

УДК 551.465

ОСОБЕННОСТИ МАКРОБЕНТОСА МЯГКИХ ГРУНТОВ СУБЛИТОРАЛИ ЗАЛИВА НЯЧАНГ (ВЬЕТНАМ, ЮЖНО-КИТАЙСКОЕ МОРЕ)

© 2006 г. А. А. Удалов¹, Т. А. Бритаев², Н. Т. Х. Тхань³¹Институт океанологии им. П.П.Ширшова РАН, Москва²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцева РАН, Москва³Совместный российско-вьетнамский технический и научно-исследовательский тропический центр, Нячанг

Основные характеристики макробентоса илистых грунтов сублиторали (19–24 м) залива Нячанг (южный Вьетнам) были описаны по результатам съемки весны 2002 г. Средняя численность организмов составила 637 экз/м², биомасса – 2.3 г/м². Всего в ходе исследования было найдено 67 видов макробентоса. Основными структурными особенностями макробентоса являются высокое видовое разнообразие, низкая встречаемость видов, высокая выравненность видовой структуры и отсутствие выраженных доминантов. Число найденных видов равномерно возрастает с увеличением суммарной площади взятых проб в диапазоне от 210 до 5000 см² и не выходит на плато. Обсуждаются сходства и различия структуры макробентоса залива Нячанг и ряда других тропических и бореальных сообществ макробентоса мягких грунтов.

Несмотря на широко распространенное мнение о существовании широтных различий в структуре морских донных сообществ [26, 38], существует и противоположная точка зрения. Г. Торсон [43], в частности, показал, что, хотя эпифауна богаче в тропиках, биоразнообразие инфауны в различных климатических зонах сходно. Подобный вывод делается еще в нескольких работах [27, 50]. При этом большинство теорий и обобщений, касающихся структуры и функционирования бентосных сообществ, делаются на основе изучения сообществ умеренных широт и субтропиков Европы и Северной Америки. Исследования в других регионах, в том числе тропических и экваториальных, носят спорадический характер (исключение – коралловые рифы и мангры [9]).

Большое количество работ, посвященных бентосу мягких грунтов тропической зоны, относится к побережью Индии и прилегающим островам [10, 21, 32, 33]. Однако, в этих работах делается упор исключительно на количественные характеристики, такие как плотность и биомасса разных групп бентоса, а информация о каких-либо видовых или структурных характеристиках сообществ отсутствует. Достаточно полные описания бентоса с видовыми списками и анализом основных показателей (разнообразие, выделение и описание сообществ, распределение, динамика) известны из Коста-Рики [31, 46, 47], побережья Кении (залив Гази) [40], Северо-Востока Австралии [17, 18] и Таити [23, 24]. Для побережья Юго-Восточной Азии можно отметить описание нескольких сообществ илистой литорали континентальной части Малайзии [13] и о. Пхукет, Таиланд [34], сублито-

рали Гонконга [42], а также шести станций от литорали до глубины 30 м на острове Ява [50].

Систематические исследования фауны Вьетнама начались с открытием морской биологической станции в Кауде (залив Нячанг) в 1924 г. и, позднее, Океанографического института Индокитая. В 1937 г. Сереном [41] был опубликован первый, хотя и далеко не полный, список видов морских беспозвоночных Индокитая. Более полные списки видов и замечания по фауне были сделаны Давыдовым [15]. В 50–60 г. регион (особенно северная часть – о. Хайнань и Тонкинский залив) активно изучался советскими, китайскими и вьетнамскими исследователями с фаунистической и биогеографической точки зрения [3–5]. Тем не менее, данные о структуре сообществ бентоса побережья Вьетнама начали появляться только в последнее время [2, 6, 44]. С целью закрыть этот пробел в 2002 г. была начата совместная вьетнамско-российская программа по исследованию пространственного распределения и мониторингу бентосных сообществ залива Нячанг. К настоящему моменту проведено четыре съемки пространственного распределения бентоса в сублиторали залива Нячанг на глубинах до 40 метров.

Основной целью данной публикации является описание первичных характеристик структуры макробентоса мягких грунтов сублиторали залива Нячанг по данным первой пилотной съемки весны 2002 года и анализ полученных данных в свете существующих гипотез широтного градиента разнообразия сообществ мягких грунтов.

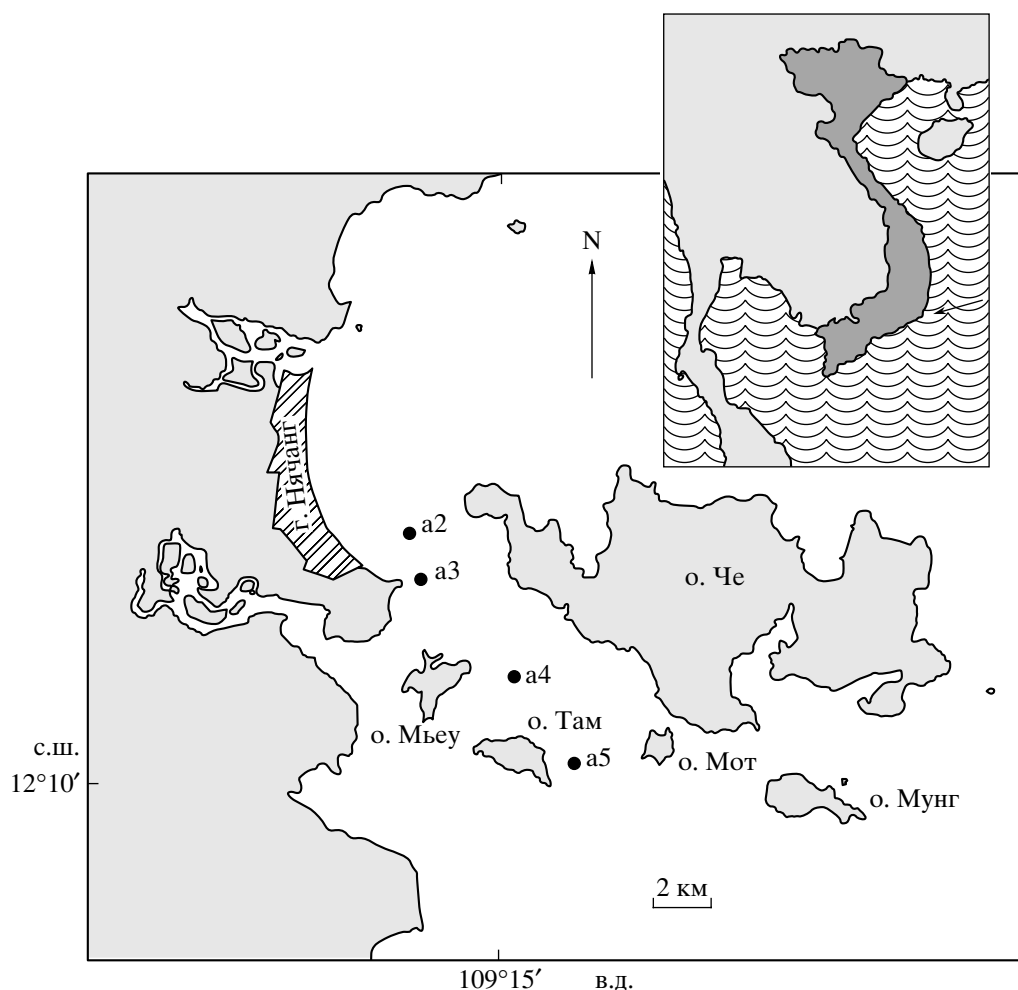


Рис. 1. Карта района исследования. а2–а5 – станции отбора проб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование было проведено весной 2002 г. (апрель–май). Было выполнено четыре станции в верхней сублиторали вдоль разреза, направленного на юго-восток от устья реки Кай между островов Че, Мьеу и Там (рис. 1). Все станции расположены на илистых грунтах в диапазоне глубин от 19 до 24 м, в зоне выноса реки Кай. В связи с этим на всех станциях очень высока доля мелкой илистой фракции (<10 мкм), которая составляет от 75 до 95% в грунте. Данные о координатах и абиотических параметрах приведены в таблице.

Отбор проб макробентоса проводили с борта судна легким пружинным дночерпателем с площадью захвата 0.021 м^2 . На каждой станции отбирали 5–6 дночерпательных проб. Грунт отмучивали на сито с ячейей 0.5 мм . Все организмы фиксировали 4% формалином, затем в лаборатории животных разбирали по таксонам, взвешивали, промывали пресной водой и переводили в 70% спирт для последующего определения. Таким образом, биомасса дана в единицах сырого веса, при

этом моллюсков взвешивали вместе с раковиной, поскольку весь материал требовался неповрежденным для дальнейшей таксономической работы.

Поскольку тропическая бентосная фауна в целом в настоящее время слабо изучена, мы столкнулись с проблемой, общей для большинства экологических работ в этом регионе [18, 50]. Все группы были определены до рода, виды выделялись условно, за исключением массовых видов моллюсков и полихет. В связи с этим в работе не приводятся видовые списки. В настоящее время проводится таксономическая работа с отдельными группами.

Для оценки разнообразия были рассчитаны индексы видового богатства Маргалефа, разнообразия Шеннона и выравнинности ($H/H_{\max}$) с использованием показателей численности особей. При построении зависимости числа видов от числа проб для всего исследованного диапазона (от 210 до 5000 см^2) для исключения влияния порядка суммирования проб были рассчитаны средние зна-

Характеристики станций

Станция	Координаты станций	Глубина, м	Характеристики грунта		
			средний диаметр частиц, мкм	процент илистой фракции (<50 мкм)	содержание органического вещества, %
a2	12° 13' 30.4" N 109° 13' 29.6" E	24	42.4	75	0.84
a3	12° 12' 40.2" N 109° 13' 41.1" E	20.1	5.9	97	1.53
a4	12° 11' 25.4" N 109° 15' 05.7" E	19.6	10	95	1.06
a5	12° 10' 24" N 109° 15' 42" E	21.8	7.7	95	0.93

чения числа найденных видов и стандартные отклонения для 30 случайных комбинаций проб [1].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Обилие макробентоса. Численность и биомасса организмов макробентоса на илистых станциях сублиторали залива Нячанг весной 2002 года была крайне низкой. Плотность варьировала от 343 (ст. a2) до 856 (ст. a5) экз/м² (среднее значение 637 экз/м²), биомасса – от 1.8 до 2.9 г/м² (среднее 2.3 г/м²). Достоверных различий между станциями по этим показателям выявлено не было. Отчасти это связано с крайне высокой микропространственной неоднородностью распределения макробентоса. Различия между дночерпателями в пределах каждой станции были существенно выше, чем различия между станциями. Так, коэффициент вариации биомассы (CV) между станциями составлял 25%, тогда как CV между пробами на одной станции менялся от 39 до 72%. Сходная картина наблюдалась для плотности особей.

По численности на всех станциях доминируют полихеты (от 30 до 43%, среднее 38%). За ними следуют двусторчатые моллюски, ракообразные и сипункулиды. При этом на всех станциях различается не только вклад, но и последовательность доминирования этих групп (рис. 2а). Сходная ситуация наблюдается при рассмотрении биомассы (рис. 2б). Здесь также основной вклад вносят полихеты, ракообразные и двусторчатые моллюски.

Видовое богатство и разнообразие. Всего во время съемки весной 2002 г. было найдено 67 видов макробентоса. Из них 36 видов (54%) найдены на одной из станций, 19 видов (28%) оказались общими для 2 станций, 6 видов – для 3 станций и только 6 видов были встречены на всех 4 станциях. При этом, почти половина всех видов (31 вид) была встречена в одном экземпляре и только 5 видов – в количествах более 15 экземпляров (рис. 3). Таким образом, встречаемость подавляющего большин-

ства видов крайне низка. Это позволяет предполагать, что по мере дальнейших исследований число видов может существенно возрасти.

Об этом же говорит и зависимость числа найденных видов от числа взятых проб (размера выборки). Во всем исследованном диапазоне (верхняя граница соответствует 23 дночерпательным пробам с общей площадью поверхности 5000 см²) данная зависимость носит степенной характер с коэффициентом 0.59 и точностью аппроксима-

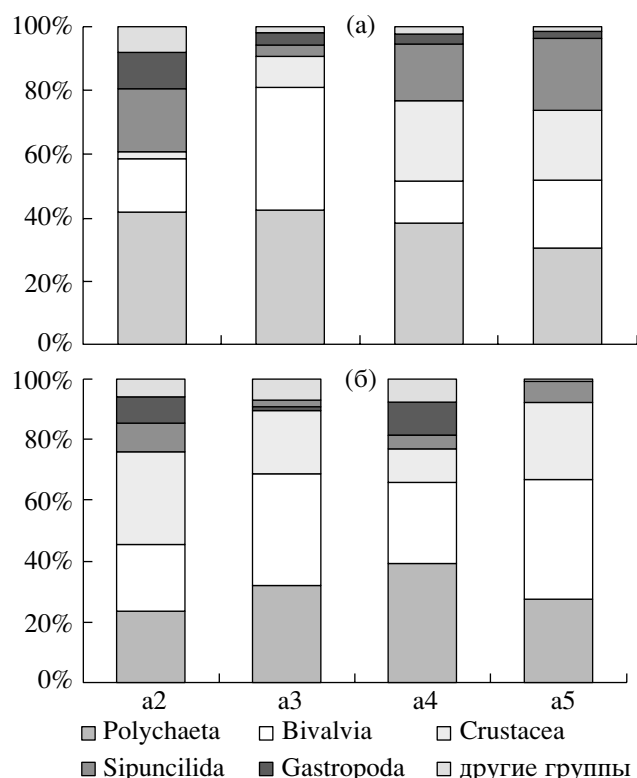


Рис. 2. Доля основных таксономических групп макробентоса в общей численности (а) и биомассе (б) по станциям.

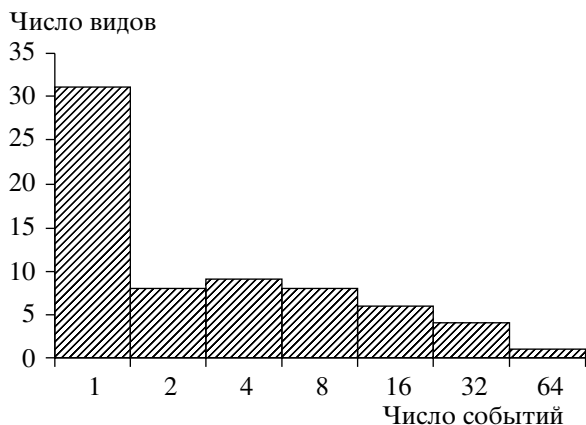


Рис. 3. Частота встречаемости видов на всех станциях в 23 дночерпательных пробах.

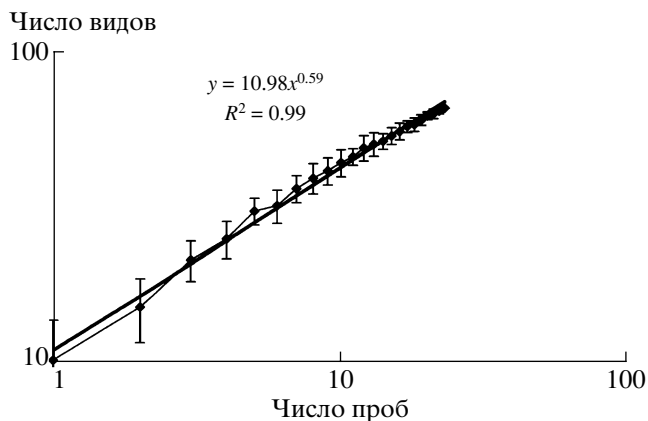


Рис. 4. Зависимость числа найденных видов от размера выборки (числа проб).

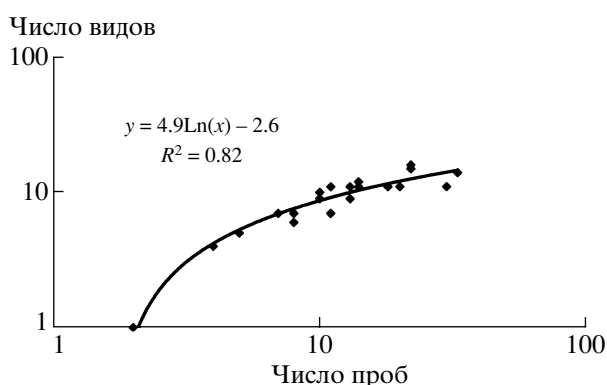


Рис. 5. Зависимость числа видов от числа особей в пробе (дночерпатель) для сублиторали залива Нячанг.

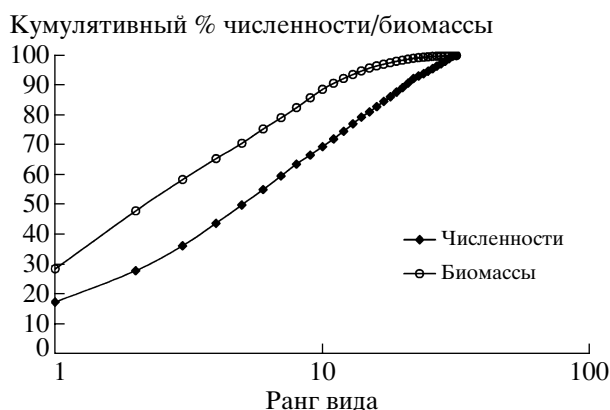


Рис. 6. Кривые накопленной численности и биомассы (ABC-метод) для макробентоса залива Нячанг.

ции 0.99 и не выходит на плато (рис. 4), что говорит о неполноте описания видового состава.

По числу видов доминируют полихеты (25 видов), за ними следуют моллюски (17 видов, из них 10 двусторчатых), ракообразные (14 видов) и сипункулиды (5 видов).

Среднее число найденных видов на станции составляет 30.5. Среднее число видов в пробе (дночерпатель) равно 9.43. При этом число видов в пробе отчетливо и достоверно связано с числом особей (рис. 5). Видовое богатство, оцененное индексом Маргалефа, оказалось несколько ниже на ст. а2, нежели на остальных станциях (4.06 против 4.55–4.76). Видовое разнообразие (индекс Шеннона) также не показывает различий между станциями и находится на уровне 4.06–4.44 (по численности). Выравненность видовой структуры ($H/H_{\max}$) слабо различается между станциями и оказывается крайне высока (среднее 0.88), что говорит о практически равном вкладе всех видов в числен-

ность и биомассу сообщества, а также об отсутствии выраженного доминирования.

Характер доминирования как численности, так и биомассы на всех станциях сходен. Сравнение кривых накопленной численности и биомассы ABC-методом [49] показывает наличие относительно устойчивого сообщества, поскольку кривая накопленной биомассы лежит существенно выше кривой накопленной численности, т.е. на всех станциях доминируют преимущественно относительно крупные формы (рис. 6).

Высокое разнообразие и отсутствие доминирующей группы видов, обычно характеризующей сообщество, приводит к тому, что среднее сходство станций очень низко (индекс Пианки, 0.151 ± 0.135) и группы сходных станций не выявляются. Фактически, на каждой станции оказывается случайный набор из всего пула видов, населяющих этот район. Различия между дночерпателями, взятыми на одной станции, оказываются не меньше, чем различия между станциями.

ОБСУЖДЕНИЕ

Среди экологических особенностей, отличающих тропические макробентосные сообщества, главными считаются высокое видовое разнообразие [9, 25, 30] и низкая плотность организмов [17, 34, 50]. Однако реально оценить эти параметры оказывается довольно сложно в первую очередь из-за различий в подходах к проблеме (главным образом связанных с масштабом, на котором оценивается разнообразие), а также методов учета организмов.

Плотность макробентоса илистой сублиторали залива Нячанг достаточно низка и составляет 343–856 экз/м² (среднее 637 экз/м²). Близкие значения зафиксированы в Юго-Восточной Азии для литорали и сублиторали острова Ява (330–739 экз/м² [50]), илистых грунтов литорали Северо-Восточной Австралии (621 экз/м² – [18]; 158 экз/м² – [17]), Малайзии и Таиланда (52 – 494 экз/м² – [13; 22; 39]). Плотность макробентоса на песчаных грунтах выше, чем на илах (3785 экз/м² – Северо-Восточная Австралия [18]; 5614 экз/м² – Сингапур [48]), в отличие от умеренных широт, где часто наблюдается обратная картина [11].

Интересно, что гипотеза “обилие макробентоса в тропиках ниже, чем в умеренных широтах” часто иллюстрируется данными именно из этого региона (Индо-востопацифика [3–5]). Так, Варвик и Рушвахиуни [50] показали, что обилие макробентоса на Яванской трансекте ниже такового у побережья Англии; Райзе [34] использовал как маркерные для тропиков 3 точки из Малайзии, Таиланда и СВ Австралии также с низкой плотностью. В то же время плотности макробентоса, зафиксированные в тропической Америке и Африке оказываются намного выше. Численность макробентоса на литорали залива Гази, Кения (265–6 025 экз/м², среднее 1 933 экз/м² [40]) вполне сопоставима с реперными точками Варвика и Рушвахиуни [50] с побережья Англии, несмотря на используемое в первом случае более крупное сито (1–2 мм против 0.5 мм), а плотность макробентоса литорали Коста-Рики (3787–41 086 экз/м², среднее 13827 экз/м² [46]) существенно выше. Таким образом, для решения вопроса о существовании широтных или региональных закономерностей в распределении плотности макробентоса необходимо гораздо большее количество данных, собранных однородными методами, нежели мы имеем сейчас.

Одним из важных аспектов структуры тропических бентосных сообществ является высокая доля мезобентоса при низкой плотности макробентоса [9, 17, 18]. Подобная ситуация наблюдается и в заливе Нячанг. Так, по нашим неопубликованным данным, в ходе съемки 2004 года при совместном учете мезо- и макробентоса средняя плотность особей составила 3325 экз/м², а максимальная достигала 13 950 экз/м². При этом доля

собственно макробентоса не превышала 20% численности. Сходная картина отмечена для литоральных пляжей северо-восточной Австралии – плотность мезобентоса составляет здесь 15 840 экз/м² против плотности макробентоса 158 экз/м² [17, 18]. Естественно поэтому, что диаметр ячеек сита, использующийся при экстракции организмов (в разных работах он меняется от 250 мкм до 2 мм), оказывает особенно важное значение на оценки плотности тропического бентоса. Более того, поскольку в рассмотрение могут включаться либо не включаться мелкие организмы мезобентоса, оценки разнообразия, видового богатства и пропорций основных таксономических групп также во многом зависят от размера сита.

Отсутствие разработанной концепции мезобентоса вносит дополнительную путаницу в описание структуры тропических сообществ. В настоящее время для учета мезобентоса принято нижнее сито диаметром 0.25 мм, а верхняя граница мезобентоса совпадает с нижней границей макробентоса (организмы, остающиеся на сите диаметром 0.5 мм [17] или 1 мм [35]), либо условно определяется исследователем (1 мкг сырого веса – [7]). Более того, поскольку большую часть мезобентоса составляют личинки и молодь, их рост приводит к тому, что они довольно быстро начинают улавливаться более крупным ситом (0.5 мм) и попадают в категорию, которую другие исследователи рассматривают как макробентос. Высокая численность мезобентоса приводит к сильно различающимся (на несколько порядков) оценкам плотности макробентоса в зависимости от используемого сита (0.5, 1 или 2 мм).

Еще одно, вероятно, главное, упоминаемое подавляющим большинством авторов отличие тропического макробентоса от его аналогов из других широтных зон – существенно более высокое разнообразие [14, 26, 36–38]. При этом обычно оценивается один из компонентов разнообразия – а именно видовое богатство бентоса или его отдельных таксономических групп – с помощью ряда статистических приемов [1, 26], основываясь на общем количестве видов, зафиксированных в ходе того или иного исследования. Однако к подобным оценкам следует подходить с сугубой осторожностью, поскольку каждое такое значение объединяет информацию о различном числе сообществ, которые были исследованы с разной степенью тщательности (различная суммарная площадь взятых проб и плотность особей) и не позволяют сказать, с чем связано видовое богатство – с разнообразием сообществ или с разнообразием внутри сообществ.

Рассмотрение уровней разнообразия в соответствии с иерархической моделью [26, 53] помогает несколько упорядочить полученные данные. Так, видовое богатство в пробе (точечное, point or

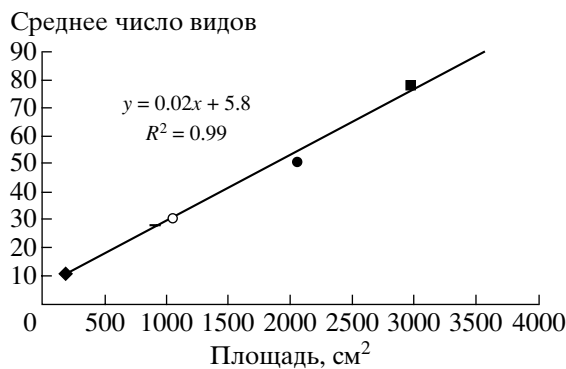


Рис. 7. Изменение числа видов в зависимости от суммарной площади проб для тропических макробентосных сообществ мягких грунтов: илистая литораль и мангры мыса Северо-Западный, СЗ Австралия [51], илистая литораль эстуария Хаутон, СВ Австралия [18], илистая сублитораль зал. Нячанг (данная работа), литораль о. Пхукет, Таиланд [34], илистая литораль зал. Никоя, Коста-Рика [46] (в порядке увеличения площади исследования).

sample diversity) для тропического бентоса мягких грунтов оказывается в среднем ниже, чем для сообществ умеренных широт. Для нескольких работ, в которых приведены подобные сведения, а также по нашим данным, число видов в пробе варьирует для тропиков в диапазоне 5–9 видов/100–200 см² [17, 18, 34]; для умеренных широт в диапазоне 9–30 видов при размере пробы – 80–300 см² [8, 29, 34]. Вероятно, это связано с тем, что на этом уровне видовое богатство зависит главным образом от размера выборки (плотности особей и размера пробы) (рис. 5).

При увеличении площади рассмотрения (увеличении числа проб) поведение кривых “виды-площадь” для нескольких изученных в этом отношении тропических макробентосных инфаунных сообществ показывает постоянное и равномерное увеличение числа видов с увеличением числа проб. Число видов не выходит на плато при площадях менее 2050 см² на литорали о. Пхукет, Таиланд [34], 5000 см² в заливе Нячанг (рис. 4) и даже 15 000 см² (СВ Австралия, [17]), тогда как для умеренных и арктических широт площадь около 500–900 см² достаточна для относительно полного описания видового состава. Это показано для литорали Северного моря близ Кёнигсхафена, побережья Чили [34] и сублиторали Кёнгсфьорда, Шпицберген [29]. Отсюда следует, что все полученные данные о видовом богатстве тропического бентоса являются отражением не столько реального разнообразия сообщества (локальное или α -разнообразие), сколько интенсивности его исследования. Иллюстрацией может служить рис. 7, на котором приведено изменение числа видов в зависимости от суммарной площади взятых проб для ряда тропических бентосных сообществ или-

стых грунтов. Видно, что в диапазоне до 3000 см² происходит линейное увеличение числа видов с увеличением площади, причем точность аппроксимации крайне высокая ($R^2 = 0.99$), хотя, поскольку все данные взяты из разных работ, следовало бы ожидать существенно большего разброса. Некоторое представление о том, какое число проб может показать реальное видовое богатство тропических сообществ, можно получить из работы Ж. Варгаса [46], описавшего видовой состав бентоса на гомогенном участке литорали площадью 500 м². Увеличение числа проб от 168 до 700 (соответственно площади от 3000 до 12 400 см²) дало увеличение числа видов всего на 15% (с 78 до 92), что позволяет считать описание видового состава на этой площадке практически полным. Исходя из вышесказанного, можно заключить, что в тропиках обычно наблюдается низкое точечное разнообразие, но намного выше альфа- (и, следовательно региональное γ - и ϵ -) разнообразие по сравнению с умеренными и арктическими широтами.

При рассмотрении структуры сообществ макробентоса залива Нячанг обращает на себя внимание низкая встречаемость видов. Из 67 видов, встреченных в заливе Нячанг, 39 видов (58%) встречены в одном или двух экземплярах. Сходная ситуация описана для шести островов Большого Барьерного Рифа [25], а также для двух литоральных пляжей Северо-Восточной Австралии [17]. В этих работах от 47 до 57% видов встречены менее чем в 2 экземплярах. Другой аспект разнообразия, характерный для макробентоса залива – крайне высокие значения выравнинности видовой структуры и отсутствие доминирующих видов.

При этом возникает вопрос о наличии границ тропических бентосных сообществ. Для сообществ умеренной или арктической зоны обычно достаточно легко удастся выделить повторяющиеся от станции к станции группы из нескольких доминирующих видов [1, 29, 34, 35], а также общий набор субдоминантов и сопутствующих видов, которые вместе и определяют облик сообщества. Более того, основываясь на поведении кривых “число видов – площадь”, обычно можно выделить пространственные масштабы существования локальных сообществ, в пределах которых видовой состав достаточно однороден. В данном же случае, во-первых, мы не можем выделить общий для нескольких станций набор доминантов, а, во-вторых, скорость приращения единично встреченных видов настолько высока, что насыщение кривой “виды-пробы” не наступает и вероятность встретить уже встреченный вид оказывается ниже вероятности нахождения нового вида. Таким образом, остается неясным, есть ли здесь сообщества в классическом понимании, или же локальные сообщества здесь отсутствуют.

Еще один момент, касающийся видового богатства, это соотношение числа видов основных таксономических групп – полихет, моллюсков и ракообразных. К. Райзе [34] выдвинул предположение о меньшем числе видов полихет и большей роли моллюсков и ракообразных в сообществах тропического макробентоса мягких грунтов по сравнению с их аналогами из умеренных широт. Для умеренных широт он приводит отношение числа видов моллюсков и ракообразных к полихетам – $(M + C)/P$ – равное 1–1.3, тогда как для тропиков это соотношение возрастает до 3.45–8.22 [34]. Вероятно, столь высокие значения, на которые ссылается автор, связаны с используемыми методами – во всех этих работах [30, 39, 51] использовался либо ручной сбор организмов, при котором моллюски имеют существенное преимущество, либо (или в дополнение) крупное сито 1–2 мм, явно недоучитывающее мелких полихет. При принятых на данный момент методиках (сито 0.5 мм) отношение $(M + C)/P$ для тропического макробентоса ниже и сходно с полученным в данной работе (1.24 для залива Нячанг). Соотношения, равные 0.73–1.89 рассчитаны для литорали Северо-Восточной Австралии [17, 18]; 1.2 для Пунта-Моралес, Коста-Рика [47]; 1.44 для литорали о. Пхукет, Таиланд [34]. Эти значения оказываются несколько выше таковых для сообществ умеренных и арктических широт: 0.97 для сублиторали Девона, Англия [28], 0.52–1.06 для о. Силт, Северное море [11, 34], 0.24–0.82 для Шпицбергена [29, 52], которые, в свою очередь, ниже приводимых Райзе [34]. На основании этих данных, взятых из разных типов сообществ, можно предположить, что некоторые широтные тенденции действительно имеют место – обычно в тропических сообществах видовое богатство моллюсков и ракообразных оказывается выше, тогда как в сообществах более высоких широт главенствующее место занимают полихеты. Однако интересно, что эта особенность, по-видимому, касается только Северного полушария. Для сообществ макробентоса побережья Тасмании и залива Виктория (38–44°S) отношение $(M + C)/P$ составляет 2.44–1.73, что выше большинства тропических данных [19, 20]. Очень высокая доля моллюсков и ракообразных по сравнению с полихетами ($(M + C)/P = 3.39$) указывается также для Антарктической фауны в целом [16] и, хотя масштаб рассмотрения оказывается другой и не сопоставимый с приводимыми выше данными, этот факт позволяет предположить более сложную широтную зависимость для соотношения таксономических групп в сообществах макробентоса мягких грунтов, связанную уже не с экологическими, а с историческими аспектами формирования разнообразия той или иной группы [12, 36, 37, 45].

Авторы благодарны В.К. Нездолию и Н.В. Дону за поддержку в проведении исследований;

О.В. Савинкину, И.Н. Марину, А.В. Ржавскому, А.В. Чесунову, А.Э. Жадан, Н.З. Тоану, Ч.В. Бангу, Н.А. Червяковой, Т.Н. Антохиной, В.В. Муриной за помощь при сборе проб и определение организмов, А.И. Азовскому и В.О. Мокиевскому за ценные советы и обсуждение работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03-04-48018, 04-05-64734, 04-05-64176).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азовский А.И. Пространственно-временные масштабы организации морских донных сообществ // Автореф. дисс. докт. биол. наук, М., 2003. 52 с.
2. Бритаев Т.А., Сбикин Ю.Н., Чыонг Ши Ки, Чан Вьет Нган. Бентос эстуария р. Бэ // Рыбы прибрежья Вьетнама/Ред. Павлов Д.С., Сбикин Ю.Н. М.: Наука, 1991. С. 77–88.
3. Гурьянова Е.Ф. Морская зоологическая экспедиция на остров Хайнань // Вестн. АН СССР. 1959. № 3. С. 89–92.
4. Гурьянова Е.Ф. Вьетнамская научно-поисковая экспедиция // Вестн. АН СССР. 1962. № 2. С. 95–96.
5. Гурьянова Е.Ф. Фауна Тонкинского залива и условия ее обитания // Фауна Тонкинского залива и условия ее существования. Исследования фауны морей. 1972. Т. X (XVIII). С. 22–146.
6. Лукин В.И., Фадеев В.И., Ростомов С.А., Нгуен Ван Чунг. Сообщества макробентоса мягких грунтов лагуны Няфу // Биология прибрежных вод Вьетнама. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 87–110.
7. Удалов А.А., Бурковский И.В. Роль мезобентоса в размерной структуре литоральной экосистемы // Океанология. 2002. Т. 42. № 4. С. 527–536.
8. Удалов А.А., Бурковский И.В., Мокиевский В.О. и др. Изменение основных характеристик микро-, мейо- и макробентоса по градиенту солености в эстуарии Белого моря // Океанология. 2004. Т. 44. № 4. С. 549–560.
9. Alongi D.M. Ecology of tropical soft-bottom benthos: a review with emphasis on emerging concepts // Rev. Biol. Tropical. 1989. V. 37. P. 85–100.
10. Ansari Z. A. Benthic macro and meiofauna of seagrass (*Thalassia hemprichii*) bed at Minicoy, Lakshadweep // Indian J. Mar. Sci. 1984. V. 13. P. 126–127.
11. Armonies W., Hellwig-Armonies M. Synoptic patterns of meiofaunal and macrofaunal abundances and specific composition in littoral sediments // Helgolander Meeresunters. 1987. V. 41. P. 83–111.
12. Arntz W.E., Gili J.-M. A case for tolerance in marine ecology: let us not put out the baby with the bathwater // Scientia Marina. 2001. V. 65. P. 283–299.
13. Broom M.J. Structure and seasonality in a Malaysian mudflat community // Est. Coast. Shelf Sci. 1982. V. 15. P. 135–150.
14. Coleman N., Gason A.S.H., Poore G.S.B. High species richness in the shallow marine waters of south-east Australia // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1997. V. 154. P. 17–26.

15. Dawydoff C. Contribution a l'etude des invertebres de la faune marine benthiques de l'Indochine // Bull. Biol. France et Belgique. 1952. V. 37. P. 1–158.
16. De Broyer C., Hecq J.H., Vanhove S. Life under the ice: biodiversity of the Southern Ocean // The Belgica Expedition Centennial: perspectives on Antarctic science and history: Proceedings of the Belgica Centennial Symposium, 14–16 May 1998/Eds. Decler H., De Broyer C. VUB Brussels University Press: Brussels. 2001. P. 271–286.
17. Dittmann S. Benthos structure on tropical tidal flats of Australia // Helgolander Meeresunters. 1995. V. 49. P. 539–551.
18. Dittmann S. Zonation of benthic communities in a tropical tidal flat of north-east Australia // J. Sea Res. 2000. V. 43. P. 33–51.
19. Edgar G.J., Barrett N.S. Benthic macrofauna in Tasmanian estuaries: scales of distribution and relationships with environmental variables // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2002. V. 270. P. 1–24.
20. Edgar G.J., Watson G., Hammond L.S., Shaw C. Comparisons of species richness, size-structure and production of benthos in vegetated and unvegetated habitats in Western Port, Victoria // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1994. V. 176. P. 201–226.
21. Fernando S.A., Khan S.A., Kasinathan R. Observations on the distribution of benthic fauna in Vellar Estuary, Porto Novo // Mahasagar. 1983. V. 16. P. 341–348.
22. Frith D.W., Tantanasiwong R., Bhatia O. Zonation of macrofauna on a mangrove shore, Phuket Island // Phuket Mar. Biol. Cent. Res. Bull. 1976. V. 10. P. 1–37.
23. Frouin P. Effects of anthropogenic disturbances of tropical soft-bottom benthic communities // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2000. V. 194. P. 39–53.
24. Frouin P., Hutchings P. Macrobenthic communities in a tropical lagoon (Tahiti, French Polynesia, central Pacific) // Coral Reefs 2001. V. 19. P. 277–285.
25. Gibbs P.E. Macrofauna of the intertidal sand flats on low wooded islands, northern Great Barrier Reef // Phil. Trans. Royal Soc. London, Ser. B. 1978. V. 284. P. 81–97.
26. Gray J.S. Marine diversity: the paradigms in patterns of species richness examined // Sci. Mar. 2001. V. 65. P. 41–56.
27. Kendall M. A., Aschan M. Latitudinal gradients in the structure of macrobenthic communities: a comparison of Arctic, temperate and tropical sites // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1993. V. 172. P. 157–169.
28. Kendall M.A., Widdicombe S. Small scale patterns in the structure of macrofaunal assemblages of shallow soft sediments // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1999. V. 237. P. 127–140.
29. Laudien J., Herrmann M., Arntz W.E. Soft bottom community structure and diversity in Kongsfjorden (Svalbard) // Berichte zur Polar- und Meeresforschung. 2004. V. 492. P. 91–102.
30. Macnae W., Kalk M. The fauna and flora of sand flats at Inhaca Island, Mocambique // J. Animal Ecol. 1962. V. 31. P. 93–128.
31. Maurer D., Vargas J.A. Diversity of soft-bottom benthos in a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica // Mar. Biol. 1984. V. 81. P. 97–106.
32. Parulecar A.H., Nair S.A., Harkantra S.N., Ansari Z.A. Some quantitative studies on the benthos off Bombay // Mahasagar. 1976. V. 9. P. 51–56.
33. Prabhu H.V., Narayana A.C., Katti R.J. Macrobenthic fauna in nearshore sediments off Gangolli, west coast of India // Indian J. Mar. Sci. 1993. V. 22. P. 168–171.
34. Reise K. Macrofauna in mud and sand of tropical and temperate tidal flats // Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons/Eds. Elliott M., Ducrotoy J.-P., Fredensborg: Olsen and Olsen, 1991. P. 211–216.
35. Reise K., Herre E., Sturm M. Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Konigshafen in the northern Wadden Sea // Helgolander Meeresunters. 1994. V. 48. P. 201–215.
36. Roy K., Jablonski D., Valentine J.W. Higher taxa in biodiversity studies: patterns from eastern Pacific marine molluscs // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1996. V. 351. P. 1605–1613.
37. Roy K., Jablonski D., Valentine J.W., Rosenberg G. Marine latitudinal diversity gradients: tests of causal hypotheses // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1998. V. 95. P. 3699–3702.
38. Sanders H.L. Marine benthic diversity: a comparative study // Amer. Nat. 1968. V. 102. P. 243–282.
39. Sasekumar A. Distribution of macrofauna on a Malayan mangrove shore // J. Animal Ecol. 1974. V. 43. P. 51–69.
40. Schrijvers J., van Gansbeke D., Vincx M. Macrobenthic infauna of mangroves and surrounding beaches at Gazi Bay, Kenya // Hydrobiologia. 1995. V. 306. P. 53–66.
41. Serene R. Inventaires des invertebres marine de l'Indochine (1-er list). Inst. Oceanogr. de l'Indochine. Saigon, 1937. 83 p.
42. Shin P.K.S., Thompson G.B. Spatial distribution of the infaunal benthos of Hong Kong // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1982. V. 10. P. 37–47.
43. Thorson G. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf) // Geol. Soc. Amer. 1957. V. 67. P. 461–534.
44. Trong P.D., Thung D.C., Thanh L.T., et al. Species Composition, Abundance and Biomass Distribution of Zoobenthos in Vietnamese Waters // Proceedings of the SEAFDEC, Seminar on Fishery Resources in the South China Sea, Area IV : Vietnamese Waters. SEAFDEC/TD 1999. P. 55–76
45. Valdovinos C., Navarrete S.A., Marquet P.A. Mollusk species diversity in the southeastern Pacific: why are there more species towards the pole? // Ecography. 2003. V. 26. P. 139–144.
46. Vargas J.A. The benthic community of an intertidal mud flat in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Description of the community // Revista de Biologia Tropical. 1987. V. 35. P. 299–316.
47. Vargas J.A. Community structure of macrobenthos and the results of macropredator exclusion on a tropical intertidal mud flat // Revista de Biologia Tropical. 1988. V. 36. P. 287–308.
48. Vohra F.C. Zonation on a tropical sandy shore // J. Animal Ecol. 1971. V. 40. P. 679–709.
49. Warwick R.M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // Mar. Biol. 1986. V. 92. P. 557–562.

50. *Warwick R.M., Ruswahyuni.* Comparative study of the structure of some tropical and temperate marine soft-bottom macrobenthic communities // *Mar. Biol.* 1987. V. 95. P. 641–649.
51. *Wells F.E.* An analysis of marine invertebrate distributions in a mangrove swamp in north-western Australia // *Bull. Mar. Sci.* 1983. V. 33. P. 736–744.
52. *Weslawski J.M., Wlodarska-Kowalczyk M., Legezynska J.* Occurrence of soft bottom macrofauna along the depth gradient in High Arctic, 79° N // *Polish Polar Research.* 2003. V. 24. P. 73–88.
53. *Whittaker R. H.* *Communities and Ecosystems.* New York: MacMillan Press, 1975. 385 p.

Features of Soft-bottom Subtidal Macrobenthos in Nha Trang Bay (Vietnam, the South China Sea)

A. A. Udalov, T. A. Britaev, N. T. H. Than

General characteristics of macrobenthos of muddy subtidal sediments (19–24 m) in the Nha Trang Bay (south Vietnam) were described based on survey in April-May 2002. The mean infaunal density was 637 ind/m² and the mean biomass was 2.3 g/m². 67 macrobenthic species were found during the study. High species diversity, low species frequency and high evenness were the main structural features of macrofauna in the bay. The number of species increased proportionally as the total sampling size increased from 210 to 5000 cm² and was not flattened. The similarities and the differences between macrobenthos of the Nha Trang Bay and the several tropical and boreal macrobenthic communities are discussed.