

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Елена
11

На правах рукописи
УДК 595.14.142.2(268.52)

ФРОЛОВА
Елена Александровна

**ЭКОЛОГИЯ МНОГОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ
(POLYCHAETA) КАРСКОГО МОРЯ**

Специальность 25.00.28. - океанология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Мурманск
2008

Работа выполнена в Мурманском морском биологическом институте Кольского научного центра Российской академии наук в лаборатории зообентоса отдела макрофитов и зообентоса.

Научный руководитель: доктор биологических наук
П.Р. Макаревич

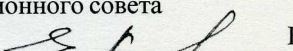
Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Г.М. Воскобойников
кандидат биологических наук
С.Ю. Гагаев

Ведущая организация: Южный научный центр Российской академии наук

Защита диссертации состоится " 13 " мая 2008 г. в 15 ч.
на заседании диссертационного совета Д 002.140.01 при Мурманском морском биологическом институте Кольского научного центра Российской академии наук по адресу: 183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Мурманского морского биологического института Кольского научного центра РАН

Автореферат разослан: " 9 " октября 2008 г.

Ученый секретарь
специализированного диссертационного совета
кандидат географических наук  Е.Э. Кириллова

ВВЕДЕНИЕ

Карское море представляет собой арктический шельфовый водоем материкового окраинного типа. На протяжении многих лет оно считалось труднодоступным для научных исследований и освоения его природных богатств. По этой причине информация о функционировании карскоморских экосистем была малочисленной и фрагментарной, что, в свою очередь, сформировало ложные представления о бедности флоры и фауны Карского моря, низкой биологической продуктивности и, в итоге, о бесперспективности практического использования его ресурсов. Однако, по мере накопления новых гидрологических, геологических и биологических данных, всё более отчетливой становилась сложная структура жизнедеятельности водоема, появились доказательства специфичности многих экологических процессов, резко изменились взгляды на уровни продуктивности пелагиали и бентали. В последние годы интерес к Карскому морю значительно возрос в связи с разведкой нефте- и газоносных месторождений на его шельфе. Поэтому в настоящее время все сведения об экологии и биоресурсах Карского моря представляют большое значение как с научной, так и с практической точек зрения.

Актуальность проблемы. Многощетинковые черви (Класс Polychaeta) - одна из самых многочисленных и разнообразных групп морских беспозвоночных. Для них свойственны почти все известные типы питания, они могут занимать различные экологические ниши и ступени трофических пирамид. Кроме того, в бентосных сообществах полихеты почти всегда превосходят другие таксоны по количеству видов, а часто доминируют по плотности поселения и биомассе. Практически все представители полихет входят в пищевой рацион промысловых видов рыб и беспозвоночных, а также могут быть индикаторами состояния донных экосистем, что делает данную группу особо значимой в практическом плане.

В настоящее время большое внимание уделяется анализу распределения региональной фауны отдельных таксономических групп. По многощетинковым червям в морях Российского Севера такие работы пока только начали проводиться. Что касается Карского моря, там распределение полихет изучалось лишь в одном районе - на Обь-Енисейском мелководье (Гагаев и др., 2006; Фролова, 2007). Настоящая работа расширяет область таких исследований на всю карскоморскую акваторию.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы являлось изучение разнообразия, экологии, структуры сообществ и особенностей распределения многощетинковых червей Карского моря.

В связи с этим решались следующие задачи:

1. составление списка видов полихет Карского моря;
2. определение количественных характеристик (биомассы и плотности поселения) видов и видовых комплексов многощетинковых червей, их пространственного распределения, а также уровней таксономического разнообразия;
3. изучение изменчивости качественного состава и количественных показателей сообществ в зависимости от океанологических факторов;
4. исследование экологии массовых видов полихет Карского моря;
5. возможность использования сообществ многощетинковых червей в качестве индикатора многолетних климатических изменений и антропогенного нарушения состояния природной среды.

Научная новизна. В работе приведен видовой список многощетинковых червей Карского моря. Впервые представлены карты распределения в Карском море всех количественных характеристик сообществ полихет - биомассы, плотности поселения, а также уровней видового разнообразия. Выделены видовые комплексы и показано их распределение на акватории водоема. Подробно описана экология всех ведущих видов полихет. Установлена связь между пространственными и временными различиями видового состава и количественных показателей сообществ многощетинковых червей и изменчивостью океанологических факторов.

Практическая значимость. Все представители данной группы играют немалую роль в донных экосистемах Карского моря. Помимо того, что полихеты являются важнейшим компонентом трофических цепей и непосредственно служат кормовыми объектами для более крупных беспозвоночных и бентосоядных рыб, они также принимают активное участие в утилизации органики донных осадков. Многочисленные ходы полихет, как и других инфузорных организмов, способствуют минерализации органического вещества и скорейшему возврату биогенных элементов и части органики в гидросферу. Таким образом, знание структуры сообществ полихет и их качественных и количественных характеристик дает важную дополнительную информацию о протекании самых различных океанологических процессов в водоеме в целом. Видовые списки, величины плотности поселения и биомассы многощетинковых червей могут быть использованы для оценки общей продуктивности и кормовой базы моря. Все представленные данные имеют значительную ценность как фоновый материал при проведении мониторинговых исследований с целью обнаружения возможных изменений в среде антропогенного или естественного характера. Существуют наблюдения, свидетельствующие о реакции фауны Карского моря на флуктуации климата, а следовательно, новая информация может использоваться и при изучении глобальных климатических изменений.

Апробация работы. Результаты исследований, проводимых с 1993 года по настоящее время в рамках госбюджетных научно-исследовательских программ лаборатории зообентоса ММБИ КНЦ РАН, представлены в научных отчетах по темам НИР. Материалы диссертации докладывались на конференциях:

- международной научной конференции "Методология и процедура оценки воздействия морской нефтегазовой индустрии на окружающую среду Арктики" (Мурманск, 1996);
- международной научной конференции "Современное состояние планктона и бентоса, проблемы сохранения биоразнообразия арктических морей" (Мурманск, 1998);
- научной конференции "Океанологические и биологические исследования арктических и южных морей России (к 70-летию Мурманского морского биологического института) (Мурманск, 2006);
- международной научной конференции "Современные проблемы зоологии и экологии" (Одесса, 2005).

Публикации. По результатам выполненных исследований опубликовано 10 научных работ.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 126 страницах и состоит из введения, восьми глав, выводов и списка литературы. Работа проиллюстрирована 8 таблицами и 76 рисунками, включая 54 карты и 30 фотографий. Список литературы содержит 133 публикации, в том числе 19 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МНОГОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ КАРСКОГО МОРЯ

В настоящей главе дан краткий обзор истории исследований донных организмов Карского моря, начиная с попутных наблюдений в океанографических экспедициях во второй половине XIX столетия, и заканчивая современными планомерными научными работами. Подробно рассмотрены результаты изучения фауны многощетинковых червей крупных районов карскоморской акватории, проводимого в 20-х - 30-х годах XX века. В этот период впервые составлен видовой список бентоса Карского моря, включавший около 150 видов полихет, выяснена их фаунистическая и зоогеографическая принадлежность, выделены доминирующие группы, изучено их распределение в зависимости от условий среды. Был сделан вывод о зависимости состава фауны от колебаний климата. В 50-х годах были представлены первые количественные данные о развитии сообществ многощетинковых червей. Наконец, резкая активизация экспедиционных

исследований в Карском море в 90-е годы позволила получить новый обширный материал для полноценного анализа, достоверных обобщений и выводов.

Автором также коротко описывается ранний этап изучения анатомии и таксономии полихет, начавшийся зоологами России еще в конце XVIII века. Прослежен процесс "сближения" двух направлений исследований - "морфолого-систематического" и "эколого-зоогеографического", - приведший к современному комплексному подходу к изучению многощетинковых червей.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Настоящая глава посвящена подробному океанографическому описанию Карского моря как биотопа бентосных организмов, каковыми являются многощетинковые черви. Основное внимание уделено таким определяющим жизнедеятельность донной фауны гидрологическим, геологическим и геоморфологическим факторам, как режим температуры и солености, влияние пресного стока, динамика водных масс, рельеф и типы грунтов.

Своеобразие гидрологического режима Карского моря обуславливается поступлением в бассейн и трансформацией водных масс различного происхождения - глубинных атлантических, проникающих по глубоководным желобам с севера, баренцевоморских, поступающих в море через западные проливы, зимних арктических, формирующихся в результате охлаждения и интенсивного конвективного перемешивания, и притока громадного количества пресной воды с юга.

Принимая в себя большое количество пресного стока, Карское море характеризуется неустойчивым солевым режимом в поверхностном слое. Поверхностные воды в районе Обско-Енисейского мелководья имеют в наиболее теплое время года соленость 7-10 ‰ и температуру +5-+8°C. По мере продвижения на север соленость возрастает и может достигать 32-34 ‰, а температура воды составляет 0-+2°C. На западе моря в летний период наблюдается соленость 25-30 ‰ и вода прогревается до +7°C (Петров и др., 1989). Под прогретым и опресненным поверхностным слоем во всех районах Карского моря с глубины 10-20 м наблюдается резкое падение температуры и повышение солености. Глубже 50 м соленость не бывает ниже 34 ‰, а температура в течение всего года остается отрицательной (Зенкевич, 1963).

Характер грунтов Карского моря допускает возможность поселения самых различных жизненных форм, которые в зависимости от своих морфофункциональных приспособлений в пределах встречающихся в море

фаций могут найти подходящие субстраты как в глубоководных желобах, так и на мелководьях шельфа (Горшкова, 1957). Величина приливов в море не превышает 0.5-1.0 м, в связи с чем биотопы практически не содержат литоральной фауны, а также форм, сопутствующих зарослям макрофитов в верхнем горизонте сублиторали.

На флору и фауну Карского моря существенное влияние оказывают долгопериодные изменения климата. Они имеют четко выраженную полициклическую структуру (продолжительность циклов меняется в широких диапазонах - от 2-3 до нескольких десятков лет), и их роль является определяющей в формировании многолетних ареалов многих видов флоры и фауны (Галкин, 1984; Голиков, 1975). Можно сказать, что изменения метеорологического режима Карского моря (и в первую очередь освещенности) носят ярко выраженный колебательный характер, что оказывает непосредственное воздействие на "образ" жизни и функциональное состояние сообществ организмов (Петров, 1989):

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили 24 количественные пробы донной фауны, собранные в южной части Карского моря дночерпателем "Океан" (0.25 м²) на 19 станциях в 49-м рейсе НИС "Дмитрий Менделеев" в сентябре 1993 года, 19 количественных проб, собранных дночерпателем ван-Вина (0.1 м²) на 14 станциях в 75-м рейсе НИС "Дальние Зеленцы" в сентябре 1993 года, 196 проб, собранных дночерпателем ван-Вина на 49 станциях в рейсе НТС "Помор" в августе - сентябре 1994 года. Материалом для исследования полихет северной части Карского моря послужили 16 количественных проб бентоса, собранных большим коробчатым дночерпателем (0.25 м²), и 2 качественные пробы, взятые большим Агассис-тралом (размер рамы 3x1 м), оснащенным делью с размером ячеи кутовой части рубашки 10 мм, на восьми станциях в желобе Воронина в сентябре 1995 года в ходе 11-ой международной арктической комплексной экспедиции ARK XI/1 на НИЛ "Полярштерн" (Германия) в состав которой входила группа российских учёных (Scientific ..., 1997). Кроме того, были привлечены для анализа пробы, собранные на 6 станциях в желобе Святой Анны и на 1 станции у восточного побережья Новой Земли в августе 1995 года дночерпателем "Океан" (0.25 м²) с борта СРТ "Ясногорск". Всего было обработано 255 количественных проб и 2 качественные пробы с 90 станций в интервале глубин от 13 до 2655 м. Глубоководные станции в желобе Воронина рассматривались в работе как естественное продолжение разреза, хотя по глубинам оказались за пределами Карского моря.

На НИС "Дмитрий Менделеев", НИС "Дальние Зеленцы" и НТС "Помор" пробы промывали через капроновые сита с размером ячеек 0.5 мм, а на НИЛ "Полярштерн" - через систему металлических сит, минимальный диаметр перфораций которых составил 500 мкм. Промытую пробу вместе с оставшимися частицами грунта фиксировали 4-5 %-м раствором формалина, нейтрализованного тетраборатом натрия. В лаборатории организмы выбирали из грунта, сортировали по группам и повторно фиксировали 75° этиловым спиртом.

Полихеты были идентифицированы автором. В процессе определения многощетинковых червей использовались следующие работы: В.Г. Аверинцев (1977), Н.П. Анненкова (1932, 1935, 1937, 1952), Г.Н. Бужинская (1971), И.А. Жирков (2001), В.И. Зацепин (1948), А.В. Ржавский (1987), А.В. Сикорский (1992), В.Е. Стрельцов (1973), П.В. Ушаков (1955, 1972, 1982), Хлебович (1996).

Для каждого вида определяли количество экземпляров и их вес с точностью до 0.001 г. Все полихеты взвешивали без трубок, кроме тех видов, трубки которых построены из вещества, выделяемого самим червем - *Spiochaetopterus typicus*, *Serpulidae*. Чтобы не вынимать из трубок мелких и хрупких полихет *Galathowenia oculata* воспользовались коэффициентом отношения чистого веса к весу с трубкой (1/7) определенным Р. Г. Лейбсон (1939).

Для оценки фаунистического сходства станций и выделения фаунистических комплексов были использованы коэффициенты сходства Серенсена-Чекановского (Sørensen, 1948) -

$$I_{Sar} = 2C / (D_1 + D_2) \times 100 \%$$

и Симпсона (Simpson, 1943) -

$$I_{Si} = C / D_{min} \times 100 \%,$$

где D_1 и D_2 - количество видов в сравниваемых описаниях, C - количество общих видов в сравниваемых описаниях, D_{min} - количество видов в меньшем из сравниваемых описаний.

Кластерный анализ выполнялся при помощи программы, разработанной сотрудниками лаборатории бентоса ММБИ П.А. и О.С. Любыными.

Таксоны выделялись по доминирующему виду (Воробьев, 1949).

Для биогеографического анализа фауны многощетинковых червей Карского моря, наряду с традиционным зонально-географическим принципом классификации ареалов, использовались типы ареалов, предложенные И.А. Жирковым (2001).

Трофическая классификация многощетинковых червей приведена по публикациям М.Н. Соколовой (1956, 1964), А.П. Кузнецова (1976, 1980).

Для оценки видового разнообразия полихет был использован индекс Шеннона по количеству особей (Shannon, 1948):

$$H' = -\sum_{i=1}^N p_i \log_2 p_i,$$

где $p_i = n_i/N$; N - количество видов в пробе; n_i - количество экземпляров i -го вида.

Преобладающую жизненную стратегию в видовых сообществах оценивали при помощи индекса D_E (Denisenko, 2004; Денисенко, 2006):

$$D_E = [H'(SpB) - H'(SpA)]/\log_2(N),$$

где $H'(SpA)$ - индекс разнообразия видов (Шеннона) по количеству особей; $H'(SpB)$ - индекс разнообразия видов (Шеннона) по биомассе. Индекс D_E изменяется от -1 (полное отсутствие стресса), что соответствует K -стратегии, до +1 (наличие очень сильного стресса), что соответствует r -стратегии (Pianka, 1970).

ГЛАВА 4. ВИДОВОЙ СОСТАВ ПОЛИХЕТ ШЕЛЬФА КАРСКОГО МОРЯ

Всего было определено 176 таксонов многощетинковых червей видового и надвидового ранга, принадлежащих 34 семействам, из которых до вида идентифицированы 143. Наибольшим числом видов (17) представлено семейство *Ampharetidae*. Семейство *Terebellidae* представлено 15 видами, семейство *Maldanidae* - 13 видами.

Наибольшее число видов полихет Карского моря имеют шельфовый аркто-атлантико-тихоокеанский тип ареала. К этой группе относятся почти все массовые виды полихет арктического шельфа (*Phyllodoce groenlandica*, *Eunoe nodosa*, *Lumbrineris fragilis*, *Maldane sarsi*, *Anobothrus gracilis*). Часть аркто-атлантико-тихоокеанских видов, несомненно, произошла от шельфовых аркто-тихоокеанских, после разрушения преграды между Северным Ледовитым и Атлантическим океаном (Жирков, 2001).

Довольно много в Карском море шельфовых панарктических видов. Впервые, это сравнительно эврибатные виды, встречающиеся до глубин 1000 м и чуть глубже, но не встречающиеся в распресненных районах (*Paranaitis wahlbergi*, *Branchiomma arctica*, *Euchone papillosa*). Они, благодаря глубоководному распространению, могут проникать в Норвежское море. Второй вариант распространения имеют мелководные виды, которые не встречаются в Норвежском море, но встречаются в эстуарных и распресненных районах: *Micronephthys minuta*, *Marenzelleria* spp., *Ampharete vega*. И.А. Жирков (2001) полагает, что обитание этих видов в маргинальных биотопах связано с их малой конкурентноспособностью. Таким образом, мы имеем дело с одним типом распределения, в пределах которого

виды различаются по эврибионтности (эврибатности или эвригалинности). Оставшиеся панарктические шельфовые виды имеют распространение переходного типа (*Brada villosa*, *Ampharete borealis*, *Amphiteis sundevalli*).

Некоторые из шельфовых приатлантических видов, не ассоциированные с фауной коралловых рифов и обычные в Баренцевом море, встречаются в южной части Карского моря (*Nephtys longosetosa*, *Spiophanes kroeyeri*, *Polyphysia crassa*).

Эврибатные панарктические виды, преимущественно глубоководные, приурочены к желобам (*Pseudoscalibregma parvum*, *Maldane arctica*, *Amage auricula*, *Protula globifera*).

Панарктические эврибатные аркто-атлантико-тихоокеанские виды встречаются на больших глубинах в центральной части Северного Ледовитого океана и в Скандском бассейне. К этой группе относятся: *Aglaophamus malmgreni*, *Praxillura longissima*, *Myriochele heeri*, *Glyphanostomum pallescens*, *Terebellides stroemi*, *Spiochaetopterus typicus*. Последний, возможно, аркто-тихоокеанский вид.

В Карском море найдены скандские эврибатные аркто-атлантико-тихоокеанские виды. Из них *Galathowenia oculata* и *Melinna elisabethae* встречены на глубинах до 250 м, вид *Pista maculata* отмечен на глубинах до 550 м. *Euchone analis* и *Amphiteis gunneri* достигают в желобе Воронина глубин соответственно 1138 и 1776 м. *Thelepus cincinnatus* найден только в желобе Воронина на глубинах 1096-1138 м.

В южной части Карского моря, в Байдарацкой губе, отмечены единичные находки мелководных скандинавских видов *Pectinaria koreni* и *Nicomache minor*. Вид *Phyllodoce mucosa* встречен на мелководье напротив устья Оби. Повидимому, личинки этих видов заносятся течением из Баренцева моря. Они не образуют здесь поселений.

В желобе Святой Анны и желобе Воронина были найдены глубоководные виды: панарктический *Jasmineira schaudinni*, высокоарктический *Melinnopsis arctica* и аркто-атлантико-тихоокеанский *Samitella elongata*, а также эврибатные виды: аркто-атлантический *Minuspio cirrifera* и приатлантический *Notoproctus oculatus*.

В Карском море не встретились виды с притихоокеанским и фареро-исландским типами ареала, а также с мелководным аркто-атлантико-тихоокеанским типом ареала.

В биогеографической структуре многощетинковых червей Карского моря преобладают бореально-арктические виды (42 %). Субтропическо-бореально-арктические составляют 17 % и высоко-бореально-арктические 13 %. Одинаковые доли (11 %) приходятся на виды арктической группы и виды космополиты. Наименьшая часть видового состава представлена бореальными видами (6 %). При этом 40 % составляют широко распространенные виды, 14 % - атлантические и 8 % - тихоокеанские.

В трофической структуре таксоцены полихет Карского моря преобладают собирающие детритофаги (43 %). Примерно одинаковая доля приходится на безвыборочно поглощающих грунт и плотоядных (25 и 24 %, соответственно). Сестонофаги представлены наименьшим количеством видов (8 %).

ГЛАВА 5. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МНОГОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ В КАРСКОМ МОРЕ

5.1. Пространственное распределение количественных показателей развития сообществ полихет

По результатам исследований 1993-1995 гг. биомасса полихет в Карском море колебалась от 0.02 до 206 г/м² (рис. 1). В южной части моря биомасса полихет, в основном, превышала 10 г/м². Области повышенной биомассы (более 150 г/м²) располагались в районах влияния баренцевоморских водных масс - в северной части Байдарацкой губы, где была отмечена максимальная биомасса, и у западного побережья п-ва Ямал на илистом грунте, подстилаемом глиной в таксоцене *Spiochaetopterus typicus*. Область биомассы многощетинковых червей превышающей 50 г/м², распространялась далее вдоль западного побережья п-ва Ямал и, снижаясь до 25-50 г/м², вытягивалась в северо-западном направлении. Вытянутое в меридиональном направлении пятно повышенной биомассы полихет располагалось к востоку от устья реки Енисей. В районе м. Диксон на глубине 43-48 м на илистом песке в таксоцене *Maldane sarsi* биомасса полихет достигала 109 г/м².

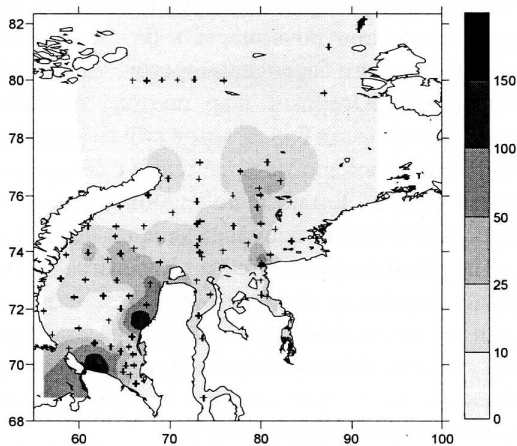


Рис. 1. Распределение биомассы (г/м²) многощетинковых червей в Карском море в 1993-1995 гг.

В глубоководных желобах северной части моря биомасса многощетинковых червей не превышала 10 г/м², причем проявляла тенденцию к уменьшению с увеличением глубины. В желобе Св. Анны на глубинах от 135 до 620 м на коричневых илах доминирующим видом был *S. typicus* за исключением самой западной станции, где преобладала спионида *Laonice cirrata*. Кроме указанных доминирующих видов наиболее значимыми по биомассе в желобе Св. Анны были *Eucranta villosa*, *Artacama proboscidea*, *Lumbrineris sp.*, *Aglaophamus malmgreni*, *Melinna elisabethae*, *Terebellides stroemi*, *Melinnopsis arctica*. В желобе Воронина, кроме *S. typicus*, доминировавшего на глубине 314 м на заиленном песке с мелкой галькой, были отмечены таксоцены *Aglaophamus malmgreni* на глубине 248 м на илистом грунте, *Chone murmanica* на глубине 90 м на плотном песке с мелкими камнями, *Protula globifera* на глубине 240 м на илистом грунте со спикулами губок, *Glycera capitata* на глубине 526 м на гравии с мелкими камнями и крупным песком, *Jasmineira schaudinni* на глубине 1138 м на песке с гравием и мелкими камнями, *Notomastus latericeus* на глубине 1776 м на песке с галькой и мелкими камнями. Минимальная биомасса многощетинковых червей была зафиксирована на границе с акваторией полярного бассейна на глубине 2655 м на песке с илом и глиной в таксоцене *Ophelina sp.* Кроме указанных доминирующих видов, наиболее значимыми по биомассе среди многощетинковых червей в желобе Воронина были *Nothria hyperborea*, *Pseudoscalibregma parvum*, *Euchone analis*.

В составе биомассы многощетинковых червей южной части Карского моря ведущая роль принадлежит собирающему детритофагу *Spiochaetopterus typicus*, который широко распространен в Баренцевом море, и в исследуемом бассейне проявляет явную приуроченность к баренцевоморским водным массам. Основная ветвь теплого баренцевоморского течения приходит через проливы Карские ворота и Югорский шар, поэтому наибольшее развитие *S. typicus* получает в северной части Байдаракской губы и у западного побережья п-ва Ямал. *S. typicus* заходит в Карское море также с севера следуя за веткой течения, огибающей Новую Землю и по глубоководным желобам, но в северной части Карского моря его биомасса не превышает 5 г/м².

Следующий по значимости вид полихет Карского моря - безвыборочно поглощающая грунт малданида *Maldane sarsi*. Этот вид распространен в южной части моря и достигает максимального обилия у западного побережья п-ва Ямал и к востоку от устья Енисея. Условия, благоприятные для его развития более всего связаны с качеством осадка, который должен содержать максимальное количество питательных веществ.

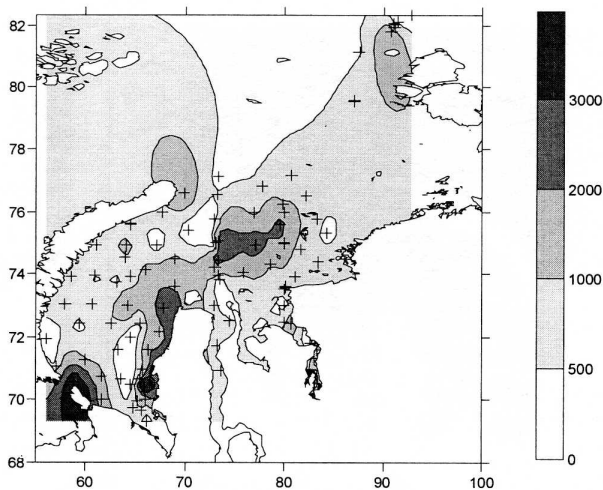


Рис. 2. Распределение плотности поселения полихет (экз./м²) в Карском море.

Плотность поселения полихет в Карском море по данным 1993-1995 гг. варьировала от 31 до 5754 экз./м² (рис.2). Высокая плотность поселения многочетинковых червей (более 2000 экз./м²) характерна для северной части Байдаратской губы в районе проливов Карские Ворота и Югорский Шар (на песчаном иле и глине на глубине 60-175 м), у побережья полуострова Ямал (на глубине 21 м на песчаном иле). Кроме того, высокая плотность поселения полихет отмечена в области маргинального фильтра, где также наблюдается высокое видовое разнообразие и биомасса. По плотности поселения доминируют *Spiochaetopterus typicus*, наиболее многочисленные в районе пролива Югорский Шар, полихеты рода *Micronephtys* - у побережья полуострова Ямал, *Maldane sarsi* - в районе мыса Таймыр и к северу от него, полихеты семейств *Cirratulidae* и *Paraonidae* (*Levinsenia gracilis*) - в районе маргинального фильтра. В желобе Воронина плотность поселения многочетинковых червей убывает с ростом глубины и достигает минимального значения на глубине 2655 м, мала она также в Новоземельском желобе и на его склонах. Средняя плотность поселения многочетинковых червей в Карском море составила 1011 ± 100 экз./м².

Видовое разнообразие многочетинковых червей в Карском море, оцененное посредством значения индекса Шеннона подсчитанного по количеству особей, на большей части акватории колебалось в интервале от 3 до 4 бит (рис. 3), что соответствует нормальному морскому видовому разнообразию полихет.

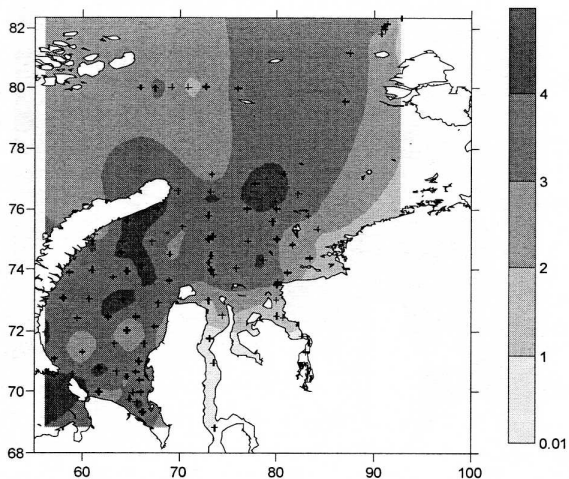


Рис. 3. Видовое разнообразие полихет, оцененное посредством индекса Шеннона (бит) в Карском море в 1993-1995 гг.

Видовое разнообразие многощетинковых червей достигло максимума (индекс Шеннона превысил 4 бита) в юго-западной части моря, куда через проливы Карские Ворота и Югорский Шар поступают баренцевоморские водные массы, в таксоцоне *Spiochaetopterus typicus* на глубине от 23 (в Байдарацкой губе) до 180 м на песчаном иле с глиной. Видовое разнообразие полихет велико в северной части Новоземельского желоба, куда заходят воды Баренцева моря, огибающие Новую Землю с севера в таксоцонах *Aglaophamus malmgreni* и люмбринерид на глубинах 180-248 м на песчаном иле и глине с галькой и гравием, а также в центральной части Карского моря в таксоцонах *Eucranta villosa* и *S. typicus* на глубинах от 50 до 160 м на песчаном иле с конкрециями и глине. Уменьшается оно в устьях больших рек Обь и Енисей вместе с уменьшением солености. Минимальное видовое разнообразие полихет было отмечено в устье Оби на глубине 18 м при солености в придонном слое воды от 0.16 до 11.52 ‰ и в устье Енисея на глубинах 20-29 м при солености воды от 9 до 14.16 ‰ на заиленном песке в таксоцоне *Marenzelleria arctica*.

5.2. Таксоцены полихет Карского моря

На основании доминирования по биомассе в Карском море были выделены 33 таксоцена многощетинковых червей.

Наиболее распространенным в Карском море оказался таксоцен собирающего детритофага *Spiochaetopterus typicus*. Он развивается на 22 станциях в юго-западной части моря и в желобе Святой Анны на илистых и глинистых грунтах в диапазоне глубин от 23 до 620 м. Распространение таксоцена явно связано с баренцевоморскими водными массами, заходящими в Карское море из Баренцева через проливы Карские Ворота и Югорский Шар, а также с севера по желобу Святой Анны. Таксоцен был отмечен при придонных температурах от -1.75 до +1.08°C и солёности от 33.54 до 34.93 ‰. Максимальная биомасса 206 г/м² была достигнута восточнее пролива Югорский Шар на глубине 195 м. Таксоцен характеризуется широким диапазоном значений индекса Шеннона и плотности поселения организмов.

Следующим по частоте встречаемости в Карском море оказался таксоцен *Aglaophamus malmgreni* (относится к трофической группе плотоядных), который отмечен на 14 станциях в диапазоне глубин 37-248 м по склонам Новоземельского желоба, Центрального плато и на прибрежных станциях к востоку от устья Енисея. Таксоцен приурочен к арктическим водным массам и развивается при температуре воды от -1.4 до -1.02°C и солёности 33.64-34.24 ‰. Максимальная биомасса 6.5 г/м² достигается на восточном склоне Северного о-ва Новой Земли. Плотность поселения организмов и индекс Шеннона варьируют в широких пределах.

Таксоцен грунтоеда *Maldane sarsi* развивается на 11 станциях вдоль западного побережья п-ва Ямал, и в области маргинального фильтра, окружающего устья рек Обь и Енисей на глубинах 21-110 м на песчанистом иле и глине. Таксоцен явно отдаёт предпочтение грунтам богатым органикой. Температура воды в области его распространения составляла от -1.24 до -0.62°C, солёность - от 32.3 до 34.13 ‰. Максимальная биомасса 109 г/м² отмечена в районе м. Диксон на глубине 43-48 м.

В устьях рек Обь и Енисей на глубине 13-29 м на илистом песке развивается таксоцен собирающего детритофага *Marenzelleria arctica*. В области его распространения была отмечена температура воды от -0.49 до +7.06°C и солёность от 9.00 до 31.59 ‰. Максимальная биомасса 42 г/м² была зафиксирована в устье Енисея на глубине 17 м. Таксоцен характеризуется низким видовым разнообразием, индекс Шеннона не превышает 2.00 бит. По мнению И.А. Жиркова (2001) вид *Marenzelleria arctica*, распространенный в устьях северных рек, является не солоноватоводным, а эвригалинным, и при пониженной солёности выигрывает в конкурентной борьбе.

Таксоцены собирающих детритофагов *Terebellides stroemi*, *Laonice cirrata*, *Minuspio crrifera*, *Lanassa nordenskjoldi*, *Pectinaria hyperborea* отдельными пятнами встречаются в районе маргинального фильтра рядом с таксоценом *Maldane sarsi*, и в юго-западной части моря в области развития

таксоцена *Spiochaetopterus typicus*. В каждом отдельном случае какие-либо из особенностей условий среды и экологии вида дают ему преимущество над другими.

Таксоцены плотоядных *Lumbrineris spp.*, *Nephtys ciliata*, *Eucranta villosa*, *Bylgides sp.*, *Paranaitis wahlbergi*, *Gattyana cirrosa*, *Nereis zonata*, *Nephtys longosetosa*, *Nothria hyperborea*, *Glycera capitata* встречаются аналогично таксоцену *A. malmgreni* по склонам Новоземельского желоба и, кроме того, в районе Центрального плато напротив устья Оби. По-видимому фронтальная зона образующаяся при встрече пресных вод с морскими обеспечивает для них обилие пищи.

Таксоцены грунтоедов *Scalibregma inflatum*, *Scoloplos acutus*, *Polyphysia crassa*, *Nicomache lumbricalis*, *Praxillella gracilis*, *P. praetermissa* вместе с таксоценом *Maldane sarsi* завершают сплошную полосу преобладания грунтоедов у западного побережья п-ва Ямал и дополняют зону доминирования *M. sarsi* на востоке.

В желобе Воронина на склоне круто спускающемся к ложу океана доминируют сестонофаги. Таксоцен *Chone murmanica* на глубине 90 м сменяется таксоценом *Protula globifera* на глубине 240 и затем таксоценом *Jasmineira schaudinni* на глубине 1138 м. Доминирование сестонофагов говорит об усилении гидродинамической активности на склоне желоба.

И наконец, на глубине 1776 м развивается таксоцен грунтоедов *Notomastus latericeus* с биомассой 0.51 г/м², а на глубине 2655 м отмечен таксоцен грунтоедов *Ophelina sp.* с минимальной биомассой полихет 0.02 г/м².

ГЛАВА 6. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ПОЛИХЕТ В КАРСКОМ МОРЕ

6.1. Закономерности распределения трофических группировок

В Карском море представлены все основные пищевые группировки донных животных: неподвижные и подвижные сестонофаги, собирающие и безвыборочно заглатывающие грунт детритофаги и плотоядные (Кузнецов, 1976). Среди многощетинковых червей отсутствуют лишь представители подвижных сестонофагов.

Наибольшим количеством видов представлена в Карском море группа собирающих детритофагов, в которую входят: хетоптерида *Spiochaetopterus typicus*, овенииды *Galathowenia oculata*, *Myriochele heeri*, *Owenia gr. fusiformis*, пектиналиида *Pectinaria hyperborea*, амфареитиды *Ampharete acutifrons*, *A. baltica*, *A. finmarchica*, *A. goeesi*, *A. vega*, *Amphicteis gunneri*, *A. ninonae*, *A. sundevalli*, *Amage auricola*, теребеллиды *Therebellides stroemi*, *Thelepus cincinnatus*, капителлиды *Capitella capitata*, *Notomastus latericeus*, спионииды

Laonice cirrata, *Marenzelleria arctica*, *Spio arctica*, параониды, цирратулиды и др. Средняя биомасса собирающих детритофагов составляет 11 г/м². Полихеты с подобным способом питания доминируют по биомассе на половине всех выполненных станций. Биомасса собирающих детритофагов на большей части акватории моря колеблется от 10 до 25 г/м², возрастая до 197 г/м² в северной части Байдарацкой губы у пролива Югорский Шар и до 175 г/м² у западного побережья полуострова Ямал за счет обильного развития в этих районах *S. typticus*. Доля собирающих детритофагов в общей биомассе полихет в среднем составляет 49.3 %, но достигает 100 % в эстуариях Оби и Енисея в районах с пониженной соленостью, где развивается *M. arctica*.

Безвыборочно пожирающие грунт (грунтоеды) - это прежде всего малданиды *Maldane sarsi*, *Praxillella praetermissa*, *P. gracilis*, *Nicomache lumbricalis*, скалибрегмиды *Scalibregma inflatum*, *Polyphysia crassa*, флабеллигериды, офелииды. Для червей, пропускающих через свой кишечник значительное количество грунта, большую роль в питании играет детрит, а также те мелкие организмы (диатомеи, корненожки), которые живут в самом грунте (Ушаков, 1955). Средняя биомасса грунтоедов по станциям составила 4.8 г/м². Безвыборочно пожирающие грунт доминировали на 26 % станций. Высокие биомассы грунтоедов (от 25 до 50 г/м²) сосредоточены у западного побережья п-ва Ямал и к северо-востоку от устья реки Енисей. В районе мыса Диксон отмечена максимальная биомасса грунтоедов 89 г/м². Доля грунтоедов в общей биомассе полихет в среднем 20.6 %. Высокий процент грунтоедов в составе полихет (более 50 % биомассы) отмечен в тех же районах, что и высокие биомассы - у западного побережья п-ва Ямал и к северо-востоку от русла реки Енисей. В районе мыса Диксон биомасса безвыборочно пожирающих грунт составила 81.7 % биомассы всех полихет.

В Карском море среди плотоядных полихет наиболее распространены нефтииды *Aglaophamus malmgreni*, *Nephtys ciliata*, *Nephtys longosetosa*, люмбринериды *Lumbrineris fragilis*, полиноиды, nereиды. Их биомасса сравнительно равномерно распределена по акватории Карского моря на большей части которого колеблется от 1 до 5 г/м². Пятна повышенной биомассы плотоядных наблюдаются к северу от п-ва Ямал, у восточного побережья Новой Земли и к северо-востоку от устья реки Енисей. Средняя биомасса плотоядных по всем станциям 3 г/м² или 27.1 % средней биомассы всех полихет. Их доля в составе всех многощетинковых червей превышает 50 % в западной части моря (у побережья арх. Новая Земля) и в восточной части моря.

Наименее распространенная в Карском море группа неподвижных сестонофагов представлена следующими видами многощетинковых червей: сабеллидами *Chone spp.*, *Euchone analis*, *E. papillosa*, *Dasychone infarcta*, *Jasmineira schaudini*, *Laonome kroyeri*, серпулидами *Hydroides norvegica*,

Protula globifera, *P. tubularia*, спириорбидами *Circeis armoricana*, *C. spirillum*. Биомасса неподвижных сестонофагов в среднем составляет 0.2 г/м² или 2.9 % от средней биомассы полихет. На большей части акватории Карского моря биомасса неподвижных сестонофагов не превышает 0.5 г/м², лишь в районах характеризующихся повышенной гидродинамикой - напротив выхода рек Обь и Енисей на крупноалевритовом грунте, а также на крутом склоне, спускающемся к ложу Ледовитого океана на спикульном грунте неподвижные сестонофаги встречаются в количестве 3-5 г/м², а доля их биомассы в общей биомассе полихет возрастает соответственно до 24 и 37 %. В последнем случае неподвижные сестонофаги в трофической структуре многощетинковых червей становятся доминирующей группировкой.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют, что распределение доминирующих трофических группировок многощетинковых червей в Карском море тесно связано с условиями среды обитания. Область преобладания полихет - собирающих детритофагов, средняя глубина расположения которой в Карском море около 155 м (от 16 до 620 м), совпадает с областью преобладания мелких алевритов и алеврито-глинистых и глинистых илов. Кроме того, собирающие детритофаги доминируют среди полихет в эстуариях Оби и Енисея. Область преобладания полихет - грунтоедов, средняя глубина расположения которой в Карском море примерно 64 м (от 21 до 220 м), совпадает с областью распространения песков и крупных алевритов. Область преобладания плотоядных полихет, средняя глубина распространения которой составила 115 м (от 20 до 294 м) занимает промежуточное положение между областями грунтоедов и собирающих детритофагов. Полихеты - неподвижные сестонофаги доминируют в районах с повышенной гидродинамикой - в желобе Воронина на склоне континентального шельфа.

6.2. Фаунистические комплексы многощетинковых червей Карского моря

Для выделения фаунистических комплексов многощетинковых червей в Карском море был проведен кластерный анализ видовых списков полихет на станциях с использованием коэффициентов сходства Чекановского - Сёренсена (Sørensen, 1948) и Симпсона (Simpson, 1943). Хорошо поддается интерпретации дендрограмма, полученная с применением коэффициента сходства Симпсона (рис. 4).

В соответствии с распределением экологических условий в придонном слое Карского моря, в первую очередь в зависимости от глубины, грунта, солёности, температуры, фауна многощетинковых червей группируется в 4 фаунистических комплекса.

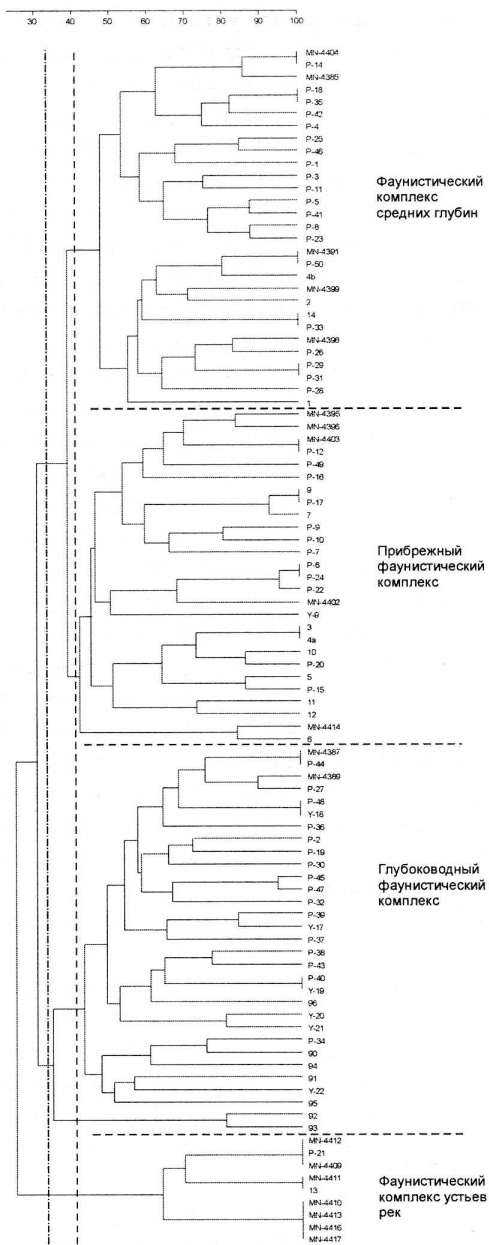


Рис. 4. Фаунистические комплексы полихет Карского моря, выделенные при помощи коэффициента сходства Симпсона.

1. Фаунистический комплекс устьев рек. В первую очередь на дендрограмме (рис. 4) на уровне сходства 25 % выделяется фаунистический комплекс полихет, обитающих в устьях больших сибирских рек Обь и Енисей. Данный комплекс обнаружен на глубине от 13 до 22 м при температуре воды в придонном слое от -0.49 до $+7.06^{\circ}\text{C}$ и солености от 3.40 до 31.59 ‰ на песчаных илах. Среднее видовое разнообразие полихет на станциях 9 ± 6 видов на 0.5 м^2 . Индекс Шеннона составляет 0.85 ± 0.45 бит. Средняя биомасса полихет $11.5 \pm 4.2 \text{ г/м}^2$ при средней плотности поселения $938 \pm 185 \text{ экз./м}^2$. Доминирует по биомассе и плотности поселения спионида *Marenzelleria arctica*. Максимальные значения плотности поселения и биомассы этого вида достигаются в устье Енисея и равны, соответственно, 1764 экз./м^2 и 38.1 г/м^2 . По мнению И.А. Жиркова (2001), встречающиеся при пониженной солености виды *M. arctica* и *Ampharete vega* являются не солоноватоводными, а эвригалными и в опресненных водах выигрывают в конкурентной борьбе.

2. Фаунистический комплекс глубоководных желобов. На уровне сходства 32 % на дендрограмме (рис. 4) выделяется фаунистический комплекс полихет, обитающих преимущественно в глубоководных желобах Карского моря: желоб Святой Анны, желоб Воронина, Восточно-Новоземельский и Ямальский. На глубинах от 53 до 1776 м, при температуре воды от -1.32 до $+1.52^{\circ}\text{C}$ и солености от 34.27 до 34.93 ‰ на коричневых и песчаных илах с галькой, гравием и камнями, на глинистых грунтах обитает от 16 до 52 видов полихет на 0.5 м^2 (в среднем 31 ± 2). Индекс Шеннона составляет 3.52 ± 0.15 бит, средняя биомасса $9.4 \pm 2.4 \text{ г/м}^2$ при средней плотности поселения $672 \pm 73 \text{ экз./м}^2$. Чаще всего в желобах доминирует по биомассе среди полихет *Spiochaetopterus typicus*, но встречаются станции с доминированием *Aglaophamus malmgreni*, *Nicomache lumbricalis* и люмбринерид.

3. Фаунистический комплекс прибрежья вытянулся вдоль западного побережья полуострова Ямал, широкой дугой охватил устья рек и продолжился вдоль берега на восток. Он отмечен на глубинах от 16 до 180 м, при температуре придонной воды от -1.4 до $+0.47^{\circ}\text{C}$ и солености от 29.20 до 34.24 ‰ на песке, илистом песке и песчаном иле. Видовое разнообразие достигает 57 видов полихет на 0.5 м^2 (в среднем 34 ± 3 вида), индекс Шеннона составляет 3.18 ± 0.16 бит, средняя биомасса $16.5 \pm 7.7 \text{ г/м}^2$ при плотности поселения $1509 \pm 273 \text{ экз./м}^2$. Чаще всего в прибрежном комплексе доминирует по биомассе *Maldane sarsi*, но встречаются таксоны *Aglaophamus malmgreni*, *Terebellides stroemi*, *Nephtys ciliata*, *Scoloplos acutus*, *Spiochaetopterus typicus*.

4. Фаунистический комплекс средних глубин можно назвать также фаунистическим комплексом центральной части моря. Он является переходным между мелководным прибрежным и глубоководным

фаунистическими комплексами многощетинковых червей. Комплекс отмечен на глубинах от 20 до 227 м, при температуре воды от -1.75 до $+0.96^{\circ}\text{C}$, солености от 33.54 до 34.61 ‰, на илистом песке, песчанистом иле, глине. Видовое разнообразие достигает 53 видов на 0.5 м^2 (в среднем 29 ± 3), индекс Шеннона составляет 3.31 ± 0.16 бит, биомасса $26.0 \pm 7.4 \text{ г/м}^2$ при плотности поселения $930 \pm 135 \text{ экз./м}^2$. Чаше других встречается таксоцен *Spiochaetopterus typicus*. Кроме него могут доминировать по биомассе *Aglaophamus malmgreni*, *Maldane sarsi*, *Terebellides stroemi*.

Таким образом, наименьшее количество видов полихет отмечено в фаунистическом комплексе устьев рек при пониженной солености (9 ± 6 видов на 0.5 м^2). Здесь выживают эвригалинные виды, которые в условиях нормальной морской солености проигрывают в конкурентной борьбе. Здесь же самый низкий индекс Шеннона. Самое высокое видовое разнообразие полихет (34 ± 3 вида на 0.5 м^2) отмечено в прибрежном фаунистическом комплексе, куда течением через проливы Карские Ворота и Югорский Шар заносятся баренцевоморские виды.

Наибольшая плотность поселения многощетинковых червей ($1509 \pm 273 \text{ экз./м}^2$) характерна для прибрежного фаунистического комплекса. Наименьшая плотность поселения полихет ($672 \pm 73 \text{ экз./м}^2$) наблюдается в глубоководном фаунистическом комплексе.

Наибольшая биомасса полихет ($26.0 \pm 7.4 \text{ г/м}^2$) характерна для фаунистического комплекса средних глубин ($100 \pm 12 \text{ м}$), в основном, за счет развития *Spiochaetopterus typicus*. Самая малая биомасса полихет ($9.4 \pm 2.4 \text{ г/м}^2$) наблюдается в глубоководных желобах.

ГЛАВА 7. ЗАВИСИМОСТЬ ВИДОВОГО СОСТАВА И КОЛИЧЕСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МНОГОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ ОТ ОКЕАНОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

7.1. Вертикальное распределение полихет в Карском море

Распределение многощетинковых червей в море зависит от большого количества факторов среды: глубины, характера грунта, солености, температуры. Выделить зависимость от одного из этих факторов, в данном случае - от глубины, достаточно сложно. Чтобы отделить зависимость от солености, из рассмотрения были исключены станции с пониженной соленостью, находящиеся в устьях рек.

По полученным результатам можно сказать, что видовое разнообразие полихет в Карском море, несмотря на большой разброс данных, проявляет тенденцию к уменьшению с увеличением глубины, тогда как индекс Шеннона - к некоторому росту. Биомасса и плотность поселения проявляют тенденцию к уменьшению с ростом глубины.

Представляет интерес нахождение различных видов полихет в определенных диапазонах глубин Карского моря. На глубинах до 20 м было встречено 22 вида полихет. Специфичными для этих глубин оказались виды *Ampharete vega* и *Marenzelleria arctica*. Последний был найден, также, несколько глубже (29 м). Это эвригалинные виды, выигрывающие в конкурентной борьбе в распресненных водах. Максимальное количество видов полихет (122) встречалось в диапазоне глубин 20-70 м. Специфичными для этого диапазона глубин оказались виды: *Ampharete acutifrons*, *Cirratulus cirratus*, *Clymenura polaris*, *Diplocirrus longisetosus*, *Dysponetus pygmaeus*, *Eteone barbata*, *Eteone spetsbergensis bistriata*, *Flabelligera affinis*, *Mystides borealis*, *Nephtys longosetosa*, *Nephtys paradoxa*, *Pectinaria koreni*, *Phyllodoce mucosa*, *Phyllodoce citrina*, *Polyphysia crassa*, *Pygospio elegans*, *Scalibregma robusta*, *Scolecopsis matsugae*, *Scoloplos armiger*, *Spio armata*, *Travisia forbesii*, *Trochochaeta multisetosa*. Среди них есть бореальные виды (скандинавские мелководные) и приатлантические шельфовые, заходящие с запада с баренцевоморскими водами, много тихоокеанских, для которых небольшие глубины более предпочтительны, чем для атлантических.

В диапазоне глубин 70-170 м количество видов полихет немного уменьшается (108-109). Для этого диапазона глубин специфичными видами являются: *Amage auricola*, *Cirrophorus branchiatus*, *Ophelina acuminata*, *Paranaitis wahlbergi*, *Protula tubularia*, *Typosyllis fasciata*.

Для глубин 220-270 м специфичным оказался приатлантический шельфовый вид *Hydroides norvegicus*. По-видимому этот вид попал в Карское море с атлантическими водами по желобам.

В диапазоне глубин 170-370 м количество видов полихет постепенно падает от 95 до 40, и далее, от 370 до 520 м остается постоянным. На глубинах 520-670 м происходит очередное падение видового разнообразия полихет до 25 видов, которое сохраняется до глубины 1170 м. И, наконец, в диапазоне глубин 1170-1220 м количество видов падает до 9. Это: *Aglaophamus malmgreni*, *Amphicteis gunneri*, *Cirratulidae g.sp.*, *Lumbrineridae g.sp.*, *Myriochele heeri*, *Notomastus latericeus*, *Ophelina cylindricaudata*, *Ophelina sp.*, *Terebellides stroemi*. Почти все перечисленные виды - космополиты.

Глубоководный вид *Melinnopsis arctica* присутствовал на глубинах 270-1170 м.

7.2. Зависимость качественных и количественных показателей сообществ многощетинковых червей от солёности

Распределение фауны и количественных характеристик полихет по градиенту солёности рассмотрено на примере Енисейского залива (Фролова, 2007).

В результате таксономической обработки в Енисейском заливе было отмечено 54 таксона многощетинковых червей (37 видового ранга), относящихся к 24 семействам. Наиболее богато представлены видами семейства *Maldanidae* и *Terebellidae*.

На основе кластерного анализа в пределах залива выделены 3 таксоцены, последовательно сменяющих друг друга по направлению от дельты Енисея к открытому морю.

Южная часть Енисейского залива с глубинами от 13 до 29 м и колебанием придонной солености от 3.4 до 28.2 ‰ занята таксоценом с доминированием спиониды *Marenzelleria arctica*. На трех самых южных станциях этот эстуарный вид является единственным, обитающим здесь видом многощетинковых червей в биоценозе крупных изопод *Mesidothea entomon* (Галкин, 1998). Здесь же на глубине 21 м отмечены наиболее плотные поселения *M. arctica*, достигающие 1764 экз./м² и биомассы 15 г/м². Далее на север к нему присоединяются полихеты семейства *Cirratulidae*, *Capitellidae* (*Capitella capitata*) и еще один обычный в эстуариях вид многощетинковых червей *Ampharete vega*. Всего в данном таксоцене отмечено 4 вида полихет.

Средняя часть залива является переходной зоной между эстуарным и морским таксоценом. Здесь на глубине 17 м при солености 31.59 ‰ еще доминирует *M. arctica*, с биомассой 25.5 г/м², но спионида *Minuspio cirrifera* вносит заметный вклад в общую биомассу полихет. На более северной станции с глубиной 20 м и соленостью 31.8 ‰ доминирует по биомассе *M. cirrifera*, а *M. arctica* отсутствует. Биомасса полихет в этой зоне меняется в широких пределах от 30.12 до 2.58 г/м² при сохранении высокой плотности поселения от 1318 до 1002 экз./м². Всего здесь отмечено 11 видов многощетинковых червей.

В северной части Енисейского залива с глубинами от 23 до 48 м и почти нормальной соленостью 32.9 - 33.57 ‰ в биоценозе двустворчатых моллюсков *Portlandia sp.* (Галкин, 1998) развиваются таксоцены многощетинковых червей с доминированием теребеллиды *Artacama proboscidea*, амфаретиды *Ampharete acutifrons*, мالدаниды *Maldane sarsi*. Плотность поселения полихет здесь колеблется от 140 до 270 экз./м², а биомасса - от 2.35 до 36.74 г/м². Всего в данном таксоцене отмечено 50 видов многощетинковых червей.

В устьевом районе Енисейского залива отмечены комплексы видов, для которых характерно значительное увеличение видового разнообразия, уменьшение степени доминирования руководящих форм и рост биомассы многощетинковых червей с увеличением глубины. Здесь, напротив м. Диксон на глубине 43-48 м, в условиях почти нормальной морской солености 33.57 ‰ биомасса полихет достигает максимального значения 36.7 г/м² при доминировании *M. sarsi*. Плотность поселения многощетинковых червей по сравнению с предыдущими таксоценомными уменьшается и колеблется в интервале 292 - 766 экз./м².

В рассмотренной эстуарии отчетливо выражен эффект "минимума видов", заключающийся в резком уменьшении видового разнообразия в солоноватых водах (Хлебович, 1974). По мере продвижения к морю и увеличения солености количество видов увеличивается сначала постепенно (до 31.6%), а затем резко при переходе к типично морским условиям. Биомасса полихет в Енисейском заливе изменяется в широких пределах от 0.7 до 36.74 г/м², причем наиболее бедным участком является средняя часть, а наиболее богатым - самая глубокая станция на выходе из залива. В солоноватых водах доминирует спионида *M. arctia* - обычный вид для эстуарий северных рек.

Плотность поселения полихет изменяется от 124 до 1764 экз./м², причем ее минимум находится в средней части залива, где и минимальная биомасса. Максимальная плотность поселения достигается в южной части эстуарии в поселении *M. arctia*.

7.3. Многолетние изменения распределения полихет в Карском море

Очевидно, что для океанологических факторов характерна многолетняя изменчивость как абсолютных значений, так и их динамики, что не может не отражаться на морской биоте. Группа многощетинковых червей в этом плане представляется весьма интересной для рассмотрения изменений их качественных и количественных показателей развития на протяжении многих лет исследований.

Для изучения многолетних колебаний биомассы многощетинковых червей в Карском море сравнивались схемы распределения биомассы полихет по данным бентосных съемок 1927-1945, 1975 и 1993-1995 годов. Сравнивая изменения, произошедшие за 30 лет (с 1945 по 1975 гг.) замечаем уменьшение биомассы полихет в 1975 году. По всей юго-западной части Карского моря, кроме небольших участков в районе проливов Карские Ворота и Маточкин Шар, биомасса не превысила 10 г/м².

Сравнивая распределение биомассы полихет в 1993-1994 гг. с распределением их биомассы в 1975 г. можно заметить ее повсеместное увеличение. Лишь на небольшом участке в устье Енисея биомасса полихет оказалась менее 1 г/м², в то время как в 1975 г. область с таким уровнем биомассы занимала всю Восточно-Новоземельскую впадину и охватывала с юга и юго-востока Центральную Карскую возвышенность. На карте 1993-1994 гг. биомасса в рассматриваемой области перешла на более высокий уровень (от 1 до 10 г/м²). В центральной области также повысился уровень биомассы полихет (от 10 до 50 г/м²), а у пролива Югорский Шар и далее на восток, вдоль п-ва Ямал, биомасса полихет превысила 50 г/м², а местами 100 и даже 200 г/м². В 1994 г. в Восточно-Новоземельской впадине на глубине 288-294 м была зафиксирована биомасса многощетинковых червей 9.4 ± 4.8 г/м², а вблизи пролива Югорский Шар на глубине 195 м в 1993 г. была зафиксирована максимальная биомасса многощетинковых червей, которая составила $206 \pm$

36 г/м² и была образована, в основном, за счет *Spiochaetopterus typicus* в одноименном сообществе. Можно сделать вывод, что увеличение биомассы полихет по сравнению с 1975 г., в основном, произошло вследствие развития *S. typicus* во всей юго-западной части Карского моря.

В.Н. Семенов (1989), сравнивая данные исследований 1975 г. с данными 1927-1945 гг., высказал предположение о причине перестроек бентосных сообществ Карского моря в многолетних изменениях климата и, принимая во внимание естественное запаздывание реакции биологических сообществ на 5-7 лет, нашел некоторую связь происходящих изменений с графиком среднегодовых аномалий температуры. Данные по температурным аномалиям в слое 0-200 м для Кольского меридиана были приведены Ю. И. Галкиным (1986) и продолжены до 1995 г. Н. М. Адровым и С. Г. Денисенко (1996). На графике среднегодовых аномалий температуры (скользящих девятилетних) можно видеть, что съемке Карского моря 1993-1995 гг. предшествовал девятилетний период положительной температурной аномалии, начавшийся в 1984 г., а съемке 1975 г предшествовал период похолодания. Таким образом, подтверждается предположение о связи изменений видового состава и количественного распределения бентоса (в данном случае многощетинковых червей) Карского моря с многолетними изменениями климата.

Вывод о связи обилия донной фауны с многолетними изменениями климата подтверждается исследованиями в Баренцевом море (Денисенко, 2006, Фролова и др., 2007).

Здесь важно отметить, что рассмотренные закономерности имеют не только сугубо научное значение, но могут быть использованы в практических целях. В самом деле, зная зависимость между значениями океанологических параметров среды в разные сезоны и годы и биологических характеристик сообществ, можно легко выявить аномальные величины последних, свидетельствующие о нарушениях в экосистеме, вызванных в первую очередь негативным антропогенным влиянием, и определить места основной локализации неблагоприятных участков. Обширность группы полихет, присутствие в ней представителей почти всех трофических и экологических разновидностей зообентоса натолкнули на очевидную мысль о выборе именно этой группы для оценки экологического благополучия зообентоса в целом.

При решении данной задачи использовался индекс D_E , предложенный С.Г. Денисенко (Denisenko, 2004; Денисенко, 2006). Было показано (Денисенко, 2006), что предложенный индекс может использоваться для выявления морских донных сообществ, подверженных стрессу вследствие негативных воздействий антропогенной (или, возможно, естественной) природы. В частности, в Обской губе Карского моря по материалам 1993 г. была выявлена обширная зона сообществ, подверженных негативному действию солености 6-9 ‰. В

Енисейском заливе по материалам того же года была выявлена аналогичная, но гораздо меньшая зона. То же самое мы видим при использовании только группы полихет. Самое высокое значение индекса D_E получено в Обской губе. Несколько меньше в Енисейском заливе. В условиях пониженной солености отмечен переход к r-стратегии выживания. Кроме устьев рек и окружающего их мелководья, зоны стрессового состояния полихет отмечены в приамальском желобе, у восточного побережья Новой Земли и в желобе Воронина.

ГЛАВА 8. ЭКОЛОГИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ ПОЛИХЕТ КАРСКОГО МОРЯ

В заключительной главе собраны основные сведения об экологии 30 наиболее массовых видов многощетинковых червей Карского моря, большинство из которых играют важную роль в донных трофических цепях или имеют практическую значимость как биоиндикаторы. Для каждого организма указаны районы встречаемости, места регистрации максимальной биомассы, диапазоны глубин, температуры и солености, предпочтительный тип грунта. В случаях, когда таксономический статус вида является спорным, подробно изложено современное состояние проблемы, приведены различные мнения специалистов по этому вопросу.

Для всех описанных видов представлены карты распределения величин биомассы, а также оригинальные фотографии организмов, на которых специально отражены органы и участки тела, имеющие первостепенное значение в систематике.

ВЫВОДЫ

1. В результате таксономического анализа идентифицированы 176 таксонов многощетинковых червей, принадлежащих 34 семействам, 143 из них - до вида. Девятнадцать видов полихет отмечены в Карском море впервые.

2. В биогеографической структуре многощетинковых червей Карского моря преобладают бореально-арктические виды (42 %), субтропическо-бореально-арктические составляют 17 %, высоко-бореально-арктические - 13 %; одинаковые доли (по 11 %) приходятся на виды арктической группы и виды космополиты; наименьшая часть видового состава представлена бореальными видами - 6 %. При этом 40 % составляют широко распространенные виды, 14 % - атлантические и 8 % - тихоокеанские.

3. В трофической структуре полихет Карского моря преобладают собирающие детритофаги (43 %). Примерно одинаковая доля приходится на безвыборочно поглощающих грунт (25 %) и плотоядных (24 %). Сестонофаги представлены наименьшим количеством видов (8 %).

4. В соответствии с распределением океанологических условий в придонном слое Карского моря - глубины, грунта, солёности, температуры - фауна многощетинковых червей группируется в 4 фаунистических комплекса: фаунистический комплекс устьев рек, прибрежный, комплекс средних глубин и глубоководный. Максимальным видовым разнообразием и плотностью поселения характеризуется прибрежный комплекс. Максимальная биомасса полихет характерна для комплекса средних глубин, а минимальная - для глубоководного фаунистического комплекса.

5. Наибольшее видовое разнообразие зарегистрировано в юго-западной части моря, куда через проливы Карские Ворота и Югорский Шар поступают баренцевоморские водные массы; оно велико также в северной части Восточно-Новоземельского желоба, куда заходят воды Баренцева моря, огибающие Новую Землю с севера, и снижается в устьях больших рек Обь и Енисей вместе с уменьшением солёности.

6. Биомасса полихет в Карском море колеблется от 0.02 до 206 г/м². Области повышенной биомассы (более 150 г/м²) располагаются в районах влияния баренцевоморских водных масс - в северной части Байдарацкой губы, где был отмечен максимум, и у западного побережья п-ва Ямал. Область биомассы, превышающей 50 г/м², распространяется далее вдоль западного побережья п-ва Ямал и, снижаясь до 25-50 г/м², вытягивается в северо-западном направлении. В глубоководных желобах северной части моря биомасса многощетинковых червей не превышает 10 г/м²,

7. Плотность поселения полихет варьирует от 31 до 5754 экз./м². Высокая плотность (более 2000 экз./м²) характерна для северной части Байдарацкой губы в районе проливов Карские Ворота и Югорский Шар, а также для области маргинального фильтра, где одновременно наблюдаются высокие видовое разнообразие и биомасса. В желобах плотность поселения многощетинковых червей убывает с ростом глубины и достигает минимума на максимальной глубине.

8. Видовое разнообразие полихет проявляет тенденцию к уменьшению с ростом глубины. Таким же образом ведут себя биомасса и плотность поселения многощетинковых червей. С уменьшением придонной солёности (в устье Енисея) величины этих показателей также падают.

9. На основании доминирования по биомассе в Карском море выделены 33 таксоцена многощетинковых червей. Наиболее распространенными оказываются следующие: таксоцен собирающего

детритофага *Spiochaetopterus typicus* - в юго-западной части моря и в желобе Святой Анны на илистых и глинистых грунтах в диапазоне глубин от 23 до 620 м; таксоцен плотоядной полихеты *Aglaophamus malmgreni* - глубины 37-248 м по склонам Восточно-Новоземельского желоба, Центрального плато и на прибрежных станциях к востоку от устья Енисея; таксоцен грунтоеда *Maldane sarsi* - вдоль западного побережья п-ва Ямал и в области маргинального фильтра, окружающего устья рек Обь и Енисей. В устьях рек Обь и Енисей в зоне пониженной солености (от 9.00 до 31.59 ‰) на глубине 13-29 м на илистом песке развивается таксоцен собирающего детритофага *Marenzelleria arctica*.

10. Сравнение картин распределения биомассы многощетинковых червей в Карском море в 1945 г., в 1975 г. и в 1993-1995 гг., и графика среднегодовых аномалий температуры на разрезе "Кольский меридиан" подтверждает предположение о связи изменений видового состава и количественного распределения бентоса (в данном случае многощетинковых червей) Карского моря с многолетними изменениями климата.

11. При помощи индекса D_E выявлены зоны неблагоприятного состояния зообентоса: устья рек с пониженной соленостью, а также отдельные участки в приямальском желобе, у восточного побережья Новой Земли и в желобе Воронина.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Фролова Е.А., Митина Е.Г., Гудимов А.В., Сикорский А.В. Донная фауна сублиторали // Кольский залив: Океанография, биология, экосистемы, поллютанты. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1997. С. 101-123

2. Denisenko S.G., Denisenko N.V., Frolova Ye.A., Anisimova N.A., Sandler H., Dale S. Current state of bottom fauna and structure of bottom communities the Pechora sea // Natural conditions of the Kara and Barents seas. Norsk Polar Institut Rapportserie. Oslo. 1997. No.97. P. 390-394.

3. Фролова Е.А. Структура фауны многощетинковых червей (Polychaeta) и их количественное распределение в губах и заливах Печорского и Карского морей // "Современное состояние планктона и бентоса, проблемы сохранения биоразнообразия арктических морей": Тез. докл. межд. конф. Мурманск, 27-30 апреля 1998 г. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 106-109.

4. Фролова Е.А. Полихеты южной части Карского моря. // Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей (информатика, экология, биогеография). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. С. 92-110.

5. Frolova E.A., Lyubina O.S. Planktonic and macrobenthic investigations in the southern Kara Sea // Berichte zur Polar- und Meeresforschung. 2004. Vol. 479. P.30-41.

6. *Фролова Е.А.* Фауна и экология многощетинковых червей Карского моря // Современные проблемы зоологии и экологии (Материалы международной конференции, посвященной 140-летию основания Одесского национального университета им. И.И. Мечникова, кафедры зоологии ОНУ, Зоологического музея ОНУ и 120 годовщине со дня рождения Заслуженного деятеля науки УССР, профессора И.И. Пузанова). Одесса: Феникс, 2005. С. 311-313.

7. *Любина О.С., Фролова Е.А.* Исследования сообществ донных беспозвоночных в заливе Грен-фьорд архипелага Шпицберген // ДАН, 2006. Т. 411, № 1. С. 375-380.

8. *Фролова Е.А., Любина О.С., Дикаева Д.Р., Ахметчина О.Ю., Фролов А.А.* Влияние климатических изменений на зообентос Баренцева моря (на примере нескольких массовых видов) // ДАН, 2007. Т. 416, № 1. С. 139-142.

9. *Любина О.С., Фролова Е.А.* Распределение зообентоса по трассе Севморпути // Биология и океанография Северного морского пути: Баренцево и Карское моря / [отв. Ред. Г.Г. Матишов]; Мурман. мор. биол. ин-т КНЦ РАН. - 2-е изд., перераб. и доп. - М.: Наука, 2007. С. 86-97.

10. *Фролова Е.А.* Многощетинковые черви (Polychaeta) Енисейского залива: видовой состав и распределение // Биология и океанография Северного морского пути: Баренцево и Карское моря / [отв. Ред. Г.Г. Матишов]; Мурман. мор. биол. ин-т КНЦ РАН. - 2-е изд., перераб. и доп. - М.: Наука, 2007. С. 97-104.

Отпечатано в издательском центре ММБИ КНЦ РАН.
Заказ № 05-08. Тираж 100 экз. Тел. 25-39-81