

УДК 551.465

МЕЙОБЕНТОС И СООБЩЕСТВО НЕМАТОД ЕНИСЕЙСКОГО ЗАЛИВА И ПРИЛЕГАЮЩЕГО ШЕЛЬФА КАРСКОГО МОРЯ

© 2017 г. Д. А. Портнова, Л. А. Гарлицкая, А. А. Удалов, Д. В. Кондарь

*Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия**e-mail: daria.portnova@gmail.com*

Поступила в редакцию 12.04.2016 г.

После доработки 14.06.2016 г.

Материал получен на субмеридиональном разрезе от Енисейского залива до прилегающих частей шельфа Карского моря. Длина разреза составляет 550 км и охватывает глубины от 13 до 62 м. В качестве орудий отбора проб были использованы мультикорер и трубка Неймисто. Мейобентос представлен 13 таксонами высокого ранга. Доминирующим таксоном среди многоклеточного мейобентоса являются Nematoda, субдоминантом — Nannacticoida. Обилие и таксономическое разнообразие мейобентоса и нематод увеличивается от опресненной части Енисейского залива в сторону шельфа Карского моря. Выделены три типа таксоцены: пресноводный, солоноватоводный и морской. Таксоцены эстуарной зоны не отличается специфическим набором видов и состоит из видов, характерных для сообщества нематод как опресненной, так и морской зон. В трофической структуре таксоцены нематод Енисейского залива доминируют нематоды с выраженной стомой и вооружением разнотипной величины. В эстуарии и на шельфе преобладают селективные и неизбирательные детритофаги.

DOI: 10.7868/S0030157417010154

ВВЕДЕНИЕ

Карское море — краевой мелководный арктический бассейн. Важнейшим фактором гидрологического режима Карского моря является речной сток. В Карское море впадают две крупнейшие реки Сибири — Обь и Енисей. Карское море принимает более половины речного стока Сибирской Арктики и более трети всего речного стока в Арктику [38]. История гидробиологических исследований в Карском море насчитывает почти 200 лет. В результате многих экспедиций были получены сведения о таксономическом составе, пространственно-временном распределении, влиянии факторов среды на распределение и морфологическую изменчивость гидробионтов, и на некоторые таксоны макробентоса [12]. В Обской губе и в Енисейском заливе проведены многочисленные работы, которые показывают, что при переходе от устья Оби и Енисея к открытым участкам моря наблюдается увеличение разнообразия и последовательная смена донных биоценологических комплексов, выражающаяся в смене руководящих таксонов донных биоценозов [1–3, 21–23, 32]. По сравнению с макробентосом, изучение мейобентоса в арктических морях России проводилось крайне неравномерно. Мейофауна Баренцева, Печорского и Белого морей была детально изучена [9, 18], тогда как в Восточном секторе Северного Ледовитого океана было проведе-

но значительно меньше исследований [4, 6, 17]. В южной части Карского моря исследования были сосредоточены на изучении сообщества известковых бентосных фораминифер [40]. Качественный состав и количественное распределение мейобентоса в Карском море было изучено только на захоронении радиоактивных отходов вдоль восточного побережья архипелага Новая Земля от зал. Абросимова до зал. Степового и в районе Новоземельской впадины [5, 39]. Особое внимание было уделено оценке влияния радиоактивного загрязнения на сообщество мейобентоса [18, 25].

Фауну свободноживущих нематод морей Советского Союза изучал И.Н. Филипьев. Он является автором нескольких работ по нематодам северных морей СССР: о нематодах отряда Enoplida [24] и нематодах Северного Ледовитого океана [15]. Свободноживущие морские нематоды сем. Leptosomatidae европейской Арктики [10] и отр. Enoplida, обитающие в морях бывшего СССР [11] описаны Т.А. Платоновой. Наиболее полно таксономическое разнообразие нематод в Карском море представлено у Гальцовой и Кулангиевой [4].

В задачу наших исследований входило выявление особенностей таксономического состава и закономерностей распределения многоклеточного мейобентоса и морских свободноживущих не-

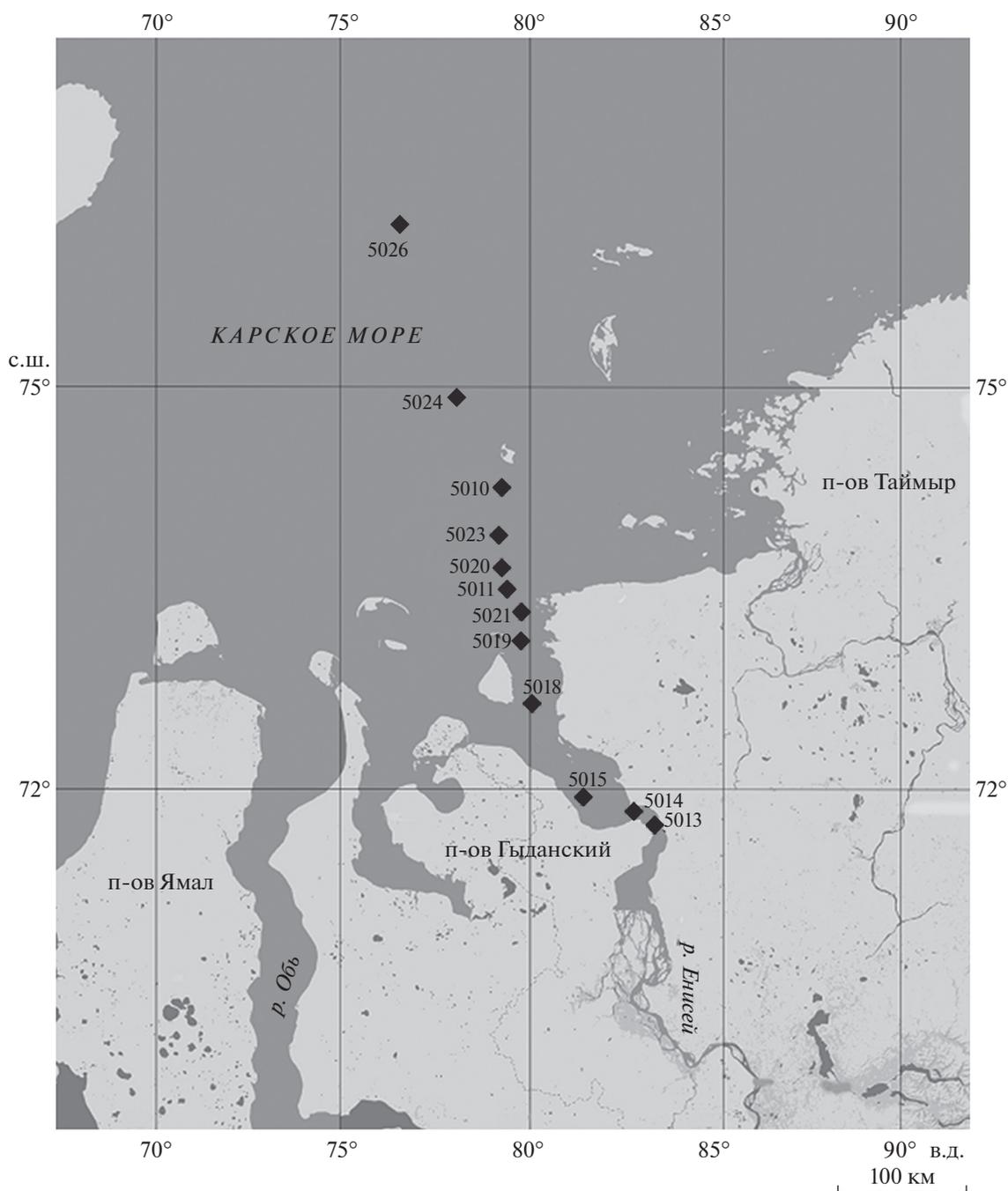


Рис. 1. Карта станций Енисейского разреза.

матод в эстуарии Енисея и прилегающих районах шельфа Карского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе был использован материал, полученный в ходе 59-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш» в сентябре–октябре 2011 г. Был произведен субмеридианальный разрез от $71^{\circ}49.38'$ до $75^{\circ}59.82'$ с.ш. Всего было сделано 12 станций (рис. 1,

табл. 1). В качестве орудий отбора проб были использованы мультикорер и трубка Неймисто. Длина разреза составляет 550 км и охватывает глубины от 13 до 62 м. Расстояние между станциями вдоль трансекты варьирует от 25 до 80 км.

Для изучения количественных характеристик мейобентоса на каждой станции было отобрано по две колонки грунта площадью 3 см^2 на глубину 5 см от поверхности осадка. Каждая проба фиксировалась забуференным на фильтрованной

Таблица 1. Характеристика станций

Станции	Координаты		Глубина, м	Орудие лова	Грунт				Вода		
	с.ш.	в.д.			характеристика слоя 0–5 см донных осадков	влажность, %	Сорг, %	соленость, psu		Т, С°	
								поверхностный слой 0–5 м	придонный горизонт		
5013	71 49'	82 59'	32	МК	Мелко- и среднезернистый песок, с примесью пелитового материала, растительного детрита, обломков раковин. Слабый запах сероводорода.	–	0.623	0.069	0.07	9.5	
5014	71 52'	82 11'	9	МК	Мелко- и среднезернистый песок, с примесью пелитового материала, растительного детрита	21.9–32.7	0.34	0.06	0.07	9.23	
5015	72 10'	80 59'	13.5	МК	Пелитовый ил	55.1–68.4	2.55	0.52	23.4	4.4	
5018	72 48'	79 59'	20	МК	Пелитовый ил, с примесью алевроито-песчаного материала	–	2.404	13.3	31.1	0.33	
5019	73 10'	79 51'	25,6	ТН	Пелитовый ил, коричневый, обводненный	–	–	–	31.6	–0.5	
5021	73 23'	79 49'	34	ТН	Пелитовый ил	–	–	16.4	32.6	–0.38	
5011	73 34'	79 46'	36	ТН	Пелитовый ил	–	1.515	13.6	32.5	–0.28	
5020	73 43'	79 23'	30	ТН	Алевропелит, жидкий, сильно обводненный	–	–	–	32.6	–1.4	
5023	74 01'	78 53'	27	ТН	Алевропесок	–	–	16.6	32.1	–1.4	
5010	74 17'	78 37'	31	ТН	Песчаный алевропелит, с большим количеством растительных остатков	–	–	26.2	32.1	–1.4	
5024	74 57'	77 53'	39	ТН	Мелко- и среднезернистый песок, с примесью алевроита	–	–	–	33.3	–1.5	
5026	75 59'	76 40'	62	ТН	Пелитовый ил с примесью песчано-алевроитового материала	43–47.8	0.347	24.1	34	–1.4	

Примечание. МК-мультикорер; ТН – трубка Неймисто. “–” нет данных. Данные о солености, влажности грунта, содержании Сорг были взяты из работы Леин и др. [7].

морской воде 4% формалином. В лаборатории все мейобентосные пробы были окрашены красителем “Бенгальская роза” и промыты на сите с ячейкой 42 мкм. Для экстракции организмов из проб был применен метод центрифугирования в градиенте плотности водного коллоидного раствора силикатов (LEVASIL®) [34]. Весь многоклеточный мейобентос был подсчитан и классифицирован по таксонам. Из каждой пробы было отобрано по 200 нематод для идентификации. Если в пробе было меньше 200 нематод, то выбирались все черви. Отобранные экземпляры нематод переводили по стандартной методике через жидкость Зайнхорста (70 частей дистиллированной воды, 29 частей 95% этанола и 1 часть глицерина) [41] в глицерин и монтировали на предметных стеклах для микроскопирования. Определение нематод проводилось с помощью микроскопа Olympus BX-51. В результате было подготовлено 1500 препаратов. Расчет и анализ сходства проб проводился с использованием индексов Симпсона, Шеннона, Маргалёфа, Дайса, Брея-Кертиса, индекса доминирования и выравнивания. На основании полученных значений проводили ординацию методом многомерного шкалирования для выявления общих тенденций в распределении сообществ. Статистические расчеты проводились при помощи пакетов программы PAST [28].

ХАРАКТЕРИСТИКИ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

На профиле с юга на север выделяются области распространения пресных (речных) водных масс → водных масс зоны смешения (в эстуарии) речных и морских вод → водных масс внутреннего шельфа → водных масс внешнего шельфа. Соленость поверхностных вод на профиле изменяется от 0.06 до 26.2, на самой южной станции разреза (ст. 5013) соленые морские воды практически отсутствуют. Придонная вода более соленая, 0.07 psu в устье до 34 psu на внешнем шельфе (табл. 1). Зона смешения речных и морских вод во время работы экспедиции имела сложное строение и состояла из вертикальной фронтальной зоны, проходящей между станциями 5013 и 5018, и из горизонтальной фронтальной зоны, охватывающей южную часть моря (до ст. 5026) [7]. В исследованном районе четко были выделены три зоны, существенно различающиеся по гидрофизическим и гидрохимическим условиям [7, 8]: опресненная зона Енисейского эстуария (станции 5013, 5014 и 5015); зона эстуарного фронта, на выходе из залива, в зоне смешения речных и морских вод (станции 5018, 5019, 5021); и мористая зона (станции 5011, 5020, 5023, 5010, 5024, 5026) – внутренний Карский шельф.

На разрезе выделяются две основные области, где проходит массовое осаждение и окисление в

верхнем слое осадков органического вещества. В придонных водах на ст. 5015 наблюдается рост всех биогенных элементов, снижение содержания растворенного кислорода, что свидетельствует о высокой интенсивности деструкционных процессов и “молодости” органического вещества осадков. Вторая область разложения органического вещества находится ниже по течению (станции 5020 и 5021), где рельеф дна залива образует впадину, отгороженную от мористой части участком с небольшими глубинами. Повышение содержания биогенных элементов выражено здесь слабее, чем выше по течению [8].

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Таксономический состав мейобентоса. В составе мейобентоса зарегистрировано 13 таксонов высокого ранга. Меньше всего таксонов отмечено в опресненной части залива, и с продвижением на север по разрезу разнообразие мейобентоса увеличивается до 10 (табл. 2). Доминирующим таксоном среди многоклеточного мейобентоса являются Nematoda (86% от общего обилия). Второй по обилию группой выступают Harpacticoida (9% от общего обилия). Сравнение всех станций методом кластерного анализа при помощи индекса Дайса показало, что таксономический состав мейобентоса в опресненной части Енисейского залива сильно отличается от мейофауны эстуария и шельфа. Тогда как между станциями, собранными в эстуарии и на шельфе Карского моря сходство таксономического состава более 75% (рис. 2).

2. Количественные данные о распределении многоклеточного мейобентоса и нематод. Средняя численность многоклеточного мейобентоса в опресненной части Енисейского залива (станции 5013, 5014, 5015) составила 365.7 ± 281.8 экз/10 см², на выходе из залива 1165 ± 93 экз/10 см² (станции 5018, 5019, 5021), а на шельфе Карского моря 1262.2 ± 889.4 экз/10 см² (станции 5011, 5020, 5023, 5010, 5024, 5026). Средняя плотность поселения нематод в Енисейском заливе составила 205 ± 150 экз/10 см², на выходе из залива 918 ± 71 экз/10 см², на шельфе 1097.6 ± 825 экз/10 см². Обилие мейобентоса и нематод увеличивается от опресненной части Енисейского залива в сторону шельфа Карского моря (рис. 3).

3. Характеристики таксоцены нематод. Всего было обнаружено 7246 особи нематод. В районе Енисейского разреза зарегистрировано 74 вида, принадлежащих к 48 родам и 28 семействам. Полный список видов приведен в таблице 3. Число видов на станцию варьировало от 4 до 33 (табл. 3). Наиболее высокое видовое разнообразие отмечено в семействах Oxystominidae (11 видов) и Xyalidae (10 видов). Анализ пространственного распределения числа видов показал возрастание разнообра-

Таблица 2. Распределение многоклеточного мейобентоса по станциям. Науплиальные стадии указаны в таблице, но не принимались за отдельный таксон

Обилие экз/ 10 см ²	Станции											
	5013	5014	5015	5018	5019	5021	5011	5020	5023	5010	5024	5026
Nematoda	270	33	312	973	943	838	396	281	1608	437	2215	1649
Narptacoida	113	2	134	102	173	156	53	32	33	41	72	161
Науплии	135	0	60	56	46	33	5	6	19	29	21	150
Narptacoida												
Kinorhyncha	0	0	0	11	67	27	29	5	2	22	14	3
Ostracoda	0	0	0	0	9	2	14	6	13	11	24	45
Gastrotricha	0	0	0	0	5	2	0	0	0	5	0	3
Turbellaria	9	0	0	0	5	0	0	6	2	2	5	0
Oligochaeta	9	0	0	0	3	0	0	0	9	2	2	0
Tardigrada	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polychaeta	11	6	0	3	13	6	8	6	24	19	29	3
Bivalvia	0	0	0	0	0	6	3	3	2	0	2	3
Cyclopoida	0	0	0	3	0	9	2	0	2	5	0	8
<i>Boreohydra</i> sp.	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	5	6
Malacostraca	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	5	5
Всего таксонов	6	3	2	6	8	8	7	7	10	10	10	10

разия в направлении от опресненной зоны Енисейского залива через эстуарий к шельфу Карского моря. Больше всего видов было найдено на самой глубоководной станции на шельфе (ст. 5026 – 33 вида), а меньше всего на самой мелководной в Енисейском заливе (ст. 5014 – 4 вида) (рис. 3). Ожидаемое число видов (на 23 особи) в опресненной части залива составляет в среднем 7, в эстуарии 11, а на шельфе 10.

Интегральные характеристики таксоцены нематод на всех станциях приведены в табл. 3. На основании присутствия/отсутствия видов на каждой станции были рассчитаны индексы сходства. В опресненной части залива таксоцен нематод чрезвычайно бедный (4–8 видов), при этом виды на всех трех станциях разные. Интересная особенность станции 5013 заключается в доминировании пресноводного вида нематод *Punctodora ratzemburgensis*, больше нигде не отмеченного. На ст. 5014 зарегистрированы другие, больше нигде не встреченные виды нематод (*Anonchus* sp., *Daptonema* sp.3, *Dorylaimus* sp., *Tripylla affinis*). По численности на ст. 5015 доминирует *Chromadora* sp. Однако как на ст. 5013, так и на ст. 5015 присутствуют виды, обитающие как в эстуарии, так и на шельфе (например, *Sabatieria ornata*, *Sphaerolaimus* sp.). Таким образом, сообщество нематод этих станций можно охарактеризовать, как солоноватоводное. Для эстуария и шельфа характерно высокое сходство видового состава таксоцены нематод (рис. 4). Доминантами сообщества в эстуарии являются виды *Microlaimus* sp., *Filipjeva arctica*, *Cervonema brevicauda*. На всех шельфовых станциях самая высокая доля в сообществе нематод приходится на виды *Sabatieria ornata*, *Paramonhystrera*

concinna, *Paramonhystrera levicula*. Исключение составляет ст. 5010, для которой характерно низкое разнообразие, доминирование *Filipjeva arctica* и присутствие редких видов, не отмеченных на других станциях (*Daptonema* sp. 2, *Halalaimus turbidus*, *Oxystomina cobbi*).

Для изучения степени сходства видового состава в исследованной области был использован метод многомерного шкалирования. Были выделены три типа таксоцены: пресноводный (ст. 5014), солоноватоводный (станции 5013, 5015) и морской (станции 5018, 5019, 5021, 5011, 5020, 5023, 5010, 5024, 5026). Таксоцен эстуарной зоны не отличается специфическим набором видов и состоит из видов, характерных для сообщества нематод как опресненной, так и морской зон (рис. 5).

4. Трофическая структура таксоцены нематод. Практически у всех нематод самая передняя часть глотки в большей или меньшей степени модифицирована в стому, которая первоначально захватывает пищевой комок. Стома разнообразно устроена у представителей разных семейств и родов. Строение стомы связано со спектром пищевых объектов и способом питания. На основании строения стомы, согласно классификации, предложенной Визером [46] мы попытались определить, есть ли разница между трофотипами нематод, населяющими осадок вдоль по разрезу. В трофической структуре таксоцены нематод Енисейского залива доминируют нематоды с хорошо выраженной ротовой полостью (1В, 2А), без вооружения (1В) и сосребывателей (2А). В эстуарии и на шельфе преобладают селективные и избирательные детритофаги (1А, 1В). На самой

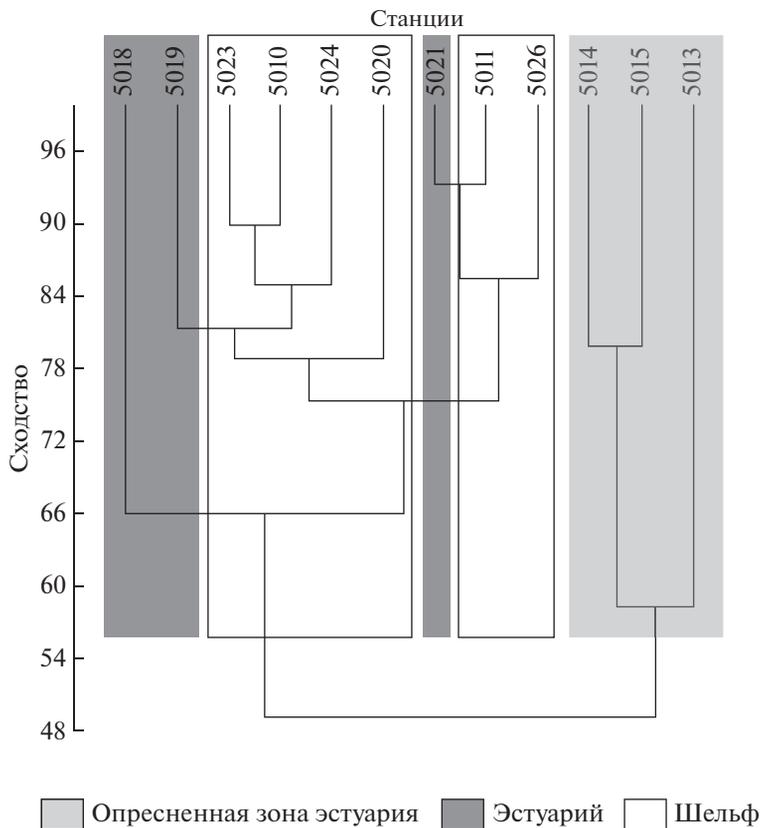


Рис. 2. Дендрограмма сходства таксономического состава мейобентоса. В качестве меры сходства был использован индекс Дайса.



Рис. 3. Распределение численности всего мейобентоса и доминирующих групп вдоль Енисейского разреза. Над столбцами с численностями указано количество таксонов мейобентоса и число видов нематод, зарегистрированных для каждой станции.

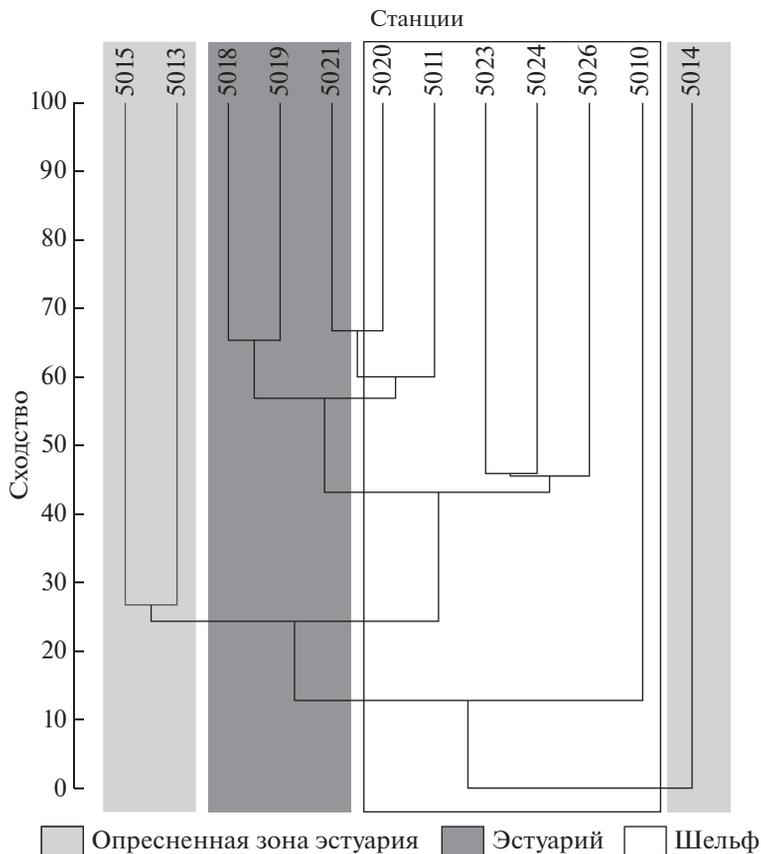


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава таксоцена нематод. В качестве меры сходства был использован индекс Дайса.

глубокой станции увеличивается доля нематод с вооружением в виде некрупных подвижных зубов в ротовой полости (2А) (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Качественный состав и количественное распределение многоклеточного мейобентоса в Карском море были изучены вдоль восточного побережья архипелага Новая Земля от залива Абросимова до залива Степового (44–74 м), в районе Новоземельской впадины (333–403 м) [5, 39], несколько станций было собрано вдоль западного побережья полуострова Таймыр и одна станция в Енисейском заливе [18]. В результате анализа таксономического состава и пространственного распределения мейобентоса по арктическому шельфу всего было обнаружено 9 таксонов псевдомейобентоса (микросокпические личинки макробентоса) и 12 таксонов эумейобентоса (постоянные таксоны мейофауны) [18]. Полученные нами результаты подтверждают довольно высокое разнообразие мейофауны на шельфе Карского моря. Соленостный режим оказывает сильнейшее влияние на мейофауну. По мере опреснения происходит изменение таксономической структуры

мейобентоса. По нашим результатам на пресноводных станциях число таксонов ниже, чем в эстуарии и на шельфе. Однако все таксоны мейобентоса, зарегистрированные в заливе, присутствуют и на шельфе. Исключение составляют Tardigrada, отмеченные только на ст. 5013. Это небольшая группа, включающая как наземно-пресноводные, так и морские формы.

По видовому составу в исследованной области четко выделяются два таксоцена: пресноводный и морской. Сообщество нематод эстуария не отличается специфическим набором видов, состоит из пресноводных и морских эвригаллиных видов нематод и представляет собой обедненный вариант морского сообщества.

Для опресненной зоны эстуария характерно невысокое таксономическое разнообразие мейобентоса и сообщества нематод. Низкая плотность нематод, и других групп, играющих ведущую роль в морском мейобентосе, является общей особенностью пресноводных сообществ [9]. В эстуариях олигогаллиная зона достаточно часто подвержена воздействию критических значения солености (приливные, сезонные, погодные), которые по физиологическим причинам не могут преодолеть

Таблица 3. Список видов свободноживущих нематод. В процентах от общей численности нематод, идентифицированных на станции

	5013	5014	5015	5018	5019	5021	5011	5020	5023	5010	5024	5026
Aegialoalaimidae												
<i>Aegialoalaimus</i> sp.	0	0	0	0	0	1.1	0	3.4	1.2	0	0	4.0
Anticomidae												
<i>Anticoma</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1.2	0	0	0
Aphanolaimidae												
<i>Anonchus</i> sp.	0	16.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Axonolaimidae												
<i>Axonolaimus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	1.8	0	0	0	0	2.7
Ceramomonematidae												
<i>Pselionema simplex</i>	0	0	0	0	5.4	0	0	0	0	0	0	0.7
Chromadoridae												
<i>Chromadora</i> sp.	0	0	35.5	3.9	10.7	2.1	0	10.3	0	0	0	0
<i>Endeolophos</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.5	1.3
<i>Innocuonema</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	8.2	0	4.6	17.3
<i>Punctodora ratzemburgensis</i>	37.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Comesomatidae												
<i>Cervonema brevicauda</i>	0	0	0	1.3	6.3	29.5	9.1	0	0	0	1.5	4.0
<i>Cervonema shiae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7
<i>Cervonema tenuicauda</i>	0	0	0	7.8	1.8	1.1	5.5	6.9	0	0	0	3.3
<i>Sabatieria ornata</i>	4.2	0	0	11.7	2.7	14.7	25.5	3.4	36.5	22.2	6.2	20
<i>Sabatieria pulchra</i>	0	0	3.2	1.3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sabatieria punctata</i>	0	0	0	0	1.8	1.1	0	0	0	0	0	0
Cyatholaimidae												
<i>Cyatholaimus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1.2	0	0	0
<i>Marylynnia</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	3.5	0	0	0
<i>Pomponema</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	2.4	0	0	0.7
Desmodoridae												
<i>Desmodora</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7
Desmoscolecidae												
<i>Desmoscolex</i> sp.	0	0	0	0	0	1.1	0	3.4	3.5	0	0	0
<i>Quadricomoides</i> sp.	0	0	0	0	0.9	0	0	0	0	0	0	0
Diplopeltidae												
<i>Campylaimus cylindricus</i>	0	0	0	1.3	1.8	0	0	0	0	0	1.5	0
<i>Campylaimus inaequalis</i>	0	0	0	0	1.8	0	0	0	0	0	1.5	0
<i>Diplopeltis ornatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7
<i>Diplopeltula incisa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7
<i>Diplopeltula</i> sp. n. 1	0	0	0	1.3	0.9	0	0	0	0	0	1.5	0
<i>Diplopeltula</i> sp. n. 2	0	0	3.2	0	0	0	0	0	0	0	1.5	0
<i>Southerniella</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.1	0

Таблица 3. Продолжение

	5013	5014	5015	5018	5019	5021	5011	5020	5023	5010	5024	5026
Diplopeltoidea												
<i>Diplopeltoidea</i> sp. n. 1	0	0	0	0	0	1.1	0	0	0	0	0	0
Dorylaimidae												
<i>Dorylaimus</i> sp.	0	16.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Enchelidiidae												
<i>Abelbola</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.3
Enoplidae												
<i>Enoplus</i> sp.	0	0	0	0	1.8	0	1.8	0	0	0	0	0
Leptolaimidae												
<i>Leptolaimoides</i> sp.	0	0	0	0	0	1.1	0	0	0	0	0	0
<i>Leptolaimus nobilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2.4	0	0	0.7
<i>Leptolaimus</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.3
<i>Leptolaimus</i> sp. 2	4.2	0	3.2	0	2.7	0	0	3.4	0	0	0	0
<i>Leptolaimus</i> sp. n. 1	25.0	0	0	0	0	0	1.8	0	0	0	0	0
Linhomoidae												
<i>Eleutherolaimus</i> sp.	0	0	0	0	0	5.3	0	0	3.5	0	7.7	3.3
<i>Linhomoeus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.5	0.7
<i>Metalinhomoeus</i> sp.	0	0	0	0	1.8	0	0	0	0	0	0	0
<i>Terschellingia distlamphida</i>	0	0	0	11.7	0	0	0	0	7.1	0	6.2	0
<i>Terschellingia longicaudata</i>	0	0	0	0	0	1.1	3.6	0	5.9	0	3.1	0.7
Microlaimidae												
<i>Microlaimus</i> sp.	0	0	19.4	14.3	6.3	2.1	1.8	6.9	2.4	0	6.2	10
Monhysteridae												
<i>Diploaimelloides</i> sp.	0	0	0	0	0.9	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monhystrella</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.0
Monoposthiidae												
<i>Monoposthia</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7
Neotonchidae												
<i>Comesa</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.5	0
Oxystominidae												
<i>Halalaimus americanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6.2	0
<i>Halalaimus comatus</i>	0	0	0	0	1.8	0	3.6	3.4	0	0	1.5	0.7
<i>Halalaimus gracilis</i>	8.3	0	0	3.9	0.9	0	0	0	2.4	0	12.3	0
<i>Halalaimus marri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.3
<i>Halalaimus thalassinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1.2	0	0	0
<i>Halalaimus turbidus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11.1	0	0
<i>Halalaimus variabilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1.2	0	0	0
<i>Halalaimus</i> sp. n. 1	0	0	0	0	0.9	0	0	0	1.2	0	0	0
<i>Oxystomina alpatovi</i>	0	0	3.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Таблица 3. Окончание

	5013	5014	5015	5018	5019	5021	5011	5020	5023	5010	5024	5026
<i>Oxystomina cobbi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11.1	0	0
<i>Oxystomina elongata</i>	0	0	0	0	3.6	1.1	0	3.4	1.2	0	1.5	6.7
Rhabdodemaniidae												
<i>Rhabdodemanina</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7
Selachinematidae												
<i>Latronema</i> sp.	0	0	0	0	0.9	0	0	0	1.2	0	0	0
Sphaerolaimidae												
<i>Sphaerolaimus</i> sp.	16.7	0	12.9	2.6	2.7	1.1	0	0	2.4	0	1.5	0.7
Thoracostomopsidae												
<i>Epacanthion</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1.2	0	0	0
<i>Paramesacanthion</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.7
Tripylidae												
<i>Tripyla affinis</i>	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Xyalidae												
<i>Ammotheristus helgolandicus</i>	0	0	0	1.3	0	0	0	0	0	0	3.1	0
<i>Daptonema</i> sp. 1	4.2	0	0	2.6	2.7	16.8	9.1	3.4	4.7	0	6.2	2.0
<i>Daptonema</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11.1	0	0
<i>Daptonema</i> sp. 3	0	16.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Daptonema</i> sp. 4	0	0	19.4	1.3	1.8	1.1	1.8	0	0	0	0	2.0
<i>Daptonema</i> sp. 5	0	0	0	1.3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Filipjeva</i> sp. n. 1	0	0	0	2.6	4.5	2.1	5.5	6.9	1.2	0	0	0.7
<i>Filipjeva arctica</i>	0	0	0	7.8	21.4	2.1	7.3	3.4	0	44.4	0	2.0
<i>Paramonhystera concinna</i>	0	0	0	13.0	6.3	3.2	7.3	41.4	0	0	3.1	0
<i>Paramonhystera levicula</i>	0	0	0	9.1	5.4	11.6	14.5	0	2.4	0	15.4	3.3
Число видов	7	4	8	19	27	20	15	13	24	5	24	33
Число особей на 10 см ²	270	33	312	973	943	838	396	281	1607	437	2215	1649
Индекс доминирования	0.243	0.333	0.222	0.091	0.084	0.157	0.123	0.206	0.163	0.284	0.072	0.095
Индекс Симпсона	0.757	0.667	0.778	0.909	0.916	0.843	0.877	0.794	0.837	0.716	0.928	0.905
Индекс Шеннона	1.617	1.242	1.711	2.593	2.876	2.26	2.369	2.082	2.495	1.427	2.878	2.838
Индекс Маргалефа	1.888	1.674	2.038	4.144	5.51	4.172	3.494	3.564	5.191	1.82	5.51	6.386
Выравненность	0.831	0.896	0.823	0.881	0.873	0.755	0.875	0.812	0.785	0.887	0.905	0.812

большинство как морских, так и пресноводных видов. В связи с этим в области опреснения в эстуарии почти невозможна соленостная акклиматизация и состояние сообщества мейобентоса крайне неустойчиво [14].

Распределение численности мейофауны в зависимости от типа грунта показывает, что средние значения максимальны на илах и мелкозернистых песках, и отчетливо уменьшаются на песчаных грунтах [9]. Помимо резкой смены условий свя-

занных с перепадами солености в зоне опреснения эстуария, на станциях 5013 и 5014 присутствует крупный грунт, на котором роль обычных доминирующих групп мейобентоса снижается. Как показано в региональных исследованиях, основную роль в сообществах мейофауны начинают играть другие группы, в первую очередь олигохеты и турбеллярии, а также личинки макробентоса [13, 14].

На выходе из Енисейского залива (ст. 5018) разнообразие увеличивается, в осадке появляются

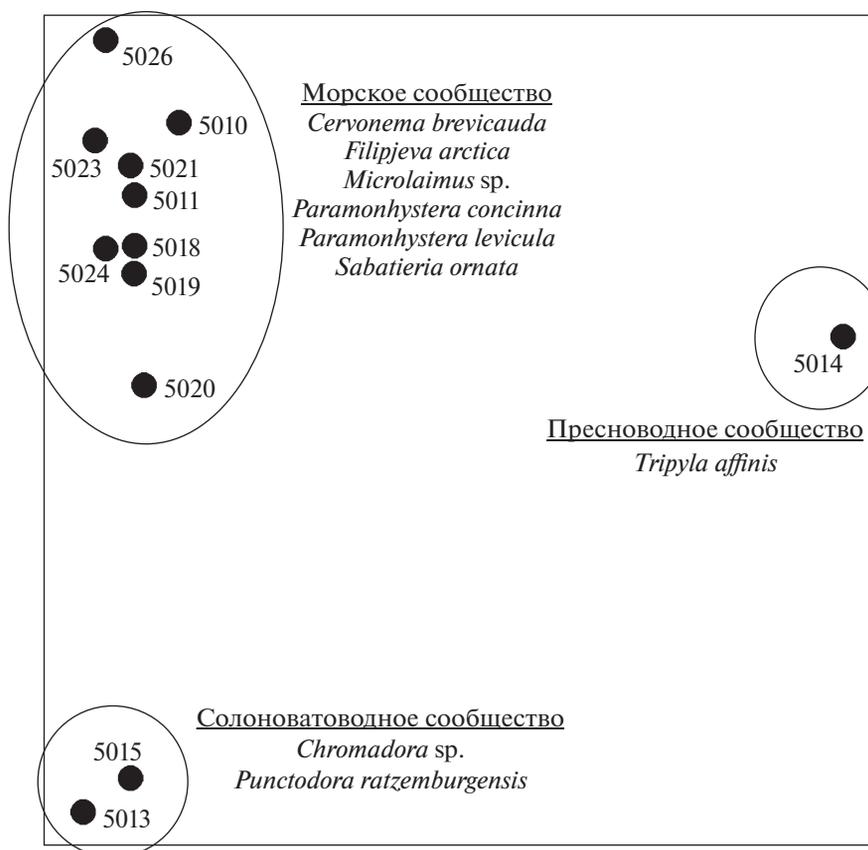


Рис. 5. Классификация станций методом многомерного шкалирования. Указаны тип сообщества нематод и доминирующие виды.

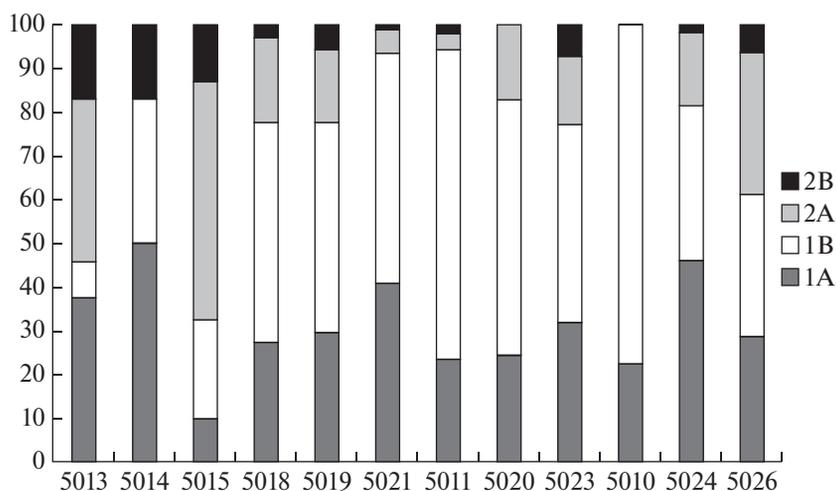


Рис. 6. Трофическая структура таксоцена нематод на Енисейском разрезе. По оси ординат доля каждого трофотипа на соответствующей станции. 1А – селективные детритофаги, 1В – неизбирательные детритофаги, 2А – соскребыватели, 2В – хищники.

Boreohydra sp., *Kinorhynha* и *Cyclopoida*. По мере продвижения с юга на север таксономический состав всего мейобентоса и нематод увеличивается. Однако на трех станциях, расположенных на

шельфе в середине разреза разнообразие и численность организмов снижается. Как было указано выше, на трансекте выделяются две области, в районе станций 5015 и 5020, где проходит массо-

вое осаждение и окисление органического вещества в верхнем слое осадков [8]. На ст. 5020 происходит изменение динамических характеристик потока, и особенность рельефа дна залива создает условия для осаждения несомой водой взвеси [8], что приводит к уменьшению разнообразия и количества многоклеточного мейобентоса и нематод. Низкая плотность поселения и разнообразие организмов на ст. 5010, скорее всего, связана с наличием крупного грунта и большого количества растительных останков, которые мейобентос избегает и не заселяет.

Нематоды являются важным компонентом мейофауны. В абсолютном выражении они составляют самую обильную группу многоклеточных животных. Первый список видов нематод для морей Арктики был опубликован в 2001 г [4]. Для Карского моря было определено 104 вида из 50 родов, из них 21 вид впервые для данного региона. Однако никаких экологических наблюдений опубликовано не было. В большинстве крупных фаунистических работ есть разделы по приуроченности видов нематод к определенным субстратам и совместной встречаемости видов. Видовой состав и разнообразие сообщества нематод определяется в основном фактурой субстрата и подвижностью омывающей его воды. Более того, фауны нематод одного и того же субстрата из отдаленных друг от друга морей могут больше совпадать по родовому и видовому составу, чем население разных сред на расстоянии десятка метров друг от друга [16].

Широко распространенный вид почвенных нематод *Tripylla affinis* был отмечен на ст. 5014 как доминант. Скорее всего, этот вид попал в пробу вместе с растительными останками. Для Арктики вид *Tripylla affinis* регистрировался на п-ве Таймыр, Северная Земля, островах Новая Земля и Вайгач [30]. Доминант таксоцены нематод на ст. 5013 *Punctodora ratzemburgensis* был отмечен ранее для пресных вод п-ва Таймыр, островов Новая Земля и Вайгач [30]. Традиционно, выделяют три типа сообществ морских нематод, которые определяются типами субстрата. Правда резких границ между типами субстратов и сообществами нет, а есть переходы или промежуточные состояния. Выделяются сообщества грубозернистых осадков (крупного песка, битой ракушки, гравия), тонкозернистых осадков (заиленного песка и ила), и фитали (население поверхности талломов и ризоидов макрофитов). На всем разрезе представлено сообщество второго типа. Характерные формы иловой фауны — широко распространенные виды *Terschellingia longicaudata*, *T. distlamphida*, *C. tenuicauda*, *C. brevicauda*, представители родов *Sabatieria*, *Sphaerolaimus*, *Halalaimus*, *Paramonhystera*, *Cervonema*, *Microlaimus*. По нашим результатам все вышеперечисленные виды и роды входят в пятерку первых на всех станциях в эстуарии и на шельфе.

Для трех станций, собранных в олигогалинной зоне Енисейского залива характерно различие между сообществами по видовому составу, обусловленное присутствием как пресноводных видов нематод (*Anonchus* sp., *Punctodora ratzemburgensis*, *Tripylla affinis*), так и родами и видами, обитающими на шельфе (*Sphaerolaimus* sp., *Daptonema* spp., *Leptolaimus* spp., *Halalaimus gracilis*). Именно поэтому были выделены пресноводный таксоцен нематод на ст. 5014 и солоноватоводный на станциях 5013 и 5015. Однако сообщество нематод зоны смешения речных и морских вод не отличается специфическим набором видов, и состоит из видов, характерных для таксоценов нематод как опресненной, так и морской части разреза. Наша работа подтверждает данные, о том, что таксоцен нематод беднеет по мере опреснения воды, и наибольшее разнообразие отмечается в морской части эстуария [16]. Доля хищников в таксоцене нематод опресненной зоны эстуария выше, чем зоне смешения пресных и морских вод и на шельфе. Скорее всего, это связано с гранулометрическим составом грунта. В разных сообществах нематод доля хищных видов сильно варьирует, но больше всего хищников в крупнозернистых (песчаных) грунтах [16]. Тогда как с продвижением на север по разрезу грунт становится мельче и предпочтительнее для селективных стратегов.

Сообщество нематод эстуарной и шельфовой частей разреза отличается от залива высоким видовым разнообразием, выровненной видовой структурой, доминированием видов *Paramonhystera levicula*, *Paramonhystera concinna*, *Filipjeva arctica*, *Sabatieria ornata*. Для всех эстуарных станций отмечена высокая доля рода *Cervonema* в сообществе. Все эти роды и виды нематод относятся к детритофагам. Род *Paramonhystera* наиболее часто встречается на песчаных пляжах и на верхней сублиторали [19, 36]. Оба вида, *P. concinna* и *P. levicula*, ранее были найдены в приливно-отливной зоне в Северном море [29]. Высокая плотность популяции этого рода была отмечена на 970 и 2133 м в Норвежском море [32], на подводном плато Гобан Спур в Северо-Восточной Атлантике на глубине 2182 м [44]. Для Карского моря род *Paramonhystera* отмечен впервые. Род *Filipjeva* широко распространен в Северной Атлантике, а в Белом море *Filipjeva* является доминантом таксоцены нематод в Кандалакшском заливе на глубине 251–288 м [35, 45]. Для Карского моря этот род также регистрируется впервые. Род *Sabatieria* часто является одним из самых многочисленных от шельфа до середины материкового склона и в каньонах [35, 42]. По Енисейскому разрезу было определено три вида — *S. punctata*, *S. pulchra*, *S. ornata*, все они были отмечены ранее для Карского моря. Другой представитель семейства Comesomatidae, род *Cervonema*, с тремя видами *C. tenuicauda*, *C. brevicauda* и *C. shiae*. Если два первых вида ши-

роко распространены и отмечены не раз на шельфе [19, 20, 26, 27, 31, 37, 43], то вид *C. shiae* был описан для Бенгальского залива [19], и для Новой Зеландии на глубинах 539 и 1240 м [33]. Этот род впервые регистрируется для Карского моря.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами результаты подтверждают высокое разнообразие мейофауны в Енисейском заливе и на шельфе Карского моря. При переходе от опресненной зоны Енисейского залива к открытым участкам моря наблюдается увеличение таксономического разнообразия всего мейобентоса. Все таксоны, зарегистрированные в олигогалинной области разреза, присутствуют на шельфе. В многоклеточном мейобентосе исследованной акватории по численности доминируют нематоды, составляя более 80% от общего обилия. Второй по значению группой являются гарпактикоидные копеподы, составляя 9% от общего обилия. В районе исследований зарегистрировано 74 вида свободноживущих нематод. Таксоценоз нематод эстуарной зоны не отличается специфическим набором видов и состоит из видов, характерных для сообщества нематод как опресненной, так и морской зон. Видовое разнообразие нематод увеличивается в ряду: залив – эстуарий – шельф. В опресненной зоне эстуария доминируют нематоды с хорошо выраженной ротовой полостью и вооружением в виде зубов разного размера, что свидетельствует о широком спектре используемых пищевых объектов. В эстуарии и на шельфе повышается доля нематод с ротовой полостью небольшого размера без вооружения, специализирующиеся на питании очень мелкими частицами осадка или бактериями.

Работа поддержана РФФИ (проект № 14-05-05003Кар_а, полевые исследования) и РНФ (проект № 14-17-00681, обработка и анализ материала).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антипова Т.В., Семенов В.Н. Состав и распределение бентоса юго-западных районов типично морских вод Карского моря // Экология и биоресурсы Карского моря. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1989. С. 127–137.
2. Галкин С.В., Веденин А.А. Макробентос Енисейского залива и прилегающего шельфа Карского моря // Океанология. 2015. Т. 55. №4. С. 668–676.
3. Галкин С.В., Кучерук Н.В., Минин К.В. и др. Макробентос эстуарной зоны реки Обь и прилегающих районов Карского моря // Океанология. 2010. Т. 50. № 5. С. 837–841.
4. Гальцова В.В., Кулангиева И.В. Класс Nematoda // Исследования фауны морей / Ред. Сиренко Б.И. Список видов свободноживущих беспозвоночных Евразийских морей и прилегающих глубоководных частей Арктики. 2001. Т. 51. №. 59. С. 44–51.
5. Гальцова В.В., Кулангиева Л.В., Погребов В.Б. Мейобентос из районов бывшего ядерного полигона и мест захоронения радиоактивных отходов вокруг архипелага Новая Земля (Баренцево и Карское моря) // Биология моря. 2004. Т. 30. № 4. С. 263–271.
6. Голиков А.Н., Гагаев С. Ю., Гальцова В.В. и др. Экосистемы, флора и фауна Чаунской губы Восточно-Сибирского моря // Исследования фауны морей. 1994. Т. 55. С. 129.
7. Леин А.Ю., Маккавеев П.Н., Саввичев А.С. и др. Процессы трансформации взвеси в осадок в осадок в Карском море // Океанология. 2013. Т. 53. № 5. С. 643–679.
8. Маккавеев П.Н., Мельникова З.Г., Полухин А.А. и др. Гидрохимическая характеристика вод Западной части Карского моря // Океанология. 2015. Т. 55. № 4. С. 540–551.
9. Мокиевский В.О. Экология морского мейобентоса. М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. 286 с.
10. Платонова Т.А. Свободноживущие морские нематоды семейства Leptosomatida европейской Арктики // Зоологический журнал. 1967. Т. 46. Вып. 6. С. 828–839.
11. Платонова Т.А. Низшие Enoplidae (свободноживущие морские нематоды) морей СССР. Нематоды и их роль в мейобентосе. Л.: Изд-во Наука, 1976. С. 3–164.
12. Тимофеев С.Ф. Краткий очерк истории гидробиологических исследований в Карском море. Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей (информатика, экология, биогеография). Коллектив авторов. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2003. 385 с.
13. Удалов А.А., Бурковский И.В. Роль мезобентоса в размерной структуре литоральной экосистемы // Океанология. 2002. Т. 42. № 4. С. 527–536.
14. Удалов А.А., Мокиевский В.О., Чертопруд Е.С. Влияние градиента солености на распределение мейобентоса в эстуарии р. Черной (Белое море) // Океанология. 2005. Т. 45. № 4. С. 619–627.
15. Филипьев И. Н. Свободноживущие нематоды из Северного Ледовитого океана // Тр. дрейфующей экспедиции Главсевморпути. 1946. Т. 3. С. 158–184.
16. Чесунов А.В. Биология морских нематод. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. 367 с.
17. Шереметевский А.М. Роль мейобентоса в биоценозах шельфа южного Сахалина, восточной Камчатки и Новосибирского мелководья // Исследования фауны морей. 1987. Т. 35. № 430. 134 с.
18. Alexeev D., Galtsova V. Effect of radioactive pollution on the biodiversity of marine benthic ecosystems of the Russian Arctic shelf // Polar Science. 2012. V. 6. P. 183–195.
19. Chen G., Vincx M. Nematodes from the Strait of Magellan and the Beagle Channel (Chile): the genera *Cervonema* and *Laimella* (Comesomatidae: Nematoda) // Hydrobiologia. 2000. V. 427. P. 27–49.
20. De Smet G., Vincx M., Vanreusel A. et al. Nematoda – free living // European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification. 2001. P. 161–174.
21. Denisenko N., Rachor E., Denisenko S. Benthic fauna of the southern Kara Sea // Proceedings in Marine Sci-

- ence. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 2003. V. 6. P. 213–236.
22. *Denisenko S., Sandler H., Denisenko N., Rachor E.* Current state of zoobenthos in two estuarine bays of the Barents and Kara Seas // *ICES J. Marine Res.* 1999. V. 56. P. 187–193.
 23. *Deubel H., Engel M., Fetzer I. et al.* The southern Kara Sea ecosystem: Phytoplankton, zooplankton and benthos communities influenced by river run-off // *Proceedings in Marine Sciences.* Amsterdam: Elsevier, 2003. V. 6. 488 p.
 24. *Filipjev I.N.* Les Nématodes libres des mers septentrionales, appartenant à la famille des Enoplidae // *Archiv für Naturgeschichte* 1927. T. 91. 216 p.
 25. *Galtsova V.V., Alexeev D.K.* Benthic communities of Russian Arctic Seas under radioactive pollution condition // *Radioprotection.* 2009. V. 44 (5). P. 713–718.
 26. *Gerlach S.A., Riemann F.* The Bremerhaven Checklist of Aquatic Nematodes. Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Suppl 4, Heft 1. 1973. P. 1–736.
 27. *Gourbault N.* Nématodes abyssaux (Campagne Walda du navire océanographique Jean-Charcot). II. Espèces et genre nouveaux de Comesomatidae. (Abyssal nematodes (Walda Expedition of the “J. Charcot”). II. New species and genus of Comesomatidae // *Bull Mus natn Hist nat.* 1980. V. 4 (2). P. 737–749.
 28. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol Electron.* 2001. V. 4. P. 1–9.
 29. *Heip C., Herman R., Vincx M.* Subtidal meiofauna of the North Sea: a review // *Biol. Jb. Dodonaea.* 1983. V. 51. P. 116–170.
 30. *Holovachov O.* Nematodes from terrestrial and freshwater habitats in the Arctic // *Biodiversity Data Jpurnal.* 2014. V. 2. doi 10.3897/BDJ.2.e1165
 31. *Jensen P.* Four new nematode species, abundant in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea // 1988. *Sarsia.* V. 73 (2). P. 149–155.
 32. *Jørgensen L.L., Pearson T.H., Anisimova N.A. et al.* Environmental influences on benthic fauna associations of the Kara Sea (Arctic Russia) // *Polar Biology.* 1999. V. 22. P. 395–416.
 33. *Leduc D.* Deep-sea nematodes (Comesomatidae) from the Southwest Pacific Ocean: five new species and three new species records // *European Journal of Taxonomy.* 2012. V. 24. P. 1–42.
 34. *McIntyre A.D., Warwick R.M.* Meiofauna techniques // *Methods for the study of marine benthos.* Oxford: Blackwell, 1984. P. 217–244.
 35. *Miljutin D.M., Miljutina M.A., Mokievsky V.O., Tehesunov A.V.* Benthic meiofaunal density and community composition in the deep White Sea and their temporal variations // *Polar Biology.* 2012. V. 35. P. 1837–1850.
 36. *Moens T., Braeckman U., Derycke S. et al.* Ecology of free-living nematodes // *Handbook of Zoology, Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera, 2 (Nematoda),* De Gruyter, Berlin/Boston. 2013. P. 109–152.
 37. *Muthumbi A.W., Soetaert K., Vincx M.* Deep-Sea nematodes from the Indian Ocean: new and known species of the family Comesomatidae // *Hydrobiologia.* 1997. V. 346. P. 25–57.
 38. *Pavlov V.K., Pfirman S.L.* Hydrographic structure and variability of the Kara Sea: Implications for pollutant distribution // *Deep-Sea Res. II.* 1995. V. 42. № 6. P. 1369–1390.
 39. *Pogrebov V.B., Fokin S.I., Galtsova V.V., Ivanov G.I.* Benthic communities as influenced by nuclear testing and radioactive waste disposal off Novaya Zemlya in the Russian Arctic // *Marine pollution bulletin.* 1997. V. 35. № 7. P. 333–339.
 40. *Polyak L., Korsun S., Febo L.A. et al.* Benthic foraminiferal assemblages from the Southern Kara sea, a river-influenced Arctic marine environment // *The Journal of Foraminiferal Research.* 2002. V.32. № 3. P. 252–273.
 41. *Seinhorst J.W.* A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerine // *Nematologica.* 1959. V.94. P. 67–69.
 42. *Soetaert K., Vincx M., Wittoeck J., Tulkens M.* Meiobenthic distribution and nematode community structure in five European estuaries // *Hydrobiologia.* 1995. V. 311. P. 125–206.
 43. *Travisi A., Vidakovic J.* Nematofauna in the Adriatic Sea: review and check-list of free-living nematode species // *Helgoländer Meeresunters.* 1997. V. 51. P. 503–519.
 44. *Vanaverbeke J., Soetaert K., Heip C., Vanreusel A.* The metazoan meiobenthos along the continental slope of the Goban Spur (NE Atlantic) // *J. of Sea Res.* 1997. V. 38. P. 93–107.
 45. *Venekey V., Gheller P.F., Maria T.F. et al.* The state of the art of Xyalidae (Nematoda, Monhysterida) with reference to the Brazilian records // *Mar Biodiversity.* 2014. V. 44. P. 367–390.
 46. *Wieser W.* Beziehungen zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden, marinen Nematoden // *Arkiv für Zoologie.* 1953. V. 2. P. 439–484.

Meiobenthos and Nematode Community in the Yenisei Bay and Adjacent Parts of the Kara Sea Shelf

D. A. Portnova, L. A. Garlitska, A. A. Udalov, D. V. Kondar

A total of 12 stations were sampled with the multiple corer (MUC) and Niemistö corer on the transect from the Yenisei Bay to the adjacent parts of the Kara sea shelf. The length was 550 km and covers the depths from 13 to 62 m. Meiobenthos represented by 13 taxa. Nematodes were the most abundant taxon, harpacticoid copepods (excluding nauplii) were the 2nd. The abundance and taxonomic diversity of meiobenthos and nematodes increases from the freshwater part of Yenisei Bay through the estuary to the Kara sea shelf. The trophic structure of the nematodes from Yenisei Bay dominated by epistrate feeders. Selective and non-selective deposit feeders were dominated in estuary and on the shelf.