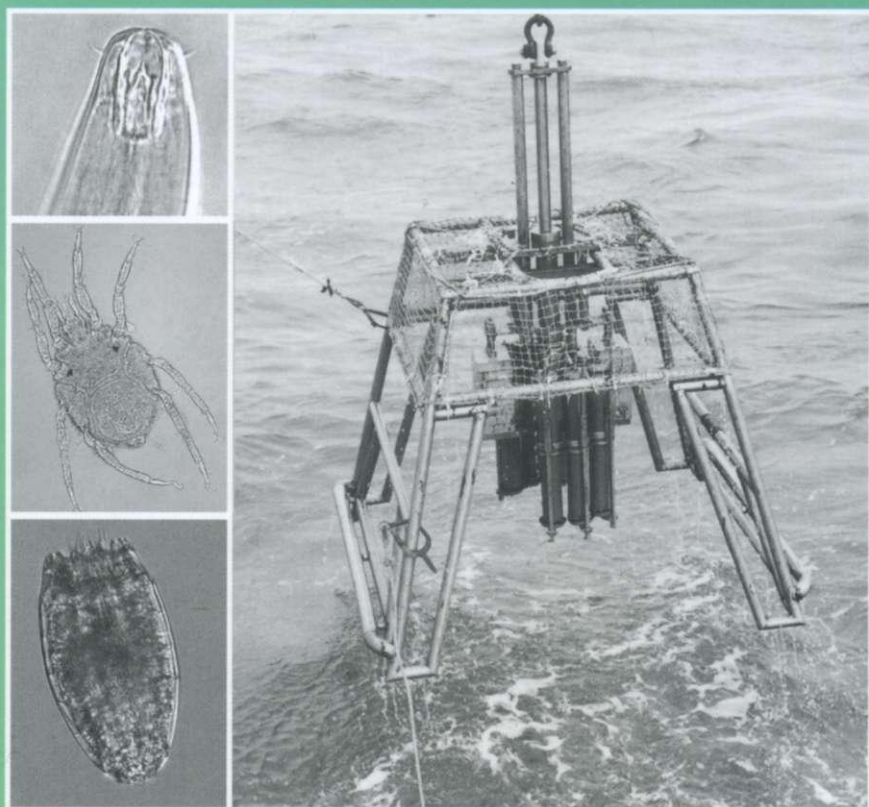


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ОКЕАНОЛОГИИ им. П.П. ШИРШОВА РАН

В.О. МОКИЕВСКИЙ

ЭКОЛОГИЯ МОРСКОГО МЕЙОБЕНТОСА



Москва ❖ 2009

Российская Академия наук
Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН

В.О. Мокиевский

ЭКОЛОГИЯ МОРСКОГО МЕЙОБЕНТОСА

Товарищество научных изданий КМК

Москва • 2009

В. О. Мокиевский. Экология морского мейобентоса. М. Т-во научных изданий КМК. 2009. 286 с.

В книге приводятся результаты исследований морского мейобентоса последних десятилетий. На основании опыта исследований мейобентоса в различных районах Океана приведен обзор основных методов сбора и обработки мейобентосных проб. Таксономические очерки знакомят читателя с разнообразием микроскопических многоклеточных. Приводится определение основных терминов и концепций мейобентологии. На обширном материале описаны основные закономерности пространственного размещения мейобентоса в разных масштабах - от квадратных сантиметров до широтных зон. Приводятся сведения о количественном распределении мейобентоса в океанах по широтным и глубинным зонам, описана структура таксоценов отдельных групп мейобентосных организмов, приведены сведения о питании мейобентосных организмов и об их роли в трофических цепях. Для гидробиологов и экологов, интересующихся микроскопическими многоклеточными.

Vadim Mokievsky. Ecology of Marine Meiobenthos. Moscow. K M K Scientific Press. 2009. 286 p.

The results of meiobenthic researches of last decades were summarized. General definition of meiobenthos as an ecological group is discussed on the base of new ecological data. The overview of sampling and processing methods for different depths and biotopes are described and discussed. Taxonomic part includes the brief description of each high taxa found in meiobenthos with remarks of their diversity and abundance in the ecosystems. All most important terms and concepts of meiobenthology are defined and reviewing. The spatial distribution patterns of meiobenthos are analyzed in different scales - from local biotopes to latitudinal and depth zones. Main distribution patterns along the depth and latitudes are illustrated by original data. The communities dynamics is shown for different time scales: diurnal, seasonal, annual and long-term. The similarities and differences of meiobenthos abundance and species structure in wide range of biotopes are described with special attention for deep-sea and some marginal biotops (reduced, hyperhaline etc.). The trophic and non-trophic relations within the meiobenthos and between the meiobenthos and other groups of organisms are discussed. The morphological variation of species within the geographic ranges, population structure of species and the size of local isolated population are analyzed involving morphological, cariological and molecular data. The possible use of meiobenthos as a tool for environmental impact assessment is proposed and discussed on three levels of organization - high taxa abundances, species composition and interspecies variability. The book is recommended for marine biologists and ecologists who are interested in microscopic metazoans.

The publication of the book was supported by Russian Fund for Fundamental Studies.

Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 08-05-07026



ISBN 978-5-87317-555-0

© Мокиевский В.О., 2009

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2009

Содержание

Введение.....	5
ГЛАВА 1. Мейобентос. Определение понятия и история изучения.....	10
ГЛАВА 2. Основные методы изучения мейобентоса.....	17
Методы отбора проб.....	17
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
Приапулиды (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
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
ГЛАВА 5. Структура и динамика таксоценов мейобентоса.....	87
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
ГЛАВА 6. Популяционная структура вида у мейобентосных организмов.....	122
ГЛАВА 7. Биотопы мейобентоса.....	133
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
ГЛАВА 8. Жизненные формы мейобентоса и функциональный анализ морфологических признаков.....	162
ГЛАВА 9. Взаимодействие мейобентоса с другими блоками экосистемы.....	175
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
ГЛАВА 10. Мейобентос и нарушения среды обитания. Практическое использование мейобентоса для контроля за состоянием среды.....	213
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.Актуальные проблемы изучения мейобентоса.....	222
ЛИТЕРАТУРА.....	224
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 (Butschli, 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 Microhedylidae, 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, 1993¹; 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.

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

За последние десятилетия произошли заметные изменения 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 видовой разнообразия в разных масштабах: от анализа многовидовых комплексов в пределах квадратных метров и дециметров, до поиска закономерностей изменения видовой 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 траповыми 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 таксоценоза 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 Hausgarten, 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 ячеек 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. Милютиной, 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. Милютина и Д.М. Милютин, 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.

ГЛАВА 1.

Мейобентос. Определение понятия и история изучения

Началом исследований мейофауны как самостоятельной экологической фуппы принято считать работы Ремане в Кильской бухте (Remane, 1933). Изучая фауну крупных песков литорали, Ремане впервые обнаружил, что капиллярные пространства между частицами песка представляют собой очень своеобразный и богато населенный биотоп, обладающий рядом специфических черт, требующих от его обитателей специальных адаптации, сходных у представителей разных таксономических групп. Для обозначения обитателей капилляров морского песка - интерстициальных пространств, Николе (Nicholls, 1935) ввел термин «интерстициальная фауна». Дальнейшие исследования морских и пресноводных биотопов интерстициали позволило выявить основные морфологические адаптации организмов. Это:

- мелкие размеры;
- удлинённая (червеобразная) форма тела;
- сильное развитие прикрепительных органов - щетинок, присосок, крючков или желез, выделяющих клейкий секрет.

Сходные морфологические черты проявляются в самых разных таксономических группах. Так, удлинённая, червеобразная форма тела характерна для интерстициальных представителей таких далеких таксономических групп, как гарпактициды и турбеллярии.

Интерстициальная фауна - это специализированная жизненная форма (или спектр жизненных форм) микроскопических многоклеточных (некоторые авторы включают в интерстициальную фауну также инфузорий), обладающих набором сходных адаптации для жизни в капиллярных пространствах между песчинками. Термин «жизненная форма» - *Lebensformtyp* - ввел в зоологию тоже Ремане (Remane, 1952). В дальнейшем это понятие прочно вошло в аппарат общей экологии. Ремане впервые определил и описал три основных биотопа населенных мейобентосом, но различающиеся по таксономическому составу и физиономическому облику обитателей - ил («*pelos*»), интерстициаль («*psammon*») и фиталь.

Интенсивные исследования количественного распределения донных животных (Зенкевич и др., 1960, 1971) позволили создать обобщенную схему распределения жизни в бентали в масштабе всего Мирового Океана. Одновременно началось активное изучение закономерностей пространственного распределения бентоса на отдельных участках дна - от литорального пляжа до моря. Однако, все полученные в первой половине века данные касались лишь относительно крупных животных. Это было связано с принятыми методиками обработки материала во время судовых работ. Грунт, принесенный дночерпателем или тралом, промывался через сито с ячейей не менее 0,5-1 мм. Ряд таксономических групп - нематоды, остракоды, гарпактициды, киноринхи, гастротрихи, тихоходки, в этих исследованиях либо не учитывались вообще, либо их количество сильно занижалось.

Первые же попытки построить модели потоков энергии в бентали, немедленно выявили этот пробел в данных. Изучение потоков энергии и работа над созданием

модели трофической системы участка верхней сублиторали у побережья Англии (Mage, 1942), привели к необходимости учитывать микроскопических многоклеточных и одноклеточных в бентосе. Количественное исследование этих групп требовало специальных методов учета. В ходе этих работ Молли Мэр (Mage, 1942) в методических целях предложила разделять все донное население на три размерные группы: микро-, мейо- и макробентос. М. Мэр писала: «Обитающая на дне фауна детритоедов для удобства может быть разделена по размерам или по весу на три группы. С этими различиями связан и другой фактор - продолжительность жизненного цикла, который <...> изменяется в огромных пределах внутри каждой группы, но очень важен для выяснения роли разных организмов в сообществе. Необходима новая терминология, и эти группы обозначены здесь как *макробентос*, *мейобентос* (от греческого - дѐюг| меньший) и *микробентос*. Макробентос соответствует макрофауне дна, но также должен включать крупные водоросли в тех биотопах, где они встречаются. Мейобентос включает фауну промежуточных размеров - мелких ракообразных (копепод, кумовых и пр.), мелких полихет и пластинчатожаберных, нематод и фораминифер. Микробентос охватывает все мелкие организмы - простейших (без фораминифер, т.е. - инфузорий, амёб и жгутиковых), донных диатомовых и бактерий. <...> Точные границы макро-, мейо- и микробентоса будут, возможно, меняться в зависимости от изучаемого биотопа и применяемых методов. Две первые группы могут быть выделены по размерам, в зависимости от размеров ячеек сит, применяемых при разборке проб. Эти группы могут быть также разделены и по весу <...>. Различия в длине жизненных циклов дают дополнительные основания для отделения фораминифер вместе с мелкими многоклеточными от микробентоса.» (Mage, 1942). Далее М. Мэр приводит такую таблицу:

Табл. 1-1. Размеры и методы изучения различных групп бентоса (по Mage, 1942).

Группа	Метод сбора и изучения	Диапазон индивидуальных масс
Макробентос	Дночерпатель Петерсена, средняя глубина пробы 10 см	более 100 мг (до 6 г)
Макробентос	та же проба, сито 1 x 1 мм	1 - 100 мг
Мейобентос	трубка, сито 0,1 x 0,1 мм	0,05 - 0,001 мг, обычно 0,001 мг
Микробентос	трубка, культивирование	1 x 10 ¹⁰ - 1x10 ¹⁰⁰ мг

Как видно из текста, сама М. Мэр считала размерные границы между группами достаточно условными и подчеркивала прежде всего экологические различия между ними. Однако, в большинстве дальнейших исследований, именно размерный критерий был выделен как главный - к мейобентосу стали относить беспозвоночных, проходящих через сито с ячейкой 1x1 мм. Такое сугубо практическое определение мейобентоса просуществовало достаточно долго, а во многих работах существует и поныне. Предметом дискуссии в этом случае является установление четкой размерной границы, отделяющей мейобентос от макробентоса.

По умолчанию, в большинстве работ она принимается по размеру ячеек нижнего сита при промывке макробентосных проб - от 0,5 до 1 мм (некоторые авторы снижают эту границу до 0,25 мм, другие - поднимают до 2 мм). Нижняя граница размеров организмов, относящихся к мейобентосу, тоже менялась со временем. Достаточно долго она принималась равной 100 мкм. Постепенно эта граница снижалась до 75, 63, 40-42 и 32 мкм соответственно.

В практических исследованиях наравне с размерным широко применялся и таксономический критерий. Ряд крупных таксонов представлен исключительно или почти исключительно, особями, размеры которых не выходят за пределы установленных границ. Л.Л. Численко (1961, 1961а), вероятно, первым совместил таксономический и размерный критерии мейобентоса. Он предложил считать верхней границей мейобентоса длину тела 2 мм и разделил бентосных представителей эпифауны литорали и сублиторали на три группы. К первой группе Л.Л. Численко отнес таксоны, все или большинство представителей которых меньше 2 мм по длине. Во вторую группу попали таксоны, распределенные более или менее поровну по обе стороны этой границы, к третьей группе Численко отнес таксоны, представленные преимущественно, крупными видами.

Численко писал: «Ранг таксономических групп (главным образом, семейства, отряды и классы, преимущественно отряды) указывает на большую древность возникновения разрыва; относительно малое количество исключений указывает на то, что вызвавшие его факторы продолжают действовать в настоящее время. Разрыв касается только непрячущихся форм и разделяет животных только по максимальным размерам, независимо от формы тела». Последнее утверждение оказалось ошибочным. В 1981 году Швингхаммер (Swinghammer, 1981) проанализировал размерные спектры бентоса (включая как он-, так и инфуу), используя не длину тела, а эквивалентный сферический диаметр (т.е. объем тела, выраженный через диаметр соответствующего шара). В качестве меры обилия использовалась суммарная биомасса в каждом размерном классе. На графике, составленном по дан-

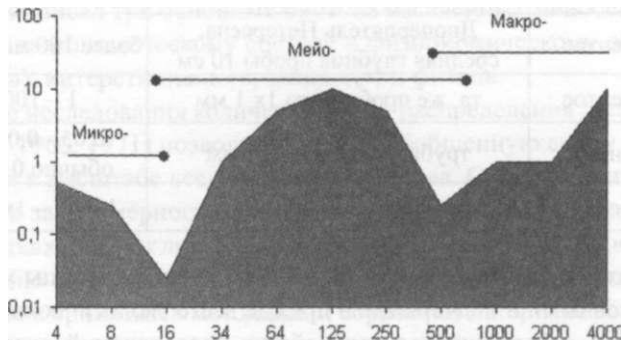


Рис. 1-1. Размерный спектр бентоса. Средние значения для литорали и сублиторали различных районов Мирового океана. По оси абсцисс - эквиваленты сферических диаметров организмов (D , мкм; рассчитаны из объемов тела (V) по формуле $D = 2 * \sqrt[3]{(3V/4\pi)}$, шкала логарифмическая). По оси ординат - суммарный объем (ΣV , $\text{см}^3/\text{м}^2$) каждого размерного класса (по Schwinghammer, 1981, с изменениями).

ным из различных районов Океана, видно существование трех максимумов (рис. 1), соответствующих микро-, мейо- и макробентосу.

Позже Я.Тиль (Thiel, 1983; Higgins, Thiel, 1992), предложил термин «нанобентос» для организмов размером 2-42 мкм, однако, этот термин получил распространение только в глубоководных исследованиях и может быть встречен в относительно небольшом числе публикаций.

Для первых исследователей удивительной и разнообразной микроскопической фауны внешне безжизненных песчаных пляжей ее экологическая самостоятельность, непохожесть на известные сообщества макробентоса, не вызывала сомнений. Не случайно, первые же исследователи этих биотопов предложили для их населения сразу несколько специальных терминов. На протяжении следующих десятилетий самостоятельность мейобентоса принималась большинством гидробиологов, но, скорее, как удобный методический прием при исследовании бентоса. К обоснованию мейобентоса как самостоятельной экологической категории Р. Варвик вернулся в 1984 г. (Warwick, 1984). Он сделал попытку сопоставить основные биологические характеристики мейо- и макробентоса и подчеркнуть своеобразие каждой из этих групп (табл. 1-2).

Этот анализ выявил с одной стороны, существование заметных биологических различий между двумя группами многоклеточных, но, с другой стороны, показал, что границы между ними достаточно условны, и по каждому из критериев есть пересечение признаков. Так, Мартене и Шокерт (Martens, Schokaert, 1986), считают, что, опираясь более на биологические, чем на размерные критерии, всех турбеллярий (за исключением некоторых триклад и поликлад) следует считать «крупным мейобентосом». Таким же образом, относительно небольшое число крупных (до нескольких миллиметров в длину) видов свободноживущих нематод, большинство исследователей рассматривает в составе мейобентоса, вместе с остальными нематодами.

Табл. 1-2. Биологические характеристики мейо- и макробентос, (по Warwick, 1984, с дополнениями).

Характеристики	Вес особи < 45 мкг	Вес особи > 45 мкг
Развитие	прямое, в бентали	с планктонной личинкой
Расселение	преимущественно, взрослыми организмами	планктонной личинкой
Жизненный цикл	меньше года	больше года
Размножение	однократно за время жизни	множественно в жизненном цикле
Рост	асимптотически приближается к конечным размерам	постоянный рост на протяжении всей жизни
Тип питания	часто - выборочное питание отдельными частицами	часто - безвыборочное
Подвижность	неприкрепленные	также - прикрепленные
Плодовитость	низкая	часто - высокая
Способ оплодотворения	часто - внутренне	наружное, реже - внутренне

Дальнейший интерес к сравнительному изучению размерных групп бентоса был стимулирован развитием представлений об иерархической структуре экосистем (O'Neil et al., 1986; Azovsky, 2000; Азовский, 2003). Представления о иерархической организации экосистем в Океане берут начало с работ Стомеля (Stommel, 1963), и К.В. Беклемишева (1969).

Было показано (Stommel, 1963), что каждая из океанографических структур имеет свои характерные пространственно-временные масштабы, и эти же масштабы характеризуют связанные с ними биологические структуры (Беклемишев, 1969). Применение этого подхода к бентосным сообществам позволило более надежно разделить население дна на три экологические группы, каждая из которых существует в собственном масштабе пространства и времени (Burkovsky et al., 1994; Azovsky, Mokievsky, 1996; Мокиевский, Азовский, 1996). Подробнее характерные пространственно-временные масштабы существования сообществ мейобентоса разбираются в главе 5.

Достаточно надежно мейобентос может быть определен и по таксономическому критерию. Практически все типы морских беспозвоночных имеют своих «представителей» в мейобентосе. Даже в таких, сугубо «макробентосных» группах, как иглокожие, оболочники и моллюски известно некоторое количество видов, длина тела которых во взрослом состоянии не превышает 1 мм (Higgins, Thiel, 1988). В то же время, характерные размеры целого ряда таксонов полностью (или почти полностью) укладываются в пределы, определенные для мейофауны. Эти группы микроскопических многоклеточных составляют основу мейобентоса в большинстве биотопов. К ним относятся, по мере убывания значимости: нематоды, гарпактициды, турбеллярии, киноринхи, гастротрихи, остракоды, галакариды.

Более подробно описание всех крупных таксонов мейобентоса даны в главе 3. Из нее будет видно, что представители мейофауны обладают еще целым рядом сходных анатомических и морфологических черт, связанных с их образом жизни.

Взгляды разных исследователей на таксономический объем мейобентоса сильно расходятся. Р.Хиггинс и Я.Тиль (Higgins, Thiel, 1988; 1992) в число рассматриваемых групп мейобентоса включают простейших - инфузорий и фораминифер. Этой же точки зрения придерживается О.Гире (Giere, 1993; 2009). Однако, при введении термина «мейобентос» М. Мэр (Mare, 1942) четко и однозначно отделила его от микробентоса (к которому относил инфузорий). Микробентос отличается от мейобентоса по всем наиболее важным экологическим характеристикам, в том числе - размерами особей и временем оборота генераций, а также пространственными масштабами организации сообществ (Burkovsky et al., 1994, см. гл. 5, рис. 5-21, 5-22, 5-23)¹. Фораминиферы занимают промежуточное положение между микробентосом и мейобентосом. По размерному спектру они ближе к мейобентосу, многие закономерности пространственной организации таксоценов также сближают эту группу простейших с мейобентосными организмами. М.Мэр рассматривала фора-

¹ Термин «интерстициальная фауна» был введен много раньше (Nicholls, 1935) для обозначения всех обитателей капиллярных пространств морских осадков, обладающих совокупностью сходных адаптации, поэтому включение инфузорий в интерстициальную фауну вполне правомерно.

минифер в составе мейобентоса. В настоящее время часть исследователей, занимающихся экологией мейобентоса, включают фораминифер в состав рассматриваемых таксонов (см., напр., Soltwedel et al., 2000), другие - нет (Гальцова, 1991). В большой мере это связано с применяемыми методиками экстракции организмов - методы просеивания и промывки грунта позволяют точно учитывать фораминифер в пробах, методики, основанные на флотации, - нет. В этой работе термин «мейобентос» используется только для микроскопических многоклеточных, однако, в тех случаях, когда применявшиеся нами или цитируемыми авторами методики позволяли параллельно учитывать фораминифер, мы приводим эту информацию.

В публикациях по экологии мейобентоса можно встретить упоминания и количественные данные, касающиеся ювенильных стадий макробентосных организмов. Осевшие личинки периодически встречаются в мейобентосе в очень большом числе, а их взаимодействие с мейобентосными организмами рассматривается как один из факторов, структурирующих сообщества макробентоса (Watzin, 1983; 1986, подробнее - см. гл. 9). Для различения постоянных и временных компонентов мейобентоса используется несколько терминов. В англоязычной литературе используются термины "temporal meiofauna" («временная мейофауна») для обозначения личинок макробентоса (иногда используется также термин "juvenile macrobenthos" - «ювенильный макробентос») и "permanent meiofauna" для истинно мейобентосных животных. В литературе на русском языке более популярны термины, введенные Л.Л. Численко (1961a): «псевдомейобентос» для обозначения микроскопических личинок макробентоса и «эумейобентос»² для настоящих мейобентосных животных.

Интерес к постижению общих закономерностей биологического разнообразия в море привел к более детальному анализу географического распределения видов и таксонов мейофауны в пространстве. Были обнаружены (Azovsky, 2000; Hillebrand, Azovsky, 2001; Hillebrand et al., 2001; Mokievsky, Azovsky, 2002) существенные различия в географических закономерностях распределения видового богатства разных размерных групп (глава 5).

С накоплением знаний о микроскопических многоклеточных возникает потребность в переопределении объекта исследования, но, как это часто бывает с биологическими объектами, новая информация скорее затрудняет чем облегчает проведение границы между объектами. Ни таксономический, ни размерный, но какой-либо другой из применяемых критериев не позволяет провести однозначную границу между макро- и мейобентосом. Таксономический критерий позволяет выделить ядро таксонов, определяющих облик мейобентоса, но не является абсолютным и вступает в противоречие с размерным критерием, который по формальным признакам отсекает, например, ряд видов нематод, по всей совокупности биологических признаков и адаптации, безусловно, относящихся к мейобентосу.

Таким образом, мы можем более или менее формально определить мейобентос как совокупность микроскопических Metazoa, образующих самостоятельный размерный и функциональный блок донной экосистемы. Критериями для выделения

² В оригинале у автора - «псевдомезобентос» и «эумезобентос», однако, термин «мезобентос» в литературе по морской экологии не прижился.

мейобентоса в качестве самостоятельной экологической группы может служить таксономический состав, средние размеры особей и набор морфологических адаптации.

Выделение мейобентоса в качестве самостоятельной экологической единицы носит, как и всякая классификация, в том числе и сугубо утилитарный характер: исследования мейобентоса требуют специфических технических приемов и методов, специальной таксономической подготовки исследователей и иной, чем для макробентоса, схемы планирования процесса сбора материала, исходя из специфики пространственно-временных масштабов существования мейобентосных сообществ и популяций.

Накопление знаний о морфологии, систематике и распространении микроскопических многоклеточных позволяют сделать вывод о том, что выделение мейобентоса, предложенное как технический прием, облегчающий работу с бентосными пробами, имеет более глубокий биологический смысл. По совокупности таксономических, морфологических и экологических характеристик мейобентос представляет собой отдельный структурный блок донной экосистемы, обладающий рядом уникальных черт.

ГЛАВА 2.

Основные методы изучения мейобентоса

Интерес к систематике и экологии мейобентосных организмов привел к разработке разнообразных методов, специально ориентированных на сбор и возможно более точный учет микроскопических многоклеточных. Первое руководство по сбору и обработке проб мейобентоса было опубликовано в 1971 году (Hulings, Gray, 1971). В 1988 г. вышел в свет коллективный труд под редакцией Роберта Хиггинса и Ялмара Тиля, содержащий как подробное описание методов работы с количественными мейобентосными пробами, так и целый спектр методик, применимых для изучения отдельных таксономических групп (Higgins, Thiel, 1988, 1992). Эта книга выдержала уже два издания и остается непревзойденным руководством по изучению мейобентоса. Поэтому в этом разделе мы ограничимся достаточно кратким описанием основных методов работы с мейобентосными пробами, добавив к ним описание различных модификаций методов и процедур, отработанных в последние годы. Также приводятся некоторые сравнительные оценки эффективности известных методов. При описании методов, из большого их набора здесь будут приведены преимущественно те, которые применялись нами на практике и оказались успешными.

Методы отбора проб

На первых этапах исследования, отбор мейобентосных проб не представлял больших трудностей, поскольку эти работы выполнялись на литорали, и пробы отбирали вручную. Для отбора количественных проб использовались трубки различного диаметра, почвенные стаканчики или металлические пеналы с выдвижной крышкой. В последнее время самым популярным пробоотборником стали пластиковые одноразовые шприцы с обрезанным нижним краем. В большинстве биотопов, от абиссали до литорали, наиболее удобными оказались шприцы объемом 20 мл, имеющие внутренний диаметр, очень близкий к 1 см. Для изучения мелкомасштабного распределения организмов используются различные типы рамок и даже соломинки для коктейлей, позволяющие отбирать пробы площадью менее 1 см². Для изучения вертикального распределения мейобентоса в верхних слоях осадка (до глубины 10 - 15 см) используются пеналы-проботборники с выдвижной крышкой, прозрачные пластиковые трубки или те же шприцы. Для изучения вертикального распределения на песчаных пляжах при большой глубине обитаемого слоя, обычно в песке выкапывают яму с вертикальными стенками и отбирают пробы с нужных глубин из ее стенки.

Для отбора качественных проб большого объема, особенно, при поиске редких групп интерстициальной мейофауны, на крупнозернистых осадках хорошо зарекомендовал себя способ, в литературе известный как метод Карамана-Чапиуса («Karaman/Chapuis method» по Goubault, Warwick, 1994): в насыщенном поровыми водами крупнозернистом осадке делается ямка глубиной на штык лопаты. По мере

наполнения ямки, интерстициальную воду отчерпывают и сливают на газ нужного размера. По нашим наблюдениям, этот метод дает хорошие результаты для нематод, гарпактицид, гастротрих, кишечнополостных (*Halammohydra* spp.) и моллюсков (*Meiomenia* spp.). Специальное сравнение (Gourbault, Warwick, 1994) этого метода с вертикальными колонками грунта, отобранными стандартным способом, не выявили различий в видовом составе нематод, но соотношение видов в пробах оказалось разным. Соотношение крупных таксонов мейобентоса было примерно одинаковым, за исключением гастротрих - метод Карамана занижает их численность.

Работа с мейобентосом в сублиторали потребовала разработки специальных методов отбора проб. При водолазном сборе применяются стеклянные или пластиковые трубки с двумя пробками, а также одноразовые шприцы. Для отбора серийных проб могут использоваться несколько трубок, соединенных в кассету.

Для отбора проб на твердых субстратах сублиторали, где основным биотопом для мейобентосных животных служат водоросли-макрофиты, их собирают в пластиковые пакеты или мешочки из мелкого газа, или применяют пробоотборники, состоящие из рамы и мелкочаеистого мешка. Для отбора проб из тонкого слоя наилка на поверхности скал и камней сделана попытка разработать подводный пылесос - аэрлифт: воздух из акваланга, поступая в длинную трубку, вместе с водой засасывает и осадок с поверхности. По личному опыту автора, этот прибор малоэффективен.

При работе на глубинах, недоступных для аквалангиста, самым популярным методом остается отбор проб из дночерпателя или бокс-корера. Первые представляют собой различные варианты ковшей (рис. 2—1, 2-2), вторые состоят из металлического ящика и закрывающего его снизу ножа. Все типы дночерпателей (Океан-50, Океан-25, д/ч Петерсена, Ван-Вина и прочие) имеют один существенный недостаток - даже при открытых окошках на верхней панели, при спуске прибора перед ним неизбежно возникает волна.

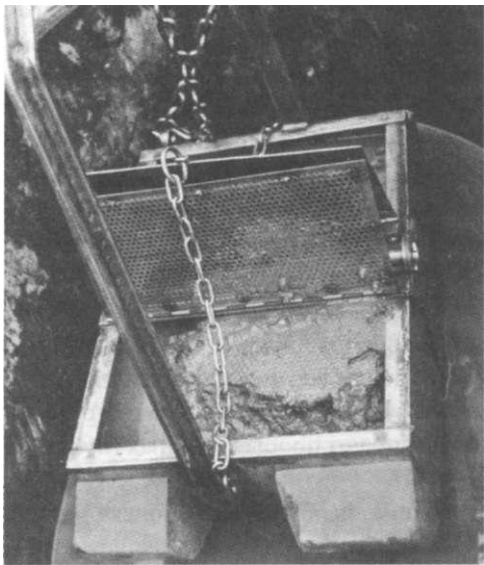
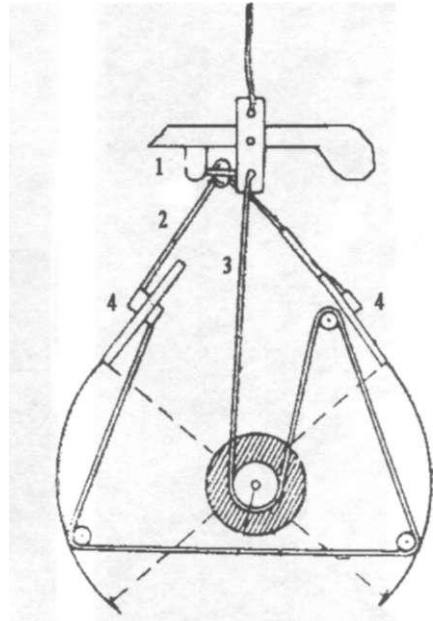


Рис. 2-1. Дночерпатель Ван-Вина на палубе. Видна нарушенная поверхность грунта.

Даже на самой малой скорости спуска, эта волна вымывает из-под дночерпателя поверхностный слой осадка вместе с находящимися в нем организмами. Разнообразные модели бокс-кореров обладают меньшим лобовым сопротивлением. Бокс-кореры больших размеров (площадью от 0,5 м²) достаточно успешно применяются не только для количественного отбора мейобентосных проб, но и для изучения мелкомасштабной пространственной структуры, позволяя одновременно отбирать серии проб мейобентоса и проводить анализ различных факторов среды в одних и тех же пробах.

Рис.2-2. Схема работы дночерпателя системы «Океан». При контакте с грунтом и ослаблении троса, сбрасыватель (1) освобождает поводки (2), удерживающие дночерпатель в открытом состоянии с открытыми окошками (4). После этого, при натяжении троса (3), створки дночерпателя смыкаются и, одновременно, закрываются окошки (4).



Наиболее удачным орудием для отбора количественных проб мейобентоса с больших глубин следует признать трубчатый мультикорер конструкции Барнета (Barnet et al., 1984) и его модификации (рис. 2-3, 2-А). Он представляет собой штатив высотой около двух с половиной метров в центре которого расположена кассета с грузом и 10-12

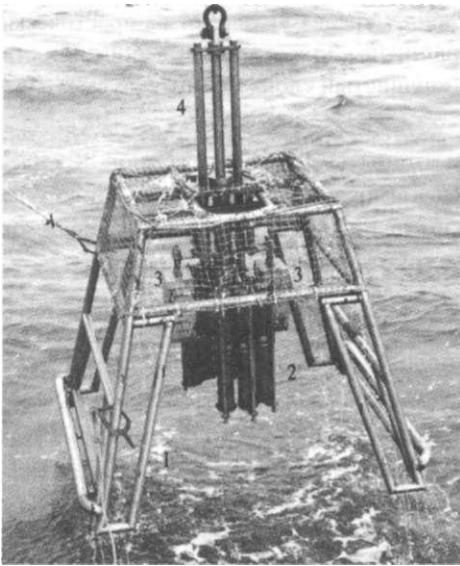


Рис. 2-3. Мультикорер Барнета, одна из модификаций. Подъем на палубу после отбора проб. Мультикорер состоит из опорного штатива (1), кассеты с пластиковыми трубками (2), закрывающимися при подъеме. Кассета с трубками утяжелена грузом (3); она крепится на штанге (4), снабженной гидротормозом.

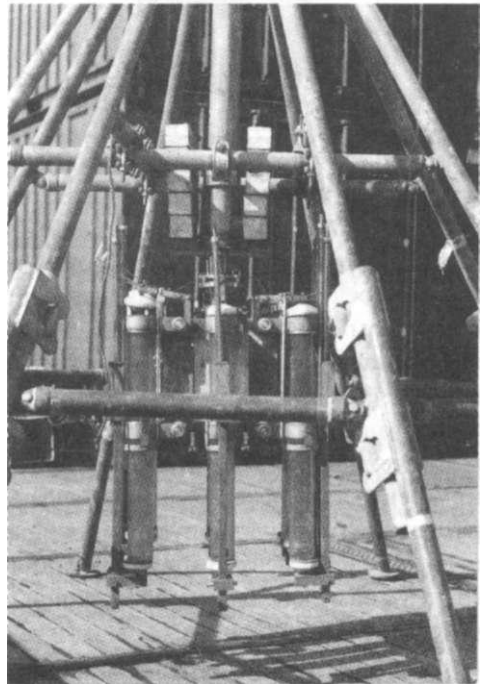


Рис. 2^1. Мультикорер на палубе. Кассета с трубками крупно. Трубки закрыты крышками.

А



Б

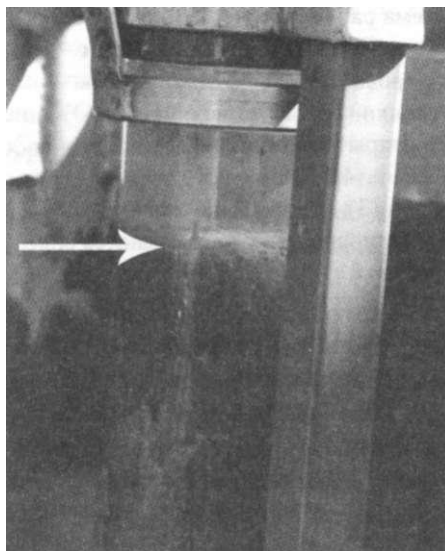


Рис. 2-5. Трубки мультикорера с пробами (Белое море). А. Общий вид колонки грунта. Хорошо видна стратификация осадка. Б. Поверхностный слой осадка. Стрелка указывает на практически ненарушенный слой детрита на поверхности грунта («пушистый слой» - "fluffy layer").

пластиковыми трубками диаметром 6-10 см, открытыми с обоих концов. Крепление кассеты к раме снабжено гидравлическим тормозом. При установке прибора на грунт трубки оказываются на высоте 40-60 см от поверхности осадка и начинают медленно опускаться под весом груза, входя в грунт на глубину 20-40 см. При натяжении троса пружинный механизм плотно закрывает трубки верхними крышками, а после выхода из грунта, через систему шарниров - и нижними. В результате у исследователя появляются большие шансы поднять на палубу серию практически ненарушенных колонок грунта вместе со слоем придонной воды (рис. 2-5). Использование кабель-троса позволяет устанавливать на раме мультикорера видеокамеру для контроля за отбором проб и позиционированием прибора на грунте. В мейобентосных исследованиях, особенно - глубоководных, мультикореры приобретают все большую популярность и рассматриваются сейчас как наиболее совершенный инструмент. В отличие от остальных орудий лова, они отбирают колонку грунта с практически неповрежденной поверхностью, что особенно важно для глубоководного мейобентоса, большая часть которого может находиться в верхних миллиметрах осадка (рис. 2-5). Недостатки мультикорера Барнета - габариты и вес, достигающий нескольких центнеров. Поэтому работа с ним возможна только на достаточно больших исследовательских судах. Облегченный вариант - миникорер - с 4-6 трубками и без штатива весит менее 100 кг (рис. 2-6). Работать с ним можно и на небольших судах. С борта рыболовного сейнера водоизмещением 300 тонн мы успешно использовали этот прибор до глубины 300 м. Недостаток миникорера в

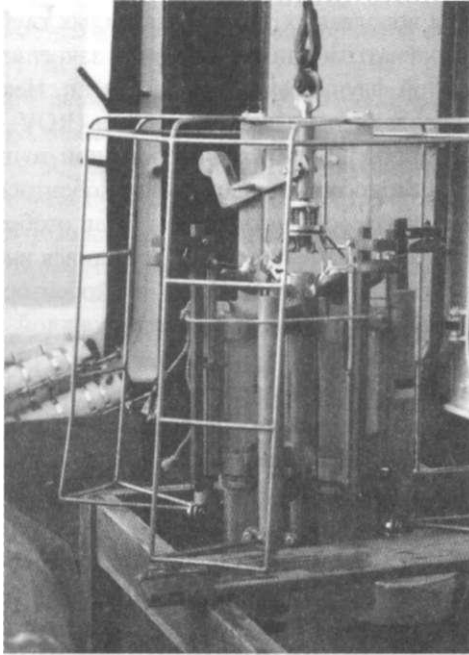


Рис. 2-6. Мини-корер на палубе перед спуском. Трубки открыты.



Рис. 2-7. Трубка мультикорера на штативе.

том, что скорость его падения на грунт определяется только возможностями лебедки. Приходится также очень точно рассчитывать длину вытравленного троса, чтобы он своим весом не положил прибор на бок. Новые модификации мини-кореров для решения этой проблемы снабжены металлической рамой. Принцип их действия не отличается от работы исходной модели мультикорера, но вес и габариты существенно меньше.

После подъема трубок на палубу их закрепляют на штативе (рис. 2-7), через мелкое сито сливают придонную воду для отбора нектобентнических форм, а грунт анализируют послойно, разделяя колонку на подпробы. Подпробы могут отбираться либо со всей площади трубки мультикорера, либо с меньшей - с помощью шприцев или трубок. Для отбора количественных проб мейобентоса в большинстве биотопов оказывается достаточным отбор трех проб по 3 см³ на глубину 5-10 см.

Для тонкого анализа вертикального распределения организмов в осадке, кроме послойного (с точностью до 0,5 см) отбора подпроб, используют метод глубокой заморозки колонки грунта (Adkins, Winterbourn, 1999). Таким же способом были получены данные по питанию некоторых видов мейобентоса - в замороженном материале удалось наблюдать, например, хищных нематод в процессе заглатывания добычи (Kennedy, 1994a).

Использование обитаемых или управляемых дистанционно подводных аппаратов позволяет применять в глубоководных исследованиях мейобентоса практичес-

ки те же методы и подходы, что и при водолазных работах на малых глубинах - точечный отбор проб трубками или коробчатыми дночерпателями, закрепленными в манипуляторе аппарата, лов придонной фауны сачком из газа и т.п. Некоторые современные модели дистанционно управляемых подводных роботов (ROV - remote operating vehicle) позволяют отбирать пробы прицельно и с большой точностью. Так, например, при изучении мелкомасштабного распределения мейобентоса и влияния макробентоса на состав мейобентосных сообществ, пробы были отобраны таким образом, чтобы в центре каждой трубки диаметром 10 см находился интересующий представитель макрофауны (губка или актиния). Пробы мейобентоса отбирались уже на палубе из ненарушенных проб по периферии каждой трубки (Hasemann, 2006).

Для отбора качественных проб на мягких грунтах небольших (до сотен метров) глубин может быть использован облегченный вариант эпибентосного (гипербентосного) трала (типа «саней Оккельмана»). Небольшая легкая рама с полозьями несет мешок из мелкого газа. Перед рамой на некотором расстоянии (обычно - 15-25 см) закрепляется груз, заставляющий сани двигаться над поверхностью грунта, собирая самый верхний слой осадка. Вес груза и расстояние между ним и рамой подбираются экспериментально, в зависимости от глубины, веса троса и скорости траления. Слишком тяжелый или расположенный близко к краю трала груз заставляет сани зарываться в грунт. При слишком легком грузе они плывут не касаясь дна. Опыт показывает, что небольшой гипербентосный трал (например, трал конструкции А.Б. Цетлина размером 60x60x15 см, сделанный из алюминиевого сплава) с равным успехом может быть использован как при работе с гребной шлюпки, так и с борта судна, в диапазоне глубин от десятков до первых сотен метров.

Влияние методов отбора проб на количественные оценки обилия мейобентоса

Влияние различных орудий лова на оценки обилия мейобентоса служит предметом оживленной дискуссии, особенно при работах на больших глубинах (Bett et al., 1994). В разное время было проведено несколько исследований, посвященных сравнению эффективности различных систем пробоотборников (Eckman, Thistle, 1988; Shirayama, Fukushima, 1995; и др.). Так, например, на трех станциях, собранных у берегов Японии с помощью мультикорера и бокс-корера, было проведено сравнение эффективности этих приборов для оценки численности мейобентоса и анализа химических параметров грунта (Shirayama, Fukushima, 1995). Авторы исследования пришли к выводу о большей надежности проб, собранных с помощью мультикорера. Так, при сравнении вертикальных колонок грунта, численность мейобентоса в слоях 0-1 и 1-2 см собранных из бокс-корера соответствовала значениям, полученным из мультикорера на глубине 2-1 и 2-3 см соответственно. Значительные различия были выявлены также в характеристиках придонного слоя воды собранного этими приборами.

Потери мейобентосных организмов в коробчатом коррере модели Экмана зависят от подвижности и удельного веса организмов. Для самцов гарпактицид они составляют до 30 %, в то время как для молодежи моллюсков или обитающих в под-

поверхностных слоях осадка киноринхов потери не выявляются совсем (Eckman, Thistle, 1988).

Имея в своем распоряжении базу данных по обилию мейобентоса в различных районах Океана в диапазоне глубин от 100 до 9000 м (Мокиевский и др., 2007, Udalov et al., 2005), мы получили возможность количественно оценить эффективность разных орудий лова. В анализе были использованы данные по 655 точкам.

Для отбора глубоководных проб наиболее часто употребляются бокс-кореры разных типов (Reinek box corer - 17 % станций, вошедших в данный обзор; USNEL-type box corer - 28 % станций; OIM Mark III, Eckman и остальные типы бокс-кореров - 19 % станций). В ряде ранних исследований использовались различные дночерпатели (Океан, Van Veen grab, McIntyre grab) - с их помощью получено всего 7 % данных. В последнее время наиболее популярны мультикореры, базирующиеся на модели Барнетта, Уатсона и Конелли (Barnet et al., 1984). На их долю пришлось 30 % станций.

Для сравнения эффективности мультикореров (MUC) и бокс-кореров (BOX) при отборе многоклеточного мейобентоса мы использовали данные из диапазона глубин 250-5000 м, где частотные распределения проб, взятых разными орудиями лова, по глубинам примерно совпадают (всего для MUC = 179; для BOX = 287). Достоверных различий численности нематод выявлено не было (тест Манна-Уитни, $U=27266,5$; $p=0,264$).

Эффективность дночерпателей при отборе нематод оказалась достоверно ниже, чем эффективность MUC (диапазон глубин 100-1400 м, тест Манна-Уитни, $U=2074,5$; $p=0,000$), однако, поскольку около 80 % проб, отобранных дночерпателями, относятся к одному олиготрофному тропическому району и выполнены одним коллективом авторов (Alongi, Pichon, 1988), остается неясным, с чем именно связаны низкие значения численности.

Таким образом, вопрос о сравнительной эффективности различных орудий остается в известной мере открытым. Можно считать установленным, что дночерпатели любых моделей занижают численность мейобентоса. Различия в эффективности бокс-кореров и мультикореров для многоклеточного мейобентоса оказались меньше, чем пространственные вариации численности этих организмов и различия в методах экстракции. Для количественного учета мейобентоса методы лабораторной обработки проб и экстракции организмов из грунта имеют принципиальное значение. Различия в оценках численности, полученных разными методами, могут намного перекрывать влияние метода отбора проб.

Методы обработки проб

Фиксация материала

При количественных исследованиях мейобентоса, собранные тем или иным способом пробы обычно фиксируются тотально - грунт вместе с находящимися в нем организмами заливается формалином (4 % или несколько более крепким, в зависимости от влажности грунта и объема фиксирующей жидкости). Разводить формалин следует водой той же солености, что и взятые пробы, чтобы избежать осмотического разрушения фиксируемых организмов. Воду, взятую из природы (даже если

это судовая или лабораторная система подачи заборной воды), необходимо профильтровать. Для этого можно использовать достаточно мелкое сито (30-50 мкм), но лучше - фильтровальную бумагу. При фиксации формалином 4% концентрации объем фиксирующей жидкости должен в несколько раз превосходить объем грунта. Формалин в качестве фиксатора для количественных проб предпочтителен, поскольку позволяет сохранять до камеральной обработки все массовые таксономические группы. Существенным недостатком формалина является его кислая реакция из-за постоянно имеющейся в нём примеси муравьиной кислоты. Известковые структуры могут полностью раствориться и сделать материал непригодным для таксономического определения. Спирт для фиксации тотальных проб неприменим, так как нематоды - наиболее массовая группа мейобентоса - из-за плотной кутикулы практически не фиксируются им. Формалин плохо пригоден для фиксации форм с ресничным эпителием - таксономическое положение фиксированных формалином турбеллярий, гастротрих, некоторых полихет определить не удастся. Если стоит задача таксономического изучения отдельной группы организмов, методы фиксации проб следует подбирать специально. Хорошим руководством в этом может быть монография Р.Хиггинса и Я. Тиля (Higgins, Thiel, 1988), содержащая необходимые сведения по сбору, фиксации и извлечению из грунта большинства мейобентосных групп.

Экстракция организмов из грунта

В практике мейобентосных исследований принято несколько основных методов экстракции организмов из грунта. Как правило, животных экстрагируют из фиксированных проб, но для некоторых таксонов лучшие результаты дает обработка «живой» пробы. Так, для извлечения из грунта сублиторальных киноринх, пробу помещают в большой объем свежей воды и пропускают через нее воздух под низким давлением (например, из баллона акваланга, через легочный автомат), постоянно перемешивая осадок. Через некоторое время все киноринхи, подхваченные пузырьками воздуха, окажутся «приклеенными» к поверхностной пленке, откуда их собирают, положив на поверхность воды лист писчей бумаги. С нижней поверхности листа собранных киноринх легко смыть в чашку Петри. Вместо продувки, пробу можно просто несколько раз перелить из одного сосуда в другой, интенсивно перемешав. Кроме киноринх, этим методом хорошо экстрагируются тихоходки. Метод применим только к сублиторальным пробам, литоральные организмы таким методом выделяются плохо.

Второй метод экстракции живых организмов - метод Улига (Uhlig, 1965) - часто используется при изучении микробентоса, но применяется и в мейобентосных работах. Грунт, помещенный в цилиндрический сосуд с дном из мелкого газа, «мягко» промывается охлажденной фильтрованной водой, экстракция осуществляется как вымыванием, так и за счет активной миграции организмов из фунта. Данный метод изначально разработан для экстракции микробентоса и применяется преимущественно в литоральных исследованиях для песчаных грунтов. Вместо фильтрованной воды иногда используют морской лед, помещаемый в сосуд поверх грунта. В этом случае происходит и промывание, и термическая экстракция подвижных форм. Вариант этого метода, заимствованный из почвенной зоологии - термоэк-

литор. Он представляет собой широкую воронку, нижний край которой закрыт крупночестным газом. На газ тонким слоем помещают пробу грунта. Под воронкой укрепляется пробирка с фиксирующим раствором, а над воронкой устанавливается лампа. Отрицательные термо- и фототаксис заставляет животных мигрировать вниз. В морских исследованиях этот метод применяется в супралиторали и на верхней литорали, при обработке проб из ризосферы высшей растительности, где другие методы обработки дают худшие результаты.

При обработке как «живых», так и фиксированных проб наиболее популярным остается метод флотации. Он заключается в многократном перемешивании пробы осадка в большом объеме воды - после оседания частиц грунта, организмы, обладающие удельным весом, близким к 1, довольно долго остаются взвешенными в толще воды, которую процеживают через тонкое сито (за последние два десятилетия принятые размеры ячеек сита снизились с 100 до 63 мкм). Для обработки живых проб используется фильтрованная морская вода, однако многие организмы мейобентоса, имеющие развитые прикрепительные органы и структуры, выделяются очень плохо. Особенно большие ошибки этот метод дает на прибойных пляжах и в других биотопах с интенсивной гидродинамикой, население которых хорошо приспособлено переживать воздействие штормовых волн и перемешивание. Для более полного выделения организмов в таких случаях используют наркотизацию изотоническим раствором¹ MgCl₂. Пробу помещают в большой объем раствора хлорида магния на фильтрованной морской воде, размешивают и сливают через газ нужного размера. Концентрат переводят снова в морскую воду исходной солености. Этот метод полезен для экстракции турбеллярий, гастротрих, полихет, кишечнополостных и других форм с нежными покровами. Для извлечения из осадка нематод и гарпактицид вполне подходит наркотизация пресной водой - вместо хлорида магния фунт помещают в фильтрованную пресную воду, затем концентрат возвращают в воду с обычной соленостью.

Такие же методы используют для обработки проб эпифауны макрофитов - наркотизация раствором хлорида магния или пресной водой с флотацией в большом объеме жидкости.

Для обработки фиксированных проб чаще всего используют два метода - флотация и просеивание. Флотация происходит также, как и в случае работы с живым материалом. Вариант этого метода - центрифугирование пробы в градиенте сахаразы или в ином растворе с градиентом плотности. Этот метод дает хорошие результаты на крупнозернистых песках, но плохо работает на илистом грунте и при высоком содержании в грунте детрита. Поэтому, для глубоководных исследований был разработан другой метод - просеивание (промывка) тотальной пробы через серию сит с уменьшающимся размером ячеек. В настоящее время наиболее широко применяется следующий размерный ряд - 500, 250, 125, 63 и 32 (реже - 42) мкм, соответствующий американской шкале гранулометрического состава грунта (шкала «ф»). Предполагается, что этот метод, несмотря на большую трудоемкость, дает гораздо более точную оценку численности по всем группам.

¹ Для морской воды соленостью 34‰ изотоническим будет раствор 73,2 г/литр (Hulings, Gray, 1971).

Метод флотации по-прежнему широко применяется в исследованиях литорали и верхней сублиторали, а просеивание - преимущественно на больших глубинах и при работах с илистыми грунтами.

Для экстракции организмов из фунта в фиксированных пробах применяют также метод центрифугирования в градиенте плотности какого-либо раствора. В первых работах использовался раствор сахарозы (Onbe, 1978), позже стали применять коллоидные растворы на основе силикатов (торговые марки LUDOX® и LUDOX-SUPER®) (Jonge, Bouwman, 1977; Schwinghamer, 1981a; Epstein, 1995). Может быть использован и любой другой водный коллоидный раствор силикатов (например, LEVASIL® и др.). Необходимым условием является плотность раствора - она должна быть выше 1,13 - средней плотности многоклеточных животных. Метод центрифугирования, также как и метод флотации, основан на различиях в плотности частиц осадка и мейобентосных организмов. Имеющие меньшую плотность организмы при правильно подобранном градиенте раствора, времени и скорости центрифугирования остаются в поверхностном слое, а частицы грунта оседают на дно. Последние версии этого метода требуют около 20 минут на обработку одной пробы и извлекают мейобентос с эффективностью $96,8 \pm 3,9$ % от суммарной численности (Burgess, 2001). Не извлекаются этим методом фораминиферы с агглютинированной раковинкой - их плотность не отличается от плотности частиц песка.

Сконцентрированную тем или иным способом пробу помещают в чашку Петри или камеру Богорова и просматривают под бинокляром. Окрашивание тотальной пробы каким-либо красителем (чаще всего применяется Бенгальский розовый - "Бенгальская Роза", в концентрации 1 г/л) позволяет значительно увеличить эффективность и скорость разборки проб. Для окрашивания пробу заливают раствором красителя на 6-8 часов (удобно - на ночь) и затем отмывают. Окрашивать можно как тотальную пробу вместе с фунтом до экстракции организмов, так и уже отделенный от осадка концентрат. Окрашивание совершенно необходимо, если стоит задача учета живых фораминифер. Без окраски отличить живые экземпляры с цитоплазмой от мертвых раковинок практически невозможно.

Сравнительный анализ методов экстракции

Наблюдаемое обилие мейобентоса в большой степени зависит от применяемых методов экстракции организмов из фунта. Как было показано (Мокиевский, Малых, 2002), в прибрежной зоне оба метода - флотации и просеивания, при использовании нижнего сита с одинаковым диаметром ячеек, дают статистически неразличимые результаты; для глубоководных проб метод флотации может занижать результат в 10 и более раз. Результаты учетов мейобентоса (особенно глубоководного), обычно очень чувствительны к минимальному размеру сит, применявшихся для обработки проб. Из конкретных исследований известно, что доля нематод во фракции 42-63 мкм может составлять в глубоководных пробах 10-20 % численности (Pfannkuche, Thiel, 1987).

Мы сравнили оценки обилия мейобентоса, полученные методами просеивания с использованием нижнего сита с ячейки различного размера, с полученными методом Улига (Мокиевский и др., 2004). При рассмотрении всей совокупности данных по малым глубинам оказалось, что при использовании крупных сит средние значе-

ния обилия заметно снижаются. Так, использование сит с ячеей 60-70 мкм приводит к четырехкратному падению общей плотности найденных мейобентосных организмов, с ячеей более 70 мкм - к шестикратному. Еще сильнее размер нижнего сита сказывается на численности нематод: при использовании крупных сит (более 70 мкм) оценки средней плотности падают почти в 40 раз! Аналогичное снижение оценок наблюдается и при использовании метода Улига. Однако большой разброс индивидуальных значений, полученных в отдельных работах, затрудняет статистический анализ столь разнородного материала.

Для более корректного сравнения результатов, полученных просеиванием через разные сита, были отобраны 127 значений, полученных из морской сублиторали умеренных широт (40-60° N; соленость 5-34 промилле). Отдельно сравнивались данные по илам и по песчаным грунтам. Оказалось, что на илах использование нижнего сита с ячеей 70 мкм и крупнее приводит к существенному (почти на порядок) занижению плотности как нематод, так и суммарного мейобентоса (различия средних по критерию Стьюдента в обоих случаях достоверны на 99 % уровне значимости). На песках разница в результатах менее выражена: для нематод наблюдается занижение плотности вдвое, для всего мейобентоса - на 40 % (в первом случае различия достоверны на уровне значимости 92 %, во втором - недостоверны).

Для сравнения результатов методами просеивания и Улига были выбраны две серии данных: тропическая песчаная литораль (10-25° абсолютной широты, соленость 15-34 промилле; 27 точек) и илистая сублитораль умеренных широт (40-55° абсолютной широты, соленость 15-34 промилле; 26 точек). В обоих случаях учитывались лишь работы, в которых для просеивания использовались нижние сита с ячеей менее 70 мкм. Результаты сравнения для разных групп оказываются принципиально различными. Если численность нематод при использовании метода Улига явно занижается (в 8,6 раза - на песках и почти в 100 раз - на илах), то общая численность мейобентоса при использовании этого метода оказывается в среднем лишь немного ниже. Очевидно, что такая картина связана с различной пригодностью разных методов для учета разных групп мейобентоса. Если учесть, что при методе Улига учитываются организмы, прошедшие через мелкое (обычно - около 32 мкм) сито при слабом токе воды (в то время, как частицы осадка остаются на нем), то понятно, почему нематоды, длина тела которых намного превышает размеры частиц, также, в основном, остаются в промывочном сосуде. В то же время более мелкие и компактные организмы мейобентоса (гарпактициды, остракоды, мелкие фораминиферы, турбеллярии, крупные инфузории) легко проходят через мелкое сито промывочного сосуда, но эти же организмы теряются при просеивании через более крупные "мейобентосные" сита.

Использование метода просеивания на сериях сит разного размера имеет еще одно преимущество - исследователь сразу же получает представление о размерной структуре изучаемого мейобентосного сообщества. С определенными оговорками результаты распределения организмов по размерным фракциям могут быть переведены из численности в биомассу с относительно небольшой ошибкой (Цейтлин и др., 2001).

Таким образом, очевидно, что для учета мейобентоса методом просеивания, особенно на илистых грунтах, во избежание существенных потерь необходимо ис-

пользовать сита с ячейей не более 60 мкм при работе на литорали и в сублиторали. В глубоководной зоне (батиаль, абиссаль) размеры нижнего сита должны быть еще меньше. Для глубоководного мейобентоса принято использовать сита с ячейей 32-40 мкм. Это связано с уменьшением размеров тела мейобентосных организмов в верхней батии.

ГЛАВА 3.

Таксономический состав мейобентоса. Основные группы мейобентосных организмов

В состав мейобентоса входят представители практических всех известных типов беспозвоночных, но относительное число микроскопических видов в разных таксонах различно. Некоторые типы представлены исключительно видами мейобентосных размеров, в большинстве же типов известно лишь небольшое число мелких видов. Наиболее полный список всех известных групп мейобентосных организмов приведен в сводке Роберта Хиггинса и Ялмара Тиля (Higgins, Thiel, 1988; 1992). Таксономический состав и краткий очерк биологии приведены для микроскопических представителей 38 групп многоклеточных (ранга типов и классов, для ракообразных - ранга отряда или надотряда). Описание биологии и адаптации к интерстициальному образу жизни всех известных групп приводит Олаф Гире в новом издании «Мейобентологии» (Giere, 2009). По современным подсчетам (The International Association... , 2005), из 34 известных типов многоклеточных животных, представители 19 встречаются в мейобентосе, а 5 типов относятся исключительно к мейофауне (табл. 3-1).

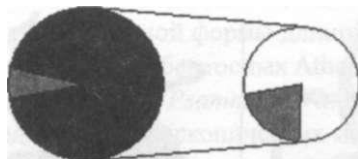
Степень изученности биологии различных мейобентосных групп варьирует в широких пределах. Наиболее подробно изучены самые массовые группы - нематоды, гарпактициды, остракоды. Большое число исследований посвящено таксономии, строению и образу жизни этих организмов. Сведения по биологии большинства редких и малочисленных групп скудны и отрывочны. Для некоторых таксонов известен лишь факт нахождения микроскопических представителей, сопровождающийся иногда кратким очерком анатомии и морфологии.

Поскольку для большинства групп описание морфологии можно найти в доступных руководствах по зоологии, в очерках этой главы не приводятся морфологические описания. Исключение сделано только для тантулокарид, описание которых в большинстве руководств по зоологии отсутствует. Для некоторых групп приводится описание лишь тех особенностей строения, которые напрямую связаны с мейобентническим образом жизни.

По суммарному числу видов мейобентос ненамного уступает макроскопическим беспозвоночным. Приблизительный расчет на основании списков видов для морей Русского Севера (Списки видов 2001) показывает, что число известных видов мейобентоса составляет около 25% от видового разнообразия бентоса (рис. 3.1). Доля мейобентоса от общего числа видов свободноживущих беспозвоночных в наиболее хорошо изученных морях (Белое, Баренцево) равна 16-20 %, но падает до 5-6 % в морях Сибири (рис. 3.2), что связано со слабой изученностью мейофауны. Локальное разнообразие мейофауны может быть сопоставимо и даже превышать разнообразие макробентосных видов. Так на литорали острова Зильт в Северном море, где мейофауна изучалась на протяжении многих лет, число видов мейобентоса примерно в 20 раз больше, чем макробентоса (Armonies, Reise, 2000).

Табл. 3-1. Таксономический состав мейобентоса. Таксоны многоклеточных животных в ранге типов, встречающиеся в мейобентосе (19 типов), выделены жирным шрифтом и подчеркнуты, исключительно мейобентосные типы (5 типов) выделены курсивом. (По: The International Association... , 2005, с изменениями)

Типы	Морские	Пресноводные	Наземные
Porifera	+	+	-
Placozoa	+	-	
Cnidaria	+	+	
Ctenophora	+	-	-
Plathelminthes	+	+	+
Orthonectida	-	-	-
Rhombozoa	-	-	-
Cycliophora	-	-	-
Acanthocephala	-	-	-
Nemertea	+	+	+
Nematomorpha		-	-
Cephalorhyncha (Kinorhyncha; Loricifera; Priapulida)	+	-	-
Nematoda	+	+	+
Rotifera	+	+	+
<i>Gastrotricha</i>	+	+	-
Entoprocta	+	+	-
Pogonophora	+	-	-
Echiura	+	-	-
Sipuncula	+	-	-
Annelida	+	+	+
Arthropoda			
(Copepoda, Halacaroidea , Ostracoda , Mystacocarida , Tantulocarida)	+	+	+
Tardigrada	+	+	+
Onychophora	-	-	+
Mollusca	+	+	+
Phoronida	+	-	-
Bryozoa	+	+	-
Brachiopoda	+	-	-
Echinodermata	+	-	-
Chaetognatha	+	-	-
Hemichordata	+	-	-
Chordata	+	+	+



- **Планктон**
- **Бентос:**
- О **Макробентос**
- И **Мейобентос**

Рис. 3-1. Соотношение числа видов в разных экологических группах беспозвоночных животных в морях Российской Арктики (по данным из: Списки видов..., 2001).

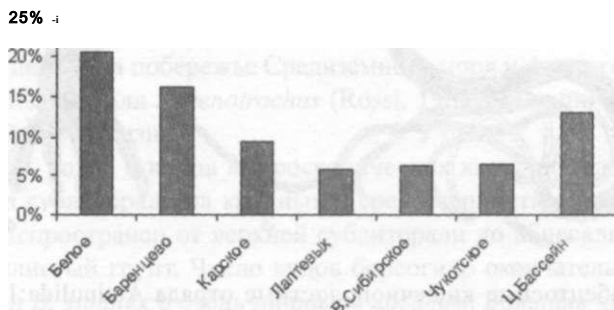


Рис. 3-2. Доля мейобентосных видов в процентах от общего числа известных видов свободноживущих многоклеточных в морях Арктики (по данным из: Списки видов..., 2001).

Кишечнополостные (Cnidaria)

Рис.3-3, 3-4

По данным С.Д. Степанянц с соавторами (Степанянц, 1989; Боженова и др., 1989) к настоящему времени известно 22 вида микроскопических книдарий - представителей классов Scyphozoa и Hydrozoa. Я.Тиль (Thiel, 1992) относит к мейобентосу также четыре вида самых мелких полипов кубомедуз (класс Cubozoa) и один вид Anthozoa.

Два известных к настоящему времени вида рода *Stylocoronella* (*S. riedli* Salvini-Plawen, 1966 и *S. variabilis* Salvini-Plawen, 1987) представляют собой мелких полипов Scyphozoa (отр. Stauromedusae, сем. Lucernariidae)¹, обитающих в интерстициали крупных песков верхней сублиторали. Полипы длиной до 800 мкм прикрепляются к зернам песка или перемещаются в капиллярах с помощью шупалец. Половое размножение и медузы у них не известны. Бесполое размножение происходит отделением планулоподобных особей от основания столона.

Большинство мейобентосных кишечнополостных относятся к двум отрядам класса Hydrozoa. К первому отряду - Anthomedusae (=Athezata) - относятся оди-

¹ Современные систематики выделяют ставромедуз в отдельный класс: Class Staurozoa Marques and Collins, 2004 (см. Mills, 1999-present).

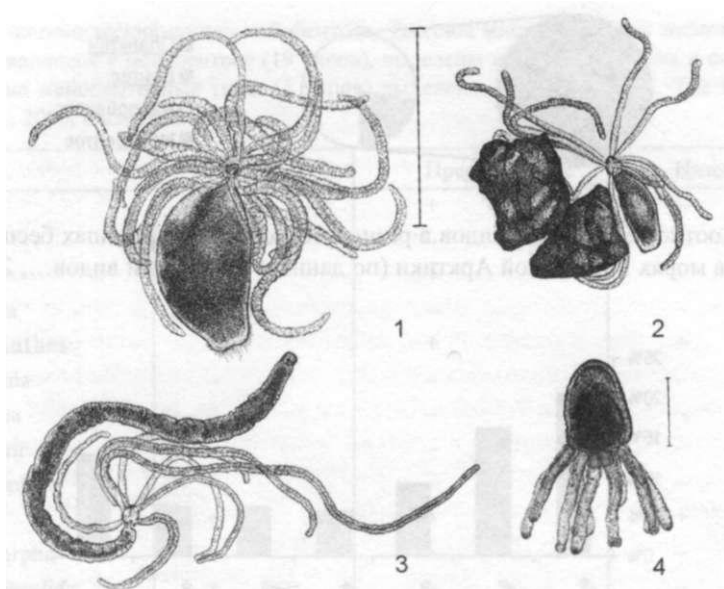


Рис. 3-3. Мейобентосные кишечнopolостные отряда Actinulida: 1. *Halammohydra schulzei*; 2. *H. octopodides*; 3. *H. vermiformis*; 4. *Otohhydra vagans*; 5. Масштаб: 1 мм (1-3), 0,2 мм (4). (Из Swedmark, 1964)

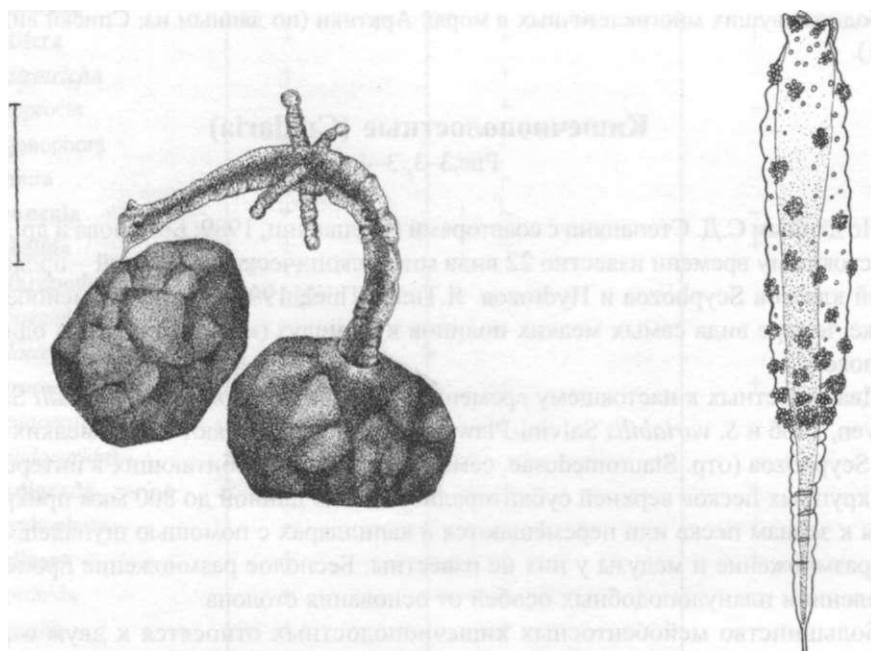


Рис. 3-4. Мейобентосные кишечнopolостные отряда Anthomedusae (=Athecata): 1. *Psammohydra nana* (из Swedmark, 1964) 2. *Boreohydra simplex* (рисунк К. Кузнецовой, ориг). Масштаб 0, 2 мм (1), 0,5 мм (2).

ночные полипы червеобразной формы длиной до 3 мм. Щупальца у них часто редуцированы. Примером мейобентосных *Athecata* могут служить представители родов *Boreohydra*, *Protohydra* и *Psammohydra*. Второй отряд - *Halammohydroidea* или *Actinulida* - объединяет микроскопических медуз, обитающих в капиллярных пространствах грунта. У части из них сохранились статоцисты, хотя зонтик сильно редуцирован, и форма тела приближается к полипоидной. Передвигаются они с помощью ресничек, покрывающих все тело. В составе отряда к настоящему времени известно 8 видов, относящихся к двум родам. Один род - *Halammohydra* (сем. *Halammohydridae*) - включает 6 видов, два вида относятся к роду *Otohydra* (сем. *Otohydridae*), имеющему еще более полипоидную форму тела с развитой гастральной полостью.

Из крупных песков на побережье Средиземного моря и Атлантики описан загадочный одиночный коралл *Sphenotrochus* (Rossi, 1961), ведущий подвижный, интерстициальный образ жизни.

Большая часть родов и видов микроскопических кишечнополостных найдены на литорали и в сублиторали на крупных и среднезернистых песках. Один род - *Boreohydra* - распространен от верхней сублиторали до абиссальных глубин, он предпочитает илистый грунт. Число видов бореогидр окончательно не известно, описан один вид *B. simplex* с очень широким ареалом. Большая часть находок относится к северной Атлантике, однако этот же вид указан и для о-вов Южной Георгии (Субантарктика).

Питание мейобентосных квидарий изучено на примере литорального вида *Protohydra leuckarti* (*Athecata*), обычного на илисто-песчаных грунтах Северного и Белого морей. Это эффективный хищник, питающийся, преимущественно, нематодами. Расчет суточного потребления пищи (Heip, Small, 1979) показал, что протогидры могут оказывать заметный эффект на популяции нематод-жертв.

Плотность поселений мейобентосных квидарий невелика - единичные особи на 10 см².

Обзоры мейобентосных кишечнополостных опубликованы С.Д. Степанянц с соавторами (Степанянц, 1989; Боженова и др., 1989) и Я.Тилем (Thiel, 1992). Более ранние обзорные публикации - Clausen, 1971; Swedmark, 1964.

Плоские черви: Турбеллярии (*Plathelminthes: Turbellaria*)

Рис. 3-5

В морском мейобентосе среди плоских червей могут быть встречены только представители класса турбеллярии. Класс *Turbellaria* объединяет всех свободноживущих плоских червей. По размерам тела большинство турбеллярии относится к мейобентосу, хотя в составе группы есть и очень крупные морские черви. Турбеллярии обычно недоучитываются в количественных пробах, не выдерживая фиксации даже хорошо забуференным формалином. Для таксономического определения в большинстве случаев необходимо иметь возможность изучать живых представителей. Тем не менее, сравнение видового разнообразия турбеллярии с гораздо лучше изученными нематодами дает сопоставимые результаты. Так, в Северном море фауна нематод включает 735 видов, гарпактицид - 515 (Heip et al., 1983), а турбел-

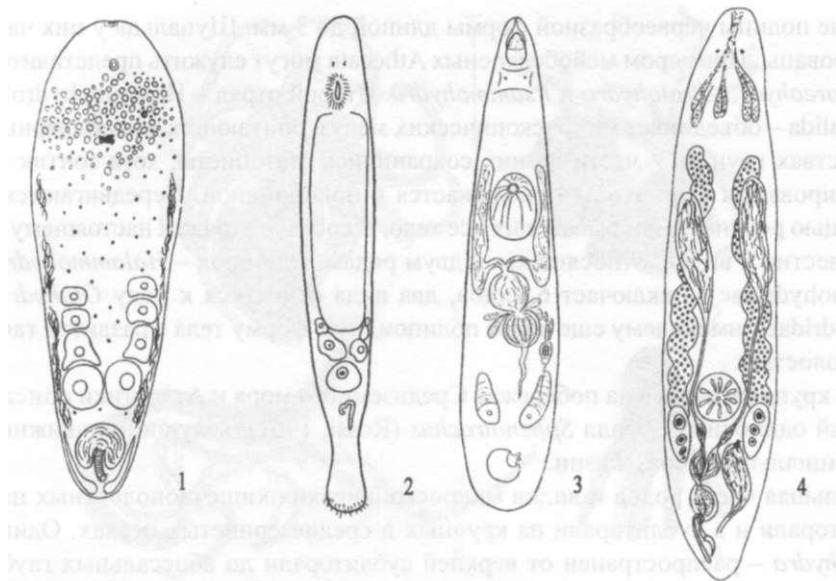


Рис. 3-5. Турбеллярии. *Baltalimania* (Acoela); *I. Macrostomum* (Macrostomida); 3. *Phonorhynchoides* (Kalyptrorhynchia); 4. *Proxenetes* (Neorhabdocoela). 1-2 - из Наумов, Оленев, 1981, 3 - из Евдонин, 1977; 4 - из Ах, 1953.

лярий - 400 (Martens, Schockaert, 1986). Для германской части Вадден-Зее, одного из наиболее подробно изученных в отношении мейофауны регионов мира, получены следующие значения: 364 вида турбеллярии, 333 вида нематод и 119 видов гарпактицид (Gerlach, 2004). Сходные соотношения приводятся и для о. Зильт в Северном море: 230 видов турбеллярии и 178 видов нематод (Martens, Schockaert, 1986). Этот участок побережья Северного моря оказался наиболее изученным с фаунистической точки зрения благодаря многолетним работам Карстена Райзе, посвященным экологии приливно-отливной зоны (Armonies, Reise, 2000).

Экологию турбеллярии изучали Д. Алонги (Alongi, 1987), П. Акс (Ах, 1977) П. Боаден (Boaden, 1980; 1995), Диттманн (Dittmann, 1991), Е. Повел (Powell, et al., 1979, 1980) и другие. По своей значимости в сообществах мейобентоса турбеллярии занимают третье место после нематод и гарпактицид. Плотности поселений этих организмов при корректном учете оказываются весьма велики, на литорали и в сублиторали в среднем - 1000 - 2000 экземпляров на 10 см². В некоторых литоральных биотопах плоские черви могут быть наиболее массовой группой мейобентоса по численности. Сообщества с доминированием плоских червей над остальными группами мейобентоса описаны из высоких широт Арктики (арх. Шпицберген и о. Медвежий - Radziejewska, Stankowska-Radziun, 1979; Weslawski et al., 1997; Szymelfenig et al., 1995), эстуариев Австралии (Alongi, 1987) и побережья Бейрута (Gowing, Hulings, 1976). Все известные примеры относятся к литоральной зоне, но степень прибойности и характер грунта различаются в этих районах очень сильно. По нашим наблюдениям, турбеллярии выходят в число доминантов на прибойных пляжах арктических морей, на хорошо промытом аэрированном песке, интенсивно

перемываемом прибором. Массовое развитие турбеллярии мы наблюдали в сходных биотопах Шпицбергена, Печорского моря и Байдарацкой губы. Так, по нашим данным, на открытых побережьях Шпицбергена доля турбеллярии в общей численности мейобентоса может достигать 95 %, в других, более защищенных биотопах, обычно, она составляет 5-20 %.

Известно несколько хороших обзоров по экологии этой группы (Martens, Schockaert, 1986; Boaden, 1995). В последнем из них Боаден пишет, что все еще мало известно об экологических адаптациях этих животных, но, безусловно, турбеллярии - весьма успешная группа, разнообразие их в сообществах весьма велико. Турбеллярии, большинство из которых - хищники, должны играть заметную роль в энергетическом балансе мейобентоса и в структурировании мейобентосных сообществ. Обзор исследований биологии, таксономии, филогении и биологии группы недавно опубликован Рейнардом Ригером (Rieger, 1998).

Гнатостомулиды (Gnathostomulida)

Рис.3-6.

Первоначально эти черви с жгутиковым эпителием и мощными хитиновыми челюстями в глотке рассматривались в качестве отдельного отряда турбеллярии, затем были выделены в самостоятельный тип (Riedl, 1969). Впервые они описа-

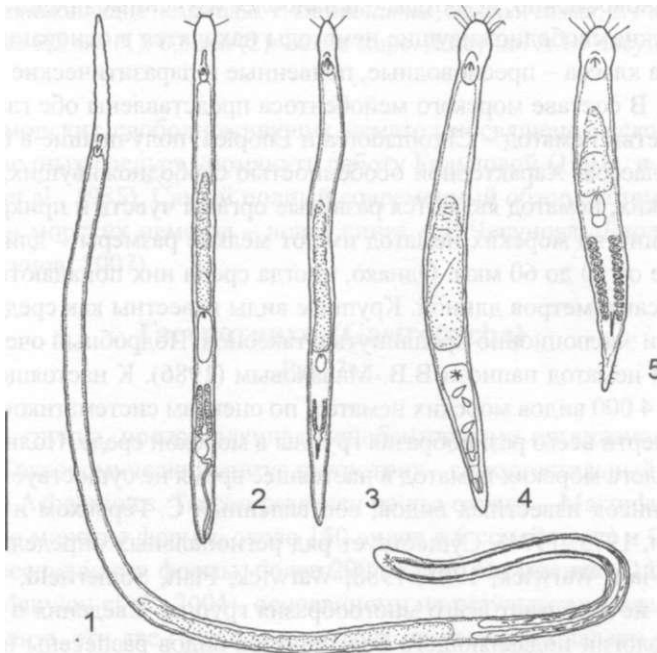


Рис. 3-6. Гнатостомулиды. 1. *Pterognathia simplex*; 2. *Gnathostomaria lutheri*; 3. *Mesognathia remanei*; 4. *Austrognathia riedli*; 5. *Gnathostomulaparadoxa*. Масштаб 0,3 мм. (По Sterer, 1966).

ны П. Аксом в 1956 году (Ах, 1956). Позже этот же автор снова предложил объединить гнатостомулид и плоских червей в один тип *Platyhelminthomorpha* (Ах, 1985). Сейчас многими зоологами гнатостомулиды рассматриваются вместе с коловратками, скребнями и микрогнатоэоями в составе типа гнатифер (Giere, 2009). К настоящему времени описано около 80 видов и 18 родов гнатостомулид. По размерам тела (длина 300-3000 мкм, ширина 50-100 мкм) гнатостомулиды могут считаться полностью мейобентосной группой. Об образе жизни этих червей известно немного. Довольно часто гнатостомулиды населяют восстановленные слои осадка с низким содержанием кислорода. Они обнаружены в бескислородных биотопах подводного каньона Ист Фловер Гарден в Мексиканском заливе (Powell, Bright, 1981, Powell et al., 1983), в нижних слоях литоральных осадков (Meyers, et al., 1988) и в восстановленных биотопах литорали Бермудских островов, где населяют внутренние, бескислородные слои строматолитовых конкреций (Westphalen, 1993). Пространственное распределение гнатостомулид на литоральных отмелях Бермуд описано Фэррисом и Линдгреном (Farris, Lindgren, 1984). Обзор систематики группы - Sterrer, 1982.

Нематоды (Nematoda)

Рис. 3-7.

Наиболее массовая как по числу видов, так и по обилию группа мейобентосных организмов. Одновременно, нематоды - и наиболее изученные представители мейобентоса. Морские свободноживущие нематоды находятся в основании филогенетического древа класса - пресноводные, почвенные и паразитические группы произошли от них. В составе морского мейобентоса представлены обе главные филогенетические ветви нематод - *Chromadorea* и *Enoplea*, получившие в современной системе ранг классов. Характерной особенностью свободноживущих, и в первую очередь - морских, нематод являются развитые органы чувств и прикрепительные органы. Большинство морских нематод имеют мелкие размеры - длина тела до 1 мм при ширине от 10 до 60 мкм. Однако, иногда среди них попадаются и гиганты до нескольких сантиметров длиной. Крупные виды известны как среди примитивных, так и среди эволюционно продвинутых таксонов. Подробный очерк морфологии и анатомии нематод написан В.В. Малаховым (1986). К настоящему времени известно более 4 000 видов морских нематод, по оценкам систематиков, это составляет около четверти всего разнообразия группы в морской среде. Полного таксономического каталога морских нематод в настоящее время не существует. Самая полная сводка - список известных видов, составленный С. Герлахом и Ф. Риманом (Gerlah, Rieman, 1973, 1974). Существует ряд региональных определителей (Платонова, 1964; Piatt, Warwick, 1983, 1988; Warwick, Piatt, Somerfield, 1998), но ни один из них не исчерпывает всего многообразия группы. Сведения о таксономии, строении и биологии подавляющего большинства видов разнесены по многочисленным статьям. Помощь в поиске таксономических статей, содержащих описания видов может оказать сетевой ресурс Гентского Университета (Бельгия), содержащий большой массив таксономических публикаций за разные годы (включая некоторые ранние работы) и описания видов (Nemys, 2007).

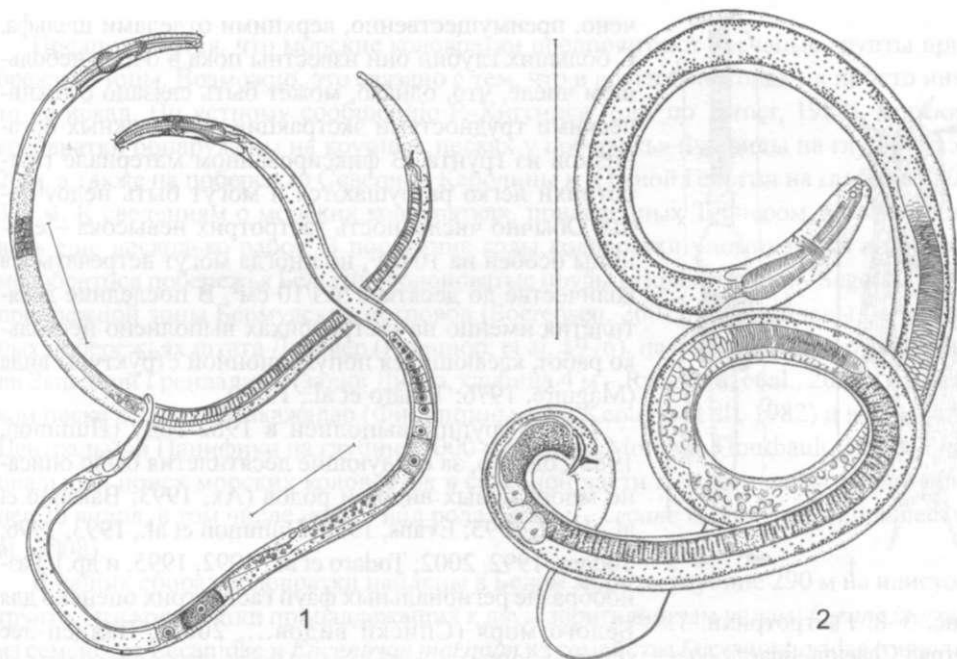


Рис.3-7. Свободноживущие нематоды. 1. *Desmolaimus*, самец и самка; 2. *Paralinhomoeus*, самец. Масштаб 0,2 мм (1), 0,5 мм (2). Белое море. (Рисунки А.В. Чесунова. ориг).

Экологии морских свободноживущих нематод посвящено несколько обзоров. Из наиболее полных следует упомянуть работу Гальцовой (1991), и Хейпа с соавторами (Heip et al., 1985). Самый полный современный обзор систематики, биологии и экологии морских нематод - новая книга А.В.Чесунова «Биология морских нематод» (Чесунов, 2007).

Гастротрихи (*Gastrotricha*)

Рис. 3-8.

Небольшая группа, представленная мейобентосными организмами морских и пресных вод. Таксономический статус гастротрих - самостоятельный тип или класс в составе типа Ashelminthes. Таксон разделен на два отряда - Macrodasioidea (почти исключительно морские формы, около 150 видов в 6 семействах) и Chaetonotoidea (морские и пресноводные формы, более 290 видов). По мнению О.Г. Манылова с соавторами (Manulov et al., 2004), основанному на результатах молекулярно-генетического анализа, эти две группы гастротрих чрезвычайно далеки друг от друга. По размерам тела гастротрихи целиком относятся к мейобентосу, длина тела немногих макродазид превышает 1 мм. Гастротрихи населяют все типы грунта, предпочитая хорошо азрированные крупнозернистые осадки. На прибойных пляжах иногда входят в число доминирующих групп. Распространение гастротрих ограни-

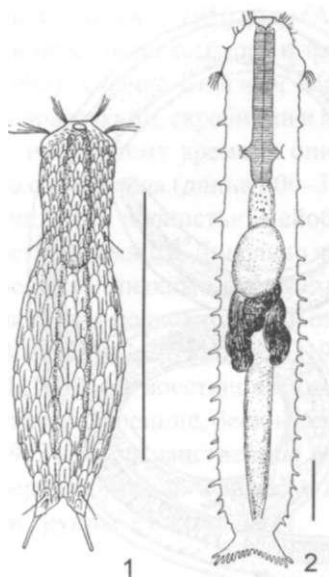


Рис. 3-8. Гастротрихи. 1. Отряд Chaetonotidae: *Chaetonotus decipiens*; 2. Отряд Macrodasysida: *Turbanella pontica*. Шкала - 50 мкм. (Из Рудэску, 1968).

чено, преимущественно, верхними отделами шельфа. С больших глубин они известны пока в очень небольшом числе, что, однако, может быть связано с техническими трудностями экстракции этих нежных организмов из фунта. В фиксированном материале гастротрихи легко разрушаются и могут быть недоучтены. Обычно численность гастротрих невысока - единицы особей на 10 см², но иногда могут встречаться в количестве до десятков экз/10 см². В последние десятилетия именно на гастротрихах выполнено несколько работ, касающихся популяционной структуры вида (Maguire, 1976; Todaro et al., 1996).

Обзор группы выполнен в 1982 году (Hummon, 1982), однако, за следующие десятилетия было описано много новых видов и родов (Ax, 1993; Balsamo et al., 1992, 1995; Evans, 1992; Hummon et al., 1993, 1996; Todaro, 1992, 2002; Todaro et al., 1992, 1995, и др.). Разнообразие региональных фаун гастротрих оценено для Белого моря (Списки видов..., 2001), Вадден-Зее (Gerlach, 2004) и побережья Норвегии в окрестностях Тромсё (Clausen, 2000). Для Вадден-Зее к настоящему времени известно 62 вида, фауна прибрежной зоны в окрестностях Тромсё включает 29 видов. В Белом море в настоящее время известно 28 видов гастротрих (Списки видов..., 2001).

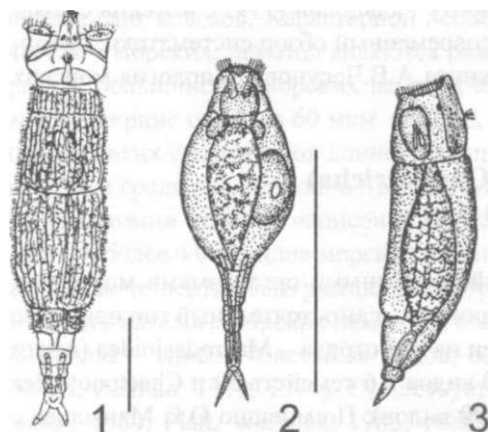


Рис. 3-9. Коловратки: бентосные виды Черного моря. 1. *Rotaria tardigrada* (Bdeloidea); 2. *Proales halophila* (Monogononta: Lecanidae); 3. *Encentrum* sp. (Monogononta: Dicranophoridae). Шкала - 100 мкм. (Из Харин, 1968).

Коловратки (Rotatoria = Rotifera)

Рис. 3.9.

В этой обширной группе (не менее 123 родов, относящихся к 22 семействам и трем классам) морских бентосных форм известно очень мало. Большая часть бентосных коловраток обитает в пресных водах. Число видов, известных из морского песка, не превышает полутора десятков. Большинство находок сделано в литоральной зоне, в супралиторали и в верхней sublиторали. Коловратки также входят в состав мейобентоса нижней поверхности льда (Grainger, Hsiao, 1989; Carey, Montagna, 1982).

Предполагается, что морские коловратки предпочитают песчаные грунты прибрежной зоны. Возможно, это связано с тем, что в других биотопах их просто никто не искал. По устному сообщению Р. Хиггинса (цит. по Turner, 1988), морские коловратки обнаружены на крупных песках у побережья Флориды на глубине 15-20 м, а также на побережье Северной Каролины и Южной Георгии на глубине 250-350 м. К сведениям о морских коловратках, приведенных Тернером, можно добавить еще несколько работ. В последние годы коловратки упоминаются в составе мейобентоса побережья Бельгии (солоноватые пруды супралиторали - Segers, 1998), прибрежной зоны Бермудских островов (Soerensen, 2001), они найдены на песчаных побережьях штата Делавер (Hummon, et al. 1976), на песке верхней сублиторали Западной Гренландии (залив Диско, глубина 4 м - Rysgaard, et al., 2000), на мелком песке в заливе Макажалар (Филиппины - McKeough, et al., 1982) и в абиссали Центральной Пацифики на глубине 5000 м (Renaud Mornant, Gourbault, 1990). Специальный поиск морских коловраток в северной части Адриатического моря принес 20 видов, в том числе новый вид рода *Lecane* - *Lecane insulacnae* (Fontaneto et al., 2008).

В наших сборах коловратки найдены в Белом море на глубине 290 м на илистом фунте. Эти коловратки принадлежащих к двум эвригалинным видам: *Lecane inermis* из семейства Lecanidae и *Encentrum marinum* из семейства Dicranophoridae (определение ГИ. Маркевича). В глубоководной части Белого моря коловратки распределены афегировано, плотность их на одной станции составляла 1380 экз/10 см². На всех остальных станциях, собранных в этом же районе, они отсутствовали или встречались единично (Mokievsky et al., 2009).

В целом, эта группа входит в число наименее изученных в морском мейобентосе. По-видимому, коловратки действительно достаточно редки в морских биотопах, но вполне возможно, что они также в большой степени недоучитываются в тотальном материале, как из-за плохой сохранности, так и из-за неготовности исследователя их обнаружить. Морским коловраткам посвящено несколько экологических и фаунистических публикаций. Наиболее полный обзор - Turner, 1988.

Головохоботные (Cephalorhyncha)

Тип выделен В.В. Малаховым в 1980 г. (Малахов, 1980). Он объединяет 4 класса беспозвоночных. Общим признаком головохоботных служит наличие выворачивающегося хобота, вооруженного крючьями и шипами. В морском мейобентосе встречаются представители трех классов - киноринхи, лорициферы и приапулиды. Четвертый класс — волосатики - представлен только крупными формами, в подавляющем большинстве - пресноводными на взрослых стадиях и паразитами насекомых и ракообразных — на личиночных.

Киноринхи (Kinorhyncha)

Рис. 3-10.

Тело этих микроскопических червей заключено в панцирь, разделенный на сегменты - «зониты». Каждый сегмент панциря состоит, обычно, из трех пластинок -

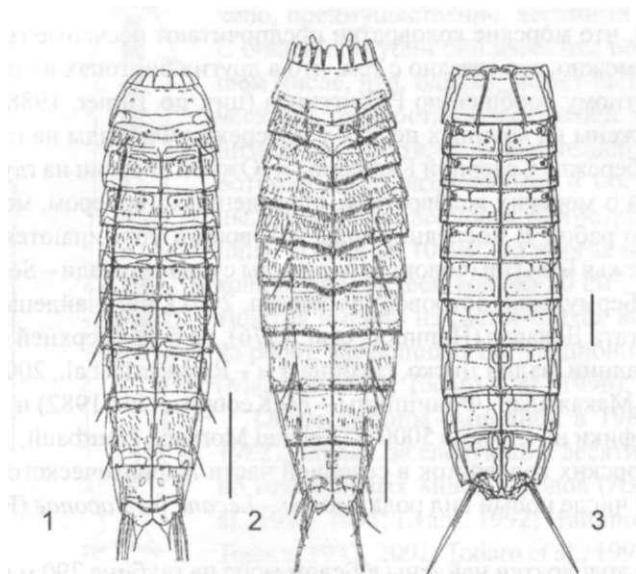


Рис. 3-10. Киноринхи. 1. *Echinoderes arlis* (Cyclorhagida); 2. *Cephalorhyncha asiatica* (Cyclorhagida); 3. *Pycnophyes mokievskii* (Homalorhagida). Шкала 100 мкм. (Из Адрианов, Малахов, 1999).

непарной спинной (тергита), и двух брюшных (стернитов). Панцирь, как правило, несет набор шипов, имеющих важное таксономическое значение. Короткий шейный отдел соединяет туловище с интровертом - хоботом, несущим многочисленные шипы и крючья, способным выворачиваться наружу и втягиваться внутрь тела. Размеры тела - от 200 до 1200 мкм. Большинство известных видов обитает на шельфе до глубины 300^100 м, при этом наибольшее число видов зарегистрировано в верхней сублиторали - от 0 до 40-50 м, и на литорали, преимущественно на илистых фунтах. Несколько видов обитают на глубинах батииали и абиссали до 5000 м. Распространены киноринхи по всему Мировому океану, от полярных широт до экватора. Роды, по-видимому, космополитичны, большинство видов известно только из типовых мест обитания. В то же время, известны виды с достаточно широкими ареалами. А.В. Адрианов и В.В. Малахов (1999) считают валидными 130 видов из 190 известных к 1999 г. За последние годы описано несколько новых видов киноринх, в том числе из глубоководных биотопов. На 2008 г. валидными считаются 164 вида и 18 родов (Sjorensen, Pardos, 2008).

Наибольшего разнообразия и численности эта фуппа достигает на илах и илистых песках, однако, киноринхи могут быть встречены в небольшом числе в любых донных биотопах, включая хорошо промытые крупнозернистые пески.

Численность в большинстве биотопов низка, как правило, она не превышает 10 - 15 экз./10см².

Обзор морфологии, анатомии и систематики этой группы - «Киноринхи: сфое-ние, развитие филогения и система» А.В. Адрианова и В.В. Малахова (Адрианов, Малахов, 1994). Единственная работа по пищевому поведению киноринх - Адрианов, 1991. Наиболее полный каталог видов и обзор современной литературы - «Го-

ловохоботные черви (Cephalorhyncha) Мирового океана (Определитель морской фауны)» (Адрианов, Малахов, 1999). Новый ключ для родов, включающий недавно описанные таксоны, составлен в 2008 г. (Sorensen, Pardos, 2008).

Лорицифоры (Loricifera)

Рис. 3-11.

Небольшая группа микроскопических многоклеточных, обнаруженная Р.Хиггинсом в 1974 г. в Северо-восточной Атлантике и Р. Кристенсенем в 1975 г. у побережья Дании. Первые найденные экземпляры этих животных были утрачены при подготовке к микроскопированию, и только спустя почти десять лет их удалось описать (Kristensen, 1983). В настоящее время известно 10 видов из Атлантического и Тихого океанов. Большинство находок сделано на глубинах 200 - 500 м, один вид - *Pliciloricus hadalis* - найден на глубине 8260 м у Японских островов. Большинство видов известны из ограниченных районов, один вид — *Nanaloricus mysticus* — имеет атлантичский ареал: он встречается у берегов Дании, Франции, на Азорских островах и у берегов Флориды. По оценке исследователей, еще 70 видов уже найдены в разных районах Океана и должны быть описаны в ближайшее время (Адрианов, Малахов, 1999). Большинство находок сделано в сублиторали умеренных и тропических морей на крупнозернистых фунтах. Однако в последнее время лорициферы были обнаружены и на илах батимальной и абиссальной зон, в том числе - в высоких широтах. Так несколько экземпляров личинок лорицифер были собраны автором на плато Ермак (атлантический сектор Арктики, 79-81° N) с глубины более 1 км; новый вид описан с глубины 1,2 км на северном склоне моря Лаптевых (Gad, Arbizu, 2005). Описание новых видов продолжается достаточно интенсивно, особенно - из глубоководных зон (Gad, 2004, 2005, 2005a-c; Heiner, 2004; Mobjerg Kristensen, Gad, 2004). Обычно, лорициферы редки, численность их составляет 1-2 экземпляра на пробу размером 10 см². Однако иногда они могут достигать и более высокой плотности, например, в

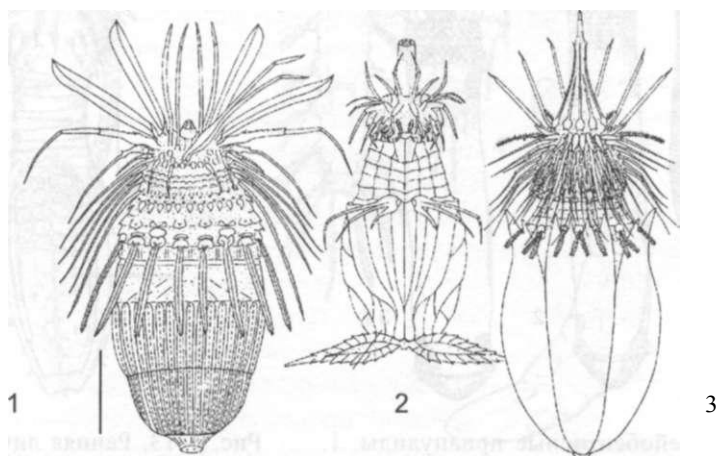


Рис. 3-11. Лорициферы. *Rugiloricus cauliculus*: 1. Взрослый самец; *Nanaloricus mysticus*: 2. Личинка 3. Взрослая самка. Линейка - 50 мкм (Из Адрианов, Малахов, 1999).

одной из проб на глубине 3 км в проливе Дрейка их плотность составила 23 экз/10 см², тогда как во всех остальных пробах на этой и соседних станциях она не превышала 3-5 экз/10 см² (Gutzmann et al., 2004). Биология этой группы практически не изучена. Обзоры систематики и морфологии - Адрианов, Малахов (1999) и Higgins, Kristensen, 1986. Лорициферы относятся к числу самых мелких многоклеточных животных: размеры взрослых особей, как правило, не превышает 200-300 мкм, хотя известны и более крупные виды (Gad, 2005a).

Припулиды (Priapulida)

Рис. 3-12, 3-13.

Из 22 известных в настоящее время видов припулид, к мейобентосу следует относить представителей рода *Tubiluchus* (отряд Priapulomorpha), включающего к настоящему времени 6 видов, и единственного известного представителя монотипического отряда Meiopriapulomorpha *Meiopriapululus fijiensis* (Адрианов, Малахов, 1999).

Большинство находок представителей рода *Tubiluchus* сделано в тропической зоне на глубине 0-20 м, однако, один вид - *T. arcticus* известен из Белого и Баренцева морей с глубин 20-100 м. *Meiopriapululus fijiensis* обнаружен в тропических водах Тихого и Индийского океанов на малых глубинах и на литорали.

Адрианов и Малахов (1999) рассматривают мейобентосных припулид как результат независимого перехода в мейобентос различных групп макробентосных припулид. В результате миниатюризации представители семейства Tubiluchidae приобрели внутренне оплодотворение и модифицированный тип спермы. В качестве адаптации к мейобентосному образу жизни у мейоприпулюса может рассматриваться живорождение и прямое развитие без метаморфоза.

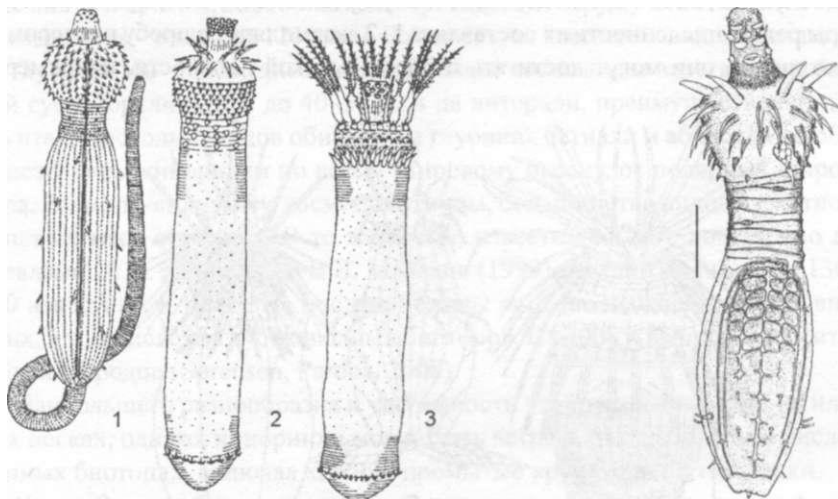


Рис. 3-12. Мейобентосные припулиды. 1. *Tubiluchus corallicola*; 2. *Meiopriapululus fijiensis*; 3. *Maccabeus tentaculatus*. (Из Адрианов, Малахов, 1999).

Рис. 3-13. Ранняя личинка макробентосной припулиды *HaUcryptus spinulosus*. Линейка - 100 мкм. (Из Адрианов, Малахов, 1999).

Два вида рода *Maccabeus* (выделенные в отдельный отряд *Seticoronaria*), также имеют микроскопические размеры - до 3,6 мм в длину, но ведут седентарный образ жизни, они обитают в трубках на глубине от 60 до 2500 м.

Личинки макробентосных приапулид являются одним из обычных компонентов псевдомейобентоса литорали и sublиторали. Плотность личинок *Priapulid caudatus* на литорали Белого моря может достигать 1-3 экз/10 см². Обзор систематики и морфологии группы - Адрианов, Малахов (1999)

Кольчатые черви (Annelida)

Из трех классов аннелид, в морском мейобентосе могут быть встречены два - полихеты и олигохеты.

Полихеты (Polychaeta)

Рис. 3-14.

Мейобентосным полихетам посвящена обширная литература. И по видовому разнообразию, и по численности, мейобентосные полихеты заметно уступают наиболее массовым группам мейобентоса, таким как нематоды, гарпактициды, турбеллярии. Всего в списке мейобентосных видов полихет северной Атлантики ука-

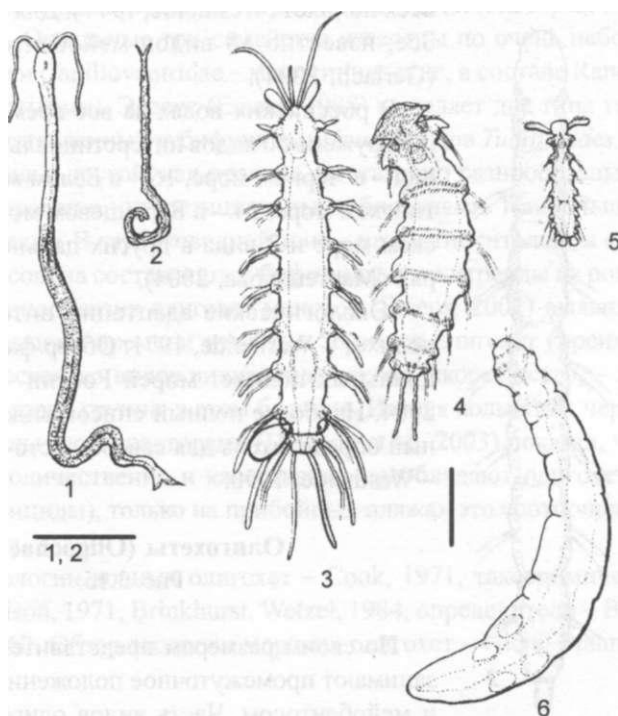


Рис. 3-14. Мейобентосные полихеты. 1. *Protodrilus*, 2. *Protodriloides*, 3. *Mesonerilla*, 4. *Paranerilla*, 5. *Nerillidium*, 6. *Trilobodrilus*. Линейка: 1,2—1 мм, 3-6 - 200 мкм. (Из Swedmark, 1964)

зывается 40 видов (Westheide, 1990). До недавнего времени большую часть микроскопических полихет объединяли в отряд Archiannelida, включавший семейства Dinophilidae, Diurodrilidae, Nerillidae, Polygordiidae, Protodrilidae и Saccocirridae. По современным представлениям, археанеллиды представляют собой сборную группу видов, конвергентно адаптированных к интерстициальному образу жизни. Семейства, входившие в состав группы археаннелид сейчас относятся к различным отрядам полихет. В современных работах, однако, термин «архианнелиды» изредка продолжает встречаться, но как внетаксономическая категория, обозначающая совокупность мелких полихет, ведущих интерстициальный образ жизни. В морском мейобентосе могут быть встречены также некоторые представители других семейств, таких как Syllidae, Pisionidae, Hesionidae, виды рода *Ophryotrocha* из Dorvilleidae и, кроме того, роды из двух сидячих семейств Sedentaria: Stygocapitellidae (Parergodrilidae) и Psammodrilidae (Мастепанова, 2004).

В. Вестхайде (Westheide, 1977) приводит некоторые данные по видовому разнообразию локальных фаун интерстициальных полихет и по доле их участия в населении песчаных пляжей. Число видов на биотоп (альфа разнообразие) варьирует от 6 до 13 (для 6 географических точек - от Тромсе на севере Норвегии до Галапагосских островов), а доля в сообществах - от 1 до 5 % (для 7 точек в том же географическом диапазоне). При этом 50 % суммарной численности мейобентосных полихет приходится на 1-2 вида, а 3-4 вида в сумме дают 90 % численности

всех полихет (Westheide, 1977). Для района Вадден-Зее, известно 18 видов мейобентосных полихет (Gerlach, 2004).

В российских водах за все время исследований обнаружено 50 видов интерстициальных полихет: 21 вид - в Чёрном море, 16 - в Белом море, 12 - в Балтийском море, 14 - в Баренцевом море, 10 - в Японском море и 3 вида в других дальневосточных морях (Мастепанова, 2004).

Экологические адаптации интерстициальных полихет - Westheide, 1971. Обзор фауны интерстициальных полихет морей России - Мастепанова, 2004. Наиболее полный список видов и региональный определитель для северо-восточной Атлантики - Westheide, 1990.

Олигохеты (Oligochaeta)

Рис. 3.15.

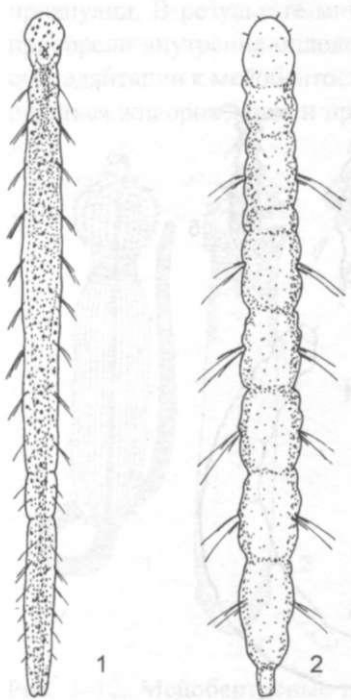


Рис.3.15.Олигохеты. 1. Aeolosomatidae, 2. Potamodrilidae (из Lasserre, 1971).

По своим размерам представители этого класса занимают промежуточное положение между макро- и мейобентосом. Часть видов олигохет, достигающих длину нескольких сантиметров, относится к макробентосу, в то же время существует довольно большое число мелких видов, на протяжении всего

жизненного цикла не выходящие за пределы мейобентосных размеров. Эти мелкие виды олигохет иногда оказываются в числе доминирующих групп мейофауны, выходя в некоторых биотопах на первое место по численности. Наиболее обильны олигохеты на литорали и в верхней сублиторали, однако их распространение не ограничивается шельфом, в мейобентосе олигохеты обнаружены и в батии, и в абиссали (Coul et al., 1977). Как пишет Эрзеус в обзоре олигохет мейобентоса (Erseus, 1988), в любом без исключений донном биотопе можно обнаружить хотя бы один вид олигохет.

Хотя подавляющее большинство олигохет - крупные обитатели почвы, тем не менее, морских видов известно уже около 500, среди них мейобентосные составляют не менее половины. Именно на виды мейобентосных размеров приходится большинство новых находок последних десятилетий. К мейобентосу относятся представители 6 семейств олигохет - Tubificidae, Naididae, Narapidae, Enchytraeidae, Capilloventridae, Randiellidae¹. Среди большого числа (около 400) известных видов тубифицид, подавляющее большинство - морские макробентосные формы; несколько родов представлено видами мейобентосных размеров, достаточно широко распространенными. Преимущественно наземные энхитреиды представлены в мейобентосе двумя родами - *Marionina* и *Grania*, виды последнего распространены от литорали до абиссальных глубин. Наибольшее число известных к настоящему времени мейобентосных олигохет относится к семейству Naididae, включающему 20 морских и пресноводных родов, почти все представители которых имеют мейобентосные размеры. Остальные три семейства известны по очень небольшому числу видов (Narapidae и Capilloventridae - монотипические, в составе Randiellidae - один род с четырьмя видами). Эрзеус (Erseus, 1988) выделяет две типа таксоценов олигохет: один, представленный тубифицидами (виды родов *Tubificoides*, *Limnodriloides* и др.), заселяет илы, другой, как правило, достаточно разнообразный по видовому составу, ассоциирован с интерстициальными биотопами. Наибольшую роль в нем играют виды наидид. В глубоководной зоне - на континентальном склоне и в абиссали, основу таксоценов составляют тубифициды и энхитреиды из рода *Grania*. Анализ видового разнообразия олигохет мангров (Erseus, 2002) выявил, что из этого биотопа к настоящему времени известно 56 видов олигохет (преимущественно - тубифицид, и несколько видов энхитреид), но это, скорее всего, - лишь часть реального разнообразия группы в этом биотопе. Изучая кольчатых червей на литорали Исландии Дельгадо с соавторами (Delgado et al., 2003) показал, что в большинстве биотопов количественно и качественно преобладают олигохеты (преимущественно - тубифициды), только на прибойных пляжах это соотношение изменяется в пользу полихет.

Обзор морфологии водных олигохет - Cook, 1971, таксономические обзоры - Brinkhurst, Jameison, 1971, Brinkhurst, Wetzel, 1984, определители - Brinkhurst, 1982, Чекановская, 1962. Обзор экологии морских олигохет - Giere, Pfannkuche, 1982.

¹ Мейобентосных червей Aeolosomatidae и Potamodrilidae одни авторы включают в состав Oligochaeta (Рупперт и др., 2008), другие считают самостоятельными таксонами аннелид (Bunke, 1988).

Тихоходки (Tardigrada)

Рис. 3.16.

Небольшая обособленная группа беспозвоночных не вполне ясного происхождения. По современным представлениям тихоходки наиболее близки онихофорам и членистоногим. Некоторые авторы объединяют все три группы в таксон Panarthropoda (Nielsen, 2001, цит. по Guidetti, Bertolani, 2005). В настоящее время известно около 960 видов тихоходок (Guidetti, Bertolani, 2005). В большинстве современных систем группа имеет ранг типа, включающего 2 класса: Eutardigrada и Heterotardigrada. Представители Eutardigrada - почти исключительно наземно-пресноводные формы, но среди них есть небольшая группа из 5-6 вторично морских видов, объединяемых сейчас в род *Halobiotus* (Kristensen, 1982). Виды этого рода известны из северных морей (Белое, Гренландское), где обитают на литорали и в верхней сублиторали, обычно - в зарослях макрофитов или нитчаток. По-видимому, эти виды предпочитают опресненные биотопы и не встречаются в воде с нормальной морской соленостью. Характерной чертой галобиотусов является сильное развитие выделительной системы, представленной трубками, напоминающими мальпигиевы сосуды насекомых. Описавший эту систему Р.М. Кристенсен (Kristensen, 1982; Crisp, Kristensen, 1983) и специально исследовавшие ее у *Halobiotus crispae* Н. Мобьберг и К. Даль (Mobjerg, Dahl, 1996) рассматривают ее как адаптацию к жизни в соленой воде. Плотность поселений этих тихоходок может быть весьма велика. Так, на литорали Шпицбергена в верхнем горизонте у *Halobiotus arcturulus* она достигала 10 экз/ 10 см² (Mokievsky, 1992).

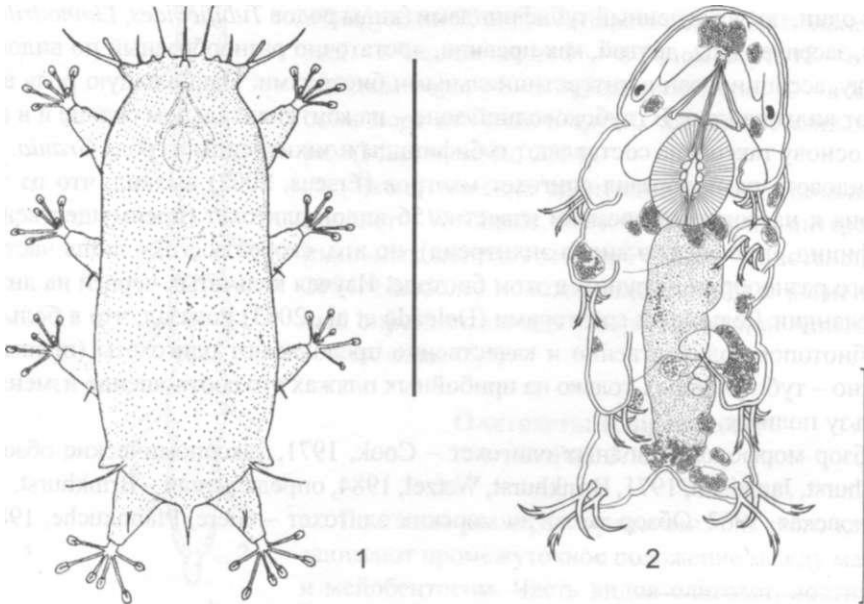


Рис. 3.16. Тихоходки. 1. Heterotardigrada: *Batillipes minis* (по Richters, 1909) 2. Eutardigrada: *Halobiotus stenostomus* juv. (рнс. К.Кузнецовой, орип). Масштаб 0, 1 мм (1), 50 мкм (2).

Класс Heterotardigrada включает 2 отряда: Arthrotardigrada и Echiniscoidea. Первый представлен почти исключительно морскими видами и отличается рядом признаков, трактуемых как примитивные. В составе Echiniscoidea есть и морские, и пресноводные виды. Морские гетеротардиграды отличаются гораздо большей морфологической изменчивостью и разнообразием форм, чем наземные тихоходки. Достаточно сказать, что 163 известных к настоящему времени морских Heterotardigrada разделены на 41 род и 8 семейств, тогда как около 800 видов наземно-пресноводных тихоходок представлены 64 родами и 8 семействами (Guidetti, Bertolani, 2005).

Исследование морских тихоходок переживает сейчас период интенсивного накопления новых сведений. Совершенствование методов сбора и обработки проб и расширение географии сборов привело к продолжающемуся росту числа новых видов. По-видимому, традиционные представления о редкости и низком видовом богатстве морских тихоходок должны быть пересмотрены также как и представления об их экологии, распределении и биотопической приуроченности. Так, на 7 станциях, собранных у Фарерских островов на глубинах от 104 до 260 м, было обнаружено 35 видов тихоходок, из которых 22 оказались новыми для науки (Hansen et al., 2001). Фауна гораздо лучше изученного Средиземного моря насчитывает сейчас уже более 70 видов морских тихоходок (Grimaldi De Zio, Gallo D'Addabbo, 2001).

Основным руководством по систематике, морфологии и биологии тихоходок остается многократно переизданная монография Рамазотти. Первое ее издание вышло в 1962 году (Ramazzottii, 1962), последнее на данный момент - в 1983 (Ramazzotti, Мауццио, 1983). Однако, именно в последние двадцать лет происходит интенсивное изучение морских представителей типа. Много информации о современных проблемах изучения группы и, в том числе, региональные и обзорные работы по систематике и фаунистике морских тардиград можно найти в материалах 8 Международного симпозиума по тихоходкам, опубликованных в т. 240 журнала Zoologischer Anzeiger за 2001 год. Самый свежий аннотированный каталог видов тихоходок и современный перечень таксономических признаков опубликованы Роберто Гвидетти и Роберто Бертолани (Guidetti, Bertolani, 2005).

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (Arthropoda)

Ракообразные (Crustacea)

Ракушковые раки, остракоды (Ostracoda)

Рис. 3.17.

Обширная группа, широко представленная как в планктоне, так и в мейо- и макробентосе, насчитывающая около 14 000 современных видов. Это одна из немногих мейобентосных групп, хорошо представленная в палеонтологической летописи - находки остракод известны начиная с кембрия. Остракоды включают две большие группы: крупные (1-29 мм) преимущественно планктонные исключительно морские животные составляют надотряд Myodocora (около 600 видов); мелкие (80-2500 мкм) морские, солоноватоводные и пресноводные остракоды

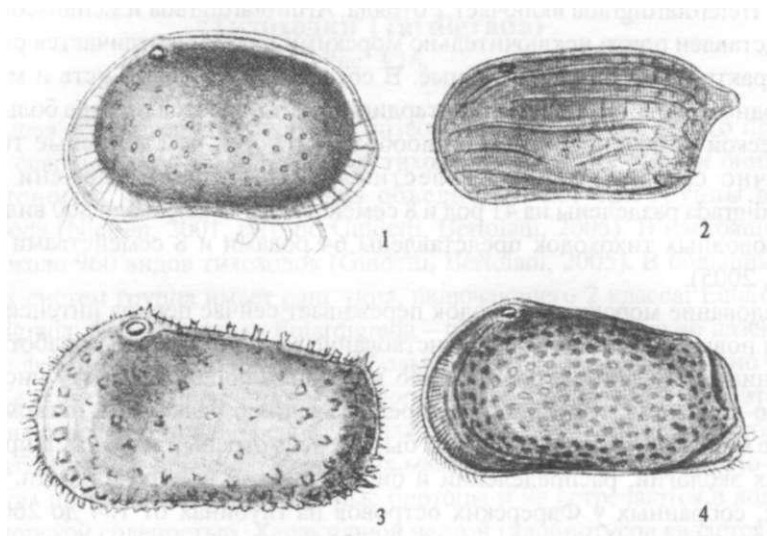


Рис. 3.17. Остракоды. 1. *Cythere lutea*; 2. *Cytherura acuticostata*; 3. *Cythereis dunelmensis*; 4. *Hemicythere quadridentata*; (По Г.О. Сарсу из Klie, 1938).

составляют надотряд Podosora (около 13 000, преимущественно, бентнических видов). Среди Miodosora есть некоторое количество мелких видов, относящихся к отряду Cladocorida. Остракоды распространены практически во всех водных биотопах, в том числе - во временных водоемах. В море они обитают от литорали до батинальных глубин (2000 м, море Уэдэлла, Антарктика - Herman, Dahms, 1992). Некоторые крупные виды Miodosorida могут играть заметную роль в макробентосных сообществах, входя в число доминирующих видов, определяющих облик бентосных сообществ, например *Philomedes globosus* (= *Ph. brenda*) в Белом море, *Ciprideis torosa* - в Балтийском. Однако, большинство бентосных остракод по своим размерам относится к мейобентосу. Плотность поселений мейобентосных остракод (преимущественно - Podosora) составляет, например, на литорали Белого моря 10-20 экз/10 см², на псевдолиторали Черного моря - до 30^40 экз/10 см². В среднем же доля остракод в сообществах мейобентоса по численности не превышает 5-8 %. Локальное видовое разнообразие - от одного-двух видов до нескольких десятков. Продолжительность жизненного цикла варьирует от 14 дней до нескольких лет (Keyser, 1988).

Остракодам посвящена обширная литература. Наиболее важные таксономические сводки - Hartmann, Puri, 1974; Hartmann, 1966-1975; Klie, 1938; van Morkhoven, 1982, 1983; Sylvester-Bradley, Siveter, 1973, обзор экологии - Neale, 1969. Остракодам российских морей посвящен цикл работ Е.И. Шорникова (1980, 1981; Schornikov, 2001 и др.). Важным источником по систематике и морфологии остракод являются также монографии по микропалеонтологии: Benson, et al., 1961; Hartmann, Gerd, 1966, 1967, 1968, 1975, 1989; Morkhoven, 1982, 1983; Pokorny, 1978. Основная библиография по остракодам составлена Кемпфом (Kempf, 1980, 1986, 1987, 1988).

Гарпактикоидные копеподы, гарпактициды (Copepoda: Harpacticoida)

Рис.3.18.

Вторая, после нематод, по значимости группа в мейобентосе. Как правило, находятся на втором месте по численности и разнообразию, но в некоторых типах сообществ могут быть и самой массовой группой мейобентоса. Заметную роль в мейобентосе играют и личиночные стадии гарпактицид - науплиусы, по сложившейся традиции учитываемые в мейобентосных пробах отдельно от взрослых гарпактицид. Распространены гарпактициды от литорали до абиссальных глубин, максимум обилия и, возможно, разнообразия приурочен к поясу фитали. Немногочисленные данные из глубоководных зон (абиссаль и батиаль) свидетельствуют о богатстве пока еще не описанной глубоководной фауны, число видов в которой может оказаться сопоставимым с фауной шельфа. К настоящему времени известно около 2400 морских видов гарпактицид (относящихся к 26 семействам и 340 родам) и около 700 пресноводных видов (30 родов в 4 семействах). Размеры тела - от 200 до 2500 мкм. Основной сводкой по таксономии группы является работы К. Ланга (Lang, 1948), определение видов облегчают более современные ключи и каталоги - Bodin, 1979; Wells, 1978-85. Определитель личиночных (науплиальных) стадий - Dahms,

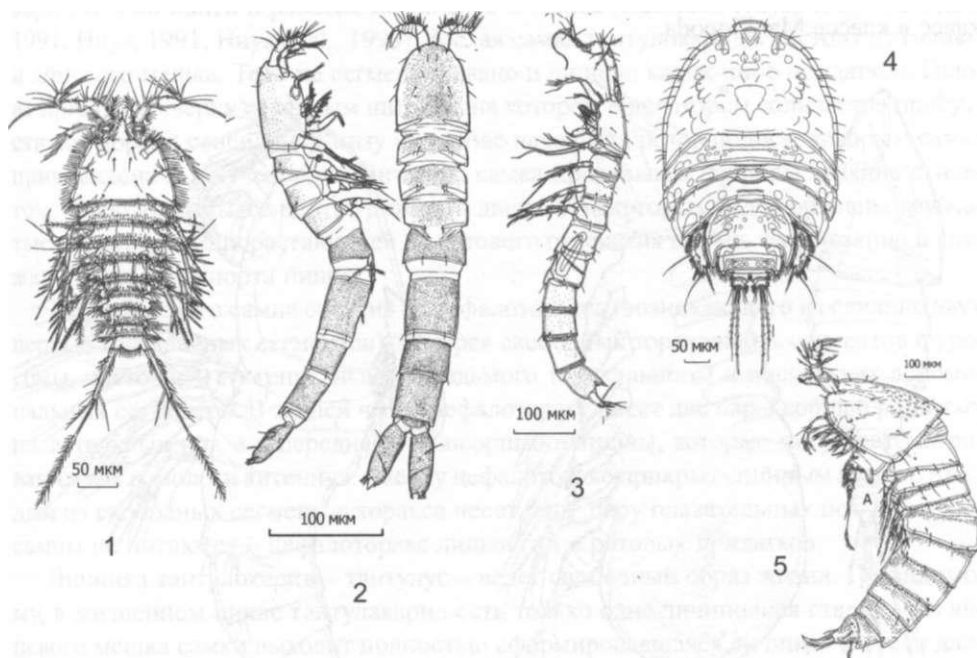


Рис. 3.18. Разнообразие форм гарпактицид Белого моря. 1. Эпибентосный вид *Laophontodes multispinatus* (Chertoproud, Korenev, 2008), самец. 2. Интерстициальный вид *Scottopsyllus (Sc.) depressus* (Chertoproud, Korenev, 2008), самка, сбоку и со спины. 3. Интерстициальный вид *Leptopontia curvicauda* T. Scott, 1902, самец. 4. Фитальный вид *Zaus aurelii* Порре, 1884. 5. Эпибентосный вид *Huntemannia jadensis* Порре, 1884, самка, (рис. Е.А.Чертопруд, ориг.)

1993. Региональная сводка, посвященная гарпактицидам Белого моря, опубликована П.Н. Корневым и Е.С. Чертопруд (2008). Различные аспекты экологии группы описаны в сотнях публикаций, из наиболее полных обзоров следует назвать работу Хикса и Кулла (Hicks, Coull, 1983). К сожалению, более свежих обзорных работ по экологии гарпактицид пока нет.

Тантулокариды (*Tantulocarida*)

Рис. 3-19, 3-20

Небольшая группа ракообразных, во взрослом состоянии паразитирующих на донных беспозвоночных. Свободноживущие личинки, размером до 800 мкм, достаточно часто встречаются в мейобентосных пробах, преимущественно в глубоководной зоне (на глубине 1-2 км). К настоящему времени известно около 25 видов тантулокарид, относящихся к 13 родам (Boxshall, 1991; Корнев, 2004).

Тантулокариды впервые были описаны как мелкие паразитические изоподы (Bonnier, 1903; Greve, 1965); другие авторы причисляли их к копеподам (Hansen, 1913; Becker, 1975). Позже Брэнфорд и Хьюитт (Brandford, Hewitt, 1980), отмечая сходство тантулокарид с Cirripedia, отнесли их к максиллоподам. По современным представлениям (Boxshall, Huys, 1989) тантулокариды рассматриваются как подкласс в классе Maxillopoda.

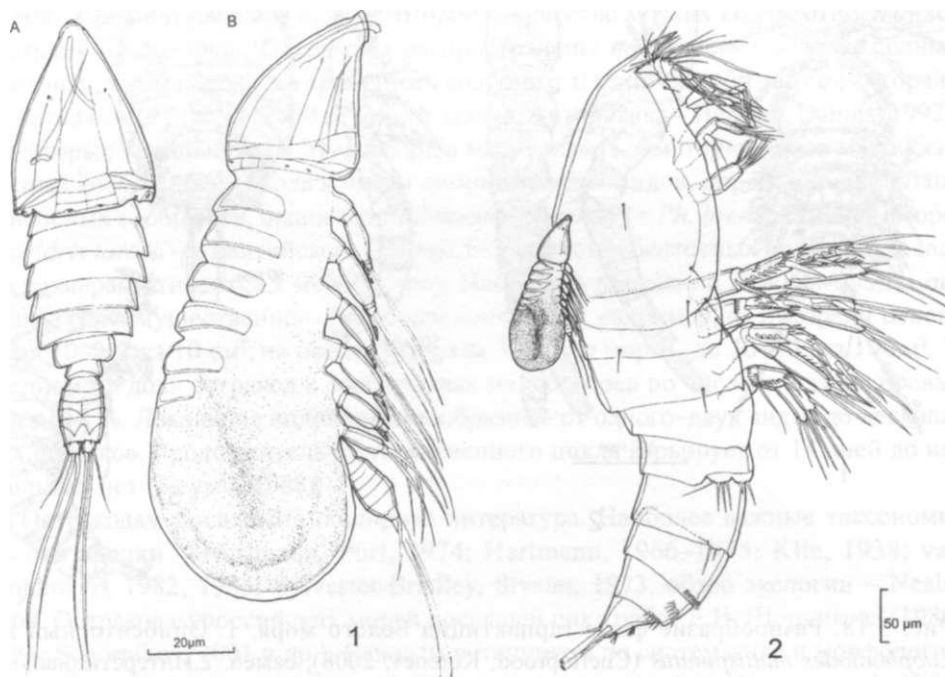


Рис. 3-19. Тантулокариды. *Arcticotantulus pertzovi* из Белого моря. 1 - А - Личинка-тантулус, Б - самец, ранняя стадия; 2 - самец, прикрепившийся к хозяину - гарпактициде *Pseudobryda* sp. (По Koraev et al., 2004).

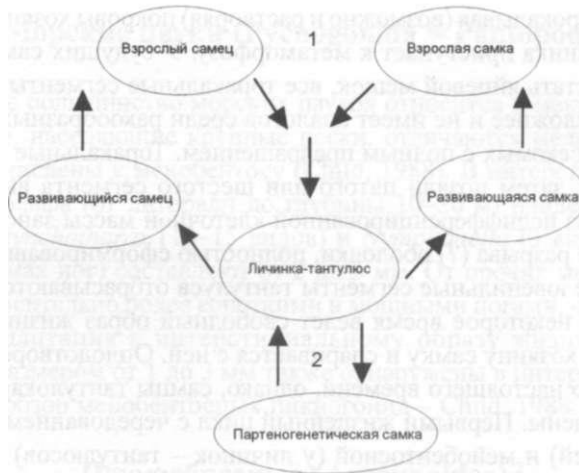


Рис. 3-20. Схема жизненного цикла тантулокарид с чередованием гамогенетической (1) и партогенетической (2) фаз, по П.Н.Корневу и А.В.Чесунову (2005).

Детальное описание морфологии, жизненного цикла и зоогеографии тантулокарид можно найти в работах Бокшелла и Хейса (Boxshall, Huys, 1989; Boxshall, 1991, Huys, 1991; Huys et al., 1993). Зрелая самка тантулокариды состоит из головы и яйцевого мешка. Тело не сегментировано и лишено каких-либо придатков. Голова прикрыта сверху головным щитком, на котором в некотором количестве присутствуют поры и сенсиллы. Снизу на голове находится ротовой диск, которым самка прикреплена к телу хозяина. Питается самка прокалывая покровы хозяина стилетом, расположенным в центре ротового диска. У некоторых видов описаны трубчатые структуры, «прорастающие» от ротового отверстия внутрь тела хозяина и служащие для транспорта пищи.

Тело взрослого самца состоит из цефалоторакса (возникающего из слияние двух первых торакальных сегментов), четырех свободных торакальных сегментов и уросомы, состоящей из генитального (седьмого торакального) и нескольких абдоминальных сегментов. В задней части цефалоторакса несет две пары хорошо развитых плавательных ног, а в передней - сенсорные папиллы, которые могут рассматриваться как гомологи антеннул. Сверху цефалоторакс прикрыт спинным щитом. Каждый из свободных сегментов торакса несет одну пару плавательных ног. Взрослые самцы не питаются - цефалоторакс лишен рта и ротовых придатков.

Личинка тантулокарид - тантулус - ведет свободный образ жизни. По-видимому, в жизненном цикле тантулакарид есть только одна личиночная стадия - из яйцевого мешка самки выходит полностью сформировавшаяся личинка. Ее тело длиной 85-150 мкм состоит из головы с оральным диском, 6 торакальных сегментов, несущих плавательные ноги (первые пять пар - двуветвистые) и уросомы, включающей у разных видов от 2 до 6 сегментов. Вышедшие из яиц тантулусы какое-то время (продолжительность этой стадии неизвестна) ведут свободный бентический образ жизни и, скорее всего, не питаются. На этой стадии их можно обнаружить в мейобентосных пробах. Затем личинка находит хозяина и прикрепляется к нему

ротовым диском, прокалывая (возможно и растворяя) покровы хозяина. Вскоре после прикрепления личинка приступает к метаморфозу. У будущих самок позади головы начинает отрастать яйцевой мешок, все торакальные сегменты резорбируются. Развитие самцов сложнее и не имеет аналогов среди ракообразных, напоминая отчасти развитие насекомых с полным превращением. Торакальные сегменты тантулуса раздуваются, затем позади пятого или шестого сегмента вырастает мешок, внутри которого из недифференцированной клеточной массы заново формируется тело самца. После разрыва (?) оболочки, полностью сформировавшийся самец выходит в воду, а все ювенильные сегменты тантулуса отбрасываются. Судя по строению тела, самец некоторое время ведет свободный образ жизни, затем находит прикрепленную к хозяину самку и спаривается с ней. Оплодотворение, скорее всего, внутреннее. До настоящего времени, однако, самцы тантулокарид в свободном состоянии не найдены. Первыми жизненный цикл с чередованием паразитической (у взрослых особей) и мейобентосной (у личинок - тантулюсов) фазами описали Бокшелл и Линкольн (Boxshall, Lincoln, 1987; Boxshall 1991). Более сложный вариант жизненного цикла с чередованием поколений (рис. 3-20) у этих животных приводят П.Н. Корнев и А.В. Чесунов (Корнев, 2004; Корнев, Чесунов, 2005). Однако, до сих пор в жизненном цикле этих животных остается много загадок.

Тантулокариды широко распространены в Мировом океане от сублиторали до абиссали. Первоначально они считались исключительно холодноводной группой, однако в последние годы они обнаружены в Средиземном море при температуре воды 18 °С (Boxshall, Huys, 1989). Недавно свободноживущие личинки и самцы, паразитирующие на гарпактикоидных копеподах, найдены вблизи от гидротермальных источников на Галапагосском рифте (Huys, Conroy-Dalton, 1997). Несмотря на слабую изученность фауны тантулокарид, уже очевидно, что роды их имеют всесветное распределение: виды рода *Basipodella* известны из Атлантического и Тихого океанов, род *Doryphallophora* встречается у берегов Новой Зеландии и к северу от побережья Англии, виды рода *Microdajus* известны из глубоководных котловин северо-восточной Атлантики, а также - с побережья Норвегии, из пролива Скагеррак и из моря Росса. Недавно тантулокариды (взрослые особи, паразитирующие на гарпактикоидных копеподах и танаидах) обнаружены и в Белом море, на илистом грунте на глубинах 40-100 м (Корнев, 2004; Корнев, Чесунов, 2005).

Все известные тантулокариды паразитируют только на мейобентосных ракообразных. Больше всего находок тантулокарид сделано на гарпактицидах, один вид описан с остракоды, несколько видов - с мелких танаид, изопод и кумовых. Таким образом, тантулокариды представляют собой замечательный и пока единственный пример полностью мейобентических паразитов: весь жизненный цикл и паразитов, и их хозяев осуществляется в пределах мейобентосного блока донной экосистемы.

Другие группы ракообразных

Кроме гарпактикоидных копепод, остракод и тантулокарид, в мейобентосе встречаются представители следующих таксонов ракообразных: Tanaidace, Isopoda, Amphipoda, Mystacocarida, Cumacea.

Морские пауки (Pycnogonida = Pantopoda)

подавляющее большинство морских пауков относится к макробентосу, однако, несколько видов, населяющие крупные пески, отличаются мелкими размерами и могут быть причислены к мейобентосу (Child, 1988). В интерстициальных биотопах верхнего шельфа (от литорали до глубины 10-30 м) найдены представители двух родов - *Rhynchothorax* (14—15 видов) и *Nymphonella* (3 вида). Размеры этих организмов (размах ног) составляют от 2 до 5 мм. От прочих морских пауков они отличаются относительно более короткими и мощными ногами, что может рассматриваться как адаптация к интерстициальному образу жизни. Три вида рода *Anoplodactylus* размером от 1 до 3 мм также обнаружены в интерстициальных биотопах. Краткий обзор мейобентосных пикногонид - Child, 1988.

Паукообразные (Arachnoidea)²

Морские клещи (Acari: Halacaroidea) и другие группы

Рис. 3-21

Морские клещи представляют собой таксономически обособленную группу, которую одни систематики рассматривают как семейство Halacaridae в составе отряда Acariformes подкласса Acari (Newell, 1947; Green, Macquitty, 1987), а другие - как надсемейство Halacaroidea с единственным семейством Halacaridae (Krantz, 1978). К настоящему времени известно 1018 морских видов галакарид, относящихся к 51 роду (Bartsch, 1988; 1996; 2004; Walter, Proctor, 1999). Морские клещи распространены во всем диапазоне глубин океана - от супралиторали до абиссали (самая глубоководная находка на сегодня - 6850 м (Янковская, 1978)), наибольшее видовое разнообразие зарегистрировано на верхнем шельфе, в фиталях. Галакариды являются первично морской группой, находки в пресных и солоноватых водоемах рассматриваются как вторичное заселение.

В большинстве биотопов галакариды достаточно редки и обычно не входят в число доминирующих групп. В сообществах мейобентоса фиталя их участие более заметно. На талломах литоральных бурых водорослей (*Fucus* и *Ascophyllum*) на побережье Новой Шотландии (Канада) галакариды составляют от 3 до 35 % от всей эпифауны (Johnson, Scheibling, 1987), а на красных водорослях в северной части Балтийского моря (р-н Аско) - до 15 % от численности мейофауны (Kautsky, 1974). Довольно обычны галакариды и на так называемых «вторичных» субстратах - они регулярно встречаются среди щеток мидий, в щелях между домиками баянусов и на губках.

Галакариды отличаются достаточно длинным для мейобентосных организмов жизненным циклом - около одного-полутора лет (Маккавеева, 1966, Straarup, 1968). Эмбриональное развитие галакарид длится 1-3 месяца, стадия личинки - от 7 до 49

² В работе над этим разделом большую помощь оказал И.Э.Смелянский, которому автор искренне благодарен.

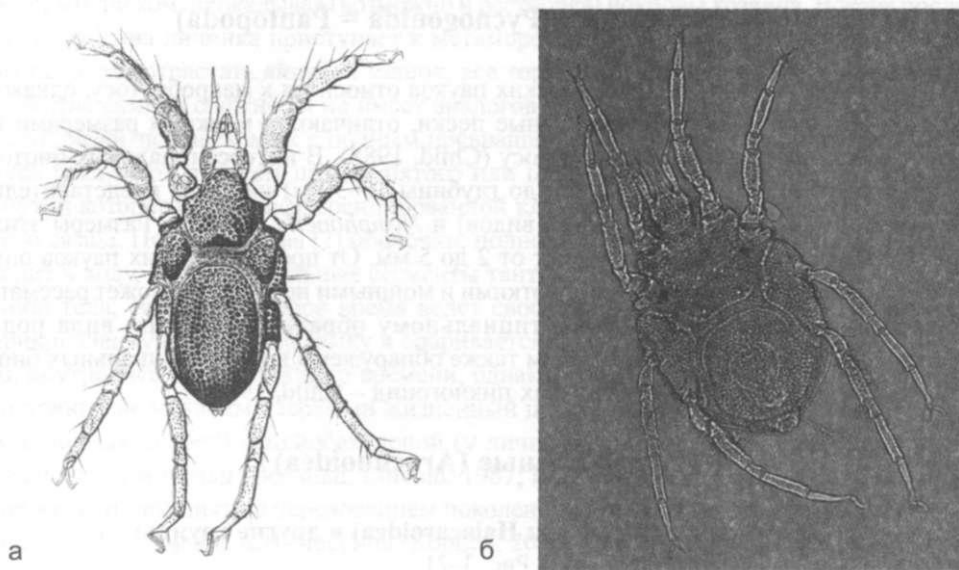


Рис. 3-21. Морские клещи - галакариды. а - *Halacarus pulcher* (по Lohman, 1893); б - *Copidognathus granulatus* (фото М. Анциферовой).

дней, протонимфы - 1-3 месяца, дейтонимфы - 3-5 месяцев, имаго - 5-7 месяцев. (Pugh, King, 1986). Растут галакариды не в период линьки, как большинство членистоногих, а в межлиночный период за счет растяжения кутикулы. Ювенильные особи обитают в тех же биотопах, что и взрослые. Покоящиеся стадии неизвестны (Bartsch, 1989). Наиболее полные обзоры по группе - Соколов, 1952, Bartsch, 1989.

Кроме галакарид, в мире известно еще более 160 видов клещей, обитающих на литорали, хотя разные литоральные биотопы изучены очень неравномерно, недостаточно данных об илистых биотопах, в частности о мангровых лесах и соленых маршах (Proches, Marshall, 2001). На литорали можно встретить представителей всех основных групп свободноживущих клещей (Mesostigmata, Prostigmata, Oribatida и Astigmata), а среди Ixodida известен вид, паразитирующий на морских змеях. Однако только две группы (помимо галакарид) представлены в море специализированными семействами или надсемействами.

Панцирные клещи (Oribatida: Cryptostigmata, Sarcoptiformes), одна из крупнейших по таксономическому разнообразию и общей численности групп клещей, на литорали представлена, главным образом, небольшим специализированным надсемейством Ameronothroidea. Оно включает семейства Ameronothridae, Fortuyniidae и Selenoribatidae, куда входит 16 современных родов и более 60 видов. Все три семейства преимущественно морские, но включают также наземные виды, обитающие вдали от моря (главным образом в высоких широтах и высокогорьях обоих полушарий) (Marshall, Convey, 2004). Являясь специализированными обитателями литорали, орибатиды надсемейства Ameronothroidea не могут быть названы собственными водными животными, так как активны только во время отлива; тем не менее они питаются водными организмами (водорослями, реже беспозвоночными) и

должны считаться членами литоральных сообществ (Schatz, Behan-Pelletier, 2008; Proches, Marshall, 2001). Помимо этого на литорали могут встречаться и другие орибатиды, относящиеся к другим, преимущественно наземным, семействам. Среди них есть и специфические литоральные виды, как, например, *Zygoribatula thalassophila* - представитель рода, широко населяющего самые различные (особенно аридные) континентальные биотопы. Неспецифичные для литорали виды тоже могут демонстрировать высокую встречаемость в этом биотопе. Так, на литорали европейской Атлантики от Португалии до Северной Германии встречаемость *Zachvatkinibates quadrivertex* и *Hermannia pulchella* - видов, обитающих и в наземных биотопах, - не ниже, чем специализированных литоральных *Ameronothrus* spp. (Weigmann, 2008).

Другая относительно многочисленная группа клещей - семейство Hyadesiidae (Astigmata) включает 3 рода и около 40 видов, большинство которых обитает на морской литорали, а часть - в континентальных водоемах (в том числе пресных) и в заполненных водой дуплах деревьев тропических дождевых лесов. Гиадезии на литорали питаются водорослями и лишайниками; описана их симбиотическая (?) связь с мидиями (Buckling 1998; Saceres-Martinez et al., 2000).

Моллюски (Mollusca)

Видовое разнообразие мейобентосных моллюсков невелико. В интерстициальных биотопах литорали и верхней сублиторали обитают бороздчатобрюхие моллюски Neomeniomorpha (или Solenogastres). Мельчайшие представители второго подкласса аплакофор - Caudofoveata - известны, преимущественно, из глубоководных биотопов, до 7 000 м. Всего к настоящему времени описано менее 20 видов мейобентосных аплакофор. Небольшое количество мелких видов известно у гастропод и двустворчатых моллюсков. По численности и видовому разнообразию мейобентосные моллюски сильно уступают массовым группам мейобентоса, однако молодь двустворчатых моллюсков (спат) в сезон оседания может быть одним из самых массовых компонентов псевдомейобентоса. Мейобентосные моллюски представляют интерес как объект для изучения миниатюризации и адаптации к жизни в интерстициали, однако, этот вопрос остается пока недостаточно исследованным.

Иглокожие (Echinodermata)

К мейобентосу относится несколько видов голотурий, не превышающих во взрослом состоянии 1,5-2 мм. Известно очень немного видов миниатюрных голотурий, однако появляются все новые находки даже в таких изученных районах, как прибрежные воды Бельгии (Massin et al., 2005).

Мшанки (Bryozoa)

Среди колониальных макробентосных животных, составляющих тип Bryozoa, в последние десятилетия обнаружены три вида, относящиеся к мейобентосу. Это

одиночные аутозооиды, иногда с прикрепленными к ним ктенозооидами, размером около 1 мм. В настоящее время известно три вида одного рода - *Monobryozoon ambulans*, обитающий в амфиоксусных песках и на ракуше в Северном море; *M. bulbosum*, найденный на мелководьях Северной Каролины и *M. sandersi*, описанный с глубины 805-811 м у северо-западного побережья США. Эти три вида составляют отдельное семейство Monobryozoontidae. Мелкие формы, размером 1-2 мм, состоящие из небольшого числа зооидов, известны и в других семействах мшанок. Большинство микроскопических мшанок описано с нижнего шельфа (100—400 м) и из батинальных и абиссальных глубин. Некоторые авторы (Giere, 2009; Winston, Migotto, 2005) рассматривают в составе мейобентоса микроскопические колониальные формы, инкрустирующие частицы песка.

Щетинкочелюстные (Chaetognata)

Среди этих крупных и, в подавляющем большинстве - планктонных животных, представители рода *Spadella* перешли к эпибентническому образу жизни. Среди них есть миниатюрные формы, длиной несколько миллиметров, а описанная недавно *Spadella interstitialis* (Kapp, Giere, 2005) длиной всего около полутора миллиметров ведет истинно интерстициальный образ жизни, проникая в крупный песок на глубину до 15 см.

Прикрепленные формы микроскопических многоклеточных

Подавляющее большинство мейобентосных многоклеточных - организмы очень подвижные. Подвижность указывается как один из общих признаков мейобентоса как экологической группы. Однако, миниатюрные формы есть и среди таксонов животных, ведущих обычно прикрепленный образ жизни. Кроме упомянутых в предыдущем разделе мшанок, к «прикрепленному мейобентосу» относятся микроскопические асцидии, представленные несколькими родами (Monniot, Monniot, 1992) и брахиоподы. Среди последних известен единственный вид - *Gwynia capsula*, размером до 1,5 мм, живущая как на камнях, так и в интерстициальных биотопах битой ракуши (Swedmark, 1967). По-видимому, общей адаптацией всех этих организмов к интерстициальному образу жизни является относительно слабый контакт с субстратом, способность открепляться и прикрепляться к частицам песка снова.

Морфологические адаптации мейобентосных животных

Специальных работ, касающихся происхождения мейофауны в целом, до сих пор не существует, однако, проблема морфологических адаптации к интерстициальному образу жизни обсуждается в ряде работ, выполненных на отдельных таксономических группах. С накоплением данных по сравнительной анатомии и морфологии отдельных таксонов интерстициальной фауны и, шире, мейобентоса, меняется представление о их филогенетическом положении. Ранние взгляды на ис-

ходную примитивность микроскопических представителей соответствующих таксонов сменились представлениями о миниатюризации, как об одном из направлений адаптивной радиации крупных таксономических групп. Наиболее показателен пример турбеллярии, для которых отряд Acoela - бескишечные турбеллярии, один из массовых компонентов интерстициальной фауны песчаных пляжей - долгое время считался наиболее примитивным. Однако, исследования последних лет показали, что редукция пищеварительной системы и другие упрощения организации - вторичны и связаны с миниатюризацией при переходе к жизни в капиллярных пространствах. Аналогично, среди нематод наиболее примитивные представители отряда Euphlida отличаются наиболее крупными размерами. Иногда их длина достигает нескольких сантиметров, так что формально они должны быть отнесены к макробентосу. Например, в таблицах старых гидробиологических работ, посвященных макробентосу, можно найти записи типа: «Nematoda - 5 экз.», в них речь идет именно об этих видах, уловленных макробентосными орудиями сбора. Однако расцвет группы свободноживущих нематод связан с освоением биотопов мейобентоса и миниатюризацией, достигающей своих пределов у глубоководных представителей класса. В то же время, морские мейобентосные виды тихоходок, объединяемые в отряд Arthrotardigrada, являются исходной группой, а освоение пресноводных и наземных биотопов отрядом Eutardigrada сопровождалось некоторым увеличением размеров тела. До относительно недавнего времени большинство мейобентосных представителей полихет объединяли в отряд Archeannelida, однако, по современным представлениям, этот отряд признан искусственным объединением микроскопических представителей нескольких давно известных отрядов. Предполагается, что, в большинстве случаев происхождение интерстициальных полихет связано с неотенией (Westheide, 1987). Неотеническое происхождение предполагается и у ряда других групп, представленных в мейобентосе единичными видами.

Существует три группы гипотез происхождения мейобентоса как экологической группы:

1. Исходная группа, от которой произошел макробентос. Это предположение выдвинул Боаден (Boaden, 1975, 1977, 1989), изучавший мейобентос тиобиоса. Он предположил, что население сероводородных слоев морских осадков представляет собой сохранившийся «осколок» древней биоты бескислородной атмосферы докембрия. Эти идеи не получили, однако, подтверждения. Фауна нематод сероводородных зон весьма молода, уровень ее своеобразия для нематод не превышает видового (Гальцова, Мокиевский, 1990; см. также гл. 8). Освоение зон дефицита кислорода и восстановительных биотопов происходило много позже формирования основных таксонов мейобентоса.

2. Происхождение мейобентосных организмов от макробентосных могло идти через редукцию планктонной стадии и неотению. Эта гипотеза, выдвинутая В. Вестхайде (Westheide, 1987), объясняет не столько причины, сколько возможные пути происхождения отдельных мейобентосных групп, например, интерстициальных полихет.

3. С предположениями Вестхайде о путях становления мейофауны перекликается «гипотеза экологических причин» Варвика и Ватцина - избегание конкуренции с личинками макробентоса, как непосредственный механизм, приводящий к

миниатюаризации. Основанием для выдвижения этой гипотезы послужили наблюдения над размерными спектрами мейо- и макробентоса на дне и планктона в толще воды (Warwick, 1984, Warwick et al., 1986; Warwick, Joint, 1987; Watzin, 1983, 1985, 1986). Эти спектры оказались комплементарны, что может рассматриваться как результат конкурентного исключения, приведшего к расхождению ниш. Однако ответа на вопрос о направлении эволюции эта гипотеза не дает. Сам Р. Варвик предположил, в частности, что макробентос как экологическая группа мог появиться в результате конкуренции с мейобентосом (Warwick, 1989).

Возможно, что сама постановка вопроса о происхождении мейобентоса как единой экологической группы менее продуктивна, чем эволюционно-филогенетический анализ основных групп в его составе. В этом случае решение проблемы происхождения мейобентоса распадается на серию вопросов о филогении, происхождении и эволюционных тенденциях в каждой группе организмов отдельно.

В целом, при высоком видовом разнообразии мейофауны (при значительно меньшей степени изученности, видовое богатство макро- и мейобентоса отдельных бассейнов вполне сопоставимо), таксономический ранг специфичных мейобентосных таксонов относительно низок. В зависимости от принимаемого объема и состава типов Animalia, исключительно мейобентосными типами можно назвать лишь несколько. В системе, принятой, например, в учебнике В.А. Догеля (1981), исключительно мейобентосными организмами представлен только один тип - Tardigrada. При более узкой трактовке объема типа (например, согласно списку, опубликованному Ассоциацией мейобентологов (The International Association... , 2005)), к специфичным мейобентосным типам должны быть добавлены еще четыре: Gnathostomulida, Kinorhyncha, Loricifera и Gastrotricha (в принимаемой нами системе первый относится к плоским червям, а три остальных составляют отдельный тип Cephalorhyncha). Среди таксономических категорий более низкого ранга (от классов до отрядов) число специфически мейобентосных таксонов резко возрастает. При этом, доля типов, имеющих мейобентосные виды, весьма велика - в любой из принятых систем животных, представители более половины типов могут быть встречены в мейобентосе. Т.е. освоение интерстициальных и других мейобентосных биотопов происходило во многих таксонах независимо и, часто, вполне успешно. При этом для большинства групп, филогенетические отношения в которых представляются выясненными, мейобентосные таксоны не входят, как правило, в число наиболее примитивных. Явным исключением следует считать тихоходок. Подавляющее большинство морских видов тихоходок относятся к классу Heterotardigrada, который, скорее всего, предшествовал в истории появлению наземных Eutardigrada.

Соответственно, в каждой группе освоение адаптивной зоны мейобентоса шло своим путем и приводило к появлению различных адаптации. Однако сходство решаемых задач зачастую приводило к конвергентному сродству морфологических ответов - многие адаптивные признаки мейобентосных организмов принципиально сходны в разных, зачастую - далеких, таксономических группах.

Олаф Гире (Giere, 1993) предложил классификацию морфологических адаптации мейобентосных организмов. Она включает четыре группы механизмов - адаптации к жизни в тесных капиллярных пространствах: удлиненное и гибкое (червеобразное) тело и миниатюаризация; адаптации к подвижному субстрату - подвиж-

ность, развитие прикрепительных органов, защитных структур и арматуры; адаптации к жизни в трехмерном пространстве и темноте - развитие органов равновесия, редукция глаз и пигментов; адаптации, связанные с размножением и развитием - уменьшение числа яиц, переход к внутреннему оплодотворению и живорождению.

Эта классификация позволяет систематизировать сведения о морфологии мейобентосных организмов, хотя она и не свободна от некоторых недостатков. Так, первая группа адаптации относится не ко всему мейобентосу, а только к интерстициальным формам, как это видно на примере гарпактицид (Nodt, 1971, см. главу 8). Вторая группа адаптации тоже более свойственна обитателям подвижных песков прибойной зоны, однако многие признаки (хвостовые железы нематод, выделяющие клейкий секрет, коготки тихоходок, сильное развитие шипов и щетинок) свойственны многим мейобентосным группам. Среди адаптации третьей группы необходимо упомянуть развитые танго- и хеморецепторы - характерный признак многих мейобентосных организмов из различных таксонов. Так, например, морские тихоходки, относящиеся к классу Heterotardigrada, отличаются от наземно-пресноводных эутардиград (класс Eutardigrada) именно развитием головных сенсилл. Также можно сказать и о нематодах. Примечательно, что у глубоководных нематод (обитающих на глубинах свыше километра) органы химического чувства - амфиды - заметно крупнее, чем у их мелководных родственников, впрочем, это различие не абсолютно, и среди мелководных нематод встречаются формы с крупными амфидами. В то же время редукция светочувствительных органов происходит у мейобентосных организмов далеко не всегда - у многих видов глубоководных нематод светочувствительные пятна («глазки») развиты ни чуть не меньше, чем у литоральных (фитальных) форм, сохраняются светочувствительные органы и в других таксонах мейобентоса (у полихет, олигохет, турбеллярии).

Следствием миниатюризации можно полагать и уменьшение продолжительности индивидуальной жизни особи и длины жизненного цикла мейобентосных животных по сравнению с их более крупными родственниками - у большинства мейобентосных видов, для которых продолжительность жизни особи известна, она, обычно, не превышает одного года. Длина жизненного цикла («от яйца до яйца») составляет от нескольких десятков дней до 10-14 месяцев.

Что касается уменьшения числа мужских, а особенно женских гамет - это, безусловно, следствие миниатюризации мейобентосных форм. Наиболее загадочным представляется общее свойство всех мейобентосных организмов из любых, без исключения, таксономических групп - отсутствие пелагической личинки. Может ли это быть следствием миниатюризации, либо адаптацией к жизни не на поверхности, а в толще осадка. Либо же дело в мелкомасштабной неоднородности среды обитания мейобентоса, при которой разнос личинок на дальние расстояния невыгоден - этот вопрос пока не получил однозначного ответа.

ГЛАВА 4.

Общие закономерности количественного распределения мейобентоса

Представления о биологической структуре Океана и закономерностях размещения организмов по его поверхности были в окончательном виде сформулированы во второй половине XX века в работах Л.А.Зенкевича, его коллег и сотрудников (Зенкевич и др, 1960; 1971). Ими было показано существование отчетливой широтной зональности в распределении биомассы планктона и бентоса. Принципиально сходные закономерности были выполнены для различных групп организмов - фитопланктона, зоопланктона и макробентоса. Однако микроскопические многоклеточные организмы, составляющие отдельную экологическую группу - мейобентос, в эти схемы не включались. Постепенное накопление материала и более равномерное распределение мейобентосных съемок по акватории позволили выявить существование крупномасштабных географических закономерностей в распределении мейобентоса (Мокиевский и др., 2004; Мокиевский и др., 2007; Soltwedel, 2000; Soltwedel et al., 2003; Udalov et al., 2004; Vincx et al., 1994).

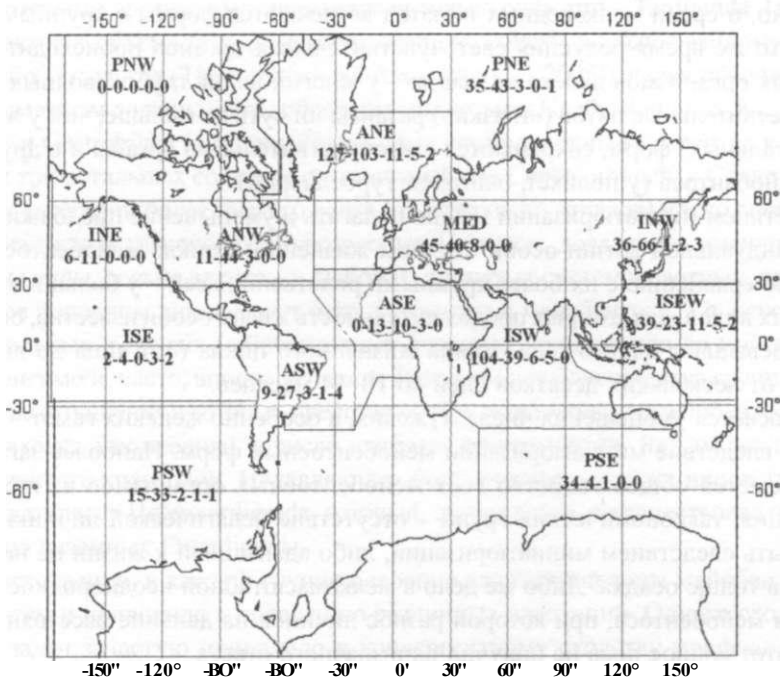


Рис. 4-1. Изученность мейобентоса по районам Океана. Буквами обозначены коды районов Океана, цифрами - количество съемок в базе данных: литораль-сублитораль-батиаль-абиссаль-ультраабиссаль. Границы районов проведены в соответствии с классификацией ASFA (из Мокиевский и др., 2004 с изм.).

В этой главе изложены основные результаты работы по обобщению количественных данных о распределении обилия мейобентоса. Материалом послужили три базы данных, составленные по опубликованным и оригинальным данным. В них включены все доступные авторам публикации, содержащие количественные данные о мейобентосе, его доминирующих группах (нематоды, гарпактициды, остракоды, олигохеты и др.) и основных параметрах среды (глубина, температура, соленость, механический состав грунта) в месте отбора проб. По нашей оценке, собранные данные охватывают не менее 80% публикаций по теме, а распределение точек реально отражает относительную изученность различных районов Океана (Рис. 4—1)

Мейобентос литорали и верхней сублиторали

Приливо-отливная зона традиционно остается самой изученной с точки зрения количественного распределения мейобентоса. Из 883 точек данных, 463 относятся к литорали. Именно в этой зоне обнаружен наибольший разброс значений численности, составляющий шесть порядков - от единиц до 49 000 экз/10 см². Максимальные значения численности (более 10 000 экз/10 см²) отмечены в 18 случаях, при этом 14 из них находятся в северном полушарии (на атлантическом побережье Европы), одна точка - в Средиземном море, одна - на Атлантическом побережье Африки, и две - на юге Австралии. Во всех случаях (за исключением Средиземного моря и Африки) в мейобентосе доминируют нематоды (более 80 % численности). В Северном полушарии все точки максимальных значений находятся между 45 и 56° с.ш. (за исключением средиземноморской станции, лежащей под 34° с.ш.).

На рис. 4—2 представлены все имеющиеся в нашем распоряжении количественные данные по литоральному мейобентосу. Отчетливо видно существование двух максимумов обилия в умеренных зонах и менее выраженный максимум в приэкваториальном районе. В высоких широтах и в субтропиках наблюдаются наименьшие средние значения плотности литорального мейобентоса. Наиболее отчетливо

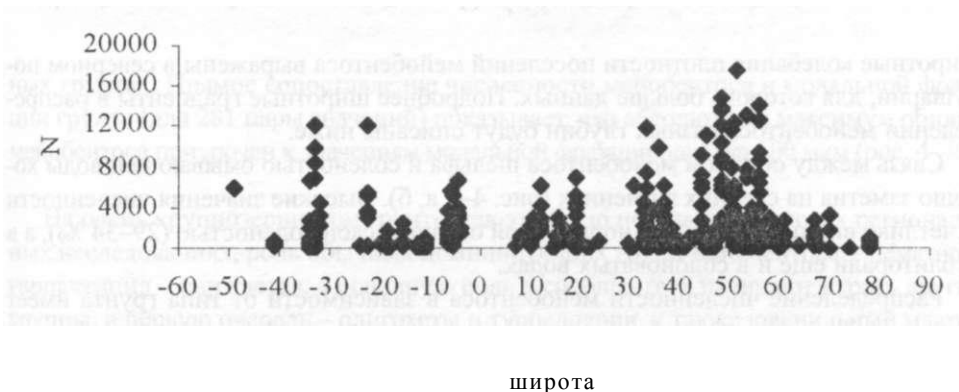


Рис. 4-2. Распределение обилия литорального мейобентоса по широте (экз/10 см²). Отрицательные значения по оси абсцисс - градусы ю.ш., положительные - с.ш. (одна точка - 48827 экз/10 см² с координатами 56° с.ш., 5° з.д. - побережье Шотландии - на графике опущена).

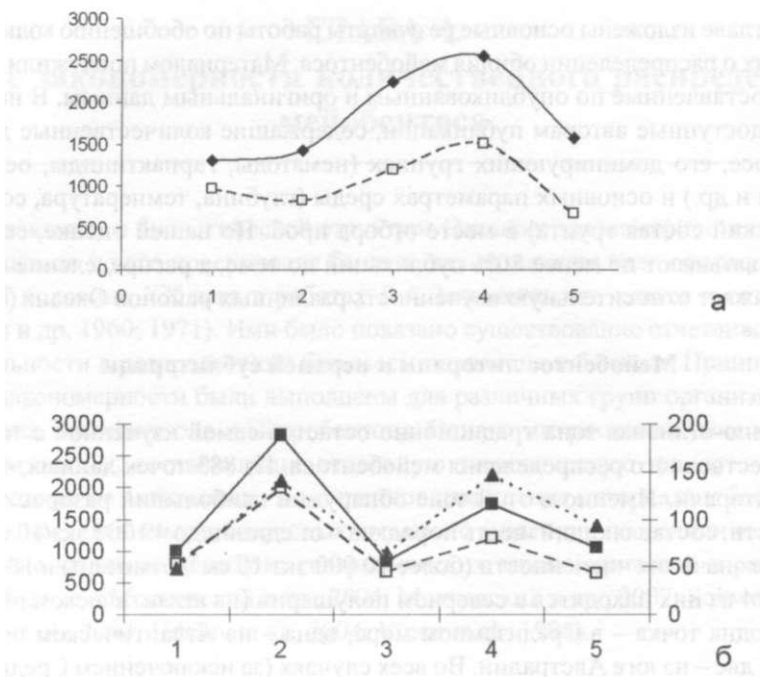


Рис. 4-3. Обилие мейобентоса литорали (а) и sublиторали (б) (экз/10 см²) при разных значениях солености воды: 1 - пресная (0 - 4 ‰, верхние участки эстуариев); 2 - солоноватая (4—14‰); 3 - морская (15-28‰); 4 - океаническая (29-34‰); 5 - гипергалинная (> 34‰). На рис а для каждой группы отмечены средние значения - черные квадраты, сплошная линия; и медианы - белые квадраты, пунктир. На рис. б - средние значения для мейобентоса (черные квадраты, сплошная линия, левая шкала), нематод (белые квадраты, пунктир, левая шкала) и гарпактицид (черные треугольники, тонкий пунктир, правая шкала).

широтные колебания плотности поселений мейобентоса выражены в северном полушарии, для которого больше данных. Подробнее широтные градиенты в распределении мейобентоса разных глубин будут описаны ниже.

Связь между обилием мейобентоса шельфа и соленостью омывающей воды хорошо заметна на средних значениях (рис. 4-3 а, б). Высокие значения численности отчетливо видны в районах с нормальной океанической соленостью (29-34 ‰), а в sublиторали еще и в солоноватых водах.

Распределение численности мейобентоса в зависимости от типа грунта имеет отчетливый максимум в области промежуточных значений модальных фракций грунта (рис. 4~4а, 4-4б). Для анализа использованы 345 точек данных и шесть категорий грунта, выделяемых по модальным фракциям. Средние значения обилия максимальны на илах и мелкозернистых песках, распределение медиан выборок демонстрирует существование одного максимума - на илах, а вид огибающей функции позволяет предполагать высокую вероятность встречи максимальных значений на всех тонких осадках, при отчетливом уменьшении численности на песча-

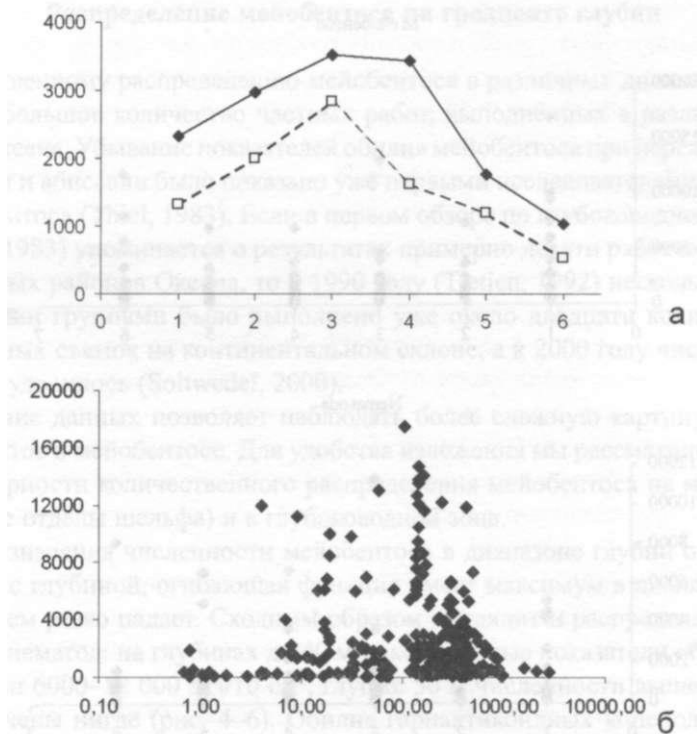


Рис. 4-А. Зависимость обилия мейобентоса литорали (экз/10 см²) от типа грунта (а) и размера модальной фракции (б, мкм, логарифмическая шкала), (а) - средние значения (черные квадраты, сплошная линия) и медианы (белые квадраты, пунктир) для каждой группы. Цифрами на оси абсцисс (а) обозначены типы грунта: 1 - глина (< 37мкм); 2 - тонкий ил (37-64 мкм); 3 - ил (64-125 мкм); 4 - мелкий песок (125-250 мкм); 5 - сред-незернистый песок (250-500 мкм); 6 - крупный песок (> 500 мкм).

ных грунтах. Прямое сопоставление численности мейобентоса и модальной фракции грунта (для 281 пары значений) показывает, что абсолютный максимум обилия мейобентоса приурочен к значениям модальной фракции порядка 100 мкм (рис. 4-4б).

На очень крупнозернистом фунте, как это было показано во многих региональных исследованиях, роль обычных доминирующих фупп мейобентоса - нематод и гарпактицид - снижается, а основную роль в сообществах начинают играть другие фуппы, в первую очередь - олигохеты и турбеллярии, а также ювенильный макро-бентос (Gowing, Hulings, 1976; McLachlan, 1985). Такие осадки характеризуются низкой численностью мейобентоса, однако биомасса его может достигать довольно высоких значений за счет больших индивидуальных размеров особей.

В sublitorali распределение обилия мейобентоса в зависимости от фануло-метрического состава грунта (рис. 4-5) имеет два выраженных максимума для средних и огибающей: один расположен в области самых тонких илов, второй - на фубозернистых песках. Промежуточные типы фунта характеризуются более низки-

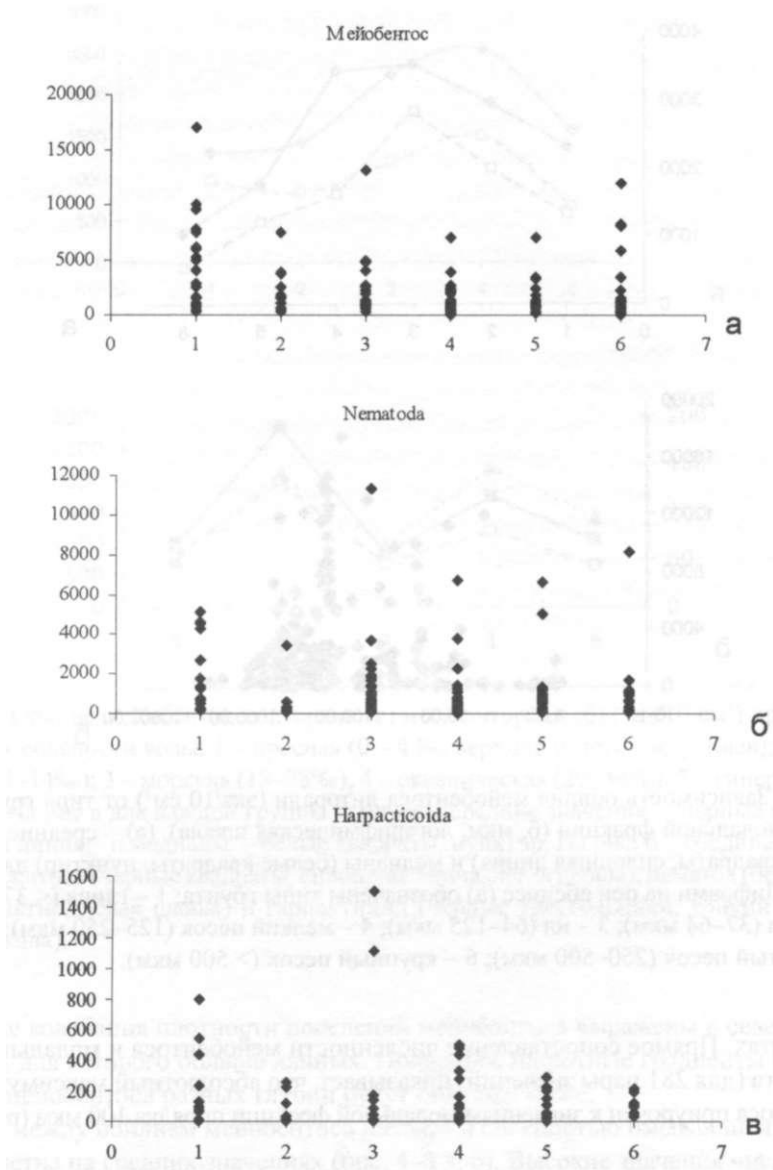


Рис. 4-5. Зависимость обилия мейобентоса сублиторали (экз/10 см²) от типа грунта: 1 - глина (< 37мкм); 2 - тонкий ил (37-64 мкм); 3 - ил (64-125 мкм); 4 - мелкий песок (125 - 250 мкм); 5 - среднезернистый песок (250-500 мкм); 6 - крупный песок (> 500 мкм). (а) - весь мейобентос; (б) - нематоды; (в) - гарпактициды.

ми показателями обилия. При этом средние значения плотности поселений как нематод, так и гарпактикоид убывают с увеличением модальной фракции грунта. Это означает, что второй максимум обилия мейобентоса (на крупнозернистых грунтах) формируется в сообществах с преобладанием других групп мейобентоса (чаще всего - турбеллярии или олигохет) также, как это было показано для литорали.

Распределение мейобентоса на градиенте глубин

Количественному распределению мейобентоса в различных диапазонах глубин посвящено большое количество частных работ, выполненных в различных зонах Мирового океана. Убывание показателей обилия мейобентоса при переходе от шельфа к батии и абиссали было показано уже первыми исследователями глубоководного мейобентоса (Thiel, 1983). Если в первом обзоре по глубоководному мейобентосу (Thiel, 1983) упоминается о результатах примерно десяти работ по мейофауне глубоководных районов Океана, то к 1990 году (Tietjen, 1992) несколькими исследовательскими группами было выполнено уже около двадцати количественных мейобентосных съемок на континентальном склоне, а к 2000 году число таких работ еще раз удвоилось (Soltwedel, 2000).

Накопление данных позволяет наблюдать более сложную картину вертикальных градиентов в мейобентосе. Для удобства изложения мы рассматриваем отдельно закономерности количественного распределения мейобентоса на малых глубинах (верхние отделы шельфа) и в глубоководной зоне.

Средние значения численности мейобентоса в диапазоне глубин от 0 до 117 м не убывают с глубиной, огибающая функция имеет максимум в диапазоне глубин 20[^]0 м, затем резко падает. Сходным образом выглядит и распределение свободноживущих нематод: на глубинах до 40 м максимальные показатели обилия достигают величин 6000-12 000 экз/10 см², глубже 50 м численности выше 4000 экз/10 см² не отмечены нигде (рис. 4-6). Обилие гарпактикоидных копепод с глубиной

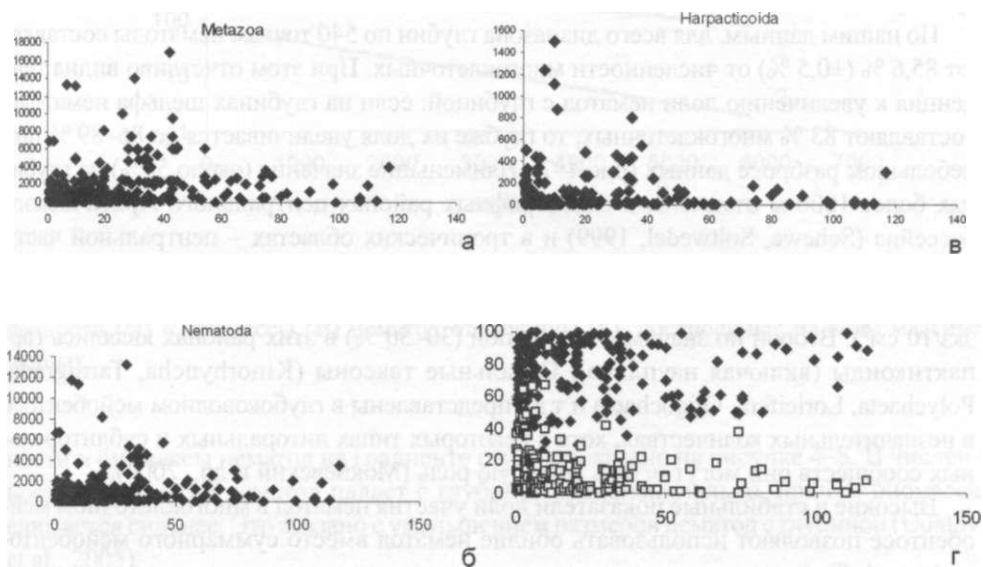


Рис. 4-6. Изменение показателей обилия мейобентоса с глубиной, (а) - весь мейобентос (экз/10 см²), (б) - нематоды, (в) - гарпактициды (экз/10 см²); (г) - соотношение нематод (черные квадраты) и гарпактицид (белые квадраты) в процентах от общей численности мейобентоса. По оси абсцисс - глубина в метрах.

падает, но в целом их распределение должно описываться, скорее, унимодальной функцией, имеющей максимум в средних горизонтах фитали. На глубине 1 м максимальная плотность поселений гарпактицид меняется в пределах от 400 до 500 экз/10 см², на глубинах от 7 до 35 м максимальные значения составляют 800-1500, глубже они не превышают 300 экз/10 см². При сходстве распределений абсолютных показателей обилия нематод и гарпактицид в сублиторали, их относительная роль в сообществах мейобентоса на разных глубинах меняется противоположным образом. Доля нематод с глубиной возрастает, близкие к нулю значения встречаются только до глубины 10 м (рис. 4-6 г). Глубже 50 м нематоды всегда составляют не менее половины от численности всего мейобентоса, а ниже 80 м их доля достигает 80-100 %. Таким образом, участие нематод в сообществах многоклеточного мейобентоса закономерно возрастает с глубиной, начиная с самых малых глубин. Гарпактикоиды, напротив, могут составлять более половины численности мейобентоса только на глубинах до 10 м, глубже 50 м их доля обычно не выходит за пределы 20 % (рис. 4-6 г). Эта тенденция смены относительного обилия основных групп мейобентоса прослеживается и глубже, вплоть до максимальных исследованных глубин.

Среди мейобентосных многоклеточных на глубинах материкового склона и глубже почти всегда доминирующей группой являются нематоды. Т. Зольтведел (Soltwedel, 2000) показал на большой выборке, что в большинстве районов Океана доля нематод превышает 75 % от численности многоклеточного мейобентоса. Только в тропиках (Западная Индия, по данным Ansari et al., 1980, и Северо-Восточная Австралия, Alongi, Pichon, 1988, Alongi, 1992) нематоды составляют менее 60 % от суммарной численности микроскопических многоклеточных.

По нашим данным, для всего диапазона глубин по 540 точкам нематоды составляют 85,6 % ($\pm 0,5$ %) от численности многоклеточных. При этом отчетливо видна тенденция к увеличению доли нематод с глубиной: если на глубинах шельфа нематоды составляют 83 % многоклеточных, то глубже их доля увеличивается до 86-89 % при небольшом разбросе данных (рис 4-7). Наименьшие значения (около 50%) на глубинах более 1000 м отмечены в олиготрофных районах центрального Арктического бассейна (Schewe, Soltwedel, 1999) и в тропических областях - центральной части Индийского океана (Ansari, 2000; Ingle et al., 2000) и тропической Атлантики (Soltwedel, 1997) при низкой общей численности мейобентоса (обычно, менее 100 экз/10 см²). Второй по значимости группой (30-50 %) в этих районах являлись гарпактикоиды (включая науплиев). Остальные таксоны (Kinorhyncha, Tardigrada, Polychaeta, Loricifera, Oligochaeta и т.д.) представлены в глубоководном мейобентосе в незначительных количествах, хотя в некоторых типах литоральных и сублиторальных сообществ они могут играть ведущую роль (Мокиевский и др., 2004).

Высокие и стабильные показатели доли участия нематод в многоклеточном мейобентосе позволяют использовать обилие нематод вместо суммарного мейобентоса (рис. 4-7).

На материале 178 проб из разных глубинных зон Океана мы сопоставили связь биомассы и численности свободноживущих нематод (единственной группы мейобентоса, для которой имеется достаточное количество данных). Изменение числен-

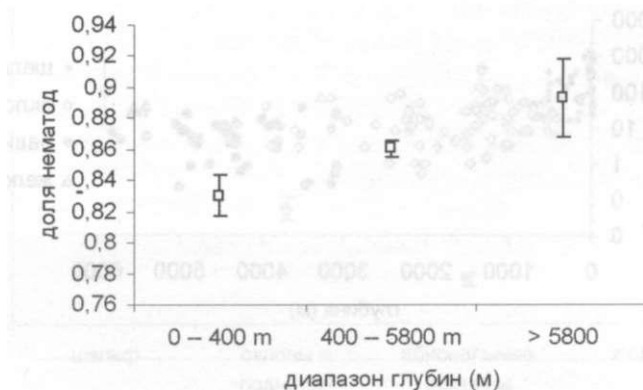


Рис. 4-7. Доля нематод в многоклеточном мейобентосе по диапазонам глубин (средние значения и стандартная ошибка средней).

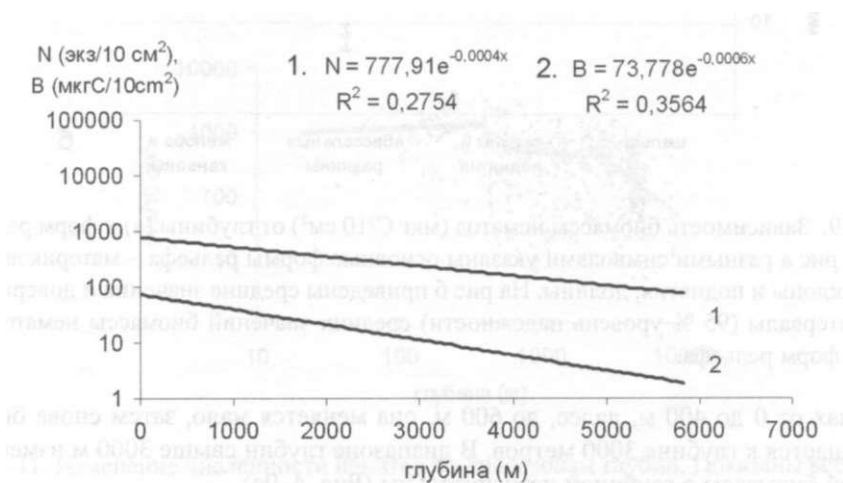


Рис. 4-8. Изменение численности (1) и биомассы (2) нематод на градиенте глубин. Под номерами показаны линии тренда и соответствующие им уравнения зависимости численности (N) и биомассы (B) нематод от глубины (x), построенные на всем массиве данных.

ности и биомассы нематод на градиенте глубин показано на рисунке 4—8. И численность, и биомасса нематод падает с глубиной экспоненциально, причем биомасса снижается сильнее. Это связано с уменьшением размеров нематод с глубиной (Udalov et al., 2005).

Для выяснения связи биомассы нематод с глубиной были использованы данные по 178 точкам, охватывающих диапазон глубин от 0 до 5820 м. Средняя биомасса нематод по диапазонам глубин падает от верхних отделов шельфа к абиссали более чем на порядок. Внутри выделенных диапазонов быстрее всего биомасса падает на

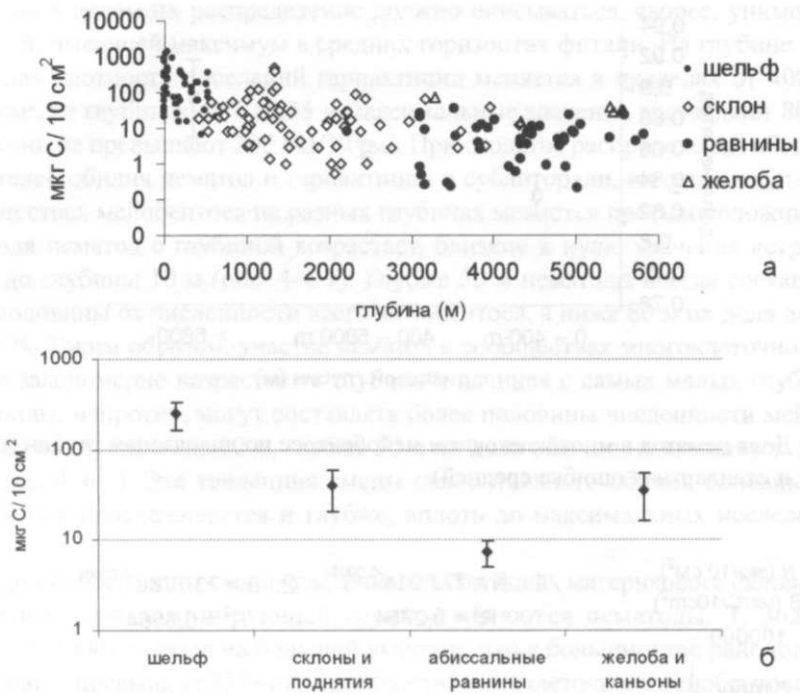


Рис. 4—9. Зависимость биомассы нематод (мкг С/10 см²) от глубины (а) и форм рельефа (б). На рис а разными символами указаны основные формы рельефа - материковая отмель, склоны и поднятия, долины. На рис б приведены средние значения и доверительные интервалы (95 % уровень надежности) средних значений биомассы нематод для тех же форм рельефа.

глубинах от 0 до 400 м, далее, до 600 м, она меняется мало, затем снова быстро уменьшается к глубине 3000 метров. В диапазоне глубин свыше 3000 м изменения средней биомассы с глубиной незначительны (Рис. 4-9а).

Более показательное изменение биомассы нематод не по диапазонам глубин, а по различным формам макрорельефа дна. На рисунке 4-9 (а и б) приведены средние значения биомасс для шельфа, континентального склона, абиссальных равнин и подводных желобов и каньонов. Хотя общая тенденция падения биомассы с глубиной видна не менее отчетливо, обращает на себя внимание гораздо более резкое падение биомассы на шельфе и, в меньшей степени, на континентальном склоне. В то же время, на абиссальных равнинах значения биомассы практически не меняются на интервале в три километра (от 2000 до 5000 м), оставаясь везде одинаково низкими. Форма рельефа может иметь для обилия мейобентоса большее значение, чем глубина как таковая. Так, из рисунка 4—9 б видно, что биомасса нематод в желобах и каньонах достоверно выше, чем на абиссальных равнинах аналогичных глубин. Это вполне согласуется с анализом распределения мейобентоса больших глубин, выполненного в работе (Soltwedel et al., 2003).

В абсолютных величинах при переходе от шельфа к материковому склону численность нематод снижается вдвое (рис. 4-10), а биомасса - почти в десять раз.

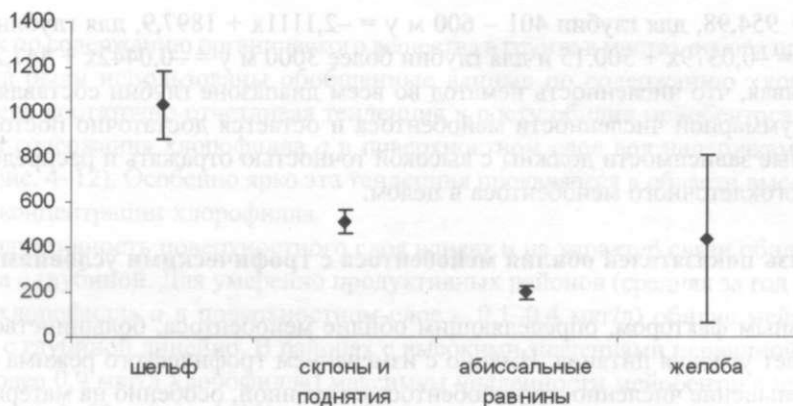


Рис. 4-10. Изменение численности нематод по формам рельефа. Указаны средние значения (экз /10 см²) и 95 %-й доверительный интервал.

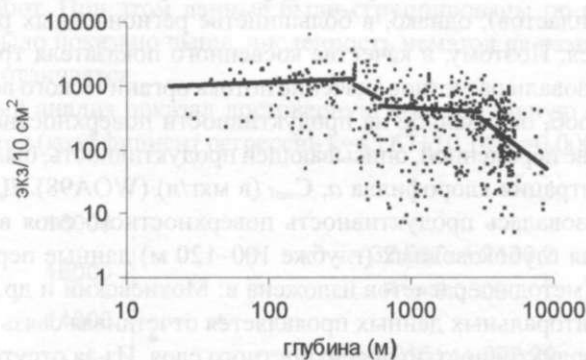


Рис. 4-11. Изменение численности нематод по диапазонам глубин. Показаны все точки данных и линии тренда для отдельных диапазонов глубин: 100—400, 401-600, 601-3000 и более 3000 м.

Именно эту область - зону континентальных окраин - исследовал Т. Зольтведел (Soltwedel, 2000), который рассчитал закономерности падения численности мейобентоса для разных широтных зон океана. Он показал, что в различных зонах обилие мейофауны убывает с глубиной с разной скоростью. В целом по Океану скорость падения численности мейобентоса с глубиной может быть описана функцией $\log N = -0,0001 D + 2,74$, где N - численность организмов (экз/10 см²), D - глубина в метрах.

Накопленные к настоящему времени данные позволяют в единой системе координат привести общий вид характера изменения численности нематод на градиенте глубин (рис. 4—11). Линии тренда, изображенные на графике, аппроксимируются четырьмя линейными уравнениями (где x - глубина (м), а y - численность мейобентоса (экз/10 см²): для диапазона глубин 100-400 м уравнение имеет вид $y =$

$0,8531x + 954,98$, для глубин 401 - 600 м $y = -2,1111x + 1897,9$, для глубин 601 - 3000 м $y = -0,0379x + 500,15$ и для глубин более 3000 м $y = -0,0442x + 447,29$.

Учитывая, что численность нематод во всем диапазоне глубин составляет 83-89% от суммарной численности мейобентоса и остается достаточно постоянной, полученные зависимости должны с высокой точностью отражать и распределение всего многоклеточного мейобентоса в целом.

Связь показателей обилия мейобентоса с трофическими условиями

Основным фактором, определяющим обилие мейобентоса, большинство авторов считает условия питания. Именно с изменением трофического режима связывают уменьшение численности мейобентоса с глубиной, особенно на материковом склоне (Soltwedel, 1997; 2000), а также региональные различия в обилии (Galeron et al. 2000, Vincx et al., 1994).

Для оценки связи «обилие мейобентоса - пищевые ресурсы» наиболее информативны показатели доступности пищи в грунте (C_{org} - содержание органического углерода в грунте или CPE - chloroplastic pigments equivalent, содержание в осадке пигментов хлоропластов), однако, в большинстве региональных работ такие данные не приводятся. Поэтому, в качестве косвенного показателя трофичности местообитания, использовали расчетное значение потока органического вещества (C-Flux) в точке отбора проб, основанное на продуктивности поверхностного слоя воды и глубине. В качестве переменной, описывающей продуктивность, была выбрана средняя за год концентрация хлорофилла a , C_{surf} (в мкг/л) (WOA98). Для сублиторальной зоны использовалась продуктивность поверхностного слоя воды над точкой отбора проб, а для глубоководных (глубже 100-120 м) данные пересчитывались с учетом глубины (методика расчетов изложена в: Мокиевский и др., 2007).

Для всех сублиторальных данных проявляется отчетливая связь между обилием мейобентоса и продуктивностью поверхностного слоя. Из-за отсутствия надежных

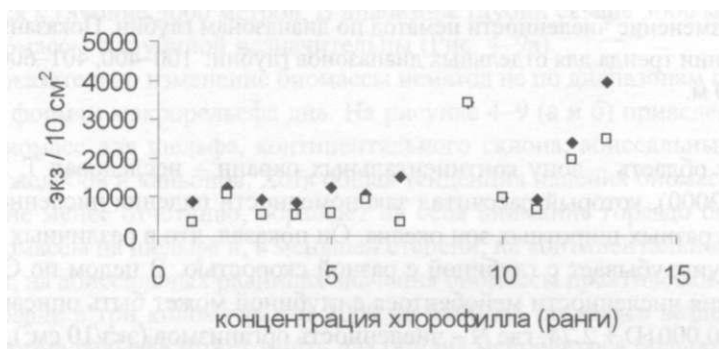


Рис. 4—12. Зависимость численности мейобентоса сублиторали (экз / 10 см²) от продуктивности поверхностных вод (мкг хлорофилла на литр). Средние значения (черные квадраты) и медианы по классам (белые квадраты). Значения концентраций хлорофилла приведены в рангах: 1 - <0,1; 2 - 0,1-0,2; 3 - 0,2-0,3; 4 - 0,3-0,4; 5 - 0,4-0,5; 6 - 0,5-0,6; 7-0,6-0,7; 8-0,7-0,8; 9-0,8-0,9; 10-0,9-1,0; 11 - 1,0-1,5; 12-1,5-3,0; 13->3,0 (мкг хлорофилла на литр).

данных по содержанию органического вещества в грунте в местах отбора проб мейобентоса были использованы обобщенные данные по содержанию хлорофилла. Выявлена достаточно отчетливая тенденция к росту обилия мейобентоса с увеличением содержания хлорофилла *a* в поверхностном слое вод над точками отбора проб (рис. 4-12). Особенно ярко эта тенденция проявляется в области высоких значений концентрации хлорофилла.

Продуктивность поверхностного слоя влияет и на характер связи обилия мейобентоса с глубиной. Для умеренно продуктивных районов (средняя за год концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое - 0,1-0,4 мкг/л) обилие мейобентоса падает с глубиной линейно. В районах с высокими значениями первичной продукции (более 0,9 мкг/л хлорофилла) максимум численности мейобентоса приурочен к глубинам 2-50 м (рис. 4-13).

Влияние условий питания на численность наиболее массового компонента мейобентоса - нематод - было проверено нами на данных, полученных со 110 станций в диапазоне глубин от 140 до 5570 м. В качестве характеристики условий питания использовали содержание пигментов (CPE) в верхних 5 см грунта, взятое из соответствующих работ. При этом данные были сгруппированы по формам рельефа, поскольку, как было показано выше, численность нематод на разных формах рельефа достоверно отличается.

Регрессионный анализ показал достоверную положительную связь CPE с численностью нематод (коэффициент регрессии $k=45,67 \pm 10,14$; $p=0,000$; $R^2=0,158$). Пос-

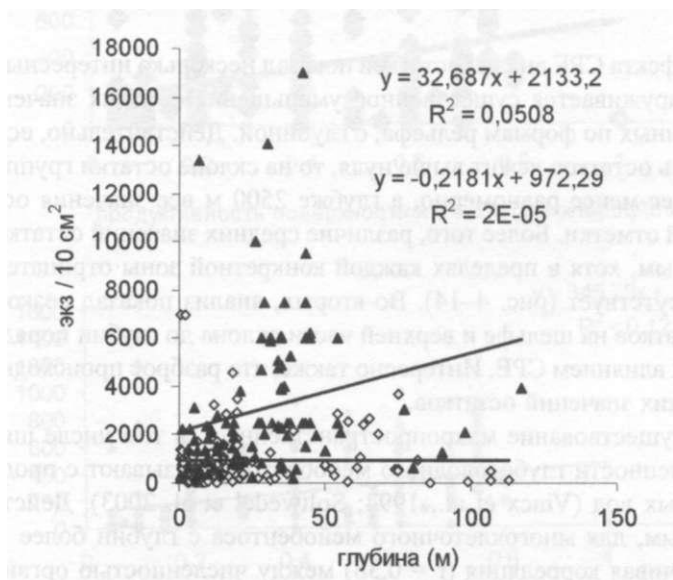


Рис. 4-13. Зависимость численности мейобентоса сублитерали (экз / 10 см²) от глубины (м) в районах с разной продуктивностью поверхностных вод: данные из высокопродуктивных районов обозначены черными треугольниками (средняя за год концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое - более 0,9 мкг/л), из низкопродуктивных (средняя за год концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое - 0,1-0,4 мкг/л) - белыми квадратами.

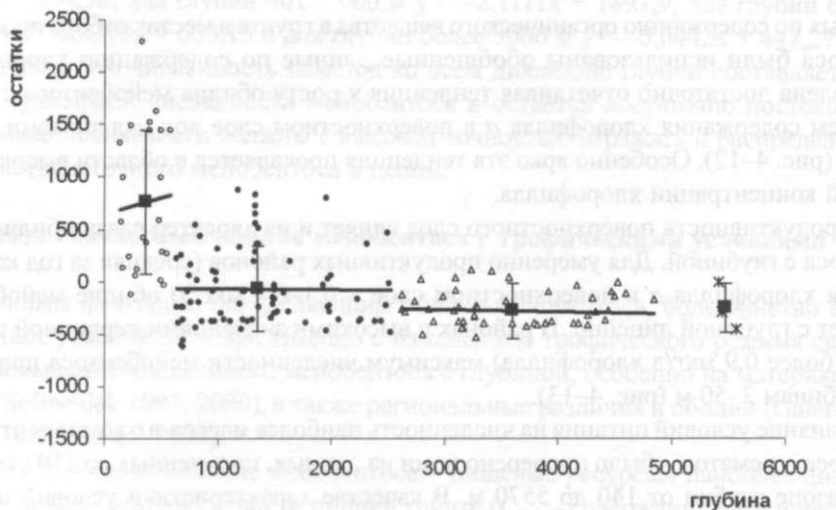


Рис. 4—14. Результаты регрессионного анализа связи численности нематод с трофическими условиями - концентрацией пигментов хлоропластов (CPE). По оси абсцисс - глубина (м, логарифмическая шкала), по оси ординат - остатки (разность между наблюдаемыми значениями численности и значениями, предсказанными регрессионной моделью). Разными символами обозначены данные для разных элементов рельефа: шельф, склон, абиссальные равнины и глубоководные желоба.

ле вычета эффекта CPE анализ остатков показал несколько интересных фактов. Во-первых, обнаруживается существенное уменьшение средних значений остатков, сгруппированных по формам рельефа, с глубиной. Действительно, если на шельфе большая часть остатков лежит выше нуля, то на склоне остатки группируются вокруг нуля более-менее равномерно, а глубже 2500 м все значения остатков лежат ниже нулевой отметки. Более того, различие средних значений остатков оказывается достоверным, хотя в пределах каждой конкретной зоны отрицательная связь с глубиной отсутствует (рис. 4-14). Во-вторых, анализ показал резкое увеличение разброса остатков на шельфе и верхней части склона до глубин порядка 1500 м, не объясняемых влиянием CPE. Интересно также, что разброс происходит в основном за счет высоких значений остатков.

Обычно существование макропространственных (в том числе широтных) различий в численности глубоководного мейобентоса связывают с продуктивностью поверхностных вод (Vincx et al., 1994; Soltwedel et al., 2003). Действительно, по нашим данным, для многоклеточного мейобентоса с глубин более 1000 м существует устойчивая корреляция ($r = 0,38$) между численностью организмов и продуктивностью поверхностного слоя (рис. 4-15а). Численность мейобентоса, собранного в низкопродуктивных районах (средняя за год концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое - менее 0,1 мкг/л), достоверно ниже, чем в умеренно продуктивных районах (средняя концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое 0,1-0,5 мкг/л). Средняя численность многоклеточного мейобентоса в высокопродуктивных районах достоверно выше, чем в других районах. Тем не менее, очень боль-

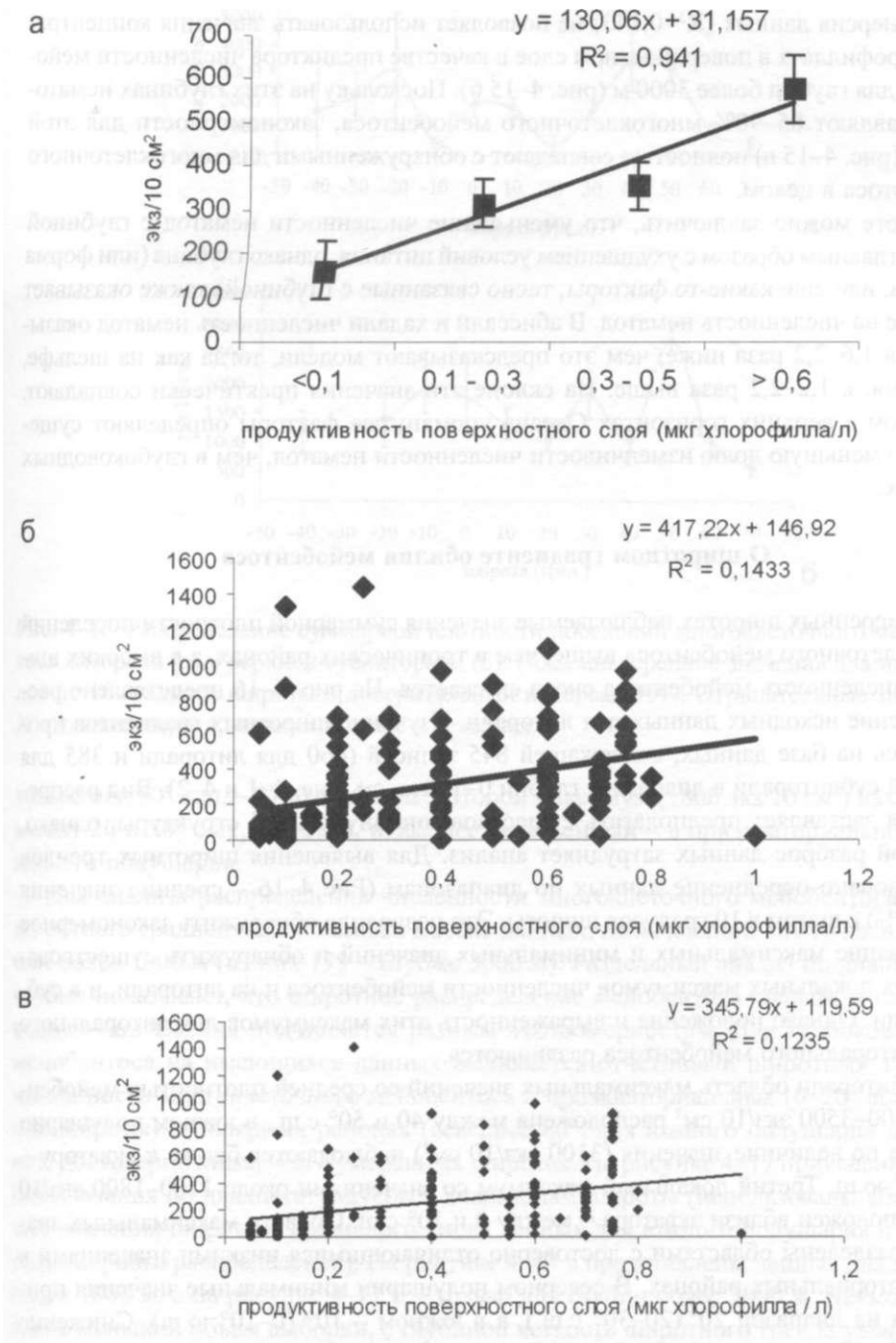


Рис. 4-15. Зависимость численности организмов мейобентоса от продуктивности поверхностного слоя: многоклеточный мейобентос на глубинах более 1000 м (а); многоклеточный мейобентос на глубинах более 3000 м (б); свободноживущие нематоды на глубинах более 3000 м (в).

шая дисперсия данных ($R^2=0,143$) не позволяет использовать значения концентрации хлорофилла а в поверхностном слое в качестве предиктора численности мейобентоса для глубин более 3000 м (рис. 4-15 б). Поскольку на этих глубинах нематоды составляют 85-90% многоклеточного мейобентоса, закономерности для этой группы (рис. 4-15 в) полностью совпадают с обнаруженными для многоклеточного мейобентоса в целом.

В итоге можно заключить, что уменьшение численности нематод с глубиной связано главным образом с ухудшением условий питания, однако глубина (или форма рельефа, или еще какие-то факторы, тесно связанные с глубиной) также оказывает влияние на численность нематод. В абиссали и хадали численность нематод оказывается в 1,6-2,2 раза ниже, чем это предсказывают модели, тогда как на шельфе, напротив, в 1,2-2,2 раза выше. На склоне эти значения практически совпадают. При этом в верхних горизонтах Океана упомянутые факторы определяют существенно меньшую долю изменчивости численности нематод, чем в глубоководных районах.

О широтном градиенте обилия мейобентоса

В умеренных широтах наблюдаемые значения суммарной плотности поселений многоклеточного мейобентоса выше, чем в тропических районах, а в высоких широтах численность мейобентоса снова снижается. На рис. 4-16 представлено распределение исходных данных для литорали. Изучение широтных градиентов проводилось на базе данных, содержащей 845 записей (460 для литорали и 385 для верхней сублиторали в диапазоне глубин 0-120 м, см. рис. 4-1 и 4-2). Вид распределения заставляет предполагать существование внутренней структуры, однако, большой разброс данных затрудняет анализ. Для выявления широтных трендов использовано осреднение данных по диапазонам (Рис 4-16 - средние значения $\pm C1$ 95 %) с шагом в 10 градусов широты. Это позволило обнаружить закономерное чередование максимальных и минимальных значений и обнаружить существование трех локальных максимумов численности мейобентоса и на литорали, и в сублиторали. Однако положение и выраженность этих максимумов для литорального и сублиторального мейобентоса различаются.

На литорали область максимальных значений со средней плотностью мейобентоса 3200-3500 экз/10 см² расположена между 40 и 50° с.ш., в южном полушарии близкие по величине значения (3100 экз/10 см²) наблюдаются ближе к экватору - под 20° ю.ш. Третий локальный максимум со значениями около 1700-1800 экз/10 см² расположен вблизи экватора - между 0 и 10° с.ш. Области максимальных значений разделены областями с достоверно отличающимися низкими значениями в приэкваториальных районах. В северном полушарии минимальные значения приходятся на диапазон 20° (20-30° с.ш.), а в южном - 10° (0-10° ю.ш). Снижение средней плотности в приполярных районах хорошо выражено в северном полушарии и слабее - в южном. Характер широтного градиента верхнесублиторального мейобентоса отчасти напоминает распределение литорального мейобентоса, но при заданном масштабе рассмотрения максимумы менее выражены. Близкие к максимальным для литорали значения средней плотности в сублиторали наблюдаются

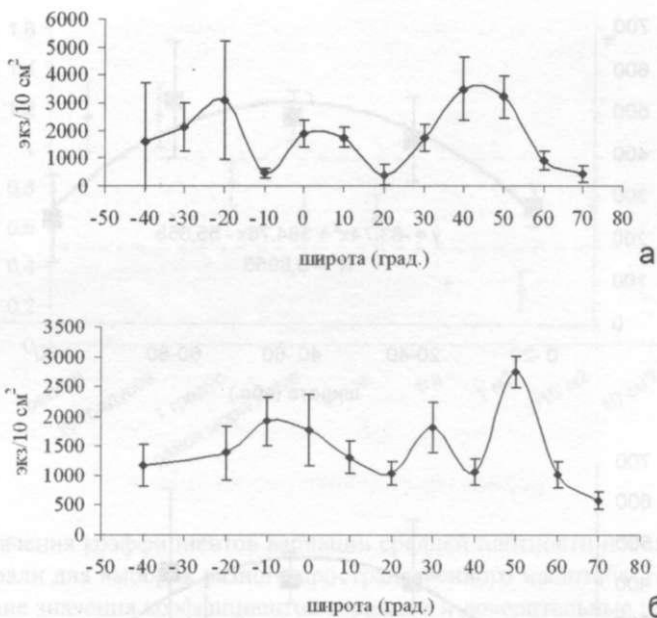


Рис. 4—16. Распределение суммарной плотности поселений многоклеточного мейобентоса литорали (а) и верхней sublittoral (б). Показаны средние значения для интервалов по 10 градусов широты и доверительный интервал 95%. Отрицательные значения X - южная широта, положительные - северная.

только под 50° с.ш. - 2700 экз/10 см². Второй максимум (1800 экз/10 см²) находится между 20 и 30° с.ш., а третий, наименее выраженный - в приэкваториальной зоне южного полушария.

Для анализа распределения численности многоклеточного мейобентоса вдоль широтного градиента использован массив данных, включающий 369 точек для глубин более 1000 м (из них 179 - глубже 3000 м). Раздельный анализ по диапазонам глубин показывает, что широтное распределение мейобентоса шельфа и глубоководных зон Океана подчиняется разным закономерностям. Для глубоководного мейобентоса на имеющихся данных выявляется отчетливый широтный тренд - численность многоклеточного мейобентоса в приэкваториальных (0-20° абсолютной широты) и полярных районах (севернее 80°, для южного полушария данных нет) достоверно ниже, чем в умеренных широтах. На рисунке 4-17 приведены средние значения по двадцатиградусным диапазонам широты (использованы абсолютные значения широты из-за малого числа данных для южного полушария и их неравномерного распределения). На рисунке 4—17 а представлены данные для глубин более 1000 м, а на рисунке 4-17 б - только для глубин более 3000 м. Несмотря на вдвое меньший объем выборки, с глубиной четкость широтного тренда увеличивается.

Для выявления характерных масштабов пространственной вариации плотности поселений мейобентоса литорали мы использовали коэффициенты вариации средней плотности для данных, осредненных по различным интервалам от крупных

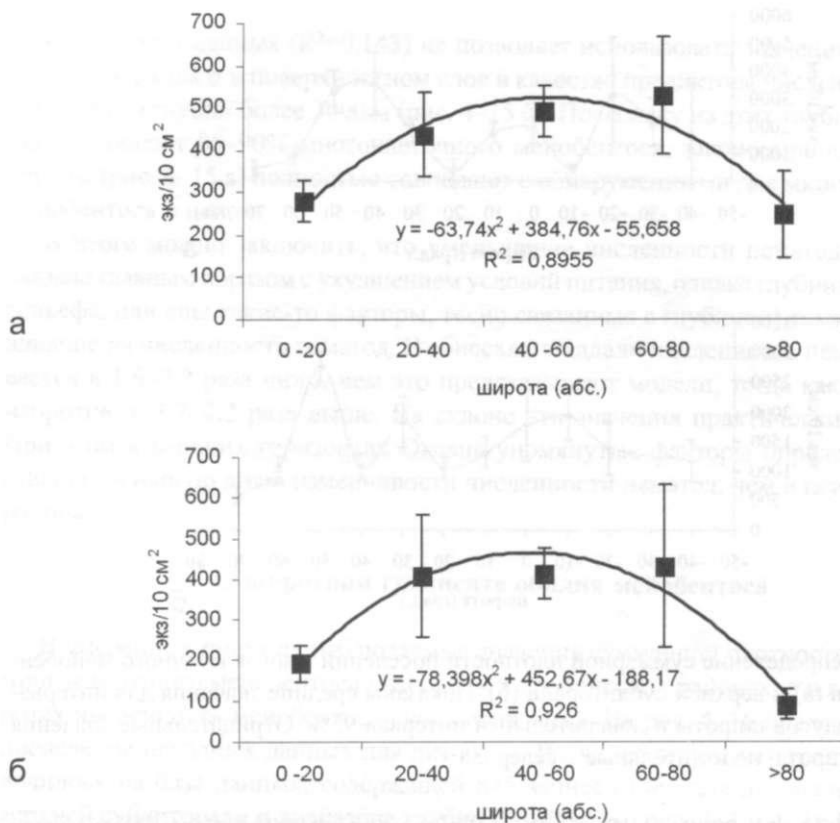


Рис. 4-17. Численность многоклеточного мейобентоса по 20-градусным интервалам абсолютной широты: глубже 1000 м (а); глубже 3000 м (б).

регионов до отдельных пляжей. Коэффициент вариации (отношение стандартного отклонения к среднему значению) служит мерой неоднородности выборки, не зависящей от абсолютной величины средних значений. Коэффициенты вариации были рассчитаны для нескольких масштабов выборок: для регионов (см. рис. 4-1), участков побережья по 10 и по 1 градусу широты (что соответствует длине береговой линии порядка 10^6 м и 10^5 м соответственно), для отдельных районов (10^4 м), бухт и заливов (10^3 м). Результаты расчетов приведены на рис. 4—18 вместе с доверительными интервалами при уровне значимости 0,05. К ним мы добавили серии проб, собранных в разное время на илисто-песчаных пляжах литорали Белого моря в масштабах от небольшой бухты (площадь пляжа около 2 га) до нескольких десятков квадратных сантиметров.

На графике выделены группы, достоверно отличающиеся между собой по уровню внутренней неоднородности. К первой, самой большой группе, должны быть отнесены районы океана протяженностью от 10 градусов по широте и более. Это максимальный уровень неоднородности мейобентоса, на котором проявляются географические различия между регионами (см. рис. 4—2 и 4-16). Внутренняя неоднород-

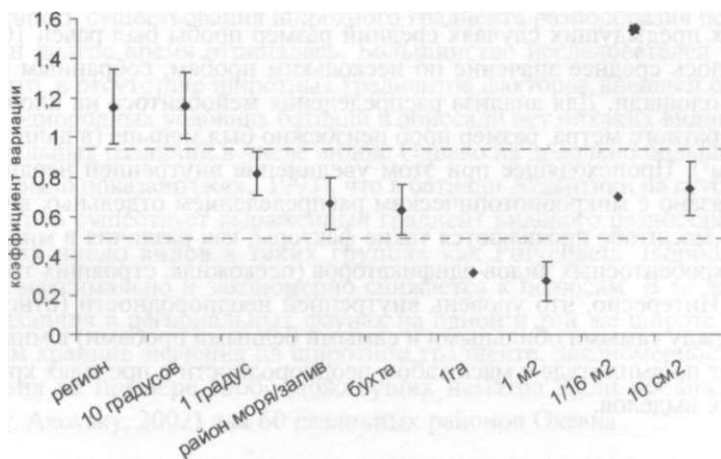


Рис. 4-18. Значения коэффициентов вариации средней плотности поселений мейобентоса на литорали для выборок разного пространственного масштаба. На графике приведены средние значения коэффициентов вариации и доверительные интервалы 95 %.

ность на этом уровне может поддерживаться как региональными, так и локальными факторами. К следующей группе относятся выделы с характерным масштабом порядка сотен километров вдоль береговой линии или акватории площадью от сотен квадратных километров до нескольких гектаров. Даже в самом большом из этих масштабов географические различия уже не выражены, основную роль в поддержании гетерогенности здесь должны играть мезомасштабные вариации, например, различия в гранулометрическом составе грунта, степени прибойности, солёности, высоте над уровнем моря. Именно эти факторы, по мнению большинства исследователей мейобентоса, являются определяющими для этих организмов. Характерно, что в столь широком диапазоне пространственных масштабов (не менее двух порядков по длине береговой линии - от сотни километров до километра и менее) уровень внутренней неоднородности мейобентоса практически не меняется. Это объясняется тем, что для микроскопических многоклеточных наиболее важным фактором являются микро- и мезомасштабные вариации условий среды: в пределах одной бухты или эстуария нематоды и другие мейобентосные организмы находят такой же спектр микробитопов, как и на участке берега длиной в сотни километров.

При переходе к следующему масштабу картина резко меняется. Однородные участки литоральных пляжей, расположенные в пределах одного горизонта и сложенные относительно сходными по составу осадками, заселены мейобентосом гораздо более равномерно. Размеры таких однородных выделов варьируют от нескольких гектаров (на пологих осушках при достаточно высоких приливах) до нескольких квадратных метров (подробнее об этом и следующем уровнях организации сообществ речь будет идти в главе 5).

Увеличение гетерогенности на следующем шаге - внутри квадратного метра и на меньших площадях связано с изменением разрешения метода отбора проб - «зер-

на». Во всех предыдущих случаях средний размер пробы был равен 10 см^2 , либо f_t рассчитывалось среднее значение по нескольким пробам, собранным в пределах небольшой площади. Для анализа распределения мейобентоса на площади менее одного квадратного метра, размер проб неизбежно был меньше (в данном случае 4 см^2 и $0,2 \text{ см}^2$). Происходящее при этом увеличение внутренней неоднородности выборки связано с микробиотопическим распределением отдельных видов и особей. В этом масштабе проявляются такие факторы, как различия в микрорельефе, влияние макробентосных видов-эдификаторов (пескожила, строящих трубки полихет и т.п.). Интересно, что уровень внутренней неоднородности (относительные различия между самыми обильными и самыми бедными пробами) в микромасштабе совпадает по амплитуде с масштабом неоднородности в пределах крупных географических выделов.

Градиенты видового разнообразия

Первая эмпирическая закономерность распределения числа видов в пространстве была отмечена Альфредом Уоллесом в 1859 г. - в наземных экосистемах видовое разнообразие максимально у экватора и снижается по направлению к полюсам. Эта простая и очевидная закономерность, подтвержденная на многих группах организмов, спустя сто лет вызвала оживленную дискуссию в попытках найти ей исчерпывающее объяснение. Все гипотезы, объясняющие увеличение числа видов в тропиках, в итоге сводятся к нескольким группам, выделяемым по ключевому фактору:

- Стабильность климата - предполагается, что в более стабильных климатических условиях тропических лесов может выжить большее число видов, чем в умеренных широтах с сезонным изменением температуры и освещенности. Однако климат тропических широт тоже не отличается постоянством, при относительно стабильной температуре здесь заметна сезонная разница в условиях увлажнения.

- Продуктивность - предполагается, что в тропиках выше ежегодный объем первичной продукции, который способен поддержать большее количество видов.

- Эволюционное время - абсолютный возраст сообществ в тропиках намного превышает срок существования экосистем бореальной зоны. За это время виды, обитающие в тропиках, успели дать намного больше родственных форм и новых таксонов; одновременно здесь сохранилось много реликтовых видов и высших таксонов, вымерших за пределами тропической зоны.

- Внутривидовые взаимодействия (конкуренция, хищничество и т.д.). Роли межвидовых взаимодействий в поддержании и усложнении структуры сообществ посвящена обширная литература (один из наиболее полных обзоров на русском языке - Бигон и др., 1989).

Для морских экосистем существование широтного градиента разнообразия, подчиненного тем же закономерностям, что и на суше, принималось как сам собой разумеющийся факт. Для мелководий сублиторали, ниже нуля глубин, одним из первых эту закономерность показал Сандерс (Sanders, 1968). Он показал, что на одних и тех же типах грунта и в условиях одинаковой солености, в тропических районах разнообразие жизни в бентосе выше, чем в бореальной зоне.

Возможность существования широтного градиента разнообразия бентоса больших глубин долгое время отрицалась. Большинство исследователей интуитивно полагало, что, в отсутствие широтных градиентов факторов внешней среды, в стабильных и однородных условиях батиали и абиссали нет никаких видимых причин для кардинальных различий в числе видов. Однако на довольно большом материале недавно было показано (Rex., 1993), что в батиали Атлантики на глубинах от 500 до 4000 метров существует выраженный градиент видового разнообразия. В низких широтах число видов в таких группах как Polychaeta, Isopoda, Bivalvia, Gastropoda максимально и закономерно снижается к полюсам. В то же время локальные различия в региональных фаунах на одной и той же широте могут быть больше, чем крайние значения на широтном градиенте. Закономерности видового разнообразия на примере свободноживущих нематод были проанализированы (Mokievsky, Azovsky, 2002) для 60 различных районов Океана.

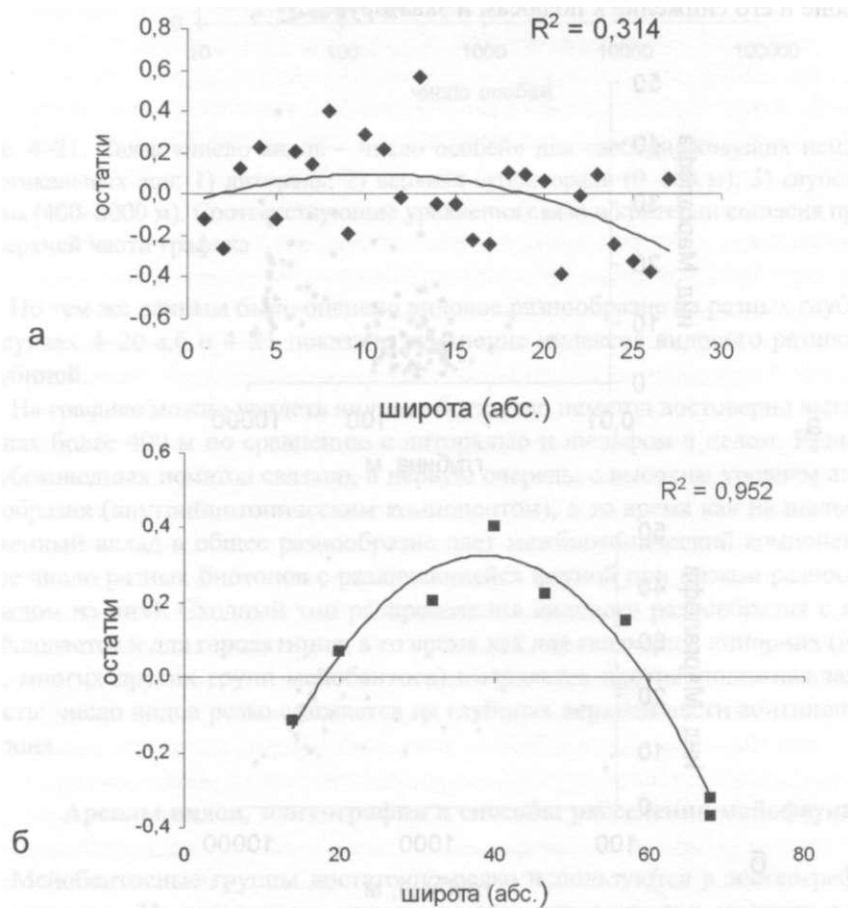


Рис. 4-19. Широтные тренды видового разнообразия нематод на глубинах более 100 м (а) и более 900 м (б). По оси ординат - остатки регрессии после удаления эффектов площади. На рисунках приведены точки данные и проведенные по ним линии регрессии, с указанием надежности аппроксимации (R^2).

Методами многомерной статистики проанализирован вклад различных факторов (географическая широта, глубина, исследованная площадь и степень изученности) в итоговую оценку числа видов. Исходные данные включали списки видов для 55 точек, от единичных проб до региональных фаунистических сводок. Было показано, что внутрибиотопическое разнообразие много выше в глубоководных зонах океана, тогда как основной вклад в видовое богатство фаун прибрежной зоны вносит разнообразие самих биотопов. Было показано также, что на мелководье (до 100 м) широтный градиент видового разнообразия не выявляется, а на глубинах более 900 м становится вполне отчетливым. Нелинейная связь с географической широтой прослеживается только для глубоководной фауны, где максимум разнообразия обнаружен в умеренных водах (Рис. 4-19). Для фауны нематод шельфа не выявляется достоверных изменений видового разнообразия на широтных градиентах. На глубинах батиаля и абиссали обнаружено увеличение видового разнообразия в умеренной зоне и его снижение к полюсам и экватору.

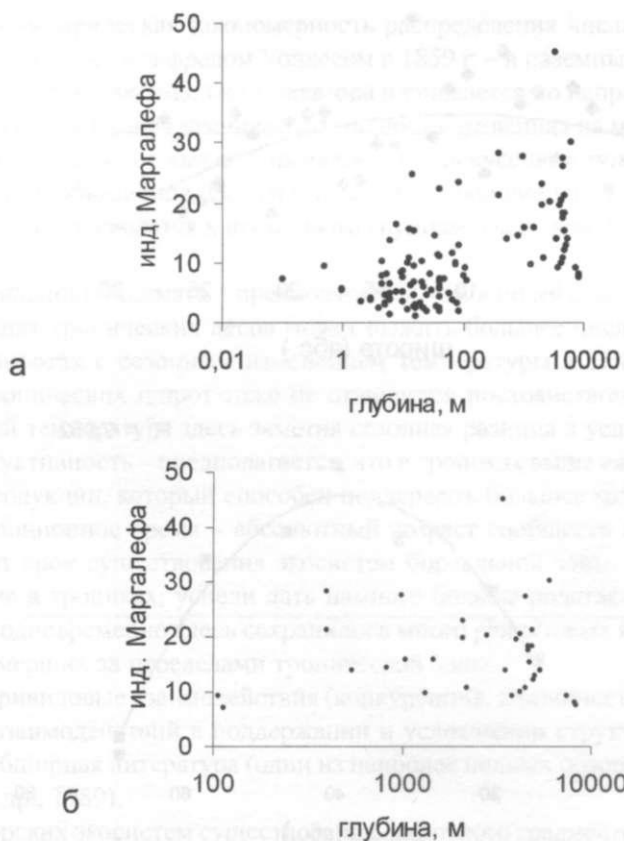


Рис. 4-20. Изменение видового разнообразия нематод (значения индекса видового богатства Маргалефа - отношение числа видов (S) без единицы к логарифму числа особей (N): $(S-1)/(\ln N)$ - на всем диапазоне глубин (а) и глубже 100 м (б). Масштаб по оси х - логарифмический.

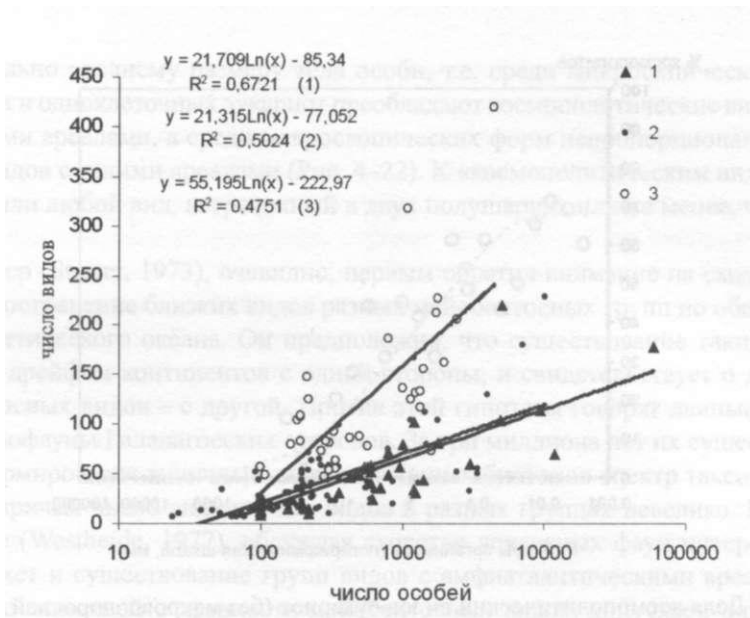


Рис. 4—21. Связь «число видов — число особей» для свободноживущих нематод трех вертикальных зон: 1) литораль; 2) верхняя сублитораль (0-100 м); 3) глубоководные зоны (400-8000 м). Соответствующие уравнения связи и критерии согласия приведены в верхней части графика

По тем же данным было оценено видовое разнообразие на разных глубинах. На рисунках 4-20 а,б и 4—21 показано изменение индексов видового разнообразия с глубиной.

На графике можно увидеть видовое богатство нематод достоверно выше на глубинах более 400 м по сравнению с литоралью и шельфом в целом. Разнообразие глубоководных нематод связано, в первую очередь, с высоким уровнем альфа-разнообразия (внутрибиотопическим компонентом), в то время как на шельфе существенный вклад в общее разнообразие дает межбиотопический компонент (большое число разных биотопов с различающейся фауной при низком разнообразии в каждом из них). Сходный тип распределения видового разнообразия с глубиной наблюдается и для гарпактицид, в то время как для галакарид, киноринх (и, вероятно, многих других групп мейобентоса) выявляется противоположная закономерность: число видов резко снижается на глубинах верхней части континентального склона.

Ареалы видов, зоогеография и способы расселения мейофауны

Мейобентосные группы достаточно редко используются в зоогеографических построениях. Их практически никогда не рассматривают при создании схем районирования океанов или его частей. Частных зоогеографических работ, посвященных распределению в Океане крупных таксонов мейобентоса, тоже немного. Главная причина тому - в очень слабой изученности мировой фауны большинства таксонов, относящихся к мейобентосу. Для большинства мейобентосных групп число

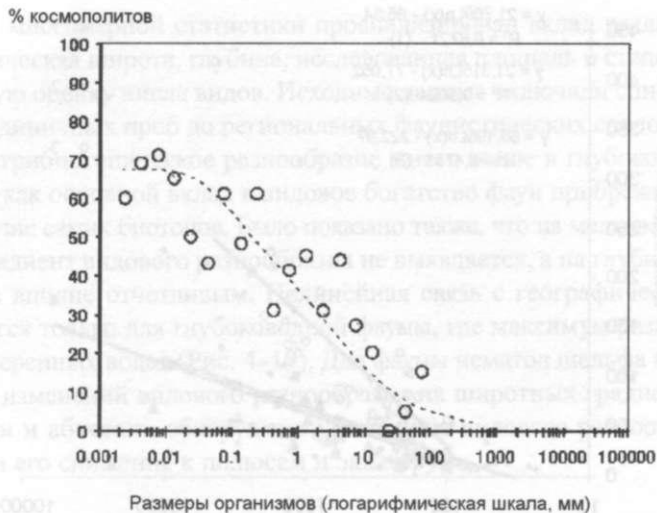


Рис. 4-22. Доля космополитических видов эукариот (без макроводорослей и сосудистых растений) в заливе Нива (солонатоводный эстуарий, Балтийское море) (по Finley, Fenchel, 2004)

известных видов, по оценкам систематиков, меньше, чем число видов, еще не описанных. Скорость, с которой появляются описания новых видов в разработанных группах, вполне это подтверждает. Например, на 10 описанных видов лорицифер приходится 70 видов, уже найденных, но еще не описанных (Адрианов, Малахов, 1999). Если количественные съемки мейобентоса охватывают к настоящему времени почти всю акваторию Океана, то распределение районов таксономических работ в пространстве очень неравномерно - большая часть таксономического материала поступает из ограниченного числа точек, по каким-либо причинам удобных для сбора материала. Так, наша попытка составить карту распределения тихоходок рода *Batillipes* в Океане, на которую были нанесены все находки, привела к составлению более или менее точной карты расположения морских биологических станций в мире. Вторая причина, ко которой мейобентосные группы не включались в зоогеографические схемы - это уверенность зоологов в космополитичности если не видов, то родов мейофауны, что затрудняет анализ. В специальной работе А.В. Чесунов (1981) показал, что состав фауны нематод таких удаленных районов, как побережья Флориды, Чили и Белого моря практически идентичны на уровне крупных таксонов (семейства, отряды). Амфиатлантические ареалы известны и для морских клещей-галакарид. По обоим берегам Атлантического океана распространены как роды (*Isobacterus*, *Rhombognathides*, *Metarhombognathus* и *Halacarellus*), так и виды (*Halacarellus basteri*, *H. longipes*, *Lohmannellafalcata*) галакарид (Bartsch, 1982). Всесветное распространение известно для родов *Rhombognathus*, *Halacarus*, *Arhodeoporus*, *Agauopsis* и *Anomalohalacarus* (Bartsch, Schmidt, 1978; Bartsch 1982). На видовом уровне это наблюдение получило подтверждение в анализе числа эндемичных и космополитических видов разных размерных групп в локальных фаунах (Finley, Fenchel, 2004) - число эндемичных (узкоареальных) видов оказалось про-

порционально среднему размеру тела особи, т.е. среди микроскопических многоклеточных и одноклеточных эукариот преобладают космополитические виды и виды с широкими ареалами, а среди макроскопических форм непропорционально велика доля видов с узкими ареалами (Рис. 4—22). К «космополитическим видам» авторы относили любой вид, встреченный в двух полушариях или не менее, чем в двух океанах.

Штеррер (Sterrer, 1973), очевидно, первым обратил внимание на сходное поясное распространение близких видов разных мейобентосных групп по обеим сторонам Атлантического океана. Он предположил, что существование таких ареалов связано с дрейфом континентов с одной стороны, и свидетельствует о древности мейобентосных видов - с другой. Против этой гипотезы говорят данные исследований мейофауны Галапагосских островов. За три миллиона лет их существования здесь сформировался типичный для аналогичных биотопов спектр таксонов мейобентоса, причем число эндемичных видов в разных группах невелико. Вильфрид Вестхайде (Westheide, 1977), обсуждая сходство локальных фаун интерстициальных полихет и существование групп видов с амфиатлантическими ареалами, соглашаясь с гипотезой о древности мейобентосных видов, допускает, однако, возможность широкого расселения мейобентосных организмов и в настоящее время. К сходным выводам пришла и Илзе Бартч, изучавшая географическое распределение клещей-галакарид (Bartsch, 1982; 1989). Она оценивает возраст некоторых морских видов в 50 млн лет, а история большинства родов начинается с мезозоя. Существование амфиатлантических ареалов родов и видов мейофауны говорит о том, что перенос форм может идти не только вдоль берегов, но и через открытый океан тоже. Так, И. Бартч (Bartsch, 1982) предполагает, что расселение видов галакарид через Атлантический океан происходило в результате переноса на плавающих водорослях и в обрастаниях судов.

Вестхайде (Westheide, 1977) предполагает, что большинство сообществ интерстициальных полихет устойчиво и равновесно, вселение новых видов затруднено тем, что все вакансии в сообществах заняты, виды хорошо адаптированы к условиям существования, и процессы дивергенции видов затруднены. Вопрос о геологическом возрасте мейобентосных видов сам по себе чрезвычайно труден из-за отсутствия малейших шансов найти ответ на него в данных палеонтологии для подавляющего большинства групп (за исключением артропод). Возможно, накопление молекулярно-генетических данных позволит получить дополнительную информацию к размышлениям на эту тему. Первые результаты таких исследований будут изложены в главе 6.

Что же касается древности и стабильности региональных фаун, то наши наблюдения в высоких широтах Арктики показывают, что расселение мейобентосных видов на большие расстояния может происходить за исторически короткое время. Литоральная зона Шпицбергена и островов Печорского моря, имеющих возраст на несколько порядков меньший, чем литораль Галапагосских островов, населена богатой и специфичной для литорали мейофауной, сходной по набору таксонов с литоральной мейофауной континентальной Северной Атлантики. При этом, некоторые биотопы (илистые марши, например) достаточно редки в этих районах. Тем не менее, население нематод илистых пляжей о. Долгий (Печорское море) чрезвычай-

но близко и по видовому составу, и по структуре доминирования к сообществам верхних отделов илистой литорали Белого моря. Расстояние между этими точками - около 400 км, и на всем протяжении береговой линии между ними преобладают прибойные песчаные пляжи с совершенно иным набором видов. Аналогично, в фауне нематод литорали Шпицбергена большинство видов - общие с побережьем Норвегии и Белым морем.

Специальная работа Себастьяна Герлаха (Gerlach, 1977) была посвящена механизмам расселения мейофауны. В приложении к этой статье он приводит наблюдения коллег, касающиеся разных способов расселения мейобентоса. Герлах выделил несколько основных механизмов расселения: по воздуху, на плавающих предметах, с балластом судов, активное расселение в толще воды и пассивное вымывание из грунта. Относительно расселения мейобентосных организмов по воздуху есть только одно достоверное сообщение, которое приводит С. Герлах (Gerlach, 1977) об обнаруженных на лапах кряквы и других уток копеподах, нематодах и личинках клещей. Больше наблюдений посвящено мейобентосу плавающих водорослей. На плавающих саргассах в Саргассовом море были обнаружены литоральные (преимущественно - фитальные) нематоды *Monhystera parva* и *Chromadorella filiformis*. В открытых водах Атлантического океана на плавающих саргассах была найдена другая нематода - *Chromadora hentcheli*. Этот вид был представлен как самками с яйцами, так и ювинильными особями. На саргассах были обнаружены и некоторые виды гарпактицид, тоже размножающиеся в этом биотопе. Из более экзотических способов предполагается расселение мейобентоса на кокосовых орехах, чья пористая скорлупа может быть вполне подходящим местом обитания. По сообщению В.Штеррера (в Gerlach, 1977), на кокосовом орехе, найденном в нескольких милях от Бермудских островов, была обнаружена достаточно богатая мейофауна - 13 особей нематод четырех видов, одна турбеллярия, четыре полихеты двух видов, 13 особей гаммарид и 6 особей изоподы *Bagatus bermudensis*, а также гарпактициды и их науплии. Поскольку кокосовая пальма редко плодоносит на Бермудах, Штеррер предполагает, что орех был принесен из более южных районов, скорее всего - с Багамских островов. Не менее богатую мейофауну обнаружил на кокосовом орехе в том же районе и Франц Риманн (в Gerlach, 1977): 10 нематод, относящихся к пяти видам и по две особи полихет и гарпактицид.

Еще один способ расселения мейофауны описан Хиксом для побережья Новой Зеландии (Hicks, 1988): выделяемые диатомовыми водорослями мукополисахариды высыхают на поверхности осадка в отлив, образуя тонкую пленку из песка и слизи. В прилив эта пленка всплывает и некоторое время плавает по поверхности воды. На ней в большом количестве обнаружены ранние науплиальные стадии гарпактициды *Parasthenelia megarostrum*. Автор предполагает, что пленки песка могут играть заметную роль в расселении мейофауны.

В северных широтах роль саргассов в расселении мейобентоса могут выполнять фукусы, тоже подолгу плавающие на поверхности моря. Не менее важным агентом расселения мейобентоса может выступать и лед. По нашим наблюдениям на Белом море, лед нижней и средней литорали содержит многочисленные прожилки песка со вмерзшей в него мейофауной. Примерно половина от собранных в таком песке нематод благополучно переживает заморозание и сохраняет активность при оттаивании.

Расселение с балластом могло играть весьма существенную роль в эпоху парусного флота, когда суда, идущие без груза, принимали на борт тонны песка и камней (Emery, 1968). Объемы переносимого грунта были весьма велики: в 1880 году в порту Фредерикштат (Норвегия) было сгружено 10 000 тонн балласта (Ougen, 1974), а появление песчаного острова у берегов Грузии из сгружаемого парусниками балласта заставило в 1700 году принять строгие правила, регламентирующие места разгрузки, для того, чтобы поддерживать фарватер на входе в порт (Reineck, 1970)

Активное расселение в толще воды известно для гарпактицид, многие виды которых на время могут покидать поверхность дна и донных водорослей и выходить в толщу воды. Регулярные миграции такого рода описаны Е. Колесниковой (1979) для гарпактицид зарослей цистозеры Черного моря. Возможность активного выхода в толщу воды известна также для некоторых турбеллярии, однако, список таксонов мейобентоса, встречающихся в планктонных пробах шире: он включает нематод, полихет (бентосные виды), тардиград и некоторые другие группы (Gerlach, 1977). Свободноживущие нематоды регулярно встречаются в прибрежном планктоне Белого моря (Краснова, 1998, 1998а, 1999, 2006; Краснова, Беэр, 2006).

В толще воды находили нематод Эскин и Пальмер (Eskin, Palmer, 1985). Интересно, что наиболее массовыми среди нематод, найденных в толще воды были три вида рода *Metachromadora*, на долю которых приходилось 57 % всех особей. На следующем месте по обилию в пробах были *Chromadorita* aff. *minima* и *Ptycholaimellus pandisciculatus*. Наибольшая численность нематод в воде приходилась на время высоких приливов, когда скорости течений в литоральных каналах максимальны. По данным авторов, вероятность встречи вида в водной толще пропорциональна его обилию в поверхностном слое осадка.

Е.Д. Краснова и Д.А. Воронов показали в серии экспериментов, что это не совсем так - разные виды нематод в разной степени способны регулировать время своего пребывания в воде. Вероятность нахождения нематод в пробе над грунтом, по их данным, не соответствует относительному обилию видов в поверхностных слоях осадка. Даже попав в воду, нематоды способны регулировать время своего пребывания в толще воды - одни виды, свернувшись в тугой комок, быстро оседают на дно, другие же активными движениями тела поддерживают себя в толще воды намного дольше (Краснова, Воронов 1999, 2006).

Вероятность вымывания мейобентосных организмов из фунта при разных скоростях придонных течений была оценена на литорали Северной Каролины (Fegley, 1986; 1987). При моментальных скоростях течений ниже 40 см в секунду большинство мейобентосных фупп способно активно противостоять вымыванию, только гарпактициды и молодь двустворчатых моллюсков встречаются в придонной воде в заметных количествах. Нематоды, турбеллярии, а также инфузории перемещаются в подповерхностные горизонты осадка, избегая верхнего, подвижного слоя песка. При большей интенсивности прибоя или течения, в придонном слое могут быть обнаружены все фуппы мейобентоса. Обзор сведений о активном и пассивном перемещении мейобентосных организмов в толще воды опубликован Маргарет Пальмер (Palmer, 1988).

Генетическое сходство средиземноморских особей мейобентосной полихеты *Petitita amphophthalma* (Syllidae) с экземплярами, собранными на о. Тенерифе - дос-

точно молодом вулканическом образовании, свидетельствует о способности мейобентосных форм к достаточно быстрому расселению в открытом океане (Soosten et al., 1998).

Таким образом, вопрос о зоогеографии мейобентоса остается открытым. По видимому, для шельфа уровень сходства мейофауны очень высок и зоогеографические закономерности на уровне крупных таксонов не выявляются, а выявлению их на видовом уровне препятствует слабая таксономическая изученность локальных фаун. На уровне родов для мейобентоса характерно высокое сходство региональных фаун шельфа. Анализируя состав родов отдельной пробы мейобентоса шельфа легче определить ее биотопическую приуроченность, чем географический район, в котором она была взята. Как видно из приведенных примеров, древность фауны и высокая скорость перемешивания видов приводят к тому, что в большинстве шельфовых районов Океана мы находим многокомпонентные сбалансированные сообщества, весьма схожие по таксономическому составу.

Отдельную проблему представляет таксономический состав и происхождение глубоководного мейобентоса. К сожалению, видовой состав глубоководного мейобентоса изучен очень мало. Высокое видовое разнообразие обнаружено для глубоководного населения нематод и гарпактицид, однако в подавляющем большинстве работ списки надежно идентифицированных видов отсутствуют. Пробелы в наших знаниях о глубоководной мейофауне могут быть проиллюстрированы таким примером. В составленном нами сводном списке нематод, известных для глубин более 1 км в Северо-восточной части Атлантического океана (Mokievsky, in prep.), перечислены 60 видов свободноживущих нематод, нахождение которых в этом районе документировано (т.е. приводится видовое название, таксономическое описание или ссылка на описание, выполненное в другом районе). В то же время, по собственным и литературным данным, в постанционных списках из этого района только число родов может достигать 90 на одну пробу площадью в 10-20 см². Таким образом, существующих данных недостаточно для детального анализа каких-либо закономерностей касающихся таксономического состава глубоководной мейофауны. Доступная для анализа информация, касающаяся преимущественно таксонов надвидового уровня, позволяет предположить существование фаунистической границы в области внешнего края шельфа или верхней части склона, с которой связано изменение соотношений крупных таксонов мейобентоса, распространение отдельных видов и скачкообразное изменение размерного спектра мейофауны.

ГЛАВА 5.

Структура и динамика таксоценов мейобентоса

Пространственная структура и ее масштабы

Пространственная структура мейобентосных сообществ складывается из двух основных компонентов - распределения видов по вертикали, вдоль градиентов, всегда существующих в толще осадка, и горизонтальной (плоскостной) мозаики, имеющей обычно несколько характерных масштабов проявления.

Работ, описывающих закономерности пространственного размещения мейобентосных организмов, достаточно много - в последние десятилетия это одно из самых популярных направлений в исследованиях. Все работы можно разделить на две группы: пространственное распределение обилия крупных таксономических групп в разных масштабах или более тонкое изучение пространственной мозаики одного из крупных таксонов. Трудности таксономической обработки материала - одна из основных причин, по которой под изучением пространственной структуры сообществ понимается исследование отдельных таксоценов. К сожалению, работ по исследованию совместного распределения разных таксономических групп мейобентоса очень мало - изучение пространственных мозаик остается занятием специалистов по отдельным группам, которые редко объединяются для совместного сбора материала на одном полигоне.

Горизонтальное распределение мейобентоса в разных масштабах

Наибольшее количество исследований пространственного размещения мейобентосных организмов в разных масштабах выполнено на литорали. Литоральными исследованиями охвачены все моря от побережья Антарктиды до островов арктических архипелагов. Начиная с первых работ В. Визера (Wieser, 1959) и С. Герлаха (Gerlach, 1954) сложилась традиция описывать литоральный мейобентос на трансектах, перпендикулярных урезу воды. В зависимости от крутизны склона, высоты прилива и количества станций, распределение суммарной плотности поселений отдельных видов и групп организмов описано на таких разрезах с большей или меньшей подробностью. Существование выраженного градиента увлажнения на литорали определяет характер пространственной структуры сообществ с клинальной сменой видов и одним или несколькими максимумами обилия всего мейобентоса. Наиболее подробно исследован мейобентос литорали умеренных широт обоих полушарий. Много работ посвящено также изучению распределения интерстициальной фауны прибойных пляжей, сложенных крупнозернистым песком в тропических широтах. Отдельную группу работ составляют исследования литорали эстуариев рек, где градиент солености меняет характер распределения мейобентоса по горизонтам.

В качестве общей модели для описания распределения литорального мейобентоса можно использовать наиболее полно изученную литораль Северо-восточной части Атлантического океана. При высоте приливов 2-5 метров, в зависимости от

морфологии берега можно выделить два типичных профиля. Первый - умеренно пологая литораль, равномерно понижающаяся к морю и сложенная мелкими, средними или крупнозернистыми песками, в зависимости от степени прибойности. Второй тип литорального профиля представляет собой обширное илистое или илисто-песчаное плато с очень небольшим углом падения, т.н. ватт, переходящий в более крутой и сложенный более грубыми осадками пляж, занимающий верхний горизонт, а иногда и верхний этаж среднего горизонта литоральной зоны.

Профили первого типа широко распространены и описаны на Белом море, Шпицбергене, побережьях Англии и Чили в южном полушарии. Второй тип литорали и его мейобентос описаны для Баренцева, Норвежского и Северного морей, в менее выраженной форме он встречается в Белом море.

Для умеренно пологой литорали ведущим фактором распределения мейобентоса является совокупность условий, связанных с градиентом прилива. Распределение мейобентосных организмов достаточно точно может быть передано в виде двумерной схемы, отражающей изменение обилия в зависимости от высоты над уровнем моря (рис. 5-1).

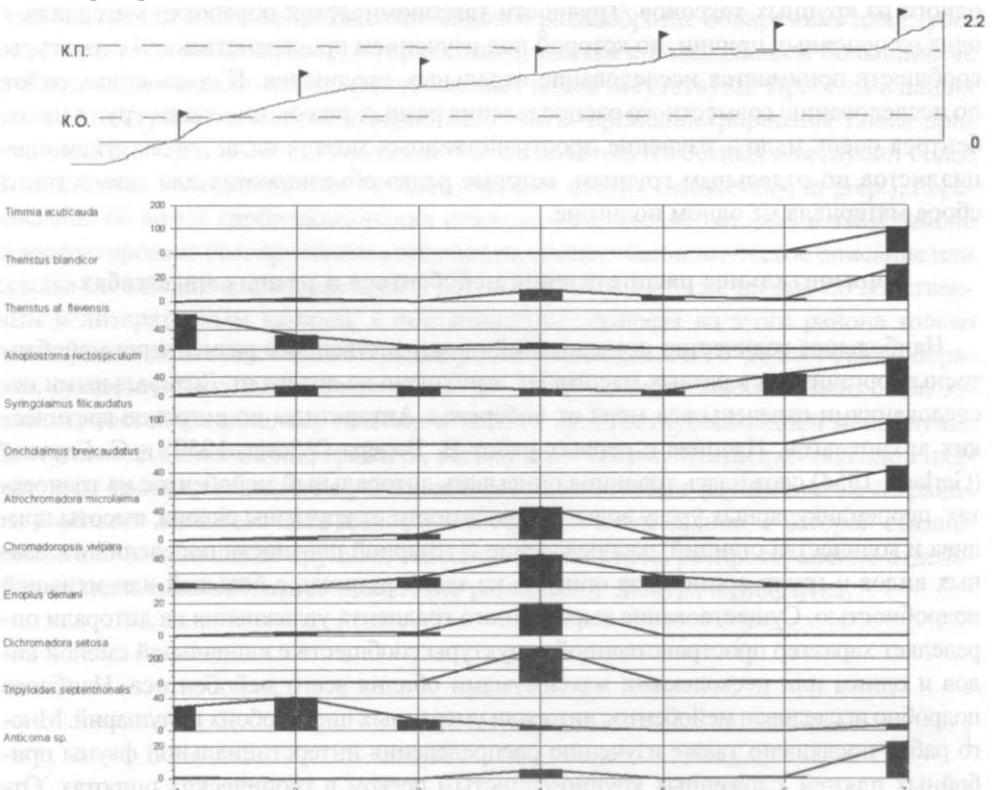


Рис. 5-1 Распределение массовых видов нематод на литорали Белого моря с пологим профилем. Плотности поселений нематод - в экз/4 см². На верхнем рисунке - морфометрический профиль литорали. Цифрами показаны высоты полных и малых сизигийных вод, К.О. - средняя высота квадратурного отлива, К.П. - средняя высота квадратурного прилива.

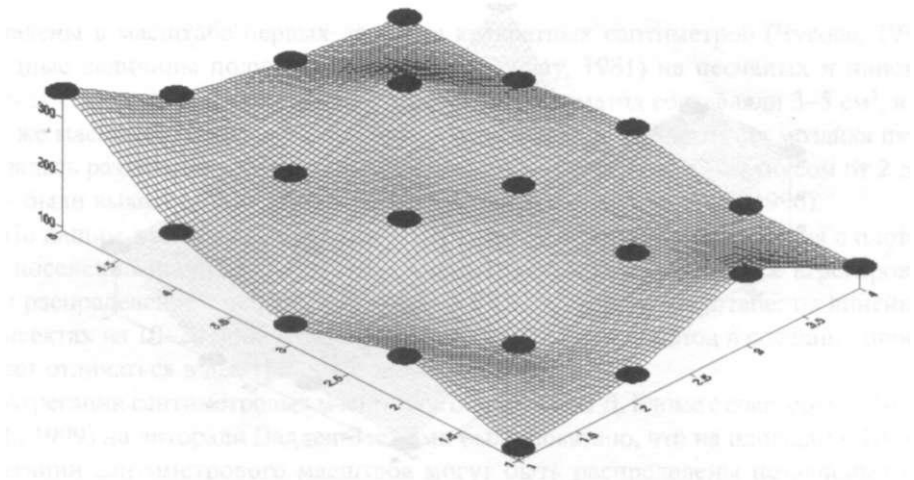


Рис. 5-2. Распределение суммарной плотности поселений нематод на участке пляжа площадью около 1 га (площадка 400 x 500 м). Точками обозначены места отбора проб. Белое море, эстуарий р. Черной. На горизонтальных осях - расстояния (x100 м), по вертикальной оси - численность нематод в экз/10 см².

В распределении отдельных видов всех массовых групп наблюдается закономерная смена доминирующих видов и видовых комплексов. В зависимости от высоты прилива и угла наклона берега, на литорали может быть выявлено от 2-3 до 4-5 видовых комплексов.

Границы видовых комплексов или поясов песчаной литорали, выделяемые по обилию мейобентоса или его отдельных групп и видов, не строго совпадают с границами горизонтов Вайана¹, которые хорошо согласуются с распределением организмов на скалистых побережьях. В зависимости от размеров песчинок, интерстициальные капилляры достаточно долго сохраняют воду в отлив, и градиент осушения (и связанные с ним факторы) не точно совпадают с границами литоральных горизонтов. На литорали, имеющей резкий перегиб профиля, разделяющий пляж и ватт, это проявляется особенно отчетливо. И.Я. Агарова с соавторами (Агарова и др., 1976; Стрельцов, Агарова, 1976) подробно описала этот тип литорали на Дальнем пляже у пос. Дальние Зеленцы (Баренцево море, Кольский п-ов). И для макро-, и для мейобентоса важнейшей структурной границей оказалось положение уровня высачивания грунтовых вод, совпадающей с границей пляжа и ватта. Ниже этой

¹ Согласно схеме Вайана (Vaillant, 1981), литораль в областях с правильными полусуточными приливами делится на три горизонта. Верхний горизонт - между уровнем сизигийного и квадратурного приливов, средний горизонт - между квадратурным приливом и квадратурным отливом, нижний горизонт - от квадратурного отлива до сизигийного отлива. Продолжительность осушения горизонтов сильно различается: верхний горизонт большую часть времени открыт, а нижний горизонт сохнет лишь на несколько часов во время сизигийных отливов. В среднем горизонте периоды затопления и осушения чередуются регулярно при всех фазах лунного цикла.

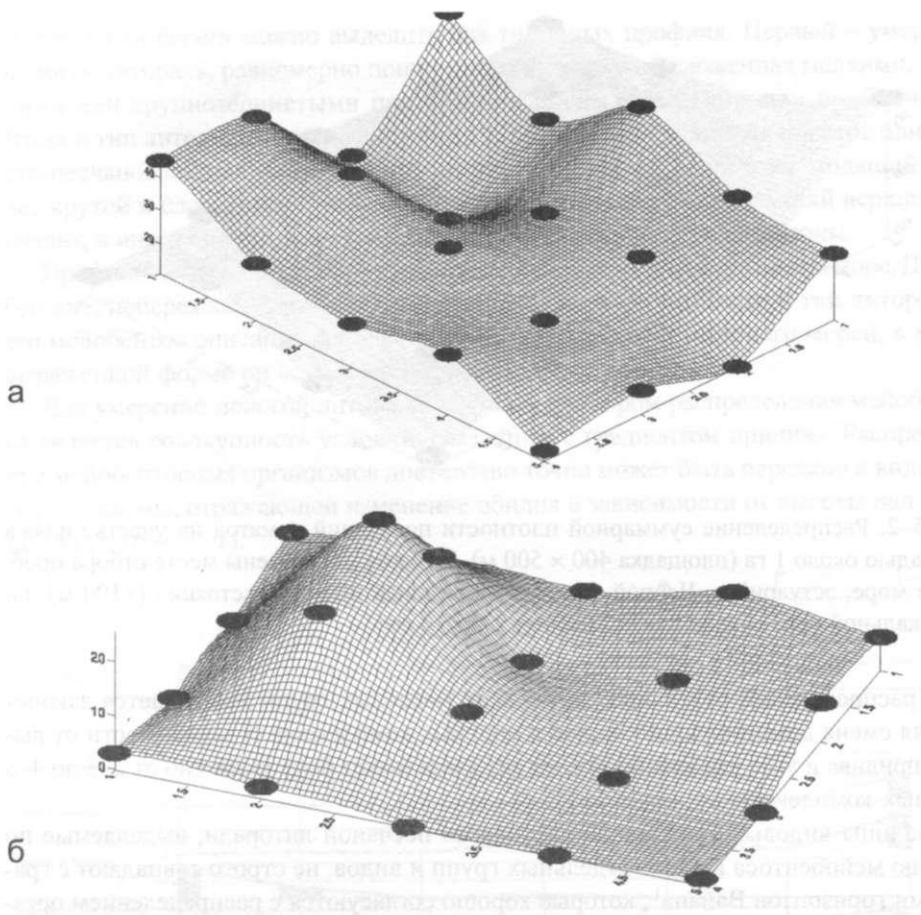


Рис. 5-3. Распределение плотности поселений двух массовых видов нематод на площадке в губе Чернореченской: *Chromadoropsis vivipara* (а) и *Dichromadora setosa* (б). Остальные обозначения, как на рис. 5-2).

границы, на ватте, капилляры осадка не теряют воду за время осушения. Песок пляжа высыхает довольно сильно. Между этими зонами проходит главная граница распределения комплексов макро- и мейобентоса. По нашим данным, население нематод пляжа и ватта на Дальнем пляже имеет фаунистическое сходство на уровне, не превышающее 20-30 %.

Увеличение площади горизонтальных участков побережья усложняет пространственную структуру. На таких побережьях возникает структура, для изучения которой требуется не один разрез, а более или менее регулярная сетка станций. Пример пространственной неоднородности мейобентоса в этом масштабе представлен на рис. 5-2 и 5-3 (Белое море, губа Чернореченская).

Пространственные размеры микромасштабных агрегаций мейобентоса имеют площадь от квадратных сантиметров до квадратных дециметров и различны у разных видов. Мелкомасштабные агрегации гарпактицид на литорали Кислой губы

выявлены в масштабе первых десятков квадратных сантиметров (Чусова, 1980). Сходные величины получены Финдлеем (Findlay, 1981) на песчаных и илистых пляжах Северной Каролины. Размеры агрегаций нематод составляли 3-5 см², в таком же масштабе выявлялись агрегации гастротрих. У гарпактицид мозаика пятен оказалась различной у разных видов. Сходные размеры пятен - радиусом от 2 до 8 см - были выявлены и в другом исследовании (Sach, Van Bernem, 1996).

По нашим данным для литорали Белого моря, значительные различия в плотности поселений нематод в целом и их отдельных видов, связанные с агрегированным распределением особей, выявляются в еще меньшем масштабе: на линейных трансектах из 10-20 проб площадью 0,2 см² плотность нематод в соседних пробах может отличаться в два-три раза (рис. 5-4 и 5-5).

Агрегации сантиметровых масштабов обнаружены Д. Блуме с соавторами (Blome et al., 1999) на литорали Вадден-Зее. Ими было показано, что на площади в 100 см² агрегации сантиметрового масштаба могут быть распределены независимо или группироваться в агрегации второго порядка.

В этом масштабе агрегированность в распределении нематод и других мейобентосных организмов видна и на нашем материале из Белого моря (рис. 5-6 и 5-7).

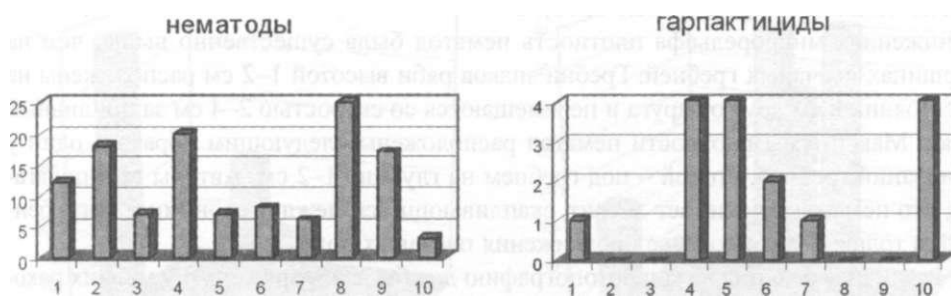


Рис. 5-4. Распределение суммарной плотности поселений нематод и гарпактицид на линейных трансектах из сопряженных проб по 0,2 см² (длина трансекты около 5 см; Белое море, литораль). По оси x - номера проб, по оси y - число особей в пробе (экз/0,2 см²).

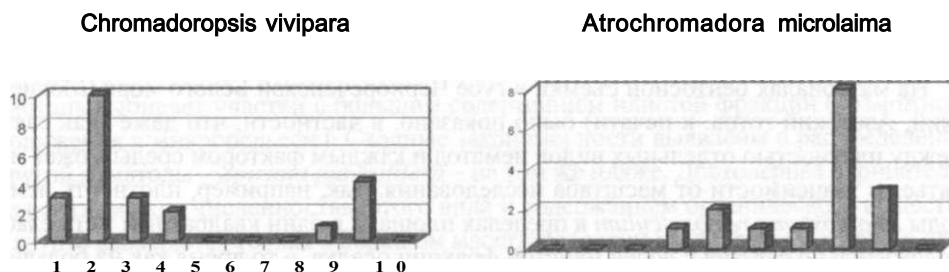


Рис. 5-5. Распределение плотности поселений некоторых массовых видов нематод в тех же пробах, что и на рис. 5-4. Обозначения осей как на рис. 5-4.

На формирование пространственной структуры влияют как биотические, так и абиотические факторы. На побережье Луизианы (Sun et al., 1993) была установлена достоверная связь между микротопографией литорали и распределением гарпактицид - в небольших понижениях дна (от 0,5 до нескольких сантиметров в диаметре) плотность гарпактицид была вдвое выше, чем на ровных участках. Время существования элементов микрорельефа и связанных с ним агрегаций, как правило, не превышало одного приливного цикла (24 часа). Распределение нематод, по данным авторов, не зависело от микротопографии. На тихоокеанском побережье США, микротопография песчаного пляжа заметно влияет на распределение суммарной плотности нематод (Hogue, Miller, 1981): в понижениях микрорельефа плотность нематод была существенно выше, чем на вершинах песчаных гребней. Гребни знаков ряби высотой 1-2 см расположены на расстоянии 8 см друг от друга и перемещаются со скоростью $2^{\wedge}1$ см за приливный цикл. Максимумы плотности нематод расположены следующим образом: один у оснований гребней, второй - под гребнем на глубине 1-2 см. Авторы предполагают, что нематод привлекает детрит, скапливающийся между гребнями и погребенный в толще осадка по мере продвижения песчаных волн.

Различная реакция на микротопографию дна была обнаружена и у мелких ракообразных на песчаных пляжах со знаками ряби - остракоды *Leuroleberis zealandica* расселены вне зависимости от микрорельефа, а из двух видов амфипод, *Hippomedon whereo* были более многочисленны в понижениях, тогда как половозрелые особи *Diogodias littoralis* предпочитали вершины. Для двух других видов амфипод, обитающих в этом же биотопе, никакой связи с микрорельефом найдено не было (Fenwick, 1984). Одно из объяснений неоднозначности результатов, полученных в подобных работах, может заключаться в более сложном характере связи между плотностью отдельных видов и факторами среды.

На материалах бентосной съемки в губе Чернореченской Белого моря (Мокиевский, Азовский готов, к печати) было показано, в частности, что даже знак связи между плотностью отдельных видов нематод и каждым фактором среды может меняться в зависимости от масштаба исследования. Так, например, плотность нематоды *Anoplostoma rectospiculum* в пределах площади в один квадратный метр слабо положительно связана с долей илистой фракции осадка, в то время как на большей площади (400 м²) значения коэффициента корреляции между численностью этого вида и данным фактором достоверно отрицательны. Иными словами, *Anoplostoma rectospiculum*, предпочитает жить на более промытом песке, но, в пределах такого

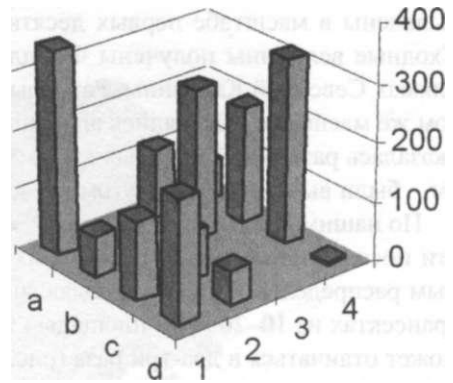
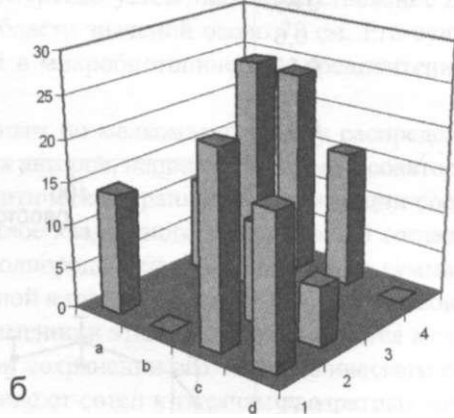
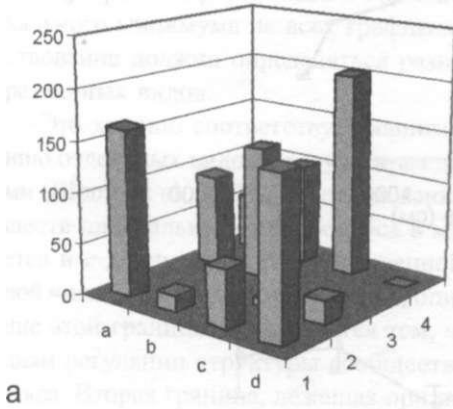


Рис. 5-6. Распределение суммарной плотности поселений нематод на площадке 25x25 см на литорали Белого моря. На горизонтальных осях - условные обозначения квадратов, вертикальная ось - число особей нематод на 4 см².

Chromadoropsis vivipara

Anoplostoma rectospiculum



Dichromadora setosa

Atrochromadora microlaima

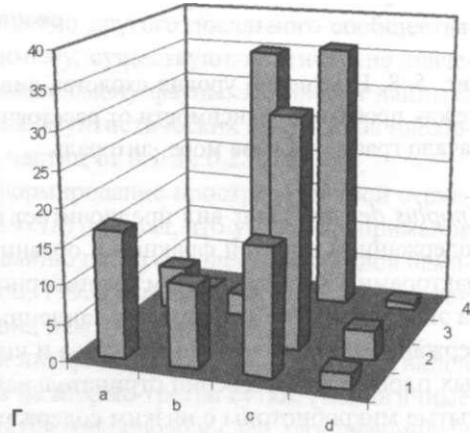
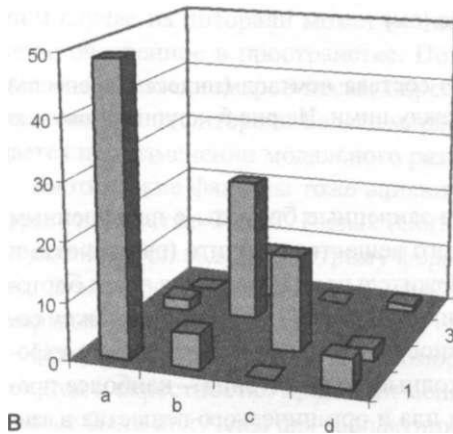


Рис. 5-7. Распределение плотности поселений некоторых массовых видов нематод на той же площадке, что и на рис. 5-6. Обозначения, как на рис. 5-6.

биотопа выбирает участки с большим содержанием илистой фракции (возможно - понижения в микрорельефе). Сходные закономерности выявлены в распределении другой нематоды - *Spirinia parasitifera* - на том же пляже. Достоверная отрицательная связь между численностью этого вида и содержанием органического вещества в грунте выявляется только в большом масштабе (сотни квадратных метров), в пределах метровых площадок связь отсутствует (значения коэффициента корреляции близки к нулю или смещены в область положительных значений). Обратная закономерность обнаружена у третьего массового вида нематод - крупной эноплиды

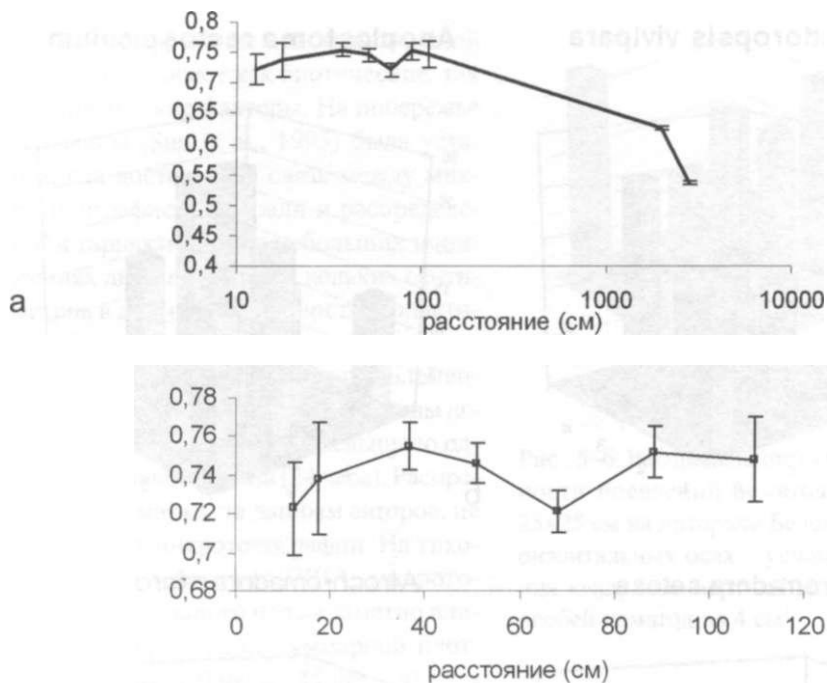


Рис. 5-8. Изменение уровня сходства видового состава немтод (индекс Серенсена) между пробами в зависимости от расстояния между ними. На рис б крупнее показано начало графика. Белое море, литораль.

Enoplus demani. Этот вид предпочитает более заиленные биотопы с повышенным содержанием илстой фракции и органического вещества в грунте (связь с этими факторами в масштабе 400 м² достоверно положительная). В пределах этого биотопа эноплюс выбирает наименее заиленные микробиотопы - корреляция между содержанием органического вещества и численностью этого вида в пределах метровых площадок достоверно отрицательная. Сходные предпочтения - наиболее промытые микробиотопы с низким содержанием ила и органического вещества в заиленных биотопах - выявлены и для мелкой хромадориды *Prochromadora bulbosa*.

Сложный характер связи между отдельными факторами среды и распределением видов, как правило, не выявляется при одноуровневом дизайне съемки. В этом случае, в зависимости от соотношения размера пробы и площади съемки, может быть выявлена лишь одна из связей или показано их отсутствие. Подробнее этот вопрос на примерах разных размерных групп бентоса рассмотрен А.И. Азовским и М.В. Чертопрудом (Азовский, Чертопруд 1997; 1998; Чертопруд, Азовский, 2000). Для понимания закономерностей пространственной организации сообществ мейобентоса в данном случае важно, что механизмы, ответственные за её формирование в масштабах метров и в масштабах сотен квадратных метров оказываются разными.

Более точно оценить средние размеры однородного по видовой структуре таксоцена нематод можно по изменению индекса сходства в зависимости от расстояния между пробами. На рис. 5-8 приведены графики, построенные по данным съем-

ки в губе Чернореченской. При переходе от метров к десяткам метров сходство между пробами резко падает. Не менее интересно устойчивое существование локального минимума на всех графиках в области значений около 70 см. Его существование должно определяться разницей в микробиотопических предпочтениях различных видов.

Это хорошо соответствует нашим данным по мелкомасштабному распределению отдельных видов и результатам других авторов, например Д.Бломе с соавторами (Blome et al., 1999). Существование критической границы в организации сообществ литорального мейобентоса в масштабе квадратного метра хорошо согласуется и с данными о пространственной неоднородности в распределении суммарной численности этих организмов, описанной в главе 4. По-видимому, существование этой границы определяется тем, что именно в этом масштабе меняется механизм регуляции структуры сообщества при сохранении его таксономического состава. Вторая граница, лежащая при переходе от сотен к тысячам квадратных метров, связана, очевидно, с происходящей в этой области сменой таксономического состава сообществ, т.е. - с переходом от одного таксоцена к другому.

В силу причин, связанных с особенностями гидродинамики или рельефа берега, смена таких групп может происходить в пределах одного горизонта литорали. В этом случае на литорали может возникать пятно другого локального сообщества, четко очерченное в пространстве. По видимому, существуют критические значения модальных размеров песка, определяющие смену фауны. По нашим данным, полученным на литорали Белого моря, смена фаунистических комплексов наблюдается при изменении модального размера частиц от 0,1 до 0,25 мм.

Биотические факторы тоже влияют на формирование пространственной структуры сообщества. Так, С. Герлах (Gerlach, 1977a) показал, что установка приманок с тухлой рыбой ведет к быстрому формированию пятен определенных видов нематод. В экспериментах Э. Олафсона (Olafsson, 1992) наиболее активно у приманок (мертвых *Macoma baltica*) собирался один вид нематод - *Monhystera disjuncta*.

По нашим наблюдениям на беломорской литорали, плотность отдельных видов нематод в окрестностях приманки меняется на вторые-третьи сутки. Аналогичные данные были получены для гарпактицид. Пятна микроводорослей, развивающиеся на литорали в конце лета привлекают определенные виды рачков. Размер формирующихся агрегаций - 1-10 см, а время существования - часы-дни (Чертопруд, 2005).

А.И.Азовский и Е.А.Чертопруд с соавторами (Чертопруд, 2005; Azovsky et al., 2004, 2005) проанализировали агрегации гарпактицид на литорали эстуария реки Черной (Кандалакшский залив Белого моря) и показали, что время существования агрегаций связано с их размерами. Ими было установлено характерное время существования пространственных структур разного размера.

Сложные многовидовые комплексы с разделением экологических ниш в пространстве литорали по горизонтали и вертикали известны и для других групп мейобентосных организмов. Сложные многовидовые таксоцены описаны для гастротрих, турбеллярии, тихоходок (Ruppert, 1977 и др.).

Отдельный интерес представляет мейобентос на границе литорали и суши. Зона контакта сухопутной и морской фауны шире, чем супралитораль, если понимать последнюю только как зону заплеска. Взаимопроникновение видов разного проис-

хождения охватывает верхний горизонт литорали и приморские луга. Закономерности распределения нематод у границы суши и моря были исследованы М.В. Сериковой (2003). На беломорском материале она показала, что на границе литорали и прибрежного луга зона максимального разнообразия таксонов нематод приходится на верхнюю литораль, а именно на пояс триостренника и морской астры (рис. 5-9). Именно здесь, а не в супралиторали, пересекаются границы распространения морских, солоноватоводных и почвенных видов.

Традиционно понимаемая гидробиологами как экотон между сушей и морем супралитораль характеризуется очень бедным фаунистическим составом и населена, в основном, небольшой группой специфичных видов. Характерные для приморского луга и супралиторали Белого моря виды обычны для подобных биотопов не только в сходных климатических условиях (на побережьях Северного и Балтийского морей), но и в тропиках. Максимальное разнообразие нематод наблюдается не в зоне смешения фаун наземного и морского происхождения, а в верхней и средней литорали, где отмечено максимальное число видов.

У нижней границы литорали такие сложные экотоны не наблюдаются. В фаунистическом отношении эта граница выявляется менее четко. Многие литоральные виды свободно спускаются в верхние отделы сублиторали. Не выявляются и какие-либо специфические обитатели этой зоны.

В самом верхнем отделе илисто-песчаной сублиторали, при условии сохранения типа донных осадков, наблюдается некоторое снижение видового разнообразия нематод. Число видов, зарегистрированных на литорали и на первых трех метрах сублиторали, примерно одинаково - по данным съемки 1987 г в г. Кислой (Белое море), на литорали было зарегистрировано 28 видов (в пяти пробах) и 24 вида

Табл. 5-1. Массовые виды нематод литорали и верхней сублиторали Кислой губы (Белое море, август 1987 г), экз/10 см².

Виды	литораль					сублитораль	
	Верхний горизонт	Средний горизонт			Нижний горизонт	1 м	3 м
<i>Cyatholaimidae</i> gen sp.	10	217	118	36	282	2	0
<i>Chromadoropsis vivipara</i>	0	0	1 19	29	235	1	1
<i>Atrochromadora microlaima</i>	0	19	22	39	256	0	0
<i>Timmia acuticauda</i>	130	6	35	6	0	33	97
<i>Anoplostoma rectospiculum</i>	5	64	45	29	122	9	7
<i>Dichromadora setosa</i>	0	74	2	26	10	0	0
<i>Desmadora communis</i>	0	12	4	0	0	66	15
<i>Axonolaimus paraspinosus</i>	10	72	0	0	0	6	0
<i>Sphaerolaimus balticus</i>	3	0	10	3	64	0	0
<i>Hypodontolaimus balticus</i>	0	0	10	0	47	3	5
<i>Spirinia parasitifera</i>	0	5	0	0	1	22	28
<i>Tripyhides septentrionalis</i>	0	0	9	36	7	0	0
<i>Monoposthia</i> sp.	0	0	0	0	0	32	18
<i>Enoplus demani</i>	0	6	48	39	28	0	0
<i>Enoplus communis</i>	0	0	0	0	0	1	1

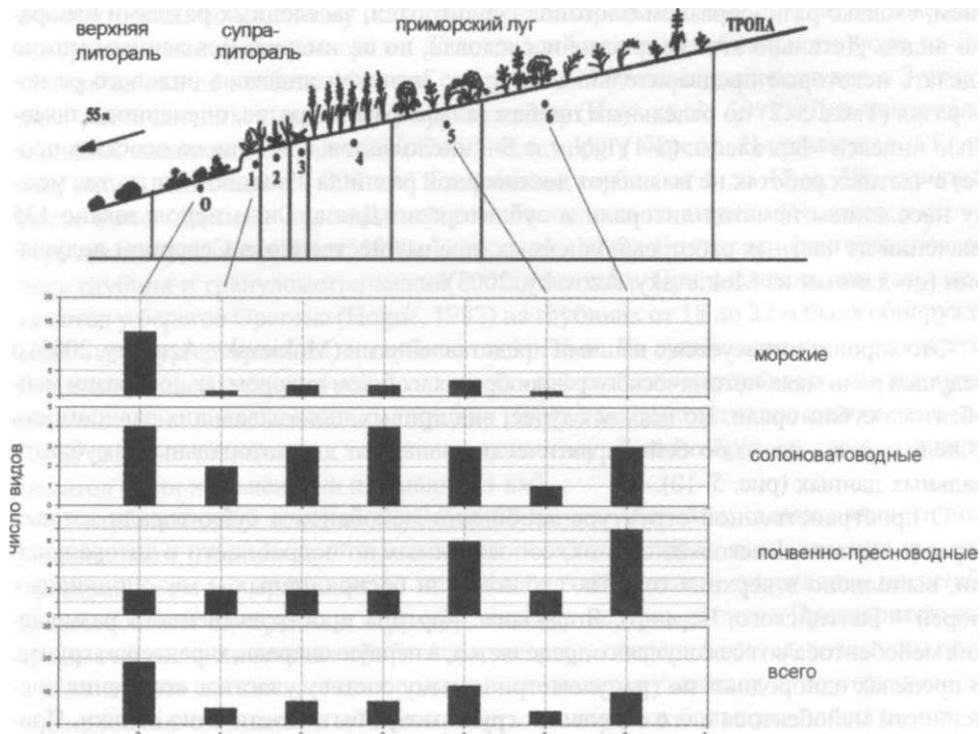


Рис. 5-9. Изменения общего числа видов нематод и экологических групп видов в экотоне море-суша в Кандалакшском заливе Белого моря. Цифрами на схеме и графике обозначены номера проб. Цифры над стрелкой - расстояние от начала трансекты (№0) до верхней границы пояса фукоидов на литорали (По материалам М.В.Сериковой).

в трех sublittoralных пробах (во всех случаях площадь пробы - 10 см²). По-видимому, влияние приливов, столь существенно меняющее облик макрофауны у нуля глубин, для мейобентоса сильно сглаживается, благодаря капиллярным силам, удерживающим воду в интерстициальных пространствах нижней литорали. Поэтому, в тех случаях, когда при переходе от литорали в sublittoral характер осадка не меняется, не наблюдается и резкой смены в составе мейофауны. Тем не менее, все имеющиеся данные говорят о том, что высокое видовое богатство sublittoralной фауны нематод в целом определяется не столько внутрибиотопическим разнообра-

Табл. 5-2. Видовое разнообразие нематод в пробах (альфа-разнообразии).

	индекс Маргадефа (S-1)/lgN	
	сублитораль	литораль
среднее	15,57	14,73
ст. откл	11,40	9,77
п	83	52
CI 95%	0,845	0,914

зием, сколько разнообразием биотопов сублиторали, заселенных разными наборами видов. Детально этот вопрос не исследован, но по имеющимся данным можно сделать некоторые предварительные выводы. Значения индексов видового разнообразия (Табл. 5-2) по отдельным пробам (альфа-разнообразие, оцененное с помощью индекса Маргалефа: $(S-1)/\lg N$, где S - число видов, а N - число особей в пробе) в частных работах не выявляют достоверной разницы в видовом богатстве между населением нематод литорали и сублиторали. Для анализа использовано 135 значений из частных работ, выполненных, преимущественно, в Северном полушарии (по данным из Mokievsky, Azovsky, 2003).

Это хорошо согласуется с нашими представлениями (Mokievsky, Azovsky, 2003) о ведущей роли межбиотопического разнообразия в общем видовом разнообразии мейобентоса сублиторали. Во всяком случае, вид кривых, показывающих зависимость «число видов - число особей», практически совпадают для литоральных и сублиторальных данных (рис. 5-10).

О пространственной структуре сообществ мейобентоса сублиторали данных гораздо меньше. Несколько съемок, сопоставимых по подробности с литоральными, выполнено в верхних отделах сублиторали бесприливных и малоприливных морей - Балтийского, Черного, Японского. Картина пространственного размещения мейобентоса во всех случаях определяется, в первую очередь, характером грунта. В пределах однородных по гранулометрическому составу участков колебания численности мейобентоса и его отдельных групп могут быть достаточно велики. Пространственная протяженность участков дна, занятых однородными сообществами

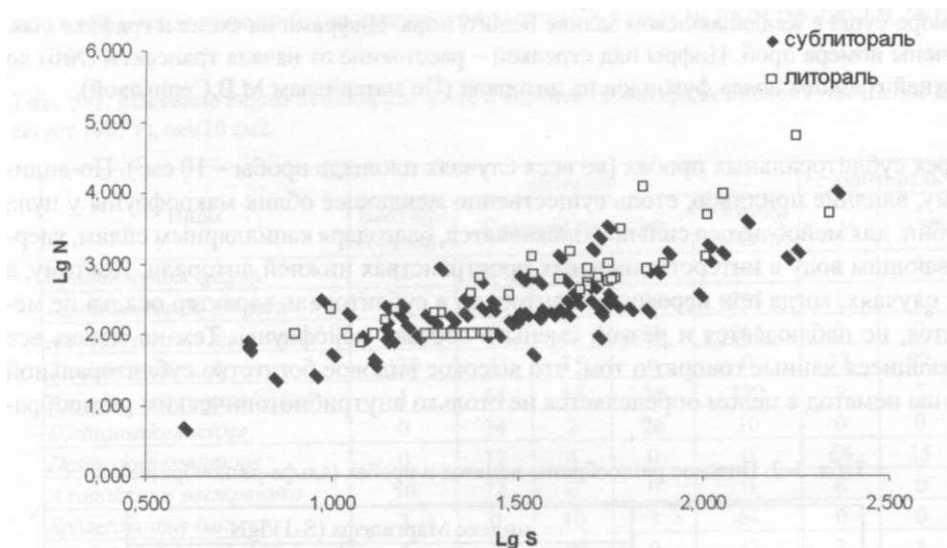


Рис. 5-10. Видовое разнообразие нематод в литоральных и сублиторальных (до глубины 100 м) пробах, представленное как отношение числа видов (S) в числу особей в пробе (N) в логарифмической форме. График построен по первичным данным, суммированным в статье (Mokievsky, Azovsky, 2003).

в сублиторали, по-видимому больше, чем в литоральной зоне с резко выраженными градиентами факторов среды. Так, на всей акватории Северного моря от Ла-Манша на юге до изобаты 100 м на севере по 171 станции выделено всего 7 отчетливо различающихся таксоценов гарпактицид (Huys et al., 1992). Для нематод на меньшей площади (южная часть Северного моря у берегов Нидерландов и Бельгии, площадью около 20 000 км² в диапазоне глубин от 5 до 45 м, 102 станции) также было выделено 7 ассоциаций, различающихся по видовому составу и структуре доминирования (Vincx, 1990; Vincx et al., 1990). Ведущими факторами оказались глубина и гранулометрический состав осадков. При исследовании таксоценов нематод у берегов Орегона (Hogue, 1982) на глубинах от 18 до 32 м была обнаружена одна структурная граница на глубине около 25 м. Ее существование определяется гидродинамикой и структурой осадка - до этой глубины поверхностный слой грунта испытывает воздействие волн прилива. Население нематод выше и ниже этой границы заметно различается по видовому составу. Таким образом, две ассоциации нематод были выявлены на площади 3,3 км².

В глубоководной зоне, на глубинах батииали и абиссали, съемок, аналогичных литоральным (десятки проб на площади порядка гектара), позволяющих выявить пространственную организацию локального сообщества и определить масштабы существования однородных структур, никогда не проводилось. Предварительные данные по распределению мейобентоса, в первую очередь нематод, позволяют предположить, что достаточно однородные и по видовому составу, и по структуре доминирования сообщества занимают здесь на порядки большую площадь, чем на шельфе. Наши данные, полученные в глубоководной впадине Моллой (Soltwedel et al., 2003), подтверждают это предположение. Три серии проб, собранных в этой котловине в разные годы на расстоянии в несколько десятков миль друг от друга, демонстрируют высокий уровень сходства как по фаунистическому составу, так и по структуре доминирования. Достаточно сходно и вертикальное распределение видов нематод в каждой серии проб.

Таксоценов нематод на этих станциях отличается достаточно высоким видовым разнообразием - здесь зарегистрировано около 100 видов, при этом, в составе сообщества довольно много близкородственных видов. Т.е. одно локальное сообщество нематод занимает площадь десятки, если не сотни, квадратных километров. В то же время, немногочисленные имеющиеся данные о распределении плотности поселений мейобентоса и отдельных видов в масшта-

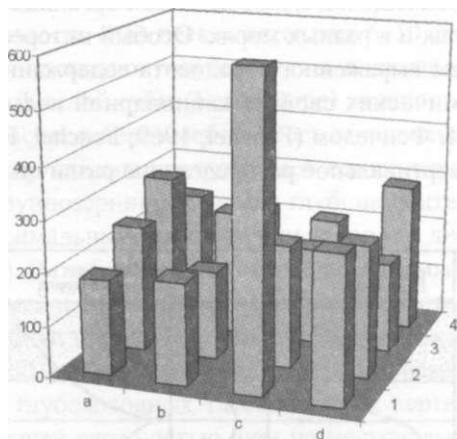


Рис. 5-11. Распределение нематод в поверхностном слое осадка на глубине 1300 м, Арктический бассейн. Размер площадки: 50 x 50 см, площадь одной пробы 3 см² (численность на вертикальной оси указана в экз/3 см²) (по материалам из Mokievsky et al., in prep.)

бе квадратного метра, напоминают по степени гетерогенности пространственное распределение литорального мейобентоса в аналогичном масштабе.

Пространственная гетерогенность в мелком масштабе была исследована нами в пробе размером 50x50 см на глубине 1300 м у берегов Шпицбергена (рис.5-11). В этом случае распределение нематод оказалось более выровненным, за исключением одной точки с двукратным превышением численности.

Подтверждают существование высокой мозаичности распределения плотности мейобентоса в небольшом масштабе и данные, полученные по стандартным методикам - по три пробы, взятые из одного мультикорера или бокс-корера (т.е. - с площади от 0,25 до 1 м²) могут различаться по обилию мейобентосных организмов в 2-3 раза.

Интересные результаты получены для глубоководной части Белого моря М. А. Милютиной с соавторами (Miljutina et al., in prep.; Mokievsky et al., 2009): в ходе сезонных исследований на одной из станций на глубине 270 м в центральной части Кандакшского залива Белого моря была оценена пространственная неоднородность мейобентоса в двух масштабах - 1/4 м² и 10²-10³ м². Максимальная неоднородность выявлена для минимальной исследованной площади - на него приходится более 50% дисперсии численности как всего мейобентоса, так и его отдельных групп (включая фораминифер).

Вертикальное распределение мейобентоса в толще грунта

Пространственная неоднородность распределения мейобентоса проявляется не только в горизонтальной плоскости, но и по вертикали. Вопрос о вертикальном размещении мейобентосных организмов изучался очень подробно на разных группах и в разных морях. Особый интерес исследователей был вызван существованием выраженного градиента содержания кислорода и связанных с ним физико-химических свойств капиллярной воды на литоральных пляжах. После описания Т. Фенчелом (Fenchel, 1969; Fenchel, Riedl, 1970) фауны сульфидной зоны песков, вертикальное распределение различных групп мейобентоса и его динамика исследована.

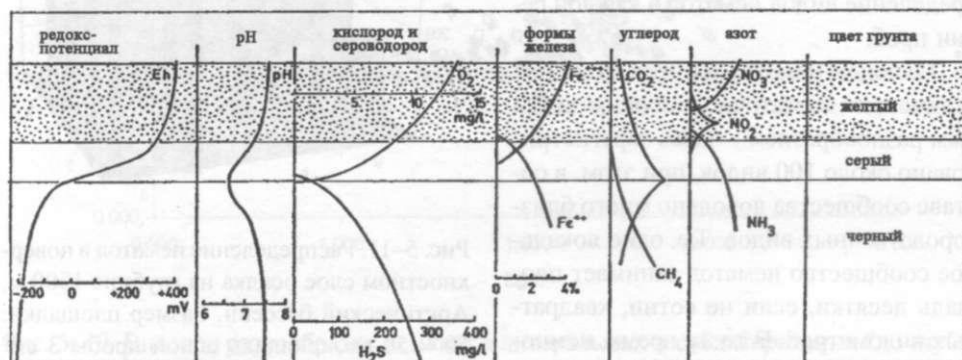


Рис. 5-12. Вертикальная стратификация физико-химических свойств осадков на литорали. Окисленный слой заштрихован. (По Fenchel, Riedl, 1970).

довались очень тщательно. Подробнее об этом речь будет идти в гл. 7, здесь же нас интересует вертикальная неоднородность как часть общей картины пространственной структуры мейобентоса.

Неоднородность мейофауны в толще грунта связана с градиентом физико-химических условий, обычно выраженным очень резко. Слабая аэрация капиллярных пространств и быстрое накопление органического вещества под поверхностью осадков литорали приводит к формированию вертикального градиента большой группы сопряженных физико-химических параметров среды, хорошим маркером которого традиционно считается окислительно-восстановительный потенциал (eH) поровых вод. Первый исследователь вертикальных градиентов Том Фенчел (Fenchel, 1969; Fenchel, Riedl, 1970) показал, как в нескольких сантиметрах обитаемого слоя грунта драматически меняются концентрации разных форм химических элементов - железа, марганца, форм азота и, что особенно важно для обитателей грунта - кислорода и сероводорода (рис. 5-12). Три вертикальные зоны Фенчела - окислительная, промежуточная (зона скачка потенциала) и восстановительная - населены собственной фауной, хотя толщина каждой из зон не превышает нескольких сантиметров. Население нижнего - анаэробного и насыщенного сероводородом - слоя получило название «тиобиос» (подробнее о нем - в главе 7). Однако, вертикальный градиент кислорода - не единственный фактор, определяющий вертикальную неоднородность. Многоярусная структура возникает и на хорошо аэрированных песчаных пляжах (рис. 5-13) без выраженного градиента окислительно-восстановительных условий.

Глубина обитаемого слоя зависит от геологического строения берега и интенсивности гидродинамики. На мелкозернистых и илистых осадках защищенных бухт она ограничивается слоем современных осадков или его верхней части. Так, на ватте Дальнего пляжа (Баренцево море) мощность слоя песка составляет 6-10 см. Этот слой заселен на всю глубину. Ниже его подстилают голубые глины, лишенные как макро- так и мейобентоса. На литорали Кислой губы (Белое море) мощность слоя песка больше - не менее 35-40 см, но распределение мейобентоса ограничено верхними 10-15 см. Ниже мейобентосные организмы присутствуют единично и количественному учету не поддаются. На крупнозернистых песках глубина обитаемого слоя может быть много больше. Максимальные значения, отмеченные в литературе - 60-100 см (Nicholas, Hodda, 1999). В глубоководных осадках обитаемый слой заметно тоньше, обычно до 90 % всех мейобентосных организмов сосредоточено в верхних 3-5 см, а максимальная глубина проникновения этих животных в осадок редко превышает 10 см (Neira et al., 2001). Однако, по крайней мере для нематод, из-за высокого видового разнообразия глубоководных таксонов, их вертикальная структура должна обладать не меньшей сложностью, чем на мелководье. Данных о распределении отдельных видов в толще глубоководных осадков очень немного. В качестве примера можно привести распределение двух групп близкородственных видов нематод на одной из станций в глубоководной зоне Арктического бассейна (рис. 5-14; 5-15).

В пространственной организации мейобентоса можно выделить несколько уровней. Биотопы, различающиеся по гранулометрическому составу грунта, отличаю-

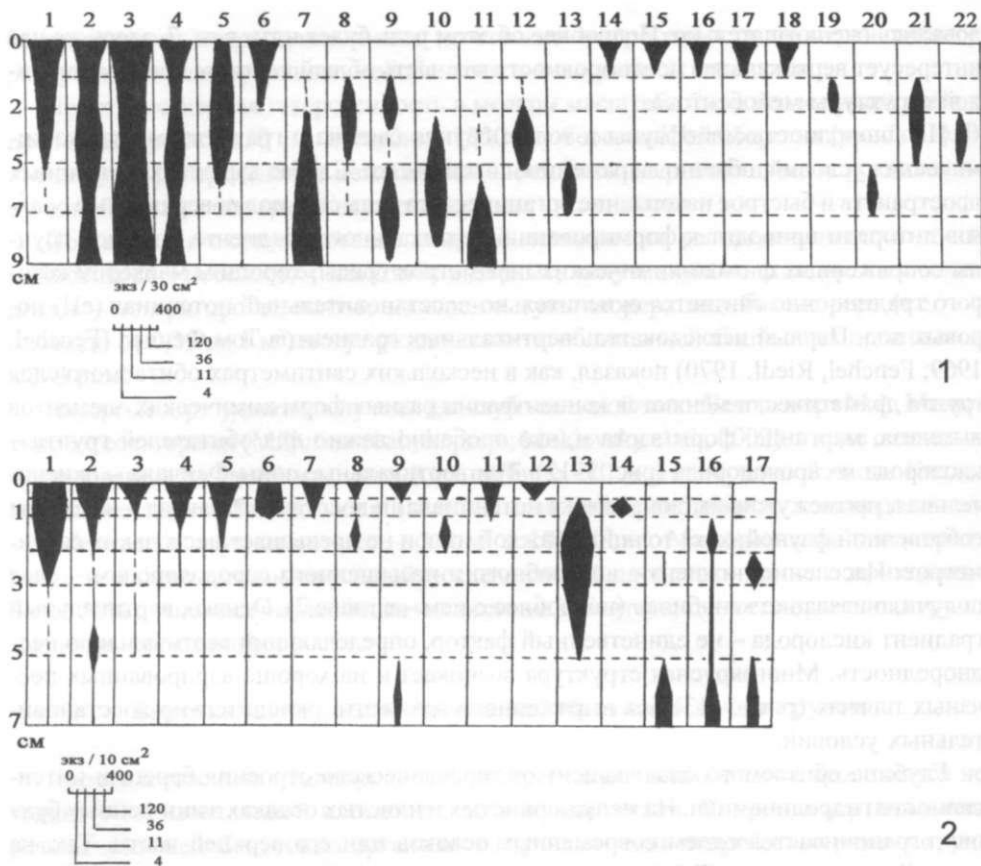


Рис. 5-13. Вертикальное распределение нематод в осадках беломорской литорали: на мелкозернистом песке с выраженным градиентом окислительно -восстановительных условий (1) и на крупнозернистом хорошо аэрированном песке (2) без выраженного градиента. Толщина фигур пропорциональна численности особей каждого вида. Цифрами обозначены (1): 1 - *Mesacanthion marisalbi*, 2 - *Oncholaimus brevicaudatus*, 3 - *Metachromadora suecica*, 4 - *Ironella riemanni*, 5 - *Monoposthia costata*, 6 - *Paracanthonchus macrodon*, 7 - *Odontophora dekoninckii*, 9 - *Rhynchonema lingei*, 10 - *Dichromadora setosa*, 11 - *Oncholaimus* sp., 12 - *Chromadoridae* gen. sp., 13 - *Bathylaimus* sp., 14 - *Chaetonema longisetum*, 15 - *Chromadora macrolaima*, 16 - *Desmodora communis*, 17 - *Prochromadora bulbosa*, 18 - *Timmia acuticauda*, 19 - *Sphaerolaimus balticus*, 20 - *Odonthophora vilotti*, 21 - *Daptonema setosum*, 22 - *Enoplus demani*;

(2): 1 - *Chromadoropsis vivipara*, 2 - *Paracanthonchus macrodon*, 3 - *Enoplus demani*, 4 - *Atrochromadora microlaima*, 5 - *Anoplostoma rectospiculum*, 6 - *Sphaerolaimus balticus*, 7 - *Hypodontolaimus balticus*, 8 - *Microlaimus* sp., 9 - *Desmodora communis*, 10 - *Prochromadora bulbosa*, 11 - *Halalaimus zenkevitchi*, 12 - *Hypodontolaimus* sp., 13 - *Dichromadora setosa*, 14 - *Hypodontolaimus inaequalis*, 15 - *Theristus blandicor*, 16 - *Sabatieria vulgaris*, 17 - *Monhysteridae* gen.sp. (По Мокиевский, 1988).

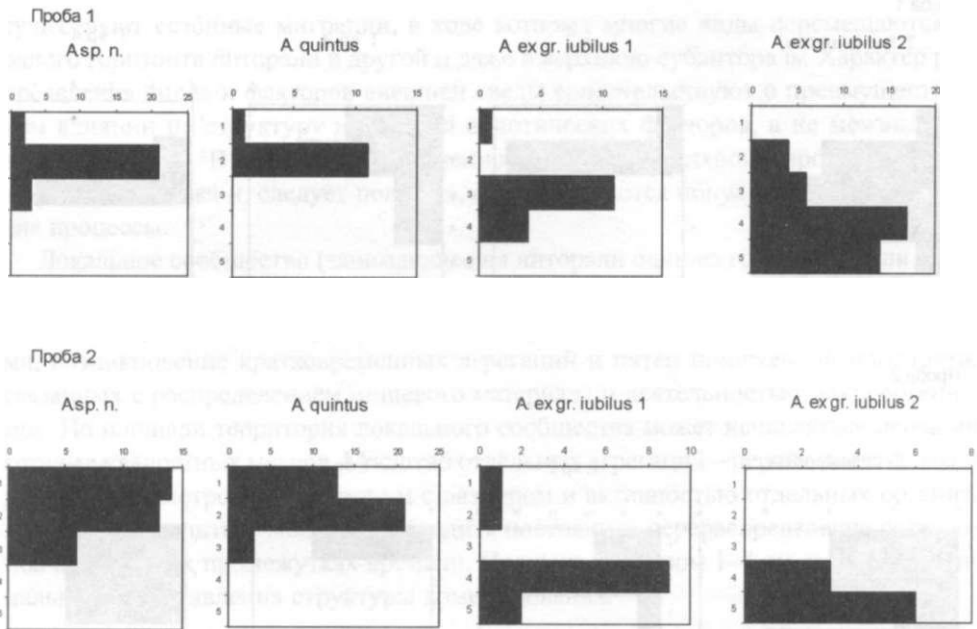


Рис. 5-14. Вертикальное распределение четырех видов глубоководных нематод рода *Acantholaimus* в двух пробах. Котловина Моллой, Арктический бассейн, 5600 м.

ся и таксономическим составом фауны, и набором жизненных форм. Размер биотопов может варьировать от нескольких до многих сотен квадратных метров. На границе двух биотопов может наблюдаться классический эффект экотона. В пределах контура с однородной по видовому составу фауной структура доминирования не остается постоянной. Она может меняться как в пространстве, образуя пояса или пятна с различным соотношением видов, так и во времени. Уровень общности видового состав между пятнами или зонами остается высокий, а уровень структурного сходства - низкий. Несовпадение сезонных пиков численности разных видов приводит к различным по повторяемости сезонных структур доминирования. Синхронность сезонных циклов выше в полярных областях на литорали, и уменьшается по направлению к экватору и вглубь моря.

Синхронные изменения численности многих видов приводят к формированию пятен повышенной плотности без изменения структуры доминирования, а нескоррелированные - к образованию пространственной мозаики внутри сообщества. Внутриценотическая мозаика может возникать как ответ на неравномерное распределение пищи или в результате мелкомасштабных вариаций биотических или абиотических факторов.

Масштаб пятен составляет от квадратных сантиметров и дециметров до квадратного метра, редко - более. Время существования пятен связано с их размерами.

В глубоководной зоне (абиссаль, батталь) линейные размеры локальных сообществ возрастают на порядки величин, но пространственные масштабы неодно-

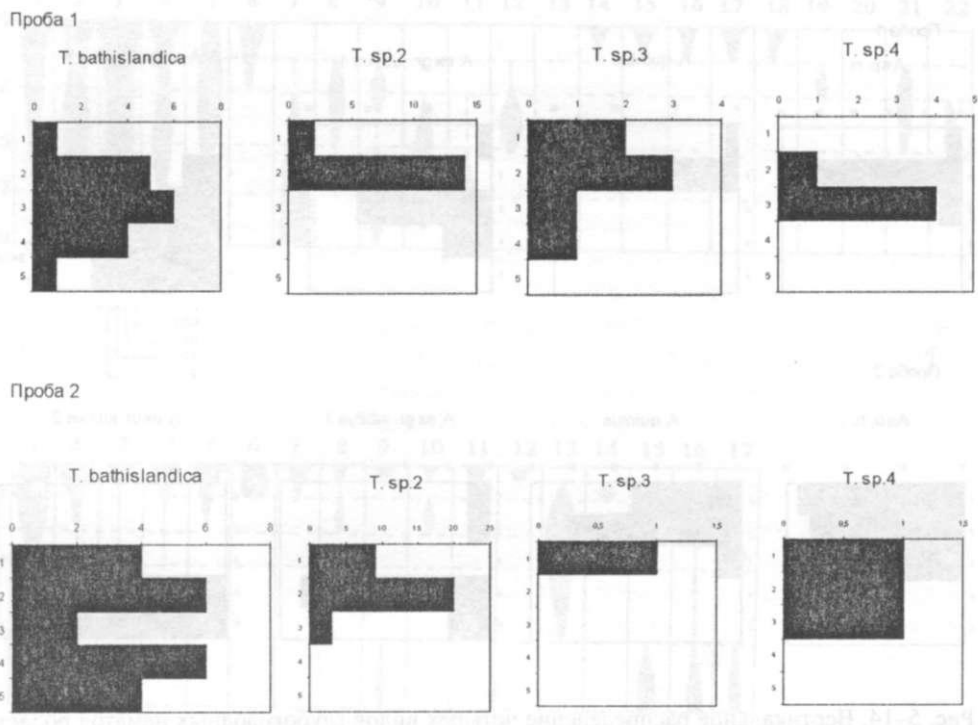


Рис. 5-15. Вертикальное распределение четырех видов глубоководных нематод рода *Thalassomonhystera* в двух пробах. Котловина Моллой, Арктический бассейн, 5600 м.

родности внутри сообществ остаются сопоставимыми с таковыми на мелководье - менее одного квадратного метра.

Неоднородное распределение видов по вертикали в толще осадка является важным и неотъемлемым свойством любого мейобентосного сообщества, т.е. пространственная структура любого таксоцена мейобентоса всегда трехмерна. Возникновение сложной вертикальной структуры (ярусности) сообществ возникает на любых типах осадков вне зависимости от окислительно-восстановительных условий и не может сводиться только к ним. Существование сложной вертикальной структуры для нематод прослеживается до максимальных изученных глубин (5600 м). Вертикальная структура проявляется в таксоценах многих групп мейобентоса - гарпактицид, турбеллярии, тихоходок, в тех случаях, когда количество совместно обитающих видов достаточно для ее обнаружения.

Вертикальная неоднородность определяется большой группой трудно различимых факторов, среди которых первостепенной значение имеют, по-видимому, окислительно-восстановительный потенциал, межвидовые (конкурентные) отношения между членами таксоцена, биогенная трансформация осадков.

Функционально основной пространственной единицей для поселений нематод является литораль в целом. Сезонное перераспределение видов в пространстве происходит в масштабе всей литорали. В.В. Гальцова (1981) показала, что у ряда видов

существуют сезонные миграции, в ходе которых многие виды перемещаются из одного горизонта литорали в другой и даже в верхнюю сублитораль. Характер распределения видов и факторов внешней среды свидетельствуют о преимущественном влиянии на структуру населения абиотических факторов, а не межвидовых взаимодействий. В этом пространственном масштабе синхронизирована популяционная динамика и, следует полагать, осуществляются популяционно-генетические процессы.

Локальное сообщество (занимающее на литорали один из горизонтов или часть его) - арена событий иного характера, протекающих в меньшие интервалы времени. Здесь, прежде всего, происходит тонкое разделение пространства между видами, возникновение кратковременных агрегаций и пятен пониженной плотности, связанных с распределением пищевого материала и деятельностью макроорганизмов. По площади территория локального сообщества может исчисляться первыми сотнями квадратных метров. Масштаб отдельных агрегаций - первые десятки квадратных сантиметров - сопоставим с размером и активностью отдельных организмов. В этом масштабе может происходить постоянное перераспределение организмов на коротких промежутках времени. Площадь размером 1-4 см является минимальной для выявления структуры доминирования.

Динамика мейобентоса

Динамика сообществ мейобентоса проявляется в нескольких временных масштабах. Традиционно выделяют три типа временной динамики: суточная, сезонная и многолетняя. Суточная динамика связана с перестройкой вертикального (а иногда и горизонтального) размещения плотности отдельных видов, вызванной факторами, связанными с приливным циклом или условиями освещенности. Сезонная динамика, в общем случае, определяется миграциями видов и различиями в популяционных циклах отдельных видов. Многолетняя динамика мейобентосных сообществ изучена гораздо меньше, чем первые два типа, которым посвящена большая литература. Существует лишь несколько точек, для которых продолжительность непрерывных наблюдений над мейобентосными сообществами превышает один - два года.

Суточные колебания

Наиболее подробно изучены вертикальные миграции мейобентосных организмов, связанные с приливным циклом. Такие миграции характерны для большинства мейобентосных организмов литорали приливных морей от Белого моря до Южной Африки (Гальцова, 1976; Arlt, 1988; Dye, 1978; Fernando, Natarajan, 1987; MacLachlan et al., 1977; Pattnaik, Rao, 1991; Walters, 1988; Walters, Bell, 1986). Описаны суточные вертикальные миграции и в бесприливных морях (Колесникова, 1979; Колесникова и др., 1993).

Вертикальные миграции мейобентосных организмов заключаются в перераспределении плотности популяций между слоями осадка. Миграции могут заключаться в перемещении максимума плотности из одного слоя осадка в другой или

состоять из чередующихся фаз: рассредоточение организмов в колонке грунта и их концентрация в каком-либо слое. Иногда (прежде всего для подвижных животных, таких как турбеллярии или гарпактициды) вертикальные миграции сопровождаются выходом части популяции в толщу воды. Закономерности этих миграций и факторы, их определяющие, весьма разнообразны. Существует довольно много предположений, касающихся причин и пусковых механизмов миграций разных групп (Arlt, 1988; Armonies, 1988, 1988a, 1990; Steyaert et al., 2001). П.Боаден (Boaden, 1968) в качестве одного из важнейших факторов, ответственных за распределение мейобентосных организмов, выделил движение воды - интенсивность прибоя и характер приливов. Влияние этого фактора экспериментально исследовали М.Пальмер и Р. Моллой (Palmer, Molloy, 1986): экспериментальное усиление потока воды над поверхностью грунта не сказывалось на распределении литоральных гарпактицид, но приводило к достоверному снижению численности нематод и фораминифер в двухсантиметровом поверхностном слое грунта. Среди причин, определяющих перераспределение организмов в толще грунта на разных фазах прилива, ведущую роль, скорее всего, играет высыхание поверхностных слоев осадка (особенно заметное на крупнозернистых песках) и изменение трофических условий (внос дополнительной пищи с током воды или перераспределение фитобентоса, вызванное, в свою очередь, токами поровых и омывающих вод.

Вертикальные миграции в сублиторали обнаружены лишь у некоторых групп (преимущественно, у гарпактикоидных копепод). Некоторые виды гарпактицид в ночное время покидают дно и поднимаются в водную толщу (Arlt, 1988), при этом в штормовую погоду интенсивность миграций падает. Выход мейобентосных организмов (гарпактицид и турбеллярии) в водную толщу по ночам отмечен Е. Колесниковой (1979) в зарослях цистозиры Черного моря. В этих примерах ведущую роль в качестве пускового механизма играет освещенность.

Длинный список факторов, влияющих на вертикальные миграции разных групп мейобентоса в зависимости от конкретных условий, и библиографию исследований можно найти в работе Г. Арлта (Arlt, 1988). Кроме света и интенсивности гидродинамики, на вертикальные миграции нематод, турбеллярии, гарпактицид и коловраток могут влиять такие факторы как температура, соленость, содержание кислорода в интерстициальной воде и даже pH.

Существенную роль в закономерностях вертикального перераспределения организмов играет градиент окислительно-восстановительных условий. В тех осадках, где он выражен, он может заметно влиять на распределение.

Наблюдаемое разнообразие типов вертикальных миграций и причин, их вызывающих, не позволяют дать универсальное описание этого явления. В наиболее простых случаях миграции могут вызываться изменением одного фактора - температуры, освещенности и т.п. Снижение влажности грунта в отлив вызывает смещение большинства видов в нижележащие слои осадков, содержащие больше влаги. Сильное штормовое перемешивание поверхностного слоя вызывает миграции в нижние слои, позволяя избегать вымывания. В тоже время, различия в направлениях и характере вертикальных миграций у видов, населяющих один и тот же биотоп, заставляют предполагать существование более сложных систем биотических отношений, влияющих на вертикальные миграции.

В уже упоминавшейся работе С. Герлах (Gerlach, 1977a) показал, что установка приманок с тухлой рыбой ведет к быстрому формированию пятен определенных видов нематод. Иногда приманки с пищей могут давать и обратный эффект - при высокой концентрации органики в осадке возникают пятна заморного грунта, который большинство групп мейофауны избегает. Такой результат был получен Олафсоном (Olafsson, 1992) при установке контейнеров с мертвыми *Macoma baltica* в прибрежной зоне окрестностей Аско (Балтийское море): через 17 дней на поверхности грунта образовались черные пятна восстановленного осадка, численность всех групп мейобентоса в которых (за исключением нематод) была ниже, чем вокруг. Численность нематод достоверно не различалась, но выяснилось, что пятна гниющей органики привлекательны для некоторых видов: численность *Halomonhystera disjuncta* вокруг приманок возросла в 6 раз.

Аналогичные данные были получены для гарпактицид. Пятна микроводорослей, развивающиеся на литорали в конце лета, привлекают определенные виды рачков. В упоминавшемся цикле работ, выполненных на литорали Белого моря, Е.А. Чертопруд с соавторами (Чертопруд, 2005; Azovsky et al., 2004, 2005) проанализировала агрегации гарпактицид на литорали эстуария реки Черной (Кандалакшский залив Белого моря) и показала, что время существования агрегаций связано с их линейными размерами. Ею было установлено характерное время существования пространственных структур разного размера.

Итак, кратковременные изменения плотности поселений мейобентоса и отдельных видов могут быть выявлены в масштабе времени от часов до нескольких суток. Эти миграции связаны с двумя группами факторов - неравномерным распределением пищевого материала (возникновение пятен микроводорослей, появление скоплений гниющей органики и т.п.) и изменением условий среды (влажность грунта, соленость) в связи с приливным циклом. В первом случае характерное время возникновения и существования агрегаций составляет от нескольких часов до дней, во втором - соответствует продолжительности приливного цикла в данном районе.

Сезонная динамика мейобентоса и годовой цикл

Сезонные исследования проводились на разных морях и различных глубинах - от литорали до абиссали (Гальцова, 1976; 1981; Гальцова, Аминова, 1978; Гальцова, Павлюк, 1994, 2000; Павлюк, 1990, 1998; Павлюк и др. 2001; Warwick, Buchanan, 1971; Skoolmun, Gerlach, 1971; Arlt, 1973; Hulings, 1974; Hodda, Nicholas, 1986; Alongi, 1987 и мн.др.), преимущественно в умеренных широтах. При этом внимание исследователей концентрировалось либо на динамике крупных таксонов, либо на изменениях в видовом составе отдельных групп, в первую очередь - нематод и гарпактицид.

Исследования сезонных циклов сообществ нематод на восточном побережье Австралии выявили заметные сезонные колебания суммарного обилия нематод (в десятки раз) и закономерную смену доминирующих видов во времени (Nicholas, Hodda, 1999). Несмотря на очень слабые межсезонные различия (температура воды менялась от +16 до +22 °С), картина смены сезонных аспектов сообщества повторялась из года в год.

Иной тип динамики обнаружен Алонги (Alongi, 1990) на северном побережье Австралии. В летние месяцы температура в осадках литорали превышала 35 °С, а зимой менялась от +13 до +30 °С. Максимум суммарной плотности поселений нематод приходился здесь на зимние месяцы (южного полушария), летом суммарная численность нематод была минимальна. В то же время у разных видов нематод максимумы обилия приходилось на разные сезоны года: у части видов - на зиму, у других - на лето; некоторые виды имели несколько сезонных максимумов.

Особый интерес для изучения сезонных изменений в мейобентосе представляют северные моря, где цикличность внешних условий выражена наиболее ярко. Такая работа была проделана Д.А. Аминовой и В.В. Гальцовой (1979), изучившими характер пространственного распределения отдельных видов нематод в разные сезоны года на литорали и в верхней sublиторали губы Чупа (Белое море.)

Картину сезонной динамики, очень сходную с беломорской, наблюдали П. Скоолмун и С. Герлах (Scoolmun, Gerlach, 1971) в эстуарии р.Везер у г. Бремерхафена (Северное море, Германия) в условиях более мягкого климата - при температуре воды от +1 до +20 °С, температуре воздуха от -5 до +20 °С. Максимальная численность таких видов, как *Tripyloides marinus* и *Allgeniella pachydema*, отмечена здесь в зимнее время, у *T.blandicor* две вспышки численности - в октябре - ноябре и в апреле - июне, также, как и у *Oncholaimus brachycercus*, весной и летом максимальна плотность поселений *Hypodontholaimus setosus*.

Чем стабильнее условия обитания нематод, тем менее выражена смена доминирующих форм во времени. Так на глубине 80 м у побережья Нортумберленда при колебаниях температуры в пределах +5,3 - +10,7 °С серьезных изменений в биомассе, численности и возрастной структуре не выявлено (Warwick, Buchanan, 1971). Асинхронность популяционных циклов разных видов нематод в условиях мягкого климата выявлена также В.В. Гальцовой и О.Н. Павлюк (1987; Павлюк, 1990; 2000) на мелководье Японского моря. На фоне выраженного сезонного цикла изменений плотности поселений мейобентоса, численность каждого вида нематод менялась независимо. Каждый из доминирующих видов нематод имел собственные пики численности и собственную цикличность, слабо скоррелированную с остальными членами сообщества. В результате в один и тот же месяц последовательных лет соотношение доминантов в сообществе оказалось разным. В нескольких точках, удаленных друг от друга на расстояние 2-5 км в мангровых зарослях побережья Австралии, изменение суммарной численности нематод во времени происходили поразному и абсолютно независимо (Hodda, Nicholas, 1986). То есть, в отсутствие мощного периодического фактора в сообществах нематод проявляется тенденция к более равномерному распределению плотности организмов во времени, и только значительные колебания температуры и образование льда синхронизируют популяционные циклы. Сходная закономерность выявляется и для клещей-галакарид: круглогодично размножающиеся галакариды (*Copidognathus fabricii*, *Lohmannella falcata*, *Rhombognathides pascens*) обитают глубже, чем размножающиеся сезонно (*Thalassarachna baltica*, *Th. basteri*, *Th. longipes*) (Straarup, 1968).

Сезонная динамика наблюдаются не только в изменении общей численности мейобентоса, но и в изменении их пространственной структуры. В зависимости от времени года может меняться и распределение организмов по горизонтам литора-

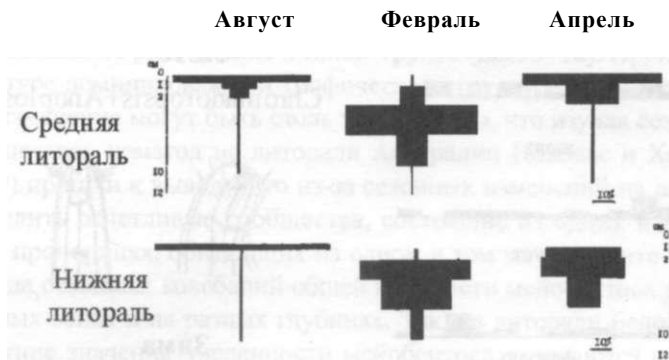


Рис. 5-16. Вертикальное распределение суммарной численности нематод на литорали в разные сезоны (по Мокиевский, 1990).

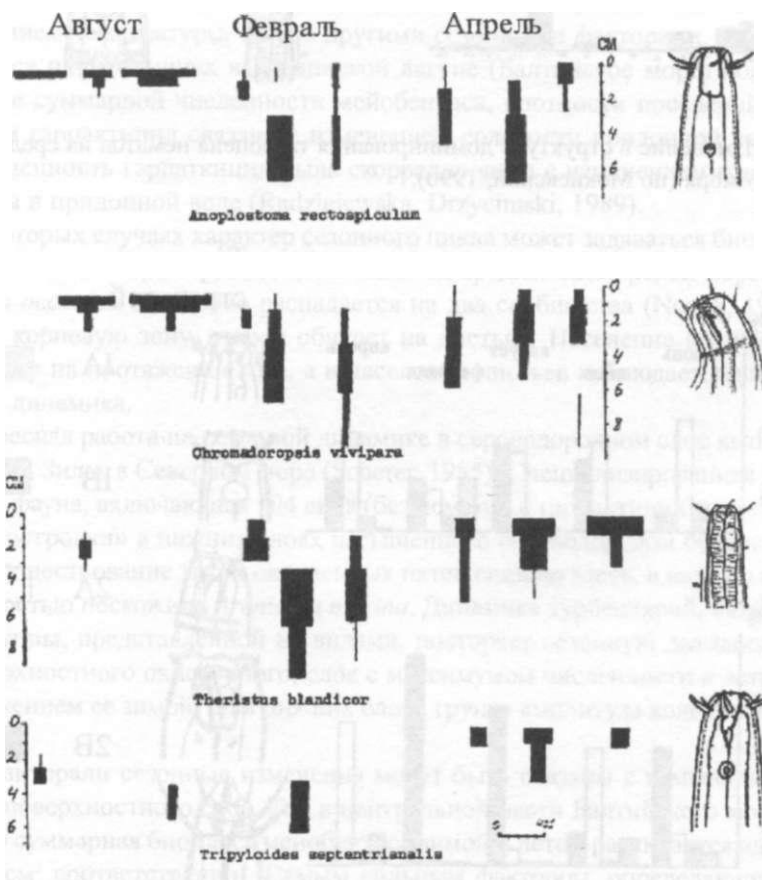


Рис. 5-17. Сезонные изменения вертикального распределения массовых видов нематод на беломорской литорали (по Мокиевский, 1990)

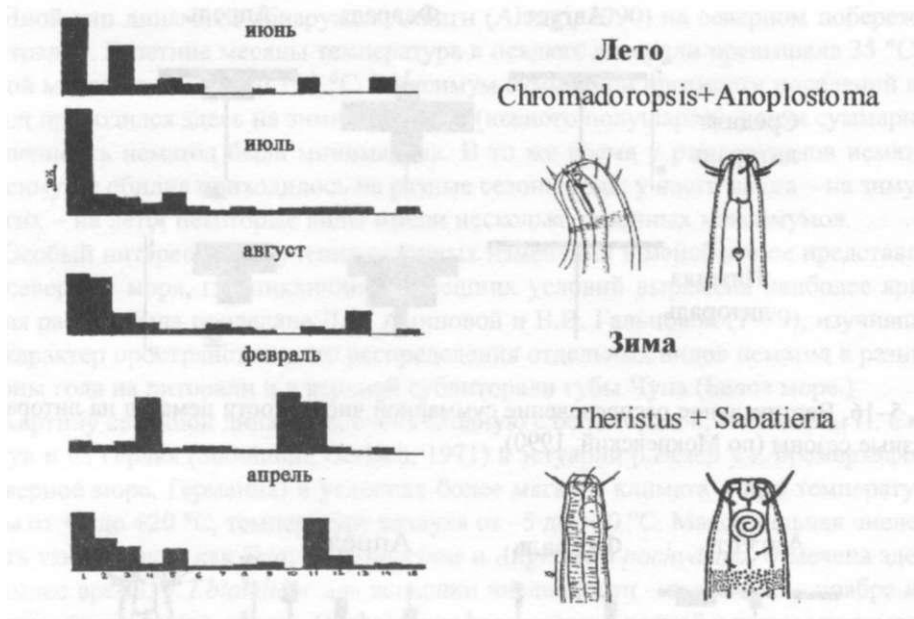


Рис. 5-18. Изменение в структуре доминирования таксоцена нематод на средней литорали Белого моря (по Мокиевский, 1990).

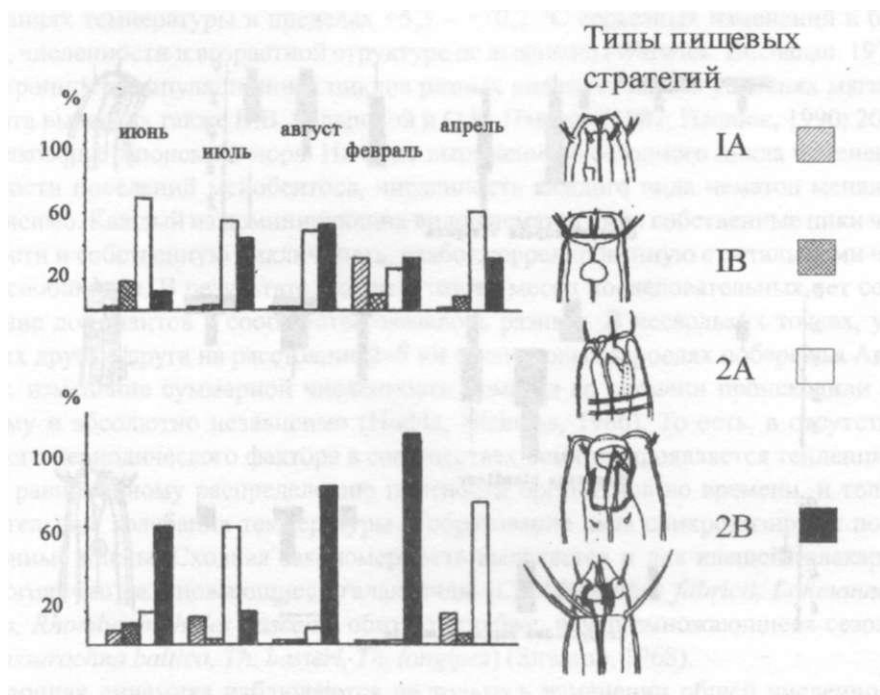


Рис. 5-19. Сезонные изменения трофической структуры таксоцена нематод на средней литорали (по Мокиевский, 1990)

ли, и их вертикальное размещение в толще грунта (рис. 5-16). Происходят изменения в структуре доминирования и трофической структуре сообществ (рис. 5-17 - 5-19). Эти изменения могут быть столь значительны, что изучая сезонные изменения в сообществах нематод на литорали Австралии Николас и Ходда (Nicholas, Hodda, 1999) пришли к выводу, что из-за сезонных изменений на литорали невозможно выделить отчетливые сообщества, состоящие из одних и тех же видов в одинаковых пропорциях, обитающих на одном и том же горизонте литорали.

Амплитуда сезонных колебаний общей плотности мейобентоса различна в разных широтных зонах и на разных глубинах. Так, на литорали Белого моря максимальные летние значения численности мейобентоса отличаются от зимних в несколько раз (Мокиевский, 1990). В верхней сублиторали Японского моря максимальные (летние) и минимальные (зимние) значения плотности поселений мейобентоса различались меньше, чем в два раза - 4438×10^3 экз/ м² и 2490×10^3 экз/ м² соответственно (Гальцова, Павлюк, 2000).

Сезонные изменения в сообществах мейобентоса могут быть связаны не только с изменением температуры, но и с другими сезонными факторами. Так, изучение мейобентоса на 7 станциях в Щецинской лагуне (Балтийское море) показало, что изменение суммарной численности мейобентоса, плотности поселений остракод, нематод и гарпактицид связано с изменением солёности придонной воды. Кроме того, численность гарпактицид была скоррелирована с изменением концентрации кислорода в придонной воде (Radziejewska, Drzycimski, 1989).

В некоторых случаях характер сезонного цикла может задаваться биотическими факторами. Так, например, население нематод средиземноморской морской травы *Posidonia oceanica* отчетливо распадается на два сообщества (Novak, 1992): одно населяет корневую зону, второе обитает на листьях. Население корней остается стабильным на протяжении года, а в населении листьев наблюдается выраженная сезонная динамика.

Интересная работа по сезонной динамике в сероводородном слое выполнена на литорали о. Зильт в Северном море (Scherer, 1985). Специализированная интерстициальная фауна, включающая 104 вида (без нематод и гарпактицид), заселяет окисленные «островки» в нижних слоях насыщенного сероводородом бескислородном фунте. Существование таких окисленных пятен связано здесь, в первую очередь, с деятельностью пескожила *Arenicola marina*. Динамика турбеллярии, наиболее массовой группы, представленной 83 видами, повторяет сезонную динамику населения поверхностного окисленного, слоя с максимумом численности в летний период и снижением ее зимой, но в нижних слоях грунта амплитуда колебаний намного меньше.

В сублиторали сезонные изменения могут быть связаны с изменением потока пищи из поверхностного слоя. Так в центральной части Балтийского моря на глубине 37 м суммарная биомасса мейобентоса зимой и летом различается вдвое (0,9 и 1,7 мг/Юсм² соответственно). Самым сильным фактором, определяющим сезонную динамику, оказалось весеннее «цветение» диатомового фитопланктона (Olafson, Elmgren, 1997). Сразу после него суммарная плотность поселений нематод увеличилась более чем в два раза. Наиболее ярко это весеннее увеличение численности было выражено у таких видов как *Leptolaimus papilliger*, *Microlaimus*

globiceps и *Paracanthochus* spp. Такое же увеличение наблюдалось у турбеллярии. Остракоды и киноринхи не продемонстрировали столь резкого изменения численности, хотя их обилие в летние месяцы было тоже заметно выше, чем зимой. Изменения численности гарпактицид не обнаружили никакой связи с цветением. Динамика их суммарной численности здесь определяется двумя массовыми видами: *Pseudobradya* sp., дающего вспышку численности в конце лета и *Microarthridion littorale*, наиболее многочисленного в конце лета и осенью. В результате сложения этих трендов, сезонные изменения численности гарпактицид оказываются более сглаженными, чем у нематод и турбеллярии.

Структурные перестройки в таксоценах нематод, вызванные «цветением» фитопланктона, отмечены и в Северном море (Vanaverbeke et al., 2004). На станции у побережья Бельгии, на глубине 20 м, вслед за увеличением в апреле-мае концентрации хлорофилла «а» в поверхностном слое воды, плотность населения нематод увеличилась в два раза. В сообществе резко увеличилась доля мелких нематод (длина тела 300-400 мкм). Вместе с более крупными видами (длиной 600-700 мкм) они составили 38% общей численности и заместили предыдущего доминанта - крупную *Dichromadorella cucullata*. К июлю обилие мелких нематод снизилось, и лидирующее положение в сообществе занял более крупный вид - *Microlaimus marinus* (900 мкм длиной). Авторы полагают, что нематоды, относящиеся к морфотипу "stout" («толстые»), реализуют стратегию оппортунистов в биоценозах с «пульсирующим» поступлением пищи.

В глубоководных областях Океана сезонные изменения в сообществах мейобентоса изучены очень мало. Предполагается, что колебания в поступлении на дно органического вещества, созданного фитопланктоном, может вызывать изменения обилия бентосных организмов и структурные перестройки в сообществах (Gooday, 1988; Gooday, Turley, 1990). Увеличение численности и изменение структуры доминирования вслед за «цветением» фитопланктона было показано для батимальных фораминифер северо-восточной Атлантики (Gooday, Lamshead, 1989). Однако, в специальном исследовании в районе Поркупайн (Северная Атлантика) авторы (Gooday et al., 1996) не обнаружили реакции многоклеточного мейобентоса на весеннее «цветение». В Тихом океане, при многолетних исследованиях в заливе Сагами, на батимальных глубинах (1300-1500 м) сезонные изменения, связанные с поступлением продукции фитопланктона, были выявлены в обилии фораминифер и свободноживущих нематод, но не были отмечены в таксоцене гарпактицид (Shimanaga, Shirayama, 2000; Shimanaga et al., 2004).

Заметные изменения плотности поселений мейобентоса и его отдельных групп были обнаружены (Miljutina et al., in prep.) во время сезонной съемки в глубоководной зоне Белого моря на глубине 270 м (рис. 5-20).

Сопоставление данных, полученных в разных биотопах различных широтных зон позволяют предположить, что сезонная динамика мейобентоса складывается из более или менее независимых жизненных циклов отдельных видов, разброс в продолжительности которых весьма велик. Для нематод, например, продолжительность жизненного цикла у разных видов составляет от нескольких недель (мелкие хроматориды) до 14-15 месяцев (крупная онхолаймида *Pontonema vulgare* в Белом море). В отсутствие внешних синхронизирующих факторов изменение численнос-

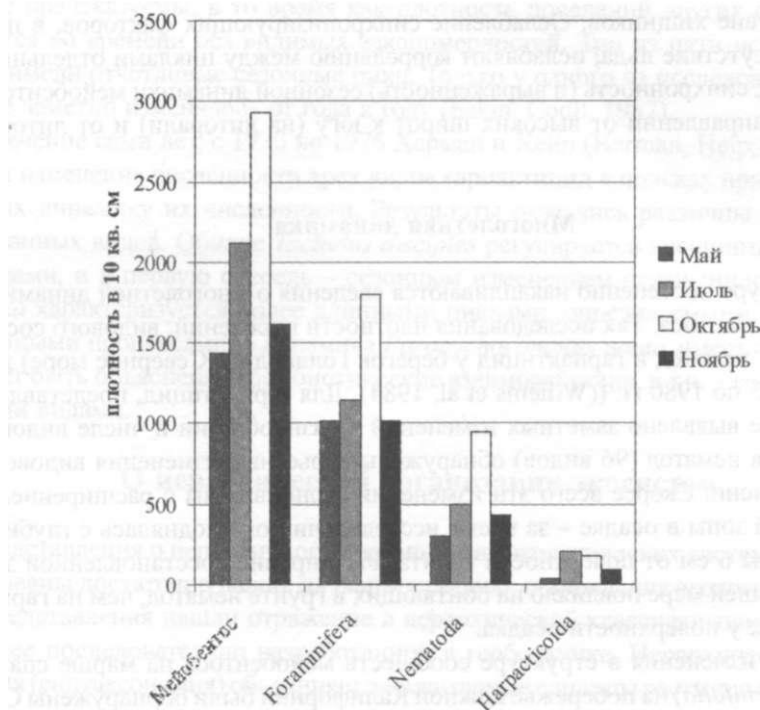


Рис. 5-20. Сезонные изменения плотности поселения мейобентоса и его отдельных групп на глубине 270 м в Кандалакшском заливе Белого моря (по Miljutina et al., in prep.).

ти каждого вида происходит независимо, приводя к уникальным количественным соотношениям видов в каждый момент времени. Так в упоминавшейся уже работе О.Н. Павлюк (1990), таксоцено нематод песчаного мелководья в каждый момент времени обладал уникальной композицией доминирующих видов. Появление внешнего синхронизирующего фактора приводит к появлению сходных сезонных трендов у многих видов. Это связано как с зависимостью продолжительности жизненного цикла от температуры, так и с существованием критических значений температуры, при которых онтогенез останавливается, как это описано, например В.В. Малаховым для *Pontonema vulgare* (Малахов, 1974, 1974а). В результате происходит синхронизация популяционной динамики всех членов таксоцена. Наиболее ярко такую синхронную динамику можно наблюдать на литорали Белого моря, где сезонный ход температуры и образование льда синхронизируют популяционные циклы всех видов нематод таксоцена. Сезонная динамика сообщества здесь выглядит как чередование двух фаз - летней и зимней, отличающейся соотношением доминирующих видов (Мокиевский, 1988, 1990). Непосредственные причины, приводящие к увеличению численности разных видов в тот или иной сезон, могут быть различны. Это может быть не только температура сама по себе, но и связанные с ней факторы - интенсивность гидродинамики (ледовый покров снижает интенсивность промывания грунта, полностью исключая прибой), кислородный режим в грунте, и

даже отсутствие хищников. Ослабление синхронизирующих факторов, в первую очередь - отсутствие льда, ослабляют корреляцию между циклами отдельных видов. Поэтому, синхронность (и выраженность) сезонной динамики мейобентоса ослабевает в направлении от высоких широт к югу (на литорали) и от литорали в сублитораль.

Многолетняя динамика

В литературе постепенно накапливаются сведения о многолетней динамике сообществ мейобентоса. Так исследования плотности поселений, видового состава и разнообразия нематод и гарпактицид у берегов Голландии (Северное море) проводились с 1975 по 1980 гг. ((Willems et al, 1984). Для гарпактицид, представленных 26 видами, не выявлено заметных изменений в разнообразии и числе видов, в то время как для нематод (96 видов) обнаружены серьезные изменения видового состава во времени. Скорее всего эти изменения были связаны с расширением восстановленной зоны в осадке - за время исследований она поднялась с глубины 20 см до глубины 6 см от поверхности грунта. Расширение восстановленной зоны в осадке в большей мере повлияло на обитающих в грунте нематод, чем на гарпактицид, живущих у поверхности осадка.

Заметные изменения в структуре сообществ мейобентоса на марше спартины (*Spartina alternifolia*) на побережье Южной Калифорнии были обнаружены С. Белл в ходе 22-месячного исследования (Bell, 1979). В составе населения нематод и гарпактицид происходили значительные флуктуации, не укладывающиеся, однако, в сколько-нибудь отчетливые тренды.

Закономерности удастся выявить только на более длинных временных рядах. Серия статей была опубликована по результатам многолетних наблюдений за двумя биотопами на побережье Южной Каролины (Coull, 1985, 1985a; Eskin, Coull, 1987). Одиннадцатилетнее исследование с ежемесячным отбором проб в двух сублиторальных биотопах - на песке и иле в Южной Каролине показало существование сложных взаимодействий, ответственных за наблюдаемую динамику гарпактикоидных копепод. На илах пик численности мейобентоса приходился на конец зимы - начало весны и был связан с изменением солености воды. На песке наибольшая численность наблюдалась летом, рост численности мейобентоса был положительно скоррелирован с температурой и отрицательно - со значениям eH в фунте (Coull, 1985). При этом, межгодовые колебания численности были заметно больше, чем межсезонные. Амплитуда колебаний численности мейобентоса в илистых биотопах была вдвое выше чем на песке. Предполагается, что в илистых биотопах сезонная и многолетняя динамика мейобентоса, в первую очередь, определяется выеданием хищниками, в то время как на песчаных - изменением условий среды (Coull, 1985a). На протяжении десяти лет состав и структура таксоцены в илистом биотопе оставалась стабильной, в то время как в сообществе на песке произошли заметные изменения: интерстициальные виды практически исчезли, а численность эпибентосных видов не изменилась, что, скорее всего, связано с заилением исследованного участка. Изучение динамики отдельных видов нематод (Eskin, 1986) в песчаном и илистом биотопах показало, что изменения обилия одних видов

вполне предсказуемы, в то время как плотность поселений других очень сильно меняется во времени без видимых закономерностей. Три из пяти исследованных видов имели отчетливые сезонные пики. Только у одного из исследованных видов обилие заметно изменялось от года к году (Eskin, Coull, 1987).

В течение семи лет, с 1970 по 1976 Херман и Хейп (Herman, Heip, 1983) исследовали изменение численности трех видов гарпактицид в поисках причин, определяющих динамику их численности. Результаты оказались различны для трех исследованных видов. Обилие *Tachidus disciples* регулируется внешними сезонными факторами, и в первую очередь - сезонным изменением освещенности. *Canuella perplexa* характеризуется более длинными циклами, определяемыми внутривидовыми процессами, а динамика *Paronychocamptus nanus* имеет сложный вид и может быть объяснена через биотические взаимодействия, в т.ч. - конкуренцию с другими видами.

О иерархической организации экосистем

Представления о иерархичности организации экологических систем были сформулированы достаточно давно, на ранних стадиях становления экологии как науки. Эти представления нашли отражение в иерархической классификации сообществ, наиболее последовательно разработанной в геоботанике. Иерархическая классификация (синтаксономия) объединяет элементарные единицы растительного покрова в более крупные группы - ассоциации, которые, в свою очередь, объединяются в классы и типы ассоциаций по признакам флористического или структурного сходства.

Применительно к экосистемам пелагиали иерархический подход был сформулирован К.В. Беклемишевым (1969) и Стомелем (Stommel, 1963), выделявшими в Океане гидродинамические структуры разного ранга, каждая из которых характеризуется своим планктонным населением. Каждый уровень иерархии характеризуется как линейными размерами, так и временем существования. Иерархическая классификация морских бентосных систем до сих пор не разработана в законченном виде, но подходы к ее созданию можно найти, например, в работах И.В. Бурковского (Бурковский, 1992; Burkovsky et al., 1994) А.Н. Миронова (1990) и А.И. Азовского с соавторами (Мокиевский, Азовский, 1996; Azovsky, Mokievsky, 1996; Азовский, Чертопруд, 1998).

В более общем виде представления о иерархической организации надорганизменных систем сформулированы О'Нейлом (O'Neil et al., 1986). Согласно этим представлениям, получившим широкое распространение в последнее десятилетие, иерархическая организация свойственна всем типам экологических систем, что дает теоретическую возможность для создания унифицированной классификации экосистем от биосферы до локального сообщества.

Другой тип иерархических структур связан с различиями в размерах особей, их образующих. В наиболее подробном виде этот подход сформулирован в работах А.И. Азовского (Азовский, 2001; Азовский, Чертопруд, 1998; Azovsky, 1996, 2000; 2002): организмы, размеры которых различаются на порядки величин, формируют принципиально одинаковые структуры (сообщества), различающиеся простран-

ственно-временными масштабами. Так, в морских донных сообществах может быть выявлена иерархия структур, зависящих от размеров особей.

Таким образом, иерархическую организацию экосистем можно рассматривать с двух взаимосвязанных позиций (направлений):

1) как иерархию ценотических уровней (синтаксонов) со своими характерными масштабами пространства и времени - в пределах одного размерно-экологического блока; и 2) как иерархию структурных единиц разных размерно-экологических блоков со своим для каждого блока уровнем организации - в одном пространственно-временном масштабе.

В описании мейобентоса мы исходим из этих представлений, позволяющих, с одной стороны, рассматривать мейобентос как одну из структурных единиц морского бентоса, характеризующуюся собственными пространственно-временными масштабами. С другой стороны, при описании различных закономерностей распределения и функционирования сообществ мейобентоса в масштабах от океанов и морей до небольших участков песчаного пляжа, удобно рассматривать их как иерархию ценотических структур, пытаясь выявить характерные черты организации для каждого из пространственных масштабов.

Мы исходим из того, что мейобентос является не только размерным блоком экосистемы, и не только хорошо ограниченным набором таксонов, но и самостоятельной структурной единицей бентосной экосистемы. Как самостоятельная структурная единица, мейобентос характеризуется собственными пространственно-временными масштабами, отличающимися от пространственно-временных масштабов других блоков донной экосистемы.

Обоснование этого подхода достаточно подробно изложено в упомянутых выше работах. Наиболее подробный обзор можно найти в работе А.И. Азовского (2003).

Методические подходы к решению подобного рода задач наиболее подробно обсуждаются на материале геоботаники (Александрова, 1969; Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1972; Миркин, 1984, 1985) и зоологии наземных позвоночных (Шварц, Шефтель, 1990; Шефтель, 1990; Преображенская, 1990). В морской гидробиологии подходы к классификации сообществ разработаны хуже, однако обсуждение их, также как и проблемы реальности сообществ и границ между ними, имеет давнюю историю (Thorson, 1956; Lindroth, 1935, 1973; Mills, 1969; Несис, 1984; Озолиньш 1990). Для выявления сообществ и характера границ между ними гидробиологи применяют либо картирование бентоса (Mills, 1969), либо используют методы многомерной статистики, позволяющие выявить группы станций со сходным составом населения и оценить степень различия между ними (Озолиньш, 1987).

Первая попытка классификации таксоценов морских нематод была предпринята И.Н. Филиппевым (1921), исходившим при описании таксоценов нематод из представлений о границах сообществ, полученных для макробентоса. В. Визер (Wieser, 1959) методом сравнения видовых списков классифицировал сообщества побережья Чили. Применительно к сообществам мейобентоса метод классификации по доминантам не дает осмысленных результатов, поскольку структура доминирования крайне неустойчива даже в пределах вполне однородного сообщества. Использование полных списков видов предпочтительнее, однако трудновыполнимо технически из-за большого числа достоверно не определяемых форм. Поэтому в даль-

нейшем наиболее популярным методом анализа данных стал кластер-анализ станций на основе индексов сходства структур выборок с использованием индекса процентного сходства (или близких к нему), или же коэффициентов корреляции Пирсона или Спирмена, в зависимости от характера данных. Первыми работами такого рода были исследования сообществ мейобентоса залива Баззард (Wieser, 1960) и таксоценов нематод Ливерпульского залива (Ward, 1973). Мощным методом анализа корреляций и выявления общности является также метод главных компонент. Он позволяет свести исходное разнообразие параметров к небольшому числу независимых переменных. К сходному, но труднее интерпретируемому результату приводит и метод многомерного шкалирования (multi-dimensional scaling - MDS), приобретающий все большую популярность, в том числе и в исследованиях мейобентоса. Этот метод базируется на расчете матрицы сходства с использованием тех же мер сходства, что и для кластер-анализа.

Выявляемые при изучении морских сообществ паттерны зависят от масштаба рассмотрения. Смена масштаба может существенно менять наблюдаемый характер упорядоченности. Это означает, что сообществам свойственен иерархический принцип организации: каждому пространственно-временному масштабу соответствует свой уровень организации и свой характер взаимодействия со средой. При этом характерные "размеры" элементов такой мозаики, т.е. диапазоны пространства и времени различаются у разных групп организмов. Эти различия в первую очередь связаны с размерами организмов - интегральной характеристикой, отражающей особенности использования организмом среды обитания, биоэнергетические характеристики организма и его роль в энергетике системы. Известно, что временные характеристики организмов (время жизни, темпы размножения) также определяются его размерами.

Любая донная экосистема включает ряд размерных групп (блоков) - макро-, мейо- и микробентос, резко различающихся как таксономически, так и биологически. Глубокие экологические различия между этими тремя блоками связаны с различиями в масштабах восприятия пространства и времени. Было показано (Burkovsky et al., 1994), что группировки микро-, мейо- и макробентоса располагаются на литорали независимо друг от друга. Более того, элементы ценогической мозаики (пятна, локальные группировки, типы сообществ) для микрофауны занимают, с точки зрения исследователя, значительно меньшие размеры и времена, чем аналогичные формирования для макрофауны. Но ведь животные не воспринимают расстояния в метрах, а время - в неделях. Если мы перейдем к *их собственным единицам*: размерам тела и времени генерации, то соответствующие диапазоны окажутся значительно более сходными. При этом оказывается, что чем меньше размеры группы, тем менее насыщено особями ее экологическое пространство. У двух инфузорий в 10 раз меньше шансов на встречу, чем у нематод, и в 100 раз - чем у особей макробентоса. Иными словами, коллективы мелких организмов "занимают большие помещения меньшим составом".

Нарис. 5-21 схематически представлены пространственно-временные характеристики трех блоков донной экосистемы, показывающие характерные пространственные и временные масштабы существования каждого из них.

Анализ зависимостей "число видов - площадь выявления" (в диапазоне от единичной пробы до региональных фаун или флор) отдельно для 4 размерно-таксо-

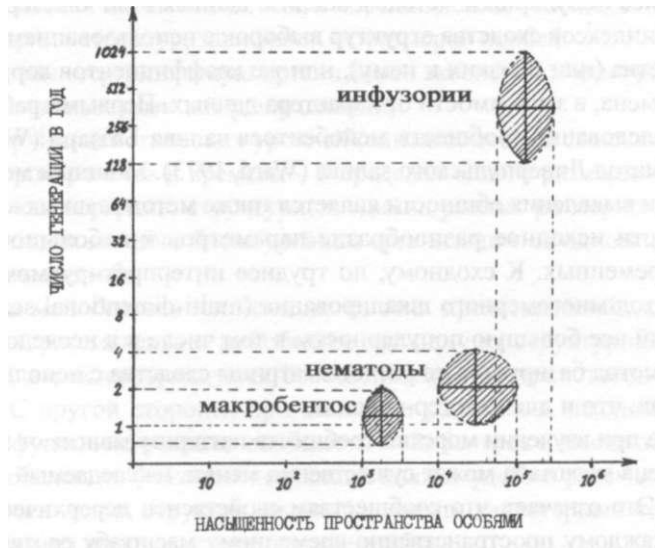


Рис. 5-21. Пространственно-временные характеристики основных структурных блоков донной экосистемы. По оси абсцисс - объем свободного пространства, приходящегося на одну особь, выраженное в единицах объема тела особи; по оси ординат - число поколений в год (по Burkovsky et al., 1994).

номических групп (диатомовые водоросли, инфузии, нематоды, макробентос) показал, что параметры кривых существенно зависят от размера организмов (Azovsky, Mokievsky, 1996, Azovsky, 2000). Чем меньше размер, тем меньше приток числа видов с увеличением площади, приведенной к средним размерам особей. Таким образом, как α -, так и R -компоненты видового разнообразия зависят от размера особей. Иными словами, возможное разнообразие "помещений, занятых разными жильцами" исчерпывается для мелких организмов быстрее. Так, связь числа видов с площадью существенно различается для микро-, мейо- и макробентоса (рис. 5-22).

В то же время другие закономерности, напротив, обнаруживают удивительную масштабную инвариантность. Так, литоральный макробентос сохраняет постоянный уровень структурной гетерогенности в диапазоне от 1 м до 6000 м (Азовский, Чертопруд, 1998). Это означает, что километровый участок, поделенный на стометровые отрезки, выглядит столь же неоднородным по структуре, как и 10-метровый участок, разбитый на метры. Аналогичные "фрактальные" свойства демонстрируют и сообщества псаммофильных диатомей, но в ином диапазоне масштабов. Сообщества литорального мейобентоса сохраняют постоянный уровень пространственной неоднородности в масштабах от сотен метров до сотен километров длины береговой линии (Мокиевский и др., 2004). Специально занимаясь проблемой инвариантности пространственной структуры, А.И. Азовский (2003) показал, что организмы макробентоса имеют размеры порядка миллиметров (сантиметров), а их фрактальное размещение - сотни и тысячи метров; размеры диатомей - десятки микрометров, а их фрактальной структуры - метры и десятки метров. Таким обра-

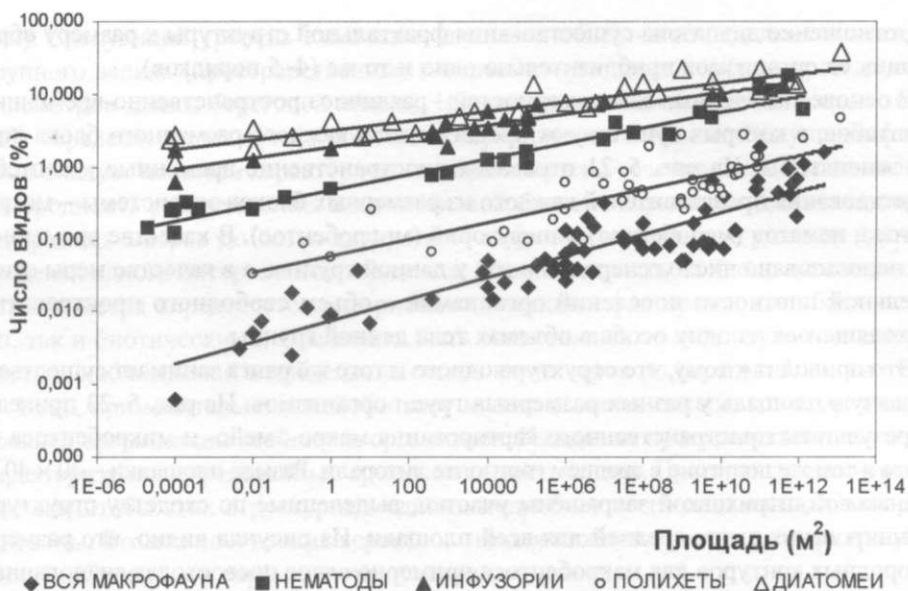


Рис. 5–22. Зависимости числа видов от площади исследования (в %% от общего числа известных видов) для разных групп бентоса (по Azovsky, 2002).

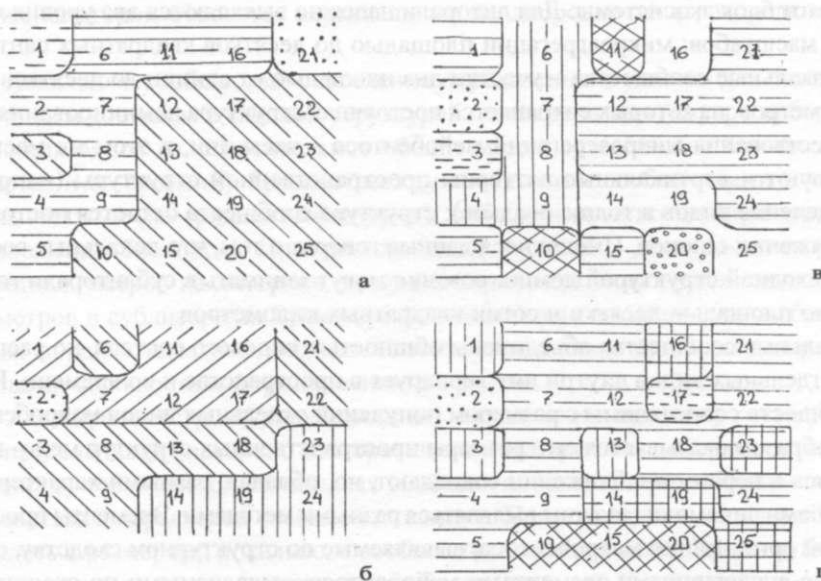


Рис. 5-23. Пространственное распределение сообществ разных размерных групп организмов на участке литорали в эстуарии реки Черной (Белое море) площадью 40 x 40 м. Цифрами обозначены места отбора проб. Одинаковой штриховкой закрашены участки со сходным соотношением видов (относящиеся к одному сообществу): а - макробентос; б - нематоды; в и г - инфузории в двух съемках, выполненных с интервалом в неделю (по Burkovsky et al., 1994).

зом, отношение диапазона существования фрактальной структуры к размеру образующих ее организмов приблизительно одно и то же (4–5 порядков).

В основе выявленных закономерностей - различие пространственно-временных масштабов, в которых существуют представители каждого размерного блока донной экосистемы. На рис. 5-21 отражены пространственно-временные масштабы существования представителей каждого из размерных блоков экосистемы - макробентоса, нематод (мейобентос) и инфузорий (микробентос). В качестве временной оси использовано число генераций в год у данной группы, а в качестве меры относительной плотности поселений организмов - объем свободного пространства, приходящегося на одну особь в объемах тела данной группы.

Это приводит к тому, что структура одного и того же ранга занимает существенно разную площадь у разных размерных групп организмов. На рис. 5-23 приведены результаты пространственного картирования макро-, мейо- и микробентоса на одном и том же полигоне в среднем горизонте литорали. Размер площадки - 40 x 40 м. Одинаковой штриховкой закрашены участки, выделенные по сходству структуры доминирования выше средней для всей площади. Из рисунка видно, что размеры однородных контуров для макробентоса примерно вдвое превосходят аналогичные контуры мейобентоса, которые, в свою очередь, примерно вдвое крупнее участков, однородных по составу населения инфузорий.

Анализ пространственной структуры и динамики сообществ мейобентоса позволяет выявить характерные масштабы пространства и времени, в которых существует этот блок экосистемы. Для литорали надежно выявляются два уровня характерных масштабов: микроагрегации площадью до десятков квадратных сантиметров и локальные сообщества - участки дна площадью от единиц до десятков квадратных метров, на которых сохраняется постоянная структура доминирования. Время существования микроагрегаций мейобентоса - часы-дни, в этом же масштабе существуют и вертикальные паттерны пространственной структуры (например, распределение видов в толще осадков); структура сообществ остается постоянной на протяжении сезонов. Имеющиеся данные говорят о том, что локальные сообщества со сходной структурой доминирования могут занимать в сублиторали гораздо большую площадь - десятки и сотни квадратных километров.

Локальные сообщества объединены общностью видового состава, но распределение отдельных видов внутри них варьирует в пространстве и во времени. Размеры сообществ сопоставимы с размером популяций отдельных видов макробентоса. Таким образом оказывается, что размеры пространственных структур мейо- и макробентоса в первом приближении совпадают, но, обладая, разными характерными масштабами динамики, должны выявляться разными методами. Элементы пространственной организации макробентоса, выявляемые по структурному сходству, сопоставимы с аналогичными элементами мейобентоса, выявляемыми по сходству видового состава.

Выявленные на основании изменения видового состава и структуры доминирования характерные масштабы проявляются и в пространственной неоднородности распределения обилия мейобентоса верхних отделов шельфа. Первый уровень гетерогенности, определяющийся географическими факторами, соответствует десяткам градусов широты (тысячам - десяткам тысяч километров длины береговой ли-

нии). Следующий уровень охватывает диапазон объектов от отдельного пляжа до крупного залива (пространственные масштабы - от первых километров до сотен километров длины береговой линии). Неоднородность мейобентоса в этом масштабе определяется межбиотопическими вариациями плотности. Ведущими факторами следует полагать характер грунта, прибойность, течения и т.п. Максимальная однородность распределения плотности мейобентоса характерна для площадей от квадратных метров до сотен квадратных метров - однородные участки грунта в пределах одного литорального горизонта. Неоднородность на площади менее квадратного метра определяется внутрибиотопическими факторами, как абиотическими, так и биотическими. Она может быть сопоставима по амплитуде с неоднородностью, наблюдаемой в пределах десятков километров по береговой линии.

Итак, применительно к мейобентосу можно выявить несколько иерархических уровней организации сообществ организмов. Каждая из пространственных единиц характеризуется определенным временем существования. Пространственно-временные масштабы этих структурных единиц подробнее всего описаны для литоральной зоны. Возможно и весьма вероятно, что для нижних отделов шельфа и глубинных зон Океана эти характеристики окажутся иными.

1. Внутриценотическая мозаика - кратковременные скопления особой одного или нескольких видов, связанные с микро топографией грунта, распределением пищевого материала и жизнедеятельностью макробентоса. Пространственные масштаб - сантиметры - десятки сантиметров, время существования - часы-дни. К этой же категории относятся вертикальные неоднородности в распределении видов.

2. Локальные сообщества - население определенного участка дна одним и тем же видовым составом и сходной структурой доминирования (внутри набора доминирующих видов их относительное обилие может существенно меняться в пространстве и во времени). Границы между локальными сообществами могут быть расплывчатыми (на градиенте факторов), либо весьма четкими (при дискретном расположении биотопов). Пространственный масштаб - десятки-сотни (тысячи) квадратных метров на литорали, и, по-видимому, единицы - десятки квадратных километров в сублиторали. Время существования для литоральных сообществ северных морей - несколько месяцев. Сезонные изменения приводят к перестройке локальных сообществ и формированию их заново.

3. Ассоциации (структурные единицы) - сходное по видовому составу население определенного биотопа, с повторяющимися во времени наборами доминирующих видов; совокупность локальных сообществ, объединяемых общностью видового состава и характером сезонной динамики. Пространственный масштаб может совпадать с размерами локального сообщества или их группы. Время существования - годы-десятки лет. Ассоциации глубоководных зон Океана отличаются большей пространственной протяженностью.

4. Тип ассоциации (типологические единицы) - сходные по видовому составу и структуре доминирования сообщества, населяющие сходные по условиям, но разнесенные в пространстве биотопы.

ГЛАВА 6.

Популяционная структура вида у мейобентосных организмов

Возможности мейобентосных организмов к расселению существенно ограничены из-за отсутствия пелагических стадий в жизненном цикле. Это неизбежно должно приводить к усилению географической изоляции локальных популяций и уменьшению занимаемой ими площади по сравнению с популяциями макробентоса. Однако, по современным представлениям, для многих мейобентосных видов разных таксономических групп характерны широкие ареалы. Так, ареал литоральной нематоды *Chromadoropsis vivipara* охватывает всю северо-восточную Атлантику от побережья Британии до Белого моря, такая же область распространения (включая и Балтийское море) и у тихоходки *Batillipes minis*. Однако, учитывая все еще слабую разработанность таксономии основных мейобентосных групп, часть указаний на находки широко распространенных видов может быть ошибочной. Источники ошибок и степень надежности региональных фаунистических работ подробно анализирует А.В. Чесунов (2007) на примере нематод. Он справедливо предполагает, что при более детальном анализе некоторые виды с широкими ареалами окажутся сборными.

С другой стороны, описание узкоэндемичных видов, известных из единственной точки, с не меньшей вероятностью может оказаться следствием недооценки внутривидовой изменчивости. В то же время, работ, направленных на изучение этой изменчивости у мейобентосных организмов чрезвычайно мало. Практически нет материалов по сравнительному изучению морфологии отдельных мейобентосных видов из разных районов океана. Очень мало известно и о диапазоне изменчивости вида в пределах одного географического района. Тем больший интерес вызывают те немногие статьи, которые посвящены пределам внутривидовой изменчивости мейобентосных видов и межпопуляционным различиям. В последние годы было выполнено несколько таких работ. Часть из них выполнена традиционными методами морфологического анализа. С развитием молекулярно-генетических методов анализа их применение становится возможным и для микроскопических форм. Первые результаты такого анализа были получены для гарпактикоидных копепод и нематод.

Исследование межпопуляционной изменчивости нематод было проведено Е.Д. Красновой (2003) на Беломорской биостанции МГУ. Тонкий морфологический и кариологический анализ нематоды *Chromadoropsis vivipara* - широко распространенного североатлантического литорального вида - показал, что морфометрические различия между популяциями наблюдаются уже на расстоянии в несколько километров между точками отбора проб. Эти различия проявляются в среднем числе суплементов у самцов в популяции. Между популяциями, различающимися по морфологическим признакам, были обнаружены также кариологические различия - в кариотипах из популяций, где среднее число суплементарных органов превы-

шало 20, обнаружена дополнительная (3-хромосома (Краснова, Пегова, 1995; Krasnova, Pegova, 1996, 1997). Вариации некоторых других морфологических признаков проявлялись в том же пространственном масштабе. Наблюдаемый уровень морфологической изменчивости не позволяет выделить отчетливых морфотипов, но говорит о том, что популяция этого вида состоит из отдельных микрогеографических единиц (локальных популяций), со слабыми, но статистически достоверными различиями морфометрических признаков (Краснова, Молоканова, 1998; Krasnova, Molokanova, 1998). Пространственный масштаб локальных популяций - от сотен метров до километров длины береговой линии. Это соответствует масштабу отдельных илисто-песчаных пляжей, разделенных скалами и каменистыми грядами, где изучаемый вид отсутствует (рис. 6-1).

Долговременные наблюдения за отдельными популяциями демонстрируют стабильность морфологических отличий на длительных промежутках времени. В одном из исследованных биотопов стабильность морфометрических показателей на

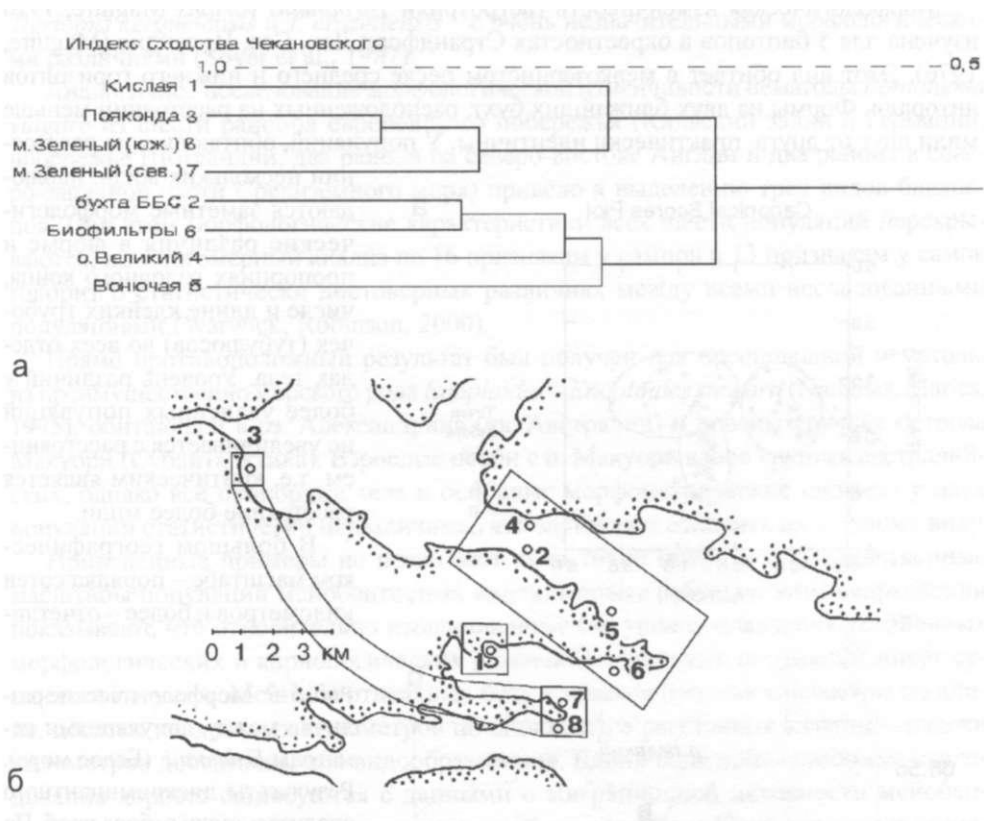


Рис. 6-1. Пространственная структура популяций нематоды *Chromadoropsis vivipara*. а) сравнение восьми локальных поселений *C. vivipara* по числу суплементарных органов самцов; б) положение восьми поселений вида в Великой Салме (Кандалакшский залив Белого моря). Обведены поселения, сходные по количеству суплементов. Номера соответствуют номерам на кладограммах (Из Краснова, 2003).

блюдалась на протяжении 18 лет (что эквивалентно, примерно, 36 поколениям). В другом биотопе 8 лет исследований, за которые сменилось не менее 16 поколений, также не выявили достоверных изменений средних значений. При этом статистические различия между двумя этими популяциями постоянно оставались достоверными (Краснова, 2003).

Сходные величины размеров локальных популяций были обнаружены нами у другой литоральной нематоды - *Enopus demani*, обитающей в тех же биотопах литорали Белого моря, но отличающейся более крупными размерами (средняя длина взрослых особей *Ch. vivipara* - около 600-800 мкм, длина тела *E. demani* - 1200—2000 мкм). Три серии проб были собраны одновременно на среднем горизонте литорали, из проб было выбрано по 20 самцов, для которых проанализировано 12 морфометрических признаков. Дискриминантный анализ показал отсутствие значимых различий между выборками, расположенными на расстоянии около 1,5 км друг от друга, и существенные различия между первыми двумя выборками и третьей, собранной на расстоянии 8 км от них (рис. 6-2.).

Морфологическая изменчивость гастротрихи *Turbanella varians* Maguire, 1976 изучена для 5 биотопов в окрестностях Страндфорд Лох, Сев. Ирландия (Maguire, 1976). Этот вид обитает в мелкозернистом песке среднего и нижнего горизонтов литорали. Формы из двух ближайших бухт, расположенных на расстоянии меньше мили друг от друга, практически идентичны. У популяций, обитающих на расстоянии

нескольких миль, наблюдаются заметные морфологические различия в форме и пропорциях головного конца, числе и длине клейких трубочек (тубулюсов) во всех отделах тела. Уровень различий у более удаленных популяций не увеличивается с расстоянием, т.е. критическим является расстояние более мили.

В большом географическом масштабе - порядка сотен километров и более - отчетли-

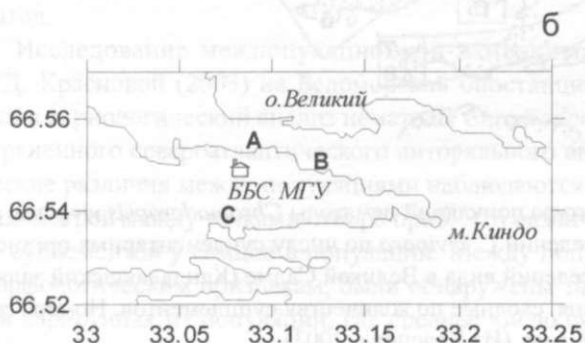
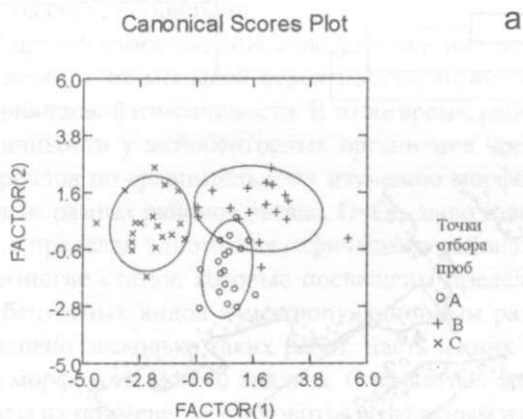


Рис. 6-2. Морфологические различия между популяциями нематоды *E. demani* (Белое море). Результаты дискриминантного анализа и точки отбора проб. По совокупности морфологических признаков все три популяции различаются между собой, но выборки из биотопов А и В заметно перекрываются.

вые межпопуляционные различия обнаружены у одного из видов гарпактицид *Coullana canadensis*. На широтном градиенте у этого вида выявлены изменения в скорости роста, выживаемости молоди, размерах яиц и скорости их развития, а также - в общем энергетическом бюджете (Lonsdall, Levontin, 1985, 1985a, 1989).

Исследование репродуктивной изоляции в географическом масштабе было предпринято на гарпактицидах, обитающих на островах Кергелен и Крозе (Антарктика) и на материковом побережье Америки около Сан-Франциско (Lazzareto, Libertini, 1985). Все три популяции прежде были отнесены к одному виду - *Tigriopus californicus*. Кариологический анализ и перекрестное скрещивание позволило выявить существование репродуктивного барьера между обоими островами (находящимися на расстоянии порядка 1500 км), а также между островными популяциями и материковой, разнесенных в пространстве почти на 15 000 км. Гаплоидный набор состоит из 11 хромосом у особей с о. Крозе и 12 хромосом у особей с Кергелена и побережья Калифорнии, кроме того, последние отличаются менее симметричными хромосомами. Полученные данные привели к описанию двух видов-двойников - *Tigriopus kerguelensis* и *T. crozettensis* - с очень незначительными морфологическими различиями (Soyer et al., 1987).

Аналогичное исследование морфологической изменчивости нематоды *Pontonema vulgare* из шести районов европейского побережья (Кильский залив в Германии, побережье Шотландии, два района на северо-востоке Англии и два района в северо-западной части Средиземного моря) привело к выделению трех видов-близнецов. При этом морфологические характеристики всех шести популяций перекрываются, но многомерный анализ по 16 признакам у самцов и 13 признакам у самок говорит о статистически достоверных различиях между всеми исследованными популяциями (Warwick, Robinson, 2000).

Прямо противоположный результат был получен для пресноводной нематоды из преимущественно морского рода *Enoploides* - *Enoploides steward* (Nicholas, Maries, 1995), обитающей в оз. Александрина (юг Австралии) и пресных ручьях острова Макуори (Субантарктика). Взрослые особи с о. Макуори вдвое крупнее австралийских, однако все пропорции тела и основные морфометрические индексы у двух популяций статистически неразличимы, что заставляет относить их к одному виду.

Приведенные примеры не позволяют пока точно оценить пространственные масштабы популяций мейобентосных видов. Первые работы в этом направлении показывают, что относительно изолированные (на уровне появления устойчивых морфологических и кариологических различий) локальные популяции могут существовать уже в масштабе отдельных бухт и заливов (первые километры по длине, десятки квадратных километров по площади), а расстояния в сотни - тысячи километров достаточны для видообразования. Единичные популяционные исследования хорошо согласуются с данными о миграционной активности мейобентосных организмов. Расчет горизонтальной скорости миграций нематод в экспериментах по колонизации стерильных субстратов (Zvyagintseva, Mokievsky, 1996) дает разброс значений от сантиметров до метров в день для разных видов. Полученные данные о размерах изолированных популяций хорошо соответствуют и представлениям о масштабах пространственной гетерогенности сообществ мейобентоса.

Сложнее обстоит дело с географической изменчивостью мейобентосных видов. Вполне может оказаться, что известные виды с широкими географическими ареалами на самом деле представлены сериями видов-двойников.

Популяционные исследования мейобентоса делают лишь первые шаги. Применение новых, более тонких методов, таких как анализ ДНК или изменчивость изоферментного состава популяций, дает чрезвычайно интересный новый материал и, иногда, достаточно неожиданные результаты.

Одно из первых таких исследований было проведено на гарпактикоидной копеподе *Tigriopus californicus* на побережье Калифорнии, где он обитает в пересыхающих литоральных и сублиторальных ваннах. Образ жизни этого вида, населяющего эфемерный биотоп, заставляет предполагать достаточно высокую способность к расселению. Локальные популяции этого вида периодически погибают, когда ванны пересыхают или заносятся песком во время штормов. Однако, исследования изоферментного состава у соседствующих на калифорнийском побережье популяций (Burton, Feldman, 1981) показали, что обмен генами между ближайшими локальными популяциями весьма ограничен. Более детальные молекулярно-генетические исследования (была изучена последовательность ДНК, кодирующая первую субъединицу цитохром-с-оксидазы - COI) показали очень высокий уровень межпопуляционных различий (Burton, Lee, 1994). Данные по аллозимной изменчивости, на первый взгляд, соответствовали гипотезе клинальной смены форм: дистанции, рассчитанные по частотам ферментов в большинстве случаев совпадали с географическим расстоянием, и только одна точка попала в «чужую» группу. Однако, исследования COI показали чрезвычайно высокий уровень различий между популяциями центральной и южной Калифорнии. Различия между группами достигли 18 % замен в парах нуклеотидов. Такая величина характерна для межвидового уровня различий в большинстве групп беспозвоночных. Для ракообразных считается, что 2,2-2,6 % различий накапливается за миллион лет. Соответственно, расхождение линий, населяющих центральную и южную Калифорнию должно было произойти 7 млн. лет назад. Значительные различия обнаружены между отдельными популяциями Южной Калифорнии. В то же время, все популяции Центральной Калифорнии неразличимы по структуре COI (Burton, 1990; Burton, Lee, 1994).

Низкий уровень аллозимного полиморфизма внутри локальных популяций и высокий - между популяциями, может свидетельствовать о том, что *T. californicus* имеет низкую эффективную численность, что приводит к частой потере вариантов. Перекрестное скрещивание показало, что, несмотря на высокий уровень различий, гибридизация членов аллопатрических популяций давало способное к размножению потомство во втором поколении. Это доказывает отсутствие генетических барьеров несмотря на длительную (возможно - миллионы лет) изоляцию отдельных популяций (Burton, Lee, 1994).

Молекулярными методами так же была детально исследована популяционная структура гарпактикоидной копеподы *Microarthridion littorale*. Эта гарпактицида длиной около 0,5 мм - обычный обитатель илистого грунта в эстуариях рек и ручьев при солености 20-27 ‰ (по некоторым описаниям - от 5-7 ‰), где является одним из доминирующих видов. Биологические различия между литоральными и сублиторальными популяциями этого вида, заключающиеся в особенностях жиз-

ненного цикла, были обнаружены Пальмер (Palmer, 1980). На прибойных песчаных пляжах с нормальной океанической соленостью этот вид не встречается, поэтому, разделенные прибойными берегами эстуарии можно считать в достаточной степени изолированными. Исследования проводились на атлантическом побережье США от Луизианы в Мексиканском заливе, до Южной Каролины (Schizas et al., 1999). Расстояние между крайними точками по берегу превышает 2000 км (рис. 6-3).

В качестве маркеров использовали две нуклеотидные последовательности - ген митохондриального цитохром-Ь-апоээнзима (Cyt-b) и участок ядерного рибосомального гена ITS-1. Это довольно обычная пара маркеров, позволяющая изучать внутри- и межвидовую изменчивость беспозвоночных. Митохондриальный Cyt-b считается более лабильным, а ITS-1 - более консервативным участком генома. На генетическом уровне у 21 особи *M. littorale* выявлено 14 гаплотипов (последовательностей ДНК, отличающихся от остальных заменой хотя бы одного нуклеотида) для Cyt-b и 19 гаплотипов ITS-1. На основании сходства нуклеотидной последовательности, кодирующей цитохром-Ь-апоээнзим, выделяется 4 отчетливых группы, приуроченных к географически удаленным районам. Нуклеотидная последовательность ITS-1 дает сходные результаты, но с заметно меньшим разрешением - все особи, собранные к северу от м. Канаверал, объединяются в одну группу, другую группу составляют экземпляры с обоих берегов Флориды, и в третью входят особи из Луизианы. Таким образом, у этого вида была обнаружена клинальная смена популяций в географическом масштабе. Выборка, охватывающая расстояние около 400 км береговой линии между крайними точками, при заданном разрешении выглядит однородной (Shizas et al., 1999). Однако более детальные исследования генетической структуры этого вида принесли еще более неожиданные результаты.

В повторном исследовании популяционная структура *Microarthridion littorale* была изучена по сборам из 10 точек на атлантическом побережье в границах штата Южная Каролина, четыре из которых находились в пределах одного эстуария, а расстояние между крайними точками составляло около 500 км (Shizas et al., 2002). В результате анализа ДНК 198 особей было выделено 54 гаплотипа. Сходство ДНК между гаплотипами варьировало от 0,3 % (одна замена) до 4,3 % (15 замен). По своему сходству гаплотипы объединяются в три группы (Shizas et al., 2002). Вариации в генетической структуре популяций выявлялись как в масштабе десятков - сотен километров, так и в пределах одного эстуария. Исследование в мелком масштабе - в пределах одного эстуария, неожиданно показало почти столь же высокую полиморфность популяции как и в масштабе сотен километров. Особи с разными гаплотипами оказались «перемешаны» уже в масштабе 1000-10 000 метров. Сравнение генетического состава с расстоянием между пробами на этот раз не показало значимой корреляции, т.е. в таком масштабе не происходит клинальной смены гаплотипов и модель «изоляции расстоянием» (Slatkin, 1985) не работает.

Авторы предполагают (Shizas et al., 2002), что столкнулись с начальной стадией аллопатрического видообразования, в то время как работы А. Роше-Оливарес с соавторами (Roshe-Olivares et al., 2001) на *Cletocamptus deitersi* (25 % различия по гену COI и 36 % по 16S рДНК) говорят, скорее, о присутствии видов-двойников и симпатрическом видообразовании. Генетическая изоляция доказана и для одной из трех симпатрических морф гарпактициды *Nannopus palustris* с побережья Север-

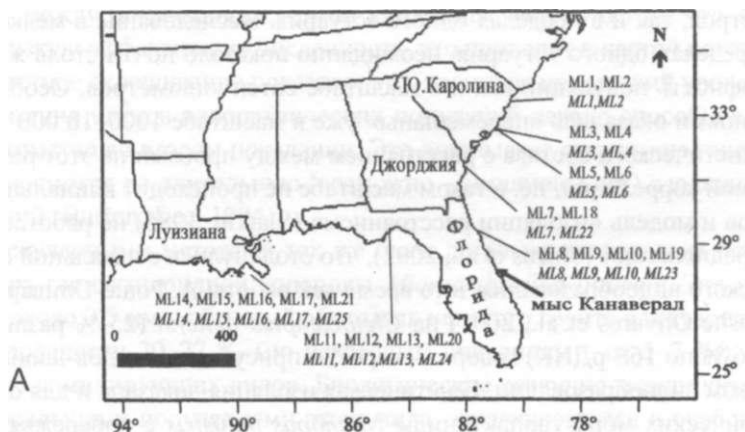
ной Каролины (Staton et al., 2005). Уровень различий по фрагменту митохондриального гена цитохром-6-апоэнзима достигал 28 %.

Все четыре исследованных к настоящему времени вида гарпактицид - *Tigriopus californicus*, *Cletocampus deitersi* и *Microarthridion littorale* демонстрируют неожиданно высокий уровень генетического разнообразия. Высокие различия на генетическом уровне при полном морфологическом сходстве могут служить подтверждением ранее высказывавшимся предположениям о большой эволюционной древности видов мейобентоса с одной стороны, и стабильности условий их существования - с другой (Westheide, 1977).

Как криптические виды интерпретируются четыре гаплотипа, обнаруженные у гастротрихи *Xenotrichula intermedia* (Gastrotricha: Chaetonotida) из Мексиканского залива, Средиземного моря и северо-восточной Атлантики (Todaro et al., 1996). Дискриминантный анализ по 16 морфологическим признакам не позволил надежно различить особи из разных мест обитания (только у экземпляров из Мексиканского залива длина пищевода оказалась достоверно меньше, чем у остальных). В то же время, наблюдаемый уровень генетических различий (5,3-11,5 % по митохондриальному гену цитохром-оксидазы I (COI)) позволяет предполагать что каждый из гаплотипов является генетически изолированным криптическим видом.

Исследование межпопуляционной изменчивости двух видов свободноживущих нематод на побережье Северного моря *Geomonhystera disjuncta* (Monhysterida) и *Rhabditis* *{Pellioiditis}* *marina* (Rhabditida)) выявило очень высокий уровень генетических различий между отдельными линиями - 5,8-10,6 % различий по COI у *Rhabditis* *{Pellioiditis}* *marina* и более 14% у *Geomonhystera disjuncta* (Derycke et al., 2005, 2006, 2007, 2008). Детальный морфологический анализ позволяет говорить о существовании комплексов криптических (возможно - симпатрических) видов внутри каждого из этих номинальных видов (Fonseca et al., 2008).

К принципиально другим результатам привели молекулярно-генетические исследования интерстициальной полихеты *Hesionides gohari* из 7 удаленных мест (Schmidt, Westheide, 1999): атлантическое побережье Франции, Средиземное море (о-ва Майорка, Жиглио, Крит), Красное море, Индийский океан (залив Фуке) и атлантическое побережье США (Флорида). По генетическому сходству все 49 особей надежно раз-



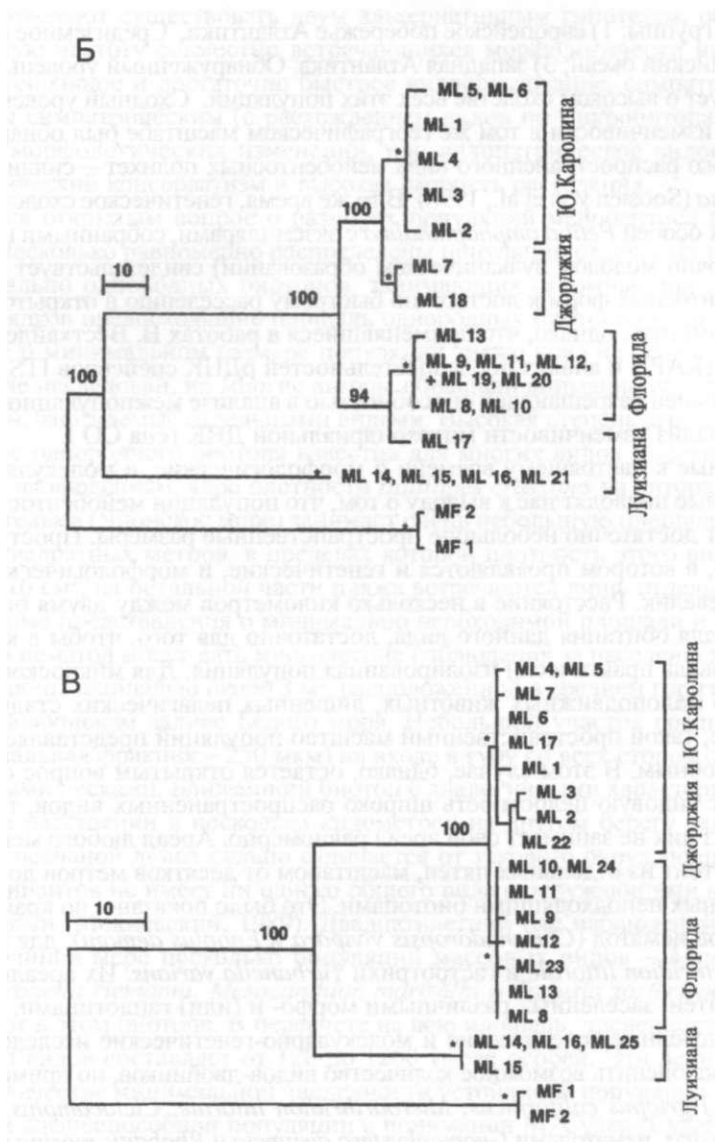


Рис 6—3. Молекулярно-генетический анализ популяций гарпактикоидных копепод *Microarthridion littorale*, обитающих на побережье США. А - карта района работ. Линиями показаны точки сбора материала, буквами - порядковые номера особей, использованных для анализа митохондриального гена цитохром-Р-апоэнзима (верхний ряд) и участка ядерного генома ITS-1 (нижний ряд, курсив) в каждом из районов, масштабная линейка карты - 400 км; Б - дендрограмма сходства последовательностей нуклеотидов гена цитохром-р-апоэнзима у разных особей *M.littorale*; В - такой же анализ, проведенный по участку ядерного генома (ITS-1). Длина горизонтальной линейки соответствует 10 заменам, буквенно-цифровые индексы особей - соответствуют рисунку А, ветки дендрограммы, выделяемые с достоверностью более 95 % помечены *. В качестве аут-группы было использовано два экземпляра *M.fallax* из Плимута (Великобритания) (по Shizas et al., 1999).

деляются три группы: 1) европейское побережье Атлантики, Средиземное и Красное моря; 2) Индийский океан; 3) западная Атлантика. Обнаруженный уровень различий свидетельствует о высоком сходстве всех этих популяций. Сходный уровень межпопуляционной изменчивости в том же географическом масштабе был обнаружен и у другого широко распространенного вида мейобентосных полихет - силлиды *Petitia amphophthalma* (Soosten von et al., 1998). В то же время, генетическое сходство средиземноморских особей *Petitia amphophthalma* с экземплярами, собранными на о. Тенерифе (достаточно молодом вулканическом образовании) свидетельствует о способности мейобентосных форм к достаточно быстрому расселению в открытом океане.

Следует заметить, однако, что применявшиеся в работах В. Вестхайде с соавторами методы (RAPD и анализ последовательностей рДНК спейсеров ITS 1 и ITS2), обладают меньшей разрешающей способностью в анализе межпопуляционных различий, чем анализ изменчивости митохондриальной ДНК гена CO I.

Накопленные к настоящему времени и морфологические, и молекулярно-генетические данные подводят нас к выводу о том, что популяции мейобентосных организмов имеют достаточно небольшие пространственные размеры. Пространственный масштаб, в котором проявляются и генетические, и морфологические различия весьма невелик. Расстояние в несколько километров между двумя биотопами, пригодными для обитания данного вида, достаточно для того, чтобы в каждом из них существовала практически изолированная популяция. Для микроскопических, относительно малоподвижных животных, лишенных пелагических стадий в жизненном цикле, такой пространственный масштаб популяций представляется вполне правдоподобным. В этом случае, однако, остается открытым вопрос о том, что поддерживает видовую целостность широко распространенных видов, тем более, что ни один из них не занимает свой ареал равномерно. Ареал любого мейобентосного вида состоит из отдельных пятен, масштабом от десятков метров до километров, разделенных неподходящими биотопами. Это было показано, по крайней мере для двух видов нематод (*Chromadoropsis vivipara* и *Enoplus demani*), для гарпактициды *Microarthridion littorale* и гастротрихи *Turbanella varians*. Их ареалы состоят из мозаики пятен, заселенных различными морфо- и (или) гаплотипами.

Немногочисленные генетические и молекулярно-генетические исследования не позволяют пока оценить возможное количество видов-двойников, но примеры с гарпактицидами *Tigriopus californicus*, *Microarthridion littorale*, *Cletocamptus deitersi* и *Nannopus palustris*, нематодами *Geomonhystera disjuncta* и *Rhabditis marina* и гастротрихой *Xenotrichula intermedia*, позволяют предполагать очень высокий уровень скрытого таксономического разнообразия у различных мейобентосных групп.

Одновременно генетические исследования выявили высокую степень внутреннего полиморфизма у популяций мейобентоса. Большинство исследований демонстрирует аллопатрический полиморфизм, проявляющийся на расстоянии 1000-10000 м, однако имеющиеся примеры из разных групп позволяют предполагать существования симпатрических популяций или видов. В этом случае разделение генетических линий может происходить в пределах одного биотопа по микробиотопам. Возможно, что описанные многократно случаи микробиотопического расхождения близкородственных видов (см. напр, Jensen, 1981) - пример такого видообразования у мейобентоса.

Таким образом, имеющиеся в нашем распоряжении пока немногочисленные

данные позволяют существовать двум альтернативным гипотезам, объясняющим повышенную частоту совместно встречающихся морфологически неразличимых видов: интенсивное и достаточно быстрое видообразование, симпатрическое или кажущееся симпатрическим (с расхождением видов по микробитомам) без существенных морфологических изменений, или аллопатрическое видообразование, морфологический консерватизм и высокая скорость расселения.

Остается открытым вопрос о размерах популяций мейобентоса в абиссали и батии. Насколько равномерно распределены популяции отдельных видов в условиях визуально однородных биотопов, занимающих огромные пространства, на много порядков превосходящие площадь однородных биотопов шельфа?

Вопрос о минимальном размере популяций также пока не решен. Специально он никем не исследован, но многие авторы обращали внимание на небольшие размеры пятен, занимаемые отдельными видами. Высокая степень агрегации в пределах внешне однородного биотопа известна для многих видов морских тардиград. По нашим наблюдениям, ядро плотности *Batillipes crassipes* на литоральном пляже о-ва Фуругельма (Японское море) занимает очень небольшую площадь несколько десятков квадратных метров, в пределах которой плотность этого вида достигает 20-30 экз/10 см², на остальной части пляжа встречаются лишь отдельные особи.

Некоторые представления о минимально необходимой площади и численности популяции нематод могут дать многолетние наблюдения за населением небольшой песчаной дюны площадью около 3 м², расположенной в среднем горизонте литорали в Кандалакшском заливе Белого моря. Небольшой участок среднезернистого песка (модальная фракция - 250 мкм) на входе в губу со всех сторон окружен мелкозернистыми песками. Ближайший биотоп с аналогичными характеристиками находится на расстоянии в несколько километров на другом берегу залива. Состав населения песчаной дюны сильно отличается от такового окружающих пляжей, а набор доминантов не имеет ни одного общего вида с окружающими мелкозернистыми песками (Мокиевский, 1989). Двадцатилетний ряд наблюдений показывает, что, по крайней мере несколько популяций массовых видов - *Metachromadora suecica*, *Ironella riemanni*, *Mesacanthion marisalbi* и *Trefusia zostericola* устойчиво существуют в этом биотопе. В пересчете на всю площадь, численность популяций каждого из видов составляет от 120 до 1200 тысяч особей. Эти величины можно принять в качестве минимальной численности устойчивой популяции нематод, минимальной жизнеспособной популяции в понимании М. Сулея (Сулей, 1989).

Таким образом, и морфологические, и молекулярно-генетические данные подтверждают гипотезу о том, что размер изолированной популяции мейобентосных организмов имеют пространственный масштаб от 1 до 1000-10000 м, т.е., одна популяция может занимать площадь от 1 м² до 1 км² при минимальной устойчивой численности 10³-10⁶ особей. Для литоральных организмов размер популяций и расстояния между ними определяются распределением пригодных для данного вида биотопов. Так, *Chromadoropsis vivipara* заселяет илисто-песчаные пляжи, приуроченные к кутовым частям губ и заливов. Аналогична и биотопическая приуроченность *Enoplus demani*, но этот вид обладает большей эврибионтичностью. Распределение типов грунта задает пространственный масштаб популяционной мозаики и в сублиторали, однако прямых наблюдений над сублиторальными видами практически нет.

ГЛАВА 7.

Биотопы мейобентоса

Организмы мейобентоса заселяют все вертикальные и широтные зоны Мирового океана от супралиторали до ультраабиссали и от Северного ледовитого океана до Антарктики. Исходя из размеров мейобентосных организмов и их адаптации к разным условиям существования можно выделить три основных типа биотопов мейобентоса - интерстициаль, ил и фиталь. Интерстициаль - это капиллярные пространства между относительно крупными частицами грунта, в которых животные перемещаются. Очевидно, что этот биотоп может существовать только в относительно узком спектре гранулометрического состава грунта - от среднезернистых песков до мелкого гравия и ракушечника. Биотоп ила (сюда следует относить и заиленный песок, и мелкий песок, и илы) отличается тем, что пространства между отдельными частицами, если и существуют, то слишком малы для свободного перемещения многоклеточных¹. Мейобентосные организмы вынуждены либо раздвигать частицы осадка, либо закапываться в них, либо жить на поверхности. Третий биотоп - донные макрофиты - имеет богатую и специфическую мейофауну. Условия среды обитания здесь определяются формой талломов водорослей.

Каждый из трех биотопов обладает рядом специфических свойств и отличается по составу фауны, в том числе и на уровне крупных таксонов. Так, на очень крупнозернистом грунте роль обычных доминирующих групп мейобентоса - нематод и гарпактицид - снижается, а основную роль в сообществах начинают играть другие группы, в первую очередь - олигохеты и турбеллярии, а также ювенильный макробентос (Gowing, Hulings, 1976; McLachlan, 1985; Мокиевский и др., 2004). Такие осадки характеризуются низкой численностью мейобентоса, однако биомасса его может достигать довольно высоких значений за счет больших индивидуальных размеров особей.

Наша классификация отчасти совпадает с предложенной Боаденом (Boaden, 1962), который выделял в мейобентосе три экологические группы: эпи-, эндо- и мезопсаммон. К первой группе он относил обитателей поверхности осадка, ко второй - роющие организмы, раздвигающие или заглатывающие частицы грунта при движении, к третьей - обитателей капиллярных пространств, перемещающихся между частицами песка не раздвигая их. На различия фауны нематод песков и илистых биотопов обратил внимание В. Визер (Wieser, 1959a). Он нашел, что критической границей, вблизи которой происходит смена фаун у свободноживущих нематод, является модальная фракция осадка 200 мкм. Для литоральных гарпактицид указаны сходные значения - при размерах модальной фракции менее 250-260 мкм интерстициальные виды не встречаются (Mooge,

¹ В отличие от интерстициального биотопа, общепринятого термина для обозначения этого типа местообитания не существует. В англо- и германоязычной литературе иногда используется термин «пелос», но в русских работах он не прижился. Мы пользуемся словом «илистый», понимая под этим термином все биотопы, лишенные капиллярных пространств, доступных для мейофауны (т.е. как собственно илы, так и заиленные пески).

1979). Разделение биотопов на фиталь, псаммон и пелос (но, без указаний на определенный размер частиц) использовал также Нодт (Noodt, 1971) в своей классификации жизненных форм гарпактицид.

Разделение биотопов мейобентоса на три типа достаточно условно, граница модальных фракций грунта между интерстициальной и роющей фауной будет различной для разных таксономических и размерных групп мейобентоса, однако такое разделение удобно, как инструмент описания свойств биотопа. Помимо трех основных типов, существует еще несколько очень специфических биотопов, населенных мейобентосом, таких как нижняя поверхность морского льда или поверхность скал. О населении льда будет сказано несколько слов в последнем разделе этого очерка. О мейофауне скал не известно практически ничего, за исключением фрагментарных сведений, которые заставляют предположить, что твердые грунты как таковые лишены мейофауны, а мейобентос, собранный в таких биотопах, приурочен либо к микробиотопу песчаного или илистого наилка в трещинах грунта, либо к макрофитам, растущих на скалах. Однако, количественный учет только эпифитного мейобентоса, собранного с макрофитов, может занижать реальное обилие многоклеточных в этом биотопе (Gibbons, Griffiths, 1988).

Еще один специфический биотоп - супралиторальные ванны на скалистых берегах - примечателен тем, что это единственный известный в настоящее время морской биотоп, в котором нематоды играют подчиненную роль, заметно уступая в численности членистоногим (клещам и копеподам).

Некоторые группы мейобентоса освоили очень специфические биотопы, например, некоторые виды нематод, таксономически близкие к обитателям интерстициали, перешли к комменсализму, обитая в таких экзотических биотопах как конечности амфипод (например, *Gammarinema gammari*, живущая на конечностях нескольких видов рода *Gammarus* на беломорской литорали (Чесунов, Плетникова, 1986), или ротовые пластины усатых китов, где обитают близкие родственники ледовых нематод (Чесунов, 1986, 1986а, 1989)).

Эфемерным и достаточно специфическом биотопом можно считать маты нитчаток (зеленых водорослей или цианобактерий), разрастающихся на поверхности песчаного или илистого грунта. Такие сезонные биотопы возникают, например, на литорали Белого моря и на мелководьях Балтийского моря. Их население отличается от мейобентоса подстилающего грунта. Оторвавшись от осадка, скопления водорослей некоторое время плавают на поверхности моря, сохраняя обитающую в них фауну и играя существенную роль в расселении мейобентосных организмов.

Таксономическое разнообразие мейобентоса максимально в интерстициальном биотопе. Здесь встречены практически все типы беспозвоночных. Максимальное обилие мейобентоса характерно, наоборот, для мелкозернистых песков.

Разделение биотопов на «интерстициальные» и «илистые» сугубо условно. Четкой границы между ними, опираясь исключительно на модальный размер частиц, провести нельзя. Наиболее строгий подход при выделении этих типов должен опираться на анализ жизненных форм - если данный тип грунта дает возможность существовать видам, адаптированным к жизни в капиллярных пространствах, то

его следует считать интерстициальным, если преобладают роющие формы (т.е. средний диаметр капиллярных пространств меньше среднего диаметра тела в данной группе), то биотоп следует считать «илистым». Так, границей между илистыми и песчаными биотопами Визер (Wieser, 1959) предлагал считать модальную фракцию 200 мкм. Он показал на серии литоральных данных, что вблизи этой границы происходит смена фаунистических комплексов, а также морфологических групп мейобентоса. Для литоральных пляжей, сложенных средне- и крупнозернистыми песками (модальная фракция грунта от 200 до 400 и более мкм), характерны типичные интерстициальные формы - археаннелиды, гастротрихи, интерстициальные гарпактициды. Все эти группы представлены достаточно большим числом видов, число роющих видов (кроме нематод) невелико. В биотопах, сложенных мелкозернистыми песками, преобладают роющие виды. Резкие различия в структурных характеристиках мейобентоса при смене модальной фракции обнаружены Ванавербекке с соавторами (Vanaverbeke et al., 2000) на песчаных банках сублиторали Северного моря: обилие многих групп мейобентоса заметно различалось на песках с модальной фракцией мельче или крупнее 300 мкм.

Различаются биотопы песка и ила и по видовому богатству фауны, и по соотношению крупных таксонов, и по композиции отдельных таксонов. Различаются и энергетические характеристики сообществ этих двух биотопов. Так, в двух соседних биотопах на литорали эстуария Экзе (юго-западная Англия) средняя плотность поселений нематод различалась в полтора раза - на илистом пляже она составляла $2,06 \times 10^6$ экз/м², а на песке $1,69 \times 10^6$ экз/м². На илистом грунте был зарегистрирован 21 вид нематод, на песчаном - 30. На илу доминировали неселективные детритоеды (группа 1В по Визеру), а на песке - соскабливатели (2А). Суммарная продукция нематод на илистых грунтах в том же районе (эстуарий Экзе) составляет 1,4, а на песке 1,0 гС/м² в г., а суммарное потребление органического вещества таксономом - 2,0 и 3,1 гС/м² в г., соответственно (Kennedy, 1994).

Особенности интерстициальных биотопов

Обладая рядом черт, делающими биотопы крупного песка и ракуши привлекательными для мейобентоса, интерстициальные биотопы имеют также ряд особенностей, ограничивающих распространение мейофауны. Следует заметить, что численность мейобентоса в интерстициальных биотопах (при значениях модальной фракции грунта от 0,25 мм и более) как на литорали, так и в верхней сублиторали, в среднем, ниже, чем на мелкозернистых песках (0,1-0,25 мм). К числу особенностей интерстициальных биотопов, делающих их привлекательными для мейобентоса, следует отнести крупные размеры капилляров, хорошую аэрацию грунта на большую (до метра и более) глубину, отсутствие выраженной восстановительной зоны, и, как следствие - большую глубину обитаемого слоя.

С другой стороны, ряд факторов затрудняет или ограничивает существование мейобентоса в интерстициальных биотопах. Это прибойность и сильное перемешивание грунта (крупнозернистые пески могут отлагаться только в условиях интенсивной гидродинамики); большие потери влаги в поверхностном слое - даже на

литорали Белого моря поверхностные слои осадка теряют в отлив до 80% капиллярной воды; низкое содержание органического вещества.

В силу литологических причин интерстициальные биотопы могут существовать только в относительно узком диапазоне глубин - от зоны заплеска (супралиторали) до кромки шельфа, в редких случаях биотопы крупнозернистого песка могут занимать небольшие площади в верхней части континентального склона. Однако, широкое распространение биотопы крупнозернистых песков имеют только в верхних отделах шельфа.

Мейобентос фи гали

Сообщества мейобентоса водорослей можно разделить на две группы: население водорослевых матов на поверхности песка или ила и население водорослей-макрофитов, растущих на камнях и скалах. Фауна и количественное развитие мейобентоса этих двух биотопов сильно различаются, как различаются и условия обитания в них. Так, на беломорской каменисто-песчаной литорали в биотопе песка преобладают нематоды и гарпактициды; за ними следуют по обилию олигохеты, остракоды и другие группы. В смывах с растущих в том же горизонте фукоидов (*Fucus vesiculosus*) кроме нематод и гарпактицид заметную роль играют клещи-галакариды, многочисленные и разнообразные турбеллярии, мелкие гастроподы *Skeneopsisplanorbis*, а также кольчатые черви рода *Dinophilus*. В целом же разнообразие условий обитания для мейобентоса в перифитоне достаточно велико и сопоставимо с разнообразием среды обитания в мягких грунтах. Эти условия определяются как формой и размерами таллома водоросли, так и локальными различиями микробиотопов, в которых водоросли растут. Для микроскопического населения двух талломов одного и того же вида водоросли такие параметры как интенсивность гидродинамики, соленость, температура, освещенность могут существенно различаться уже в пределах одной литоральной отмели.

Особенности макроводорослей как среды обитания для мейобентоса твердых субстратов сформулированы Дановаро и Фрачетти (Danovaro, Frascchetti, 2002) в одной из последних работ на эту тему. Они отмечают несколько особенностей макрофитов, определяющих их ключевую роль в организации сообществ мейобентоса твердых субстратов:

1) сами по себе макроводоросли могут служить важным источником пищи для мейобентосных организмов (Hicks 1980);

2) заросли водорослей гасят волнение и препятствуют вымыванию мелких животных (Gibbons 1988a,b);

3) водоросли меняют структурные характеристики субстрата и увеличивают аккумуляцию мелких фракций взвеси (Airoldi 1998);

4) водоросли увеличивают структурную сложность субстрата, облегчают его колонизацию (Gibbons 1988a,b; Gee, Warwick, 1994) и обеспечивают мейобентос убежищами от хищников (Coull, Wells, 1982);

5) для псевдомейобентоса (личинки полихет, двустворки и амфипод) заросли макрофитов являются одной из важнейших станций (Beckley 1982, Coull et al. 1983).

В качестве меры структурной сложности субстрата часто используют биомассу или суммарный объем талломов (Coull et al. 1983; Stoner, Lewis 1985; Hall, Bell, 1988). Однако для населения водорослей важно не только их количество, но также - форма, характер ветвления и другие структурные характеристики. Ги и Варвик (Gee, Warwick, 1994) использовали фрактальную размерность в качестве универсальной меры, описывающей структурную сложность макрофитов как биотопа для мейобентоса. Они показали, что эта характеристика хорошо объясняет наблюдаемые распределения размерных спектров и обилия мейобентоса на растениях различных размеров и формы.

Видовое разнообразие мейобентоса перифитона может быть весьма велико. На одном растении *Fucus serratus* в Странгфорд Лох (побережье Шотландии) Боаден с соавторами (Boaden et al., 1975; Boaden et al., 1995) обнаружил более 90 видов мейобентосных организмов. Доминируют в мейобентосе турбеллярии, нематоды, копеподы, остракоды и клещи.

Фундаментальное исследование фауны нематод различных биотопов литорали и верхней сублиторали провел В. Визер на побережье Чили (Wieser, 1959). На большом материале он исследовал население нематод фитали литоральной зоны. Все сообщества макрофитов он разделил на две группы - макрофиты прибойных скал и макрофиты защищенных участков. В зарослях последних много детрита, а между талломами водорослей встречаются участки мягких грунтов, на которых также отбирались пробы. Население нематод водорослей весьма разнообразно. В пробах, собранных на скалистых прибойных берегах Чили обнаружено 73 вида нематод. На защищенных от прибоя участках - 94 вида. Сходство фауны нематод, населяющих водорослевые субстраты с фауной рыхлых осадков литорали невелико - не более 50-55 %.

Весьма подробно исследован мейобентос фитали Черного моря (Маккавеева, 1979). Результаты многолетних исследований разных авторов обобщены в обзоре Е.А. Колесниковой (1991). Основными объектами исследований служили два массовых вида черноморских макрофитов - филофора (*Phyllophora nervosa*) и цистозира (*Cystoseira barbata*). В микроскопическом населении фитали представлены все основные группы мейобентоса - нематоды, гарпактициды, остракоды, клещи, турбеллярии. Псевдомейобентос представлен молодью двустворчатых и брюхоногих моллюсков, полихет, амфипод, изопод и танаид. Наибольшее видовое разнообразие выявлено для нематод (86 видов на цистозире и 96 видов на филофоре), гарпактицид (60 видов), остракод (30 видов). Клещи-галакариды представлены в черноморских зарослях десятью видами. Плотность поселений мейобентоса достаточно велика - до 1100 тыс. экз / кг макрофитов или 3200 тыс. экз / м². На открытых прибойных участках побережья показатели численности мейобентоса могут быть ниже на порядок, чем на тех же видах макрофитов, растущих в защищенных бухтах. Степень прибойности влияет и на видовую структуру таксоценов. Сходство видового состава гарпактицид, обитающих на цистозире, на открытом берегу и в закрытой бухте составляет всего 17,8 %; средние размеры рачков на открытом берегу больше (600 мкм против 400—500 мкм в бухте). Для населения цистозир показано неравномерное распределение мейобентосных организмов по таллому - наиболее привлекательны для мейобентоса ветви 2 - 4-го порядков. Здесь сосредото-

точно 70-80 % все гарпактикоид, в то время как нематоды и клещи распределены по таллому более равномерно (Колесникова, 1991).

Описывая мейофауну обрастаний искусственных субстратов в Черном море, Воробьева (1999, с. 117) отмечает ее сходство с фауной естественных субстратов. Основные отличия заключаются в отсутствии среди обрастаний на искусственных субстратах таких групп как гастротрихи и киноринхи, низкая численность фораминифер и, наоборот, более высокая численность остракод, галакарид, молоди усоногих раков и брюхоногих моллюсков.

Обсуждая возможные пути формирования сообществ мейобентоса перифитона, Воробьева (1999) отмечает, что для червей исходной является фауна мягких грунтов, подстилающих заросли макрофитов, а для ракообразных (в первую очередь - гарпактицид) можно выделить две независимые эколого-морфологические группировки.

Для населения нематод решающую роль играет форма таллома водоросли, на которой они обитают. Наименее благоприятны для развития эпифауны водоросли с пластинчатыми талломами (Beckley, McLachlan, 1980). Так, население галакарид талломов ламинарий очень бедно и качественно, и количественно, тогда как на ризоидах была обнаружена весьма богатая фауна: *Rhombognathides pascens*, *Rh. seahami*, *Halacarellus basteri*, *Arhodeoporus submarinus*, *Copidognathus celatus*, *C. maculatus*, *C. novus*, *C. punctatissimus* и *Lohmannella falcata* (Barton, 1982). На верхней сублиторали Белого моря в эпифауне красных водорослей на глубине 10-17 метров нами было зарегистрировано 28 видов нематод, а на пластинах ламинарий - только от 17 до 22 (Мокиевский и др., 2005)

В формировании мейобентосных сообществ на макрофитах существенную роль играет не только форма и размеры талломов водорослей, но и ассоциированная с ними макрофауна. Размеры и форма колоний мшанок (*Alcyonidium*, *Electra* и *Flustrellidra*) на талломах *Fucus serratus* существенно влияют на состав и обилие мейобентоса (Boaden et al., 1995). Еще сильнее сказывается на составе эпифитного мейобентоса наличие эпифитных нитчатых водорослей на талломах макрофитов (Jarvis, Seed, 1996).

Достаточно редко данные по эпифауне приводятся в пересчете не на вес таллома, а на площадь. Так, в одной из работ, выполненных на верхней сублиторали Адриатического моря на побережье Италии (Danovaro, Frascchetti 2002), приводятся сопоставимые данные для мейобентоса скал, включая эпифауну водорослей, и мягких грунтов рядом. Мейобентос скал отличается не только соотношением крупных таксонов, но и численностью основных групп.

Мейофауна твердых субстратов отличается от населения мягких грунтов доминированием гарпактицид, амфипод и изопод (Beckley, 1982, Coul et al., 1983). Особенно ярко это проявляется при пересчете на биомассу особей (Beckley, McLachlan, 1980).

Серия работ по изучению мейобентоса скал и фитали выполнена на побережье Южной Африки. С помощью искусственных «водорослевых матов» со структурой разной степени неоднородности было показано, что водорослевый покров на ска-

лах способствует аккумуляции частиц осадка, создавая дополнительные местообитания для мейобентоса (Gibbons, 1988a). Было показано также, что интенсивность гидродинамики оказывает заметное влияние на структуру мейобентосных сообществ фитали. В зарослях *Gelidium pristoides*, при одной и той же биомассе водорослей, качественный состав и количественное обилие организмов зависело от степени прибойности. На защищенных участках в мейобентосе преобладали копеподы, их науплии, а также - остракоды. В зарослях, открытых прибою, в мейобентосе преобладали амфиподы и молодь двустворчатых моллюсков. Суммарная биомасса мейобентоса на единицу веса макрофита оказалась одинаковой в обоих местообитаниях, но в защищенных местообитаниях численность мелких организмов (относящихся к размерной фракции 63-280 мкм) была намного выше, чем в прибойных (Gibbons, 1988b).

На побережье Ирландии население талломов *Fucus serratus* было представлено гарпактицидами, клещами (*Rhombognatus pascens*), фораминиферами и аннелидами. Авторы (Igwin, Davenport, 2002) обращают внимание на большие суточные колебания кислорода в непосредственной близости от таллома фукуса. Зона обитания мейобентосных организмов может быть перенасыщена кислородом. В середине дня содержание кислорода варьировало от 320 до 560 % насыщения, а в ночное время опускалось до $68,6 \pm 12$ %. На расстоянии более 1-2 мм от поверхности таллома концентрация кислорода была всегда равна 100% насыщения и не испытывала суточных колебаний. Этот эффект наблюдается только в стоячей воде. В условиях интенсивной гидродинамики, при скорости течения вблизи таллома более 1,5-2 м/сек концентрация кислорода выравнивается на уровне около 100 % насыщения и не испытывает суточных колебаний. Многие группы мейобентоса избегают зоны гипероксии, предпочитая жить на более длинных веточках водорослей.

Исследуя зональность эпилбионтов филлофоры (*Phyllophora nervosa*) на скалистом побережье Черного моря, П.В. Рыбников (1993; 1993а; 1993б) показал определяющее значение гидродинамики как ведущего фактора, определяющего фаунистический состав и структуру доминирования в сообществах эпилбиентоса. По видовому составу и структуре доминирования эпилбиентос, ассоциированный с филлофорой, растущей на скалистых гребнях или в расщелинах между скал, резко различается. Отдельную группу составляет эпилбиентос мелководной зоны, до глубины 1-2 м. Глубже выделяется два комплекса видов, условно названных автором «мелководным» и «глубоководным», сменяющимися друг друга как по глубине, так и в мезорельефе - «глубоководный» комплекс продвигается вверх по расщелинам, а «мелководный» спускается вниз по гребням скал.

С интенсивностью гидродинамики связан целый ряд факторов, в т.ч. аккумуляция органического вещества, концентрация кислорода в непосредственной близости от таллома и другие.

И. Барч (Bartsch, 1989) указывает, что в зависимости от защищенности биотопа в сообществе галакарид наблюдаются различные доминанты - талломы фукоидов закрытых районов плотно заселены *Isobactrus setosus*, в полуоткрытых районах в

этом биотопе доминирует *Metarhombognathus armatus*, в открытых районах, как в морских, так и в солоноватых водах преобладают по численности *Rhombognathides seahami* и *Rh. pascens*.

Промежуточное положение между населением фитали и мейобентосом песчаных грунтов занимает население нитчатых водорослей, образующих сезонные маты на поверхности песка или ила. Обилие мейобентоса в цианобактериальных матах в юго-восточной части Балтики может быть в пять раз выше, чем в подстилающем грунте (Vopel, Arlt, 1995). В населении этого мата преобладают гарпактициды (доминирует *Mesochra Ulljeborgi*), обилие крупных инфузорий, коловраток, нематод и олигохет в них также выше, чем в грунте. Среди нематод доминирует *Daptonema setosum*. Всего в фауне матов обнаружено 47 видов, все они встречаются в окрестном грунте, но в иных соотношениях.

Развитие таких матов приводит к ухудшению условий аэрации и развитию заморов в подстилающем грунте, сопровождающихся заметными перестройками в мейобентосных сообществах (Vopel, Arlt, 1995).

Появление водорослевых матов на поверхности песка приводит к изменению физико-химических условий в осадке, уменьшению содержания свободного кислорода, накоплению сероводорода и замору. Исчезновение мата запускает восстановительную сукцессию в мейобентосе грунта. Как было показано для балтийского побережья Германии, появление на дне водорослевого мата из *Fucus vesiculosus* привело к замору в осадке и изменению в составе сообщества нематод (Vopel, Arlt, 1995).

Глубоководный мейобентос

Исследования мейобентоса за пределами шельфовой зоны начались с работы Вигли и МакИнтайра (Wigley, McInyre, 1964) на атлантическом побережье Северной Америки (40° N), где было собрано 10 проб в диапазоне глубин от 40 до 567 м. В эти же годы на борту нового исследовательского судна «Метеор» систематические исследования глубоководного мейобентоса начал Ялмар Тиль (Thiel, 1966, 1972, 1972a, 1975, 1979). Итоги первого этапа изучения глубоководного мейобентоса были подведены в обобщающей работе Я.Тили в 1983 г. (Thiel, 1983). Первой проблемой, с которой столкнулись исследователи, была необходимость заметно снизить размерный порог при работе с глубоководной фауной. Если на верхних отделах шельфа в это время нижней границей мейобентосных организмов принимались 100 мкм, и сита с соответствующей ячейей улавливали подавляющее большинство многоклеточных организмов, то в глубоководном мейобентосе преобладали формы гораздо более мелкие. Это было наглядно показано на примере пяти станций, собранных с борта ЭС «Метеор» в Северной Атлантике в диапазоне глубин от 1469 до 5111 м. Две серии проб, собранных одинаковым образом из одних и тех же дночерпателей, обрабатывали, промывая через сито с диаметром ячейи 42 и 50 мкм (Thiel, 1983). Численность учтенных организмов мейофауны в первом случае оказалась в 6–11 раз выше. Аналогичный эксперимент был повторен нами на материале из Арктического бассейна, результаты сравнения двух методик экстракции были еще более контрастными (Мокиевский, Малых, 2002).

Специальные исследования, посвященные размерной структуре мейобентоса на разных глубинах, показали, что с глубиной средние размеры мейобентосных организмов закономерно уменьшаются (Thiel, 1975, Soetaert, Heip, 1989, Soltwedel et al, 1996). В Средиземном море в серии проб, собранных на глубинах от 160 до 1200 м, средний вес нематод уменьшается в три раза. С глубиной в пробах увеличивается доля мелких форм. Среди половозрелых нематод, особи с длиной тела менее 300 мкм составляли 10 % на глубине 160 м и 25 % на глубине 1220 м. При анализе вертикального распределения нематод в толще осадка (в верхних пяти сантиметрах), авторы обратили внимание, что нижние слои грунта населены более крупными нематодами, чем поверхностные. Особенно отчетливо это проявляется на больших глубинах - на глубине 160 м размерные спектры нематод в разных слоях грунта практически одинаковы, глубже смещение размерного спектра вправо в нижних слоях осадка становится все более заметным (Soetaert, Heip, 1989). По нашим данным для арктических бассейнов, смещение размерных спектров влево, в сторону уменьшения, наблюдалось уже на глубинах псевдобатиали Белого моря (Рис.7-1).

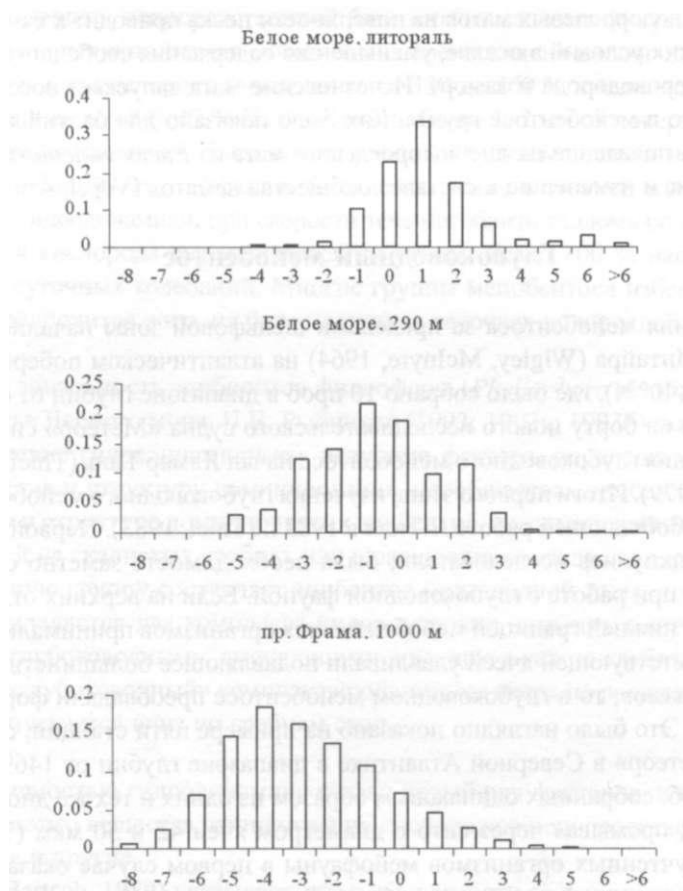


Рис. 7-1. Изменение размерных спектров нематод с глубиной (по оси ординат - доля каждого размерного класса, по оси абсцисс - логарифм биомассы)

Снижение средних размеров нематод (длины и объема тела) с глубиной было показано Т. Золтведелом с соавторами (Soltwedel et al., 1996) на материале с нескольких глубоководных полигонов в Северной Атлантике - поднятия Гобан Спур (Goban Spur, Кельтское море), подводного плато Поркьюпайн (Porcupine, северо-восточная Атлантика), полигона БИОТРАНС и других. Так, на разрезе Гобан Спур средняя длина тела нематод уменьшается от 1,051 мм на глубине 182 м до 0,748 мм на глубине 4470 м. Размеры тела нематод во всех исследованных районах оказались связаны не только с глубиной как таковой, но и с количеством доступной пищи (оцененной по содержанию хлорофилла *a* в поверхностном слое осадка). Повторные сборы в разные сезоны года показали, что в пределах одной и той же станции размерный спектр нематод может сильно изменяться, увеличение средних размеров совпадает с периодом максимального накопления хлорофилла в грунте. Локальные вариации в обилии и доступности пищи могут заметно сказываться на размерных спектрах как нематод, так и всего мейобентоса. Так, например, в западном Средиземноморье средние размеры нематод закономерно убывают от 0,097 до 0,037 мкг сухого веса в диапазоне глубин 160-1220 м (Soetaert, Neir, 1989). Такой же тренд был обнаружен на трансекте у мыса Кап Норвегия в море Уэдделла на глубинах 211-561 м, но средние размеры нематод здесь были в 4-5 раз больше, чем в Средиземном море (Vanhove et al., 1995). С другой стороны, де Бове с соавторами (De Bovee et al., 1996) не обнаружил никакого снижения размеров у нематод на кромке шельфа у Скагеракка (112-682 м). По данным Ванавербеке с соавторами (Vanaverbeke et al., 1997) для трансекты Гобан Спур (СВ Атлантика), средние размеры нематод уменьшаются на глубинах от 206 до 1034 м, но остаются постоянными в диапазоне от 1000 до 3000 м.

В то же время, Шираяма обнаружил обратную закономерность - увеличение средних размеров нематод на глубинах от 2090 до 8260 в западной части Тихого океана (Shirayama, 1983). Он предположил, что это может быть связано с удлинением жизненного цикла глубоководных нематод, низкой скоростью пополнения популяции и, как следствие, преобладанием в популяции взрослых особей. Однако, специальный анализ возрастной структуры в нескольких районах не выявил существенных отличий в возрастной структуре глубоководных нематод от популяций, населяющих зону шельфа. Так, в районе разломов Класрион-Клипертон (восточная часть Центральной Пацифики) на глубине 4960-5154 м доля ювенильных особей составляет 80% (Renaud-Mornant, Gourbault, 1990), в желобе Атакама на глубине 7800 м доля неполовозрелых нематод составляла 54%, а на глубинах 1050-1355 м - 61 % (Donovano et al., 2002). Эти цифры не сильно отличаются от известных для мелководных районов - 62-66 % (Warwick, Buchanan, 1971), 60-70 % (Warwick, Price, 1979).

Наш анализ зависимости размерного спектра нематод от глубины (Udalov et al., 2005) был проведен на большем массиве данных, включающем оригинальные и литературные данные о средних размерах нематод в 120 районах океана в диапазоне глубин от 0 до 8260 м (309 точек данных).

Подробное рассмотрение связи «размеры тела - глубина» в разных глубинных зонах показывает, что мы имеем дело не с монотонным уменьшением размеров нематод в зависимости от глубины внутри каждой глубинной зоны, а с различиями

в размерах между отдельными зонами. Внутри же глубинных зон изменения размеров нематод с глубиной не связаны (рис 7-2). На шельфе и в верхней части склона до глубины от 500 м (Ligurian Sea) до 1400 м (Goban Spur, Voring Plateau) средние размеры (масса тела) нематод составляют 0,180 мкг С. На кромке шельфа размеры изменяются скачкообразно и глубже, вплоть до подножия склона, составляют в среднем 0,045 мкг С. При этом разброс значений уменьшается. Глубже, на глубинах абиссали и хадали, средние размеры нематод несколько увеличиваются (0,060 мкг С), при этом разброс значений снова увеличивается (рис. 7-2). Следует ожидать, что в этом диапазоне размеры нематод будут определяться рельефом, в зависимости от того, взяты ли пробы на дне или склонах желоба, и даже, возможно, от мезорельефа. Возможно, именно с этим связана высокая дисперсия точек в правой части графика.

Вторая общая закономерность, выявленная уже при анализе первых серий глубоководных станций - это снижение численности и биомассы мейобентоса с глубиной. Это хорошо согласовалось с аналогичной тенденцией, хорошо к тому времени известной для макробентоса. Однако относительная скорость уменьшения обилия мейобентоса с глубиной оказалась вдвое ниже, чем у макробентоса на аналогичных глубинах (см. рис. в Thiel, 1983). Подробнее о закономерностях распределения мейобентоса на градиенте глубин речь шла в главе 4.

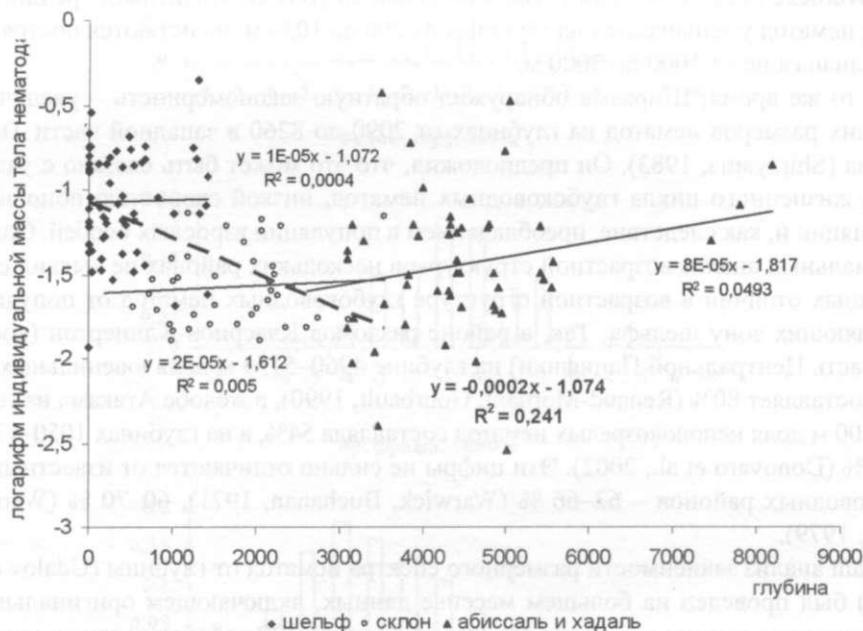


Рис. 7-2. Изменение средних размеров тела нематод на градиенте глубин. Разными символами обозначены данные, относящиеся к разным формам макрорельефа дна и соответствующие им линии регрессии (из Udalov et al., 2005). Жирный пунктир - шельф+склон.

В мезомасштабе - на расстоянии в десятки-сотни миль при перепаде глубин, достигающем 1-2 км, содержание пищи в поверхностном слое может быть определяющим для обилия мейобентоса. Это было показано нами, в частности, для Арктического Бассейна (район пролива Фрама и плато Ермака). На глубинах от 600 до 3000 м численность мейобентоса (включая фораминифер) менялась от 300 до 4000 экз/10см² (Soltwedel et al., 2000). При этом на одних и тех же глубинах западного и восточного склонов плато Ермака показатели обилия мейобентоса различались в несколько раз. Результаты измерений содержания хлорофилла, бактериальной активности и концентрации органического вещества в поверхностных слоях осадка совпадали с распределением мейобентоса. Различия между западными и восточными склонами плато объясняются характером течений в этом районе - атлантическая вода, насыщенная кислородом и богатая пищевым материалом, поступает в Арктический бассейн вдоль побережья Шпицбергена и по восточному склону плато Ермака. По западному склону из Ледовитого Океана в Атлантический течет более холодная и бедная органическим веществом вода. Различия между двумя параллельными разрезами, проложенными в субширотном направлении (рис.7-3) объясняются «эффектом кромки льдов» и могут иметь сезонный характер. На первом, более южном разрезе, средняя численность мейобентоса и на склонах плато, и в проливе, была в полтора раза выше, чем на северном. Сбор проб проводился в

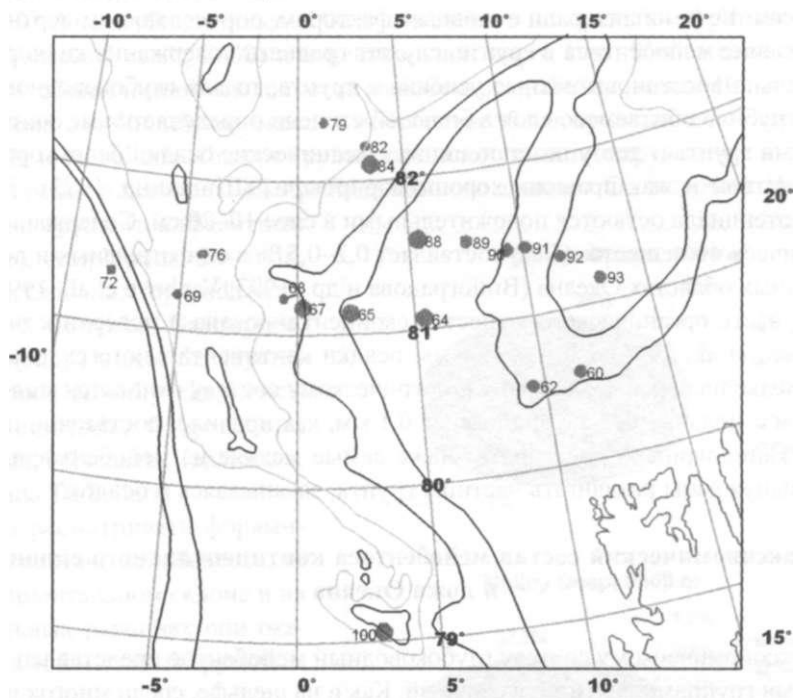


Рис. 7-3. Плотность поселений нематод на плато Ермака. Размеры точек пропорциональны плотности поселений нематод (три градации - <400, 400 - 900 и >900 экз/10см²). Изобаты проведены через 1000 м.

летнее время (в июле-августе 1997 года). В это время кромка полярных льдов находилась в этом районе на 80-м градусе с.ш. (т.е. - южнее южного из разрезов). Слой многолетнего льда над северным разрезом достигал 3-4 метров. Южный разрез был расположен у самой кромки льда, в зоне интенсивного «цветения» фитопланктона.

Таким образом, заметные колебания численности мейобентосных организмов в пределах узкого диапазона глубин на расстоянии в десятки и сотни миль связанные с трофическими условиями, могут заметно искажать описанную выше картину плавного снижения численности с глубиной.

О распределении глубоководного мейобентоса в микромасштабе - в пределах метров, речь шла в главе 4, где были изложены немногие имеющиеся данные о горизонтальном распределении мейобентоса больших глубин и более хорошо изученные особенности его вертикального распределения в толще грунта.

Особенности горизонтального распределения плотности поселений мейобентосных организмов на шельфе и в глубоководных зонах, по видимому, принципиально одинаковы. В вертикальном распределении мейобентоса в толще осадка наблюдается известное сходство между глубоководной зоной и населением илистых биотопов малых глубин. В отличие от крупнозернистых литоральных осадков, в которых обитаемая зона может простираться на многие десятки сантиметров в толщу грунта, в осадках абиссали и континентального склона мейобентос редко проникает глубже 5 см. Если на литорали основным фактором, определяющим вертикальное распределение мейобентоса в грунте, служит градиент содержания кислорода или окислительно-восстановительные условия в грунте, то для глубоководного мейобентоса глубина обитаемого слоя в большей степени определяется механическими свойствами грунта и доступностью пищи. Океанические осадки бедны органическим веществом и, как правило, хорошо аэрированы (Шишкина, 1972). Значения редокс-потенциала остаются положительными в слое 10-20 см. Содержание общего органического вещества (C_{org}) составляет 0,2-0,5 % в олиготрофных и до 0,90 % в эфтрофных областях Океана (Виноградова и др., 1993; Vanhove et al., 1995 и др.). Большая часть органического вещества сконцентрирована в поверхностном слое (Lambshaed et al., 1995). В то же время, осадки континентального склона и ложа Океана мелкодисперсные, по гранулометрическому составу относятся к алевролитам и пелитам с модальной фракцией менее 0,1 мм, как правило, достаточно плотные, лишены капиллярных пространств. Даже самые мелкие из мейобентосных организмов вынуждены раздвигать частицы грунта, закапываясь в осадок.

Таксономический состав мейобентоса континентального склона и ложа Океана

По таксономическому составу глубоководный мейобентос представлен теми же основными группами, что и мелководный. Как и на шельфе, среди многоклеточных ведущая роль принадлежит нематодам, при этом их относительное обилие может быть выше, чем в шельфовой зоне. В различных исследованных биотопах нематоды составляют от 70 до 90 % от суммарной численности микроскопических Metazoa. На втором месте по численности, обычно, оказываются гарпактициды. Остальные

группы - тихоходки, киноринхи, танаиды, турбеллярии, клещи, мелкие полихеты, двустворчатые моллюски и другие группы встречаются в мейобентосных пробах в единичных экземплярах. По сложившейся традиции, в большинстве работ, посвященных глубоководной зоне, в состав глубоководного мейобентоса исследователи включают также фораминифер, в отличие от традиции исследований на шельфе, где под мейобентосом понимают, в большинстве случаев, только многоклеточных. Несколько примеров таксономического состава мейобентоса в количественных пробах представлено на рис.7-4.

Среди мейобентосных многоклеточных на глубинах материкового склона и глубже почти всегда доминирующей группой являются нематоды. Т.Зольтведел (Soltwedel, 2000) показал на большой выборке, что в большинстве районов Океана доля нематод превышает 75 % от численности многоклеточного мейобентоса. Только в тропиках (Западная Индия, по данным Ansari et al., 1980, и Северо-восточная Австралия, Alongi, Pichon, 1988, Alongi, 1992) нематоды составляют менее 60 % от суммарной численности микроскопических многоклеточных.

По нашим данным для всего диапазона глубин по 540 точкам, нематоды составляют 85,55 % ($\pm 0,5$ %) от численности многоклеточных. При этом отчетливо видна тенденция к увеличению доли нематод с глубиной: если на глубинах шельфа нематоды составляют 83 % многоклеточных, то глубже их доля увеличивается до 86-89 % при небольшом разбросе. Наименьшие значения относительного обилия нематод (около 50 %) на глубинах более 1000 м отмечены в центральном Арктическом бассейне (Vanreusel et al., 2000) и в центральной части Индийского океана (Ansari, 2000) при общей низкой численности мейобентоса (обычно, менее 100 экз /10 см³). Кроме нематод в Индийском океане в мейобентосе были представлены Harpacticoida, Ostracoda и Turbellaria. Список групп многоклеточных, обнаруженных в мейобентосных пробах в центральной Арктике, намного длиннее. Он включает 19 таксономических групп (в алфавитном порядке): Amphipoda, Bivalvia, Bryozoa, Cnidaria, Copepoda (и их науплии), Cumacea, Gastropoda, Gastrotricha, Halacarida, Hydrozoa, Isopoda, Kinorhyncha, Loricifera, Nematoda, Oligochaeta, Ostracoda, Polychaeta, Tanaidacea, Tardigrada, Turbellaria.

Если рассматривать фораминифер в составе мейобентоса, то на континентальном склоне и на абиссальных равнинах они окажутся самой массовой группой в

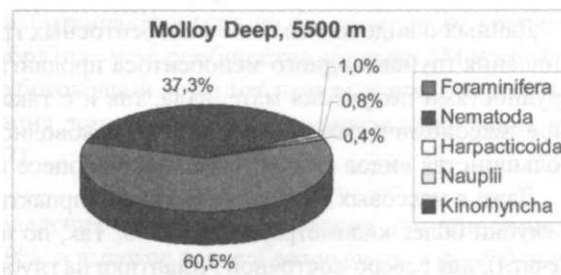
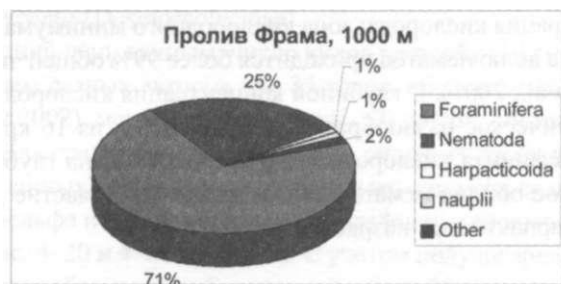


Рис.7^1. Таксономический состав мейобентоса на двух станциях Арктического бассейна.

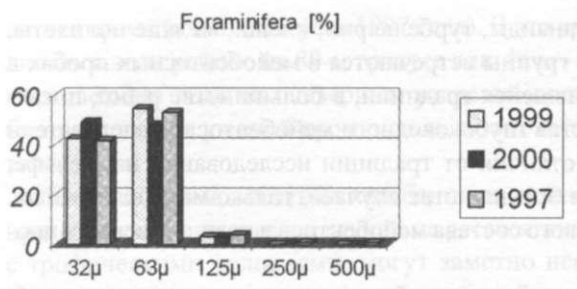


Рис. 7-5. Размерный спектр фораминифер в котловине Молой (5600 м) по данным трех съемок.

ромиды - это, как правило, мелкие однокамерные формы, лишённые раковины и покрытые кожистой пеликулой. Их систематика разработана ещё очень слабо. Кроме нескольких характерных форм (*Nodellum membranacea*, *Placopsilinella* ssp.), они трудно различимы, и видовой состав их не изучен. Размерный спектр и состав фораминифер представлен на рис. 7-5. В глубоководном мейобентосе преобладают формы размерами менее 65 мкм.

С глубиной роль фораминифер в таксономическом составе мейобентоса заметно увеличивается. На километровых глубинах их доля в мейобентосе достигает 50-60 %, причем более трети, обычно, приходится на аллогромиид. Среди многоклеточных доминируют нематоды, причем их относительное участие возрастает и достигает 90-99 % на глубине 1-2 км (рис. 4-7 в главе 4). Однако локальные вариации других факторов, прежде всего содержание кислорода в придонном слое, могут заметно влиять на таксономический состав мейобентоса вдоль градиента глубин. Так на континентальном склоне Перу в диапазоне глубин от 300 до 1300 м основным фактором, определяющим соотношение таксонов, становится именно концентрация кислорода: зона кислородного минимума находится на глубине около 300 м, на долю нематод приходится более 99% общей численности многоклеточных (Neira et al., 2001). С глубиной концентрация кислорода растет, увеличивается и таксономическое разнообразие мейобентоса - из 16 крупных таксонов 7 обитают в зоне дефицита кислорода и 14-15 отмечены на глубоководных станциях. Относительное обилие нематод падает до 80 %, а участие других групп, в первую очередь - гарпактицид, возрастает.

Видовое разнообразие глубоководного мейобентоса

Данных о видовом составе мейобентосных групп очень мало. Таксономические описания глубоководного мейобентоса продвигаются медленно, что связано как с трудностями получения материала, так и с таксономическими проблемами: большое таксономическое своеобразие глубоководного мейобентоса и мелкие размеры большинства видов сильно замедляют процесс исследования.

Даже в массовых группах (нематоды, гарпактициды) видов, детально описанных с глубин более километра, очень мало. Так, по нашим данным (Мокиевский, гот. к печати), для северо-восточной Атлантики на глубинах более 1 км известно и описано

59 видов свободноживущих нематод, еще для примерно 10 видов приводятся указания о встречах без таксономических описаний. Для других районов достаточно подробно описан видовой состав нематод центральной части Тихого океана в районе Перу на глубинах около 4 км (Bussau, 1993), Индийского океана (Muthumbi, Vincx, 1996, 1998, 1998a, 1999; Muthumbi et al., 1997) и центральной Атлантики (Tchesunov, Mokievsky, 2006, Tchesunov, Miliutina, 2006).

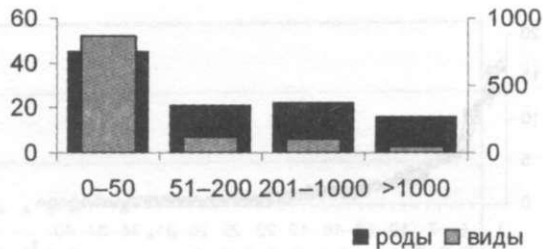


Рис. 7–6. Число видов и родов морских клещей-галакарид по диапазонам глубин (по данным из Barch, 2004).

Реальное число видов глубоководной мейофауны намного больше. В большинстве современных работ экологической направленности авторы вместо полных таксономических списков приводят списки родов или оценки видового разнообразия без точной идентификации видов. Наиболее подробно к настоящему времени изучены таксоны глубоководных нематод. Некоторые сведения есть также по таксонам гарпактицид. Число зарегистрированных (пронумерованных) видов на пробу намного превышает число видов описанных. Так, например, к настоящему времени описано 30 видов рода *Acantholaimus* (Chromadoridae), в то же время только на склоне Антарктики в 15 пробах, взятых на глубинах от 200 до 2000 м, исследователи выделили 55 морфологических «видов» этого рода (De Messel et al., 2006). Столь же велико, вероятно, не выявленное еще пока видовое разнообразие глубоководной зоны в таких родах как *Thalassomonhystera* (Monhysteridae), *Halalaimus* (Oxystominidae), *Desmoscolex* и *Tricoma* (Desmoscolecidae).

По существующим на сегодняшний день данным, число видов на пробу (10 см³) для глубин свыше 900 м (по данным разных авторов для 35 точек, обобщенных в нашей работе (Mokievsky, Azovsky 2002), меняется от примерно 50 до 200, составляя в среднем 122 вида на пробу. Для сравнения, среднее число видов на пробу на шельфе - 42 (по тому же массиву данных). Еще более показательны как мера сравнения видового разнообразия на шельфе и в батии-абиссали графики зависимости числа видов от числа особей (рис. 4–20 и 4–21 в главе 4). С учетом полулогарифмического масштаба, видовое а-разнообразие в глубоководной зоне в 20 раз выше, чем на шельфе. Это согласуется с полученным нами ранее выводом о том, что сообщества нематод глубоководной зоны отличаются гораздо более высоким уровнем внутрибиотопического а-разнообразия, чем сообщества шельфа (Mokievsky, Azovsky, 2002). В сообществах глубоководной зоны (от начала континентального склона и ниже) меньше концентрация доминирования, и распределение видов по обилию более равномерно (рис.7-7).

Такой же тип рангового распределения (низкая концентрация доминирования, не превышающая у первого вида 20%, и высокое разнообразие видов в пробе) опи-

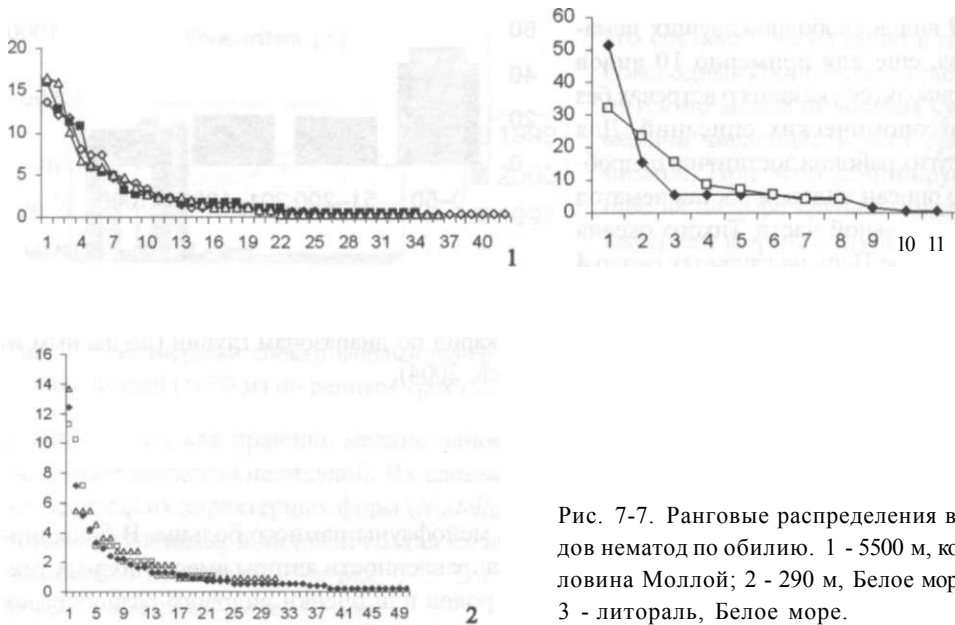


Рис. 7-7. Ранговые распределения видов нематод по обилию. 1 - 5500 м, котловина Моллой; 2 - 290 м, Белое море; 3 - литораль, Белое море.

сан для нематод в батиали северной Атлантики (Jensen, 1988) и гарпактикоидных копепод батиали залива Сагами, Тихий океан (Shimanaga et al., 2004).

В то же время, пространственные размеры сообществ мейобентоса, по крайней мере на абиссальных равнинах, гораздо крупнее. Следует ожидать, что региональное разнообразие фауны (гамма-разнообразие) в глубоководной зоне окажется сопоставимым с сообществами шельфа за счет большей протяженности однородных по видовому составу сообществ. Точных данных на этот счет мало, но, например, по нашим материалам, собранным в котловине Моллой (Северная Атлантика, глубина 5600), на протяжении стокилометровой трансекты набор доминирующих видов не меняется и все пробы относятся к одному типу сообщества. В то же время, между двумя районами моря Уэдделла в одном диапазоне глубин (от 500 до 2000 м) обнаружены существенные различия в составе нематофауны (Vanhove et al., 1999).

Глубоководная мейофауна отличается от мелководной рядом существенных характеристик. Имеющиеся данные позволяют с уверенностью говорить о заметном уменьшении размеров тела у представителей глубоководной мейофауны и о существенных различиях в составе фауны на уровне крупных таксонов. Среди нематод в прибрежной зоне (на шельфе) преобладают семейства Chromadoridae, Enoplidae, Oncholaimidae, Xyalidae, в то время как на больших глубинах увеличивается доля таких семейств как Monhysteridae, Microlaimidae, Molgolaimidae, Diplopeltidae. О резком изменении средних размеров тела нематод речь уже шла в предыдущем разделе. Где проходит граница между глубоководной и мелководной фауной, точно определить довольно трудно, так как подробных исследований видового состава на протяженных градиентах немного. На основании изменения средних размеров тела нематод, происходящего почти скачкообразно, мы предположили (Udalov et al., 2005),

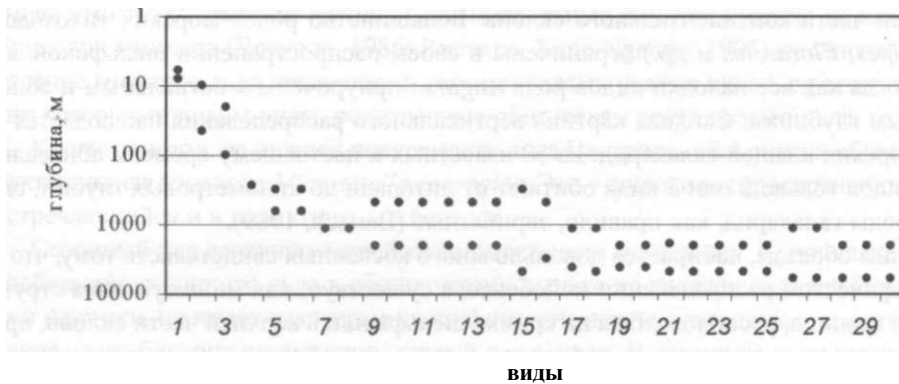


Рис. 7-8. Вертикальное распределение видов рода *Acantholaimus* (Nematoda): 1 - *A. polydentatus*; 2-*A. calathus*; 3-*A. longisetosus*; 4-*A. intermedius*; 5-*A. minima*; 6-*A. setosus*; 7-*A. abyssalis*; 8-*A. arctica*; 9-*A. gathumai*; 10-*L. geraerti*; 11-*A. heipi*; 12-*A. invaginatum*; 13-*A. vermeuleni*; 14-*A. verscheldi*; 15 - *A. spinicauda*; 16-*A. elegans*; 17-*A. microdontus*; 18-*A. cyathibucca*; 19-*A. longistriatus*; 20 - *A. macramphis*; 21-*A. Septimus*; 22-*A. gigantasetosus*; 23-*A. incomptus*; 24-*A. megamphis*; 25 - *A. obviatus*; 26-*A. iubilus*; 27-*A. quintus*; 28 - *A. akvavitus*; 29 - *A. arminius*; 30 - *A. maks*

что граница фаунистических комплексов с разными средними размерами проходит по краю шельфа или верхней части склона (что соответствует глубинам порядка 400-500 м). Граница на глубине, примерно соответствующей кромке шельфа или верхней части склона, прослеживается и в распределении отдельных видов. Среди глубоководных нематод подробно исследовано (Skukina et al., 2001) географическое распределение одного рода - *Acantholaimus* (Chromadorida: Chromadoridae). Этот род включает сейчас 30 известных видов, большинство из которых обитает в батии и абиссали (рис. 7-8) всех океанов. Только три вида обитают в верхних отделах шельфа, остальные встречаются намного глубже. В вертикальном распространении большинства глубоководных видов верхней границей служит глубина 500 (реже 300) метров (11 видов), еще 12 видов не встречаются выше 1000 м. Граница на кромке шельфа, примерно в том же диапазоне глубин, прослеживается и в немногих региональных исследованиях, посвященных анализу изменений в структуре сообществ (выполненных, как правило, на уровне родов). Так, в цитированной уже работе (De Messel et al., 2006), наиболее заметная граница вертикального распределения отдельных морфологических «видов» рода *Acantholaimus* на погруженном шельфе и склоне атлантического сектора Антарктики проходит на глубине около 500 м. В другом районе Южного океана, в море Скотиа (Южный Сандвичев желоб) на двух трансектах граница между двумя комплексами (ассоциациями) проходит на глубине 740-1000 м (Vanhove et al., 2004). У побережья Северной Каролины граница между двумя группами станций проходит на глубине 900 м (Tietjen, 1976), а в Северном Ледовитом океане (море Лаптевых и склон котловины Нансена) - на глубине около 200 м (Vanaverbeke et al., 1997). В распределении родов тихоходок также просматривается смена видового (и родового) состава на кромке шельфа и в

верхней части континентального склона. Большинство родов морских тихоходок (*Batillipes*, *Florarctus* и др.) ограничены в своем распространении шельфовой зоной, тогда как все находки видов рода *Angursa* приурочены к батинальным и абиссальным глубинам. Сходная картина вертикального распределения наблюдается и для морских клещей-галакарид: из 50 известных к настоящему времени абиссальных видов только 2 или 3 вида обитают от литорали до километровых глубин; однако роды галакарид, как правило, эврибатные (Bartsch, 1989).

Таким образом, набирается довольно много косвенных свидетельств тому, что в географическом распределении мейобентоса существует как минимум одна структурная граница, расположенная на кромке шельфа или в верхней части склона, при пересечении которой меняются (иногда, довольно резко) многие характеристики мейобентосных сообществ: размерный спектр, таксономический состав (например, соотношение семейств нематод), структура сообществ (набор доминирующих родов и видов).

Мейобентос нижней поверхности льда

Крио-пелагическим называют сообщество организмов, развивающееся на нижней поверхности многолетних льдов (от греческого - криос - лед, и пелагиаль - экосистема толщи воды). В Центральном Арктическом бассейне под многометровым льдом с первыми лучами весеннего солнца начинается бурное развитие одноклеточных водорослей. На нижней поверхности льда повисают длинные, до 1-2 м коричневатые «бороды» диатомей. Интенсивным делением из нескольких начальных клеток возникает масса спутанных нитей, в которых клетки соединены слизистыми чехликами. Одноклеточные водоросли служат пищей нескольким видам беспозвоночных. Эта своеобразная экосистема подробно описана И.А. Мельниковым (1989, Melnikov et al., 2002) и Р. Хорнер (Horner, 1985). Мейобентос экосистемы полярных льдов небогат и не очень подробно изучен, но в последние годы он все больше привлекает к себе внимание исследователей (Gradinger, 1999; Grainger, Hsiao, 1990; Grainger et al., 2005; Nozais et al., 2001). На нижней поверхности льда Центрального Арктического бассейна, в пространствах между кристаллами живут нематоды *Theristus melnikovi* (Чесунов, 1986а). Из прибрежных льдов моря Лаптевых и Канадского бассейна описаны *Cryonema tenuis* и *C. crassum* (Tchesunov, Rieman, 1995). К настоящему времени из этого сообщества известно всего несколько видов, причем ни один из них не встречен нигде больше, но их ближайшие родственники населяют прибрежные пески арктических морей (Чесунов, 2006). По своей структуре нижняя поверхность льда сходна с песчаными пляжами - те же узкие пространства капилляров между твердыми частицами. Как нематоды, не имеющие плавающих личинок впервые проникли в этот биотоп - до сих пор остается загадкой. А.В. Чесунов, подробно исследовавший и описавший несколько видов ледовых нематод (Чесунов, 1986а; Чесунов, Портнова, 2005; Tchesunov, Rieman, 1995), предполагает, что заселение арктического льда могло идти либо через сезонные льды на литорали Восточной Арктики (скорее всего — в море Лаптевых), либо - через криопелагических бокоплавов (Чесунов, 2006). Однако, на единственном виде бокоплавов, обитающем у нижней поверхности льда Центрального бассейна - гаммарусе

Вилькитцкого (*Gammarus wilkickii*), комменсальных нематод никогда не находили. Еще одна гипотеза (Чесунов, 1986; Riemann, Sime-Ngando, 1996) предполагает заселение морского льда нематодами - комменсалами усатых китов, с ротовых пластин которых описаны виды, родственные обитателям арктического льда.

Кроме нематод, на нижней поверхности льда Центральной Арктики обычна гарпактикоидная копепода *Microsetella norvegica*. Это - широко распространенный вид, встречающийся и в планктоне, и в бентосе.

Сезонный лед северных морей тоже имеет свою мейофауну. Криопелагическое сообщество сезонного льда в общих чертах похоже на население льдов Центральной Арктики, но имеет некоторые специфические черты, связанные с тем, что заселение этого биотопа происходит каждый год заново. В сезонном льду гарпактикоидные копеподы могут играть весьма заметную роль. Так, в прибрежном льду моря Бофорта, в 400 м от берега над глубиной 6 м, нижняя поверхность льда в апреле-мае была заселена копеподами с плотностью, достигавшей 100 и более экз/100 см². Среди копепод доминировала циклопоидная *Cyclopina gracilis*, составлявшая 55 % от численности всех копепод, следующими по обилию были гарпактикоиды *Harpacticus* sp. and *Haleciinosoma* sp., на долю которых приходилось 23 и 20 % соответственно. Однако, плотность нематод в этом биотопе была сопоставимой: она увеличивалась от десятков экземпляров на 100 см² в апреле до 100-200 экз/100 см² в конце мая - начале июня. (Kern, Carey, 1983). Если заселение сезонного льда копеподами легко объяснимо, то быстрый рост численности нематод, не умеющих плавать и не имеющих пелагической личинки, представляется загадочным. Еще более удивительно описание из сезонного льда Белого моря нового рода и вида нематод - *Hieminema obliquorum* (Чесунов, Портнова, 2005). При достаточно хорошей изученности нематофауны района, эта нематода летом ни разу не была отмечена в пробах. Всего к настоящему времени в сезонных льдах Белого моря известно три вида нематод *Theristus melnikovi*, *Cryonema crassum* и *Hieminema obliquorum* (Чесунов, Портнова, 2005).

Недавно в составе сообщества прибрежного льда у м.Барроу (Аляска) были найдены представители нового для криофауны таксона (Bluhm et al, 2007). Миниатюрные гидроиды были описаны как новый вид и род: *Sympagohydra tuuli* (Piraino et al., 2008).

Мейобентос гипергалинных биотопов

Многие группы мейобентоса оказываются достаточно устойчивыми к повышению солености до значений, намного превосходящих нормальную океаническую воду. Гипергалинный мейобентос исследован в нескольких биотопах, в которых повышение солености вызвано различными причинами. Одним из широко распространенных типов биотопов с повышенной соленостью является гипергалинная кайма на границе литорали и супралиторали, там, где осадки не промываются приливами, а поровые воды поступают из нижних горизонтов осадка за счет капиллярных сил при постоянном испарении. Наиболее ярко этот пояс выражен в тропической зоне. В мангровых зарослях, покрывающих литораль и супралитораль, обычно, хорошо заметен разрыв, отделяющий собственно литоральные мангры от пояса древесной супралиторальной растительности. Растительность ги-

пергалинной зоны представлена наиболее солеустойчивыми видами травянистой растительности. Положение этой зоны обычно соответствует верхнему горизонту литорали (полосе между верхними отметками квадратурных и сизигийных приливов) или границе между верхним горизонтом литорали и супралиторалью. Мейобентос этой зоны исследован Э. Олафсоном (Olafsson, 1995, Olafsson et al., 2000) на побережье Занзибара. Гипергалинная зона в верхнем горизонте литорали, с соленостью более 100 ‰ (до 160 ‰), практически лишена растительности, за исключением отдельных угнетенных экземпляров черного мангра *Avicennia marina*, формирующего густые заросли на нижней и средней литорали. Макробентос в гипергалинной зоне отсутствует, а мейобентос представлен нематодами, гарпактицидами, турбелляриями и личинками комаров-хинонид. На протяжении приливного цикла этот горизонт заливается морской водой на 4–6 дней во время высоких приливов, затем сохнет на 8–10 дней. Ни высокие приливы, ни сильные дожди существенно не влияют на соленость поровых вод - за время исследований она не опускалась ниже 89 ‰ (во время дождей на поверхности грунта возникали лужи пресной воды, но поровая вода не смешивалась с пресной). Несмотря на высокую и постоянную соленость, в фауне нематод зарегистрировано 28 видов. Доминировали *Microlaimus* sp., *Metalinhomoeus* sp., *Daptonema* sp. и *Chromadorina* sp., встреченные более чем в половине всех проб. Остальные виды были представлены, преимущественно, единичными экземплярами. Население гипергалинной зоны оказалось достаточно стабильным во времени, высокие приливы не вызывали ни изменения численности мейобентосных групп, ни заметных перестроек в таксоценое нематод. Анализ факторов внешней среды показал, что гранулометрический состав грунта и содержание органического вещества сильнее влияют на численность мейобентоса, чем колебания солености.

Зона повышенной солености у верхней границы литорали была исследована М.В. Сериковой на Белом море (подробнее - см. гл. 5). Благодаря низким температурам и меньшей солнечной радиации, гипергалинная кайма в высоких широтах выражена не столь резко как в тропиках.

Другой тип гипергалинных биотопов - соленые озера разного происхождения, исследован в разных природных зонах и охватывает озера разного генезиса и солевого состава (Castel et al., 1990; Пор, 1979; Tudorancea, Harrison, 1988; Tudorancea, Zullini, 1989; Tudorancea et al., 1989; Zalcman, Por, 1975). Высокая соленость сама по себе не является препятствием для развития мейобентоса, однако набор таксонов и богатство мейофауны различны в разных водоемах. Так, в озерах, расположенных в Рифтовой долине Эфиопии, число видов нематод падает с увеличением солености - от 12 видов в почти пресном озере Цвай, к единственному виду - *Mesodorylaimus macrospiculum* в соленых озерах Шала и Килотес, а в гипергалинном озере Читу нематоды не обнаружены совсем (Tudorancea, Zullini, 1989). В то же время, Ф. Пор (Por, 1979) указывает на находки нематод в озерах Синайского полуострова при солености 140–150 ‰.

Нематофауна подробно описана для озера Сальтон-Си на побережье Калифорнии (Warwick et al., 2002). Это гипергалинный водоем, сформировавшийся относительно недавно - около ста лет назад во время паводка на реке Колорадо. Вначале озеро было заполнено пресной водой, но постепенно соленость начала увеличи-

ваться, а озеро - заселяться морской фауной. Сейчас соленость в озере составляет 43 ‰. Температура воды сильно меняется по сезонам - от 13 °С летом до 34 °С зимой. Столь же велики колебания растворенного кислорода - от 20 мг/л зимой до 0 летом на глубине более 2 м. Фауна нематод включает 13 видов. По своему происхождению, фауна нематод может быть соотнесена с прибрежной фауной типичных морских водоемов.

Мейобентос Аральского моря был исследован нами по материалам съемки 2003 и 2004 гг,

когда соленость Большого моря достигла 70-80 ‰. К сожалению, о первоначальном составе мейофауны Аральского моря никаких сведений нет. Количественных съемок до начала падения уровня здесь не проводилось. Из Арала И.Н. Филиппевым описан один вид нематод (*Adoncholaimus aralensis*) из случайных сборов (Filipjev, 1924).

В нашем материале (Mokievsky, 2009) мейобентос Большого моря на глубинах 5 - 15 м представлен нематодами, гарпактицидами и остракодами. Всего обнаружено более 15 видов нематод (рис. 7-9), из которых массовыми являются - 4. По фаунистическому составу (рис. 7-10) современная фауна нематод Арала представляет собой сильно обедненную каспийскую фауну. В числе доминантов - известная из Каспийского моря *Monhystera parva*, и описанная из гипергалинных водоемов Болгарии, но встречающаяся также и в Черном море хроматорида *Ethmolaimus multipapillatus*.

Особый биотоп представляют собой соляные растворы, лежащие линзами на дне морей. Такой биотоп подробно описан в Мексиканском заливе - постепенное растворение триассовых и юрских солей, захороненных под донными осадками привело к высачиванию соленых (около 200 ‰) вод на глубине 71 м на небольшом поднятии, названном East Flower Garden Bank (Bright, et al. 1980). В центре банки образовалось подводное соленое озеро - Gollumn Lake (озеро Горлума) - с анаэробными условиями в центральной части. Мейобентос и население нематод этого озера и его окрестностей подробно описано П. Енсенем (Jensen, 1986). Ведущим фактором, определяющим состав таксоценов нематод на градиенте от центра высачивания

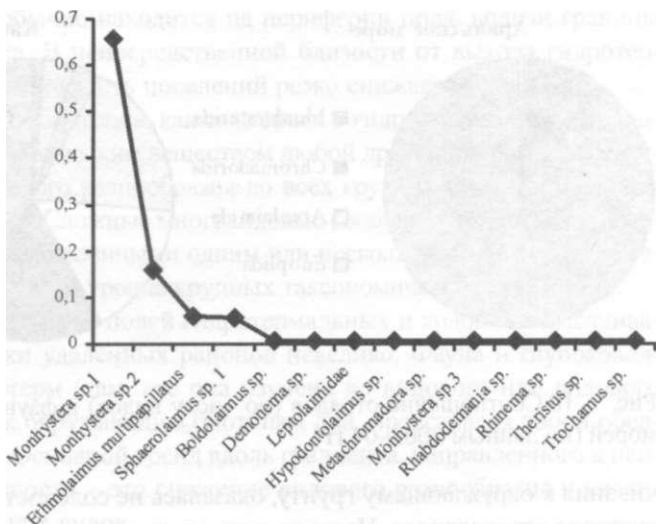


Рис. 7-9. Распределение видов нематод по обилию (в десятичных долях) на одной из станций Большого Арала в 2003 г.

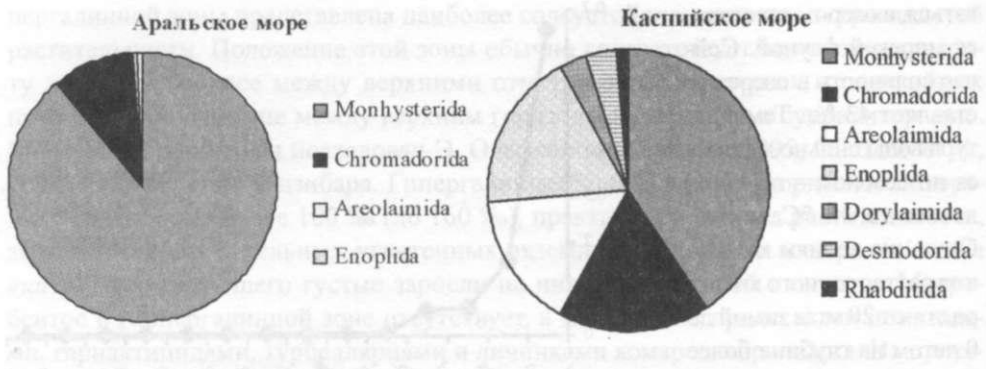


Рис. 7-10. Соотношение отрядов (по числу видов) в фауне Аральского и Каспийского морей (по данным 2003-04 гг).

чивания к окружающему грунту, оказалась не соленость, а условия аэрации и присутствие сероводорода. Население нематод кислородной и бескислородной зон различается по видовому составу. Подобные подводные соленые озера описаны и в Адриатическом море, однако исследований мейобентоса там пока не проводилось.

Организмы мейобентоса могут существовать при очень высоких значениях солености. Отдельные виды нематод достоверно встречаются при солености до 150 ‰ и выше. Общим свойством всех гипергалинных биотопов можно считать снижение плотности поселений мейобентоса по сравнению с нормальной соленостью, а также снижение таксономического разнообразия, как на уровне крупных таксонов, так и на видовом. Из крупных таксономических групп в гипергалинных биотопах регулярно встречаются нематоды, гарпактициды, часто - турбеллярии. Остальные группы мейобентосных организмов выпадают при увеличении солености выше нормальной океанической. Видовое разнообразие таксономических групп также снижается, хотя у нематод оно остается достаточно высоким при значениях солености, приближающихся к 100 ‰. Снижение видового разнообразия сопровождается увеличением концентрации доминирования: на один-два массовых вида приходится до 90 % всех особей в таких биотопах.

Мейобентос восстановительных биотопов и гидротермальных источников

Мейофауна глубоководных гидротермальных районов изучена очень слабо, лишь для небольшого числа районов есть количественные данные, еще меньше сведений о таксономическом составе основных групп. Значительно лучше исследованы другие восстановленные биотопы, богатые органическим веществом и бедные кислородом: сероводородные зоны в осадках пляжей, мелководные гидротермы, районы холодных высачиваний (сипы) и тому подобные. Во всех исследованных биотопах сипов наблюдается закономерное изменение обилия мелких организмов. В масштабе, сопоставимом с площадью поля сочения (сотни-тысячи квадратных метров), численность организмов выше, чем на окружающем дне. В более подробном масштабе (десятки-сотни метров, реже - первые метры) можно увидеть, что максимум

численности мейобентоса обычно находится на периферии поля, вблизи границы зоны воздействия источника. В непосредственной близости от выхода гидротермальных или холодных вод плотность поселений резко снижается.

Для всех восстановленных биотопов, как связанных с гидротермальной активностью, так и обогащенных органическим веществом любой другой природы, отчетливо выражено снижение видового разнообразия во всех группах по направлению к центру восстановленной зоны. Сложные многовидовые сообщества постепенно сменяются олигомиксными, представленными одним или несколькими видами. Снижение разнообразия выявляется и на уровне крупных таксономических групп.

По видовому составу населения полей гидротермальных и холодных высачиваний, сходство географически удаленных районов невелико. Фауна и глубоководных, и мелководных гидротерм (там, где она изучена до видового или родового уровня) близка по составу к окружающим биотопам дна, представляя собой обедненный вариант последней. Основной тренд вдоль градиента, направленного к центру гидротермальной активности - это снижение видового разнообразия и увеличение численности нескольких видов.

В восстановленных биотопах известно очень немного групп высокого таксономического ранга (род и выше), приуроченных исключительно или преимущественно к этим биотопам. Для сероводородной зоны осадка характерны гнатостомулиды, ретронектиды (катенулидные турбеллярии), макродазидные гастротрихи. Известно несколько родов мейобентосных организмов (нематод, гастротрих), отмеченных только в восстановленных биотопах. Большая часть из них не найдена за пределами этих зон, скорее всего, в силу слабой изученности мейофауны в целом, однако некоторые роды нематод (*Astomonema* и другие), по-видимому, либо строго приурочены, либо предпочитают именно обогащенные органикой и бедные кислородом участки дна и имеют ряд морфо-физиологических адаптации для жизни в этих условиях.

Описание своеобразной фауны, населяющей анаэробные слои песка на литорали, неизбежно привело к обсуждению механизмов ее формирования и истории происхождения. Уже в первых описаниях сульфидной системы (Fenchel, Riedl, 1970, см. рис. 5-12 в главе 5) авторы отмечали ее сходство с условиями, существовавшими на ранних этапах эволюции биосферы. На этом основании П. Боаден (Boaden, 1975; 1977) выдвинул гипотезу о древности тиобиоса, рассматривая его как реликт докембрийской эпохи. Однако, большинство авторов (Fenchel, 1978; Reise, Ax, 1979; Jensen, 1981) склонны считать фауну сероводородной зоны достаточно молодой и происходящей из аэробной.

Первые исследователи, изучавшие нематофауну восстановительных биотопов, отмечали низкую степень ее своеобразия, не превышающую видового, значительно реже - родового уровня. Позже из восстановленных биотопов был описан ряд видов, специфичных и отличающихся своеобразными чертами анатомического строения. Среди нематод - это представители семейства Stilbonematidae, виды рода *Astomonema* и некоторые другие.

Анализ таксономического состава нематод, населяющих вертикальные слои осадка с разным содержанием кислорода, был проведен В.В. Гальцовой и В.О. Мокиев-

ским (1992). Составленный по литературным и собственным данным список из 196 видов нематод, для которых была известна приуроченность к определенным слоям грунта, был разделен на четыре категории в соответствии с классификацией Боадена (Boaden, 1977): I - оксибионты, обитатели поверхностного слоя осадка; II - обитатели переходного слоя, зоны скачка редокс-потенциала; III - аноксибионты, анаэробные виды, постоянно обитающие ниже зоны скачка потенциала, в бескислородной среде; IV - факультативные аноксибионты, обитающие как в аэробных, так и в анаэробных условиях, или совершающие вертикальные миграции через слой скачка потенциала. Соотношение крупных таксонов нематод во всех трех группах оказалось примерно одинаковым (рис. 7-11). Более половины всех нематод в исследованной случайной выборке относятся к группе оксибионтов, число видов в остальных трех группах распределено примерно поровну. Авторами был сделан вывод о низком уровне таксономического своеобразия анаэробной фауны.

В составе большинства семейств и многих родов известны виды, обитающие как в аэробных, так и в анаэробных условиях. Таким образом, нет никаких оснований считать фауну анаэробных зон древнейшей или реликтовой, сохранившейся со времен бескислородной атмосферы, как это предполагал Боаден. Более вероятно, что заселение биотопов с пониженным содержанием кислорода происходило в результате более плотной упаковки экологических ниш. Расхождение близких видов под влиянием конкуренции иногда приводит к вытеснению одного из них в подповерхностные слои осадка с пониженным содержанием кислорода, как это показал Енсен на примере микрораспределения видов рода *Sabatieria* (Jensen, 1981).

Выявленные закономерности изменения видового состава и структуры сообщества нематод характерны, по-видимому, для многих восстановительных биотопов, вне зависимости от их природы.

Так на мелководных гидротермальных полях у острова Милос отмечено снижение видового разнообразия мейобентоса от 63 видов на контрольном разрезе до 24

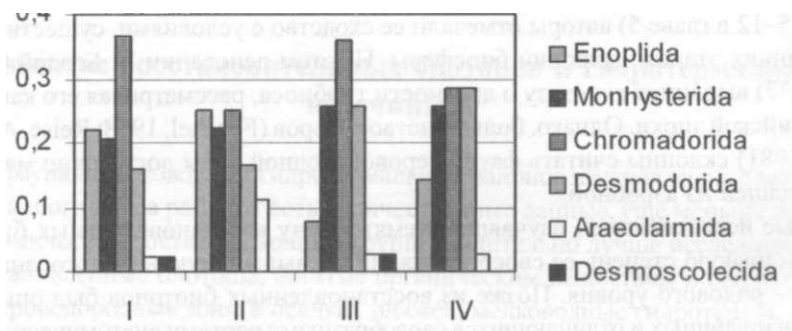


Рис.7-11 . Таксономическая структура четырех экологических групп нематод: I - оксибионты, II - обитатели переходного слоя, III - аноксибионты, IV - факультативные аноксибионты. Высота столбцов соответствует доли каждого таксона в группе (по Гальцова, Мокиевский, 1992).

в пределах гидротермального поля. Доминировали нематоды, численность которых колебалась от 887 до 1075 экз/10 см² по краям поля и 0-5 экз/10 см² в месте высачивания горячего раствора. Наиболее массовыми видами в осадках с большим содержанием сульфидов были *Oncholaimus campylocercoides* (32,6 % численности), *Chromadorina* sp. (22,3 %) и *Sabatieria* sp. (12 %). В непосредственной близости от выхода термальных вод обитал только *O. campylocercoides* (Thiermann et al., 1994, 1997). Сходные закономерности выявлены для мелкоководных гидротерм Курильских островов (Тарасов и др., 1985; Tarasov et al., 1990), холодных метановых высачиваний в заливе Сагами (Shirayama, Ohta, 1990) и у острова Барбадос (Olu et al., 1997). Структурные характеристики (размерный спектр, видовое разнообразие) таксоцены нематод гидротермальных полей у островов Фиджи оказались сходными с другими восстановительными биотопами, как глубоководными, так и мелкоководными (Vanreusel et al., 1997).

В обзоре мейобентоса восстановительных биотопов (Мокиевский, Каменская, 2002) мы отмечали, что для всех восстановительных биотопов, как связанных с гидротермальной активностью, так и обогащенных органическим веществом любого другого происхождения, общей закономерностью является снижение видового разнообразия во всех группах по направлению к центру восстановительной зоны. Сложные многовидовые сообщества постепенно сменяются олигомиксными, представленными одним или несколькими видами. Снижение разнообразия выявляется и на уровне крупных таксономических групп. Во всех исследованных прежде восстановительных биотопах наблюдалась сходная реакция мейобентоса на снижение концентрации кислорода - повышение суммарной численности организмов в периферийной зоне и снижение видового разнообразия от периферии к центру биотопа. Сходная картина обнаружена и в сублиторальном скоплении гниющих водорослей на Белом море (Мокиевский и др., 2005). Вал гниющих водорослей в сублиторали, очевидно, представляет собой мощный источник органических веществ разных размерных фракций - от грубодисперсного до растворенного. Одновременно в толще скопления гниющих водорослей существует выраженный градиент окислительно-восстановительных условий и концентрации кислорода от окислительных аэробных на поверхности вала до восстановительных и анаэробных в нижних слоях. На этом градиенте происходит упрощение видового состава и увеличение концентрации доминирования единственного вида нематод *Geomonhystera ex gr. disjuncta*, при практически полном отсутствии других видов и групп мейобентоса (Рис. 7-12). Центральные части восстановительных биотопов населены обычно небольшим числом видов, часто одним-двумя, достигающими достаточно высокой численности. В большинстве случаев эти доминанты анаэробных сообществ представлены нематодами, реже встречаются олигохеты и киноринхи. Остальные группы мейобентоса, как правило, избегают восстановительных условий, а если и встречаются там, никогда не входят в число доминантов. Изменение состава мейобентосного сообщества определяется двумя факторами - снижением концентрации кислорода и обогащением осадка органическим веществом.

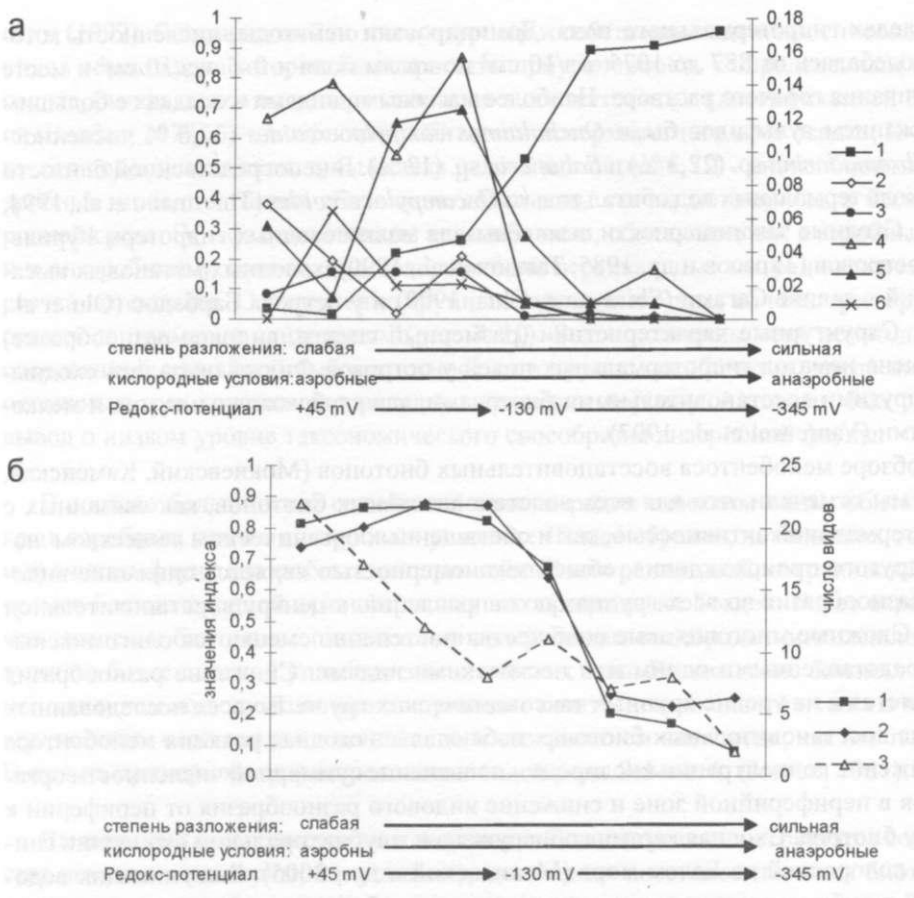


Рис. 7-12. Сукцессия сообщества нематод в гниющих водорослях - смена доминирующих видов (а) и изменение интегральных характеристик сообщества на градиенте окислительно-восстановительных условий (б). Цифрами на рисунке обозначены: (а) массовые виды нематод: 1 - *Geomonhystera* ex gr. *disjuncta* (левая ось), 2 — *Anticoma acuminata*, 3 - *Enoplus communis*, 4 - *Desmodora communis*, 5 - *Oncholaimus* sp., 6 - *Draconema cephalatum*; (б) интегральные характеристики сообщества: 1 - индекс видового разнообразия Симпсона, 2 - выравненность видовой структуры, 3 - число видов (правая ось). Из: Мокиевский и др., 2005.

Биологические особенности мейобентосных организмов из восстановительных биотопов

Первые исследования морфологического своеобразия нематод, населяющих восстановительные биотопы, были проведены Енсенем (Jensen 1986; 1987) Он показал, что нематоды, обитающие в восстановленных слоях осадка, отличаются более длинным и тонким телом, чем обитатели аэробной зоны. По предположению автора, это связано с большей ролью транскүтикулярного потребления растворенного органического вещества в богатых органикой биотопах.

Позже Енсен (Jensen, 1995, 1995a) исследовал также особенности жизненного цикла нематоды *Theristus anoxybioticus* - одного из доминантов сообщества метановых сипов у подножия карбонатных колонн. Продолжительность жизненного цикла у этого вида один год, при этом взрослые особи встречаются только в поверхностном окисленном слое осадка и в течение очень короткого времени (апрель - май). Ювенильные нематоды сразу после рождения мигрируют в нижние, анаэробные слои песка, где развиваются в течение 9 месяцев. После последней линьки половозрелые особи снова поднимаются к поверхности. В экспериментах было показано, что взрослые стадии этого вида - облигатные аэробы и не выдерживают бескислородных условий, а личинки - облигатные анаэробы, погибающие в кислородной среде в течение получаса. На протяжении жизненного цикла у этого вида происходит и смена трофической стратегии - взрослые особи питаются диатомовыми водорослями, а ювенильные, скорее всего - бактериофаги.

Описание различных форм симбиоза макробентосных обитателей гидротермальных сообществ, привлекло внимание исследователей к возможным случаям симбиотических отношений у бактерий и мейобентосных организмов. Электронно-микроскопические исследования микро- и мейобентоса из бассейна Санта-Барбара (Калифорния) (Bernhard et al, 2000) показали, что более половины эукариотических организмов в этом биотопе имеют эндо- или эктобионтов из числа прокариотов. Из 36 проанализированных видов (включая точно не идентифицированные «морфотипы»), эндобионты обнаружены у 10 видов, эктобионты - у 16. В пересчете на объем тела, доля эукариот, ассоциированных с прокариотическими организмами, во много раз больше, чем на контрольных станциях, хорошо аэрированных и не содержащих соединений серы. По биомассе (авторы пользуются понятием "biovolume" - «суммарный объем тела всех особей данного таксона»), у жгутиковых доля особей, имеющих эндо- или эпобионтов, составляет около 80 % в пределах восстановленной зоны, у инфузорий - около одной трети. В соседних аэрированных биотопах для обеих групп суммарно эта величина не превышает 20 %. На симбиотическую природу отношений указывает наличие делящихся бактериальных клеток, обнаруженных в цитоплазме, например, у фораминиферы *Buliminella tenuata*, а также характер расположения прокариотических клеток на поверхности и внутри тела хозяина. Среди многоклеточных эктобионты обнаружены у нематоды *Desmodora masira* и у полихеты *Meganerilla* (?) sp. В первом случае бактериальные клетки расположены плотными кольцами под гребнями кутикулы, а у микронериллы палочковидные клетки покрывают все тело (Bernhard et al., 2000). Предполагая наличие истинно симбиотических отношений между эу- и прокариотами, авторы назвали Бассейн Санта-Барбары «оазисом для симбионтов».

Симбиотические бактерии хорошо известны для многих видов нематод из семейства Stilbonematidea. У видов из родов *StUbonema* и *Leptonemella* кутикула покрыта многослойным «чехлом» бактерий, а представители *Laxus*, *Robbea* и *Catanema* несут на себе слой палочковидных форм (Ott et al., 1982; 1995). Третий тип бактериального покрова описан для рода *Eubostrichus* (обитающего, например в мелководных гидротермах у острова Милос) - его кутикулу покрывают бактерии нитевидной формы до 100 мкм в длину. Первоначально предполагалось, что отношения между нематодами и бактериями сводятся только к трофическим. Эксперименты с

радиоизотопами показали, что нематоды получают если не всю, то значительную часть энергии, поедая эпобионтов с кутикулы. Однако дальнейшие исследования позволили выявить более сложные симбиотические связи. Физиологические аспекты взаимодействия нематод с бактериями были изучены на примере двух видов - *Stilbonema* sp. и *Laxus oneistus* - обитающих в коралловом песке на границе окислительного и восстановительного слоев (Hentschel et al., 1999). Молекулярно-генетический анализ позволил установить, что бактерии, покрывающие кутикулу *Laxus oneistus*, представлены единственным видом и состоят в близком родстве с эндосимбионтами двустворчатых моллюсков и гидротермальной вестиментиферы *Riftia pachyptila*.

Дольше всего по пути симбиотрофии продвинулись нематоды рода *Astomonema* и близкого к нему рода *Parastomonema* (семейство Siphonolaimidae). Эти нематоды, впервые описанные из сульфидных биотопов в 1982 г., не только не имеют рта, как это видно из названия, но их пищеварительная система редуцирована и преобразована в аналог трофосомы вестиментифер (Ott et al., 1982). Полость тела у известных видов этого рода заполнена крупными клетками, большая часть из которых содержит бактерий. Детальные ультраструктурные исследования были проведены на *Astomonema southwardorum* из метановых сипов Северного моря. У этой своеобразной нематоды ротовое отверстие и буккальная полость отсутствуют, передний отдел тела (на протяжении около 150 мкм) заполнены крупными клетками, позади от него появляются первые бактерии - овальные, со слабо гранулированным содержимым. Они заполняют всю оставшуюся полость тела. Тело нематоды покрыто тонкой кутикулой, под которой лежит слой эпидермальных клеток, образующих 4 эпидермальных валика, в промежутках между ними проходят по 2-3 продольных тяжа тонких и длинных мускульных клеток. Все остальное пространство заполнено предположительно грамм-отрицательными бактериями диаметром до 10 микрон. Сходное строение описано и для *A. jenniferi* (Ott et al., 1982).

Мейобентос супралиторальных ванн

Среди морских биотопов пока выявлен лишь один, в котором нематоды играют подчиненную роль. Это супралиторальные ванны скалистых побережий. П. Енсен (Jensen, 1979) обследовал 23 такие ванны на островах Южного архипелага Финляндии (Аландское море) в Балтийском море, существующие постоянно или пересыхающие и различающиеся по солености и наличию слоя осадка. Среди разнообразной мейофауны, включающей турбеллярии, коловраток, клещей и гарпактицид, доля нематод была очень низка. Нематоды в очень небольшом количестве были обнаружены только в ваннах с морской соленостью, и нигде их доля не превышала 50 % от общего числа мейобентосных организмов. Всего было отмечено лишь шесть видов - *Chromadorita tenuis*, *Theristus agilis*, *Punctodora ratzeburgensis*, *Monhystera aff. parva*, *Hypodontolaimus setosus* и *Anaplectus af. granulatus* и два экземпляра почвенных дорилаймид. Из них более или менее регулярно встречалась только *Chromadorita tenuis* остальные виды представлены единичными особями. Столь же бедная фауна описана и для аналогичного биотопа на Британских островах (о. Ро-

калл; Moore, 1977). В солоноватоводных ваннах зоны заплеска обнаружено 11 видов мейобентосных многоклеточных (в том числе гарпактициды *Nitocra typica*, *Mesochra* sp., *Tisbe* (?) spp., клещи-галакариды *Rhombognathus armatus*, тихоходки *Echiniscoides sigismundi*; полихеты *Fabricia sabella* и ближе не определенные олигохеты-энхитреиды). Из нематод найдено 4 вида: *Chromadorina germanica*, *Araeolaimus penelope*, *Monhystera parva* и неопределенная онхолаймида, причем последние два были встречены в одном экземпляре каждый.

П. Енсен (Jensen, 1979) предположил, что заселение этого биотопа происходит случайно во время штормов, поэтому большинство встреченных здесь видов относятся к обитателям фитали. Образуют ли встречающиеся в супралиторальных ваннах виды устойчивые популяции, не ясно, но, скорее всего - нет.

ГЛАВА 8.

Жизненные формы мейобентоса и функциональный анализ морфологических признаков

В связи с обсуждением распределения мейобентоса по различным биотопам целесообразно обсудить также проблему морфологических адаптации этих организмов к обитанию в различных условиях.

Термин «жизненная форма» был введен в литературу Александром Гумбольдтом для систематизации морфологического разнообразия высших растений различных природных зон. Функциональный анализ всей совокупности морфологических признаков, как адаптации к определенным условиям среды получил наибольшее развитие в ботанике. Во все учебники вошла система жизненных форм Раункиера, в основу которой положен один ключевой признак - положение почки возобновления, и целая группа скоррелированных с ним особенностей морфологии. В дальнейшем это направление получило продолжение и развитие в работах И.Г. Серебрякова (1962) и Т.И. Серебряковой (1972). По аналогии с системой Раункиера для растений, общая система жизненных форм животных была предложена Д.Н. Кашкаровым для млекопитающих (Кашкаров, 1945). Подробную систему жизненных форм жужелиц разработала И.Х. Шарова (1981), а для полихет и других водных беспозвоночных - В.А. Свешников с соавторами (Свешников, Алигаджиев, 1989; Свешников, Кантор, 1985; Свешников, Станкявичюс, 1987). Но, в целом, в зоологии этот подход менее распространен, чем в ботанике. Зоологи чаще оперируют представлениями о функциональной морфологии органов или их систем.

Основное содержание концепции жизненных форм можно сформулировать двумя способами - как дивергенцию или конвергенцию наборов морфологических адаптивных признаков.

Между этими подходами нет противоречия. Система жизненных форм может быть построена при изучении морфо-функциональных адаптации крупного таксона при дивергенции в разные экологические ниши. Таким образом будет построена система жизненных форм таксона. Аналогичный результата может быть получен при изучении сходных наборов морфо-функциональных адаптации таксонов более низкого ранга при обитании в сходных экологических условиях (конвергенция). Этот подход позволяет выявлять наиболее важные адаптивные признаки, необходимые или полезные в данном биотопе. На выходе оба подхода неизбежно приводят к одному результату при рассмотрении экосистем или биотопов одного ранга или к разным, если рассматриваются разные иерархические уровни организации экосистем - от ландшафтных зон до фаций.

В мейобентосных исследованиях использованы оба подхода. В работах первых исследователей мейофауны (Remane, 1933, Nicholls, 1935), а позже - в монографии под редакцией Хиггинса и Тиля (Higgins, Thiel, 1988), явно или неявно предполагается что мейобентос (или интерстициальная фауна, как частный случай) - это специализированная жизненная форма морских беспозвоночных.

Олаф Гире (Giere, 1993) достаточно детально разбирает различные адаптации мейобентосных организмов. Он выделяет несколько групп адаптации, связанных с «мейобентосным» образом жизни. Во-первых, это адаптации к обитанию в тесном пространстве - миниатюризация, удлинение тела, увеличение гибкости тела. Во-вторых, это адаптации к жизни в подвижной среде - развитие прикрепительных органов, изменение характера движений, развитие защитных образований, увеличение жесткости тела. Третью группу адаптации Гире связывает с жизнью в трехмерном пространстве и в темноте, он относит к ней часто наблюдаемые у мейобентосных животных редукцию глаз, развитие органов равновесия, исчезновение пигментации тела. К этому списку можно добавить также довольно частные проявления вторичной радиальной симметрии, наложенной на билатеральный план строения тела. Четвертая группа адаптации касается особенностей размножения и развития: это отсутствие пелагических личинок, уменьшение количества откладываемых яиц, довольно часто наблюдающееся яйцеживорождение.

Следует заметить, что жизненная форма мейобентоса - это не обязательно интерстициальная фауна. Миниатюризация происходила при освоении всех первичных биотопов мейобентоса. Мейобентос - это набор адаптации, связанных с миниатюризацией и выходом в иной пространственно-временной тип среды обитания. Такая постановка вопроса имеет смысл в том случае, если мы рассматриваем происхождение мейобентоса как единой экологической группы. Но, если мы разбиваем его на изучение эволюционных тенденций в каждой группе организмов отдельно (см гл. 4), вопрос о происхождении сходных адаптации не снимается.

Какой из биотопов мейобентоса является первичным, где шло формирование основных адаптации? Можно предположить, что именно обитание в капиллярных пространствах привело к формированию мейобентоса как самостоятельной группы. Основной набор адаптации в этом случае мог сформироваться именно как приспособление к жизни в капиллярных пространствах, а затем шло выселение в фиталь и биотопы ила.

Этому предположению противоречит наличие в составе интерстициальной мейофауны большого числа высокоспециализированных форм, в то время как на илах обитают представители более примитивных групп (это характерно, в частности, для глубоководных нематод).

Первые исследователи объединяли вместе две группы адаптации - наборы признаков, связанные с миниатюризацией, и адаптации собственно к жизни в капиллярных пространствах. Корректнее разделять эти две группы приспособлений. Экологический ареал мейобентоса шире, чем капилляры фунта. Микроскопические многоклеточные заселили все типы грунта от ила до крупного песка, поэтому приспособления к интерстициальной жизни — это только часть всего набора морфологических, анатомических и физиологических особенностей, возникающих в этой группе организмов.

Другой подход связан с анализом морфологического разнообразия в пределах какого-либо одного из таксонов мейобентоса и выявлением характерных признаков (или наборов признаков) для отдельных биотопов. Выделенные при этом жизненные фор-

мы, как и в первом случае, объединяют неродственные таксоны более низкого (видового или родового) уровня. При этом, в разных таксономических группах решение одной и той же задачи могло идти разными, иногда противоположными путями.

Сравнительно-морфологический анализ был проведен для нескольких таксономических групп мейобентоса - гарпактицид, нематод, тихоходок. Для гарпактицид Кильской бухты Кюнц (Kunz, 1935) показал различия в форме тела у видов, обитающих на илу, в песке и на водорослях. Отношение ширины к длине тела (в %) было минимальным у обитателей песка (в среднем 15,8 %); обитатели илистого грунта имели относительно более широкое тело (25,4 %); а максимальной величины это соотношение достигало у обитателей фитали - 35,4 %.

Дальнейшее развитие подхода к изучению разнообразия морфологических адаптации в пределах крупных таксонов получил в системе жизненных форм копепоид, предложенной Вольфрамом Нодтом (Noodt, 1971). Автор выделил 14 морфотипов (преимущественно — бентнических гарпактицид, остальные группы копепоид обсуждаются вскользь — рис. 8-1, табл. 8-1), приуроченных к разным биотопам. Брюс Кулл (Coull, 1977; Hicks, Coull, 1983) уменьшил число морфотипов гарпактицид до девяти.

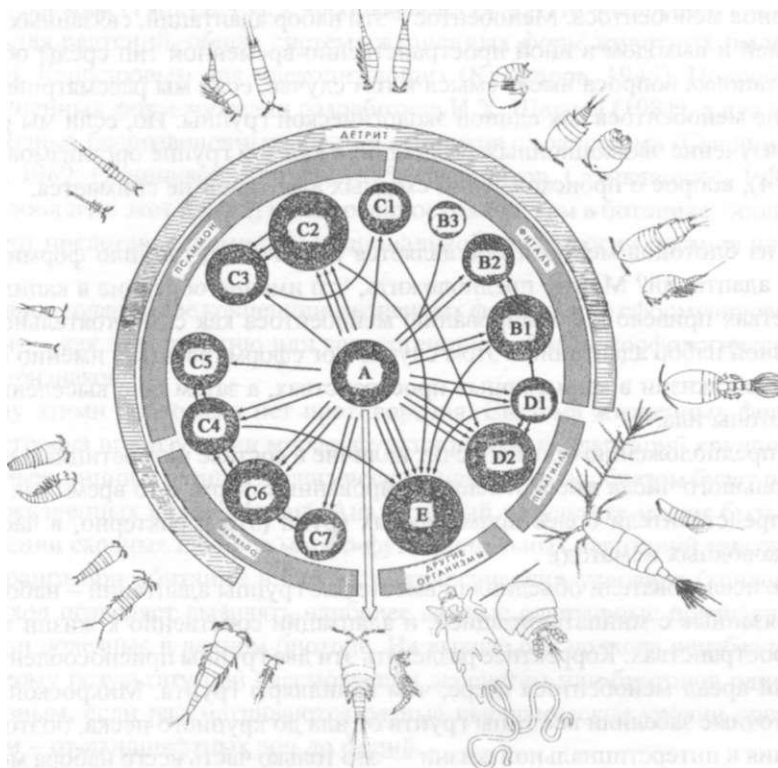


Рис. 8-1 Жизненные формы копепоид (По Noodt, 1971). Внутри круга расположены морфотипы копепоид и указаны возможные эволюционные связи между ними. Обозначения групп см. табл. 8-1. На внешних кольцах перечислены основные биотопы, в которых встречаются данные морфотипы. Снаружи от диаграммы схематично изображены типичные представители морфотипов. В центре круга находится гипотетическая исходная группа.

Табл. 8—1. Жизненные формы копепод (по Noodt, 1971)

Группа		Форма тела	Образ жизни	Биотоп	Представители	Происхождение
код	название					
A	"Tisbe-Tachidius"	циклопидная, около 1 мм	Эпибионтные, хорошо плавающие формы; питаются водорослями, растительным и животным детритом, соскребыватели, иногда—хищники	богатые органическим веществом биотопы, иногда — опресненные	Tisbidae, Tachididae, эпибионтные Cyclopoidea	по образу жизни напоминают возможную предковую форму гарпактицид
B				Фиталь		группа, производная от A
B1	"Thalestridae"	циклопидная или грушевидная, размеры - 0,4—1,5 мм, в сечении сильно выгнутая	Эпибентосные, часто - свободно плавающие; питаются микроводорослями или детритом	растительность или неподвижная вода, богатая детритом	Thalestridae; Harpacticidae; Diosaccidae (часть)	
B2	"Scutellidium-Procellidium"	Уплощенная, щитовидная, размеры средние (ок. 0,7 мм)	Обитают на поверхности субстрата, но способны хорошо плавать	Хорошо приспособлены к обитанию на уплощенных талломах Phaeophyceae	Zausodiinae, Tisbidae (часть); Porcellidiidae; Peltidiidae	Более специализированная группа, возможно, происходящая от B1
B3	"Tegastes"	Тело сжато с боков, немного напоминает амфипод, размеры мелкие (менее 0,6 мм)	Быстро плавают, прикрепляются к субстрату во время питания	фиталь	Tegastidae	
C				Донные осадки		
C1	"Ectinosoma"	Напоминает торпеду, округлая в сечении, размеры 0,5-1,2 мм	Активно ползают среди детрита и водорослей, питаются водорослями и детритом	Фиталь или песок (мелкие формы)	Ectinosomidae (большинство)	

C2	"Nitocra-Mesochra"	Крупные, вытянутые, червеобразные, округлые или овальные в сечении, 0,4-1 мм	Хорошие пловцы, питаются детритом и микроводорослями	Песок, мягкий грунт, фиталь	Ameiridae, Canthocamptidae, Diosaccidae (часть), Laophontidae (часть)	Переходные формы к типу C3
C3	"Leptocaris-Stenocaris"	Червеобразные, вытянутые, круглые в сечении, длина тела 0,25-0,8 мм, отношение длины к ширине - до 12	Плохие пловцы; питаются преимущественно, детритом	Крупный песок, часто живут в интерстициальных пространствах других организмов (водорослей, губок, кораллов, в жаберных камерах Bryozoa), иногда обитают в детрите стоячих морских вод, от литорали до глубоководной зоны	Ectinosomidae (часть), D'Arcythompsoniidae, Diosaccidae (часть), Tetragonicepsidae (часть), Ameiridae (часть), Canthocamptidae (часть), Cyliindropsillidae, Parastonocarididae, Laophontidae (часть)	Происходят, скорее всего, от C2
C4	"Asellopsis"	Компактные или вытянутые, вогнутые с вентральной стороны, средних размеров (0,5-0,8 мм)	Плохие пловцы, пасутся на поверхности песчаных зерен, питаются детритом и микроводорослями, способны зарываться в грунт (мелкозернистый песок и смешанные осадки)	Крупный песок (эндо- и эпипсамонные формы), мелкий песок и гетерогенные осадки (роющие формы)		
C5	"Paramesochra - Leoptosyllus"	Циклопоидные или червеобразные, плоские в сечении (червеобразные - округлые) мелкие - 0,2-0,6 мм	Прикрепляются к зернам песка, практически не плавают, питаются детритом	Пески; найдены также в слое детрита над глубоководным илом	Paramesochridae, Cyclopina (часть)	

C6	"Nannopus- Canuella"	Компактная, червеобразная, круглая или овальная в сечении, размеры - средние и крупные (более 0,4 мм)	Роющие формы, почти не плавающие, питаются детритом или осадком	Ил	Longipediidae, Canuellidae, Cletodidae (часть), Laophontidae (часть)	
C7	"Cervinia- Laophontodes"	От циклопидной до вытянутой, плоская или овальная в сечении, часто с многочисленным и выступами на теле, 0,4-2,5 мм	Плохие пловцы, живут на поверхности осадка или зарываются в грунт, питаются детритом или осадком	Ил, часто - в глубоководной зоне	Cerviviidae, Diosaccidae (часть), Laophontidae (часть), Ancorabolidae	
D*				толща воды		
D1	"Pseudocyclop"	Циклопидная, от 05,-08 до 1,0- 1,5 мм	Активно плавают или парят над осадком, фильтруя детрит, поднимаемый собственными движениями	Осадки, покрытые слоем детрита, водоросли и вода над ними	Pseudocyclopinae, Cyclopoida (некоторые), Calanoida (немногие)	

*) Мы исключили из таблицы группы D2 - "истинно планктонные" и E - "паразитические", которые упоминаются, но детально не рассматриваются в цитированной работе.

Проанализировав форму тела и морфологию придатков у литоральных гарпактицид Белого моря, Рыбников и Азовский (1997) выделили пять морфологических типов: 1) крупные роющие формы (*Itunella muelleri*, *Nannopus palustris*, *Cletodidae* spp.); 2) крупные формы, обитающие на поверхности осадка (*Heterolaophonte littoralis*); 3) специфические интерстициальные формы, мелкие гарпактициды с удлиненным телом и более или менее редуцированными придатками (представители семейств *Cylindropsyllidae*, *Paramesochridae* и *Parastenocarididae*); 4) неспецифические обитатели интерстициали, проникающие в капиллярные пространства крупных песков благодаря мелким размерам (виды родов *Ameira*, *Ectinosoma* и *Paramphiascella*); 5) эврибионтные виды, способные и плавать, и зарываться в грунт (*Stenhelia palustris*).

Авторы показали, что на крупных, хорошо аэрированных песках пространственное распределение представителей различных жизненных форм различается на всех фазах приливного цикла. Распределение крупных видов, относящихся к группам 1 и 2, не меняется на протяжении приливного цикла. При этом виды первой группы более или менее равномерно населяют всю толщу осадка, а виды второй группы приурочены к верхнему миллиметру. Интерстициальные формы (группа 3) в отлив опускаются на глубину 4-8 см, а в прилив поднимаются ближе к поверхности, на глубину 2-3 см. Также ведут себя и неспециализированные интерстициальные виды из группы 4.

Богатство морфологических признаков делает гарпактицид, как и других ракообразных, крайне привлекательно группой для морфо-функциональных построений. Интересным и перспективным представляется функциональный анализ морфологии ротовых частей гарпактицид в связи с образом жизни, и дополнение «морфологического круга» Нодта данными о строении ротовых аппаратов.

Для нематод морфо-функциональный анализ признаков был проведен Визером (Wiser, 1954), а первые подходы к такому анализу можно найти в еще более ранних работах, например, у И.Н. Филиппева (1921).

В.Визер (Wieser, 1954) впервые выделил четыре группы нематод по строению ротового аппарата и соотнес строение ротовой полости нематод со способом питания. Хотя в работах по прямому изучению питания (см. гл. 9) было показано, что между строением ротовой полости и предпочитаемой пищей нет однозначной связи, тем не менее, типы строения ротовых аппаратов («типы питания» или "feeding groups", как их по-прежнему часто называют в литературе) по Визеру часто используются для характеристики нематодного населения различных биотопов. Соотношения групп с разной морфологией переднего конца могут заметно меняться от биотопа к биотопу (рис. 8-2).

Кроме строения ротового аппарата В. Визер использовал еще несколько групп признаков: наличие или отсутствие светочувствительных пигментных пятен или «глазков», длину тела, наличие соматических щетинок и строение кутикулы (гладкая, кольчатая или армированная точками).

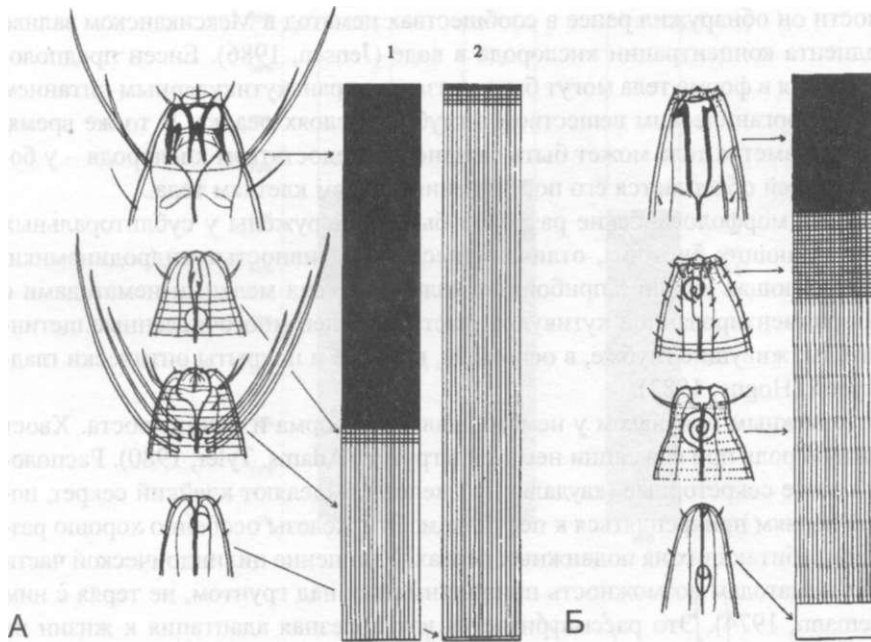


Рис. 8-2. Относительное обилие нематод с разными типами строения ротовой полости в некоторых биотопах на побережье Чили (по Wieser, 1958). А - литоральный песок (1 - на прибойном пляже; 2 - на защищенном берегу); Б - верхняя сублитораль, мягкие осадки.

Далеко не все из рассмотренных В. Визером признаков имеют очевидную экологическую интерпретацию. Так, широкое распространение светочувствительных рецепторов вполне объяснимо для нематод фитали, но этот же признак достаточно часто встречается и у глубоководных нематод, обитающих на илистом грунте в полной темноте.

Свою классификацию жизненных форм нематод предложил С. Герлах (Gerlach, 1954). Основными признаками в этой системе были форма тела и характер движения. По этим признакам С. Герлах разделил нематод на шесть групп: «змеевидно ползающие», «сверлящие», «длиннощетинковые», «прыгуны», «пяденицы», «ходулочники». Русский перевод названий дан по книге А.В. Чесунова (2006), который детально обсуждает эту классификацию.

В последующих работах разных авторов популярность получило исследование длины тела как адаптивного признака. Так, П. Енсен (Jensen, 1987) показал, что длина тела у нематод, обитающих в глубоких слоях осадка, заметно больше, чем у видов, населяющих поверхность грунта. Изучая население нематод верхней сублиторали Орезунда, он заметил, что нематоды, обитающие в нижних слоях осадка (1-8 см), в среднем в три раза длиннее, чем обитатели поверхностного слоя. При этом нематоды, обитающие в восстановительных слоях грунта, отличаются более вытянутой формой тела, отношение поверхности тела к объему у них больше, чем у видов, живущих в насыщенной кислородом среде. Такие же морфологические за-

кономерности он обнаружил ранее в сообществах нематод в Мексиканском заливе вдоль градиента концентрации кислорода в воде (Jensen, 1986). Енсен предположил, что отличия в форме тела могут быть связаны с транскутикулярным питанием растворенным органическим веществом в глубоких слоях осадка. В то же время, уменьшение диаметра тела может быть связано и с недостатком кислорода - у более тонких червей облегчается его поступления ко всем клеткам тела.

Отчетливые морфологические различия были обнаружены у сублиторальных нематод, населяющих биотопы, отличающиеся интенсивностью гидродинамики. Зона, испытывающая влияние прибойных волн, населена мелкими нематодами с кольчатой орнаментированной кутикулой, часто несущей многочисленные щетинки, а нематоды, живущие глубже, в основном, крупнее и покрыты оптически гладкой кутикулой (Hogue, 1982).

Не менее важным признаком у нематод является форма и длина хвоста. Хвост играет важную роль при фиксации нематод в грунте (Adams, Tyler, 1980). Расположенные в хвосте секреторные (каудальные) железы выделяют клейкий секрет, позволяющий червям прикрепляться к песчинкам. Эти железы особенно хорошо развиты у видов, обитающих на подвижных песках. Удлинение цилиндрической части хвоста дает нематодам возможность приподниматься над грунтом, не теряя с ним связи (Riemann, 1974). Это рассматривается как полезная адаптация к жизни на подвижном субстрате, находящимся под воздействием волн или сильных течений. Давид Тистле с соавторами (Thistle et al., 1995), проанализировал распределение четырех групп нематод, различающихся формой хвоста в различных глубоководных (около 4 600 м) биотопах, различающихся интенсивностью придонной гидродинамики и другими параметрами. Исследователи обнаружили, что частота встречаемости различных морфотипов (рис. 8-3) в разных биотопах достоверно отличается. Однако функциональная интерпретация найденных различий неочевидна. Так, на полигоне NEBBLE, отличающимся наиболее интенсивной гидродинамикой в придонном слое (течения со скоростями до 15-40 см/сек - «донные штормы» - случаются здесь до 10 раз в год), длиннохвостые нематоды не составляют абсолютного большинства, как это предполагалось ранее (Thistle, Sherman, 1985).

К настоящему времени для нематод нет завершенной системы жизненных форм, хотя подходы к ее созданию уже намечены, а современные методы компьютерного анализа данных значительно облегчают решение этой задачи технически.

Попытки экологической интерпретации морфологических признаков предпринимались и для тихоходок. Однако в этой группе, при общей бедности морфологии, функционально значимые признаки совпадают с таксономическими. Это, в первую очередь, строение коготков на лапках, затем - форма тела. Построенная схема распределения морфологических форм совпадала с биотопическим распределением родов. Однако, в последние годы наблюдается, буквально, «взрывной» рост описаний видов морских тихоходок, поэтому более ранние экологические обобщения, сделанные на весьма ограниченном материале, в большой мере, утратили свое значение. Параллельно расширяется и спектр биотопов, в которых встречаются морские тихоходки, в том числе, из тех родов, которые считались прежде стено-топными. Так в западной части Средиземного моря вида рода *Florarctus* были отме-

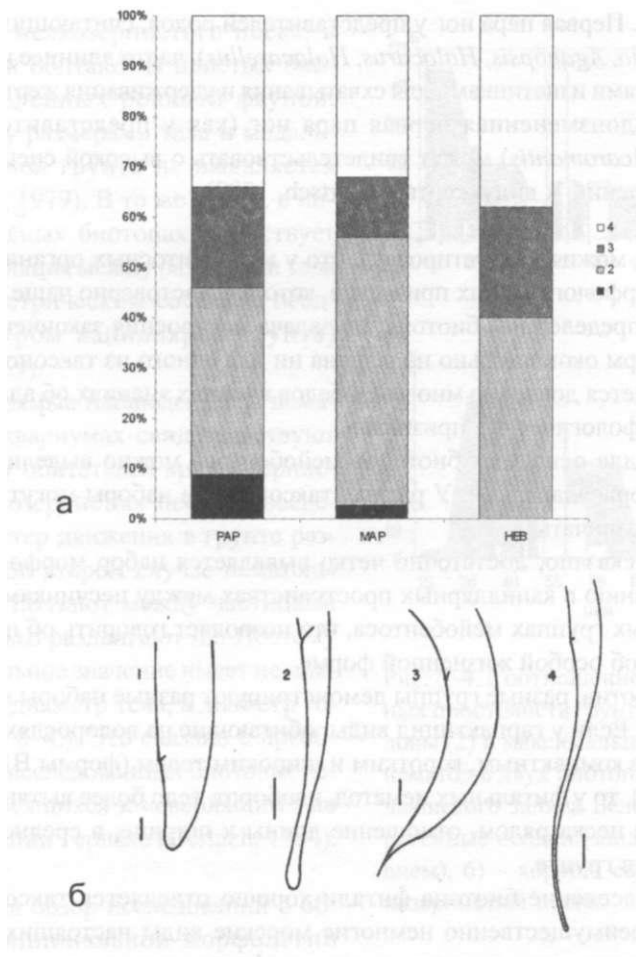


Рис. 8-3. Распределение четырех морфотипов нематод в процентах от общего числа особей (а), различающихся по форме хвоста (б) в глубоководных биотопах. Масштабная линейка на (б) - для 1,2,4 - 20 мкм, для 3-50 мкм. MAP - склон Мадейры (Madeiran Rise); PAP - абиссальная равнина Поркьюпайн (Porcupine Abyssal Plain) HEB - полигон HEBBLE (High Energy Benthic Boundary Experiment); все станции расположены на глубине 4850-4960 м (по Thistle et al., 1995).

чены в широком диапазоне биотопов: от литоральных ванн до крупнозернистого песка и гравия (Villora-Moreno, Grimaldi De Zio, 1996). Среди большого списка биотопов, исследованных на глубинах от 0 до 60 м, тихоходки не были обнаружены только на чистом иле и на илистом песке. Быстрое накопление новой информации о видовом разнообразии и экологии морских тихоходок очень скоро потребует проведения нового экологического анализа этой группы.

Некоторые аспекты функциональной морфологии, связанные, в первую очередь, с типом питания, исследованы у морских клещей-галакарид. У растительных видов все четыре пары ног сходны в очертаниях и используются исключительно

для передвижения. Первая пара ног у представителей родов, считающихся хищными (*Acarochelopodia*, *Agauopsis*, *Halacarus*, *Halacarellus*), часто длиннее и шире прочих, снабжена шипами и щетинками для схватывания и удерживания жертв (Kirchner, 1969). Сильно видоизмененная первая пара ног (как у представителей родов *Acarochelopodia*, *Acaromantis*) может свидетельствовать о высокой специфичности хищника по отношению к виду жертвы (Bartsch, 1989).

Подводя итоги, можно констатировать, что у мейобентосных организмов выявляются наборы морфологических признаков, которые достоверно чаще встречаются в каком-либо определенном биотопе, но задача построения законченной системы жизненных форм окончательно не решена ни для одного из таксонов мейофауны, также как остается довольно много пробелов в наших знаниях об адаптивности тех или иных морфологических признаков.

Тем не менее, для основных биотопов мейобентоса можно выделить соответствующие им наборы адаптации. У разных таксонов эти наборы могут быть сходными, а могут и различаться.

Как уже было сказано, достаточно четко выявляется набор морфологических адаптации к обитанию в капиллярных пространствах между песчинками. Этот набор сходен в разных группах мейобентоса, что позволяет говорить об интерстициальной фауне как об особой жизненной форме.

В фитали, напротив, разные группы демонстрируют разные наборы морфологических адаптации. Если у гарпактицид виды, обитающие на водорослях, обладают, как правило, более компактным, коротким и широким телом (формы В1-В3 Нодта или 1—3 по Куллу), то у фитальных нематод, наоборот, тело более вытянутое, чем у видов, живущих в песке рядом, отношение длины к ширине, в среднем, больше, чем у обитающих в грунте.

У тихоходок население биотопа фитали хорошо отделяется таксономически (здесь обитают преимущественно немногие морские виды настоящих тихоходок Eutardigrada в отличие от песка и ила, основную фауну которых составляют морские Arthrotardigrada). Морфологические отличия, не связанные с таксономической принадлежностью, у этой группы неочевидны.

На современном уровне наших знаний об остальных группах мейобентоса разработка завершенной системы жизненных форм, аналогичной, например, системе жизненных форм жужелиц И.Х. Шаровой (1981), представляется преждевременной. Более актуальной задачей можно считать функциональную интерпретацию отдельных групп признаков.

У нематод список признаков, потенциально имеющих адаптивное значение, довольно велик. Кроме строения ротового аппарата, длины и формы тела, которые довольно подробно обсуждаются в связи с биотопической приуроченностью, интерес представляют адаптивное значение строения кутикулы, наличие и расположение соматических щетинок, форм хвоста и относительные пропорции переднего конца тела. Последний признак оказывается весьма важным для обитателей мелкозернистых песков. Так, В.В. Гальцова (1974) не нашла устойчивой связи между максимальной шириной тела нематод и средним диаметром пространств между

частицами мелкозернистого песка, в котором они обитают. В илистых биотопах, заселенных роющей фауной, связь между размерами тела и модальной фракцией грунта не выявляется (Coull, Bell, 1979). В то же время, в интерстициальных биотопах существует явная корреляция между размерами тела и гранулометрическим составом осадка (диаметром капилляров грунта) (Wieser, 1959).

Наши прямые наблюдения за нематодами в аквариумах свидетельствуют о том, что у обитателей крупнозернистых и мелкозернистых песков поведение и характер движения в фунте различаются. Во втором случае нематоды не столько ползают между частицами песка, сколько раздвигают их. Поэтому принципиальное значение имеет не максимальный диаметр тела, а диаметр головы (Рис. 8-4.). Это связано с преобладанием в исследованных биотопах нематод, относящихся к «сверлящим» по классификации Герлаха (Gerlach, 1954).

Завершая обзор исследований в области функциональной морфологии мейобентоса можно констатировать, что у мейобентосных организмов выявляются устойчивые наборы морфологических признаков, которые достоверно чаще встречаются в каком-либо определенном биотопе. Однако задача построения законченной системы жизненных форм окончательно не решена ни для одного из таксонов мейофауны, в наших знаниях об адаптивности тех или иных морфологических признаков остается довольно много пробелов. Тем не менее, для основных биотопов мейобентоса можно выделить соответствующие им наборы адаптации. У разных таксонов эти наборы могут быть сходными, а могут и различаться. Так, у обитателей интерстициальных биотопов из разных таксонов достаточно четко выявляется общий набор морфологических адаптации к обитанию в капиллярных пространствах между песчинками. Это позволяет считать интерстициальную фауну особой жизненной формой. В фитали, напротив, различные фуппы демонстрируют разные наборы морфологических адаптации.

В целом, можно согласиться с точкой зрения, высказанной еще первыми исследователями этих животных, которые рассматривали мейобентос как самостоятельную жизненную форму беспозвоночных.

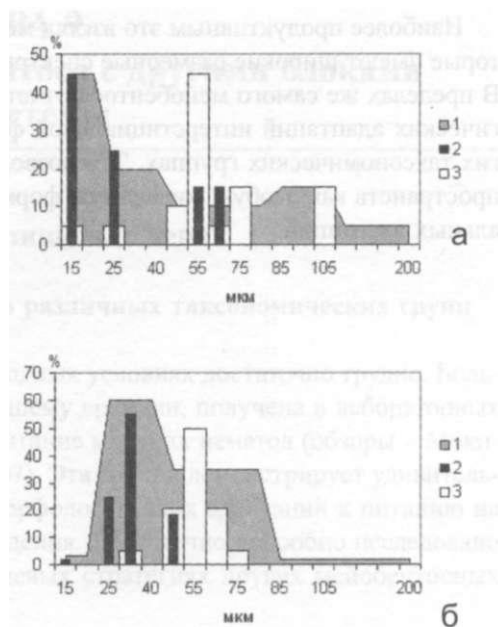


Рис. 8^1. Соотношение размера капиллярных пространств грунта (1), диаметров головы (2) и максимальной ширины тела (3) нематод в двух биотопах литорали Кандакшского залива Белого моря: а) - гетерогенные осадки (заиленный песок с фавием), б) - хорошо сортированный среднезернистый песок.

Наиболее продуктивным это взгляд может оказаться при анализе тех групп, которые имеют широкие размерные спектры, охватывающие и мейо- и макробентос. В пределах же самого мейобентоса отчетливо выделяется общий набор морфологических адаптации интерстициальной фауны, возникающий независимо во многих таксономических группах. Это позволяет трактовать обитателей капиллярных пространств как особую жизненную форму мейобентоса со своим набором специальных адаптации.

ГЛАВА 9.

Взаимодействие мейобентоса с другими блоками экосистемы

Мейобентос в пищевых цепях

Питание мейобентосных организмов различных таксономических групп

Изучать питание мейобентоса в природных условиях достаточно трудно. Большая часть сведений, собранных к настоящему времени, получена в лабораторных условиях. Наиболее подробно изучено питание морских нематод (обзоры - Мокиевский, 1987; Jensen, 1987а, Чесунов, 2007). Эта группа демонстрирует удивительное разнообразие пищевых стратегий, морфологических адаптации к питанию на самых разных объектах и пищевого поведения. Достаточно подробно исследовано питание гарпактицид. О питании и пищевых стратегиях других мейобентосных групп известно меньше.

Пищевые стратегии нематод

Первые исследователи нематод (de Man, И.Н. Филипьев) считали, что нематоды питаются, в основном, детритом, но некоторые из них способны к хищничеству. Было описано, в частности, питание *Sphaerolaimus* мелкими нематодами (Ditlevsen, 1921). Дальнейшие исследования показали, что набор объектов, служащих нематодам пищей, очень широк - они питаются бактериями, цианобактериями, зелеными и диатомовыми водорослями, мицелием грибов, инфузориями, трупами других организмов, другими нематодами, олигохетами и растворенным органическим веществом. Для того, чтобы составить такой список, потребовалось применение многих различных методик: изучение содержимого кишечника (Perkins, 1958; и др.), использование приманок (Meyers, Hopper, 1966; Gerlach, 1977а), применение радиоактивных меток (Chia, Warwick, 1969; Tietjen, Lee, 1977 и др.), химический анализ пищеварительных ферментов (Jennings, Colam 1970; Jennings, Deutsch, 1975), исследование тонкого строения пищеварительной системы на электронно-микроскопическом уровне (Deutsch, 1978) и, наконец, прямое наблюдение за пищевым поведением под микроскопом (Jensen, 1982; Vouwman et al., 1984) или на природных образцах грунта, подвергнутых быстрой заморозке (Kennedy, 1994а). В последние годы большую популярность приобрел метод стабильных изотопов: положение того или иного вида в трофической цепи, относительную роль растений и животных в его рационе можно определить по соотношению изотопов углерода и азота (DeNiro, Epstein, 1978, 1981; McCutchan et al., 2003; Vander Zanden, Rasmussen, 2001; Riera, Hubas, 2003; Wada et al., 1991). Хороший обзор возможностей этого метода для изучения пищевых связей почвенной фауны составлен А.В. Тиуновым (2007), а применение этого метода к анализу пищевых связей литоральных нематод описано Т. Мунсом с соавторами (Moens et al., 2002, 2005).

Первая попытка построить пищевую классификацию нематод по строению ротового аппарата была предпринята В. Визером (Wieser, 1953), как уже упоминалось в главе 8. В основу классификации положены функционально-морфологические признаки - строение и вооружение ротовой полости и способ захвата пищи, исходя из которых предполагался тот или иной набор пищевых объектов. Всего Визер выделил 4 группы нематод (рис. 9-1).

К первой группе (1А, selective deposit feeders - избирающие детритофаги) относятся нематоды, не имеющие отчетливой ротовой полости и ротового вооружения. Питаются они частицами бактериального размера и детритом, который засасывают с помощью мышц пищевода.

К группе 1В (nonselective deposit feeders - неизбирающие детритофаги) Визер отнес нематод, имеющих обширную, но лишенную вооружения ротовую полость. Эти виды питаются также засасывая грунт, но могут и собирать более крупные частицы движениями губ и рта. Пищей им служат детрит и диатомовые водоросли.

Группа 2А (epistrate feeders - соскребыватели) включает нематод с хорошо развитой ротовой полостью, вооруженной мелкими склеротизированными зубчиками. Эти нематоды соскабливают пищевые частицы (водоросли) с субстрата или прокалывают клеточные стенки и выпивают содержимое.

Нематоды, относящиеся к группе 2В (omnivores /predators - всеядные /хищники), имеют большую ротовую полость, вооруженную мощными зубами, челюстями или онхами. Они могут питаться растительной пищей, но чаще - хищники, поедающие, в том числе, других нематод.

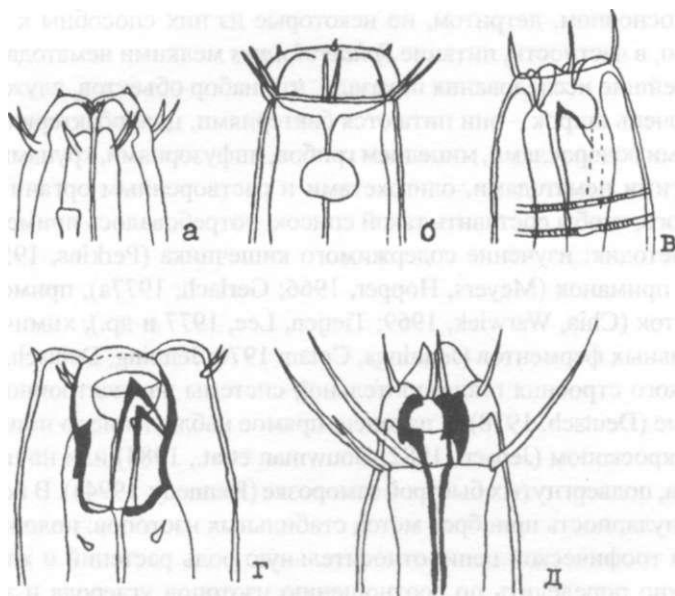


Рис. 9-1. Строение ротовых аппаратов и трофические группы нематод по В.Визеру. а - 1А, избирательные детритофаги (*Anticoma* sp.); б - 1В, неизбирательные детритофаги (*Theristus* sp.); в - 2А, соскребыватели / фитофаги (*Hypondontolaimus* sp.); г и д - 2В, всеядные / хищники (*Oncholaimus* sp., *Mesacanthion* sp.) (Из Мокиевский, 1987)

Визер предложил свою классификацию, опираясь на функциональную морфологию ротовых аппаратов и практически не имея данных о составе пищи. Дальнейшие исследования отчасти подтвердили и дополнили его предположения, отчасти опровергли предложенную схему как слишком упрощенную. Было показано, что спектры питания, даже у близких видов с очень сходным строением переднего конца тела (например, *Monhystera disjuncta* и *M. parva*), могут сильно различаться (Bouwman et al., 1984). Способ питания зависит не только от строения ротовой полости, но и от степени развития сенсорных органов (Romeyn, Bouwman, 1983; Bouwman et al., 1984). У неизбирающих детритофагов, имеющих очень маленькую ротовую полость (*Diplolaimella* sp.) и слаборазвитые сенсорные органы, наблюдается постоянное сокращение стенок пищевода, и пища заглатывается среди прочих частиц. Если ротовая полость больше, как у *Monhystera disjuncta*, диатомеи заглатываются целиком, также, как и мелкие частицы. Избирающие детритофаги имеют хорошо развитые сенсорные органы, и пульсация пищевода у них непостоянная - сокращения происходят лишь в момент контакта с пищевыми частицами.

У видов, имеющих ротовое вооружение, способы добывания пищи сложнее. Так, в кишечнике *Chromadorita tenuis*, питающейся диатомовыми рода *Nitzschia*, их нерастворимые створки обнаружить не удавалось. П. Енсен (Jensen, 1982) показал, что эта нематода не заглатывает водоросли целиком, а вскрывает створки мощным дорсальным зубом, содержимое высасывает, а пустую оболочку выбрасывает. Таким же образом поступают с диатомеями рода *Navicula* хроматориды *Hypodontolaimus balticus* и *Ch. guidoschneideri* (Romeyn, Bouwman, 1983), но последняя не раскрывает, а раскалывает створки. В то же время, у *Ch. tenuis* и *Ch. guidoschneideri*, помимо дорсального зуба, есть еще и мелкие вентральные зубчики, которые позволяют ей собирать небольшие частицы с поверхности субстрата. Для другой хроматориды - *Chromadorina germanica* - доказана способность поглощать бактерий, но только в том случае, когда они к чему-нибудь прикреплены, бактерии в растворе для нее недоступны (Alongi, Tietjen, 1980).

Таким образом, у нематод есть две возможности - или заглатывать мелкие частицы целиком, или сначала разрушать их с помощью ротовой арматуры и выпивать содержимое. Прodelьвать это можно ломая клеточную стенку (как *Ch. guidoschneideri*) или прокалывая ее, как поступают вооруженные стилетом почвенно-пресноводные Dorylaimidae. Ограничение на размер пищевых частиц, который не должен превышать диаметра рта, накладывается лишь в первом случае, и то, не всегда. Виды с невооруженной маленькой ротовой полостью могут поглощать и достаточно крупные объекты. Так *Linhomoeus gittingsi* заглатывает цепочки сульфид-окисляющих бактерий *Beggiatoa* sp. как спагетти (Alongi, Tietjen, 1980). Таким же образом *Monhystera* sp. поедает нити синезеленых *Oscillatoria okeni* (Jensen, 1987).

Другое возможное ограничение связано с отсутствием у некоторых нематод, питающихся растительной пищей, ферментов, разрушающих оболочки бактериальных клеток, что делает невозможным питание бактериями (Jennings, Colam, 1970; Jennings, Deutsch, 1975). Спектры питания отдельных видов могут быть достаточно широкими. *Chromadorina germanica*, считавшаяся фитофагом, способна усваивать и бактерий. Однако, длительное существование популяции только на бактериях невозможно. Неодинакова скорость роста популяций хроматорид (фитофагов-соскребывателей по

Визеру) и при питании различными видами водорослей. Выращивание *Ch. germanica* на чистой культуре диатомовой водоросли *Cylindrotheca closterium* ведет к быстрому увеличению численности нематод. Другой вид диатомовых - *Nitzschia* sp. - способен лишь поддерживать ее численность на исходном уровне.

Селективность питания существует и у видов, питающихся бактериями. В эксперименте из 11 видов бактерий только один обеспечивал нормальный рост *Monhystera* sp. (Heip et al., 1985). В то же время, само понятие "бактериофаг" достаточно расплывчато, поскольку популяция, например, *M. disjuncta* может существовать и увеличивать свою численность как на бактериях, так и на чистой культуре диатомей *Cylindrotheca closterium* (Alongi, Tietjen, 1980).

К группе 2В Визер относил представителей семейств Choniolaimidae, Enoplidae, Selachinematidae, которые ловят жертв мощными челюстями или мандибулами и Sphaerolaimidae, захватывающих добычу широко открытым ртом, а также Oncholaimidae и Enchelidiidae. Представителей семейств Oncholaimidae и Enchelidiidae, играющих наиболее важную роль в сообществах верхних отделов шельфа благодаря большому видовому разнообразию и высокой численности, Енсен (Jensen, 1987a) позже выделил в отдельную группу "мусорщиков" (scavengers). Детальное изучение набора пищевых объектов и способов их добывания выявило большое своеобразие этой группы, отличающейся сложным пищевым поведением. Свообразное строение ротовой полости, исследованное Енсенем (Jensen, 1987a), позволяет, во-первых, удерживать растворенную органику, во-вторых, широко раскрывать ротовую полость в поперечном направлении, захватывая некрупную пищу, и, в-третьих, сокращать мускулатуру пищевода так, что стенки передней части ротовой полости складываются телескопически, а основание сдвигается вперед, вынося онхи через открытый рот, причем секрет железистых клеток выдавливается через протоки и впрыскивается в пищу, как из шприца. Возвращаясь в исходное положение стенки ротовой полости создают разрежение и засасывают жидкую пищу. Такой механизм необходим для питания крупными объектами, но, в то же время, очень универсален и позволяет использовать широкий спектр объектов - от растворенного органического вещества до относительно крупных животных. Так ювенильные особи *Oncholaimus oxyurus* питаются бактериями и растворенным органическим веществом (РОВ), а взрослые поедают нематод *Panagrellus silusiae* (по крайней мере, в культуре), а также мертвых *Hydrobia ulvae* (Gastropoda), залезая внутрь раковины. Кроме того, самки этого вида, группами по 2-4 особи нападают на олигохет в несколько раз крупнее их самих, разрушают эктодерму и проникают внутрь тела жертвы (Heip et al., 1985). Хищные нематоды *Enoploides longispiculosus* (Hamels et al., 2001) активно поедали в экспериментах 5 из 6 предложенных им видов инфузорий. В ряде экспериментов инфузории оказывались предпочтительным кормом по сравнению с мелкими нематодами (*Monhystera* sp.). В природе (на побережье Северного моря, эстуарий Шельды) эти нематоды существенно снижают численность инфузорий. В определенные сезоны инфузории для них могут быть более важным источником пищи, чем мелкие виды нематод. Интенсивность потребления составляла от 19 до 10,8 инфузорий на хищника в день, что соответствует потреблению биомассы в пределах 0,001 - 0,33 мкг С на хищника в день.

Таким образом, среди нематод достаточно сложно выделить истинных бактериофагов, фитофагов или хищников. По-видимому, для подавляющего большинства видов характерно смешанное питание. Наиболее четкие различия прослеживаются не по набору пищевых объектов, а по способу их добывания - пищевой стратегии. Эти стратегии обусловлены морфологией ротового аппарата, развитием сенсорных органов, набором пищеварительных ферментов и поведением, часто довольно сложным. Своеобразный способ питания нематод бактериальной пищей описан Риманом и Шраге (Riemann, Schrage, 1978). Многие нематоды, обитающие в грунте, выделяют хвостовыми железами слизистый секрет, служащий, в том числе, для прикрепления к частицам песка. Однако количество выделяемого секрета намного больше, чем это необходимо для прикрепления. Грунт, заселенный нематодами, через несколько часов оказывается пронизанным целой сетью тонких слизистых нитей, привлекающих к себе массу микроорганизмов. Авторы предположили, что нематоды время от времени возвращаются по своему следу или ползают в грунте кругами, собирая адсорбированных на слизь бактерий. Герлах (Gerlach, 1978) назвал такую стратегию поведения фермерством и описал еще один ее вариант: *Leptonemella aphanotheca*, мигрируя вверх-вниз между окисленным и сероводородным слоями грунта, создает оптимальные условия для роста бактерий на поверхности своего тела и, одновременно, использует их в пищу. Третий случай фермерства описан у *Preacanthonus punctatus*, слизистые следы которых активно заседают неподвижные фазы жгутиконосцев *Tetraselmis*. Присутствие нематод индуцирует формирование именно неподвижных клеток (Jensen, 1987a).

В отношении истинно симбиотрофного питания о нематодах известно еще очень мало. Описано несколько видов нематод, не имеющих рта и кишечника (Норе, 1977; Отт et al., 1982). Они собраны на разных глубинах, но, как правило, в бескислородных условиях, богатых органикой и сероводородом, У некоторых из них - например, у *Astomonema jenneri* (Отт et al., 1982) - в редуцированном кишечнике обнаружены одноклеточные организмы, отчего он несколько напоминает трофосому вестиментифер.

Накопившиеся факты, не согласующиеся с морфологической классификацией Визера, заставили задуматься о разработке новой схемы трофической классификации нематод. Одна из таких схем была предложена Т. Мунсом и М. Винкс (Moens, Vincx, 1997). Они выделили шесть трофических групп нематод: (1) микротрофы - формы без стомы, с небольшим ротовым отверстием, питающиеся бактериями; (2) циллиатофаги - потребители, преимущественно, инфузорий; (3) детритофаги в широком смысле, к ним относятся все нематоды с невооруженной стомой; (4) соскребыватели; (5) факультативные хищники; (6) хищники.

Трудности практического применения этой схемы заключаются в том, что, помимо сведений о морфологии ротового аппарата, для отнесения вида к той или иной группе, следует располагать прямыми данными о его питании. В большинстве случаев такие данные отсутствуют. Кроме того, как справедливо отмечают сами авторы, среди нематод мало форм с консервативными пищевыми стратегиями, по-видимому, большинство видов достаточно легко переключается с одного пищевого объекта на другой.

Накопленные данные убедительно доказывают, что свободноживущие нематоды играют заметную роль в функционировании прибрежных донных сообществ. Они являются потребителями большого числа самых разных организмов - от бактерий до макробентоса. В результате вертикальных миграций нематод осуществляется перенос органического вещества из сероводородной зоны песка, где оно недоступно для большинства организмов, в поверхностные окисленные слои. Слизистые выделения нематод могут существенно изменять структуру осадка. И, наконец, жизнедеятельность нематод стимулирует увеличение числа микроорганизмов и ускорение процесса минерализации органики. Высокая численность представителей этой группы - порядка 10^6 экз/м³ в сообществах прибрежной зоны - позволяет предположить большую интенсивность всех перечисленных процессов.

Питание галакарид

Обзор питания этой группы составлен М.А. Анциферовой (2004). Устройство ротового аппарата галакарид предполагает питание жидкой пищей (Рис. 9-2). Этот исключительно неудобный для изучения спектров питания способ не позволяет исследовать питание галакарид по содержанию их желудков, оставляя исследователям лишь экспериментальные методы. Считается, что галакариды имеют очень широкий спектр питания - от микофагов до хищников и паразитов (Walter, Proctor, 1999). Представители подсемейства Rhombognathinae питаются исключительно эпифитными водорослями и обитают, поэтому, только в фотической зоне (Bartsch, 1974; 1979; 1989 ; Pugh, King, 1985, Walter, Proctor, 1999). Их длинные острые хели-

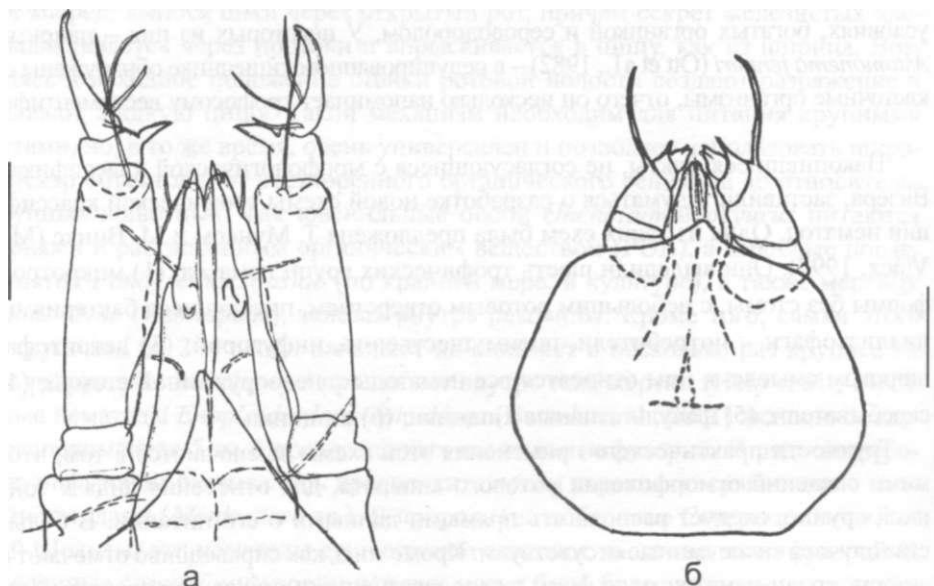


Рис. 9-2. Ротовой аппарат галакарид: А - *Thalassarachna hexacantha*. Б - *Rhombognathus* sp. Линейка: 50 мкм (а); 10 мкм (б), (рис. М. Анциферовой. ориг.)

церы предназначены для прокалывания клеток водоросли и высасывания ее содержимого, предположительно подвергнутого внекишечному пищеварению. Короткие толстые пальпы служат для раздавливания растительных клеток, жидкое содержимое которых потом всасывается. Известно (Pugh, King, 1985), что *Rhombognathus notops* и *Rhombognathides seahami* в лабораторных условиях могут питаться соком, выделяющимся из оторванных концов красных водорослей (*Ceramium rubrum* (Hudson), *Corallina officinalis* (Linnaeus)), но не пытаются пронзать их эпидермис. *Rhombognathides pascens* питается мелкими эпифитами зеленой водоросли *Viva* (Соколов, 1952). Водорослями предположительно могут питаться представители и других подсемейств - например, представители рода *Porohalacarus*, некоторые виды *Halacarellus* и *Actacarus*.

Большинство видов галакарид является хищниками (Andre, 1946; Newell, 1947; Kirchener, 1969; Krantz, 1970; Bartsch, 1979; Pugh, King, 1985), чьи мандибулы служат для прокалывания покровов жертв. Среди возможных жертв указывают простейших, олигохет и других мелких многоклеточных, например, копепод и их науплиусов (Walter, Proctor, 1999), нематод (Pugh, King, 1985) а также галакарид других видов (Bartsch, 1989), однако экспериментальных работ, подтверждающих эти предположения, практически нет. Например, двум видам (*Thalassarachna basterii*, *Agauopsis brevipalpus*) в лаборатории предлагали в качестве пищи остракод, нематод, гарпактицид, клещей *Rhombognathides seahami*, но они не стали питаться (Pugh, King, 1985).

Небольшое количество морских и пресноводных галакарид являются паразитами. Известны паразиты жабр хитонов, кишечника морских ежей, жабр речного рака, немертин, гидроидов (Walter, Proctor, 1999), яиц морского паука (Bartsch, 1976). Известны случаи факультативного паразитизма - Шульц (Schultz, 1933) обнаружил в мантии асцидии *Ciona intestinalis* особей *Thalassarachna basteri*, попавших туда, проделав отверстие в покровах.

Питание тихоходок

Строение ротового аппарата тихоходок однообразно в пределах группы. У всех тихоходок, и наземных, и морских, ротовой аппарат колюще-сосущего типа. Он состоит из окологротового диска, пищеводной трубки (она сильно различается у разных видов, по длине, внутреннему диаметру и жесткости) и мускулистого бульбуса, выполняющего роль насоса, обеспечивающего ток жидкости. Ротовое вооружение состоит из двух стилетов, лежащих по бокам от ротовой трубки. Заостренные концы стилетов способны выдвигаться наружу через ротовое отверстие, напоминая копьё, состоящее из двух половинок (рис. 9-3). Такой аппарат предполагает питание жидкой пищей. Большинство тихоходок, по-видимому, питаются клеточным соком растений, прокалывая стенки клеток стилетами. Однако, в последнее время появляются данные, свидетельствующие о более широком пищевом спектре этой группы. Известно, что тихоходки поедают бактерий, водоросли, одноклеточных животных, коловраток, нематод, других тихоходок (Nelson, 1975, 1982; Ramazzotti, Maucsi, 1983). Большая часть данных по питанию тихоходок получена из пресных вод и наземных биотопов. О питании морских тихоходок известно очень

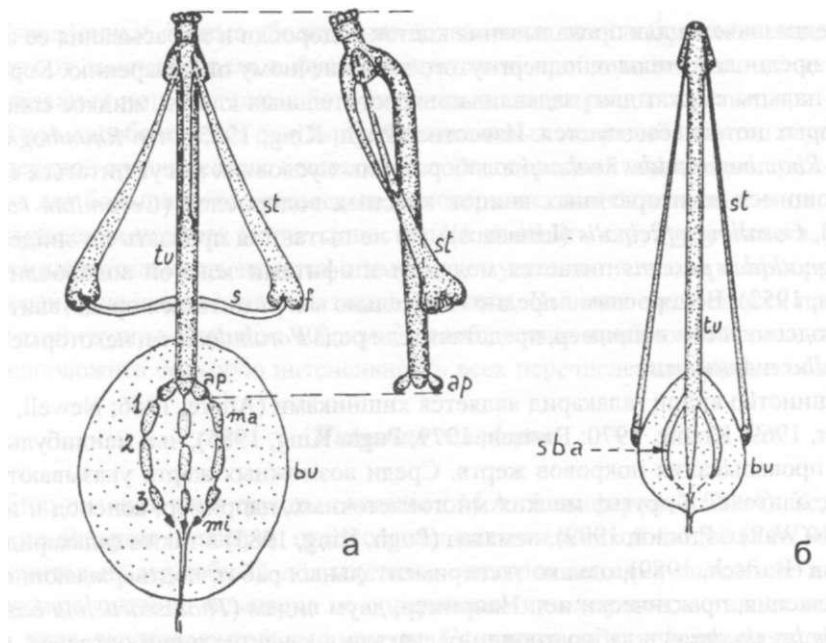


Рис. 9-3. Ротовой аппарат тихоходок: а) *Eutardigrada*, вид со спины и сбоку; б) *Heterotardigrada*, вид со спины, *ap* — апофизы, *bu* - бульбус, *ma* - макроплакоиды, *mi* - микроплакоиды, *sba* - пластинки бульбуса гетеротардиград, *si* - стилеты, *s* - опоры стилетов, *tu* - буккальная трубка, цифрами обозначены номера макроплакоидов (по Ramazzotti, Maucci, 1983).

мало. Известны случаи эктокоменсализма тихоходок на иглокожих и ракообразных (Ramazzotti, 1972). Единственным среди тардиград паразитом животных считают *Tetrakentron synaptae* (Cuenot, 1892), найденного на голотуриях. Предположительно он мог эволюционировать от тихоходок, живших на литоральных водорослях, приобретя ряд приспособлений к паразитизму (Van der Land, 1975), однако питающиеся особи этого вида достоверно не отмечены.

Питание киноринх

О пищевых стратегиях и спектре питания этой группы известно очень мало. Есть лишь отрывочные наблюдения, свидетельствующие о том, что диатомовые водоросли являются важным компонентом меню киноринх, начиная с первых личиночных стадий (Kozloff, 1972). Механизм питания киноринх диатомовыми описан А.В. Адриановым (1991). Он проводил прямые наблюдения за питанием япономорского вида *Echinoderes asiaticus* диатомеями *Phacodactylum tricornum* в лабораторных культурах и описал несколько вариантов поведения эхинодересов при питании диатомовыми (рис. 9-4).

Ничего не известно о питании этих животных за пределами фотической зоны.

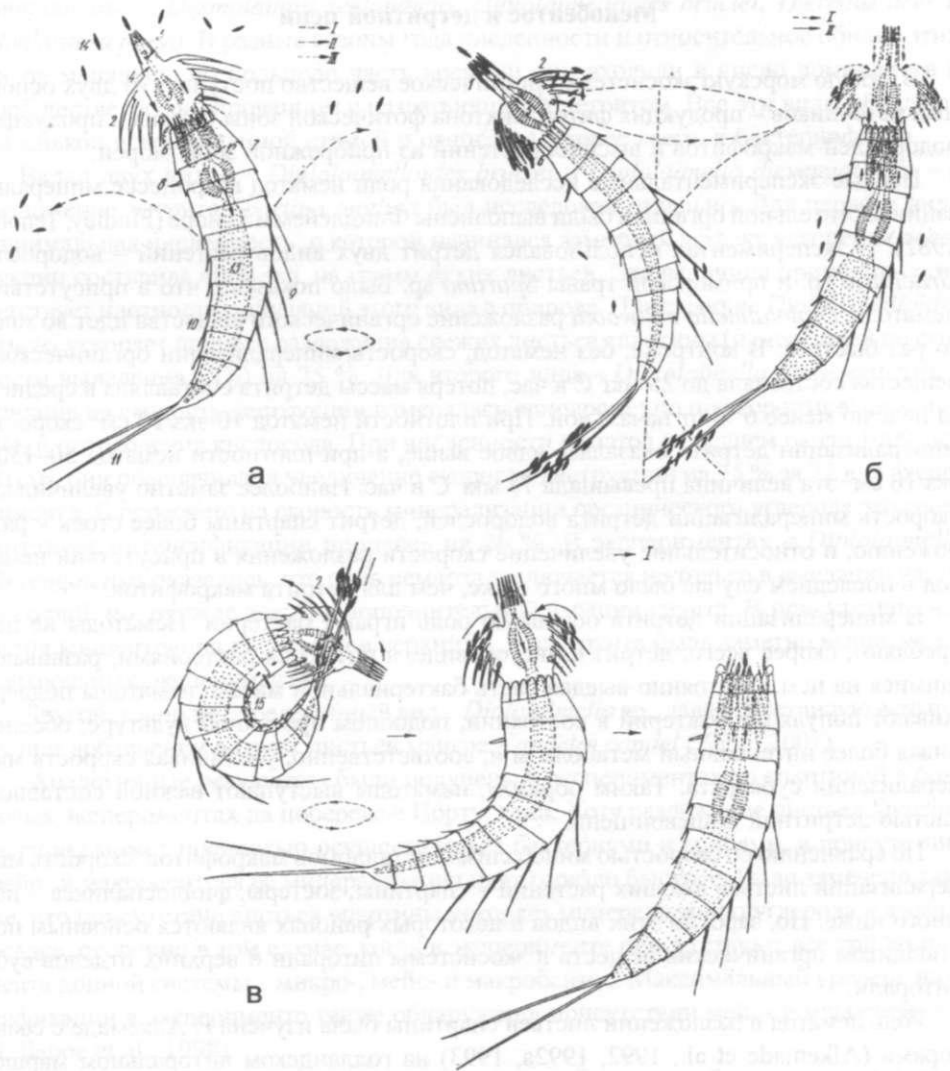


Рис 9-4. Пищевое поведение киноринх *Echinoderes asiaticus*: а - Схема движений при захвате диатомей оральными стилями. I - траектория движения туловища при сборе пищи, II - направление движения интроверта при «глотательном акте», III - положение вернутого интроверта при «глотательном акте», б - Схема движений при сборе (слева) диатомей на связанные липким секретом скалиды и шипы и (справа) - при снятии диатомей со скалид. I - движение частей интроверта при вворачивании, II - движения ротового конуса и оральных стилей вперед для снятия диатомей со скалид. в - Схема движений при снятии диатомей с терминальных шипов. I - движения соответствующих частей тела. Цифрами на рисунках обозначены: 1 - оральные стили, 2 - скалиды, 3 - аксессуарные стили, 4 - буккальная трубка, 5 - глотка, 6 - пластины замыкательного аппарата шейного зонита, 7 - туловищные зониты, 8 — железистая трубочка, 9 - спинные шипы, 10 - боковые шипы, 11 - терминальные шипы, 12 - кутикулярный глоточный конус, 13 - кишка, 14 - диатомей, 15 - железисто-чувствительные органы на теле киноринх (из Адрианов, 1991).

Мейобентос в детритной цепи

В любую морскую экосистему органическое вещество поступает из двух основных источников - продукция фитопланктона фотической зоны Океана и продукция водорослей-макрофитов и высших растений из прибрежной зоны морей.

Первые экспериментальные исследования роли нематод в процессе минерализации растительной органики были выполнены Финдлейем и Теноре (Findley, Tenore, 1982). В экспериментах использовался детрит двух видов растений - водоросли *Gracilaria* sp. и приморской травы *Spartina* sp. Было показано, что в присутствии нематоды *Diplolaimella chitwoodi* разложение органического вещества идет во много раз быстрее. В контроле, без нематод, скорость минерализации органического вещества составляла до 25 мкг С в час, потеря массы детрита составляла в среднем за неделю менее 6 % от начальной. При плотности нематод 10 экз/10 см² скорость минерализации детрита оказалась вдвое выше, а при плотности нематод 50-1500 экз/10 см² эта величина превышала 75 мкг С в час. Наиболее заметно увеличилась скорость минерализации детрита водорослей, детрит спартины более стоек к разложению, и относительное увеличение скорости разложения в присутствии нематод в последнем случае было много ниже, чем для детрита макрофитов.

В минерализации детрита основную роль играют бактерии. Нематоды не потребляют, скорее всего, детрит в чистом виде, а питаются бактериями, развивающимися на нем. Постоянно выедая часть бактериальной массы, нематоды поддерживают популяции бактерий в состоянии, подобном проточной культуре, обеспечивая более интенсивный метаболизм и, соответственно, увеличивая скорость минерализации субстрата. Таким образом, нематоды выступают важной составной частью детритной пищевой цепи.

По сравнению со скоростью минерализации талломов макрофитов, скорость минерализации листьев высших растений - спартины, зостеры, филлоспадикса - намного ниже. Но, заросли этих видов в некоторых районах являются основным поставщиком органических веществ в экосистемы литорали и верхних отделов сублиторали.

Роль нематод в разложении листьев спартины была изучена Р. Алкемаде с соавторами (Alkemade et al., 1992, 1992a, 1993) на голландском литоральном марше, заросшем *Spartina anglica*. Спартина - высшее растение, густые ее заросли - обычный элемент нижних отделов соленых маршей Западной Европы. Для выяснения вклада нематод в изменение скорости разложения листьев спартины на нижней границе марша были установлены контейнеры с листьями этой травы. Скорость разложения свежих листьев оказалась весьма высока - потери веса составили от 40 до 85 % за 100 дней. Быстрее всего идет разложение свежих зеленых листьев, высушенные, старые листья спартины разлагаются на литорали заметно медленнее. Численность нематод в контейнерах оказалась, в большинстве случаев, выше чем в осадке литорали. Сравнение таксономического состава контрольных проб и содержимого контейнеров позволило выявить ряд видов, которые наиболее активно участвуют в процессе минерализации детрита. Наибольшая корреляция была обнаружена между скоростью деградации растительных остатков и численностью *Diplolaimella dievegatensis*. Заметный вклад в разложение растительного детрита

вносили также *Desmolaimus zeelandicus*, *Diplolaimelloides brucei*, *Theristus acer* и *Monhystera parva*. В разные сезоны года численности и относительное обилие этих видов менялись, но большую часть времени они входили в число доминантов в сообществе, ассоциированном с разлагающимся детритом. Все эти виды обладают маленькой невооруженной стомой и относятся, скорее всего, к бактериофагам.

Вклад двух видов - *Diplolaimelloides brucei* и *Diplolaimella dievengatensis* - в разложение детрита *Spartina anglica* был исследован отдельно. Для первого вида минимальная численность, с которой начинался заметный эффект ускорения деструкции составила 4000 экз. на грамм сухих листьев. Эта величина примерно соответствует плотности популяций этого вида в природе. Присутствие *Diplolaimelloides brucei* ускоряет процесс разложения свежих листьев спартины (измеренный по скорости выделения CO₂) на 25 %. Для второго вида - *Diplolaimella dievengatensis* - влияние на скорость деструкции измерялась одновременно по скорости выделения CO₂ и потребления кислорода. При численности нематод в среднем около 1 000 экз/10 см², они обеспечивали увеличение скорости деструкции на 75 % за 22 дня эксперимента. В пересчете на скорость минерализации органического углерода это соответствует интенсификации процесса на 26 %. В экспериментах с *Diplolaimella dievengatensis* оказалось, что роль нематод заключается не только в выедании части бактерий, но, прежде всего, в дополнительной аэрации грунта. В присутствии нематод концентрация кислорода в верхних 1,5 мм грунта была заметно выше, чем в контрольных экспериментах.

Другой, точно не определенный вид - *Diplolaimella* sp., давал отчетливую вспышку при добавлении в фунт листьев мангра *Kandelia candel* (Zhou, 2001).

Аналогичные результаты были получены в экспериментах со спартиной в боксовых экспериментах на побережье Португалии. Хотя разложение листьев *Spartina maritima* может полностью осуществляться бактериями и грибами, в присутствии мейо- и макробентоса ее минерализация идет гораздо быстрее. Было замечено также, что присутствие листьев спартины ускоряет минерализацию углерода и азота в осадке, особенно в том случае, когда в эксперименте присутствуют все три компонента донной системы - микро-, мейо- и макробентос. Максимальный уровень нитрификации в эксперименте также обнаружен в присутствии мейо- и макробентоса (Lilleboe et al., 1998)

Биотурбационная активность нематод может быть даже более важным фактором, повышающим скорость разложения органики в осадке. Так, например, для *Monhystera disjuncta* было показано (Herman, Vranken, 1988), что нематоды потребляют только несколько процентов бактериальной массы в день, а стимуляции метаболизма бактерий происходит в большей мере за счет биотурбации осадка. Нематоды аэрируют грунт либо перекапывая его, либо строя систему разветвленных каналов, по которым кислород может проникать в нижние слои осадка (Nehring et al., 1990; Nehring, 1993).

Роль нематод в детритной цепи противоположна роли макробентосных организмов. Последние фрагментируют частицы детрита, передавая их следующим участникам цепочки (Бек, 1990). Нематоды же, стимулируя бактериальную минерализацию углерода, ускоряют процесс деструкции и уменьшают длину цепи возможных потребителей детрита.

В некоторых случаях нематоды оказываются единственными многоклеточными, принимающими участие в окончательной минерализации органики (Мокиевский и др., 2005).

Мейобентос как пищевой объект

На роль мейобентоса в пищевой сети бентосной экосистемы существуют два противоположных взгляда. Ранние исследователи полагали, что мейобентос - энергетический тупик, вся продукция мейобентоса потребляется мейобентосными же хищниками и не выходит за предела этого блока экосистемы (McIntyre, Murison, 1973; Neir, Smol, 1976).

Однако, постепенно накапливается все больше данных о выедании мейобентоса макробентосом, рыбами и даже птицами. Обзор роли мейобентоса в питании рыб выполнен Дж. Ги (Gee, 1989). Он показал, что мейобентос играет важную роль в питании молоди коммерчески значимых видов (лососевые и камбалы, в первую очередь). Дж. Кастел (Castel, 1992) собрал и проанализировал данные, свидетельствующие о существенной роли гарпактикоидных копепод в пищевых цепях мелководных лагун. На важную роль литоральных нематод как пищевого объекта указывали Х. Платт и Р. Варвик (Piatt, Warwick, 1980). Брюс Кулл (Coull, 1988) справедливо отмечает, что точка зрения на мейобентос как на изолированный энергетический блок экосистемы сформировалась под влиянием исследований песчаных пляжей, где мейобентос равномерно заселяет всю толщу осадка, а плотность макробентоса, обычно, низка. В таких биотопах мейобентос может действительно представлять собой изолированный и тупиковый блок экосистемы (McLachlan et al., 1981). На илистых и илисто-песчаных пляжах, где максимум плотности мейобентосных организмов приурочен к тонкому поверхностному слою, мелкие многоклеточные становятся легкой добычей как для неизбирательных грунтоедов, заглатывающих их вместе с грунтом, так и для собирающих детритофагов и сестонофагов. Еще более доступен для хищников мейобентос фитали (Hicks, Coull, 1983; Sogard, 1984), и, в первую очередь, одна из массовых групп фитального мейобентоса — гарпактикоидные копеподы (Миронова, 1951). Однако заметную роль в пищевых цепях играют клещи-галакариды, несмотря на обычно невысокую численность в сообществах мейобентоса. Галакаридами питаются хищные галакариды других видов, клещи сем. Parasitiidae, различные Anthozoa, сцифистомы *Amelia* (Viets, 1927), гидроиды, полихеты, моллюски, рыбы (Соколов, 1952). Галакариды обнаружены в желудках мальков трески и сайды (Соколов, 1952), кефали (Маккавеева, 1966), гаммарид (Straarup, 1968); в кишечной полости *Actinothoe clavata* (Coelenterata) и голотурии (*Stereoderma krischbergi*) были обнаружены особи *Thalassarachna basteri* (Киселева, 1975). Многие морские клещи {*Isobacetrus levis*, *Rhombognathides mucronatus*, *Rhombognathides seahami*, *Thalassarachna baltica*, *Thalassarachna basteri*) были обнаружены в желудках и кишечниках различных рыб - *Pomatoschistus microps*, *Gobius paganellus*, *Gobius pictus*, *Zoarcetes viviparus*, *Chaparrudo flavescens*, *Pholis gunellus* (Маккавеева, 1966, Green, MacQuitty, 1987).

В последние годы накапливается информация о селективном питании отдельными группами или видами мейобентоса. В выборе конкретного пищевого объекта

ключевую роль играют два фактора - относительная доступность и размеры. Относительная доступность разных мейобентосных групп для хищников определяет частоту их встречаемости в пищеварительных трактах хищников. Так, гарпактикоидные копеподы служат пищей чаще, чем другие группы мейобентоса, а среди самих гарпакицид в кишечных трактах хищников непропорционально велика доля видов, обитающих на поверхности осадка. У рыб, обитающих в зарослевых сообществах, они могут составлять до 90 % рациона. Так у молоди губановых (Labridae) на Черном море гарпактициды составляют 95 % пищи, у годовиков глазчатого губана среди 60 видов животных, встречающихся в рационе, на долю гарпактицид приходится 51-57 %, у молодых рыбок второго года жизни - 22 % (Дука, Гордина, 1971). У молоди морской собачки и султанки доля гарпактицид составляет 90% (Дука, 1978). Длинный список видов рыб Черного моря, у которых доля гарпактицид в пищевом комке превышает 50% приводит Л.В. Воробьева (1999).

Исследования питания двух видов камбал (*Pleuronectes platessa* и *Platichthys flesus*), двух бычков (*Pomatoschistus microps* и *P. minutus*), креветки *Crangon crangon* и краба *Carcinus maenas* на литоральных отмелях Англии показали, что среди мейобентосных организмов только гарпактициды составляют существенную часть диеты ранних ювинильных стадий этих хищников, особенно, на песчаных пляжах, где, по сравнению с илистой литоралью, меньше пищевых объектов соответствующего размерного класса (Gee, 1987).

В северной части Балтийского моря переключение молоди камбалы *Platichthys flesus* с мейо- на макробентос происходит позже, чем в других частях ареала, поэтому роль мейобентоса для развития молоди особенно велика. В серии экспериментов было показано (Aarnio, 2000), что основным объектом питания молоди камбалы служат гарпактициды, второе место занимают менее многочисленные остракоды, нематоды потребляются в очень небольших количествах. За три недели эксперимента камбалы съели всех остракод в садке, более половины гарпактицид и половину всех науплиусов. Численность нематод в садках практически не изменилась, за исключением *Axonolaimus* sp., численность которого по окончании эксперимента снизилась значительно.

Подробное исследование роли мейобентоса в питании лососевых Тихого океана было выполнено в 1985-95 гг. у юго-западного (япономорского) и восточного (охотоморского) побережий о. Сахалина (Иванков и др., 1999). В работе исследован состав прибрежного планктона, мейоэпифауна макрофитов и мейобентос мягких грунтов прибрежной зоны, а также - содержимое желудков молоди кеты, горбуши и других видов рыб. Показано, что молодь кеты япономорских берегов Сахалина предпочитает организмы с длиной тела 0,5-2,5 мм. В желудках рыбок обнаружено 14 групп организмов, но основу пищевого спектра составляют гарпактициды, амфиподы и насекомые, на долю которых в сумме приходится до 90 % от массы пищи. Гарпактициды являются также излюбленной пищей трехиглой корюшки, морской малоротой корюшки и дальневосточной наваги. В их рационе они составляют до 70 %. На восточной стороне острова в питании как кеты, так и горбуши преобладают планктонные веслоногие, роль мейобентоса в их рационе здесь меньше. Однако, и здесь гарпактициды составляли в отдельных случаях до 50 % корма. Немато-

ды в пищевом комке, как правило, отсутствовали. Лишь на одном из исследованных участков - в Нийском заливе, в двух из четырех проб было найдены нематоды, относительное количество которых составляло 0,2 и 2,4 % от веса пищевого комка.

У берегов Индии, в заливе Маннар, для короткорылового леогната *Leiognathus brevirostris* наиболее важными пищевыми объектами являются диатомовые водоросли, копеподы, нематоды и полихеты (James, Badrudeen, 1975).

В экспериментах с мальками спота *Leiostomus xanthurus* (Smith, Coull, 1987) было показано, что, если есть выбор, рыбки, питающиеся мейобентосом, предпочитают кормиться на илистом грунте, а не на песчаном. Если выбора нет, то мальки добывают мейобентосных организмов из песка. По данным Феллера и Кулла (Feller, Coull, 1995), нематоды и гарпактициды встречаются в желудках этих мальков в тех же пропорциях, что и в грунте. По расчетам авторов, эти рыбы не способны оказывать существенного влияния на мейобентос. Суммарное потребление мейобентоса рыбами несравнимо в его запасом на литорали - для прокорма всех рыбок достаточно мейобентоса с площади в несколько тысяч квадратных метров. В то же время, непосредственно в местах питания этих рыб, численность гарпактицид, науплиев и фораминифер в верхних 2 мм осадка заметно снижается. Это наблюдение было подтверждено экспериментами, в которых присутствие рыбок приводило к снижению обилия мейобентоса в поверхностном слое осадка, как за счет выедания, так и за счет активных миграций: одних групп (гарпактициды) - в толщу воды, других (нематоды) - в нижние слои осадка (Coull et al., 1989). Сходные результаты были получены на побережье штата Виктория (Австралия): влияние одного из бычков (*Nesogobius* sp.) на ювенильный макробентос начинает сказываться только при концентрации хищников, намного превышающей природную (Henry, Jenkins, 1995).

Мейобентос (как эу-, так и псевдо-) составляет существенную часть диеты *Clinus superciliosus* (L.) на скалистой литорали Южной Африки (Gibbons, 1988). При избытке пищи предпочтение отдается более крупным объектам, мелкие гарпактициды игнорируются. Гарпактициды играют существенную роль и в питании другого бычка *Valenciennea longipinnis* на Большом Барьерном рифе. Среди всех мейобентосных организмов, этот вид отдает предпочтение именно гарпактицидам. (John et al., 1989).

Избирательное выедание одного крупного вида нематод - *Mesacanthion diplochma* - бычками *Pomatoschistus minutus* отмечено О. Хамерлинком и А. Ванройзел (Hamerlynck, Vanreusel, 1993) на мелководьях южной части Северного моря. Этот вид нематод обитает на поверхности осадка и часто образует скопления вокруг мертвых организмов макробентоса. Возможно, это облегчает бычкам его добычу. Интересно, что в пробах осадка этот вид достаточно редок.

Сходные наблюдения были сделаны Е. Красновой и К. Воеводиным на литорали Белого моря. Здесь молодь камбал (*Liopsetta glacialis* и *Platichthys flesus*) питается, преимущественно, полихетами, олигохетами и хирономидами, но, при недостатке пищи, переходят на питание мелкими организмами - изоподами *Jaera albifrons* и нематодами (Воеводин, 1996). Оказалось, что нематоды - более важный корм для молоди камбал, чем это предполагалось ранее (Краснова, Воево-

дин, 1997; 1998). У 254 экземпляров молоди полярной камбалы *Liopsetta glacialis* длиной 4-5 см, нематоды в пищеварительной системе были отмечены в 70 % случаев, причем в 50 % случаев они были самым массовым пищевым объектом. Камбалы избирательно потребляет наиболее крупных нематод - *Enoplus demani*, длиной до 4 мм, и только при их отсутствии в экспериментах рыбы переключаются на следующие по величине виды (*Sphaerolaimus balticus*, *Chromadoropsis vivipara* и др.). В природных сообществах исследованного участка литорали *Enoplus demani* составляет до 20 % общей численности нематод, а доля этого вида в пищевом комке достигает 94 %. Выедание камбалами может существенно влиять на возрастную структуру популяции эноплюса - в желудках рыб присутствуют почти исключительно взрослые особи (как самцы, так и самки), доля которых в природных биотопах необычно низка, и не превышает 10-30 % от численности вида. В то же время, нематоды, в отличие от эпибентосных видов гарпактицид, по-видимому, способны в какой-то мере избегать выедания, мигрируя в подповерхностные слои осадка. Так в экспериментах с бычками *Gobionellus boleosoma* и *G. shufeldti*, пищей которым служат нематоды, копеподы и мелкие полихеты, было показано (Fitzhugh, Fleeger, 1985), что обилие нематод снижается в поверхностном слое грунта (0-0,5 см), но увеличивается в слое 0,5-2 см. Для других пищевых объектов (гарпактицид и их науплиев, хирономид, коловраток, остракод и мелких полихет) отмечено закономерное снижение численности на протяжении 40 часов экспозиции экспериментальных контейнеров.

Оценки скорости потребления мейофауны были выполнены для сообществ мангровых эстуариев в Квинсленде (Австралия). Одним из важных потребителей мейобентоса здесь выступает, среди прочих, молодь *Sillago maculata* (Coull et al., 1995). Средние объемы потребления мейобентоса у рыбок размером 21-38 мм составляли 177 нематод и 65 копепод-гарпактицид в день. Среди гарпактицид мальки предпочитают представителей *Brianola*, Canuellidae и *Ectinosoma*, их доля в пищевом комке больше, чем в природе. В то же время, глубоко зарывающиеся в грунт *Stenhelia*, оказались менее доступны для рыб.

Роль мейобентоса в рационе беспозвоночных известна меньше. Киселева (1975) показала, что на Черном море в состав пищи актинии *Actinotheroe clavata* наряду с полихетами входят клещи *Halacarellus basteri*, остракоды и молодь митиллид. Другая актиния - *Edwardsia claparedii* - активно питается гарпактицидами, кроме того в ее рационе встречаются остракоды (преимущественно *Callystocythere flavidofusca*) и молодь двустворчатых моллюсков (Воробьева, 1999).

Серия экспериментов, проведенных Карстеном Райзе (Reise, 1979) на литорали Северного моря была направлена на выявление потенциальных хищников, влияющих на структуру мейобентосных сообществ. Объектами исследования в боксовых экспериментах выступали бычки, креветки, крабы, бокоплавы, крупные полихеты и немертины. Исключение хищников не привело к заметным изменениям обилия эумейобентоса, из чего автор сделал вывод, что роль хищников в регулировании структуры таксоценов таких групп как Nematoda, Turbellaria, Ostracoda, Copepoda невелика. В то же время для ряда видов хищников показано существенное влияние на плотность поселений псевдомейобентоса. Питание ювинильным макробенто-

сом предполагается для краба *Carcinus maenas*, рака-отшельника *Pagurus bernhardus* (вместе с его симбионтом *Hydractinia echinata*) и полихеты *Nereis diversicolor*.

Ряд авторов приводит указания на существенную роль мейобентосных организмов в питании полихет, моллюсков и ракообразных (Хлебович, 1959; Киселева, Витюк, 1970; Киселева, 1975, 1981; Досовская, 1977; Гресе, 1977).

Чаще всего макробентосом используются в пищу гарпактициды, заметную роль играют также фораминиферы и мелкие полихеты, а также - клещи-галакариды. О нематодах в рационе макробеспозвоночных упоминаний гораздо меньше. Возможно, отсутствие этой, самой массовой группы мейобентоса большинства биотопов, связано с плохой сохранностью и трудностями идентификации их остатков. Отсутствие нематод в перечне пищевых объектов безвыборочных детритофагов трудно объяснить иначе.

Тем не менее, значительные количества остатков нематод найдены в пищевом тракте полихеты *Nephtys hombergii* на литоральных отмелях о. Зильт (Северное море), хотя основной его пищей там являются два вида полихет-детритофагов *Scoloplos armiger* и *Heteromastus filiformis* (Schubert, Reise, 1986). Какую долю составляют нематоды от суммарного потребления пищи (оцененного в 1 гС/м² в год) выяснить трудно.

Заметную роль играют нематоды и в питании амфипод семейства Rpocephalidae. Остатки нематод, наряду с мелкими полихетами были обнаружены в пищевом комке фоксоцефалид, собранных в заливе Монтерей (Калифорния), Мак-Мердо (Антарктика) и в Новой Зеландии (Oliver et al., 1982).

Прямое выедание нематод другой полихетой - *Nereis virens* - играет меньшую роль в снижении их обилия. Как было показано в аквариумных экспериментах (Tita et al., 2000), нарушение структуры осадка этим червем сильнее сказывается на структуре сообществ нематод, чем потребление нематод в пищу. В то же время, снижение численности гарпактицид в эксперименте может быть связано именно с выеданием.

Эффективным хищником, существенно снижающим численность мейобентоса (особенно гарпактицид) в зарослях спартины (*Spartina alterniflora*), оказалась травяная креветка *Palaemonetes pugio* (Gregg, Fleeger, 1998). Предпочитаемой пищей этого вида являются мейобентосные гарпактициды, скорость потребления которых при неограниченном ресурсе может достигать 59 особей в час на одного хищника. В природных условиях, при наличии убежищ, креветки способны потреблять до 35 мейобентосных организмов в час и снизить плотность гарпактикоидных копепод на 40 % за сутки. В лабораторных экспериментах было показано (Kneib, 1985), что выедание этой креветкой может снижать численность нематод, а также роющей актинии *Nematostella vectensis*, остракоды *Cyprideis floridana* и полихеты *Manayunkia aestuarina*. Возможно, что *Palaemonetes pugio* также использует в пищу танаид *Hargeria garax* и полихет *Capitella capitata*.

На побережье Британской Колумбии (Канада) столь же эффективным хищником, способным контролировать плотность поселений мейобентосных копепод выступает мизид *Neomysis mercedis* (Johnston, Lasenby, 1982). Потребление пищи этим видом может быть описано уравнением $C = 3,81 \times W^{0,782} \times T^{0,515}$, где C - потреб-

ление мейофауны в микрограммах сухого веса на особь в час, W - вес мизиды в миллиграммах сухого веса, а T - температура среды (°C). По расчетам, на долю мизид может приходиться до 12 % ежедневной смертности гарпактицид.

Прямое выедание мейобентоса установлено для молоди краба *Carcinus maenas* в Вадден Зее (Северное море). Крабы с шириной карапакса 2-4 мм активно выедают мейобентос (нематод, турбеллярии, остракод), а также ювенильный макробентос (Scherer, Reise, 1981). Суммарное потребление пищи молодью краба оценивается в 3,6 г/м² в год, в то время как взрослые крабы потребляют 1,3 г/м² в год. Обе величины вполне сопоставимы с годовой продукцией мейобентоса. На литорали Индо-Вост. Пацифики важным потребителем мейобентоса выступает краб-солдат *Mictyris longicarpus* (Dittmann, 1993).

Однако, в другом исследовании, специальные расчеты бюджета энергии сипункулид *Sipunculus nudus* и *Phascolosoma vulgare* (Hansen, 1978) показали, что для этих заглатывающих грунт детритофагов мейофауна составляет лишь 2-3 % от потребляемой пищи.

В отлив литоральные нематоды могут служить пищей и для наземных организмов. Так, на литорали Шотландии питание нематодами известно для жуков - стафилинид *Staphylinus ater* (Coleoptera) (Hockin, 1982).

Роль мейобентоса в питании такой важной в энергетическом балансе прибрежной зоны группы как птицы практически не изучена. Традиционно считается, что размерный спектр питания всех видов птиц включает только организмы макробентоса. Однако, специальное исследование пищевого спектра добычи перепончатопалого песочника (*Calidris mauri*) на верхней литорали в Британской Колумбии (Sutherland et al., 2000) показало, что этот кулик питается как мелкими гарпактицидами (размером 0,063-0,5 мм), так и более крупными полихетами (длиной около 20 мм). Таким образом, пищевой спектр этого вида включает в равной мере и макро-, и мейобентос. Пищевое поведение кулика складывается из двух основных действий: сбор пищи с поверхности грунта (64 % времени наблюдения), при котором кулик собирает преимущественно гарпактицид и более крупных кумовых раков, и зондирование толщи грунта (29 % времени), при котором вылавливаются крупные полихеты.

Сходные пищевые спектры должны быть обнаружены и у куликов, останавливающихся на пролете на илистых маршах островов Печорского моря (о-ва Долгий, Зеленец, Матвеев). Плотность мигрирующих куликов по нашим данным 2003 г. составляет в сентябре до 1000 и более птиц на гектар литорали. Макробентос литорали весьма беден и количественно, и качественно. В то же время мейобентос, включающий, прежде всего, нематод и гарпактицид, достаточно богат. Не располагая точными данными по питанию, можно предположить, тем не менее, что мейобентосные организмы должны играть весьма существенную роль в питании мигрирующих куликов в этом биотопе.

Неожиданное наблюдение было сделано на илистом пляже Луизианы: у четырех из восьми добытых здесь чирков-трескунков (*Anas cgcacca*) мейобентосные организмы оказались существенным компонентом пищи (Gaston, 1992). Еще одно исследование, специально посвященное взаимосвязи птиц и мейобентоса было выполнено на побережье Намибии: было исследовано влияние фламинго *Phoenicopterus*

rubber на биоту прибрежных лагун, однако существенного влияние на мейобентос выявлено не было (Glassom, Branch, 1997).

Трофические отношения внутри самого блока мейобентоса изучены довольно слабо. Так среди нематод известен ряд хищных видов, питающихся исключительно, преимущественно или факультативно другими нематодами. В глубоководных сборах в проливе Фрама (полигон "Haugsgarten") мы обнаружили 8 видов нематод, содержащих в пищеварительной системе остатки других нематод (Hagemann et al., in prep.). Питание и биология хищных нематод семейств Halichoanolaaimidae и Selachinamatidae подробно исследованы Ю.Р. Охлопковым (2003; Okhlopkov, 2002).

Известно питание мейобентосного гидроида *Protohydra leuckarti* нематодами (Heip, Smol, 1976). Нематодами питаются некоторые турбеллярии - представители семейств Monocelididae (Ott, 1972) и *Kalyptorhynchia* (Евдонин, 1977), а также некоторые гарпактициды (Kennedy, 1994a).

В свою очередь, как уже упоминалось, пищей нематод служат олигохеты, гарпактициды, и другие мейобентосные формы. Танаиды иногда могут питаться нематодами и гарпактицидами (Feller, 1978).

Фораминиферы достаточно редко упоминаются в качестве пищевых объектов для мейобентоса. Тем не менее, специальные наблюдения, проведенные на о. Анверс (Антарктический полуостров) в диапазоне глубин 0-30 м (Brand, Lipps, 1982), показали, что фораминиферы часто встречаются в пищеварительной системе макро- и мейобентоса. Для макробентоса фораминиферы не являются важным ресурсом, скорее, их заглатывают попутно, вместе с грунтом.

В то же время, для некоторых интерстициальных полихет и мейобентосных моллюсков *Polydora alata* выявлено избирательное питание фораминиферами. Для некоторых мейобентосных видов фораминиферы могут быть основным пищевым ресурсом, пищеварительный тракт нематод и интерстициальных полихет (виды не определены) может быть заполнен исключительно этими организмами (Brand, 1976).

О роли морских тихоходок в качестве пищевого объекта практически ничего не известно. О ней мы можем судить лишь по аналогии с пресноводными тихоходками, изученными несколько лучше. Пресноводные тихоходки входят в рацион многих беспозвоночных. Хищниками тихоходок являются нематоды (например, *Mononchus* sp. (Baumann, 1964)), клещи, ногохвостки, пауки, личинки насекомых (например, хирономиды (Watson, Nelson, 1985)), пресноводные ракообразные, кольчатые черви, артроподы (Nelson, Marley, 2000) и даже мальки рыб (Бисеров, 1988).

Нетрофические взаимодействия мейобентоса с организмами других размерных групп

Кроме двусторонней, прямой или опосредованной через трансформацию органики, трофической связи, между макро- и мейобентосом существуют и другие взаимоотношения, которые, следуя классификации В.Н. Беклемишева (1951) можно определить как топические.

Крупные донные организмы могут заметно изменять условия существования для микроскопических многоклеточных.¹ Так, на литоральных пляжах Баренцева

моря пескожилы *Arenicola marina*, плотность которых достигает 30 экз/м², за летний сезон пропускают через кишечники 30-60 г песка в сутки, а за год перерабатывается слой осадка толщиной 15 см (Жуков, 1985). В результате снижается концентрация органического вещества в осадке, песок становится более рыхлым. Плотные поселения строящих трубки полихет (спиодниды, сабеллиды), наоборот, работают как седиментационные ловушки. Ковер их трубок, торчащих из грунта на несколько миллиметров, быстро заиливается, в нем накапливаются частицы детрита, растет содержание органических веществ. Для литорали Баренцева моря это было количественно показано в работе Матвеевой и др. (1955), изучавших физико-химические параметры осадков на средней литорали Дальнего пляжа (восточный Мурман, губа Дальне-Зеленецкая) на участках, заселенных пескожилом (*Arenicola marina*) и фабрицией (*Fabricia sabella*). В.В. Гальцова и Т.А. Платонова (1980) изучили на этом же пляже, как сказывается средообразующая деятельность фабриции и пескожила на распределении мейобентоса. Они показали, что на Дальнем Пляже деятельность пескожила является важным фактором, структурирующим поселения мейобентосных организмов - плотность нематод на холмиках пескожила существенно выше, чем в ловчих воронках; гарпактициды, напротив, более обильны в воронках; среди нематод обнаружены виды, приуроченные к одному из микробиотопов. Кроме того, они выявили большие различия в видовом составе и структуре населения нематод между этими типами микробиотопов.

На литорали Белого моря наиболее активный эдификатор среды для мейобентоса - пескожил *Arenicola marina*. Распределение нематод в окрестностях холмика было изучено на литорали Кислой губы в окрестностях Беломорской биостанции МГУ (Мокиевский, 1992). В отличие от баренцевоморской литорали здесь, в более бедном по видовому составу таксоцено, нематоды не используют возникающую гетерогенность для разделения пространства между видами, как это происходит на Мурмане (рис. 9-5). Деятельность пескожила воспринимается нематодами как внешний, относительно неблагоприятный фактор, пропорционально снижающий численность практически всех видов с сохранением более или менее постоянной структуры доминирования. При колонизации холмиков выбросов ни один из видов не имеет явных преимуществ перед другими, выселение в этот микробиотоп происходит пропорционально доли в ненарушенном биотопе. Исключение составляет *Daptonema setosa*, доля которой в обоих нарушенных микробиотопах (и на холмиках, и в воронках пескожила) часто выше, чем на контрольном участке.

Снижение плотности поселений мейобентоса вблизи воронок пескожила связано, скорее всего, с постоянным нарушением поверхности осадка. Многие виды мейобентоса избегают жить в слишком подвижном песке. Такой же эффект, но в меньшей степени, был обнаружен в экспериментах с амфиподой *Monoporeia affinis* (Olafson, Elmgren, 1991).

Влияние строящей трубки полихеты *Melinna palmata* на поселения мейобентоса было исследовано на илистой литорали на западном побережье Шотландии (Olafson et al., 1990). Ни суммарная численность, ни видовое разнообразие нематод не зависят от присутствия полихет, в то время как суммарная плотность поселений гарпактицид на переработанном полихетой грунте была вдвое ниже, чем на ненарушен-

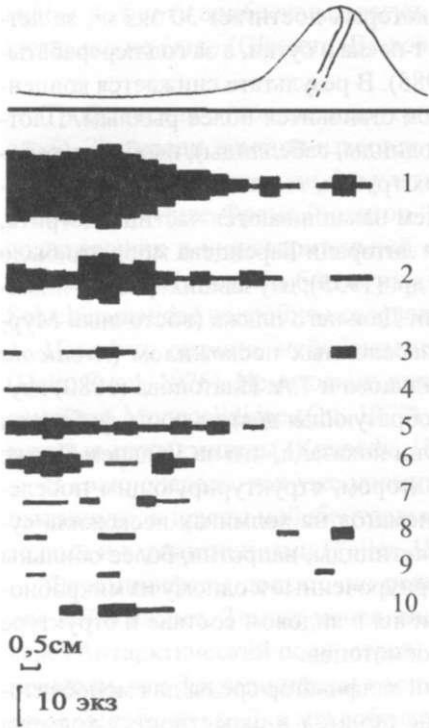


Рис. 9-5 Распределение суммарной численности нематод (1) и численности отдельных видов в окрестности холмика пескожила (*Arenicola marina*) на беломорской литорали. Цифрами обозначены: (1) - все нематоды суммарно; (2) - *Chromadoropsis vivipara*; (3) - *Paracanthochus macrodon*; (4) - *Daptonema setosum*; (5) - *Dichromadora setosa*; (6) - *Theristus blandicor*; (7) - *Sphaerolaimus balticus*; (8) - *Enoplus demani*; (9) - *Anoplostoma rectospiculum*; (10) - *Atrichromadora microlaima*.

исключением одного вида гарпактицид - *Tisbe holothuriae*) избегают фубок. В то же время продукция бактерий и плотность простейших в скоплениях трубок была достоверно выше, чем в контроле (Alongi, 1985). Искусственные пучки трубок и пустые створки устриц привлекают и нематод, и гарпактицид, обитающих на побережье Вирджинии, в Чезапикском заливе (Dauer et al., 1982). В серии экспериментов на мелководье Мексиканского залива (зал. Тампа, Флорида) Сюзен Белл (Bell, 1985) показала, что трубки полихеты *Diopatra cuprea* тем привлекательнее для мейобентосных гарпактицид, чем больше фрагментов ракуши они содержат. Трубки с

ных участках. Среди массовых видов нематод и гарпактицид найдено по одному виду, численность которых выше в кучках фекальных выбросов полихеты.

В аквариумном эксперименте, имитирующем сублитораль норвежского фьорда, наоборот, было показано (Warwick et al., 1986), что фекальные холмики полихеты *Streblosoma bairdi* (Terebellidae) активнее заселяются мейобентосом, чем ненарушенные участки. На этих холмиках была отмечена максимальная численность и нематод, и гарпактицид. Обилие многих видов нематод было выше на холмиках, чем на ненарушенном фунте. Наиболее контрастно менялась численность у *Spirinia parasitifera*, доминирующей на холмиках и практически отсутствующей на ненарушенном фунте. Среди гарпактицид такой же тип распределения обнаружен у *Stenhelina reflexa*. Среди нематод только *Terschellingia longicaudata* активно избегала нарушенных участков.

Разнообразные постройки макробентосных животных усложняют среду обитания мейобентоса, делают ее более гетерогенной, меняют характеристики осадка и условия накопления органического вещества. Так в заливе Тампа (Мексиканский залив, побережье Флориды) плотность мейобентоса (нематод, гарпактицид, мелких полихет и амфипод между трубками полихеты *Diopatra cuprea* (Polychaeta: Onuphidae) была в 4—19 раз выше чем на чистом фунте рядом (Bell, Соеп, 1982). В лабораторных экспериментах с трубками другой полихеты - *Capitella capitata* (Capitellidae) - оказалось, что мейобентосные организмы (за

более сложной скульптурой поверхности активнее заселяются гарпактицидами, но обилие нематод на них ниже, чем на более гладких.

Полихеты выступают важным структурирующим фактором и для таксоценов глубоководных гарпактицид. В пробах, собранных на глубине 1050 м в желобе Сан Диего (Thistle et al., 1993), обнаружена значимая положительная корреляция между обилием многих видов гарпактицид и присутствием полихет двух экологических групп: неподвижных осадкоедов и подвижных хищников.

Таким образом, макробентосные организмы могут выступать как эдификаторы мейобентосных сообществ, трансформирующие структуру осадка, изменяющие микрорельеф, концентрацию органического вещества и микрофлору грунта (Thistle, 1980; Bell et al., 1978). Активность макробентосных организмов может влиять как на изменение плотности поселений мейобентосных организмов в целом, так и на видовую структуру сообществ, способствуя процветанию одних видов и угнетая другие. Так, при колонизации грунта в фекальных тяжах, выбрасываемых *Ptychodera bahamensis* (Enteropneusta), 14 из 16 видов гарпактицид заселяют новый субстрат пропорционально исходной численности, а у двух видов отмечается резкая вспышка численности в начальный момент колонизации (Thistle, 1980).

Подробно взаимоотношения отдельных особей макробентоса с их мейобентосным окружением изучал Карстен Райзе (Reise, 1985) на Балтийском и Северном морях. Особое внимание в его работах было уделено двум видам-эдификаторам литоральных сообществ - двустворчатому моллюску *Macoma baltica* и пескожилу *Arenicola marina*. Исследования начались с попытки оспорить результаты Тома Фенчела (Fenchel, Riedl, 1970; см. гл. 8) и опровергнуть гипотезу о наличии жизни в сероводородных слоях песка. На вертикальном срезе литорального ила или илистого песка легко можно увидеть как меняется цвет фунта от светло желтого на поверхности до почти черного на глубине нескольких сантиметров. Цвет осадка определяется содержанием разных форм железа и марганца и зависит от концентрации кислорода - окислы железа придают осадку желтый оттенок, а накапливающиеся в сероводородной зоне соединения серы - черный. Если аккуратно разрезать слой такого стратифицированного осадка, можно увидеть, что темная, почти черная, бескислородная зона пронизана идущими от поверхности ярко желтыми трубками и ходами. Это следы деятельности разнообразных роющих организмов. В аэрации нижних слоев грунта принимают участие самые разные животные - полихеты (и крупные пескожилы, и мелкие спиониды), амфиподы (вертикальные трубки в песке строят, например, виды семейства Corophiidae), моллюски и даже насекомые (например, обычная в верхних отделах литорали Баренцева моря хирономида *Chironomus salinarius*). Организмы мейобентоса бысфо реагируют на появление в осадке трубок макробентоса и связанное с ними изменение окислительно-восстановительных условий в нижних слоях осадка (Meyers et al., 1988). В своей первой работе Райзе и Акс (Reise, Ax, 1979) исследовали распределение нескольких видов турбеллярии в окрестностях норок пескожила и показали, что все исследованные виды проникают в бескислородные слои осадка исключительно вдоль аэрированных ходов пескожила. Эта работа не «отменила» тиобиос, как полагали авторы (вскоре многими исследователями было показано, что ана-

зробная зона заселена богатой фауной далеко за пределами биогенных построек), но дала толчок большой серии исследований тонких взаимодействий между макро- и мейобентосными организмами.

На литорали острова Зильт (Северное море) на вертикальное распределение нематод влияют мелкие полихеты *Pygospio elegans*, трубки которых проникают в осадок до глубины 5 см, и мелкие амфиподы *Corophium arenarium*, строящие более короткие трубки. Предельная глубина проникновения нематод в толщу грунта не зависит от соседства с этими животными, но относительное обилие нематод на глубине 4-6 см в окрестностях трубок увеличивается в несколько раз (Reise, 1981). Еще более показательно увеличение численности мейобентоса вокруг раковины двустворчатого моллюска *Macoma baltica*. На поверхности песка численность мейобентосных организмов (в работе учитывались также и крупные инфузории >0,2 мм в длину) практически одинакова над сидящей в грунте макомой и в стороне от нее. Но на глубине 2-3 см, вблизи от раковины моллюска плотность инфузорий, нематод и плоских червей возрастает в несколько раз. Суммарная плотность организмов под двумя квадратными сантиметрами в присутствии макамы выше в три раза. На створках раковины в начале лета Карстен Райзе часто наблюдал большое количество яйцевых капсул турбеллярии *Archilopsis unipunctata*.

В другом исследовании экспериментальное увеличение плотности поселений макамы на песчаном пляже острова Зильт сопровождалось значительным увеличением плотности плоских червей и мелких полихет (другие группы не учитывались) на экспериментальных площадках (Reise, 1979, 1983, 1985). Среди плоских червей наиболее заметно увеличилась плотность *Macrostomum pusillum*, питающегося диатомовыми водорослями на поверхности осадка, во всей толще грунта выросла плотность хищного *Archilopsis unipunctata*, в глубоких слоях осадка увеличилась плотность бактериофага *Neoschizorhynchus parvorostro*. Среди полихет заметно выросла плотность мелкой интерстициальной хезиониды *Microphthalmus szcelkowiei*, питающейся бактериями и диатомовыми. Численность строящего трубки *Pygospio elegans*, напротив, уменьшилась. По наблюдениям К. Райзе (Reise, 1985), этот вид избегает соседства с макомой, и если та задевает сифоном трубку червя, он покидает трубку. *Spio filicornis* никак не реагировал на увеличение плотности макамы.

Влияние *Macoma baltica* на изменение плотности интерстициального мейобентоса Карстен Райзе объясняет несколькими причинами. Во-первых, макома аэрирует грунт, расширяя зону существования для аэробных видов, и позволяет существовать аэробным бактериям. Во-вторых, фекальные пелеты, извергаемые из выводного сифона моллюска в толщу осадка (в крупнозернистом песке выводной сифон макамы не достигает поверхности) поставляют органику для гетеротрофного питания микроорганизмов, а продукты метаболизма обеспечивают микрофлору биогенами. В результате в окрестностях раковины моллюска увеличивается плотность бактерий, что привлекает к ней виды-бактериофаги (*N. parvorostro* и *M. szcelkowiei*). В свою очередь, увеличение плотности жертв обеспечивает увеличение плотности хищных видов (в частности, *M. pusillum*). Рост численности турбеллярии, питающихся диатомовыми, может быть связан с увеличением экскреции соединений азота, и, соответственно, увеличением обилия диатомей, наблюдавшимся над скоплениями макамы в ходе эксперимента. Таким образом, на песчаном грунте макома

концентрирует вокруг себя питательные вещества и создает консорциум связанных между собой видов. Одновременно увеличивается и доступность пищи для самой макомы. В Германском Вадден-Зее максимальная скорость роста макомы была отмечена в наиболее плотных ее скоплениях (Reise, 1985).

В экспериментах с другим видом моллюсков, *Cerastoderma edule*, оба сифона которого находятся над поверхностью грунта, увеличение плотности мейобентоса не происходило, численность основных групп и массовых видов не менялась, за исключением *Pigospio elegans*, который избегает агрегаций церастодермы (Reise, 1985). Не наблюдалось увеличение плотности мейобентоса и в тех случаях, когда макома живет в иле или на мелком песке, и оба ее сифона находятся над поверхностью фунта. По нашим наблюдениям на мелкозернистых песках беломорской литорали, локальных изменений населения мейобентоса в целом и нематод в частности в окрестностях сифонов макомы не наблюдается. Не отмечен этот эффект и на илах в Северном море (Reise, 1985).

Границу между пищевыми (трофическими) и непищевыми (топическими и форическими) взаимодействиями между макро- и мейобентосом провести бывает достаточно трудно. Во многих случаях снижение численности мейобентоса может быть связано как с прямым выеданием, так и с нарушением структуры осадка. Часто снижение численности одних групп мейобентоса в пищевых бороздах детритофагов может сопровождаться увеличением численности других. Так, например, было показано (Schratzberger, Warwick, 1999), что изменение структуры сообществ нематод крабом *Carcinus maenas* на бедных органическим веществом осадках связано с прямым выеданием, а на обогащенных органическим веществом илах изменения в сообществах связаны в большей мере с нарушением структуры фунта. Сходные результаты были получены и в экспериментах с *Nereis virens* (Tita et al., 2000): в контейнерах с высокой плотностью полихет отмечено заметное снижение численности нематод, гарпактицид и науплиев, затрагивающее, однако, только поверхностный сантиметровой слой осадка. Большое количество мертвых нематод свидетельствует о том, что этот эффект связан не столько с выеданием, сколько с нарушением структуры осадка - постоянным его перепахиванием. Наблюдавшиеся также изменения в населении нематод нижних слоев осадка связаны, скорее всего, с изменением окислительно-восстановительных условий в грунте.

Противоположный эффект был отмечен в экспериментах с закапывающимся двустворчатый моллюском *Ruditapes philippinarum* - его биотурбационная активность привела к существенному увеличению плотности нематод, но никак не сказалась на гарпактицидах (Castel, 1984).

В экспериментах и натурных исследованиях было показано, что приапулида *Halicryptus spinulosus* в северной части Балтийского моря существенно снижает плотность поселений суммарного мейобентоса и нематод. Снижение происходит, скорее всего, как за счет выедания, так и из-за нарушения структуры осадка (Aarnio et al., 1998). Влияет приапулида и на успех выживания молоди макробентоса (в первую очередь - мелких полихет).

Менее четкие результаты были получены по влиянию на мейобентос молоди креветок *Crangon crangon* (Nilsson et al., 1993): в краткосрочных экспериментах с

увеличением плотности креветок в проточных аквариумах наблюдалось некоторое снижение плотности гарпактицид, остракод, фораминифер и молоди двустворчатых, суммарная плотность мейобентоса и плотность поселений самой массовой группы - нематод - не изменилась. При увеличении срока эксперимента с 3 до 7,5 недель замеченный эффект перестал проявляться. В аквариумных экспериментах с этим же видом на побережье Швеции было отмечено заметное снижение плотности поселений гарпактицид и остракод, обитающих в поверхностном слое осадка. В то же время ни на обилие, ни на вертикальное распределение нематод присутствие креветки не повлияло (Hedqvist Johnson, Andre, 1991).

Лабораторные эксперименты с креветкой *Palaemonetes pugio* показали, что снижение численности большинства мейо- и макробентосных видов в присутствии креветки связано с прямым выеданием. Только для моллюсков *Hydrobia* снижение численности достоверно связано с нарушением структуры осадка (Kneib, 1985).

Противоположный эффект обнаружен в экспериментах с другой креветкой - *Palaemonetes varians* (Escaravage, Castel, 1990). Основу питания *Palaemonetes varians* составляют растительные остатки и донные диатомовые, мейобентос используется в пищу лишь случайно. Присутствие креветки в экспериментальных контейнерах приводило к увеличению численности нематод, личинок насекомых и гарпактицид *Cletocamptus confluentis*. В тех изолятах, где креветки отсутствовали, наблюдалось заметное снижение всех перечисленных групп мейобентоса. Авторы полагают, что увеличение плотности мейобентоса связано с биотурбацией грунта, приводящей к росту популяций бактерий и диатомовых.

Из всех организмов мейобентоса в мангровых зарослях литорали Занзибара только гарпактициды активно избегают селиться вблизи нор манящего краба *Uca* spp. (Olafson, 1995) - плотность гарпактицид оказалось отрицательно связана с числом норок крабов. В то же время, на литоральных маршах Северной Каролины (DePatra, Levin, 1989) было показано, что норки тех же манящих крабов *Uca* spp. могут служить пассивными ловушками, в которых численность мейобентоса увеличивается в результате механической аккумуляции. Численность мейобентоса в окрестностях норок здесь оказалась выше, чем на ровном грунте. В искусственных понижениях рельефа, имитирующих норки крабов, численность мейобентоса после одного приливного цикла тоже оказалась выше, чем на ровном грунте, причем увеличение численности организмов было положительно связано с размером лунки.

Другой роющий норки краб - *Chasmagnathus granulata*, обитающий на лугах спартины (*Spartina densiflora*) на верхней литорали аргентинских лагун, изменяет структуру осадка и снижает влажность поверхностных слоев осадка в местах плотных поселений. В экспериментах и натурными наблюдениями было показано, что обилие мейобентоса в местах плотных поселений краба заметно снижается (Bortolus, Iribarne, 1999).

Плоские морские ежи *Mellita quinquesperforata* у побережья Флориды перерабатывают до 14% поверхности осадка в час при плотности 12 экз / м² (Reidenauer, 1989). Следы ежей на грунте привлекают нематод - их численность заметно выше в следах, оставленных питающимся ежом, чем на ненарушенном грунте. Суммарная численность мейобентоса в бороздах и на ненарушенном грунте досто-

верно не отличается, но в следах ежа достоверно снижается численность одного из видов гарпактицид (*Halectinosoma* sp.), а также всех клещей-галакарид и фораминифер.

Изъятие макроэпибентоса в экспериментальных изолятах в мангровых зарослях Кении (сообщество мангров *Ceriops tagal*) привело к увеличению численности всех групп мейобентоса. Авторы предполагают (Schrijvers et al., 1995), что увеличение численности доминирующих групп (нематод и олигохет) связано с исключением конкурентов-микрофитофагов, а увеличение численности гарпактицид связано со снижением пресса хищников. Удаление крабов-солдат *Mictyris longicarpus* на литоральных пляжах Индо-Вост. Пацифики (Dittmann, 1993) привело к увеличению численности всех групп мейобентоса. Как и в предыдущем случае, снижение численности мейобентоса в присутствии крабов объясняется как выеданием, так и трансформацией осадка.

Рыбы, питающиеся с поверхности фунта, нарушают структуру осадка также, как и донные беспозвоночные. Как показали Кулл с соавторами (Coull, et al., 1989), питание спота (*Leiostomus xanthurus*, семейство Sciaenidae, горбылевые), по-видимому, стимулирует вертикальные миграции нематод, избегающих верхний двух-миллиметровый слой осадка, там, где рыбки кормятся.

Специальное исследование Маргарет Пальмер (Palmer, 1988a) было проведено ради выяснения, насколько *Leiostomus xanthurus* напрямую выедают мейобентос, а насколько снижение плотности мейобентосных организмов определяется нарушением структуры осадка.

Влияние птиц на мейобентос сводится, в основном, к прямому потреблению. Однако, крупные скопления птиц в небольших заливах и лагунах могут приводить к эвтрофикации, вызывающие такие же изменения в мейобентосных сообществах, как и обогащение донных осадков органическим веществом из других источников. Так, например, скопления мифирующих рыбоядных птиц (преимущественно, такие виды как черный водорез *Rhynchops nigra*, южноамериканская крачка *Sterna hirundinacea*, крачка Трюдо *S. trudeaui*, речная крачка *S. hirundo*) в одной из лагун на южноамериканском побережье Атлантики, приводят к увеличению содержания органического вещества в воде и грунте - за день птицы вносят 0,27 г помета на каждый квадратный метр (Palomo et al., 1999). Обогащение органикой приводит к изменениям в макро- и мейобентосных сообществах, в частности - к увеличению абсолютного обилия нематод и увеличению их доли в мейобентосе.

Разнообразие ответов мейобентоса в сходных по постановке экспериментах говорит о том, что реакция микроскопических Metazoa на трансформацию среды макробентосом может сильно различаться, в зависимости от таксономической структуры конкретных сообществ, плотности поселений и напряженности межвидовых связей. Как и в случае с пескожилем на Мурмане и в Белом море, одно и то же воздействие одного и того же вида-эдификатора может приводить к разным реакциями сообщества. Имеющихся данных пока не хватает для того, чтобы формализовать полученные ответы сообществ на воздействия и выявить фаничные условия для реакций разных типов.

Взаимодействия макро- и мейобентоса не ограничивается сообществами мягких осадков, на которых они изучены лучше всего. Организмы макробентоса могут создавать условия для обитания мейобентоса и на твердых субстратах. Так, например, было экспериментально показано (Sleeter, Coull, 1973), что каналы, создаваемые изоподой-древоточцем *Limnoria tripunctata* заселяются богатой мейофауной, включающей турбеллярии, нематод, полихет (*Dinophilus* sp. и *Polydora* sp.), гарпактицид (*Harrietella simulans*, *Paramphiascoides commensalis*, *Paralaophonte congenera* и *Paramphiascella fidvofasciata*), а также мелких амфипод (*Corophium* spp., два вида) и танаид (*Leptochelia savignyi*).

Во всех приведенных примерах отчетливо видна асимметрия взаимодействий макро- и мейобентоса. Отдельные особи макробентоса взаимодействуют с большими совокупностями особей - популяциями и сообществами - мейобентоса. Эдификатором, преобразующим среду обитания мейобентоса, определяющим состав его таксоценов, выступает каждая единичная особь полихеты или моллюска.

Весь спектр форм влияния макробентоса на мейобентос можно условно разделить на несколько групп: 1) неселективное выедание, приводящее к снижению численности всех групп пропорционально их численности; 2) селективное выедание, изменяющее структуру мейобентосных сообществ на уровне крупных таксонов и (или) на видовом уровне; 3) нарушение среды обитания - повышение подвижности осадка, изменение гранулометрического состава грунта и т.п.; 4) усложнение среды обитания, создание новых микробиотопов, изменение условий аэрации; 5) перераспределение органического вещества.

Роль обратных связей - влияние мейобентоса на среду обитания макробентоса, помимо упоминавшейся трансформации органического вещества в грунте, исследована гораздо менее подробно. Тем не менее, участие мейобентоса в трансформации донных осадков может быть весьма существенно. В экспериментах с удалением макробентосных животных, следы их жизнедеятельности (воронки, холмики, канавки) на поверхности осадка исчезали через несколько дней полностью (Cullen, 1973). Разные группы мейобентоса по-разному, часто - противоположным образом, влияют на донные осадки. В экспериментах Куллена главную роль в выравнивании поверхности грунта играли, по-видимому, остракоды. По наблюдениям, они активно перекапывали поверхностный слой осадка до глубины 4 мм и более. Такую же роль «рыхлителей» поверхностного слоя могут играть и многие виды гарпактицид. Нематоды, напротив, выделяя слизистый секрет, скрепляют мелкие частицы осадка в более крупные агрегации (Riemann, Schrage, 1978). Система ходов и каналов между частицами илистого грунта, скрепленного слизью, которую нематоды строят в верхних слоях осадка, существенно улучшает аэрацию грунта. В аквариуме на поверхности изначально черного бескислородного или окисленного слоя глубиной 0,5-1,5 см был сформирован за несколько часов (Cullen, 1973). Некоторые виды нематод не только прокладывают ходы, но даже строят настоящие трубки. У видов рода *Ptycholaimellus*, вертикальные трубки, построенные из илистых частиц, скрепленных слизью, достигают длины до сантиметра и толщины в 50 микрон (Nehring et al., 1990). Плотность поселений этих нематод может достигать 1000

(Nehring, 1993) и даже 4000 экз/10 см³ (Warwick, Price, 1979), что делает их вклад в аэрацию и структурирование поверхностного слоя весьма существенным. Известны виды, строящие трубки и среди гарпактицид. К ним относятся *Stenheliopalustris*, а также, возможно, другие виды родов *Stenhelia* и *Pseudostenhelia* (Nehring, 1993). Плотность строящих трубки гарпактицид на один-два порядка меньше, чем нематод, поэтому их вклад, очевидно, не столь существенен. Разнообразие биотурбационной и «биоинженерной» деятельности разных видов и групп мейобентоса описано Зобристом и Куллом (Zobrist, Coull, 1992) для осадков одного из эстуариев в Южной Каролине (атлантическое побережье США). Посаженные в виде чистых культур на изначально одинаковый гомогенный осадок (очень мелкий плотный песок), разные виды мейобентоса за несколько часов подвергали его глубокой трансформации. Гарпактицида *Microarthridion littorale* прокапывала редкие вертикальные ходы до полутора сантиметров глубиной, но, в основном, взрыхлила поверхностный слой осадка на глубину до полумиллиметра, другая гарпактицида - *Nannopus palustris*, наоборот, активно перемешала верхние 5-6 мм осадка, пронизав его сложной системой горизонтальных норок. Нематоды (посаженные в культуру тотально, без разделения на виды) превратили поверхностные три миллиметра грунта в рыхлые агрегации крупных частиц с каналами между ними, а фораминиферы *Ammonia beccarii* собрали и склеили поверхностные частицы в крупные рыхлые агрегаты.

Влияние мейобентосных организмов на макробентос не сводится только к преобразованию биотопов. Ричард Варвик (Warwick, 1984; Warwick et al., 1986) и Ватцин (Watzin, 1983) предположили, что конкуренция с эумейобентосом может оказаться важным фактором, определяющим успех оседания и выживания личинок макробентоса, от которого зависит состав будущего сообщества макробентоса. Они выдвинули гипотезу, получившую название «бутылочного горлышка мейобентоса» (Zobrist, Coull, 1991; 1992a): критическим этапом формирования сообществ макробентоса является его пополнения личинками, конкурирующими в момент оседания с организмами своего размерного класса - эумейобентосом. Мейобентосные хищники могут также уничтожать личинки макробентоса.

Для проверки этой гипотезы был поставлен ряд экспериментов (Watzin, 1985; 1986; Zobrist, Coull, 1992a; 1994). Ватцин (Watzin, 1986), нашел, что численность ювинильных спионид, церратулид, теребеллид, капителлид и мальданид (полихеты), а также - олигохет, двустворчатых моллюсков и амфипод снижается при повышении плотности турбеллярии, а в некоторых случаях - и при увеличении общей плотности мейобентоса. Выедание турбелляриями - существенный компонент смертности для только что осевших личинок, но личинки полихет из семейств Spionidae, Cirratulidae, Terebellidae и Maldanidae могут активно избегать участков дна с повышенной плотностью турбеллярии. Для молодежи двустворчатых моллюсков существенным оказывается суммарная плотность мейобентоса - с ее увеличением плотность осевших личинок снижается. Сходные результаты были получены и на Средиземном море (Danovaro et al., 1995): хищные турбеллярии и нематоды (представители родов *Oncholaimellus*, *Viscosia*, *Mesacanthion* и *Chromaspirina*) существенно снижали плотность осевших полихет (спионид и параонид), но никак не влияли на оседание и выживание двустворчатых моллюсков. Авторы полагают,

что хищный мейобентос может быть серьезным фактором, влияющим на структуру макробентосных сообществ.

На Белом море взаимодействие мейобентоса и личинок макробентоса исследовал А.А.Удалов и его коллеги (Burkovsky et al., 1997; Удалов, Бурковский, 2002; Удалов и др. 1999, 2002). Они показали, что предпочтения к местообитаниям у видов с прямым развитием и с планктонной стадией различаются: у видов с прямым развитием предпочитаемые личинками биотопы такие же, как и у взрослых, в то время как пелагические личинки предпочитают для оседания биотопы с иными характеристиками среды, чем те в которых живут взрослые особи. Влияние мейобентоса на выбор мест для оседания и успех выживания личинок не выявлено - двукратное повышение плотности мейобентоса в экспериментах не влияло на оседание макробентосных личинок. Не было обнаружено и влияние мейобентоса на оседание и выживаемость осевших личинок в экспериментах с полихетой *Streblospio benedicti* и двустворчатым моллюском *Mercenaria mercenaria* (Zobrist, Coull, 1994).

Топические и форические (по классификации В.Н. Беклемишева (1951)) взаимодействия возникают не только между мейобентосом и макробентосом, но и между мейобентосными организмами и простейшими. Дэвид Гудэй (Gooday, 1984) собрал большой материал по мейобентосному населению раковинок фораминифер - более 16 000 раковин с глубины от 1000 до 4000 м из двух районов: центральная восточная Атлантика (у Канарских островов) и подводная долина Поркьюпайн в северной Атлантике. В основном это были крупные трубчатые агглютинированные раковинки двух видов *Bathysiphon folini* и *B. rusticus*, но также в некотором количестве кальцивые фораминиферы и ксенофеофоры, как мертвые, так и живые. В раковинках обнаружено 1011 экземпляров многоклеточных, среди которых преимущественно преобладали мелкие сипункулиды. В некоторых пробах их встречаемость достигала 11% от раковинок *Bathysiphon* и более 20% трубок *Hyperammina*. Среди прочих многоклеточных отмечены нематоды, полихеты, гарпактициды, изоподы, амфиподы, танаиды и гидроиды. В небольшом числе мейобентосные организмы были отмечены также в раковинках упавших на дно планктонных фораминифер глобигерин. В большинстве случаев мейобентосные организмы встречались в пустых раковинках фораминифер, которые, скорее всего, они использовали как убежища. Только ювенильные амфиподы *Aristias* sp. (Lysianassidae) обитали в раковинках живых агглютинирующих фораминифер *Hyperammina palmiformis*, где питались цитоплазмой.

В материале из Северного Ледовитого океана (плато Ермака и пролив Фрама) на глубине 900-1400 м мы регулярно отмечали нематод, преимущественно из подсемейства *Samacolaiminae*, в раковинах глобигерин. Нематоды были отмечены как в пустых раковинках, так и в тех, где еще сохранилась цитоплазма. Тот же или близкий вид нематод был найден в раковинках глобигерин немного южнее - на полигоне "Hauggarten" (глубина около 2000 м) к западу от Шпицбергена (К.Нассеман, личное сообщ.).

Нематоды, обитающие в раковинах фораминифер были подробно описаны А.В. Чесуновым. Впервые нематоды из живых фораминифер были описаны на материале из коллекций Смитсоновского института (Норе, Тчесунов, 1999). Нематоды

Smithsoninema inaequale (Leptolaimidae: Camacolaiminae) были обнаружены в раковинках *Vanhoeffinella* aff. *gaussi*, где они лежали в цитоплазме, внутри вакуоли с довольно плотными стенками. Исследования массовой беломорской агглютинирующей фораминиферы *Reophax curtus* (Чесунов и др., 2000) показали, что нематоды встречаются в 10 % раковинках, как живых, так и мертвых. Всего в раковинках реофакса обнаружено 10 видов нематод, три из которых (все - из подсемейства Camacolaiminae) не были найдены в свободном состоянии.

Перечисленные наблюдения трудно однозначно интерпретировать в терминах биоценологических связей. Скорее всего, мы наблюдаем плавный переход от использования пустых створок к качеству временного убежища, через факультативное питание цитоплазмой погибающих особей (например, осевших на дно планктонных фораминифер - глобигерин) до паразитирования в живых фораминиферах (*Smithsoninema inaequale* в *Vanhoeffinella* aff. *gaussi* и некоторые другие случаи) (Чесунов и др., 2000).

Меньше известно о взаимодействии мейобентоса с микробентосом. Если в отношении микроводорослей роль мейобентоса заключается, прежде всего, в их выедании, то отношения с микрогетеротрофами, в первую очередь, инфузориями и грибами, оказываются более разнообразными. Питание инфузориями предполагается для ряда видов нематод (Hamels et al., 2001), однако, известны и обратные случаи. Так, Фопель и Арлт (Vopel, Arlt, 1995) приводят указания на питание крупных инфузорий нематодами в цианобактериальных матах Балтийского моря. Возможно, однако, что инфузории атакуют только ослабленных нематод в зоне сероводородного заражения. Конкурентные отношения могут возникать между нематодами-микрофитофагами и инфузориями. Документированы (Epstein, Shiaris, 1992) сходные уровни потребления микроводорослей совместно обитающими на литорали Массачусетса нематодами *Metoncholaimus* sp. и инфузориями *Prorodon* sp. и *Chlamidodon* sp.

Среди почвенно-пресноводных грибов известны виды, питающиеся нематодами (Saikawa et al., 1988). Кольцевые выросты гифов работают как петли-ловушки, захватывая перемещающихся в грунте нематод. Близкие виды грибов обитают и на литорали, однако достоверных данных о морских грибах-нематофагах пока нет.

Мейобентосные организмы могут существенно изменять среду для организмов микробентоса. При этом, как уже было сказано, активность двух доминирующих групп - нематод и гарпактицид приводит к противоположным результатам. Слизистый секрет, обильно продуцируемый нематодами, скрепляет частицы грунта, делая осадок более крупнозернистым. Кроме того, слизистые следы нематод могут способствовать преимущественному развитию определенных групп микробентоса. Так, слизистые следы нематоды *Preacanthochus punctatus* активно заселяют неподвижные фазы жгутиконосцев *Tetraselmis*, причем присутствие нематод индуцирует формирование именно неподвижных клеток (Jensen, 1987a). Деятельность же эпифаунных гарпактицид, роющих грунт, наоборот, приводит к постоянному перемешиванию и разрыхлению поверхностных миллиметров осадка.

Таким образом, во взаимоотношениях мейобентоса с другими размерными группами донных организмов мы находим полный спектр биоценологических связей.

Организмы макробентоса могут выступать как эдификаторы среды для мейобентосных сообществ, меняя характер осадка, увеличивая аэрацию глубинных слоев и уменьшая концентрацию органического вещества в грунте. Биогенные постройки макробентоса (трубки, створки и т.п.) могут менять характер придонных течений в микромасштабе, изменять условия осадконакопления, удерживая мелкие фракции осадка и органики. Деятельность макробентосных организмов, в зависимости от плотности, может как увеличивать гетерогенность среды для мейобентоса, так и уменьшать ее.

Влияние макробентосных организмов на мейобентос асимметрично - единичная особь макробентоса может выступать как эдификатор, определяющий условия жизни таксоцены мейобентоса, представленного большими группами особей разных видов.

Аналогично и мейобентос может выступать в качестве эдификатора среды для микробентоса, изменяя структуру осадка и, возможно, условия аэрации грунта. В то же время, сообщества мейобентоса могут оказывать влияние на будущую структуру популяций и сообществ макробентоса, определяя в некоторых случаях успех оседания и выживания макробентосных личинок.

Роль мейобентоса в потоке энергии через экосистемы

Для изучения энергетического баланса бентоса и оценки роли в нем отдельных групп организмов используют две группы методов - расчет через биомассы отдельных групп и наблюдения за поглощением кислорода на изолированном фрагменте дна.

Сообщества морских донных организмов представляют собой открытые системы, существующие за счет притока органического вещества извне. Они отличаются разомкнутостью основных круговоротов. Живя в потоке органического вещества, синтезированного преимущественно далеко за пределами данной экосистемы, донные сообщества играют заметную роль в его дальнейшей трансформации.

Поскольку продукция (P_i) данного вида или группы видов в экосистеме есть разница между биомассой вида или группы на единицу площади в начальный и конечный моменты времени ($P_i = \Delta B/T$), теоретически ее можно определить прямым наблюдением. Однако ряд особенностей донных сообществ (в первую очередь - большая степень пространственной неоднородности и большой разброс продолжительности жизненных циклов у разных групп) затрудняют прямые наблюдения. Поэтому в практике гидробиологических исследований наиболее широко применяется расчетный метод определения продукции: биомассу вида или группы (B , г/м²) умножают на специфический коэффициент удельной продукции, равный отношению продукции к биомассе ($p = P/B$). Наиболее распространенный метод определения p как видовой константы - через прямое измерение дыхания отдельной особи. Такие работы выполнены для многих видов макробентоса и некоторого количества видов мейобентоса.

А.М. Шереметевский (1987) обобщил известные данные по измерению потребления кислорода у разных видов мейобентоса. В его книге приводятся результаты прямых измерений потребления кислорода (приведенные к 20°C) для 69 видов нематод,

58 видов клещей, а также для отдельных видов остракод, гастротрих, киноринхов и тихоходок. Используя известное уравнение связи интенсивности метаболизма с весом тела $R = a \times W^b$, Шереметевский рассчитал и собрал из литературы значения параметров этого уравнения для разных групп мейобентоса. В данном случае размерность переменных в уравнении: R – интенсивность потребления кислорода – мл O_2 на особь в час, а W – масса тела в мкг сырого веса. Обращает на себя внимание большой разброс оценок для одной и той же таксономической группы, полученный разными авторами на разных исследованных выборках. Он заставляет с большой осторожностью относиться к полученным с помощью этих формул результатам.

Другой вид обобщенной формулы, связывающей дыхание с объемом тела у мейобентосных организмов, предложен Тилем и Визером (Teal, Wieser, 1966). В модификации Кеннеди (Kennedy, 1994) она выглядит так:

$$\text{Log}_{10} R = \text{Log}_{10} a + b \text{Log}_{10} V,$$

где R – дыхание (мл O_2 /час), V – объем тела (мл), а и b коэффициенты; коэффициент «а» специфичен для каждой трофической группы, а «b», связывающий дыхание с размером тела – для всех пойкилотермных принимается равным 0,75.

Второй параметр, который необходим для расчета продукции – число генераций за единицу времени. Обычным временным интервалом для измерения продукции является год. Поэтому для макробентоса эта величина принимается, обычно, равной 1. Иначе для мейобентоса, продолжительность жизненных циклов в котором, как правило, меньше. Для большинства изученных видов мейобентоса количество генераций в год составляет 2–5.

Обобщенное уравнение связи времени года с размерами вида предложили Франкен с соавторами (Vranken et al 1986)

$$\text{Log}_{10} T_{\min} = 2,202 - 0,046t + 0,627 \text{log}_{10} W,$$

где T_{\min} – время генерации (от яйца до яйца, дней), t – температура, °C, W – вес взрослой самки (мкг сырого веса).

Более простая формула была предложена Швингхаммером с соавторами (Schwinghammer et al., 1986):

$$P/B = 0.073 M^{-0.337}$$

где M – вес тела особи (ккал).

Однако, само определение биомассы или индивидуального веса мейобентосных животных тоже вызывает определенные трудности. Установить индивидуальный вес организма и даже биомассу вида в пробе прямым взвешиванием очень трудно технически. Для облегчения этой работы Л.Л. Численко (1968) составил номограммы, позволяющие определить индивидуальный вес для разных групп мейобентоса в зависимости от длины и формы тела. Позже был предложен еще более упрощенный подход (Feller, Warwick, 1988): удельный вес всех мейобентосных организмов принимается равным 1.13, а объем тела рассчитывается по формуле¹:

$$V = L \times W^2 \times C,$$

¹ это уравнение является модификацией формулы, предложенной И. Андраши (Andrassy, 1956) для связи объема и веса тела нематод.

где V – объем тела в нанолитрах (нл), L – длина и W – максимальная ширина тела в миллиметрах, а C – коэффициент связи, заменивший собой номограммы и принимаемый равным для нематод – 530, для остракод – 450, для тардиград – 614, а для гарпактицид, в зависимости от формы тела – от 230 до 750. Умножением объема тела на удельный вес (1,13) получаем индивидуальную массу тела в микрограммах (мкг), сухой вес принимается равным 1/4 от сырого, а содержание углерода – 40 % от сухого веса.

Таким образом, наиболее распространенный алгоритм определения биомассы и продукции мейобентосных организмов выглядит так:

1. Измерение каждого организма в пробе (или значительной по объему выборки, если проба велика). Измеряются длина (L , мм) и максимальная ширина тела (W , мм).

2. Определение объема тела: $V = L \times W^2 \times C$ (нл) каждой особи и массы тела $M = 1,13 V$ (мкг)

3. Определение биомассы вида или таксономической группы в пробе как суммы индивидуальных масс $B = \sum M$ (или, если расчет велся по выборке, $B = N \times M_c$, где N – число особей, а M_c – средний вес в выборке)

4. При необходимости рассчитывается сухой вес ($B_d = 0,25 B$, мкг) или эквивалент углерода ($B_c = 0,4 B_d$, мкг)

5. Продукция рассчитывается через известный P/B -коэффициент или

5а. Определяется P/B коэффициент $P/B = 0,073 B_c^{-0,337}$ и

6. продукция $P = B \times 0,073 B_c^{-0,337}$ в килокалориях на квадратный метр за год ($\text{ккал} \times \text{м}^2 \times \text{год}^{-1}$)

Переход от продукции к дыханию производится по формуле:

$$\text{Log}_{10} R = 0,367 + 0,993 \text{ log}_{10} P,$$

где R – дыхание ($\text{ккал} \times \text{м}^2 \times \text{год}^{-1}$), а P – продукция (в тех же единицах). При необходимости можно перейти к миллилитрам кислорода (1 мл $O_2 = 0,00334$ ккал (Парсон и др., 1982)) или эквиваленту углерода (1 мл $O_2 = 0,4 \text{ мг C}$ (Crisp, 1984.))

Заика и Макарова (Zaika, Markarova, 1979) предложили еще более простое уравнение для специфической продукции нематод (C) в зависимости от температуры (T) в виде $C = 0,08 T^{-0,96}$.

Источниками ошибок в такого рода расчетах является нелинейная связь между интенсивностью метаболизма и факторами среды в конкретных условиях (температуры, солености и пр.). Кроме того, в ходе многократных арифметических процедур изначальные погрешности в измерениях длины и ширины тела особей могут приводить к накоплению достаточно большой суммарной ошибки.

Тем не менее, таким или сходным методом определена продукция мейобентоса для различных районов Океана. К настоящему времени исследования продукции мейобентоса выполнены не менее, чем в нескольких десятках пунктов. Особый интерес представляют совместные исследования мейобентоса и других компонентов донной экосистемы – макро- и, реже, микробентоса.

Имеющихся данных пока слишком мало для того, чтобы искать в них какие-то более тонкие закономерности. Пока понятно лишь, что мейобентос играет, по крайней мере, заметную роль в потоке энергии. Абсолютные значения продукции мейобентоса не слишком велики – от десятых долей до нескольких граммов углерода на

квадратный метр в год, максимальное известное значение $13,5 \text{ г/м}^2\text{год}^{-1}$ (Warwick et al., 1979) рассчитано для эстуария р. Линер (Англия). Значения Р/В коэффициент-нов варьируют в широких пределах - от единиц до десятков. Если в абсолютном исчислении на долю мейобентоса приходятся первые проценты от биомассы многоклеточных бентоса, то, учитывая более высокие, в среднем, значения Р/В, их роль в суммарной продукции многоклеточных бентоса достигает 50 % и более.

Оценивая роль мейобентоса в экосистемах высоких широт, Шереметьевский (1987; 1991) говорит о замещающей роли мейобентоса в экосистемах.

В Черном море доля мейобентоса в суммарной продукции заметно увеличивается с глубиной: на глубине 25-55 м средняя продукция макро- и мейобентоса находятся в соотношении 100/1, на глубине 55-100 м - 70/1, в зоне глубин 100-125 м - 8/1, глубже - 2/1 и менее (Зайка, Макарова, 1990). На малых глубинах Балтийского моря биомассы макро- и мейобентоса относятся друг к другу как 1:2 в северной части Ботнического залива и 16,7:1 в Центральной Балтике (Elmgren, 1978).

Другой подход к анализу энергетики донных экосистем основан на прямых измерениях «дыхания грунта» - ненарушенный участок грунта со всеми обитающими в нем организмами и слоем придонной воды накрывают герметичным куполом непосредственно на дне или помещают в термостат при температуре среды. Затем, на протяжении нескольких дней измеряется падение концентрации кислорода, накопление углекислого газа и изменение других химических параметров в изоляте. Относительный вклад химических процессов и отдельных групп организмов можно затем оценить путем перерасчетов или прямым измерением в эксперименте. В последние годы этот подход к изучению энергетики донных сообществ с использованием изолирующих камер-лендеров, установленных на грунте, или измерение скорости падения концентрации кислорода в изолятах ненарушенного осадка в лаборатории, получили широкое распространение. Так, в рамках голландского проекта по изучению Индийского океана (Netherlands Indian Ocean Project - NIOP, 1992-1993), суммарное потребление кислорода было исследовано в двух контрастных биотопах - в продуктивном районе апвеллинга у берегов Йемена и Сомали, и в менее продуктивном районе у побережья Кении. На кенийском побережье суммарное потребление кислорода бентосом составляло от 1 до 36 мМ/м^2 в день, максимальные значения были зафиксированы на глубине 50 м, с глубиной потребление кислорода падало. У побережья Йемена в зоне кислородного минимума на глубинах 70-1700 м потребление кислорода составляло $1,8-5,7 \text{ мМ/м}^2$ в день и почти не зависело от глубины. С прекращением апвеллинга и увеличением концентрации кислорода в придонном слое на глубине 60 м с 11 до 153 $\mu\text{М}$ потребление кислорода возросло с 5,7 до $17,6 \text{ мМ/м}^2$ в день (Duineveld et al., 1997).

По оценкам, поток энергии через блок мейобентоса в Северном море составляет величины порядка 10 г С/м^2 в год (Heip et al., 1990). В Скагерраке, на глубине от 194 до 637 м на долю нематод (основного компонента мейобентоса) приходилось от 0,5 до 14 % суммарного дыхания бентоса (De Bovee et al., 1996).

В илистых биотопах сублиторали Новой Зеландии были получены следующие оценки потока энергии в бентосе. Продукция мейобентоса была оценена в $3,6 \text{ гС/м}^2$

в год, продукция макробентоса - 1,8, потребность в пище у мейобентоса составляла 12 гС/м² в год, макробентоса - 6 гС/м² в год (Probert, 1986).

Соотношение разных групп микро- и мейобентоса в потреблении кислорода в крупнозернистом песке на глубине 172 м у побережья Новой Шотландии (Канада) выявило большую роль бактерий в суммарном метаболизме. Из общего потребления кислорода бентосным сообществом, на долю бактерий приходилось 50 %, на долю жгутиковых - 27 %, на долю микроскопических многоклеточных - 4 % (Grant, Schwinghamer, 1987)

На побережье Польши, в Гданьском заливе, на песчаном пляже потребление кислорода составляло от 158-159 см³ Ог/ м² в час ниже уреза воды до 20-36 см³ Ог/ м² в час в супралиторали. В пересчете это означает, что интерстициальные организмы потребляют от 206 до 1641 мг органического углерода на квадратный метр в день (Malinga-Urban, Opalinski, 2001).

На западном побережье Индии для годичной продукции размерных групп бентоса были получены следующие значения: микрофитобентос - 42,68 г С/м², мейобентос - 6,19 г С/м², макробентос - 9,20 г С/м² (Ansari, Parulekar, 1994).

В одной из лагун на мексиканском побережье были рассчитаны потоки энергии в детритной цепи. Максимальные значения потока оказались у мейобентоса - 57,8 г/м² в год, на втором месте был планктон - 15,7, на третьем - рыбы-бентофаги (лавраки) - 9,5, на четвертом - мидии (7,58 г/м² в год). Таким образом, мейобентос оказался наиболее важным звеном для передачи энергии на высшие трофические уровни (Rosado Solorzano, Guzman Del Proo, 1998).

Соотношения дыхания разных размерных групп бентоса были получены и для средней литорали в заливе Страндфорд Лох (Северная Ирландия). На одном квадратном метре мелкого песка мейобентосу при численности 295 250 экз. требовалось 40 мл Ог в час, макробентосу - 2760 мл Ог в час, и 1172 мл кислорода в час расходовалось осадком с ассоциированными с ним микроорганизмами (Boaden, Abu GabrElhag, 1984).

С помощью радиоактивных меток И. Шираяма (Shirayama, 1995) изучал интенсивность питания мейобентосных организмов в заливе Суруга (Япония) на глубине 1350 м. Средняя скорость питания для особи с объемом тела в 1 нл составляла 3,51 нл в час. В пересчете это соответствует потреблению 18 900 бактериальных клеток в час или 0,378 нг С в час. Полученные результаты близки к данным по интенсивности питания мелководного мейобентоса. Данные по интенсивности дыхания глубоководного мейобентоса были получены на глубине 1500 и 1350 м у берегов Японии. Интенсивность дыхания нематод и других мейобентосных организмов (R) связана с объемом тела (V) как $\text{Logio}R = \text{Logio} a + b \text{ logio}V$. Коэффициент b во всех случаях статистически не отличался от 0,75, как это было показано для многих других беспозвоночных. Интенсивность метаболизма M1 была рассчитана как значение $\text{Logio} a$ при V=1 и B=0,75. Средние значения интенсивности метаболизма составили: для нематод -0,058, для полихет — 0,55, для аплакофор —0,46, для копепод —0,67. Все измерения проводились при температуре 5 °С (Shirayama, 1992).

Модель для расчета участия разных трофических групп нематод в потоке углерода была построена для илистого и песчаного пляжей эстуария Экзе (Англия). Средняя за год плотность поселений нематод составляла на иле $2,06 \times 10^6$ экз/м² (21 вид), а на песке $1,69 \times 10^6$ экз/м² (30 видов). На иле доминировали неселективные детритоеды (группа 1В по Визеру), а на песке - соскабливатели (2А). Расчеты потока углерода проводились путем пересчета энергетических характеристик через объем тела. По результатам расчетов оказалось, что суммарная продукция нематод на иле составляет 1,4, а на песке 1,0 гС/м² в год, а суммарное потребление - 2,0 и 3,1 гС/м² в год, соответственно (Kennedy, 1994).

Все энергетические расчеты и оценки роли мейобентоса в потоках энергии базируются на очень небольшом числе прямых измерений дыхания и продолжительности жизненных циклов. Тем большее значение имеют прямые наблюдения и лабораторные эксперименты, позволяющие оценить энергетические параметры различных мейобентосных организмов. Данные, которыми мы располагаем на сегодня, позволяют дать лишь очень приблизительные оценки роли мейобентосных организмов в потоке энергии через экосистему бентоса.

Изучение дыхания мейобентосных организмов потребовало разработки специальных тонких методов. В 1970-80-е годы было предложено довольно много различных методик и их модификаций для изучения потоков энергии. Наиболее популярным остается метод Картезианского поплавка, требующий, однако, длительной инкубации. Были предложены различные варианты электродных измерений. Портативный прибор для измерения потребления кислорода позволяет работать с интенсивностью потребления до 5 нл/час (Scharf et al., 1981). Капиллярный метод измерений позволяет изучать организмы весом 1,0 мкг-1,0 мг (Hamburger, 1981). Электродный метод измерений позволяет измерять скорость потребления кислорода до 200 нл/час (Moens et al., 1996). Подробное пошаговое описание методики измерения дыхания мелких беспозвоночных с помощью картезианских поплавков можно найти в работе Р. Клековского (Klekowski, 1971).

Прямые наблюдения за питанием и интенсивностью потребления пищи позволяют получить более точные оценки энергетического бюджета отдельных видов. Так, использование меченных флюоресцентной меткой бактерий дало возможность оценить абсолютные скорости потребления бактерий для ряда видов нематод, инфузорий и гарпактицид. Для разных видов нематод скорости потребления бактерий различаются на два порядка - от нескольких до нескольких десятков меченных клеток в час (Epstein, Shiaris, 1992).

Аналогичное исследование на илистой литорали Северного моря (Nilsson et al., 1993) показало, что мейобентос выедает от 0,7 до 4,7 % суммарной биомассы водорослей и от 0,8 до 7,9 % биомассы бактерий за день.

Прямое выедание мейобентоса установлено для многих видов различных таксономических групп, но лишь для небольшого числа случаев известны количественные характеристики. Оценка влияния молодежи краба *Carcinus maenas* на различные группы мейобентоса сделана в Вадден-Зее (Северное море). Крабы с шириной ка-

рапакса 2-4 мм активно выедают мейобентос (нематод, турбеллярии, остракод) а также ювенильный макробентос (Scherer, Reise, 1981). Суммарное потребление пищи молодью краба оценивается в 3,6 г/м² в год величина, сопоставимая с годовой продукцией мейобентоса.

Хищные нематоды *Enoploides longispiculosus* (Hamels et al., 2001) активно поедали 5 из 6 предложенных им видов инфузорий. В определенные сезоны инфузории для них могут быть более важным источником пищи, чем другие виды нематод. Интенсивность потребления составляла от 0,19 до 10,8 инфузорий на хищника в день, что соответствует потреблению биомассы в пределах 0,001-0,33 мкг С на особь хищника в день.

Мейобентос как функциональный блок экосистемы

Подводя итоги предыдущим разделам, где изложены основные результаты изучения роли мейобентоса в потоке энергии через донные экосистемы и взаимоотношения мейобентоса с другими размерными и функциональными группами бентосных организмов, можно попытаться определить место мейобентоса в общей структуре донной экосистемы.

Мейобентос активно участвует в передаче вещества и энергии от низших трофических уровней к высшим через сложную систему прямых и обратных связей практически со всеми членами экосистемы - от бактерий до демерсальных рыб. Во многих случаях мейобентос оказывается ключевым звеном экосистемы, в отсутствие которого невозможно представить себе ее нормальное функционирование. Из известных к настоящему времени, к числу таких, принципиально важных функций мейобентоса, относятся: вклад нематод в бактериальную декомпозицию органического вещества; участие нематод в трансформации структуры донных осадков; роль доминирующих групп мейобентоса (гарпактицид, остракод, нематод) в питании молоди рыб и макробеспозвоночных.

В разделе приводятся оценки вклада мейобентосных организмов в энергетический баланс донных сообществ, полученные разными способами: прямые измерения дыхания отдельных видов, расчеты бюджетов энергии через количество потребляемой пищи и эксперименты с изолятами. На основании натуральных наблюдений и расчетов показано, что роль мейобентоса в донных экосистемах чрезвычайно велика. На долю мейобентоса приходится до 60% продукции донных сообществ. В некоторых биотопах, где макрофауна угнетена или отсутствует, эта доля увеличивается до 80-100%. Доля мейобентоса в общем обилии многоклеточных возрастает и на литорали высоких широт, достигая при этом достаточно высоких значений (до 200-500 экз/10 см²).

Существенна роль мейобентоса в переработке структуры грунта и рециклинге органического вещества, захороненного в анаэробных слоях грунта и недоступного для других организмов. Известна также значительная роль мейобентосных организмов в ускорении процессов деструкции органического вещества, связанная со стимуляцией ими роста колоний сапротрофных бактерий. В присутствии мейобентоса разложение таких устойчивых компонентов детрита как лигнин и целлюлоза происходит в несколько раз быстрее.

Кроме двусторонней, прямой или опосредованной через трансформацию органики, трофической связи, между макро- и мейобентосом существуют и другие взаимоотношения, которые, следуя распространенной классификации (Беклемишев, 1951) можно определить как топические.

Макробентосные организмы могут выступать как эдификаторы мейобентосных сообществ, трансформирующие структуру осадка, изменяющие микрорельеф, концентрацию органического вещества и микрофлору грунта. Активность макробентосных организмов может влиять как на изменение плотности поселений мейобентосных организмов в целом, так и на видовую структуру сообществ, способствуя процветанию одних видов и угнетая другие.

Весь спектр форм влияния макробентоса на мейобентос можно условно разделить на несколько групп: 1) неселективное выедание, приводящее к снижению численности всех групп пропорционально их численности; 2) селективное выедание, изменяющее структуру мейобентосных сообществ на уровне крупных таксонов и (или) на видовом уровне; 3) нарушение среды обитания - повышение подвижности осадка, изменение гранулометрического состава грунта и т.п.; 4) усложнение среды обитания, создание новых микробиотопов, изменение условий аэрации; 5) перераспределение органического вещества.

Роль обратных связей - влияние мейобентоса на среду обитания макробентоса, помимо упоминавшейся роли в трансформации органического вещества в грунте, остается практически неизученной. Некоторые исследователи допускают существование, в момент оседания, конкуренции между личинками макробентоса и относящимся к тому же размерному классу зумейобентосом. Мейобентосные хищники так же могут уничтожать личинок макробентоса.

Меньше известно о взаимодействии мейобентоса с микробентосом. Если в отношении микроводорослей роль мейобентоса заключается, прежде всего, в их выедании, то отношения с микрогетеротрофами (в первую очередь с инфузориями и грибами) оказываются более разнообразными. Некоторые виды нематод используют в пищу инфузорий, однако, известны и обратные случаи - питание крупных инфузорий нематодами. Между нематодами-микрофитофагами и инфузориями могут возникать конкурентные отношения. Мейобентосные организмы могут существенно изменять среду для организмов микробентоса. При этом активность двух доминирующих групп - нематод и гарпактицид приводит к противоположным результатам. Слизистый секрет, обильно продуцируемый нематодами, скрепляет частицы грунта, делая осадок более крупнозернистым. Кроме того, слизистые следы нематод могут способствовать преимущественному развитию определенных групп микробентоса. Деятельность же эпифаунных гарпактицид, роющих грунт, наоборот, приводит к постоянному перемешиванию и разрыхлению поверхностных миллиметров осадка.

Результаты многочисленных наблюдений над взаимоотношениями нематод и фораминифер выстраиваются в плавный переход от использования пустых створок к качеству временного убежища, через факультативное питание цитоплазмой погибающих особей (например, осевших на дно планктонных фораминифер - глобигерин), до паразитирования в живых фораминиферах.

Таким образом, во взаимоотношениях мейобентоса с другими размерными группами донных организмов мы находим полный спектр биоценологических связей. Организмы макробентоса могут выступать как эдификаторы среды для мейобентосных сообществ, меняя характер осадка, увеличивая аэрацию глубинных слоев и уменьшая концентрацию органического вещества в грунте. Биогенные постройки макробентоса (трубки, створки и т.п.) могут менять характер придонных течений в микромасштабе, изменять условия осадконакопления, удерживая мелкие фракции осадка и органики. Деятельность макробентосных организмов, в зависимости от плотности, может как увеличивать гетерогенность среды для мейобентоса, так и уменьшать ее.

Влияние макробентосных организмов на мейобентос асимметрично: единичная особь макробентоса может выступать как эдификатор, определяющий условия жизни таксоценоза мейобентоса, представленного большими группами особей разных видов.

Аналогично и мейобентос может выступать в качестве эдификатора среды для микробентоса, изменяя структуру осадка и, возможно, условия аэрации грунта. В то же время, сообщества мейобентоса могут оказывать влияние на будущую структуру популяций и сообществ макробентоса, определяя в некоторых случаях успех оседания и выживания макробентосных личинок. Взаимодействия между отдельными блоками донной экосистемы, таким образом, не могут быть сведены только к трофическим, а охватывают весь спектр возможных биоценологических связей.

ГЛАВА 10.

Мейобентос и нарушения среды обитания.

Практическое использование мейобентоса для контроля за состоянием среды

Как экологическая группа эумейобентос обладает рядом специфических черт, существенных при анализе последствий антропогенного воздействия на донные сообщества.

Во-первых, практически у всех представителей эумейобентоса отсутствует пелагическая (планктонная) личинка. Обитатели любого участка дна, таким образом, являются потомками видов, живших в этом месте на протяжении многих поколений. Компенсация воздействий, приводящих к гибели отдельных видов, затруднена и требует много большего времени, чем у организмов, имеющих расселительные стадии. Результаты таких воздействий (обеднение видового состава, выпадение отдельных видов) должны наблюдаться в течение долго времени.

Во вторых, более короткие, по сравнению с макробентосом, жизненные циклы (порядка нескольких недель или месяцев) позволяют отслеживать структурные изменения в сообществах мейобентосных организмов за более короткое время.

В-третьих, большое таксономическое разнообразие и высокая плотность поселений мейобентоса делают эту группу удобным объектом для анализа последствий антропогенного воздействия на донные сообщества в целом.

Большая плотность популяций, разнообразие видов, высокая устойчивость к антропогенным и природным стрессам увеличивают привлекательность мейобентоса в качестве тест-объекта. Меньшая, чем у организмов макробентоса, продолжительность жизненных циклов позволяет использовать мейобентос для отслеживания кратковременных эффектов воздействия. Другим полезным свойством мейобентоса как объекта мониторинга является отсутствие пелагических личинок у большинства видов, что позволяет точно локализовать зону нарушений и однозначно связать ее с действием местных факторов.

Эти соображения делают мейобентос потенциально привлекательным объектом для экологического мониторинга.

На протяжении последних двух десятилетий выполнено довольно много отдельных исследований с целью выявить формы реакции мейобентосных сообществ на разные виды антропогенных нарушений. Результаты этих работ не однозначны. Перечисленные выше свойства мейобентосных сообществ могут и заметно затруднять анализ. Высокий уровень дисперсии плотности мейобентоса в масштабе первых квадратных метров значительно увеличивает стандартную ошибку и снижает порог достоверности результатов при сравнении контроля и эксперимента, а короткие жизненные циклы мейобентосных видов часто приводят к аналогичному увеличению дисперсии во времени.

Контроль качества среды на основе мейобентосных исследований может включать в себя несколько уровней. Экспресс-оценка изменений может быть получена

без детальных таксономических исследований, а лишь с использованием данных по динамике абсолютной численности и относительного обилия крупных таксонов. В специальном сравнении реакции макро- и мейобентоса на загрязнение, Р. Варвик (Warwick, 1988) показал, что анализ на уровне крупных таксонов (отряды и даже типы) оказывается более продуктивен, чем на видовом. Он предположил, что сильное антропогенное воздействие изменяет сообщества на более высоком таксономическом уровне, чем природные факторы, приводящие к изменению видового состава.

В разных морях и на разных глубинах неоднократно было отмечено, что, по мере эвтрофикации или заиления дна, меняется отношение плотности поселений гарпактицид и нематод (т.н. «копеподно-нематодное отношение» - «copepodes/nematodes ratio» - C/N или N/C) - доля нематод в мейобентосе увеличивается, а гарпактицид снижается.

Этот индекс был предложен Д. Рафаэлли и К. Мейсоном (Rafaelli, Mason, 1981). Возможность его применения как инструмента мониторинга вызвала длительную дискуссию, поскольку даже в ненарушенных сообществах, не испытывающих прямого антропогенного влияния, значения этого индекса могут различаться в десятки раз. Он очень чувствителен к глубине и характеру грунта. Д. Рафаэлли и К. Мейсон проанализировали соотношение нематод и гарпактикоидных копепод на 17 пляжах с разными типами грунта и различным уровнем органического загрязнения. Дополнительно авторы привлекли данные еще по 34 станциям из литературы. Было показано, что хотя этот индекс сильно зависит от характера грунта и глубины, но значения этого индекса в загрязненных биотопах намного выше - отношение нематод к копеподам в условиях сильного органического загрязнения должно быть 100 : 1 и более. Сразу же после публикации работы Д. Рафаэлли и К. Мейсона, на нее последовало несколько критических отзывов. Ричард Варвик (Warwick, 1981) справедливо заметил, что такой уровень загрязнения, при котором отношение нематод к копеподам (N/C) равно 100, в большинстве случаев вполне заметен на глаз или доступен обонянию и не требует специальных индексов для выявления. Изучив размерную и трофическую структуру нематод и копепод двух незагрязненных, но контрастных по типу грунта участков берега (илистую литораль и песчаный пляж), Р. Варвик снизил критические значения индекса - для незагрязненных участков песчаных пляжей значение N/C должно быть ниже 10, для илистых - менее 40. В дополнение Р. Варвик (Warwick, 1981) предложил для расчета индекса N/C использовать не всех нематод, а только трофических конкурентов гарпактицид - нематод-фитофагов, или соскребывателей (группа 2А по Визеру, см. гл.9).

Брюс Коул с соавторами (Coul, et al., 1981), подверг идею использования N/C индекса еще более резкой критике. По их мнению, нематодно/копеподное отношение вообще не может быть использовано для анализа загрязнения. Авторы проверили расчеты Д. Рафаэлли и К. Мейсона с привлечением дополнительных данных и не обнаружили корреляции между индексом и типом грунта, также они отметили большие сезонные вариации в относительном обилии нематод и копепод. «Мы не верим, что возможно упрощение очень сложной структуры сообщества мейобентоса до единственного соотношения, - заключили соавторы, - и мы боимся, что люди, незнакомые с литературой по мейофауне, попытаются использовать это соотноше-

ние как панацею для оценки загрязнения ранее, чем его применимость будет изучена». Отсутствие линейной связи между обилием разных групп мейобентоса действительно мешает использовать этот показатель во всем диапазоне типов грунтов. Причина спора между сторонниками и противниками применения метода становится понятна при взгляде на рис. 4–6 в главе «Общие закономерности количественного распределения мейобентоса», построенных на много большем числе точек, чем имелось в распоряжении участников дискуссии. Нелинейность связи обилия двух групп с модельным размером грунта, глубиной и соленостью, естественно, не позволяет обнаружить сколько-нибудь значимую корреляцию.

Однако, как отмечали и Б. Коул с соавторами (Coul, et al., 1981), и Р. Варвик (Warwick, 1981), идея использования простейшего соотношения между двумя самыми массовыми группами мейобентоса, не требующая глубокого таксономического анализа, оказалась слишком привлекательной, чтобы стать забытой. Дискуссия о применимости этого индекса продолжается то стихая, то разгораясь уже 20 лет. Относительное обилие нематод и копепоид исследовалось с тех пор в различных биотопах и при разных типах загрязнения (органическое вещество, тяжелые металлы и пр.). Проанализировав несколько трансект с разным уровнем загрязнения, Джон Ламбсхед (Lambshhead, 1984) еще раз подчеркнул, что нематоды и копепоиды реагируют на загрязнение независимо и соотношение между этими группами меняется по сезонам. Более того, в наиболее загрязненных биотопах гарпактикоидные копепоиды отсутствуют, а в умеренно загрязненных соотношение между этими группами меняется по сезонам непредсказуемым образом (Shiels, Anderson, 1985). Несколько улучшить предсказуемость результата можно, если учитывать не всех гарпактицид, а только интерстициальные формы. В следующей своей работе Дэйв Рафаэлли с соавторами (Leaver, et al. 1987) использовали эту идею, изучая реакцию различных групп копепоид в природе и микрокосмах при различных уровнях органического загрязнения. Они обнаружили, что обилие интерстициальных копепоид снижается с увеличением уровня загрязнения, тогда как обилие эпибентосных и эндобентосных (роющих) гарпактицид увеличивается при низких уровнях загрязнения и падает при высоких. Сходные результаты получили К. Мур и Дж. Стивенсон (Moore, Stevenson, 1997): на участке, загрязненном нефтью в результате аварии танкера, колебания всех интегральных параметров сообщества гарпактикоидных копепоид не показывали никакой связи с уровнем загрязнения, за исключением единственного - доли эктиносоматид (специализированных интерстициальных гарпактицид) в таксоцене.

В последующих работах было еще несколько раз показано, что соотношение отдельных экологических групп копепоид (Sandulli, Nicla-Giudici, 1990) или численность гарпактикоидных копепоид (Lee et al., 2001), является более надежным показателем загрязнения, чем нематодно/копепоидное отношение в целом.

Интегральный показатель «экологического благополучия» для таксоценов нематод - «индекс зрелости сообщества» ("maturity index"), был предложен Томом Бонгерсом (Bongers, 1990; Bongers et al., 1991). Он рассчитывается как соотношение видов с разными экологическими стратегиями. За основу разделения взяты представления о К-г-континууме в понимании современной экологии (см., например, Пианка, 1981), учитывающем различия в репродуктивном потенциале (число

яиц на особь), относительной конкурентоспособности, времени генерации, способности к расселению и устойчивости к колебаниям факторов среды. Индекс рассчитывается как сумма произведений доли вида на его ранг на шкале К-г-континуума:

$$MI = \sum (V_i \cdot R_i),$$

где V_i - ранг вида (по пятибалльной шкале), R_i - доля вида в выборке.

Основная трудность практического применения этого индекса - отсутствие точных знаний о биологии видов. Для большинства видов ранг переменной принимался, в лучшем случае, только на основании какого-либо одного признака (число яиц на самку, продолжительность жизненного цикла, устойчивость к дефициту кислорода), либо по аналогии с таксономически близким видом с известными биологическими характеристиками. Детального тестирования поведения индекса Бонгера пока проведено не было.

Еще один способ применения интегральных характеристик мейобентоса для оценки изменений среды был предложен Ванавербеке с соавторами (Vanaverbeke et al., 2003). В качестве критерия предлагается использовать размерный спектр сообщества нематод. Для построения размерных спектров в выборках по 200-300 нематод из пробы измеряется средняя длина (без нитевидной части хвоста) и максимальная ширина тела. Пересчет на биомассу производится по формуле Андраши (Andrassy, 1956) и умножается на коэффициент 0,25 для перевода в сухой вес. Показано (Vanaverbeke et al., 2003), что в восстановительных условиях по сравнению с хорошо аэрированными осадками спектры меняются от полимодальных к унимодальным, с резко выраженным пиком. Из приводимых авторами данных видно, что это связано в данном случае с изменениями в структуре доминирования - в условиях недостатка кислорода увеличивалась концентрация доминирования единственного вида *Sabatieria pulchra*.

Тщательное исследование, не ограниченное рамками экспресс-анализа соотношений массовых групп, было выполнено в ходе долговременных наблюдений за развитием сообщества мейобентоса в районе аварии танкера "Amoco Cadiz" в 1978 г. (Bodin, Boucher, 1981, 1983; Bodin, 1988; Boucher, 1981; Conan, 1982). Танкер потерпел аварию 16 марта 1978 г. у побережья Франции в нескольких милях от берега к северо-западу от Бреста, нефтяное пятно (танкер был загружен нефтью марки "Arabian Light") распространилось на большой площади. В море попало 223 000 т сырой нефти. Исследования мейобентоса проводились в трех точках побережья на протяжении 7 лет (с 1978 по 1984 г.), в первые годы отбор проб проводился ежемесячно. В пробах мейобентоса учитывались все группы многоклеточных, а гарпактикоидные копеподы определялись до вида. В изменениях мейобентосных сообществ на всех трех станциях выявлены две фазы. Первая фаза - фаза деградации - продолжалась около трех лет на разных станциях. Она состояла из двух стадий. На первой стадии наблюдалось резкое снижение численности мейобентоса, скорее всего, в результате прямого токсического эффекта углеводородов и детергентов. Численность всех групп мейобентоса в первые три месяца после аварии упала в 2-3 раза и более. Вслед за тем наступила резкая вспышка - суммарная численность организмов мейобентоса увеличилась в 7-8 раз в непосредственной близости от

места аварии и постепенно снижалась до исходных значений в течение года, одновременно наблюдалось снижение видового разнообразия копепод. По мере удаления от места аварии этот эффект был менее выражен и наблюдался с запаздыванием. На этой стадии, по мнению авторов, основную роль играло уже не столько токсическое действие углеводородов, сколько процессы их биогенной трансформации и сопутствующее им уменьшение концентрации кислорода в осадке. В 1981 г. наступил перелом: стадия «деградации и угнетения», продолжавшаяся 2-3 года у разных таксономических групп и в разных биотопах, сменилась стадией восстановления. Возврат сообществ к состоянию, близкому к исходному, продолжался около двух лет и завершился к 1983 г. На открытых берегах изменения в сообществе происходили резче, чем в защищенных бухтах, но восстановление занимало меньше времени. Анализ сезонной динамики, на фоне восстановительной сукцессии заставил авторов предположить, что эффект разлива нефти на сообщества будет очень сильно зависеть от времени года, когда произошел разлив. Наиболее опасны в данной широтной зоне разливы в летнее время - в июне-июле (Bodin 1988). Столь длительное время восстановления сообществ мейобентоса связано, очевидно, как с большой площадью нарушений, так и с длительным эффектом хронического загрязнения донных осадков.

Изменение видового разнообразия, соотношения различных экологических групп или отдельных видов, безусловно, является более точным, но, одновременно, и более сложным в применении инструментом экологического мониторинга. Изменение относительного обилия разных видов может быть связано как с последствиями воздействия, так и с сезонной или многолетней сукцессией видового состава. Выявление различных составляющих в общей динамике сообщества оказывается достаточно сложным делом. Для выявления влияния загрязнения на структуру сообществ предложен довольно большой арсенал статистических методов. Значительная часть методов была реализована в статистическом пакете PRIMER (Clark, Warwick, 1994; PRIMER). Хорошие результаты были получены с помощью кривых ранговых распределений видов (Lambshhead et al., 1983).

Однако полностью и в общем виде задача выявления антропогенной составляющей в изменение структуры сообществ мейобентоса или отдельных групп до сих пор не решена. Наибольшие трудности вызывает анализ при относительно слабых нарушениях, как, например, при невысоких уровнях хронического загрязнения. Дж. Ламбсхед (Lambshhead, 1986) изучал структуру таксоценоза нематод в незагрязненных районах и вблизи источников бытовых и промышленных стоков. Ни суммарная плотность поселений, ни соотношение экологических групп нематод не показали никаких различий. Только применение кладистического анализа и сложных статистических расчетов для анализа видовой структуры позволили различить сообщества загрязненных и незагрязненных биотопов.

Влияние на мейобентос нарушений другого рода экспериментальных тралений - было исследовано в двух типах биотопов: в Северном море на глубине 39-59 м (Schratzberger et al., 2002; Schratzberger, Jennings, 2002) и на мелководьях Адриатики (Pranow et al., 2000, 2004). В первом случае, не было выявлено достоверной разницы ни в биомассе, ни в разнообразии для нарушенных и контрольных участков. Сезонные изменения и мелкомасштабная гетерогенность в сообществах мейо-

бентоса значительно перекрывали эффект нарушения. Статистически достоверным оказалось только временное снижение видового богатства в нарушенном участке на одном из двух исследованных полигонов. Меньшая чувствительность мейобентоса, чем макробентоса, к экспериментальным тралениям может быть объяснена тем, что бим-трал взмучивает верхний слой осадка вместе с его микроскопическими обитателями, не причиняя им особенного вреда - после оседания грунта и животных, сообщество быстро восстанавливается. Это предположение отчасти подтверждается значительным снижением численности одного вида - *Microlaimus turgofrons*. Для видов этого семейства - Microlaimidae - в целом отмечена очень слабая способность к вертикальным миграциям (Schratzberger et al., 2000). Во втором случае трал для ловли гребешка нарушал верхние 6 см осадка, не изменяя его гранулометрического состава. Восстановление сообществ мейобентоса происходило за неделю (Pranowi et al., 2000). Нарушения структуры донных осадков, сходное с результатом воздействия тралов, происходит при контакте айсбергов и ледяных полей с дном. В высоких широтах нарушение дна айсбергами - достаточно частое явление, считающееся одним из главных факторов воздействия на донные сообщества в Антарктике (Dayton et al., 1970; Dayton, 1990). В водах Антарктики воздействие ледяных гор на дно прослеживается до глубины 500 м. В северных широтах ледяные поля при торошении пропахивают донные осадки на глубинах в 20-30 м. Следы ледяных полей, поставленных вертикально - «стамух», оставляют на дне глубокие борозды. Результаты воздействия айсберга на бентос и скорость восстановления бентосных сообществ были изучены в Атлантическом секторе Антарктики у побережья Южных Оркнейских островов (Peck et al., 1999). После контакта айсберга с дном на глубине 9 м, в осадке образовалось нарушенное пятно площадью около 30 м² глубиной 50-70 см. Макробентос в нем был уничтожен практически полностью, а численность основных групп мейобентоса упала на два порядка. За 80 дней наблюдений численность основных групп мейофауны (нематоды, гарпактициды) восстановилась до исходных значений. При этом оказалось, что основную роль в восстановлении мейобентоса играет пассивный перенос организмов придонными течениями во время сильных штормов.

В глубоководной зоне аналогичные исследования были проведены в Перуанском желобе (Bussau, 1993; Schriever, 1991; Vopel, Thiel., 2001), в районе разломов Кларион-Клипретон (Radziejewska, Modlitba 1999; Renaud Mornant, Gourbault, 1990; Gao et al., 2002) и в центральной части Индийского океана (Ingole et al., 1999). Эффект возможных последствий добычи железо-марганцевых конкреций в центральной части Индийского океана был исследован в ходе экспериментов по искусственному нарушению участка 3000 на 200 м. Численность мейобентоса (в первую очередь - нематод и гарпактицид) на нарушенном участке снизилась на 40 %, за пределами нарушенного участка заметных изменений обилия мейобентоса зафиксировано не было (Ingole et al., 1999).

Для получения более детальной информации о нарушениях среды большой, но не абсолютный, успех дает использование данных о видовой структуре таксоценов массовых и богатых видами групп - свободноживущих нематод и гарпактицид. В условиях антропогенного стресса обычно снижается видовое разнообразие, увеличивается концентрация доминирования, происходит смена видов. Гарпактициды

оказываются более показательной группой для мониторинга, их чувствительность к загрязнению различной природы, в целом, выше, и во многих случаях для анализа достаточно учитывать соотношение экологических групп видов.

Видовой состав мейобентоса достаточно консервативен и подвержен меньшим пространственным вариациям, чем количественные характеристики, поэтому изменение его свидетельствует, как правило, о более сильном и продолжительном воздействии, например, хроническом загрязнении. Так, хроническая эвтрофикация Венецианской лагуны привела к бурному развитию зеленых водорослей *Ulva rigida* в летнее время. Разложение водорослей осенью влечет за собой резкое снижение концентрации кислорода в придонном слое воды. Исследование мейобентоса на 42 станциях выявило существование двух мейобентосных ассоциаций, выявляемых по таксономическому составу нематод и гарпактицид. Одна ассоциация приурочена к скоплениям ульвы, вторая населяет участки дна, где водорослей мало или нет совсем. В скоплениях гниющих водорослей доминируют нематоды рода *Diploleimella* и гарпактициды *Tisbe* spp., видовое разнообразие и состав таксоцены нематод закономерно изменяются по сезонам, следуя за циклом аккумуляции и разложения водорослей, сообщества контрольных участков оказались более стабильными во времени. Для гарпактицид сезонные изменения отмечены в обеих ассоциациях, но в летний период в скоплениях водорослей снижение видового разнообразия заметнее (Villano, Warwick, 1995).

Широкие возможности для анализа хронологии изменений, происходивших в данной акватории, открываются при изучении остракод (Ruiz et al., 2006). Хорошо сохраняющиеся в донных отложениях раковинки этих животных давно и продуктивно используются для палеоокеанографических реконструкций. Исследование современных отложений позволяет фиксировать изменения, происходившие в таксоценах остракод в новейшее время, в том числе, и под влиянием антропогенных нагрузок на водоемы. Такое исследование было проведено Е.И. Шорниковым (2004) в Амурском заливе Японского моря. Исследованный по отложениям раковин состав таксоцены остракод акватории порта Владивосток претерпел существенные изменения: из 75 видов, обитавших в заливе в первой половине XX века к концу его осталось лишь 3 в наименее загрязненных участках. В наиболее загрязненных бухтах остракоды вымерли не ранее середины XX века, а в проливе Босфор Восточный, на входе в порт, - лишь несколько лет назад. По отложениям раковин удалось проследить не только обеднение фауны, но и изменения структуры таксоцены: снижение видового разнообразия и увеличение концентрации доминирования немногих видов.

Третий уровень сложности - исследование морфологических характеристик отдельных видов. При очень высоких уровнях хронического загрязнения увеличивается число морфологических аномалий - уродств - в популяциях. Так, например, Н.Г. Сергеева (1991) наблюдала появление у нематод *Terschellingia longicaudata* в окрестностях Одессы дополнительных амфидов - головных рецепторов, число и форма которых в норме является очень консервативным признаком.

На генетическом уровне исследование процессов, происходящих при различных нарушениях среды, только начинается. Так, было описано снижение генетического

разнообразия гарпактицид при загрязнении полихлорорганическими соединениями (Street et al., 1998) в окрестностях платформ по добыче газа и нефти в Мексиканском заливе. Разнообразие гаплотипов определялось по одному из участков 16S рРНК и рассчитывалось по формуле, аналогичной индексу Симпсона для разнообразия видов: $h = 1 - 2 \sum x_j^2$, где x_j - частота каждого из гаплотипов в выборке. Для пяти видов гарпактицид - *Cletodes* sp., *Enhydrosomapericoense*, *Normanella* sp., *Robertosoma* sp. и *Tachidella* sp. было показано, что разнообразие гаплотипов значительно снижается вблизи платформ. Показатель разнообразия гаплотипов h достоверно ниже в радиусе 50 м от платформ, чем на удалении 3 км (Street, Montagna, 1996). Набор загрязняющих веществ в окрестностях платформ достаточно велик: 22 формы алифатических, 46 форм ароматических углеводородов и 16 соединений тяжелых металлов. Наибольший вклад в снижение генетического разнообразия дали следующие переменные, связанные с загрязнением: суммарная концентрация всех углеводородов, алканы, кадмий, полициклические ароматические углеводороды и барий.

Более детальные экспериментальные исследования (Street et al., 1998) показали, что под влиянием загрязнения полициклическими ароматическими углеводородами (в работе использовался фентарен в концентрации 90 мкг/г) в популяции гарпактициды *Nitocra lacustris* на 30 % снижается выживаемость молоди, уменьшается плодовитость (на 30 % снижается число молодых особей на самку) и на 60 % снижается генетическое разнообразие, оцененное как разнообразие гаплотипов митохондриальной ДНК (Street et al., 1998). Еще в одной серии экспериментов (Schizas et al., 2001) высокие концентрации ДДТ привели к заметной избирательной выживаемости одного из генотипов гарпактициды *Microarthridion littorale*.

Более широкий вывод, следующий из этих, первых, исследований последствий загрязнения на генетическом уровне, заключается в том, что хроническое загрязнение акваторий приводит не только к изменению состава биологических сообществ, но существенно влияет и на генетический состав популяций. Это подтверждает предположение о том, что антропогенное воздействие способно запускать эволюционные механизмы в популяциях отдельных видов (Mokievsky, 1995).

Воздействие человека на мейобентос, как мы видим, приводит к снижению его разнообразия, как минимум, на двух уровнях: на уровне сообществ (увеличение концентрации доминирования, уменьшение числа видов) и на уровне видов (уменьшение уровня полиморфизма популяций). Индексы разнообразия видов в сообществах и гаплотипов в популяциях ведут себя принципиально одинаково. В этом отношении мейобентос реагирует на нарушения принципиально также, как любое другое сообщество организмов. Для мейобентоса пока не удалось обнаружить лишь один существенный эффект, обычно проявляющийся в сообществах при нарушениях - увеличение разнообразия при низких уровнях воздействия.

Крайняя степень нарушения среды обитания - полная дефаунация грунта. Эксперименты по колонизации стерильных субстратов моделируют процесс восстановления или формирования сообщества на безжизненных субстратах. Такие эксперименты были поставлены на нескольких группах мейобентоса в разных биотопах. На литорали Белого моря механизм колонизации стерильных субстратов был исследован в хорошо изученном сообществе на литорали губы Кислой (Zviagintseva, Mokievsky, 1996). Механизмы реколонизации стерильных субстратов исследовали

Чандлер и Флитер (Chandler, Fleeger, 1983). Они показали, что заселение может идти как путем активной миграции в толще грунта, так и через перенос организмов волнами. Заселение небольших по площади нарушенных участков гарпактицидами происходит, преимущественно, через воду и происходит достаточно быстро - в экспериментах плотность гарпактицид и их науплиев сравнивалась с контрольной через 48 часов. Восстановление плотности поселений нематод шло гораздо медленнее. Нематоды могут заселять нарушенные участки обоими способами, но 29 дней оказалось недостаточно для восстановления начальной плотности.

Эксперименты с колонизацией стерильных субстратов проводили Олафсон и Мур (Olafsson, Moore, 1990; 1992) на литорали Шотландии. Через месяц после установки контейнеров, плотность нематод оставалась в три раза меньше, чем на исходном грунте, через три месяца плотность гарпактицид достигла исходных значений, плотность поселений нематод оставалась ниже контрольной.

Большая плотность популяций, разнообразие видов, высокая устойчивость к антропогенным и природным стрессам увеличивают привлекательность мейобентоса в качестве тест-объекта. Меньшая, чем у организмов макробентоса продолжительность жизненных циклов теоретически позволяет использовать мейобентос для отслеживания кратковременных эффектов воздействия. Другим полезным свойством мейобентоса как потенциального объекта мониторинга является отсутствие пелагических личинок у большинства видов, что позволяет точно локализовать зону нарушений и однозначно связать ее с действием местных факторов.

Подводя итоги имеющимся наблюдениям и экспериментам можно отметить, что данные о суммарной плотности мейобентоса или его отдельных групп дают мало информации о характере и степени антропогенного воздействия. Заметные и статистически достоверные изменения численности мейобентосных организмов происходят только при очень высоком уровне антропогенной нагрузки. Восстановление суммарной численности мейобентоса и его ведущих групп происходит, в зависимости от площади нарушения и его интенсивности, за несколько дней, недель или месяцев. Более информативным (но и гораздо более трудоемким) можно считать изучение видового состава массовых групп, в первую очередь - нематод и гарпактицид. Воздействие человека приводит к снижению их разнообразия, как минимум, на двух уровнях: на уровне сообществ (увеличение концентрации доминирования, уменьшение числа видов) и на уровне видов (уменьшение уровня полиморфизма популяций). Индексы разнообразия видов в сообществах и гаплотипов в популяциях ведут себя принципиально одинаково. В этом отношении мейобентос реагирует на нарушения принципиально также как любое другое сообщество организмов. Для мейобентоса пока не удалось обнаружить лишь один существенный эффект, обычно проявляющийся в сообществах при нарушениях —увеличение разнообразия при низких уровнях воздействия.

Развитие молекулярно-генетических методов могут дать более надежный инструмент для быстрого анализа последствий антропогенного воздействия. По мере совершенствования технических средств анализа генетической структуры популяций, этот подход может оказаться менее трудоемким, но не менее информативным, чем анализ видовой структуры таксоценов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Актуальные проблемы изучения мейобентоса

В 1984 г. Кулл и Пальмер (Coull, Palmer, 1984), написали, что «самая легкая часть мейобентосных исследований уже выполнена». Действительно, к этому времени, трудами большой группы исследователей, было получено представление обо всех основных аспектах жизни мейобентосных организмов и был определен круг проблем, требующих более детального исследования. Среди них - изучение наиболее труднодоступных биотопов Океана, в первую очередь - его глубоководных зон и высокоширотных областей, а также исследования, требующие длительной и кропотливой работы, такие, как изучение жизненных циклов и других аспектов биологии отдельных видов мейобентоса. Спустя десять лет Олаф Гире (Giere, 1993) составил свой список актуальных проблем мейобентологии. Этот список включал 12 наиболее важных нерешенных, с точки зрения автора, задач этой науки. На протяжении следующего десятилетия часть задач, сформулированных О. Гире, в какой-то степени была решена. За последние годы получено много новой информации о мелкомасштабном распределении мейобентосных организмов.

В работах последних лет авторы перешли от накопления фактических данных к описанию механизмов формирования мелкомасштабной структуры и выявлению причин, определяющих распределение популяций в микромасштабе. Заметный успех достигнут в описании тиобиоса и других восстановительных биотопов, выявлены общие особенности пространственной структуры сообществ этих зон. Большой прогресс достигнут также в использовании мейобентоса как инструмента оценки и контроля за состоянием морских экосистем. На какое-то время можно считать закрытым вопрос об общих закономерностях количественного распределения мейобентоса в океанах по глубинным и широтным зонам.

Подводя итоги современному состоянию изученности мейобентоса, можно снова попытаться обозначить основные лакуны в наших знаниях. Первое, что обращает на себя внимание, это большая неравномерность изучения разных глубинных зон Океана. По понятным причинам число исследований убывает с глубиной в геометрической прогрессии. Поэтому, если о мейобентосе литорали и верхней сублиторали мы имеем достаточно полное представление, то мейобентос, обитающий на глубинах свыше километра, до сих пор известен по единичным сборам, хотя количество их увеличивается с каждым годом. Это касается и количественных характеристик, и видового состава. Столь же неравномерно изучены и различные таксономические группы. Таксономическое изучение всех групп мейофауны, по-прежнему, остается одной из актуальных задач мейобентологии. Недостаток достоверных таксономических знаний тормозит развитие зоогеографических исследований этой группы. Пока получены лишь самые первые представления об общих закономерностях видового разнообразия мейобентосных групп в географическом масштабе.

Очень медленно идет и накопление фактических данных по биологии отдельных видов. Современные знания позволяют вывести целый ряд закономерностей, справедливых для мейобентоса в целом, но для любого отдельно взятого вида оп-

ределить его место в сообществе микроскопических организмов весьма и весьма трудно.

Переходя от объектов к проблемам, можно перечислить несколько, на взгляд автора, наиболее интригующих, не пытаясь, однако, расставлять приоритеты.

1. Популяционная структура вида мейобентосных организмов и структура популяций.

2. Происхождение мейобентоса и эволюционные тенденции в разных таксономических группах. Филогенетические отношения размерных групп в пределах одного крупного таксона. Эволюционный возраст мейофауны.

3. Функционально-морфологический анализ признаков, их адаптивность и связь с образом жизни. В связи с этим - проблема возраста мейобентосных видов, градиенты видового разнообразия, существование биогеографических границ.

4. Межвидовые взаимоотношения в таксоценах, механизмы, поддерживающие высокое видовое разнообразие в локальных таксоценах ряда таксономических групп.

5. Взаимодействия макро- мейо- и микробентоса, особенно - изучение межвидовых отношений и организация сообществ в глубоководной зоне.

6. Для России актуальным остается изучение мейобентоса отдельных регионов. В их числе - моря Сибири и Дальнего Востока (особенно - его севера), Каспийское море и российская часть Балтики.

Можно предположить, что в ближайшие годы исследование морского мейобентоса и его отдельных групп будет оставаться одним из наиболее актуальных направлений биоокеанологии, наблюдающийся в последние годы «взрывной» рост числа исследований и публикаций заставляет ожидать существенного приращения знаний об этом все еще загадочном компоненте морского бентоса. Я хочу от души пожелать успеха всем, кто займется изучением удивительного и, по-прежнему, неизведанного мира микроскопических многоклеточных, и буду очень рад, если эта книга привлечет новых исследователей морского мейобентоса.

ЛИТЕРАТУРА

- Агарова И.Я., Воронова М.Н., Гальцова В.В., Иоффе Б.И., Летова Н.В., Стрельцов В.Е., Стрельцова СИ. 1976. Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Дальнего пляжа. В кн.: Экологические исследования песчаной литорали. Апатиты: ПИНРО. С. 95-186.
- Адрианов А.В. 1991. Некоторые особенности биологии киноринх (Cephalorhyncha, Kinorhyncha) // Экол. моря. Т. 39. С. 57-61.
- Адрианов А.В., Малахов В.В. 1994. Киноринхи. М.: «Наука». 257 с.
- Адрианов А.В., Малахов В.В. 1999. Головохоботные черви (Cephalorhyncha) Мирового океана (Определитель морской фауны). М.: КМК. 328 с.
- Азовский А.И. 2001. Соотношение пространственно-временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы // Журн. общ. биол. Т. 62. № 6. С. 451-459.
- Азовский А. И. 2003. Масштабно- ориентированный подход к изучению пространственной структуры сообществ. Диссертация на соискание учёной степени доктора биологических наук - М.: МГУ. 250 с. (рукопись)
- Азовский А.И., Чертопруд М.В. 1997. Анализ пространственной организации сообществ и фрактальная структура литорального бентоса // Докл. Акад. Наук. Т. 356. Вып. 5. С. 713-715.
- Азовский А.И., Чертопруд М.В. 1998. Масштабно-ориентированный подход к анализу пространственной структуры сообществ // Ж. общ. биол. Т. 59. № 2. С. 117-136.
- Александрова В.Д. 1969. Классификация растительности. Л.: «Наука». 274 с.
- Аминова Д.А., Гальцова В.В. 1979. Видовой состав и сезонное распределение свободноживущих нематод в губе Чупа Белого моря // Зоол. ж. Т. 57. Вып. 9. С. 1311-1318.
- Анциферова М.А. 2004. Фауна и экология галакарид литорали и sublиторали Белого моря. Дипломная работа. МГУ, Биологический ф-г. 66 с. (рукопись).
- Бек Т.А. 1990. Трофическая структура прибрежного сообщества Белого моря // Тр. БС МГУ, М.: МГУ. Вып. 7. С. 55-70.
- Беклемишев В.Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т. 56. С. 3-30.
- Беклемишев К.В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М.: «Наука». 291 с.
- Бурковский И.В. 1992. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. М.: Изд. МГУ. 208 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология (в 2-х томах). М.: «Мир». 477 с, 667 с.
- Бисеров В.В. 1998. Пресноводные тихоходки некоторых районов СССР // Зоол. ж. Т. 67. Вып. 12. С. 1798-1811.
- Боженова О.В., Степанянц С.Д., Шереметевский А. М. 1989. Первое обнаружение мейобентосной книдарии *Boreohydra simplex* (Hydrozoa, Athecata) в Белом море // Зоол. ж. Т. 68. Вып. 7. С. 11-16.
- Василевич В.И. 1972. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. М. ВИНТИ. Т. 1. С. 7-83.
- Виноградова Н.Г., Беляев Г.М., Гебрук А.В., Живаго А.В., Каменская О.Е., Левитан М.А., Романов В.Н. 1993. Исследования Оркнейского желоба в 43-м рейсе НИС «Дмитрий Менделеев». Геоморфология, донные отложения и донная фауна. В кн.: Глубоководная донная фауна южной части Атлантического океана. Тр. ИО РАН. Т. 127. С. 9-33.
- Воеводин Д.Н. 1996. Питание молоди рыб полярной камбалы на различных типах литорали Кандалакшского залива Белого моря. Курсовая работа. М. МГУ. 56 с. (рукопись).

- Воеводин Д.Н., 1997. Питание молодежи полярной камбалы в литоральном садке и ее воздействие на прибрежный мейобентос Белого моря. Дипломная работа. М. МГУ. Биологический ф-т. 77 с.
- Воробьева Л.А. 1999. Мейобентос украинского шельфа Черного и Азовского морей. Киев: «Наукова думка». 300 с.
- Гальцова В.В. 1976. Свободноживущие морские нематоды как компонент мейобентоса губы Чупа Белого моря. В сб.: Нематоды и их роль в мейобентосе. (Исслед. Фауны морей, т. 15 (23)). Л. С. 165-270.
- Гальцова В.В. 1981. Некоторые закономерности вертикального распределения свободноживущих нематод. В сб.: Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л. С. 27-31.
- Гальцова В.В. 1991. Мейобентос в морских экосистемах (на примере свободноживущих нематод) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 224. 240 с.
- Гальцова В.В., Аминова Д.А. 1978. Состав и сезонное распределение мейофауны в губе Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) // Биол. моря. № 6. С. 23-32.
- Гальцова В. В., Мокиевский В.О. 1990. Вертикальное распределение мейобентоса в фунте. В сб.: Питание и биоэнергетика морских беспозвоночных. М.: ИО АН СССР. С. 110-126.
- Гальцова В.В., Павлюк О.Н. 1987. Мейобентос бухты Алексева (залив Петра Великого, Японское море) в условиях мариккультуры приморского гребешка. Владивосток. ИБМ ДВНЦ. Препринт № 20. 49 с.
- Гальцова В.В., Павлюк О.Н. 1994. Сезонные изменения плотности поселения свободноживущих нематод в условиях мариккультуры гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в бухте Алексева острова Попова Японского моря // Биол. моря. Т. 20. № 2. С. 120-125.
- Гальцова В.В., Павлюк О.Н. 2000. Сезонная динамика плотности поселения мейобентоса в Амурском заливе Японского моря // Биол. моря. Т. 26. № 3. С. 160-165.
- Гальцова В.В., Платонова Т.А. 1980. Распределение мейобентоса на илисто-песчаном пляже Дальнезеленецкой губы Баренцева моря // Биол. моря (Влад.). № 2. С. 15-20.
- Грезе И.И. 1977. Амфиподы Черного моря и их биология. Киев: «Наукова думка». 154 с.
- Грейг-Смит П. 1967. Количественная экология растений. М. «Мир». 358 с.
- Догель В.А. 1981. Зоология беспозвоночных. М.: «Высшая школа». 605 с.
- Дука Л.А. 1978. Трофические комплексы личинок и мальков рыб в прибрежной зарослевой зоне Черного моря // Вопр. ихтиологии. Т. 18. Вып. 1. С. 42-53
- Дука Л.А., Гордина А.Д. 1971. Видовой состав и питание молодежи рыб Черного моря в зарослях цистозеры // Биол. моря (Киев). Вып. 23. С. 133-159
- Евдонин Л. А. 1977. Хоботковые ресничные черви *Kalyptrorhynchia* фауны СССР и сопредельных стран. В серии: Фауна СССР. Турбеллярии. Т. I, вып. 1. Л.: «Наука». 400 с.
- Жуков Е.И. 1985. Переработка донного осадка пескожилом *Arenicola marina* на литоральной отмели Восточного Мурмана // Многощетинковые черви. Морфология, систематика, эволюция. Исслед. фауны морей. Т. 34 (42). Л., Зоол. ин-т. С. 35-39.
- Заика В.Е., Макарова Т.П. 1990. Продукция зообентоса Черного моря // Экол. моря. Т. 34. С. 82-87
- Зенкевич Л.А., Барсанова Н.Г., Беляев Г.М. 1960. Количественное распределение донной фауны в абиссали Мирового океана // Докл. АН СССР. Т. 130. Вып. 1. С. 183-186.
- Зенкевич Л.А., Филатова З.А., Беляев Г.М., Лукьянова Т.С., Суетова И.А. 1971. Количественное распределение зообентоса в Мировом океане // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т.3. С. 27-33.

- Иванков В.Н., Андреева В.В., Тяпкина Н.В., Рухлов Ф.Н., Фадеева Н.П. 1999. Биология и кормовая база тихоокеанский лососей в ранний морской период жизни. Владивосток, изд. Дальневосточного Ун-та. 259 с.
- Кашкаров Д.Н. 1945. Основы экологии животных. Л. Учпедгиз. 383 с.
- Киселева М.И. 1975. Пищевые спектры некоторых донных беспозвоночных Черного моря // Зоол. ж. Т. 54. Вып. 11. С. 1595-1601.
- Киселева М.И. 1981. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. Киев, «Наукова думка». 164 с.
- Киселева М.И., Витюк Д.М. 1970. Питание полихет сем. Capitellidae в Черном море. В кн.: Эколого-морфологические исследования донных организмов. Киев: «Наукова думка». С. 67-75.
- Колесникова Е.А. 1979. Суточные миграции мейобентоса в зарослях цистозеры Севастопольской бухты // Биол. моря (Киев). Т. 48 С. 55-60.
- Колесникова Е.А. 1991. Мейобентос фитали Черного моря // Экология моря. Т.39. С.76-81
- Колесникова Е. А., Повчун А. С, Серенко И. В. 1993. Миграции мейобентоса в прибрежной зоне Черного моря // Гидробиол. ж. Т. 29. № 6. С. 36-45.
- Корнев П.Н. 2004. Первое нахождение представителей подкласса Tantulocarida в Белом море // Зоол. беспозв. Т. 1. Вып. 1. С. 73-78.
- Корнев П.Н., Чертопруд Е.С. 2008. Веслоногие ракообразные отряда Harpacticoida Белого моря: морфология, систематика, экология. М.: КМК. 379 с.
- Корнев П.Н., Чесунов А.В. 2005. Тантулокариды — микроскопические обитатели Белого моря // Природа. № 2. С. 13-18.
- Краснова Е.Д. 1998. О возможности пассивного переноса свободноживущих литоральных нематод придонными водными течениями. В кн.: Юбилейная научная конференция Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова Московского Государственного Университета им. М.В. Ломоносова: материалы. М.: Изд. ББС МГУ. С. 50-52.
- Краснова Е.Д. 1998а. Пассивные горизонтальные миграции у литоральных нематод. В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Материалы VII Международной конференции, сентябрь 1998 г., Архангельск. С.-Петербург. С. 90-91.
- Краснова Е.Д. 1999. Литоральный мейобентос в прибрежном планктоне. В кн.: Материалы IV научной конференции Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова Московского Государственного Университета им. М. В. Ломоносова ББС МГУ, 11 — 12 августа 1999 года. М.: Изд. ББС МГУ. С. 38^10.
- Краснова Е. Д. 2003. Экология морской свободноживущей нематоды *Metachromadora (Chromadoropsis) vivipara* (De Man 1907) в Белом море. Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук. Москва. 186 с. (рукопись)
- Краснова Е.Д. 2006. Мейобентос в планктоне: случайность или закономерность? В кн.: Материалы X научной конференции Беломорской биологической станции МГУ. Сб. статей. М.: Изд. «Гриф и К». С. 63-67.
- Краснова Е.Д., Беэр Т.Л. 2006. Бентосные нематоды в планктоне Ругозерской и Чернореченской губ (Кандалакшский залив Белого моря) // Труды ББС МГУ. Т. 10. С. 92-97.
- Краснова Е.Д., Воеводин Д.Н. 1997. Размерная избирательность в питании молоди полярной камбалы свободноживущими нематодами. В кн.: Материалы II научной конференции Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова МГУ имени М.В. Ломоносова. 10-11 августа 1997 года. М.: Изд. Беломорской биол. ст. Моск. ун-та. С. 42^14.

- Краснова Е.Д., Воеводин Д.Н. 1998. Питание молодежи полярной камбалы в литоральном садке и ее воздействие на прибрежный мейобентос Белого моря (район Великой Салмы). В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Материалы VII Международной конференции, сентябрь 1998 г., Архангельск. С.-Петербург. С. 162-163.
- Краснова Е.Д., Воронов Д.А. 1999. Скорость оседания свободноживущих литоральных нематод. В кн.: Материалы IV научной конференции Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова Московского Государственного Университета им. М. В. Ломоносова ББС МГУ, 11-12 августа 1999 года. М.: Изд. ББС МГУ. С. 40-42.
- Краснова Е.Д., Воронов Д.А. 2006. Роль пресного стока в выносе мейобентоса за пределы литорали // Тр. ББС МГУ. Т. 10. С. 98-103.
- Краснова Е.Д., Молоканова И.А. 1998. Изменчивость морфологических признаков у беломорской свободноживущей нематоды *Metachromadora vivipara* De Man, 1907. В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Материалы VII Международной конференции, сентябрь 1998 г., Архангельск. С.-Петербург. С. 92-93.
- Краснова Е.Д., Пегова А.Н. 1995. Межпопуляционные различия свободноживущей нематоды *Chromadoropsis vivipara* de Man из местообитаний с разной антропогенной нагрузкой // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря Мат. докл. конфер. С.-Петербург. С. 74—75.
- Лосовская Г.В. 1977. Экология полихет Черного моря. Киев, «Наукова думка». 90 с.
- Маккавеева Е.Б. 1966. К биологии *Halacarellus basteri* (Lohm) в Черном море. В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. Киев: «Наукова думка». С.38-46.
- Маккавеева Е.Б. 1966. Беспозвоночные зарослей макрофитов Черного моря. Киев: «Наукова думка». 227 с.
- Малахов В. В. 1974. Жизненный цикл свободноживущей морской нематоды *Pontonema vulgare* Bastian, 1965 // Вестник МГУ, сер. биол. N 1. С. 10-14.
- Малахов В. В. 1974а. Постэмбриональное развитие свободноживущей морской нематоды *Pontonema vulgare* Bastian, 1865. В кн.: Биология Белого моря. М.: Изд-во МГУ. Т. 4. С. 148-153.
- Малахов В.В. 1980. Cephalorhyncha - новый тип животного царства, объединяющий Priapulida, Kinorhyncha, Gordiacea, и система первичнополостных червей // Зоол. ж. Т. 59. Вып. 4. С. 485-499 .
- Малахов В.В. 1986. Нематоды: строение, развитие, система. М.: «Наука». 215 с.
- Мастепанова ЭА. 2004. Интерстициальные полихеты морей России // Зоол. беспозв. ТЛ. Вып. Г С. 59-64.
- Матвеева Т.А., Никитина Н.С., Черновская Е.Н. 1955. Причины и следствия неравномерности распределения червей *Fabricia sabella* и *Arenicola marina* на литорали // Докл. АН СССР. Т. 105. В. 2. С. 370-373.
- Мельников И.А. 1989. Экосистема арктического морского льда. М.: ИО РАН. 192 с.
- Миркин Б.М. 1984. Антропогенная динамика растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. М. ВИНТИ. Т. 5. С. 139-232.
- Миркин Б.М. 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: «Наука». 137 с.
- Миронов А.Н. 1990. Фаунистический подход к изучению современных экосистем // Океанология. Т. 30. Вып. 6. С. 1006-1012.

- Миронова Н.В. 1951. Веслоногие подотряда Naupacticoidea как пища молоди тресковых рыб // Докл. АН СССР. Т. 79. Вып. 5. С. 891-849.
- Мокиевский В.О. 1987. Питание морских свободноживущих нематод. В кн.: Питание морских беспозвоночных и его роль в формировании сообществ. М.: ИО АН СССР С.96-103.
- Мокиевский В. О. 1988. Пространственная структура сообщества нематод на литорали Белого моря. В кн.: Структурно-функциональные исследования морского бентоса. М.: ИОАН СССР. С.20-38.
- Мокиевский В.О.1990. Сезонные изменения в сообществе литоральных нематод. В кн.: Питание и биоэнергетика морских беспозвоночных. М.: ИО АН СССР. С. 148-149.
- Мокиевский В. О., Азовский А. И. 1996. Иерархическая организация донных сообществ: масштабы и размеры. В кн.: Научная конференция Беломорской биостанции МГУ, посвященная памяти Н.А. Перцова. М.: ББС МГУ. С. 28-31.
- Мокиевский В.О., Каменская О.Е. 2002. Мейобентос гидротермальных зон и других восстановительных биотопов. В кн.: А.В. Гебрук (ред.), Биология гидротермальных систем. М. С. 237-253.
- Мокиевский В. О., Малых Е. А. 2002. О методах количественного учета мейобентоса // Океанология. Т. 42. Вып. 2. С. 249-253.
- Мокиевский В.О., Удалов А.А., Азовский А.И. 2004. О количественном распределении мейобентоса на шельфе Мирового Океана// Океанология. Т. 44. Вып. 1. С. 110-120.
- Мокиевский В.О., Удалов А.А., Азовский А.И. 2007. О количественном распределении мейобентоса глубоководных зон Мирового океана // Океанология. Т. 47. Вып. 6. С. 857-874.
- Мокиевский В.О., Филиппова К.А., Чесунов А.В. 2005. Фауна нематод, ассоциированная со скоплениями отмерших макрофитов в sublиторали Белого моря // Океанология. Т.45. Вып. 5. С. 728-736.
- Наумов А.Д. Оленин А.В. 1981. Зоологические экскурсии на Белом море. Л.: Изд. Ленингр. ун-та. 176 с.
- Несис К.Н. 1977. Общие экологические понятия в применении к морским сообществам. Сообщество как континуум. В кн.: Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: «Наука». С. 5-13.
- Озолиньш А.В. 1987. Некоторые методические вопросы изучения пространственной структуры донной фауны на примере губы Порья Белого моря // Биол. моря. №1. С. 62-68.
- Озолиньш А.В. 1990. Распределение полихет на мягких грунтах Дальневосточного морского заповедника (Японское море): структурный анализ // Зоол. ж. Т. 69. Вып. 11. С. 25-36.
- Охлопков Ю.Р. 2003. Питание свободноживущих нематод из семейств Selachinematidae и Rrichtersiidae в Белом море // Тр. ББС им. Н.А.Перцова. Т.9. Материалы VII Международной конференции 10-11 августа 2002 г. М. КМК. С. 127-139.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: «Мир». 399 с.
- Павлюк О.Н. 1990. Сезонная динамика плотности поселения нематод на песчаной отмели острова Попова Японского моря. В кн.: Биология морских беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 97-103.
- Павлюк О.Н. 1998. Сезонная динамика плотности поселения нематод в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. Т. 24. № 4. С. 253-257.

- Павлюк О.Н. 2000. Сезонная динамика плотности поселения массовых видов и трофических групп свободноживущих морских нематод // Биол. моря. Т. 26. № 6. С. 377-384.
- Павлюк О. Н., Преображенская Т. В., Тарасова Т. С. 2001. Межгодовые изменения в структуре сообществ мейобентоса бухты Алексеева Японского моря // Биол. моря. Т. 27. №. 2. С. 127-132.
- Парсонс ТР., Такахаши М., Харгрейв Б. 1982. Биологическая океанография. М.: «Легкая и пищевая пром-сть». 432 с.
- Платонова Г.А. 1968. Класс Круглые черви. В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев. «Наукова думка». Т.1. СИ 1-182.
- Преображенская Е. С. 1990. Кормовое поведение и биотопическое распределение птиц Поветлужья. В кн.: Экологическая ординация и сообщества. М. «Наука». С. 79-112
- Рудэску Л. 1968. Класс Брюхооресничные. В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев. «Наукова думка». Т1. С. 220-236.
- Рупперт Э.Э., Фокс Р.С, Барнс Р.Д. 2008. Зоология беспозвоночных. Т. 2. Низшие целомические животные. М.: Изд. центр «Академия». 437 с.
- Рыбников П.В. 1993. Пространственная организация сообществ зооэпибионтов филлофоры ребристой (*Phyllophora nervosa*) на скалистой сублиторали Черного моря. В кн.: Биология черноморских агарофитов: *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. М.: ИО РАН. С. 113-122.
- Рыбников П.В. 1993а. Распределение седентарных эибионтов на талломах прикрепленной *Phyllophora nervosa*. В кн.: Биология черноморских агарофитов: *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. М.: ИО РАН. С. 131-137.
- Рыбников П.В. 1993б. Природный комплекс абиотических факторов на скалистой сублиторали Черного моря. В кн.: Биология черноморских агарофитов: *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. М.: ИО РАН. С. 107-112.
- Рыбников П.В., Азовский А.И. 1997. К фауне и экологии Naupacticoidea песчано-илистой литорали Белого моря. В кн.: Материалы 2-й научной конференции ББС МГУ. М.:МГУ. С. 48-61.
- Свешников В.А., Алигаджиев М.М. 1989. Жизненные формы бентосных беспозвоночных Каспийского моря. Махачкала. 128 с.
- Свешников В.А., Кантор Ю.И. 1985. Система жизненных форм двустворчатых моллюсков // Докл. Акад.Наук. Т. 283. Вып. 1. С. 235-239.
- Свешников В.А., Станкявичюс А.Б. 1987. Система жизненных форм морских переднежаберных брюхоногих моллюсков (Gastropoda, Pectinibranchia) // Докл. Акад. Наук. Т. 295. Вып. 5. С. 1268-1271.
- Сергеева Н.Г 1991. Необычная полиамфидность природной популяции *Terschellingia longicauda* de Man, 1907 (Nematoda, Monhysterida) в Черном море//Экол. моря. Вып. 39. С. 70-73.
- Серикова М.В. 2003. Распределение нематод на границе суши и моря на литорали ББС. Дипломная работа. Москва. МГУ. Биологический ф-т. 56 с. (рукопись)
- Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. «Высшая школа». 378 с.
- Серябрякова ТИ. 1972. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги Науки и техники. Ботаника. М. ВИНТИ. Т. 1. С. 84-169.
- Соколов И. И. 1952. Водяные клещи. Фауна СССР. Паукообразные. Т.5. Вып. 5. М.: Изд-во АН СССР. 200 с.

- Списки видов свободноживущих беспозвоночных Евразийских морей и прилежащей глубоководной части Арктики. 2001. Б.И.Сиренко (Ред.). Исслед. фауны морей. Т. 51(59). С.Петербург: ЗИН РАН. 131 с.
- Списки видов свободноживущих беспозвоночных Евразийских морей и прилежащей глубоководной части Арктики. 2001. Б.И.Сиренко (Ред.). Исслед. фауны морей. Т. 51(59). С.Петербург: ЗИН РАН. 131 с.
- Стрельцов В.Е., Агарова И.Л. 1976. О зональности распределения фауны на литоральных отмелях Мурмана. В кн.: Экологические исследования песчаной литорали. Апатиты: Изд. КФ АН СССР. С. 67-79.
- Сулей М. 1989. Введение. В кн.: Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М.: «Мир». С. 10—22.
- Тарасов В.Г., Пропп М.В., Пропп Л.Н., Каменев Г.М., Блинов С.В. 1985. Гидротермальные проявления и специфическая водная экосистема в кальдере Кратерной (Курильские острова), Владивосток. ИБМ ДВО АН СССР. 130 с.
- Тиунов А.В. 2007. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Изв. РАН. Сер. Биол. № 4. С. 475-489.
- Удалов А.А., Азовский А.И., Бурковский И.В., Чертопруд Е.С. 2002. Влияние экспериментального увеличения плотности мейобентоса на сообщество песчаной литорали Белого моря // Океанология. Т. 42. Вып. 1. С. 106-115.
- Удалов А.А., Бурковский И.В. 2002. Роль мезобентоса в размерной структуре литоральной экосистемы // Океанология. Т. 42. Вып. 3. С. 527-536.
- Удалов А.А., Бурковский И.В., Столяров А.П., Колобов М.Ю. 1999. Влияние организмов мейобентоса на молодь *Hydrobia ulvae* в сообществе песчаной литорали Белого моря // Океанология. Т. 39. Вып. 1. С. 93-97.
- Филипьев И. Н. 1918. Свободноживущие морские нематоды окрестностей Севастополя // Тр. Особой зоол. лаб. Севаст. биол. ст. Росс. акад. наук. Т. 2. Вып. 4. С. 1-350.
- Филипьев И. Н. 1921. Свободноживущие морские нематоды окрестностей Севастополя // Тр. Особой зоол. лаб. Севаст. биол. ст. Росс. акад. наук. Т. 2. Вып. 4. С. 351-614.
- Филипьев И.Н. 1922. Новые данные о свободных нематодах Черного моря // Тр. Ставроп. с.-х. ин-та. Т.1. Вып. 16. 184 с.
- Харин Н.Н. 1968. Класс Коловратки. В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев: «Наукова думка». Т.1. С. 183-219.
- Хлебович В.В. 1959. Новый случай хищничества у полихет // Природа. № 9. С. 37-41.
- Цейтлин В.Б., Мокиевский В.О., Азовский А.И., Золтведел Т. 2001. Изучение размерной структуры мейобентоса методом просеивания (на примере свободноживущих нематод Арктического бассейна) // Океанология. Т. 41. Вып. 5. С. 745-750.
- Чекановская О.В. 1962. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М.-Л.: Изд. АН СССР. 411 с.
- Чертопруд М.В., Азовский А.И. 2000. Пространственная неоднородность макробентоса беломорской литорали в различных масштабах рассмотрения // Журн. общ. биол. Т. 61. № 1. С. 47-63.
- Чертопруд Е.С. 2005. Пространственно-временная изменчивость сообщества Nematocystica (Copepoda) литорали Белого моря. Авт. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М. МГУ. 24 с.
- Чесунов А.В. 1981. О географическом распространении водных свободноживущих нематод. В кн.: Эволюция, систематика и экология свободноживущих нематод. Л.: Изд. ЗИН АН СССР. С. 88-95.

- Чесунов А.В. 1986. О систематическом положении нематод *Odontobius ceti* Roussel de Vauzeme, 1834 (Chromadoria) - симбионта усатых китов // Биол. науки. Вып. 10. С. 30-35.
- Чесунов А.В. 1986а. Новая свободноживущая нематода, связанная с морским арктическим льдом // Зоол. ж. Т.65. Вып. 12. С. 1782-1787.
- Чесунов А.В. 1989. Морские комменсальные нематоды. Разнообразие, экология, адаптации, филогенетические связи. В кн.: Симбиоз у морских животных. М. ИЭМЭЖ. С. 20-59.
- Чесунов А.В. 2007. Биология морских нематод. М.: КМК. 367 с.
- Чесунов А.В., Милютин Д. М., Евсеев А. В., 2000. Многоклеточные паразиты простейших // Природа. № 3. С. 6-12.
- Чесунов А.В., Плетникова М. В. 1986. Новые сведения о комменсальных нематодах из рода *Gammarinema* Kinne et Gerlach, 1953 (Chromadoria: Monhysterida) // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т. 91. Вып. 2. С. 73-83.
- Чесунов А.В., Портнова Д.А. 2005. Свободноживущие нематоды в сезонном прибрежном льду Белого моря. Описание *Heiminema obliquorum* gen.n., sp.n. (Nematoda, Monhysteroidea) // Зоол. ж. Т. 84. С. 899-914.
- Численко Л.Л. 1961. О существовании «размерного разрыва» в морской фауне литорали и сублиторали // Докл. АН СССР. Нов. сер. Т. 137. Вып. 2. С. 431-435.
- Численко Л.Л. 1961а. Роль Nаrрacticoida в биомассе мезобентоса некоторых биотопов фитали // Зоол. ж. Т. 60. вып. 7. С. 983-995.
- Численко Л.Л. 1968. Номограммы для определения веса водных организмов по размеру и форме тела. Л.: «Наука». 195 с.
- Чусова Е.А. Микрораспределение разных стадий *Mesochra lilljeborgi* Voeck и *Stenhelia palustris* Brady (Nаrрacticoida) в верхнем горизонте песчаной литорали Кислой губы Кандалакшского залива Белого моря // Тр. Беломор. биол. ст. МГУ. 1980. Т. 5. С. 93-102.
- Шарова И.Х. 1981. Жизненные формы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: «Наука». 360 с.
- Шварц Е.А., Шефтель Б.И. 1990. Экологическая ординация в геозоологических исследованиях. В кн.: Экологическая ординация и сообщества. М.: «Наука». С. 3-15.
- Шефтель Б.И. 1990. Анализ пространственного распределение землероек в средней Енисейской тайге. В кн.: Экологическая ординация и сообщества. М.: «Наука». С. 15-32.
- Шереметьевский А. М. 1991. К вопросу о компенсации развития макробентоса мейобентосом на примере мидиевых банок Белого моря // Экол. моря. № 39. С. 89-92.
- Шереметьевский А. М. 1987. Роль мейобентоса в биоценозах шельфа южного Сахалина, восточной Камчатки и Новосибирского мелководья. Исслед. фауны морей. Л.: «Наука». Т. 35. 135 с.
- Шишкина О.В. 1972. Геохимия морских и океанических иловых вод. М.: «Наука». 228 с.
- Шорников Е.И. 2004. Мониторинг состояния среды по остракодам. В кн.: Дальневосточный морской заповедник. Исследования. Владивосток: «Дальнаука». Т. 1. С. 656-659.
- Шорников Е.И. 1981. Остракоды Vуthocytheridae дальневосточных морей. М.: «Наука». 200 с.
- Шорников Е.И. 1980. Остракоды рода *Jonesia* Brady, 1866 Белого и Баренцева морей // Зоол. ж. Т. 59. Вып. 8. С. 1123-1129.
- Янковская А. И. 1978. Первая находка ультраабиссальных Halacaridae (Asagi) в Тихом океане. // Зоол. ж. Т. 57. Вып. 2. С. 295-299.

- Aarnio K. 2000. Experimental evidence of predation by juvenile flounder, *Platichthys flesus*, on a shallow water meiobenthic community // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 246. No. 1. P. 125-138.
- Aarnio K., Bonsdorff E., Norkko A. 1998. Role of *Halicryptus spinulosus* (Priapulida) in structuring meiofauna and settling macrofauna // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 163. P. 145-153.
- Adams P. J., Tyler S. 1980. Hopping locomotion in a nematode: functional anatomy of the caudal gland apparatus of *Theristus caudosaliens* sp. n. // J. Morphol. Vol. 164. P. 265-285
- Adkins, S.C., Winterbourn M.J. 1999. Vertical distribution and abundance of invertebrates in two New Zealand stream beds: a freeze coring study // Hydrobiologia. Vol. 400. No. 1. P. 55-62.
- Airoidi L. 1998. Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf // Ecology. Vol. 79 P. 275-277.
- Alkemade R., Wielemaker A., Hemminga M. A. 1993. Correlation between nematode abundance and decomposition rate of *Spartina anglica* leaves // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 99. No. 3. P. 293-300.
- Alkemade R., Wielemaker A., Hemminga M. A. 1992. Stimulation of decomposition of *Spartina anglica* leaves by the bacterivorous marine nematode *Diplolaimelloides brucei* (Monhysteridae) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 159. No. 2. P. 267-278.
- Alkemade R., Wielemaker A., De Jong S.A., Sandee A.J.J. 1992a. Experimental evidence for the role of bioturbation by the marine nematode *Diplolaimella diévengatensis* in stimulating the mineralization of *Spartina anglica* detritus // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 90. No. 2. P. 149-155.
- Alongi D.M. 1985. Microbes, meiofauna, and bacterial productivity on tubes constructed by the polychaete *Capitella capitata* // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 23. No. 2. P. 207-208
- Alongi D.M. 1987. Intertidal zonation and seasonality of meiobenthos in tropical mangrove estuaries // Mar. Biol. Vol. 95. No. 3. P. 447-458.
- Alongi D.M. 1990. Community dynamics of free-living nematodes in some tropical mangrove and sandflat habitats // Bull. Mar. Sci. Vol. 46. No. 2. P. 358-373.
- Alongi D.M. 1992. Bathymetric patterns of deep-sea benthic communities from bathyal to abyssal depths in the western South Pacific (Solomon and Coral Seas) // Deep Sea Res. Vol. 39. P. 549-565.
- Alongi D.M., Pichon M. 1988. Bathyal meiobenthos of the western Coral Sea: Distribution and abundance in relation to microbial standing stocks and environmental factors // Deep Sea Res. Ser. A - Oceanogr. Res. Papers, Vol. 35. No. 4. P. 491-503.
- Alongi D.M., Tietjen J.H., 1980. Population growth and trophic interactions among free-living nematodes. In: Tenore K.R., Coull B.C. (eds). Marine Benthic Dynamics. Univ. South Carolina Press, Columbia, S.C. Vol. 11. P. 151-166.
- Andrassy I. 1956. The determination of volume and weight of nematodes // Acta Zool. (Hungarian Ac. Sci.). Vol. 2. P. 1-15.
- Andre M. 1946. Halacariens marins. Faune de France.- Paris: P. Lechevalier. Vol. 46. 152 p.
- Ansari Z. A., Parulekar A. H. 1994. Ecological energetics of benthic communities of an estuarine system of the west coast of India // Proc. Indian Natl. Sci. Acad. Biol. Sci. Vol. 60. No. 1. P. 99-106.
- Ansari Z. A., Parulekar A. H., Jagtap T.G. 1980. Distribution of sub-littoral meiobenthos off Goa coast, India // Hydrobiologia. Vol. 74. No. 3. P. 209-214.
- Anzari Z. A. 2000. Distribution of deep-sea benthos in the proposed mining area of Central Indian Basin // Mar. Geores. Geotech. Vol. 18. P. 201-207.

- Armonies W. 1988. Physical factors influencing active emergence of meiofauna from boreal intertidal sediment // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 49. No. 3. P. 277-286.
- Armonies W. 1988a. Hydrodynamic factors affecting behavior of intertidal meiobenthos // *Ophelia*. Vol. 28. No. 3. P. 183-193.
- Armonies W. 1990. Short-term changes of meiofaunal abundance in intertidal sediments // *Helgol. Meeresunters.* Bd. 44. H. 3-4. S. 375-386.
- Armonies W., Reise K. 2000. Faunal diversity across a sandy shore // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 196. No. 1. P. 49-57.
- Arlt G. 1988. Temporal and spatial meiofauna fluctuations in an inlet of the South West Baltic (Darss-Zingst Bodden Chain) with special reference to the Harpacticoida (Copepoda, Crustacea) // *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.* Bd.73. H.3. S. 297-308.
- Ax P. 1956. Die Gnathostomulida, eine ratselhafte Wurmgruppe a dem Meeressand // *Abhand. Akad. Wissenschaft. Literat. Mainz, math. Klass.* Bd. 8. S. 1-32.
- Ax P. 1977. Life cycles of interstitial Turbellaria from the eulittoral of the North sea // *Acta zool. Fennica*. V. 154. P. 11-20.
- Ax P. 1985. The position of the Gnathostomulida and Plathelminthes in the phylogenetic system of the Bilateria. In: S. Conway Morris et al. (Eds.). *The origins and relationships of lower invertebrates.* Oxford, Clarendon press. P. 168-180.
- Ax P. 1993. *Turbanella lutheri* (Gastrotricha, Macrotrichida) from brackish water of the Faeroer // *Microfauna Marina*. Vol. 8. P. 139-144.
- Azovsky A.I. 1996. The effect of scale on congeners coexistence: can mollusks and polychaetes reconcile beetles to ciliates? // *Oikos*. Vol. 77. No. 1. P. 117-126.
- Azovsky A.I. 2000. Concept of scale in marine ecology: linking the words or the worlds? // *Web Ecology*. Vol. 1. P. 28-34 (<http://www.oikos.ekol.lu.se/we>)
- Azovsky, A.I., 2002. Size-dependent species-area relationships in benthos, or whether this world is more diverse for microbes? // *Ecography*. Vol. 25. P. 273-282.
- Azovsky A.I., Chertoproud E.S., Saburova M.A., Polikarpov I.G. 2004. Spatio-temporal variability of micro- and meiobenthic communities in the White Sea intertidal sandflat // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* Vol. 60. No. 4. P. 663-671.
- Azovsky A.I., Mokievsky V.O. 1996 Studying the marine communities: perspective problems and problematic perspectives. In: 31st European Marine Biology Symposium. St.Petersburg. P. 27-28.
- Azovsky A.I., Saburova M.A., Chertoproud E.S., Polikarpov I.G. 2005. Selective feeding of littoral harpacticoids on diatom algae: hungry gourmands? // *Mar. Biol.* Vol. 148. P. 327-337.
- Balsamo M., Fregni E., Tongiorgi P. 1995. Marine Gastrotricha from the coasts of Sardinia (Italy) // *Boll. Zool.* Vol. 62. No. 3. P. 273-286.
- Balsamo M., Todaro M.A., Tongiorgi P. 1992. Marine gastrotrichs from the Tuscan Archipelago (Tyrrhenian Sea): 2. Chaetonotida, with description of three new species // *Boll. Zool.* Vol. 59. No.4. P. 487-498.
- Barnett P.R.O., Watson J., Connelly D. 1984. A multiple corer for taking virtually undisturbed samples from shelf, bathyal and abyssal sediments // *Oceanol. Acta*. Vol. 7. P. 339-408
- Bartsch I. 1976. *Copidognathus stevcici* n. sp., eine parasitisch lebende Halacaride (Halacaridae, Acari) // *Thalassia Jugosl.* Vol. 12. No.2. P. 399-404.
- Bartsch I. 1982. Halacaridae (Acari) von der Atlantikküste des borealen Nordamerikas, bökologische und tiergeographische Faunenanalyse // *Helgol. Meeresunters.* Bd. 35. H. 1. S. 13-46.

- Bartsch I. 1974. Ein Beitrag zur Systematik, Biologie und Ökologie der Halacaridae (Acari) aus dem Litoral der Nord- und Ostsee. II. Ökologische Analyse der Halacaridenfauna // Abhand. Verhand. naturwiss. Vereins, Hamburg. Bd. 17. S. 9-53.
- Bartsch I. 1979. Verbreitung der Halacaridae (Acari) im Gezeitenbereich der Bretagneküste, eine ökologische Analyse. II Quantitative Untersuchungen und Faunenanalyse. // Cah. Biol. Mar. Vol. 20. No. 1. P. 1-28.
- Bartsch I. 1988. Halacaroida. To the Study of meiofauna. In: R.D. Higgins, H. Thiel (Eds.) Smith. Inst. Press, Wash., DC - London. P.417-422.
- Bartsch I. 1989. Marine mites (Halacaroida: Acari): a geographical and ecological survey // Hydrobiologia. Vol. 178. P. 21-12.
- Bartsch I. 2004. Geographical and ecological distribution of marine halacarid genera and species (Acari: Halacaridae) // Exp. Applied Acarology. Vol. 34. P. 37-58.
- Bartsch, I., Schmidt P. 1978. Interstitielle Fauna von Galapagos. XXII. Zur Ökologie und Verbreitung der Halacaridae (Acari). // Mikrofauna des Meeresbodens. Bd. 69. S. 1-38.
- Bastian H.Ch. 1865. Monograph on the Anguillulidae, or free Nematoids, marine, land and freshwater; with descriptions of 100 new species // Trans. Linn. Soc. London. Vol.25. P. 73-184.
- Baumann H. 1964. Über den Lebenslauf und die Lebensweise von *Milnesium tardigradum* Doyere (Tardigrada) // Veroff. Überseemus. Bremen. Reihe A. Bd. 3. H. 3. S. 161- 171
- Becker K.-H. 1975. *Basipodella harpacticola* n. gen., n. sp. (Crustacea, Copepoda) // Helgol. Wiss. Meeresunters. Bd. 27. S. 96-100.
- Beckley L.E. 1982. Studies on the littoral seaweed epifauna of St. Croix Island. III. *Gelidium pristoides* (Rhodophyta) and its epifauna // S. Afr. J. Zool. Vol.17. P. 3-10.
- Beckley L.E., McLachlan A. 1980. Studies on the littoral seaweed epifauna of St Croix Island. 2. Composition and summer standing stock // S. Afr. J. Zool. Vol.15. No.3. P. 170—176.
- Bell S.S. 1979. Short- and long-term variation in a high marsh meiofauna community // Estuar. Coast. Mar. Sci. Vol. 9. No. 3. P. 331-350.
- Bell S.S. 1985. Habitat complexity of polychaete tube-caps: Influence of architecture on dynamics of a meioepibenthic assemblage // J. Mar. Res., Vol.43. No.3. P. 647-671.
- Bell S.S., Coen L.D. 1982. Investigations on epibenthic meiofauna. 1. Abundances on and repopulation of the tube-caps of *Diopatra cuprea* (Polychaeta: Onuphidae) in a subtropical system // Mar. Biol. Vol. 67. No.3. P. 303-309.
- Bell S.S., Watzin M.C., Coul B.C. 1978. Biogenic structure and its effect on the spatial heterogeneity of meiofauna in a salt marsh // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol.35. P. 99 107.
- Benson, R. H. et al., 1961. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part O. Arthropoda 3. Crustacea Ostracoda. New York: Geological Society of America and University of Kansas Press. 442 p.
- Bernhard J.M., Buck K.R., Farmer M.A., Bowser S.S. 2000. The Santa Barbara Basin is a symbiosis oasis // Nature. Vol. 403. No. 6765. P. 77-80.
- Bert B.J., Vanreusel A., Vincx M., Soltwedel T, Pfannkuche O., Lamshead P.J.D., Gooday A.J., Ferrero T, Dinet A. 1994. Sampler bias in the quantitative study of deep-sea meiobenthos // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 104. No. 1-2. P. 197-203.
- Blome D., Schleier U., v. Bernem K.-H. 1999. Analysis of the small-scale spatial patterns of free-living marine nematodes from tidal flats in the East Frisian Wadden Sea // Mar. Biol. Vol. 133 P. 717-726.

- Bluhm B.A., Gradinger R., Piraino S. 2007. First record of sympagic hydroids (Hydrozoa, Cnidaria) in Arctic coastal fast ice // *Polar Biol.* Vol. 30. P. 1557-1563.
- Boaden P.J.S. 1962. Colonization of graded sand by interstitial water // *Cach. Biol. Mar.* Vol. 3. P. 245-248.
- Boaden P.J.S. 1975. Anaerobiosis, meiofauna and early metazoan evolution // *Zool. Scripta.* Vol. 4. P. 21-24.
- Boaden P.J.S. 1977. Tiobiosis facts and fancies (aspects of distribution and evolution of anaerobic meiofauna) // *Mikrofauna Meeresboden.* Bd. 61. S. 45-63
- Boaden P. J. S. 1980. Meiofaunal thiobios and 'the Arenicola-negation': case not proven // *Mar. Biol.* Vol. 58. No. 1. P. 25-29.
- Boaden P. J. S. 1989. Meiofauna and the origins of the Metazoa // *Zool. J. Linn. Soc.* Vol. 96. No. 3. P. 217-227.
- Boaden P. J. S. 1995. Where Turbellaria? Concerning knowledge and ignorance of marine turbellarian ecology. In: Finland, J. C. L. R. G. (Ed). *Biology of Turbellaria and Some Related Flatworms. Proceedings of the 7th International Symposium On the Biology of the Turbellaria held in Abo (Turku).* P. 91-99.
- Boaden P.J.S., Abu Gabr Elhag E. 1984. Meiobenthos and the oxygen budget of an intertidal sand beach. In: C. Heip (Ed.), *Biology of Meiofauna. Hydrobiologia.* P. 39-47
- Boaden P.J.S., McGovern Y., Moorcroft D. 1995. Concerning the meiofaunal community of *Fucus serratus* epifauna. In: Eleftheriou A., Ansell A. D., Smith C.J. (Editors). *Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters. Denmark. Fredensborg.* P. 107-114.
- Boaden P.J.S., O'Connor R.J., Seed R. 1975. The composition and zonation of a *Fucus serratus* L. community in Strangford Lough, Co. Down. // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 17. P. 111-136.
- Bodin P. 1979. *Catalogue des Nouveaux Copepodes Harpacticoides Marins (nouvelle edition).* Brest: Universite de Bretagne Occidentale, Laboratoire d'Océanographie Biologique. 228 p.
- Bodin P. 1988. Results of ecological monitoring of three beaches polluted by the Amoco Cadiz oil spill development of meiofauna from 1978 to 1984 // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 42. No. 2. P. 105-123.
- Bodin P., Boucher D. 1981. Evolution temporelle du meiobenthos et du microphytobenthos sur quelques plages touchées par la marée noire de l'Amoco Cadiz. Brest, France, Université de Bretagne Occidentale. 59 p.
- Bodin P., Boucher D. 1983. Evolution a moyen terme du meiobenthos et des pigments chlorophylliens sur quelques plages polluées par la marée noire de l'Amoco Cadiz // *Oceanol. Acta.* Vol. 6. No. 3. P. 321-332.
- Bongers T, 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // *Oecologia (Berlin).* Vol. 83. P. 14—19.
- Bongers T, Alkemade R., Yeates G. W. 1991. Interpretation of disturbance-induced maturity decrease in marine nematode assemblages by means of the Maturity Index // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 76. P. 135-142.
- Bortolus A., Iribarne O. 1999. Effects of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt marsh // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 178. P. 79-88.
- Boucher, D. 1981. Effects a Long Terme des Hydrocarbures de l'Amoco Cadiz sur la Structure des Communautés de Nématodes Libres des Sables Fins Sublittoraux. In: Amoco Cadiz : Fates and Effects of the Oil Spill. Brest (France), 19 Nov 1979. Amoco Cadiz : Consequences d' une Pollution Accidentelle par les Hydrocarbures. Actes du Colloque International. P. 539-549.

- Bouwman L. A., Romeyn K., Kremer D.R., van Es F.B. 1984. Occurrence and feeding biology of some nematode species in Aufwuchscommunities // Cah. Biol. Mar. Vol. 25. P. 287-303.
- Boxshall G. A. 1991. A review of the biology and phylogenetic relationships of the Tantulocarida, a subclass of Crustacea, recognized in 1983 // Verhand. Deutsch. Zool. Ges. Bd. 84. S. 271-279.
- Boxshall G. A., Huys R. 1989. New tantulocarid, *Stygotcmtilus stocki*, parasitic on harpacticoid copepods, with an analysis of the phylogenetic relationships within the maxillopoda *Hi. Crustac. Biol.* Vol. 9. No.1. P. 126-140.
- Boxshall G. A. Linclon R.J. 1987. The life cycle of the Tantulocarida (Crustacea) // Phyl. Trans. Royal Soc. London. Vol. 315. P. 267-303.
- Bradford J.M., Hewitt G.C. 1980. A new maxillopodan crustacean, parasitic on a myodocopid ostracod // *Crustaceana*. Vol.38. No.1. P.67-72.
- Brand T.E. 1976. Trophic relationships of selected benthic marine invertebrates and foraminifera in Antarctica // *Antarctic J., US*. Vol. 11. P. 24-26.
- Brand T.E., Lipps J.H. 1982. Foraminifera in the trophic structure of shallow-water Antarctic marine communities // *J. Foram. Res.* Vol. 12. No. 2. P. 96-104.
- Bright T. J., LaRock P. A., Lauer R. D., Brooks, J. M. 1980. A brine seep at the East Flower Garden Bank, Northwestern Gulf of Mexico // *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.* Vol. 65. No. 4. P. 535-549.
- Brinkhurst R.O. 1982. British and other marine and estuarine Oligochaetes. In: Kermack D. M., Barns R.S.K. (Eds.). *Synopsis of the British fauna*. Cambridge, Cambridge University Press. 127 p.
- Brinkhurst R.O., Jameison B. G. M. (Eds.). 1971. *Aquatic Oligochaeta of the World*. 860 p.
- Brinkhurst R.O., Wetzel M.J. 1984. *Aquatic Oligochaeta of the World. Supplement. A catalog of new freshwater species, descriptions and revisions* // *Can. Tech. Rep. Hydrogr. Ocean Sci.* Vol. 44. P. 103-116.
- Bunke D. 1988. Aeolosomatidae and Potamodrilidae. In: Higgins R., Thiel H. (eds). *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. - London. P. 345-348.
- Burgess R. 2001. An improved protocol for separating meiofauna from sediments using colloidal silica sols // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 214. P. 161-165.
- Burkovsky I.V, Azovsky A.I., Mokievsky V O. 1994. Scaling in benthos: from microfauna to macrofauna // *Arch. Hydrobiol.* Vol. 4. P. 517-535.
- Burkovsky I.V, Udalov A.A., Stoljarov A.P. 1997. The importance of juveniles in structuring a littoral macrobenthic community // *Hydrobiologia*. Vol. 355. No. 1-3. P. 1-9
- Burton R.S. 1990. Hybrid breakdown in developmental time in the copepod *Tigriopus californicus* (Copepoda: Harpacticoida). I. Population structure along the central California coast // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol.1. P. 29-39.
- Burton R.S., Feldman M.W. 1981. Population genetics of *Tigriopus californicus*. II. Differentiation among neighboring populations // *Evolution*. Vol. 35. P. 1192-1205.
- Burton R.S., Lee B. -N. 1994. Nuclear and mitochondrial gene genealogies and allozyme polymorphism across a major phylogeographic break in the copepod *Tigriopus californicus* // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. Vol. 91. P. 5197-5201.
- Bussau C. 1993. *Taxonomische und ökologische Untersuchungen an Nematoden des Perubackens*. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. Kiel. 623 p.

- Buckling J. 1998. Investigations on the feeding habits of the rocky-shore mite *Hyadesia fusca* (Acari: Astigmata: Hyadesiidae): diet range, food preference, food quality, and the implications for distribution patterns // Helgol. Meeresunt. Bd. 52. H. 2. S. 159-177.
- Biitschli O. 1873. Beitrage zur Kenntnis der freilebenden Nematoden // Nova Acta Acad. Nat. Curios. Vol.36. No.5. P. 1-124.
- Biitschli O. 1874. Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden, insbesondere der des Kieler Hafens // Anh. Senkenb. Naturforsch. Ges. 9. P. 236-292.
- Caceres-Martinez, J., Vasquez-Yeomans, R., Renteria, Y. G., Curiel-Ramirez, S., Valdez, J. A., Rivas, G. 2000. The marine mites *Hyadesia* sp. and *Copidognathus* sp. associated with the mussel *Mytilus galloprovincialis* // J. Invertebr. Pathol. Vol.76. No. 3. P. 216-21.
- Carey Jr. A. G., Montagna P. A. 1982. Arctic sea ice faunal assemblage: First approach to description and source of the underice meiofauna // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 8 No. 1 P. 1-8.
- Castel J. 1984. Influence of bioturbation by the clam (*Ruditapes philippinarum*) on meiobenthic communities // C. R. Hebd. Seances Acad. Sci. Iii, Paris. Vol. 299. No. 19. P. 761-764
- Castel J. 1992. The meiofauna of coastal lagoons ecosystems and their importance in the food web // Vie Milieu. Vol. 42. No. 2. P. 125-135.
- Castel J., Labourg P. J., Escaravage V, Thimel A. 1990. Quantitative distribution of meiobenthos and macrobenthos in mixohaline lagoons: Influence of isolation and its consequence on resource partitioning // Oceanol. Acta. Vol. 13. No. 3. P. 349-359.
- Chandler G.T., Fleege J.W. 1983. Meiofaunal colonization of azoic estuarine sediment in Louisiana: Mechanisms of dispersal // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 69. No.2. P. 189-202
- Chia F. S., Warwick R. M. 1969. Assimilation of labelled glucose from sea water by marine nematodes // Nature (London). Vol. 224. P. 720-721.
- Child C.A. 1988. Pycnogonida. In: Higgins R., Thiel H. (eds). Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. - London, p. 423-424.
- Clarke K., Warwick R. 1994. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK. 144 pp.
- Clausen C. 1971. Interstitial Cnidaria: present status of their systematics and ecology. In: N.C. Hulings (Ed.), Proceedings of the first international conference on Meiofauna. Smithsonian. Contr. Zool. Vol. 76. P. 1-8.
- Clausen C. 2000. Gastrotricha Macrotrichida from the Tromsø region, northern Norway // Sarsia. Vol. 85. P. 5-6.
- Conan G. 1982. The long-term effects of the Amoco Cadiz oil spill // Philos. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B. Vol. 297(1087). P. 323-333.
- Cook D.G. 1971. Anatomy. Microdriles. In Brinkhurst R.O., Jamieson B. G.M. (Eds.). Aquatic Oligochaeta of the World. Edinburgh: Oliver and Boyd. P. 8-41
- Coull B.C. 1977. Marine flora and fauna of the Northeastern United States: Harpacticoida // NOAA Tech. Rep. NMFS Circular 399. 47 p.
- Coull B. C. 1985. Long-term variability of estuarine meiobenthos: An 11-year study // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 24. No. 3. P. 205-218.
- Coull B. C. 1985a. The use of long-term biological data to generate testable hypotheses. In: Long Term Estuarine and Coastal Data Sets, A. F. Holland, B. Kjerfve (Eds.). P. 84-92
- Coull B. 1988. Ecology of the marine meiofauna. In: Introduction to the study of meiofauna. R.P.Higgins, H.Thiel (Eds.). P. 18-38.
- Coull B.C., Bell S.S. 1979. Perspectives of marine meiofaunal ecology. In: R.J. Livingstone (Ed.). Ecological processes in coastal and marine ecosystems. New York. Plenum Publishing Company. P. 189-216.

- Coull B.C., Creed E.L., Eskin R.A., Montagna P.A., Palmer M.A., Wells J.B.J. 1983. Phytal meiofauna from the rocky intertidal at Murrells Inlet, South Carolina // *Trans. Am. Microsc. Soc.* Vol. 102. P. 380-389.
- Coull B.C., Greenwood J.G., Fielder D.R., Coull B.A. 1995. Subtropical Australian juvenile fish eat meiofauna: Experiments with winter whiting *Sillago maculata* and observations on other species // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 125. No. 1-3. P. 13-19.
- Coull B.C., Hicks G.R.F., Wells J.B.J. 1981. Nematode/Copepod ratio for monitoring pollution: a rebuttal // *Mar. Pollut. Bull.* Vol. 12. No. 11. P. 378-381.
- Coull B.C., Ellison R.L., Fleeger J.W., Higgins R.P., Hope W.D., Hummon W.D., Rieger R.M., Sterrer W.E., Thiel H., Tietjen J.H. 1977. Quantitative estimates of the meiofauna from the deep sea off North Carolina, USA // *Mar. Biol.* Vol. 39. No. 3. P. 233-240.
- Coull B.C., Palmer M.A., Meyers P.E. 1989. Controls on the vertical distribution of meiobenthos in mud: Field and flume studies with juvenile fish // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 55. No. 2-3. P. 133-139.
- Coull B.C., Wells J.B.J. 1982. Refuges from fish predation: experiments with phytal meiofauna from the New Zealand rocky intertidal // *Ecology.* Vol. 64. P. 1599-1609.
- Crisp D.J. 1984. Energy flow measurements. In: Holme N.A., McIntire A.D. (Eds.) *Methods for the study of marine meiobenthos.* Blackwell, Oxford, pp. 284-372.
- Crisp M., Kristensen R.M. 1983. A new marine interstitial eutardigrade from east Greenland, with comments on habitat and biology // *Vid. Medd. Dansk Natur. For. Bd.* 144. S. 99-114
- Cullen D. 1973. Bioturbation of superficial marine sediments by interstitial meiobenthos // *Nature.* Vol. 242. P. 323-324.
- Dahms H.-U. 1993. Pictorial keys for the identification crustacean nauplii from the marine meiobenthos // *J. Crustac. Biol.* V. 13. No. 3. P. 609-616.
- Danovaro R., Fraschetti S. 2002. Meiofaunal vertical zonation on hard-bottoms: comparison with soft-bottom meiofauna // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 230. P. 159-169.
- Danovaro R., Fraschetti S., Belgrano A., Vincx M., Curini Galletti M., Albertelli G., Fabiano M. 1995. The potential impact of meiofauna on the recruitment of macrobenthos in a subtidal coastal benthic community of the Ligurian Sea (north-western Mediterranean): A field result. In: A. Eleftheriou, A.D. Ansell, C.J. Smith (Eds.). *Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters.* P. 115-122.
- Danovaro R., Gambi C., Croce N.D. 2002. Meiofauna hotspot in the Atacama Trench, eastern South Pacific Ocean // *Deep Sea Res.* Vol. 49. No. 5. P. 843-857.
- Dauer D.M., Tourtellotte G.H., Ewing R.M. 1982. Oyster shells and artificial worm tubes: The role of refuges in structuring benthic communities of the lower Chesapeake Bay. Benthic studies of the lower Chesapeake Bay 2 // *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.* Bd. 67. H.5. S. 661-677.
- Dayton P.K. 1990. Polar benthos. In: Smith W.O. (Ed.) *Polar oceanography. Part B: Chemistry, Biology and Geology.* P. 631-685.
- Dayton P.K., Robilliard G.A., Paine R.T. 1970. Benthic faunal zonation as a result of anchor ice formation at McMurdo Sound, Antarctica. In: Holdgate M.W. (Ed.) *Antarctic Ecology.* P. 244-257.
- De Bovee F., Hall P.O.J., Hulth S., Hulthe G., Landen A., Tengberg A. 1996. Quantitative distribution of metazoan meiofauna in continental margin sediments of the Skagerrak (northeastern North Sea) // *J. Sea Res.* Vol. 35. No. 1-3. P. 189-197.
- Delgado J.D., Nunez J., Riera R., Monteroso O. 2003. Abundance and diversity patterns of annelids from intertidal sandy beaches in Iceland // *Hydrobiologia.* Vol. 496. No. 1-3. P. 311-319.

- De Man J.G. 1884. Die frei in der reinen Erde und in siiiPen Wasser lebende Nematoden der niederlandischen Fauna. Eine systematisch-faunistische Monographic Leiden. P. 1-206.
- De Man J.G. 1893. Cinquieme note sur les Nematodes libres de la mer du Nord at de la Manch // Mem. Soc. Zool. Fr. 6. p. 81-125.
- De Mesel I., Lee H.J., Vanhove S., Vincx M., Vanreusel A 2006. Species diversity and distribution within the deep-sea nematode genus *Acantholaimus* on the continental shelf and slope in Antarctica // Polar Biol. Vol. 29. P. 860-871.
- DeNiro M.J., Epstein S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals // Geochim. Cosmochim. Acta. Vol. 42. P. 495-506.
- DeNiro M. J., Epstein S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals // Geochim. Cosmochim. Acta. Vol. 45. P. 341-351.
- DePatra K.D., Levin L.A. 1989. Evidence of the passive deposition of meiofauna into fiddler crab burrows // J. Exp. Mar. Biol. Ecol.. Vol. 125. No. 3. P. 173-192.
- Derycke S., Remerie T., Vierstraete A., Backeljau T., Vanfleteren J., Vincx M., Moens T. 2005. Mitochondrial DNA variation and cryptic speciation within the free-living marine nematode *Pellioditis marina* // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 300. P. 91-103.
- Derycke S., Backeljau T., Vlaeminck C, Vierstraete A., Vanfleteren J., Vincx M., Moens T. 2006. Seasonal dynamics of population genetic structure in cryptic taxa of the *Pellioditis marina* complex (Nematoda: Rhabditida) // Genetica. Vol. 128. P. 307-321.
- Derycke S., Backeljau T., Vlaeminck C, Vierstraete A., Vanfleteren J., Vincx M., Moens T. 2007. Spatiotemporal analysis of population genetic structure in *Geomonhystera disjuncta* (Nematoda, Monhysteridae) reveals high levels of molecular diversity // Mar. Biol. Vol. 151. P.1799-1812.
- Derycke S., Fonseca G., Vierstraete A., Vanfleteren J., Vincx M., Moens T. 2008. Disentangling taxonomy within the *Rhabditis (Pellioditis) marina* (Nematoda, Rhabditidae) species complex using molecular and morphological tools // Zool. J. Linnean Soc. Vol. 152. P. 1-15.
- Deutsch A. 1978. Gut structure and digestive physiology of the free-living marine nematodes, *Chromadorina germanica* (Buetschli, 1874) and *Diplolaimella* sp. // Biol. Bull. Vol.155. P. 317-335.
- Ditlevsen H. 1921. Marine free-living nematodes from the Auckland and Campbell islands // Vid. Medd. Dansk. Natur. Foren. Bd. 73. S. 1-32.
- Dittmann S. 1991. Plathelminths in tropical intertidal sediments of northeastern Australia. In: Tyler S. (Ed). Turbellarian Biology. P. 369-374.
- Dittmann S. 1993. Impact of foraging soldiercrabs (Decapoda: Mictyridae) on meiofauna in a tropical tidal flat // Rev. Biol. Trap. Vol. 41. No. 3-A. P. 627-637.
- Duineveld G.C.A., De Wilde P.A.W.J., Berghuis E.M., Kok A., Tahey T, Kromkamp J. 1997. Benthic respiration and standing stock on two contrasting continental margins in the western Indian Ocean: The Yemen-Somali upwelling region and the margin off Kenya // Deep Sea Res. Part 2. Vol. 44. No. 6-7. P. 1293-1317.
- Dujardin F.1851. Sur un petit animal marin, l'Echinodere, formant in type intermediaire entre les Crustace's et les Vers // Ann. Sci. Natur., Zool., Ser. 3. Vol. 15. P.158-160.
- Dye A. H. 1978. Diurnal vertical migrations of meiofauna in an estuarine sand flat // Zool. Afr. Vol. 12. No. 2. P. 257-277.
- Eckman J.E., Thistle D. 1988. Small-scale spatial pattern in meiobenthos in the San Diego Trough // Deep Sea Res. Vol. 35. No. 9A. P. 1565-1578.

- Elmgren R. 1978. Structure and dynamics of Baltic benthos communities, with particular reference to the relationship between macro- and meiofauna // Kiel. Meeresforsch. Bd. 4. S. 1-22.
- Emery K.O. 1968. Ballast overboard! // Science. Vol. 162. P. 308-309.
- Epstein S.S., Shiaris M.P. 1992. Rates of microbenthic and meiobenthic bacterivory in a temperate muddy tidal flat community // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 58. No.8. P. 2426-2431.
- Epstein S.S. 1995. Simultaneous enumeration of protozoa and micrometazoa from marine sandy sediments // Aquat. Microb. Ecol. Vol. 9. No.3. P. 219-227.
- Erseus C. 1988. Oligochaeta. In: Higgins R., Thiel H. (eds). Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. - London. P. 349-353.
- Erseus C. 2002. Mangroves and marine oligochaete diversity // Wetlands Ecol. Manag. Vol. 10. No.3. P. 197-202.
- Escaravage V, Castel J. 1990. The impact of the lagoonal shrimp *Palaemonetes varians* (Leach) on meiofauna in a temperate coastal impoundment // Acta Oecol. Vol.11. No. 3. P. 409-418.
- Eskin R.A., Coull B.C. 1987. Seasonal and three-year variability of meiobenthic nematode populations at two estuarine sites // Mar. Ecol. Prog. Ser., Vol. 41 No. 3. P. 295-303.
- Eskin, R.A., Palmer M.A. 1985. Suspension of marine nematodes in a turbulent tidal creek: Species patterns // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. Vol. 169. No. 3. P. 615-623.
- Evans W.A. 1992. Five new species of marine Gastrotricha from the Atlantic coast of Florida // Bull. Mar. Sci. Vol. 51. No. 3. P. 315-328.
- Farris R. A., Lindgren E. W. 1984. A posteriori investigation of spatial arrangements in Gnathostomulida and Copepoda. // Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol. Vol. 69. No.3. P. 443-450
- Feller R.J. 1978. Predation on meiofauna established with immunological methods (abstract) // Amer. Zool. Vol. 18, No. 3. P. 662.
- Feller R.J., Warwick R.M. 1988. Energetics. In: Introduction to the study of meiofauna. R.P.Higgins, H.Thiel (Eds.). P. 181-196.
- Feller R.J., Coull B.C. 1995. Non-selective ingestion of meiobenthos by juvenile spot (*Leiostomus xanthurus*) (Pisces) and their daily ration // Vie Milieu. Vol. 45. No. 1. P. 49-59.
- Fenchel T. 1969. The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated Protozoa // Ophelia. Vol. 6. P. 1-182.
- Fenchel T.M. 1978. The ecology of micro- and meiobenthos // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol. 9. P. 99-121.
- Fenchel T. M. , Riedl R. J. 1970. The sulphide system: a new biotic community underneath the oxydized layer of marine sand bottoms // Mar. Biol. Vol. 7. No. 3. P. 255-268.
- Fenwick G. D. 1984. Partitioning of a rippled sand habitat by five infaunal crustaceans // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 83. No. 1. P. 53-72.
- Fernando O.J., Natarajan R. 1987. Diurnal migration of estuarine intertidal meiofauna // Mahasagar. Vol. 20. No. 4. P. 255-262.
- Filipjev I.N. 1924. Revision der Gattung *Adoncholaimus* // Zool. Anz. Bd. 58. S. 108-113
- Findlay S.E.G. 1981. Small-scale spatial distribution of meiofauna on a mud- and sandflat// Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 12. No. 4. P. 471-484.
- Findlay S., Tenore K.R. 1982. Effect of a free-living marine nematode (*Diplolaimella chitwoodi*) on detrital carbon mineralization // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 8. No. 2. P. 161-166
- Finlay B.J, Fenchel T. 2004. Cosmopolitan Metapopulations of Free-Living Microbial Eukaryotes // Protist. Vol. 155. P. 237-244.

- Fitzhugh G.R., Fleege J.W. 1985. Goby (Pisces: Gobiidae) interactions with meiofauna and small macrofauna // *Bull. Mar. Sci.* Vol. 36. No. 3. P. 436-444.
- Fonseca G., Derycke S., Moens T. 2008. Integrative taxonomy in two free-living nematode species complexes // *Biol. J. Linnean Soc.* Vol. 94. 737-753.
- Fontaneto D., Segers H., Melone G. 2008. Marine rotifers from the Northern Adriatic Sea, with description of *Lecane insulaconae* sp. nov. (Rotifera: Monogononta: Lecanidae) // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* Vol. 88. P. 253-258.
- Gad G. 2005a. Giant higgins-larvae with paedogenetic reproduction from the deep sea of the Angola basin - evidence for a new life cycle and for abyssal gigantism in Loricifera? // *Organisms Diversity Evolution.* Vol. 5. Suppl.1. P. 59-75.
- Gad G. 2005b. A parthenogenetic, simplified adult in the life cycle of *Pliciloricus pedicularis* sp. n. (Loricifera) from the deep sea of the Angola basin (Atlantic). *Organisms Diversity Evolution.* Vol. 5. Suppl.1. P. 77-103.
- Gad G. 2005c. Loricifera - midget from deep-sea sand sediments. Part 1. Nanaloricidae // *Mikrokosmos.* Vol. 94. No. 1. P. 49-61.
- Gad G. 2004. A new genus of Nanaloricidae (Loricifera) from deep-sea sediments of volcanic origin in the Kilinailau trench north of Papua New Guinea // *Helgol. Mar. Res.* Vol. 58. No. 1. P. 40-53.
- Gad G., Arbizu P. M. 2005. First description of an Arctic Loricifera - A new *Rugiloricus* - species from the Laptev sea // *Mar. Biol. Res.* Vol. 1. No. 5. P. 313-325.
- Galleron J., Sibuet M., Mahaut M.L., Dinet A. 2000. Variation in structure and biomass of the benthic communities at three contrasting sites in the tropical Northeast Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 197. P. 121-137.
- Gao A., Wang C., Yang J., Wang Z., He D. 2002. Distribution of deep-sea meiobenthos of the eastern and western portions of the COMRA's Pioneer Area // *Donghai Mar. Sci.* Vol. 20. No. 1. P. 28-35.
- Gaston, G.R. 1992. Green-winged teal ingest epibenthic meiofauna // *Estuaries.* Vol. 15. No. 2. P. 227-229.
- Gee J.M. 1987. Impact of epibenthic predation on estuarine intertidal harpacticoid copepod populations // *Mar. Biol.* Vol. 96. No. 4. P. 497-510.
- Gee J.M. 1989. An ecological and economic review of meiofauna as food for fish // *Zool. J. Linn. Soc.* Vol. 96. No. 3. P. 243-261.
- Gee J.M., Warwick R.M. 1994. Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 103. P. 141-150.
- Gee J.M., Warwick R.M. 1994a. Body-size distribution in a marine metazoan community and the fractal dimensions of macroalgae // *Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 178. No. 2. P. 247-259.
- Gerlach S.A. 1954. Die Nematodenbesiedlung des Sandstrandes und des Kustendgrundwassers an der italienischen Kuste. II. Okologische Tief // *Arch. Zool. Ital.* V. 39. P. 311-359.
- Gerlach S. A. 1977. Means of meiofauna dispersal // *Mikrofauna des Meeresbodens.* Bd. 61. S. 89-103.
- Gerlach S. A., 1977a. Attraction to decaying organisms as a possible cause for patchy distribution of nematodes in a Bermuda beach // *Ophelia.* Vol. 16. No. 2. P. 151-162.
- Gerlach S.A. 1978. Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity // *Oecologia.* Vol. 33. P. 55-69.
- Gerlach S.A. 2004. Checkliste der Mikro- und Meiofauna im schleswig-holsteinischen und danischen Wattenmeer. In: Bundesanstalt für Gewässerkunde (Hrsg.), Die Biodiversität in der deutschen Nord- und Ostsee, Band 2, Bericht BfG-1397, Koblenz, 70 S.

- Gerlach S.A., Riemann F. 1973. The Bremerhaven checklist of aquatic nematodes. A catalogue of Nematoda Adenophorea excluding the Doryiainmida. Part 1 // Veroeff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., Suppl. 4. H. 1. S. 1-404.
- Gerlach S.A., Riemann F. 1974. The Bremerhaven checklist of aquatic nematodes. A catalogue of Nematoda Adenophorea excluding the Doryiainmida. Part 2 // Veroeff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., Suppl. 4. H. 2. S. 405-734.
- Giard A. 1904. Sur une faunele caracteristique des sables a Diatomees d'Ableteuse // Cотр. Ren. Seanc. Soc. Biol. Paris. Vol. 56. P. 107-165.
- Gibbons M.J. 1988. Impact of predation by juvenile *Clinus superciliosus* on phytal meiofauna: Are fish important as predators? // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 45. No. 1-2. P. 13-22.
- Gibbons M.J. 1988a. The impact of sediment accumulations, relative habitat complexity and elevation on rocky shore meiofauna // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 122. P. 225-241.
- Gibbons M.J. 1988b. The impact of wave exposure on the meiofauna of *Gelidium pristoides* (Turner) Kuetzing (Gelidiales: Rhodophyta) // Estuar. Coast. Shelf. Sci. Vol. 27. P. 581-593.
- Gibbons M. J., Griffiths C. L. 1988. An improved quantitative method for estimating intertidal meiofaunal standing stock on an exposed rocky shore // S. Afr. J. Mar. Sci. S. Afr. Tydskr. Seewet. Vol. 6. P. 55-58.
- Giere O. 1993. Meiobenthology: the microscopic fauna in aquatic sediments. Berlin et al. Springer-Verlag. 328 p.
- Giere O. 2009. Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments. Springer. 527 p.
- Giere O., Pfannkuche O. 1982. Biology and ecology of marine Oligochaeta. A review // Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev. Vol. 20. P. 173-308.
- Glassom D., Branch G.M. 1997. Impact of predation by greater flamingos *Phoenicopterus ruber* on the meiofauna, microflora, and sediment properties of two southern African lagoons // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 150. No. 1-3. P. 1-10.
- Gooday A. 1984. Records of deep-sea rhizopod tests inhabited by metazoans in the North-East Atlantic // Sarsia. Vol. 69. No. 1. P. 45-53.
- Gooday A.J., Lamshead P.J.D. 1989. Influence of seasonally deposited phytodetritus on benthic foraminiferal populations in the bathyal northeast Atlantic: the species response // Mar. Micropaleontol. Vol. 22. P. 187-205
- Gooday A.J., Pfannkuche O., Lamshead P.J.D. 1996. An apparent lack of response by metazoan meiofauna to phytodetritus deposition in the bathyal north-eastern Atlantic // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. Vol. 76. No. 2. P. 297-310.
- Gourbault N., Warwick R.M. 1994. Is the determination of meiobenthic diversity affected by the sampling method in sandy beaches? // Mar. Ecol. Vol. 15. No. 3-4. P. 267-279.
- Gowing M.M., Hulings N.C. 1976. A spatial study of the meiofauna on a sewage-polluted Lebanese sand beach // Acta Adriat. Vol. 18. P. 341-363.
- Gradinger R. 1999. Integrated abundances and biomass of sympagic meiofauna from Arctic and Antarctic pack ice // Polar Biol. Vol. 22. P. 169-177
- Grainger E.H., Hsiao S.I.C. 1990. Trophic relationships of the sea ice meiofauna in Frobisher Bay, Arctic Canada // Polar Biol. Vol. 10. P. 283-292.
- Gradinger R.R., K. Meiners K., Plumley G., Q. Zhang Q., B. A. Bluhm B. A. 2005. Abundance and composition of the sea-ice meiofauna in off-shore pack ice of the Beaufort Gyre in summer 2002 and 2003 // Polar Biol. Vol. 28. P. 171-181.
- Grainger E.H., Hsiao S.I.C. 1989. Trophic relationships of the sea ice meiofauna in Frobisher Bay, Arctic Canada // Polar Biol. Vol. 10. P. 283-292.

- Grant J., Schwinghamer P. 1987. Size partitioning of microbial and meiobenthic biomass and respiration on Brown's Bank, south-west Nova Scotia // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 25. No. 6. P. 647-661.
- Green J., Macquitty M. 1987. Halacarid Mites (Arachnide: Acari). Keys and Notes for the Identification of the Species. Synopsis of the British Fauna. E.J. Brill, W. Backhuys (eds.). Leiden. Vol.36. 178 p.
- Gregg C.S., Fleeger J.W. 1998. Grass shrimp *Palaemonetes pugio* predation on sediment- and stem-dwelling meiofauna: Field and laboratory experiments // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 175. P. 77-86.
- Greve L. 1965. A new epicaridean from western Norway, parasite of Tanaidacea // Sarsia. Vol.20. P. 15-19.
- Grimaldi De Zio S., Gallo D'Addabbo M. 2001. Further data on the Mediterranean Sea tardigrade fauna // Zool. Anz. Vol. 240. P. 345-360.
- Guidetti R., Bertolani R. 2005. Tardigrade taxonomy: an updated check list of the taxa and a list of characters for their identification // Zootaxa. Vol. 845. P. 1-46.
- Gutzmann E., Martinez Arbizu P., Rose A., Veit-Kohler G. 2004. Meiofauna communities along an abyssal depth gradient in the Drake Passage // Deep-Sea Res. Part II: Top. Stud. Oceanogr. Vol. 51 No. 14-16. P. 1617-1628.
- Hall M.O., Bell S.S. 1988. Response of small motile epifauna to complexity of epiphytic algae on seagrass blades // J. Mar. Res. Vol. 46. P. 613-630.
- Hamburger K. 1981. A gradient diver for measurement of respiration in individual organisms from the micro- and meiofauna // Mar. Biol. Vol. 61. No. 2/3. 179-183.
- Hamels I., Moens T., Muylaert K., Vyverman W. 2001. Trophic interactions between ciliates and nematodes from an intertidal flat // Aquat. Microb. Ecol. Vol. 26. P. 61-72.
- Hamerlynck O., Vanreusel A. 1993. *Mesacanthion diplochma* (Nematoda: Thoracostomopodidae), a link to higher trophic levels? // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. Vol. 73. No. 2. P. 453-456.
- Hansen J.G., Jørgensen A., Kristensen R.M. 2001. Preliminary studies of the tardigrade fauna of the Faroe Bank // Zool. Anz. 2001, Vol. 240. P. 385-393.
- Hansen J.H. 1913. Crustacea Malacostraca. II. IV. The order Tanaidacea // Dan. Ingolf. Exped. Vol. 3. No. 3. P. 1-145.
- Hansen M.D. 1978. Food and feeding behavior of sediment feeders as exemplified by sipunculids and holothurians // Helgol. Wiss. Meeresunters. Bd. 31. H. 1-2. S. 191-221.
- Hartmann G., Puri H.S. 1974. Summary of neontological and paleontological classification of Ostracoda // Mitteilg. Hamburg. Zool. Mus. Inst. Bd. 70. S. 7-73.
- Hartmann, G. 1966, 1967, 1968, 1975, 1989. Ostracoda. In: H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Fünfter Band: Arthropoda, I. Abteilung: Crustacea, 2. Buch, IV. Teil, 1-5. Lieferung, pp. 1-1067.
- Hasemann C. 2006. Kleinskalige Heterogenität in der arktischen Tiefsee: Einfluss kleiner Kaltwasser-Schwämme auf die Diversität bentischer Nematoden-Gemeinschaften // Ber. Polar- und Meeresforsch. Bd. 527. 294 p.
- Hasemann C., Soltwedel T., Mokievsky V. Predatory nematodes from deep waters off Spitsbergen, in prep.
- Hedqvist Johnson K., Andre C. 1991. The impact of the brown shrimp *Crangon crangon* L. on soft-bottom meiofauna: An experimental approach // Ophelia. Vol. 34. No. 1. P. 41-49.
- Heiner I. 2004. *Armorloricus kristenseni* (Nanaloricidae, Loricifera), a new species from the Faroe Bank (North Atlantic) // Helgol. Mar. Res. Vol. 58. No. 3. P. 192-205.

- Heiner I., Kristensen R. M. 2005. Two new species of the genus *Pliciloricus* (Loricifera, Pliciloricidae) from the Faroe Bank, North Atlantic // Zool. Anz. Bd. 243. H.3. S. 121-138.
- Heip C, Smol N. 1976. On the importance of *Protohydra leuckarti* as a predator of meiobenthic populations // In: G. Personne, Jaspers E. (eds), Proceedings of 10th European Marine Biology Symposium (Ostend, Belgium). Vol. 2. P. 285-296
- Heip C, Vincx M., Vranken G, 1985. The ecology of marine nematodes // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. Vol. 23 P. 399-489.
- Heip C, Herman R., Vincx M. 1983. The present state of knowledge on North Sea subtidal meiofauna // In: Copenhagen Denmark Ices. Ices Council Meeting 1983 Collected Papers., Council Meeting, 1983, of the International Council for the Exploration of the Sea (Gothenburg (Sweden)) (10 Oct 1983). 15 p.
- Heip C, Huys R., Vincx M., Vanreusel A., Smol N., Herman R., Herman, P.M.J. 1990. Composition, distribution, biomass and production of North Sea meiofauna // Neth. J. Sea Res. Vol. 26. No. 2-4. P. 333-342.
- Henry B.A., Jenkins G.P. 1995. The impact of predation by the girdled goby, *Nesogobius* sp. I, on abundances of meiofauna and small macro fauna // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 191. No. 2. P. 223-238.
- Hentschel U., Berger E.C., Bright M., Felbeck H., Ott J.A. 1999. Metabolism of nitrogen and sulfur in ectosymbiotic bacteria of marine nematodes (Nematoda, Stilbonematinae) // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 183. P. 149-158.
- Herman P.M.J., Heip C. 1983. Long-term dynamics of meiobenthic populations. In: Fluctuation and succession in marine ecosystems: Proceedings of the 17th European Symposium on marine biology, Brest, France, 27 September 1 st October. M. Glemarec, J. F. Samain (Eds.). P. 109-112.
- Herman R.L, Dahms H.-U. 1992. Meiofauna communities along a depth transect off Halley Bay (Weddell Sea - Antarctica) // Polar Biol. Vol. 12 No. 2. P. 312-320.
- Herman P.M.J., Vranken G. 1988. Studies of the life-history and energetics of marine and brackish-water nematodes. 2. Production, respiration and food uptake by *Monhystera disjuncta* // Oecologia. Vol. 77. No.4. P. 457-463.
- Hicks G.R. F. 1988. Sediment rafting: a novel mechanism for the small-scale dispersal of intertidal estuarine meiofauna // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 48. No.1. P. 69-80.
- Hicks G.R.F. 1980. Structure of phytal harpacticoid copepod assemblages and the influence of habitat complexity and turbidity // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 44. P. 147-192.
- Hicks G.R.F, Coull B.C. 1983. The Ecology of Marine Meiobenthic Harpacticoid Copepods // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. V. 21. P. 67-175.
- Higgins R., Thiel H. (eds). 1988. Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. - London. 488 p.
- Higgins R., Thiel H. (eds). 1992. Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. - London. Revised and reprinted. 488 p.
- Higgins R.P., Kristensen R. M. 1986. New Loricifera from Southeastern United States coastal waters // Smith. Contrib. Zool. Vol. 438. P. 1-70.
- Hillebrand H., Azovsky A.I. 2001. Body size determines the strength of the latitudinal diversity gradient // Ecography. Vol. 24. P. 251-256.
- Hillebrand H., Watermann F, Karez R., Berninger U.-G. 2001. Differences in species richness patterns between unicellular and multicellular organisms // Oecologia. Vol. 126. P. 114-124.

- Hockin D.C. 1982. Further Records of Meiofauna Predation and Implications for the Community Stability // *Crustaceana*. Vol 42. No. 1. P. 106-107.
- Hodda M., Nicholas W.L. 1986. Temporal changes in littoral meiofauna from the Hunter River estuary // *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* Vol. 37. No.6. P. 729-741.
- Hogue E. W. 1982. Sediment disturbance and the spatial distributions of shallow water meiobenthic nematodes on the open Oregon coast // *J. Mar. Res.* Vol. 40. No. 3. P. 551-573.
- Hogue E.W., Miller C.B. 1981. Effects of Sediment Microtopography on Small-Scale Spatial Distributions of Meiobenthic Nematodes // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 53. No. 2-3. P. 181-191.
- Hope D. W., Tchesunov A. V. 1999. *Smithsoninema inaequale* n. g. and n. sp. (Nematoda: Lepidolaimidae) inhabiting the test of a foraminiferan // *Invert. Biol.* Vol. 118. No. 2. P. 95-108
- Hope W.D. 1977. Gutless nematodes of the deep-sea // *Mikrofauna des Meeresbodens*. Bd. 61. S. 307-308.
- Horner R. A. 1985. Sea ice biota. CRC Press, Inc., Boca Raton, Fla. 215 p.
- Hulings N. C. 1974. A temporal study of Lebanese sand beach meiofauna // *Cah. Biol. Mar.* Vol. 15. No.3. P. 319-335.
- Hulings N.C., Gray J.S. 1971. A Manual to the Study of Meiofauna // *Smith. Contrib. Zool.* Vol.78. 84 p.
- Hummon W.D., Fleeger J.W, Hummon M. R. 1976. Meiofauna-macrofauna interactions: 1. Sand beach meiofauna affected by maturing *Limulus* eggs // *Chesapeake Sci.* Vol.17. No. 4. P. 297-299.
- Hummon W. D., Todaro M. A., Balsamo M., Tongiorgi P. 1996. Italian marine Gastrotricha: 3. Four new pentacrous species of the genus *Tetranchyroderma* (Macrodasysida, Thaumastodermatidae) // *Ital. J. Zool.* Vol. 63. No. 1. P. 73-79.
- Hummon W.D., Todaro M.A., Tongiorgi P. 1993. Italian marine Gastrotricha: 2. One new genus and ten new species of Macrodasysida // *Boll. Zool.* Vol. 60. No.1. P. 109-127.
- Huys R., Conroy-Dalton S. 1997. Discovery of hydrothermal vent Tantulocarida on a new genus of Argestidae (Copepoda: Harpacticoida) // *Cah. Biol. Mar.* Vol. 38. P. 235-249.
- Huys R. 1991. Tantulocarida (Crustacea: Maxillopoda): A new taxon from the temporary meiobenthos // *P.S.Z.N.I. Mar. Ecol.* Vol. 12. No. 1. P. 1-34.
- Huys R., Herman P. M. J., Heip C.H.R., Soetaert K. 1992. The meiobenthos of the North Sea: Density, biomass trends and distribution of copepod communities // *ICES J. Mar. Sci.* Vol. 49. No. 1. P. 23-44.
- Huys R., Boxshall G. A. Lincoln R. J. 1993. The tantulocaridan life cycle: The circle closed? // *J. Crustacean Biol.* Vol. 13. No. 3. P. 432-442.
- Ingle B.S., Anzari Z.A., Rathod V, Rodrigues N. 2000. Response of meiofauna to immediate benthic disturbance in the Central Indian Ocean Basin // *Mar. Geores. Geotech.* Vol. 18. P. 263-272.
- Ingle B.S., Ansari Z. A., Matondkar S.G.P., Rodrigues, N. 1999. Immediate response of meio- and macrobenthos to disturbance caused by a benthic disturber. In: *The Proceedings of the Third 1999 ISOPE Ocean Mining Symposium, Goa, India.* Chung, J.S., Sharma R. (Eds.) P. 191-197.
- Irwin S., Davenport J. 2002. Hyperoxic boundary layers inhabited by the epiphytic meiofauna of *Fucus serratus* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 244. P. 73-79.
- James P., Badrudeen M. 1975. Biology and fishery of *Leiognathus brevirostris* (Valenciennes) from the Palk Bay and the Gulf of Mannar // *Indian J. Mar. Sci.* New Delhi. Vol. 4. No. 1. P. 50-59.

- Jarvis S.C., Seed R. 1996. The meiofauna of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis: Characterization of the assemblages associated with two common epiphytes // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 199. No. 2. P. 249-267.
- Jennings J.B., Deutsch A. 1975. Occurrence and possible adaptive significance of glucuronidase and arylamidase (leucine aminopeptidase) in two species of marine nematodes // Contr. Biochem. Physiol. Vol. 52 A P. 611-614.
- Jennings J.B., Colam J.B. 1970. Gut structure, digestive physiology and food storage in *Pon-tonema vulgare* (Nematoda: Enoplida) // J. Zool. Lond. Vol. 161. P. 211-221.
- Jensen P. 1979. The absence of a permanent nematode fauna in baltic rock pool ecosystems // Estuar. Coast. Mar. Sci. Vol. 9. No. 6. P. 797-800.
- Jensen P. 1981. Species, distribution and a microhabitat theory for marine mud dwelling Comesomatidae (Nematoda) in European waters // Cah. Biol. Mar. Vol. 22. No. 2. P. 231-241
- Jensen P. 1982. Diatom-feeding behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis* // Nematologica. Vol. 28. P. 71-76.
- Jensen P. 1986. Nematode fauna in the sulphide-rich brine seep and adjacent bottoms of the East Flower Garden, NW Gulf of Mexico. 4. Ecological aspects // Mar. Biol. Vol. 92. No. 4. P. 489-503.
- Jensen P. 1987. Differences in microhabitat, abundance, biomass and body size between oxybiotic and thiobiotic free-living marine nematodes // Oecologia (Berlin). Vol. 71. P. 564-567.
- Jensen P. 1987a. Feeding ecology of free-living aquatic nematodes // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 35. P. 187-196.
- Jensen, P. 1988. Nematode assemblages in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea // Deep Sea. Res. Vol. 35. P. 1173-1184.
- Jensen P., 1995. *Theristus (Penzanica) anoxybioticus* n. sp. (Nematoda: Xyalida) from sublittoral Methane Seepages in the Northern Kattegat, Denmark // J. Nematology. Vol. 1. No. 2. P. 231-236.
- Jensen P. 1995a. Life history of the nematode *Theristus anoxybioticus* from sublittoral muddy sediment at methane seepage in the northern Kattegat, Denmark // Mar. Biol. Vol. 123. P. 131-136.
- John J.S., Jones G.P., Sale P.F. 1989. Distribution and abundance of soft-sediment meiofauna and a predatory goby in a coral reef lagoon // Coral Reefs. Vol. 8. No. 2. P. 51-57.
- Johnson S.C., Scheibling R.E. 1987. Structure and dynamics of epifaunal assemblages on intertidal macroalgae *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* in Nova Scotia, Canada. // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 37. No. 2-3. P. 209-227.
- Johnston N.T., Lasenby D.C. 1982. Diet and feeding of *Neomysis mercedis* Holmes (Crustacea, Mysidacea) from the Fraser River Estuary, British Columbia // Can. J. Zool. Vol. 60. No. 5. P. 813-824.
- Jonge V.N., Bouwman L.A. 1977. A simple density separation technique for quantitative isolation of meiobenthos using the colloidal silica Ludox-TM // Mar. Biol. Vol. 42. No 2. P. 143-148.
- Kapp H., Giere O. 2005. *Spadella interstitialis*, a meiobenthic chaetognath from Mediterranean calcareous sands // Meiofauna Marina. Vol. 14. P. 109-114.
- Kautsky N. 1974. Quantitative investigations of the red algal belt in the Asko area. // Contr. Asko Lab. No. 3. P. 1-29.
- Kempf E. K., 1980 (and later supplements). Index and Bibliography of Nonmarine Ostracoda. Vols. 1-4. Geologisches Institut der Universitaet zu Koeln, Sonderveroeffentlichungen, nos. 35-38: 188, 180, 204 and 186 pp.

- Kempf E. K., 1986, 1987, 1988 (and later supplements). Index and Bibliography of Marine Ostracoda. Vols. Geologisches Institut der Universität Koeln, Sonderveröffentlichungen, nos. 50-53: 762, 712, 771 and 454 pp.
- Kennedy A.D. 1994. Carbon partitioning within meiobenthic nematode communities in the Exe Estuary, UK // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 105. No.1-2. P. 71-78.
- Kennedy A.D. 1994a. Predation within meiofaunal communities: Description and results of a rapid-freezing method of investigation // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 114. No.1-2. P. 71-79.
- Kern J.C., Carey Jr. A.G. 1983. The faunal assemblage inhabiting seasonal sea ice in the nearshore Arctic Ocean with emphasis on copepods // Mar. Ecol. Progr. Ser. Vol. 10. P. 159-167.
- Keyser D. 1988. Ostracoda. In: Higgins R., Thiel H. (eds). Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. - London. P. 370-376.
- Kirchner W.P. 1969. Zur biologie und Ökologie von *Halacarus basteri basteri* Johnston 1836 (Acari, Trombidiformes) // Oecologia. Vol. 3. P. 56-69.
- Klekowski R.Z. 1971. Cartesian diver respirometry for aquatic animals // Polsk. Arch. Hydrobiol. Vol. 18. P. 93-114.
- Klie W. 1938. Ostracoda. Muschelkrebse. In: Dahl F. (Ed.). Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meerestiele. Vol. 34. P. 1-230.
- Kneib R.T. 1985. Predation and disturbance by grass shrimp *Palaemonetes pugio* Holthuis, in soft-substratum benthic invertebrate assemblages // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 93. No. 1-2. P. 91-102.
- Kovalevsky A. 1901. Les Hedyllides, etudes anatomiques // Mem. Acad. Sci. St. Petersburg. Sci. Math., Phys. Natur. Vol. 12. P. 1-28.
- Kozloff E.N. 1972. Some aspects of development in Echinoderes (Kinorhyncha) // Trans. Amer. Microscop. Soc. Vol. 91. No.2. P. 119-130.
- Kornev P.N., Tchesunov A. V., Rybnikov P.V. 2004. *Arcticotantulus pertzovi* gen.nov. et sp. n. (Tantulocarida. Crustacea) - a new tantulocaridan from the pseudobathyal region of the White Sea // Sarsia. Vol. 89. No. 5. P. 355-361.
- Krantz G.W. 1978. A Manual of Acarology. Second edition. Oregon State Univ. Book Stores, Inc Corvallis.
- Krantz G.W. 1970. *Agauopsis vidae*, a new species of halacaridae (Acari: Prostigmata) from the Northern Adriatic Sea, with notes on its behavior. // Archo Oceanogr. Limnol. Vol. 16. P. 247-261.
- Krasnova E.D., Pegova A.N. 1996. Morphological difference between two population types of free-living marine nematoda *Metachromadora (Chromadoropsis) vivipara* De Man, 1907 (Desmodorida, Spiriniidae) // Russ. J. Nematol. Vol. 4, No. 1. P. 87-88.
- Krasnova E.D., Pegova A.N. 1997. Individual and microgeographical variability of the marine nematode *Metachromadora vivipara* de Man 1907, (Chromadoria: Desmodorida) in the White Sea // Russ. J. Nematol. Vol.5. No. 2. P. 131-136.
- Krasnova E. D., I.A. Molokanova. 1998. Morphological variability of littoral nematode *Metachromadora vivipara* de Man, 1907 (Chromadoria, Desmodorida) from different localities // Russ. J. Nematol. Vol. 6. No. 1. P. 65-66.
- Kristensen R.M. 1983. Loricifera, a new phylum with Aschelminthes characters from the meiobenthos // Zeit. Zool. Syst. Evolution. Bd. 21. S. 163-180.
- Kristensen R.M. 1982. The first record of cyclomorphosis in Tardigrada based on a new genus and species from Arctic meiobenthos // Zeit. Zool. Syst. Evolution. Bd. 20. S. 249-270.

- Kunz H. 1935. Zurologie der Copepoden Schleswig-Holsteins und der Kieler Bucht // Schr. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein. Bd. 21. S. 84-132.
- Lamshead P.J.D. 1984. The Nematode/Copepod ratio. Some anomalous results from the Firth of Clyde // Mar. Pollut. Bull. Vol.15. No. 7. P. 256-259.
- Lamshead P.J.D. 1986. Sub-catastrophic sewage and industrial waste contamination as revealed by marine nematode faunal analysis // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 29. No.3. P. 247-260.
- Lamshead P.J.D., Ferrero T.J., Wolff G.A. 1995. Comparison of the vertical distribution of nematodes from two contrasting abyssal sites in the Northeast Atlantic subject to different seasonal inputs of phytodetritus // Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol. Bd. 80. H.2. S. 327-331.
- Lamshead P.J.D., Piatt H.M., Shaw K.M. 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity // J. Nat. Hist. Vol.17. P. 859-874.
- Lang K. 1948. Monographie der Harpacticiden. 2 volumes. Lund, Hakan Ohlsson. 1682 p.
- Lasserre P. 1971. Oligochaeta from the marine meiobenthos: taxonomi and ecology // Smithsonian Contrib. Zool. Vol. 76. P. 71-86.
- Lazzaretto I, Libertini A. 1985. Karyological investigations of two populations of *Tigriopus* (Copepoda, Harpacticoida) from the Kerguelen region // J. Crust. Biol. Vol. 5. P. 330-333
- Leaver M. J., Murison D.J., Davies J.M., Rafaelli D. 1987. Experimental studies of the effects of drilling discharges. In: Environmental Effects of North Sea Oil and Gas Developments. J. P. Hartley, R. B. Clark (Eds.). P. 625-640
- Lee C.E. 2000. Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate "populations" // Evolution. 54. P. 2014-2027
- Lee M.R., Correa J.A., Castilla J.C. 2001. An assessment of the potential use of the nematode to copepod ratio in the monitoring of metals pollution. The Chanaral case // Mar. Pollut. Bull. Vol. 42. No. 8. P. 696-701.
- Lilleboe A.I., Flindt M.R., Pardal M.A., Marques J.C. 1998. The effect of macrofauna, meiofauna and microfauna on the degradation of *Spartina maritima* detritus from a salt marsh area. In: Processes and Flows in Marine Benthic Ecosystems: Proc. X Iberian Symp. of Marine Benthos Research, Carvoeiro (Portugal), Feb 23-26. P. 249-258.
- Lindroth A. 1935. Die Assoziationen der marinen Weichboden // Zool. Bidgar Upsala. Bd. 15. S. 1-111.
- Lindroth A. 1971. On biocoenoses: coenotypes and coenoclines // Thalassia Jugosl. Vol. 7. No. 1. P. 34^*7.
- Lohmann H. 1893. Die Halacarinen der Plankton-Expedition. In: Ergebn. Plankton-Exp. Humboldt-Stiftung. Kiel, Leipzig: Verlag von Lipsius und Tischer. Bd. II. S.1-95.
- Lonsdale D.J., Levinton J.S. 1985. Latitudinal differentiation in embryonic duration, egg size, and newborn survival in a harpacticoid copepod // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole. Vol. 168. P. 419-431.
- Lonsdale D.J., Levinton J.S. 1985a. Latitudinal differentiation in copepod growth: an adaptation to temperature // Ecology. Vol. 66. P. 1397-1407.
- Lonsdale D.J., Levinton J.S. 1989. Energy budgets of latitudinally separated *Scottolana canadensis* (Copepoda: Harpacticoida) // Limnol. Oceanogr. Vol. 34. P. 324-331.
- MacArthur R.H. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. NY: Harper and Row. 269 p.
- Maguire C. 1976. *Turbanella varians* n. sp. a marine gastrotrich with local morphological variants // Cah. Biol. Mar. Vol.17. No. 185-194.

- Malinga-Urban B., Opalinski K. 2001. Interstitial community oxygen consumption in a Baltic sandy beach: horizontal zonation // *Oceanologia*. Vol. 43. No. 4. P. 455-468.
- Manylov O.G., Vladychenskaya N.S., Milyutina I.A., Kedrova O.S., Korokhov N.P., Dvoryanchikov G.A., Aleshin V.V., Petrov N.B. 2004. Analysis of 18S rRNA gene sequences suggests significant molecular differences between Macrotrichida and Chaetonotida (Gastrotricha) // *Molec. Phylogen. Evol.* Vol. 30. No. 3. P. 850-854.
- Mare M.F. 1942. A study of a marine benthic community with special reference to the microorganisms // *J. Mar. Biol. Soc. U. K.* Vol. 25. P. 517-554.
- Martens P.M., Schockaert E.R. 1986. The importance of turbellarians in the marine meiobenthos: a review // *Hydrobiologia*. Vol. 132. P. 95-303.
- McCutchan Jr. J.H., Lewis W.M., Kendall C., McGrath C.C. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur // *Oikos*. Vol. 102. P. 378-390.
- McIntyre A.D., Murison D.J. 1973. The meiofauna of a flatfish nursery ground // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* Vol. 53. P. 93-118.
- McKeough J.A., Abanil G.J., Sia P.C., Quinto B.S., Morgia M.L., Chaves N.M. 1982. Water pollution and marine ecological studies of Macajalar Bay. 2. Meiofauna // *Fish. Res. J. Philipp.* Vol. 7. No. LP. 111-118.
- McLachlan A. 1985. The ecology of two sandy beaches near Walvis Bay // *Madoqua*. Vol. 14. P. 155-163.
- McLachlan A., Erasmus T., Furstenberg J.P. 1977. Migrations of sandy beach meiofauna // *Zool. Afr.* Vol. 12. No. 2. P. 257-277.
- McLachlan A., Woolridge T., Dye A.H. 1981. The ecology of sandy beaches in Southern Africa // *S. Afr. J.* Vol. 16. P. 219-231.
- Marshall D.J., Convey P. 2004. Latitudinal variation in habitat specificity of oribateid mites (Oribatida) // *Exp. Appl. Acarology*. Vol. 34. No. 1-2. P. 21-35.
- Massin C., Appeltans W., Van Hoey G., Vincx M., Degraer S. 2005. *Leptosynapta minuta* (Becher, 1906) (Echinodermata, Holothuroidea), a new record for Belgian marine waters // *Belg. J. Zool.* Vol. 135. No. 1. P. 83-86.
- Melnikov I.A., Kolosova E.G., Welch H.E., Zhitina L.S. 2002. Sea ice biological communities and nutrient dynamics in the Canada Basin of the Arctic Ocean // *Deep Sea Res. Part I*. Vol. 49. P. 1623-1649.
- Meyers M.B., Powell E.N., Fossing H. 1988. Movement of oxybiotic and thiobiotic meiofauna in response to changes in pore-water oxygen and sulfide gradients around macrofaunal tubes // *Mar. Biol.* Vol. 98. P. 395-414.
- Meyers S.P., Hopper B. E. 1966. Attraction of the marine nematode, *Metoncholaimus* sp., to fungal substrates // *Bull. Mar. Sci.* Vol. 16. No. 1. P. 142-150.
- Meyers M. B., Powell E. N., Fossing H. 1988. Movement of oxybiotic and thiobiotic meiofauna in response to changes in pore-water oxygen and sulfide gradients around macro-infaunal tubes // *Mar. Biol.* Vol. 98. No. 3. P. 395-414.
- Mills C.E. Internet: 1999-present. Stauromedusae: list of all valid species names. Electronic internet document available at <http://faculty.washington.edu/cemills/Staurolist.html>. Published by the author, web page established October 1999, last updated 30.10.2006.
- Mills E.L. 1969. The community concept in marine zoology, with comments on continuum and instability in some marine communities: a review // *J. Fish. Res. Board Canada*. Vol. 26. No. 6. P. 1415-1428.
- Mobjerg N., Dahl C. 1996. Studies on the morphology and ultrastructure of the Malpighian tubules of *Halobiotus crispae* Kristensen, 1982 (Eutardigrada) // *Zool. J. Linn. Soc.* Vol. 116. P. 85-99.

- Moberg Kristensen R., Gad G. 2004. *Armorloricus*, a new genus of Loricifera (Nanaloricidae) from Trezen ar Skoden (Roscoff, France) // Cah. Biol. Mar. Vol. 45. No. 2. R 121-156.
- Moens T., Vincx M. 1997. Observations on the feeding ecology of estuarine nematodes // J. Mar. Biol. Ass. U. K. Vol. 77. P. 211-227.
- Moens T., Luyten C., Middelburg J.J., Herman P.M.J., Vincx M. 2002. Tracing organic matter sources of estuarine tidal flat nematodes with stable carbon isotopes // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 234. P. 127-137.
- Moens T., Bouillon S., Galucci F. 2005. Dual stable isotope abundances unravel trophic position of estuarine nematodes // J. Mar. Biol. Ass. U.K. Vol. 85. P. 1401-1407.
- Moens T., Vierstraete A., Vanhove, S., Verbeke, M., Vincx, M. 1996. A handy method for measuring meiobenthic respiration // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 197. No. 2. P. 177-190.
- Mokievsky V. O. 1992. Composition and distribution of the intertidal meiofauna of Isfjorden, West Spitsbergen // Polish Polar Res. Vol. 13. N. 1. P. 31^0.
- Mokievsky V.O. 1995. A new modification of the Red Queen hypothesis: wild-goose chase in anthropogenic transformed ecosystems. In: Fifth Congr. of the European Society for Evolutionary Biology, Edinburgh, Scotland. P. 239.
- Mokievsky V.O. 2009. Quantitative distribution of the meiobenthos in the Large Aral Sea in 2003 and 2004 // J. Mar. Syst. Vol. 76. No. 3. P. 336-342.
- Mokievsky V., Azovsky A. 2002. Re-evaluation of species diversity patterns of free-living marine nematodes // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 238. P. 101-108.
- Mokievsky V. O., Miljutina M. A., Tchesunov A. V., Rybnikov P.V. 2009. Meiobenthos of the deep part of the White sea // Meiofauna Marina. Vol. 17. P. 61-70.
- Mokievsky V.O., Hasemann C, Shewe I, Soltwedel T. Small-scale spatial distribution of meiobenthos organisms and their environment in the Arctic deep sea. (in prep.)
- Monniot F, Monniot C. 1992. Tunicata. In: Higgins R., Thiel H. (eds). Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. - London. P.461^463.
- Moore C.G. 1977. Additions to the littoral fauna of Rockall, with description of *Aræolaimus penelops* sp.nov. (Nematoda: Axonolaimidae) // J. Mar. Biol. Ass. U. K. Vol. 57. No. 1. P. 191-200.
- Moore C.G. 1979. The distribution and ecology of psammolittoral meiofauna around the Isle of Man // Cah. Biol. Mar. Vol. 20. No.4. P. 383^115.
- Moore C.G., Stevenson J.M. 1997. A possible new meiofaunal tool for rapid assessment of the environmental impact of marine oil pollution // Cah. Biol. Mar. Vol. 38. P. 277-282.
- Morkhoven F.P.C.M. van. 1982. Post-Palaeozoic Ostracoda. Vol. 1. Amsterdam: Elsevier. 204 p.
- Morkhoven F.P.C.M. van. 1983. Post-Palaeozoic Ostracoda. Vol. 2. Amsterdam: Elsevier. 478 p.
- Muthumbi A., Vincx M. 1996. Nematodes from the Indian Ocean: Description of six new species of the genus *Molgolaimus* Ditlevsen, 1921 (Nematoda: Desmodoridae) // Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belgique Biol. Bull. K. Belgisch Inst. Nat. Biol. Vol. 66. P. 17-28.
- Muthumbi A.W., Vincx M. 1998. Chromadoridae (Chromadorida: Nematoda) from the Indian Ocean: Difficulties in morphological identification of *Actinonema* Cobb, 1920 and *Rhips* Cobb, 1920 // Hydrobiologia. Vol. 364. No. 2. P. 155-167.
- Muthumbi, A.W., Vincx, M. 1999. Microlaimidae (Microlaimoidea: Nematoda) from the Indian Ocean: description of nine new and known species // Hydrobiologia. Vol. 397. No. 1. P. 39-58.

- Muthumbi A. W., Soetaert K., Vincx M. 1997. Deep-sea nematodes from the Indian Ocean: New and known species of the family Comesomatidae // *Hydrobiologia*. Vol. 346. No. 1-3. P. 25-57.
- Neale J.W. (Ed.). 1969. The taxonomy, morphology and ecology of recent Ostracoda. Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Nehring S. 1993. Tube-dwelling meiofauna in marine sediments // *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.* Bd.78. H.2. S. 521-534.
- Nehring S., Jensen P., Lorenzen S. 1990. Tube-dwelling nematodes: Tube construction and possible ecological effects on sediment-water interfaces // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 64. No. 1-2. P. 123-128.
- Neira C, Sellanes J., Levin L.A., Arntz W.E. 2001. Meiofaunal distributions on the Peru margin: - relationship to oxygen and organic matter availability // *Deep Sea Res.* Vol. 48. No.11. P. 2453-2472.
- Nelson D.R. 1975. The hundred-year hibernation of the water bear // *Natural Hist.* Vol. 84. No. 3. P. 62-65.
- Nelson D.R. 1982. Developmental biology of the Tardigrada. In: *Developmental biology of fresh-water invertebrates*. New York: Alan R.Liss. P. 363-398
- Nelson D.R., Marley N.J. 2000. The biology and ecology of lotic Tardigrada // *Freshwater Biol.* V. 44. P. 93-108
- Nemys. 2007. On-line catalog of free-living Nematodes, <http://nemys.ugent.be/>
- Newell I.M. 1947. A Systematic and Ecological Study of the Halacaridae of Eastern North America // *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection*. Vol. 10. No. 3. P. 1-232
- Nicholas W.L., Maries T.G. 1995. Observations on the geographical distribution and morphometrics of *Enoploides stewarti* Nicholas, 1993 (Nematoda: Thoracostomopsidae) // *Bull. Inst. Royal Sci. Natur. Belgique*. Vol. 65. P. 41-51.
- Nicholas W. L., Hodda M. 1999. The free-living nematodes of a temperate, high energy, sandy beach: faunal composition and variation over space and time // *Hydrobiologia*. Vol. 394. No. 1-3. P. 113-127.
- Nicholls A. G. 1935. Copepods from the interstitial fauna of a sandy beach // *J. Mar. Biol. Soc. U. K.* Vol. 20. P. 379-405.
- Nilsson P., Sundbaeck K., Joansson B. 1993. Effect of the brown shrimp *Crangon crangon* L. on endobenthic macrofauna, meiofauna and meiofaunal grazing rates // *Neth. J. Sea Res.* Vol. 31. No. LP. 95-106.
- Noodt W. 1971. Ecology of the Copepoda. In: Hulings N.C. (Ed.). *Proceedings of the First International Conference on Meiofauna* // *Smith. Contrib. Zool.* Vol. 76. P. 97-102.
- Novak R. 1992. Dynamic aspects of seagrass-nematode community structure. In: *Marine eutrophication and population dynamics, with a special section on the Adriatic sea*. 25th European Marine Biology Symposium. G. Colombo, I. Ferrari, V. U. Ceccherelli, R. Rossi (Eds.). P. 277-284.
- Nozais C, Gosselin M., Michel C, Tita G. 2001. Abundance, biomass, composition and grazing impact of the sea-ice meiofauna in the North Water, northern Baffin Bay // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 217. P. 235-250.
- Okhlopkov J.R. 2002. Free-living nematodes of the families Selachinematidae and Richtersiidae in the White Sea (Nematoda, Chromadoridae) // *Zoosystematica Rossica*. Voll 11. No. 2. P. 41-55.
- Olafsson E. 1992. Small-scale spatial distribution of marine meiobenthos: The effects of decaying macrofauna // *Oecologia*. Vol. 90. No. 1. P. 37-42.

- Olafsson E. 1995. Meiobenthos in mangrove areas in eastern Africa with emphasis on assemblage structure of free-living marine nematodes // *Hydrobiologia*. Vol. 312. No. 1. P. 47-57.
- Olafsson E., Elmgren R. 1991. Effects of biological disturbance by benthic amphipods *Monoporeia affinis* on meiobenthic community structure: A laboratory approach // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 74. No. 1. P. 99-107.
- Olafsson E., Elmgren R. 1997. Seasonal dynamics of sublittoral meiobenthos in relation to phytoplankton sedimentation in the Baltic Sea // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* Vol. 45 No. 2. P. 149-164
- Olafsson E., Moore C.G. 1990. Control of meiobenthic abundance by macroepifauna in a subtidal muddy habitat // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 65. No. 3. P. 241-249.
- Olafsson E., Moore C.G. 1992. Effects of macroepifauna on developing nematode and harpacticoid assemblages in a subtidal muddy habitat // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 84. No. 2. P. 161-171.
- Olafsson E., Carlstroem S., Ndaro S.G.M. 2000. Meiobenthos of hypersaline tropical mangrove sediment in relation to spring tide inundation // *Hydrobiologia*. Vol. 426. P. 1-3.
- Olafsson E., Moore C.G., Bett B.J. 1990. The impact of *Melinnapalmata* Grube, a tube-building polychaete, on meiofaunal community structure in a soft-bottom subtidal habitat // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* Vol. 31. No. 6. P. 883-893.
- Oliver J.S., Oakden J.M., Slattery P.N. 1982. Phoxocephalid Amphipod Crustaceans as Predators on Larvae and Juveniles in Marine Soft-Bottom Communities // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 7. No. 2. P. 179-184.
- Olu K., Lance S., Sibuet M., Henry P., Fiala Medioni A., Dinet A. 1997. Cold seep communities as indicators of fluid expulsion patterns through mud volcanoes seaward of the Barbados accretionary prism // *Deep Sea Res. Part I. Oceanogr. Res. Pap.* Vol. 44. No. 5. P. 811—841.
- Onbe T. 1978. Sugar flotation method for sorting the resting eggs of marine cladocerans and copepods from sea-bottom sediment // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* Vol. 44. No. 12. P. 1411.
- O'Neill R.V., De Angelis D.L., Allen T.F.N., Waide J.B. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press, 253 p.
- Ott J.A. 1972. Determination of fauna boundaries of nematodes in an interstitial sand flat // *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* Bd. 57. S. 645-663.
- Ott J., Rieger G., Reiger R., Enderes F. 1982. New mouthless interstitial worms from the sulfide system: Symbiosis with prokaryotes // *P.S.Z.N.I: Mar. Ecol.* Vol. 3. No. 4. P. 313-333.
- Ott J.A., Bauer Nebelsick M., Novotny V. 1995. The genus *Laxus* Cobb, 1894 (Stiibonematinae: Nematoda): Description of two new species with ectosymbiotic chemoautotrophic bacteria // *Proc. Biol. Soc. Wash.* Vol. 108. No. 3. P. 508-527.
- Ouren T. 1974. Om at skyde ballast // *Wiwar.* No. 1. P. 13-16.
- Palmer M.A. 1980. Variation in life-history pattern between inter-tidal and subtidal populations of the meiobenthic copepod *Microarthridion littorale* // *Mar. Biol.* Vol. 60. P. 159-165.
- Palmer M.A. 1988. Dispersal of marine meiofauna: a review and conceptual model explaining passive transport and active emergence with implications for recruitment // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* Vol. 48. P. 81-91.
- Palmer M.A. 1988a. Epibenthic predators and marine meiofauna: Separating predation, disturbance, and hydrodynamic effects // *Ecology.* Vol 69. No. 4. P. 1251-1259.
- Palmer M.A., Molloy R. 1986. Water flow and the vertical distribution of meiofauna: A flume experiment // *Estuaries.* Vol. 9. No. 3. P. 225-228.

- Palomo G., Iribarne O., Martinez M.M. 1999. The effect of migratory seabirds guano on the soft bottom community of a SW Atlantic coastal lagoon // *Bull. Mar. Sci.* Vol. 65. No. LP. 119-128.
- Peck L.S., Brockington S., Vanhove S., Beghyn M. 1999. Community recovery following catastrophic iceberg impacts in a soft-sediment shallow-water site at Signy Island, Antarctica // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol.186. P. 1-8.
- Perkins E.S. 1958. The food relationships of the microbenthos with particular reference to the food of Whitstable Kent // *Ann. Mag. Nat. Hist.* Vol. 13. No.1. P. 64-77.
- Pfannkuche O., Thiel H. 1987. Meiobenthic stocks and benthic activity on the NE-Svalbard Shelf and in the Nansen Basin // *Polar Biol.* Vol. 7. P. 253-266.
- Piraino S., Bluhm B.A., Gradinger R., Boero F. 2008. *Sympagohydra tuuli* gen. nov. and sp. nov. (Cnidaria: Hydrozoa) a cool hydroid from the Arctic sea ice // *J. Mar. Biol. Ass. UK.* Vol. 88. No.8. P. 1637-1641.
- Piatt H. M., Warwick R. M. 1983. Free-living marine nematodes. Part 1. British enoplids. Pictorial key to world genera and notes for the identification of British species // *Synopses of the British Fauna. New ser.* No. 28, Cambridge UK, Cambridge University Press. 315 p.
- Piatt, H. M. and R. M. Warwick (1988). Free living marine nematodes. Part 2. British chromadorids. Pictorial key to world genera and notes for the identification of British species // *Synopses of the British Fauna. New ser.* No. 38. Leiden, Netherlands. 510 p.
- Piatt H. M., Warwick R. M., Somerfield P.J. 1998. Free living marine nematodes. Part 3. Monhysterids. Pictorial key to world genera and notes for the identification of British species // *Synopses of the British Fauna. New ser.* No. 53. Field Studies Council, Shrewsbury. 296 p.
- Piatt H. M., Warwick R. M. 1980. The significance of free-living nematodes to the littoral ecosystem. In: J.H. Price, D.E.G. Irvine, W.F. Farnham (Editors), *The Shore Environment. Vol. 2: Ecosystems. Spec. Vol. Syst. Assoc.* P. 729-759.
- Pokorny V. 1978. Ostracodes. In: Haq Bilal U., Anne Boersma (Eds.). *Introduction to Marine Micropaleontology.* Elsevier, New York. P. 109-149.
- Por F.D. 1979. Hypersaline ecosystems and food webs as an expression of Dahl's competitive principle // *Isr. J. Zool.* Vol. 28. No.1. P. 57-58.
- Powell E. N., Bright T.J. 1981. A thiobiosis does exist. Gnathostomulid domination of the canyon community at the East Flower Garden brine seep // *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.* Bd. 66. S. 675-683.
- Powell E. N., Bright T.J., Woods A., Gittings S. 1983. Meiofauna and the thiobios in the East Flower Garden brine seep // *Mar. Biol.* Vol. 73. No. 3. P. 269-283.
- Powell E. N., Crenshaw M.A., Rieger R. M. 1980. Adaptations to sulfide in sulfide-system meiofauna. Endproducts of sulfide detoxification in three turbellarians and a gastrotrich. // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 2. No. 2. P. 169-177.
- Powell E. N., Crenshaw M. A., Rieger R.M. 1979. Adaptations to sulfide in the meiofauna of the sulfide system. I. ³⁵S-sulfide accumulation and the presence of a sulfide detoxification system. // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 37. No. 1. P. 57-76.
- Powell E. N., Bright T. J., Woods A., Gittings S. 1983. Meiofauna and the thiobios in the East Flower Garden brine seep // *Mar. Biol.* Vol. 73. No. 3. P. 269-283.
- Pranovi F, Ponte F, Raicevich S., Giovanardi O. 2004. A multidisciplinary study of the immediate effects of mechanical clam harvesting in the Venice Lagoon // *ICES J. Mar. Sci.* Vol. 60. No. 1. P. 43-52.
- Pranovi F, Raicevich S., Franceschini G, Farrace M.G., Giovanardi O. 2000. Rapido trawling in the northern Adriatic Sea: effects on benthic communities in an experimental area // *ICES J. Mar. Sci.* Vol. 57. No.3. P. 517-524.

- PRIMER (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research) v. 5, PRIMER-E Ltd, UK, <http://www.primer-e.com> или <http://web.pml.ac.uk/primer/index.htm>
- Probert P.K. 1986. Energy transfer through the shelf benthos off the west coast of South Island, New Zealand // N.Z. J. Mar. Freshwat. Res. Vol. 20. No. 3. P. 407—417.
- Proches S., Marshall D.J. 2001. Global distribution patterns of non-halacarid marine intertidal mites : implications for their origins in marine habitats // J. Biogeography. Vol. 28. No. 1. P. 47-58.
- Pugh P.J.A., King P.E. 1985. Feeding in intertidal Acari // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 94. No. 1-3. P. 269-280.
- Pugh P.J.A. P.E. King. 1986. Seasonality in some British intertidal Acari. // J. Nat. Hist. Vol. 20. No. 3. P. 653-666.
- Radziejewska T., Stankowska Radziun M. 1979. Intertidal meiofauna of Recherche fjorden and Malbukta, West Spitsbergen // Sarsia. Vol. 64. No. 4. P. 253-258.
- Radziejewska T., Drzycimski I. 1989. Dynamics of meiobenthic communities in a eutrophic and polluted estuary // Limnologia. Vol. 20. No. 1. P. 83-88.
- Radziejewska T., Modlitba I. 1999. Vertical distribution of meiobenthos in relation to geotechnical properties of deep-sea sediment in the IOM Pioneer area (Clarion-Clipperton Fracture Zone, Ne Pacific). In: Third 1999 ISOPE Ocean Mining Symposium, Goa, India. P. 126-130.
- Raffaelli D.G., Mason C.F. 1981. Pollution monitoring with meiofauna, using the ratio of nematodes to copepods // Mar. Pollut. Bull. Vol. 12. No. 5. P. 158-163.
- Ramazzotti G. 1962. II phylum Tardigrada // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. dott. Marco di Marchi. Pallanza. Vol. 16. 595 p.
- Ramazzotti G. 1972. II phylum Tardigrada // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. dott. Marco di Marchi. Pallanza. Vol. 28. 732 p.
- Ramazzotti G., Maucci W. 1983. II phylum Tardigrada // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. dott. Marco di Marchi. Vol. 41. 1012 p.
- Reidenauer J.A. 1989. Sand-dollar *Mellita quinquesperforata* (Leske) burrow trails: Sites of harpacticoid disturbance and nematode attraction // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 130. No. 3. P. 223-235.
- Reineck H.-E. 1970. Die Ballast-Inseln // Natur und Museum. Bd. 100. S. 105-110.
- Reise K. 1979. Moderate predation on meiofauna by the macrobenthos of the Wadden Sea // Helgol. Wiss. Meeresunters. Bd. 32. H. 4. S. 453-465.
- Reise K. 1981. High abundance of small zoobenthos around biogenic structures in tidal sediments of the Wadden Sea // Helgol. Meeresunters. Bd. 34. H. 4. S. 413-425.
- Reise K. 1983. Biotic enrichment of intertidal sediments by experimental aggregates of the deposit-feeding bivalve *Macoma balthica* // Mar. Biol. Ecol. Progr. Ser. Vol. 12. P. 229-236.
- Reise K. 1984. Experimental sediment disturbances on a tidal flat: Responses of free-living Platyhelminthes and small Polychaeta // Hydrobiologia. Vol. 118. P. 73-81.
- Reise K. 1985. Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions // Ecol. Stud. 54. Springer. Berlin. Heidelberg, New York. 191 p.
- Reise K. 1987. Spatial niches and long-term performance in meiobenthic Platyhelminthes of an intertidal lugworm flat. // Mar. Biol. Ecol. Progr. Ser. Vol. 38. No. 1. P. 1-11.
- Reise K., Ax P. 1979. A meiofaunal 'Thiobios' limited to the anaerobic sulfide system of marine sand does not exist // Mar. Biol. Vol. 54. No. 3. P. 225—237.
- Remane A. 1933. Verteilung und Organisation der benthischen Mikrofauna der Kieler Bucht // Wissenschaft. Meeresunters. N.F., Kiel. Bd. 21. H. 2. S. 161-221.

- Remane A. 1952. Die besiedlung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Oekologie // Ver. Deutsch. Zool. Ges. Wilhelmshaven. 1951. Zool. Anz. Suppl. 16. S. 327-359.
- Renaud Mornant, J., Gourbault N. 1990. Evaluation of abyssal meiobenthos in the eastern central Pacific (Clarion-Clipperton Fracture Zone) // Prog. Oceanogr. Vol. 24. No. 1-4. P. 317-329. ARCH ARTICLE.
- Rex M. A., Stuart C. T., Hessler R. R., Allen J. A., Sanders H. L., Wilson G. D. F. 1993. Global-scale latitudinal patterns of species diversity in the deep-sea benthos // Nature. Vol. 365. P. 636-639.
- Riedl R. J. 1969. Gnathostomulida from America // Science. Vol. 163. P. 445-452.
- Rieger R. M. 1998. 100 Years of Research on Turbellaria // Hydrobiologia Vol. 383. No. 1-27.
- Riemann F. 1974. On hemisessile nematodes with flagelliform tails living in marine soft bottoms and on micro-tubes found in deep sea sediments // Mikrofauna Meeresbodens. Bd. 40. S. 1-15.
- Riemann F., Schrage M. 1978. The mucus-trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment structure // Oecologia (Berlin). Vol. 34. P. 75-88.
- Riemann F., Sime-Ngando T. 1996. Note on sea-ice nematodes (Monhysteroidea) from resolute Passage, Canadian High Arctic // Polar Biol. Vol. 18. P. 70-75.
- Riera P., Hubas C. 2003. Trophic ecology of nematodes from various microhabitats of the Roscoff Aber Bay (France): importance of stranded macroalgae evidenced through ^{13}C and ^{15}N // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 260. P. 151-159.
- Rivas G. 2000. The marine mites *Hyadesia* sp. and *Copidognathus* sp. associated with the mussel *Mytilus galloprovincialis* // J. Invertebr. Pathol. Vol. 76. No. 3. P. 216-21.
- Rocha-Olivares A., Fleeger J. W., Foltz D. W. 2001. Decoupling of molecular and morphological evolution in deep lineages of a meiobenthic harpacticoid copepod // Mol. Biol. Evol. Vol. 18. P. 1088-1102.
- Romeyn K., Bouwman L. A. 1983. Food selection and consumption by estuarine nematodes // Hydrobiol. Bull. Vol. 17. No. 2. P. 103-109.
- Rosado Solorzano R., Guzman Del Proo S. A. 1998. Preliminary trophic structure model for Tampamachoco Lagoon, Veracruz, Mexico // Ecol. Model. Vol. 109. No. 2. P. 141-145.
- Ruiz F., Abad M., Bodergat A. M., Carbonel P., Rodriguez-Lizaro J., Yasuhara M. 2005. Marine and brackish-water ostracods as sentinels of anthropogenic impacts // Earth Sci. Rev. Vol. 72. P. 89-111.
- Ruppert E. 1977. Zoogeography and speciation in marine Gastrotricha // Mikrofauna Meeresboden. Bd. 61. S. 231-251.
- Rysgaard S., Christensen P. B., Sorensen M. V., Funch P., Berg P. 2000. Marine meiofauna, carbon and nitrogen mineralization in sandy and soft sediments of Disko Bay, West Greenland // Aquat. Microb. Ecol. Vol. 21. No. 1. P. 59-71.
- Sach G., Bernem v. H. 1996. Spatial patterns of harpacticoid copepods on tidal flats // Senckenbergiana Maritima. Vol. 26. No. 3-6. P. 97-106.
- Saikawa M., Yamaguchi K., Morikawa C. 1988. Capture of rotifers by *Acaulopage pectospora*, and further evidence of its similarity to *Zoophagus insidians* // Mycologia. Vol. 80. No. 6. P. 880-884.
- Sanders H. L. 1968. Marine benthic diversity: A comparative study // Amer. Natur. Vol. 102 (925). P. 243-282.
- Sandulli R., De Nicola Giudici M. 1990. Pollution effects on the structure of meiofaunal communities in the Bay of Naples // Mar. Pollut. Bull. Vol. 21. No. 3. P. 144-153.

- Scharf E. M., Von Oertzen J. A., Scharf W., Stave A. 1981. A microflow respirometer for measuring the oxygen consumption of small aquatic organisms // *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.* Vol. 66. No. 6. P. 895-901.
- Schatz H., Behan-Pelletier V. 2008. Global diversity of oribatids (Oribatida: Acari: Arachnida) // *Hydrobiologia.* Vol. 595. P. 323-328.
- Scherer B. 1985. Annual dynamics of a meiofauna community from the "sulfide layer" of a North Sea sand flat // *Microfauna Marina.* Vol. 2. P. 117-161.
- Scherer B., Reise K. 1981. Significant predation on micro- and macrobenthos by the crab *Carcinus maenas* L. in the Wadden Sea. In: G. Rheinheimer, H. Fluegel, J. Lenz, B. Zeitschel (Eds.), *Lower Organisms and Their Role in the Food Web.* Kiel. Meeresforsch., P. 490-500.
- Schewe I., Soltwedel T. 1999. Deep-sea meiobenthos of the Central Arctic Ocean: distribution patterns and size-structure under extreme oligotrophic conditions // *Vie Milieu.* Vol. 49 No. 2-3. P. 79-92.
- Schizas N. V., Street G. T., Coull B. C., Chandler G. T., Quattro J. M. 1999. Molecular population structure of the marine benthic copepod *Microarthridion littorale* along the southeastern and Gulf coasts of the USA // *Mar. Biol.* Vol. 135. P. 399-405.
- Schizas N. V., Coull B. C., Chandler G. T., Quattro J. M. 2002. Sympatry of distinct mitochondrial DNA lineages in a copepod inhabiting estuarine creeks in the southeastern USA // *Mar. Biol.* Vol. 140. No. 3. P. 585-594.
- Schmidt H., Westheide W. 1999. Genetic relationships (RAPD-PCR) between geographically separated populations of the "cosmopolitan" interstitial polychaete *Hesionides gohari* (Hesionidae) and the evolutionary origin of the freshwater species *Hesionides riegerorum* // *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole.* Vol. 196. No. 2. P. 216-226.
- Sohornikov E. I. 2001. Class Ostracoda, Orders Platycopida and Podocopida // Sirenko B. I. (ed.). *List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters. Explorations of the fauna of the seas.* Vol. 51(59). St.-Peterburg. P. 99-103.
- Schratzberger M., Dinmore T. A., Jennings S. 2002. Impacts of trawling on the diversity, biomass and structure of meiofauna assemblages // *Mar. Biol.* Vol. 140. No. 1. P. 83-93.
- Schratzberger M., Jennings S. 2002. Impacts of chronic trawling disturbance on meiofaunal communities // *Mar. Biol.* Vol. 141. No. 5. P. 991-1000.
- Schratzberger M., Warwick R. M. 1999. Impact of predation and sediment disturbance by *Carcinus maenas* (L.) on free-living nematode community structure // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 235. No. 2. P. 255-271.
- Schrijvers J., Okondo J., Steyaert M., Vincx M. 1995 Influence of epibenthos on meiobenthos of the *Ceriops tagal* mangrove sediment at Gazi Bay, Kenya // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 128. No. 1-3. P. 247-259.
- Schriever G., Bussau C., Thiel H. 1991. DISCOL - Precautionary environmental impact studies for future manganese nodule mining and first results on meiofauna abundance // *Proc. Adv. Mar. Technol. Conf.* Vol. 4. P. 47-57.
- Schubert A., Reise K. 1986. Predatory effects of *Nephtys hombergii* on other polychaetes in tidal flat sediments // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 34. No. 1-2. P. 117-124.
- Schultz E. 1933. Zur Halacaridenfauna der Kieler Bucht // *Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst.* Bd. 20. S. 96-105.
- Schwinghamer P. 1981. Characteristic size distributions of integral benthic communities // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 38. No. 10. P. 1255-1263.
- Schwinghamer P. 1981a. Extraction of living meiofauna from marine sediments by centrifugation in a silica sol-sorbitol mixture // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 38. No. 4. P. 476-478.

- Schwinghammer P., Hargrave B., Peer D., Hawkins C M . 1986. Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol.31. No. 2. P. 131-142.
- Segers H. 1998. Notes on the taxonomy and distribution of the interstitial Rotifera from a dune pool // Belgian J. Zool. Vol. 128. No. 1. P. 35^17.
- Shiels G. M., Anderson K. J. 1985. Pollution monitoring using the Nematode/Copepod ratio. A practical application // Mar. Pollut. Bull. Vol.16. No.2. P. 62-68.
- Shimanaga M., Kitazato H., Shirayama Y. 2004. Temporal patterns in diversity and species composition of deep-sea benthic copepods in bathyal Sagami Bay, central Japan // Mar. Biol. Vol. 144. P. 1097-1110.
- Shimanaga M., Shirayama Y. 2000. Response of benthic organisms to seasonal change of organic matter deposition in the bathyal Sagami Bay, central Japan // Oceanol. Acta. Vol. 23. No.1. P. 91-107.
- Shirayama Y. 1983. Size structure of deep-sea meio- and macrobenthos in the western Pacific // Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol. Vol. 68. No. 6. P. 799-810.
- Shirayama Y. 1992. Respiration rates of bathyal meiobenthos collected using a deep-sea submersible SHINKAI 2000 // Deep Sea Res. Part A. Oceanogr. Res. Pap. Vol. 39. No. 5. P. 781-788.
- Shirayama Y. 1995. Ingestion rates of bathyal deep-sea meiobenthos collected from Suruga Bay, central Japan // Vie Milieu. Vol. 45. No. 1. P. 11-15.
- Shirayama Y., Fukushima T. 1995. Comparisons of deep-sea sediments and overlying water collected using multiple corer and box corer // J. Oceanogr. Vol. 51. No.1. P. 75-82.
- Shirayama Y., Ohta S. 1990. Meiofauna in a cold-seep community off Hatsushima, central Japan // J. Oceanogr. Soc. Japan Nihon Kaiyo Gakkai. Vol. 46. No.3. P. 118-124.
- Skukina E. V., Mokievsky V. O., Tchesunov A. V 2001. On taxonomy of the genus *Acantholaimus* (Free-living deep-sea nematodes of the family Chromadoridae). In: 4th International Nematology Symposium, Moscow, MSU. P. 39^0.
- Slatkin M. 1985. Gene flow in natural populations // A. Rev. Ecol. Syst. Vol. 16. P. 393-430
- Sleeter T. D., Coull B. C. 1973. Invertebrates associated with the marine wood boring isopod *Limnoria tripunctata* // Oecologia. Vol. 13. No. 1. P. 97-102.
- Smith L. D., Coull B. C. 1987. Juvenile spot (Pisces) and grass shrimp predation on meiobenthos in muddy and sandy substrata // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 105. No. 2-3. P. 123-136.
- Soerensen M. V 2001. On the rotifer fauna of Bermuda, including notes on the associated meiofauna and the description of a new species of *Encentrum* (Rotifera: Ploima: Dicranophoridae) // Proc. Biol. Soc. Wash. Vol. 114. No. 3. P. 725-736.
- Soetaert K., Heip C 1989. The size structure of nematode assemblages along a Mediterranean deep-sea transect // Deep Sea Res. Vol. 36. No. 1A. P. 93-102.
- Sogard S. M. 1984. Utilization of meiofauna as a food source by a grassbed fish, the spotted dragonet *Callionymus pauciradiatus* // Mar. Ecol. Prog. Ser.. Vol.17. No. 3. P. 183-191.
- Soltwedel T. 2000. Metazoan meiobenthos along continental margins: a review // Prog. Oceanogr. Vol. 46. P. 59-84.
- Soltwedel T. 1997. Meiobenthos distribution pattern in the tropical East Atlantic: indication for fractionated sedimentation of organic matter to the sea floor? // Mar. Biol. Vol. 129. P. 747-756.
- Soltwedel T., Mokievsky V., Schewe I. 2000. Benthic activity and biomass on the Yermak Plateau and in adjacent deep-sea regions northwest of Svalbard // Deep Sea Res. Part. I. Vol. 47. No. 9. P. 1761-1785.

- Soltwedel T., Pfannkuche O., Thiel H. 1996. The size structure of deep-sea meiobenthos in the north-eastern Atlantic: Nematode size spectra in relation to environmental variables // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* Vol. 76. No. 2. P. 327-344.
- Soosten C. von., Schmidt H., Westheide W. 1998. Genetic variability and relationships among geographically widely separated populations of *Petitia amphophthalma* (Polychaeta: Syllidae). Results from RAPD-PCR investigations // *Mar. Biol.* Vol. 131. No.4. P. 659-669.
- Serensen M. V, Pardos F. 2008. Kinorhynch systematics and biology - an introduction to the study of kinorhynchs, inclusive identification keys to genera // *Meiofauna Marina*. Vol. 16. P. 21-73.
- Soyer J., Thiriot-Quievreux C, Colomines J.-C. 1987. Description de deux especes jumelles du groupe *Tigriopus angulatus* (Copepoda, Harpacticoida) dans les archipels Crozet et Kerguelen (Terres Australes et Antarctiques Francaises) // *Zool. Scr.* Vol. 16. No. 2. P. 143-154.
- Staton J.L., Wickliffe L.C., Garlitska L., Villanueva S.M., Coull B.C. 2005. Genetic isolation discovered among previously described sympatric morphs of a meiobenthic copepod // *J. Crustac. Biol.* Vol. 25. No.4. P. 551-557.
- Sterer W. 1966. Neue Gnathostomulida // *Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven. S. II. S.* 201-207.
- Sterrer W. 1973. Plate tectonics as a mechanism for dispersal and speciation in interstitial sand fauna // *Neth. J. Sea Res.* Vol. 7. P. 200-222.
- Sterrer W. 1982. Gnathostomulida. In: Parker S.P (Ed.). *Synopsis and classification of living organisms*. Vol. 1. N.York, McGraw-Hill. P. 847-851.
- Steyaert M., Herman P. M. J., Moens T., Widdows J., Vincx M. 2001. Tidal migration of nematodes on an estuarine tidal flat (the Molenplaat, Schelde Estuary, SW Netherlands) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 224. P. 299-304.
- Stommel H. 1963. Varieties of oceanographic experience // *Science*. Vol. 139. P. 572-575.
- Stoner A.W., Lewis F.G. III 1985. The influence of quantitative and qualitative aspects of habitat complexity in tropical seagrass meadows // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 94. P. 9-40.
- Straarup J.O. 1968. On the life cycles of halacarids (Acari) from the Oresund. // *Ophelia*. Vol. 5. P. 255-271.
- Street G.T., Lotufo G.R., Montagna P.A., Fleeger J.W. 1998. Reduced genetic diversity in a meiobenthic copepod exposed to a xenobiotic // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 222. No. 1-2. P. 93-111.
- Street G.T., Montagna P.A. 1996. Loss of genetic diversity in Harpacticoida near offshore platforms // *Mar. Biol.* Vol. 126. No. 271-282.
- Sun B., Fleeger J.W., Carney R.S. 1993. Sediment microtopography and the small-scale spatial distribution of meiofauna // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 167. No. 1. P. 73-90.
- Sutherland T.F., Shepherd P.C.F., Elnor R.W. 2000. Predation on meiofaunal and macrofaunal invertebrates by western sandpipers (*Calidris mauri*): Evidence for dual foraging modes // *Mar. Biol.* Vol. 137. No. 1. P. 5-6.
- Swedmark B. 1964. The interstitial fauna of marine sand // *Biol. Rev.* Vol. 39. P. 1-42
- Swedmark B. 1967. *Gwynia capsula* (Jeffreys), an articulate brachiopod with brood protection // *Nature*. Vol. 213. P. 1151-1152.
- Sylvester-Bradley P.C., Siveter D.J. (Eds.). 1973. *A stereo-atlas of ostracode shells*. Leicester, Department of Geology, University of Leicester.
- Szymelfenig M., Kwasniewski S., Weslawski J. M. 1995. Intertidal zone of Svalbard. 2. Meiobenthos density and occurrence // *Polar Biol.* Vol.15. No. 2. P. 137-141.

- Tchesunov A. V., Mokievsky V. O. 2005. A review of the genus *Amphimonhystera* Allgen, 1929 (Monhysterida: Xyalidae, Marine Freelifving Nematodes) with description of three new species // *Zootaxa*. Vol. 1052. P. 1-20.
- Tchesunov A. V., Miliutina M. A. 2006. Three new minute nematode species of the superfamily Monhysteroidea from Arctic Abyss // *Zootaxa*. Vol. 1051. P. 19-32.
- Tchesunov A. V., Riemann F. 1995. Arctic sea-ice nematodes (Monhysteroidea) with description of *Crionema crassum* gen.n., sp.n. and *C.tenua* sp.n. // *Nematologia*. Vol. 41. P.35-50
- Teal J.M., Wieser W. 1966. The distribution and ecology of nematodes in a Georgia salt marsh // *Limnol. Oceanogr.* Vol.11. No.2. P. 217-222.
- The International Association of Meiobenthologists. 2005. Web-site: <http://www.meiofauna.org/>
- Thiel H. 1966. Quantitative Untersuchungen über die Meiofauna des Tiefseebodens // *Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*. Sbd. 2. S. 131-148.
- Thiel H. 1972. Meiofauna und struktur der benthischen lebensgemeinschaft des Iberischen Tiefseebeckens // *Meteor Forsch. Ergebnisse D.* Bd. 12. S. 36-51.
- Thiel H. 1972a. Die Bedeutung der Meiofauna in kostenfernen benthischen Lebensgemeinschaften verschiedener geographischer Regionen // *Verhand. Deutsch. Zoolog. Ges. H.* 65. Jahrsversammlung. S. 37—42.
- Thiel H. 1975. The size structure of deep-sea benthos // *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.* Bd. 60. S. 575-606.
- Thiel H. 1979. First quantitative data on Red Sea Deep Benthos // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* Vol. 1. P. 347-350.
- Thiel H. 1983. Meiobenthos and nanobenthos of the deep sea. In G.T. Rowe (Ed.). *The Sea*. Vol. 8. New York: J. Wiley and Sons. P. 167-230.
- Thiel H. 1992. Cnidaria. In: Higgins R., Thiel H. (eds). *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. - London. P. 266-272.
- Thiermann F., Akoumianaki I., Hughes J. A., Giere O. 1997. Benthic fauna of a shallow-water gaseohydrothermal vent area in the Aegean Sea (Milos, Greece) // *Mar. Biol.* Vol. 128. No.1. P. 149-159.
- Thiermann F., Windoffer R., Giere O. 1994. Selected meiofauna around shallow water hydrothermal vents off Milos (Greece): Ecological and ultrastructural aspects // *Vie Milieu*. Vol. 44. No. 3-4. P. 215-226.
- Thistle D. 1980. The response of a harpacticoid copepod community to a small scale natural disturbance // *J. Mar. Res.* Vol. 38. P. 281-395.
- Thistle D., Sherman K. M. 1985. The nematode fauna of a deep-sea site exposed to strong near-bottom currents // *Deep Sea Res.* Vol. 32. No. 9. P. 1077-1088.
- Thistle D., Lamshead P.J.D., Sherman K. M. 1995. Nematode tail-shape groups respond to environmental differences in the deep sea // *Vie Milieu*. Vol. 45. No. 2. P. 107-115.
- Thistle D., Hilbig B., Eckman J.E. 1993. Are polychaetes sources of habitat heterogeneity for harpacticoid copepods in the deep sea? // *Deep sea Res.* Vol. 40. P. 151-157.
- Thorson G. 1956. Parallel level-bottom communities, their temperature adaptation and their "balance" between predators and food animals. In: *Perspectives in Marine Biology*. Univ. California Press. P. 67-85.
- Tietjen J.H., Lee J.J. 1977. Feeding behavior of marine nematodes. In: *Ecology of marine benthos*. Coull B. C. (Ed.). University of South Carolina Press. Columbia. P. 21-35.
- Tietjen J.H. 1992. Abundance and biomass of metazoan meiobenthos in the deep sea. In: G. T. Rowe, V. Pariente (Eds.). *Deep Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle*. Nato Asi. Ser. Ser. C: Math. Phys. Sci. P. 45-62

- Tietjen J.H. 1976. Distribution and species diversity of deep-sea nematodes off North Carolina // Deep Sea Res. Oceanogr. Abstr. Vol. 23. No. 8. P. 755-768.
- Tita G., Desrosiers G., Vincx M., Nozais C. 2000. Predation and sediment disturbance effects of the intertidal polychaete *Nereis virens* (Sars) on associated meiofaunal assemblages // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 243. No. 2. P. 261-282.
- Todaro M.A. 1992. Contribution to the study of the Mediterranean meiofauna: Gastrotricha from the Island of Ponza, Italy // Boll. Zool. Vol. 59. No. 3. P. 321-333.
- Todaro M.A. 2002. An interesting new gastrotrich from littoral meiobenthos (Long Beach Island, USA), with a key to species of *Tetranchyroderma* (Gastrotricha: Macrodasysida) // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. Vol. 82. No. 4. P. 555-563.
- Todaro M.A., Fleeger J.W., Hu Y.P., Hrinkevich A.W., Foltz D.W. 1996. Are meiofaunal species cosmopolitan? Morphological and molecular analysis of *Xenotrichula intermedia* (Gastrotricha: Chaetonotida) // Mar. Biol. Vol. 125. No. 4. P. 735-742.
- Todaro M.A., Fleeger J.W., Hummon W.D. 1995. Marine gastrotrichs from the sand beaches of the northern Gulf of Mexico: Species list and distribution // Hydrobiologia. Vol. 310. No. 2. P. 107-117.
- Todaro M.A., Balsamo M., Tongiorgi P. 1992. Marine gastrotrichs from the Tuscan Archipelago (Tyrrhenian Sea): 1. Macrodasysida, with description of three new species // Boll. Zool. Vol. 59. No. 4. P. 471-485.
- Tudorancea C., Harrison A.D. 1988. The benthic communities of the saline lakes Abijata and Shala (Ethiopia). In: J.M. Melack (Ed.). Saline Lakes. Hydrobiologia. P. 117-123.
- Tudorancea C., Zullini A. 1989. Associations and distribution of benthic nematodes in the Ethiopian Rift Valley lakes // Hydrobiologia. Vol. 179. No 1. P. 81-96.
- Tudorancea C., Baxter R.M., Fernando C.H. 1989. A comparative limnological study of zoobenthic associations in lakes of the Ethiopian Rift Valley // Arch. Hydrobiol. Suppl. Vol. 83. No. 2. P. 121-174.
- Turner P.N. 1988. Rotifera. In: Higgins R., Thiel H. (eds). Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. - London. P. 312-318.
- Udalov A.A., Mokievsky V.O., Azovsky A.I. 2005. Depth-related pattern in nematode size: Does the depth itself really mean? // Progr. Oceanogr. Vol. 67. No. 1-2. P. 1-23.
- Uhlig G. 1964. Eine einfache methode zur Extraktion der vagilen mesopsammalen Mikrofauna // Helgolander Meeresunters. Vol. 11. P. 178-185.
- Vailant L. 1891. Nouvelle setudes sur les zones littorales // Ann. Sci. natur. Paris. Zool. Ser. Vol. 7. No. 12. P. 39-50.
- Van der Land J. 1975. The parasitic marine tardigrada *Tetrakentron synapte* // Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia dott. Marco de Marchi, Pallanza, 32 suppl. P. 413-423
- Vanaverbeke J., Soetaert K., Heip C, Vanreusel A. 1997. The metazoan meiobenthos along the continental slope of the Goban Spur (NE Atlantic) // J. Sea Res. Vol. 38. P. 93-107.
- Vanaverbeke J., Steyaert M., Vanreusel A., Vincx M. 2003. Nematode biomass spectra as descriptors of functional changes due to human and natural impact // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 249. P. 157-170.
- Vanaverbeke J., Arbizu P.M., Dahms H.-U., Schminke H.K. 1997. The metazoan meiobenthos along a depth gradient in the Arctic Laptev Sea with special attention to nematode communities // Polar Biol. Vol. 18. No. 6. P. 391-401.
- Vanaverbeke J., Gheskiere T., Vincx M. 2000. The meiobenthos of subtidal sandbanks on the Belgian continental shelf (Southern Bight of the North Sea) // Estuar. Coast. Shelf Sci., Vol. 51. No. 5. P. 637-649.

- Vander Zanden M.J., Rasmussen J.B. 2001. Variation in 8^{15}N and 8^{13}C trophic fractionation: implications for aquatic food web studies // *Limnol. Oceanogr.* Vol. 46. P. 2061-2066.
- Vanhove S., Arntz W., Vincx M. 1999. Comparative study of the nematode communities on the southeastern Weddell Sea shelf and slope (Antarctica) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 181. P. 237-256.
- Vanhove S., Wittoeck J., Desmet G., Berghe B.v.d., Herman R.L., Bak R.P.M., Nieuwland G., Vosjan J.H., Boldrin A. et al. 1995. Deep-sea meiofauna communities in Antarctica: Structural analysis and relation with the environment // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 127 No. 1-3. P. 65-76.
- Vanhove S., Vermeeren H., Vanreusel A. 2004. Meiofauna towards the South Sandwich Trench (750-6300 m), focus on nematodes // *Deep-Sea Res. Part II.* Vol. 51. P. 1665-1687.
- Vanreusel A., Clough L., Jacobsen K., Ambrose W., Jivaluk J., Ryheul V., Herman R., Vincx M. 2000. Meiobenthos of the Central Arctic Ocean with special emphasis on the nematode community structure // *Deep Sea Res. Part I.* Vol. 47. P. 1855-1879.
- Vanreusel A., Van Den Bossche I., Thiermann F. 1997. Free-living marine nematodes from hydrothermal sediments: Similarities with communities from diverse reduced habitats // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 157. P. 207-219.
- Viets K. 1927. Halacaridae. Die Tierwelt der Nord und Ostsee. H. LX. Grimpe and Wagler (Eds.). 72 S.
- Villano N., Warwick R.M. 1995. Meiobenthic communities associated with the seasonal cycle of growth and decay of *Ulva rigida* Agardh in the Palude Delia Rosa, Lagoon of Venice // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* Vol. 41. No. 2. P. 181-194.
- Villora Moreno S., De Zio Grimaldi S. 1996. New records of marine Tardigrada in the Mediterranean Sea // *Zool. J. Linn. Soc.* Vol. 116. No. 1-2. P. 149-166.
- Vincx M. 1990. Diversity of the nematode communities in the Southern Bight of the North Sea // *Neth. J. Sea Res.* Vol. 25. No. 1-2. P. 181-188.
- Vincx M., Meire P., Heip C. 1990. The distribution of Nematodes communities in the Southern Bight of the North Sea // *Cah. Biol. Mar.* Vol. 31. No. 1. P. 107-129.
- Vincx M., Bert B.J., Dinet A., Ferrero T., Gooday A.J., Lamshead P.J.D., Pfannkuche O., Soltwedel T., Vanreusel A. 1994. Meiobenthos of the deep Northeast Atlantic // *Adv. Mar. Biol.* Vol. 30. P. 2-88.
- Vopel K., Arlt G. 1995. The fauna of floating cyanobacterial mats in the oligohaline eulittoral zone off Hiddensee (south-west coast of the Baltic Sea) // *Mar. Ecol.* Vol. 16. No. 3. P. 217-231.
- Vopel K., Thiel. H. 2001. Abyssal nematode assemblages in physically disturbed and adjacent sites of the eastern equatorial Pacific // *Deep Sea Research. Part II.* Vol. 48. No. 17-18. P. 3795-3808.
- Vranken G., Herman P.M.J., Vincx M., Heip C. 1986. A re-evaluation of marine nematode productivity. In: Copenhagen Denmark ICES Council Meeting, of the Int. Council for the Exploration of the Sea (Copenhagen (Denmark, 9 Oct. 1986). ICES Council Meeting 1986 Collected Papers. P. 10.
- Wada E., Mizutani H., Minagawa M. 1991. The use of stable isotopes for food web analysis // *Critical Rev. Food Sci. Nutrition.* Vol. 30. No. 3. P. 361-371.
- Walter D., Proctor H. 1999. Mites. Ecology, Evolution and Behavior. Univ. Of New South Wales, Sydney, Australia. 322 p.
- Walters K. 1988. Diel vertical migration of sediment-associated meiofauna in subtropical sand and seagrass habitats // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 117. No. 2. P. 169-186.

- Walters K., Bell S.S. 1986. Diel patterns of active vertical migration in seagrass meiofauna // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 34. No. 1-2. P. 95-103.
- Ward A.R. 1973. Studies on the sublittoral free-living nematodes of Liverpool Bay. 1. The structure and distribution of the nematode populations // Mar. Biol. Vol. 22. No. 1. P. 53-66.
- Warwick R.M. 1981. The Nematode/Copepod ratio and its use in pollution ecology // Mar. Pollut. Bull. Vol. 12. No.10. P. 329-333.
- Warwick R.M. 1984. Species size distributions in marine benthic communities // Oecologia. Vol. 61. No. 1. P. 32-41.
- Warwick R.M. 1988. The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities // Mar. Pollut. Bull. Vol. 19. No. 6. P. 259-269.
- Warwick R.M. 1989. The role of meiofauna in the marine ecosystem: Evolutionary considerations // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 96. No.3. P. 229-24.
- Warwick R. M., Buchanan J. B. 1971. The meiofauna off the coast of Northumberland II. Seasonal stability of the nematode population // J. Mar. Biol. Ass. U.K. Vol. 51. P. 355—362.
- Warwick R. M., Collins N. R., Gee J. M., George C. L. 1986. Species size distributions of benthic and pelagic Metazoa: Evidence for interaction // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 34. No. 1-2. P. 63-68.
- Warwick R.M., Dexter D., Kuperman B. 2002. Freelifving nematodes from the Salton Sea // Hydrobiologia. Vol. 473. P. 1-3.
- Warwick R.M., Gee J.M., Berge J.A., Ambrose W, Jr. 1986. Effects of the feeding activity of the polychaete *Streblosoma bairdi* (Malmgren) on meiofaunal abundance and community structure // Sarsia. Vol. 71. No. 1. P. 11-16.
- Warwick R. M., Joint I.R. 1987. The size distribution of organisms in Celtic sea: from bacteria to Metazoa // Oecologia. Vol. 73. No.2. P. 185-191.
- Warwick R. M., Price R. 1979. Ecological and metabolic studies on free-living nematodes from an estuarine intertidal flat // Estuar. Coast. Mar. Sci. Vol. 9. P. 257-271.
- Warwick R.M., Robinson J. 2000. Sibling species in the marine pollution indicator genus *Pontonema* Leidy (Nematoda: Oncholaimidae), with a description of *P. mediterranea* sp. nov // J. Nat. Hist. Vol. 34. No. 5. P. 641-662.
- Watson C.N., Nelson D.R. 1985. Predation upon tardigrades by midge larvae (Diptera: Chironomidae) in the littoral zone of an East Tennessee Lake // J. Tenn. Ac. Sci. V. 60: 43.
- Watzin M. C. 1983. The effects of meiofauna on settling macrofauna: Meiofauna may structure macrofaunal communities // Oecologia. Vol. 29. No. 2-3. P. 163-166.
- Watzin M. C. 1985 Interactions among temporary and permanent meiofauna: Observations on the feeding and behavior of selected taxa // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. Vol. 169. No. 2. P. 397-416.
- Watzin M.C. 1986. Larval settlement into marine soft-sediment systems: Interactions with the meiofauna // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 98. No. 1-2. No. 65-113.
- Weigmann G. 2008. Oribatid mite communities in Atlantic salt marshes: an ecological and biogeographical comparison between German and Portuguese sea shores. In: Integrative Acarology. Proceedings of the 6th European Congress. M. Bertrand, S. Kreiter, K.D. McCoy, A. Migeon, M. Navajas, M. S. Tixier, L. Vial (Eds.). European Association of Acarologists. P. 275-283.
- Wells J.B.J. 1978. Keys to Aid in the Identification of Marine Harpacticoid Copepods. No. 1 // Zool. Publ. Victoria Univ. Wellington. Vol. 70. P. 1-11.

- Wells J.B.J. 1979. Keys to Aid in the Identification of Marine Harpacticoid Copepods. No. 2 // Zool. Publ. Victoria Univ. Wellington. Vol. 73. P. 1-8.
- Wells J.B.J. 1981. Keys to Aid in the Identification of Marine Harpacticoid Copepods. No. 3 // Zool. Publ. Victoria Univ. Wellington. Vol. 75. P. 1-13.
- Wells J.B.J. 1983. Keys to Aid in the Identification of Marine Harpacticoid Copepods. No. 4 // Zool. Publ. Victoria Univ. Wellington. Vol. 77. P. 1-9.
- Wells J.B.J. 1985. Keys to Aid in the Identification of Marine Harpacticoid Copepods. No. 5 // Zool. Publ. Victoria Univ. Wellington. Vol. 80. P. 1-19.
- Weslawski J. W., Zajaczkowski M., Wiktor J., Szymelfenig M. 1997. Intertidal zone of Svalbard. 3. Littoral of a subarctic, oceanic island: Bjornoya // Polar Biol. Vol. 18. No. 1. P. 45-52.
- Westheide W. 1971. Interstitial Polychaeta. In N.C. Hulings (Ed.) Proceedings of the First International Conference on Meiofauna. Smithson. Contrib. Zool. Vol. 76. P. 57-71.
- Westheide W. 1977. The geographical distribution of interstitial polychaetes // Microfauna Meeresboden. Bd. 61. S. 287.
- Westheide W. 1987. Progenesis as a principle in meiofauna evolution // J. Nat. Hist. Vol. 21. No. 4. P. 843-854.
- Westheide W. 1990. Polychaetes: Interstitial Families. In: Synopsis of the British Fauna (New Ser.). Vol. 44. P. 1-152.
- Westphalen D. 1993. Stromatolitoid microbial nodules from Bermuda - a special micro habitat for meiofauna // Mar. Biol. Vol. 127. No. 1. P. 145-157.
- Wieser W. 1953. Beziehungen zwieschen Mundhohlengestalt, Ernahrungsweise und Vorkommen bei freilebenden, marinen Nematoden // Ark. Zool. Bd. 2. S. 439-484.
- Wieser W. 1954. Untersuchungen iiber die algenbewohnende Mikrofauna mariner Hartboden. III. Zur Systematik der freilebenden Nematoden des Mittelmeeres mit einer okolgishn Untersuchung Uber die Beziehung zwischen Nematodenbesiedlung und Sedimentreichtum des Habitats // Hydrobiologia, Vol. 6. P. 144-217.
- Wieser W. 1958. The particular and comparative concept in marine syncology. In: Perspectives in Marine Biology. Buzzati-Traverso A. A. (Ed.). P. 47-56.
- Wieser W. 1959. Free-living marine nematodes. IV. General part // Lunds Univ. Arsskrift. N. F. Avd. 2. Vol. 54. No. 5. P. 1-111.
- Wieser W. 1959a. The effect of grain size on the distribution of small invertebrates inhabiting the beaches OF Puget Sound // Limnol. Oceanogr. Vol. 4. No. 2. P. 181-194.
- Wieser W. 1960. Benthic studies in Buzzard Bay. 2. The meiofauna // Limnol. Oceanogr. Vol. 5. P. 121-137.
- Wieser W., Kanwisher J. 1961. Ecological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole, Massachusetts // Limnol. Oceanogr. Vol. 6. P. 262-270.
- Wigley R.L. McIntyre A.D. 1964. Some quantitative comparisons of offshore meiobenthos and macrobenthos south of Martha's Vineyard // Limnol. Oceanogr. Vol. 9. No. 4. P. 485-493.
- Willems K. A., Sharma Y., Heip C., Sandee A. J. J. 1984. Long-term evolution of the meiofauna at a sandy station in Lake Grevelingen, the Netherlands // Neth. J. Sea Res. Vol. 18. No. 3-4. P. 418-433.
- Winston J.E., Migotto A.E. 2005. A new encrusting interstitial marine fauna from Brazil // Invert. Biol. Vol. 124. No. 1. P. 79-87.
- WOA98: World Ocean Atlas 1998. http://www.nodc.noaa.gov/OC5/WOA98F/woaf_cd/search.html

- Zaika V.E., Markarova N.P. 1979. Specific production of free-living marine nematodes // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 1. No. 2. P. 153-158.
- Zalcman D., Por F.D. 1975. The food web of Solar Lake (Sinai Coast, Gulf of Elat) // Reun. Comm. Int. Explor. Sci. Mer Mediterr. Monaco. Vol. 23. No. 3. P. 133-134
- Zhou H. 2001. Effects of leaf litter addition on meiofaunal colonization of azoic sediments in a subtropical mangrove in Hong Kong // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 256. No. 1. P. 99-121.
- Zobrist E.C., Coull B.C. 1991. Meiobenthic interactions with macrobenthic larvae and juveniles // Am. Zool. Vol. 31. No. 5. P. 143A.
- Zobrist E.C., Coull B.C. 1992. Meiobenthic interactions with macrobenthic larvae and juveniles: An experimental assessment of the meiofaunal bottleneck // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 88. No. 1. P. 1-8.
- Zobrist E.C., Coull B.C. 1992a. Growth and survivorship of macrobenthic juveniles in meiobenthic communities // Am. Zool. Vol. 32. No. 5. P. 1-12.
- Zobrist E.C., Coull B.C. 1994. Meiofaunal effects on growth and survivorship of the polychaete *Streblospio benedicti* Webster and the bivalve *Mercenaria mercenaria* (L.) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 175. No. 2. P. 167-179.
- Zviagintseva Z. A., Mokievsky V. O. 1996. Experimental study of the primary colonization of free-living Nematoda from the muddy sand. In: 31st European Marine Biology Symposium St. Petersburg, 9-13 September, 1996. Symposium Programm and Abstracts. S. Petersburg. Zoological Institute, p. 97.

**Указатель латинских названий родов и видов животных
и растений, упомянутых в тексте**

Поскольку таксономическое положение многих видов неоднократно менялось и продолжает меняться, в тексте видовые названия написаны так, как они приведены в цитируемых статьях. Синонимы, используемые в тексте, указаны. Русские названия приводятся только для птиц.

- Acantholaimus* (Nematoda: Chromadoridae) 147, 149
- Acantholaimus abyssalis* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus akvavitus* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus arctica* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus arminius* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus calathus* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus cyathibucca* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus elegans* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus gathumai* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus geraerti* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus gigantasetosus* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus heipi* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus incomptus* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus intermedius* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus invaginatum* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus iubilus* (Nematoda: Chromadoridae) 103, 149
- Acantholaimus longisetosus* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus longistriatus* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus macramphis* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus maks* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus megamphis* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus microdontus* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus minima* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus obviatus* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus polydentatus* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus quintus* (Nematoda: Chromadoridae) 103, 149
- Acantholaimus Septimus* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus setosus* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus spinicauda* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus vermeuleni* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acantholaimus verscheldi* (Nematoda: Chromadoridae) 149
- Acarochelopodia* (Acari: Halacaroidea) 172
- Acaromantis* (Acari: Halacaroidea) 172
- Actacarus* (Acari: Halacaroidea) 181
- Actinothoe clavata* (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria) 186, 189
- Adoncholaimus aralensis* (Nematoda: Oncholaimidae) 153
- Agauopsis* (Acari: Halacaroidea) 82, 172
- Agauopsis brevipalpus* (Acari: Halacaroidea) 181
- Alcyonidium* (Bryozoa: Ctenostomatida: Alcyonidiidae) 137
- Alitta virens* (= *Nereis virens*) (Polychaeta: Nereididae) 190, 197

- Allgeniellapachydema* (Nematoda: Chromadoridae) 108
- Ameira* (Copepoda: Harpacticoidea) 168
- Ameronothrus* (Acari: Oribatida) 55
- Ammonia beccarii* (Foraminifera: Rotaliina) 201
- Anaplectus* aff. *granulosus* (Nematoda: Plectidae) 160
- Anas crecca* - чирок-трескунок (Aves) 191
- Angursa* (Tardigrada: Heterotardigrada: Halachiniscidae) 150
- Anomalohalacarus* (Acari: Halacaroidea) 82
- Anoplodactylus* (Pantopoda) 53
- Anoplostoma rectospiculum* (Nematoda: Anoplostomatidae) 91, 92, 93, 96, 102, 109, 194
- Anticoma* (Nematoda: Anticomidae) 176
- Anticoma acuminata* (Nematoda: Anticomidae) 158
- Araeolaimus penelope* (Nematoda: Diploeltidae) 161
- Archilopsis unipunctata* (Turbellaria: Seriata) 196
- Arcticotantulus pertzovi* (Tantulocarida) 50
- Arenicola marina* (Polychaeta: Arenicolidae) 111, 193, 194
- Arhodeoporus* (Acari: Halacaroidea) 82
- Arhodeoporus submarinus* (Acari: Halacaroidea) 137
- Aristias* sp. (Amphipoda) 202
- Ascophyllum* (Plantae: Phaeophyta: Fucales) 53
- Astomonema* (Nematoda: Siphonolaimidae) 155, 160
- Astomonema jenneri* (Nematoda: Siphonolaimidae) 160, 179
- Astomonema southwardorum* (Nematoda: Siphonolaimidae) 160
- Atrochromadora microlaima* (Nematoda: Chromadoridae) 91, 93, 96, 102, 194
- Austrognathia riedli* (Gnathostomulida) 35
- Avicennia marina* (Plantae: Angiospermophyta: Avicenniaceae) 152
- Axonolaimus paraspinosus* (Nematoda: Axonolaimidae) 96
- Axonolaimus* sp. (Nematoda: Axonolaimidae) 187
- Bagatus bermudensis* (Isopoda) 84
- Baltalimania* (Turbellaria: Acoela) 34
- Basipodella* (Tantulocarida) 52
- Bathylaimus* sp. (Nematoda: Tripyloididae) 102
- Bathysiphon folini* (Foraminifera: Textulariina) 202
- Bathysiphon rusticus* (Foraminifera: Textulariina) 202
- Batillipes* (Tardigrada: Heterotardigrada: Batillipedidae) 82, 150
- Batillipes crassipes* (Tardigrada: Heterotardigrada: Batillipedidae) 131
- Batillipes minis* (Tardigrada: Heterotardigrada: Batillipedidae) 46
- Beggiatoa* (Cyanobacteria) 177
- Boreohydra* (Cnidaria: Hydrozoa: Anthoathecatae) 33
- Boreohydra simplex* (Cnidaria: Hydrozoa: Anthoathecatae) 32, 33
- Brianola* (Copepoda: Harpacticoidea) 189
- Buliminella tenuata* (Foraminifera: Rotaliina) 159
- Calidris mauri* - перепончатопалый песочник (Aves) 191
- Callistocythere flavidofusca* (Ostracoda) 189
- Canuella perplexa* (Copepoda: Harpacticoidea) 115
- Capitella capitata* (Polychaeta: Capitellidae) 190, 194
- Carcinus maenas* (Decapoda: Brachyura: Portunidae) 187, 190, 197, 209
- Catanema* (Nematoda: Desmodoridae) 159
- Cephalorhyncha asiatica* (Kinorhyncha: Cyclorhagida) 40
- Ceramium rubrum* (Plantae: Rhodophyta: Ceramiales) 181
- Cerastoderma edule* (Mollusca: Bivalvia) 197
- Ceriops tagal* (Plantae: Angiospermophyta: Rhizophoraceae) 199
- Chaetonema longisetum* (Nematoda: Anoplostomatidae) 102
- Chaetonotus decipiens* (Gastrotricha) 38
- Chaparrudoflavescens* см. *Gobiusculus flavescens*
- Chasmagnathus granulate* (= *Neohelice granulate*) (Decapoda: Brachyura: Grapsoidea) 198

- Chironomus salinarius* (Insecta: Diptera: Chironomidae) 195
- Chlamidodon* sp. (Ciliata) 203
- Chromadora hentcheli* (Nematoda: Chromadoridae) 84
- Chromadora macrolaima* (Nematoda: Chromadoridae) 102
- Chromadorella filiformis* (Nematoda: Chromadoridae) 84
- Chromadorina germanica* (Nematoda: Chromadoridae) 161, 177
- Chromadorina* sp. (Nematoda: Chromadoridae) 152, 157
- Chromadorita* aff. *minima* (Nematoda: Chromadoridae) 85
- Chromadorita guidoschneideri* (Nematoda: Chromadoridae) 177
- Chromadorita tenuis* (Nematoda: Chromadoridae) 160, 177
- Chromadoropsis vivipara* (= *Metachromadora vivipara*) (Nematoda: Desmodoridae) 90, 91, 96, 102, 109, 122-124, 130, 131, 189, 194
- Chromaspirina* (Nematoda: Desmodoridae) 201
- Ciona intestinalis* (Asciacea) 181
- Cletocamptus confluens* (Copepoda: Harpacticoidea) 198
- Cletocamptus deitersi* (Copepoda: Harpacticoidea) 127-128, 130
- Cletodes* sp. (Copepoda: Harpacticoidea) 220
- Cletodidae* spp. (Copepoda: Harpacticoidea) 168
- Clinus superciliosus* (Pisces: Perciformis: Clinidae) 188
- Copidognathus celatus* (Acari: Halacaroidea) 137
- Copidognathus fabricii* (Acari: Halacaroidea) 108
- Copidognathus granulatus* (Acari: Halacaroidea) 54
- Copidognathus maculatus* (Acari: Halacaroidea) 137
- Copidognathus novus* (Acari: Halacaroidea) 137
- Copidognathus pulcher* (= *Halacarus pulcher*) (Acari: Halacaroidea) 54
- Copidognathuspunctatissimus* (Acari: Halacaroidea) 137
- Corallina officinalis* (Plantae: Rhodophyta: Corallinales) 181
- Corophium arenarium* (Amphipoda) 196
- Corophium* spp. (Amphipoda) 200
- Coullana canadensis* (= *Scottolana canadensis*) (Copepoda: Harpacticoidea) 125
- Crangon crangon* (Decapoda: Caridea: Crangonidae) 187, 197
- Cryonema crassum* (Nematoda: Monhysteridae) 150, 151
- Cryonema tenuis* (Nematoda: Monhysteridae) 150
- Cyclopina gracilis* (Copepoda: Cyclopoidea) 151
- Cylindrotheca closterium* (Diatomea) 178
- Cyprideis floridana* (Ostracoda) 190
- Cyprideis torosa* (Ostracoda) 48
- Cystoseira barbata* (Plantae: Phaeophyta: Fucales) 136
- Cythere lutea* (Ostracoda) 48
- Cythereis dunelmensis* (Ostracoda) 48
- Cytherura acuticostata* (Ostracoda) 48
- Daptonema setosum* (Nematoda: Xyalidae) 102, 139, 194
- Daptonema* sp. (Nematoda: Xyalidae) 152
- Desmodora communis* (Nematoda: Desmodoridae) 96, 102, 158
- Desmodora masira* (Nematoda: Desmodoridae) 159
- Desmolaimus* (Nematoda: Linhomoeidae) 37
- Desmolaimus zeelandicus* (Nematoda: Linhomoeidae) 185
- Desmoscolex* (Nematoda: Desmoscolecidae) 147
- Dichromadora setosa* (= *Hypodontholaimus setosus*) (Nematoda: Chromadoridae) 90, 93,
- Dichromadorella cucullata* (Nematoda: Chromadoridae) 112
- Dinophilus* (Polychaeta: Dinophilidae) 135, 200
- Diogodias littoralis* (Amphipoda) 92
- Diopatra cuprea* (Polychaeta: Onuphidae) 194
- Diplolaimella chitwoodi* (Nematoda: Monhysteridae) 184

- Diplolaimella dievengatensis* (Nematoda: Monhysteridae) 184-185
- Diplolaimella* sp. (Nematoda: Monhysteridae) 177, 185, 219
- Diplolaimelloides brucei* (Nematoda: Monhysteridae) 185
- Doryphallophora* (Tantulocarida) 52
- Draconema cephalatum* (Nematoda: Draconematidae) 158
- Echiniscoides sigismundi* (Tardigrada: Heterotardigrada: Echiniscoididae) 161
- Echinoderes arlis* (Kinorhyncha: Cyclorhagida) 40
- Echinoderes asiaticus* (Kinorhyncha: Cyclorhagida) 182-183
- Ectinosoma* (Copepoda: Harpacticoidea) 168, 189
- Edwardsia claparedii* (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria) 189
- Electra* (Bryozoa: Cheilostomatida: Electridae) 137
- Encentrum marinum* (Rotatoria: Monogononta: Dicranophoridae) 39
- Encentrum* sp. (Rotatoria: Monogononta: Dicranophoridae) 38
- Enhydrosoma pericoense* (Copepoda: Harpacticoidea) 220
- Enoploides longispiculosus* (Nematoda: Thoracostomopsidae) 178, 209
- Enoploides steward* (Nematoda: Thoracostomopsidae) 125
- Enoplus communis* (Nematoda: Enoplidae) 96, 158
- Enoplus demani* (Nematoda: Enoplidae) 94, 96, 102, 124, 130, 131, 189, 194
- Ethmolaimus multipapillatus* (Nematoda: Ethmolaimidae) 153
- Eubostrichus* (Nematoda: Desmodoridae) 159
- Fabricia sabella* (Polychaeta: Sabellidae) 161, 193
- Florarctus* (Tardigrada: Heterotardigrada: Halechiniscidae) 150, 170
- Flustrellidra* (Bryozoa: Ctenostomatida: Flustrellidridae) 137
- Fucus* (Plantae: Phaeophyta: Fucales) 53
- Fucus serratus* (Plantae: Phaeophyta: Fucales) 136, 137, 138
- Fucus vesiculosus* (Plantae: Phaeophyta: Fucales) 135, 139
- Gammarinema gammari* (Nematoda: Monhysteridae) 133
- Gammarus* (Amphipoda) 133
- Gammarus wilkickii* (Amphipoda) 151
- Gelidium pristoides* (Plantae: Rhodophyta: Nemaliales) 137
- Geomonhystera disjuncta* см. *Halomonhystera disjuncta*
- Gnathostomaria lutheri* (Gnathostomulida) 35
- Gnathostomula paradoxa* (Gnathostomulida) 35
- Gobionellus boleosoma* (Pisces: Perciformis: Gobiidae) 189
- Gobionellus shufeldti* (Pisces: Perciformis: Gobiidae) 189
- Gobiuspaganellus* (Pisces: Perciformis: Gobiidae) 186
- Gobius pictus* (Pisces: Perciformis: Gobiidae) 186
- Gobiusculus flavescens* (= *Chaparrudo flavescens*) (Pisces: Perciformis: Gobiidae) 186
- Gracilaria* sp. (Plantae: Rhodophyta: Gracilariales) 184
- Gwynia capsula* (Brachyopoda) 56
- Halacarellus* (Acari: Halacaroidea) 82, 172, 181
- Halacarellus basteri*, см. *Thalassarachna basteri*
- Halacarellus longipes*, см. *Thalassarachna longipes*
- Halacarus* (Acari: Halacaroidea) 82, 172
- Halacarus pulcher* см. *Copidognathuspulcher*
- Halalaimus* (Nematoda: Oxystominidae) 147
- Halalaimus zenkevitchi* (Nematoda: Oxystominidae) 102
- Halammohydra* (Cnidaria: Hydrozoa: Actinulida) 18, 33
- Halammohydra octopodides* (Cnidaria: Hydrozoa: Actinulida) 32
- Halammohydra schulzei* (Cnidaria: Hydrozoa: Actinulida) 32
- Halammohydra vermiformis* (Cnidaria: Hydrozoa: Actinulida) 32

- Halectinosoma* sp. (Copepoda: Harpacticoidea) 151, 198
- Halicryptus spinulosus* (Priapulida) 42, 197
- Halobiotus arcturulus* (Tardigrada: Eutardigrada: Hysibiidae) 46
- Halobiotus crispae* (Tardigrada: Eutardigrada: Hysibiidae) 46
- Halobiotus stenostomus* (Tardigrada: Eutardigrada: Hysibiidae) 46
- Halomonhystera disjuncta* (= *Monhystera disjuncta*, = *Geomonhystera disjuncta*) (Nematoda: Monhysteridae) 95, 107, 128, 130, 157, 158, 177, 178, 185
- Haplognathia simplex* (= *Pterognathia simplex*) (Gnathostomulida) 35
- Hargeria zapax* (Tanaidacea) 190
- Harpacticus* sp. (Copepoda: Harpacticoidea) 151
- Harrietella simulans* (Copepoda: Harpacticoidea) 200
- Hediste diversicolor* (= *Nereis diversicolor*) (Polychaeta: Nereididae) 190
- Hemicythere quadridentata* (Ostracoda) 48
- Hermannia pulchella* (Acari: Oribatida) 55
- Hesionides gohari* (Polychaeta: Hesionidae) 128
- Heterolaophonte littoralis* (Copepoda: Harpacticoidea) 168
- Heteromastus filiformis* (Polychaeta: Capitellidae) 190
- Hieminema obliquorum* (Nematoda: Monhysteridae) 151
- Hippomedon whero* (Amphipoda) 92
- Huntemannia jadensis* (Copepoda: Harpacticoidea) 49
- Hydractinia echinata* (Cnidaria: Anthoathecatae) 190
- Hydrobia* sp. (Mollusca: Gastropoda) 198
- Hydrobia ulvae* (Mollusca: Gastropoda) 178
- Hyperammia* (Foraminifera: Textulariina) 202
- Hyperammia palmiformis* (Foraminifera: Textulariina) 202
- Hypodontolaimus balticus* (Nematoda: Chromadoridae) 96, 102, 177
- Hypodontolaimus inaequalis* (Nematoda: Chromadoridae) 102
- Hypodontolaimus setosus* cm. *Dichromadora setosa*
- Hypodontolaimus* sp. (Nematoda: Chromadoridae) 102, 176
- Ironella riemanni* (Nematoda: Ironidae) 102, 131
- Isobactrus* (Acari: Halacaroidea) 82
- Isobactrus levis* (Acari: Halacaroidea) 186
- Isobactrus setosus* (Acari: Halacaroidea) 138
- Itunella muelleri* (Copepoda: Harpacticoidea) 168
- Jaera albifrons* (Isopoda) 188
- Kandelia candel* (Plantae: Angiospermyta: Rhizophoraceae) 185
- Laophontodes multispinatus* (Copepoda: Harpacticoidea) 49
- Laxus* (Nematoda: Desmodoridae) 159
- Laxus oneistus* (Nematoda: Desmodoridae) 160
- Lecane inermis* (Rotatoria: Monogononta: Lecanidae) 39
- Lecane insulaconae* (Rotatoria: Monogononta: Lecanidae) 39
- Leiognathus brevirostris* (Pisces: Perciformis: Leiognathidae) 188
- Leiostomus xanthurus* (Pisces: Perciformis: Sciaenidae) 199
- Leptochelia dubia* (^*Leptochelia savignyi*) (Tanaidacea) 200
- Leptochelia savignyi* cm. *Leptochelia dubia*
- Leptolaimus papilliger* (Nematoda: Leptolaimidae) 111
- Leptonemella* (Nematoda: Desmodoridae) 159
- Leptonemella aphanotheca* (Nematoda: Desmodoridae) 179
- Leptopontia curvicauda* (Copepoda: Harpacticoidea) 49
- Leuroleberis zealandica* (Ostracoda) 92
- Limnodriloides* (Oligochaeta) 45
- Limnoria tripunctata* (Isopoda) 200
- Linhomoeus gittingsi* (Nematoda: Linhomoeidae) 177
- Liopsetta glacialis* (Pisces: Pleuronectiformes: Pleuronectidae) 188-189
- Lohmannella falcata* (Acari: Halacaroidea) 82, 108, 137

- Maccabeus* (Priapulida) 43
- Maccabeus tentaculatus* (Priapulida) 42
- Macoma baltica* (Mollusca: Bivalvia) 95, 107, 195, 196
- Macrostomum* (Turbellaria: Macrostomida) 34
- Macrostomum pusillum* (Turbellaria: Macrostomida) 196
- Macrostomum szcelkowi* (Turbellaria: Macrostomida) 196
- Manayunkia aestuarina* (Polychaeta: Sabeliidae) 190
- Meganerilla* sp. (Polychaeta: Nerillidae) 159
- Meiomenia* (Mollusca: Aplacophora) 18
- Meiopriapulius fijiensis* (Priapulida) 42
- Melinna palmata* (Polychaeta: Terebellidae) 193
- Mellita quinquiesperforata* (Echinodermata: Echinoidea) 198
- Mercenaria mercenaria* (Mollusca: Bivalvia) 202
- Mesacanthion* (Nematoda: Thoracostomopsidae) 176, 200
- Mesacanthion diplechma* (Nematoda: Thoracostomopsidae) 188
- Mesacanthion marisalbi* (Nematoda: Thoracostomopsidae) 102, 131
- Mesochra lilljeborgi* (Copepoda: Harpacticoidea) 139
- Mesochra* sp. (Copepoda: Harpacticoidea) 161
- Mesodorylaimus macrospiculum* (Nematoda: Thornenematidae) 152
- Mesognathia remanei* (Gnathostomulida) 35
- Mesonerilla* (Polychaeta: Nerillidae) 43
- Metachromadora suecica* (Nematoda: Desmodoridae) 102, 131
- Metachromadora vivipara* см. *Chromadoropsis vivipara*
- Metalinhomoeus* sp. (Nematoda: Linhomoeidae) 152
- Metarhombognathus* (Acari: Halacaroidea) 82
- Metarhombognathus armatus* (Acari: Halacaroidea) 138
- Metoncholaimus* sp. (Nematoda: Oncholaimidae) 203
- Microarthridion falax* (Copepoda: Harpacticoidea) 129
- Microarthridion littorale* (Copepoda: Harpacticoidea) 112, 126-130, 201, 220
- Microdajus* (Tantulocarida) 52
- Microlaimus globiceps* (Nematoda: Microlaimidae) 111, 112
- Microlaimus marinus* (Nematoda: Microlaimidae) 112
- Microlaimus* sp. (Nematoda: Microlaimidae) 102, 152
- Microlaimus turgofrons* (Nematoda: Microlaimidae) 218
- Microphthalmus szcelkowi* (Polychaeta: Hesionidae) 196
- Microsetella norvegica* (Copepoda: Harpacticoidea) 151
- Mictyris longicarpus* (Decapoda: Brachyura: Ocypodoidea) 191, 199
- Monhystera disjuncta* см. *Halomonhystera disjuncta*
- Monhystera parva* см. *Thalassomonhystera parva*
- Monhystera* sp. (Nematoda: Monhysteridae) 177, 178
- Monobryozoon ambulans* (Bryozoa: Ctenostomatida: Monobryozoontidae) 56
- Monobryozoon bulbosum* (Bryozoa: Ctenostomatida: Monobryozoontidae) 56
- Monobryozoon sandersi* (Bryozoa: Ctenostomatida: Monobryozoontidae) 56
- Mononchus* sp. (Nematoda: Mononchidae) 192
- Monoporeia affinis* (Amphipoda) 193
- Monoposthia* (Nematoda: Monopisthiidae) 96
- Monoposthia costata* (Nematoda: Monopisthiidae) 102
- Nanaloricus mysticus* (Loricifera) 41
- Nannopus palustris* (Copepoda: Harpacticoidea) 127-128, 130, 168, 201
- Navicula* (Diatomea) 177
- Nematostella vectensis* (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria) 190
- Neomysis mercedis* (Mysida) 190
- Neoschizorhynchus parvorostro* (Turbellaria: Rhabdocoela: Kalyptorhynchia) 196
- Nephtys hombergii* (Polychaeta: Nephtyidae) 190

- Nereis diversicolor* см. *Hediste diversicolor*
Nereis virens см. *Alitta virens*
Nerillidium (Polychaeta: Nerillidae) 43
Nesogobius sp. (Pisces: Perciformis: Gobiidae) 188
Nitocra lacustris (Copepoda: Harpacticoidea) 220
Nitocra typica (Copepoda: Harpacticoidea) 161
Nitzschia (Diatomea) 177, 178
Nodellum membranacea (Foraminifera: Allogromiida) 146
Normanella sp. (Copepoda: Harpacticoidea) 220
Nymphonella (Pantopoda) 53
Odonthophora vilotti (Nematoda: Axonolaimidae) 102
Odonthophora dekoninckii (Nematoda: Axonolaimidae) 102
Oncholaimellus (Nematoda: Oncholaimidae) 201
Oncholaimus brachycercus (Nematoda: Oncholaimidae) 108
Oncholaimus brevicaudatus (Nematoda: Oncholaimidae) 102
Oncholaimus campylocercoides (Nematoda: Oncholaimidae) 157
Oncholaimus oxyurus (Nematoda: Oncholaimidae) 178
Oncholaimus sp. (Nematoda: Oncholaimidae) 102, 158, 176
Oscillatoria okeni (Cyanobacteria) 177
Otohydra (Cnidaria: Hydrozoa: Actinulida) 33
Otohydra vagans (Cnidaria: Hydrozoa: Actinulida) 32
Pagurus bernhardus (Decapoda: Anomura: Paguridae) 190
Palaemonetes pugio (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) 190, 198
Palaemonetes varians (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) 198
Panagrellus silusiae (Nematoda: Panagrolaimidae) 178
Paracanthonchus macrodon (Nematoda: Cyatholaimidae) 102, 194
Paracanthonchus spp. (Nematoda: Cyatholaimidae) 112
Paralaophonte congenera (Copepoda: Harpacticoidea) 200
Paralinhomoeus (Nematoda: Linhomoeidae) 37
Paramphiascella (Copepoda: Harpacticoidea) 168
Paramphiascella fulvofasciata (Copepoda: Harpacticoidea) 200
Paramphiascoides commensalis (Copepoda: Harpacticoidea) 200
Paranerilla (Polychaeta: Nerillidae) 43
Parastenhelia megarostrum (Copepoda: Harpacticoidea) 84
Parastomonema (Nematoda: Siphonolaimidae) 160
Paronychocamptus nanus (Copepoda: Harpacticoidea) 115
Petitia amphophthalma (Polychaeta: Syllidae) 85, 130
Phacodactylum tricornum (Diatomea) 182
Phascolosoma vulgare (Sipunculida) 191
Philine alata (Mollusca: Gastropoda) 192
Philomedes brenda (= *Philomedes globosus*) (Ostracoda) 48
Philomedes globosus см. *Philomedes brenda*
Phoenicopterus rubber- < !pramium(Axe\$) 192
Pholis gunellus (Pisces: Perciformis: Pholidae) 186
Phonorhynchoides (Turbellaria: Rhabdocoela: Kalyptorhynchia) 34
Phyllophora nervosa (Plantae: Rhodophyta: Gigartinales) 136, 138
Placopsilinella ssp. (Foraminifera: Textularina) 146
Platichthys flesus (Pisces: Pleuronectiformes: Pleuronectidae) 187, 188
Pleuronectes platessa (Pisces: Pleuronectiformes: Pleuronectidae) 187
Pliciloricus hadalis (Loricifera) 41
Polydora sp. (Polychaeta: Spionidae) 200
Pomatoschistus microps (Pisces: Perciformis: Gobiidae) 186, 187
Pomatoschistus minutus (Pisces: Perciformis: Gobiidae) 187, 188
Pontonema vulgare (Nematoda: Oncholaimidae) 112, 113, 125
Porohalacarus (Acari: Halacaroidea) 181

- Posidonia oceanica* (Plantae: Angiospermo-
phyta: Posidoniaceae) 111
- Preacanthonchus punctatus* (Nematoda:
Cyatholaimidae) 179, 203
- Priapulius caudatus* (Priapulida) 43
- Proales halophila* (Rotatoria: Monogononta:
Proalidae) 38
- Prochromadora bulbosa* (Nematoda: Chro-
madoridae) 94, 102
- Prorodon* sp. (Ciliata) 203
- Protodriloides* (Polychaeta: Protodriloidae)
43
- Protodrilus* (Polychaeta: Protodrilidae) 5,43
- Protohydra* (Cnidaria: Hydrozoa: Anthoath-
ecatae) 33
- Protohydra leuckarti* (Cnidaria: Hydrozoa:
Anthoathecatae) 33, 192
- Proxenetes* (Turbellaria: Neorhabdocoela) 34
- Psammohydra* (Cnidaria: Hydrozoa: An-
thoathecatae) 33
- Psammohydra nana* (Cnidaria: Hydrozoa:
Anthoathecatae) 32
- Pseudobradya* (Copepoda: Harpacticoidea)
50, 112
- Pseudostenhelia* (Copepoda: Harpacticoidea)
201
- Pterognathia simplex* см. *Haplognathia sim-
plex*
- Ptychodera bahamensis* (Enteropneusta) 195
- Ptycholaimellus* (Nematoda: Chromadoridae)
200
- Ptycholaimellus pandispiculatus* (Nematoda:
Chromadoridae) 85
- Punctodora ratzeburgensis* (Nematoda: Chro-
madoridae) 160
- Pycnophyes mokievskii* (Kinorhyncha: Homa-
lorhagida) 40
- Pygospio elegans* (Polychaeta: Spionidae)
196, 197
- Reophax curtus* (Foraminifera: Textulariina)
203
- Rhabditis marina* (= *Pellioiditis marina*)
(Nematoda: Rhabditida) 128, 130
- Rhombognathides* (Acari: Halacaroidea) 82
- Rhombognathides mucronatus* (Acari: Halac-
aroidea) 186
- Rhombognathidespascens* (Acari: Halacaroi-
dea) 108, 137, 139
- Rhombognathides seahami* (Acari: Halacaroi-
dea) 137, 139, 180, 181, 186
- Rhombognathus* (Acari: Halacaroidea) 82,
180
- Rhombognathus armatus* (Acari: Halacaroi-
dea) 161
- Rhombognathus notops* (Acari: Halacaroidea)
180
- Rhombognatuspascens* (Acari: Halacaroidea)
138
- Rhynchonema lingei* (Nematoda: Xyalidae)
102
- Rhynchops nigra*-черный водорез (Aves) 199
- Rhynchothorax* (Pantopoda) 53
- Riftia pachyptila* (Vestimentifera) 160
- Robbea* (Nematoda: Desmodoridae) 159
- Robertosoma* sp. (Copepoda: Harpacticoidea)
220
- Rotaria tardigrada* (Rotatoria: Bdelloidea:
Philodinidae) 38
- Ruditapes philippinarum* (Mollusca: Bi-
valvia) 197
- Rugiloricus cauliculus* (Loricifera) 41
- Sabatieria* (Nematoda: Comesomatidae) 156,
157
- Sabatieria pulchra* (Nematoda: Comesoma-
tidae) 216
- Sabatieria vulgaris* (Nematoda: Comesoma-
tidae) 102
- Scoloplos armiger* (Polychaeta: Orbiniidae)
190
- Scottolana canadensis* см. *Coullana canadensis*
- Scottopsyllus depressus* (Copepoda: Harpac-
ticoidea) 49
- Sillago maculata* (Pisces: Perciformes: Sil-
laginidae) 189
- Sipunculus nudus* (Sipunculida) 191
- Skeneopsis planorbis* (Mollusca: Gastropo-
da) 135
- Smithsoninema inaequale* (Nematoda: Lep-
tolaimidae) 203
- Spadella intersitialis* (Chaetognata) 56
- Spartina alterniflora* (Plantae: Angiospermo-
phyta: Poaceae) 190
- Spartina alternifolia* (Plantae: Angiospermo-
phyta: Poaceae) 114

- Spartina anglica* (= *S. townsendii* var. *anglica*) (Plantae: Angiospermophyta: Poaceae) 184
- Spartina densiflora* (Plantae: Angiospermophyta: Poaceae) 198
- Spartina maritima* (Plantae: Angiospermophyta: Poaceae) 185
- Spartina* sp. (Plantae: Angiospermophyta: Poaceae) 184
- Sphaerolaimus* (Nematoda: Sphaerolaimidae) 175
- Sphaerolaimus balticus* (Nematoda: Sphaerolaimidae) 96, 102, 189, 194
- Sphenotrochus* (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia) 33
- Spiofdicornis* (Polychaeta: Spionidae) 196
- Spirinia parasitifera* (Nematoda: Desmodoridae) 93, 96, 194
- Staphylinus ater* (Insecta: Coleoptera: Staphilinidae) 191
- Stenhelia* (Copepoda: Harpacticoidea) 189
- Stenhelia palustris* (Copepoda: Harpacticoidea) 168, 201
- Stenhelia reflexa* (Copepoda: Harpacticoidea) 194
- Stereoderma krischbergi* (Echinodermata: Holoturoidea) 186
- Sterna hirundinacea* - южноамериканская крачка (Aves) 199
- Sterna hirundo* - речная крачка (Aves) 199
- Sterna trudeaui* - крачка Трюдо (Aves) 199
- Stilbonema* (Nematoda: Desmodoridae) 159, 160
- Streblosoma bairdi* (Polychaeta: Terebellidae) 194
- Streblospio benedicti* (Polychaeta: Spionidae) 202
- Stylocoronella* (Cnidaria: Sciphozoa: Stauromedusa) 31
- Stylocoronella riedli* (Cnidaria: Sciphozoa: Stauromedusa) 31
- Stylocoronella variabilis* (Cnidaria: Sciphozoa: Stauromedusa) 31
- Sympagohydra tuuli* (Cnidaria: Hydrozoa: Anthoathecatae) 151
- Tachidella* sp. (Copepoda: Harpacticoidea) 220
- Tachidus disciples* (Copepoda: Harpacticoidea) 115
- Terschellingia longicaudata* (Nematoda: Linhomoeidae) 194, 219
- Tetrakentron synaptae* (Tardigrada: Heterotardigrada: Halechiniscidae) 182
- Tetraselmis* (Plantae: Prasinophyta: Pyramimonadales) 179, 203
- Thalassarachna baltica* (= *Halacarellus balticus*) (Acari: Halacaroidea) 108, 186
- Thalassarachna basteri* (^*Halacarellus basteri*) (Acari: Halacaroidea) 82, 108, 137, 181, 186, 189
- Thalassarachna hexacantha* (Acari: Halacaroidea) 180
- Thalassarachna longipes* (^*Halacarellus longipes*) (Acari: Halacaroidea) 82, 108
- Thalassomonhystera* (Nematoda: Monhysteridae) 104, 146
- Thalassomonhystera bathislandica* (Nematoda: Monhysteridae) 104
- Thalassomonhystera parva* (= *Monhystera parva*) (Nematoda: Monhysteridae) 84, 153, 160, 161, 177, 185
- Theristus* (Nematoda: Xyalidae) 176
- Theristus acer* (Nematoda: Xyalidae) 185
- Theristus agilis* (Nematoda: Xyalidae) 160
- Theristus anoxyboticus* (Nematoda: Xyalidae) 159
- Theristus blandicor* (Nematoda: Xyalidae) 102, 108, 109, 194
- Theristus melnikovi* (Nematoda: Xyalidae) 150, 151
- Tigriopus californicus* (Copepoda: Harpacticoidea) 125, 126, 128, 130
- Tigriopus crozettensis* (Copepoda: Harpacticoidea) 125
- Tigriopus kerguelensis* (Copepoda: Harpacticoidea) 125
- Timmia acuticauda* (Nematoda: Chromadoridae) 96, 102
- Tisbe holothuriae* (Copepoda: Harpacticoidea) 194
- Tisbe* spp. (Copepoda: Harpacticoidea) 161, 219
- Trefusia zostericola* (Nematoda: Trefusiidae) 131

- Tricoma* (Nematoda: Desmoscolecidae) 147
Trilobodrilus (Polychaeta: Dinophilidae) 43
Tripyloides gracilis (= *Tripyloides septentrionalis*) (Nematoda: Tripyloididae) 96, 109
Tripyloides marinus (Nematoda: Tripyloididae) 108
Tripyloides septentrionalis см. *Tripyloides gracilis*
Tubificoides (Oligochaeta) 45
Tubiluchus (Priapulida) 42
Tubiluchus arcticus (Priapulida) 42
Tubiluchus corallicola (Priapulida) 42
Turbanella pontica (Gastrotricha) 38
Turbanella varians (Gastrotricha) 124, 130
Uca spp. (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae) 198
Ulvarigida (Plantae: Chlorophyta: Ulvales) 219
Ulvasp. (Plantae: Chlorophyta: Ulvales) 181
Valenciennesia longipinnis (Pisces: Perciformis: Gobiidae) 187
Vanhoeffinella aff. *gaussi* (Foraminifera: Textulariina) 203
Viscosia (Nematoda: Oncholaimidae) 201
Xenotrichula intermedia (Gastrotricha) 128, 130
Zachvatkinibates quadrivertex (Acari: Oribatida) 55
Zaus aurelii (Copepoda: Harpacticoidea) 49
Zoarcis viviparus (Pisces: Perciformis: Zoarcidae) 186
Zygoribatula thalassophila (Acari: Oribatida) 55

Foot-notes for figures in the text

Fig. 1-1. Size spectrum of benthos. Mean values for tidal and intertidal zones of various regions of the World Ocean. X-axes: equivalents of spherical diameters (D , μm , calculated by body volumes (V) as $D = \sqrt[3]{3V/4\pi}$, logarithmic scale). Y-axes: Accumulated volumes (XV , cm^3/m^2) for each size class (after Schwinghamer, 1981, modified).

Fig. 2-1. Van-Veen grab: a) out of the board, b) On the deck. The disturbed sediment surface is clear visible.

Fig. 2-2. Bottom grab "Okean". "A". Grab "Okean-0,1". "B". Principle scheme of the "Okean"-type bottom grab. When the gear is on the bottom the releaser (1) release leads (2), which kept slots (4) open. While draw wire (3) the folds come close together and slots (4) close.

Fig. 2-3. Barnet multicorer, one of the modifications. The gear comes up after the sampling. Multicorer's frame (1) carrying the mobile beam (4) with the set of plastic tubes (2) and weight (3).

Fig. 2-4. Multicorer on the deck. Close look at the closed tubes.

Fig. 2-5. Multicorer tubes with sediment (the White sea deep). "A". General view on the sediment column. The sediment stratification is clearly visible. "B". The surface layer. The arrow shows the non-disturbed detritus accumulations on the surface of sediments (so-called "fluffy layer").

Fig. 2-6. Minicorer on the deck before cast. The tubes are open.

Fig. 2-7. Multicorer' tube on the support.

Fig. 3-1. Proportion of species in different ecological groups of invertebrates in the seas of Russian Arctic (on the data by: Списки видов..., 2001).

Fig. 3-2. The percentage of meiobenthic species in total number of known non-parasite metazoan species in the seas of Russian Arctic (on the data by: Списки видов..., 2001).

Fig. 3-3. Meiobenthic Cnidaria of the order Actinulida: 1. *Halammohydra schulzei*; 2. *H. octopodides*; 3. *H. vermiformis*; 4. *Otohydra vagans*; 5. Scale: 1 mm (1-3), 0,2 mm (4). (After Swedmark, 1964)

Fig. 3-4. Meiobenthic Cnidaria of the order Anthomedusae (=Athecata): 1. *Psammohydra nana* (after Swedmark, 1964) 2. *Boreohydra simplex* (drawn by K. Kuznetsova, original). Scale: 0, 2 mm (1), 0,5 mm (2).

Fig. 3-5. Turbellaria. *Baltalimania* (Acoela); 2. *Macrostomum* (Macrostomida); 3. *Phonorrhynchoides* (Калупторхynchия); 4. *Proxenetes* (Neorhabdocoela). 1-2-after Наумов, Оленев, 1981, 3 - after Евдонин, 1977; 4 - after Ах, 1953

Fig. 3-6. Gnathostomulida. 1. *Pterognathia simplex*; 2. *Gnathostomaria lutheri*; 3. *Mesognathia remanei*; 4. *Austrognathia riedli*; 5. *Gnathostomula paradoxa*. Scale 0,3 mm. (After Sterer, 1966).

Fig. 3-7. Free-living nematodes. 1. *Desmolaimus*, male and female; 2 *Paralinhomoeus*, male. Scale 0,2 mm (1), 0,5 mm (2). The White sea. (Drawn by A. V. Tchesunov, original).

Fig. 3-8. Gastrotricha. 1. Order Chaetonotidae: *Chaetonotus decipiens*; 2. Order Macrodasysida: *Turbanella pontica*. Scale - 50 mkm. (After Рудэску, 1968).

Fig. 3-9. Rotatoria: benthic species of the Black sea. 1. *Rotaria tardigrada* (Bdeloidea); 2. *Proales halophila* (Monogononta: Lecanidae); 3. *Encentrum* sp. (Monogononta: Dicranophoridae). Scale - 100 mkm (from Харин, 1968).

Fig. 3-10. Kinorhyncha. 1. *Echinoderes arlis* (Cyclorhagida); 2. *Cephalorhyncha asiatica* (Cyclorhagida); 3. *Pycnophyes mokievskii* (Homalorhagida). Scale 100 mkm (from Адрианов, Малахов, 1999).

Fig. 3-11. Loricifera. *Rugiloricus cauliculus*: 1. adult male. *Nanaloricus mysticus*: 2. Larva; 3. Adult female. Scale - 50 mkm (from Андрианов, Малахов, 1999).

Fig. 3-12. Meiobenthic Priapulida. 1. *Tubiluchus corallicola*; 2. *Meiopriapululus fijiensis*; 3. *Maccabeus tentaculatus*. (From Адрианов, Малахов, 1999).

Fig. 3-13. Early larval stage of macrobenthic priapulid *Halicryptus spinulosus*. Scale - 100 mkm (from Адрианов, Малахов, 1999).

Fig. 3-14. Meiobenthic polychaeta. 1. *Protodrillus*, 2. *Protodriloides*, 3. *Mesonerilla*, 4. *Paranerilla*, 5. *Nerillidium*, 6. *Trilobodrilus*. Scale: 1, 2-1 mm, 3-6 - 200 mkm. (After Swedmark, 1964).

Fig. 3-15. Oligochetas. 1. Aeolosomatidae, 2. Potamodrilidae (after Lassarre, 1971)

Fig. 3-16. Tardigrada. 1. Heterotardigrada: *Batillipes mirus* (after Richters, 1909) 2. Eutardigrada: *Halobiotus stenostomus* juv. (drawn by K. Kuznetsova, original). Scale 0, 1 mm (1), 50 mkm (2).

Fig. 3-17. Ostracods. 1. *Cythere lutea*; 2. *Cytherura acuticostata*; 3. *Cythereis dunelmensis*; 4. *Hemicythere quadridentata*; (After G O. Sars from Klie, 1938).

Fig. 3-18. Harpacticoids from the White sea. 1. Epibenthic species *Laophontodes multispinatus* (Chertoprood, Korenev, 2008), male. 2. Interstitial species *Scottopsyllus (Sc.) depressus* (Chertoprood, Korenev, 2008), female, side and dorsal view. 3. Interstitial species *Leptopontia curvicauda* T. Scott, 1902, male. 4. Phytal species *Zaus aurelii* Poppe, 1884. 5. Epibenthic species *Huntemannia jadensis* Poppe, 1884, female, (drawn by E. A. Chertoprood, original).

Fig. 3-19. Tantulocarida. *Arcticotantulus pertzovi* from the White sea: 1 - A - tantulus larva, Б - young male; 2 - matured male attached to the host species of harpacticoid *Pseudobradya* sp. (After Kornev et al., 2004)

Fig. 3-20. The schematic representation of the life cycle of tantulocarida. The cycle includes two stages - gamogenetic (1) and parthenogenetic (2), after П.Н. Корнев, А.В. Чесунов (2005).

Fig. 3-21. Marine mites - Halacaridae. 1. *Halacarus pulcher* (after Lohman, 1893) 2. *Copidognathus granulatus* (photo by M. Antsiferova).

Fig. 4-1. The research effort for meiobenthos in different regions of the World ocean. Regions marked by letters, abbreviations and boundaries are given as in ASFA. The numbers of papers in database for each region are given in consequence: intertidal-subtidal-bathyal-abyssal-hadal. (After Мокиевский и др., 2004 with changes).

Fig. 4-2. Distribution of meiobenthos abundance across the latitudes (ind/10 cm³). Negative values mean the southern latitudes. (One data point - 48827 ind/10 cm³ under 56° N, 5° W on Scotland shore is omitted on fig "a").

Fig. 4-3. Meiobenthos abundance in tidal ("a") and subtidal ("б") zones (ind / 10 cm³) on different salinity values: 1 - fresh water (0-4 ‰, upper estuaries); 2 - brackish water (4-14‰); 3 - marine water (15-28 ‰); 4 - oceanic water (29 - 34‰); 5 - hyperhaline (> 34‰). Fig "a" - mean values (black squares) and medians (white squares). Fig. "б" - mean values for meiobenthos (black squares), nematodes (white squares) and harpacticoids (black triangles, right scale).

Fig. 4-4. Intertidal meiobenthos abundance (ind / 10 cm³) on different sediments types ("a") and along a gradient of mean grain sizes ("б", mkm, log-scale), ("a") - mean values (black squares) and medians (white squares). Figures on ("a") mean sediment types: 1 - clay (< 37mkm); 2 - fine silt (37-64 mkm); 3 - silt (64-125 mkm); 4 - fine sand (125 - 250 mkm); 5 - medium sand (250-500 mkm); 6 - coarse sand (> 500 mkm).

Fig. 4-5. Subtidal meiobenthos abundance (ind / 10 cm³) on different sediments types: 1 - clay (< 37mkm); 2 - fine silt (37-64 mkm); 3 - silt (64-125 mkm); 4 - fine sand (125 - 250 mkm); 5 - medium sand (250-500 mkm); 6 - coarse sand (> 500 mkm). ("a") - total meiobenthos; ("б") - nematodes; ("в") - harpacticoids.

Fig. 4-6. Meiobenthos abundance along the depth gradient, ("a") - total meiobenthos (ind / 10 cm³); ("б") - nematodes (ind / 10 cm³); ("в") - harpacticoids (ind / 10 cm³); (r) - percentage of nematodes (black) and harpacticoids (white) in total meiobenthos. X-axes - depth in meters.

Fig. 4-7. Rate of nematodes in metazoan meiobenthos by depth ranges (mean values and standard error).

Fig. 4-8. Nematodes abundance (1) and biomass (2) along the depth gradient. Figures mark the trend lines and corresponding equations of abundance (N) and biomass (B) relations with depth (x).

Fig. 4—9 Nematodes biomass (mkg C/10 cm²) depending on depth ("a") and bottom relief ("6"). Mean relief types are shown on "a" by different symbols: continental shelf, slopes and rises, plains. On fig "6" mean values and confidential intervals (on the level of 95 %) for nematodes biomass on the same types of relief.

Fig. 4—10 types of relief: mean values (ind/10 cm²) and 95% confidential interval.

Fig. 4-11. Nematodes abundance on different depth classes. All data points are shown for depth diapasons: 100 - 400, 401 - 600, 601 - 3000 and > 3000 m.

Fig. 4—12 Subtidal meiobenthos abundance (ind / 10 cm²) and productivity of surface water layer (mkg of chlorophyll per liter). Mean values (black) and group medians (white). The chlorophyll concentration on x-axes are given in ranks: 1 - <0,1; 2 - 0,1-0,2; 3 - 0,2-0,3; 4 - 0,3-0,4; 5 - 0,4-0,5; 6 - 0,5-0,6; 7 - 0,6-0,7; 8 - 0,7-0,8; 9 - 0,8-0,9; 10 - 0,9-1,0; 11-1,0-1,5; 12 - 1,5-3,0; 13 - > 3,0 (mkg of chlorophyll per liter).

Fig. 4—13 Subtidal meiobenthos abundance (ind / 10 cm²) along the depth (m) gradient in the areas with different primary production in surface layer: high productive zones (annual mean chlorophyll "a" concentration - > 0,9 mkg/l) - black triangles, low productive zones (annual mean chlorophyll "a" concentration - 0,1- 0,4 mkg/l) - white squares.

Fig. 4—14 Results of regression analysis on the relation of nematodes abundance with trophic conditions (measured as chloroplastic pigment equivalents - CPE). X-axes - depth in meters (log-scale); y-axes - residuals. The data points for different types of relief (shelf, slopes and rises, abyssal plains, trenches) given by different symbols.

Fig. 4—15 Abundance of meiobenthos under the waters of different productivity in surface layer: metazoan meiobenthos below 1000 m ("a"); metazoan meiobenthos below 3000 m ("6"); free-living nematodes below 3000 m ("B") .

Fig. 4—16 Mean total metazoan abundance on intertidal ("a") and upper subtidal zones ("6"). Mean values were calculated for 10 degrees intervals of latitude and are given together with 95 confidential intervals. Negative values on x-scale mean southern latitudes.

Fig. 4—17. Mean metazoan meiobenthos abundance by 20-degrees intervals of absolute values of latitude: below 1000 m ("a"); below 3000 m ("6").

Fig. 4—18 Variation coefficients for mean intertidal meiobenthos abundance in different spatial scales. Mean values of coefficients of variation are given together with 95 % confidential intervals.

Fig. 4—19. Latitudinal trends of species diversity of nematodes on the depths below 100 m ("a") and below 900 m ("6"). X-axes - regression' residuals after the removing of spatial scale effect. The figure shows all data points, regression lines and robust criteria (R²).

Fig. 4—20 Depth-related changes in species diversity of nematodes measured as Margalef index for species reachness: $(S-1)/(\ln N)$, where S - number of species and N - number of individuals. Data for all depths ("a"), and below 100 m ("6"). X-scale - logarithmic.

Fig. 4—21. Relation between number of species and number of individuals for free-living nematodes in three depth zones: 1) intertidal, 2) subtidal (1-100 m), 3) deep zone (400 - 8000 m). The equations are given on the graph.

Fig. 4-22. The proportion of cosmopolit species of eukariots of different sizes (macroalgae and vascular plants omitted) in Niva Bay (brackish estuary, Baltic) (after Finley, Fenchel, 2004).

Fig. 5-1. Spatial distribution of most abundant nematodes species on the White sea intertidal on sloping shore. The abundance is given in ind / 4 cm². Upper figure shows the slope of the shore. The tide marks of spring tides shown on the side by figures. "K.O." - mean neap low tide water level, "K.П." - mean neap high tide water level.

Fig. 5-2. Distribution of nematodes total abundance on the tidal flat of about 1 ha (400x500 m). Dots mark the sampling points. The White sea. Black river estuary. X and Y axes - distance (x 100 m), Z axes - abundance of nematodes (ind / 10 cm³).

Fig. 5-3. Distribution of two common species of nematodes in the same area as on Fig. 5-2: *Metachromadora vivipara* ("a") and *Dichromadora setosa* ("6").

Fig. 5—4. Distribution of total abundance of nematodes and harpacticoid copepods within the linear set of contiguous samples of 0.2 cm² (total length of samples set was about 5 cm; the White sea intertidal). Along the x-axes are the numbers of samples, y axes - abundance (ind / 0,2 cm²).

Fig. 5-5. Distribution of some common species in the samples same to Fig. 5-4. All abbreviations - as on Fig. 5-4

Fig. 5-6. Distribution of nematodes total abundance within the area 25x25 cm on the White sea intertidal. The bottom axes marked by qudtant abbreviations, Z axes - abundance ind/ 4 cm².

Fig. 5-7. Spatial distribution of several common nematodes species within the same area as on Fig. 5-6.

Fig. 5-8. The similarity of species composition of nematodes (Soerensen Index) between samples as a function of distance. Fig "6" shows the left part of the graph magnified. The White sea intertidal.

Fig. 5-9. Changes in total species number and in the diversity of ecological groups of nematodes on the sea-land border in the Kandalaksha Bay of the White sea (from top to the bottom: marine, brackish, soil and freshwater, total). Figures mean the numbers of samples. The figure over the arrow - distance form the starting point to the upper limit if the fucoids distribution. (After M. Serikova)

Fig. 5-10. Species diversity of nematodes in intertidal and subtidal (down to 100 m) samples. The figures are given as a relation between number of species (S) and number of individuals (N) in logariphmic form. On the base of data published in Mokievsky, Azovsky, 2003.

Fig. 5—11. Nematodes distribution in the upper sediment layer on the depth of 1300 m, Arctic Basin. Size of sampling area - 50x50 cm, sample size - 3 cm². Abundance is given in ind/ 3 cm², (after Mokievsky et al., in prep.)

Fig. 5-12. Vertical stratification of environmental parameters in sediment column on intertidal. Oxidized level is hatched. (After Fenchel, Riedl, 1970).

Fig. 5-13. Distribution of nematodes within the sediment columns on two contrasting sites on the White sea intertidal: on the fine sand with prominent gradient of redox conditions (1) and on the coarse well aerated sand (2) without prominent redox gradient. The thickness of figures correspond with species abundance. Species:

(1): 1 - *Mesacanthion marisalbi*, 2 - *Oncholaimus brevicaudatus*, 3 - *Metachromadora suecica*, 4 - *Ironella riemanni*, 5 - *Monoposthia costata*, 6 - *Paracanthionchus macrodon*, 1 — *Odontophora dekoninckii*, 9 - *Rhynchonema lingei*, 10 - *Dichromadora setosa*, 11 - *Oncholaimus* sp., 12 - *Chromadoridae* gen.sp., 13 - *Bathylaimus* sp., 14 - *Chaetonema longisetum*, 15 - *Chromadora macrolaima*, 16 - *Desmodora communis*, 17 - *Prochromadora bulbosa*, 18 - *Timmia acuticauda*, 19 - *Sphaerolaimus balticus*, 20 - *Odontophora vilotti*, 21 - *Daptonema setosa*, 22 - *Enoplus demani*;
(2): 1 - *Chromadoropsis vivipara*, 2 — *Paracanthionchus macrodon*, 3 - *Enoplus demani*, 4 - *Atrochromadora macrolaima*, 5 - *Anoplostoma rectospiculum*, 6 - *Sphaerolaimus balticus*, 1 - *Hypodontolaimus balticus*, 8 - *Microlaimus* sp., 9 - *Desmodora communis*, 10 - *Prochromadora bulbosa*, 11 - *Halalaimus zenkevitchi*, 12 - *Hypodontolaimus* sp., 13 - *Dichromadora setosum*, 14 - *Hypodontolaimus inaequalis*, 15 - *Theristus blandicor*, 16 - *Sabatieria vulgaris*, 17 - *Monhysteridae* gen.sp. (After Мокиевский, 1988).

Fig. 5-14. Vertical distribution of four species of deep sea nematodes from genus *Acantholaimus* in two samples. Molloy Deep, Arctic Basin, 5600 m.

Fig. 5-15. Vertical distribution of four species of deep sea nematodes from genus *Thalassomonhystera* in two samples. Molloy Deep, Arctic Basin, 5600 m.

Fig. 5-16. Vertical distribution of total nematodes abundance within sediments on the White sea intertidal at different seasons (from left to right: August, February, April) on the middle (upper figure) and low (bottom figure) intertidal zone. (By Мокиевский, 1990).

Fig. 5-17. Seasonal changes in vertical distribution of common species on the White sea intertidal (from left to right: August, February, April) (After Мокиевский, 1990).

Fig. 5-18. Seasonal changes in taxonomic composition of the nematodes assemblage on the middle intertidal zone of the White sea (from top to bottom, (After Мокиевский, 1990).

Fig. 5-19. Seasonal changes in feeding structure in nematodes assemblage on the middle intertidal zone of the White sea (left graph, from left to right: June, July, August, February, April; right graph: feeding strategies according to Wieser classification) (After Мокиевский, 1990).

Fig. 5-20. Seasonal changes in total meiobenthos and main taxonomic groups on the depth of 270 m in the Kandalaksha Bay of the White sea (y-axis - abundance in ind/ 10 cm², legend: May, June, October, November) (after Miljutina et al., in prep.).

Fig. 5-21. Spatial and temporal characters of mean structural components of sea bottom ecosystem. X-axes - the available space for specimen measured in specimen's body volumes. Y-axes - number of generation per year. Components, from bottom to top: macrobenthos, nematodes, Ciliates. (after Burkovsky et al., 1994).

Fig. 5-22. The relationship between number of species and sampling area (in %% of total number of known species). Groups of organisms in legend, from left to right: all macrofauna, nematodes, ciliates, polychetes, diatoms. (After Azovsky, 2002).

Fig. 5-23. Spatial distribution of the assemblages of organisms of different size classes on the intertidal flat in Black river estuary (the White sea). Studied area was 40 x 40 m. Figures mark the sampling points. The same species composition (samples which belong to the same community) hatched by the same manner. Size groups: "a" - macrobenthos; "b" - nematodes; "c" and "d" - ciliates from two consequent surveys with one week time lag. (After Burkovsky et al., 1994).

Fig. 6-1. Spatial structure of nematode *Chromadoropsis vivipara* population, a) similarity between 8 local populations *C. vivipara* by number of supplements in males; b) the spatial distribution of these local populations in Velikaya Salma strait (Kandalakshe Bay, the White sea). Populations with similar mean numbers of supplements are jointed together by squares. The numbers of populations are the same for both graphs. (From Краснова, 2003).

Fig. 6-2. Morphological difference between populations of nematode *Enoplus demani* (the White sea). The results of discriminant analysis (above) and locations (below). All three population differ from each other but samples from locations A and B are overlapping.

Рис 6-3. Analysis of the population structure of harpacticoid copepod *Microarthridion littorale* inhabiting the Atlantic coast of USA. Studies on molecular genetics. "A" - scheme of the area studied. Lines show the sampling locations, letters correspond with specimens collected for analysis of mitochondrial gene of (upper layer) and nuclear gene sequence ITS-1 (low layer, italic) in each area. Mapscale- 400 km. "B" - similarity cluster for cytochrome-b-apoen-sime; "C" - the same for (ITS-1). Horizontal scale bar is equal to 10 replacements. Out group - *M. fallax* from Plymouth, UK (after Shizas et al., 1999).

Fig. 7-1. Depth-related changes in nematodes size spectra (x-axes - biomass (ln), y-axes - the relative proportion of each size class).

Fig. 7-2. Depth-related changes in nematodes mean body sizes. Different symbols mark data points from different types of bottom relief (after Udalov et al., 2005).

Fig. 7-3. Distribution of nematodes abundance on the Yermak plateau, Arctic. The size of dots correspond to abundance levels in three grades - <400, 400 -900 and >900 ind/10cm². Iso-bates are given for each 1000 m.

Fig. 7-4. Taxonomical composition of meiobenthos on two stations in Arctic Basin.

Fig. 7-5. Size spectrum of Foraminifera in Molloy Deep (5600 m) in three consequent surveys.

Fig. 7—6. Number of species and genera of marine mites Halacarida by depth ranges (legend: species - grey, genera - black) (by data from Bartch, 2004).

Fig. 7-7. Species rank distribution curves, by abundance: 1 - 5500 m, Molloy Deep; 2 - 290 m, the White sea; 3 - the White sea intertidal

Fig. 7-8. Vertical distribution of *Acantholaimus* species (Nematoda) along the depth gradient: 1 - *A. polydentatus*; 2-*A. calathus*; 3 - *A. longisetosus*; 4-*A. intermedius*; 5-*A. minima*; 6-*A. setosus*; 7-*A. abyssalis*; 8-*A. arctica*; 9 - *A. gathumai*; 10 - *A. geraerti*; 11-*A. heipi*; 12-*A. invaginatum*; 13 -*A. vermeuleni*; 14-*A. verscheldi*; 15 -*A. spinicauda*; 16-*A. elegans*; 17-*A. microdontus*; 18-*A. cyathibucca*; 19-*A. longistriatus*; 20 - *A. macramphis*; 21-*A. Septimus*; 22 - *A. gigantasetosus*; 23 - *A. incomptus*; 24 —*A. megamphis*; 25-*A. obviatus*; 26-*A. iubilus*; 27 -*A. quintus*; 28 —*A. akvavitus*; 29-*A. arminius*; 30 - *A. maks*.

Fig. 7-9. Rank distribution of free-living nematodes species by their relative abundance rates on one station in Big Aral in 2003.

Fig. 7-10. The relative proportion of nematodes orders by species numbers in Aral (1) and Caspian seas (2) (for 2004 - 05 rr).

Fig. 7—11. Taxonomic structure of four ecological groups of nematodes relating to oxygen properties: I - oxybionts, II - dwellers of Redox potential depletion layer, III - anoxybionts, IV - facultative anoxybionts. The length of bars are equal to each order proportion in the group (after Гальцова, Мокиевский, 1992)

Fig. 7-12. Succession in nematodes community in decaying kelp - changes in dominant species complex ("a") and changes in general community's characters ("б") along the gradient of redox conditions. Figures on (a) show the most abundant species: 1 - *Geomonhystera* ex gr. *disjuncta* (left axes), 2 - *Anticoma acuminata*, 3 - *Enoplus communis*, 4 - *Desmodora communis*, 5 - *Oncholaimus* sp., 6 - *Draconema cephalatum*; Figures on ("б") show the integral community characters: 1 - Simpson species diversity index, 2 - equability of species structure, 3 - number of species (right axes). From Мокиевский и др., 2005.

Fig. 8-1 Living forms of copepods. Inside the circus morphotypes of copepods are situated and connected by possible evolutionary relations. On the outer ring habitats are shown for each morphotype. The typical members of each group are shown out of the scheme. In the middle the hypothetical ancestral group is situated. Abbreviations of morphotypes see table 8-1. (After Noodt, 1971).

Fig. 8-2 Relative abundance of nematodes with different structure of buccal cavity in selected habitats on the shores of Chili (after Wieser, 1958). "A" - intertidal sand (1 - on the exposed and 2 - on the sheltered beach); "Б" - upper subtidal, soft bottom.

Fig. 8-3 Relative abundance of four morphotypes of nematodes in the deep sea ("a") which differ by shape of tails ("б"). Scale bar at ("б") - for 1, 2, 4 - 20 mkm, for 3 - 50 mkm. MAP - Madeiran Rise; PAP - Porcupine Abyssal Plain; HEB - research area HEBBLE (High

Energy Benthic Boundary Experiment); all the stations are situated at depth 4850 - 4960 m (after Thistle et al., 1995).

Fig. 8-4. Relations between interstitial spaces in sediments (1), head diameters (2) and maximal body diameters (3) of nematodes in two habitats on the intertidal zone of Kandalaksha Bay, the White sea: "a" - heterogeneous sediments (muddy sand with gravel), "б" - well sorted medium sand.

Fig. 9-1. Structure of buccal cavity and feeding types of nematodes by W. Wieser. "a" - 1A, selective detritus feeders (*Anticoma* sp.); "б" - 1B, non-selective detritus feeders (*Theristus* sp.); в - 2A, epigrowth-feeders (*Hypondontolaimus* sp.); "г" and "д" - 2B, omnivores / carnivores (*Oncholaimus* sp., *Mesacanthion* sp.) (Из Мокиевский, 1987).

Fig. 9-2. Feeding structures of halacarid mites: "А" - *Thalassarachna hexacantha*. "Б") - *Rhombognathus mucronathus* Scales: 50 mkm ("a"); 10 mkm ("б"). (Drawn by M. Antsiferova, orig.).

Fig. 9-3. Buccal structure of tardigrades: "a") Eutardigrada, dorsal and side view; "б" - Heterotardigrada, dorsal view, *ap* - apophysis, *bu* - bulbus, *ma* - macroplacoids, *mi* - microplacoids, *sba* - support plates in bulbus iof Heterotardigrada, *st* - stylets, *J* - stylets' supports, *tu* - buccal tube, figures mark macroplacoids (after Ramazzotti, Maucci, 1983).

Рис 9—4. Foraging behavior of kinorhynch *Echinoderes asiaticus*: "a" - movements for capturing diatoms by oral styles. I - body trace when foraging, II - the introvert movement direction when swallowing, III - the introvert inner position after swallowing. "б". Movements for diatoms collection by scalids covered by mucus secret (left) and when picking diatoms up from scalids (right). I - trajectory of introvert inside, II - trajectory of buccal cone and oral styles forward to pick diatoms up from scalids. "в". Movements for picking diatoms up from terminal spines. I - traces of corresponding body parts. Figures mark; 1 - oral styles, 2 - scalids, 3 - accessory styles, 4 - buccal tube, 5 - pharings, 6 - placides, 7 - body zonites, 8 - adhesive tube, 9 - dorsal spines, 10 - lateral spines, 11 - terminal spines, 12 - mouth cone, 13 - gut, 14 - diatoms, 15 - sensory spots (from Adrianov, 1991).

Fig. 9-5 Spatial distribution of nematodes pecies and total abundance around a lug-worm пескожила (*Arenicola marina*) tube on the White sea intertidal. Figures mark: (1) - nematodes total; (2) - *Chromadoropsis vivipara*; (3) - *Paracanthionchus macrodon*; (4) - *Daptonema setosa*; (5) - *Dichromadora setosa*; (6) - *Theristus blandicor*; (7) - *Sphaerolaimus balticus*; (8) - *Enoplus demani*; (9) - *Anoplostoma rectospiculum*; (10) - *Atrochromadora micro-laima*.

CONTENTS

Introduction.....	5
Chapter 1. Meiobenthos. Definition of term and history of researches.....	10
Chapter 2. Main methods for meiobenthic studies.....	17
Sampling methods.....	17
The influence of sampling methods on the precision of estimation of meiobenthos abundance.....	22
Methods of processing of samples.....	23
Preservation of material.....	23
Extraction of organisms from sediments.....	24
Comparison of extraction technics.....	26
Chapter 3. Taxonomical composition of meiobenthos. Main taxonomic groups of meiobenthic organisms.....	29
Cnidaria.....	31
Plathelminthes: Turbellaria.....	33
Gnathostomulida.....	35
Nematoda.....	36
Gastrotricha.....	37
Rotatoria (=Rotifera).....	38
Cephalorhyncha.....	39
Kinorhyncha.....	39
Loricifera.....	41
Priapulida.....	42
Annelida.....	43
Polychaeta.....	43
Oligochaeta.....	44
Tardigrada.....	46
Arthropoda.....	47
Crustacea.....	47
Ostracoda.....	47
Copepoda: Harpacticoidea.....	49
Tantulocarida.....	50
Other crustaceans.....	52
Pycnogonida (=Pantopoda).....	53
Arachnoidea.....	53
Acari: Halacaroida and other mites.....	53
Mollusca.....	55
Echinodermata.....	55
Bryozoa.....	55
Chaetognata.....	56
Sessile microscopic metazoans.....	56
Morphological adaptations of meiobenthic animals.....	56

Chapter 4. General regularities in meiobenthos quantitative distribution.....	60
Meiobenthos in intertidal und upper subtidal zones.....	61
Meiobenthos distribution along the depth gradient.....	65
Meiobenthos abundance in relation to trophic conditions.....	70
On the latitudinal gradient in meiobenthos distribution.....	74
Gradients of species diversity.....	78
Species distribution ranks, biogeography and means of meiofauna dispersal.....	81
Chapter 5. Structure and dynamics of meiobenthic assemblages.....	87
Spatial structure and it's scales.....	87
Plane distribution of meiobenthos in different scales.....	87
Distribution of meiobenthos within the sediment column.....	100
Dynamics of meiobenthos.....	105
Daily variations.....	105
Seasonal dynamics and year' cycle.....	107
Multi-annual dynamics.....	114
On the hierarchical organization of ecosystems.....	115
Chapter 6. Structure of populations of meiobenthic species.....	122
Chapter 7. Biotopes for meiobenthos.....	132
The peculiarities of interstitial habitats.....	134
Phytoplankton.....	135
Meiobenthos of the deep sea.....	139
Taxonomical composition of meiobenthos of continental slope and abyssal planes.....	146
Species diversity of deep-sea meiobenthos.....	150
Meiobenthos in the ice.....	151
Meiobenthos of hypersaline biotopes.....	154
Meiobenthos under the reduced and anoxic conditions.....	158
Meiobenthos of supertidal ponds.....	160
Chapter 8. Living forms of meiobenthos and analysis of functionality of morphological characters.....	162
Chapter 9. Meiobenthos' relations with other components of ecosystem.....	175
Meiobenthos in food webs.....	175
Feeding habits of meiobenthic taxa.....	175
Feeding strategies of nematodes.....	175
Feeding of halacarids.....	180
Feeding of tardigrades.....	181
Feeding of kinorhynchans.....	182
Meiobenthos in detritus-based food web.....	184
Meiobenthos as a food source.....	186
Non-tropical relations of meiobenthos with other size groups of organisms.....	192
Meiobenthos in the energy flow in ecosystem.....	204
Meiobenthos as a functional component of ecosystem.....	210

Chapter 10. Meiobenthos and the disturbance of the environment. Meiobenthos.	213
as a practical tool for environmental assessment.....	213
Conclusions. Actual problems of meiobenthic researches.....	222
List of references.....	224
List of scientific names of plants and animals mentioned in the text.....	265
Figure foot-notes in English.....	275
Contents.....	284

Научное издание

Вадим Олегович МОКИЕВСКИЙ

Экология морского мейобентоса

М. Т-во научных изданий КМК. 2009. 286 с.

Отпечатано в ОООП «Галлея-Принт»
121099 Москва, 5-ая Кабельная ул., 2.

Подписано в печать 30.06.2009. Заказ № 357
Формат 70x100/16. Объём 17,8 печ.л. Бум. офсетная.
Тираж 300 экз.