

На правах рукописи



ВЕДЕНИИ

Андрей Александрович

**ДОННАЯ ФАУНА СИБИРСКОГО СЕКТОРА АРКТИКИ:
СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СООБЩЕСТВ,
ВЕРТИКАЛЬНАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ**

Специальность: 03.02.10 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва

2017

Работа выполнена в Лаборатории донной фауны океана
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук.

Научный руководитель: доктор биологических наук
Галкин Сергей Владимирович
главный научный сотрудник
лаборатории донной фауны океана
ФГБУН Институт океанологии
им. П.П. Ширшова РАН

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Цетлин Александр Борисович
директор Беломорской биологической станции
им. Н.А. Перцова
Биологического факультета
ФГБОУ ВО Московский государственный университет им.
М.В. Ломоносова.

кандидат биологических наук
Дгебуадзе Полина Юрьевна
научный сотрудник
лаборатории поведения низших позвоночных
ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции РАН.

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное
научное учреждение Всероссийский научно-
исследовательский институт рыбного хозяйства и
океанографии.

Защита диссертации состоится 15 февраля 2018 г. в 14 часов 00 мин. на заседании
диссертационного совета Д002.239.01 в ФГБУН Институт океанологии им. П.П. Ширшова
РАН по адресу: 117997, г. Москва, Нахимовский проспект, 36.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИОРАН и на сайте
<http://www.ocean.ru/disser/>.

Автореферат диссертации разослан 21 декабря 2017 г. Отзывы на
автореферат, заверенные печатью и в 2-х экземплярах, направлять по адресу: 117997, г.
Москва, Нахимовский проспект д. 36, ФГБУН Институт океанологии им. П.П. Ширшова
РАН, учёному секретарю диссертационного совета Щуке Татьяне Анатольевне.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

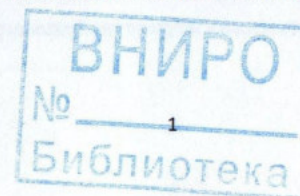
Т. А. Щука

Введение

Актуальность темы. История изучения сибирского сектора Арктики, включающего в себя моря Карское, Лаптевых и Восточно-Сибирское, а также глубоководную часть Центрального Арктического бассейна, восходит к экспедиции Н.Э. Норденшёльда в 1878 г. [Nordenskiöld, 1882]. Несмотря на многочисленные исследования, опубликованные по этому району за прошедшие почти 140 лет, сибирский сектор (в особенности, его глубоководная часть) остается одним из наименее изученных районов Северного Ледовитого океана [Bluhm et al. 2011].

Большинство существующих работ, касающиеся как видового состава, так и распределения донных сообществ, были сосредоточены в отдельных морях, или даже в отдельных участках морей [Jørgensen et al., 1999; Петряшов и др., 2004; Денисенко и др., 2010]. Единственная схема, включающая в себя все сибирские моря и краевую часть Центрального Арктического бассейна, была опубликована Б.И. Сиренко [1998]. Кроме того, во многих работах по распределению сообществ макробентоса были использованы различающиеся орудия лова (дночерпатели, бокс-кореры, тралы, драги и т.д.), что приводило к появлению различных сообществ с разными доминирующими видами на одних и тех же территориях [Филатова и Зенкевич, 1957; Антипова и Семенов, 1989; Гуков 2008]. Таким образом, на настоящий момент не существует общей схемы распределения донных сообществ в рассматриваемом регионе, включающем в себя максимальные глубины Центральной Арктики, построенной по единообразной методике.

Вертикальная зональность на акватории сибирского сектора Арктики рассматривалась в предыдущих исследованиях исключительно с биоценологических позиций (т.е. границ между сообществами макробентоса). Такие работы были проведены на склоне моря Лаптевых и в прилежащих районах Восточно-Сибирского и Карского морей [Аверинцев, 1989; Анисимова и др., 2003; Sirenko et al. 2004]. Работ по выявлению биотических границ по вертикали (сгущениям границ вертикальных ареалов отдельных видов в определенных диапазонах глубин) в Арктике на настоящее время не существует, за исключением нескольких работ по Норвежскому морю [Жирков и Миронов, 1985; Краюшкина, 2000; Svavarsson et al., 1990].



Целью настоящей работы является уточнение фаунистической и биоценотической структуры донной фауны в сибирском секторе Арктики.

Были сформулированы следующие **задачи**:

1. Уточнить таксономический состав макробентоса в исследуемом регионе.
2. Выявить вертикальную зональность в распределении видов на примере трех макротаксонов – Polychaeta, Crustacea, Echinodermata.
3. Провести районирование на основе распределения сообществ макробентоса на всех глубинах исследуемого района.
4. Сопоставить вертикальные биоценотические границы (между сообществами) и биотические (между ареалами отдельных видов).

Научная новизна. Впервые с 2001 г. составлен аннотированный список видов макробентоса для сибирского сектора Арктики. Обнаружено 39 новых для региона видов и девять видов, предположительно, новых для науки. Уточнены вертикальные границы распространения для всех известных в сибирском секторе Арктики макробентосных видов многощетинковых червей, ракообразных и иглокожих. Для 274 видов расширены границы батиметрического распространения. Карта распределения донных сообществ, основанная на траловых данных, составлена впервые для всей территории исследуемого региона в диапазоне глубин 0-4400 м. Показано наличие 12 сообществ макрозообентоса. Впервые для высокоширотной Арктики исследована вертикальная зональность на основе сгущения верхних и нижних границ распространения видов. В настоящей работе впервые исследуются сгущения вертикальных границ для столь большого числа видов (588 видов). Показано наличие сгущений границ ареалов в четырех диапазонах глубин: 450-700 м, 1000-1400 м, 1800-2000 м и 2200-2400 м. Впервые проведено сопоставление вертикальных биоценотических границ с биотическими. Биотические границы в диапазонах 450-700 м и 1800-2000 м совпадают с биоценотическими границами и маркируют границы между сублиторальной и батимальной фауной, и между батимальной и абиссальной фауной в Центральной Арктике.

Практическая значимость работы. Настоящая работа позволяет создать основу для дальнейшего развития биогеографии и экологии донной фауны в пределах значительной части Северного Ледовитого океана. Результаты работы важны для адекватной оценки биологического разнообразия в шельфовых морях Российской Арктики и Центрального Арктического бассейна. Глобальные климатические изменения в Северном полушарии и нарастающая антропогенная нагрузка на Арктический бассейн существенно повышают значимость и востребованность полученных результатов.

Апробация работы. Результаты работы были представлены на Всемирной конференции по морскому разнообразию (2011 г., Абердин, Великобритания), 50-й конференции Ассоциации наук об эстуариях и прибрежных районах (2012 г., Венеция, Италия); конференции EUR-OCEANS (2013 г., Гран-Канария, Испания); на 49-м симпозиуме по морской биологии (2014 г., Санкт-Петербург, Россия); на научной конференции «Экосистемы Карского моря – новые данные экспедиционных исследований (2015 г., Москва, Россия); на осеннем съезде Американского Геофизического Общества: AGU Fall Meeting (2015 г., Сан-Франциско, США); 5-й Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование: MARESEDU - 2016» (2016 г., Москва, Россия); на конференции «Арктические Рубежи»: Arctic Frontiers (2017 г., Тромсе, Норвегия); на международном семинаре по обработке видео- и фото-данных морского дна (2017 г., Киль, Германия); на международной конференции «Научно-технологические разработки в области изучения и мониторинга морских биологических ресурсов» (2017 г., Владивосток, Россия). Материалы диссертации неоднократно обсуждались на семинарах Лаборатории донной фауны ИОРАН и Кафедры зоологии беспозвоночных МГУ.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 23 работы: 7 статей (все в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК) и 16 тезисов.

Структура диссертации. Работа изложена на 94 страницах, содержит 27 рисунков и 5 таблиц. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и приложений. Приложения представлены еще на 120 страницах, они содержат 6 таблиц. Список процитированной литературы содержит 155 источников, из них 76 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе рассмотрена история изучения донной фауны сибирского сектора Арктики за последние 170 лет. Обсуждены основные проблемы методологии выделения донных сообществ при помощи различных орудий лова. Рассмотрены работы по биогеографии региона и основные принципы, используемые для построения схем вертикальной зональности.

Наиболее значимые работы по изучению состава донной фауны исследуемого региона были опубликованы Г.П. Горбуновым [1946] (Новосибирское мелководье и глубоководные районы к северу от Карского и Лаптевых морей), Л.А. Зенкевичем [1963] (шельфовые районы Карского и Лаптевых морей), В.М. Колтуном [1964] (глубоководные районы к северу от Карского и Восточно-Сибирского морей, хребет Ломоносова) и, позднее, Б.И. Сиренко, В.В. Петряшовым и С.Г. Денисенко по материалам многочисленных экспедиций в море Лаптевых и в Восточно-Сибирское море [Sirenko et al., 2004; Петряшов и др., 2004; Денисенко и др., 2010]. Перечисленные работы составляют основу наших знаний о распространении донных сообществ и отдельных видов макробентоса в сибирских морях и в глубоководной Центральной Арктике.

Биогеографическому районированию исследуемого региона посвящены десятки публикаций. Во многих из этих работ районирование было проведено исключительно или частично на основе данных по распределению донных сообществ [Анисимова, 2003; Антипова, Семенов, 1989; Гуков, и др. 1999, 2005; Денисенко и др., 2010; Кузнецов, 1976; Кулаков и др., 2006; Любин, 2003; Любина и Саяпин, 2008; Петряшов и др., 2004; Сиренко, 1998; Филатова, Зенкевич, 1957; Фролова, 2003; Ушаков, 1952; Deubel et al., 2003; Fütterer, 1994; Jørgensen et al., 1999; Kiyko, Pogreprov, 1997; Rachor, 1997 и др.]. Предложенные схемы районирования существенно отличаются друг от друга числом и географическим положением биогеографических выделов. Общая схема распределения донных сообществ в рассматриваемом регионе, включающая в себя максимальные глубины Центральной Арктики и построенная по единой методике, не была предложена. Необходимо отметить, что многие авторы в своих

построениях руководствовались попеременно траловыми и дночерпательными сборами, что в итоге приводило к противоречивым результатам.

Вертикальная зональность на основе сгущений границ ареалов отдельных видов была ранее исследована в различных районах Мирового океана на примере отдельных макротаксонов донных беспозвоночных и рыб [Backus, 1965; Carney et al., 1983; Миронов, 1986; Gage, Tyler, 1992]. В рассматриваемом нами регионе, как и в целом в Северном Ледовитом океане, подобных работ не проводилось, за исключением трех публикаций по Норвежскому морю [Жирков, Миронов, 1985; Краюшкина, 2000; Svavarsson et al., 1990].

Во вводных разделах каждой главы приведен более подробный обзор литературы по соответствующим темам.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Уточнение таксономического состава макробентоса. Для составления аннотированного списка видов таксонов был проанализирован литературный материал по видам макробентоса, собранных в 36 экспедициях, в ходе которых было выполнено суммарно 847 станций. Всего использовано 480 количественных и 699 качественных проб. Кроме того, был обработан оригинальный материал из восьми экспедиций (из них три с участием автора), включавший 199 станций (91 количественная и 90 качественных проб) (Рис. 1).

Список всех бентосных станций, использованных в настоящей работе, приведен в приложении I.

Учитывались исключительно макро- и мегабентосные организмы. Виды, традиционно относимые к мейобентосу, а также планктонные организмы исключались из подсчетов. Список исключенных из анализа таксонов приведен в таблице 1.

Всего было изучено 102 литературных источника, включавших в себя таксономические и экологические статьи по распространению видов макробентоса в сибирском секторе Арктики.

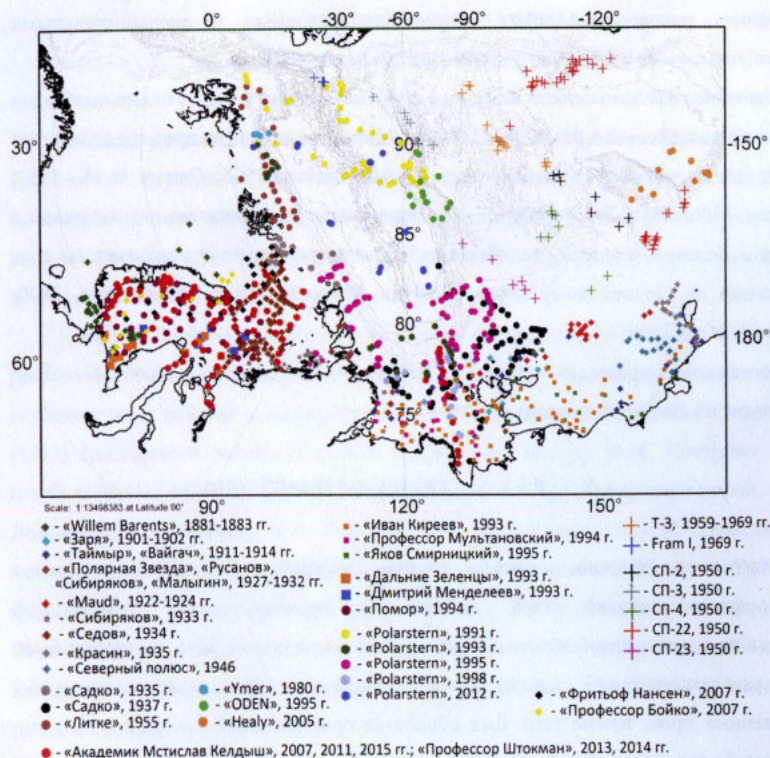


Рисунок 1 Карта станций, использованных в настоящей работе. Обработанный автором материал был получен из экспедиций НИС «Polarstern» (1991, 1993, 2012 гг.), НИС «Академик Мстислав Келдыш» (2007, 2011, 2015 гг.), НИС «Профессор Штокман» (2013 г.).

Вертикальная зональность на основе биотического подхода. Для выявления вертикальной зональности было отобрано три макротаксона – Polychaeta, Crustacea и Echinodermata. Из каждой группы мы отобрали около двух третей видов из всех, отмеченных в регионе. При отборе учитывали:

1. распространенность таксонов; исключались виды, известные только из пограничных районов с Баренцевым, либо с Чукотским морями
2. число находок – необходимо минимум две находки на разных глубинах

3. таксономическую изученность; исключались таксоны, по которым в Арктике не проводили специальных таксономических исследований и ревизий (например, полихеты семейств Cirratulidae и большая часть Syllidae).

4. Общее доверие информации; мы руководствовались преимущественно таксономическими статьями, в то время как многие экологические статьи по фауне региона мы не учитывали.

Таким образом, было отобрано 173 из 256 для Polychaeta, 364 из 441 видов для Crustacea, 51 из 63 видов для Echinodermata.

Таблица 1 Таксоны, исключенные из подсчета видов макробентоса.

		Тип/Класс	Таксоны
Мейобентос		Protozoa	все виды
		Cnidaria	<i>Boreohydra simplex</i>
		Polychaeta	Ctenodrilidae, Nerillidae, Dinophilidae, Protodrilidae, Saccocirridae
		Crustacea	Ostracoda, Copepoda
		Прочие:	Gnathostomulida, Rotifera, Gastrotricha, Nematoda, Kinorhyncha, Tardigrada, Acari
Планктон		Ctenophora	все виды
		Cnidaria	Trachylina, Narcomedusae, Siphonophora, Scyphozoa
		Polychaeta	Iospilinae, Lopadorhynchinae, Tomopteridae, Alciopidae, Typhlosolecidae, Yndolaciidae
		Mollusca	Pteropoda, Teuthida
		Crustacea	Cladocera, Copepoda, Euphausiacea, Hyperiida, <i>Mysis polaris</i> , <i>Apherusa glacialis</i> , <i>Onisimus glacialis</i> , <i>Onisimus nanseni</i>

Для каждого из отобранных видов мы отмечали минимальную и максимальную глубину распространения в пределах исследуемого региона (см. Приложение 2) [Виноградова, 1969]. Затем для каждого макротаксона было подсчитано число вертикальных границ ареалов (сумма верхних и нижних) в каждом 200-м интервале для всего диапазона глубин, и в каждом 50-м интервале для верхних 800 м.

Наблюдаемое число границ сравнивали с ожидаемым по методике Бакуса [Bacskus et al., 1965]. Модель предполагает, что число верхних границ уменьшается с увеличением глубины по формуле:

$$a_z(x) = k - \frac{k^{x-1}}{N} \sum_{n=0}^{x-1} a_z(n)$$

где $a_z(x)$ - количество верхних границ в интервале глубин x ;

k - количество видов, встречающихся в интервале x ;

N – суммарное количество видов, обитающее во всем диапазоне глубин;

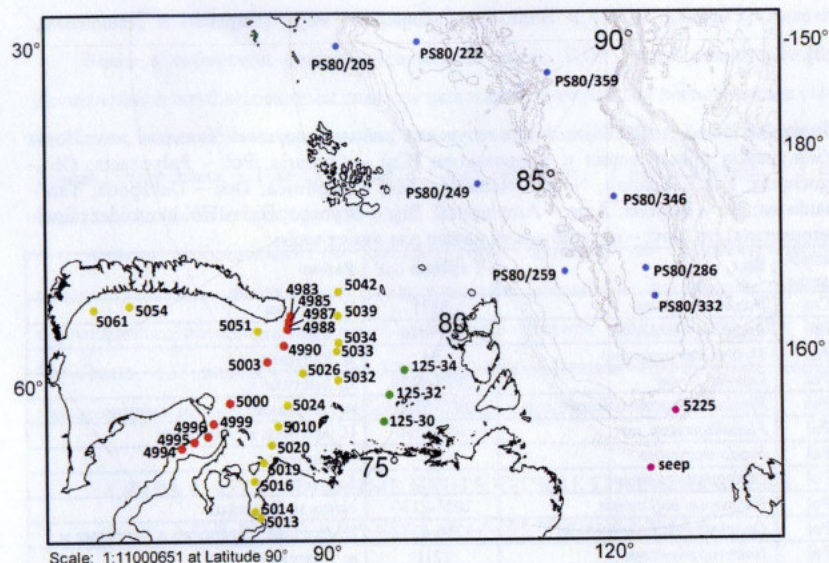
$\sum_{n=0}^{n-1} a_n(n)$ – сумма верхних границ в предыдущих интервалах;

при этом все находки видов в верхнем интервале глубин будут по умолчанию верхними границами. С нижними границами наоборот – их число аналогичным образом увеличивается с глубиной и достигает максимума на максимальных глубинах.

Число верхних и нижних ожидаемых границ суммировали. Значимость различий наблюдаемого и ожидаемого оценивали при помощи критерия χ^2 .

Районирование региона по сообществам макробентоса. Районирование региона по сообществам макробентоса предполагает биоценотический подход к выделению границ, основанный не на ареалах отдельных видов, а на сходстве таксономического качественного и количественного состава проб донной фауны с учетом всех видов макробентоса, обитающих в данном месте. Для выделения отдельных сообществ в регионе мы использовали полностью обработанные траловые данные из пяти экспедиций (рис. 2). Все организмы из траловых проб были определены, по возможности, до вида, подсчитаны и взвешены (сырой вес). Сходство между пробами оценивали с использованием индекса Брея-Кертиса [Bray, Curtis, 1957]. На основании полученных матриц проводили кластерный анализ методом UPGMA. В каждом из кластеров мы выделяли доминирующие по биомассе виды, именем которых называли соответствующие сообщества.

Для охвата всей исследуемой территории мы использовали дополнительные литературные данные. Суммарно были проанализированы данные по 24 экспедициям, и отобрано 215 проб, для которых были опубликованы либо полные списки обнаруженных видов, либо сведения по нескольким наиболее массовым таксонам. Названия сообществ давались по методу Воробьева, исходя из доминирующих по биомассе видов [Воробьев, 1949]. Точки станций оконтуривались; экстраполяция производилась с учетом батиметрических данных о распространении сообщества.



Scale: 1:11000651 at Latitude 90°

- - НИС «Академик Мстислав Келдыш», 54 рейс, 2007 г.
- - НИС «Академик Мстислав Келдыш», 59 рейс, 2011 г.
- - НИС «Polarstern», рейс ARK-XXVII/3, 2012 г.
- - НИС «Профессор Штокман», 125 рейс, 2013 г.
- - НИС «Академик Мстислав Келдыш», 63 рейс, 2015 г.

Рисунок 2 Карта обработанных нами траловых станций.

Сравнение биотических и биоценологических границ. Полученные сгущения вертикальных границ распространения видов Polychaeta, Crustacea и Echinodermata сравнивались с батиметрическими границами между выделенными сообществами. Для обработки данных использовались программы Microsoft Excel 2010, Primer v6 [Clarke, Warwick, 2001]; для построения карт использовалась программа PanMap [Diepenbroek et al., 2000].

ГЛАВА 3. ДОПОЛНЕНИЯ К ФАУНЕ МАКРОБЕНТОСА СИБИРСКОГО СЕКТОРА АРКТИКИ

Анализ обработанного материала со 199 станций позволил дополнить список видов беспозвоночных Евразийских Арктических морей [Сиренко, 2001], моря

Лаптевых [Сиренко, 2004] и Восточно-Сибирского моря [Сиренко и Денисенко, 2010].

Таблица 2 Виды, найденные в исследуемом районе впервые. Указаны диапазоны глубин, район обнаружения и макротаксон (Cni – Cnidaria; Pol – Polychaeta; Oli – Oligochaeta; Ech – Echiura; Nem – Nemertea; Mol – Mollusca; Dec – Decapoda; Tan – Tanaidacea; Iso – Isopoda; Amp – Amphipoda; Bry – Bryozoa; Hol – Holothuroidea; Ent – Enteropneusta). sp. nov. – потенциально новые для науки виды.

Макротаксон	Вид	Глубина (м)	Район
Cni	<i>Bouillonina</i> sp. nov.	3575	Ц. Арктика
Pol	<i>Anguillosyllis pupae</i>	73-1026	м. Лаптевых
Pol	<i>Dysponetus pygmaeus</i>	54	м. Лаптевых
Pol	<i>Laonice blakei</i>	2828-4374	Ц. Арктика
Pol	<i>Phyllochaetopterus bhaudi</i>	552-1216	м. Лаптевых
Pol	<i>Flabelligena</i> sp. nov.	101-1216	Ц. Арктика, м. Лаптевых
Pol	<i>Brada incrustata</i>	73	м. Лаптевых
Pol	<i>Diplocirrus glaucus</i>	465	Карское м.
Pol	<i>Polyphysia baffinensis</i>	1026-2130	склон м. Лаптевых
Pol	<i>Ophelina opisthobranchiata</i>	1216-4352	Ц. Арктика, Баренцево и Лаптевых м.
Pol	<i>Isocirrus planiceps</i>	1216	м. Лаптевых
Pol	<i>Galathowenia fragilis</i>	1024-2962	Баренцево и Лаптевых м.
Pol	<i>Ymerana pteropoda</i>	3236-4352	Ц. Арктика
Pol	<i>Polybrachia</i> sp. nov.	28-35	Карское м.
Oli	<i>Abyssidrilus</i> sp. nov.	2130	м. Лаптевых
Ech	cf. <i>Jacobia</i> sp. nov.	2390	м. Лаптевых
Nem	<i>Cryptonemertes actinophyla</i>	33	Карское м.
Mol	<i>Cuspidaria centobi</i>	4038-4381	Ц. Арктика
Mol	<i>Skenea turgida</i>	2130	м. Лаптевых
Mol	<i>Frigidalvania</i> sp. nov.	73	м. Лаптевых
Mol	<i>Cylichna lemchei</i>	1026-2130	м. Лаптевых
Mol	<i>Siphonodentalium laubieri</i>	1991-2828	Баренцево и Лаптевых м.
Dec	<i>Hyas araneus</i>	17-471	Карское м.
Tan	<i>Pseudosphyrapus serratus</i>	1991-3236	Баренцево и Лаптевых м.
Tan	<i>Chaulioleona hastata</i>	101-1216	м. Лаптевых
Iso	<i>Ischnomesus norvegicus</i>	193-552	м. Лаптевых
Iso	<i>Exilinisca hanseni</i>	2828-3236	Ц. Арктика, м. Лаптевых
Iso	<i>Nannoniscus aequiremis</i>	534-1216	Баренцево и Лаптевых м.
Iso	<i>Nannoniscus profundus</i>	286-2130	Ц. Арктика, м. Лаптевых
Iso	<i>Paramunnopsis justii</i>	2390	м. Лаптевых
Amp	<i>Hapto callisoma abyssii</i>	3398-4356	Ц. Арктика
Amp	<i>Monoculodes latissimus</i>	3054	Ц. Арктика
Amp	<i>Quasimelita</i> sp. nov.	2130	м. Лаптевых
Amp	<i>Halice malygini</i>	517-1216	м. Лаптевых
Amp	<i>Onisimus leucopsis</i>	1216-4369	Ц. Арктика, м. Лаптевых
Amp	<i>Onisimus sextoni</i>	1216-4369	Ц. Арктика, м. Лаптевых
Bry	<i>Nolella</i> sp. nov.	4008-4167	Ц. Арктика
Hol	<i>Acanthotrochus mirabilis</i>	2390	Баренцево и Лаптевых м.
Ent	Harrimaniidae gen. sp. nov.	73-2130	м. Лаптевых

Всего в сибирском секторе Арктики отмечено 1589 видов макрозообентоса. Дополнения к опубликованным спискам включают 40 новых для региона видов (табл. 2). Из них предположительно 9 новых для науки видов (Hydrozoa – 1 вид, Polychaeta – 2 вида, Oligochaeta – 1 вид, Echiura – 1 вид, Mollusca – 1 вид, Crustacea – 1 вид, Bryozoa – 1 вид, Enteropneusta – 1 вид).

Анализ собственных и литературных данных по батиметрическому распространению видов трех макротаксонов позволил расширить границы вертикальных ареалов в пределах сибирского сектора Арктики для 125 видов Polychaeta, 127 видов Crustacea, 22 видов Echinodermata. Список всех видов с наименьшими и наибольшими глубинами находок приведен в приложении 2.

ГЛАВА 4. ВЕРТИКАЛЬНЫЕ БИОТИЧЕСКИЕ ГРАНИЦЫ ВИДОВ POLYCHAETA, CRUSTACEA, ECHINODERMATA

Нами были построены графики распределения наблюдаемых и ожидаемых вертикальных границ ареалов для 173 видов Polychaeta, 364 видов Crustacea (отдельно по Cirripedia, Decapoda, Mysida, Cumacea, Tanaidacea, Isopoda и Amphipoda) и 51 вида Echinodermata.

В случае многощетинковых червей достоверные сгущения были выявлены в диапазоне 450-600 м (средняя поддержка $\chi^2 = 38,7$). Кроме того, сгущения наблюдались на глубинах 1800-2000 м и 2200-2400 м (поддержка $\chi^2 = 5,0$ и $6,9$, соответственно).

В случае ракообразных графики по кумовым ракам, танаидам, мизидам и десятиногим ракам не выявили достоверных сгущений. Анализ распределения видов изопод выявил достоверные сгущения верхних и нижних границ в диапазонах 500-700 м и 1200-1400 м (поддержка $\chi^2 = 18,2$ и $16,8$, соответственно). Виды амфипод показали достоверные сгущения на глубинах 450-550 (поддержка $\chi^2 = 4,4$) и 1800-2000 (поддержка $\chi^2 = 6,2$) (Рис. 3).

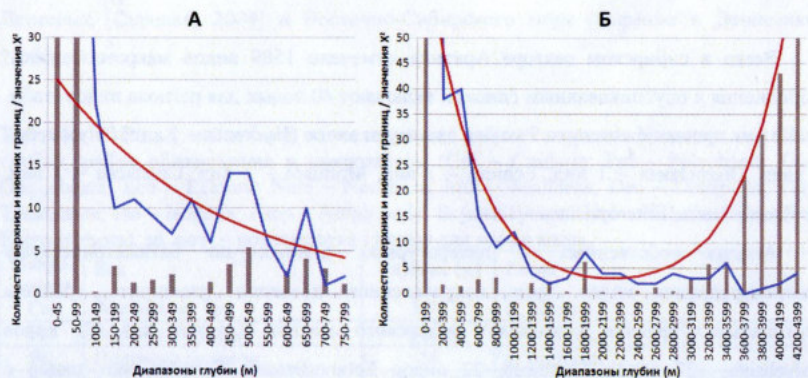


Рисунок 3 Распределение верхних и нижних границ видов Amphipoda. Наблюдаемые границы показаны синим цветом, ожидаемые – красным. χ^2 показан серыми столбиками. А – график для верхних 800 м с 50-м интервалами глубин; Б – график для всей толщи глубин с интервалами по 200 м.

Виды иглокожих, как и полихеты, показали достоверные сгущения в диапазоне 450-600 м (поддержка $\chi^2 = 4,3$), одно сгущение на глубинах 2200-2400 м (поддержка $\chi^2 = 6,5$) и одно недостоверное сгущение на глубинах 1800-2000 (Рис. 4).

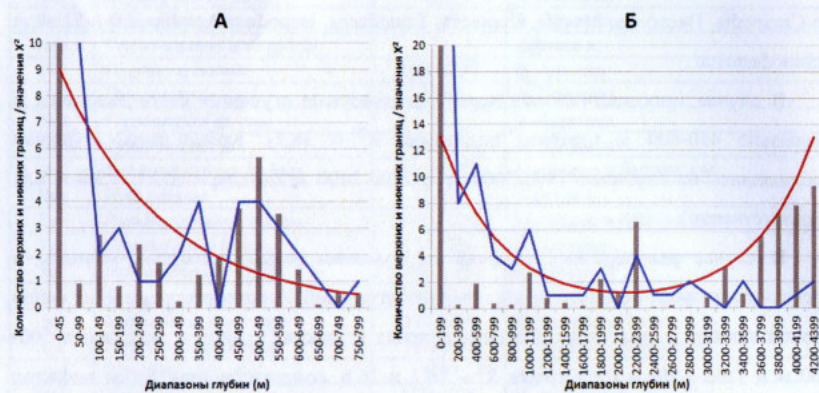


Рисунок 4 Распределение верхних и нижних границ видов Echinodermata. Обозначения как на рисунке 3.

Весьма характерно, что сгущения границ у всех трех макротаксонов, обусловлены преимущественно сгущениями нижних границ. Так, сгущения в диапазоне глубин 450-700 м, характерные для всех проанализированных групп – это

нижние границы распространения сублиторальных видов, и лишь немногие из них (3 из 38 для Polychaeta, 20 из 68 для Crustacea и 1 из 11 для Echinodermata), – верхние границы распространения батимальных видов. Сгущения границ в интервалах 1800-2000 м и 2200-2400 м обусловлены нижними границами распространения батимальных, либо эврибатных видов.

Описанные сгущения вертикальных границ схематично показаны на рисунке 5.

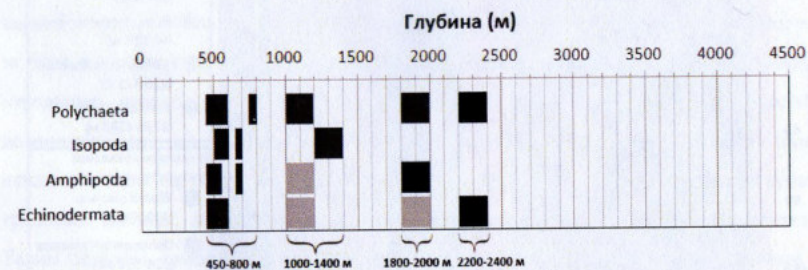


Рисунок 5 Вертикальное распределение биотических границ, выявленных для видов Polychaeta, Isopoda, Amphipoda и Echinodermata. Черным показаны достоверные сгущения границ ареалов, серым – недостоверные.

ГЛАВА 5. ДОННЫЕ СООБЩЕСТВА СИБИРСКОГО СЕКТОРА АРКТИКИ

Опубликованные карты распределения сообществ в исследуемом регионе.

Нами были изучены все ранее опубликованные карты распределения донных сообществ. Среди них четыре карты по Карскому морю [Филатова, Зенкевич, 1957; Антипова, Семенов, 1989; Kiyko, Pogrepor, 1997; Jørgensen et al., 1999], четыре карты по морю Лаптевых [Fütterer, 1994; Rachor, 1997; Петряшов и др., 2004; Гуков, 2008] и четыре по Восточно-Сибирскому морю [Ушаков, 1952; Гуков, 2005; Гуков, 2008; Денисенко и др., 2010].

Траловые данные. В своих построениях мы использовали станции, для которых существуют опубликованные данные с видовыми списками, или хотя бы по нескольким самым массовым видам. В основу, однако, лег оригинальный материал, впервые обработанный нами. Кластерный анализ видовых списков из траловых проб выявил восемь групп станций. Каждая группа, обозначенная нами как сообщество,

характеризовалась своими одним-двумя доминирующими по биомассе таксонами (рис. 6).

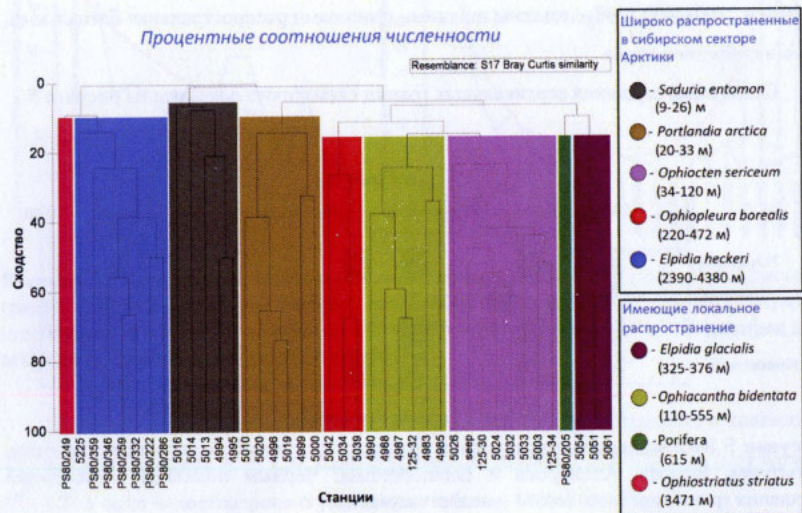


Рисунок 6 Кластерный анализ траловых станций, взятых в Карском море, море Лаптевых и в бассейнах Нансена и Амундсена.

Пять из выделенных сообществ (*Saduria entomon*, *Portlandia arctica*, *Ophiocten sericeum*, *Ophiopleura borealis* и *Kolga hyalina* - *Elpidia heckeri*), согласно литературным данным, широко распространены в сибирском секторе Арктики. При этом сообщество с доминированием *Saduria entomon* характерно лишь для сильно распресненных районов эстуариев, и в случае наших станций не выходит за пределы внутренних частей Обской губы и Енисейского залива (рис. 2, 6). В дальнейшем при построении карты распределения донных сообществ в сибирском секторе Арктики мы не включали сообщество *S. entomon* в свои построения из-за локального распространения, ограниченного приустьевыми районами. Еще четыре группы станций имеют локальное распространение.

Особенности картирования сообществ. При картировании сообществ в нижней части склона и в абиссали бассейнов Амундсена и Нансена мы столкнулись с проблемой слишком малой площади пробоотбора таких традиционных орудий лова, как дночерпатели и бокс-кореры. Биомасса и численность в глубоководной

Центральной Арктике настолько мала, что в большинстве случаев никаких выводов о структуре сообществ и о доминирующих таксонах по таким пробам сделать нельзя.

Из соображений единообразия методики и из-за нерепрезентативности глубоководных количественных проб, мы руководствовались исключительно траловыми сборами. Сообщества выделялись согласно доминирующим по биомассе видам.

Результаты картирования сообществ. Точки станций включали обработанные нами 76 станций (большинство из которых были обработаны нами лишь частично, из-за чего в кластерный анализ были включены лишь 40 станций, см. главу 5, раздел «траловые данные») и 139 станций, для которых из публикаций были известны доминирующие по биомассе виды. Ряд сообществ были выделены нами исключительно на основании литературных данных, либо частично обработанных траловых данных, поэтому они отсутствуют в результатах кластерного анализа. Таким образом, сообщества выделялись исходя из нескольких наиболее массовых с точки зрения биомассы таксонов, поскольку полная структура сообществ для такого количества станций не опубликована.

Точки станций с координатами, глубинами и доминирующими видами представлены в приложении 3. Карта точек представлена на рисунке 7. Карта ооконтурными границами сообществ представлена на рисунке 8.

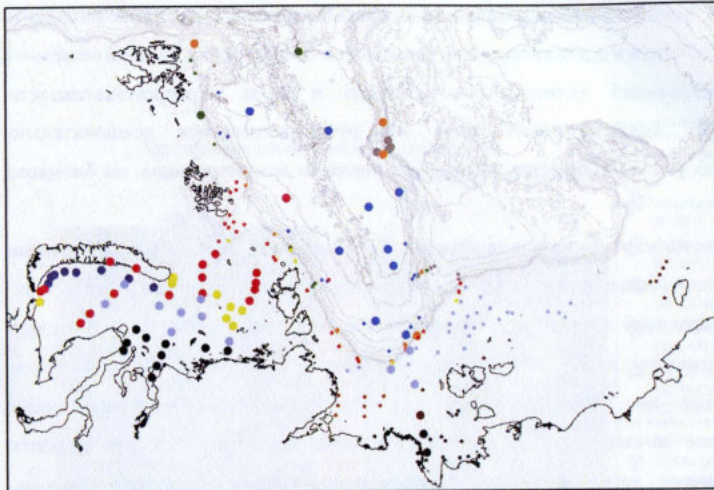


Рисунок 7 Точки станций, использованные при построении карты распределения сообществ. Цвета как на рисунке 5 и 7. Крупными точками отмечены станции, обработанные автором.

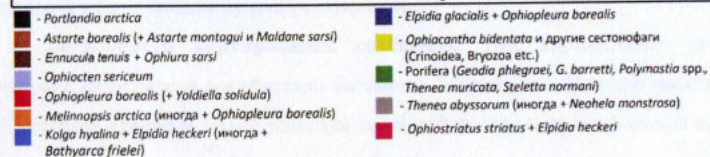
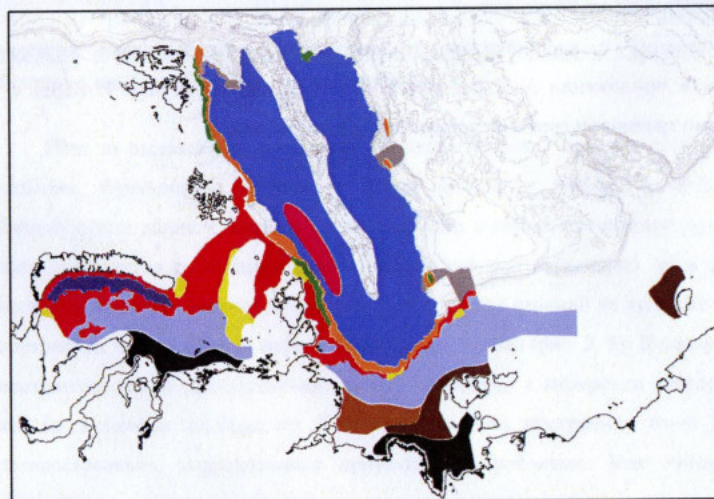


Рисунок 8 Карта распределения донных сообществ в исследованном регионе.

Выделены следующие группы сообществ:

- Прибрежные мелководные районы, находящиеся под влиянием стока рек, заселены сообществом с доминированием двустворчатых моллюсков *Portlandia arctica*, в некоторых случаях вместе с эвригалинными видами морских тараканов рода *Saduria* (*S. sibirica* + *S. sabini*);
- В западной части моря Лаптевых располагается сообщество с доминированием двустворчатых моллюсков из рода *Astarte* (*A. borealis*, *A. montagui*). По ряду литературных данных, такое же сообщество обитает в районе Байдарацкой губы, но, за неимением траловых станций в этом районе, мы не картировали его;
- В районе Новосибирского мелководья, а также к северу и западу от о. Врангеля располагается сообщество с доминированием двустворчатых моллюсков *Ennucula tenuis* и крупных офиур *Ophiura sarsi*. Вероятно, сообщество не прерывается в промежутке между этими двумя районами, однако траловые данные оттуда отсутствуют;
- За пределами влияния пресных вод в диапазоне глубин от 30 до примерно 120 м располагается сообщество с доминированием офиур *Ophiacten sericeum*, занимающие обширные площади сибирского шельфа;
- Глубже, в нижней части шельфа, в верхней части склона и в желобах роль доминанта переходит к офиурам *Ophiopleura borealis*; это наиболее богатое видами сообщество в пределах рассматриваемого региона;
- Еще глубже, в средней и нижней частях склона доминируют полихеты *Melinnopsis arctica*, а также полихеты семейств Oweniidae и Maldanidae. Сообщество *M. arctica*, по всей видимости, поясом охватывает весь восточный склон Центрального Арктического бассейна и, возможно, склоны хребта Ломоносова, но за малым количеством станций точно утверждать это нельзя. Офиура *Ophiopleura borealis* также обитает в этом поясе, но ее роль отходит на второй план;
- Почти вся глубоководная часть бассейнов Нансена и Амундсена на глубинах более 2 км, на огромной территории занята сообществом с доминированием голотурий *Kolga hyalina* и *Elpidia heckeri*. На глубинах в диапазоне 2000-2500 м значительную роль также играют двустворчатые моллюски *Bathycara frielei*.

Перечисленные сообщества характерны тем, что занимают обширные территории, и последовательно сменяют друг друга по мере отдаления от берега на шельфе и по мере увеличения глубины на склоне. Помимо семи показанных, мы выделяем еще несколько локальных сообществ, распространение которых, видимо, определяется особенностями рельефа, гидродинамики или иными факторами:

- Район Новоземельской впадины уникален тем, что там доминирует голотурия *Elpidia glacialis*. На более ранних схемах можно обнаружить, что *E. glacialis* доминирует также в желобах Святой Анны и Воронина, однако более тщательный анализ постанционных видовых списков показал, что этот вид там встречается очень ограниченно;
- Районы с активной придонной гидродинамикой, такие как часть Карских ворот, западный отрог желоба Святой Анны, каньон, соединяющий желоба Воронина и Святой Анны и некоторые другие, заселены сестонофагами с доминированием офиур *Ophiacantha bidentata*;
- Часть бровки шельфа и склона, в особенности к северу от Баренцева моря и от Северной Земли заняты сообществом губок (в основном это виды рода *Geodia* и *Thenea muricata*);
- Некоторые участки склона плато Ермак, хребта Ломоносова и бассейна Макарова заселены сообществом с доминированием глубоководных губок *Thenea abyssorum*. К сожалению, за малым количеством станций, невозможно провести точные границы его распространения. Возможно, распространение этого сообщества весьма широкое, о чем свидетельствуют разрозненные сборы в Канадской Арктике с советских дрейфующих станций;
- Несколько загадочны две станции на глубинах 2500-3500 м в бассейне Нансена, где доминировали глубоководные офиуры *Ophiostriatius striatus*. Таких пробы всего две, больше нигде в Арктике этот вид офиур в таких количествах не находили.

Картирование не удалось провести в районе хребта Гаккеля и нижней части желоба Святой Анны, где репрезентативные траловые сборы отсутствуют.

Основное отличие построенной нами карты от опубликованных ранее карт в том, что мы охватили территории трех морей и всю глубоководную часть Евразийского бассейна Центральной Арктики. Все предыдущие схемы, за

исключением одной общей для сибирского шельфа, опубликованной Б.И. Сиренко [1998], были посвящены отдельным морям или даже отдельным участкам морей. Есть и некоторые отличия в деталях: например, на более ранних построениях в Карском море на фоне сообществ, выделенных на основании траловых данных, фигурируют сообщества, которые, судя по доминантам, были выделены по дночерпательным сборам. На нашей карте сообществ с такими доминантами нет.

ГЛАВА 6. СРАВНЕНИЕ БИОТИЧЕСКИХ И БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ ГРАНИЦ

Четыре наиболее широко распространенных в регионе сообщества (*Ophiocten sericeum*, *Ophiopleura borealis*, *Melinnopsis arctica* и *Kolga hyalina - Elpidia heckeri*) почти не перекрываются и поэтому четко разделены по глубинам (рис. 8). Благодаря этому, имеется возможность выделить следующие биоценотические границы по вертикали и биоценотические вертикальные зоны:

- Граница между сообществами *Ophiocten sericeum* (глубины – 33-118 м) и *Ophiopleura borealis* (глубины – 97-628 м) в диапазоне глубин 97-118 м;
- Граница между сообществами *Ophiopleura borealis* и *Melinnopsis arctica* (глубины 510-1900 м) в диапазоне глубин 510-628 м;
- Граница между сообществами *Melinnopsis arctica* и *Kolga hyalina - Elpidia heckeri* (глубины от 1991 м до максимальных глубин) в диапазоне глубин 1900-1991 м;

Мы сопоставили биоценотические вертикальные границы с биотическими, выявленными для многощетинковых червей, ракообразных и иглокожих (рис. 8). Сгущения вертикальных ареалов в диапазоне глубин 450-700 м, выявленные для всех макротаксонов, совпадают с батиметрическую границу между сообществами *Ophiopleura* и *Melinnopsis*. Сгущения вертикальных ареалов в интервале 1800-2000 м совпадают с границей между сообществами *Melinnopsis* и *Kolga-Elpidia*.

Необходимо отметить, что почти ни один из тех многих видов, границы распространения которых образуют сгущения, не является доминантным или, так или иначе, многочисленным и определяющим облик сообщества. Единственное

исключение – офиура *Ophiopleura borealis*, нижняя граница распространения которой находится в диапазоне 2200-2400 м.

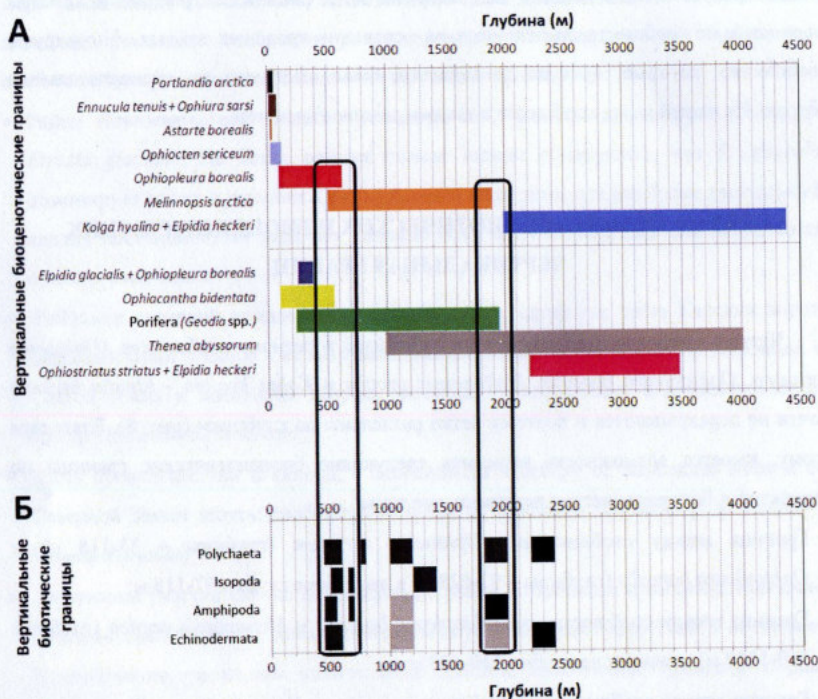


Рисунок 8 Распределение биоценоотических и биотических границ по глубине. А – вертикальные биоценоотические границы, цвета как на рисунке 5.7; Б – вертикальные биотические границы, светло-серым показаны статистически не подтвержденные сгущения границ ареалов у Amphipoda и Echinodermata. Рамками обведены соответствующие друг другу биотические и биоценоотические границы.

Таким образом, две вертикальные биогеографические границы в сибирском секторе Арктики были выявлены двумя разными, совершенно не связанными друг с другом методами. В различных регионах Мирового океана многими авторами были выделены зоны сгущения на определенных интервалах глубин [Виноградова, 1979; Carney et al., 1983; Миронов, 1986; Gage, Tyler, 1992; Краюшкина, 2000]. В Норвежском море граница между сублиторальной и батимальной фауной была выявлена этим методом на глубинах 150-200 м [Краюшкина, 2000]. Зоны сгущения на глубинах около 200 м характерны для многих районов Мирового океана, где также

выявлены фаунистические границы на глубинах около 3000 м [Миронов, 1986]. Так называемое аномальное вертикальное распространение донной фауны известно на шельфе Антарктики, где граница между сублиторальной и батимальной фауной находится на глубине около 500 м [Аверинцев, 1972; Смирнов, 1984]. Интересно, что в нашем исследовании граница между сублиторальной и батимальной фауной так же находится глубже, чем в среднем по Мировому океану. Граница между батимальной и абиссальной фауной наоборот, выявлена на меньших глубинах, чем в среднем по Мировому океану.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на почти 200-летнюю историю изучения сибирского сектора Арктики, многие аспекты экологии и биогеографии бентоса остаются неизвестными. Изучение арктического биоразнообразия особенно актуально на больших глубинах, где сборы фауны редки и неравномерны. Мы дополнили известный список фауны на 39 видов, и расширили известный диапазон глубин для 274 видов.

Из суммарно выделенных 12 донных сообществ мы обнаружили, что три из них последовательно сменяют друг друга на склоне по мере увеличения глубины. При этом, впервые для высокоширотной Арктики показано, что границы между этими сообществами совпадают с биотическими границами, соответствующими границам между сублиторальной и батимальной фауной на глубинах 450-700 м, и между батимальной и абиссальной фауной на глубинах 1800-2000 м.

ВЫВОДЫ

1. Всего в сибирском секторе Арктики отмечено 1588 видов макрозообентоса. Из них 39 видов отмечено впервые для региона, 9 – предположительно новые для науки.
2. Расширены известные границы батиметрического распространения 125 видов Polychaeta, 127 видов Crustacea, 22 видов Echinodermata.
3. В вертикальном распределении видов Polychaeta, Crustacea и Echinodermata выявлена биотическая граница в диапазоне глубин 450-700 м. Граница обусловлена преимущественно нижним пределом распространения сублиторальных видов и в меньшей степени – верхним пределом распространения батимальных видов.
4. Для Polychaeta, Amphipoda и Echinodermata показана биотическая граница на глубинах 1800-2000 м. Для Polychaeta и Echinodermata выявлена граница на глубинах 2200-2400 м. Границы обусловлены нижним пределом распространения батимальных, либо эврибатных видов.
5. Исходя из траловых данных, выделено 12 типов сообществ зообентоса. Семь из них являются широко распространенными в сибирских морях или в Центральной Арктике, пять сообществ распространены локально.
6. Биотическая граница на глубинах 450-700 м совпадает с биоценотической границей между сообществами *Ophiopleura borealis* и *Melinnopsis arctica*, а биотическая граница на глубинах 1800-2000 м – с биоценотической границей между сообществами *Melinnopsis arctica* и *Kolga hyalina* - *Elpidia heckeri*. Биотические границы на глубинах 1200-1400 м и 2200-2400 м не совпадают с биоценотическими границами.
7. Выявленная граница между сублиторальной и батимальной фауной в исследуемом регионе находится глубже, чем в среднем по Мировому океану. Граница между батимальной и абиссальной фауной выявлена на меньших глубинах, чем в среднем по Мировому океану.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах из перечня ВАК

1. Галкин С. В., Веденин А. А., Минин К. В., Рогачева А. В., Молодцова Т. Н., Кучерук Н. В. Макробентос Южной части желоба Святой Анны и прилегающих районов Карского моря. // Океанология, 2015. Том 55, № 3. С. 677-686.
2. Галкин С. В., Веденин А. А. Макробентос Енисейского залива и прилегающего шельфа Карского моря. // Океанология, 2015. Том 55, № 4. С. 668-676.
3. Vedenin A. A., Galkin S. V., Kozlovskiy V. V. Macrobenthos of the Ob Bay and adjacent Kara Sea shelf. // Polar Biology, 2015. Vol. 38. № 6. P. 829-844.
4. Degen R., Vedenin A., Guskay M., Boetius A., Brey T. Patterns and trends of macrobenthic abundance, biomass and production in the deep Arctic Ocean. // Polar Research, 2015. Vol. 3. P. 24008, DOI: 10.3402/polar.v34.24008.
5. Vedenin A., Budaeva N., Mokievsky V., Pantke C., Soltwedel T., Gebruk A. Spatial distribution patterns in macrobenthos along a latitudinal transect at the deep-sea observatory HAUSGARTEN. // Deep-Sea Research I, 2016. Vol. 114. P. 90-98.
6. Удалов А. А., Веденин А. А., Симаков М. И. Донная фауна залива Благополучия (Новая Земля, Карское море). // Океанология, 2016. Том 56, № 5. С. 720-730.
7. Чава А. И., Удалов А. А., Веденин А. А., Симаков М. И., Шука С. А., Мокиевский В. О. Донная фауна залива Цивольки. // Океанология, 2017. Том 57, № 1. С. 160-170.

Статьи в других изданиях

8. Galkin S. V., Vedenin A. A., Goroslavskaya E. I., Kucheruk N. V., 2011. Macrobenthos of Ob estuary and adjacent Kara Sea shelf / World Conference on Marine Biodiversity, September 26-30 2011, Aberdeen, Scotland – our oceans, our future. Abstract volume. P. 153.
9. Galkin S. V., Vedenin A. A., 3-7 June 2012. Macrobenthos of the Ob river estuarine zone / 50th ECSA Conference, June 3-7 2012, Venice, Italy – Today's Science for tomorrow's management. Abstract №P64.
10. Budaeva N., Mokievsky M., Vedenin A. Spatial and Temporal Variations in the Structure of Macrofaunal Benthic Communities. pp. 20-22. In Reports on Polar and Marine Research 658 [T. Soltwedel ed.] The Expedition of the Research Vessel

- "Polarstern" to the Arctic in 2012 (ARK-XXVII/2). Alfred-Wegener-Institute for Polar and Marine Research, Bremerhaven, Germany. 2013. P. 71.
11. *Degen R., Vedenin A., Gusky M., Boetius A., Brey, T.* Arctic Benthos and Climate Change - The Red Queen's race / EUR-OCEANS Hot Topic Conference, November 6-8 2013, Las Palmas, Gran Canaria – A changing ocean. Abstract volume. P. 13-14.
 12. *Simakov M. I., Vedenin A. A., Udalov A. A.* Benthic fauna of the Blagopoluchiya Bay (the Kara Sea) / 49th European Marine Biology Symposium, September 8-12, 2014, St. Petersburg, Russia, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences – A variety of interactions in the marine environment. Abstract volume. P. 40-41.
 13. *Удалов А. А., Ведин А. А., Симаков М. И., Чава А. И.* Донная фауна заливов архипелага Новая Земля, Карское море / Материалы научной конференции «Экосистема Карского моря - новые данные экспедиционных исследований». М.: И-т океанологии РАН. 2015. С. 174-179. ISBN 978-5904761-49-3.
 14. *Спиридонов В. А., Залота А. К., Ведин А. А.* Быстрое развитие инвазии краба-стригуна (*Chionoecetes opilio*) в Карском море / Материалы научной конференции «Экосистема Карского моря - новые данные экспедиционных исследований». М.: И-т океанологии РАН. 2015. С. 179-183. ISBN 978-5904761-49-3.
 15. *Ведин А. А., Минин К. В., Галкин С. В.* Влияние теплых атлантических и баренцевоморских вод на состав донной фауны Карского моря / Материалы научной конференции «Экосистема Карского моря - новые данные экспедиционных исследований». М.: И-т океанологии РАН. 2015. С. 188-193. ISBN 978-5904761-49-3.
 16. *Boetius A., Wenzhoefer F., Vedenin A., Mendez M. F., Gusky M., Felden J., Bienhold C., Rossel P.* Decadal changes in carbon fluxes at the East Siberian continental margin: interactions of ice cover, ocean productivity, particle sedimentation and benthic life / AGU Fall Meeting, 14.12.-18.12.2015 San-Francisco, USA. Abstract №C33F-07.
 17. *Vedenin A., Käß M.* Spatial and temporal variability in deep-sea macrofauna. pp. 47-49. In Reports on Polar and Marine Research 704 [T. Soltwedel ed.] The Expeditions PS99.1 and PS99.2 of the Research Vessel POLARSTERN to the Fram Strait in 2016. Alfred-Wegener-Institute for Polar and Marine Research, Bremerhaven, Germany. 2016. P. 113.
 18. *Залота А. К., Спиридонов В. А., Ведин А. А.* Краб-стригун (*Chionoecetes opilio*) – вид-вселенец в Карском море / Труды V международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование». 19-22 октября 2016 г., Москва, МГУ. 2016. С. 326–328.
 19. *Ведин А. А., Мокиевский В. О., Зольтведел Т., Будаева Н. Е.* Временная динамика донной фауны в батиали Арктики (пролив Фрама, 2600 м) / Труды V международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование». 19-22 октября 2016 г., Москва, МГУ. 2016. С. 389–393.
 20. *Käß M., Vedenin A.* Community structure of macrobenthos along bathymetrical transects off Svalbard and Eastern Greenland – A comparative study at the deep-sea observatory HAUSGARTEN / Arctic Frontiers, January 22-27 2017, Tromsø, Norway – White space - blue future. Abstract online. <http://www.arcticfrontiers.com/program/session/?id=S065>
 21. *Vedenin A., Gusky M., Gebruk A., Kremenetskaia A., Rybakova E., Boetius A.* Bathymetric distribution of benthic macrofauna in the Central Arctic / Arctic Frontiers, January 22-27 2017, Tromsø, Norway – White space - blue future. Abstract online. <http://www.arcticfrontiers.com/program/session/?id=S065>
 22. *Rybakova E., Kremenetskaia A., Vedenin A., Boetius A., Gebruk A.* Megabenthic communities of Central Arctic in relation to environmental and sediment parameters: the results of image observation / Marine Imaging Workshop, February 20-24, 2017, Kiel, Germany, GEOMAR Helmholtz Centre for Ocean Research. Abstract volume. P. 68.
 23. *Rybakova E., Kremenetskaia A., Vedenin A., Boetius A., Gebruk A.* Megabenthic communities in deep-sea Central Arctic / Scientific and Technological Developments of Research and Monitoring of Marine Biological Resources, May 22-24, 2017, Vladivostok, Russia, Far Eastern Federal University. Abstract volume. P. 94

Благодарности. Я безмерно благодарен моему научному руководителю д.б.н. Сергею Владимировичу Галкину, который научил меня очень многому не только в науке, но и в работе на научно-исследовательских судах, и который был для меня наставником, поддерживающим и направляющим меня.

Я очень признателен д.б.н. Александру Николаевичу Миронову, автору темы моей диссертации, сподвигнувшему меня на это исследование. Я благодарен заведующему лабораторией, д.б.н. Андрею Викторовичу Гебруку за многочисленные советы и мотивацию в ходе написания диссертации. Особую признательность хочу выразить Антонине Владимировне Кременецкой за помощь и рекомендации в сборе информации по батиметрическому распространению видов донной фауны.

Я искренне признателен зам. директора ИО РАН по Направлению экологии морей и океанов члену-корреспонденту РАН д.б.н. М.В. Флинту и доктору Антье Боетиус за поддержку и организацию экспедиций и командировок, и ценнейшие комментарии к моей работе, без которых было бы невозможно ее написание.

Огромное спасибо Е.М. Беззубовой, К.В. Минину, Н.А. Пояркову, Р.В. Ронько и всем моим близким друзьям и коллегам за активную поддержку и моральную помощь.

Полевые и лабораторные работы, послужившие основой диссертации, поддержаны грантом Российского научного фонда 14-50-00095 и 14-17-00686 и грантом РФФИ 17-05-00787.