	0,7±0,3	0,2±0,1
<i>Goniocarpa</i> sp.	—	+	—
Pantopoda	—	+	+
<i>Cucumaria vegae</i>	—	0,1±0,1	0,1±0,1
<i>Alcyonidium</i> sp.	—	3,0±3,0	—
<i>Modiolus fenax</i>	—	0,2±0,2	—
<i>Bossiella cretacea</i>	—	—	2,1±2,1
<i>Rhodophyllis</i> sp.	—	—	0,5±0,4
<i>Rhodoglossum</i> sp.?	—	—	0,5±0,5
<i>Didemnum</i> sp.	—	—	1,0±0,6
<i>Ophiopholis aculeata</i>	—	—	0,3±0,3
<i>Pagurus</i> sp.	—	—	0,9±0,6
<i>Mytilus trossulus</i>	—	—	+
Polyclada gen.sp.	—	—	+
<i>Hapalogaster grebnitzkii</i>	—	—	+
<i>Nucella freycinetii</i>	—	—	+
<i>Velutina fraudatrix</i>	—	—	+
<i>Musculus minutus</i>	—	—	+

Однако в целом исходная структура сообщества не восстановилась: по сравнению с первоначальными величинами уменьшилось обилие *Odonthalia* spp., *Palmaria stenogona*, губок, бокоплавов и гастропод, а биомассы *N. asplenioides*, *Mikamiella ruprechtiana* остались высокими. Обилие *P. hamata* существенно снизилось по сравнению с 1990 г., но все же было выше первоначального (табл. 32). Общая биомасса сообщества достоверно увеличилась по сравнению с предыдущим годом, однако не достигла уровня 1989 г. Количество таксонов сохранилось большим; видовое разнообразие несколько уменьшилось по сравнению с 1990 г., но осталось достоверно выше, чем в

Таблица 33

Изменения основных характеристик сообществ кельпа на полигоне 1 (сублитораль)

Характеристика сообществ	1989 г. (n = 5)	1990 г. (n = 20)	1991 г. (n = 10)	Уровень значимости		
				1989–1990	1990–1991	1989–1991
Биомасса, г/м ²	21976,0±2024,0	8636,0±1934,0	18458,0±155,0	> 0,01	> 0,01	> 0,05
Видовое разнообразие	1,30±0,11	1,78±0,16	1,51±0,03	—	—	> 0,05
Количество видов	38	45	46			
Среднее количество видов	18,80±2,03	18,85±1,12	22,50±1,45	—	—	—

Изменение биомасс таксонов (г/м²) после экспериментального выкашивания ламинарий на полигоне 2 в 1989–1991 гг.

Таксон	1989 г. (n = 6)	1990 г. (n = 12)	1991 г. (n = 5)
<i>Laminaria bongardiana</i>	1907,0±851,0	1569,0±375,8	9520,0±2218,0
<i>L. dentigera</i>	270,0±184,0	113,0±76,0	894,0±693,0
<i>L. yezoensis</i>	20,8±20,8	70,4±40,1	221,0±129,0
<i>Alaria</i> sp.	3,3±1,8	6,6±3,8	–
<i>Thalassiphyllum clathrus</i>	157,0±91,0	93,4±28,8	78,1±17,4
<i>Agarum clathratum</i>	1,2±1,2	0,7±0,7	6,9±6,9
<i>Clathromorphum</i> spp.	777,0±453,0	426,0±121,0	602,0±157,0
<i>Odonthalia</i> spp.	273,0±95,0	238,0±79,0	70,5±25,9
<i>Neoptilota asplenioides</i>	12,9±5,9	79,0±39,6	47,7±16,7
<i>Constantinea rosa-marina</i>	33,6±15,5	33,1±11,9	9,8±7,7
<i>Phycodris riggii</i>	0,1±0,1	–	–
<i>Pterosiphonia bipinnata</i>	0,7±0,7	7,7±4,8	0,1±0,1
<i>Dichloria viridis</i>	6,9±6,9	1,6±0,9	58,4±35,4
<i>Chaetomorpha</i>	0,8±0,8	–	–
<i>Ulva-Ulvaria</i>	3,2±1,9	5,5±3,8	1,9±1,3
Actiniaria	546,0±347,0	–	322,0±322,0
Loricata	5,5±3,4	1,6±0,5	14,0±5,0
Stauromedusae	0,7±0,7	–	0,9±0,9
Polychaeta	3,5±2,3	9,9±4,5	4,2±1,9
<i>Epheria vineta</i>	0,3±0,1	–	3,7±2,3
Amphipoda	0,1±0,0	0,8±0,3	0,3±0,1
<i>Margarites helicina</i>	0,1±0,1	+	–
<i>Hiatella arctica</i>	1,5±0,8	1,4±0,3	4,9±2,6
<i>Strongylocentrotus polyacanthus</i>	11,3±7,6	1,1±1,1	29,4±16,7
Synascidae	0,1±0,1	–	–
Asteroidea	1,0±0,9	76,3±70,3	29,2±16,1
Sipunculida	3,0±2,1	2,3±1,9	11,1±5,7
Brachiopoda	2,3±2,3	+	0,3±0,2
<i>Velutina fraudatrix</i>	0,1±0,1	–	+
<i>Trichotropis</i> sp.	0,1±0,1	–	–
Bryozoa	2,0±1,2	0,3±0,3	2,1±1,9
<i>Plicifusus kroyeri</i>	3,7±3,7	–	–
Phoronida	41,1±34,9	44,7±13,9	–
<i>Dermathurus mandtii</i>	+	+	0,2±0,2
<i>Cymathere triplicata</i>	–	5,0±3,9	–
Rhodophyta (пластинчат.)	–	1,5±1,2	–
<i>Palmaria stenogona</i>	–	1,7±1,2	1,1±0,7
<i>Callophyllis cristata</i>	–	0,7±0,3	2,2±0,8
Delisseriaceae	–	28,2±18,6	–
<i>Cucumaria vegae</i>	–	0,1±0,1	3,6±2,4
Nudibranchia	–	0,1±0,1	–
<i>Collisella</i> sp.	–	0,1±0,0	0,1±0,1

Таксон	1989 г. (n = 6)	1990 г. (n = 12)	1991 г. (n = 5)
<i>Lacuna reflexa</i>	—	0,8±0,3	—
<i>Halichondria panicea</i>	—	2,7±2,3	—
Porifera gen. sp. 1	—	7,6±7,6	—
Porifera gen. sp. 2	—	0,6±0,5	—
<i>Vilasina pseudovernicosa</i>	—	0,3±0,1	+
Nemertini	—	+	—
Synascidia	—	1,2±1,2	3,1±1,9
<i>Prilota</i> spp.	—	0,5±0,3	—
<i>Pagurus</i> sp.	—	0,3±0,3	3,1±3,1
<i>Oenopota</i> sp.	—	+	—
Pantopoda	—	+	—
Hydrozoa	—	0,1±0,1	—
<i>Laminaria gurjanovae</i>	—	2,6±2,6	—
<i>Hommersandia</i> sp.	—	6,0±6,0	—
<i>Halisarca dujardini</i>	—	0,6±0,6	—
Macrura	—	0,1±0,1	—
<i>Telmessus cheiragonus</i>	—	27,2±27,2	—
Chlorophyta gen. sp.	—	1,2±1,2	—
Molgulidae	—	0,1±0,1	—
<i>Velatocarpus pustulosus</i>	—	—	19,0±13,8
<i>Pleonosporium kobajashi</i>	—	—	0,2±0,2
<i>Mikamiella ruprechtiana</i>	—	—	+
<i>Puncturella</i> sp.	—	—	0,1±0,0
<i>Rhodymenia pertusa</i>	—	—	2,0±2,0
Gastropoda gen. spp.	—	—	+
<i>Idothea</i> sp.	—	—	1,5±1,2
<i>Ophiopholis aculeata</i>	—	—	0,9±0,9
<i>Turnerella mertensiana</i>	—	—	1,3±1,3
<i>Rhodoglossum phyllocarpum</i>	—	—	+
<i>Kellia</i> sp.	—	—	0,7±0,7
Polyclada	—	—	0,1±0,1
<i>Laminaria longipes</i>	—	—	3,6±3,6

1989 г. (табл. 33). Из сообщества исчезли *Porphyra* sp., *Corallina pilulifera*, *Acrosiphonia* sp., *Cladophora* sp., *Th. clathrus*.

Полигон 2. До начала эксперимента сообщество насчитывало 38 таксонов, в том числе 3 вида рода *Laminaria*, биомасса которых составляла немногим менее 3 кг/м² (табл. 34). Плотность *L. bongardiana* составляла 25,9±9,5, а *L. dentigera* – 5,2±1,6 экз./м². Субдоминантами выступали корковая известковая багрянка *Clathromorphum nereostratum*, актинии рода *Tealia*, красные кустистые водоросли *Odonthalia* spp. и ламинариевая водоросль *Thalassiosiphon clathrus*. Из зообентоса наиболее обильными были форониды (специфическая эндолиитофауна известковых багрянок) и морские ежи *Strongylocentrotus*

Изменение основных характеристик сообществ на полигоне 2

Характеристика	1989 г. (n = 6)	1990 г. (n = 12)	1991 г.	
			I. Кошачья половина (n = 5)	II. Некошачья половина (n = 5)
Биомасса, г/м ²	4089,0±897,0	2873,0±432,0	11971,0±2088,0	8319,0±842,0
Видовое разнообразие	1,83±0,23	1,81±0,16	1,04±0,11	1,52±0,29
Количество видов	38	53	48	37
Среднее количество видов	15,83±1,14	18,00±0,92	23,60±3,92	16,40±1,17
Среднее количество видов багряннок	3,67±0,42	5,83±0,55	6,40±1,21	3,40±0,24

pallidus (табл. 34). Среднее количество видов красных водорослей составляло менее 4 на 1 пробу (табл. 35). После тотального выкашивания на следующий (1990) год только величина суммарной биомассы ламинарий достоверно уменьшилась вдвое. Изменения же обилия отдельных видов были незначительными.

Плотность *L. bongardiana* составляла 13,8±2,5 экз./м², а *L. dentigera* – 0,5±0,3 экз./м². В это же время биомасса ламинарий за пределами полигона практически не отличалась от исходной на полигоне (3,0±0,4 кг/м²), а средняя численность *L. bongardiana* и *L. dentigera* была соответственно 17,1±3,1 и 1,7±0,8 экз./м². Из сообщества исчезли актинии. Биомассы красных кустистых водорослей *Odonthalia* spp. и *Constantinea rosa-marina* не изменились, но обилие *N. asplenioides* заметно возросло. Биомасса морских ежей существенно уменьшилась; на полигоне появились крупные морские звезды (табл. 34). Видовое богатство резко увеличилось; появились такие виды водорослей, как *Cymathere triplicata*, *Palmaria stenogona*, *Ptilota felicina*, и беспозвоночные: *Collisella* sp., *Lacuna reflexa*, *Halichondria* sp., *Vilasinia pseudovernicosa* и ряд других, но исчезли мелкие брюхоногие моллюски *Trichotropis* spp., *Velutina fraudatrix*, *Plicifusus kroyeri*. Индекс видового разнообразия при этом не изменился. Достоверно увеличилось среднее число видов красных водорослей (табл. 35, 36).

После вторичного выкашивания половины полигона (в 1990 г.) на следующий год обнаружилось, что обилие ламинарий достоверно увеличилось, при этом биомасса *L. bongardiana* – в 5 раз (табл. 37).

Значения плотности *L. bongardiana* и *L. dentigera* оказались равными соответственно 54,2±5,1 и 6,2±1,9 экз./м². По сравнению с предыдущим годом уменьшилось обилие *Odonthalia* spp., *C. rosa-marina*, *N. asplenioides*, морских звезд. Заметно увеличились биомассы морских ежей и бурой водоросли *Dichloria viridis* (табл. 34).

Уровень достоверности (t) изменения основных характеристик сообществ на полигоне 2

Характеристика	Уровень достоверности различий					
	1989–1990	1990–1991(I)	1990–1991(II)	1989–1991(I)	1989–1991(II)	1991(I)–1991(II)
Биомасса	–	>0.05	>0.001	>0.01	>0.01	–
Видовое разнообразие	–	>0.05	–	–	–	–
Среднее количество видов	–	–	–	–	–	–
Среднее количество видов багрянок	>0.05	–	>0.05	>0.05	–	>0.05

Видовое богатство уменьшилось по сравнению с предыдущим годом за счет элиминации *Halichondria panicea*, других видов губок, немертин, пантопод, гидроидов и асцидий, багрянок *Ptilota felicina*, *Phyllophora* sp., но осталось существенно выше исходного; видовое разнообразие достоверно понизилось. Среднее число таксонов и среднее количество видов кустистых багрянок еще более повысилось (табл. 35, 36).

На некошеной половине полигона также наблюдалось увеличение биомассы как сообщества в целом, так и ламинарий, но не такое значительное,

Таблица 37

Биомассы бурых водорослей (г/м²) на полигоне 2 до и после экспериментального выкашивания в 1989–1990 гг. и уровень достоверности наблюдаемых различий (t)

Таксон	1989 г. (n = 15)	1990 г. (n = 17)	1991 г.		Уровень достоверности различий			
			I. Кошенная половина (n = 11)	II. Некошенная половина (n = 10)	1989– 1990	1990– 1991(I)	1990– 1991(II)	1989– 1991(I)
<i>L. bongardiana</i>	1622± ±473	750±229	7933± ±1223	5288±900	–	>0.001	>0.001	>0.001
<i>L. dentigera</i>	348±113	200±127	852±333	652±364	–	–	–	–
<i>L. ye-zoensis</i>	16±11	52±29	142±64	481±284	–	–	–	–
<i>Laminaria</i> spp.	2715± ±444	1313± ±275	8386± ±1167	6440±887	>0.01	>0.001	>0.001	>0.001
<i>Alaria</i> spp.	3,5±2,1	19±11	210±210	210±210	–	–	–	–
<i>Thalassiosiphylum</i> <i>clathrus</i>	75±40	95±25	77±45	781±202	–	–	–	–

Изменение обилия ламинариевых водорослей на различных полигонах
и уровень достоверности наблюдаемых различий (t)

Таксон	1989 г.	1990 г.	1991 г.	Уровень достоверности различий		
				1989-1990	1990-1991	1989-1991
Полигон 3	n = 9	n = 40	n = 40			
<i>L. bongardiana</i>	8682,0±691,0	10265,0±683,0	12445,0±765,0	—	> 0,05	> 0,05
<i>A. marginata</i>	17,5±13,6	—	—			
<i>T. clathrus</i>	267,2±149,0	—	—			
Возле полигона 3	—	—	n = 20			
<i>L. bongardiana</i>	—	—	12900,0±2125,0			
Полигон 4	—	n = 40	n = 78			
<i>L. bongardiana</i>	—	9508,0±780,0	13405,0±833,0		> 0,01	
Возле полигона 4	—	—	n = 20			
<i>L. bongardiana</i>	—	—	13380,0±1811,0			
Бух. Федоскина	—	n = 22	n = 20			
<i>L. bongardiana</i>	—	4 640,0±470,0	6600,0±1050,0			

как на кошеной (табл. 35, 37). Средняя численность *L. bongardiana* и *L. dentigera* здесь составляла соответственно $42,8 \pm 7,7$ и $2,8 \pm 1,6$ экз./м². Как и на кошеной половине, наблюдалось уменьшение обилия *Odonthalia* spp., *C. rosamariana* и морских звезд, но существенно выросли биомассы *Th. clathrus* и *D. viridis*. Обилие *N. asplenoides* и *S. pallidus* осталось практически неизменным (табл. 34). Видовое богатство снизилось до первоначального уровня, а видовое разнообразие уменьшилось недостоверно. Среднее количество таксонов бентоса и среднее число видов кустистых багрянок также приблизились к исходным значениям (табл. 35). Обе половины полигона недостоверно отличались друг от друга по величинам средней биомассы сообществ, средних биомасс ламинарий (как по видам, так и суммарно), видового разнообразия и среднего количества таксонов (табл. 35, 36), однако наблюдалась значительная разница в обилии таких таксонов, как *Odonthalia* spp., *Th. clathrus*, *S. pallidus*, *D. viridis* (табл. 34).

Полигон 3. Первоначально ламинариевые водоросли на этом полигоне были представлены 3 видами: *L. bongardiana*, *A. marginata* и *Th. clathrus*. Первый вид доминировал по биомассе. Его средняя плотность поселения составля-

ла $52,9 \pm 19,2$ экз./м²; остальные 2 встречались на площади полигона неравномерно и единично. После проведенного в 1989 г. выкашивания на следующий год биомасса *L. bongardiana* несколько увеличилась, при этом численность вида также возросла ($69,6 \pm 5,2$ экз./м²). Остальные 2 вида не обнаружены. После вторичного 50%-ного выкашивания (в 1990 г.) на следующий год биомасса *L. bongardiana* еще более возросла и достоверно отличалась от значений как 1989, так и 1990 г., а плотность уменьшилась вдвое ($31,8 \pm 2,5$ экз./м²). Непосредственно рядом с полигоном биомасса *L. bongardiana* также оказалась весьма высокой и недостоверно отличалась от величины на полигоне (табл. 38). Средняя численность ламинарий была такой же, как на полигоне ($34,2 \pm 5,8$ экз./м²).

Полигон 4. Ламинариевые в 1989 г. были представлены одним видом – *L. bongardiana*. В 1990 г. его биомасса составляла немногим менее 10 кг/м², а на следующий год после полного выкашивания крупных экземпляров достоверно возросла. Как и в районе полигона 3, рядом с полигоном 4 обилие ламинарий было велико и недостоверно отличалось от биомассы на полигоне и достоверно – от биомассы, наблюдавшейся в 1990 г. (табл. 38). Непосредственно после выкашивания плотность молодых (нетронутых) растений составляла $32,6 \pm 3,0$ экз./м², а при учете в 1991 г. эта величина оказалась равной $72,8 \pm 5,1$ экз./м², при этом рядом с полигоном плотность *L. bongardiana* составляла $51,0 \pm 6,6$ экз./м².

Бухта Федоскина. В 1990 г. биомасса *L. bongardiana* в районе добычи водорослей не превышала 5 кг/м². В 1991 г. она несколько увеличилась (табл. 38). Средняя плотность поселения водорослей в 1990 г. составила $28,4 \pm 3,7$, а в 1991 г. – $24,4 \pm 3,6$ экз./м², т. е. различия сравниваемых величин были недостоверными.

Полученные результаты весьма неоднозначны. По-видимому, степень восстанавливаемости запасов ламинарий в значительной мере обусловлена особенностями локальных условий среды: степенью прибойности, уклоном дна, глубиной, мезорельефом субстратов и, кроме того, межгодовыми флуктуациями пополнения и обилия макрофитов (Возжинская, 1986б; Паймеева, 1990).

С одной стороны, в литоральной зоне (полигон 4, бух. Федоскина) тотальный выкос крупных экземпляров не снизил обилия *L. bongardiana*: биомасса ламинарий осталась практически на том же уровне, а на полигоне 4 достоверно повысилась. С другой стороны, непосредственно за границей полигона 4 биомасса ламинарий в 1991 г. не отличалась от таковой на полигоне и была достоверно выше, чем исходная биомасса водорослей на полигоне, что, по-видимому, свидетельствует о значительных межгодовых изменениях урожайности ламинариевых водорослей.

В верхней сублиторали (0-2 м) (полигоны 1 и 3) разная интенсивность выкашивания дала различные результаты. Биомасса крупных макрофитов после тотального сбора (полигон 1) на следующий год не восстановилась, при этом произошло частичное замещение доминирующего вида *L. dentigera* другим – *L. bongardiana* (табл. 32, 37). В результате последующего 50 %-ного выкашивания увеличилось суммарное обилие как макрофитов, так и первого вида. Двухгодичный 50 %-ный выкос макрофитов (полигон 3) сопровождался восстановлением и даже увеличением биомассы *L. bongardiana*, достоверно отличающейся от исходной, но при этом исчезли и до 1991 г. восстановились *A. marginata* и *Th. clathrus* (табл. 38).

На глубине 8 м (полигон 2) получены на первый взгляд несколько обескураживающие результаты. На следующий год после тотального выкашивания водорослей суммарная биомасса ламинарий достоверно уменьшилась, хотя изменение обилия каждого вида в отдельности оказалось недостоверным. Однако в 1991 г., после вторичного тотального выкашивания одной половины полигона, вопреки ожиданиям, не только не наблюдалось дальнейшего снижения биомасс, но напротив, отмечено увеличение обилия всех видов ламинарий, в том числе и *L. bongardiana*. На второй, не кошеной в предыдущем году, половине полигона сложилась аналогичная картина, но обилие ламинарий было несколько ниже. При этом также произошло увеличение биомассы *Th. clathrus* (табл. 37). Приведенные данные позволяют предположить, что 1991 г. был урожайным для бурых водорослей пор. Laminariales.

Поставленные нами эксперименты в известной степени имитируют элиминацию макрофитов морскими ежами. Из литературы, посвященной давно разрабатываемому вопросу о взаимоотношениях в системе «морская капуста–морской еж–калан» (см., например, Estes, Palmisano, 1974; Breen, Mann, 1976; Duggins, 1980; Dayton, 1985a,b; Community Ecology ..., 1988; Ошурков и др., 1991; и др.), известно, что в отсутствие пресса хищника – калана морские ежи могут полностью элиминировать заросли макрофитов, образуя так называемые ежовые пустоши. К катастрофическим изменениям прибрежных сообществ приводит и перепромысел макрофитов (Druehl, Breen, 1986). Однако при резком снижении численности морских ежей под воздействием хищника, эпизоотий или иных факторов обилие макрофитов, как правило, восстанавливается довольно быстро (Mann, 1977; Breen et al., 1982; Scheibling, 1986).

Следует отметить, что имитировавшийся нами пресс фитофага, в отличие от природной ситуации, не был круглогодичным, поэтому, вероятно, и не наблюдалось превращения опытных полигонов в «ежовые пустоши». Кроме того, морские ежи уничтожают не только крупные спорофиты, но и микроскопические гаметофиты, что, по-видимому, существенно снижает воспроизводство кельпов.

В наших экспериментах, как и предполагалось, наблюдалось закономерное уменьшение обилия макрофитов после тотального выкоса. Однако на полигонах 2 и 4 биомасса макрофитов после выкашивания увеличивалась. Рост биомассы, а главное, повсеместное увеличение плотности поселения ламинарий после тотального выкашивания крупных растений на этих полигонах, видимо, могут быть объяснены тем, что экспериментальное воздействие значительно ослабило конкуренцию за субстрат и за свет между оставшимися молодыми растениями и снизило их элиминацию. Эффект увеличения плотности поселения макрофитов после искусственной элиминации отмечен в экспериментах других исследователей (Smith, 1986; Engel, 1990). С одной стороны, он сопровождается уменьшением разнообразия фитобентоса, с другой – вызывает увеличение седиментации и тем самым в дальнейшем ухудшает условия для оседания зооспор ламинарии и прорастания гаметофитов (Duggins et al., 1990).

Поскольку пресс калана в течение многих лет был постоянным в районе исследований (Севостьянов, 1984; Севостьянов, Бурдин, 1987), обилие ежей было невелико (Ошурков и др., 1991; Oshurkov, Ivanjushina, 1993) и они не оказывали сколько-нибудь серьезного влияния на развитие макрофитов. В отсутствие фитофага биомасса водорослей за последние годы сильно возросла, а выборочное выкашивание крупных экземпляров, вероятно, способствовало еще большему ее увеличению. Это предположение подтверждается и состоянием запасов ламинарии в районе бух. Федоскина, где многолетний выборочный промысел наиболее крупных и пригодных для обработки растений местным населением не вызвал уменьшения обилия ламинарии. Необходимо отметить, что, по нашим наблюдениям, пластины *L. bongardiana* могут частично восстанавливаться, если срез проходит выше зоны роста, однако обычно растения принимают уродливую форму. Вероятно, существование двух форм *L. bongardiana* – *f. subsessile* и *f. bifurcata* – обусловлено восстановлением разрушенных в результате штормов слоевищ исходной формы – *L. bongardiana f. taeniata*.

Как показали полученные нами данные, при значительном промысловом изъятии ламинарии в водорослевых сообществах происходят структурные перестройки. В течение года после тотальной элиминации на двух полигонах (1 и 2) наблюдались сходные явления: увеличение видового богатства, уменьшение биомассы сообществ в целом, повышение роли красных водорослей, которые, видимо, выступают как виды-оппортунисты при заселении освобождающегося субстрата. Дальнейшее 50 %-ное выкашивание (полигон 1) привело к снижению видового богатства сообщества. Обилие красных водорослей продолжало оставаться более высоким, чем первоначально. После вторичного тотального изъятия водорослей на половине полигона 2 вслед за

резким увеличением биомассы ламинарий индекс видового разнообразия сообщества значительно уменьшился. Видовое богатство также несколько снизилось, но среднее число видов красных водорослей еще более возросло.

Полученные нами теоретические и практические выводы, в общих чертах, можно сформулировать следующим образом.

1. Восстановление первоначального обилия *L. bongardiana* после экспериментального выкашивания без повреждения субстратов происходит быстро: в зависимости от интенсивности воздействия в течение 1-2 лет.

2. В ходе эксперимента наблюдались изменения количественных характеристик многих организмов фито- и зообентоса, при этом только в одном, наиболее прибойном районе, где доминировала *L. dentigera*, произошло кратковременное и частичное замещение ее *L. bongardiana*. В целом на литорали и в верхней сублиторали спорофиты доминирующих видов ламинариевых водорослей отличаются высокой устойчивостью к повреждающим воздействиям.

3. Несмотря на быстрое восстановление обилия доминирующих видов, исходная структура сублиторальных сообществ кельпа спустя 3 года после начала экспериментов все еще отличалась от первоначальной. Таким образом, можно утверждать, что промысловое изъятие бурых водорослей вызывало структурные перестройки эпибентоса, сопровождавшиеся, как правило, изменениями обилия многих таксонов. Однако сукцессионной смены сообществ при этом не наблюдалось.

4. Оптимальным для промысла на Командорских островах следует считать 50 %-ное выкашивание вручную крупных спорофитов *L. bongardiana* на литорали или сбор их с использованием водолазных технологий в период с середины мая до середины июля. При этом основу товарной массы будут составлять однолетние растения. При тотальном сборе морской капусты необходимо проводить 2-3-летнее чередование промысловых участков, чтобы избежать загушения зарослей и уменьшения размеров особей.

5.4. Многолетние изменения структуры эпибентоса под влиянием хищничества калана

В 1970-1980-е гг. наблюдалось расширение ареала и увеличение численности морской выдры-калана (*Enchydra lutris*) (Кузин и др., 1984; Севостьянов, 1984) на Курильских, Командорских островах и вдоль побережья восточной Камчатки.

Известно, что хищничество является одним из важнейших видов взаимоотношений в морских экосистемах (Connell, 1961; Paine, 1966; Dayton, 1975a,b; и др.), не только в значительной степени обуславливающих распределение и обилие популяций жертв, но и оказывающих опосредованное воздействие на структуру прибрежных экосистем в целом.

Многолетние исследования, проведенные на островах Алеутской гряды, на побережьях Аляски и Калифорнии (Estes, Palmisano, 1974; Estes et al., 1978, 1982; Simenstad et al., 1978; Duggins, 1980), показали, что именно хищничество морской выдры явилось одной из основных причин наблюдавшихся различий в распределении и структуре сообществ бентали, обитающих в однотипных биотопах. Наибольшие различия, по мнению ряда исследователей, возникли в процессе взаимоотношений калан–морские ежи–ламинариевые водоросли (Breen, Mann, 1976; Breen et al., 1982; Himmelman, 1984), хотя существует и альтернативная точка зрения (Foster, Schiel, 1988). В свою очередь, постулируется, что изменения видового состава, распределения и обилия водорослей-эпифитов вызывают сукцессионные перестройки всего комплекса сообществ фитали (Dayton, 1975a,b).

Правильные морские ежи представлены на островах только 2 видами: *Strongylocentrotus polyacanthus* и *S. pallidus*. Обитающий в бухтах и эстуарных районах восточной Камчатки *S. droebachiensis* (Бажин, Ошурков, 1986; Бажин и др., 1987; Иванюшина и др., 1986, 1991) здесь отсутствует.

Имеющиеся данные о командорской популяции калана свидетельствуют о том, что первоначальное восстановление его численности после почти полного истребления (Арсеньев, 1923) происходило на о-ве Медном, а на о-ве Беринга звери встречались лишь эпизодически и постоянных поселений не образовывали. Впервые значительная миграция калана с о-ва Медного отмечена в 1972 г., но только с 1977 г. были обнаружены постоянные поселения выдры (около 50 экз.) на о-ве Беринга. Численность животных на о-ве Медном после максимального увеличения, зарегистрированного в 1974 г., в настоящее время достигла оптимального уровня, а на о-ве Беринга к моменту исследований бентоса в 1986 г. она продолжала расти (Севостьянов, 1987; Севостьянов, Бурдин, 1987).

До 1972 г. количественный учет донной флоры и фауны в сублиторали островов не проводился, поэтому невозможно установить, какие изменения происходили в бентосе о-ва Медного в связи с увеличением численности популяции калана в 1930-1970-е годы. Однако по данным копрологического анализа удалось выяснить (Севостьянов, 1984; Бурдин, Севостьянов, 1987), что рост популяции хищника сопровождался уменьшением доли морских ежей в их рационе с 98 в 1932 г. до 4% в 1974 г., а с уменьшением численности калана

в конце 1970-х–начале 1980-х гг. доля ежей в питании выдры увеличилась с 6 (1979 г.) до 21 % (1981 г.). При большой плотности зверя его рацион обогатился двустворчатыми моллюсками *Modiolus kurilensis*, *Megangulus luteus*, *Siliqua alta*, *Protothaca staminea*, хитонами, литоральными брюхоногими моллюсками *Littorina sitchana*, *L. kurila*, мелкими ракообразными и рыбой.

На о-ве Медном наиболее низкая средняя биомасса морских ежей на глубинах 0-30 м была зарегистрирована в конце 1970-х гг. После катастрофического уменьшения численности калана популяции ежей стали восстанавливаться (рис. 43). На о-ве Беринга уменьшение биомассы морских ежей произошло в начале 1980-х гг. и совпало с быстрым ростом численности популяции калана (рис. 43). Судя по приведенным данным, следовало ожидать дальнейшего уменьшения обилия ежей на о-ве Беринга (Ошурков и др., 1989б, 1991; Ошурков, 1990), что и наблюдалось в действительности.

В процессе роста численности популяции калана на о-ве Медном было отмечено выравнивание плотности поселений зверя в различных районах острова. На о-ве Беринга наиболее крупные поселения зимой 1986 г. отмечены на восточном беринговоморском побережье (Севостьянов, Бурдин, 1987). В летний период каланы более равномерно используют всю прибрежную зону острова, однако в разных районах плотность их поселений в 1986 г. существенно различалась. Так, вблизи пос. Никольское калана было сравнительно немного.

В период интенсивного освоения каланом новых местообитаний на о-ве Беринга уменьшение биомассы ежей происходило прежде всего на мелководьях (рис. 44). Пресс хищника отразился главным образом на популяции *S. polyacanthus*, обитающей от нижней литорали до глубины 35-40 м, а не на более глубоководном *S. pallidus*. Если в 1970-х–начале 1980-х гг. наиболее значительные поселения крупных особей встречались в верхней сублиторали до глубины около 10 м, то в 1986 г. наибольшая биомасса ежей была отмечена на глубинах от 7 до 15 м. Лишь в районе пос. Никольское в 1986 г. были обнаружены отдельные плотные агрегации ежей, расположенные между берегом и скальным рифом, где их биомасса достигала 16,1-20,8 кг/м² на глубине 0,8-1,5 м. Плотные поселения крупных особей были также обнаружены в большинстве литоральных ванн, расположенных на м. Входной Риф и на о-ве Топорков. По-видимому, некоторые участки побережья в 1986 г. еще не были освоены каланом.

На о-ве Медном в 1972–1973 гг. крупные ежи на глубинах до 5 м практически отсутствовали. Бентосная съемка, проведенная в 1980 г. сотрудниками ВНИРО (Зорин, 1984), показала, что основные поселения взрослых особей сосредоточены в районе изобаты 15 м (рис. 45). В 1986 г. ежи распределялись

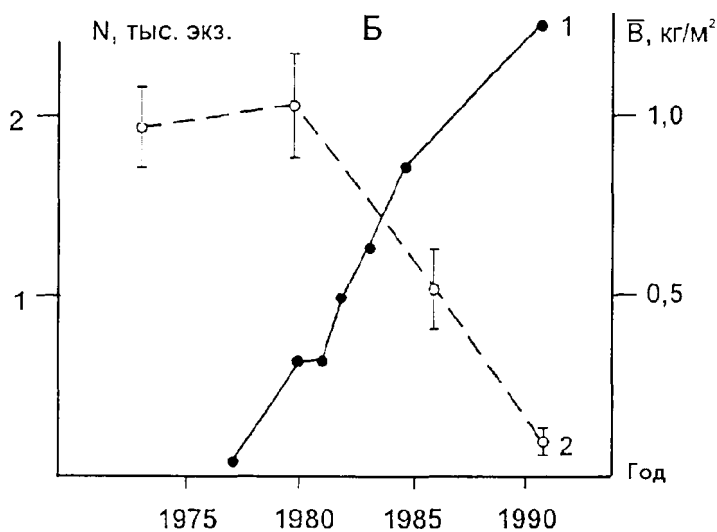
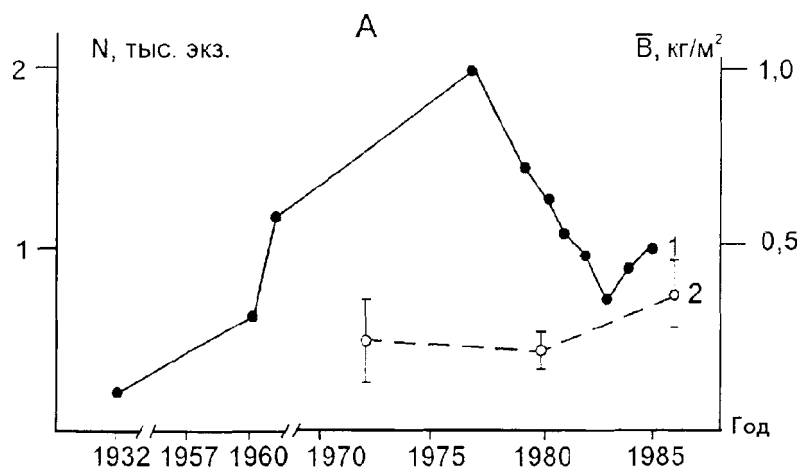


Рис. 43. Изменение численности калана, N (1) и средней биомассы морских ежей, \bar{B} (2) на о-ве Медном (А) и о-ве Беринга (Б) (Командорские острова)

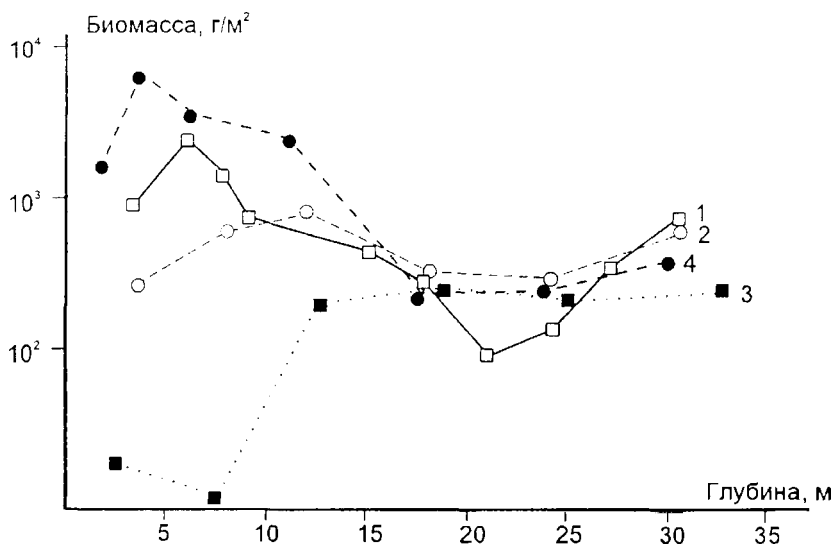


Рис. 44. Изменение средней биомассы морских ежей на мелководье о-ва Беринга в 1980 г. (1), 1986 г. (2), 1991 г. (3) и восточной Камчатки в 1985 г. (4) в зависимости от глубины

более равномерно, но тем не менее основные поселения обнаружены на глубинах от 7 до 15 м. Однако каких-либо особых скоплений животных на 15-метровой изобате нами не зарегистрировано.

Отмеченные тенденции вертикального распределения биомассы ежей на мелководьях Командорских островов безусловно связаны с изменением плотности поселений и размеров особей на разных глубинах. В 1986 г. наибольшее значение средней плотности ежей в различных районах о-ва Медного варьировали от 148 до 361 экз./м² и приходились на глубины 10–12 м, что, как правило, совпадает с нижней границей распространения в глубину пояса ламинариевых водорослей. На о-ве Беринга средняя величина плотности ежей на тех же глубинах изменялась от 123 до 420 экз./м². Таким образом, очевидно, что их численность на литорали и в верхней сублиторали Командорских островов значительно снизилась. Об этом свидетельствуют и уменьшение доли морских ежей в рационе калана (Севостьянов, 1987), и материалы С.В. Маркова (1972), который обратил внимание на исчезновение крупных ежей на литорали о-ва Медного в 1962–1969 гг., и сообщения местных жителей о том, что в 1930–1940-е гг. не составляло большого труда собрать на литорали во время отлива морских ежей размером более 10 см, крупных мидий (вернее

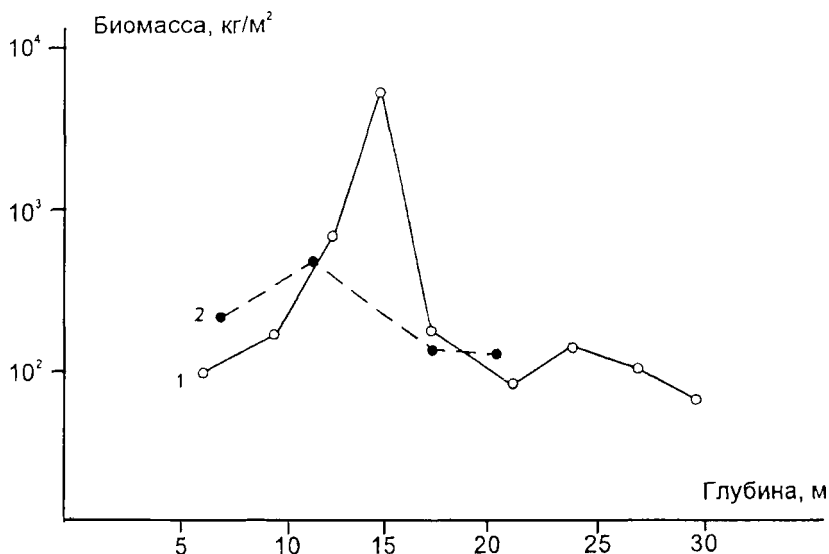


Рис. 45. Изменение средней биомассы морских ежей на мелководье о-ва Медного в 1980 г. (1) и 1986 г. (2) в зависимости от глубины

всего, модиолусов *M. kurilensis*), осьминогов и крабов (Севостьянов, Бурдин, 1987).

Определение возрастной структуры поселений морских ежей на основании сведений о размерах особей связано с рядом трудностей и противоречий. Во-первых, темп роста животных в различных биотопах может быть разным, что обусловлено наличием пищи (Mann, 1977; Estes, Harrold, 1988); во-вторых, на Командорах существуют смешанные поселения 2 видов морских ежей, один из которых — *S. polyacanthus* — преимущественно фитофаг, а другой — *S. pallidus* — главным образом детритофаг; в-третьих, хищником (каланом) селективно выедаются не старшие возрастные группы, а наиболее крупные особи. Поэтому при анализе распределения морских ежей целесообразно рассматривать не возрастную, а размерную структуру их поселений.

Наиболее крупные особи *S. polyacanthus* обнаружены на разрезе Входной Риф-о-в Топорков (находящийся на расстоянии около 3 км от берега). Возле рифа наблюдалось уменьшение среднего диаметра особей от 63,5 мм на глубине 1-1,5 м до 35,6 мм на глубинах 10-12 м с последующим увеличением размеров особей на глубинах 25-27 м до 59,9 мм (рис. 46). Однако такой размерный состав поселений встречается не повсеместно даже в пределах

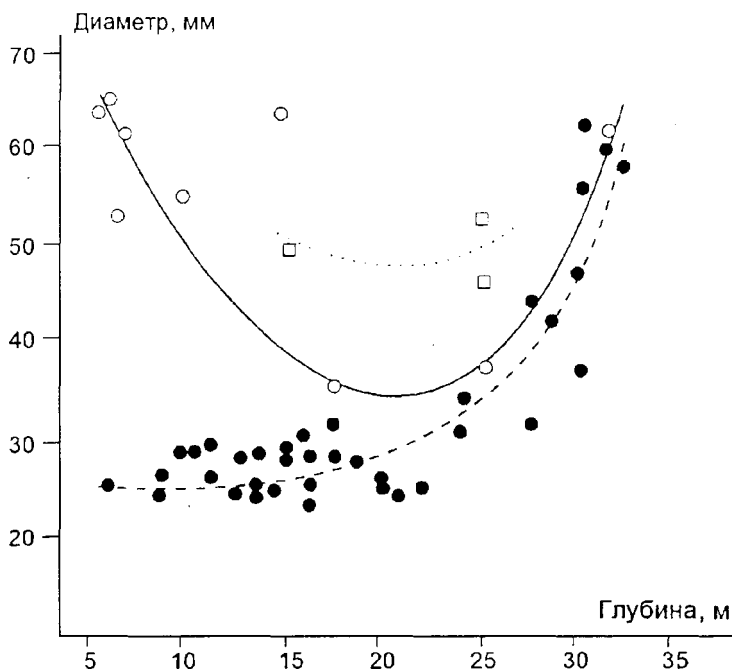


Рис. 46. Изменение среднего диаметра максимального размерного класса морских ежей в районе о-ва Беринга, не посещаемом каланами, на участках бентали с сильно расчлененным рельефом, на островах Беринга и Медном в районах обитания калана в 1986 г. в зависимости от глубины

небольшого района. На скальных платформах, имеющих незначительную расчлененность, максимальный размер ежей не превышал 31 мм, тогда как в местообитаниях с сильно расчлененным рельефом в виде глыбового навала (бухты Тундровая, Буян, м. Входной Риф) размеры *S. polyacanthus* на таких же глубинах увеличивались до 47 мм (различия достоверны при $P = 0,001$). Это обусловлено тем, что большая часть крупных особей морских ежей концентрировалась в расселинах скал, между и под обломками скал и была труднодоступна для калана.

Наиболее характерная размерная структура ежей встречалась в районе бухт Подутесной, Полуденной, Лисинской, о-ва Топорков, м. Монати (о-ва Беринга) и бухт Гладковской, Песчаной, Корабельной (о-ва Медный). Как правило, от верхней границы поселений (около 7 м) до глубины 15 м диаметр особей максимального размерного класса находился в пределах 12-31 мм (рис.

46), а в целом для всех проб он составил $25,2 \pm 5,0$ мм, и только на глубинах более 20 м эта величина достигала $47,1 \pm 2,4$ мм при размахе варьирования от 36 до 62 мм.

Во время исследований состава и распределения сообществ бентоса в прибрежье о-ва Беринга В.И. Лукиным в 1972–1973 гг. (неопубликованные данные) было выделено от 11 (берингоморское побережье) до 14 (тихоокеанское побережье) сообществ и группировок эпибентоса, а в районе о-ва Медного всего 9 таких сообществ. Одновременно им было отмечено отсутствие сплошного пояса ламинариевых водорослей на мелководьях о-ва Беринга и редкая встречаемость сублиторальных сообществ с доминированием ламинарии и алярии. Напротив, в районе о-ва Медного на твердых субстратах сообщества с доминированием *Laminaria dentigera*, *L. bongardiana* и *Alaria fistulosa* были широко распространены, причем биомасса этих видов на глубинах от 0 до 15 м была весьма значительной и в среднем варьировала от 10,7 до 21,2 кг/м². В 1986 г. существенных различий биоценотической структуры донного населения в исследованных акваториях не обнаружено. Отмечено лишь большее обилие ламинариевых водорослей в районе о-ва Медного по сравнению с о-вом Беринга. Заросли *A. fistulosa* в первом районе занимали обширные пространства и встречались на глубинах от 2 до 20 м в большинстве бухт, возле мысов и на поднятиях дна. На мелководьях о-ва Беринга алярия встречалась только в районах далеко выступающих мысов, а в бухтах ее заросли отсутствовали.

Анализ данных бентосных исследований, проведенных в 1972–1973 гг. и в 1986 г., выявил изменения видового состава и количественных характеристик макробентоса, которые произошли за 13-летний период. Например, в 1986 г. на о-ве Беринга не были обнаружены сколько-нибудь значительные поселения мидии. Молодь моллюсков в виде отдельных щеток встречалась только на литорали. Однако по данным экспедиции 1972 г. крупные мидии встречались на мелководьях острова. Значительные поселения модиолусов в 1986 г. были найдены только в проливе между м. Входной Риф и о-вом Топорков на глубинах 22–26 м и в литоральных ваннах на рифе и острове, где биомасса моллюсков достигала 37,1 кг/м². На сублиторальных банках биомасса этого вида в среднем составила $12,5 \pm 7,2$ кг/м². На мелководьях модиолусы полностью отсутствовали.

Только в проливе на вертикальных поверхностях скал в 1986 г. обнаружены плотные поселения двустворчатого моллюска *Monia macrochisma* с биомассой до $5,7 \pm 1,6$ кг/м². Немногочисленные особи последних 2 видов двустворок, кроме того, отмечены в пробах бентоса из района м. Монати на глубинах 17 и 22 м. В 1972 г. указанные виды входили в виде доминантов и суб-

доминантов в состав 6 из описанных В.И. Лукиным сообществ бентоса о-ва Беринга.

В 1986 г. в верхней сублиторали о-ва Беринга были отмечены массовые выбросы пустых створок раковин *M. kurilensis*. По сообщениям сотрудников Командорского научного пункта ВНИРО В.Ф. Севостьянова, К.С. Сидорова, подобное явление наблюдалось во многих районах острова с начала 1980-х гг. Вероятно, в течение десятилетия произошла мощная элиминация сессильных двустворчатых моллюсков, поскольку в 1986 г. створки их раковин на побережье повсеместно отсутствовали, за исключением, как уже было отмечено ранее, района, расположенного в непосредственной близости от пос. Никольское (о-в Топорков).

Фауна десятиногих ракообразных на Командорских островах в 1986 г. также была значительно обеднена. По сообщениям К.С. Сидорова, в зарослях макрофитов на о-ве Беринга крабы (*Telmessus cheiragonus*, *Erimacrus isenbeckii*) и крабоиды (*Paralithodes brevipes*) в начале 1980-х гг. обитали в больших количествах. В 1986 г. эти виды не обнаружены ни в одной из проб бентоса, и лишь под камнями на литорали и в выбросах встречались мелкие особи первого вида, а на м. Северном отмечены немногочисленные остатки панцирей *P. brevipes*. Наиболее распространенным видом декапод в 1986 г. был *Dermaturus mandtii* (биомасса $26,6 \pm 8,1$ г/м²), обитающий под камнями и отслаивающимися корками инкрустирующих кораллиновых водорослей. В 1972 г. крупная голотурия *Cuscutaria japonica* была массовым видом иглокожих в верхней сублиторали и являлась субдоминантом в сообществах *Clathromorphum nereostratum* и *Monia macrochisma* на глубинах от 10 до 25 м с биомассой до 1,1 кг/м². Нами отдельные особи этого вида обнаружены только в районах бух. Тундровой и м. Входной Риф на глубинах более 15 м. Очень малочисленными в бентали стали крупные брюхоногие моллюски *Fusitriton oregonensis* и *Cryptochiton stelleri* и полностью отсутствовали головоногие, хотя ранее эти животные в изобилии встречались на мелководьях обоих островов (Яковлева, 1952; Мараков, 1972).

Многочисленные находки створок сверлящих двустворчатых моллюсков сем. Pholadidae в отверстиях твердых осадочных пород грунта в сублиторали свидетельствуют о том, что эти моллюски элиминировали сравнительно недавно.

В 1991 г. в связи с существенными изменениями численности популяции калана были предприняты новые исследования сообществ бентоса в районе о-ва Беринга. В течение последних 4-5 лет произошли значительные изменения в распределении и обилии макрофитов. Визуальные наблюдения, выполненные с самолета и судов во время экспедиционных маршрутов, показа-

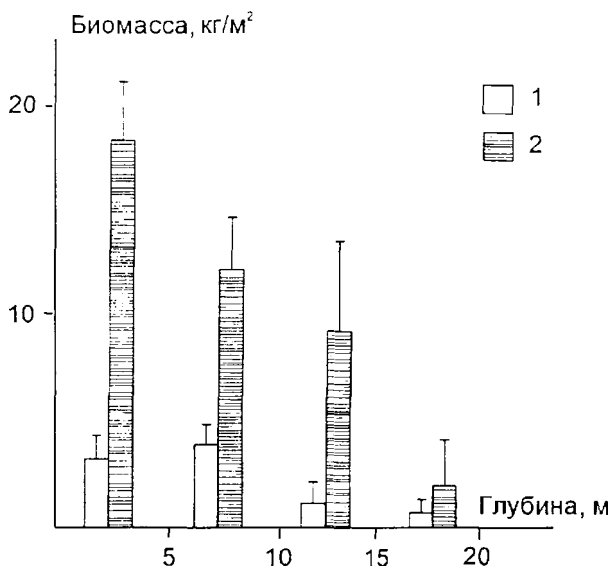


Рис. 47. Изменение обилия ламинариевых водорослей в прибрежье о-ва Бсринга (Командорские острова) в 1986 г. (1) и 1991 г. (2)

ли, что заросли *Alaria fistulosa* в настоящее время занимают огромные пространства мелководий, вдоль тихоокеанского побережья острова и особенно в северной его части. На основании водолазных исследований установлено, что верхняя граница сплошных зарослей ламинариевых начинается на литорали, а нижняя опустилась до глубины 12-15 м. Отдельные группы водорослей *A. fistulosa* и *Laminaria dentigera* обнаружены на глубинах до 22-25 м. Значительно увеличилось обилие ламинариевых водорослей в целом. Если в 1986 г. на глубинах 0-15 м их биомасса составляла в среднем $3,1 \pm 0,5$ кг/м², то в 1991 г. она достигла $11,3 \pm 1,7$ кг/м² (т.е. стала такой же, как в 1986 г. на о-ве Медном). Максимальная биомасса кельпа – от 12 до 18 кг/м² – приходится на глубины 5-7 м, где доминирует *L. dentigera*. Наибольшие изменения обилия водорослей (в 6 раз) отмечены на глубинах 10-15 м (рис. 47).

Произошли дальнейшие изменения распределения, плотности поселения, биомассы и размерного состава морских ежей. За рассматриваемый период средняя биомасса морских ежей на глубинах от 1 до 30 м уменьшилась в 3 раза ($538,9 \pm 12,1$ и $168,6 \pm 25,2$ г/м² соответственно). В верхней сублиторали до глубины 10 м ежи очень малочисленны. Их биомасса варьировала от $3,0 \pm 1,0$ до $13,1 \pm 6,6$ г/м², в то время как в 1986 г. она изменялась от 300 до 600 г/м², а в

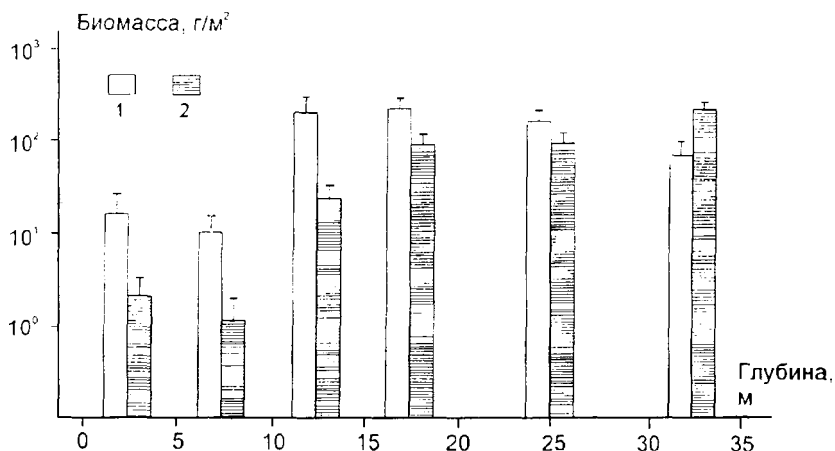


Рис. 48. Изменение с глубиной обилия морских ежей *Strongylocentrotus polyacanthus* (1) и *S. pallidus* (2) в прибрежье о-ва Беринга (Командорские острова) в 1991 г.

отдельных пятен достигала 16-20 кг/м². Вблизи м. Монати, где постоянно держится около 300 каланов, максимальная величина средней биомассы ежей составила $120,7 \pm 49,2$ г/м². В целом для поселений морских ежей в районе о-ва Беринга их максимальная биомасса зарегистрирована в бух. Полуденной ($860,1 \pm 32,8$ г/м²), где был обнаружен рефугиум ежей на глубине 10-12 м. Сообщество бентоса в этом районе представляло собой типичную «ежовую пустошь» посреди мощных зарослей *Alaria fistulosa*. Водоросли на скальном субстрате были представлены лишь некрустирующими известковыми багрянками и *Agarum clathratum*, а из животных наиболее обильными были губки. Площадь рефугиума составляла несколько сотен квадратных метров.

За исключением отдельных рефугиумов, которые, как правило, встречались на глубинах менее 15 м, вертикальное распределение морских ежей было довольно однообразным: их численность и биомасса возрастали по мере увеличения глубины до 15-20 м и далее изменялись незначительно; как и в 1986 г., биомасса составляла в среднем $220,1 \pm 51,0$ г/м². На глубинах более 30 м она уменьшалась. Средняя величина плотности ежей в 1986 г. на глубинах 10-15 м варьировала от 123 до 420 экз./м², а в 1991 г. она в тех же местобитаниях изменялась от 4 до 58 особей. За 5-летний период наибольшие изменения обилия произошли в популяции *S. polyacanthus* (рис. 48). Средняя биомасса этого вида на малых глубинах снизилась более чем в 5 раз. Доля в биомассе более глубоководного вида *S. pallidus* на мелководьях возросла, хотя по-прежнему его максимальное обилие было приурочено к глубинам более 20 м.

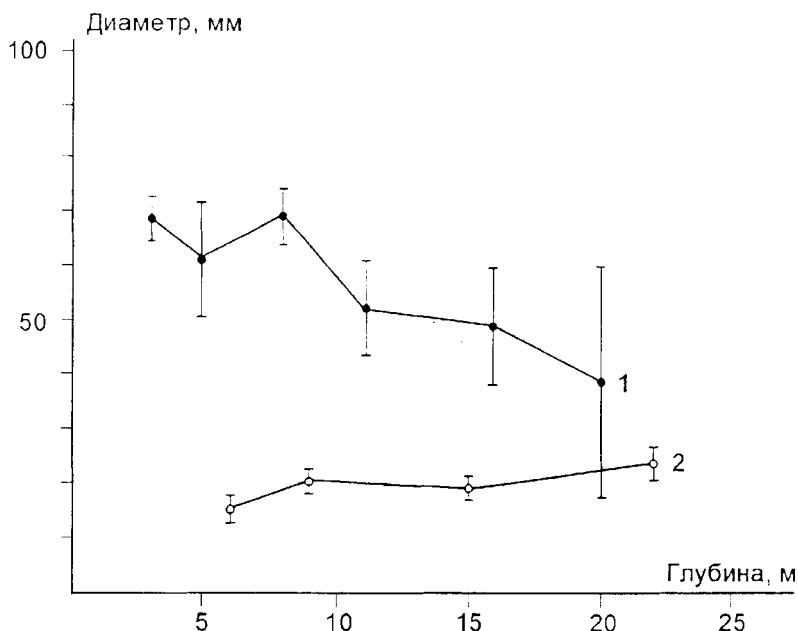


Рис. 49. Изменение с глубиной среднего диаметра морских ежей у о-ва Беринга в 1991 г. (1) и восточной Камчатки в 1985 г. (2)

Вертикальное распределение биомасс морских ежей на тихоокеанском и берингоморском побережьях о-ва Беринга было различным. В большинстве исследованных районов восточного побережья максимальное обилие ежей было приурочено к глубине около 15 м (рис. 48), приблизительно так же, как это наблюдалось в рефугиумах на глубинах около 10-12 м. Это, в частности, обусловлено тем, что в берингоморском прибрежье на указанных глубинах часта смена каменистых и скальных грунтов песчаными и смешанными, на которых обилие ежей резко уменьшается.

Изменение биомассы морских ежей в сообществах ламинариевых водорослей связано не только с уменьшением плотности поселения, но и с уменьшением средних размеров особей. В 1991 г. во всех пробах средний диаметр особей не превышал 26-28 мм. Отмечена общая тенденция увеличения среднего диаметра максимального размерного класса морских ежей с глубиной на мелководьях тихоокеанского побережья о-ва Беринга (рис. 49), в то время как на берингоморском побережье и в рефугиумах явных закономерностей не наблюдалось. По сравнению с 1986 г. особи крупнее 50 мм в диаметре панциря

Изменения биомасс некоторых таксонов зообентоса
в районе о-ва Беринга в период с 1986 по 1991 г.

Таксон	Район	Глубина, м	Биомасса, г/м ²	
			1986 г.	1991 г.
<i>S. polyacanthus</i>	М. Входной Риф (рефугиум)	1-2	18444.0±2354.4	17.2±10.5
	Литоральные ванны	+1	404.5±284.8	0
<i>M. kurilensis</i>	М. Входной Риф	20-30	4175.0±1667.6	26.8±23.9
	О-в Топорков, лито- ральные ванны	+0.5	22889.0±14130.3	0
<i>C. japonica</i>	Все побережье	10-30	67.4±20.2	5.3±4.8
	О-в Топорков	20-30	126.1± 60.4	0.1±0.1
<i>Vilasina</i> spp.	Все побережье	10-30	38.0±23.1	0.2±0.2
<i>Asteroidea</i>	То же	5-32	403.5± 156.2	58.6±20.3
<i>Pteraster</i> spp.	---	10-30	23.4±8.0	0
<i>Monia macrochisma</i>	М. Входной Риф (рефу- гиум)	20-30	1668.0±1216.1	1446.4±807.1

не встречались вовсе, а доля ежей крупнее 30 мм во всех пробах составляла около 9 %. Таким образом, размерная структура поселений морских ежей в районе о-ва Беринга в 1991 г. стала такой же, как в районе о-ва Медного в 1986 г., и существенно отличалась от таковой на восточной Камчатке (рис. 49).

В период с 1986 по 1991 г. произошли заметные изменения в распределении и обилии некоторых крупных организмов зообентоса, которыми питается калан (табл. 39). Например, на сублиторальной банке *Modiolus kurilensis*, обнаруженной в 1986 г. в районе о-ва Топорков, остались лишь отдельные мелкие особи. На заиленных скалах на глубине 20-30 м, где ранее обитали моллюски и морские ежи, в 1991 г. обнаружено сообщество бурых водорослей и морских звезд *Lethasterias nanimensis helifera*. От бывшего поселения модиолусов остались лишь следы на грунте в виде углублений и ямок, как будто их выкопали совсем недавно. Отсутствуют моллюски и в литоральных ваннах на м. Входной Риф и о-ве Топорков, где они были многочисленными. Морские ежи *S. polyacanthus* также исчезли из литоральных ванн и из рефугиума в районе м. Входной Риф. Биомасса и частота встречаемости крупной голотурнии *Cucumaria japonica* существенно уменьшились, особенно в районе ее массовых поселений в 1986 г. В целом снизилось обилие двустворчатых моллюсков *Vilasina* spp. Уменьшилась биомасса морских звезд, особенно мягкотелых видов рода *Pteraster* (главным образом *P. octaster* и *P. tessellatus*). Вместе с тем биомасса обитающего на вертикальных поверхностях скал двустворчатого моллюска *Monia macrochisma* практически не изменилась, что, вероятно, связано с наличием у него прочного биссуса и очень твердой раковины.

СТАБИЛЬНОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭПИБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ: ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

6.1. Пертурбации в биотопах и устойчивость сообществ эпибентоса

В рассуждениях об устойчивости сообществ бентоса прежде всего необходимо определить интенсивность и направленность изменений условий среды, в которых они функционируют, а также продолжительность пертурбаций (Sutherland, 1984). В результате анализа собственных и привлеченных данных J.P. Sutherland пришел к тривиальному выводу о том, что в пределах коротких временных интервалов почти все сообщества эпибентоса относительно стабильны, а в значительных временных масштабах «глобально устойчивых» сообществ не существует. Пертурбации, происходящие в биотопах, могут носить регулярный (предсказуемый) характер, могут быть долгопериодическими и стохастическими, кроме того, они различаются по пространственным масштабам (Osman, 1977; Sutherland, 1978, 1981, 1984; Glemarec, 1979; Ошурков, Луканин, 1982; Okamura, 1986; Glynn, 1988; Hart, Scheibling, 1988; McGinness, 1988; Southword et al., 1990).

И.В. Бурковским с соавторами (Бурковский и др., 1989; Бурковский, 1992) экспериментально показано, что различные нарушения структуры микробентосных сообществ или их отдельных блоков, не связанных с необратимыми изменениями среды обитания, носят обратимый характер. При снятии действия дестабилизирующего фактора для восстановления прежних сообществ требуется время, достаточное для смены сотен и тысяч поколений различных инфузорий. Однако при катастрофических пертурбациях возвращение биоты к исходному состоянию невозможно вообще: отсюда возникает необходимость предотвращения таких событий.

Вследствие легкости, с которой развиваются и существуют на искусственных субстратах сублиторальные эпибентосные сообщества (обрастание), они уже давно находятся в фокусе экологических исследований (Sutherland, 1984). В частности, их исследования используют в развитии теорий островной биогеографии (Schoener, 1974; Osman, 1978), сукцессий (Scheer, 1945; Sutherland, Karlson, 1977; Ошурков, 1985; Ошурков, Серавин, 1983) и стабильности (Sutherland, 1974, 1981, 1984). Не вызывает сомнений, однако, тот факт, что обрастание, понимаемое как эпибентос исключительно антропогенных субстратов (Редфилд, Диви, 1957; Резниченко и др., 1976), имеет некоторые структурные особенности по сравнению с расположенными поблизости эпибентосными сообществами природных твердых грунтов. Возникает вопрос о правомочности экстраполяции данных о сукцессиях и стабильности сообществ обрастания на эпибентос в целом. Ряд исследователей, не высказываясь определенно по этому поводу (Зевина, 1961, 1972; Тарасов, 1961а,б; Рудякова, 1967), при недостатке сведений об обрастании приводили данные о структуре, распределении и обилии эпибентосных сообществ каменистых и скальных субстратов. Другие, например А.Н. Горин (1980), полагали, что «сообщества обрастания по отношению к бентосу имеют много общего». Третьи (В.Д. Брайко, устное сообщение) считали, что нет принципиальной разницы между обрастанием и эпибентосом в пределах ограниченной акватории. Тот факт, что обрастание имеет сукцессионный тип развития, постулировался многими исследователями (Scheer, 1945; Caspers, 1950; Allem, 1957; Crisp, 1965; Calder, Brehmer, 1967; Zavodnik, Igic, 1968; Зевина, 1972; Брайко, 1974; Брайко, Долгопольская, 1974; Golikov, Scarlato, 1975; Alfieri, 1975; Russell, 1975; Rigggio, Mazzola, 1976; Relini et al., 1976; Брайко, Кучерова, 1976; Сиренко и др., 1978; Chlain, Cook, 1979; Clokie, Boney, 1980; Ошурков, Серавин, 1983; Ошурков, 1985). Некоторые авторы отрицали явление сукцессии при формировании обрастания в субтропических и нижебореальных водах (Schoener, 1974; Luckens, 1975), а отдельные исследователи даже утверждали, что специфика обрастания повсеместно заключается в непредсказуемости его развития (Sutherland, Karlson, 1973; Sutherland, 1974, 1975, 1978). Последнее базируется на том, что в резко градиентных условиях среды не существует видов, обладающих такими характеристиками, как стабильное пополнение молодью, способность занимать ранее заселенные субстраты и долговечность (способность длительное время противостоять оседанию и развитию других видов эпибентоса). Результаты многолетних исследований развития обрастания в Белом море (Ошурков, 1985; Oshurkov, 1992) и прикамчатских водах Тихого океана (Ошурков, 1986, 1987; Oshurkov, Ivanjushina, 1993) привели нас к выводу, что такая постановка вопроса без анализа динамики параметров среды

Особенности формирования эпибентосных сообществ в стабильных (А)
и изменчивых (Б) местообитаниях

А	Б
Первоначальное пополнение сообществ за счет вагильных животных и пелагических личинок, преимущественно лецитотрофных	Пополнение преимущественно за счет пелагических, планктотрофных личинок
Видовое богатство на промежуточных этапах сукцессии высокое, в климаксе снижается	Видовое богатство на промежуточных этапах сукцессии низкое и возрастает по мере стабилизации сообщества
Виды-эдификаторы развиваются медленно	Виды-эдификаторы развиваются быстро
Сукцессия длительная, полифазная. Только начальные этапы развития эпизонов продолжаются более 5 лет	Сукцессия быстрая; первые фазы развиваются в течение 1-2 лет
Сукцессия направленная или имеет долгопериодическую цикличность: сообщества остаются стабильными в течение столетий	Сукцессия, как правило, циклическая, короткопериодическая: сообщества постоянно или эпизодически элиминируют и восстанавливаются
Начальные фазы сукцессии мало зависят от сезонных и межгодовых флуктуаций размножения бентосных организмов	Начальные фазы сукцессии существенно зависят от сезонных и многолетних особенностей размножения бентосных организмов
В развивающихся сообществах преобладают трофические и топические аллелохимические взаимоотношения; формируются «биологически контролируемые сообщества»	Преобладают топические взаимоотношения среди организмов, толерантных к условиям данного местообитания; формируются «физически контролируемые сообщества»
«Ключевые виды» – фитофаги или хищники – ограничивают развитие популяций многих видов бентоса в ходе сукцессии. В зрелых сообществах преимущество получают колоннальные и одиночные несъедобные организмы	«Ключевых видов» нет; преимущество получают наиболее эврибонтные организмы, имеющие мощное и стабильное пополнение за счет планктотрофных личинок. Хищники определяют нижние границы сообществ

некорректна. Формирование эпибентосных сообществ, в том числе и сообществ обрастания антропогенных субстратов, имеет некоторые характерные черты, зависящие не от качества субстрата, а от изменчивости гидрологических и гидрохимических параметров местообитаний (табл. 40).

Кроме того, сукцессия – безусловно, закономерный процесс формирования обрастания, по крайней мере для морей умеренной климатической зоны, поскольку на протяжении 15 лет мы наблюдали ежегодно (Белое море) или с периодом в 2-3 года (Авачинская губа) повторяющуюся смену фаз развития эпибентоса. В течение 1-3 лет происходило замещение группировок организмов, обладающих: 1) короткой продолжительностью существования, 2) сравнительно низкой конкурентной активностью, 3) небольшими размерами,

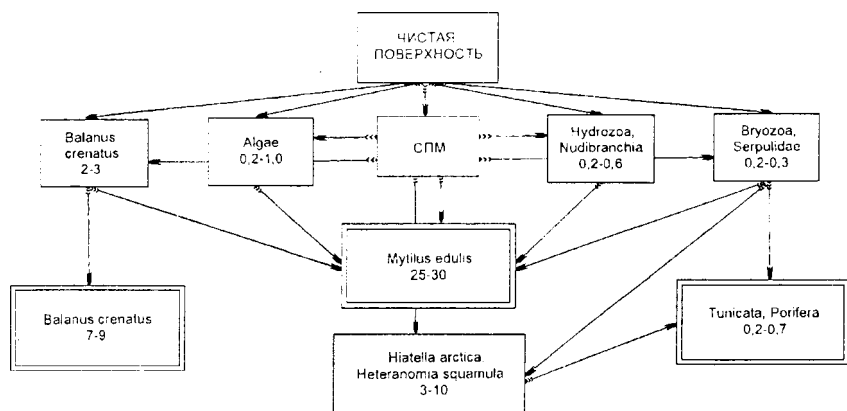


Рис. 50. Сукцессия сообществ обрастания субстратов, значительно удаленных от грунта. Одинарными линиями обведены пионерные сообщества, двойными – относительно устойчивые сообщества. Цифры обозначают размах варьирования биомассы сообщества (кг/м²). Стрелки указывают основные направления сукцессии обрастания

4) относительно низкими биомассами и высокими скоростями нарастания биомассы (продуктивностью) – сообществами двустворчатых моллюсков (Mytilidae), усовогих раков (Balanidae), бурых водорослей (Laminariales, Fucales), асцидий и губок (рис. 50, 51). Все они образуют устойчивые сообщества (10 и более лет) в различных мелководных биотопах и характеризуются: 1) сравнительно большой продолжительностью жизни особей, 2) стабильным пополнением молодью, 3) высокой конкурентной способностью, 4) значительными размерами особей, 5) высокими биомассами. Следует отметить, что не обязательно массовые представители этих групп должны обладать всем комплексом характеристик, приведенных выше, однако в силу повышенной толерантности к воздействию основных факторов среды (соленость, температура, гидродинамические нагрузки) популяции большинства из них способны к длительному существованию в условиях литорали и верхней сублиторали (Dayton, 1971; Paine, 1974; Connell, 1972, 1975).

Сравнительные исследования эпибентосных сообществ и антропогенных и природных субстратов, проведенные нами в Белом море и северо-западной части Тихого океана, позволили установить, что так называемые типы обрастания: баянусный, гидроидный, мидиевый, водорослевый и другие (Рудякова, 1958; Горин, 1980) – суть различные серии или фазы сукцессий эпибентоса, которые безусловно имеют специфические качественные и количе-

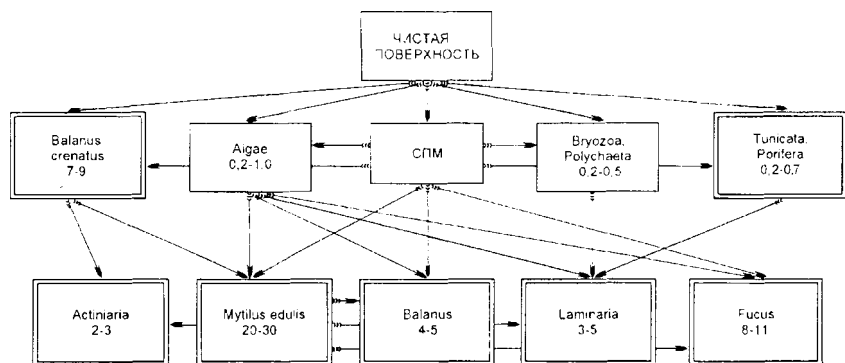


Рис. 51. Сукцессия сообществ обрастания субстратов, контактирующих с грунтом. Обозначения те же, что на рис. 50

ственные признаки, отличающие их и друг от друга, и от наиболее широко распространенных сообществ верхней сублиторали. В условиях резких градиентов солености (приэстуарные районы), в которых, как правило, расположено большинство различных гидротехнических сооружений, или повышенного водообмена (узости приустьевых участков бухт фьордового типа, корпуса судов, водоводы энергетических установок) и на антропогенных, и на естественных субстратах сукцессии эпибентоса не достигают климакса в силу частых и значительных изменений параметров морской среды. В таких экотопах формируются относительно устойчивые сообщества наиболее эврибионтных видов однолетних водорослей, кишечнополостных, усногих раков и двустворчатых моллюсков.

Видовой состав и количественные характеристики таких сообществ оказались весьма близкими в северных районах Атлантики и Пацифики (Ошурков, 1985, 1986; Ошурков и др., 1989а,в). Их основу составляют или одни и те же амфибореальные (*Obelia longissima*, *Balanus crenatus*, *Hiatella arctica*, *Harmothoe imbricata*, *Metridium senile*), или викарирующие виды (*Mytilus edulis*, *M. trossulus*, *Nereis pelagica*, *N. vexillosa*). Последнее, впрочем, не вполне очевидно.

Сопоставление тенденций формирования сообществ бентоса в нарушенных эстуарных местообитаниях (Луканин и др., 1986а,б; Луканин, 1979) и сообществ обрастания в районах с пониженной соленостью воды (Ошурков и др., 1985; Ошурков, 1986) в Белом море и на мелководьях восточной Камчатки показало их большое сходство. В сравниваемых экотопах в течение нескольких месяцев (лет) развивались сообщества мидий и(или) баланусов. В

местообитаниях со значительными градиентами абиотических факторов го-меостаз таких сообществ поддерживается высоким и достаточно постоянным пополнением молодью этих животных. Кроме того, резистентность мидий, баянусов и обитающих совместно с ними организмов к периодическому силь-ному опреснению оказывается более высокой, чем у бурых водорослей и хищ-ников – морских звезд (Дробышев, 1975; Бергер, Луканин, 1979; Саранцова, Кулаковский, 1985). Выведение системы из равновесного состояния возмож-но как при резких стрессовых изменениях факторов среды (уменьшение со-лености ниже предела толерантности этих организмов), так и в ходе посте-пенного изменения эдафона в результате автоэвтрофикации мидиевых банок или механического разрушения субстратов. Стабилизация биотопов на уров-не прежних характеристик сопровождается быстрыми восстановительными сукцессиями благодаря высокому личиночному пулу популяций баянусов и мидий и ограниченной межвидовой конкуренции. Периодичность развития и деградации мидиевых поселений может значительно варьировать в различа-ющихся местообитаниях (Луканин и др., 1986а; Луканин, 1989). Таким обра-зом, кажущиеся различия формирования и структуры сообществ обрастания антропогенных субстратов и бентоса есть артефакт, возникающий при сопос-тавлении *гетерохронных* и *гетерохорных* группировок эпибентоса.

Наиболее широко распространенными и стабильными в условиях верх-ней сублиторали морей высокобореальной и субарктической зон являются сообщества бурых водорослей (Дерюгин, 1928; Виноградов, 1946; Гурьяно-ва, 1948; Пропп, 1966, 1971; Голиков, Скарлато, 1982; Голиков, 1985). Многие из них отличаются высокой пластичностью (быстрым восстановлением после катастрофических пертурбаций) (Денисов, Денисова, 1979; Ошурков, Ива-нюшина, 1991), высокой устойчивостью к значительным гидродинамическим нагрузкам, однако по отношению к другим факторам среды (солености, осы-ханию) их пределы толерантности уже, чем у мидий и баянусов. В условиях незначительных колебаний этих параметров (например, в сублиторали откры-тых побережий) ламинариевые водоросли вытесняют мидий и баянусов на литораль и формируют климаксные сообщества кельпов. Подобный процесс прослежен и описан нами на примере эпибентоса затопленного в Белом море судна «Профессор Месяцев» (Oshurkov, 1992).

Сукцессия эпибентоса, завершающаяся формированием сообществ ла-минарий, может происходить быстро (1-3 года), как это имело место в обра-стании на Командорских островах, или медленно (10-15 лет), когда первонач-ально развивалось сообщество мидий (обрастание судна на Белом море). Механизмы конкурентного замещения одних сообществ другими могут так-же различаться (Connell et al., 1987; Walker, Chapin, 1987), но даже в «физи-чески контролируемых» сообществах, каковыми безусловно являются верх-

несублиторальные сообщества баянусов, мидий и бурых водорослей, выделить первостепенные не всегда представляется возможным (Scheltema, 1974). Замещение некогда существовавших в ряде районов Кандалакшского залива Белого моря мидиевых банок (Морева, 1939; Паленичко, 1947, 1968) сообществами ламинарий и фукоидов происходило, вероятно, в результате как прямой топической конкуренции, так и увеличения элиминации мидии вследствие хищничества морских звезд. Однако первопричинами дестабилизации мидиевых сообществ, например в губе Ковда, послужило увеличение солёности воды после переброски основного пресноводного стока р. Ковда в водохранилище Князегубской ГЭС, а в Лов-губе – заиливание мидиевых банок, возможно, в процессе автозвтрофикации.

Таким образом, в верхней сублиторали от 0 до 15 м на твердых субстратах могут существовать по крайней мере 5-6 хорошо выраженных альтернативных сообществ: мидий–баянусов, бурых водорослей порядков *Laminariales* и *Fucales*, губок, актиний и асцидий. Как показали исследования обрастания на Белом море и в прикамчатских водах Тихого океана, смешанные структуры характеризуют проходящие сукцессии и являются неустойчивыми. По этой причине практически невозможна организация длительного (более 1-2 лет) совместного культивирования ламинарий и мидий (бикультура), несмотря на кажущиеся преимущества такого подхода (Макаров, 1987).

6.2. Неоднородность населения бентали и её возможные причины

В связи с перспективой расширения хозяйственной деятельности на дне Мирового океана необходимо отчетливо представлять, какие процессы будут происходить в нарушенных сообществах бентоса и как они отразятся в конечном итоге на популяциях промысловых и редких видов морских организмов. Иными словами, необходимы сведения об устойчивости сообществ бентоса, их пространственной организации, направлениях и скоростях сукцессий. Наибольшую информацию по этим вопросам можно получить либо в ходе длительных экспериментов *in situ*, либо при количественных описаниях с последующим сравнительным анализом заведомо разновозрастных (поврежденных и неповрежденных) сообществ сходных местообитаний (исторический подход) или однотипных сообществ в различных акваториях (географический подход). Во время исследований сообществ бентоса мелководий Курильских островов (Лукин, Шорников, 1971; Лукин, 1974, 1975, 1979) было обнаруже-

но, что видовой состав и вертикальное распределение крупных таксонов беспозвоночных и водорослей на тихоокеанских и охотоморских побережьях островов отчетливо различались. Это объясняли различиями гидрологических условий и неодинаковым прессом хищника-калана, который образует наиболее плотные скопления на восточных побережьях и оконечностях островов (Шитиков, 1971; Шитиков, Лукин, 1977). Названными авторами также отмечено, что в районе о-ва Атласова калан практически отсутствовал, о чем, в частности, свидетельствовали и наши данные о значительных скоплениях морских ежей в верхней сублиторали (Ошурков, Иванюшина, 1991; Oshurkov, Ivanjushina, 1993). Кроме того, о-в Атласова имеет малые размеры и полностью расположен в Охотском море, поэтому говорить о каких-либо особенностях гидрологического режима на различных участках его мелководий нет оснований. Таким образом, обнаруженные нами различия видового состава и структуры эпибентосных сообществ на разновозрастных субстратах, вероятнее всего, обусловлены автохтонными процессами развития эпибентоса. Иными словами, отмеченная гетерогенность (мозаичность) распределения бентоса на одинаковых глубинах и грунтах имеет сукцессионную природу, а выделенные сообщества суть различные фазы или стадии сукцессий. Судя по изменениям обилия и разнообразия инкрустирующих кораллиновых и других сессильных организмов, сукцессия направлена в сторону формирования сообщества известковых водорослей.

Ассоциации инкрустирующих кораллиновых водорослей родов *Lithothamnion*, *Lithophyllum*, *Clathromorphum* типичны для твердых грунтов верхней сублиторали (10-30 м, иногда 0-50 м) северных районов Атлантики и Пацифики (Пропп, 1964, 1966, 1971; Adey W., Adey P., 1973; Lebednik, 1976; Lebednik, Palmisano, 1977; Лукин, 1979; Фадеев, 1985; Sebens, 1985, 1986; Ошурков и др., 1989а,в; Иванюшина и др., 1991). Доминирующими видами зообентоса в них обычно являются морские ежи. Очевидно, что эти ассоциации следует считать наиболее стабильными или климаксными, поскольку они преобладают в однотипных экотопах всех окраинных бореальных морей.

Многие исследователи (Пропп, 1966; Денисов, Мокиевский, 1969; Лукин, 1979; Saenger et al., 1979; Погребов, 1979; Himmelman, Lavergne, 1985; Sousa, 1984; Sebens, 1985, 1986) отмечали значительную гетерогенность (мозаичность) видового состава и обилия организмов бентоса в верхней сублиторали. Основными причинами такой гетерогенности считают нарушения, возникающие в результате стрессовых ситуаций. Они могут быть обусловлены абиотическими факторами, мощным прессом хищничества или антропогенным воздействием (Sanders, 1968; Paine, 1974; Jackson, 1975; Gray, 1977, 1980, 1989; Glemarec, 1979; Walker, Chapin, 1987; Киселева, 1988). Крупные нарушения среды связаны с последствиями вулканической деятельности (из-

вержение лав, выпадение пеплов, цунами), денудационными процессами на побережье и эрозией прибрежных скальных пород, в результате которых в сублитораль поступает огромное количество скального обломочного материала (Каплин и др., 1991). Таким образом на литорали и в верхней сублиторали появляются новые, не заселенные субстраты. Нарушениями также следует считать привнесение в морскую среду антропогенных субстратов (Sutherland, 1974, 1981, 1984). В результате разрушения или полного уничтожения сообществ донных организмов возникают различные по продолжительности сукцессии (Holling, 1973; Connell, Slatyer, 1977; Osman, 1977; Sousa, 1979a; Frontier, 1985; McGinness, 1988).

В сильно изменчивой морской среде (например, на прибойной литорали) эпибентосные сообщества представлены всем многообразием сукцессионных стадий, что является результатом постоянных нарушений биотопа: переворачивание отдельных камней (Dean, Connell, 1987a,b; Sousa, 1979a,b;), непосредственное гидродинамическое воздействие (Dayton, 1971, 1975a,b; Paine, Levin, 1981; Sutherland, 1984), катастрофическое опреснение поверхностных вод в весенний период (Русанова, Хлебович, 1967; Хлебович, 1974; Бергрер, 1986; Луканин, Ошурков, 1981). Поэтому на литорали мозаика сообществ имеет ярко выраженный характер, часто является мелкомасштабной, а сукцессии протекают быстро и, как правило, не завершаются климаксом, а достигают лишь одного из наиболее устойчивых состояний (Holling, 1973; Gray, 1977; Mann, 1977; Osman, 1977). В более стабильных условиях сублиторали крупные нарушения придонной среды относительно редки, а сукцессии имеют большие временные масштабы. Поэтому при изучении сублиторальных сообществ исследователям трудно представить, что, наблюдая мезонеоднородность населения бентали, они могут иметь дело с различными стадиями сукцессий, вызванных историческими пертурбациями в биотопах. Такие события могут быть обусловлены сверхсильными штормами, цунами, Эль-Ниньо, подводными оползнями, тектоническими процессами или мощным антропогенным воздействием.

Явно обнаружить сукцессионные преобразования можно лишь во время весьма длительных экспериментов либо заведомо зная время начала развития данных сообществ после стрессовых воздействий. Такая возможность представилась нам на подводных лавовых потоках вулкана Алаид. Исследованные разновозрастные сообщества эпибентоса представляют собой различные стадии первичной сукцессии: от пионерных группировок до устойчивых многолетних сообществ. На начальных этапах сукцессии (менее 10 лет) из сессильных организмов доминируют спирорбиды и корковые мшанки. Затем начинают преобладать более тугорослые организмы: губки и серпулиды. В течение нескольких десятилетий сообщество еще содержит элементы ранних

стадий сукцессии, но они играют в бентосе подчиненную роль. Постепенно появляются новые виды, способные конкурировать с первопоселенцами за пространство: увеличивается обилие губок, серпулид, кораллиновых водорослей; появляются брахиоподы и специфическая эндолитофауна известковых багрянок по мере их роста. В климаксом сообществе инкрустирующие известковые багрянки абсолютно доминируют среди прикрепленных организмов, хорошо развита эндолитофауна, высоко разнообразие и обилие долгоживущих колониальных животных (губок, гидрокораллов, альтионарий, горгонарий). Элементы ранних и средних стадий сукцессии (спирорбиды, серпулиды, корковые мшанки, гидроиды) практически исчезают. Очень немногочисленны пластинчатые и нитчатые водоросли. Обилие вагильных животных остается почти неизменным на всех стадиях сукцессии, по-видимому, вследствие того, что большинство этих организмов являются полифагами и, кроме того, не участвуют в конкурентных взаимоотношениях за свободный субстрат.

В исследованных сообществах видовое разнообразие увеличивается от ранних стадий сукцессии к средним, где достигает максимума, и снижается в зрелом сообществе. Повышение разнообразия на средних стадиях, видимо, обусловлено наличием смеси видов, характерных для разных фаз сукцессии (более ранних и более поздних). Уменьшение видового разнообразия в устойчивом сообществе легко объясняется увеличением доли косного вещества доминирующего вида инкрустирующих багрянок *Clathromorphum nereostratum* и как следствие снижением «выравненности» относительного обилия видов (при учете по биомассе). Так, на древних лавах вулкана Алаид доля косного вещества в общей биомассе бентоса составляла около 60 %, а без учета хищников и фитофагов, имеющих приблизительно одинаковое обилие в разновозрастных сообществах, эта величина достигала более 80 %. Подобный описанному нами тренд видового разнообразия (но не количества таксонов) отмечен в экспериментах в верхней сублиторали в районе Вудс Холла (Osman, 1977) при формировании сообществ эпифауны на крупных и мелких камнях.

На разных стадиях сукцессии роль таких механизмов, формирующих сообщество, как конкуренция за субстрат (в том числе посредством ингибирования), хищничество и стабилизация обилия отдельных популяций за счет постоянного и высокого личиночного пополнения, может быть неодинакова (Connell, 1975, 1983; Turner, 1983; Connell et al., 1987; Dean, Connell, 1987a,b; Walker, Chapin, 1987; и др.). Развитие сессильных организмов и увеличение их проективного покрытия на субстрате влечет за собой усиление межвидовой конкуренции за пространство. Кораллиновые водоросли и губки «обрастают» первопоселенцев и ингибируют оседание и рост многих беспозвоночных и водорослей (Dayton, 1975a,b; Jackson, 1979; Masaki et al., 1981; Sebens, 1985; Hirata, 1987; Porter, Targett, 1988), что в сочетании с хищничеством

способствует развитию инкрустирующих багрянок (Sebens, 1986; Fletcher, 1987) и колониальных животных. Последние менее подвержены влиянию хищничества и способны использовать ресурсы, недоступные другим организмам (Jackson, 1977; Green et al., 1983; Sara, 1986), поэтому их роль в ходе сукцессии увеличивается.

Анализ скорости роста в толщину некоторых массовых видов эпипитических кораллиновых водорослей (Lebednik, 1976; Edyvean, Ford, 1987; и др.) в высоких широтах Атлантики и Пацифики показал, что она не превышает 0,5 мм/год. Толщина живых корок *Clathromorphum nereostratum* в относительно стабильных условиях сублиторали (глубины более 15 м) обычно варьирует от 10 до 40 мм, а в некоторых районах Курильских островов (Клочкова, Демешкина, 1985), восточной Камчатки и Командорских островов (наши данные) она превышает 50 мм. Наличие у этих водорослей некоторых морфологических структур (Adey, 1970; Ford et al., 1983) позволяет довольно точно определять возрастную структуру поселений макрофитов и методом линейной экстраполяции – приблизительный возраст зрелых сообществ эпибентоса. По предварительной оценке возраст сообществ инкрустирующих кораллиновых водорослей в Авачинской губе на глубинах 3-10 м составляет 20-30 лет, а в открытых районах северных Курил, восточной Камчатки и Командорских островов на глубинах 15-30 м он достигает 80-100 лет.

Таким образом, во многих случаях неоднородность населения бентали в верхней сублиторали обусловлена наличием разновозрастных субстратов и сообществ эпибентоса, представляющих собой различные сукцессионные серии. Поскольку сукцессии протекают крайне медленно, они практически не могут быть исследованы лишь экспериментальными методами. Датировка таких сообществ и выявление структуры сукцессионных серий могут быть основаны на определении максимального возраста эпипитических водорослей, подобно тому как это делается по методу дендрохронометрии, применяемому в фитоценологии.

6.3. Роль «ключевых видов» в формировании и распределении эпибентосных сообществ

Для прогнозирования промысловой деятельности на шельфе принципиальным является, казалось бы, чисто теоретический вопрос о возможности существования альтернативных сообществ бентоса в одной и той же физи-

ческой среде. При этом, несмотря на некоторые частные разногласия (Foster, Schiel, 1988; Estes, Harrold, 1988), существенная роль в формировании сообществ кельпа отводится хищникам или фитофагам, т. е. биологическим взаимоотношениям (Sutherland, 1984).

Морская биота Командорских островов во многом отличается от биоты ближайших районов Камчатского полуострова (Иванюшина и др., 1991) и, судя по литературным данным (Estes, Palmisano, 1974; Estes et al., 1978), более напоминает таковую западных островов Алеутской гряды. Поэтому логично было предположить, что процессы, связанные с динамикой сообществ бентоса под влиянием хищничества калана, в сравниваемых местообитаниях будут носить универсальный характер. Однако ряд авторов (Сидоров, 1982а,б, 1987; Сидоров и др., 1982; Сидоров, Бурдин, 1986) имеют другой взгляд на природу изменений в бентали. Они, правда не приводя убедительных количественных данных, постулировали существование так называемого командорского эффекта, выражающегося в гиперэвтрофикации прибрежных вод в отдельные годы в летний период. Гиперэвтрофикация, по мнению этих авторов, вызвана избытком биогенов вулканической природы, которые переносятся с п-ова Камчатка во время извержений вулканов. Биогены способствуют возникновению токсичных «красных приливов», вызывающих массовую смертность бентоса. Кроме того, вспышки обилия фитопланктона, по их мнению, приводит к гипоксии в зоне фитали, особенно в поясе *Alaria fistulosa*, и возникновению «заморов». По представлениям названных исследователей, именно абиотические факторы (уникальные для Командор) являются основной причиной динамических процессов в прибрежной экосистеме островов, сопровождающихся массовой гибелью донных беспозвоночных и резким увеличением обилия макрофитов.

Допуская повышенную вероятность значительной элиминации слабо-прикрепленного и вагильного бентоса в открытых островных экосистемах во время сильных и продолжительных штормов, мы не можем в целом согласиться с «вулканической» и «метеорологической» гипотезами К.С. Сидорова и с реальным существованием значительного дефицита кислорода в динамичных прибрежных экосистемах Командорских островов.

Данные о распределении и размерном составе морских ежей в прикамчатских водах Тихого океана и Курильских островов (Шитиков, 1971; Шитиков, Лукин, 1977; Лукин, 1974, 1975, 1978, 1979) свидетельствуют о том, что в местах локализации крупных поселений калана отмечается характерное и для Командорских островов своеобразие видового состава, распределения и обилия многих компонентов донных сообществ. По сравнению с районами, не посещаемыми каланом, уменьшаются размеры и биомасса морских ежей на

мелководьях, увеличивается глубина распространения и обилие многих видов бурых водорослей, исчезают или становятся редкими крупные ракообразные, моллюски и иглокожие. Так, на о-ве Уруп (Курильские острова), где сосредоточены наиболее крупные поселения калана (2000-2600 особей), заросли ламинариевых распространяются до глубины 15 м, а *A. fistulosa* достигает глубины 25 м (Лукин, Шорников, 1971). Биомасса морских ежей варьировала от 18 г/м² на глубине 0-5 м до 191 г/м² на глубине 15-20 м, а в среднем для мелководной зоны составляла 85,9 г/м². На о-ве Симушир, где обитало около 100 особей калана (Шитиков, 1971), пояс ассоциации бурых водорослей достигал глубины 10 м, а биомасса ежей на глубине от 5 до 10 м в среднем составляла 1554,0±194,9 г/м². Аналогичные данные были получены нами во время исследований сообществ бентоса в районе о-ва Шумшу и м. Лопатка (Первый и Второй Курильский проливы), где численность калана была высокой, и на мелководьях о-ва Атласова, где в 1985 г. калан не встречался. В первом из сравниваемых районов размеры морских ежей не превышали 32 мм, максимальная биомасса составляла 412,0 г/м², а ее средняя величина на глубинах от 5 до 30 м – 149,7±28,4 г/м². В районе о-ва Атласова средняя биомасса только *S. polyacanthus* составляла 1965,0±1187,3 г/м², а максимальная биомасса (4820,0 г/м²) зарегистрирована в 1985 г. на глубине около 3-5 м, где обитали наиболее крупные животные (средний размер максимального размерного класса – 68,3±3,2 мм).

Необходимо отметить, что сравниваемые районы имеют совершенно одинаковые климатические, гидродинамические и вулканические условия. «Заморных явлений» в мелководной зоне прибрежий Курильских островов мы не наблюдали ни в 1985, ни в 1989 гг. (Иванюшина и др., 1991; Oshurkov, Ivanjushina, 1992). По данным ряда исследователей (Лукин, 1979; Погребов, 1979; Тарасов и др., 1985), даже в акваториях с ограниченным водообменом и проявлениями гидрологических аномалий, связанных с активным вулканизмом (острова Симушир, Итуруп, Ушишир), в верхней сублиторали концентрация кислорода в воде приближалась к 100 %-ному насыщению. С другой стороны, в Авачинской губе и бух. Кратерной о-ва Якича (Курильские острова) высокое содержание биогенов способствовало возникновению «красных приливов», однако организм, вызывающий это явление, планктонная инфузория *Mesodinium rubrum*, не является носителем токсина и не оказывает заметного влияния на структуру бентосных сообществ (Орлова и др., 1985; Тарасов и др., 1985; Ошурков, 1990).

Подтверждением биоценотической природы многих динамических процессов в прибрежных экосистемах, в данном случае прямого и опосредованного влияния хищника на структуру и распределение организмов фитали, яв-

ляются также наши данные по экологии морского ежа *S. polyacanthus* в местообитаниях, где калан отсутствовал или его группировки были малочисленными. За исключением биотопов, подверженных абразионному воздействию песков (северная половина Кроноцкого залива, Камчатский залив), морской еж повсеместно встречался в верхней сублиторали прибрежий восточной Камчатки, причем его биомасса закономерно и довольно монотонно уменьшалась от $6104,6 \pm 2360,9$ г/м² на глубинах 3-5 м до $249,1 \pm 71,4$ г/м² на глубинах 15-20 м, а в среднем по всем станциям от м. Поворотного (Авачинский залив) до м. Африка (Камчатский залив) составила $2571,0 \pm 623,9$ г/м². Повсеместно наблюдалось также уменьшение средней величины диаметра панциря у этого вида по мере увеличения глубины (рис. 49). Распространение и вертикальное распределение морских ежей *S. polyacanthus* и *S. droebachiensis* на мелководьях восточной Камчатки, юго-западной части Берингова моря, Командорских и Курильских островов совершенно очевидно является одним из основных факторов, определяющих характер распределения различных водорослевых сообществ. В районах южной оконечности Камчатского полуострова, в Корфо-Карагинском и Олюторском заливах, где ежей мало или они полностью отсутствуют на мелководьях, нижняя граница ламинариевых водорослей опускается до изобат 12-15 м, а там, где поселения ежей обильны (Авачинский, Кроноцкий, Камчатский заливы, некоторые острова Курильской гряды), нижняя граница сообществ кельпа поднимается на глубину 5-7 м в открытых районах и до 1-3 м – в защищенных местообитаниях, например в Авачинской губе.

По данным А.В. Зорина (1984), в 1979–1982 гг. возрастная структура поселений морских ежей (которая, к сожалению, определялась приблизительно только на основании промеров животных) в районе Командорских островов существенно различалась тем, что на о-ве Медном преобладали младшие возрастные группы животных (1+, 2+), а на о-ве Беринга – взрослые ежи (3+, 4+). Различным было и вертикальное распределение иглокожих. Приведенные материалы не могут быть объяснены исходя из гипотез абиотического стресса, который обуславливает структурные перестройки в бенталл, ибо эти острова находятся на столь небольшом удалении друг от друга, что ни о каких особенностях гидрологии и климата говорить не приходится.

Анализ обилия и распределения некоторых макрофитов, в частности *A. fistulosa*, *L. bongardiana*, *L. dentigera*, *Thalassiophyllum clathrus*, *Agarum clathratum*, подтверждает точку зрения многих исследователей (Breen, Mann, 1976; Estes et al., 1978, 1982; Breen et al., 1982; Himmelman, 1984; Estes, Harrold, 1988; Laur et al., 1988) о том, что хищничество калана оказывает весьма сильное, опосредованное через пищевые сети фитофагов, влияние не только на

обилие и распределение ассоциаций бурых водорослей, но и на прибрежную экосистему в целом (Duggins, 1988). На Командорских островах в настоящее время наблюдается приблизительно такое же распределение макрофитов, как на Крысыих островах Алеутского архипелага (Dayton, 1975a; Estes et al., 1978; Simenstad et al., 1978), где сплошной пояс водорослей начинается на литорали и достигает глубины 15 м и более.

В 1972–1973 гг., по неопубликованным данным В.И. Лукина, на мелководьях о-ва Беринга наиболее распространенными сообществами были: *Clathromorphum nereostrearum* + *S. polyacanthus* и *Codium ritteri* + *S. polyacanthus*. Заросли ламинариевых были распределены мозаично и встречались преимущественно на глубинах 5–10 м в наиболее прибойных районах. После образования в начале 1980-х гг. устойчивой группировки калана на о-ве Беринга и постепенной элиминации морских ежей границы ассоциаций ламинариевых водорослей существенно расширились. Поселения *A. fistulosa* и *L. dentigera* поднялись до глубины 1–2 м и опустились до 18–20 м. Бурые водоросли стали основным доминантом бентосных сообществ в верхней сублиторали. Сообщества *Modiolus* sp. + *Codium ritteri*, *Clathromorphum* sp. + *Cucumaria japonica*, *Modiolus* sp. + *Monia macrochisma*, *Agarum clathratum* + *Modiolus* sp. и сообщества с доминированием морского ежа на глубинах до 20 м были замещены сообществами бурых макрофитов. Такова наиболее общая тенденция изменения структуры и распределения бентоса, которая безусловно связана с увеличением пресса хищничества калана (табл. 41).

Вместе с тем очевидно, что существуют и не обусловленные хищничеством флуктуации обилия макрофитов и зообентоса (Foster, Schiel, 1988). Они могут быть вызваны, например, абиотическими стрессами. На некоторых участках восточной Камчатки, также как и в районах северной Калифорнии, Аляски и Алеутских островов, не посещаемых каланом, на малых глубинах (3–10 м) вместо зарослей кельпа существуют так называемые ежовые пустоши (sea urchin barren grounds) (Mann, 1977; Estes, Harrold, 1988), представленные сообществами инкрустирующих кораллиновых водорослей и морских ежей. Как правило, такие участки характеризуются незначительными уклонами дна и образованы слаборасчлененными скальными плитами. Причины первоначальной элиминации кельпа не ясны, однако в дальнейшем значительное обилие морских ежей в таких пятнах поддерживается дрейфом обрывков водорослей и детрита из соседних местообитаний. Пищевой стратегией ежей является – «сидеть и ждать» (Estes, Harrold, 1988). По нашим наблюдениям, такие сообщества могут существовать неопределенно долго. Конкурентному успеху бурых водорослей, с одной стороны, препятствует хищничество ежей, с другой – аллелохимическая активность известковых багрянок и некоторых колониаль-

ных беспозвоночных (губок, гидроинов, синасцидий). После сильных осенних штормов на о-ве Беринга неоднократно наблюдали значительные выбросы на литораль закапывающихся двустворчатых моллюсков *Mactromeris polynyma*, *Siliqua alta*, *Megangulus luteus*, *Protothaca staminea* и др. (Гурьянова, 1935; Сидоров, личное сообщение). Кроме того, обилие многих бентосных организмов связано с внутривоупуляционными, не зависящими от хищничества, процессами. Отмечено, в частности, что заросли кельпа, стабильные в течение ряда лет в определенном районе, неожиданно исчезают и в то же время они могут появляться в других районах о-ва Беринга (личное сообщение А.М. Бурдина, собственные наблюдения в Авачинском заливе и на Командорских островах). Например, в бух. Федоскина (о-в Беринга) с 1986 по 1990 г. на скалистой литорали существовали плотные заросли *Laminaria bongardiana* с биомассой $18,7 \pm 8,4$ кг/м². Уже в 1986 г. было отмечено появление линз песка в понижениях рельефа между скальными блоками, а в 1990 г. водоросли на значительном пространстве (несколько квадратных километров) элиминировали. Можно предположить существование определенной цикличности в развитии водорослевых поселений, сопоставимой по временной шкале со средней продолжительностью жизни 2-3 генераций ламинарии. Механизм таких процессов известен и описан (Duggins et al., 1990). Вероятно, плотные заросли спорофитов способствуют повышенной седиментации песка и детрита, что со временем отрицательно сказывается на развитии микроскопических гаметофитов и тем самым препятствует стабильному пополнению водорослей.

Подводными визуальными наблюдениями на Командорских островах установлено, что заросли гигантских водорослей *Alaria fistulosa* преимущественно распространены на нестабильных субстратах (камнях различной величины) и значительно реже встречаются на скальных плитах. Субстраты, к которым прикреплены ризоиды макрофитов, как правило, имели очень слабое обрастание другими организмами эпибентоса. Фауна ризоидов алярии, в отличие от других видов бурых водорослей, была значительно беднее. В связи с этими обстоятельствами можно предположить, что для успешного выживания микроскопических гаметофитов алярии требуются молодые не заселенные другими организмами субстраты. Их появление в сублиторали обусловлено переворачиванием камней и механической абразией во время особо сильных штормов. Поскольку такие явления происходят эпизодически и в различных районах побережья имеют неодинаковую интенсивность, нам представляется вполне вероятным, что образование и новых субстратов, и новых зарослей кельпа – процесс постоянный, но непредсказуемый.

Таким образом, крупномасштабное распределение и обилие сообществ бурых водорослей в северо-западной части Тихого океана в значительной сте-

**Некоторые характеристики сообществ и популяций бентоса
на мелководьях Командорских островов в 1972–1991 гг.**

Сообщества и популяции бентоса	О-в Беринга, 1972–1973 гг.	О-в Беринга, 1986–1991 гг.	О-в Медный, 1972–1986 гг.
<i>Clathromorphum</i> spp. + <i>Strongylocentrotus polyacanthus</i>	Повсеместно на глубине 5–20 м	Повсеместно на глубине 12–20 м	Повсеместно на глубине 12–20 м
<i>Codium Ritteri</i> + <i>S. polyacanthus</i>	67 % проб на глубине 10–15 м	Редкие пятна на глубине 1–12 м	–
<i>Laminaria dentigera</i>	На глубине менее 5 м, 10 % всех проб	Слошные заросли на глубине от 1 до 12 (20) м	Сплошные заросли на глубине от 1 до 12 (20) м
<i>Alaria fistulosa</i>	Отдельные пятна на глубине 10–20 м	–	–
<i>Agarum</i> + <i>Modiolus</i> , <i>Modiolus</i> + <i>Monia</i> , <i>Modiolus</i> + <i>Codium</i> , <i>Clathromorphum</i> + <i>Cucumaria</i> , <i>Pododermis</i> + <i>Cucumaria</i>	Типичные сообщества на глубине 10–20 м	В 1986 г. только на глубинах 20–30 м	Полностью отсутствовали животные доминанты и субдоминанты
Отдельные популяции беспозвоночных			
<i>S. polyacanthus</i>	0–30 м, 100 % всех проб; высокая биомасса, крупные особи	Редкие рефугиумы на глубине 10–12 м, низкая биомасса, мелкие особи	Преимущественно на глубине 12–15 м, низкая биомасса, мелкие особи
<i>Paralithodes brevipes</i> , <i>Telmessus cheiragonus</i> , <i>Erimacrus isenbeckii</i>	Обычные виды в сообществах макрофитов	Первый не обнаружен, остальные – мелкие особи на литорали	Не обнаружены
<i>Mactromeris polynyma</i> , <i>Megangulus luteus</i> , <i>Siliqua alta</i> , <i>Protothaca staminea</i>	В защищенных бухтах в массе; в штормовых выбросах, живые	Только в выбросах; мертвые раковины	Редко в выбросах; мертвые раковины

пени непосредственно контролируется фитофагами – морскими ежами, а опосредованно – комплексом абиотических факторов (характером рельефа дна, грунтов, прибойностью, градиентами солености) и плотностью бентофага-калана. Какой-либо связи распределения и обилия эпибентоса мелководий с вертикальными градиентами температуры (Голиков, Скарлато, 1982) нам выявить не удалось. Исключением является распределение сообщества мидий в обрастании якорных цепей навигационного ограждения в Авачинской губе (Ошурков и др., 1989 а,б), обусловленное характером вертикального распределения личинок моллюсков ее стратифицированной эпипелагиали, так же как это имело место в Белом море.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ результатов многолетних исследований формирования и динамики сообществ обрастания антропогенных и естественных субстратов, проведенных экспериментальными и описательными методами с использованием водолазной техники на Белом море и в северо-западной части Тихого океана, позволил сформулировать *концепцию сукцессионной гетерогенности* эпибентоса верхней сублиторали. Ее основные положения, изложенные ниже, объясняют наблюдаемую пространственную неоднородность населения бентали и разрешают противоречия между дискретной и континуальной моделями распределения сообществ донных организмов.

1. В верхней сублиторали под воздействием абиотических или антропогенных факторов регулярно или эпизодически происходят нарушения эдафона, которые сопровождаются сукцессиями. Характер сукцессий и вероятность возвращения сообществ к исходному состоянию зависят от интенсивности и продолжительности воздействия и степени эволюционной адаптации видов-эдификаторов к определенным нарушениям среды обитания.

2. В стабильных и изменчивых условиях верхней сублиторали морей умеренной климатической зоны скорость и направленность сукцессий эпибентоса принципиально различаются, что обусловлено неодинаковыми величинами градиентов физических параметров среды.

3. В условиях значительных градиентов абиотических факторов на ранних этапах сукцессий эпибентоса преобладают топические взаимоотношения. Преимущественно развиваются крупные бурые водоросли, баяланусы и (или) мидии (в приэстуарных районах), формирующие «физически контролируемые сообщества», способные к быстрому восстановлению после систематических и частых нарушений. Развитие эпибентоса в таких местообитаниях протекает быстро (1-3 года), что определяется высоким постоянным пополнением за счет пелагических личинок или спор и быстрым ростом доминирующих видов. Для этих сообществ обычны короткопериодические мелкомасштабные циклические сукцессии и высокая устойчивость (пластичность) к абиотическим и антропогенным стрессовым воздействиям. В зависимости от величины градиентов физических факторов или интенсивности воздействия хищников и фитофагов такие системы могут иметь несколько относительно устойчивых состояний, которые характеризуются или сменой доминантов, или изменением границ сообществ.

4. В относительно стабильных местообитаниях сукцессии представляют собой полифазный процесс, начальные этапы которого продолжаются в

течение нескольких лет, когда формируются сообщества мелких неподвижных сестонофагов (спирорбид, мшанок, гидрондов), пластинчатых и нитчатых водорослей и вагильных животных. В дальнейшем (10-15 лет) развиваются сообщества фильтраторов и седиментаторов (губок, книдарий, двустворчатых моллюсков). В субарктических и высокобореальных водах Атлантики и Пацифики на твердых грунтах в верхней сублиторали (10-40 м) постепенно формируются сообщества инкрустирующих кораллиновых водорослей.

Такие сообщества не адаптированы к частым изменениям среды, и их длительное развитие (десятилетия) обусловлено медленным ростом эдификаторов – эпилитических багрянок, поэтому первичные и восстановительные сукцессии протекают крайне медленно. Вместе с тем сообщества инкрустирующих кораллиновых водорослей весьма устойчивы во времени при отсутствии катастрофических пертурбаций. В климаксных эпибентосных сообществах такого типа нет ключевых видов, которые могли бы вызвать их сукцессионные перестройки (исключая антропогенное воздействие).

5. Асинхронность локальных циклических сукцессий эпибентоса натуральных и искусственных субстратов проявляется в виде мозаики сообществ и группировок, образующей пространственно-временной континуум сукцессионных серий (фаз сукцессии). Эти так называемые типы обрастания антропогенных субстратов или группировки бентоса отличаются от наиболее широко распространенных климаксных эпибентосных сообществ рядом структурных характеристик.

6. Денудация, волновая абразия, тектонические и вулканические процессы на побережьях способствуют поступлению в морскую среду огромного количества твердого обломочного материала. В зависимости от времени пребывания новых субстратов в морской среде на них формируются те или иные сукцессионные серии (группировки и сообщества) эпибентоса. В верхней сублиторали мозаика разновозрастных субстратов обычное явление. Для корректного анализа структуры и функционирования прибрежных сообществ бентоса необходимы сведения о динамике эдафона. Они могут быть получены при определении возрастной структуры локальных поселений кораллиновых эпилитических водорослей, подобно методу *дендрохронометрии*, принятому в фитоценологии.

7. Представления о том, что в морской среде сукцессионные процессы вообще протекают значительно быстрее, чем в наземной, не имеют достаточных оснований, поскольку базируются на ограниченном материале, полученном преимущественно в нестабильных местообитаниях. В стабильных экотопах скорости и механизмы сукцессий многих типичных эпибентосных сообществ (например, инкрустирующих кораллиновых водорослей, мадрепоровых кораллов) вполне сопоставимы с таковыми в наземных местообитаниях соответствующих климатических зон.

ЛИТЕРАТУРА

Авдейко Г.П., Хренов А.П., Флеров Г.Б., Токарев П. И., Широков В.А., Меньяйлов И.А., Чирков А.М., Вольнец О.Н., Дубик Ю.М., Верасова Л.П., Пономарев Г.П. Извержение вулкана Аланд в 1972 г. // Бюл. вулканол. станций. 1974. № 50. С. 64-80.

Айзатуллин Т.А., Лебедев В.Л., Хайлов К.М. Оксан. Активные поверхности и жизнь. Л.: Гидрометеониздат, 1979. 191 с.

Александров Д.А., Нинбург Е.А. Исследование бентоса мелководных губ Белого моря. 1. Сообщества сублиторали Илнстой губы // Вестн. ЛГУ. Биол. сер. 1983. № 9. С. 18-26.

Александров Д.А. О структуре бентоса на мелководьях Белого моря в связи с проблемами его картирования // Проблемы охраны природы в бассейне Белого моря. Мурманск, 1984. С. 98-106.

Алимов А.Ф., Голиков А.Н. Некоторые закономерности соотношений между размерами и весом у моллюсков // Зоол. ж. 1974. Т. 53, № 4. С. 517-530.

Альколадо П.М. Губки кубинского мелководья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1980. 21 с.

Антипова Т.В., Замилатская Е.К. Класс Bivalvia - двустворчатые моллюски // Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря. Апатиты: Мурман. мор. биол. ин-т АН СССР, 1986. С. 131-136.

Арзамасцев И.С., Преображенский Б.В. Атлас подводных ландшафтов Японского моря. М.: Наука, 1990. 224 с.

Арсеньев В.К. Командорские острова // Рыбные и пушные богатства Дальнего Востока. Владивосток: Госкнига, 1923. С. 420-465.

Арсеньев В.С. Течения и водные массы Берингова моря. М.: Наука, 1967. 135 с.

Бабков А.И., Луканин В.В. Весенние изменения солености и температуры поверхностных слоев Белого моря и их влияние на распределение организмов, обитающих на литорали и в верхнем горизонте сублиторали // Исслед. фауны морей. 1985. Т. 31 (39). С. 94-98.

Бабков А.И. О принципах выделения гидрологических сезонов // Там же. 1985. Т. 31 (39). С. 84-88.

Бажин А.Г., Буяновский А.И., Ошурков В.В., Ржавский А.В., Стрелков В.И. Некоторые данные о распределении сообществ бентоса Авачинской губы // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана: Тез. докл. Владивосток, 1983. С. 4-5.

Бажин А.Г., Ошурков В.В. Экология, распределение и перспективы хозяйственного использования морских ежей рода *Strongylocentrotus* в прибрежных водах Восточной Камчатки // 4-я Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. Ч. 2. М., 1986. С. 323-324.

Бажин А.Г. Новые морфологические признаки в систематике морских ежей рода *Strongylocentrotus* морей СССР // 6-й Всесоюз. симпоз. по иглокожим: Тез. докл. Таллинн, 1987. С. 4-5.

Бажин А.Г., Ошурков В.В. Морской еж *Strongylocentrotus polyacanthus* шельфа Восточной Камчатки: распределение, запасы // 5-я Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. М., 1990. С. 160-161.

Бажин А.Г., Ошурков В.В., Архипова Е.А. Правильные морские ежи шельфа Восточной Камчатки: экология и обилие // Современные проблемы промысловой океанологии. Л.: Изд-во Гидромет. ин-та, 1990. С. 38-39.

Бергер В.Я., Луканин В.В. О механизме вертикального распределения беломорских моллюсков *Mytilus edulis* L. и *Littorina saxatilis* (Oliv.) // Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 16-18.

Безр Т.Л. О распределении *Asterias rubens* L. на литорали и в верхней сублиторали в Кандалакшском заливе Белого моря // Экология морских организмов. М.: Изд-во МГУ, 1971.

Безр Т.Л. Запасы мидий и степень их уничтожения морскими звездами в районе Беломорской биостанции МГУ (Кандалакшский залив Белого моря) // Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 18-20.

Блинова Е.И. Материалы по изучению распределения донной растительности в районе Беломорской биологической станции МГУ // Биология Белого моря. М.: Изд-во МГУ, 1962. С. 22-34.

Блинова Е.И., Гусарова И.С. Водоросли сублиторали юго-восточной Камчатки // Изв. ТИНРО. 1971. Т. 76. С. 139-155.

Брайко В.Д. Некоторые сукцессивные закономерности в сообществе макрообрастаний // Океанология. 1974. № 2. С. 345-348.

Брайко В.Д., Долгопольская М.А. Основные черты формирования ценоза обрастания // Гидробиол. ж. 1974. Т. 1, № 10. С. 11-18.

Брайко В.Д., Кучерова З.С. О роли размеров экспериментальной поверхности в формировании ценоза обрастания // Материалы 3-го съезда ВГБО АН СССР. Ч. 2. Рига: Зинатне, 1976. С. 111-112.

Брайко В.Д., Бобкова А.Н., Добротина Г.А. Метаболиты ботриллиусов и их функциональная роль в сообществах // Изв. АН СССР. Биол. сер. 1988. № 1. С. 29-35.

Бурковский И.В., Зубков М.В., Кольцова Т.И. Реакция морского псаммона на снижение освещенности // Экология. 1989. № 1. С. 35-42.

Бурковский И.В. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских прибрежных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1992.

Буяновский А.И. Размножение и рост *Mytilus edulis* L. юго-восточной Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ин-т биол. моря ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1987. 22 с.

Вехов В.Н. Современное состояние и экология zostеры на Белом море // 3-е Всесоюз. совещ. по мор. альгологии – макрофитобентосу: Тез. докл. Киев, 1979. С. 29-31.

Винберг Т.Л. Биология питания *Asterias rubens* L. на литорали Белого моря // Зоол. ж. 1967. Т. 46. № 6. С. 923-931.

Винберг Т.Л. О соотношении полов *Asterias rubens* L. // Биология Белого моря. М.: Изд-во МГУ, 1970. Т. 3. С. 88-90.

Виноградов К.А. Фауна прикамчатских вод Тихого океана: Дис. ... д-ра биол. наук / Зоол. ин-т АН СССР, Л., 1946. 783 с.

Виноградов К.А. Зоогеографический очерк прибрежной морской фауны Юго-Восточной Камчатки // Зоол. ж. 1949. Т. 28, № 1. С. 99-101.

Возжинская В.Б. Донные макрофиты Белого моря. М.: Наука, 1986а. 191 с.

Возжинская В.Б. Мониторинг водорослей Белого моря // Мониторинг океана. М.: Ин-т океанологии АН СССР, 1986б. С. 158-161.

Галкин Ю.И. Многолетние изменения в распределении двустворчатых моллюсков в южной части Баренцева моря // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та. 1964. Т. 6 (10). С. 22-40.

Галкин Ю.И. Распределение моллюсков семейства Trochidae (Gastropoda, Prosobranchia) в Баренцевом море в связи с современными изменениями климата // Донная фауна краевых морей СССР. М.: Наука, 1976. С. 61-77.

Гельм К.П. Сырьевые запасы морских водорослей и трав и перспективы дальнейшего развития их промысла в Белом море // Труды Всесоюзного совещания работников водорослевой промышленности СССР. Т. 1. Архангельск: Кн. изд-во, 1962. С. 75-86.

Гиляров А.М. Проблема видового разнообразия и ее место в гидробиологических исследованиях // Материалы 3-го съезда ВГБО АН СССР. Ч. 3. Рига: Зинатне, 1976. С. 219-221.

Голиков А.Н., Скарлато О.А. Влияние разведения мидий в Белом море на бентос прилежащих акваторий // Биол. моря. 1979. № 4. С. 68-73.

Голиков А.Н., Скарлато О.А., Гальцова В.В., Меньшуткина Т.В. Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Л.: Наука, 1985а. С. 5-83.

Голиков А.Н., Бабков А.И., Голиков А.А., Новиков О.К., Шереметевский А.М. Экосистемы Онежского залива и сопредельных участков бассейна Белого моря // Экосистемы Онежского залива Белого моря. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1985б. С. 20-87.

Горин А.Н. Типы обрастания плавучего навигационного ограждения в северо-западной части Японского моря // Экология обрастания в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 26-31.

Горшков Г.С. Вулканизм Курильской островной дуги. М.: Наука, 1967. 287 с.

Гурьянова Е.Ф. Командорские острова и их флора и фауна // Природа. 1935. № 11. С. 64-72.

Гурьянова Е.Ф. Белое море и его фауна. Петрозаводск: Госиздат КФ ССР, 1948. 132 с.

Гусарова И.С. Характеристика доминантных видов макрофитов и запасы ламинарных водорослей сублиторали островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая Курильская гряда) // Раст. ресурсы. 1984. Т. 20, вып. 1. С. 48-54.

Денисов Н.Е., Мокиевский О.В. Подводные исследования в Белом море // Подводные исследования. М.: Наука, 1969. С. 66-74.

Денисов Н.Е. Донные сообщества твердых грунтов верхней сублиторали Вели-

кой Салмы (Кандалакшеский залив Белого моря) // Экология морских организмов. М.: Изд-во МП У. 1971. С. 26-29.

Денисов Н.Е. Методика обследования количественных сборов и картографирования бентоса шельфа с применением водолазной техники // Подводные методы в морских биологических исследованиях. Апатиты: Мурман. мор. биол. ин-т АН СССР. 1979. С. 85-95.

Денисов Н.Е., Денисова Н.И. Изучение пространственной структуры и скорости восстановления зарослей макрофитов Кандалакшского залива Белого моря // 3-е Всесоюз. совещ. по мор. альгологии – макрофитобентосу: Тез. докл. Киев, 1979. С. 42-43.

Дерюгин К.М. Фауна Белого моря и условия её существования // Исслед. морей СССР. 1928. Вып. 7(8). 445 с.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
Долгопольская М.А. Экспериментальное изучение процесса обрастания в море // Тр. Севастоп. биол. станции. 1954. Т. 8. С. 157-173.

Долгопольская М.А., Киселева М.И., Киселева Г.А. Изучение личиночных стадий беспозвоночных // Проблемы морской биологии. Киев: Наук. думка, 1971. С. 83-95.

Долгопольская М.А., Брайко В.Д. Значение организмов обрастания в продуктивности прибрежных районов Черного моря // Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наук. думка, 1974. С. 81-91.

Дробышев В.П. Исследование адаптаций макрофитов Белого, Баренцева и Балтийского морей к изменениям солености среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975. 26 с.

Жуков Е.И., Кондаков А.А. Изменения в прибрежных бентосных сообществах в результате зарегулирования губ (на примере Кислогубской ПЭС) // Изучение и рациональное использование биологических ресурсов северных морей и Северной Атлантики. Мурманск, 1985. С. 22-23.

Жуков Е.И. Экология массовых видов макробентоса илисто-песчаной литорали Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 22 с.

Зевина Г.Б. Обрастание гидротехнических сооружений на Каспийском море // Тр. Ин-та океанологии. 1961. Т. 49. С. 65-107.

Зевина Г.Б. Обрастание на Белом море // Тр. Ин-та океанологии. 1963. Т. 70. С. 52-71.

Зевина Г.Б. Обрастание в морях СССР. М.: Наука, 1972. 213 с.

Зевина Г.Б., Пельмский А.Г., Колбасов Г.А., Ястребов Е.Б., Максакова М.В. Обрастание буев шельфа восточной Камчатки // Геология континентальной террасы окраинных и внутренних морей. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 185-195.

Зеликман Э.А. Нетрофические регуляторные взаимоотношения у морских беспозвоночных // Океанология. Биология океана. Биологическая структура океана. Т. 2. М.: Наука, 1977. С. 14-23.

Зинова Е.С. Водоросли Камчатки // Исслед. морей СССР. 1933. Вып. 17. С. 7-42.

Зинова Е.С. Морские водоросли Командорских островов // Тр. Тихоокеан. ком. 1940. Вып. 56. С. 167-238.

Зорин А.В. Распределение и биомасса основного корма калана на Командорских островах (результаты исследований в 1979 -1982 гг.) // Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана. М.: ВНИРО, 1984. С. 68-75.

Зорин А.В. Результаты исследований калана Курильских островов // Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1984/85 г. М.: ВНИРО, 1986. С. 99-104.

Зубкова З.Н. Алеутские острова. М.: ОГИЗ: Географгиз, 1948. 288 с.

Иванюшина Е.А., Ошурков В.В., Ржавский А.В., Стрелков В.В. Сообщества бентоса мелководной зоны шельфа восточной Камчатки // Современное состояние, перспективы изучения, охраны и хозяйственного использования популяции калана Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1986. С. 31-33.

Иванюшина Е.А., Ржавский А.В., Селиванова О.Н., Ошурков В.В. Структура и распределение сообществ бентоса мелководий Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М.: Изд-во МГУ, 1991. С. 155-170.

Ивин В.В. Профилактика обрастания ламинарии японской в культуре // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана: Тез. докл. Владивосток: ТИНРО, 1991. С. 190-191.

Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев С.Н., Яковлев Ю.М. Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. М.: Наука, 1980. 208 с.

Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Крючкова Г.А., Куликова В.А. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука, 1983. 215 с.

Касьянов В.Л. Какие морские звезды имеют планктотрофную личинку // Исследование иглокожих дальневосточных морей. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 125-143.

Кауфман З.С. Особенности репродуктивных циклов беломорских беспозвоночных. Л.: Наука, 1977. 265 с.

Кизеветтер Н.В. Промысел и обработка морских растений в Приморье // Владивосток: Дальиздат, 1966. 212 с.

Киселева М.И. Роль донных животных в системе «бенталь-пелагаль» Черного моря // Гидробиол. ж. 1979. Т. 15, № 4. С. 54-57.

Киселева М.И. Характеристика многолетних изменений бентоса в прибрежной зоне района Севастополя // Экол. моря (Киев). 1988. № 28. С. 26-32.

Климова В.Л., Белан Т.А. О состоянии макробентоса Амурского залива Японского моря // 3-й съезд сов. океанологов: Тез. докл. Ч. 2. Л.: Гидромет. ин-т, 1987. С. 59-60.

Клочкова Н.Г., Демешкина Ж.В. Кораллиновые водоросли (*Cryptonemiales*, *Rhodophyta*) дальневосточных морей СССР. Род *Clathromorphum* Foslíe Emend. Adey. // Нов. систем. низш. растений. 1985. Т. 22. С. 72-85.

Козн Р.К., Пудовкин А.И. О видовой принадлежности съедобной мидии, обитающей в приазиатской части Тихого океана // Биол. моря. 1988. № 5. С. 70-71.

Кузин А.Е., Мамин М.К., Перлов А.С. Численность ластроногих и калана на Курильских островах // Морские млекопитающие Дальнего Востока. Владивосток, 1984. С. 54-70.

Кузнецов А.П. Материалы по экологии некоторых массовых форм бентоса из района Восточной Камчатки и Северных Курильских островов // Тр. Ин-та океанологии. 1961. Т. 46. С. 85-97.

Кузнецов А.П. Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и Северных Курильских островов. М.: Наука, 1963. 272 с.

Кузнецов А.П. Экология донных сообществ Мирового океана. Трофическая структура. М.: Наука, 1980. 244 с.

Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.: Л.: Наука, 1960. 322 с.

Кузнецова И.А., Зевина Г.Б. Обрастание в районах строительства приливных электростанций на Баренцевом и Белом морях // Тр. Ин-та океанологии. 1967. Т. 85. С. 18-28.

Кулагина Л.И. Остров Беринга // Зап. Владивосток. отд. Гос. рус. геогр. о-ва. 1928. Т. 1, № 18. С. 97-104.

Кулини Д. Леса моря. Жизнь и смерть на континентальном шельфе. Л.: Гидрометеониздат, 1981. 280 с.

Луканин В.В., Ошурков В.В. Структура литоральных поселений мидий в Кандалакшском заливе Белого моря // Биол. моря. 1981. № 5. С. 33-38.

Луканин В.В., Наумов А.Д., Ошурков В.В., Федяков В.В. Литоральные сообщества островов Белого моря // Проблемы экологии Белого моря. Архангельск: Соловки, 1982. С. 40-42.

Луканин В.В., Ошурков В.В. О связи запасов и распределения мидий с численностью и распределением гаг в Кандалакшском заливе Белого моря // Проблемы охраны природы в бассейне Белого моря. Мурманск: Кн. изд-во, 1984. С. 107-113.

Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Динамика размерной структуры поселений беломорских мидий // Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1986а. С. 50-63.

Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Цикличность развития поселений *Mytilus edulis* (L.) в Белом море // Докл. АН СССР. 1986б. Т. 287, № 5. С. 1274-1277.

Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Циклическая динамика энергетических характеристик популяции мидий в Белом море // Экол. энергет. животных: Тез. докл. Пушино, 1988. С. 98-99.

Лукас С. Экологическое значение метаболитов, выделенных во внешнюю среду // Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964. С. 75-93.

Лукин В.И., Шорников Е.И. О макробентосе верхней сублиторали острова Уруп (Курильские острова) // Научные сообщения Ин-та биол. моря. Вып. 2. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1971. С. 135-138.

Лукин В.И. О макробентосе верхней сублиторали островов Макаруши и Онекотан (Большая Курильская гряда) // Гидробиология и биогеография шельфа холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974. С. 72-73.

Лукин В.И. О макробентосе верхней сублиторали острова Парамушир (Курильские острова) // Биология шельфа. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 104-105.

Лукин В.И. О макробентосе верхней сублиторали острова Симушир // Биологи-

ческие исследования дальневосточных морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 54-57.

Лукин В.И. Сообщества макробентоса верхней сублиторали острова Симушир // Биология шельфа Курильских островов. М.: Наука, 1979. С. 11-60.

Макаров В.Н., Шошина Е.В. Водоросли-макрофиты Баренцева моря // Жизнь и условия существования в бентали Баренцева моря. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1986. С. 32-67.

Макаров В.Н. Рост беломорской ламинарии сахаристой в условиях бикультуры ламинария-мидия // Промысловые водоросли и их использование. М.: ВНИРО, 1987. С. 10-20.

Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, 1984. 249 с.

Максимович Н.В. Особенности экологии некоторых массовых видов двустворчатых моллюсков губы Чупа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1980. 26 с.

Мануйлов В.А. Подводные ландшафты залива Петра Великого. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 1990. 168 с.

Мараков С.В. Природа и животный мир Командор. М.: Наука, 1972. 185 с.

Матвеева Т.А. Сезонные изменения литорального населения на каменной фации в губе Дальне-Зеленецкой // Тр. Мурман. биол. станции. 1948. Т. 1. С. 123-145.

Милейковский С.А. Зависимость размножения и нереста морских шельфовых донных беспозвоночных от температуры воды // Тр. Ин-та океанологии. 1970. Т. 88. С. 113-149.

Милейковский С.А. Размножение морской звезды *Asterias rubens* L. в Белом, Баренцевом, Норвежском и других европейских морях // Океанология. 1986. Т. 8, вып. 4. С. 693-703.

Михайлов С.Р. Значение Авачинской губы в формировании обрастания судов промыслового и транспортного флота // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 83-90.

Мокиевский О.В. К методике прибрежных гидробиологических исследований // Зоол. ж. 1950. Т. 29, № 4. С. 367-374.

Мордкович В.Г. Очерк сукцессионных проблем // Изв. СО АН СССР. Биол. сер. 1988. № 6/1. С. 13-24.

Морева З. Мидневые банки Ковдского залива Белого моря // Научные работы студентов Воронежского университета. Ч. 2. Воронеж, 1939. С. 119-125.

Мягков Г.М. Состав и распределение фауны в биоценозе *Laminaria saccharina* губы Чупа (Белое море) // Гидробиол. ж. 1975. Т. 11, № 5. С. 42-48.

Наумов А.Д., Ошурков В.В. Некоторые данные о количественном распределении бентоса Долгой губы Большого Соловецкого острова // Проблемы экологии Белого моря. Архангельск: Соловки, 1982. С. 43-45.

Наумов А.Д., Луканин В.В., Ошурков В.В., Федяков В.В. Сообщества бентоса северо-западной части Онежского залива Белого моря // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1982. С. 65-66.

Наумов А.Д., Федяков В.В. Роль некоторых видов двустворчатых моллюсков в распределении сессильных гидробионтов в сублиторали Онежского залива Белого моря // Экология обрастания в Белом море. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985а. С. 29-34.

Наумов А.Д., Федяков В.В. Макрообрастание раковин некоторых видов двустворчатых моллюсков в сублиторали Онежского залива Белого моря // Экология обрастания в Белом море. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985б. С. 35-43.

Несис К.Н. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Океанология. Биология океана. Ч. 2. М.: Наука, 1977. С. 5-14.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. 704 с.

Оксов И.В., Ошурков В.В., Шилин М.Б. Поведение в планктоне и оседание нектохет *Circeis armoricana* (Polychaeta, Spirorbidae) // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Ч. 2. Кандалакша, 1987. С. 206-208.

Орлова Т.Ю., Коновалова Г.В., Ошурков В.В. Красный прилив, вызванный «цветением» инфузории *Mesodinium rubrum* в Авачинской губе (Камчатка) // Биол. моря 1985. № 6. С. 54-61.

Ошурков В.В. Экологическое прогнозирование обрастания в Белом море // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск, 1981. С. 161-162.

Ошурков В.В. Сукцессия сообществ обрастания в Кандалакшском заливе Белого моря // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1982а. С. 67-69.

Ошурков В.В. Формирование и структура сообществ обрастания в Кандалакшском заливе Белого моря: Дис. ... канд. биол. наук / Ин-т биологии моря. Владивосток, 1982б. 210 с.

Ошурков В.В. Сукцессия и структура сообществ обрастания в Белом море // Биология шельфовых зон Мирового океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982в. С. 51-52.

Ошурков В.В., Шилин М.Б., Оксов И.В., Смирнов Б.Р. Сезонная динамика мезопланктона в губе Чула (Белое море) // Биол. моря. 1982. № 1. С. 3-10.

Ошурков В.В., Луканин В.В. Сублиторальные поселения мидий в Кандалакшском заливе Белого моря // Вестн. ЛГУ. Биол. сер. 1982. № 15. С. 5-11.

Ошурков В.В., Оксов И.В. Оседание личинок обрастателей в Кандалакшском заливе Белого моря // Биол. моря. 1983. № 4. С. 25-32.

Ошурков В.В., Серавин Л.Н. Формирование биоценозов обрастания в губе Чула (Белое море) // Вестн. ЛГУ. Биол. сер. 1983. № 3. С. 37-46.

Ошурков В.В. Динамика и структура сообществ обрастания и бентоса Белого моря // Экология обрастания в Белом море. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. С. 44-59.

Ошурков В.В., Сиренко Б.И., Кунин Б.Л., Катаева Т.К. Некоторые особенности вертикального распределения организмов-обрастателей в губе Чула Белого моря // Экология мидий в Белом море. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. С. 36-44.

Ошурков В.В. Развитие и структура некоторых сообществ обрастания в Авачинском заливе // Биол. моря. 1986. № 5. С. 20-27.

Ошурков В.В., Буяновский А.И. Распределение и экология съедобной мидии на шельфе юго-восточной Камчатки // Биол. моря. 1986. № 4. С. 21-29.

Ошурков В.В., Блинов С.В., Буяновский А.И. Структура поселений, распределение и перспективы хозяйственного использования мидии в прибрежных водах восточной Камчатки // 4-я Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. М., 1986а. Ч. 2. С. 268-270.

Ошурков В.В., Бажин А.Г., Стрелков В.И. Экология и распределение правильных морских ежей на мелководьях юго-восточной Камчатки // Современное состояние, перспективы изучения, охраны и хозяйственного использования популяции калана Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1986б. С. 34-37.

Ошурков В.В., Буяновский А.И. Распространение и экология двустворчатых моллюсков сем. Mytilidae на мелководьях юго-восточной Камчатки // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1987. С. 126-127.

Ошурков В.В. Сукцессия и структура мелководных сообществ обрастания // Изучение процессов морского обрастания и разработка методов борьбы с ним. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1987. С. 28-36.

Ошурков В.В. Сукцессии морских мелководных эпibiозов // Рациональное использование природных ресурсов океана: Тез. докл. Владивосток, 1988а. С. 77.

Ошурков В.В. Сукцессия эпibiоза бентоса в верхней сублиторали Авачинской губы (Восточная Камчатка) // 3-я Всесоюз. конф. по морской биологии: Тез. докл. Киев, 1988б. С. 233-234.

Ошурков В.В., Бажин А.Г., Буяновский А.И., Иванюшина Е.А., Стрелков В.И., Ржавский А.В. Видовой состав и распределение сообществ бентоса в Авачинской губе (Восточная Камчатка) // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989а. С. 4-14.

Ошурков В.В., Бажин А.Г., Лукин В.И., Севостьянов В.Ф. Хищничество калана и структура сообществ бентоса Командорских островов // Биол. моря. 1989б. № 6. С. 50-60.

Ошурков В.В., Блинов С.В., Буяновский А.И., Кашин И.А., Комиссаренко О.Г., Балагурова Н.К., Масленников С.И. Структура поселений, распределение и запасы мидии в Авачинской губе // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989в. С. 15-29.

Ошурков В.В. Перестройка прибрежной экосистемы о. Беринга под влиянием хищничества калана // 10-я Всесоюз. конф. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих: Тез. докл. Калининград, 1990. С. 228-229.

Ошурков В.В., Бажин А.Г. Экология и обилие морского ежа *Strongylocentrotus pallidus* на шельфе восточной Камчатки // 5-я Всесоюз. конф. по промысл. беспозвоночным: Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО, 1990. С. 170-171.

Ошурков В.В., Бажин А.Г., Лукин В.И. Изменение структуры бентоса Командорских островов под влиянием хищничества калана // Природные ресурсы Командорских островов. М.: Изд-во МГУ, 1991. С. 171-185.

Ошурков В.В. О темпах восстановления нарушенных сообществ бентоса // Рациональное использование ресурсов Тихого океана: Тез. докл. Владивосток: ТИНРО. 1991. С. 128-130.

Ошурков В.В., Иванюшина Е.А. Сукцессия сообществ бентоса на лавах вулкана Алаид (Северные Курилы) // Биол. моря. 1991. № 4. С. 36-45.

Паймеева Л.Г. Многолетняя динамика и состояние запасов ламинарии *Laminaria japonica* f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Petr. в северном Приморье // Отчетная сессия ТИНРО и его отделений по результатам научно-исследовательских работ 1989 г.: Тез. докл. Владивосток, 1990. С. 50-52.

Паленичко З.Г. Материалы по распределению и экологии некоторых беспозвоночных Белого моря // Зоол. ж. 1947. Т. 26, № 2. С. 123-132.

Паленичко З.Г. Жизнь Белого моря. Петрозаводск: Карельск. кн. изд-во, 1968. 147 с.

Передадов М.В., Сидоров К.С., Буяновский А.И., Черенкова Н.Л. Динамика донных биоценозов лагуны Гладковской, о. Медный // Природные ресурсы Командорских островов. М.: Изд-во МГУ, 1991. С. 185-199.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

Повчун А.С. Формирование сообщества черноморской мидии // Экол. моря (Киев). 1987. № 27. С. 18-38.

Погодин Л.Л. Пути дальнейшей механизации добычи и заготовки водорослей // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослев. пром-сти СССР. Т. 1. Архангельск: Кн. изд-во, 1962. С. 75-86.

Погребов В.Б. Донные сообщества верхней сублиторали залива Львиная Пасть (остров Итуруп) // Биология шельфа Курильских островов. М.: Наука, 1979. С. 61-84.

Погребов В.Б. Классификация и ординация в гидробиологической практике // Экология. 1982. № 2. С. 64-69.

Погребов В.Б. Анализ распределения гидробионтов в верхнем отделе шельфов морей СССР на основе статистического подхода: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1991. 32 с.

Пономарева Е.О., Исаченкова Л.Б. Общая физико-географическая характеристика Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М.: Изд-во МГУ, 1991. С. 17-29.

Попов А.М. О фауне Авачинской губы и её распределении по биоценозам // Докл. АН СССР. 1935. Т. 4 (9), № 8-9. С. 353-356.

Пропи М.В. Верхняя сублитораль Западного Мурмана у Айновых островов (результаты подводных работ с применением аквалангов) // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та АН СССР. 1964. Вып. 4 (8). С. 57-60.

Пропи М.В. Донные сообщества ламинарий и литотамний в верхней сублиторали Восточного Мурмана // Состав и распределение планктона и бентоса в южной части Баренцева моря. М.; Л.: Наука, 1966. С. 92-114.

Пропи М.В. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря. Л.: Наука, 1971. 128 с.

Резниченко О.Г., Солдатова И.Н., Цихон-Луканина Е.А. Обрастание в Мировом океане // Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных. М.: ВИНТИ, 1976. Т. 4. 119 с.

Резниченко О.Г. Значение субстратов и ценозов обрастания в жизни прибрежных и океанических вод галосферы // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Наука, 1978а. С. 14-16.

Резниченко О.Г. Мезаль как антропогенный биотоп галосферы // Материалы 3-го съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. Рига: Зинатне, 1978б. С. 172-174.

Ржавский А.В., Солохина Е.В., Буяновский А.И. Личинки полихет в планктоне Авачинской губы // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана. Тез. докл. Южно-Сахалинск: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 58-59.

Ржавский А.В., Солохина Е.В. Полихеты Авачинской губы: бентос, обрастание, планктон // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 39-49.

Рудякова Н.А. Обрастание морских судов на советском Дальнем Востоке // Тр. Ин-та океанологии. 1958. Спец. вып. 1. С. 101-111.

Рудякова Н.А. Об оседании и распределении баянусов на корпусах плавающих судов // Там же. 1967. Т. 85. С. 77-90.

Рудякова Н.А. Обрастание в северо-западной части Тихого океана. М.: Наука, 1981. 67 с.

Русанова М.Н., Хлебович В.В. О влиянии на фауну Белого моря аномальных условий 1965–1966 годов // Океанология. 1967. Т. 7, № 1. С. 164-167.

Садыхова И.А., Буяновский А.И. Данные по распределению и оседанию личинок мидий в Баренцевом море (губа Западная Зеленецкая) // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распределения. Л.: Наука, 1983. С. 180-181.

Саранчова О.Л., Кулаковский Э.Е. Экология морской звезды *Asterias rubens* L. в условиях марикультуры мидий // Исследования мидий Белого моря. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. С. 78-87.

Сарочан В.Ф. Сырьевые запасы морских водорослей и перспективы дальнейшего развития промысла водорослей и трав в морях Дальнего Востока // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослев. пром-сти СССР. Архангельск: Кн. изд-во, 1962. Т. 1. С. 32-44.

Севостьянов В.Ф. Результаты исследований популяции калана на Командорских островах в период с 1979 по 1982 г. // Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1982/83 г. М.: ВНИРО, 1984. С. 63-68.

Севостьянов В.Ф., Липилина И.А. Динамика численности и естественная смертность в Командорской популяции калана // Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1984–1985 гг. М.: ВНИРО, 1986. С. 104-107.

Севостьянов В.Ф. Изменение доли морских ежей в питании калана как индикатор общего ухудшения состояния популяции // Каланы и котики Командорских островов. Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во, 1987. С. 8-10.

Севостьянов В.Ф., Бурдин А.М. Популяция калана о. Медного и оптимальная емкость местообитания // Каланы и котики Командорских островов. Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во, 1987. С. 19-22.

Селин Н.Н. Динамика поселений тихоокеанской мидии в Южном Приморье // Биол. моря. 1990. № 4. С. 68-69.

Серавин Л.Н. Теория информации с точки зрения биолога. Л.: Изд-во ЛГУ, 1973. 160 с.

Семенов В.Н. Систематика и экология морских бассейнов Севера на разных этапах изоляции. Препр. Апатиты: Мурман. мор. биол. ин-т АН СССР, 1988. 46 с.

Сидоров К.С. О возможном влиянии вулканизма на продуктивность Мирового океана // Использование физических раздражителей в целях развития морского рыбного промысла. Клайпеда, 1982а. С. 83-84.

Сидоров К.С. Роль вулканизма и циклонической деятельности в формировании донных сообществ Командорских островов // Материалы 8-го Всесоюзного совещания по морским млекопитающим. Астрахань, 1982б. С. 83-85.

Сидоров К.С., Бурдин А.М. Исследование кормовых ресурсов камчатской популяции калана // Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1984-1985 гг. М.: ВНИРО, 1986. С. 107-116.

Сидоров К.С. Активность вулканов Курило-Камчатской гряды - причина «красных приливов» и заморных явлений на Командорах // Каланы и котики Командорских островов. Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во, 1987. С. 25-30.

Сидоров К.С., Севостьянов В.Ф., Бурдин А.М. Подводные исследования кормовой базы командорского калана и перспективы роста его численности // Каланы и котики Командорских островов. Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во, 1987. С. 30-33.

Сидоров К.С., Акимов С.Е. Полигонные работы по мониторингу прибрежных сообществ в Командоро-Камчатском регионе за 1987 г. // 3-я Всесоюз. конф. по морской биологии: Тез. докл. Киев, 1988. С. 288-289.

Сиренко Б.И., Кунин Б.Л., Ошурков В.В., Катаева Т.К., Бабков А.И., Голиков А.Н., Хлебович В.В., Кулаковский Э.Е. Сукцессии биоценозов обрастаний на искусственном субстрате в Белом море // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Наука, 1978. С. 10-13.

Скарлато О.А., Голиков А.Н., Грузов Е.Н. Водолазный метод гидробиологических исследований // Океанология. 1964. Т. 4, № 4. С. 707-719.

Смирнов Б.Р., Ошурков В.В. Роль внутрипопуляционных факторов в развитии ценозов мидии // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Ч. 2. Кандалакша, 1987. С. 371-373.

Спасский Н.Н. Литораль юго-восточного побережья Камчатки // Исслед. дальневост. морей. 1961. Вып. 7. С. 261-311.

Тараканова Т.Ф. Количественное распределение макробентоса на литорали о. Беринга (Командорские острова) // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М.: Наука, 1978. С. 63-77.

Тарасов В.Г., Пронн М.В., Пронн Л.Н., Каменев Г.М., Блинов С.В. Гидротермальные проявления и специфическая водная экосистема в кальдере Кратерной (Курильские острова). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. 30 с.

Тарасов В.Г., Пронн М.В., Пронн Л.Н., Блинов С.В., Каменев Г.М. Гидротер-

мальные проявления и специфическая экосистема в кальдере Кратерной (Курильские острова) // Биол. моря. 1986. № 2. С. 72-74.

Тарасов Н.И. Обрастание в советских водах Японского моря // Тр. Ин-та океанологии. 1961а. Т. 49. С. 3-59.

Тарасов Н.И. О морском обрастании // Зоол. ж. 1961б. Т. 40, № 4. С. 477-489.

Терентьев П.В., Ростова Н.С. Практикум по биометрии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 151 с.

Турнаева Е.П., Симкина Р.Г. Оседание личинок организмов-обрастателей на гидротехнические сооружения в Таганрогском заливе Азовского моря // Биоповреждения материала и защита от них. М.: Наука, 1978. С. 67-71.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

Фадеев В.И., Лукин В.И. К методике подводных гидробиологических исследований верхней сублиторали в условия подвижных морских экспедиций // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 21-34.

Фадеев В.И. Сообщества макробентоса верхней сублиторали острова Монерон // Бентос шельфа острова Монерон. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 18-40.

Федоров В.В., Попов В.В. Изменения в донных ландшафтах Западно-Камчатского шельфа за 20 лет // Антропогенное воздействие на прибрежно-морские экосистемы. М., 1986. С. 84-95.

Федотов С.А., Иванов Б.В., Флеров Г.Б., Авдейко Г.П., Андреев В.Н., Будников В.А., Гордеев Е.И., Двигало В.Н., Широков В.А. Изучение извержения вулкана Алаид (Курильские острова) в 1981 г. // Вулканология и сейсмология. 1982. № 6. С. 9-28.

Федяков В.В., Луканин В.В., Ошурков В.В. Количественное распределение моллюсков Соловецкого архипелага // Проблемы экологии Белого моря. Архангельск: Соловки, 1982. С. 42-43.

Хайлов К.М. Об эволюции метаболических связей в сообществах морских организмов // Физиология морских животных. М.: Наука, 1966. С. 92-106.

Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. Киев: Наук. думка, 1971. 252 с.

Хайлов К.М. Околограничные явления в водоемах и перспектива их использования в биотехнологии // Экология. 1982. № 6. С. 3-9.

Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 235 с.

Цветков Л., Грычарова Т. Подводни обрастания в лимане на река Ропотамо. III. Състав и количественно развития зооценозата // Хидробиология. 1979. № 8. С. 26-42.

Численко Л.Ф. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука, 1963. С. 9-105.

Шилин М.Б., Ошурков В.В. Вертикальное распределение и некоторые особенности оседания планктонных личинок обрастателей в Кандалакшском заливе Белого моря // Экология обрастания в Белом море. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. С. 60-66.

Шилин М.Б., Ошурков В.В., Оксов И.В., Основат М.Ф. Численность личинок обрастателей в планктоне и их оседание на искусственные субстраты в Кандалакшском заливе Белого моря // Океанология. 1987. Т. 27, № 4. С. 652-655.

Шитиков А.М. Влияние трофического фактора на численность и распределе-

ние калана на средних и северных Курильских островах // Морские млекопитающие. М.: Наука, 1971. С. 217-226.

Шитиков А.М., Лукин В.И. Макробентос сублиторали некоторых островов Большой Курильской гряды как источник кормовой базы калана // Морские млекопитающие. М.: Наука, 1977. С. 227-239.

Шмелькова Л.П. Характеристика дальневосточных бурых водорослей как сырья для производства пищевых альгинатов // Всесоюзное совещание по морской альгологии – макрофитобентосу. М.: ВНИРО, 1974. С. 139-143.

Шмидт О.А. Тектоника Командорских островов и структура Алеутской дуги. М.: Геол. ин-т АН СССР, 1978. 100 с.

Шмидт О.А. Перспективы использования минеральных ресурсов Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М.: Изд-во МГУ, 1991. С. 30-36.

Шувалов В.С. Характер вертикального распределения личинок донных беспозвоночных // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Наука, 1987. С. 32-34.

Эрлих Э.Н., Мелекесцев И.В. Соотношение современной структуры и морфоструктуры // Камчатка, Курильские и Командорские острова. История развития Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1974а. С. 10-17.

Эрлих Э.Н., Мелекесцев И.В. Командорские острова. Новейший период развития рельефа // Камчатка, Курильские и Командорские острова. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1974б. С. 327-337.

Adey W.H. The effects of light and temperature on growth rates in boreal-subarctic crustose corallines // J. Phycol. 1970. V. 6. P. 269-276.

Adey W.H., Macintyre I.G. Crustose Coralline Algae: a reevaluation in the Geological Sciences // Geol. Soc. Amer. Bull. 1973. V. 84. P. 883-904.

Adey W.H., Adey P.J. Studies on biosystematics and ecology of the epilithic crustose Corallinaceae of the British Islands // Brit. Phycol. J. 1973. V. 8. P. 343-407.

Adey W.H., Vasser J.M. Colonisation, succession and growth rates of tropical crustose algae (Rhodophyta, Cryptonemiales) // Phycologia. 1975. V. 14. P. 55-69.

Ardiszone G.D., Gravina M.F., Belluscio A. Temporal development of epibenthic communities on artificial reefs in the Central Mediterranean Sea // Bull. Mar. Sci. 1989. V. 44, N 2. P. 592-608.

Armstrong R.H. Physical climatology of Amchitka Island, Alaska // Occologia. 1971. V. 68, N 21. P. 227-239.

Arntz W.E., Rumohr H. Fluctuations of benthic macrofauna during succession and in an established community // Meeresforschung. 1986. V. 36, N 2. P. 97-114.

Beukema J.J. Long-term changes in macrozoobenthic abundance on the tidal flats of the western part of the Dutch Wadden Sea // Helgolander wiss. Meeresuntersuch. 1989. V. 43, N 3-4. P. 405-415.

Breen P.A., Mann K.H. Destructive grazing of kelp by sea urchins in Eastern Canada // J. Fish. Res. Can. 1976. V. 33. P. 1278-1283.

Breen P.A., Carson T.A., Foster J.B., Stewart E.A. Changes in subtidal community

structure associated with British Columbia sea otter transplant // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. V. 7. P. 13-20.

Breiburg D.L. Residual effects of grazing: inhibition of competitor recruitment by encrusting coralline algae // Ecology. 1982. V. 65. P. 1136-1143.

Breiburg D.L. Development of a subtidal epibenthic community: factors affecting species composition and the mechanisms of succession // Oecologia. 1985. V. 65. P. 173-184.

Buchanan J.B., Moore J.J. A broad review of variability and persistence in the Northumberland benthic fauna – 1971-85 // J. Mar. Biol. Ass. UK. 1986. V. 66, N. 3. P. 641-657.

Buchanan J.B., Brachi R., Christie G., Moore J. An analysis of a stable period in the Northumberland benthic fauna – 1973-80 // Ibid. 1986. V. 66, N. 3. P. 659-670.

Burgett J.M. Effects of digestive grazing by sea star *Patirella regularis* on communities of coralline algae // Pacif. Sci. 1988. V. 42, N 1-2. P. 116.

Bushek D. Settlement as a major determinant of intertidal oyster and barnacles distribution along a horizontal gradient // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1988. V. 122, N 1. P. 1-18.

Cabioch L. Caracteres de la dissemblance entre peuplements en ecologie marine benthique. Presentation d'une nouvelle metrique qualitative: la distance polaire // C. r. Acad. Sci. 1979. V. 289, N 7. P. 583-586.

Calder D.R., Brehmer M.L. Seasonal occurrence of epifauna on test panels in Hampton Roads, Virginia // Intern. J. Oceanol. and Limnol. 1976. V. 1, N 3. P. 149-164.

Carpenter R.C. Mass mortality of a Caribbean sea urchin. Immediate effects on community metabolism and other herbivores // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1988. V. 85, N 2. P. 511-514.

Carpenter R.C. Mass mortality of *Diadema antillarum*. I. Long-term effects on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities // Mar. Biol. 1990a. V. 144, N 1. P. 67-77.

Carpenter R.C. Mass mortality of *Diadema antillarum*. II. Effects of population densities and grazing intensity of parrotfishes and surgeonfishes // Ibid. 1990b. V. 144, N 1. P. 79-86.

Carter J.W., Carpenter A.L., Foster M.S., Jessee W.N. Benthic succession on an artificial reef designed to support a kelp-reef community // Bull. Mar. Sci. 1985. V. 37, N 1. P. 86-113.

Clokje J.J., Boney A.D. The assesement of change in intertidal ecosystem following major reclamation work: framework for interpretation of algal dominated biota and use and misuse of data // Proc. Shore Environ. Intern. Symp., Portsmouth. V. 2. Portsmouth, 1980. P. 609-675.

Coe W.R., Allen W.E. Growth of sedentary marine organisms on experimental blocks and plates for nine successive years at the pier of the Scripps // Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Techn. Ser. 1937. V. 4. P. 101-136.

Colgan M.W. Coral reef recovery on Guam (Micronesia) after catastrophic predation by *Acanthaster planci* // Ecology. 1987. V. 68, N 6. P. 1592-1605.

Community ecology of sea otters. Berlin: Springer-Verlag, 1988. 247 p.

Connell J.H. Effect of competition, predation by *Thais lappilus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides* // Ecol. Monogr. 1961. V. 31. P. 61-104.

Connell J.H. Community interactions on marine rocky intertidal shores // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1972. V. 3. P. 169-192.

Connell J.H. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments // Ecology and evolution of communities. Cambridge, Mass.: Belknap Press, 1975. P. 460-491.

Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Nat. 1977. V. 111. P. 1119-1144.

Connell J.H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments // Amer. Nat. 1983. V. 122, N 5. P. 661-696.

Connell J.H., Noble I.R., Slatyer R.O. On the mechanisms producing successional changes // Oikos. 1987. V. 5, N 1. P. 136-137.

Crisp D.J., Williams G.B. Effect of extracts from fucoids in promoting settlement of epibiotic Polyzoa // Nature. 1960. V. 188, N 4756. P. 1206-1207.

Crisp D.J. The ecology of marine fouling // Ecol. and Industrial Soc. Oxford: Blackwell Scient. Publ., 1965. P. 99-117.

Crisp D.J. Factor influencing the settlement of marine invertebrate larvae // Chemoreception in marine organisms. N. Y.: Acad. Press. 1974. P. 117-265.

Dayton P.K. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community // Ecol. Monogr. 1971. V. 41. P. 351-389.

Dayton P.K. Experimental studies of algal canopy interactions in a sea otter-dominated kelp community at Amchitka Island, Alaska // Fish. Bull. 1975a. V. 70, N 2. P. 230-237.

Dayton P.K. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community // Ecol. Monogr. 1975b. V. 45, N 2. P. 137-159.

Dayton P.K. The structure and regulation of some South American kelp communities // Ibid. 1985a. V. 55, N 4. P. 447-468.

Dayton P.K. Ecology of kelp communities // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1985b. V. 16. P. 215-245.

Dean R.L., Connell J.H. Marine invertebrates in an algal succession. I. Variation in abundance and diversity with succession // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1987a. V. 109, N 3. P. 195-215.

Dean R.L., Connell J.H. Marine invertebrates in an algal succession. II. Tests of hypotheses to explain changes in diversity with succession // Ibid. 1987b. V. 109, N 3. P. 217-247.

Dean R.L., Connell J.H. Marine invertebrates in an algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity // Ibid. 1987c. V. 109, N 3. P. 249-273.

D'Elia C.F., Taylor Ph. R. Disturbances in coral reef: lessons from *Diadema* mass mortality and coral bleaching // Oceans'88 Proc. V. 3. N.Y., 1988. P. 803-807.

Denny M.W. Lift as a mechanism of patch initiation in mussel beds // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1987. V. 113, N. 3. P. 231-245.

De Nys R., Coll J.C., Price I.R. Chemically mediated interaction between the red algae *Plocamium hamatum* (Rhodophyta) and the octocoral *Sinularia cruciata* (Alcyonacea) // Mar. Biol. 1991. V. 108, N 2. P. 315-320.

De Ruyster Van Steveninck E.D., Bak R.P.M. Changes in abundance of coral reef bottom components related to mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum* // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. V. 34, N 1-2. P. 87-94.

De Ruyster Van Steveninck E.D., Breeman A.M. Deep water vegetations of *Lobophora variegata* (Phaeophyceae) in the coral reef of Curacao: population dynamics in relation to mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum* // Ibid. 1987. V. 36, N 1. P. 81-90.

Diversity and Stability in Ecological Systems. Upton; N.Y.: Brookhaven Nat. Lab. Publ., 1969. N 22. 254 p.

Druehl L.D., Breen P.A. Some ecological effects of harvesting *Macrocystis integrifolia* // Bot. Mar. 1986. V. 29, N 2. P. 97-103.

Duggins D.O. Kelp beds and sea otter: an experimental approach // Ecology. 1980. V. 1. P. 447-453.

Duggins D.O., Simenstad C.A., Estes J.A. Magnification of secondary production by kelp detritus in coastal marine ecosystems // Science. 1989. V. 245. P. 170-173.

Duggins D.O., Eckman J.E., Sewell A.T. Ecology of understory kelp environments. II. Effect of kelp on recruitment of benthic invertebrates // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1990. V. 3, N 1-2. P. 27-45.

Edyvean R.G., Ford H. Population biology of the crustose red alga *Lithophyllum incrustans* Phil. 2. A comparison of populations from three areas of Britain // Biol. J. Linn. Soc. 1984. V. 23. P. 353-363.

Edyvean R.G., Ford H. Population structure of *Lithophyllum incrustans* (Philippi) (Corallinales, Rhodophyta) from south-west Wales // Field Stud. 1986. V. 6. P. 397-405.

Edyvean R.G., Ford H. Growth rates of *Lithophyllum incrustans* (Corallinales, Rhodophyta) from south-west Wales // Brit. Phycol. J. 1987. V. 22, N 2. P. 139-146.

Engel S. Ecological impact of harvesting macrophytes in Halverston Lake, Wisconsin // Aquat. Plant. Manag. 1990. V. 28, N 1. P. 41-45.

Engelberg J., Boyarsky L.L. The noncybernetic nature of ecosystems // Amer. Nat. 1979. V. 114, N 3. P. 317-324.

Estes J.A., Palmisano J.F. Sea otters: their role in structuring nearshore communities // Science. 1974. V. 185. P. 1058-1060.

Estes J.A., Smith N.S., Palmisano J.F. Sea otter predation and community organization in the western Aleutian Islands, Alaska // Ecology. 1978. V. 59, N 4. P. 822-833.

Estes J.A., Jameson P.J., Rhode E.B. Activity and prey election in the sea otter: influence of population status on community structure // Amer. Nat. 1982. V. 120, N 2. P. 242-257.

Estes J.A., Harrold C. Sea otter, sea urchin and kelp beds: some questions of scale // The community ecology of sea otters. Berlin, 1988. P. 116-150.

Fairweather P.G. Predation can increase variability in the abundance of prey on seashores // Oikos. 1988. V. 53, N 1. P. 87-92.

Fishelson L. Stability and instability of marine ecosystems, illustrated by an example from the Red Sea // Helgolander wiss. Meeresuntersuch. 1977. V. 30, N 1-4. P. 18-29.

Fletcher W.J. Interactions among subtidal Australian sea urchins, gastropods, and algae: effects of experimental removal // *Ecol. Monogr.* 1987. V. 57, N 1. P. 89-109.

Ford H., Hardy F.G., Edyvean R.G.J. Population biology of the crustose red alga *Lithophyllum incrustans* Phil. Three populations on the east coast of Britain // *Biol. J. Linn. Soc.* 1983. V. 19. P. 211-220.

Foreman R.E. Benthic community modification and recovery following intensive grazing by *Strongylocentrotus droebachiensis* // *Helgolander wiss. Meeresuntersuch.* 1977. V. 30. P. 468-484.

Frontier S. Diversity and structure in aquatic ecosystems // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., Aberdeen.* 1985. V. 23. P. 253-278.

Glemarec M. Les fluctuations temporelles des peuplements benthiques liees aux fluctuations climatiques // *Oceanol. Acta.* 1979. V. 2, N 3. P. 365-371.

Glynn P.W. El Nino-associated disturbance to coral reefs and post disturbance mortality by *Acanthaster planci* // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1985. V. 26, N 3. P. 295-300.

Glynn P.W. El Nino warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the Eastern Pacific // *Calaxea.* 1988. V. 7, N 2. P. 129-160.

Gogolev A., Voronzova M. Sea urchins are perilous predators of bivalve mussels // *Conchologia.* 1988. V. 20. P. 232-233.

Golikov A.N., Scarlato O.A. Comparative characteristics of some ecosystems of the upper regions of the shelf in the tropical, temperate, and Arctic waters // *Helgolander. wiss. Meeresuntersuch.* 1973. V. 24, N 1-4. P. 219-234.

Goodbody J. Inhibition of the development of a marine sessile community // *Nature.* 1961. V. 190, N 4772. P. 282-283.

Goodman K., Ralph R. Fouling – the marine growth industry // *Offshore Eng.* 1979. N 313. P. 315-317.

Gray J.S. The stability of benthic ecosystems // *Helgoland. wiss. Meeresuntersuch.* 1977. V. 30, N 1-4. P. 427-444.

Gray J.S. Effect of pollutants on marine ecosystems // *Nether. J. Sea Res.* 1982. V. 16. P. 424-443.

Gray J.S. Effects of environmental stress on species rich assemblages // *Biol. J. Linn. Soc.* 1989. V. 37, N 1-2. P. 19-32.

Green C.H., Schoener A., Corets E. Succession on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies in temperate fouling communities // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1983. V. 13, N 2-3. P. 121-129.

Haderlie E.C., D. III Winfield. Wharf piling fauna and flora in Monterey Harbor, California // *Veliger.* 1978. V. 21, N 1. P. 45-69.

Hagmeier A. Vorlaufiger Bericht über die vorerletten Untersuchungen den Deutschen Burch // *Ber. Dtsch. wiss. Kommiss. Meersforsch. N.F.* 1925. Bd 1. S. 123-146.

Hewatt W.G. Ecological succession in the *Mytilus californianus* habitat as observed in Monterey Bay // *Californ. Ecol.* 1935. V. 16. P. 244-251.

Himmelman J.H. Urchin feeding and macroalgal distribution in New Foundland, Eastern Canada // *Natur. Can.* 1984. V. 111, N 4. P. 337-348.

Himmelman J.H., Laverne Y. Organisation of rocky subtidal communities in the St. Lawrence Estuary // *Ibid.* 1985. V. 112, N 1. P. 143-154.

Hirata T. Succession of sessile organisms on experimental plates immersed in Nabeta Bay, Izu Peninsula, Japan. II. Succession of invertebrates // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1987. V. 38, N 1. P. 25-37.

Holling C.S. Resilience and stability of ecological systems // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1973. V. 4. P. 1-23.

Holthuis P.F., Maragos J.E., Evans C.W. Coral reef recovery subsequent to the freshwater kill of 1965 in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii // *Pacif. Sci.* 1989. V. 43, N 2. P. 122-134.

Hood D.W. The Bering Sea // *Estuaries and enclosed seas*. Amsterdam: Elsevier, 1983. P. 337-373.

Hughes T.P. Community structure and diversity of coral reefs: the role of history // *Ecology*. 1989. V. 70, N 1. P. 275-279.

Humphrey P.B. A possible method of *Acanthaster* control // *Specul. Sci. Technol.* 1983. V. 6, N 3. P. 251-252.

Huston M. A general hypothesis of species diversity // *Amer. Nat.* 1979. V. 113. P. 81-101.

Jackson J.B.C. Maintenance of diversity in cryptic coral reef community // *Ecology of fouling communities, US-USSR cooper. progr. Beaufort*, 1975. P. 205-206.

Jackson J.B.C. Competition on hard marine substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies // *Amer. Nat.* 1977. V. 111. P. 743-767.

Jackson J.B.C. Overgrowth competition between encrusting cheilostome ectoprocts in a Jamaican cryptic coral reef environment // *J. Anim. Ecol.* 1979. V. 48. P. 805-823.

Janke K. Biological interactions and their role in community structure in the rocky intertidal of Helgoland (German Bight, North Sea) // *Helgoland. wiss. Meeresuntersuch.* 1990. V. 44, N 2. P. 219-263.

Jones N.S., Kain J.M. Subtidal algal colonization following the removal of *Echinus* // *Ibid.* 1967. V. 15, N 1-4. P. 460-466.

Kain J.M. Algal recolonization of some cleared subtidal area // *J. Ecol.* 1975. V. 63. P. 739-765.

Karlson R.H. The application of an epibenthic community model // *Ecology of fouling communities, US-USSR cooper. progr. Beaufort*, 1975. P. 203-204.

Karlson R.H. Predation and space utilization patterns in a marine epifaunal community // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1978. V. 31. P. 225-239.

Kawachara T., Iwaki T., Hibino K., Sugimura Y. Fouling communities in Yokkaichi Harbor // *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab., Kyushu Univ.* 1979. V. 5, N 1. P. 19-30.

Kay A.M., Keough M.J. Occupation of patches in the epifaunal communities on pier pilings and the bivalve *Pinna bicolor* at Edithburg, South Australia // *Ibid.* 1981. V. 48. P. 123-130.

Kay A.M., Butler A.J. Stability of the fouling communities on the pilings of two piers in South Australia // *Oecologia*. 1983. V. 56, N 1. P. 70-78.

Keegan B.F. The COST 647 Project on coastal benthic ecology – a respective // *Hydrobiologia*. 1986. V. 142. P. 9-12.

Keen S.L., Neil W.E. Spatial relationship and some structuring processes in benthic intertidal animal communities // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1980. V. 45. P. 139-155.

- Kennelly S.J.* Physical disturbance in an Australian kelp community. I. Temporal effects // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1987a. V. 40, N 1-2. P. 145-153.
- Kennelly S.J.* Physical disturbance in an Australian kelp community. II. Effects of understory species due to differences in kelp cover // *Ibid.* 1987b. V. 40, N 1-2. P. 155-165.
- Kenyon K.W.* The sea otter in the Eastern Pacific Ocean // *North American Fauna*. Dep. of interior. Bureau of Sport Fish. and Wildlife. 1979. N 68. 352 p.
- Keough M.J.* Patterns of recruitment of sessile invertebrates in two subtidal habitats // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1983. V. 66, N 3. P. 213-245.
- Kokkinn M.J., Davis A.R.* Secondary production: shooting a halcyon for its feathers // *Limnol. Austral.* 1986. P. 251-261.
- Landahl J.* Sediment level fluctuation in a mussel bed on a protected sand-gravel beach // *Estuarine Coast. and Shelf Sci.* 1988. V. 26, N 3. P. 255-267.
- Larman V.N., Gabbott P.A.* Settlement of cyprid larvae on *Balanus balanoides* and *Elminius modestus* induced by extracts of adult barnacles and other marine animals // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 1975. V. 55, N 1. P. 183-190.
- Laur D.R., Ebeling A.W., Coon D.A.* Effects of sea otter foraging on subtidal reef communities off Central California // *Community ecology of sea otter*. Berlin: Verlag, 1988. P. 152-168.
- Lebednik P.A.* The Corallinaceae of north-western North America. I. *Clathromorphum* Fosløe emend. Adey // *Syesis*. 1976. V. 9. P. 59-112.
- Lebednik P.A., Palmisano J.F.* Ecology of marine algae // *The environment of Amchitka Island, Alaska*. US Energy Research and Development Administration, 1977. P. 353-393.
- Lesson N.A.* Population dynamics of *Diadema antillarum* (Echinodermata, Echinoidea) following mass mortality in Panama // *Mar. Biol.* 1988. V. 99, N 4. P. 515-526.
- Leviton D.R.* Algal-urchin biomass responses following mass mortality of *Diadema antillarum* Philippi at Saint John, U.S. Virgin Islands // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1988. V. 119, N 2. P. 167-178.
- Lewin R.* Sea urchin massacre is a natural experiment // *Science*. 1988. V. 239, N 4842. P. 867.
- Lewontin R.C.* The meaning of stability // *Brookhaven Symp. Biol.* 1969. V. 22. P. 13-24.
- Liddell W.D., Ohlhorst S.L.* Patterns of reef community structure, North Jamaica // *Bull. Mar. Sci.* 1987. V. 40, N 2. P. 311-329.
- Long E.R.* Studies of marine fouling and boring off Kodiak Island, Alaska // *Mar. Biol.* 1972. V. 14, N 1. P. 52-57.
- Luckens P.A.* Settlement and succession on rocky shores at Auckland, North Island, New Zealand // *New Zealand Oceanogr. Inst. Memor.* 1975. N 70. 64 p.
- Lundalv T., Christie H.* Comparative trends and ecological patterns of rocky subtidal communities in the Swedish and Norwegian Skagerrak area // *Hydrobiologia*. 1986. V. 142. P. 71-80.
- Lundalv T., Larsson C.S., Axelsson L.* Long-term trends algal-dominated rocky subtidal communities on the Swedish west coast – a transitional system? // *Ibid.* 1986. V. 142. P. 81-95.
- Luther G.* Bewuchsuntersuchungen auf Natursteinsubstraten in Gezeitenbereich des

Nordsylder Wattenmeeres. Sessile und hemisessile Tiere // Helgoland. wiss. Meeresuntersuch. 1977. V. 29, N 3. P. 375-403.

Mann K.N. Destruction of kelp-beds by sea urchins: a cyclical phenomenon or irreversible degradation? // Ibid. 1977. V. 30, N 1-4. P. 455-467.

Margalef R. On certain unifying principles in ecology // Amer. Natur. 1963. V. 97, N 185. P. 357-374.

Margalef R. Perspectives in ecological theory. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1968. 112 p.

Masaki T., Fujita D., Akioka H. Observation on the spore germination of *Laminaria japonica* on *Lithophyllum yessoense* (Rhodophyta, Corallinaceae) in culture // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1981. V. 32, N 4. P. 349-356.

McGuinness K.A. Short-term effects of sessile organisms on colonization of intertidal boulders // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1988. V. 116, N 2. P. 159-175.

McLoughlin R.J., Young P.C., Martin R.B., Parslow J. The Australian scallop dredge: estimates of catching efficiency and associated interest fishing mortality // Fish. Rec. 1991. V. 11, N 1. P. 1-24.

McQuaid C.D., Dower K.M. Enhancement of habitat heterogeneity and species richness on rocky shores innudated by sand // Oecologia. 1990. V. 84, N 1. P. 142-144.

Meadows P.S. Sublittoral fouling communities on northern coasts of Britain // Hydrobiologia. 1969. V. 34, N 3-4. P. 273-295.

Menge B.A. Ecological implication of patterns of rocky intertidal community structure and behavior along an environmental gradient // Ecology of fouling communities, US-USSR cooper. progr. Beaufort, 1975. P. 155-179.

Menge B.A., Sutherland J.P. Community regulations: variations in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment // Amer. Nat. 1987. V. 130, N 5. P. 730-757.

Mileikovsky S.A. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evolution // Mar. Biol. 1971. V. 10, N 3. P. 193-213.

Mook D. Studies on fouling invertebrates in the Indian River. I. Seasonality of settlement // Bull. Mar. Sci. 1976. V. 26, N 4. P. 610-615.

Moore H.B. The colonization of a new rocky shore at Plymouth // J. Anim. Ecol. 1939. V. 8. P. 29-38.

Moore H.B., Sproston N.G. Further observations on the colonization of a new rocky shore in Plymouth // Ibid. 1940. V. 9. P. 319-327.

Moran P.J., Grant T.R. The effects of industrial pollution on the development and succession of marine fouling communities. I. Analysis of species richness and frequency data // Mar. Ecol. 1989a. V. 10, N 3. P. 231-246.

Moran P.J., Grant T.R. The effects of industrial pollution on the development and succession of marine fouling communities. II. Multivariate analysis of succession // Ibid. 1989b. V. 10, N 3. P. 247-261.

Myers A.A., Southgate T. Artificial substrata as a means of monitoring rocky shore cryptofauna // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1980. V. 60. P. 963-975.

Nelson C.H., Hopkins D.M., Scholl D.W. Cenozoic sedimentary and tectonic history of the Bering Sea // Oceanography of the Bering Sea. Fairbanks, 1979. P. 485-516.

Niermann U., Bauerfeind E., Hickel W., Westernhagen H.V. The recovery of benthos following the impact of low oxygen content in the German Bight // Neth. J. Sea. Res. 1990. V. 25, N 1-2. P. 215-226.

Nisizawa K., Noda H., Kikuchi R., Watanabe T. The main seaweed foods in Japan // Hydrobiologia. 1987. V. 151-152. P. 5-29.

Odum E.P. Trends expected in stressed ecosystems // Bioscience. 1985. V. 35, N 7. P. 419-422.

Ojeda F.P., Dearborn J.H. Community structure of macroinvertebrates inhabiting the rocky subtidal zone in the Gulf of Maine: seasonal and bathymetric distribution // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1989. V. 57. P. 147-161.

Okamura B. Formation and disruption of aggregations of *Mytilus edulis* in the fouling communities of San Francisco Bay, California // Ibid. 1986. V. 30. P. 275-282.

Oshurkov V.V. Succession and climax in some fouling communities // Biofouling. 1992. N 6. P. 1-12.

Oshurkov V.V., Ivanjushina E.A. Succession of benthic communities on lavas off Alaid Volcano (North Kuril Islands) // Asian Mar. Biol. 1992. V. 9. P. 7-21.

Oshurkov V.V., Ivanjushina E.A. Effect of experimental kelp harvesting on the kelp restoring and on the structure of the shallow water communities off Bering Island (Commander Islands) // Ibid. 1993. V. 10. P. 95-109.

Oshurkov V.V., Ivanjushina E.A. Structure and distribution of some fouling communities off Bering Island (Commander Islands) // Biofouling. 1994. V. 8. P. 35-45.

Osman R.W. The establishment and development of a marine epifaunal community // Ecol. Monogr. 1977. V. 47, N 1. P. 37-63.

Osman R.W. The influence of seasonality and stability in the species equilibrium // Ecology. 1978. V. 59, N 2. P. 383-399.

Osman R.W., Whitlatch R.B., Zajac R.N. *Crassostrea virginica*. Effects of resident species on recruitment into a community: larval settlement versus post-settlement mortality in the oyster *Crassostrea virginica* // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1989. V. 54, N 1-2. P. 61-73.

Paine R.T. Food web complexity and species diversity // Amer. Nat. 1966. V. 100. P. 65-75.

Paine R.T., Vadas R.L. The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal population // Limnol. Oceanogr. 1969. V. 14. P. 710-719.

Paine R.T. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator // Oecologia. 1974. V. 15, N 2. P. 93-120.

Paine R.T., Levin S.A. Intertidal landscapes: disturbance and dynamics of pattern // Ecol. Monogr. 1981. V. 51, N 3. P. 145-178.

Pearce C.M., Scheibling R.E. Induction of metamorphosis of larvae of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, by coralline red algae // Biol. Bull. 1990. V. 179, N 3. P. 304-311.

Pearse J.S., Hines A.H. Long-term population dynamics of sea urchins in a Central

California kelp forests: rare recruitment and rapid decline // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1987. V. 39, N 3. P. 275-283.

Pearson D.L. Community structure and species co-occurrence: a basis for developing broader generalization // *Oikos*. 1986. V. 46, N 3. P. 419-423.

Peterson C.H., Summerson H.C., Fegley S.R. Ecological consequence of mechanical harvesting of clams // *Fish. Bull.* 1987. V. 85, N 2. P. 281-298.

Porter J.W., Targett N.M. Allelochemical interactions between sponges and corals // *Biol. Bull.* 1988. V. 175, N 2. P. 230-239.

Rauck G. Welchen Einfluss haben undschleppnetze auf den Meereboden und Bodentiere? // *Inf. Fischwirt.* 1988. Bd 35, N 3. S. 104-106.

Riedman M.L., Estes J.A. The sea otter (*Enhydra lutris*): behavior, ecology, and natural history // *Biol. Rep. U.S. Dep. Inter. Fish. and Wildl. Serv.* 1990. V. 90 (14). 127 p.

Riggio S., Mazzola A. Le aviluppo di fouling su substrati artificiali immersi nel porto di Palermo secondo ciclo di regerche // *Helgoland. wiss. Meeresuntersuch.* 1976. V. 27, N 3. P. 267-281.

Saenger P., Stefenson W., Moverley J. The subtidal fouling organisms of the Calliope River and Auckland creek, Central Queensland // *Mem. Qd. Mus.* 1979. V. 19, N 3. P. 399-412.

Sanders J.L. Marine benthic diversity: a comparative study // *Amer. Nat.* 1968. V. 102. P. 243-282.

Sanders J.L. Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis // *Brookhaven Symp. Biol.* 1969. V 22. P. 71-80.

Sara M. Sessile macrofauna and marine ecosystem // *Bolletino zoologica.* 1986. V. 53. P. 329-337.

Scheer B.T. The development of marine fouling communities // *Biol. Bull.* 1945. V. 89. P. 103-121.

Scheibling R.E. Increased macroalgal abundance following mass mortalities of sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) along the Atlantic coast of Nova Scotia // *Oecologia.* 1986. V. 68, N 2. P. 186-198.

Scheibling R.E., Raymond B.G. Community dynamics on a subtidal cobble bed following mass mortalities of sea urchin // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1990. V. 63, N 2. P. 127-145.

Schoener A. Colonization curves for planar marine islands // *Ecology.* 1974. V. 55. P. 818-827.

Sebens K.P. Community ecology and subtidal rock walls in the Gulf of Maine, USA: small scale processes and alternative community states // *The ecology of rocky coasts.* Sevenoaks, 1985. P. 346-371.

Sebens K.P. Spatial relationship among encrusting marine organisms in the New England subtidal zone // *Ecol. Monogr.* 1986. V. 56, N 1. P. 73-96.

Seed R. Ecology // *Marine mussels: their ecology and physiology.* Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1976. P. 13-65.

Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. of Illinois Press, 1963. 117 p.

Show W.N. Seasonal fouling and oyster settling on asbestos plates in Broad Creek, Talbot County, Maryland, 1963-1965 // *Chesapeake Sci.* 1967. V. 8, N 4. P. 228-236.

Simenstad C.A., Estes J.A., Kenyon K.W. Aleuts, sea otters, and alternate stable-state communities // Science. 1978. V. 200, N 4340. P. 403-411.

Smedes G.W. Seasonal changes and fouling community interaction // Marine Biodeterioration. An Interdisciplinary Study. Annapolis: US Naval Inst. Press. 1984. P. 155-160.

Smith B.D. Implications of population dynamics and interspecific competition for harvest management of the seaweed *Laminaria* // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. V. 33, N 1. P. 7-18.

Sousa W.P. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal community // Ecol. Monogr. 1979a. V. 45, N 3. P. 227-254.

Sousa W.P. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the non equilibrium maintenance of species diversity // Ecology. 1979b. V. 60. P. 1225-1239.

Southward A.J., Boalch G.T., Maddock L. The Plymouth serial observations 1899-1987: their relationship to climatic change and hypotheses of production in the sea // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1990. V. 70, N 3. P. 666.

Stebbing P.R. Preferential settlement of bryozoan and serpulid larvae on the younger parts of *Laminaria fronds* // Ibid. 1972. V. 52. P. 765-772.

Steel J.H. A comparison of terrestrial and marine ecological systems // Nature. 1985. V. 313, N 6001. P. 355-358.

Stoecker D. Resistance of a tunicate to fouling // Biol. Bull. 1978. V. 155, N 3. P. 615-626.

Stress Effects on Natural Ecosystems. N.Y.: J. Wiley and Sons Publ., 1981. 431 p.

Sutherland J.P., Karlson R.H. Succession and seasonal progression in the fouling communities at Beaufort, North Carolina // Proc. Third Intern. Congr. Mar. Corrosion and Fouling. Gaithersburg, 1973. P. 906-929.

Sutherland J.P. Multiple stable points in natural communities // Amer. Nat. 1974. V. 108. P. 859-873.

Sutherland J.P. Life cycles and dynamics of fouling communities // Ecology of fouling communities, US-USSR cooper. progr. Beaufort, 1975. P. 137-153.

Sutherland J.P., Karlson R.H. Development and stability of the fouling communities at Beaufort, North Carolina // Ecol. Monogr. 1977. V. 47. P. 425-446.

Sutherland J.P. Life histories and the dynamics of fouling communities // Regularities of distribution and ecology of coastal marine biocoenoses. Leningrad: Nauka, 1978. P. 145-146.

Sutherland J.P. The fouling community at Beaufort, North Carolina: a study in stability // Amer. Natur. 1981. V. 118. P. 499-519.

Sutherland J.P. The structure and stability of marine macrofouling communities // Marine Biodeterioration. 1984. P. 202-206.

Turner T. Facilitation as a successional mechanism in a rocky intertidal community // Amer. Natur. 1983. V. 121, N 5. P. 729-738.

Underwood A.J. What is a community? // Patterns and process. Hist. Life. Rept. Dahlem Workshop. Berlin, 1986. P. 351-367.

Unifying Concepts in Ecology. Rep. of I Intern. Congr. Ecol. Hague: Junk B.V. Publ., 1975.

Vadas R.L., Steneck R.S. Zonation of deep water benthic algae in the Gulf of Maine // J. Phycol. 1988. V. 24, N 3. P. 338-346.

Van Blaricom G.R. Effects of foraging by sea otter on mussel-dominated intertidal communities // The community ecology of sea otter. Berlin: Springer-Verlag, 1988. P. 48-91.

Verwey J. On the ecology of distribution of cockles and mussels in the Dutch Wadenseer. Their role in sedimentation and the sources of their food supply. With a short review of the feeding behavior of bivalve molluscs // Archs. neerl. Zool. 1952. V. 10. P. 171-239.

Walbram P.D., Henderson R.A., Jull A.J.T., Head M.J. Evidence from sediments of long-term *Acanthaster planci* predation on corals of the Great Barrier Reef // Science. 1989. V. 245, N 4920. P. 847-850.

Walker L.R., Chapin F.S. Interactions among processes controlling successional change // Oikos. 1987. V. 50, N 1. P. 131-135.

Warwick R.M. A new methods for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // Mar. Biol. 1986. V. 92, N 4. P. 557-562.

Warwick R.M. The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities // Mar. Pollut. Bull. 1988. V. 19, N 6. P. 259-268.

Watanabe J.M., Harrold C. Destructive grazing by sea urchin *Strongylocentrotus* spp. in a central California kelp forest: potential roles of recruitment, depth, and predation // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1991. V. 71, N 2. P. 125-141.

Whittaker R.H., Levin S.A. The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. Popul. Biol. 1977. V. 12. P. 117-139.

Wildish D.J. Factors controlling marine and estuarine sublittoral macrofauna // Helgolander. wiss. Meeresuntersuch. 1977. V. 30, N 1-4. P. 445-454.

Wilson O.T. Some experimental observation of marine algal succession // Ecology. 1925. V. 6. P. 303-311.

Witman J.D. Refuges, biological disturbance, and rocky subtidal community structure in New England // Ecol. Monogr. 1985. V. 55, N 4. P. 421-445.

Woolmington A.D., Davenport J. pH and PO₄ level beneath marine macrofouling organisms // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1983. V. 66, N 2. P. 113-124.

Zavconic H., Jaklon A. Long-term changes in the Northern Adriatic phanerogam beds // Commis. Int. Explor. Mer. Mediterr., Monaco. 1990. V. 32, N 1. P. 15.

Zavodnic D., Igc L. Zapazanja o obrastaju okoline Rovinja // Thalassia Jugosl. 1968. N 4. P. 55-68.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
ВВЕДЕНИЕ	9
Глава 1. МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ СООБЩЕСТВ БЕНТОСА: КРАТКАЯ ИСТОРИЧЕСКАЯ СПРАВКА	12
1.1. Флуктуации пополнения бентосных организмов	14
1.2. Изменения распределения и обилия популяций «ключевых» и массовых видов морских организмов	15
1.3. Роль биологических взаимоотношений в формировании эпибентосных сообществ	17
1.4. Антропогенное воздействие на экосистемы мелководий шельфа	19
Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	21
2.1. Экспериментальное изучение эпибентосных сообществ	22
2.2. Описательные количественные исследования эпибентоса	38
2.3. Методы обработки материалов	42
Глава 3. СУКЦЕССИИ СООБЩЕСТВ ОБРАСТАНИЯ В БЕЛОМ МОРЕ И ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ ТИХОГО ОКЕАНА	45
3.1. Ранние стадии сукцессий обрастания в Белом море	46
3.2. Развитие сообществ обрастания до устойчивого состояния	60
3.3. Ранние стадии сукцессий обрастания в Авачинской губе	74
3.4. Распределение и структура многолетних сообществ обрастания в Авачинском заливе	79
3.5. Распределение и структура некоторых сообществ обрастания в районе Командорских островов	86
Глава 4. СУКЦЕССИИ И СТРУКТУРА ЭПИБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ ТИХОГО ОКЕАНА	97
4.1. Структура и распределение эпибентосных сообществ в Авачинской губе	97
4.2. Ранние стадии сукцессий эпибентоса в Авачинской губе	99
4.3. Распределение и структура разновозрастных сообществ эпибентоса на лавах вулкана Алаид	106
Глава 5. ДИНАМИКА И СТРУКТУРА НЕКОТОРЫХ ЭПИБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ	116
5.1. Структура, распределение и динамика мидиевых сообществ в обрастании и бентали Кандалакшского залива Белого моря	116
5.2. Динамика многолетних сообществ обрастания в Авачинской губе	125
5.3. Динамика сообществ кельпа в районе Командорских островов	132
5.4. Многолетние изменения структуры эпибентоса под влиянием хищничества калана	145

Глава 6. СТАБИЛЬНОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭПИБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ: ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ	158
6.1. Пертурбации в биотопах и устойчивость сообществ эпибентоса	158
6.2. Неоднородность населения бентали и её возможные причины	164
6.3. Роль «ключевых видов» в формировании и распределении эпибентосных сообществ	168
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	175
ЛИТЕРАТУРА	177

CONTENTS

FOREWORD	5
INTRODUCTION	9
Chapter 1. LONG-TERM CHANGES IN BENTHIC COMMUNITIES: A SHORT HISTORY OF THE PROBLEM.....	12
1.1. Fluctuations in the recruitment of benthic organisms	14
1.2. Changes in the distribution of the population abundance of common benthic species	15
1.3. The role of biological interactions in the epibenthic communities	17
1.4. Anthropogenic influence on the shallow-water benthic ecosystems	19
Chapter 2. MATERIAL AND METHODS OF THE INVESTIGATIONS	21
2.1. The experimental studies of the epibenthic communities	22
2.2. The descriptive quantitative studies of the epibenthos	38
2.3. Methods of the materials treatment	42
Chapter 3. SUCCESSION IN THE FOULING COMMUNITIES IN THE WHITE SEA AND IN THE KAMCHATKA WATERS OF THE NORTH PACIFIC OCEAN	45
3.1. The early stages of succession of the fouling communities in the White Sea	46
3.2. Development of the fouling communities to a stable state	60
3.3. The early stages of succession of the fouling communities in the Avacha Inlet	74
3.4. Distribution and structure of the old fouling communities in the Avacha Bight	79
3.5. Distribution and structure of some fouling communities off the Commander Islands	86
Chapter 4. SUCCESSION AND STRUCTURE OF THE EPIBENTHIC COMMUNITIES IN THE KAMCHATKA WATERS OF THE NORTH PACIFIC OCEAN	97
4.1. Structure and distribution of the epibenthic communities in the Avacha Inlet	97
4.2. The early stages of the epibenthic succession in the Avacha Inlet	99
4.3. Distribution and structure of the epibenthic communities at the lavas of various age off the Alaid Volcano	106
Chapter 5. DYNAMICS OF SOME EPIBENTHIC COMMUNITIES IN THE UPPER SUBTIDAL ZONE	116
5.1. Structure and distribution of the mussel community in the Kandalaksha Bay of the White Sea	116
5.2. Dynamics of the old fouling communities in the Avacha Inlet	125
5.3. Dynamics of the kelp community off the Commander Islands	132

5.4. Long-term changes in the structure of the epibenthic communities under the impact of sea otter predation	145
Chapter 6. STABILITY AND CHANGES OF THE EPIBENTHIC COMMUNITIES: THEORETICAL AND APPLIED ASPECTS	158
6.1. Perturbations in the biotopes and the stability of the epibenthic communities	158
6.2. Heterogeneity of the benthic communities and its possible causes	164
6.3. The impact of the keystone species on the structure and distribution of the epibenthic communities	168
CONCLUSIONS	175
REFERENCES	177

Владимир Васильевич Ошурков

**СУКЦЕССИИ И ДИНАМИКА ЭПИБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ
ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ
БОРЕАЛЬНЫХ ВОД**

Научное издание

Редактор *Н.С. Мун*

Художник *Р.В. Гаева*

Технический редактор *М.А. Холотова*

Оператор электронного набора *Н.И. Чикичева*

Оператор электронной верстки *Т.Ф. Макарова*

Корректор *Н.Н. Дегтярь*

Изд. лиц. ЛР № 040118 от 15.10.96 г. Подписано к печати 18.08.2000 г.
Гарнитура «Таймс». Бумага офсетная. Формат 60х84/16. Печать офсетная.
Усл.п.л. 13,44. Уч.-изд.л. 13,21. Тираж 300 экз. Заказ 184

Отпечатано в типографии издательства «Дальнаука» ДВО РАН
690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7