

УДК 574.587,595.3(268.46)

ФАУНА И СТРУКТУРА ТАКСОЦЕНОВ НАРПАСТИСОИДА (СОРЕРОДА) СОЛОНОВАТОВОДНЫХ ЛАГУН И ЭСТУАРИЕВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2014 г. Е. С. Чертопруд¹, С. Э. Френкель², А. А. Новичкова¹, С. С. Водопьянов¹¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва
e-mail: horsax@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.05.2013 г., после доработки 20.01.2014 г.

На основании оригинальных и литературных данных описан состав Harpacticoida в солоноватоводных водоемах четырех районов Дальнего Востока: Хабаровский край, остров Сахалин, полуостров Камчатка, Командорские острова. Составленный список включает 32 вида из 22 родов и 10 семейств. Наиболее разнообразно представлены типичные солоноватоводные семейства Canthocamptidae и Ectinosomatidae, составляющие треть от всей фауны. *Halectinosoma* (4 вида), *Amphiascus* sp. 1 и *Schizopera* sp. 1 являются новым для науки. Более трети фауны составляют виды космополиты (38%), несколько меньше эндемики (25%), а также виды с арктическими (12%), тропическими (9%) и западно-тихоокеанскими (9%) типами ареалов. В рассмотренных водоемах выделено 17 типов таксоценов гарпактикоид. Охарактеризовано влияние солёности и температуры на изменчивость структуры видовых комплексов. Проверены гипотезы о высокой степени космополитности солоноватоводной фауны и об интразональности структуры эстуарных таксоценов гарпактикоид. Показано, что структура доминирования родов в таксоценох, выделенных для Дальнего Востока России, проявляет значительное сходство с арктическими и тропическими регионами.

DOI: 10.7868/S0030157414060033

Исследования морского мейобентоса Дальнего Востока России до настоящего времени немногочисленны, а структура сообществ этой размерной группы организмов изучена крайне слабо. Большинство работ, касающихся мейобентосной фауны, посвящены лидирующим по обилию и разнообразию нематодам [5, 10, 12, 16, 20, 21 и др.]. Однако о фауне гарпактикоидных копепод (Harpacticoida) – второй по значению после нематод группы мейобентоса, занимающей ключевое положение в трофических цепях, данных крайне мало. Гарпактикоиды входят в число основных потребителей первичной продукции морских одноклеточных микроводорослей [39], и служат, в свою очередь, пищей для многих гидробионтов. В публикациях по Дальнему Востоку упоминания о них обычно встречаются в работах, посвященных зоопланктону и питанию молодежи лососей [5, 17, 19]. Гарпактикоиды, населяющие поверхностный слой осадка, часто выходят в толщу воды [32, 50], где и поедаются различными беспозвоночными и мальками рыб.

Общий список видов гарпактикоид всех дальневосточных морских акваторий России от Берингова до Японского моря включает 144 вида [41]. Для сравнения, список группы для Белого моря составляет 128 видов, а Черного – 278 видов [42], хотя по площади эти акватории более чем в

десять раз уступают дальневосточным морям. В реальности фауна гарпактикоид Дальнего Востока России очень разнообразна и представляет собой “Клондайк” для таксономистов. Это подтверждают работы, выполненные иностранными исследователями по южной части Японского моря [35, 36, 56, 57]. В России единичные первоописания донных копепод выполнены для устья реки Раздольная (Приморье) [38], залива Посьета [28, 29] и острова Парамушир [30]. В 1980 г. Л.Л. Численко отмечал, что фауна гарпактикоид Курильских островов, а также других дальневосточных акваторий России, практически не известна. 30 лет спустя ситуация совершенно не изменилась. Описания состава гарпактикоид и образуемых ими таксоценов не выполнены ни для одного из регионов Дальнего Востока. Предварительные данные о приуроченности единичных видов к отдельным типам биотопов представлены в работах Смирновой [16] и Иванкова с соавторами [5].

Мейобентос эстуариев изучен еще в меньшей степени, чем морской. Анализ изменчивости мейобентосной фауны под влиянием солёности выполнен лишь для нематод в эстуарии Амура [9], устьях рек Раздольная (Амурский залив) [13] и Туманная (залив Петра Великого) [11]. Видовые определения некоторых гарпактикоид проведены только в озере Тунайча [4, 19], устье реки Раздоль-

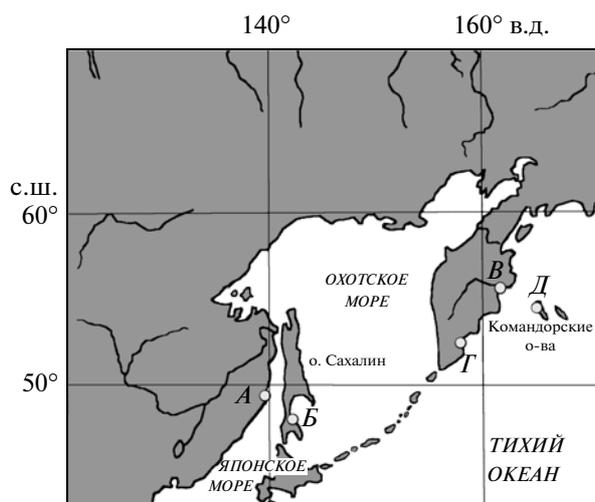


Рис. 1. Расположение изученных солоноватоводных водоемов Дальнего Востока России. *А* – эстуарий реки Тумнин, *Б* – озеро Тунайча, *В* – эстуарий реки Камчатка, *Г* – эстуарий реки Большой Вилюй, *Д* – остров Беринга.

ная [38], а также в предустьевых озерах рек Камчатка [6, 23] и Большой Вилюй [37]. Для ряда камчатских озер лагунного типа общий список донных копепоид представлен в монографии Куренкова [7]. В большинстве других работ, затрагивающих эстуарные мейобентос и зоопланктон, определение Nauplasticoida проводили до отряда из-за сложности идентификации родов и видов. Описаний изменчивости состава фауны группы под влиянием солености для дальневосточных эстуариев не известно.

Фауна гарпактикоид, обитающих в солоноватоводных водоемах, имеет несколько специфических черт. Во-первых, видовое богатство морских по происхождению таксонов мейобентоса, в том числе гарпактикоид, значительно обеднено при солености 2–10‰, по сравнению с морскими акваториями [61]. Во-вторых, при обобщении данных по мировой фауне отмечено, что большинство солоноватоводных видов гарпактикоид являются космополитами с обширными ареалами [59]. В-третьих, выдвинута гипотеза, что структура эстуарных таксоценов группы является интразональной, и имеет общие структурные характеристики от тропических до арктических широт [43].

Основной задачей настоящей работы являлся анализ таксономической структуры фауны гарпактикоид эстуариев и солоноватоводных лагун Хабаровского края, Сахалина, Камчатки и Командорских островов на основании собственных и литературных данных. Дополнительно проведено описание изменчивости состава видовых комплексов на градиенте солености. Широкий географический охват исследований обусловлен тем,

что в работе проводится сравнительный анализ комплексов гарпактикоид из разных регионов с целью проверки гипотез о космополитности солоноватоводных видов и об интразональности структуры их таксоценов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Оригинальные материалы собраны в пяти районах: Хабаровский край – эстуарий реки Тумнин; остров Сахалин – озеро Тунайча; полуостров Камчатка – эстуарий реки Камчатка с прилегающими к нему лагунами и эстуарий реки Большой Вилюй; Командорские острова – осолоненные водоемы северо-западной части острова Беринга (рис. 1). Краткая характеристика изученных водоемов и проведенных в них исследований представлены ниже.

Методы сбора и обработки проб. Способность эпибентосных, а также ряда неспецифических интерстициальных видов гарпактикоид длительное время находиться в придонном слое воды отмечена многими авторами [32, 49]. На сильно заиленных или покрытых детритом грунтах эстуариев и солоноватоводных лагун гарпактикоиды сконцентрированы в верхнем слое осадка [14], так как почти сразу под поверхностью грунта залегает сероводородный слой, глубже которого проникают лишь редкие виды. В таких биотопах доминируют именно эпибентосные формы, обычно в большом количестве встречающиеся в придонном слое воды. Данная особенность гарпактикоид илистых эстуарных и лагунных биотопов делает возможным их лов с помощью планктонных сетей.

Практически во всех изученных солоноватоводных водоемах для сбора проб использовали сеть Джели с фильтрующим конусом из газа № 72 (размер ячеи 76 мкм) или № 64 (размер ячеи 81 мкм). В озере Тунайча (*Б*), эстуарии реки Камчатка (*В*) и водоемах острова Беринга (*Д*) проводили вертикальные ловы сетью от дна (включая взмучивание наилка) до поверхности. В эстуариях рек Тумнин (*А*) и Большой Вилюй (*Г*) пробы отбирали послойно по горизонтам 0–3 м, 0–7 и 0–11 м в первом случае и 0–2 м, 2–4 м и 4–7 м – во втором.

В эстуарии реки Тумнин исследования проводили в июне 2008 г., отобрано 35 проб на 13 станциях. В озере Тунайча пробы зоопланктона собирали с конца мая до начала июля 2003 г. Всего обработано 29 проб. В эстуарных водоемах реки Камчатка исследования проводили в октябре 2009 г., в марте 2010 г., в начале июля 2010 г. и середине августа 2010–2011 гг. В итоге, собрано 35 проб на 16 станциях. В эстуарии реки Большой Вилюй материал отбирали в июне 2006 г. Всего отобрано 16 проб на 5 станциях. На острове Беринга

солонатоводных гарпактикоид собирали в августе 2011 и 2012 гг., отобрано 28 проб на 14 станциях.

Обнаруженных гарпактикоид фиксировали 4% формальдегидом. При камеральной обработке проводили тотальный подсчет особей в пробах. Определение вели как по тотальным препаратам, так и по отпрепарированным гарпактикоидам.

РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

А. Эстуарий реки Тумнин. Река Тумнин впадает в Татарский пролив Японского моря. Изучен участок на расстоянии 11 км от устья, представляющий собой место слияния основного и нескольких второстепенных русел. Глубина реки в исследованном районе меняется в диапазоне 2–12 м. Ширина основного русла 100–120 м. От устья вверх по реке на протяжении 15 км наблюдается влияние приливо-отливных течений. Соленость воды в поверхностном слое варьирует от 0 до 2‰, а в придонном слое достигает 26‰. Температура воды в течение периода работ составляла около 12°C.

Б. Озеро Тунайча. Озеро расположено на юге острова Сахалин. Мелководная короткая протока Красноармейская связывает озеро с Охотским морем. Площадь водного зеркала составляет 174 км², средняя и максимальная глубины – 12,8 м и 39 м, соответственно. В северо-западной части сужение разделяет озеро на два плеса: западный – Малая Тунайча (М. Тунайча) и восточный – Большая Тунайча (Б. Тунайча). Озеро является меромиктическим водоемом, с опресненным до 2,5‰ верхним слоем водных масс – эпилимнионом (0–15 м) и соленым (12‰), насыщенным сероводородом нижним слоем – гипolimнионом. В протоке Красноармейской во время приливов наблюдается увеличение солености до 8,7‰ [15]. В период исследований температура поверхностного слоя воды составляла: в мае – от 10 до 15°C, в июне – от 13 до 21°C, в июле – от 17 до 20°C.

В. Эстуарий реки Камчатка. Комплекс эстуарных водоемов реки Камчатка, впадающей в Берингово море, включает связанные проливом озера Нерпичье и Култучное, протоку, соединяющую озеро Нерпичье с рекой Камчаткой, а также многочисленные лагуны. Площадь озера Нерпичье – 428 км², а средняя и максимальная глубины – 3,4 и 12 м, соответственно. Озеро Култучное меньше, чем Нерпичье, – 99 км², его средняя глубина равна 7,7 м, а максимальная – 12 м [3]. Длина каждой из двух изученных эстуарных лагун достигает 15 км, а глубина изменяется от 0,5–1 м в устье, до 4–6 м в срединных и кутовых частях. Соленость воды в озерах весной составляла 1,5–4‰. Летом, по мере сезонного уменьшения речного стока, соленость росла, и в период зимней межени в гипolimнионе достигала 11‰ в озере Култучном и 24‰ в Нерпичьем. Соленость в лагунах менялась в диапазоне

от 1 до 10‰ и зависела от расположения водоемов относительно океана, сезона и гидрологической обстановки. Температура в эпилимнионе изученных эстуарных водоемов осенью составляла 10–13°C, а фенологической весной (июнь–июль) и летом (август) 14–15°C и 17–19°C, соответственно.

Г. Эстуарий реки Большой Виллой. Эстуарий расположен на побережье Авачинского залива Тихого океана и является общей частью устьевой области рек Большой и Малый Виллой. Структура эстуария включает два озера – Большой и Малый Виллой, в которые впадают одноименные реки. Площадь озера Большой Виллой составляет 8,1 км², средняя глубина его около 3 м, а максимальная – около 7 м. Озеро является меромиктическим. Гипolimнион, находящийся ниже 4 м, характеризуется высокой соленостью (28–30‰), отсутствием кислорода и наличием сероводорода. Соленость эпилимниона (до глубины 1–2 м) значительно ниже – до 10‰, а насыщенность водных масс кислородом в летний период около 100% [2]. На всех станциях в июне температура воды в эпилимнионе составляла 14°C, соленость – 1–1,5‰, а рН колебался от 8 до 9. Переход к гипolimниону характеризовался падением температуры воды до 4–7°C, снижением концентрации кислорода до 1 мг/л, рН был равен 7, а соленость при этом увеличивалась до 29,5‰.

Д. Водоемы острова Беринга. В северо-западной части острова изучено пять крупных солонатоводных озер: Лодыгинское, Шангинское, Саранное, Китовое, Собачье, а также мелкие водоемы, расположенные в водосборах рек Каменка и Таблужанка. Площади водоемов варьировали от 6 м² до 31 км², а глубина в точках сбора проб менялась от 0,5 до 1 м. Рассмотренные озера расположены на месте древних океанических лагун и имеют засоленный донный грунт, вызывающий осолонение придонного слоя воды до 1–4‰. Температура воды в период исследований менялась в диапазоне от 10–16°C, рН – 7–9,5.

Литературные данные. Для составления списков фаун гарпактикоид солонатоводных водоемов дополнительно использовали информацию из всех доступных публикаций по Дальнему Востоку России [1, 4, 6, 7, 19, 22, 23, 37, 38, 41].

При сравнении фауны Дальнего Востока с другими регионами и анализе ареалов отдельных видов использованы материалы базы данных по акваториям северного полушария Земли [42].

Таксономия и жизненные формы. При составлении списков видов мы опирались в основном на таксономическую систему, примененную в каталоге гарпактикоид фауны Европы – “European register of marine species” [45].

Для разделения гарпактикоид на жизненные формы использовали разработанную ранее классификацию на основании эколого-морфологических признаков видов и родов [26], где выделяются: фитальные, планктонные, эпибентосные, рожистые и интерстициальные группы форм.

Типология ареалов. При выделении типов ареалов мы придерживались ряда формальных критериев. К космополитам отнесены виды, которые отмечены не менее чем в трех океанах, и распространены от тропиков до субарктики или Арктики, включительно. Близкий критерий для выделения видов космополитов применен в работе Финлея и Фенхеля [47]. Эндемиками считали виды с узкими ареалами, приуроченные к одному из изученных эстуариев или локальной группе солоноватоводных водоемов. При проведении дальнейших исследований некоторые из этих видов могут оказаться распространены значительно шире, чем предполагается на настоящий момент, поэтому также справедливо называть эту группу “условными эндемиками”. Ареалы представителей, встречающихся только в субтропических и тропических широтах северного полушария, и представителей, распространенных в субарктике и Арктике, отнесены в группы *субтропических, тропических и субарктических, арктических* ареалов, соответственно. Ареалы видов, характерных для североамериканского побережья Тихого океана, выделены в группу *северозападно-тихоокеанские*.

Статистический анализ данных. Величину попарного сходства между пробами и районами оценивали с помощью индекса Чекановского [18]: $D_{XY} = \sum_{i=1} \min(X_i, Y_i)$; где X_i, Y_i — доля i -го вида для проб X и Y . Этот индекс чувствителен к изменению обилия как доминирующих, так и редких видов, и применяется при анализе количественных данных, а также данных, представленных долями, вычисленными по обилию видов.

Для классификации и выделения комплексов видов гарпактикоид использовали широко применяемый в геоботанике метод Браун-Бланке [8], модифицированный ранее для морского макробентоса [27]. При анализе структурного сходства выделенных таксонов между собой применяли ординацию матрицы значений индекса сходства Чекановского с помощью неметрического многомерного шкалирования [58, 66]. Такой метод позволяет разместить на плоскости сравниваемые объекты так, чтобы расстояния между ними соответствовали величинам сходства, что позволяет наглядно визуализировать кластерную структуру выбранных станций.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономическая и функциональная структура фауны. На базе собственных и литературных дан-

ных составлен список известной фауны Naupliocoida эстуариев и солоноватоводных лагун Дальнего Востока России. Его основой являются оригинальные материалы, собранные в четырех районах: остров Беринга (Командорские острова); восточное побережье полуострова Камчатки; юго-восток Хабаровского края; остров Сахалин. Общий таксономический список фауны, с краткой характеристикой распространения видов в регионе, приведен в табл. 1.

В настоящее время из солоноватоводных водоемов Дальнего Востока России известно 32 вида гарпактикоид (22 родов и 10 семейств) (табл. 1). Это примерно в 4.5 раза меньше, чем обнаружено в морских акваториях данного региона [41]. Наибольшее число представителей включают два типичных для солоноватоводных водоемов семейства Canthocamptidae (8 видов) и Ectinosomatidae (6 видов). Шесть видов являются новыми для науки. Два вида не удалось точно определить, в связи с малым числом пойманных особей. Более 50% фауны — 17 видов отмечены для дальневосточного региона впервые. В Хабаровском крае найден *Leimia vaga*, описанный ранее из желудков сельди, а в дальнейшем обнаруженный в составе бентоса на атлантическом побережье Канады и на тихоокеанском побережье Северной Америки. Космополит *Mesochra pygmaea*, является типичным обитателем эстуарных экосистем, в регионе ранее не обнаружен, в связи с низкой изученностью мейобентоса в целом. Четыре новых вида рода *Halectinosoma* найдены в эстуарии реки Тумнин и в озере Тунайча (по два в каждом). Найденный на Камчатке *Pseudobradya arctica* был известен из Центральной Арктики и моря Лаптевых, а также широко распространен в Балтийском море при солености от 3 до 18‰ [44]. *Zaus robustus* и *Z. good-siri* отмечены в Хабаровском крае и на Командорских островах, соответственно. Первый вид был известен только для побережья острова Хоккайдо и северной части акватории Южно-Китайского моря. Второй является преимущественно арктическим, его ареал захватывает как окраинные моря региона, так и Центральную Арктику. Впервые найденный в регионе *Huntemannia jadensis* тяготеет к северным широтам, хотя ареал вида заходит также в Балтийское и Северное моря. Для *Huntemannia biarticulatus* и *Neotachidius parvus* озеро Тунайча является, на сегодняшний день, самой северной точкой ареалов. *H. biarticulatus* ранее отмечен только в эстуариях Южно-Китайского моря [65], а *N. parvus* — только на побережье Южной Кореи [54]. *Pseudonychocamptus paraproximus* был известен только с тихоокеанского побережья США (залив Монтерей) [60], а вблизи евразийского побережья (Командорские острова) — это первая находка. Определение *Paraonychocamptus* sp. 1 из эстуария реки Камчатка до видового уровня довести не удалось, но род является новым для регио-

Таблица 1. Список солоноватоводной фауны Harpacticoida (Copepoda) Дальнего Востока России, с указанием основных районов распространения видов

| Таксон | Районы | | | | |
|---|------------------|----------------|----------------|------------|----------------|
| | Хабаровский край | о. Сахалин | п-ов Камчатка | о. Беринга | Приморье |
| сем. Ameiridae | | | | | |
| <i>Nitocra lacustris</i> (Schmankevitch, 1875) | | + | | + | |
| <i>N. spinipes</i> Boeck, 1865 | + | + | + | + | + |
| сем. Canthocamptidae | | | | | |
| <i>Bryocamptus subarcticus</i> (Willey, 1925) | | | + ⁴ | + | |
| <i>B. zschokkei</i> (Schmeil, 1893) | | + | + ⁵ | | |
| <i>Cletocamptus retrogressus</i> Schmankevitch, 1875 | | | + | | |
| <i>Echinocamptus hiemalis</i> (Pearse, 1905) | | + | + | | |
| <i>Leimia vaga</i> Willey, 1923* | + | | | | |
| <i>Mesochra pygmaea</i> (Claus, 1863) * | + | | | + | |
| <i>M. rapiens</i> (Schmeil, 1894) | + | + | + | + | + ³ |
| <i>M. suifunensis</i> Borutzky, 1952 | | | | | + ³ |
| сем. Cletodidae | | | | | |
| <i>Kollerua uniarticulatum</i> (Borutzky, 1928) | | | | | + ³ |
| <i>Limnocletodes behningi</i> Borutzky, 1926 | | | + ² | | + ³ |
| сем. Darcythompsoniidae | | | | | |
| <i>Leptocaris trisetosus</i> (Kunz, 1935) | | + ¹ | | | |
| сем. Ectinosomatidae | | | | | |
| <i>Halectinosoma</i> sp. 1* | | | + | | |
| <i>H.</i> sp. 2* | + | | | | |
| <i>H.</i> sp. 3* | + | | | | |
| <i>H.</i> sp. 4* | | + | | | |
| <i>H.</i> sp. 5* | | + | | | |
| <i>Pseudobradya arctica</i> (Oloffson, 1917)* | | | + | | |
| сем. Harpacticidae | | | | | |
| <i>Zaus goodsiri</i> (Brady, 1880)* | | | | + | |
| <i>Zaus robustus</i> Itô, 1974* | + | | | | |
| сем. Huntemanniidae | | | | | |
| <i>Huntemannia biarticulatus</i> Shen & Tai, 1973* | | + | | | |
| <i>H. jadensis</i> Poppe, 1884* | | | | + | |
| сем. Laophontidae | | | | | |
| <i>Onychocamptus mohammed</i> (Blanchard & Richord, 1891) | + | + | + | + | + |
| <i>Paraonychocamptus</i> sp. 1* | | | + | | |
| <i>Pseudonychocamptus paraproximus</i> Lang, 1965* | | | | + | |
| сем. Miraciidae | | | | | |
| <i>Amphiascus</i> sp. 1* | | + | | | |
| <i>Schizopera</i> sp. 1* | | + | | | |
| сем. Tachidiidae | | | | | |
| <i>Geeopsis incisipes</i> (Klie, 1913) | + | | + | + | |
| <i>Microarthridion littorale</i> (Poppe, 1881) | + | + | + | + | + ³ |
| <i>Neotachidius parvus</i> Huys et al., 2005* | | + | | | |
| <i>Tachidius discipes</i> Giesbrecht, 1881 | + | | + | | + |
| Итого: 32 вида | 11 | 14 | 14 | 11 | 8 |

Примечание. ¹ – Заварзин [4]; ² – Bonk [37]; ³ – Боруцкий [1]; ⁴ – Куренков [7]; ⁵ – Френкель [22]. * Виды, впервые обнаруженные в регионе.

на. Представители родов *Amphiascus* и *Schizopera* из озера Тунайча являются новыми для науки.

Большинство отмеченных в солоноватоводных водоемах гарпактикоид (18 видов) относятся к специализированной эпибентосной жизненной форме и имеют относительно крупное (около 600 мкм) цилиндрическое тело с хорошо развитыми конечностями. Эпибентосные виды активно перемещаются как по поверхности грунта, так и в придонном слое воды, что обусловило их высокое разнообразие в собранных пробах. Семь видов (Ectinosomatidae) являются илороющими. Их тело веретеновидной формы сужено у переднего и заднего концов. Они имеют хорошо развитые плавательные конечности и часто массово встречаются в планктоне. Два вида *Huntemanniidae* с укороченными плавательными ногами, часть щетинок на которых редуцирована или преобразована в мощные шипы, относятся к пескороющей жизненной форме. В толщу воды эти виды выходят неохотно, но часто обильны в поверхностном слое грунта, откуда под воздействием волновой активности легко попадают в придонные водные массы. Единственным специфическим интерстициальным видом в регионе является *Leptocaris trisetosus* (Darcythompsoniidae). Тело гарпактикоиды червеобразное, цилиндрическое, конечности короткие и тонкие – это служит приспособлениями к жизни в капиллярах грунта. В толщу воды специфически интерстициальные виды попадают редко, при взмучивании грунта. *L. trisetosus* найден в придонных водных массах озера Тунайча [4]. Два вида *Nitocra* (Ameiridae), *Mesochra pygmaea* (Canthocamptidae) и *Amphiascus* sp. 1 (Miraciidae) представляют неспецифическую интерстициальную форму. Строение тела и конечностей этих видов близки к эпибентосным представителям. Их адаптацией к обитанию в капиллярах грунта служат просто малые размеры, благодаря которым они относительно свободно двигаются в системе полостей между частицами грунта. Развитые плавательные конечности помогают им также при необходимости подниматься в толщу воды. Единично отмеченные представители рода *Zaus* (Nagasticoida) относятся к обширной группе уплощенных фитальных видов. Они, видимо, случайно занесены в солоноватоводные водоемы из моря водоплавающими птицами или с нагонными течениями, так как развитой фитали в изученных эстуариях и лагунах нет.

Биогеографическая структура фауны. Отмеченных в солоноватоводных водоемах Дальнего Востока гарпактикоид можно разделить на пять групп по типам их ареалов. О распространении двух видов, определение которых доведено только до рода, судить нельзя.

1) **Космополитами** считали виды, которые отмечены не менее чем в трех океанах, и встречаются

от тропиков до субарктики или Арктики. Данная группа видов особенно разнообразна и составляет около трети от всей фауны (12 видов). Среди них наиболее широкие ареалы, захватывающие как тропические или субтропические, так и арктические акватории, имеют: *Nitocra spinipes*, *Mesochra pygmaea*, *M. rapiens*, *Onychocamptus mohammed*, *Microarthridion littorale* и *Tachidius discipes*. *Nitocra lacustris*, *Leptocaris trisetosus* и *Cletocamptus retrogressus* также имеют обширные ареалы в тропиках, субтропиках и умеренном климатическом поясе, однако в Арктику эти виды не выходят. *Limnocletodes behningi* ранее считался понто-арало-каспийским, однако в дальнейшем появились находки вида из Японского моря и с южного побережья Аляски – очевидно, что этот вид является космополитом. *Echinocamptus hiemalis* и *Bryocamptus zschokkei* – преимущественно пресноводные виды. Ареал первого из них охватывает как Евразию, так и Северную Америку, а второго – только Евразию.

2) **Субарктические и арктические ареалы.** *Pseudobradia arctica*, *Zaus goodsiri* и *Geeopsis incisipes* тяготеют к высоким широтам, и встречаются даже в Центральной Арктике. Распространение *Huntemannia jadensis* охватывает, в основном, субарктический и, в меньшей степени, умеренный климатический пояс, но в Центральную Арктику вид не заходит.

3) **Субтропические и тропические ареалы.** Ареалы *Zaus robustus* и *Huntemannia biarticulatus* включают Южно-Китайское море и не распространяются на север дальше Хабаровского края и острова Сахалин, соответственно. *Neotachidius parvus* известен только с южной оконечности Корейского полуострова и острова Сахалин.

4) **Северозападно-тихоокеанские ареалы.** *Pseudonuchocamptus paraproximus* ранее известен только из центральной части тихоокеанского побережья Северной Америки. У *Leimia vaga*, до проведенных нами исследований, ареал включал акватории атлантического побережья Канады и юга Аляски. Преимущественно пресноводный вид *Bryocamptus subarcticus* отмечен на севере атлантического побережья Канады и на полуострове Камчатка.

5) **Эндемики (условные эндемики):** устья реки Раздольная (Приморье) – *Mesochra suifunensis*, *Kollerua uniarticulatum*; эстуария реки Тумнин – *Halectinosoma* sp. 2, *H.* sp. 3; озера Тунайча – *Halectinosoma* sp. 4, *H.* sp. 5, *Amphiascus* sp. 1, *Schizopera* sp. 1. Возможно, с повышением изученности региона число локальных эндемиков возрастет.

Для каждого из рассмотренных районов не менее 50% видового богатства солоноватоводных водоемов составляют космополиты (рис. 2). Характерно, что в более северных из рассмотренных районов доля видов с арктическими и субарктическими ареалами относительно велика – до

27% фауны, а виды с тропическими и субтропическими ареалами отсутствуют. В южных районах, особенно на острове Сахалин, подверженном влиянию ветви теплого течения Куроисио, ситуация противоположна. Кроме того, процент видов, имеющих северозападно-тихоокеанские ареалы, заметно увеличивается в северных акваториях, по сравнению с южными.

При проверке гипотезы о большей доле космополитов среди солоноватоводных видов гарпактикоид, по сравнению с морскими, проведено сравнение фаун эстуарных и морских акваторий Дальнего Востока. При составлении списка морской фауны за основу взят реестр гарпактикоид дальневосточных морских акваторий России [41]. Показано, что 40% эстуарных и только 13% морских гарпактикоид являются космополитами. Таким образом, на наших данных эта гипотеза подтверждается.

Изменчивость структуры видовых комплексов.

В планктоне рассмотренных водоемов выделено 17 типов видовых комплексов (таксоценов) гарпактикоид. Общие описания всех выделенных таксоценов и характерных для них местообитаний представлены в табл. 2. Сходство проб, вычисленное с помощью индекса Чекановского, внутри таксоценов с низким видовым богатством (не более 5 видов) гораздо выше — 0.85 ± 0.13 , чем для многовидовых комплексов (не менее 6 видов) — 0.54 ± 0.11 . Характерно, что, в вытянутом меридионально дальневосточном регионе, при продвижении с юга на север в пределах одного доминирующего рода тропические представители замещаются арктическими (например, *Huntemannia biarticulatus* замещается *H. jadensis*), что говорит о высоком уровне параллелизма эстуарных сообществ. Основные особенности распространения отдельных типов таксоценов в разных районах кратко описаны ниже.

Хабаровский край. Эстуарий реки Тумнин. На изученном участке эстуария градиент солености носит вертикальный характер и меняется от 0–2‰ в поверхностных водных массах, до 26‰ в глубоководных ямах. Два характерных комплекса видов расходятся по глубине и солености. Первый из них более пресноводный, с группой доминантов *Geeopsis incisipes*, *Mesochra rapiens* и *Leimia vaga*, встречается исключительно в прибрежной зоне, второй, с резким преобладанием *G. incisipes*, типичен для понижений в центральной части русла.

Остров Сахалин. Озеро Тунайча. В плес Б. Тунайча открываются устья около 20 малых рек и ручьев, поэтому он является более опресненным (1–2‰), по сравнению с плесом М. Тунайча. В свою очередь М. Тунайча соединяется с морем короткой и относительно широкой протокой, по которой в придонные водные массы плеса активно поступает морская вода, и соленость достигает 8‰.

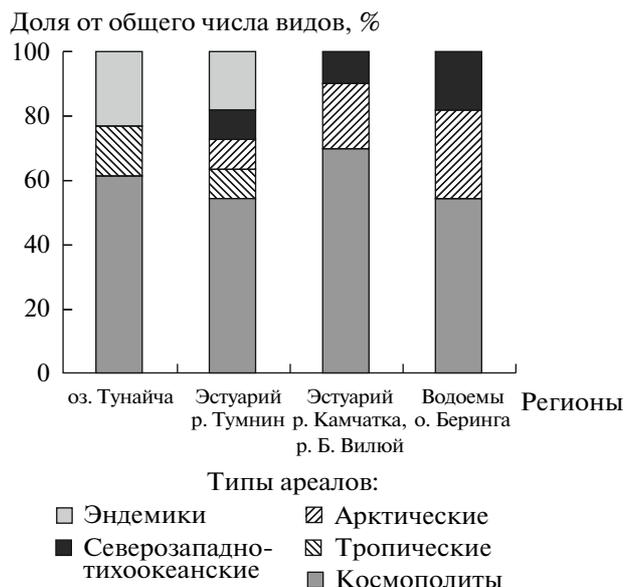


Рис. 2. Соотношение долей (%) видов с разными типами ареалов в локальных фаунах солоноватоводных водоемов дальневосточного региона.

В прибрежной части плесов описано 7 таксоценов гарпактикоид — 4 в Большой и 3 в Малой Тунайче. Комплексы видов в пределах плеса распределены мозаично, а таксоценов общих для обоих плесов не отмечено. Во всех комплексах преобладают солоноватоводные гарпактикоиды: в плесе Б. Тунайча — *Halectinosoma* sp. 4, *Nitocra lacustris*, *Huntemannia biarticulatus*, *Microarthridion littorale* и *Neotachidius parvus*, а в плесе М. Тунайча — только *Mesochra rapiens*, *Nitocra lacustris* и *N. spinipes*.

Полуостров Камчатка. Эстуарии рек Камчатка и Большой Вилюй. Рассмотрены исключительно озерные сегменты эстуариев, в связи с этим, соленостный градиент носил в основном вертикальный характер, а продольное изменение солености являлось незначительным. В озерах Нерпичьем и Култучном в весенний период соленость водных масс не превышала 4–5‰. Летом, по мере сезонного уменьшения речного стока, соленость росла, достигая в придонном слое 8‰. В меромиктическом озере Б. Вилюй соленость эпилимниона составляла около 10‰, а гиполимниона в три раза выше. Всего в изученных районах отмечено 6 специфических таксоценов: 4 — в эстуарии реки Камчатка, 3 — в эстуарии реки Б. Вилюй. Видовой комплекс с доминированием *Tachidius discipes* характерен для обоих эстуариев и встречается в весенне-летний период, как на холодноводных, так и на хорошо прогреваемых станциях. Также в летние месяцы в эстуарии реки Камчатка встречается комплекс видов с преобладанием *Microarthridion littorale*. С осени до ранней весны в этом эстуарии доминируют в основном *Pseudobradya arctica*

Таблица 2. Характеристики таксоценов гарпактикоид в планктоне солоноватоводных лагун и эстуариев Дальнего Востока России

| Район | Биотоп (глубина м; соленость ‰; температура °С), сезон | Доминанты, % суммарного обилия | Общее число видов | Обилие экз./м ³ |
|--|--|---|-------------------|----------------------------|
| Хабаровский край | | | | |
| Эстуарий р. Тумнин | 2–3 м; 4‰; 12°С. Июнь. | <i>Geeopsis incisipes</i> 39.6 <i>Mesochra rapiens</i> 27.4 <i>Leimia vaga</i> 20.1 | 9 | 80 |
| Эстуарий р. Тумнин | 10–12 м; 22–26‰; 10°С. Июнь. | <i>Geeopsis incisipes</i> 89.4 | 6 | 1800 |
| Остров Сахалин, озеро Тунайча | | | | |
| Плес Б. Тунайча | 0.5–1 м; 2‰; 9–15°С. Май–июнь. | <i>Haectinosoma</i> sp. 4 47.6 <i>Neotachidius parvus</i> 27.9 | 11 | 3300 |
| Плес Б. Тунайча | 0.5–1 м; 2‰; 14–20°С. Июнь–июль. | <i>Huntemannia biarticulatus</i> 44.5 | 10 | 2200 |
| Плес Б. Тунайча | 0.5–1 м; 2‰; 9–12°С. Май. | <i>Microarthridion littorale</i> 61.5 <i>Haectinosoma</i> sp. 4 30.2 | 4 | 700 |
| Плес Б. Тунайча | 0.5–1 м; 2‰; 13–15°С. Июнь. | <i>Nitocra lacustris</i> 44.5 <i>Haectinosoma</i> sp. 4 33.3 | 3 | 90 |
| Плес М. Тунайча | 0.5–1 м; 2.5–3‰; 15–21°С. Май–июль. | <i>Nitocra lacustris</i> 31.6 <i>Mesochra rapiens</i> 23.0 | 12 | 1300 |
| Плес М. Тунайча | 0.5–1 м; 2.5–3‰; 15–21°С. Июнь–июль. | <i>Nitocra spinipes</i> 82.3 | 4 | 500 |
| Протока Красноармейская | 0.5–2 м; 8‰; 10–15°С. Май–июнь. | <i>Nitocra lacustris</i> 79.7 | 6 | 500 |
| Полуостров Камчатка | | | | |
| Эстуарии р. Камчатка и р. Б. Виллой | 2–6 м; 1–4‰; 0–19°С. Март–август. | <i>Tachidius discipes</i> 62.5 | 5 | 30–1300 |
| Эстуарий р. Б. Виллой | 2–3 м; 1–1.5‰; 14°С. Июнь. | <i>Onychocamptus mohammed</i> 100 | 1 | 30 |
| Эстуарий р. Б. Виллой | 2–3 м; 1–1.5‰; 14°С. Июнь. | <i>Cletocamptus retrogressus</i> 100 | 1 | 30 |
| Эстуарий р. Камчатка | 2–6 м; 11‰; 0–11°С. Октябрь–март. | <i>Pseudobradya arctica</i> 92.3 | 4 | 150–950 |
| Эстуарий р. Камчатка | 2–3 м; 1–4‰; 14–19°С. Июль–август. | <i>Microarthridion littorale</i> 91.5 | 5 | 100–6000 |
| Эстуарий р. Камчатка | 2–6 м; 11‰; 0–11°С. Октябрь–март. | <i>Geeopsis incisipes</i> 50.2 <i>Pseudobradya arctica</i> 25.4 | 6 | 100 |
| Командорские острова, остров Беринга | | | | |
| Оз. Лодыгинское, Саранное, Собачье; бассейн р. Каменка | 0.5–1 м; 1–2‰; 10–16°С. Август. | <i>Mesochra rapiens</i> 70.3 <i>Geeopsis incisipes</i> 18.4 | 5 | 2000 |
| Оз. Шангинское, Китовое; бассейн р. Таблажанка | 0.5–1 м; 4‰; 10–16°С. Август. | <i>Huntemannia jadensis</i> 48.9 <i>Mesochra rapiens</i> 18.1 | 9 | 3500 |

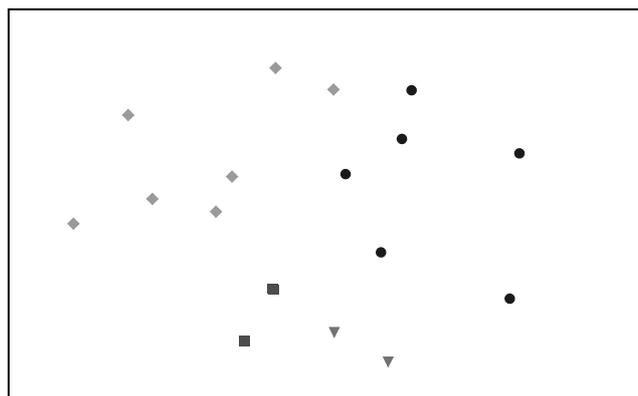
и *Geeopsis incisipes*, а летние доминанты *T. discipes* и *M. littorale* относительно малочисленны. Кроме того, в эстуарии реки Б. Виллой встречаются моновидовые таксоцены *Onychocamptus mohammed* и *Cletocamptus retrogressus*, возникновение которых обусловлено массовым размножением видов-доминантов.

Командорские острова. Водоемы острова Беринга. Выявленного соленостного градиента в рассмотренных озерах не обнаружено. Соленость варьирует между разными водоемами в диапазоне от 1 до 4‰. При низкой солености распространен таксоцен с доминированием *Mesochra rapiens* и *Geeopsis incisipes*, а в более соленых водах преобладает *Huntemannia jadensis*.

Сравнительный анализ структуры таксоценов из разных районов. Структура доминирования в таксоценах гарпактикоид, выделенных для разных районов Дальнего Востока России, во многом общая. Четыре вида гарпактикоид (*Nitocra spinipes*, *Mesochra rapiens*, *Onychocamptus mohammed* и *Microarthridion littorale*) занимают позиции доминантов или субдоминантов во всех четырех сравниваемых районах. *Geeopsis incisipes* также многочисленен, но только на севере региона: Хабаровский край, Камчатка и остров Беринга.

Среднее сходство видовой структуры всех описанных таксоценов, рассчитанное с помощью индекса Чекановского низко (0.11 ± 0.16) и варьирует в диапазоне от 0 до 0.51. При этом сходства видовых комплексов из одного района обычно гораздо выше: Хабаровский край – 0.46; остров Сахалин – 0.32 ± 0.17 ; остров Беринга – 0.28. Исключение составляют только таксоцены эстуариев Камчатки – 0.12 ± 0.21 . Характерно, что высокое сходство может наблюдаться не только между таксоценами из одного района, но и между значительно удаленными друг от друга комплексами видов. Например, таксоцены из эстуария реки Тумнин высоко сходны (около 0.46) с отдельными таксоценами с побережий Камчатки, острова Беринга и озера Тунайча.

Ординация выделенных комплексов видов, выполненная на основании значений индекса Чекановского, показала, что таксоцены, найденные как в одном, так и в разных районах, умеренно сходны между собой (рис. 3). Например, точки, обозначающие многочисленные таксоцены Камчатки и озера Тунайча, образуют очень рыхлые скопления. При этом в центральной части общего облака точек, характеризующего сходство между всеми выделенными комплексами видов, сближенными (высоко сходными) оказываются таксоцены из географически удаленных регионов: Сахалина и Камчатки, Хабаровского края и острова Беринга. Таким образом, несмотря на высокую



■ 1 ◆ 2 ▼ 3 ● 4

Рис. 3. Ординация таксоценов гарпактикоид из разных районов Дальнего Востока России, выполненная на основе значений индекса сходства Чекановского.

1 – Водоемы о. Беринга, 2 – о. Сахалин (оз. Тунайча), 3 – Хабаровский край (эстуарий р. Тумнин), 4 – Камчатка (эстуарии р. Камчатка, Большой Виллой).

изменчивость солоноватоводных сообществ, прослеживаются общие элементы их организации.

Проверка гипотезы об интразональности структуры солоноватоводных таксоценов проведена на примере трех локусов побережья Евразии: южная Индия (тропики), Белое море (субарктика), Дальний Восток (бореальная зона) и включала два этапа. Во-первых, определена степень перекрытия морской и эстуарной фауны регионов на уровне родов. Во-вторых, на основании процентного соотношения обилия родов рассчитано сходство ряда типовых для регионов солоноватоводных комплексов. Предпочтение отдано оценке сходства на родовом уровне, так как ранее он признан оптимальным для сравнительного анализа структуры таксоценов из разных точек Земного шара [43]. Для фаун трех сравниваемых регионов общими являются 47% солоноватоводных и только 14% морских родов. Характерно, что шесть солоноватоводных видов (*Nitocra spinipes*, *Mesochra pygmaea*, *Onychocamptus mohammed*, *Tachidius discipes*, *Microarthridion littorale*, *Nannopus palustris*) являются общими для всех трех регионов. Среди морских видов таких только два (*Microsetella norvegica* и *Tisbe furcata*). По соотношению обилия родов сходство структуры типовых эстуарных таксоценов южной Индии [31, 55], Белого моря [26] и Дальнего Востока остается достаточно высоким (0.45 ± 0.08). Таким образом, гипотеза об интразональности структуры эстуарных комплексов гарпактикоид находит свое подтверждение.

ОБСУЖДЕНИЕ

*Специфика фауны гарпактикоид
солонатоводных водоемов*

Видовое богатство. Видовое богатство всех рассмотренных эстуариев и лагун колеблется в достаточно узком диапазоне от 11 (Хабаровский край и Камчатка) до 14 видов (Тунайча). Сходное число (12–13) видов гарпактикоид на эстуарий характерно и для арктических регионов, например, хорошо изученного беломорского эстуария реки Черная [40]. Для тропических регионов видовое богатство эстуарных сообществ, примерно, в два раза выше – 25–28 видов [33, 62]. Повышенное разнообразие гарпактикоид в тропических широтах, по сравнению с арктическими, отмечалось нами и ранее [34]. Одно из объяснений данного факта – высокая неоднородность структуры донных биотопов в тропиках.

Таксономическая структура солонатоводной фауны Дальнего Востока достаточно стандартна. Ее основу составляют широко распространенные эвригалинные роды: *Nitocra*, *Cletocamptus*, *Mesochra*, *Limnocletodes*, *Halectinosoma*, *Onychocamptus*, *Schizopera*, *Geeopsis*, *Microarthridion* и *Tachidius*. Характерным является отсутствие обычного для субтропических, умеренных и арктических широт рода *Nannopus*, а также преимущественно тропического и субтропического рода *Canuella*. Данный факт может быть обусловлен как низкой изученностью фауны региона, так и биогеографическими причинами. Дальнейшие исследования в регионе позволят дать ему однозначную трактовку.

В.В. Хлебович [24] отмечал относительную бедность солонатоводной фауны по сравнению с морской. Мейобентос в этом отношении не является исключением [61]. Это обусловлено тем, что лишь небольшое число видов приспособилось к обитанию в зоне с переменной соленостью, для которой характерны в основном илистые грунты [26]. Данная гипотеза однозначно подтверждается и на наших данных по дальневосточным морям России, даже несмотря на слабую изученность морской фауны. В частности, для акваторий, омывающих дальневосточное побережье России, отмечено 144 вида [41], а для их эстуариев и лагун – всего 32. Возможно, при проведении последующих исследований соотношение морские/солонатоводные виды увеличится в пользу морской фауны. Например, для относительно полно изученного Черного моря, согласно созданной базе данных [42], оно сейчас составляет, примерно 5/1.

Набор жизненных форм. Состав жизненных форм гарпактикоид, найденных в собранном материале, строго зависит от типа грунта исследованных биотопов и от методов сбора проб. В дальневосточных водоемах большинство найденных

гарпактикоид относятся к эпибентосным и ило-роющим видам. Преобладание гарпактикоид этих жизненных форм характерно для биотопов с заиленными грунтами, в том числе эстуарных [26]. Из специфических интерстициальных видов в изученных водоемах обнаружен только *Leptocaris trisetosus* [4]. Низкое разнообразие специализированных интерстициальных гарпактикоид связано как с отсутствием в эстуариях промытых песчаных грунтов, для которых эти виды характерны, так и с неподходящим орудием сбора проб – планктонные сети.

В целом, среди характерных для эстуариев видов большинство имеют хорошо развитые плавательные конечности, так как питаются в основном плаывая в толще воды, что энергетически выгоднее, чем на поверхности грунта, под которой близко залегает сероводородный слой [51]. Кроме того, пять массовых солонатоводных видов (все Tachidiidae и *Mesochra rapiens*), отмеченных в регионе, имеют на цефалотораксе и сегментах тела так называемые “нухальные органы”, имеющие вид округлых пятен, окруженных кутикулярным бортиком [59]. Для ряда гарпактикоид показано, что эти органы не являются сенсорными, но выполняют ионообменную, осморегуляторную функцию [52, 53]. Характерно, что подавляющее большинство видов, у которых хорошо развиты образования такого типа (Tachidiidae, некоторые Canthocamptidae и Cletodidae), обитают в условиях переменной солености. Вероятно, наличие подобных кутикулярных образований может являться признаком способности вида переносить значительные колебания солености.

Ареалы видов. Значительная часть (40%) гарпактикоид, найденных в солонатоводных водоемах Дальнего Востока, имеют ареалы, охватывающие как тропические, так и бореальные, а в ряде случаев арктические регионы. Для морских дальневосточных акваторий доля видов с такими ареалами в три раза меньше (13%). Этот факт подтверждает гипотезу Ланга [59] о высоком уровне космополитности солонатоводной фауны группы. Однако в настоящее время реальность широких ареалов ряда видов гарпактикоид представляется спорной. Возможно, многие из описанных космополитов являются комплексами криптических видов, с высоко сходной морфологией, но различающихся на генетическом уровне. Например, такая ситуация подтвердилась для ранее космополитного *Nannopus palustris*, который разделен на основании молекулярно-генетического и морфологического анализа на пять форм, имеющих статус видов [48]. При этом рассмотрен материал лишь из нескольких локусов огромного ареала этого вида.

*Факторы среды, определяющие
разнообразие таксоценов*

Тип грунта. Поскольку все наши материалы собраны планктонными сетями, а анализ гранулометрического состава грунта не проводился, то о характере влияния данного фактора на структуру таксоценов мы не можем судить. Однако тип грунта несомненно определяет формирование комплексов видов гарпактикоид, так как они являются преимущественно бентосными организмами, основные этапы жизненного цикла которых проходят на дне. В первую очередь, тип грунта определяет набор жизненных форм в сообществе [51]. Показано, что интенсивность размножения гарпактикоид [25], а также успешность их выедания хищниками [46], связаны с характером субстрата.

Температура. Сезонная смена структуры видовых комплексов гарпактикоид в большой степени обусловлена температурным фактором [25]. На хорошо прогреваемых в летние месяцы станциях озера Тунайча в период с мая по август происходит смена двух—трех типов таксоценов. В озере Нерпичьем (эстуарий реки Камчатка) зимний таксоцен с преобладанием *Pseudobradya arctica* летом сменяется таксоценом с доминированием *Microarthridion littorale* или *Tachidius discipes*. Комплексы видов, характерные для зимнего и весеннего сезонов, отличаются от летних малым видовым богатством (около 3 видов) и обычно низким обилием гарпактикоид (в среднем 1000 экз/м³).

Различия хода температур в разных по широте районах Дальнего Востока значительно влияют на структуру таксоценов гарпактикоид. При продвижении с юга на север гарпактикоиды с тропическими и субтропическими ареалами замещаются арктическими видами (рис. 2). Например, в видовых комплексах относительно южного озера Тунайча доминируют *Neotacidius parvus* (Tachidiidae) и *Huntemannia biarticulatus* (Huntemanniidae), а на северных Командорских островах они замещаются арктическими видами из тех же семейств *Geeopsis incisipes* (Tachidiidae) и *Huntemannia jadenensis* (Huntemanniidae). Кроме того, южные таксоцены озера Тунайча, отличаются от северных таксоценов Камчатки и Командорских островов большим видовым богатством — в среднем 7 видов, по сравнению с 4. Широтная изменчивость обилия гарпактикоид на основании наших данных не отмечена.

Соленость. Для водоемов острова Беринга незначительное повышение солености от 2 до 4‰ приводит к смене первого доминанта с солоноватоводного *Mesochra rapiens* на морского *Huntemannia jadenensis*, а также к увеличению видового богатства за счет морских видов. В эстуарии реки Тумнин таксоцен соленых глубоководных ям отличается от прибрежного опресненного, низким разнообразием и высокой численностью гарпакти-

коид. При этом в обоих комплексах видов преобладают солоноватоводные представители группы. Для озера Тунайча выраженных трендов изменений видового богатства и численности гарпактикоид в таксоценох на градиенте солености не отмечено. Однако комплексы доминирующих видов в разных по солености плесах практически не перекрываются. На рассмотренных озерных участках эстуариев рек Камчатки и Большого Вилюя продольный градиент солености выражен слабо и практически не отражается на структуре населяющих их комплексов. При этом характерно, что таксоцены, в которых доминирует морской вид *Pseudobradya arctica*, встречаются в эстуарии реки Камчатки только в зимний период, когда соленость является наибольшей. Вывести общие тенденции влияния солености на структуру таксоценов гарпактикоид во всех изученных районах Дальнего Востока затруднительно. Это связано со слабой выраженностью продольного градиента солености на озерных участках эстуариев и различием изученных станций по типу грунта.

Интразональность структуры солоноватоводных таксоценов. Ранее была выдвинута гипотеза об интразональности структуры эстуарных таксоценов гарпактикоид [43]. Согласно ей, сходство организации солоноватоводных комплексов на родовом уровне проявляется в диапазоне широт от Арктики до тропиков. Действительно, в эстуариях южной Индии, Белого моря и Дальнего Востока около половины родов является общей. В то время как для морских акваторий этих регионов перекрывание состава родов примерно в четыре раза меньше. Комплекс основных доминирующих солоноватоводных родов, характерных для Белого моря (*Nitocra*, *Mesochra*, *Tachidius*, *Microarthridion*), практически полностью перекрывается с Индией и Дальним Востоком. В эстуарных сообществах южной Индии кроме того многочисленны представители *Halectinosoma*, а на дальневосточном побережье доминантом является еще и *Geeopsis*. Шесть солоноватоводных видов, часть из которых — доминанты таксоценов, являются общими для всех трех сравниваемых регионов. Однако, возможно, при повышении качества идентификации число таких видов уменьшится или их совсем не станет. Например, относительно недавно *Neotachidius parvus* из озера Тунайча определяли как *Tachidius discipes*, а представителей *Halectinosoma* во всем дальневосточном регионе не идентифицировали до видового уровня. Возможно, именно эстуарные сообщества могут быть источником значительного числа криптических видов. Предпосылкой к этому является их географическая разобщенность часто достаточно широкими участками морских акваторий, что приводит к репродуктивной изоляции обитающих в них видов. Кроме того, условия среды в эстуариях различных широт значительно отличаются между собой, что

также может приводить к видообразованию. Молекулярно-генетический анализ особей из разных точек ареалов трех солоноватоводных видов *Nannopus palustris* [48], *Microarthridion littorale* [64] и *Cletocamptus deitersi* [63] уже показал, что реально они являются группами видов близких морфологически, но различающихся на генетическом уровне. Таким образом, будущее изучения разнообразия гарпактикоид эстуарных и лагуновых сообществ за молекулярно-генетическими методами.

Авторы благодарят В.Е. Хрисанфова (ФГУ “ЦУРЭН”) и К.Г. Яфаркина (рыбоохрана Ваннинского района) за организацию экспедиций в Хабаровский край, а также М. Клемента (Department of Invertebrate Zoology Swedish Museum of Natural History) за помощь в идентификации видов Ectinosomatidae.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 13-04-00148 и № 12-04-00284).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Боруцкий Е.В.* Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 3. Вып. 4. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 425 с.
2. *Горин С.Л.* Гидролого-морфологические процессы в эстуариях Камчатки: Автореф. дис...канд. геогр. наук. М., 2009. 26 с.
3. *Горин С.Л.* Гидролого-морфологические процессы в эстуарии реки Камчатки на разных этапах его развития / Тезисы XI Международной науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей” П.-К.: Камчатпресс, 2010. С. 62–67.
4. *Заварзин Д.С.* Зоопланктон озера Тунайча и его изменение под влиянием опреснения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Южно-Сахалинск, 2006. 19 с.
5. *Иванков В.Н., Андреев В.В., Тяткина Н.В., Рухлов Ф.Н. и др.* Биология и кормовая база тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни. Владивосток: Изд-во Дальневосточного университета, 1999. 260 с.
6. *Куренков И.И.* Гидробиологический очерк оз. Нерпичье (Восточная Камчатка) // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 57. С. 170–186.
7. *Куренков И.И.* Зоопланктон озер Камчатки. П.-К.: КамчатНИРО, 2005. 178 с.
8. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.* Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 263 с.
9. *Мордухович В.В.* Свободноживущие нематоды мейобентоса эстуария реки Амур: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2007. 24 с.
10. *Павлюк О.Н.* 1984. Новые виды свободноживущих нематод Японского моря и замечания о роде *Halapionchus* // Зоол. журн. Т. 13. Вып. 8 С. 1144–1149.
11. *Павлюк О.Н.* Таксономический состав и плотность поселения мейобентоса в районе залива Петра Великого, прилегающем к устью реки Туманной // Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого. 2001. Т. 2. С. 73–83.
12. *Павлюк О.Н., Белогуров О.И.* Виды рода *Parodontophora* (Nematoda: Ateaolaimida) из Японского и Охотского морей // Исследования пелагических и донных организмов дальневосточных морей. Владивосток: ДВО АН СССР, 1979. С. 66–74.
13. *Павлюк О.Н., Требухова Ю.А., Белогурова Л.С.* Влияние реки Раздольной на структуру сообщества морских свободноживущих нематод Амурского залива (Японское море) // Биол. моря. 2007. Т. 33. № 4. С. 253–261.
14. *Рыбников П.В., Кондарь Д.В., Азовский А.И.* Свойства осадков беломорской литорали и их влияние на фауну и распределение Harpacticoida // Океанология. 2003. Т. 43. № 1. С. 97–108.
15. *Саматов А.Д., Лабай В.С., Мотылькова И.В., Могильникова Т.А. и др.* Краткая характеристика водной биоты оз. Тунайча (Южный Сахалин) в летний период // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов сахалино-курильского региона и сопредельных акваторий. 2002. Т. 4. С. 258–269.
16. *Смирнова Е.В.* Структура и динамика сообществ песчаных грунтов прибрежной мелководной зоны северо-западной части Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2012. 18 с.
17. *Трофимов И.К.* О питании тихоокеанской сельди *Clupea pallasii pallasii* камчатских озер Нерпичье и Виллой в морской и пресноводный периоды жизни // Вопр. ихтиол. 1999. Т. 39. № 3. С. 375–383.
18. *Урбах В.Ю.* Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. М.: Медицина, 1975. 295 с.
19. *Усова Н.П., Филатова В.И., Чернышева Э.Р.* О гидробиологическом состоянии озера Тунайча // Распределение и рациональное использование водных зооресурсов Сахалина и Курильских островов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 8–16.
20. *Фадеева Н.П.* Распределение свободноживущих нематод в районе бухты Киевка // Биологические исследования бентоса и обрастаний в Японском море. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 66–84.
21. *Фадеева Н.П., Белогуров О.И.* Морфология четырех видов рода *Sabatieria* (Nematoda, Comesomatidae) из Японского моря // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток: ДВО АН СССР, 1984. С. 81–96.
22. *Френкель С.Э.* Предварительные данные о видовом составе гарпактицид рек и ручьев Камчатки // Тезисы VIII Международной конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей” П.-К.: Камчатпресс, 2007. С. 114–116.
23. *Френкель С.Э.* Зоопланктон эстуария реки Камчатки в октябре 2009 г. и марте 2010 г. // Матер. XI международной науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей” П.-К.: Камчатпресс, 2010. С. 162–166.
24. *Хлебович В.В.* Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 236 с.
25. *Чертопруд Е.С., Азовский А.И.* Сезонная динамика популяций литоральных гарпактицид (Harpacticoida)

- coida: Copepoda) Белого моря // Океанология. 2005. Т. 45. № 6. С. 1–9.
26. *Чертопруд Е.С., Чертопруд М.В., Кондарь Д.В., Корнев П.Н., Удалов А.А.* Разнообразие таксоценов Нарпактицида (Copepoda) песчано-илистой литорали Кандалакшского залива Белого моря // Океанология. 2006. Т. 46. № 4. С. 10–19.
 27. *Чертопруд М.В., Удалов А.А., Столяров А.П., Борисов Р.Р.* Разнообразие сообществ макробентоса эстуариев Белого моря // Океанология. 2004. Т. 44. № 6. С. 901–911.
 28. *Численко Л.Л.* Новые массовые формы гарпактицид (Copepoda, Нарпактицида) из залива Посьета Японского моря // Фауна и флора залива Посьета Японского моря. Л.: Наука, 1971. С. 151–182.
 29. *Численко Л.Л.* Новые виды веслоногих рачков гарпактицид (Copepoda, Нарпактицида) из залива Посьета Японского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 61. С. 161–192.
 30. *Численко Л.Л.* Три новых вида морских гарпактицид (Copepoda, Нарпактицида) с побережья Курильских островов // Иссл. фауны морей. Японское море. 1980. Т. 25. С. 77–88.
 31. *Ansari Z.A., Parulecar A.H.* Environmental stability and seasonality copepod community of a harpacticoid copepod community // *Marine Biol.* 1993. V. 115. P. 279–286.
 32. *Armonies W.* Meiofauna emergence from intertidal sediment measured in the field: significant contribution to nocturnal planctonic biomass in shallow water // *Marine Ecol. Prog. Ser.* 1989. V. 43. P. 29–43.
 33. *Arunachalam M., Balakrishnan N.N.* Harpacticoid copepods associated with the seagrass *Halophila ovalis* in the Ashtamudi Estuary, south-west coast of India // *Hydrobiologia.* 1988. V. 167–168. P. 515–522.
 34. *Azovsky A.I., Garlitska L.A., Chertoprud E.S.* Broad-scale patterns in local diversity of marine benthic harpacticoids (Crustacea) // *Marine Ecol. Prog. Ser.* 2012. V. 460 P. 63–77.
 35. *Back J., Lee W.* Two new species of *Apodopsyllus* (Copepoda, Harpacticoida) from Jeju Island, Korea // *Zootaxa.* 2012. V. 3368. P. 128–145.
 36. *Back J., Lee W.* Three new species of the genus *Paramesochra* T. Scott, 1892 (Copepoda: Harpacticoida: Paramesochridae) from Yellow Sea, Korea with a redescription of *Paramesochra similis* Kunz, 1936 // *J. Nat. Hist.* 2013. V. 47. P. 769–803.
 37. *Bonk T.V.* Species diversity of zooplankton community in the brackish-water lake Bolshoy Viluy // *Aquatic ecology at the dawn of XXI century. Prof. G.G. Winberg 100th anniversary. St. P.: ZIN, 2005. P. 13.*
 38. *Borutzky E.W.* *Enchyrosoma uniarticulatum* sp. n. (Copepoda Harpacticoida) ein neuer Vertreter der Gattung *Enchyrosoma* // *Zool. Anz.* 1929. V. 80. P. 158–160.
 39. *Carman K.R., Fleeger J.W., Pomarico S.M.* Response of a benthic food web to hydrocarbon contamination // *Limnol. Oceanogr.* 1997. V. 42. P. 561–571.
 40. *Chertoprud E.S.* Structure of the Harpacticoida taxocene in the estuary of Chernaya River / *Mater. 8 ICOC.* 2002. P. 27.
 41. *Chertoprud E.S.* Harpacticoida. List of species of free-living invertebrates of the Russian Far Eastern Seas / Ed. Sirenco B.I. St. Petersburg: Zoological Institute RAN, 2013. P. 88–91.
 42. *Chertoprud E.S., Garlitskaya L.A., Azovsky A.I.* Large-scale patterns in marine benthic harpacticoid diversity and distribution // *Marine Biodiv.* 2010. V. 40. Iss. 4. P. 301–315.
 43. *Chertoprud E.S., Gheerardyn H., Gomez S.* Community structure of harpacticoid copepods in intertidal and shallow-water habitats of Cat Ba archipelago (Vietnam, South China Sea) // *J. Marine Biol. Ass. U K.* 2013. doi:10.1017/S002531541200104X. P. 1–11.
 44. *Clement M., Ólafsson E.* A redescription of the common harpacticoid *Pseudobradya arctica* (Ólafsson, 1917) comb. nov. (Crustacea, Copepoda) from the Baltic Sea with ecological notes // *Sarsia.* 2001. V. 86. P. 221–228.
 45. *Costello M.J., Emblow C., White R.* European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification // *Coll. Patrimoines Naturels.* 2001. V. 50. 463 p.
 46. *Coull B.C.* The use of long-term biological data to generate testable hypotheses // *Estuaries.* 1985. V. 8. № 2A. P. 84–92.
 47. *Finlay B.J., Fenchel T.* Cosmopolitan metapopulation of free-living microbial eucariotes // *Protist.* 2004. V. 155. P. 2376–244.
 48. *Garlitska L., Neretina T., Schepetov D., Muge N. et al.* Cryptic diversity of the ‘cosmopolitan’ harpacticoid copepod *Nannopus palustris*: genetic and morphological evidence // *Molec. Biol.* 2012. V. 21. P. 5336–5347.
 49. *Hauspie R., Polk P.H.* Swimming behaviour patterns in certain benthic harpacticoids (Copepoda) // *J. Marine Biol. Ass. U K.* 1974. V. 76. P. 95–103.
 50. *Hicks G.R.F.* Tidal and diel fluctuations in abundance of meiobenthic copepods on an intertidal estuarine sandbank // *Marine Ecol. Prog. Ser.* 1992. V. 87. P. 15–21.
 51. *Hicks G.R.F., Coull B.C.* 1983. The ecology of marine meiobenthic copepod // *Oceanogr. Marine Biol.: Ann. Rev.* 1992. V. 21. P. 67–175.
 52. *Hosfeld B.* Ultrastructure of ionocytes from osmoregulatory integumental windows of *Tachidius discipes* and *Bryocamptus pygmaeus* (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) with remarks on the homology of nonsensory dorsal organs of crustaceans // *Acta Zool.* 1999. V. 80. P. 61–74.
 53. *Hosfeld B., Schminke H.K.* The ultrastructure of ionocytes from osmoregulatory integumental windows of *Parastenocaris vicesima* (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) // *Arch. Hydrobiol.* 1997. V. 139. P. 389–400.
 54. *Huys R., Ohtsuka S., Conroy-Dalton S., Kikuchi Y.* Description of two new species of *Neotachidius* Shen and Tai, 1963 (Copepoda, Harpacticoida, Tachidiidae) from Korean brackish waters and proposal of a new genus *Tachidius* (*Tachidius*) *vicinospinalis* Shen and Tai, 1964 // *Zool. J. Linn. Soc.* 2005. V. 143. P. 133–159.
 55. *Ingole B.S., Ansari Z.A., Parulecar A.H.* Benthic harpacticoid copepod community of Saphala salt marsh along the west coast of India // *Indian J. Marine Sci.* 1990. V. 19. P. 217–220.

56. *Ito T.* Descriptions and records of marine harpacticoids copepods from Hokkaido, VII // J. Fac. Sci., Hokkaido Univ. Ser. VI. Zool. 1979. V. 22. № 1. P. 42–68.
57. *Ito T.* Descriptions and records of marine harpacticoids copepods from Hokkaido, VIII // J. Fac. Sci., Hokkaido Univ. Ser. VI. Zool. 1981. V. 22. № 4. P. 422–450.
58. *Kruskal J.B.* Nonmetric multidimensional scaling // Psychometrika. 1964. V. 29. P. 1–27; 115–129.
59. *Lang K.* Monographi der Harpacticiden. Lund: Hakan Ohlssons Boktryckery, 1948. V. 1, 2. 1682 p.
60. *Lang K.* Copepoda Harpacticoida from the Californian Pacific coast // Kungliga Svenska Vetensk-Akademiens Handlingar, Fjarde Serien, 1965. V. 10. 560 p.
61. *McLusky D.S.* The estuarine ecosystem. Glasgow, London: Blackie, 1981. 150 p.
62. *Rao B.K., Murty K.V.R.* Ecology of intertidal meiofauna of the Kakinada Bay (Gautami-Godavari Estuarine System), east coast of India // Indian J. Marine Sci. 1998. V. 17. № 1. P. 40–47.
63. *Rocha-Olivares A., Fleeger J.W., Foltz D.W.* Decoupling of molecular and morphological evolution in deep lineages of a meiobenthic harpacticoid copepod // Molec. Biol. Evol. 2001. V. 18. P. 1088–1102.
64. *Schizas N.V., Street G.T., Coull B.C., Chandler G.T. et al.* Molecular population structure of the marine benthic copepod *Microarthridion littorale* along the southeastern and Gulf coasts of the USA // Marine Biol. 1999. V. 135. P. 399–405.
65. *Shen C.J., Tai A.Y.* Preliminary analysis of the characteristics of the harpacticoid copepod fauna of China and description of some new species // Acta Zool. Sinica. 1973. V. 19. № 4. P. 365–384.
66. *Shepard R.N.* The analysis of proximities: multidimensional scaling with an unknown distance function. I and II // Psychometrika. 1962. V. 27. P. 125–140; 219–246.

Harpacticoida (Copepoda) Fauna and the Taxocenes Structure of Brackish Lagoons and Estuaries of the Far East

E. S. Chertoprud, S. E. Frenkel, A. A. Novichkova, S. S. Vodop'yanov

On the basis of the original data and literature sources the species composition of Harpacticoida (Copepoda) in the plankton of brackish waters of four Far Eastern regions was described: Khabarovsk Krai, Sakhalin Island, Kamchatka Peninsula, the Commander Islands. The compiled list includes 32 harpacticoid species of 22 genera and 10 families. The representatives of the typical brackish families Canthocamptidae and Ectinosomatidae account for about one third of the total. Six of the species are new to science: 4 species of *Halectinosoma*, *Amphiascus* sp. 1 and *Schizopera* sp. 1. The main part of the fauna form cosmopolitan species (38% of total number), a less diversity have endemic (25%), as well as species with the arctic (12%), tropical (9%), north american (9%) types of areas. There are 17 types of the harpacticoid taxocenes of the observed water bodies. Also the influence of salinity and temperature on these species complexes was characterized. The hypothesis about cosmopolitanism of brackish waters fauna and intrazonality of the estuarine harpacticoid taxocenes structure were tested. It is shown that the structure of genera dominance in taxocenes, allocated for temperate latitudes of the Far East, demonstrates significant similarity with Arctic and Tropical regions.