

УДК 551.465

## КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЙОБЕНТОСА В БАЙДАРАЦКОЙ ГУБЕ (КАРСКОЕ МОРЕ)

© 2017 г. А. А. Удалов<sup>1</sup>, Д. В. Кондарь<sup>1</sup>, М. А. Милютина<sup>2</sup>, Д. М. Милютин<sup>2</sup>,  
Ф. В. Сапожников<sup>1</sup>, В. О. Мокиевский<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии им. П.П.Ширшова РАН, Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт Зенкенберга, Германский центр по изучению морского биоразнообразия,  
Вильгельмсхафен, Германия  
e-mail: aludal@mail.ru

Поступила в редакцию 18.03.2015 г.  
После доработки 22.06.2016 г.

На основе данных, полученных в 1994–2007 гг., проанализированы основные интегральные характеристики и особенности пространственного распределения мейобентоса в Байдарацкой губе Карского моря. Показано, что Байдарацкая губа относится к одному из наиболее продуктивных районов Арктики (средняя плотность мейобентоса 2318 экз/10 см<sup>2</sup>, максимальная 8121 экз/10 см<sup>2</sup>). Плотность поселения организмов мейобентоса сублиторали уменьшалась с увеличением глубины и повышением доли илстой фракции в осадке. Было выявлено различие плотности мейобентоса и его основных групп в Ямальской и Югорской прибрежных областях губы, обусловленное в основном гранулометрической композицией грунта. Показан противоположный характер изменения биомасс макро- и мейобентоса с глубиной.

DOI: 10.7868/S003015741701021X

### ВВЕДЕНИЕ

Исследование мейофауны прибрежной зоны арктических морей происходит крайне неравномерно. Если мейобентос Баренцева, Белого, Печорского морей и побережья Шпицбергена изучен достаточно подробно [1, 12, 14, 26, 28, 29, 32], то работы, выполненные в Восточном (Сибирском) секторе Арктики, единичны. Здесь можно отметить количественные исследования мейобентоса Новосибирского мелководья от литорали до глубин 30 м [20], Чаунской губы Восточно-Сибирского моря [4], приустьевых участков р. Лены [6], а также комплексные исследования ряда эстуарных и прибрежных районов в ходе экспедиции в рамках проекта “Моря и эстуарии Российской Арктики-95” [23].

Для Карского моря к настоящему моменту имеется несколько исследований касающихся описания фауны нематод [2, 9]. Среди экологических работ можно отметить публикации, посвященные исследованию мейобентоса, собранного из районов бывшего ядерного полигона вокруг архипелага Новая Земля, где был подробно исследован таксономический состав и распределение мейобентоса районов заливов Степового и залива Абросимова на глубинах от 44 до 74 м [3, 27], а также описание сообществ мейобентоса Ени-

сейского залива и прилежащего шельфа Карского моря [15, 16].

Байдарацкая губа находится в юго-западном секторе Карского моря. Она вдается в берег между полуостровами Югорский и Ямал. Ширина губы на входе, по линии Усть-Кара — м. Марре-Сале около 80 км. Климат Байдарацкой губы морской арктический с низкими температурами воздуха, большой влажностью и облачностью, малым количеством осадков, частыми туманами летом, штормами и метелями зимой. Географическое положение Байдарацкой губы и малые глубины создают благоприятные условия для формирования ледяного покрова, который существует в течение 8–10 месяцев в году. Рельеф дна имеет сложное геоморфологическое строение. В прибрежной части в зоне активного гидродинамического и ледового воздействия на дно, в диапазоне глубин до 15 м, формируются вдольбереговые валы и ложбины, отмели и экзарационные ледовые микроформы [17]. На дне имеется большое число борозд, глубины которых меняются в диапазоне от 0.4 до 2.5 м, средняя ширина составляет порядка 10 м. В центральной части губы на глубинах 15–25 м грунты представлены илом, в прибрежье (до 7–10 м) — плотным песком.

В пределах Югорской прибрежной области в период исследований соленость у дна составляла

28–29 psu. В то же время на ряде станций Ямальской прибрежной области на глубинах 10–15 м отмечалось опреснение до 22 psu. Температура придонной воды составляла +1...+6°C на глубинах до 10 м и около –1.5°C на глубинах 20–25 м.

Общая характеристика макрозообентоса Байдаракской губы дана в работах Филатовой и Зенкевича [7, 19]. Авторы относят Байдаракскую губу к району Карского моря, наиболее богатым бентосом, средняя биомасса донных животных, равная 123 г/м<sup>2</sup>, является наиболее высокой для всего Карского моря. В ряде других работ [5, 10, 11, 17, 18, 22] макрозообентос Байдаракской губы также характеризуется высокой биомассой (до 200–800 г/м<sup>2</sup>). Это позволяет предполагать наличие высоких плотностей и биомасс мейобентоса, данные по которому для Байдаракской губы отсутствуют.

Целью работы было описание количественных характеристик мейобентоса Байдаракской губы, анализ распределения мейобентоса по акватории губы и выявление факторов среды, влияющих на это распределение.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В сублиторали Байдаракской губы материал был собран в ходе четырех бентосных съемок, проведенных в 1994–2007 гг. (рис. 1). Для описания литорального и верхнесублиторального мейобентоса в 2005 г. были выполнены разрезы от верхней литорали до глубины 5 м в двух районах на побережье Югорского п-ова и п-ова Ямал (по 3 трансекты на расстоянии 50–100 м, по 4 станции на трансекту).

С борта судна материал был собран дночерпателем Ван-Вина площадью захвата 0.1 м<sup>2</sup>. В верхней сублиторали на глубине 5 м пробы были собраны с использованием легководолазного снаряжения. На литорали пробы отбирали на малой воде.

Мейобентос отбирали трубчатыми пробоотборниками диаметром 2–4 см на глубину 3 см (по 3 пробы на станцию) и фиксировали 4% формалином. Экстракцию организмов из грунта проводили либо путем отмучивания с последующим осаждением на сите с диаметром ячеек 40 мкм (1994, 2005 гг.), либо методом центрифугирования в градиенте плотности водного коллоидного раствора силикатов (2006, 2007 гг.). Во втором случае отмытую от формалина пробу смешивали с каолином и левазилом (Levasil®) и затем центрифугировали при скорости 4000 об/мин три раза по 6 минут, а супернатант промывали через сито с диаметром ячеек 40 мкм. Отмытую пробу окрашивали красителем бенгальский розовый. Данный метод позволяет учитывать до 99% многоклеточной фауны [25]. Фораминифер в пробах

не учитывали. Сравнение двух массивов данных, полученных с помощью различных методов экстракции не показало достоверных различий в плотности мейобентоса, хотя трудоемкость первого метода оказывается существенно выше. Для определения биомассы мейобентоса использовали пересчетные коэффициенты для соответствующих таксономических групп [12, 20].

Дополнительно был проведен сбор и учет других групп донных организмов а также измерения абиотических факторов среды для последующего анализа возможной связи их распределения с таковым для мейобентоса. Микрофитобентос отбирали трубкой диаметром 1 см на глубину 1 см (5 проб на станцию). Пробы фиксировали глутаровым альдегидом. Для отделения водорослей от частиц осадка пробы подвергали воздействию ультразвука (экспозиция 5 мин), затем водоросли отмучивали от грунта и концентрировали центрифугированием. Биомассу каждого вида микроводорослей и фитопротистов определяли по стандартной методике геометрического подобия. Для анализа связей распределения мейо- и макробентоса были использованы опубликованные ранее данные, собранные на тех же станциях в 2007 г. [8]. Из абиотических факторов измеряли соленость и температуру придонной воды, гранулометрический состав грунта.

Для выявления взаимосвязей между абиотическими факторами был проведен анализ главных компонент (метод Quartimax). Затем был проведен регрессионный анализ связей численности мейобентоса со значениями компонент изменчивости, полученными для каждой станции. Это позволило выделить комбинации факторов, объясняющие основную часть изменчивости плотности поселений мейобентоса.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Мейобентос литорали (2005 г.)** Литораль ямальского и югорского побережий сильно различается как по количественным характеристикам, так и по составу мейобентоса. Для Ямальского берега характерна пологая, сильно заиленная литораль со слабой прибойной активностью, сложенная мелким хорошо сортированным песком с модальным размером частиц около 150 мкм. Напротив, Югорский берег прибойный, сложенный более крупным песком с большой долей гравия. В обоих случаях наиболее заиленной оказывается верхняя литораль – доля мелкой илистой фракции с диаметром частиц менее 50 мкм обычно составляет здесь около 30%, тогда как на нижней литорали она падает до 2%. Однако на Югорском побережье, в отличие от Ямальского, во всех случаях велика доля крупнопесчаных и гравийных фракций и сортированность грунта низкая (табл. 1). Биомасса микрофитобентоса на литора-

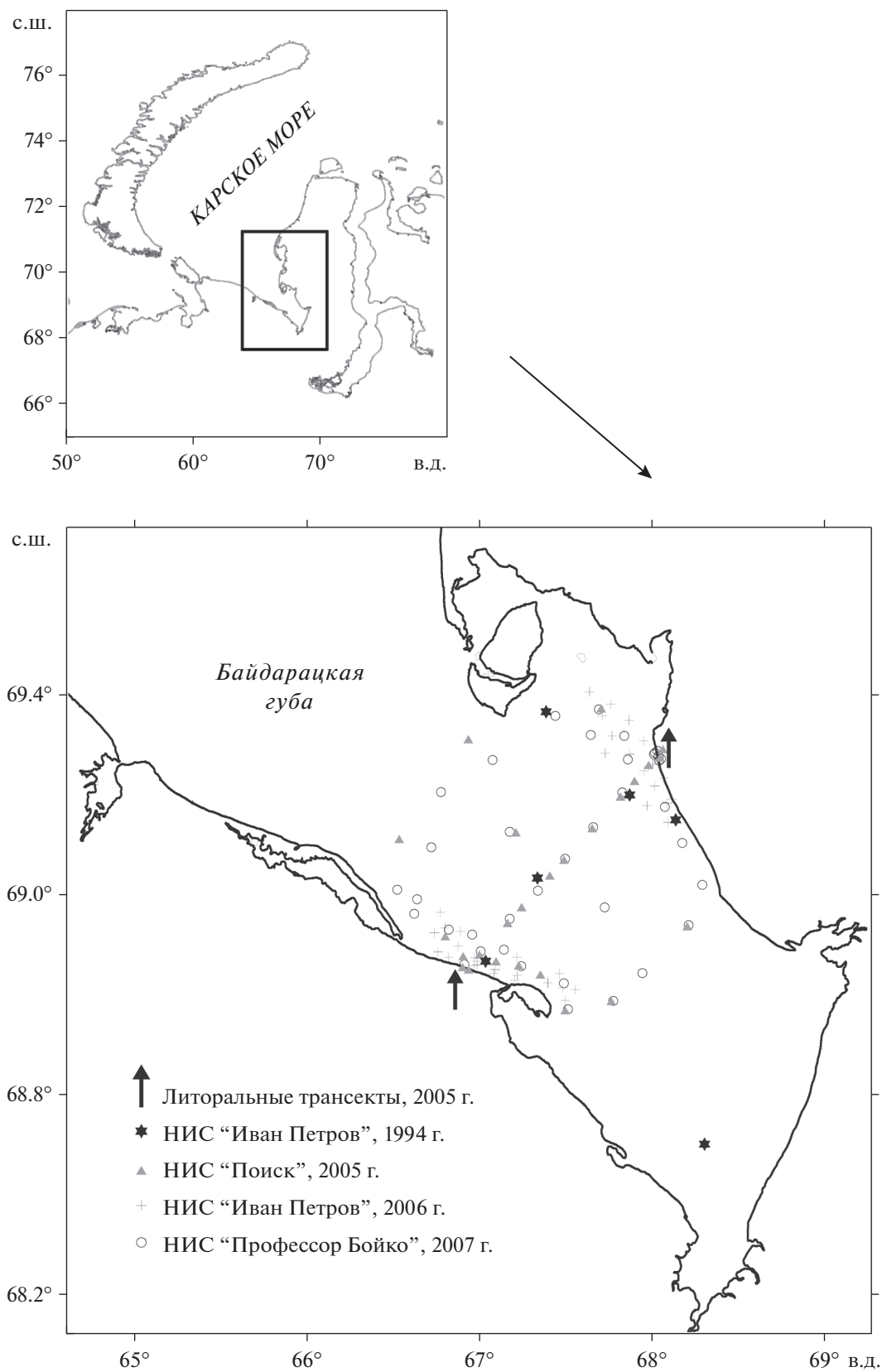


Рис. 1. Расположение станций сбора мейобентоса в Байдарацкой губе в 1994, 2005–2007 гг.

**Таблица 1.** Состав грунта и количественные характеристики мейобентоса и микрофитобентоса литорали Ямальского и Югорского побережий Байдарацкой губы (август 2005 г.)

Горизонт литорали	Состав грунта (доли фракций, %)					Плотность мейобентоса, экз/10 см <sup>2</sup>			Доля нематод, %	Доля олигохет, %	Биомасса микрофитобентоса, г/м <sup>2</sup>
	>0.5 мм	0.5–0.25 мм	0.25 мм–50 мкм	50–10 мкм	<10 мкм	мин.	ср.	макс.			
	Ямальский берег										
Верхний	10.4	2.8	52.6	20.9	12	24	193	362	90	0.5	10.6
Средний	10.3	10.1	52.8	17.6	7.6	1648	1722	1796	98	0.06	22.4
Нижний	0	12.3	82.3	1.6	0.9	3006	3637	4268	94	0.03	15.6
	Югорский берег										
Верхний	9.4	33.4	31.2	15.5	14.1	30	83	174	31	64	0.7
Средний	16.8	32.9	37.3	8.3	4.2	168	271	378	36	49	2.1
Нижний	35.2	41.0	26.2	2	0.1	165	239	360	51	29	0.7

ли Югорского берега существенно ниже, чем у Ямальского и составляет 0.7–2.1 г/м<sup>2</sup> против 10.6–22.4 г/м<sup>2</sup>.

Для Ямальского берега было характерно постепенное увеличение плотности поселений мейобентоса от верхней к нижней литорали со 193 до 3637 экз/10 см<sup>2</sup> (табл. 1). На всех горизонтах доминировали нематоды (в среднем 94% по численности). Остальные группы встречались спорадически.

На литорали Югорского берега, напротив, располагается количественно бедное, но качественно более богатое мейобентосное сообщество. Плотность организмов здесь не превышает 378 экз/10 см<sup>2</sup> (при средней для всей литорали 192 экз/10 см<sup>2</sup>) (табл. 1). При этом наблюдаются противоположные изменения количественных характеристик двух ведущих групп – нематод и олигохет (табл. 1). На верхней и средней литорали ведущей группой оказываются олигохеты, составляющие 64 и 49% от общей численности мейобентоса, на нижней литорали их доля падает до 29%. Численность нематод, напротив, ниже на верхней литорали (26 экз/10 см<sup>2</sup>) и возрастает на средней и нижней (97 и 122 экз/10 см<sup>2</sup>). Высокие плотности гастротрих и турбеллярий (более 100 экз/10 см<sup>2</sup>) также были зарегистрированы на нескольких станциях литорали Югорского берега, при том что на остальных станциях эти животные либо отсутствовали вовсе, либо были встречены единичные экземпляры.

В целом можно заключить, что для Югорского берега характерен тип мейобентосного сообщества с большой долей вклада обычно немногочисленных или редко встречающихся мейобентос-

ных групп (олигохеты, турбеллярии, гастротрихи), наблюдающийся на прибойной крупнопесчаной высокоарктической литорали Шпицбергена, Новой Земли, островов Баренцева моря [13, 26, 28, 29], тогда как для Ямальского берега характерно мейобентосное сообщество широких пологих осушек с доминированием нематод, встречающееся на литорали Кольского п-ова, Белого моря и умеренных широт [1, 13].

**Общие особенности мейобентоса sublиторали (1994–2007 гг).** Средняя плотность мейобентоса в sublиторали Байдарацкой губы в зависимости от года варьировала от 1534 до 2934 экз/10 см<sup>2</sup> (табл. 2), а максимальные ее значения на отдельных станциях достигали 6500–8000 экз/10 см<sup>2</sup>. При этом диапазон изменений плотности во все года был схожим (табл. 2).

Нематоды составляли от 70 до 99.8% общей численности мейобентоса. Существенно меньшие доли составляли гарпактикоидные копеподы (2.5–5.5%) и остракоды (0.4–0.9%). В эумейобентосе были отмечены также Tardigrada, Kinorhyncha, Turbellaria, Gastrotricha и Hydrozoa (*Boreohydra* sp.). Из псевдомейобентоса были обнаружены представители Bivalvia, Gastropoda, Polychaeta, Oligochaeta, Amphipoda, Isopoda, Priapulida, Cumacea, Tanaidacea, Nemertini, Decapoda.

Несмотря на существенно меньшее число станций, выполненных в 1994 г. и более чем 10 летнюю разницу во времени, средняя численность мейобентоса в Байдарацкой губе существенно не изменилась. В 1994 г. она изменялась в пределах 852–2928 (среднее 1864 экз/10 см<sup>2</sup>), что в целом соответствует значениям 2005–2007 гг.

**Таблица 2.** Плотность мейобентоса и его основных групп (экз/10 см<sup>2</sup>) в сублиторали Байдарацкой губы в 1994–2007 гг.

Год съемки	август 1994 г.			август 2005 г.			июль 2006 г.			июль 2007 г.		
Число станций	6 ст.			25 ст.			40 ст.			42 ст.		
Численность особей, экз/10 см <sup>2</sup>	мин.	ср.	макс.	мин.	ср.	макс.	мин.	ср.	макс.	мин.	ср.	макс.
Nematoda	744	1522	2331	109	1279	6302	596	2750	7101	118	2111	7959
Haracticoida	42	140	236	6	84	348	12	82	386	0	57	306
Ostracoda	57	69	90	0	14	91	0	11	37	0	9	80
Эумейобентос	839	1851	2915	252	1513	6641	619	2853	7205	123	2219	8051
Псевдомейобентос	3	13	30	0	20	112	0	20	110	0	16	70
Итого	852	1864	2928	256	1534	6679	651	2934	7316	127	2235	8121

**Распределение мейобентоса в сублиторали Байдарацкой губы (2005 г.)** Съемка 2005 г наиболее полно и равномерно охватывала акваторию (рис. 1), так что мы использовали ее для анализа закономерностей распределения мейобентоса в масштабе губы в целом и выяснения влияния на это распределение основных факторов среды. Методом главных компонент выделяется две основные компоненты изменчивости среды. Первая компонента (K1, 55.3% объясненной дисперсии) положительно связана с глубиной и с обилием илистой фракции (со средним диаметром частиц <50 мкм) и отрицательно – с содержанием средне- и мелкозернистого песка (50–500 мкм). Вторая (K2) (23.8% объясненной дисперсии) положительно связана с содержанием крупнопесчаных фракций (>500 мкм). В целом две компоненты объясняют 79.1% общей изменчивости факторов (табл. 3).

Общая плотность мейобентоса и плотность ведущей группы – нематод достоверно отрицательно связана с первой компонентой изменчивости (K1). С увеличением глубины и параллельно происходящим заилением плотность нематод и всего мейобентоса падает (табл. 4). Связь со второй компонентой изменчивости (K2) не прослеживается. Связь плотности гарпактикоидных копепод и остракод со значениями обеих компонент не прослеживается (табл. 4).

Таким образом, пространственное распределение нематод и мейобентоса в целом для всего диапазона глубин сублиторали в масштабе губы определяется в первую очередь ответом на действие глубины и заиления – с увеличением глубины и содержания мелкой фракции плотность организмов уменьшается. Нам не удалось показать связи между плотностью остракод и гарпактикоидных копепод с измеренными параметрами среды, возможно, из-за их низкой плотности и высокой мозаичности распределения.

**Сравнение Югорской и Ямальской прибрежных зон. Абиотические факторы и мейобентос (2006 г.)** Интересным оказывается факт различия плотности мейобентоса между сублиторалью Ямальского и Югорского берегов на глубинах 5–15 м. Если в 2005 г эти различия не были выявлены из-за небольшого числа станций на данных глубинах и относительно равномерного их распределения по акватории, то во время съемки 2006 г станции были сконцентрированы в два обособленных кластера по географическому критерию (рис. 1). Были выделены две прибрежные области (далее – ПО) – Ямальская и Югорская. Эти области отличались в первую очередь соленостью и составом грунта. В пределах Югорской ПО средняя соленость у дна в момент съемки составляла 28.6 psu, а различия между станциями были менее 1 psu. В Ямальской ПО отмечено ошутимое опреснение, средняя соленость составляла 25.3 psu (рис. 2а), при этом происходило постепенное и закономерное увеличение солености с глубиной. Максимальная соленость на глубинах 5–7 м составляла 22.5 psu, на глубинах около 15 м значения солености возрастали до 28.8 psu. Грунт у Ямальского побережья существенно более заиленный, сред-

**Таблица 3.** Вклады основных факторов в компоненты изменчивости среды (2005 г.)

Факторы среды	K1	K2
Глубина	0.706	0.374
Фракции грунта, %:		
>1 мм	0.001	0.861
250–500 мкм	–0.764	0.321
50–250 мкм	–0.815	–0.492
< 10 мкм	0.960	0.001
% объясненной дисперсии	55.3	23.8

**Таблица 4.** Результаты регрессионного анализа связей плотности ( $\lg N$ ) основных групп мейобентоса со значениями компонент изменчивости факторов среды для сублиторали Байдарачской губы (глубже 5 м) по данным 2005 г.

	Компоненты	$k$	SE	$p$	$R^2$
$\lg N$ (MEIO)	K1	-0.231	0.084	0.013*	0.310
	K2	-0.059	0.084	0.492	
$\lg N$ (NEM)	K1	-0.308	0.100	0.006*	0.361
	K2	-0.076	0.100	0.453	
$\lg N$ (HARP)	K1	0.041	0.094	0.669	0.043
	K2	-0.074	0.094	0.443	
$\lg N$ (OSTR)	K1	-0.002	0.137	0.986	0.012
	K2	0.063	0.137	0.650	

Примечание.  $k$  – коэффициент связи, SE – стандартная ошибка,  $R^2$  – уровень достоверности модели,  $p$  – уровень значимости.  
\* Факторы, влияние которых достоверно на уровне значимости 0.05.

няя доля мелких фракций (с диаметром частиц <50 мкм) составляла 11% против 5.3% у Югорского берега, различия медианных долей еще более ощутимо (рис. 2б). Таким образом, Ямальская ПО относительно опресненная и заиленная, а Югорская ПО более мористая и песчаная. Биомасса микрофитобентоса, одного из основных кормовых ресурсов мейобентоса, также была выше в Ямальской ПО (рис. 2в). Безусловно, эти различия вносили заметную дифференцировку в структуру донных сообществ.

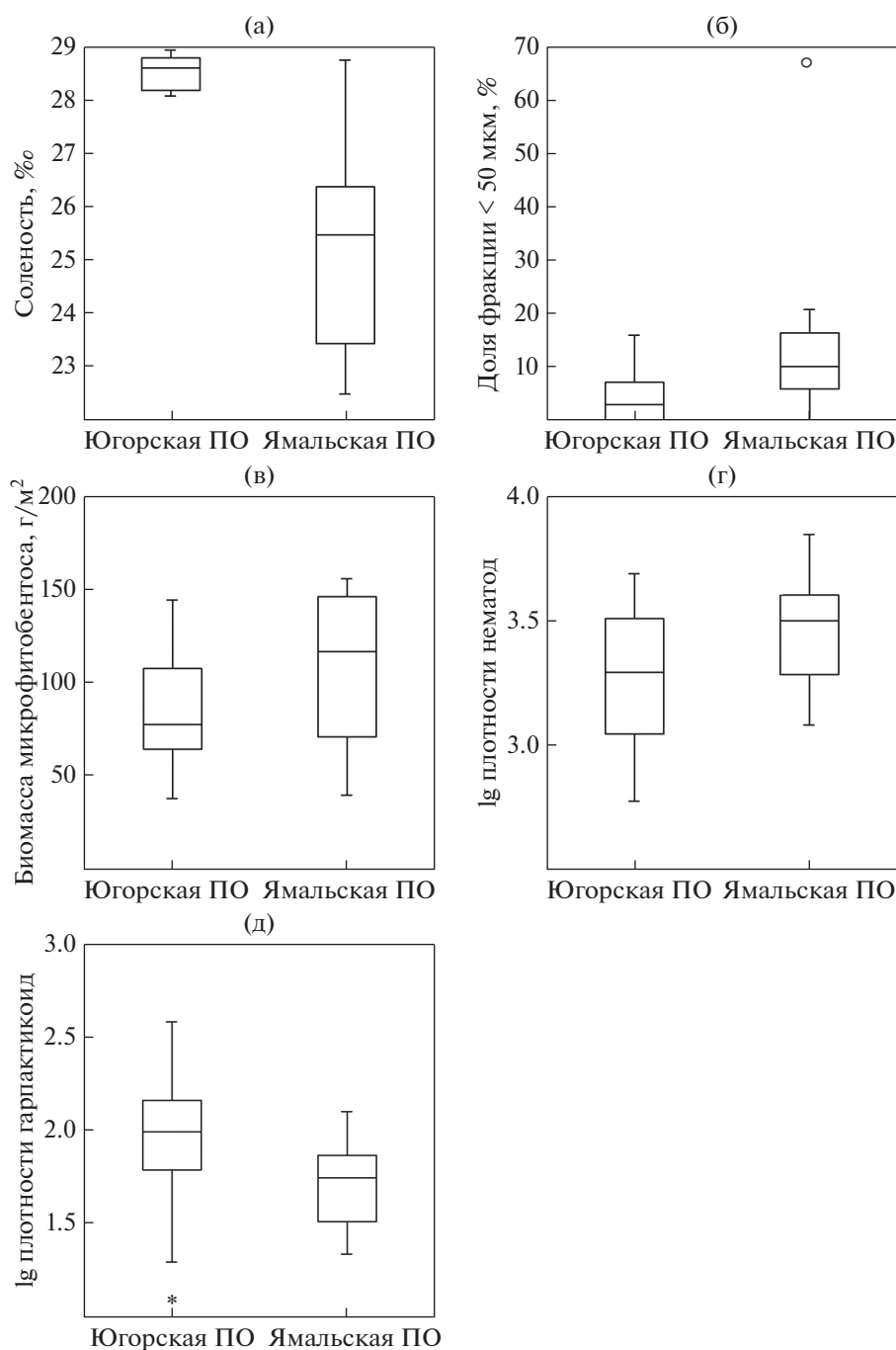
Количественные характеристики мейобентоса двух областей существенно различались. Для Югорской ПО средняя плотность мейобентоса составляла 2225 экз/10 см<sup>2</sup>, для Ямальской ПО – 3575 экз/10 см<sup>2</sup>. Аналогично различалась и плотность нематод, ведущей в мейобентосе группы (рис. 2г). Во избежание повторений в дальнейшем анализе мы не будем рассматривать мейобентос в целом, поскольку его реакция полностью аналогична реакции нематод, составляющих в обеих районах 90 и 95% численности. Плотность гарпактикоидных копепод, второй по численности группы мейобентоса, в Югорской ПО была достоверно выше (рис. 2д) и составляла в среднем 107 экз/10 см<sup>2</sup> против 59 экз/10 см<sup>2</sup> в Ямальской ПО.

У Югорского побережья основным фактором, определяющим численность нематод, является тип грунта, причем его влияние носит нелинейный характер. Основное влияние на плотность этих организмов оказывает содержание фракции грунта с диаметром частиц 100–250 мкм. Наибольшие плотности нематод (3000 – 5000 экз/10 см<sup>2</sup>) достигаются при доле данной фракции 30–60% от общего количества частиц в грунте, при больших или меньших значениях численность организмов начинает резко падать (рис. 3а). Аналогичная картина наблюдается при анализе связи нематод с содержанием мелкой фракции грунта с диамет-

ром частиц <50 мкм (рис. 3б). Связи с долями крупнопесчаных фракций (>250 мкм) не прослеживается. Таким образом, наиболее богатыми по обилию нематод оказываются мелкие пески с небольшим (около 10%) содержанием илистых фракций. Высокая выравненность грунта (доля модальной фракции >70%) не способствует высокой численности нематод (рис. 3а).

При анализе совместного влияния факторов на плотность организмов с помощью пошагового регрессионного анализа выяснилось, что только тип грунта является фактором, достоверно влияющим на плотность нематод (табл. 5). Глубина (в диапазоне 5–15 м) и биомасса микрофитобентоса достоверно не влияют на численность нематод. Распределение плотности гарпактикоидных копепод положительно связано с распределением плотности нематод ( $k = 0.897$ ,  $p = 0.007$ ). Результаты анализа совместного влияния факторов сходны с таковыми для нематод, но достоверным оказалось только положительное влияние мелкой фракции грунта (>50 мкм) (табл. 5). Плотность остальных групп недостаточна для анализа.

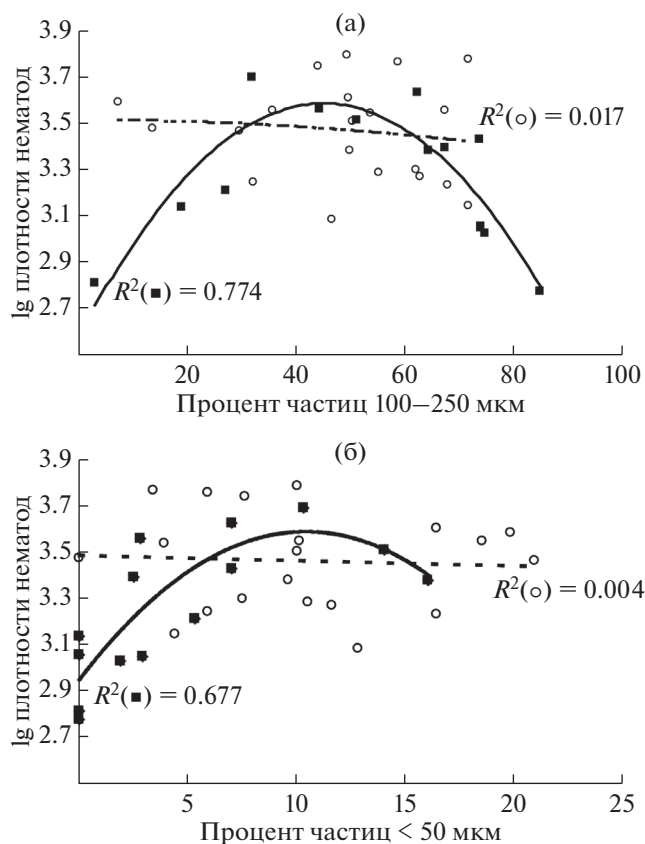
В Ямальской ПО ситуация иная. Достоверная связь плотности поселения нематод с типом грунта не прослеживается, однако стоит отметить различия в гранулометрической композиции Ямальской и Югорской ПО. При средних долях мелкопесчаной фракции (с диаметром частиц 100–250 мкм) в 30–60% плотность нематод в Ямальской ПО соответствует таковой у Югорского побережья (рис. 3а), однако при более низких долях мелкопесчаной фракции плотность нематод остается по-прежнему высокой. Возможно, это происходит из-за более высокой степени заиления. Если для Югорской ПО минимальные значения численности нематод достигались при доле илистой фракции менее 3%, то у Ямальского берега практически на всех станциях доля этой фракции существенно больше и здесь связь плотности нема-



**Рис. 2.** Значения основных факторов среды и количественные показатели микрофитобентоса и основных групп мейобентоса в Югорской и Ямальской ПО. (а) – Соленость, (б) – процентное содержание частиц диаметром < 50 мкм, (в) – биомасса микрофитобентоса, (г) – плотность нематод, (д) – плотность гарпактикоидных копепод.

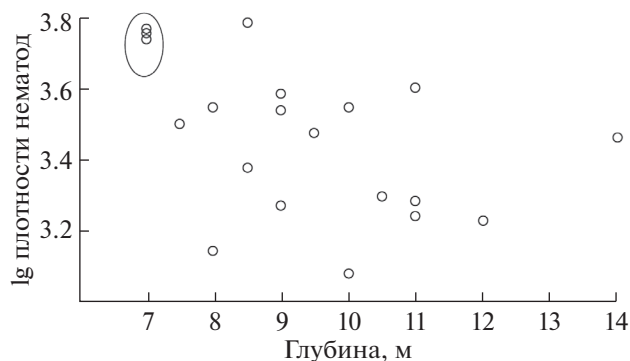
тод с илстой фракцией не выявляется (рис. 3б). Влияние солености отсутствует. Слабое отрицательное влияние глубины на плотность нематод наблюдалось из-за трех станций, расположенных на глубине 7 м, обладающих сходными аномально высокими численностями нематод (5500–6000 экз/10 см<sup>2</sup>) (рис. 4). Интересно, что как соленость, так и тип грунта на этих станциях

сильно различаются, станции не сгруппированы в одном районе, а расположены вдоль Ямальского берега с юго-востока на северо-запад примерно на равном расстоянии друг от друга. При этом при добавлении к ним четвертой станции, последней в Ямальской ПО с такими же высокими численностями нематод и расположенной на глубине 8.5 м и несколько севернее, оказывается, что



**Рис. 3.** Связь численности нематод с гранулометрическими характеристиками грунта. (а) – с процентным содержанием частиц диаметром 100–250 мкм, (б) – с процентным содержанием частиц диаметром < 50 мкм. Квадраты и сплошная линия тренда – Югорская ПО, круги и штриховая линия тренда – Ямальская ПО.

все эти станции находятся на оси градиента, направленного вдоль берега с юго-востока на северо-запад. Соленость в этом ряду возрастает с 23.15 до 25.23 psu, доля илистой фракции увеличивает-



**Рис. 4.** Связь плотности нематод с глубиной в Ямальской ПО. Овалом выделены три станции на глубине 7 м (см. текст).

ся с 3.4 до 10%, биомасса микрофитобентоса падает со 150.7 до 71 г/м<sup>2</sup>. Возможно, данный градиент образован осью вдольберегового течения или конуса речного выноса, что может обеспечивать более высокий уровень биогенов по-сравнению с окружающими станциями и поддерживать высокую численность нематод и мейобентоса в целом. При исключении этих станций из рассмотрения глубина перестает показывать достоверную связь с плотностью нематод. В пользу отсутствия такой связи говорит также очень большой разброс значений плотности нематод на одной глубине (рис. 4).

При анализе совместного влияния факторов мы учитывали, что в Ямальской ПО глубина и соленость обладают сильной положительной связью (коэфф. корреляции Спирмена 0.877), поэтому в модели мы включали по очереди один из факторов. Выяснилось, что достоверное влияние на численность нематод оказывает только глубина (табл. 5). При исключении же из анализа трех станций, расположенных на глубине 7 м (см. вы-

**Таблица 5.** Результаты пошагового регрессионного анализа связей плотности основных групп мейобентоса ( $\lg N$ ) со значениями факторов среды для сублиторали Югорской и Ямальской ПО (2006 г.)

	Факторы	$k$	SE	$p$	$R^2$
Югорская ПО					
$\lg N$ (NEM)	FS	0.030	0.009	0.011*	0.859
	FS × FS	−0.000	0.000	0.009*	
	MUD	0.066	0.029	0.052	
	MUD × MUD	−0.003	0.002	0.082	
$\lg N$ (HARP)	Глубина	0.071	0.041	0.114	0.662
	MUD	0.142	0.046	0.012*	
	MUD × MUD	−0.008	0.003	0.020*	
Ямальская ПО					
$\lg N$ (NEM)	Глубина	−0.054	0.024	0.041*	0.212
$\lg N$ (HARP)	Биомасса микрофитобентоса	0.003	0.001	0.008*	0.334

Примечание. FS – процентное содержание фракции 100–250 мкм; MUD – процентное содержание фракции < 50 мкм;  $k$  – коэффициент связи, SE – стандартная ошибка,  $p$  – уровень значимости.  $R^2$  – уровень достоверности модели.

\* Факторы, влияние которых достоверно на уровне значимости 0.05.

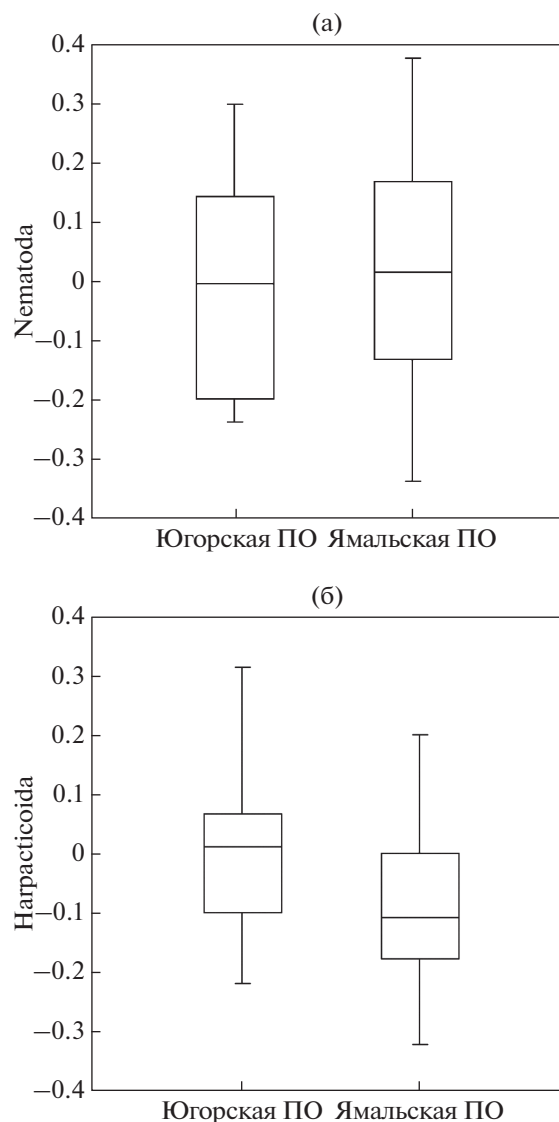


ше) оказалось, что ни один из факторов достоверно не связан с плотностью нематод. Плотность гарпактикоидных копепод при учете совместного влияния факторов достоверно положительно связана с биомассой микрофитобентоса (табл. 5). Регрессионный анализ связи обилия нематод и гарпактикоидных копепод показал положительную связь между ними ( $k = 0.565$ ,  $p = 0.014$ ) как и в Югорском районе, что позволяет предположить сходную реакцию этих групп на комплекс факторов среды.

Вопрос существенный, имеют ли различия в плотности мейобентоса региональную природу или обусловлены простой комбинацией действия мелкомасштабных факторов? С целью ответа на него мы провели анализ регрессионных остатков по всей совокупности станций, как Ямальской, так и Югорской ПО. После исключения влияния типа грунта и глубины на плотность нематод оказалось, что значимых различий в средних значениях остатков регрессии между двумя районами нет (рис. 5а), то есть различия плотности нематод обуславливаются в основном различиями в гранулометрической композиции грунта этих районов. При этом в Ямальской ПО разброс остатков больше, то есть присутствует большая доля изменчивости численности, не описываемая данными параметрами среды. Гарпактикоидные копеподы, напротив, после исключения влияния глубины, типа грунта и биомассы микрофитобентоса показывают значимую связь плотности организмов с районом исследования ( $p = 0.044$ ) (рис. 5б). Возможно, это происходит из-за различий в структуре таксоценов и жизненных форм раков песчаных и заиленных грунтов (на песках сами организмы мельче и их плотность обычно выше), но для подтверждения этой гипотезы необходимы детальные таксономические исследования.

Таким образом, наблюдаемые различия в плотности мейобентоса двух районов, расположенных у противоположных берегов Байдарацкой губы, в основном были обусловлены комбинациями мелко- и мезомасштабных факторов, главным из которых являлся гранулометрический состав грунта. При этом, в более заиленном районе (Ямальская ПО) была высока доля мозаичности распределения мейобентоса, не связанная с измеренными факторами среды.

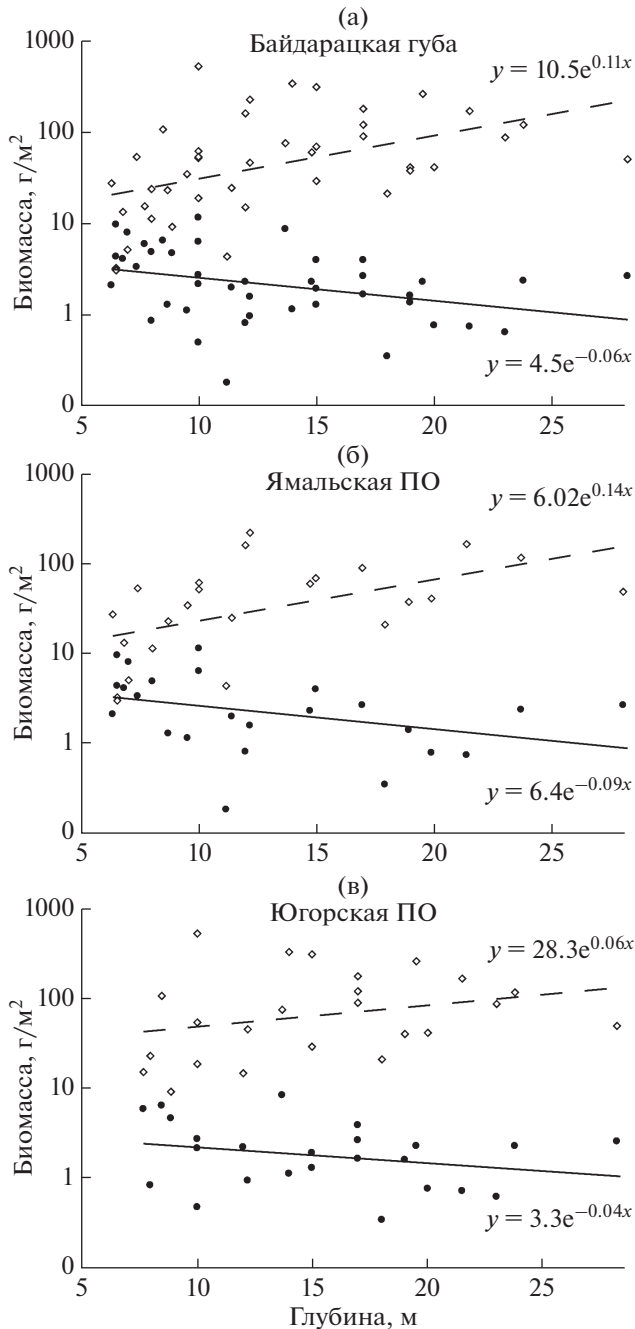
**Соотношение биомасс макро- и мейобентоса (2007 г.)** В литературе существует устойчивое мнение о противоположном характере изменения биомасс макро- и мейобентоса вдоль выраженных градиентов факторов среды. Главным из подобных градиентов является глубинный, что позволило сформулировать гипотезу о “компенсации развития макробентоса мейобентосом с увеличением глубины” [1, 20, 21]. Тем не менее,



**Рис. 5.** Сравнение остатков регрессии плотности нематод и гарпактикоидных копепод (после исключения влияния типа грунта и глубины) в Югорской и Ямальской ПО.

несмотря на некоторое количество доказательств этого явления, пространственные масштабы его проявления а также направление этих изменений часто не анализируются, а свидетельства оказываются противоположны. Говорят либо о прямом уменьшении биомассы макробентоса и увеличении биомассы мейобентоса с глубиной [20], либо об увеличении доли мейобентоса в общей биомассе сообщества [30]. При этом под термином “изменения с глубиной” разные авторы говорят о диапазонах глубин от нескольких десятков до нескольких тысяч метров [1, 21, 24, 30]. Наши данные позволили проверить эту связь для Байдарацкой губы в диапазоне глубин от 5 до 30 м.

В сублиторали Байдарацкой губы (5–30 м) с увеличением глубины биомасса макробентоса



**Рис. 6.** Изменение биомассы мейо- и макробентоса с глубиной в 2007 г. (а) – На всем имеющемся материале, (б) – на Ямальском склоне, (в) – на Югорском склоне. Черными кругами и сплошной линией тренда показана биомасса мейобентоса, ромбами и штриховой линией тренда – биомасса макробентоса.

возрастала, а биомасса мейобентоса падала (рис. 6а). При анализе склонов двух побережий в отдельности (Югорского и Ямальского) от 5 м до максимальных глубин порядка 30 м в центральной части губы картина сохранялась, однако скорости увеличения биомассы макробентоса и уменьшения биомассы мейобентоса у Ямальско-

го побережья выше, чем у Югорского, о чем говорит угол наклона линий регрессии (рис. 6б, 6в). Полученные данные об увеличении биомассы макробентоса с глубиной в диапазоне до 30 м согласуются с данными предыдущих исследований прибрежных арктических морей – Печорского моря [10], Новосибирского мелководья и моря Лаптевых [6, 20] и собственно Байдарацкой губы [10, 18]. Высокие количественные показатели макрозообентоса были отмечены ранее в центральной части Байдарацкой губы на заиленных грунтах. Средняя биомасса составила тогда более 70 г/м<sup>2</sup> а максимальная – около 500 г/м<sup>2</sup> [18]. На прибрежных станциях, где грунты в основном представлены плотным песком, количественные показатели зообентоса были значительно ниже.

Таким образом, мы действительно наблюдаем противоположный характер распределения биомассы макро- и мейобентоса, однако тенденция к увеличению доли мейобентоса в сообществе совпадает не с увеличением глубины, а, напротив, с ее уменьшением. Это объясняется тем, что арктические мелководья до глубин 5–7 м часто являются крайне нестабильной экосистемой, подверженной ледовой экзарации, волновому воздействию, опреснению и сложенной преимущественно крупными фракциями грунта, что неблагоприятно сказывается на обилии относительно долгоживущих организмов макробентоса. Напротив, большая пластичность и скорость воспроизводства мейофауны, позволяющая ей быстрее реагировать на изменение среды и поддерживать высокие плотности поселений в местах, где развитие макробентоса угнетено, приводит к ее развитию на относительно мелководных участках. В итоге, несмотря на то, что изменение биомасс размерных групп с глубиной противоположно описанному ранее [1, 20], механизмы, отвечающие за него, остаются те же.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зарегистрированная средняя плотность мейобентоса в сублиторали Байдарацкой губы (2318 экз/10 см<sup>2</sup>, средняя плотность по трем съемкам) в 2.5–4 раза превышает средние значения, а максимальная найденная плотность (8121 экз/10 см<sup>2</sup>) оказывается одной из самых высоких значений численности мейобентоса для прибрежных участков морей арктического бассейна [13]. Сходные высокие значения (3222 экз/10 см<sup>2</sup>) были зафиксированы на литорали губы Дальнезе-ленецкой Баренцева моря [1] и на глубине 10 м у о. Диско (Западная Гренландия) – 4829 экз/10 см<sup>2</sup> [33]. Средние значения плотности мейобентоса для Российского шельфа, приводимые Алексеевым и Гальцовой (данные по 34 станциям), со-

ставляют 615 экз/10 см<sup>2</sup> при максимальных 2050 экз/10 см<sup>2</sup> в Печорском море [23].

Для Сибирского сектора Арктики (к востоку от Новой Земли) средние значения численности мейобентоса составляют 123 экз/10 см<sup>2</sup>, а максимальные — 711 экз/10 см<sup>2</sup> (у мыса Биллингс, Восточно-Сибирское море) [4, 20]. Столь же низкие значения плотности мейобентоса (1–310 экз/10 см<sup>2</sup>) получены для Новоземельского желоба и восточного побережья Южного острова Новой Земли с глубин от 30 до 400 м [3, 27] и для моря Лаптевых (14–240 экз/10 см<sup>2</sup>) с глубин до 25 м [6]. Однако необходимо заметить, что указанные авторы работали, используя нижнее сито с диаметром ячеек 63–70 мкм, тогда как по нашим данным в ряде проб до 90% организмов мейобентоса могут оказываться в мелких размерных фракциях. Помимо перечисленных работ необходимо упомянуть съемку мейобентоса в ходе рейса IX-4 НИС “Polarstern” осенью 1993 г, когда была выполнена одна сублиторальная станция на глубине 65 м в море Лаптевых [31]. Вероятно, это единственная работа для Сибирской Арктики (кроме данной), в которой была использована принятая на данный момент комплексная методика выделения организмов мейобентоса (центрифугирование в градиенте силикатов, осаждение на нижнем сите с диаметром ячеек 40 мкм, окраска), что позволило зафиксировать довольно высокие значения плотности мейобентоса, составившие 2685 экз/10 см<sup>2</sup>. Таким образом, наше нынешнее представление о низкой плотности мейобентоса сибирского шельфа возможно далеко от реальности. Однако, несмотря на это можно заключить, что по плотности мейобентоса Байдарацкая губа относится к одному из наиболее продуктивных среди изученных на данный момент районов Арктики.

На всей акватории Байдарацкой губы располагается мейобентосное сообщество, характерное для мягких грунтов sublitorали, обычно с выраженным (порядка 70–90%) доминированием нематод по численности. Плотность мейобентоса у Югорского побережья в 2–3 раза ниже, чем у Ямальского. Различия в плотности мейобентоса обусловлены комбинациями мелко- и мезомасштабных факторов, главным из которых является гранулометрическая композиция грунта. При этом, в более заиленном районе (Ямальская ПО) высока доля мозаичности, не связанной с измеренными факторами среды. Мейобентос литорали обоеих побережий также сильно различается. Югорский берег характеризуется сообществом прибойной крупнопесчаной высокоарктической литорали с большой долей вклада редко встречающихся мейобентосных групп (олигохеты, турбеллярии, гастротрихи) [13, 26, 28, 29], тогда как на Ямальском берегу встречено мейобентосное

сообщество широких пологих осушек с доминированием нематод [1, 13].

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (проект № 14-17-00681) и РФФИ (проект № 15-04-01870).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гальцова В.В. Мейобентос в морских экосистемах (на примере свободноживущих нематод) // Тр. ЗИН. 1991. Т. 224. 240 с.
2. Гальцова В.В., Кулангиева Л.В. Класс Nematoda // Исследования фауны морей / Ред. Сиренко Б.И. Список видов свободноживущих беспозвоночных Евразийских морей и прилежащих глубоководных частей Арктики. 2001. Т. 51. № 59. С. 44–51.
3. 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.
4. Гальцова В.В., Лукина Т.Г., Владимиров М.В. Мейобентос Чаунской губы Восточно-Сибирского моря // Исследование фауны морей. Экосистемы и фауна Чаунской губы и сопредельных вод Восточно-Сибирского моря. СПб.: ЗИН РАН, 1994. Т. 48(56). С. 67–97.
5. Гидробиологические исследования Байдарацкой губы Карского моря в 1991-1992 гг. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1993. 62 с.
6. Гуков А.Ю. Гидробиология устьевой области реки Лены. М.: Научный мир, 2001. 288 с.
7. Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 166–190.
8. Козловский В.В., Чикина М.В., Кучерук Н.В., Басин А.Б. Структура сообществ макрозообентоса юго-западной части Карского моря // Океанология. 2011. Т. 51. № 6. С. 1072–1081.
9. Кулангиева Л.В., Гальцова В.В. Биоразнообразие нематод арктических морей России // Тр. ЗИН РАН. 1999. Т. 280. С. 52–53.
10. Кучерук Н.В., Котов А.В. Бентос прибрежных мелководий Печорского моря и Байдарацкой губы: сравнительный анализ // Океанология. 2002. Т. 42. № 1. С. 116–119.
11. Кучерук Н.В., Мокиевский В.О., Денисов Н.Е. Макробентос прибрежных мелководий юго-западной части Карского моря. // Океанология. 1998. Т. 38. № 1. С. 92–101.
12. Мокиевский В.О. Экология морского мейобентоса. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 286 с.
13. Мокиевский В.О., Удалов А.А., Азовский А.И. О количественном распределении мейобентоса на шельфе Мирового океана // Океанология. 2004. Т. 44. № 1. С. 110–120.
14. Погребов В.Б., Гальцова В.В., Фокин С.И. Мейо- и микробентос района приразломного месторождения нефти (Баренцево море): оценка состояния в целях экологического мониторинга // Вестн. СПбГУ. 1995. Сер. 3. Вып. 4. № 24. С. 9–19.

15. *Портнова Д.А., Гарлицкая Л.А., Кондарь Д.В., Удалов А.А.* Структура сообщества мейобентоса в Енисейском эстуарии и на прилежащем Карском шельфе // Экосистема Карского моря – новые данные экспедиционных исследований. Материалы научной конференции. М.: АПР, 2015. С. 166–170.
16. *Портнова Д.А., Гарлицкая Л.А., Кондарь Д.В., Удалов А.А.* Мейобентос и сообщество нематод Енисейского залива и прилегающего шельфа Карского моря // Океанология. Т. 57. № 1. С.
17. Природные условия Байдарацкой губы. Основные результаты исследований для строительства подводного перехода системы магистральных газопроводов Ямал-Центр. М.: ГЕОС, 1997. 432 с.
18. *Степанова В.Б.* Материалы исследования зообентоса Байдарацкой губы // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2000. № 1. С. 135–139.
19. *Филатова З.А., Зенкевич Л.А.* Количественное распределение донной фауны Карского моря // Биология северных и южных морей СССР. М.: Наука, 1957. С. 163–223.
20. *Шереметевский А.М.* Роль мейобентоса в биоценозах шельфа Южного Сахалина, восточной Камчатки и Новосибирского мелководья // Иссл. фауны морей. 1987. Т. 35(43). 136 с.
21. *Шереметевский А.М.* К вопросу о компенсации мейобентоса макробентосом на примере мидиевых банок Белого моря // Экология моря. 1991. Т. 39. С. 89–91.
22. Экология и биоресурсы Карского моря. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 1989. 153 с.
23. *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.
24. *Coull B.S., Bell S.S.* Perspectives of marine meiofaunal ecology // Ecological processes in coastal and marine system / Ed.: Levington R.J. New York: Plenum Press, 1979. P. 189–216.
25. *Heip C., Vincx M., Vranken G.* The ecology of marine nematodes // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1985. V. 23. P. 399–489.
26. *Mokievsky V.O.* Composition and distribution of intertidal meiofauna of Isefjorden, West Spitsbergen // Polish Polar Res. 1992. V. 13. P. 31–40.
27. *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. P. 333–339.
28. *Radziejewska T., Stankowska-Radziun M.* Intertidal meiofauna of Recherchefjorden and Malbukta, Vest-Spitsbergen // Sarsia. 1979. V. 64. P. 253–258.
29. *Szymelfenig M., Kwasniewski S., Weslawski J.M.* Intertidal zone of Svalbard. 2. Meiobenthos density and occurrence // Polar Biol. 1995. V. 15. P. 137–141.
30. *Thiel H.* Meiofauna und Struktur der benthischen Lebensgemeinschaft des Iberischen Tiefseebeckens // Meteor Forschungsergebnisse. 1972. Reihe D Biologie. V. D12. P. 36–51.
31. *Vanaverbeke J., Arbizu P.M., Dams H.-U., Schminke H.K.* The metazoan meiobenthos along a depth gradient in the Arctic Laptev Sea with special attention to nematode communities // Polar Biol. 1997. V. 18. P. 391–401.
32. *Weslawski J.W., Zajaczkowski M., Wiktor J., Szymelfenig M.* Intertidal zone of Svalbard. 3. Littoral of a subarctic, oceanic island: Bjornoya // Polar Biol. 1997. V. 18. P. 45–52.
33. *Wittoeck J.* Ecologische studie van het meiobenthos van West-Groenland (Disko Island). MSc. thesis, 1991. Univ. of Gent, Belgium.

## The Quantitative Distribution of Meiobenthos in the Baydaratskaya Bay (the Kara Sea)

A. A. Udalov, D. V. Kondar, M. A. Miljutina, D. M. Miljutin, F. V. Sapojnikov, V. O. Mokievsky

The quantitative characteristics and the spatial distribution of meiobenthos in the Baydaratskaya Bay (the Kara sea) were analysed on the basis of the data collected in 1994–2007 yrs. The extremely high density of meiobenthos (up to 8121 ind/10 cm<sup>2</sup>, the average is 2318 ind/10 cm<sup>2</sup>) allows to consider the Baydaratskaya Bay among the most productive Arctic regions. The spatial distribution of meiobenthos was mostly defined by the depth and sediment properties in subtidal zone of the bay. The density of meiobenthic organisms decreased with depth and small sediment fraction increased. The difference in the meiobenthic densities between the two coastal areas of the bay (Yamal and Jugora) is revealed also. It was caused by combined actions of the small-scale and mesoscale factors, mainly by the grain size. An opposite changes of meio- and macrobenthic biomass along the depth has been shown.