

# Содержание

Введение .....	5
ГЛАВА 1. Мейобентос. Определение понятия и история изучения .....	10
ГЛАВА 2. Основные методы изучения мейобентоса .....	17
Методы отбора проб .....	17
<sup>1</sup> Влияние методов отбора проб на количественные оценки обилия мейобентоса .....	22
Методы обработки проб .....	23
Фиксация материала .....	23
Экстракция организмов из грунта .....	24
Сравнительный анализ методов экстракции .....	26
ГЛАВА 3. Таксономический состав мейобентоса. Основные группы мейобентосных организмов .....	29
Кишечнополостные (Cnidaria) .....	31
Плоские черви: Турбеллярии (Plathelminthes: Turbellaria) .....	33
Гнатостомулиды (Gnathostomulida) .....	35
Нематоды (Nematoda) .....	36
Гастротрихи (Gastrotricha) .....	37
Коловратки (Rotatoria = Rotifera) .....	38
Головохоботные (Cephalorhyncha) .....	39
Киноринхи (Kinorhyncha) .....	39
Лорициферы (Loricifera) .....	41
Приапюлиды (Priapulida) .....	42
Кольчатые черви (Annelida) .....	43
Полихеты (Polychaeta) .....	43
Олигохеты (Oligochaeta) .....	44
Тихоходки (Tardigrada) .....	46
Членистоногие (Arthropoda) .....	47
Ракообразные (Crustacea) .....	47
Ракушковые раки, остракоды (Ostracoda) .....	47
Гарпактикоидные копеподы, гарпактициды (Copepoda: Harpacticoida) .....	49
Тантулокариды (Tantulocarida) .....	50
Другие группы ракообразных .....	52
Морские пауки (Pycnogonida = Pantopoda) .....	53
Паукообразные (Arachnoidea) .....	53
Морские клещи (Acari: Halacaroidea и другие группы) .....	53
Моллюски (Mollusca) .....	55
Иглокожие (Echinodermata) .....	55
Мшанки (Bryozoa) .....	55
Щетинкочелюстные (Chaetognata) .....	56
Прикрепленные формы микроскопических многоклеточных .....	56
Морфологические адаптации мейобентосных животных .....	56
ГЛАВА 4. Общие закономерности количественного распределения мейобентоса .....	60
Мейобентос литорали и верхней сублиторали .....	61
<sup>2</sup> Распределение мейобентоса на градиенте глубин .....	65
Связь показателей обилия мейобентоса с трофическими условиями .....	70

О широтном градиенте обилия мейобентоса .....	74
Градиенты видового разнообразия .....	78
Ареалы видов, зоогеография и способы расселения мейофауны .....	81
<b>ГЛАВА 5. Структура и динамика таксоценов мейобентоса .....</b>	<b>87</b>
Пространственная структура и ее масштабы .....	87
Горизонтальное распределение мейобентоса в разных масштабах .....	87
Вертикальное распределение мейобентоса в толще грунта .....	100
Динамика мейобентоса .....	105
Суточные колебания .....	105
Сезонная динамика мейобентоса и годовой цикл .....	107
Многолетняя динамика .....	114
О иерархической организации экосистем .....	115
<b>ГЛАВА 6. Популяционная структура вида у мейобентосных организмов .....</b>	<b>122</b>
<b>ГЛАВА 7. Биотопы мейобентоса .....</b>	<b>133</b>
Особенности интерстициальных биотопов .....	134
Мейобентос фитали .....	135
Глубоководный мейобентос .....	139
Таксономический состав мейобентоса континентального склона и ложа Океана ....	144
Видовое разнообразие глубоководного мейобентоса .....	146
Мейобентос нижней поверхности льда .....	150
Мейобентос гипергалинных биотопов .....	151
Мейобентос восстановительных биотопов и гидротермальных источников .....	154
Биологические особенности мейобентосных организмов из восстановительных биотопов .....	158
Мейобентос супралиторальных ванн .....	160
<b>ГЛАВА 8. Жизненные формы мейобентоса и функциональный анализ морфологических признаков .....</b>	<b>162</b>
<b>ГЛАВА 9. Взаимодействие мейобентоса с другими блоками экосистемы .....</b>	<b>175</b>
Мейобентос в пищевых цепях .....	175
Питание мейобентосных организмов различных таксономических групп ....	175
Пищевые стратегии нематод .....	175
Питание галакарид .....	180
Питание тихоходок .....	181
Питание киноринх .....	182
Мейобентос в детритной цепи .....	184
Мейобентос как пищевой объект .....	186
Нетрофические взаимодействия мейобентоса с организмами других размерных групп .....	192
Роль мейобентоса в потоке энергии через экосистемы .....	204
Мейобентос как функциональный блок экосистемы .....	210
<b>ГЛАВА 10. Мейобентос и нарушения среды обитания. Практическое использование мейобентоса для контроля за состоянием среды .....</b>	<b>213</b>
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ. Актуальные проблемы изучения мейобентоса .....</b>	<b>222</b>
<b>ЛИТЕРАТУРА .....</b>	<b>224</b>
Указатель латинских названий животных и растений, упомянутых в тексте .....	265
Figures footnotes .....	275
Contence .....	284

## ВВЕДЕНИЕ

Термин «мейобентос» был введен в науку М. Мэр в середине XX века для обозначения совокупности микроскопических многоклеточных, выпадающих из внимания исследователей морского бентоса при количественных учетах донной фауны (Mare, 1942). Таксономические исследования отдельных групп и видов мейобентосных организмов начались еще раньше. Подробные исследования таксономии и морфологии свободноживущих морских нематод вместе с описаниями большого числа видов были опубликованы де Маном в конце XIX века (de Man, 1884, 1893 и др.), а до него – в работах Бастиана (Bastian, 1865) и Бючли (Bütschli, 1873, 1874). В 1851 году были открыты и впервые описаны киноринхи (Dujardin, 1851), в 1901 г. А.О. Ковалевский опубликовал результаты изучения мейобентосных гастропод семейства Microhedyllidae, а в 1904 г. была описана первая архианнелида – *Protodrilus* (Giard, 1904). В 1917 и в 1921 годах вышли из печати две части фундаментального таксономического и экологического исследования свободноживущих нематод Черного моря И.Н. Филипьева. Необходимость введения термина, обозначающего всю совокупность микроскопических многоклеточных возникла позже – ближе к середине века. В это время одним из основных направлений стало изучение количественного распределения жизни в Океане (Зенкевич и др., 1960, 1971). Попытки создания энергетических моделей привели к необходимости выделять три размерных группы в составе донного сообщества: микро-, мейо- и макробентос (Mare, 1942).

В последние годы интерес к изучению мейобентоса резко возрос. Число публикаций, составлявшее в конце 1970-х около 30 в год, в 1980–90-ые годы увеличилось более чем в два раза. Исследования охватывают широкий круг проблем: морфологию, систематику, экологию мейобентосных организмов, в последние годы стали появляться молекулярно-генетические исследования микроскопических многоклеточных. Расширилась и география мейобентосных исследований – в последние десятилетия особый интерес вызывает изучение таких труднодоступных областей как абиссаль, глубоководные желоба, гидротермальные источники, а также полярные районы обоих полушарий.

Объем накопленной информации уже достаточно велик, но скорость ее приращения остается по-прежнему высокой. При этом ощущается явный недостаток обзорных работ, анализирующих все накопленные данные. Три наиболее важные обобщающие работы (Higgins, Thiel, (Eds), 1988; Giere, 1993<sup>1</sup>; Гальцова, 1992) были опубликованы почти одновременно около пятнадцати лет назад. Они подвели итог определенному этапу развития мейобентологии, но объем наших знаний за прошедшие годы удвоился. Возникла насущная необходимость обобщить накопленные данные, определить место мейобентосных организмов в бентических экосистемах и биологической структуре Океана, выявить характерные особенности мейобентоса как самостоятельного структурного и функционального блока морских экосистем.

---

<sup>1</sup> Когда работа над рукописью была уже закончена, вышло в свет второе издание «Мейобентологии» Олафа Гире, существенно дополненное и переработанное (Giere, 2009).

За последние десятилетия произошло заметное изменение в направлениях исследований. К концу 1990-х годов был накоплен значительный материал по видовому составу и пространственной структуре сообществ литорали и верхней сублиторали, выявлены основные закономерности суточной и сезонной динамики, получены данные о питании различных групп мейобентоса и сделаны первые попытки оценить роль мейобентоса в потоках энергии через донные экосистемы.

В последние годы на первое место вышли другие темы. Современные направления работы по экологии мейобентоса, вызывающие наибольший интерес исследователей, теперь включают:

1. Изучение глубоководного мейобентоса в различных аспектах – от описания таксономического состава основных групп до изучения сезонной и многолетней динамики сообществ, исследования мелкомасштабной пространственной структуры сообществ и роли различных факторов, как биотических, так и абиотических, в ее поддержании.

2. Исследование закономерностей видового разнообразия в разных масштабах: от анализа многовидовых комплексов, в пределах квадратных метров и дециметров, до поиска закономерностей изменения видового богатства на широтных градиентах в масштабе океанов.

3. Развитие методов молекулярной генетики и их приложений для популяционного анализа сделали возможной постановку задачи исследования популяционной структуры видов в разных группах мейобентоса. Популяционные исследования, которые только начинаются в последние годы, могут приблизить нас к пониманию внутривидового разнообразия мейобентосных видов. Они могут ответить на вопрос, как сочетаются широкие ареалы многих видов мейобентосных животных с их крайне ограниченными возможностями к расселению. В тоже время, использование методов молекулярной таксономии может привести к пересмотру представлений об объеме видов в некоторых группах.

4. Составление обобщающих баз данных по различным группам и регионам дает возможность перейти от частных исследований к более широким обобщениям. Накопление большого фактического материала по видовому составу и количественным характеристикам поселений мейобентоса разных глубин и широтных зон позволяет поставить задачу составления общей картины количественного распределения мейобентоса в Океане и сравнения этой картины с известным распределением макробентоса. Одновременно, возникает вопрос о существовании биогеографических границ в мейобентосе и возможностях выделения зоогеографических комплексов мейобентосных организмов по вертикальным или широтным зонам.

В этой книге сделана попытка обобщить как собственные исследования автора и его коллег, так и современные публикации по экологии мейобентоса.

Многолетние исследования мейобентоса проводились на двух участках побережья Кандалакшского залива Белого моря (на полуострове Киндо в окрестностях Беломорской биостанции МГУ и губе Чернореченской, расположенной в 16 км южнее).

Водолазными, дночерпательными (в т.ч., и с применением мультикорера) и траловыми съемками в Белом море был охвачен весь диапазон глубин – от 0 до 300 м в

центральной части моря. Подробные исследования пространственного распределения и сезонной динамики глубоководного мейобентоса и таксоцены нематод выполнены на глубоководной станции (290 м) в центральной части Кандалакшского залива.

Многочисленные съемки мейобентоса проводились также на различных глубинах в разные сезоны в восточной части Черного моря. По этим материалам был установлен таксономический и размерный состав мейобентоса на разных глубинах, исследованы закономерности пространственного распределения мейобентоса верхней сублиторали.

Однократные подробные съемки мейобентоса были проведены на литорали и в верхней сублиторали разных широтных и глубинных зон Океана. Наиболее подробные сборы мейобентоса проводились в Баренцевом море: на побережье Шпицбергена, Новой земли, Кольского полуострова, островов Вайгач, Матвеев, Долгий; в Карском море – на побережье и в верхней сублиторали Байдарацкой губы; в Охотском море – на побережье о. Итуруп; в Японском море – на литорали и в верхней сублиторали залива Посъет, о-вов Попова и Фуругельма; в Каспийском море – у берегов Дагестана от супралиторали до 600 м; а также – в Мексиканском заливе и на коралловых рифах у побережья Флориды. Подробные сборы глубоководного мейобентоса были выполнены в Северной Атлантике и западном секторе Арктики на глубинах от 1000 до 5600 м. Многолетние исследования мейобентоса начаты на глубоководном полигоне Havgarten, расположенном к западу от о. Западный Шпицберген на глубине 1200 м.

Для выявления крупномасштабных закономерностей пространственного распределения мейобентоса, размерных спектров и видового разнообразия, помимо результатов оригинальных исследований к анализу был привлечен обширный литературный материал. Количество публикаций, посвященных различным аспектам экологии мейобентосных организмов к настоящему времени, по оценкам, превышает несколько тысяч. В личной картотеке автора – более 2000 работ по экологии преимущественно морского мейобентоса и около 2500 работ, посвященных исследованию различных аспектов биологии морских нематод. Накопленные результаты частных исследований нуждаются в обобщении, а сопоставление данных из разных широтных и глубинных зон позволяют выявить более общие закономерности экологии изучаемых групп. Для анализа таких закономерностей было составлено несколько баз данных, подробное описание которых приводится в соответствующих разделах работы.

Методология метаанализа экологических данных заключается в стандартизации результатов частных исследований, опубликованных в научной литературе, суммировании и сопряжении результатов большого числа единичных наблюдений и выявлении на их основе более общих закономерностей, принципиально не выявляемых при локальном масштабе наблюдений. Впервые эта задача была поставлена Р. Макартуром в 1972 г. (MacArthur, 1972). Он писал: "Ecological patterns, about which we construct theories, are only interesting if they are repeated. They may be repeated in space or time, and they may be repeated from species to species. A pattern ... which has repetition is of special interest, because of its generality...".

Метаанализ экологических данных, таким образом, заключается не в перечислении результатов частных исследований, а в обработке массива информации, в котором в качестве первичных данных выступают результаты частных исследований, выполненных различными авторами в разных географических районах, на разных объектах и в разные сезоны. Поэтому, одна из наиболее существенных трудностей заключается в стандартизации первичных данных. Эта стандартизация сводится не только к переводу их к единой размерности, но и к выявлению ошибок методов, используемых разными авторами. Так, в количественных исследованиях мейобентоса важную роль играет размер сита, с помощью которого организмы извлекались из грунта. При анализе количественных данных оказалось, что ошибка метода связана с размером сит нелинейно, и пороговым значением является диаметр ячеек в 70 мкм, при меньших значениях диаметра ячейки потери организмов статистически незначимы. Более подробно результаты тестирования различных методик обработки мейобентоса изложены в следующем разделе текста, а также в работах: Мокиевский, Малых, 2002; Мокиевский и др., 2004; Цейтлин и др., 2001.

Вторая трудность – необходимость унификации переменных, описывающих факторы среды, в различных исследованиях. Поскольку разные авторы пользуются различными шкалами солености, гранулометрического состава грунта и т.п., то включение этих переменных в анализ требует либо жесткого отбора первичных данных с исключением из анализа большей части исходного массива, либо к «огрублению» (увеличению масштаба) используемых переменных. Так, например, если ставится задача выяснения связи распределения организмов в зависимости от гранулометрического состава грунта, то возникает выбор: либо отказаться от использования всех работ, в которых не приводятся численные значения модальной фракции, либо увеличить масштаб рассмотрения до крупных категорий (ил, песок и т.д.). Аналогичную задачу приходится решать для каждой из используемых переменных. В результате итоговый размер массива для анализа является компромиссом между необходимостью включить максимальное количество точек данных (ради увеличения надежности выводов) и дробностью представления изучаемых факторов или градиентов. Сходная проблема возникает и при объединении данных по регионам, диапазонам глубин и т.п.

Метаанализ допускает введение новых переменных, отсутствующих в частных работах, эти переменные вводятся в анализ из иных источников – карт, баз данных и т.п. В нашем анализе крупномасштабных закономерностей распределения мейобентоса оказалось удобным ввести переменные, связанные с продуктивностью поверхностного слоя вод в различных частях океана. В исследовании мейобентоса первый опыт метаанализа был применен Т. Зольтведелом, обобщившим все доступные данные по количественному распределению мейобентоса континентальных склонов (Soltwedel, 2000).

Результаты анализа крупномасштабных закономерностей пространственного распределения и видового разнообразия мейобентосных организмов изложены в серии публикаций (Mokievsky, Azovsky, 2003; Мокиевский и др., 2004, Мокиевский и др., 2007; Udalov et al., 2005) и обсуждаются в главе 4.

Автор благодарен своим коллегам З. Звягинцевой, А. Удалову, Е. Скукиной, М. Сериковой, М. Миллютиной, К. Хасеманн, Д. Портновой, Д. Кондарь, М. Анциферовой, Н. Шабалину за новые знания и удовольствие от совместной работы над подготовкой статей, дипломных или диссертационных работ.

Среди многих коллег и товарищей по экспедициям, совместную работу с которыми в поле и в лабораториях я тепло вспоминаю, мне хочется выразить особую благодарность А.В. Чесунову, А.И. Азовскому, Я. Тилю и Т. Зольтведелу. В этом тексте нашли отражение результаты и совместных работ в экспедициях, и долгих бесед, дискуссий и обсуждений. Павел Владимирович Рыбников на протяжении многих лет был постоянным участником мейобентосных исследований и надежным спутником во многих экспедициях.

В работе над книгой автору большую помощь оказали А.В. Чесунов, М.А. Миллютина и Д.М. Миллютин, внимательно и критично прочитавшие весь текст и сделавшие много полезных замечаний, большую часть из которых я с благодарностью принял. Оригинальные рисунки мейобентосных животных любезно предоставили А.В. Чесунов, Е.А. Чертопруд, К. Кузнецова, М. Анциферова. Н.В. Мокиевская оказала большую помощь в подготовке рукописи к изданию. Я от души благодарен всем за помощь в работе на разных ее этапах.