

591.553+591.524.11](268.95)

**БИОЦЕНОЗЫ И БИОМАССА БЕНТОСА НЬЮФАУНДЛЕНДСКО-
ЛАБРАДОРСКОГО РАЙОНА****К. Н. Несис**

Берега Ньюфаундленда и Лабрадора были первыми участками американского материка, которые увидели и посетили европейцы — норманны из Исландии (Бьярни Херюльфсон в 985 г. и Лейф Эриксон около 1000 г.).

Открытие рыбных банок Ньюфаундленда было в экономическом отношении важнейшим результатом плаваний Кабота в 1497 г. и Кортириала в 1500 г. Освоение морских богатств на десятилетия опередило колонизацию берегов. Вот уже несколько веков десятки миллионов людей питаются треской и пикшей Ньюфаундленда. А обилие здесь рыбы — следствие обилия кормов в первую очередь — кормовых для рыбы беспозвоночных животных. Тем не менее, район Ньюфаундленда и Лабрадора долго не попадал в поле зрения морских биологов.

Большие европейские экспедиции («Челленджер», «Принцесса Алис», «Ирондель», «Михаэль Сарс» и др.) посещали Ньюфаундлендский район попутно. Поэтому существующие фаунистические списки в работах Брюнеля (Brunel, 1961a); Ла Рока (La Rocque, 1953), Паккарда (Packard, 1867), Вериля (Verrill, 1885), Уайтэйвса (Whiteaves, 1901) с достаточной полнотой охватывают лишь фауну прибрежных районов. Только по бентосу Джорджес-банки появилась небольшая работа Р. Уигли (Wigley, 1961).

Для рыбохозяйственных целей надо знать продуктивность водоема и, в частности, состояние кормовой базы промысловых рыб. Необходимо также знать все детали гидрологического режима, от которых во многом зависит распределение рыб. В решении этой последней задачи гидробиология может оказать гидрологам немалую помощь.

Изучение режима водоема методом биологических индикаторов — одна из наиболее важных задач морской биологии (Несис, 1962в). В. Шелфорд (Shelford a. oth., 1935) отмечает, что организмы и, более специально, сообщества — лучшие индикаторы гидрологических условий.

Автор благодарен И. К. Авилову, Ю. И. Буздалину, А. А. Георгиеву, А. А. Елизарову, Г. П. Захарову, О. А. Поповой, А. И. Постолакию, В. Д. Рвачеву, В. П. Серебрякову, И. Н. Сидоренко и К. П. Янулову

за сбор материалов, за помощь при работе в море, за советы и консультации. Н. М. Милославская и А. А. Нейман любезно просмотрели рукопись и сделали ценные указания и замечания.

При определении фауны автор пользовался советами З. И. Барановой, А. Н. Голикова, Е. Н. Грузова, проф. Е. Ф. Гурьяновой, Г. Б. Зевинной, проф. А. В. Иванова, В. М. Колтуна, О. Г. Кусакина, Н. Б. Ломакиной, Д. В. Наумова, Ф. А. Пастернака, О. А. Скарлато, Я. И. Старобогатова, проф. А. А. Стрелкова, проф. П. В. Ушакова, В. В. Хлебовича и других товарищей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Советский промысел донных рыб охватывает главным образом районы Ньюфаундленда и Лабрадора на север до 56° с. ш., в меньшей степени — воды Новой Шотландии и Джорджес-банки и почти не использует район Западной Гренландии. Поэтому наши исследования бентоса были ограничены Ньюфаундлендско-Лабрадорским районом.

Количественные данные были получены нами в 14-м (июнь — сентябрь 1959 г.) и 17-м (июнь — сентябрь 1960 г.) рейсах экспедиционного судна Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Кнниповича (ПИНРО) «Севастополь».

Качественные сборы тралами Сигсби и промысловыми тралами были проведены также в 1954 и 1958—1960 гг. в рейсах экспедиционных судов «Севастополь», «Одесса» и «Новороссийск» А. Д. Старостиным, К. П. Януловым, А. А. Георгиевым, И. Н. Сидоренко, Г. П. Захаровым и др. (Несис, 1962б).

Орудием количественного сбора служил утяжеленный дночерпатель «Океан-50» площадью захвата $0,25 \text{ м}^2$. Всего собрано 163 пробы, в том числе 106 проб в 14 рейсе и 57 — в 17-м (рис. 1). На каждой станции брали, как правило, одну дночерпательную пробу, промывали через два сита (нижнее — с ячейей 1 мм). Пробы фиксировали 4%-ным формалином и взвешивали по обычной методике. Были обследованы глубины банок от 45 до 1500 м.

Дночерпатель «Океан-50» обычно очень хорошо работал на илистых и илисто-песчаных грунтах. Так как в Ньюфаундлендском районе на всех глубинах часто встречаются камни и валуны (ледовый разнос), то даже на мягких грунтах дночерпатель не всегда приносил полноценную пробу — камни иногда застревали между створками. Еще хуже работал дночерпатель на плотных песках с ракушей.

На каменистых грунтах дночерпатель в лучшем случае приносил лишь несколько камней, так что ни о каком количественном учете фауны не могло быть и речи.

Для подсчета средней биомассы мы использовали все количественные пробы. Дночерпательные пробы, однако, неравноценны. Распределение наблюдавшихся величин биомассы по числу станций дает типичную логарифмическую кривую (рис. 2) — больше всего станций с биомассой менее 25 г/м^2 и очень мало станций с высокой биомассой. Если же мы будем учитывать лишь те станции, на которых дночерпатель взял грунт хорошо или удовлетворительно, получим иную кривую, несколько напоминающую в своей левой части кривую распределения Пуассона. Резко — в полтора с лишним раза — вырастет величина средней биомассы — со 157 до 260 г/м^2 . Выпадут значения биомассы менее 10 г/м^2 ; на глубинах менее 1 км они наблюдались только в тех пробах, где дночерпатель работал плохо.

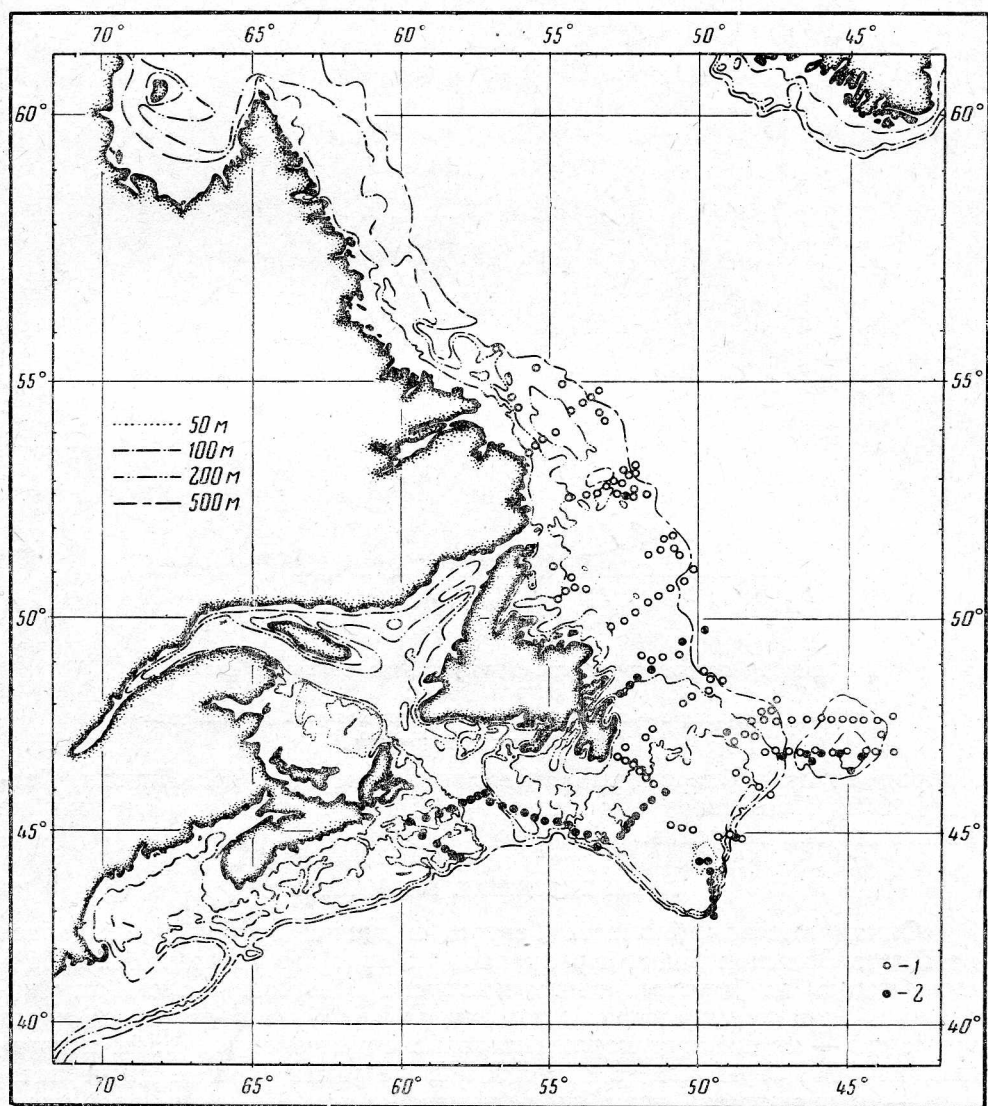


Рис. 1. Положение дночерпательных станций:
1 — станции 14-го рейса экспедиционного судна «Севастополь», 2 — станции 17-го рейса.

Станций, на которых грунт был взят хорошо, слишком мало, поэтому мы можем дать лишь схему распределения биомассы бентоса, выделяя районы с биомассой менее 100 г/м^2 и более 1 кг/м^2 . Рельеф дна, грунты и гидрологические условия районов Ньюфаундленда и

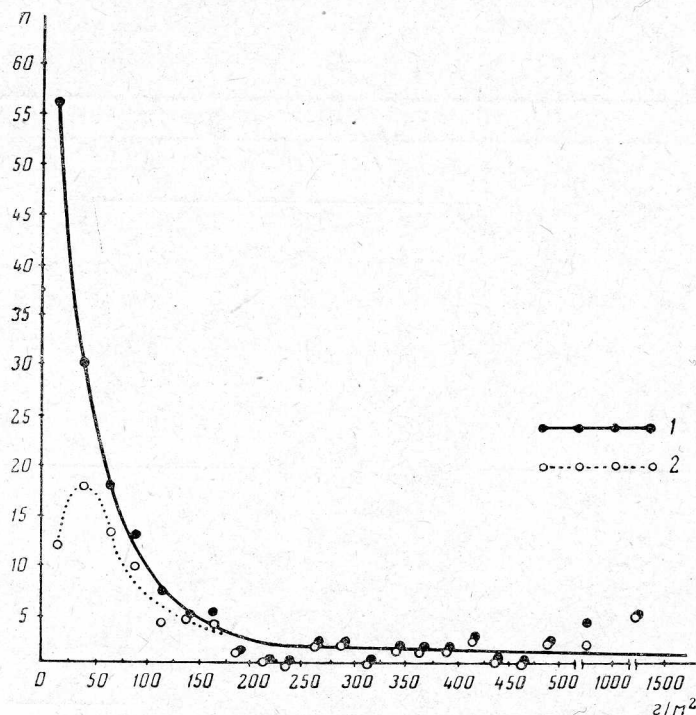


Рис. 2. Распределение числа станций по величине биомассы бентоса (г/м^2):

1 — все станции, 2 — станции, на которых дночерпатель работал удовлетворительно или хорошо.

Лабрадора подробно описаны (Авилов, Елизаров, 1962; Литвин, Рвачев, 1962; Промысловое описание, 1962) и в своей работе мы не касаемся этих вопросов.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БИОМАССЫ

Самая высокая биомасса бентоса в наших пробах наблюдалась на Плато Большой банки и равнялась $4,6 \text{ кг/м}^2$, из которых более 95% приходилось на двустворчатого моллюска *Mesodesma arctatum* (инфауна). В траловых уловах из того же района была обнаружена масса эпифауны — мидии, кукумарии, многочисленные звезды, крабы и крупные, глубоко зарывающиеся моллюски, не улавливаемые дночерпателем, — можно думать, что общая биомасса в данном районе превышает 5 кг/м^2 . Такая большая биомасса вдали от берегов (район Плато Большой банки удален от берега Ньюфаундленда более чем на 400 км) наблюдается чрезвычайно редко, а биомасса инфауны даже близ берега редко превышает $1\text{--}1,5 \text{ кг/м}^2$ (Броцкая и Зенкевич, 1939). Биомассу инфауны свыше 2 кг/м^2 в заливе Терпения дает *Leda pernula* — $2,5 \text{ кг/м}^2$ (Скалкин, 1960; Гурьянова и Кобякова, 1955), у Исландии — *Cyprina islandica* — $2,5 \text{ кг/м}^2$ (Einarsson, 1941), на литорали Белого моря — *Mya arenaria* — $2,8 \text{ кг/м}^2$ (Павштикс, 1949), в губе Машигиной на северном о-ве Новой Земли — *Saxicava arctica*, *Mya truncata* и *Cardium cilia-*

tum — $3,6 \text{ кг/м}^2$ (Броцкая и Зенкевич, 1939) — в Северном море — *Spisula* — $3,9 \text{ кг/м}^2$, *Mya* — $3,4 \text{ кг/м}^2$, *Cardium* — $2,5 \text{ кг/м}^2$ (Hagmeier, 1951).

Большую биомассу на Большой банке дает *Echinagastropus parva*. В наших пробах максимальная биомасса этого вида равнялась

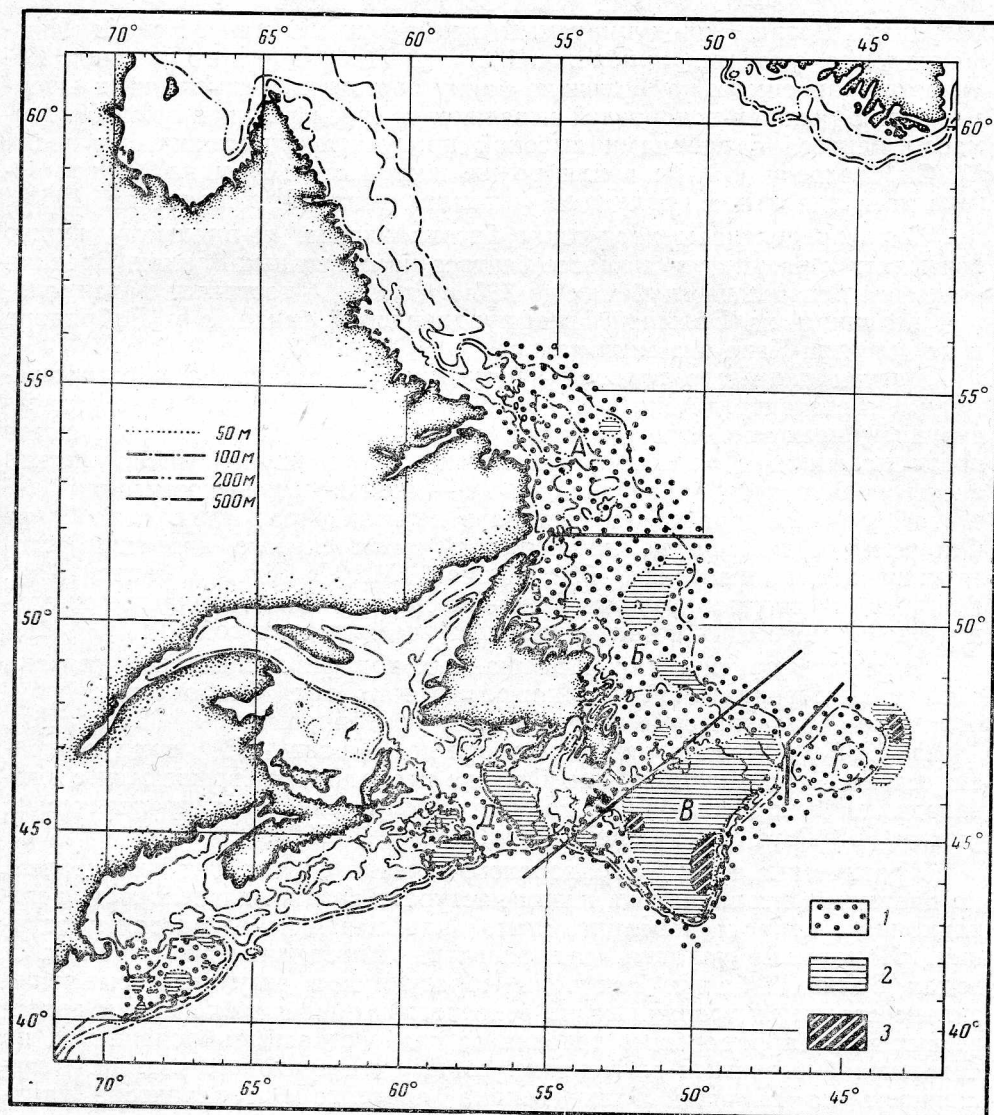


Рис. 3. Распределение общей биомассы бентоса в Ньюфаундлендско-Лабрадорском районе (наши данные) и на Джорджес-банке (по Уигли, 1961) в г/м^2 :

А — Лабрадор, Б — Северный Ньюфаундленд и северо-западный склон Большой Ньюфаундлендской банки; В — Большая банка, кроме северо-западного склона, Г — банка Флемиш-Кап, Д — банки Сен-Пьер, Грин, Мизейн, Банкеры и пролив Кабота; Е — Джорджес-банка.
1 — менее 100, 2 — 100—1000, 3 — свыше 1000.

$1,2 \text{ кг/м}^2$ — величина того же порядка, что и у западной Камчатки, в Сахалинском или Карагинском заливах (Гордеева, 1951; Пастернак, 1957; Лус и Кузнецов, 1961).

Высокая биомасса бентоса наблюдается в северо-западной Атлантике на вершинах банок внешней части шельфа (рис. 3). На склонах

банок она ниже. Такое распределение биомассы бентоса связано с распределением продукции фитопланктона, так как за пределами узкой прибрежной полосы фитопланктон — практически единственный первоисточник пищи для донной фауны. Фитобентос как источник пищи для донных животных, может играть роль только на банке Сен-Пьер, где на глубинах 45—65 м нами были встречены заросли *Ptilota* и других багрянок. Детрит, продуцируемый прибрежными макрофитами Ньюфаундленда, уносится прибрежной струей Лабрадорского течения. Количество заносимых на Большую банку саргассов и оторванных штормами прибрежных водорослей невелико. О связи районов высокой биомассы бентоса с районами высокой продукции фитопланктона писал М. С. Идельсон (1934); в прибрежье восточного Мурмана бентос богаче там, где выше продукция фитопланктона (Милославская, 1961).

С распределением продукции фитопланктона, по-видимому, нужно связывать и разницу в биомассе бентоса на отдельных банках. Средняя биомасса бентоса на глубинах до 300 м (табл. 1) достигает максимальной величины на Большой Ньюфаундлендской банке, а у Лабрадора и на Флемиш-Капе она минимальна.

Четких данных о годовой продукции фитопланктона в северо-западной Атлантике до сих пор нет. Но работы, в которых дано распределение биомассы фитопланктона, по-видимому, подтверждают наши предположения. Количество фитопланктона в период биологической весны на Большой банке очень велико — объем сестона достигает 10 см³ в 1 м³, у Лабрадора объем сестона в несколько раз ниже, а на банке Флемиш-Кап вообще не наблюдалось значительного цветения фитопланктона (Владимирская, 1962; Мовчан, 1962; Bainbridge, Jones, 1962). Продукция фитопланктона на Джорджес-банке мало отличается от продукции окружающих ее олиготрофных океанических вод (Riley, 1941).

Богатство арктических и смешанных вод фитопланктоном связано с высокой вертикальной устойчивостью этих вод. Слабо стратифицированные атлантические воды бедны фитопланктоном (Bainbridge, Jones, 1962), а именно эти олиготрофные (Яшнов, 1961) воды господствуют на банке Флемиш-Кап. Они же периодически врываются с юго-запада на Джорджес-банку, во многом определяя ее гидрологический режим (Bigelow, 1927; Colton, Temple, Honey, 1962).

Арктические воды Лабрадорского течения богаты фитопланктоном, но цветение фитопланктона в них наступает поздно, длительность вегетационного периода невелика, стало быть, невелика и годовая продукция. Наилучшие условия для развития фитопланктона в банковых водах Большой банки. Эти воды образуются в результате смешения сильно стратифицированных, но относительно бедных биогенами арктических вод Лабрадорского течения со слабо стратифицированными, но богатыми биогенными элементами водами материкового склона. Освещенность на Большой банке велика, цветение фитопланктона начинается рано и вегетационный период довольно велик. На восточном склоне банки Флемиш-Кап, на глубине около 1 км находится пятно высокой биомассы. Биомасса здесь достигает 2,1 кг/м² и на 98% определяется губками (*Craniella cranium*, *Thenea muricata* и другими *Tetrahonida*). Такие же скопления *Tetrahonida* были обнаружены в Курило-Камчатской впадине (Соколова, 1960). Еще большая биомасса губок (до 3—4 кг/м²) на глубинах 1,0—1,3 км была обнаружена А. П. Кузнецовым (1960) в Ирмингеровом море. Все эти скопления губок обитают под зоной стыка атлантических и субарктических вод. При смешении водных масс плотность воды повышается, и смешанные воды опускаются ко дну, принося в придонные слои большое количество

Распределение биомассы бентоса (в г/м²) в Северо-Западной Атлантике и некоторых других районах Мирового океана (в скобках указано количество проб)

Район	Глубина, м							Средняя				В целом по району	Источник
	0—50	50—100	100—200	200—300	300—500	500—1000	1000—1500	0—200	0—300	0—500	0—1000		
Лабрадор (к северу от 52° с. ш.)	—	—	11 (3)	25 (11)	45 (9)	43 (2)	21 (1)	11 (3)	22 (14)	31 (23)	32 (25)	32 (26)	Наши данные
Северный Ньюфаундленд и северо-западный склон Большой банки	—	28 (1)	48 (14)	87 (12)	71 (12)	30 (4)	—	47 (15)	65 (27)	67 (39)	64 (43)	65 (43)	То же
Большая Ньюфаундлендская банка (кроме северо-западного склона)	1573 (4)	449 (12)	168 (9)	47 (4)	47 (4)	64 (6)	32 (3)	528 (25)	461 (29)	411 (33)	358 (39)	334 (42)	»
Банка Флемиш-Кап	—	—	18 (3)	34 (4)	31 (10)	35 (4)	1266 (2)	13 (3)	25 (7)	29 (17)	30 (21)	138 (23)	»
Банки Сен-Пьер, Грин, Мизейн, Банкеры и пролив Кабота . .	495 (2)	177 (10)	66 (6)	—	31 (5)	—	—	175 (18)	175 (18)	144 (23)	—	144 (23)	»
Всего по району исследований .	1455 (6)	312 (23)	76 (35)	53 (31)	48 (40)	46 (16)	442 (6)	268 (64)	198 (95)	152 (135)	142 (151)	154 (157)	»
В том числе													
Лабрадор и Флемиш-Кап . .	—	—	12 (6)	28 (15)	38 (19)	38 (6)	21* (6)	12 (6)	23 (21)	30 (40)	31 (46)	82 (49)	»
Нью-фаундленд и Новая Шотландия	499 (29)	—	89 (16)	77 (16)	58 (21)	40 (10)	32 (3)	294 (58)	247 (74)	205 (95)	189 (105)	185 (108)	»
Джорджес-банка	—	—	—	—	—	—	—	—	157	—	—	—	Wigley, 1961
Баренцево море	—	—	—	—	—	—	—	—	—	125	—	—	Броцкая и Зенкевич, 1939
Южная часть Баренцева моря .	311	—	168	93	48**	—	—	—	—	—	—	—	Идельсон, 1934
Шпицбергенская банка	534	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Идельсон, 1930

Продолжение табл .1

Район	Глубина, м							Средняя				В целом по району	Источник
	0—50	50—100	100—200	200—300	300—500	500—1000	1000—1500	0—200	0—300	0—500	0—1000		
Северо-западная часть Берингова моря	519	320	165	147	76	42	—	—	—	—	—	174	Беляев, 1960
Юго-восточная часть Берингова моря	50***	100	45	9	22	—	—	—	—	74	—	—	Нейман, 1960
Кроноцкий залив	—	—	—	—	—	—	—	209	—	—	179	—	Кузнецов, 1959а
Северные Курильские острова	—	—	—	—	—	—	—	746	—	—	352	—	Кузнецов, 1959б
Западнокамчатский шельф . .	—	—	—	140****				483	—	—	—	—	Гордеева, 1948
Охотское море	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	152	Савилов, 1961
Залив Петра Великого	—	—	—	—	—	—	—	175	—	—	—	—	Дерюгин и Сомова, 1941
Татарский пролив	—	—	—	—	—	—	—	130	—	—	—	—	Кобякова, 1959б
Южная часть Чукотского моря	—	—	—	—	—	—	—	213	—	—	—	—	Макаров, 1937

* Только Лабрадор; ** 300—400 г *** 25—50 м; **** Без стеклянных гбуок

пищи из продуктивного поверхностного слоя. Обилие пищи позволяет бурно развиваться сестонофагам-губкам.

Распределение биомассы бентоса (см. табл. 1) показывает плавное падение биомассы с глубиной. На шельфе наибольшая биомасса бентоса отмечена на Большой банке, а на глубинах верхней батии (200—500 м) — в районе северного Ньюфаундленда. В других районах биомасса бентоса на этих глубинах почти одинакова и примерно вдвое ниже, чем у северного Ньюфаундленда.

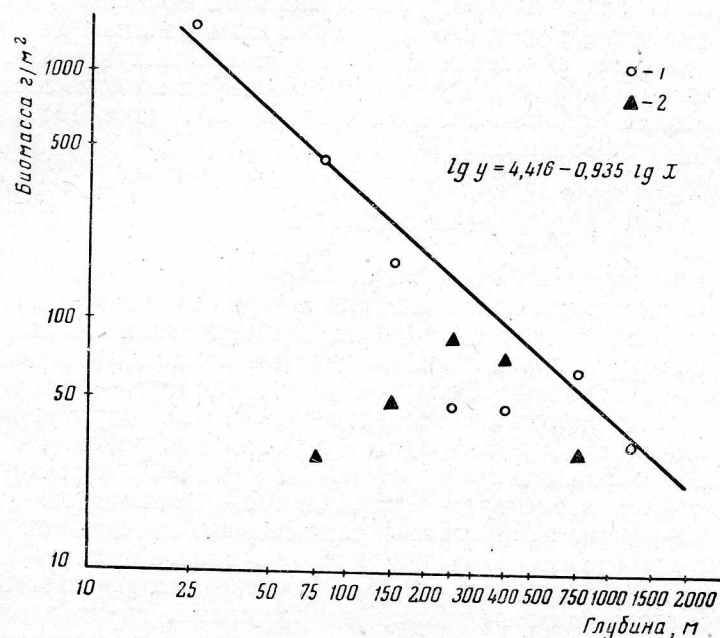


Рис. 4. Падение биомассы бентоса с глубиной: 1 — в районе В, 2 — в районе Б. (Районы см. на рис. 3)

Высокая биомасса в верхней батии у северного Ньюфаундленда создается главным образом за счет группировки *Brisaster fragilis* — *Stenodiscus crispatus* (средняя биомасса 102 г/м²).

Грунт в этом районе на большинстве станций оказался мягким — ил и песчаный ил. Небольшое циклоническое завихрение течения, по-видимому, способствует повышению продукции фитопланктона. Мягкие грунты на глубинах 200—500 м отмечены также на банке Флемиш-Кап и в проливе Кабота (Литвин и Рвачев, 1962), но эти районы находятся под воздействием атлантических вод с относительно низкой продуктивностью. На внешних склонах Большой банки, где продуктивность планктона высока, на глубинах 200—500 м проходит мощное течение, не допускающее осаждения мелких частиц, грунты там плотные — песок и илистый песок.

Для Баренцева моря, северо-западной части Берингова моря, Курило-Камчатской впадины и антарктических вод падение биомассы с глубиной происходит по гиперболе (Беляев и Ушаков, 1957; Беляев, 1960). Для Большой Ньюфаундлендской банки мы построили такой же график, используя логарифмические координаты (в логарифмических координатах гипербола выразится прямой линией) (рис. 4). На прямую ложатся величины биомассы только для глубин менее 200 м и более

500 м, на глубинах 200—500 м биомасса слишком мала. Величины биомассы — около 150 г/м² на глубинах 200—300 м и около 100 г/м² — на 300—500 м можно получить интерполяцией (по графику). Эти величины ближе к наблюдавшимся у северного Ньюфаундленда.

Резкая разница в биомассе между богатыми (Ньюфаундленд и Новая Шотландия) и бедными (Лабрадор и Флемиш-Кап) районами заметна до глубины 500 м, глубже она сглаживается. Средняя биомасса бентоса во всем изученном районе — 154 г/м² (среднее арифметическое по всем пробам) — величина того же порядка, что и биомасса Баренцева, Берингова и Охотского морей. Большая Ньюфаундлендская банка по обилию бентоса не уступает самым богатым районам дальневосточных морей и может считаться одной из богатейших частей Мирового океана. Районы Лабрадора и банки Флемиш-Кап по биомассе приближаются к бедным районам сибирских морей (Зенкевич, 1947) или тропической Африки (Buchanan, 1958, Longhurst, 1959).

БИОЦЕНОЗЫ

Понятия «биоценоз», «комплекс», «группировка» употребляются в литературе в самых разных значениях, объем и ранг этих понятий неодинаков у разных авторов. Мы различаем три ранга, последовательно охватывающих друг друга биоценотических единиц: биоценоз, группу биоценозов и группировку. Основной ранг сообществ — биоценоз, в его определении мы полностью согласны с В. П. Воробьевым (1949, стр. 155). Единица высшего ранга — группа биоценозов. Это понятие идентично с «iso-community» Торсона (Thorson, 1957, стр. 104) и означает совокупность экологически параллельных биоценозов, образованных в разных районах Мирового океана видами одних и тех же родов. Единица низшего ранга — группировка. Это понятие близко к понятию «комплекс» В. П. Воробьева (1949). Мы называем группировками варианты биоценоза, развивающиеся на различных грунтах в пределах одной и той же водной массы. Наконец, сообщество, выделенное нами лишь на основе качественных сборов (за отсутствием количественных), где соотношение ведущих форм неизвестно, мы называем комплексом.

При суждении о том, к какому биоценозу отнести население данной станции, мы руководствовались общим составом фауны, количественными соотношениями видов в дночерпателе и трале, глубиной, грунтом и температурой воды.

В Ньюфаундлендско-Лабрадорском районе нами обнаружены следующие сообщества (рис. 5) (мы рассматриваем их в порядке увеличения глубины обитания).

Биоценоз *Mesodesma arctatum* — *Cucumaria frondosa* — *Mytilus edulis* занимает самую мелководную часть Большой банки (глубины 45—50 м, грунт — песок с ракушей). Здесь наблюдается наивысшая биомасса бентоса в районе (средняя биомасса без учета крупных форм эпифауны — около 1,7—1,8 кг/м²). По данным дночерпательных проб преобладают двустворчатые моллюски *Mesodesma arctatum* (средняя биомасса свыше 1,5 кг/м²); моллюски *Buccinum meridionale*, *Sipho* (*Anomalosipho*) *ventricosus* и *Cyprina islandica* дают среднюю биомассу от 5 до 20 г/м². Судя по траловым пробам здесь обитают массы *Cucumaria frondosa*, друзы крупных *Mytilus edulis* (одно из немногих в мире сублиторальных поселений мидий и единственное, удаленное от берега на столь большое расстояние), много гидроидов.

Биоценоз мезодесмы, по-видимому, не имеет аналогов в тех районах Мирового океана, бентос которых изучен достаточно хорошо.

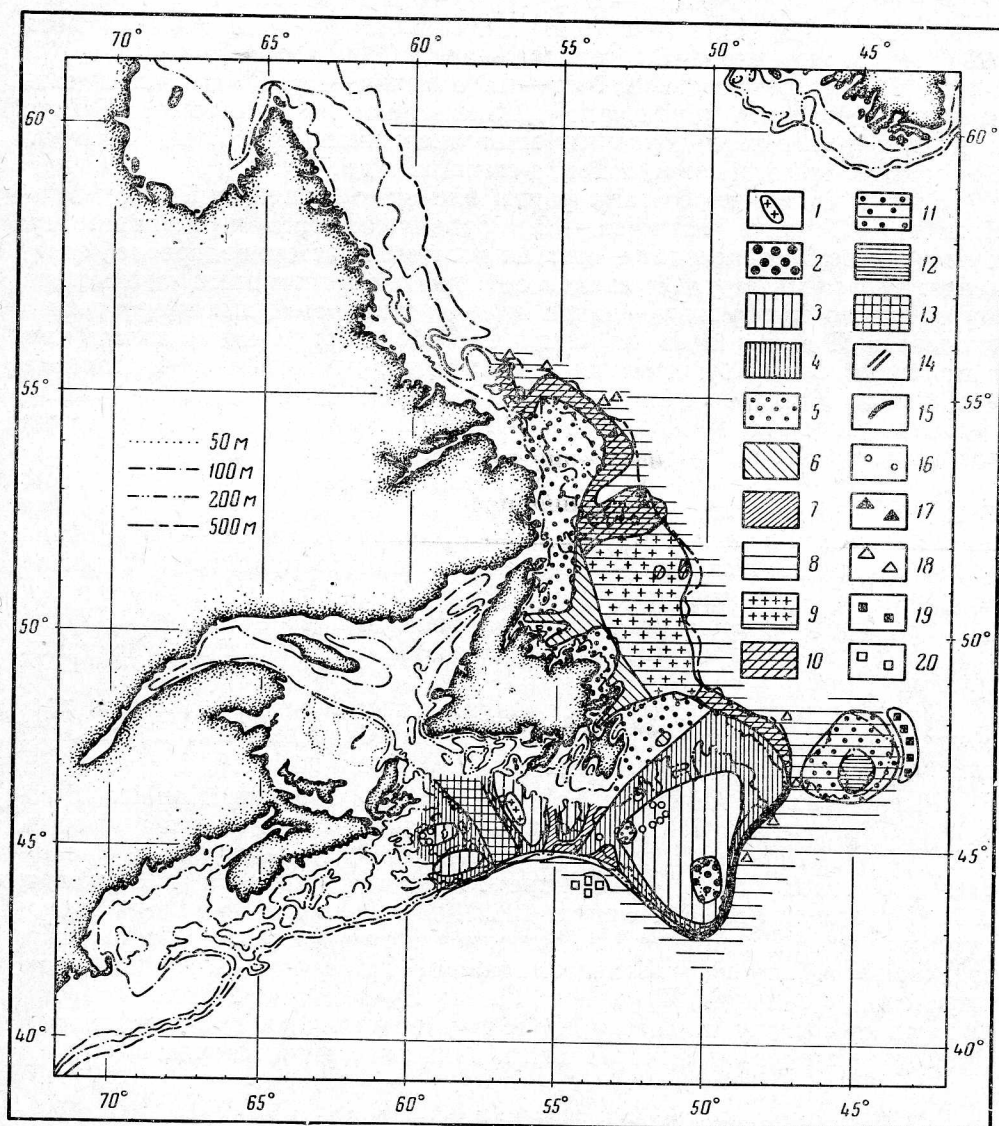


Рис. 5. Донные биоценозы Ньюфаундлендско-Лабрадорского района:

1—биоценоз *Cucumaria frondosa*—Rhodophyta; 2—биоценоз *Mesodesma arctatum*—*Cucumaria frondosa*—*Mytilus edulis*; 3—биоценоз *Echinarachnius parma*—*Ammodytes americanus*; 4—биоценоз *Echinarachnius parma*—*Strongylocentrotus droebachiensis*—*Ophiura sarsi*; 5—биоценоз *Astarte montagui*—*Macoma calcarea*; 6—биоценоз *Ctenodiscus crispatus*—*Actinia*; 7—биоценоз *Trochostoma turgidum*—*Ctenodiscus crispatus*—*Ophiura sarsi*; 8—биоценоз *Brisaster fragilis*—*Onuphis orolina*—*Astarte crenata whiteavesii*; 9—группировка *Brisaster fragilis*—*Ctenodiscus crispatus*; 10—группировка *Brisaster fragilis*—*Ophiura sarsi*; 11—биоценоз *Brisaster fragilis*—*Astarte crenata sulcatoides*—*Ophiocten sericeum gracilis*; 12—группировка *Spongia*—*Strongylocentrotus droebachiensis*—*Ophiopholis aculeata*; 13—биоценоз *Brisaster fragilis*—*Ctenodiscus crispatus*—*Amphiura otteri*—*Pennatularia*; 14—биоценоз *Brisaster fragilis*—*Spongia*; 15—комплекс зоны смещения лабрадорских и субарктических вод на восточном склоне Большой банки; 16—биоценоз *Thelepus cincinnatus*—*Chlamys islandica*—*Ophiopholis aculeata*; 17—группировка *Spongia*—*Potamilla neglecta*—*Bryozoa*; 18—группировка *Spongia*—*Astarte crenata whiteavesii*—*Brisaster fragilis*; 19—биоценоз *Spongia*; 20—абиссальный комплекс.

**Группа биоценозов эпифауны с *Modiola*, *Cucumaria*, *Balanus*,
Chlamys, *Ophiopholis*, *Strongylocentrotus* и др.**

Биоценоз *Cucumaria frondosa* — *Rhodophyta* обнаружен на мелководье банки Сен-Пьер (45—55 м, грунт — камень, галька, ракуша, литотамний). Здесь взята лишь одна дночерпательная станция (биомасса 590 г/м², в том числе *C. frondosa* — 463, *Ophiopholis aculeata* — 102, *Strongylocentrotus droebachiensis* — 15, мшанки — 8). По траловым данным для биоценоза характерно обилие коркового литотамния, *Ptilota* и других красных водорослей, многочисленные *Hydroidea*, *Thelepus cincinnatus*, *Spirorbis* spp., *Balanus crenatus* и др.

Этот биоценоз по составу фауны близок к биоценозу *Thelepus cincinnatus* — *Chlamys islandica* — *Ophiopholis aculeata* и, по-видимому, непосредственно переходит в него, но наличие красных водорослей определяет его специфику. Он сходен с биоценозом ветвистого литотамния Мурманского побережья — одной из разновидностей амфибореального биоценоза *Modiolus modiolus* (Зацепин, 1962). Модiola попадалась нам и на банке Сен-Пьер, но лишь пустые створки. Биоценоз *C. frondosa* известен на Шпицбергенской банке (Идельсон, 1930). Весьма похожая группировка *Asterias amurensis* — *Tethyum aurantium*, в некоторых частях которой развиты *Ptilota pectinata* и другие *Rhodophyta* и обильны *Cucumaria japonica*, найдена у Южного Сахалина (Гурьянова, 1956; Скалкин, 1960).

Биоценоз *Thelepus cincinnatus* — *Chlamys islandica* — *Ophiopholis aculeata* развивается среди биоценозов с преобладанием *E. parma* (глубины 65—135, средняя 80 м), но не на песках, а на каменистых грунтах. Средняя биомасса биоценоза очень низкая — около 33 г/м², но это результат неудовлетворительной работы дночерпателя на таких грунтах.

По траловым сборам состав фауны напоминает биоценозы с преобладанием *E. parma*, но этот еж встречается редко и мало закапывающихся двустворчатых моллюсков.

Аналогичный биоценоз с *Balanus balanus*, *Chlamys islandica*, *Strongylocentrotus droebachiensis* и *Ophiopholis aculeata* отмечен в мелководных районах Баренцева моря (Медвежинская, Надеждинская, Канинская и Гусиная банки, побережье Мурман) (Броцкая и Зенкевич, 1939; Пергамент, 1957; Зацепин, 1962). На Дальнем Востоке в аналогичных условиях, например, на каменистых грунтах у о-ва Парамушир, развиваются биоценозы с преобладанием *Ophiopholis aculeata*, губок, гидроидов и мшанок (Гурьянова, 1956; Кузнецов и Соколова, 1961), близкие по составу к нашему биоценозу, но отличающиеся отсутствием *Chlamys islandica*, крайне редкого в дальневосточных морях.

Группа биоценозов *Echinarachnius parma*

Биоценоз *E. parma* — *Ammodytes americanus* распространен на Большой Ньюфаундлендской банке и банках Грин, Сен-Пьер, Мизейн и Банкери на глубинах 45—100 м (средняя глубина 69 м) на песках. Средняя биомасса биоценоза 432 г/м², в том числе плоский еж *E. parma* дает 334 г/м², песчанка *A. americanus* 76 г/м², еж *S. droebachiensis* 12 г/м².

Биоценоз *E. parma* широко распространен в бассейне Тихого океана от северной части Берингова до Японского моря (Макаров, 1937; Гордеева, 1948; Гурьянова и Кобякова, 1955; Кобякова, 1959а; Пастернак, 1957; Виноградова, 1954; Кузнецов, 1959а; Нейман, 1960; Савилов,

1961). При всей разнице между тихоокеанской и атлантической фаунами число общих видов в тихоокеанском и атлантическом биоценозах *E. parma* довольно велико. Общими, кроме широко распространенных циркумполярных видов, являются и многие виды с разорванным в Арктике ареалом, в том числе ряд тихоокеанско-западноатлантических форм.

Биоценоз *E. parma* — *Strongylocentrotus droebachiensis* — *Ophiura sarsi* неперенный спутник биоценоза *E. parma*. Он окаймляет его кольцом на всех банках на глубинах 95—220 м (средняя глубина 146 м) на песчаных, гораздо реже — илесто-песчаных грунтах. На глубине 225—250 м он переходит в биоценозы группы *Brisaster fragilis*. Средняя биомасса биоценоза 149 г/м², в том числе *E. parma* 89 г/м², *S. droebachiensis* 10 г/м², *Ophiura sarsi* и *Astarte borealis* по 9 г/м²; *Ophiopholis aculeata*, *Onuphis conchylega*, *Bryozoa*, *Thelepus cinnatus* и *Macoma calcaria* дают биомассу от 2 до 4 г/м².

В этом биоценозе в траловых пробах, в особенности на северо-востоке Большой банки, на Китовой банке, и у о-ва Кейп-Бретон (в зоне действия холодных течений), встречено много холодноводных видов, отсутствующих на юго-западе Большой банки и на банке Банкеро: *Sabinea septemcarinata*, *Cardium ciliatum*, *Solaster syrtensis*, *Gorgonocephalus eucnemis*, *G. arcticus*, *Stegophiura nodosa*, кроме того, масса *O. sarsi* и *S. droebachiensis*. Здесь мы находим и довольно полный набор видов с тихоокеанско-западноатлантическим распространением (Несис, 1962а).

В тихоокеанском бассейне в нижней сублиторали биоценоз *E. parma* сменяется биоценозом с преобладанием *Ophiura sarsi* (Виноградова, 1954; Гурьянова, 1956; Пастернак, 1957; Нейман, 1960; Кузнецов и Солодова, 1961; Савилов, 1961). Атлантический биоценоз во многом с ним сходен, но в Северо-Западной Атлантике *E. parma* решительно преобладает над другими видами.

Группа биоценозов *Macoma calcaria*

Биоценоз *Astarte montagui* — *Macoma calcaria* распространен в зоне воздействия прибрежной струи Лабрадорского течения на банке Гамильтон, у берегов Лабрадора и Северного Ньюфаундленда и на северо-западном склоне Большой банки на глубинах 100—235 м (средняя 157 м), а возможно и на меньших глубинах; в основном на песчаных и каменисто-песчаных, реже илесто-песчаных или песчано-илистых грунтах. Пятно этого биоценоза мы обнаружили в замкнутой котловине — «Китовой впадине» — на глубинах 90—120 м. Средняя биомасса — около 34 г/м², преобладают *Astarte montagui* и *Macoma calcaria* (средняя биомасса по 3—5 г/м²), *Buccinum terrae-novae*, *Ophiura sarsi* и др.

Этот биоценоз — одна из разновидностей циркумполярной группы биоценозов *Macoma calcaria*, известной из вод Гренландии, Ян-Майена, Шпицбергена, Исландии, Фарерских о-вов, северной Норвегии, центральной части Балтийского моря, Баренцева, Белого, Карского, Чукотского, Берингова и Охотского морей и арктических вод Канадского архипелага (Броцкая, 1930; Идельсон, 1930; Броцкая и Зенкевич, 1939; Макаров, 1937; Зацепин, 1962; Иванова, 1957; Филатова и Зенкевич, 1957; Виноградова, 1954; Нейман, 1960; Зенкевич и Филатова, 1958; Савилов, 1961; Parat, Devillers, 1936; Demel, Mankowski, 1951; Ellis, 1960; Bertelsen, 1937; Spärck, 1933; Thorson, 1933, 1934, 1957; Vibe, 1939, 1950).

Группа биоценозов *Ctenodiscus crispatus*

Биоценоз *Ctenodiscus crispatus* — *Actiniae* встречается во внутренних частях подводных долин североньюфаундлендского шельфа, замещающая там группировку *Brisaster fragilis* — *Ctenodiscus crispatus*. Четкую границу между этими двумя сообществами провести трудно, так как исчезновение тепловодных видов (*Brisaster fragilis*, *Yoldia* (*Megayoldia*), *thracaieformis*, *Hippasteria phrygiana* и др.) при движении по ходу долин вглубь шельфа происходит очень плавно соответственно постепенному ослаблению слабых струй субарктических вод, проникающих в подводные долины со стороны материкового склона.

Этот биоценоз встречен на глубине 165 м на пятне плотной глины на северо-западном склоне Большой банки и на глубинах 233—288 м на илистом и песчано-илистом грунте восточнее Северного Ньюфаундленда. Средняя биомасса — 83 г/м². Преобладают актинии, *Ctenodiscus crispatus* (средняя биомасса по 19—25 г/м²), *Stylarioides plumosus* (9 г/м²) и др.

У входа в фиорды о-ва Ньюфаундленд на илистых грунтах фауна качественно резко беднеет, актинии, ктенодискусы, пандалюсы и полихеты становятся почти единственными представителями макробентоса в тралах.

Этот биоценоз довольно сходен с нижнеарктическим биоценозом *Maldane sarsi* побережья Мурмана (Лейбсон, 1939; Зацепин, 1962), также развивающимся в подводных долинах и фиордах. Аналогичные сообщества обнаружены и в кутовых частях фиордов Исландии и Швеции (Thorson, 1957).

Биоценоз *Trochostoma turgidum* — *Ctenodiscus crispatus* — *Ophiura sarsi* отмечен в подводных проливах между Большой Ньюфаундлендской банкой, Грин-банкой и банкой Сен-Пьер и в углублении дна на юго-западе Большой банки на глубинах 108—165 м (средняя 133 м) на илистом песке. Средняя биомасса биоценоза около 95 г/м², в том числе голотурии *Trochostoma turgidum* — 55 г/м², *C. crispatus* — 15 г/м² и *O. sarsi* — 11 г/м². Далее следуют *Phascolion strombi*, *Sternaspis scutata*, *Dentalium entale*, *Praxillura longissima*, *Nephtys logosetosa*, *Amphithrite cirrata* (средняя биомасса по 1—2 г/м²) и др.

Заметна смесь батимальных и мелководных видов: в проливах между банками струи холодных лабдорских вод в значительной степени утратили мощность и к мелководьям подходят теплые атлантические воды с их батимальной фауной — *Brisaster fragilis* и др. В гораздо большем масштабе подобное явление наблюдается в западной части Баренцева моря — в Западном желобе, где теплые воды северной ветви Нордкапского течения подсасываются под холодные воды Медвежинского течения. В Западном желобе З. А. Филатова (1938) отмечает сходный с нашим биоценоз *Molpadia* sp. — *Ctenodiscus crispatus*, в котором также смешаны элементы различных комплексов.

В Охотском море голотурия типа *Trochostoma* вместе с *Ctenodiscus crispatus* входит в состав биоценоза *Brisaster* (Савилов, 1961).

Группа биоценозов *Brisaster*

Эта группа биоценозов была изучена нами более подробно, чем все прочие (здесь было взято более половины дночерпательных проб), поскольку она приурочена именно к тем глубинам, на которых ведется основной промысел морского окуня и трески. Биоценозы группы *Brisaster* распространены амфибореально — они найдены в Баренцевом,

Норвежском, Беринговом и Охотском морях и в северо-западной части Тихого океана (Филатова, 1938; Зацепин, 1962; Нейман, 1960; Зенкевич и Филатова, 1958; Дерюгин и Иванов, 1937; Савилов, 1961; Кузнецов и Соколова, 1961; Гурьянова, 1956; Гурьянова и Кобякова, 1955).

В Атлантике доминирует *B. fragilis*, в Тихом океане близкие виды *B. latifrons* и реже — *B. townsendi*. В биоценозе *B. fragilis* Баренцева моря преобладают *B. fragilis*, *Astarte crenata*, *C. chispatus*, *Trochostoma boreale*, *T. thomsoni*, *O. sarsi* и по общему облику он напоминает нашу группировку *B. fragilis* — *C. crispatus*, развивающуюся, примерно, на тех же глубинах и грунтах. Сходный облик имеют и биоценозы верхней батиали Охотского моря с преобладанием *B. latifrons*, *C. crispatus* и голотурии типа *Trochostoma* (Савилов, 1961).

В Северо-Западной Атлантике группа *Brisaster* развивается в различных водных массах и соответственно этому дает 10 различных сообществ.

Биоценоз *Brisaster fragilis* — *Astarte crenata sulcatoides* — *Ophiocten sericeum gracilis* развит на банке Флемиш-Кап на глубинах 237—630 м (средняя 339 м) на илистом песке, реже на песчанистом иле. Средняя биомасса 33 г/м², в том числе *B. fragilis* — 11 г/м², *Normatia digitata* (один случайно попавший в дночерпатель крупный экземпляр) — 10 г/м², *Astarte crenata sulcatoides* — 6 г/м² и др. В эпифауне бросается в глаза обилие *Pontaster* и *Ophiocten*.

На глубинах свыше 330—340 м банку опоясывает сплошным кольцом зона тепловодных кораллов, морских перьев, крупных морских звезд *Diplopteraster multipes*, *Solaster earlii* и *Tremaster mirabilis*, лилий *Nathrometra sarsi* и других обитателей атлантической батиали (Несис, 19626).

Группировка *Spongia* — *Strongylocentrotus droebachiensis* — *Ophiopholis aculeata*

На глубинах 145—333 м, (чаще менее 200 м) на песчаных грунтах банки Флемиш-Кап развивается довольно много губок (*Gellius*, *Mysale*, *Tentorium semisuberites* и др.) и ежей *Strongylocentrotus droebachiensis*, часты *Onuphis conchylega*, *Potamilla neglecta* и другие арктическо-бореальные и нижнеарктическо-бореальные животные. Бореальная фауна довольно сильно обеднена, хотя основной фон тот же. Средняя биомасса 11 г/м², в том числе губки 6 г/м², далее *S. droebachiensis* и *O. aculeata* 1—1,2 г/м².

Биоценоз *Brisaster fragilis* — *Ctenodiscus crispatus* — *Ophiura sarsi* занимает внешнюю часть шельфа (глубины 200—500 м) района северного Ньюфаундленда и Лабрадора, давая там три группировки — на сильно заиленных грунтах, на песках и на каменистом дне.

Группировка *Brisaster fragilis* — *Ctenodiscus crispatus* развита в районе Северного Ньюфаундленда на глубинах 270—467 м (средняя 333 м), на песчанистых илах и илах (³/₄ всех станций), реже — на илистых песках. Средняя биомасса сообщества 102 г/м², в том числе *B. fragilis* — 38 г/м², *C. crispatus* — 14 г/м². Среднюю биомассу от 3 до 5 г/м² дают *Onuphis opalina*, *Psolus phantapus*, *Maldane sarsi*, *Lumbriconereis* spp. и др.

Группировка *Brisaster fragilis* — *Ophiura sarsi* отмечена у берегов Лабрадора, на мелководье Северной Ньюфаундлендской банки и на северном склоне Большой банки на глубинах 205—385 м (средняя 300 м) на песках (70% всех станций) и илистых песках. Средняя биомасса сообщества — 31 г/м², в том числе *B. fragilis* —

18 г/м², *Ophiura sarsi* — 2 г/м², сложные асцидии, *Onuphis conchylega*, мшанки и губки — по 0,5—1,5 г/м².

Группировка *Spongia*—*Potamilla neglecta*—*Bryozoa* встречается на банке Белл-Айл и на склоне банки Гамильтон на глубинах 340—350 м на песке с гравием и галькой. Средняя биомасса — 67 г/м², в том числе разнообразные губки — 37 г/м², *Potamilla neglecta* — 7 г/м², мшанки — 5 г/м², *Astarte crenata whiteavesii*, *Leptochaster arcticus*, *Ophiura sarsi* и *Onuphis conchylega* по 1—3 г/м².

Для взятых в этих трех группировках траловых проб характерно смешение тепловодных и холодноводных элементов.

Комплекс зоны смешения лабрадорских и атлантических вод. На восточном склоне Большой Ньюфаундлендской банки группировка *Brisaster fragilis*—*Ophiura sarsi* переходит в комплекс зоны смешения лабрадорских и атлантических вод. К сожалению, отсюда мы имели лишь качественные сборы. Фауна чрезвычайно разнообразна — до 100 видов бентоса даже в промысловых тралах.

Среди холодноводных и тепловодных видов преобладают формы весьма эвритермные, сколько-нибудь стенотермно-тепловодных батимальных видов — кораллов, морских перьев на глубинах до 500 м нет. Местами до необычно больших глубин (400—500 м) опускаются сублиторальные животные, как *Echinarachnius parma* и *Cyrtodaria siliqua*, так что *E. parma* довольно часто встречался в одних пробах с *Brisaster fragilis* (это же мы отмечали для биоценоза *Trochostoma turgidum*—*Ctenodiscus crispatus*—*Ophiura sarsi*, но там *B. fragilis* поднимался на малые глубины). Такой характер фауна сохраняет вплоть до самой южной точки («хвоста») Большой банки и даже немного западнее — до 51—52° з. д.

Биоценоз *Brisaster fragilis*—*Spongia* встречен на юго-западном склоне Большой банки и на южных склонах банок Грин и Сен-Пьер на глубинах от 150—200 до 500 м. Его верхняя граница поднимается выше, чем граница предыдущего комплекса на восточном склоне Большой банки. Это явление, связанное с выходом на мелководья атлантических вод, особенно заметно на южных склонах банок Грин и Сен-Пьер. Здесь очень мало холодноводных элементов, тепловодных форм больше, чем на восточном склоне Большой банки, к ним добавляются такие стено-термно-тепловодные формы, как морские перья, некоторые кораллы, лилии и др. Этот биоценоз во многом сходен с населением нижних горизонтов (глубже 330—340 м) банки Флеминг-Кап, хотя и немного беднее тепловодными видами (Несис, 1962 б, в).

Биоценоз *Brisaster fragilis*—*Ctenodiscus crispatus*—*Amphiura otteri*—*Pennatularia* располагается в подводной долине пролива Кабота («Лаврентийский желоб») на глубине свыше 250 м. Грунты здесь — глинистый ил, ил, у бортов долины — песчанистый ил. Средняя биомасса — около 35 г/м², *B. fragilis*, *C. crispatus* и *A. otteri* имеют каждый среднюю биомассу около 6 г/м², *Astarte crenata whiteavesii*, *Lumbriconereis* spp. (в основном *L. fragilis*), актинии и *Kophobelemnion* (*Eukophobelemnion*) *stelliferum* — по 1,5—3 г/м².

Большое количество тепловодных видов и отсутствие холодноводных отличает этот биоценоз от группировки *Brisaster fragilis*—*Ctenodiscus crispatus*, а общая качественная бедность и однообразие фауны — следствие обитания на очень мягком грунте, неблагоприятном для целого ряда видов — от биоценоза *B. fragilis*—*Onuphis opalina*—*Astarte crenata whiteavesii*.

Биоценоз *Brisaster fragilis*—*Onuphis opalina*—*Astarte crenata whiteavesii* развивается на материковом склоне районов Лабрадора,

Северного Ньюфаундленда и Большой банки на глубинах 360—1445 м (средняя 767 м) главным образом на песчаном илу и илу (около 80% всех станций). На шельфе этот биоценоз встречен только на глубине 467 м в долине, разделяющей банки Гамильтон и Белл-Айл. В глубоких (до 400—500 м) продольных долинах, отделяющих банки внешней части шельфа от берега, он отсутствует. На северо-восточном склоне Большой банки, где край шельфа находится на глубине около 275 м (Heezen, Tharp, Ewing, 1959) верхняя граница этого биоценоза поднимается до 360 м (на глубинах 280—340 м здесь отмечена группировка *B. fragilis* — *Ophiura sarsi*). Средняя биомасса биоценоза около 45 г/м², *B. fragilis*, *O. opalina* и *A. crenata whiteavesii* имеют среднюю биомассу около 6 г/м², *Leda pernula* — около 5 г/м², *Lumbriconereis* spp., *Heteromastus filiformis* — по 1—3 г/м².

Группировка *Spongia* — *Astarte crenata whiteavesii* — *Brisaster fragilis* обнаружена на тех же глубинах (455—1480 м), что и основной биоценоз, на илистом песке или песчаном илу, но с большой примесью камней, гравия и гальки. Средняя биомасса — 54 г/м², в том числе разные *Spongia* — 16 г/м², *A. c. whiteavesii*, *B. fragilis* и *Didemnum albidum* — по 3—5 г/м².

В траловых уловах в последних двух сообществах много представителей батимальной тепловодной фауны.

Группа биоценозов *Spongia*

Нижнебатимальный биоценоз губок обнаружен на восточном склоне банки Флемиш-Кап на глубине 1050—1130 м на илу и песчаном илу. Средняя биомасса биоценоза (по двум пробам) — 1272 г/м². Губки, в основном *Tetrakonida* (*Thenea muricata*, *Craniella cranium* и др.) и мшанки главным образом *Retepora* sp. определяют около 99,5% средней биомассы.

Абиссальный комплекс. Проб с глубин больше 1500 м мы не имели, но на одной из станций юго-западнее Большой банки (44°14'6 с. ш., 53°59'3 з. д.) ринг-трал коснулся дна и принес с глубины 2150 м представителей абиссального комплекса. В улове были 4 крупные офиуры — *Ophiomusium lymani*, по одному экземпляру морских звезд *Porcellanaster caeruleus*, *Bathybiaster robustus* и *Pontaster forcipatus* juv., 3 экземпляра ежей *Pourtalesia wandeli*, 2 голотурии *Ypsilothuria talismani talismani*, 1 молодой экземпляр морского пера *Pennatulula prolifera*, 1 экземпляр *Dentalium solidum* и несколько пустых раковин этого вида, обломки *Scaphander*, 1 экземпляр *Lumbriconereis* sp. и несколько *Phascolion*.

Все определенные до вида формы характерны для нижней батии и абиссали Атлантики южнее Гренландско-Канадского и Атлантического порогов.

ПИЩЕВЫЕ ГРУППИРОВКИ

Донных беспозвоночных можно объединить в несколько пищевых группировок (Hunt, 1925 и др.). Е. П. Турпаева (1949, 1953, 1954) показала, что роль представителей отдельных пищевых группировок в донных биоценозах тесно связана с типом осадконакопления. Биоценозы с преобладанием животных одной пищевой группировки складываются в зоны, закономерно чередующиеся с увеличением глубины на всем пространстве морского дна, от литорали до ультраабиссали (Кузнецов, 1962; Нейман, 1961а, Савилов, 1961; Соколова, 1956, 1960).

Мы воспользовались как наиболее разработанной классификацией

донных организмов по характеру питания и подвижности, предложенной А. И. Савиловым (1961), и выделили следующие пищевые группировки: 1) неподвижно прикрепленные сестонофаги жестких грунтов; 2) неподвижно прикрепленные сестонофаги рыхлых грунтов (в отличие от Савилова, мы не относим к этой группе ряд полихет из сабеллид — как *Chone* или *Potamilla* и таких морских лилий, как *Rhizocrinus*, потому что они приурочены к жестким грунтам и местам с довольно сильными придонными течениями); 3) подвижные сестонофаги жестких грунтов; 4) подвижные сестонофаги рыхлых грунтов; 5) собирающие детрит виды («собиратели»); 6) заглатывающие грунт формы («глотальщики»); 7) хищники, трупоеды и всеядные формы. Относя вид к той или иной пищевой группировке (табл. 2), мы руководствовались данными, приведенными в работах Ханта (Hunt, 1925), Бранда (Brand, 1927), Торсона (Thorson, 1941), Энеквиста (Enequist, 1949), Оккельмана (Ockelmann, 1958), Соколовой и Кузнецова (1960), Кузнецова и Соколовой (1961), Савилова (1961), Сандерса и др. (Sanders, Mills, Hampson, 1962) и Кларка (Clark, 1962).

Таблица 2

Принадлежность основных видов донной фауны Ньюфаундлендского района к зоогеографическим комплексам и пищевым группировкам

Таксономическая единица	Зоогеографическая принадлежность	Пищевая группировка
Тип Spongia		НСЖ
Тип Coelenterata		
Класс Hydrozoa		
Подкласс Hydrozoidea		НСЖ
Класс Anthozoa		
Подкласс Octocorallia		
Отряд Alcyonaria		
<i>Eunephthya glomerata</i> Verrill	АБ	Х
<i>E. fruticosa</i> (M. Sars)	АБ	Х
Отряд Pennatularia		
<i>Kophobelemnon</i> (Eukophobelemnon) <i>stelliferum</i> (O. F. Müller)	ББ	НСР
Подкласс Hexacorallia		
Отряд Actiniaria		
<i>Hormanthia digitata</i> (O. F. Müller)	АБ	Х
<i>Edwardsiidae</i> g. sp.		Х
Отряд Zoantharia		Х
Отряд Ceriantharia		Х
Тип Nemertini		Х
Тип Nematelminthes		
Класс Nematoda		Х, С
Тип Priapulida		
<i>Priapulus caudatus</i> Lam.	АБ	Г
Тип Annelida		
Класс Polychaeta		
Подкласс Errantia		
<i>Leanira tetragona</i> (Orsted)	ББ	Х
<i>Glycera capitata</i> Orsted	АБ	С
<i>Goniada maculata</i> Orsted	БС	Х
<i>Ceratocephala loveni</i> Malmgren	ББ	Х?
<i>Nephtys paradoxa</i> Malmgren	АБ	Х
<i>N. longosetosa</i> Orsted	АБ	Х
<i>N. malmgreni</i> Théel	АБ	Х
<i>Eunice</i> aff. <i>örstedii</i> Stimps.	ББ	Х
<i>E. aff. benedicti</i> Stimps.	ББ	Х
<i>Onuphis conchylega</i> M. Sars	АБ	С?

Таксономическая единица	Зоогеогра- фическая принад- лежность	Пище- вая груп- пировка
<i>O. opalina</i> Verrill	ББ	С?
<i>O. aff. quadricuspis</i> Sars	?	С?
<i>Lumbriconereis</i> spp.	?	Г
Подкласс Sedentaria		
<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	АБ	С
<i>Laonice cirrata</i> (M. Sars)	АБ	С
<i>Prionospio malmgreni</i> Clap	ББ	С
<i>Cirratulidae</i> gg. spp.	?	С
<i>Stylarioides plumosus</i> (O. F. Müller)	АБ	Г
<i>Diplocirrus hirsutus</i> (Hansen)	АБ	Г
<i>Brada villosa</i> (Rathke)	АБ	Г
<i>Eumenia crassa</i> Örsted	АБ	Г
<i>Travisia forbesii</i> Johnston	АБ	Г
<i>Ophelia limacina</i> (Rathke)	АБ	Г
<i>Notomastus</i> sp.	АБ	Г
<i>Heteromastus filiformis</i> (Clap.)	ББ	Г
<i>Maldane sarsi</i> Malmgren	АБ	Г
<i>Praxillella gracilis</i> (M. Sars)	АБ	Г
<i>P. praetermissa</i> (Malmgren)	АБ	Г
<i>Praxillura longissima</i> Arvidsson	АБ	Г
<i>Nicomache lumbricalis</i> (O. Fabr.)	АБ	Г
<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	АБ	Г
<i>Sternaspis scutata</i> (Ranzani)	АБ	С
<i>Pectinaria</i> (<i>Cistenides</i>) <i>granulata</i> (L.)	АБ	С
<i>Melinna cristata</i> (M. Sars)	АБ	С
<i>Amphicteis gunneri</i> (M. Sars)	АБ	С
<i>Terebellides stroemi</i> M. Sars.	АБ	С
<i>Pista cristata</i> (O. F. Müller)	АБ	С
<i>Amphithrite cirrata</i> (O. F. Müller)	АБ	Х, С
<i>Neoamphithrite affinis</i> (Malmgren)	АБ	Х, С
<i>Thelepus cinnatus</i> (O. Fabr.)	АБ	НСЖ
<i>Potamilla neglecta</i> (M. Sars)	АБ	НСЖ
<i>Jasmineira schaudini</i> Augener	АБ	НСР
<i>Chone duneri</i> Malmgren	АБ	НСЖ
<i>Ch. infundibuliformis</i> Kröyer	АБ	НСЖ
<i>Spirorbis</i> spp.	АБ	НСЖ
Класс Archiannelida		
aff. <i>Polygordius</i> sp.	БС	С
Класс Sipunculida		
<i>Golfingia</i> aff. <i>margaritacea</i> (M. Sars)	АБ	Г
<i>Phascolion strombi</i> (Montagu)	АБ	Г
Тип Arthropoda		
Класс Crustacea		
Отряд Cirripedia		
<i>Balanus crenatus</i> Brug.	АБ	НСЖ
Отряд Cumacea		
<i>Diastylis goodsiri</i> (Bell)	А	ПСР
Отряд Amphipoda		
<i>Hippomedon propinquus</i> G. O. Sars	АБ	Г
<i>Amphiporeia lawrenciana</i> Shoemaker	БС	С
<i>Haploops setosa</i> Boeck	АБ	С
<i>Ampelisca eschrichti</i> Kröyer	АБ	С
<i>Casco bigelowi</i> Shoemaker	БС	С
Отряд Decapoda		
<i>Hyas coarctatus</i> Leach	НАБ	Х
<i>Pagurus bankensis</i> Nesis, nom. nov. pro <i>P. pubescens</i> Stimpson. not Kröyer	БС	Х
Тип Mollusca		
Класс Loricata		
<i>Lepidopleurus asellus</i> (Chemn.)	БС	С
<i>Tonicella marmorea</i> (Fabr.)	НАБ	Х
<i>T. rubra</i> (L.)	БС	Х

Таксономическая единица	Зоогеографическая принадлежность	Питцевая группировка
Класс Gastropoda		
Natica clausa Brod. et Sow	АБ	Х
Tachyrhynchus erosus erosus (Couth.)	АБ	ПСР
Arrhoges occidentalis (Beck)	АБ	ПСР
Buccinum meridionale Verkr.	БС	Х
B. terrae—novae Beck	АБ	Х
B. aff. ciliatum (O. Fabr.)	А?	Х
B. aff. belcheri Reeve	А	Х
Sipho verkrüzeni Kobelt	А	Х
S. ventricosus (Gray)	БС	Х
Класс Scaphopoda		
Dentalium entale L.	ББ	С
D. occidentale Stimpson	ББ	С
Класс Bivalvia		
Leda pernula (O. F. Müller)	АБ	С
Yoldia myalis Couth	НАБ	С
Y. hyperborea hyperborea (Lov.)	А	С
Y. (Megayoldia) thraciaeformis Storer	НАБ	С
Yoldiella intermedia (M. Sars)	А	С
Arca (Bathyarca) glacialis Gray	АБ	ПСР
Limopsis minuta Philippi	ББ	ПСР
Chlamys islandica (O. F. Müller)	НАБ	ПСЖ
Arvella glandula (Totten)	БС	НСЖ
Astarte borealis (Chemn.)	А	ПСР
A. montagui (Dillwyn)	А	ПСР
A. elliptica (Brown)	АБ	ПСР
A. crenata whiteavesii Dall.	ББ	ПСР
A. crenata sulcatoides Nesis	ББ	ПСР
A. aff. polaris Dall.	А	ПСР
Cyprina islandica L.	БС	ПСР
Mesodesma arctatum Conrad	БС	ПСР
Spisula polynyma polynyma Stimpson	НАБ	ПСР
Gomphina fluctuosa (Gould)	А	ПСР
Macoma calcarea (Chemn.)	АБ	С
Periploma fragilis (Totten)	А	ПСР
Cuspidaria glacialis G. O. Sars	А	Х
Тип Bryozoa	?	НСЖ
Тип Brachiopoda		
Terebratulina septentrionalis Couth.	АБ	НСЖ
Тип Echinodermata		
Класс Crinoidea		
Rhizocrinus lofotensis M. Sars	ББ	НСЖ
Класс Asteroidea		
Ctenodiscus crispatus (Retz.)	АБ	Г
Leptychaster arcticus (M. Sars)	ББ	Г
Pontaster tenuispinus hebitus Sladen	ББ	Г
Класс Ophiuroidea		
Ophiura sarsi Lütken	АБ	С
O. robusta (Ayres)	АБ	С
Ophiocten sericeum gracilis (G. O. Sars)	ББ	Х
Ophiopholis aculeata (L.)	НАБ	ПСЖ
Ophiacantha bidentata (Retz.)	АБ	С
Amphiura otteri Ljungman	ББ	С
A. fragilis Verrill	ББ	С
Класс Echinoidea		
Echinarachnius parma (Lamarck)	НАБ	ПСР
Strongylocentrotus droebachiensis (O. F. Müller)	АБ	Х
Brisaster fragilis (Düb. et Kor.)	ББ	Г
Класс Holothurioidea		
Psolus phantapus (L.) Struss	АБ	ПСЖ
Cucumaria frondosa Gunn	НАБ	ПСЖ
Stereoderma unisemita (Stimpson)	БС	НСЖ

Таксономическая единица	Зоогеографическая принадлежность	Пищевая группировка
<i>Trochostoma turgidum</i> (Verrill)	ББ	Г
<i>Hedingeria albicans</i> (Théel)	ББ	Г
Тип Chordata		
Класс Ascidiacea		
<i>Monascidia</i> gg. spp.	?	НСЖ
<i>Synascidia</i> gg. spp.	?	НСЖ
<i>Didemnum albidum</i> (Verrill)	АБ	НСЖ
Класс Pisces		
<i>Ammodytes americanus</i> De Key	БС	Х

Примечание. А — арктический, ББ — бореальный батинальный, БС — бореальный сублиторальный, АБ — арктическо-бореальный, НАБ — низкоарктическо-бореальный, НСЖ — неподвижный сестонофаг жестких грунтов, ПСЖ — подвижный сестонофаг жестких грунтов, НСР — неподвижный сестонофаг, рыхлых грунтов, ПСР — подвижный сестонофаг рыхлых грунтов, С — собирающий детрит, Г — заглатывающий грунт, Х — хищник, трупоед или всеядная форма.

Принадлежность биоценоза к пищевой группировке мы определяли следующим образом: комбинировали данные о типе питания руководящей формы биоценоза с данными о преобладании той или иной пищевой группировки среди всей группы руководящих и характерных видов биоценоза (табл. 3).

На карте распространения пищевых группировок (рис. 6) мы объединили пищевые группировки неподвижных и подвижных сестонофагов жестких грунтов, поскольку они сходны по экологии (Турпаева, 1954, 1957; Савилов, 1961).

А. А. Нейман (1961а) на основании анализа собственных и литературных материалов построила схему распределения бентоса на шельфах разных типов. На широких платформенных шельфах верхнюю сублитораль занимает зона фильтраторов-сестонофагов, глубже следуют зоны преобладания собирающих детрит и заглатывающих грунт форм, на краю шельфа — вновь зона фильтраторов и на материковом склоне — зона глотальщиков.

К типу широких платформенных шельфов в нашем районе надо отнести шельф Лабрадора и Северного Ньюфаундленда. Здесь наблюдается следующая схема распределения пищевых зон (см. рис. 6): у самого берега — фауна обрастаний (неподвижные сестонофаги жестких грунтов), далее смешанная зона подвижных сестонофагов рыхлых грунтов и собирателей, затем зона глотальщиков. У внешнего края шельфа повышается роль собирателей (*Ophiura sarsi*) и появляются отдельные пятна неподвижных сестонофагов жесткого субстрата (*Spongia* — *Potamilla neglecta* — *Bryozoa*). На склоне господствующее положение занимает зона глотальщиков. Все это очень напоминает схему Неймана, только не все зоны присутствуют в «чистом виде».

Шельф восточной и южной части Большой банки значительно более узок, материковый склон крут и изрезан многочисленными подводными каньонами, район тектонически активен (известное Ньюфаундлендское землетрясение 1929 г.). В общем, этот район приближается к типу геосинклинальных шельфов малой крутизны. Для таких шельфов А. А. Нейман предлагает следующую схему: зона фильтраторов верхней сублиторали расширяется, зона собирателей сужается и перемещается на более значительную глубину, зона глотальщиков сужается до полного исчезновения.

Таблица 3

Роль отдельных пищевых группировок в донных биоценозах (в % к общей биомассе)

Биоценозы	Пищевые группировки							Характер биоценоза	Индекс разнообразия
	НСЖ	НСР	ПСЖ	ПСР	С	Г	Х		
Cucumaria-Rhodophyta	1,6	—	95,8	—	—	—	2,6	СЖ	7,1
Mesodesma — Cucumaria	—	—	—	—	—	—	—	—	—
— Mytilus	0,1	—	—	97,8	0,04	0,06	2,0	ПСР	7,4
Echinarachnius — Ammodytes	0,1	—	1,1	77,7	0,2	0,1	20,8*	ПСР	4,7
Echinarachnius — Strongylocentrotus — O. sarsi	4,4	—	2,8	69,1	12,7	1,4	9,6	ПСР	3,3
Thelepus — Chlamys — Ophiopholis	44,3	—	39,4	2,3	2,4	—	11,6	СЖ	2,0
Astarte montagui — Macoma calcarea	11,6	—	—	27,2	33,1	5,3	22,8	ПСР-С	1,0
Ctenodiscus crispatus — Actinia	—	—	—	0,8	12,8	49,1	37,3	Г	2,3
Throchostoma turgidum — Ctenodiscus — O. sarsi	0,4	—	—	—	16,5	80,1	3,0	Г	4,8
Brisaster — Astarte crenata — Ophiocten	—	—	—	20,6	1,3	38,6	39,5**	Г	1,9
Spongia — Strongylocentrotus — Ophiopholis	57,0	—	10,4	6,6	2,8	—	23,2	СЖ	2,3
Brisaster fragilis — Ctenodiscus crispatus	4,1	—	4,7	1,6	11,2	75,8	2,6	Г	4,1
Brisaster fragilis — Ophiura sarsi	9,7	—	1,2	2,4	12,4	72,2	2,1	Г	3,7
Spongia — Potamilla — Bryozoa	78,1	1,5	—	5,1	9,3	3,5	2,5	СЖ	4,4
Brisaster — Onuphis opalina — Astarte crenata	0,9	0,8	0,7	17,0	37,4	37,9	5,3	Г	1,6
Spongia — Astarte crenata — Brisaster	51,0	0,6	—	10,4	7,2	19,9	10,9	СЖ	1,7
Brisaster — Ctenodiscus — Amphiuira otteri	—	5,3	—	10,2	25,3	50,5	8,7	Г	1,8
Spongia	99,4	—	—	0,2	0,1	—	0,1	СЖ	7,8

Примечание. СЖ — сестонофаги жестких грунтов, прочие обозначения те же, что и в табл. 2.

* В том числе Ammodytes 17,5%.

** В том числе один случайно попавший экземпляр Normathia 32,0%.

На Большой Ньюфаундлендской банке и банках Грин и Сен-Пьер мы имеем в верхней сублиторали зону сестонофагов жестких грунтов или зону подвижных сестонофагов рыхлых грунтов, но с повышенной ролью сестонофагов жестких грунтов (кукумарии, мидии). Глубже лежит мощная зона подвижных сестонофагов рыхлых грунтов, в нижних горизонтах которой резко (с 0,2 до 12,7%) повышается роль собирающих детрит форм. Зона глотальщиков на шельфе отсутствует. В верхней части материкового склона — обилие неподвижных сестонофагов жестких грунтов, глубже зона глотальщиков.

На банке Флемиш-Кап зона неподвижных сестонофагов жестких грунтов непосредственно переходит в зону глотальщиков (как на рис. 4, в в работе А. А. Нейман, 1961 а). Чередование пищевых зон на шельфах различных типов в нашем районе такое же, как в Берин-

говом и Охотском морях, хотя и не все зоны выступают в «чистом виде».

Вернемся к вопросу о том, почему кривая падения биомассы с глубиной в нашем районе отличается от гиперболы (см. рис. 4). В работе Одума с соавторами (Odum, Cantlon, Kornicker, 1960) было

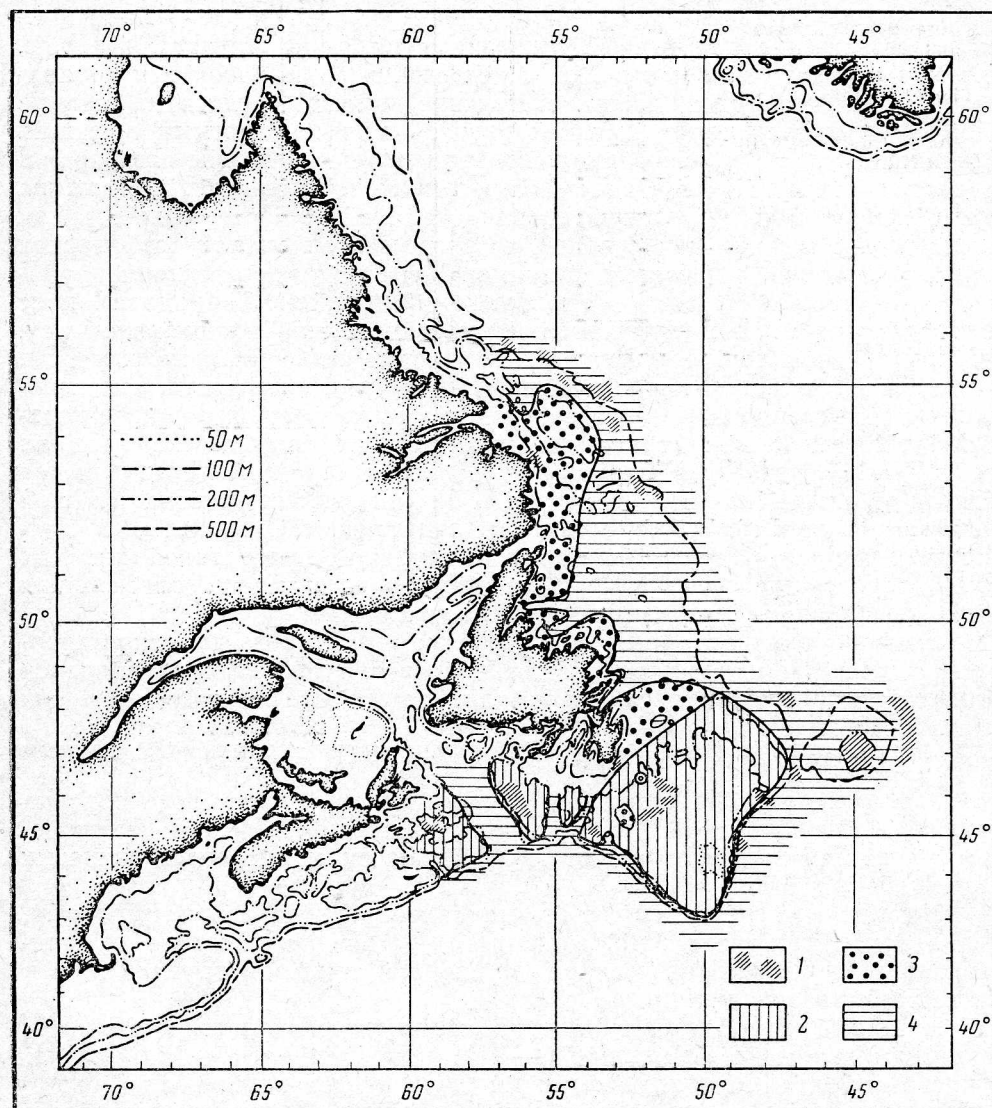


Рис. 6. Распределение пищевых группировок бентоса в Ньюфаундлендско-Лабрадорском районе:

1 — неподвижные и подвижные сестонофаги жестких грунтов, 2 — подвижные сестонофаги рыхлых грунтов, 3 — подвижные сестонофаги рыхлых грунтов и собирающие детрит формы, 4 — заглатывающие грунт формы.

показано, что распределение членов какого-нибудь сообщества по количественным показателям (число видов или число экземпляров) будет иметь форму гиперболы (в логарифмических координатах — форму прямой) только, если сообщество гомогенно. Если мы имеем смесь двух разных сообществ, то кривая распределения членов изучаемой

ассоциации будет отлична от гиперболы (в логарифмических координатах график будет иметь форму ломаной линии). Попробуем применить это положение к району моря с несколькими биоценозами. Нормальным, т. е. гомогенным «сообществом» мы можем считать район с закономерным чередованием и полным развитием на шельфе и в верхней батии всех пищевых зон (как это наблюдается во всех районах, где падение биомассы с глубиной идет по гиперболе — Баренцево море, северо-западная часть Берингова моря, воды Антарктики), т. е. с мощным развитием и высокой биомассой и фильтраторов и собирателей, и глотальщиков, и соответствующей сменой грунтов на шельфе (смена крупнозернистых жестких грунтов мелкозернистыми мягкими, повышение роли крупнозернистых грунтов на перегибе шельфа и в верхней батии и снова смена их мелкозернистыми грунтами на материковом склоне («Современные осадки...», 1961). В то же время в районах с хорошо выраженной и закономерной сменой трофических зон, но с малым развитием фитопланктона и низкой первичной продукцией (восточная часть Берингова моря, район Лабрадора) пояс фильтраторов верхней сублиторали имеет необычно низкую биомассу, максимум биомассы перемещается в нижние горизонты сублиторали. В районах с высокой первичной продукцией, но пониженной интенсивностью современного осадкообразования в нижней сублиторали и верхней батии, т. е. на геосинклинальных шельфах, биомасса на глубинах 100—500 м будет необычайно низка (Большая Ньюфаундлендская банка, отчасти — юго-восточная часть Берингова моря), зона высокой биомассы будет резко переходить в зону низкой биомассы. В этих районах кривая падения биомассы с глубиной будет такой же, как для гетерогенных ассоциаций. Для достаточно полного обоснования изложенной здесь гипотезы мы не имеем данных.

Степень сложности пищевой структуры биоценоза мы характеризуем «индексом однообразия», или дисперсией пищевых группировок данного биоценоза, отнесенной к наименьшей из величин дисперсии

для всех биоценозов $\left(\frac{\sigma_i^2}{\sigma_{\min}} \right)$ дисперсии вычислялись по данным

табл. 3. Чем меньше величина дисперсии, тем более разнообразна структура биоценоза. В идеально разнообразном биоценозе все пищевые группировки имеют одинаковую биомассу и дисперсия пищевых группировок равна нулю.

Наименьшая дисперсия, т. е. наиболее разнообразная структура, оказалась у биоценоза *Astarte montagui* — *Macoma calcarea* — у единственного биоценоза, отнесенного к **сборной** пищевой группе. Она и была принята за единицу.

Наиболее однообразная пищевая структура оказалась у биоценозов *Spongia*, *Mesodesma* — *Cucumaria* — *Mutilus* и *Cucumaria* — *Rhodophyta*, в которых более 95% биомассы определяли представители одной пищевой группировки. Если сопоставить среднюю биомассу биоценозов с индексом однообразия и долей лидирующего вида в общей биомассе, то мы придем к весьма важному выводу: **чем выше биомасса биоценоза, тем проще и однообразнее его структура и тем большую роль играет в биоценозе один (руководящий) вид.**

Ср. биомасса биоценоза, г/м ²		Индекс однообразия	Биомасса лидирующего вида (% общей)
от—до	в среднем		
менее 50	30	2,0 ± 0,32	31,4
50—200	92	3,4 ± 0,50	44,3
200—1000	511	5,9 ± 1,2	78,2
больше 1000	1419	7,6 ± 0,2	97,5

Когда биомасса одного вида составляет свыше 90% общей биомассы биоценоза, он находится на пути превращения в моноценоз.

Используя данные В. И. Зацепина (1962), А. А. Нейман (1960) и В. П. Воробьева (1949), мы сопоставили среднюю биомассу биоценозов с долей лидирующего вида. Оказалось, что и в биоценозах Баренцева, Берингова и Азовского морей, т. е. как в полимикстных, так и в олигомикстных биоценозах, роль лидирующего вида растет с ростом средней биомассы.

Из сопоставления биомасс и индексов однообразия биоценозов, относящихся к разным пищевым зонам, следует второй важный вывод: биоценозы сестонофагов богаче и однообразнее, чем биоценозы детритофагов. В Северо-Западной Атлантике средняя биомасса биоценозов сестонофагов — 453 г/м^2 , средний индекс однообразия $4,5 \pm 0,8$; биоценозов детритофагов (собирателей и глотальщиков) — 54 г/м^2 (в 8 раз меньше), индекс однообразия $2,65 \pm 0,5$ (в 1,7 раза меньше). В Баренцевом и Беринговом морях (Турпаева, 1957; Зацепин, 1962; Нейман, 1960, 1961а) биоценозы сестонофагов также богаче и однообразнее, чем биоценозы детритофагов. Биоценозы сестонофагов развиваются в зонах пониженной интенсивности осадконакопления, подавляющая часть пищевых частиц взвешена в придонных слоях воды, грунты бедны органикой. Поэтому пищевая специализация затруднена, развиваться может лишь одна пищевая группировка, но обилие пищи ведет к бурному ее развитию, возникает богатый, хотя и однообразный биоценоз. Для зон повышенной интенсивности осадконакопления характерно, кроме относительной бедности пищей, разнообразие источников пищи — органическое вещество здесь имеется и в придонных слоях воды, и на поверхности грунта, и в толще грунта. Поэтому конкуренция за пищу между животными привела к выработке пищевой специализации — к усложнению структуры биоценозов. М. Н. Соколова (1960) считает приблизительно одинаковое развитие представителей детритофагов, сестонофагов и хищников характерной чертой зон повышенной интенсивности осадконакопления как в батии, так и в абиссали.

Однообразный биоценоз с простой пищевой структурой может эффективно использовать богатые запасы пищи, так как потери энергии при простой пищевой структуре невелики. Но эта простота влечет за собой понижение стабильности биоценоза — простые системы менее стабильны. Как следствие, такие биоценозы испытывают резкие колебания биомассы при наступлении неблагоприятных условий. Бедные, но разнообразные биоценозы значительно более стабильны.

В итоге обсуждения мы приходим к выводу, что внешние **абиотические** факторы — рельеф дна, климат, система течений, структура водной массы, степень динамичности вод — определяют **направление эволюции** экосистем морского дна. Они определяют, пойдет ли эта эволюция в сторону создания экосистемы, построенной по принципу наименьшей взаимозависимости составляющих ее членов, устойчивой, но относительно малопродуктивной, или же она пойдет по линии создания системы с резким преобладанием одного или немногих видов, малоустойчивой, но высокопродуктивной. **Ход эволюции** экосистемы и ее результат определяются **биотическими** факторами — взаимоотношениями между членами данной экосистемы и между ней и соседними экосистемами. Межвидовые и внутривидовые отношения в пределах экосистемы окончательно формируют биоценоз и, в частности, его пищевую структуру.

ЗООГЕОГРАФИЯ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ АТЛАНТИКИ И СВЯЗЬ БЕНТОСА С ВОДНЫМИ МАССАМИ

Северо-Западная Атлантика расположена на границе Бореальной и Арктической областей. Часть изученной нами акватории относится к низкоарктической подобласти Арктической области, Субарктике по Данбару и Стефенсонам (Dunbar, 1954; T. A. and A. Stephenson, 1954), другая часть — к американской подобласти Атлантической Бореальной области (американская бореальная она же акадийская или новошотландская провинция — Coomans, 1962) или к переходному субарктическо-бореальному району (Bousfield, 1956). Цель нашего зоогеографического анализа — установить точную границу арктической и бореальной зон в Северо-Западной Атлантике и характер фауны переходного района. Для этого мы воспользовались терминологией Н. Хофстена (Hofsten, 1915) и распределили всех определенных до вида массовых животных (см. табл. 2) по группам: арктические, арктическо-бореальные, низкоарктическо-бореальные и бореальные (сублиторальные и батимальные).



Границы зон и подзон для **мелководной** фауны хорошо совпадают со среднегодовыми поверхностными изотермами: граница высокоарктической и низкоарктической подзон — с изотермой 0° , граница арктической и бореальной зон — с изотермой 5° . В **батии**, где температура воды почти постоянна в течение года, границей **арктической** и **бореальной** зон служит изотерма 2° (Blacket, 1957), высокоарктической и низкоарктической подзон, по-видимому, также 0° .

Рассматриваемые нами группы, в отличие от общепринятого взгляда, характеризуют прежде всего отношение животных к температуре, а не их ареал, место возникновения и т. п. В результате такого анализа мы получаем сведения о ландшафтно-географическом районировании изучаемой акватории, а не о генезисе ее фауны.

В дночерпательных пробах мы не обнаружили ни высокоарктических ни низкоарктических видов — последних, вероятно, вообще очень немного.

Для района в целом большое значение имеют арктическо-бореальные виды (см. табл. 4), что вообще свойственно частям Мирового океана, расположенным близ границы арктической и бореальной зон. Так, в Ньюфаундлендском районе, как и в Баренцевом море (Зацепин,

Таблица 4

Роль представителей отдельных зоогеографических комплексов в донных биоценозах (в % к общей биомассе)

Биоценозы	Зоогеографические комплексы						Характеристика биоценоза
	А	АБ	НАБ	ББ	БС	?	
<i>Cucumaria frondosa</i> -Rhodophyta	—	2,7	95,8	—	0,1	1,4	НАБ
<i>Mesodesma-Cucumaria-Mytilus</i>	—	0,1	—	—	99,7	0,2	БС
<i>Echinarachnius-Ammodytes</i>	0,2	3,4	77,6	—	18,7	0,1	НАБ
<i>Echinarachnius-Strongylocentrotus-O. sarsi</i>	6,3	24,6	65,1	—	0,1	3,9	НАБ
<i>Thelepus-Chlamys-Ophiopholis</i>	1,6	35,3	43,6	—	—	19,5	НАБ
<i>Astarte montagui-Macoma calcareea</i>	22,7	65,2	2,6	—	—	9,5	НА
<i>Ctenodiscus crispatus-Actiniae</i>	2,1	56,8	—	—	1,5	39,6	НА
<i>Trochostoma turgidum-Ctenodiscus-O. sarsi</i>	—	36,9	—	60,2	0,7	2,2	ББ
<i>Brisaster-Astarte crenata-Ophiocten</i>	2,6	33,6	—	63,2	—	0,6	ББ
<i>Spongia-Strongylocentrotus-Ophiopholis</i>	—	14,2	10,4	18,4	—	57,0	ББ
<i>Brisaster fragilis-Ctenodiscus crispatus</i>	1,6	38,1	2,4	52,2	—	5,7	ББ
<i>Brisaster fragilis-Ophiura sarsi</i>	—	19,3	—	70,0	—	10,7	ББ
<i>Spongia-Potamilla-Bryozoa</i>	1,1	20,1	—	11,2	—	67,7	ББ
<i>Brisaster-Onuphis opalina-Astarte crenata</i>	1,0	33,6	0,7	59,3	—	5,4	ББ
<i>Spongia-Astarte crenata-Brisaster</i>	3,5	21,3	—	31,2	—	44,0	ББ
<i>Brisaster-Ctenodiscus-Amphiura otteri</i>	—	29,9	1,7	61,4	—	7,0	ББ
<i>Spongia</i>	—	0,1	—	0,3	—	99,6	ББ

Примечание. А—арктические; НА—низкоарктические; АБ—арктическо-бореальные; НАБ—низкоарктические-бореальные; БС—бореальные сублиторальные; ББ—бореальные батимальные; ?—не определенные до вида.

1962), арктическо-бореальные виды преобладают в низкоарктических биоценозах. Мы считаем эти биоценозы низкоарктическими, а не арктическо-бореальными, потому что доминирующие в них виды, хотя и встречаются в бореальных водах, но не являются там руководящими, так что распространение этих биоценозов ограничено Арктикой.

Повышенная роль арктических видов наблюдается, кроме биоценоза *Astarte montagui* — *Macoma calcareea*, также в биоценозе *Echinarachnius parma* — *Strongylocentrotus droebachiensis* — *Ophiura sarsi*, находящемся под влиянием основной струи Лабрадорского течения и других холодных струй.

Полученные результаты позволяют провести границу между арктической и бореальной зонами в Северо-Западной Атлантике (рис. 7).

Положение этой границы в необследованных нами районах — заливе св. Лаврентия и у берега о-ва Ньюфаундленд — дано по Боусфильду (Bousfield, 1956), Брюнелю (Brunel, 1961б) и Хеджпесу (Hedgpeth, 1957), а у Северного Лабрадора — экстраполировано с учетом данных о рельефе дна и гидрологии. Условно мы проводим границу линией, хотя она имеет характер довольно широкой полосы со смешанной фауной. Особенно широка эта полоса в районе Северного Ньюфаундленда, где бореальный биоценоз *Brisaster fragilis* — *Ctenodiscus crispatus* плавно переходит в низкоарктический биоценоз *Ctenodiscus crispatus* — *Actiniae*. В значительном количестве арктические формы проникают в пределы низкоарктическо-бореальных биоценозов (отмечены на рис. 7 стрелками).

Низкоарктическо-бореальные виды *Echinarachnius parma*, *Cucumaria frondosa*, *Chlamys islandica* и *Ophiopholis aculeata* по происхож-

31

дению — северо-бореальные, поэтому образованные ими биоценозы мы относим к бореальной зоне.

Таким образом, к арктической зоне (низкоарктическая подзона) мы относим прибрежные районы Лабрадора и Северного Ньюфаунд-

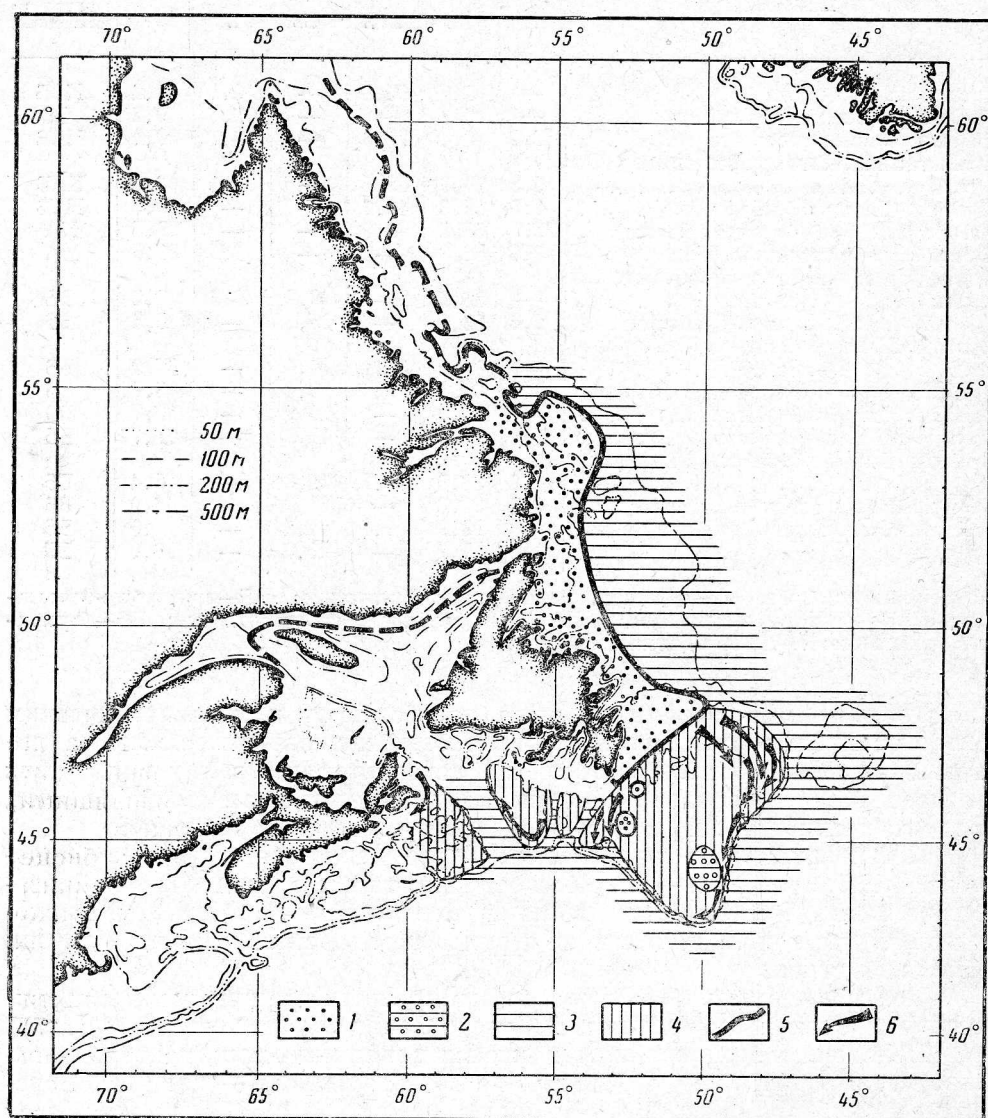


Рис. 7. Распределение зоогеографических комплексов бентоса в Ньюфаундлендско-Лабрадурском районе:

1 — низкоарктические биоценозы, 2 — сублиторальные бореальные биоценозы, 3 — батимальные бореальные биоценозы, 4 — низкоарктическо-бореальные биоценозы, 5 — граница арктической и бореальной зон (пунктир — положение границы по литературным данным или экстраполированное), 6 — районы проникновения арктических видов в пределах низкоарктическо-бореальных биоценозов.

ленда в зоне воздействия прибрежной струи Лабрадорского течения, всю остальную часть района — к бореальной зоне.

На Большой Ньюфаундлендской банке бореальные виды преобладают на глубинах до 50 м за счет сублиторальных форм и глубже 225—250 м за счет батимальных форм; на промежуточных глубинах,

особенно на глубинах от 90—100 до 225—250 м большее значение имеют арктические виды, а бореальные почти отсутствуют. Совершенно аналогичное явление отмечено в Беринговом море А. А. Нейман (1961 б) и у берегов Камчатки и северных Курил А. П. Кузнецовым (1961).

Среди сублиторальных бореальных видов больше всего форм, распространенных только в северо-западной части Атлантики: из 12 определенных до вида бореальных сублиторальных форм, приведенных в табл. 2, таких видов 9 (75%). Среди батимальных бореальных форм эндемиков Северо-Западной Атлантики гораздо меньше: из 21 точно определенного вида (см. табл. 2) к ним относятся два вида *Onuphis orpalina* и *Trochostoma turgidum* (если только она не идентична какой-либо из восточно-атлантических трохостом) и два подвида *Astarte crenata*. Очень мало эндемиков Северо-Западной Атлантики среди арктическо-бореальных форм (примеры их: *Arrhoges occidentalis* и *Sipho stimpsoni*) и нет их среди арктических форм.

При движении с севера на юг различия в фауне шельфа западной и восточной частей Атлантики увеличиваются, это было отмечено еще Ловеном в середине прошлого века. Эндемики Северо-Западной Атлантики играют очень малую роль в бентосе Ньюфаундлендско-Лабрадорского шельфа, их значение возрастает на Большой банке, а на самой мелководной части банки и у берегов Новой Шотландии они уже занимают господствующее положение. В батии это явление выражено весьма слабо. Здесь роль эндемиков Северо-Западной Атлантики на севере и на юге обследованного нами района почти одинакова, только у Новой Шотландии их число несколько возрастает. Причина этого — меньшая разница в температурном режиме на севере и юге района в батии по сравнению с сублиторалью: поверхностные температуры у Среднего Лабрадора и у Новой Шотландии различаются летом на 20°, а на глубине 300 м — лишь на 4°.

Распределение водных масс в Северо-Западной Атлантике до сих пор было изучено довольно слабо. Существовавшие схемы распределения водных масс были недостаточно детальными (Мамаев, 1960; Hachey, 1954). Мы уже опубликовали (Несис, 1962а) некоторые данные о распределении водных масс в придонных слоях воды для верхней батии района (на основании данных о распределении тепловодных кораллов и морских перьев). Дополнив их данными для сублиторали, даем общую картину распределения водных масс в придонных слоях (рис. 8). Разумеется, это может быть только предварительная и приближенная картина.

Мы выделяем следующие типы вод: 1) арктические воды прибрежной и основной струй Лабрадорского течения; 2) глубинные субарктические воды Лабрадорской циркуляции; 3) поверхностные субарктические воды Флеминг-Капской ветви; 4) банковые воды Ньюфаундлендских банок и Новой Шотландии; 5) модифицированные глубинные воды материкового склона; 6) глубинные субарктические воды, смешанные с водами склона; 7) глубинные воды Лаврентийского желоба и пролива Кабота (они отличаются от вод юго-западного склона Большой банки пониженной интенсивностью водообмена в придонных слоях); 8) воды течения Кабота (опресненные и относительно холодные, особенно зимой, прибрежные воды, выходящие из залива Св. Лаврентия); 9) глубинные и придонные воды Северной Атлантики.

На основании приведенных выше данных о составе фауны и зоогеографической принадлежности донных сообществ можно точно установить в какой водной массе развивается тот или иной биоценоз.

В лабрадорских водах находятся оба низкоарктических биоценоза и биоценоз *Echinarachnius parma* — *Strongylocentrotus droebachiensis* — *Ophiura sarsi* Ньюфаундлендского района с характерной для него

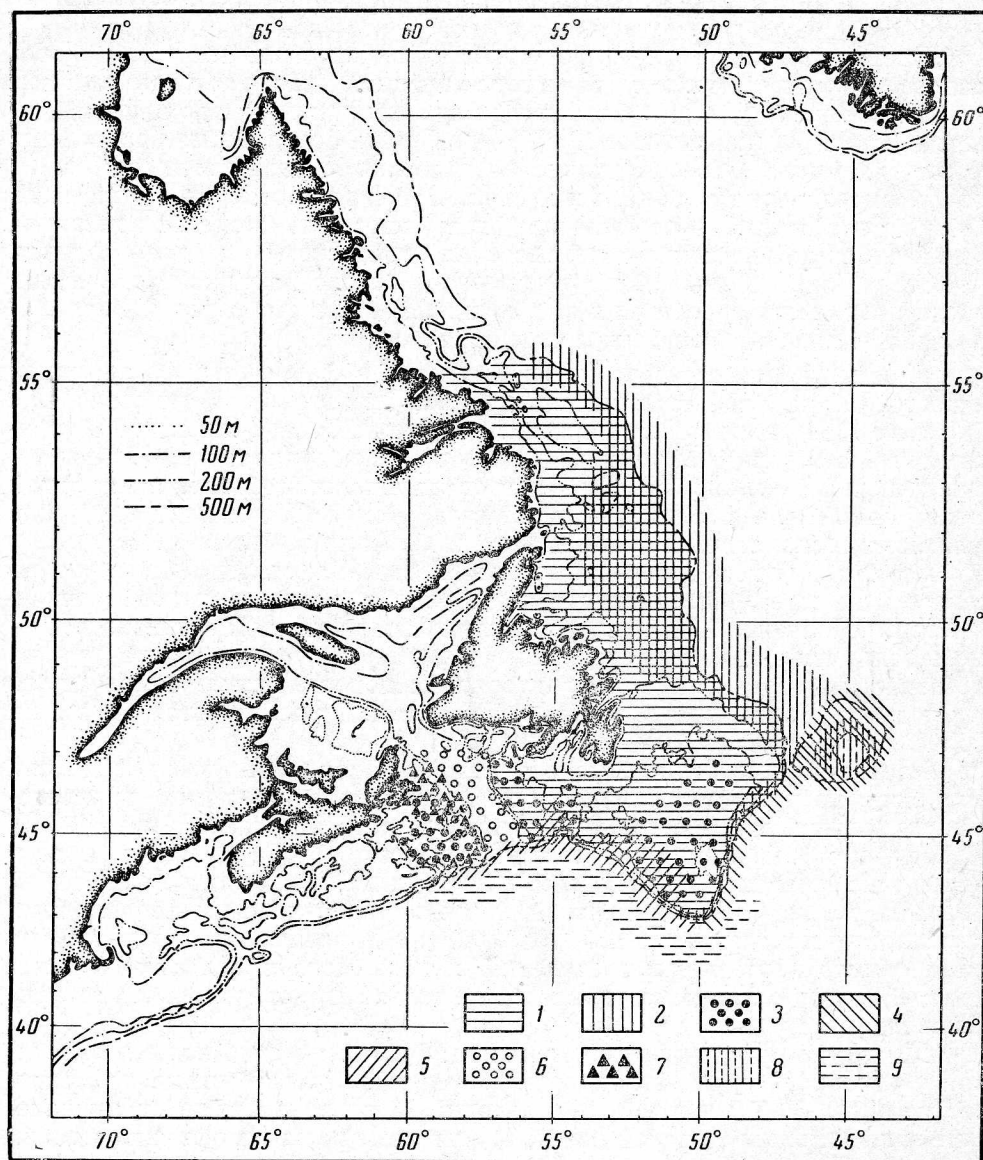


Рис. 8. Предварительная карта распределения типов вод в придонном слое по данным о распределении бентоса:

1 — арктические воды Лабрадорского течения, 2 — глубинные субарктические воды Лабрадорской циркуляции, 3 — банковые воды Ньюфаундлендских банок и Новой Шотландии, 4 — глубинные субарктические воды, смешанные с водами склона, 5 — модифицированные глубинные воды материкового склона, 6 — глубинные воды Лаврентийского желоба и пролива Кабота, 7 — воды течения Кабота, 8 — поверхностные субарктические воды Флэмиш-Капской ветви, 9 — глубинные и придонные воды Северной Атлантики. Пространство, в котором два различных типа штриховки пересекаются, обозначает районы смешения водных масс разного происхождения.

повышенной ролью арктических видов. В районе господства глубинных субарктических вод развивается биоценоз *Brisaster fragilis* — *Onuphis opalina* — *Astarte crenata whiteavesii*. Для района смешения этих водных масс характерны группировки *Brisaster* — *Ctenodiscus crispatus*,

Brisaster — *Ophiura sarsi*, *Spongia* — *Potamilla* — *Bryozoa* и комплекс смещения лабрадорских и субарктических вод восточного склона Большой банки, для которых характерно совместное обитание тепловодных и холодноводных видов при резкой обедненности тепловодного комплекса.

К поверхностным водам Флемиш-капской ветви приурочена группировка *Spongia* — *Strongylocentrotus* — *Ophiopholis aculeata*, в которой нет холодноводных видов, но мало и тепловодных. Нижние горизонты биоценоза *Brisaster* — *Astarte crenata sulcatoides* — *Ophiocten sericeum gracilis* привязаны к глубинным субарктическим водам с примесью вод склона, а верхние — к зоне смещения этих вод с водами Флемиш-капской ветви. Возможно, что воды склона примешиваются к глубинным субарктическим водам и на восточном склоне Большой банки на глубинах свыше 500 м, но данных по этому району у нас недостаточно.

На банку Флемиш-Кап арктические лабрадорские воды не заходят (Несис, 1962 а, б, в). С этим связана резкая разница в бентосе между банкой Флемиш-Кап и ближайшими участками Большой банки. Бентос банки Флемиш-Кап лишен как арктических холодноводных форм, так и более тепловодных низкоарктических-бореальных форм с тихоокеанско-западноатлантическим распространением (они связаны с банковыми и лабрадорскими водами, не заходящими на Флемиш-Кап). Пролив между Флемиш-Кап и Большой банкой — непреодолимая преграда не только для донных животных, он представляет большую трудность даже для расселения рыб: на банке Флемиш-Кап обитает особое стадо морского окуня-клювача (Янулов, 1962), особое стадо трески (Templeman, 1962; Постолакий, 1962), полностью отсутствуют мойва и песчанка, обильные на Большой банке. Воды, омывающие Флемиш-Кап — океанические. С их влиянием связано и обилие глобигерин в донных осадках Флемиш-Капа (глобигериновые осадки отмечаются только в океанических зонах (Современные осадки... 1961).

К банковым водам Ньюфаундлендских банок приурочен биоценоз *Mesodesma arctatum* — *Cucumaria frondosa* — *Mutilus edulis* и, возможно, биоценоз *Cucumaria frondosa* — *Rhodophyta* — здесь нет холодноводных видов, много бореальных верхнесублиторальных форм (Несис, 1962а, б). Биоценоз *Echinarachnius parma* — *Ammodytes americanus* в Ньюфаундлендском районе развивается в зоне смещения банковых и лабрадорских вод, а у Новой Шотландии — в банковых водах.

С модифицированными водами склона связан биоценоз *Brisaster fragilis* — *Spongia*. Эти воды вместе с лабрадорскими накладывают свой отпечаток на биоценоз *Trochostoma turgidum* — *Ctenodiscus crispatus* — *Ophiura sarsi* и заходят на мелководье Большой банки с юго-запада. В районе между «хвостом» Большой банки и Китовой впадиной холодноводных видов очень мало. Воды склона обуславливают своеобразие верхнебатиального комплекса южного склона банок Сейбл-Айленд и Банкеры (Несис, 1962в). Воды течения Кабота оказывают влияние на бентос у о-ва Кейп-Бретон (на глубинах менее 100 м) и, в гораздо меньшей степени, на восточном и южном склонах банки Банкеры (на глубинах 150—200 м).

Схема вертикального распределения вод разных типов по распределению донных животных

Район Лабрадора и Северного Ньюфаундленда

Глубина

до 200—250 м — лабрадорские воды;

от 200—250 до 400—450 м на склоне и до максимальных глубин

на шельфе — зона смешения лабрадорских и субарктических вод;
свыше 400—450 м — глубинные субарктические воды Лабрадорской циркуляции.

Банка Флемиш-Кап

Глубина

до 200 м — поверхностные субарктические воды Флемиш-Капской ветви;
от 200 до 330—340 м — зона смешения этих вод с нижележащей водной массой;
свыше 330—340 м — глубинные воды Лабрадорской циркуляции с примесью вод склона.

Большая Ньюфаундлендская банка

Глубина

до 50—60 м — банковые воды;
от 50—60 до 90—100 м — зона смешения банковых и лабрадорских вод;
от 90—100 до 225—250 м — лабрадорские воды;
от 225—250 до 340—360 м на северо-восточном склоне и до 500 м на восточном склоне — зона смешения лабрадорских и субарктических вод;
свыше 340—360 м (соответственно на восточном склоне свыше 500 м) — глубинные субарктические воды.

На юго-западном (западнее 51—52° з. д.) склоне Большой банки на глубинах от 70—100 до 150—200 м — зона смешения банковых вод с лабрадорскими и с заходящими сюда с юго-запада атлантическими водами, глубже 150—200 м — модифицированные воды склона. Глубинные воды Лаврентийского желоба и пролива Кабота занимают глубины от 250 м до дна желоба (470 м).

Абиссальная фауна встретилась нам на глубине 2150 м, а в пробах с глубин около 1500 м абиссальные формы почти не встречались (проб с глубин 1500—2150 м у нас не было). Поскольку абиссальный комплекс связан с глубинными и придонными водами Северной Атлантики, можно считать, что верхняя граница этой водной массы, совпадающая здесь с нулевой гидродинамической поверхностью, находится в этом районе где-то на глубине около 1800—2000 м, что согласуется с данными Г. Я. Шкудовой (1962), полученными при анализе гидрологических данных методом математического расчета.

С вопросом о водных массах тесно соприкасается вопрос о положении вертикальных фаунистических зон. По данным о распределении биоценозов границы вертикальных зон в изученном нами районе можно провести следующим образом: верхняя сублитораль простирается до глубины 50—60 м, нижняя сублитораль на Лабрадорско-Ньюфаундлендском шельфе — до 200—250 м, на Флемиш-Капе — до 200 м, на северо-восточном и восточном склонах Большой банки — до 225—250 м, на юго-западном склоне Большой банки и у Новой Шотландии — до 150—200 м. Между нижней границей сублиторальной фауны и верхней границей батинальной фауны находится переходный горизонт, ширина которого колеблется от 100—125 до 250—275 м. Верхняя граница настоящей батинальной фауны находится у Лабрадора и Северного Ньюфаундленда на глубине 400—450 м, на Флемиш-Капе — на 330—

340 м, на северо-восточном склоне Большой банки — на 340—360 м, на восточном и, по-видимому, юго-западном склоне Большой банки — на 500 м. Граница батииали и абиссали проходит на глубине около 1800—2000 м. Границы вертикальных фаунистических зон в Ньюфаундлендско-Лабрадорском районе полностью совпадают с границами водных масс — верхнесублиторальная фауна обитает в банковых и прибрежных водах, нижнесублиторальная — в лабладорских, батииальная — в атлантических (субарктических и водах склона), абиссальная — в глубинных и придонных водах. К аналогичному выводу пришла и А. А. Нейман (1961б). Распределение вод разного происхождения связано с рельефом дна, так что рельеф дна косвенно обуславливает положение вертикальных фаунистических зон. Однако положение границ водных масс, а следовательно, и вертикальных зон, не всегда четко совпадает с линиями крупных изменений рельефа дна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Средняя биомасса бентоса Ньюфаундлендско-Лабрадорского района (154 г/м^2) — величина того же порядка, что и биомасса бентоса таких высокопродуктивных морей, как Баренцево, Берингово и Охотское. Мелководье Большой Ньюфаундлендской банки, где биомасса достигает 5 кг/м^2 — один из богатейших районов Мирового океана. Распределение биомассы неравномерно. Средняя биомасса бентоса на глубинах до 300 м в «богатых» районах (Ньюфаундленд и Новая Шотландия) выше, чем в «бедных» районах (Лабрадор и Флемиш-Кап) более чем в 10 раз. Причина этого явления — различия в годовой продукции фитопланктона. Наивысшая биомасса бентоса наблюдается на вершинах банок — это соответствует оптимальным условиям для развития фитопланктона в местных банковых водах. Уменьшение годовой продукции фитопланктона в более арктических районах (Лабрадор) и более океанических районах (Флемиш-Кап) ведет к падению в этих районах величины биомассы бентоса.

В исследованном нами районе обнаружено 20 биоценозов, комплексов и группировок бентоса. Наблюдается закономерная смена биоценозов по вертикали. Так, двигаясь от вершины Большой банки на восток к подножью материкового склона, 6 биоценозов и комплексов последовательно сменяют друг друга. В системе биоценозов довольно четко отражаются и широтные различия: на мелководьях у Лабрадора господствует биоценоз астарты-макомы, а на Большой банке — биоценозы группы эхинорахниуса. Различные грунты обуславливают существование разных группировок в пределах одного и того же биоценоза.

В донных биоценозах Северо-Западной Атлантики преобладают неподвижные сестонофаги жестких грунтов, подвижные сестонофаги рыхлых грунтов и глотальщики. Схема распределения зон преобладания представителей тех или иных пищевых группировок отражает особенности осадконакопления и тесно связана с рельефом дна. Она хорошо совпадает с аналогичными схемами, составленными для северной части Тихого океана А. И. Савиловым, А. А. Нейман и М. Н. Соколовой, и, видимо, говорит о закономерностях глобального масштаба.

Северо-Западная Атлантика находится на границе бореальной и арктической зон. Северо-западная часть Большой банки — район, где арктическая зона далиться всего распространяется на юг, ее самая южная точка находится на 32° южнее, чем самая северная точка бореальной зоны — Айс-фиорд на Шпицбергене. Столь южное положение границы бореальной и арктической зон в Северо-Западной Атлантике — результат охлаждающего влияния Лабрадорского течения.

Особенности гидрологии оказывают огромное влияние на бентос. Каждой водной массе и каждому типу вод соответствует свой биоценоз или комплекс донной фауны. По распределению бентоса четко выделяются четыре основных водных массы Ньюфаундлендско-Лабрадорского района: воды прогреваемых летом мелководий, арктические воды, теплые глубинные воды атлантического происхождения и воды абиссали. Выделяются также отдельные типы вод — разновидности основных водных масс и районы смешения разных типов вод. Всего выделяется 9 типов вод.

ЛИТЕРАТУРА

- Авилов И. К., Елизаров А. А. Район Ньюфаундлендских банок и Лабрадорского побережья. «Морской сборник» № 7, 1962.
- Беляев Г. М. Количественное распределение донной фауны в северо-западной части Берингова моря. Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 34, 1960.
- Броцкая В. А. Материалы по количественному учету донной фауны Стурфиорда (Восточный Шпицберген). Тр. Морск. научн. ин-та. Т. 4. Вып. 3, 1930.
- Броцкая В. А., Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря. Тр. ВНИРО. Т. 4, 1939.
- Виноградова Н. Г. Материалы по количественному учету донной фауны некоторых заливов Охотского и Берингова морей. Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 9, 1954.
- Владимирская Е. В. Распределение и сезонные изменения зоопланктона в районе Ньюфаундленда. Тр. ВНИРО. Т. 46, 1962.
- Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. Тр. АзчерНИРО. Вып. 13, 1949.
- Гордеева К. Т. Материалы по количественному изучению зообентоса западнокамчатского шельфа. Изв. ТИНРО. Т. 26, 1948.
- Гордеева К. Т. Биомасса основных групп бентоса на западнокамчатском шельфе. Там же. Т. 34, 1951.
- Гурьянова Е. Ф. Подводные ландшафты района острова Парамушир. Карта-схема подводных ландшафтов района о-ва Парамушир. Л., 1956.
- Гурьянова Е. Ф., Кобякова З. И. Бентос. Атлас океанографических основ рыбопоисковой карты Южного Сахалина и Южных Курильских островов. Т. 1. Л. Изд-во АН СССР, 1955.
- Дерюгин К. М., Иванов А. В. Предварительный обзор работ по изучению бентоса Берингова и Чукотского морей. Иssl. морей СССР, № 25, 1937.
- Дерюгин К. М., Сомова Н. М. Материалы по количественному учету бентоса залива Петра Великого (Японское море). Иssl. дальневост. морей, № 1, 1941.
- Зацепин В. И. Сообщества фауны донных беспозвоночных Мурманского побережья Баренцева моря и их связь с сообществами Северной Атлантики. Ч. 1. Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва. Т. 12, 1962.
- Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. 2. Изд-во «Сов. наука», 1947.
- Зенкевич Л. А., Филатова З. А. Общая характеристика качественного состава и количественного распределения донной фауны дальневосточных морей СССР и северо-западной части Тихого океана. Тр. Ин-та океанологии. АН СССР. Т. 27, 1958.
- Иванова С. С. Качественная и количественная характеристика бентоса Онежского залива Белого моря. Матер. по комплексн. изуч. Белого моря. Т. 1. Изд-во АН СССР, 1957.
- Идельсон М. С. Материалы по количественному учету донной фауны Шпицбергенской банки. Тр. морск. научн. ин-та. 4, 3, 1930.
- Идельсон М. С. Распределение биомассы в южной части Баренцева моря. Тр. Гос. океанограф. ин-та. 3, 4, 1934.
- Кобякова З. И. О некоторых различиях донной фауны северных и южных островов Курильской гряды. Вестник Ленингр. ун-та. Вып. 15, 1959 а.
- Кобякова З. И. Бентос северной части Татарского пролива и его значение для питания рыб. Изв. ТИНРО. Т. 47, 1959 б.
- Кузнецов А. П. Распределение донной фауны в Кроноцком заливе. Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 36, 1959а.

- Кузнецов А. П. Распределение донной фауны у Северных Курильских островов. Там же, 1959 б.
- Кузнецов А. П. Данные по количественному распределению донной фауны ложа Атлантического океана, ДАН СССР, Т. 130, № 6, 1960.
- Кузнецов А. П. Материалы по зоогеографии прикамчатских вод Тихого океана. ДАН СССР. Т. 137, № 2, 1961.
- Кузнецов А. П. Некоторые закономерности структуры и распределения морских биоценозов на примере биоценозов района Восточной Камчатки и Северных Курильских островов. Вопросы экологии. Т. 4, 1962.
- Кузнецов А. П., Соколова М. Н. О характере питания и распределения *Orphiochelis aculeata* (L.). Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 46, 1961.
- Лейбсон Р. Г. Количественный учет донной фауны Мотовского залива. Тр. ВНИРО. Т. 4, 1930.
- Литвин В. М., Рвачев В. Д. Исследования рельефа дна и грунтов промысловых районов Лабрадора и Ньюфаундленда. Советск. рыбохоз. исследов. в северо-западной части Атлантического океана. Изд-во «Рыбное хозяйство», 1962.
- Лус В. Я., Кузнецов А. П. Материалы по количественному учету донной фауны в Корфо-Карагинском районе (Берингово море). Тр. Ин-та океанологии АН СССР, Т. 46, 1961.
- Макаров В. В. Материалы по количественному учету донной фауны северной части Берингова и южной части Чукотского морей. Иссл. морей СССР, № 25, 1937.
- Мамаев О. И. О водных массах Северной Атлантики и их взаимодействии. Тр. Морск. гидрофизич. ин-та АН СССР. Т. 19, 1960.
- Милославская Н. М. Некоторые материалы о связях бентоса и планктона в прибрежье Восточного Мурмана. Сб. Гидрологич. и биологич. особенности прибрежных вод Мурмана. Мурманск, 1961.
- Мовчан О. А. Количественное развитие фитопланктона в водах Ньюфаундлендской банки, Флеминг-Кап и прилегающей акватории. Советск. рыбохоз. исслед. в сев.-зап. части Атлант. океана. М., 1962.
- Нейман А. А. Количественное распределение бентоса в восточной части Берингова моря. «Зоол. журн.» Т. 39. Вып. 9, 1960.
- Нейман А. А. Некоторые закономерности количественного распределения бентоса в Беринговом море. «Океанология». Т. 1. Вып. 2, 1961 а.
- Нейман А. А. Вертикальное распределение зоогеографических комплексов донной фауны шельфа и верхних горизонтов склона в восточной части Берингова моря. «Океанология». Т. 1. Вып. 6, 1961 б.
- Несис К. Н. Донная фауна как показатель гидрологического режима моря (на примере северо-центрального района Баренцева моря). Научно-технич. бюлл. ПИНРО, № 3 (13), 1960.
- Несис К. Н. Тихоокеанские элементы в бентосе Северо-Западной Атлантики. Советск. рыбохоз. исслед. в сев.-зап. части Атлантического океана. Изд-во «Рыбное хозяйство». М., 1962 а.
- Несис К. Н. Советские исследования бентоса Ньюфаундлендско-Лабрадорского промыслового района. Там же, 1962 б.
- Несис К. Н. Кораллы и морские перья — индикаторы гидрологического режима. «Океанология». Т. 2. Вып. 4, 1962 в.
- Павштик Е. А. Количественный учет бентоса на фации мягких грунтов литорали Гриндинской губы. Работы морск. биол. ст. Карело-Финск. Гос. ун-та. Вып. 1, 1949.
- Пастернак Ф. А. Количественное распределение и фаунистические группировки бентоса Сахалинского залива и прилегающих участков Охотского моря. Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 23, 1957.
- Постолакый А. И. Биология трески районов Ньюфаундленда и Лабрадора. Сб. Советск. рыбохоз. исследов. в сев.-зап. части Атлантического океана. Изд-во «Рыбное хозяйство», 1962.
- Промысловое описание районов Ньюфаундленда и Лабрадора. Составлено В. М. Литвиным и др., под общей редакцией К. Г. Константинова и В. М. Маевского. Мурманское кн. изд-во, 1962.
- Савилов А. И. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря. Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 46, 1961.
- Скалкин В. А. Бентос залива Терпения, его значение в питании и распределении желтоперой камбалы. Изв. ТИНРО. Т. 46, 1960.
- Современные осадки морей и океанов. Тр. совещания 24—27 мая 1960 г. Изд-во АН СССР, 1961.
- Соколова М. Н. О закономерностях распределения глубоководного бентоса. Влияние макрорельефа и распределения взвеси на пищевые группировки донных беспозвоночных. ДАН СССР. Т. 110, 4, 1956.
- Соколова М. Н. Распределение группировок (биоценозов) донной фауны глубоководных впадин северо-западной части Тихого океана. Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 34, 1960.

- Соколова М. Н., Кузнецов А. П. О характере питания и роли трофического фактора в распределении плоского ежа *Echinarachnius parma* Lam. «Зоол. журнал», Т. 39, Вып. 8, 1960.
- Турпаева Е. П. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцева моря. «Зоол. журнал», Т. 27, Вып. 6, 1948.
- Турпаева Е. П. Значение пищевых взаимоотношений в структуре морских донных биоценозов. ДАН СССР. Т. 65, № 1, 1949.
- Турпаева Е. П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных. Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 7, 1953.
- Турпаева Е. П. Типы морских донных биоценозов и зависимость их распределения от абиотических факторов среды. Там же. Т. 11, 1954.
- Турпаева Е. П. Пищевые взаимоотношения между доминирующими видами в морских донных биоценозах. Там же, Т. 20, 1957.
- Филатова З. А. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря. Тр. ПИНРО. Вып. 2, 1938.
- Филатова З. А., Зенкевич Л. А. Количественное распределение донной фауны Карского моря. Тр. Всесоюзного гидробиологич. об-ва. Т. 8, 1957.
- Шкудова Г. Я. Положение нулевой динамической поверхности в северной части Атлантического океана. «Океанология». Т. 2. Вып. 2, 1962.
- Янулов К. П. О группировках окуня-клевача (*Sebastes mentella* Travin) в Лабрадорско-Ньюфаундлендском районе. Сб. Советск. рыбохоз. исслед. в сев.-зап. части Атлантич. океана. Изд-во «Рыбное хозяйство», 1962.
- Яшнов В. А. Планктон тропической области Атлантического океана. Тр. Морск. гидрофизич. ин-та. Т. 25, 1962.
- Bainbridge V., Jones L. T. The distribution of plankton off Newfoundland. ICNAF, Session 1962. Ser. N 976, Doc. N 29, 1962.
- Bertelsen E. Contribution to the animal ecology of the fjords of Kangerdlugsuaq and Angmagssalik in East Greenland, Medd. om Gronland, 108, 3, 1937.
- Blacker R. W. Benthic animals as indicators of hydrographic conditions and climatic change in Svalbard waters. Fish. Investig., 2 ser., 20, 10, 1957.
- Bigelow H. B. Physical oceanography of the Gulf of Maine. Bull. U. S. Bureau Fisheries, 40, 2, 1927.
- Brand T. F. v. Stoffbestand und Ernährung einiger Polychaeten und anderer mariner Würmer. Zeitschr. vergl. Physiol., 5, 4, 1927.
- Brunel P. Liste taxonomique des invertébrés marins des parages de la Gaspésie. Cahiers d'Information, 7, 1961a.
- Brunel P. Eléments d'écologie du benthos marin. Ibid., 6, 1961 b.
- Bousfield E. L. Studies on the shore Crustacea collected in Eastern Nova Scotia and Newfoundland, 1954. Bull. Nat. Mus. Canada, 142, 1956.
- Buchanan J. B. The bottom fauna communities across the continental shelf off Accra, Ghana (Gold Coast). Proc. Zool. Soc. London, 130, 1, 1958.
- Clark R. B. Observations on the food of Nephthys. Linnol. and Oceanogr., 7, 3, 1962.
- Colton Jr. J. B., Temple R. F., Honey K. A. The occurrence of oceanic copepods in the Gulf of Maine—Georges Bank area. Ecology, 43, 1, 1962.
- Coomans H. E. The marine mollusk fauna of the Virginian area as a basis for defining zoogeographical provinces. Beaufortia, 9, 98, 1962.
- Demel K., Mankowski W. Ilosciowe studia nad fauna denna Baltyku poludniowego. Prace Morsk. Inst. Ryback., 6, 1951.
- Dunbar M. J. The amphipod crustacea of Ungava Bay, Canadian Eastern Arctic. J. Fish. Res. Board Canada, 11, 6, 1954.
- Einarsson H. Survey of the benthonic animal communities of Faxa Bay (Iceland). Medd. Comiss. Danmarks Fiskeri — og Havunders., Fiskeri, 11, 1, 1941.
- Ellis D. V. Marine infaunal benthos in Arctic North America. Techn. Pap. Arctic Inst. North Amer., 5, 1960.
- Enequist P. Studies on the soft-bottom amphipods of the Skagerak. Zool. Bidrag, Uppsala, 28, 1949.
- Hachey H. B., Hermann F., Bailey W. B. The waters of the ICNAF Convention area. Internat. Comm. Northwest Atlantic Fisheries, Annual Proc., 4, 1954.
- Hagmeier A. Die Nahrung der Meerestiere, 3—4. Handbuch der Seefischerei Nordeuropas, 1, 5b, 1951.
- Hedgpeth J. W. Marine biogeography. Mem. Geol. Soc. Amer., 67, 1, 1957.
- Heezen B. C., Tharp M., Ewing M., 1959. The floors of the oceans, 1. The North Atlantic. Spec. Pap. Geol. Soc. Amer., 65.
- Hofsten N. V. Die Echinodermen des Eisfjords. Kgl. Svenska Vet.—Akad. Handlingar, 54, 2, 1915.
- Hunt O. D. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., N. S., 13, 3, 1925.

- La Rocque A. Catalogue of the recent mollusca of Canada. Bull. Nat. Mus. Canada, 129, 1953.
- Longhurst A. R. Benthos densities off tropical West Africa. J. du Conseil, 25, 1, 1959.
- Ockelmann W. K. Marine Lamellibranchiata. The Zoology of East Greenland. Medd. om Gronland, 122, 4, 1958.
- Odum H. T., Cantlon J. E., Kornicker L. S. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species—individual distributions; species entropy, ecosystem evolution and the meaning of a species—variety index. Ecology, 41, 2, 1960.
- Packard A. S. Observations on the glacial phenomena of Labrador and Maine, with a view of the recent invertebrate fauna of Labrador. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., 1, 2, 1867.
- Riley G. A. Plankton studies, 4. Georges bank. Bull. Bingham oceanogr. Coll., 7, 4, 1941.
- Sanders H. L., Goudsmit E. M., Mills E. L., Hampson G. E. A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor, Massachusetts. Limnol. and oceanogr., 7, 1, 1962.
- Shelford V. E., Weese A. O., Rice L. A., Rasmussen D. J., MacLean A. Some marine biotic communities of the Pacific coast of North America, 1. Ecol. Monogr., 5, 3, 1935.
- Spärck R. Contributions to the animal ecology of the Franz Joseph Fjord and adjacent waters, 1—2. Medd. om Gronland, 100, 1, 1933.
- Stephenson T. A. and A. Life between tide-marks in North America. 3. Nova Scotia and Prince Edward Island. J. Ecol., 42, 1, 1954.
- Templeman W. Divisions in cod stocks of the Northwest Atlantic. ICNAF, Session 1962, Ser. N 989, Doc. N 47, 1962.
- Thorson G. Investigations on shallow water animal communities in the Franz Joseph Fjord (East Greenland) and adjacent waters. Medd. om Gronland, 100, 2, 1933.
- Thorson G. Contributions to the animal ecology of the Scoresby Sound fjord complex (East Greenland) Ibid., 100, 3, 1934.
- Thorson G. Marine Gastropoda Prosobranchiata. The Zoology of Iceland, IV, 60, 1941.
- Thorson G. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). Mem. Geol. Soc. Amer., 67, 1, 1957.
- Verrill A. E. Results of the explorations made by steamer «Albatross» off the northern coast of the United States in 1883. Rep. U. S. Comm. Fish & Fisheries, 11, (1883), 1885.
- Vibe Chr. Preliminary investigations on shallow water animal communities in the Upernavik — and Thule — districts (Northwest Greenland). Medd. om Gronland, 124, 2, 1939.
- Vibe Chr. The marine mammals and the marine fauna in the Thule district (Northwest Greenland) with observations on ice conditions in 1939—41. Ibid., 150, 6, 1950.
- Whiteaves J. F. Catalogue of the marine invertebrata of eastern Canada. Geol. Survey Canada, Ottawa, 1901.
- Wigley R. L. Benthic fauna of Georges Bank. 26-th North American Wildlife and Natural Resources Conf. Washington, D. C., 1961.
-