

УДК: 574.5

СТРУКТУРА И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ МЯГКИХ ГРУНТОВ ЗАЛИВОВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2010 г. Т.А. Бритаев¹, А.А. Удалов², А.В. Ржавский¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

Представлены результаты бентосной съемки в губе Долгой (Баренцево море), проведенной летом 2006 г. на сетке станций, повторявшей съемку ММБИ КНЦ РАН 1990 г. Описаны видовой состав и количественное распределение макробентоса мягких грунтов губы в диапазоне глубин от 17 до 95 м, выявлено три типа бентосных сообществ. Показано, что за 16 лет произошли существенные изменения в структуре сообществ губы. Уменьшилось число видов двустворчатых моллюсков, исчезли такие массовые виды, как *Nicania montague*, *Yoldia amigdalea hyperborea* и *Yoldiella lenticula*. Уменьшилась встречаемость и численность бывших доминантов сообществ *Astarte crenata* и *Ciliatocardium ciliatum*. Сообщество *Astarte crenata* – *Balanus balanus* – *Spiochaetopterus typicus* – *Macoma calcarea*, занимавшее в 1990 г. большую акваторию губы, сменилось сообществом *Spiochaetopterus typicus* – *Balanus balanus* – *Balanus crenatus*. Обсуждаются причины временных изменений. Проведено сравнение сообществ губы Долгой с бентосными сообществами мягких грунтов ряда губ и фьордов Баренцева моря, рассматриваются возможные подходы к типизации сообществ краевых бассейнов Баренцева моря.

ВВЕДЕНИЕ

Баренцево море является одним из наиболее изученных водоемов на планете. История изучения российскими учеными фауны этого региона начинается с 1771 г., когда две экспедиции Российской Академии наук собрали материал в Кольском заливе, в прилегающих к нему участках Баренцева моря и в Байдарацкой губе Карского моря. Этот материал положил начало фондовым коллекциям ЗИНа по беспозвоночным морей Арктики [18]. Первая биологическая станция в Баренцевом море (Мурманская биологическая станция) была основана в 1899 году в Кольском заливе. Подробное исследование зоогеографии и количественного распределения сообществ макробентоса в этом регионе ведет свою историю с работ К.М. Дерюгина 1903–1911 гг. в сублиторали Кольского залива [8]. В первой половине прошлого века фаунистические работы в Баренцевом море интенсивно продолжались. Уже в 1939 г. Л.А. Зенкевич и В.А. Броцкая представили картину зоогеографического деления Баренцева моря на основании количественных дночерпательных съемок макробентоса [9]. Однако практически все эти данные касались открытых частей моря. “Нужно только помнить, что мы не располагаем материалом по бухтам, заливам и непосредствен-

но прилегающей к берегу полосе, почему наши границы и не доведены до берегов” [9, с. 112]. С тех пор количество проводимых бентосных съемок в Баренцевом море возросло в несколько раз [18, 29].

Тем не менее, ситуация практически не изменилась. Большинство исследований выполнено в открытых районах моря. Прибрежные акватории исследованы менее полно. Исключение представляет Кольский залив. Первые количественные данные по бентосу были получены здесь Дерюгиным в 1903–11 гг. [8], в то время, когда на берегах залива не было еще населенных пунктов. В 1984 г. на этих же участках работала экспедиция ПИНРО [4], затем, в 1989 г. – ММБИ [21], а в 1995 г. на НИС “Дальние Зеленцы” бентосная съемка была повторена [23]. Таким образом, для Кольского залива имеются данные по 100-летней динамике сообществ макробентоса, которые выявили существенные изменения в структуре и распределении этих сообществ, связанные, в основном, с изменением антропогенной нагрузки в регионе.

Большая часть работ по исследованию донных сообществ губ и заливов Российского сектора Баренцева моря выполнена водолазным методом, в связи с чем учитывались только крупные организмы, а выделение биоценозов производилось по видам, легко заметным на общем фоне и по-

зволяющим наглядно характеризовать сообщества (например, сообщество *Laminaria*, *Mytilus* и др.). Полный видовой и количественный состав не описывался, выделялись не сообщества в их классическом понимании, а фации или ландшафты [15, 21]. Количественных бентосных исследований было выполнено сравнительно немного. Здесь надо отметить **съемки на мягких грунтах Кольского побережья – в губе Ярнышной** [7], в Мотовском заливе [22], в губе Дальнезеленецкой [16], в губе Долгой [3], – а также в самой большой губе юго-восточной части моря – Чешской губе [24].

На Новой Земле исследования прибрежной донной фауны были выполнены в 1925–27 гг. З.Ф. Гурьяновой и П.В. Ушаковым в губе Черной фьордового типа [13]. В послевоенные годы доступ исследователей на Новую Землю был прекращен и повторное исследование удалось провести только в ходе экспедиции ММБИ в Печорское море в июле 1992 года [13].

На Земле Франца-Иосифа первые количественные данные о составе бентоса были получены только в 1970 г. во время первой высокоширотной арктической экспедиции ЗИН под руководством Голикова [6]. В 1981–1982 гг. экспедиция ЗИН провела круглогодичный мониторинг за состоянием донных биоценозов на о. Хейса [1], а в 1990 г. первая советско-норвежско-польская экспедиция провела количественные сборы бентоса на о. Гукера [12]. Большая часть данных также получена водолазным методом.

Из всех архипелагов Баренцева моря наиболее интенсивно исследуется прибрежная зона и фьорды Шпицбергена. В последние два десятилетия появилось несколько десятков работ польских, германских, британских и норвежских ученых, касающихся распределения, пространственной и временной динамики сообществ макробентоса в более чем 10 фьордах, из которых наиболее изученным является Кёнгсфьорд [25, 27, 30, 38].

Таким образом, данных по губам и заливам Баренцева моря оказывается немного, хотя их относительная изолированность и разнообразие условий позволяет предполагать наличие большого числа различных сообществ. Особый интерес представляет динамика этих сообществ. Климатические изменения, проходящие в регионе и связанные с потеплением Арктики во второй половине 20 века и, особенно в последние годы, приводит к изменению границ распространения видов, отступлению многих арктических видов на север и проникновению в Баренцево море новых бореальных видов [19]. Это, несомненно, должно

отражаться на структуре сообществ. Другой аспект – увеличение хозяйственной деятельности человека. Изменение сообществ под антропогенным влиянием особенно четко прослеживается в Кольском заливе на протяжении последних десятилетий [24]. Сюда же относится вселение или интродукция новых видов, которые часто неузнаваемо меняют облик сообществ, что в последнее время видно на примере Черного и Каспийского морей [11]. Для Баренцева моря среди вселенцев на первом месте стоит камчатский краб [16, 20]. Ну и наконец, необходимо остановиться на изменениях, происходящих в более мелких пространственно-временных масштабах, связанных непосредственно с жизнью отдельных губ и заливов и часто носящих циклический характер – изменение гидродинамического режима, заиление, распреснение и т.д. Накопление материала по конкретным губам может помочь отделить действие этих факторов и выявить ключевые факторы, влияющие на структуру сообществ бентоса.

Цель данной работы – изучение структуры и пространственного размещения сообществ мягких грунтов губы Долгая Баренцева моря, анализ многолетних изменений в структуре донных сообществ и попытка типизации сообществ прибрежных губ и заливов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве полигона для нашей работы выбрана губа Долгая, расположенная на 34°59' в.д. и 69°11' с.ш. на побережье Восточного Мурмана и представляющая собой удлинённый залив фьордового типа с глубинами до 96–98 м, отделённый от моря порогом с глубинами порядка 11–14 м. Подробное описание губы содержится в работе Анисимовой и Фроловой [3]. Авторы [3] выполнили бентосную дночерпательную съемку на акватории губы в 1990 г. на 21 станции с помощью дночерпателя “Океан” площадью захвата 0.25 м². Это и определило выбор губы Долгая для наших исследований. В 2006 г. нами была повторена дночерпательная бентосная съемка на той же сетке станций, что позволяет сравнить структуру сообществ с интервалом в 16 лет.

Материал собран 18–20 августа 2006 г. дночерпателем **Ван-Вина** площадью захвата 0.25 м² во время рейса на СРТМ “Миргород” на 17 станциях в диапазоне глубин от 17 до 95 м (рис. 1, таблица). Наша сетка станций практически совпадает с сеткой станций, выполненных в 1990 г. НИС “По-мор” (КНЦ РАН).

Характеристика дночерпательных станций в губе Долгая

Станция	<i>n</i>	Дата	<i>h</i> , м	Грунт
0	1	18.08.2006	40	Ил с песком, камнями, ракушей
1	3	18.08.2006	42–46	Заиленный песок с примесью гальки, ракуши, гравия
2	3	18.08.2006	17–21	Заиленный песок
3	3	18.08.2006	23–24	Сильно заиленный песок, немного гравия
4	3	18.08.2006	20–23	Ил с песком и гравием, редкими камнями
5	3	18.08.2006	19–21	Заиленный песок с ракушей, камнями
6	3	18.08.2006	61–62	Ил с крупными камнями
7	0	18.08.2006	30	Скала
8	3	19.08.2006	67–68	Ил с примесью песка и камнями
9	3	19.08.2006	67	Ил с примесью песка и камнями
10	5	19.08.2006	28–35	Заиленный песок с камнями
11	3	19.08.2006	27–32	Заиленный песок с камнями
12	3	19.08.2006	79–81	Ил с примесью песка и камнями
13	3	19.08.2006	30–31	Песок с гравием
14	3	19.08.2006	95	Ил с камнями
15	3	20.08.2006	23–24	Заиленный песок с камнями и гравием
16	3	20.08.2006	25–26	Камни, ветвистый литотамнион, ракуша с примесью песка и ила
17	3	20.08.2006	42–46	Ил с примесью песка и камнями

Примечание: *n* – число проб, *h* – глубина.

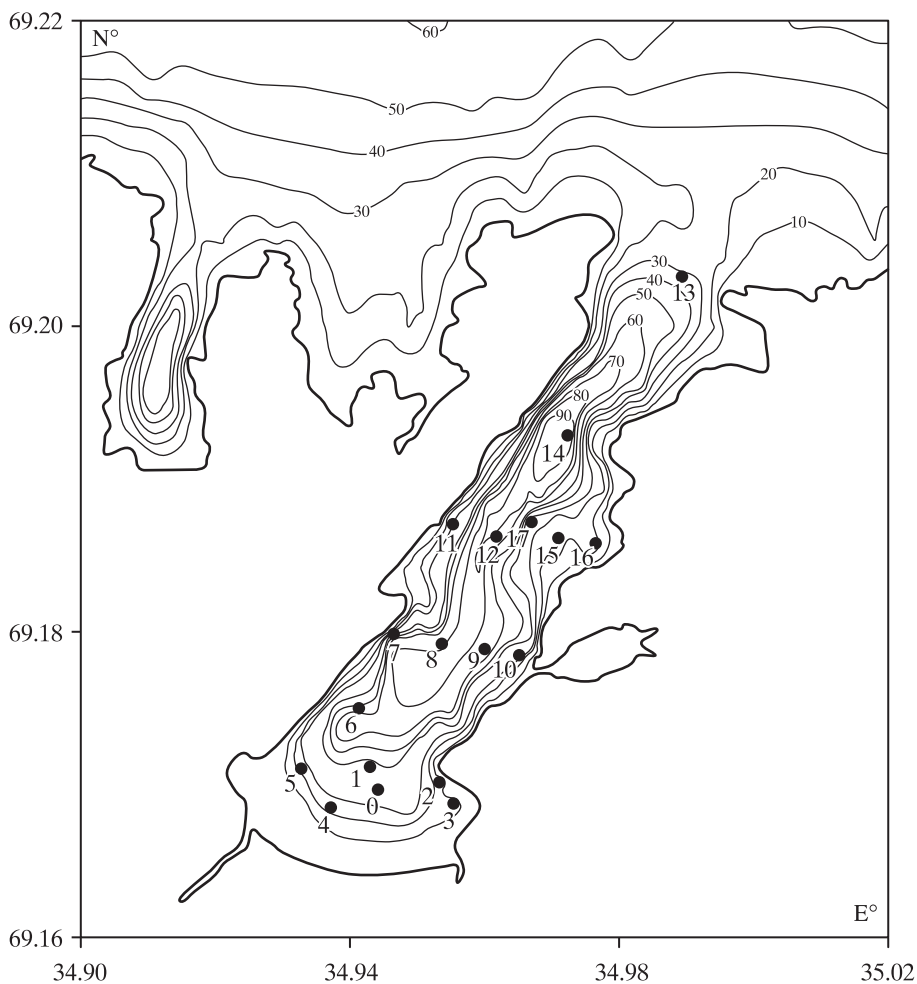


Рис. 1. Схема дночерпательных станций в губе Долгая.

Обычно на каждой станции брали по три пробы. Сетка станций соответствовала схеме, приводимой Анисимовой и Фроловой [3], но с другой нумерацией станций. На намеченной станции 7 материал собрать не удалось из-за скального грунта. Кроме того, одна из станций (станция 0) была выбрана случайным образом, когда проводилось опробование орудия лова. Добытый грунт промывался через промывочный столик с системой из трех сит, нижнее из которых сделано из капронового газа с диаметром ячеек 1 мм. Собранные организмы животного происхождения фиксировали 4% формалином, водоросли не учитывались. Кроме того, визуально отмечался характер грунта, а также была выполнена гидроакустическая эхолокационная съемка с помощью эхолота "Garmin", что позволило создать схему глубин и грунтов губы Долгая. Собранный материал впоследствии разбирали в лабораторных условиях.

Животных определяли по возможности до вида, для каждого вида подсчитывали число особей в пробе и определяли сырую биомассу на весах с точностью до 0.001 г. Животных перед взвешиванием обсушивали на фильтровальной бумаге. **Данные по каждой станции усредняли. Для анализа использовали как усредненные данные, так и по отдельным пробам. Следует отдельно отметить сложности определения биомассы многощетинкового червя *Spiochaetopterus typicus*. С одной стороны, большая часть туловища этих животных быстро мацеруется после извлечения из грунта и, если определять биомассу нескольких сохраняющихся торакальных сегментов, она будет значительно занижена (не менее чем в 10 раз по экспертной оценке А.И. Жиркова). К тому же, не будет учтен вес трубки червя. С другой стороны, трубки спиохетоптерусов накапливаются в грунте годами, являясь важным структурообразующим элементом. Определить, какие пустые фрагменты трубок принадлежат живым особям, а какие давно погибшим, невозможно, что приводит к сильно завышенной оценке. В результате мы решили оценивать сырую биомассу, взвешивая все добытые трубки и сохранившиеся фрагменты червей, не вводя поправочных коэффициентов.**

В качестве меры обилия организмов использовалась относительная интенсивность метаболизма:

$$M = kN^{0.25}B^{0.75},$$

где N – численность, B – биомасса, k – таксоноспецифический коэффициент удельной интенсивности метаболизма [2]. Для выделения видовых комплексов использовали кластерный анализ методом последовательного присоединения и многомерное шкалирование (**индекс сходства ПIANKI**). Для статистического анализа использовали пакеты программ ECOS и SYSTAT 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Фаунистический состав бентоса губы Долгой. В сублиторали губы Долгой нами обнаружено 156 видов макрозообентоса. Видовое богатство варьирует от 11 до 40 видов на станцию, составляя в среднем 27.4. Встречаемость большинства видов довольно низкая – 47% видов встречена на одной станции и лишь 7% видов (11 видов) встречены более чем на половине станций.

Основной по численности и биомассе группой, определяющей общее распределение биомассы, являются многощетинковые черви, среди которых доминирует *Spiochaetopterus typicus*. Он присутствует почти на всех станциях (встречаемость 98.2%), а его биомасса колеблется от 4 до 237 г/м², как правило, не опускаясь ниже 100 г/м² и, в среднем, составляя 133.3 г/м². Поэтому пространственное распределение суммарной биомассы зообентоса соответствует таковому общей биомассы полихет и спиохетоптеруса. Биомасса полихет без учета спиохетоптеруса колеблется от 0.03 до 21.91 г/м². Она довольно равномерно распределена по всей акватории губы, демонстрируя наиболее высокие показатели в средней и кутовой частях на заиленном песке на глубине 20–40 м. Многощетинковые черви занимают лидирующую позицию и по видовому составу. Полихеты из наших проб относятся к 29 семействам. Наиболее богато представлены семейства Ampharetidae, Maldanidae, Polynoidae, Spionidae (по шесть видов), Nephtyidae, Phyllodocidae и Spionidae (по пять видов). По частоте встречаемости за спиохетоптерусом идут орбиниида *Scoloplos acutus* (88.2%), люмбринерида *Lumbrineris fragilis* (82.4%), цирратулида *Chaetozone setosa* и нефтиида *Nephtys pente* (76.5%). Очень высокую плотность (до 332 экз./м²) иногда демонстрирует спионида *Polydora quadrilobata*, но ввиду небольшого размера и мозаичного распределения ее вклад в биомассу невелик. По биомассе среди полихет на разных станциях доминируют представители семейств Maldanidae, Nephtyidae, Amphictenidae и Lumbrineridae, однако их вклад в общую биомассу не значителен и не превышает 10–15 г/м².

Второе место по биомассе занимают ракообразные и двусторчатые моллюски. Усоногие раки встречаются на разных глубинах и типах грунта хотя бы с небольшой примесью крупной гальки, камней, ракуши. В этом случае их биомасса варьирует от 5 до 108 г/м². Максимальные значения отмечены в средней и кутовой частях губы у восточного берега и центральной глубоководной части. Усоногие раки представлены тремя видами, среди которых *Balanus balanus* и

Balanus crenatus занимают ведущие позиции по всем показателям и определяет общую картину распределения ракообразных в губе. Остальные раки довольно равномерно распределены по всей акватории губы и их биомасса не превышает 4 г/м². Наиболее богато представлены амфиподы и декаподы (14 и девять видов соответственно).

Двустворчатые моллюски отмечены по всей акватории кроме приустьевой станции. Их биомасса равномерно распределена по всей акватории губы и обычно составляет несколько десятков г/м². Высокие значения биомассы (>100 г/м²) в средней части губы обусловлены присутствием исландского гребешка. Этот моллюск образует здесь банки, и изучение его поселений требует других методов исследования. Здесь же зафиксирована и высокая численность (до 148 экз/м²) мелкого моллюска *Heteranomia squamula*, прикрепляющегося к поверхности раковин гребешков. Численность двустворок минимальна на глубинах более 70 м, где их биомасса не превышает 10 г/м².

По видовому разнообразию двустворчатые моллюски занимают второе место после полихет (16 видов), но они относятся всего лишь к девяти семействам, представленных одним-тремя видами. Наиболее часто встречается нукулида *Leionucula belotti* (82.4%) и теллинида *Macoma calcarea* (70.6%). Они же образуют скопления с максимальной для мелких двустворок плотностью (до 116 и 32 экз./м²) и биомассой (до 4.4 и 22.4 г/м²) соответственно.

Брюхоногие моллюски и иглокожие не вносят значимого вклада в сообщества. Хотя они были отмечены на большинстве станций, их биомасса не превышала 1.13 и 1.92 г/м² соответственно. Из гастропод относительно часто встречались *Moelleria costulata* и *Lepeta coeca*, из всех иглокожих – ювенильные особи *Psolus* sp. Представители остальных таксонов встречались единично.

Бентосные сообщества губы Долгой. С целью анализа сообществ макрозообентоса губы Долгой проведен кластерный анализ сходства станций и проб. Поскольку из-за микромасштабной гетерогенности субстрата на станциях и дрейфа судна пробы на станциях часто различались по грунтам и глубине, именно анализ сходства проб позволил наглядно выявить структуру сообществ губы и именно этот анализ мы и приводим ниже.

Анализ дендрограмм сходства проб по уровню метаболизма видов макрозообентоса позволил выделить на уровне сходства 0,6 и выше три группы проб, относящихся к 17 станциям (рис. 2). Первая группа проб соответствует

сообществам смешанных грунтов в диапазоне глубин от 15 до 95 м и характеризует население большей части акватории губы. Внутри нее на уровне сходства 0.8 выделяются две обособленные подгруппы. Подгруппа Ia (пробы со станций 0–10, 14) характеризуется доминированием полихеты *Spiochaetopterus typicus* (доля в метаболизме сообщества 91.9%). Средняя биомасса на этих станциях составляет 248.4 г/м². Подгруппа Ib характеризуется доминированием *S. typicus* – *B. balanus* – *B. crenatus* (вклад в метаболизм соответственно 64–12–13%). Такая картина наблюдается в пробах со станций 1, 2, 5, 6, 8 и 12. Средняя биомасса составляет здесь 267 г/м².

Необходимо отметить, что эти две подгруппы достаточно близки по видовому составу и по доминирующим видам, так что здесь, вероятно, мы наблюдаем два варианта единого сообщества. Разница между подгруппами Ia и Ib заключается в субдоминировании *B. balanus* и *B. crenatus* по биомассе в пробах Ib и относительно незначительном вкладе этих видов в подгруппе Ia. Поскольку (рис. 2) пробы с одной станции часто входят в разные подгруппы, различия, очевидно, заключаются в доле твердого субстрата (камни, раковины живых и мертвых моллюсков), на котором селятся баянусы. Именно субстратная мозаичность вносит основной вклад в различия проб и станций в этой группе. Классифицировать данное сообщество нужно скорее по наиболее часто встречающимся субдоминантам, которые встречены более чем в 50% проб (большая часть видов – чаще). Это полихеты *Scoloplos acutus*, *Nephtys pente*, *Lumbrineris fragilis*, *Chaetozone setosa*, *Terebellides stroemi*, *Maldane sarsi*, моллюски *Leionucula belotti*, *Macoma calcarea*. Хотя вместе эти виды вносят всего ~5% в биомассу сообщества, зато совместно встречены в большей части проб и характеризуют так называемый “фон”. Всего в этом сообществе отмечено 112 видов, со средней плотностью 455 экз./м².

Вторая группа проб (II) соответствует сообществам станций 12, 15, 16, 17 (мелководная банка на восточном склоне губы) – с доминированием *B. balanus* – *B. crenatus* (29 – 21%) по биомассе, однако шлейф субдоминантов выглядит иначе – это двустворчатые моллюски *Chlamys islandicus*, *Heteranomia squamula*, *Modiolus modiolus*, *Astarte crenata*, *Hiatella arcica*, *Macoma calcarea*, а также хитон *Tonicella marmorea*. Средняя биомасса сообщества 216 г/м² (115 г/м² без баянусов). Также тут присутствует основной комплекс видов (*Nephtys pente*, *Cistenides granulata*, *Lumbrineris fragilis*, *Scoloplos acutus*, *Leionucula belotti*, *Chaetozone setosa*, *Terebellides stroemi*, *Maldane sarsi*,

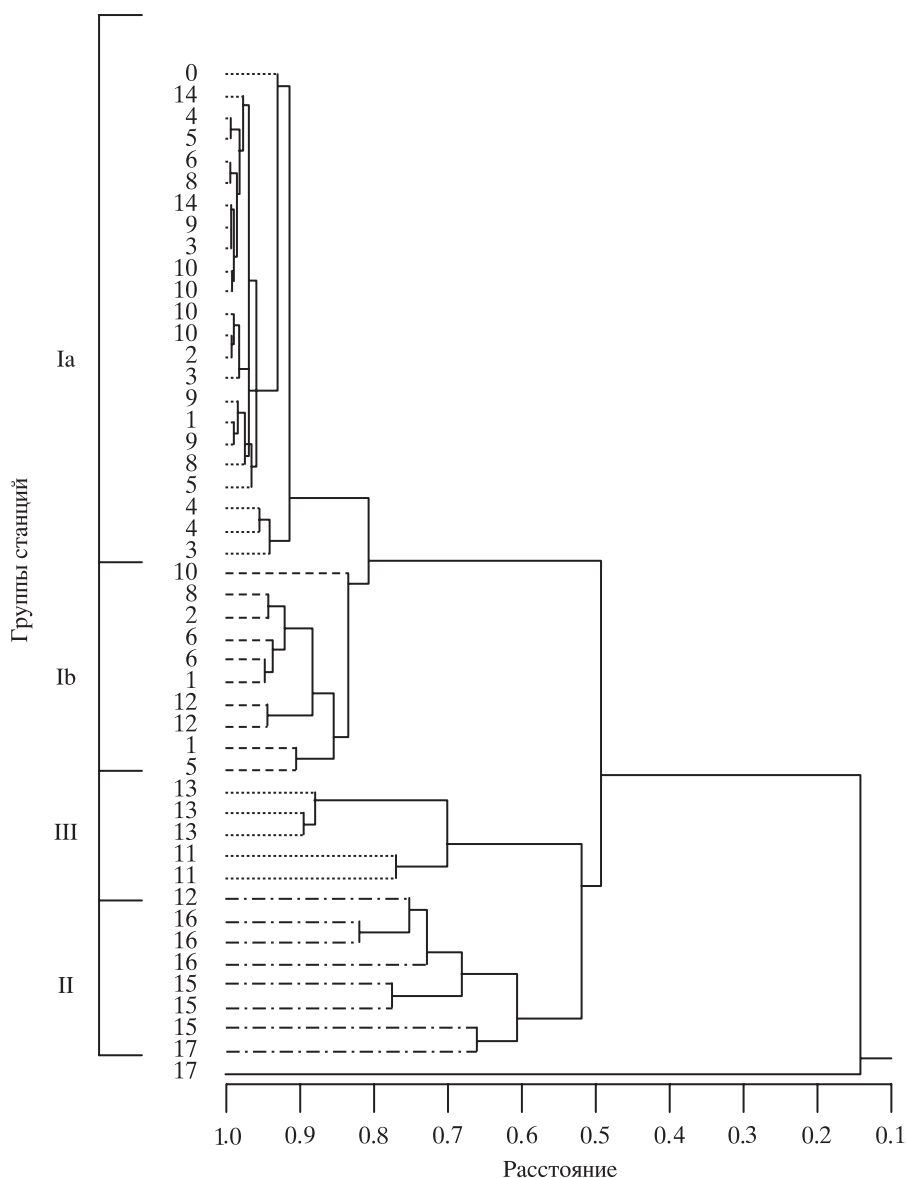


Рис. 2. Дендрограмма сходства проб по результатам съемки 2006 г.

Spiochaetopterus typicus), но эти виды занимают второстепенное положение как по встречаемости, так и по метаболизму. Снижение роли спioxетоптеруса в этом сообществе происходит за счет снижения его биомассы, а не за счет увеличения биомассы баянусов. Так, если в пробах подгруппы Ia биомасса *S. typicus* составляет 166.2 г/м^2 , в пробах подгруппы Ib с субдоминированием баянусов – 217 г/м^2 , то на станциях группы II это всего 43 г/м^2 . На этой группе станций отмечено 72 вида со средней плотностью 246 экз./м^2 . Необходимо заметить, что так как количество проб в разных группах существенно различается, то в данном случае число видов указанное для того или иного сообщества скорее является данью традиции, нежели представляет реальные значения этого показателя.

Третья группа (III) содержит несколько проб со станций 11 и 13, для которых характерно практически полное отсутствие *S. typicus*. На станции 13 располагается особое сообщество, причем не вариация выше упомянутых, а ранее не встреченное. Об этом свидетельствует очень высокое сходство всех трех дночерпательных проб с этой станции и отсутствие доминирующих на этой станции видов на остальной акватории губы. Доминантом здесь выступает группировка *Glycera capitata-Polydora quadrilobat-Ophelia limacina* (51–31–15% по метаболизму). Средняя биомасса сообщества 11.56 г/м^2 , средняя плотность 252 экз./м^2 , всего здесь найдено 13 видов. Это существенно ниже средних значений числа видов на станцию (27.4), характерных для остальной акватории губы. Дан-

ное сообщество формируется на глубинах порядка 30 м, на песчано-гравийных грунтах в морской части на выходе из губы.

Станция 11, расположенная вблизи западного берега на глубинах от 26 до 32 м попала в эту группу в силу статистических причин исключительно из-за отсутствия *S. typicus*. Все три пробы соответствуют здесь разным глубинам и грунтам от камней до песка и илистого песка и характеризуются относительно низкой плотностью (123 экз./м²) и очень низкой биомассой – 22.3 г/м². Здесь найдено 15 видов, причем только два из них были общими для двух проб из трех, что не позволяет охарактеризовать донное население этой станции.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Многолетние изменения бентоса губы Долгая (сравнение с данными 1990 г.). На акватории губы Долгой в 1990 году была выполнена бентосная дночерпательная съемка [3]. Сходные методы и орудия лова (в обоих случаях дночерпатель с площадью захвата 0.25 м²) позволили нам провести сопоставление структуры сообществ в 1990 и 2006 гг. и оценить временные изменения, произошедшие за 16 лет. Во время съемки 1990 г. был обнаружен 241 вид макрозообентоса, что существенно больше, чем в данной работе (162 вида), и это несмотря на то, что в 1990 г. на каждой из 21 станции брали по одной пробе (всего взято 5.25 м² грунта), тогда как в 2006 брали по три пробы на станции (13.25 м² грунта). Это несоответствие, вероятно объясняется рядом причин. 1. В статье Анисимовой и Фроловой [3] приведен общий список видов губы, в том числе и с твердых субстратов, а также списки видов по сообществам, причем не всегда ясно, каким методом был собран материал – кроме крупномасштабной дночерпательной съемки во время этих исследований проводились водолазные количественные сборы на твердых грунтах и сбор проб на мелководье ручным дночерпателем площадью 0.025 м². Тем не менее, исключив из общего списка видов те, которые без сомнения встречались только на твердом грунте, мы получили количество видов 187 против наших 156. 2. Как в нашем материале так и в списках Анисимовой и Фроловой есть виды, определенные только до уровня рода и выше. Как показывает наш опыт, чаще всего такой материал является смесью фрагментов, относящихся к одному или нескольким видам, уже включенным в список. Поэтому для дальнейшего анализа мы исключили из списков упоминания

об объектах, идентифицированных с точностью выше рода. 3. Указание единичных находок видов, случайно попавших в сборы и не характерных для мягких и смешанных грунтов (например, *Spiriorbis spirorbis* (Polychaeta), *Nucella lapillus* (Gastropoda), мшанок и гидроидов [3], *Mytilus edulis* в наших сборах), просто мелких или редко встречающихся видов или представителей плохо изученных групп.

Изменения в номенклатуре, произошедшие за истекшее время, также были учтены. В результате количество видов, отмеченное нами и предыдущими исследователями составило 147 и 161 соответственно. Наиболее часто встречающиеся виды в 1990 и 2006 гг. во многом совпадают. Это *Spiochaetopterus typicus*, *Scoloplos acutus* (как *Scoloplos armiger* у Анисимовой и Фроловой [3]), *Lumbrineris fragilis*, *Leionucula belotti*, *Nephtys pente*, *Chaetozone setosa*, *Balanus balanus*, *Macoma calcarea*, *Glycera capitata*, *Terebellides stroemi*, *Harmothoe imbricata*.

Тем не менее, обращает на себя внимание значительно уменьшившееся количество видов двустворчатых моллюсков. Если в 1990 году во время съемки их было найдено 24 вида, то в 2006 г. число видов сократилось до 16 (общих 12 видов). Присутствие в наших сборах некоторых видов, не встреченных в 1990 г. носит случайный характер или связано с особенностями взятия проб. Так, наличие единичных особей *Serripes groenlandica* и *Parvicardium pinnulatum* вероятно связано с большим количеством взятых нами проб, а отсутствие в списке 1990 г. *Macoma baltica* связано, скорее всего, с трудностью идентификации видов рода *Macoma*.

В то же время, исчезли такие виды, как *Nicania montague*, встречаемость которой в 1990 г. составляла 67%, а также *Yoldia amigdalea hyperborea* и *Yoldiella lenticula*. Последние два вида образовывали хоть и редкие поселения плотностью 1–2 экз./м², зато встречались по всей центральной части губы, где объем взятых нами проб существенно превышал объем проб 1990 г. Кроме того, заметно уменьшилась встречаемость и численность таких видов, как *Astarte crenata* (*Elliptica elliptica* у Анисимовой и Фроловой) и *Ciliatocardium ciliatum*. Эти изменения не случайны и свидетельствуют о перестройке структуры сообществ губы.

Из брюхоногих моллюсков обнаружено всего 8 видов вместо 18 и только четыре из них оказались общими. Хотя состав видов, не вошедших в общий список, обусловлен единичными находками, можно отметить, что в 1990 г. гастроподы встречались чаще. Причины этих изменений скорее всего те же, что и для двустворчатых моллюсков.

С другой стороны, нами обнаружено немного больше многощетинковых червей (67 и 62 вида соответственно). Из них 48 оказались общими. Не вошедшие в общий список виды в большинстве своем не являются массовыми. При этом некоторые виды, отмеченные только Анисимовой и Фроловой, скорее обитатели скальных, а не мягких грунтов (например, *Eulalia viridis*, *Chitinopoma fabricii*). Часть различий безусловно связана с неточностью и трудностями в идентификации. Так, *Spirorbis spirorbis*, указываемый этими авторами, обитает только на литорали. Вполне вероятно, что к *Cistenides hyperborea* они относили также и *C. granulata*; *Nephtys caeca* к какому то из других представителей рода и т.д. В целом можно заключить, что значимых изменений в видовом составе полихет не произошло.

Непонятным остается практически полное отсутствие в материалах И.А. Анисимовой и Е.А. Фроловой усоногого рака *Balanus crenatus*, который по нашим данным встречается не намного реже, чем общий для обеих съемок вид *Balanus balanus* и зачастую входит в состав субдоминантов сообществ. Вероятно это связано с ошибкой в идентификации баянусов предыдущими исследователями.

Иглокожие в сборах обеих экспедиций составляют незначительную часть, однако в 1990 г. полностью отсутствовали голотурии рода *Psolus*, молодь которых встречалась в наших сборах значительно чаще других иглокожих.

В составе сообществ также произошли существенные изменения (рис. 3). Уменьшилось разнообразие сообществ, изменилась их структура и распределение в бухте. Так, если Анисимова и Фролова [3] выделяли на акватории губы на мягких и смешанных грунтах пять сообществ, то у нас присутствует только два выраженных сообщества. В 1990 г. на глубинах порядка 20–30 м губу опоясывало сообщество *B. balanus*, сменяющееся в южной части губы с увеличением глубины до 35 м сообществом *Astarte crenata* – *B. balanus* – *S. typicus* – *M. calcarea*. В 2006 г. здесь произошло замещение описанных сообществ сообществом *S. typicus* – *B. balanus* – *B. crenatus* (группы Ia, Ib). Таким образом, доминант и субдоминант *Astarte crenata* и *M. calcarea* снизили свои численность и биомассу. Несмотря на это, группа субдоминантов первого порядка сильно не изменилась. Так же высока осталась численность *Leionucula belittii*, *Chaetozone setosa*, *Scoloplos acutus* и ряда других видов. Биомасса также не изменилась – если в 1990 г. она составляла здесь в среднем 226 г/м², то в 2006 г. – 257 г/м².

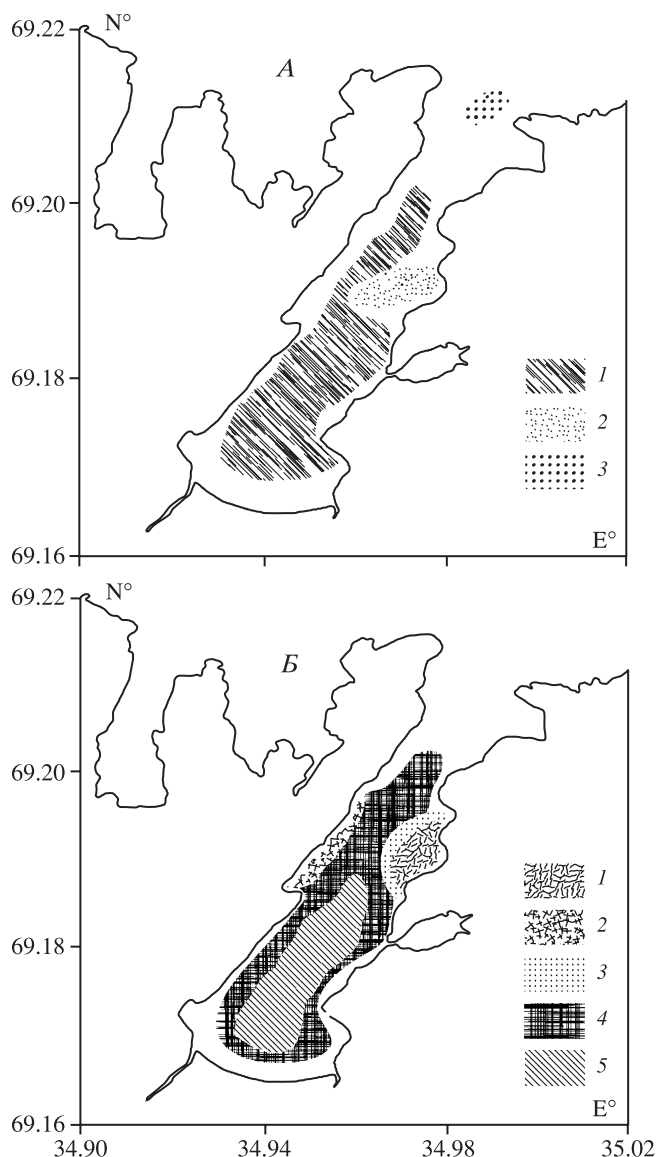


Рис. 3. Схема распределения бентосных сообществ в губе Долгой. А (в 2006 г.): 1 – *Spiochaetopterus typicus* + *Balanus balanus* + *Balanus crenatus*, 2 – *B. balanus* + *B. crenatus*, 3 – *Glycera capitata* + *Polydora quadrilobata* + *Ophelia limacina*; Б (в 1990 г.): 1 – сообщество ветвистого литотамниона, 2 – коркового литотамниона + *Chlamys islandica*, 3 – *Ciliatocardium ciliatum* + *Spiochaetopterus typicus*, 4 – *B. balanus* на смешанных грунтах, 5 – *Astarte crenata* + *B. balanus* + *S. typicus* + *Macoma calcarea*.

Сообщества мелководной банки восточной части губы также изменились. В 1990 г. здесь было представлено сообщество ветвистого литотамниона, сменявшееся по мере удаления от берега сообществом *Ciliatocardium ciliatum* – *S. typicus*. В сообществе литотамниона в зообентосе доминировали *Styella rustica* – *Ophiopholis aculeata* – *B. balanus* – *Hiatella arctica* – *Strongylocentrotus droebahyensis* – *Astarte crenata*. Общая биомасса

бентоса составляла здесь более 1 кг/м²! В сообществе *Ciliatocardium ciliatum* – *S. typicus*, располагавшемся ниже на песчаном грунте, субдоминантами были *Nicania montague*, *Astarte crenata*, *Thracia myopsis* и *Macoma calcarea*. При этом присутствовал весь шлейф характерных видов губы – *Scoloplos acutus*, *Nephtys pente*, *Leionucula belotti*, *Lumbrineris fragilis*, *Chaetozone setosa*, *Terebellides stroeti* и др. Общая биомасса здесь была ниже, но все равно превышала 450 г/м².

В 2006 г. оба эти сообщества сменились на сообщество *B. balanus* – *B. crenatus* со шлейфом из субдоминантов – *Chlamys islandicus*, *Heteranomias squamula*, *Modiolus modiolus*, *Elliptica elliptica*, *Hiatella arctica*, *Macoma calcarea*. Доминирующего ранее *Ciliatocardium ciliatum* среди них не оказалось, а средняя биомасса зообентоса здесь составила 215 г/м², что существенно ниже, чем в 1990 г. Исчезли также многочисленные в 1990 г. иглокожие.

К сожалению, материал не позволяет точно сопоставить площади, занятые этими сообществами в 1990 и 2006 гг., однако заметим, что неучтённый нами литогамнион был обильнее всего в 2-х пробах из трех на станции 16 (гл. 25.6 м), далее по мере удаления от берега (ст. 15) на сходных глубинах его уже не было, а грунт был представлен илистым песком с камнями и гравием, хотя в этих местах в 1990 г. располагался песчаный грунт. Здесь же в пробах было обнаружено много пустых створок моллюсков (особенно *A. crenata*) без следов повреждения, гибель которых, судя по состоянию створок, произошла не так давно. Можно предположить, что это связано с какими-то изменениями в гидрологическом режиме губы, приведшим к заилению.

Другой вероятной причиной отмеченных изменений представляется воздействие вида – интродуцента камчатского краба, в рационе которого значительную долю составляют двустворчатые моллюски. Во время съемки 1990 года было найдено несколько половозрелых особей, и довольно много молодежи камчатского краба. К 2006 году краб распространился по всей акватории губы, и достиг здесь высокой численности. Возможно, что именно выедание крабами массовых видов двустворчатых моллюсков (*Nicania montague*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Yoldia amigdalea hyperborea*, *Yoldiella lenticula*) и привело к изменению структуры сообществ бентоса мягких грунтов.

К вопросу о классификации бентосных сообществ губ Баренцева моря. Вопрос о классификации морских краевых бассейнов арктической

зоны и в том числе Баренцева моря достаточно хорошо разработан. В основе существующих классификаций акцент делается преимущественно на геоморфологию и физическую океанографию. Так, используя такие параметры как размер, морфометрия, степень изоляции, степень и стабильность расслоения вод, характер водооборота и т.д., Семенов [17] выделил 16 типов и 24 разновидности морских краевых бассейнов. По этой классификации, губа Долгая имеет промежуточный характер между категориями II-4 и III-4 (небольшие заливы с порогом). Водоемы этой группы небольшие, отличаются наличием порога на входе, который препятствует свободному водообмену и способствует созданию сезонного расслоения вод. По данной классификации главным параметром, по которому проводится разделение бассейнов на группы, является именно степень их изоляции. Однако, в арктических холодноводных морях изоляция слабее влияет на гидрохимические процессы, такие, например, как насыщение придонных вод кислородом, чем в умеренных водах. Так, несмотря на то, что летом главный пикноклин в губе Долгой находится на глубине 25–30 м, что существенно ниже глубины порога (11–14 м), насыщение придонных вод кислородом летом остается высоким – около 75% (весной 85%) [3]. Таким образом, если в условиях бореальных широт этот фактор может приводить к накоплению в придонном слое сероводорода (Му-Фьорд, Ленефьорд Западной Норвегии) [17], то в условиях арктических широт его влияние менее выражено.

Остается открытым вопрос, как данная классификация работает на экосистемном уровне. Оказывается, что основным группам прибрежных бассейнов соответствуют литоральные и верхне-сублиторальные сообщества с определенными характеристиками. В зависимости от типа бассейна меняется ширина и выраженность литоральной зоны, зональность на литорали и верхней сублиторали, происходит смещение литоральных видов и комплексов в сублитораль и многое другое [10, 14, 17]. Особое влияние на эти сообщества оказывают такие факторы, как интенсивность прибоя, выраженность и цикличность приливной волны. Однако, для сообществ мягких грунтов, находящихся глубже зоны влияния этих факторов, подобное сопоставление не проводилось. Ниже мы попробуем применить несколько подходов к классификации макробентоса губ Баренцева моря и посмотрим, к каким результатам это может привести.

Несмотря на интенсивное исследование акватории Баренцева моря, бентосных съемок в губах и заливах проведено довольно мало. В связи

с этим, а также из-за разнородности опубликованных данных, довольно сложно построить единую систему бентосных сообществ губ и заливов. Дело осложняется тем, что опубликованные работы обычно содержат не полные видовые списки, а списки массовых видов, для которых указаны не полные количественные характеристики, а либо численность, либо биомасса. Поэтому нам пришлось оперировать данными на качественном уровне (встречаемость видов). Нами проанализирован материал по 18 губам, заливам и фьордам, для которых мы смогли найти списки наиболее часто встреченных видов (встречаемость на более чем 30–50% станций в заливе/губе). Данные виды часто не были доминантами по численности или биомассе. Второе, с чем пришлось столкнуться – путаница в идентификации некоторых видов. Некоторые виды (*Scoloplos acutus*, *Lumbrineris mixochaeta*) описаны сравнительно недавно, другие группы (*Capitella* spp., *Chaetozone* spp., *Thyasira* spp.) представляют собой набор близкородственных видов, с большим трудом отличимых друг от друга, в связи с чем их идентификация затруднена. Так, фигурирующая в ряде работ полихета *Chaetozone setosa* в других работах объединяется с родственными видами в группу *Chaetozone/Tharyx* [38], либо просто фигурирует как Cirratulidae [27, 28]. Для анализа нам пришлось свертывать информацию по таким группам видов в надвидовые таксоны. В итоге мы использовали информацию по встречаемости видов макробентоса в двух губах Кольского берега (Долгая и Дальнезеленецкая), в Чешской губе, в 10 фьордах Шпицбергена и в двух фьордах побережья северной Норвегии, которые хотя не относятся непосредственно к Баренцеву морю, но хорошо подходят для сравнения. По другим губам/заливам Кольского побережья нам удалось найти информацию только по руководящим формам бентосных сообществ (Ярнышная, Кольский залив). Все эти акватории не являются изолированными, то есть относятся к I–III группам по Семенову [17], отличаясь расположением, размерами, морфометрией, степенью изоляции и глубиной.

Проведенный анализ показал, что обособленные группы по фауне губ и фьордов не выделяются (рис. 4). Все исследованные акватории образуют довольно рыхлое облако, за единственным исключением – фьорд Беттибукта на юго-восточной оконечности Шпицбергена, который обособлен от основной массы точек (рис. 4). Для этого фьорда характерно резкое доминирование арктической фауны и сообщество высокоарктического вида *Portlandia arctica*, распространенное в ледни-

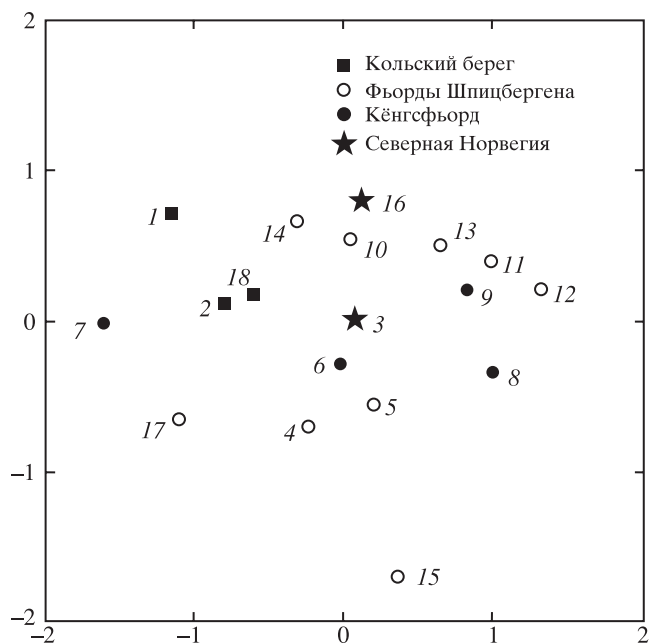


Рис. 4. Результаты MDS-анализа сходства губ и фьордов Баренцева моря по встречаемости массовых видов макробентоса мягких грунтов. Цифрами обозначены: 1 – губа Дальнезеленецкая [15], 2 – губа Долгая (данные авторов), 3 – Holandsfjord [23], 4 – Raudfjord [23], 5 – Van Mijenfjord [23], 6 – Kongsfjord [32], 7 – Kongsfjord [28], 8 – Kongsfjord [26], 9 – Kongsfjord [35], 10 – Julibukta [35], 11 – Yoldiabukta [35], 12 – Ekmanfjord [35], 13 – Tempelfjord [35], 14 – Skoddebukta [35], 15 – Bettybukta [35], 16 – Balsfjord [33], 17 – Sassenfjord [25], 18 – Чешская губа [22].

ковых заливах Шпицбергена [5], Гренландии [36] и в глубоководной части Белого моря [31].

Остальные губы, фьорды и заливы слабо различаются по фауне, представленной в основном широко распространенными арктико-бореальными и бореальными видами. Наиболее часто встречающимися животными были полихеты цирратулиды (*Chaetozone setosa/Tharyx* sp.), люмбринериды (*Lumbrineris fragilis/mixochaeta*), орбидии *Scoloplos acutus/armiger* (в зарубежных работах выделяется также род *Leitoscoloplos*), *Eteone longa/flava*, *Maldane sarsi*, *Terebellides stroemi*, *Heteromastus filiformis*, *Myriochele oculata*, *Praxillella praetermissa/gracilis*, *Cossura longocirrata*, двустворчатые моллюски рода *Thyasira*, *Yoldiella lenticula*, *Nuculana pernula*, *Nuculoma tenuis*, *Macoma calcarea*. Встречаемость этих видов среди субдоминантов сообществ губ и заливов составляет более 50%. Необходимо отметить, что и в тех губах и заливах где они не являются доминантами или субдоминантами, они все же присутствуют среди редких видов, поэтому в списках массовых видов не значатся. Об

этом свидетельствует, например, анализ данных по Конгсфьорду, где в зависимости от места и времени исследования в списки массовых попадают разные виды – так, одной работе [30] среди массовых не указаны моллюски рода *Thyasira*, в другой – *Scoloplos acutus/armiger*, *Eteone longa* и *Maldane sarsi* [28], тогда как в остальных трех видовых списках эти виды фигурируют как массовые.

В полном списке видов губы Чешской [24] мы обнаружили практически все массовые виды, отмеченные в данных 18 фьордах и заливах, хотя часто – единично. Можно предположить, что, за исключением высокоарктических ледниковых фьордов основной пул видов мягких грунтов в губах/заливах Баренцева моря составляют общие широко распространенные бореальные и бореально-арктические виды. При этом, хотя эти виды встречаются довольно часто, они редко оказываются доминантами в сообществах и представляют обычно группу субдоминантных или незначительных по биомассе видов. Тем не менее, именно их присутствие является визитной карточкой губ и заливов Баренцева моря. Интересно, что глубоководные сообщества Белого моря также во многом состоят из этих видов.

Присутствие в глубоководных котловинах фьордов повышенного числа элементов арктической фауны было отмечено неоднократно [9, 32]. Это объясняется относительной изоляцией этих акваторий, способствующих поддержанию более низких температур вследствие пониженного водообмена с открытой частью моря. Этот же фактор ответствен за развитие в глубоководной части Белого моря сообщества *Portlandia arctica* [31] и может объяснять сходство видового состава двух упомянутых выше более южных норвежских фьордов с фьордами Баренцева моря (рис. 4).

Фауна бентосных сообществ губы Долгая оказывается наиболее близка к таковой Чешской губы (рис. 4). Вероятно это связано скорее со сходным характером грунта в этих губах – в обоих случаях наблюдается большое количество обломочного материала, удобного для поселения усоногих раков, а также с интенсивной гидродинамикой. В Чешской губе на глубинах от 11 до 50 м на сходных грунтах отмечены сообщества *Mytilus edulis* – *Balanus crenatus*; *B. crenatus*; *Modiolus modiolus* – *Verruca stroemia* со средней биомассой, достигающей 1 кг/м². Видимо, гидродинамическая активность здесь еще выше, чем в Долгой, а жесткого субстрата больше. В Долгой этим типам сообществ соответствует сообщество *B. balanus* – *B. crenatus*. Сходный тип сообщества

с доминированием усоногих (*B. crenatus* – *Arctica islandica*) выделен на глубинах порядка 30 м в губе Ярнышной [7]. Видимо сообщества с доминированием усоногих характерны для губ с обилием грубообломочного материала и могут опускаться от литорали до глубин порядка 100 м.

На песчаных и заиленных грунтах на трех станциях в Чешской губе выделено сообщество *Ophelia limacina*. Видимо, оно соотносится с нашей группировкой *Glycera capitata* – *Polydora quadrilobata* – *Ophelia limacina*, обитающей на выходе из губы. *Glycera capitata* и *Ophelia limacina* часто встречаются на мягких грунтах в Дальнезеленецкой губе, в Кольском заливе [4] и на мелководье Кёнгсфьорда (5–30 м) [30].

Основное сообщество, представленное в губе Долгой с доминированием *S. typicus* (*S. typicus* – *B. balanus* – *B. crenatus*), заменившее собой сообщество *Astarte crenata* – *B. balanus* – *S. typicus* – *M. calcarea*, видимо представляет собой мелководный аналог широко распространенного в Баренцевом море сообщества *Astarte crenata* – *S. typicus*. Эти виды описаны в качестве руководящих для II группы комплексов (центральнобаренцевоморской) по Зенкевичу [9]. Заметим также, что в качестве так называемых характерных форм I и II порядка Зенкевич указывает широко распространенные в губе Долгой *Macoma calcarea*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Lumbrineris fragilis*, *Maldane sarsi*, *Myriochele oculata* и т.д. Видимо, наше сообщество является более мелководной формой центральнобаренцевоморского комплекса с добавлением усоногих раков и ряда мелководных видов. Действительно, в заливах верхние границы комплексов (сообществ) поднимаются вверх [9], что мы наблюдаем и в этом случае.

Доминирующий в губе Долгой вид *S. typicus* часто встречается в заливах и фьордах Баренцева моря (например Кольский залив, Кёнгсфьорд) и является одним из важных субстрат-модифицирующих видов. Однако, несмотря на его значимость, у исследователей возникают проблемы с его учетом (см. материалы и методы). В связи с этим во многих работах [27, 37] могут приводиться заниженные характеристики обилия этого вида.

Классификация макробентосных сообществ фьордов Шпицбергена проводилась неоднократно [27, 38], и мы не будем на ней останавливаться подробно. Заметим только, что основными факторами, определяющими распределение и структуру сообществ, здесь оказываются: влияние ледника, расстояние от устья фьорда и глубина. В большинстве своем сообщества довольно схожи. Основными доминирующими формами

здесь являются в разных сочетаниях *Chaetozone setosa*, *Cossura longocirrata*, *Thyasira flexuosa*, *Yoldia hyperborea*, *Lumbrineris fragilis*. Таким образом, эти сообщества сильно отличаются по доминирующим формам от сообществ Кольского берега. Вероятно, они также являются фьордовой формой сообществ открытой части моря, поскольку сходные сообщества найдены также и там [26].

Роль временной (многолетней) динамики в формировании сообществ губ Баренцева моря остается слабо изученной. Так, для ван-Миллефьорда (Шпицберген) показана стабильность донных сообществ на протяжении 20 лет, что объясняется стабильными условиями среды [34]. В то же время в Кольском заливе произошли коренные изменения в структуре сообществ. Если в южной части Кольского залива в 1908 г. из полихет массовыми видами были *Cistenides hyperborea* и *Nephtys ciliata* [4], то в 1983 г. *Cistenides hyperborea* вообще не была найдена. Эти виды сменились на *Glycera capitata*, *Lumbrineris fragilis*, *Spio filicornis* и т.д. Еще одна интересная деталь: по данным Антиповой [4], в южной части Кольского залива на илах в 1983 г. располагалась ассоциация *Thyasira sarsi* – *Macoma calcarea*, сменившая бывшую здесь в 1908 году ассоциацию *Yoldia hyperborea* – *Ciliatocardium ciliatum* – *Nuculoma tenuis*. Заметим, что в губе Долгой за последние 16 лет *Yoldia hyperborea* видимо исчезла, а *Ciliatocardium ciliatum* из доминирующего в сообществе вида перешел в редкий. Возможно, эти виды наиболее чувствительны к изменениям условий среды и первыми исчезают из сообществ. С чем же связаны эти долговременные изменения? Первое, о чем можно говорить – потепление Арктики. Действительно, южная граница распространения арктических видов в последние десятилетия отодвинулась севернее, что показано, например, для иглокожих открытой части Баренцева моря [19]. При этом, относительно глубокие и изолированные фьорды и заливы могут быть менее подвержены этому процессу [9, 32, 34], и здесь значимую роль могут играть более короткопериодные процессы – заиление, как в Долгой, и антропогенное влияние, как в Кольском заливе. Существенные изменения в структуре донных сообществ могут быть связаны с воздействием вида – вселенца камчатского краба.

Таким образом, сообщества губ и фьордов Баренцева моря представляют собой единый пул видов, в котором, в зависимости от флуктуаций условий среды, как пространственных, так и временных, выделяются те или иные доминанты.

Работа выполнена в рамках программы “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”. Мы благодарим за поддержку наших исследований заместителя директора ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова, д.б.н. Ю.Ю. Дгебуадзе и дирекцию ММБИ КНЦ РАН. В сборе и обработке материала принимали участие Савинкин Ю.В., Антохина Т.И., Мехова Е.С., Ханнанова Л.А., Оскардов Р.Ю., Аксюк Т.С., Зайцева Н.А. (ИПЭЭ РАН), Зуев Ю.А. (ММБИ КНЦ РАН) и студенты Биологического ф-та МГУ Деарт Ю.В. и Синельников С.Ю.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверинцев В.Г., Погребов В.Б. // Океанология. 1990. Т. 30. Вып. 5. С. 841.
2. Алимов А.Ф. // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 5.
3. Анисимова И.А., Фролова Е.А. // Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1992. С. 60.
4. Антипова Т.В. // Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1984. С. 44.
5. Броцкая В.А. // Тр. морского ин-та. 1930. Т. 4. Вып. 3.
6. Голиков А.Н., Аверинцев В.Г. // Биология моря. 1977. № 2. С. 63.
7. Голиков А.Н., Анисимова И.А., Голиков А.А., Денисенко Н.В., Каптелина Т.В., Менишуткин В.В., Менишуткина Т.В., Новиков О.К., Пантелеева Н.Н., Фролова Е.А. // Донные сообщества и биоценозы губы Ярнышной Баренцева моря и их сезонная динамика. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1992. 57 с.
8. Дерюгин К.М. // Фауна Кольского залива и условия ее существования. Зап. Имп. Академии наук. СПб., 1915. Т. 34. № 1. 929 с.
9. Зенкевич Л.А. // Избранные труды. Т. 1. Биология северных и южных морей СССР. М.: Наука, 1977. 339 с.
10. Кусакин О.Г., Кудряшов В.А., Тараканова Т.Ф., Шорников Е.И. // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск: Наука, 1974. С. 5.
11. Кучерук Н.В., Басин А.Б., Котов А.В., Чикина М.В. // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. М.: Наука, 2002. С. 289.
12. Луппова Е.Н., Анисимова И.А., Денисенко Н.В., Фролова Е.А. // Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа (архипелаг и шельф). Апатиты: КНЦ РАН, 1994. С. 108.
13. Матишов Г.Г., Денисенко С.Г. // Докл. АН. 1996. Т. 346. № 2. С. 284.

14. Мокиевский О.Б. // Океанология. 1969. Т. 9. Вып. 2. С. 211.
15. Пропп М.В. // Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря. По материалам водолазных гидробиологических работ. Л.: Изд-во Наука, 1971. 128 с.
16. Ржавский А.В., Кузьмин С.А., Удалов А.А. // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами. Мурманск: КНЦ РАН, 2006. С. 86.
17. Семенов В.Н. // Систематика и экология бассейнов севера на разных этапах изоляции. Апатиты: Изд. КФ АН СССР, 1988. 46 с.
18. Сиренко Б.И. // Биология моря. 1998. Т. 24. № 6. С. 341.
19. Современный бентос Баренцева и Карского морей. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2000. 486 с.
20. Соколов В.И., Штрик В.А. // Донные экосистемы Баренцева моря. Труды ВНИРО. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. Т. 142. С. 6.
21. Фролова Е.А. // Экологическая ситуация и охрана флоры и фауны Баренцева моря. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1991. С. 121.
22. Фролова Е.А., Анисимова Н.А., Фролов А.А., Люби-на О.С., Гарбуль Е.А., Гудимов А.В. // Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. С. 218.
23. Фролова Е.А., Митина Е.Г., Гудимов А.В., Сикорский А.В. // Экологический мониторинг морей западной Арктики (от концепции к практике): Тез. докл. междунар. конф. г. Мурманск. Мурманск: ООО МИП-999, 1997. С. 153.
24. Denisenko N.V., Denisenko S.G., Lehtonen K.K., Andersin A.-B., Sandler H.R. // Polar Biol. 2007. V. 30. P. 735.
25. Holte B., Gulliksen B. // Polar Biol. 1998. V. 19. P. 375.
26. Kendall M.A. // Polar Biol. 1996. V. 16. P. 393.
27. Kendall M.A., Aschan M. // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1993. V. 172. P. 157.
28. Kendall M.A., Widdicombe S., Weslawski J.M. // Polar Biol. 2003. V. 26. P. 383.
29. Kiyko O.A., Pogrebov V.B. // Marine Poll. Bull. 1997. V. 35. P. 322.
30. Laudien J., Herrmann M., Arntz W.E. // Berichte zur Polar- und Meeresforschung. 2004. V. 492. P. 91.
31. Naumov A.D., Fedyakov V.V. // Berichte zur Polarforschung. 2000. V. 359. P. 54.
32. Nordgaard O. // Hydrographical and biological investigations in Norwegian Fjords. Bergen. Berg. Museum. 1905. 254 p.
33. Oug E. // Sarsia. 2000. V. 85. P. 1.
34. Renaud P.E., Wlodarska-Kowalczyk M., Trannum H., Holte B., Wesawski J.M., Cochrane S., Dahle S., Gulliksen B. // Polar Biol. 2007. V. 30. P. 295.
35. Somerfield P.J., Cochrane S.J., Dahle S., Pearson T.H. // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2006. V. 330. P. 284.
36. Thorson G. // Medd. Gronland. Bd. 100. № 2.
37. Wlodarska-Kowalczyk M., Pearson T.H. // Polar Biol. 2004. V. 27. P. 155.
38. Wlodarska-Kowalczyk M., Wesawski J.M., Kotwicki L. // Polar Biol. 1998. V. 20. P. 66.

Structure and Long-Term Dynamic of Soft-Bottom Communities in the Barents Sea Bays

T.A. Britaev¹, A.A. Udalov², A.V. Rzhavsky¹

¹*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

²*Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

The results of the benthic survey conducted during the summer of 2006 in Dolgaya Inlet (the Barents Sea) are presented. The samples were collected in the same station localities that were investigated in 1990 by an expedition of the Murmansk Marine Biological Institute (Kola Scientific Center, Russian Academy of Sciences). The species composition and quantitative distribution of the soft-bottom macrobenthos at a range of depths from 17 to 95 m are described. Over the last 16 years, significant changes in the benthic communities of the inlet have occurred. The number of bivalve species decreased. Several wide-spread species (*Nicania montague*, *Yoldia amigdalea hyperborea*, and *Yoldiella lenticula*) disappeared. The *Astarte crenata* – *Balanus balanus* – *Spiochaetopterus typicus* – *Macoma calcarea* community that occupied the large part of the bay in 1990 was replaced by the *Spiochaetopterus typicus* – *Balanus balanus* – *Balanus crenatus* community in 2006. Possible causes of the changes observed are discussed. The communities of the Dolgaya Inlet are compared with the benthic soft-bottom communities found in some other bays and fjords of the Barents Sea. Various approaches to the systematization of the communities found in such habitats of the Barents Sea are considered.