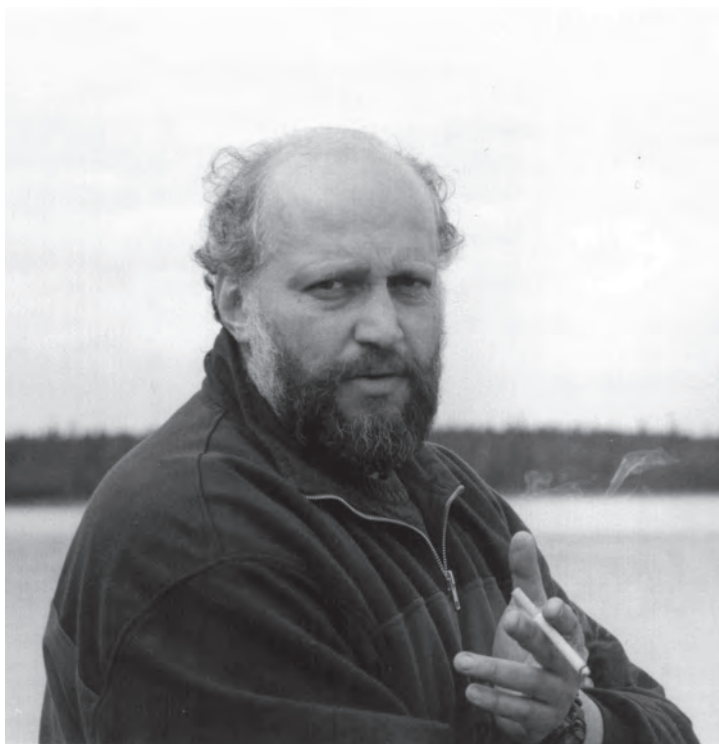




МЕЙОБЕНТОС

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2015



Павел Владимирович Рыбников
(1963–2004)

Беломорская Биологическая станция им. Н.А. Перцова
Московского государственного университета
им. М.В.Ломоносова

Институт океанологии им. П.П. Ширшова
Российской академии наук

В.О. Мокиевский, Г.Д. Колбасова,
С.В. Пятаева, А.Б. Цетлин

МЕЙОБЕНТОС

Методическое пособие по полевой практике

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2015

УДК 591.524.11
ББК 28.082.32
М45

Мейобентос. Методическое пособие по полевой практике. В.О. Мокиевский, Г.Д. Колбасова, С.В. Пятаева, А.Б. Цетлин / Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2015. 199 с.

Методическое пособие составлено на основе опыта проведения практик по биологии мейобентосных организмов для студентов-зоологов третьего курса на базе Беломорской биостанции МГУ. Пособие включает общие сведения о мейобентосе, среде его обитания и методах изучения. В первом разделе дано описание мейобентоса как экологической группы донных животных, краткая информация о таксономическом составе мейобентоса, об условиях существования мейобентосных организмов и основных факторах внешней среды, определяющих состав и структуру мейобентосных сообществ. Второй раздел посвящён методикам изучения мейобентосных организмов: отбор проб донных осадков, экстракция организмов, методы фиксации и микрофотографирования. Во втором разделе приводятся сведения о способах описания условий обитания мейобентосных организмов и методах анализа основных факторов среды. Заключительный раздел содержит описание наиболее интересных биотопов в окрестностях ББС МГУ, пригодных для проведения полевой практики по биологии мейобентоса, а также библиографию работ по экологии мейобентоса и биологии отдельных таксонов мейобентосных организмов, выполненных на материале из окрестностей ББС МГУ (Кандалакшский залив Белого моря). В приложении приведены некоторые справочные сведения и два варианта программы практики по биологии мейобентоса.

Пособие предназначено для студентов-зоологов и гидробиологов, проходящих морскую практику.

Рецензенты:

проф. А.В. Чесунов (МГУ),
к.б.н. Л.Л. Меньшенина (МГУ),
к.б.н. К.Р. Табачник (ИО РАН)

© Московский государственный
университет им. М.В.Ломоносова,
2015

© В.О. Мокиевский, Г.Д. Колбасова,
С.В. Пятаева, А.Б. Цетлин, текст,
иллюстрации, 2015

ISBN 978-5-9906895-1-0

*Павлу Владимировичу Рыбникову (1963–2004),
специалисту по биологии гарпактикоид,
вложившему много таланта и энергии
в исследования мейобентоса Белого моря,
и в организацию первого полевого курса по мейобентосу
на Беломорской биостанции МГУ (1998 г.)*

Предисловие

Мейобентос — совокупность микроскопических многоклеточных, обитающих в донных осадках. В мейобентосе могут быть встречены представители более половины известных типов Metazoa. Иногда в состав мейобентоса включают также фораминифер. Мейобентосные организмы обладают рядом общих черт в строении и биологии, связанных с миниатюризацией и адаптациями к жизни в капиллярных пространствах между частицами песка или в толще илистых отложений.

Исследование мейобентоса требует применения специальных методик отбора проб, их обработки и приготовления организмов для определения и изучения.

Для сбора и обработки мейобентосных проб необходимы подходящее оборудование и знание основных методов отбора материала, способов экстракции организмов из разных типов субстратов, а также основ микроскопической техники для изготовления препаратов и их изучения.

Это пособие составлено на основе опыта проведения практик по биологии мейобентосных организмов для студентов-зоологов третьего курса на базе Беломорской биостанции МГУ.

Программа практики включает знакомство со средой обитания мейобентосных организмов, набором специфических биотопов и разнообразием таксонов мейофауны. В ходе практики студенты осваивают различные методы сбора проб и экстракции организмов, получают навыки таксономического определения представителей отдельных групп мейобентоса.

Авторы считают своим приятным долгом перечислить имена коллег, оказавших помощь в подготовке этого текста: Л.А. Гарлицкая (ИО РАН), Д.В. Кондарь (ИО РАН), Е.Д. Краснова (ББС МГУ), М.А. и Д.М. Милютины (Senckenberg am Meer, Deutsches Zentrum für Marine Biodiversitätsforschung, Wilhelmshaven, Deutschland), М.П. Никитина (ИО РАН), А.Г. Розанов (ИО РАН), И.Э. Смелянский (Экоцентр г. Новосибирск), Е.С. Чертопруд (МГУ), А.В. Чесунов (МГУ).

Отправной точкой подготовки настоящего руководства явилось проведение на Беломорской биостанции МГУ в 1998 г. первого практического полевого курса по мейобентосу для студентов 3-го курса кафедры зоологии и сравнительной анатомии Биологического факультета МГУ. В адаптации программы и методик для практики по биологии мейобентоса на протяжении нескольких лет участвовали студенты кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ. На завершающем этапе подготовки большой вклад внесли студенты, проходившие практику на ББС в 2011 г.: Ирина Екимова, Мария Исаева, Надежда Наянова, Николай Неретин, Борис Осадченко и Даниял Саидов.

Работа проиллюстрирована рисунками и фотографиями авторов. Для иллюстрации таксономического раздела свои рисунки предоставили Е.С. Чертопруд, А.В. Чесунов и М.А. Федяева. Свои фотографии нам также любезно предоставили А.И. Исаченко, Т.Н. Молодцова, М.П. Никитина, Ф.В. Сапожников, А.А. Семёнов и А.А. Удалов.

При написании текста авторы разделили работу следующим образом: С.В. Пятаева написала разделы «Кишечнополостные» и «Турбеллярии», А.Б. Цетлин написал разделы «Аннелиды» и «Моллюски», остальные разделы написаны В.О. Мокиевским, в подготовке раздела «Галакариды и другие клещи» большую помощь оказал И.Э. Смелянский, раздела «Гарпактициды» — Л.А. Гарлицкая и Е.С. Чертопруд.

Большую часть оригинальных рисунков выполнила Г.Д. Колба-сова.

Авторы благодарны рецензентам, взявшим на себя труд прочитать всю рукопись и сделать ряд ценных замечаний. Авторы благодарны Н.В. Мокиевской за большую помощь в редактировании текста.



Первая практика по мейобентосу на ББС МГУ для студентов третьего курса кафедры зоологии беспозвоночных, 1998 г. Первый ряд: преподаватели практики А.Б. Цетлин, В.О. Мокиевский, П.В. Рыбников, А.В. Чесунов, Б.И. Иоффе, Н.Н. Марфенин. Второй ряд, студенты: Сергей Слободов, Анна Филиппова, Мария Шаталова (Милютина), Сергей Лыскин, Дмитрий Алексахин.

Раздел 1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О МЕЙОБЕНТОСНЫХ ОРГАНИЗМАХ И СРЕДЕ ИХ ОБИТАНИЯ

Мейобентос. Краткая характеристика

Началом экологических исследований мейофауны как самостоятельной экологической группы принято считать работы Адольфа 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 особенностей, требующих от его обитателей специальных адаптаций, сходных у представителей разных таксономических групп. Для обозначения обитателей капилляров морского песка — интерстициальных пространств, А. Николс (Nicholls, 1935) ввёл термин «интерстициальная фауна». Население интерстициальных пространств грунта при большом таксономическом разнообразии обладает рядом сходных морфологических черт (рис. 1): мелкие размеры, удлинённая (червеобразная) форма тела и сильное развитие прикрепительных органов — щетинок, присосок, крючков или желёз, выделяющих клейкий секрет. Сходные морфологические черты проявляются в самых разных таксонах. Так, удлинённая, червеобразная форма тела характерна для интерстициальных представителей таких таксономически далеких групп, как гарпактициды и турбеллярии, а прикрепительные органы, выделяющие клейкий секрет, типичны и для нематод, и для гастротрих. Сейчас интерстициальная фауна рассматривается как одна из жизненных форм мейобентоса, распространение которого не ограничено капиллярами в крупных песках, а охватывает все типы биотопов бентали от литорали до максимальных глубин океана.

Термин «мейобентос» (от греческого *μειο* — «меньший») был введён в науку М. Мэр (Mare, 1942) для обозначения совокупности микроскопических многоклеточных, выпадающих из внимания ис-

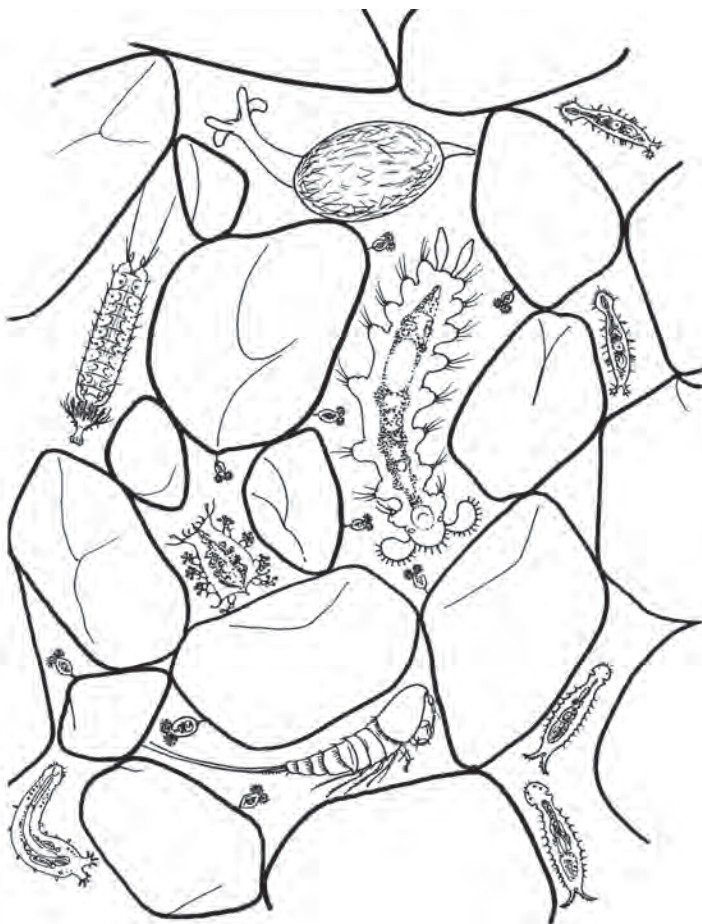


Рис. 1. Мейобентосные животные в интерстициальных пространствах между песчинками.

следователей морского бентоса при количественных учётах донной фауны. Это было связано с принятыми методиками обработки материала во время судовых работ, при которых поднятый на палубу грунт промывался через сито с ячейёй 1,0, 0,5 или 0,1 мм. Представители многих таксономических групп — нематоды, остракоды, гарпактициды, киноринхи, гастротрихи, тихоходки — в этих исследованиях либо не учитывались вообще, либо их количество сильно занижа-

лось. Молли Мэр предложила выделять три размерных группы в составе донного сообщества: микро-, мейо- и макробентос. Выделение базировалось на формальном критерии — к мейобентосу было предложено относить всех многоклеточных (а также фораминифер), проходящих через сито с ячейёй 1 мм и улавливаемых ситом с ячейёй 100 мкм.

Сейчас под мейобентосом понимают совокупность микроскопических Metazoa, размером от 30 до 1000–2000 мкм, образующих самостоятельный размерный и функциональный блок донной экосистемы (Мокиевский, 2009). Критериями для выделения мейобентоса в качестве самостоятельной экологической группы может служить таксономический состав, средние размеры особей и набор морфологических адаптаций. Среди адаптаций, связанных с миниатюризацией, нужно отметить, прежде всего, отсутствие пелагических личинок — их нет ни у одного из известных таксонов мейобентосных организмов. Кроме того, для организмов мейобентоса характерны короткие жизненные циклы и низкая индивидуальная плодовитость. Малое число развивающихся яиц — это тоже плата за уменьшение размеров тела.

Таким образом, мейобентос представляет собой не только «технически» удобную размерную группу организмов, требующую специальных методов изучения, но и самостоятельный структурный блок донной экосистемы, обладающий собственными пространственно-временными характеристиками. Сообщества мейобентоса занимают, как правило, меньшую площадь, чем сообщества макробентоса, а сезонные изменения в них происходят за счёт смены многих поколений.

В мейобентосных пробах можно встретить не только животных, на протяжении всей жизни относящихся к этому размерному классу, но также и многочисленных личинок макробентосных организмов. Для разделения постоянных и временных компонентов мейобентоса используется несколько терминов. В англоязычной литературе для обозначения личинок макробентоса используются термины “temporal meiofauna” («временная мейофауна») или “juvenile macrobenthos” («ювенильный макробентос»), а термин “permanent meiofauna” обозначает истинно мейобентосных животных. В литературе на русском языке более популярны термины, введенные Л.Л. Численко (1961): «псевдомейобентос» для обозначения микроскопических личинок макробентоса и «эумейобентос» для настоящих мейобентосных животных.

Выделение мейобентоса в качестве самостоятельной экологической единицы имеет, как и всякая хорошая классификация, ещё и утилитарный смысл: 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.

Основные таксоны мейобентоса

В составе мейобентоса могут быть встречены представители более чем половины известных типов животных. Несколько высших таксонов представлены исключительно или почти исключительно мейобентосными обитателями морских или пресных вод. Это тихоходки, киноринхи, лорициферы, гастротрихи и гнатостомулиды. В других таксонах (кишечнополостные, пантоподы, оболочники и др.) мейобентосные формы представлены лишь небольшим числом видов. Основное разнообразие мейобентоса в большинстве биотопов приходится на нематод, гарпактицид, турбеллярий, клещей-галакарид, остракод и кольчатых червей. Число известных морских мейобентосных видов в каждой из этих групп составляет от многих сотен до нескольких тысяч.

В количественном отношении в большинстве морских биотопов доминируют нематоды. Их доля может достигать 90% от общей численности мейобентосных многоклеточных. На втором месте обычно находятся гарпактициды, турбеллярии, иногда — гастротрихи или, в опреснённых или сильно заиленных прибрежных биотопах, олигохеты. Остальные таксоны представлены в сообществах, как правило, незначительным числом особей.

Тип Кишечнополостные — Cnidaria

Тип Cnidaria (Стрекающие) рассматривается как наиболее просто устроенная группа из Eumetazoa, что подтверждается многими сравнительно-анатомическими и филогенетическими построениями (Schuchert, 1993; Collins et al., 2005). Стрекающие отличаются от представителей других типов беспозвоночных внешней радиальной сим-

метрией тела, двуслойным строением, наличием уникальных стрекательных клеток (книдоцитов, нематоцитов) (Bouillon et al., 2004) и единственным отверстием, которое сообщает полость тела с окружающей средой (Brock et al., 1968). Наличие стрекательных клеток – наиболее характерная особенность строения книдарий. Стрекательные клетки необходимы прежде всего для питания книдарий (захвата добычи), а также играют важную защитную роль и иногда несут функцию прикрепления животных к субстрату (например, на стадии прикрепляющейся планулы) (Bouillon et al., 2004).

В настоящее время мейобентосные стрекательные остаются одной из наименее изученных групп мейофауны. Количество мейобентосных стрекательных невелико и по сравнению с мейобентосными представителями других типов животных, и по сравнению с остальными Cnidaria, населяющими другие биотопы. Отдельные мейобентосные представители известны внутри четырёх классов стрекательных из пяти. В основном это гидроидные (Hydrozoa) (описано около 30 видов), а также несколько видов стауромедуз (Staurozoa), кубомедуз (Cubozoa) и один коралловый полип (Anthozoa) (Thiel, 1988; Боженова и др., 1989; Степаньянц, 1989; Giere, 1993, 2009). Несколько лет назад новый вид и род Hydrozoa — *Sympagohydra tuuli* Piraino, Bluhm, Gradinger et Voero, 2008, описан из криопелагического биотопа, с нижней поверхности льда залива Барроу в Чукотском море (Аляска).

Морфология мейобентосных книдарий претерпевает заметное упрощение как следствие миниатюризации. Ограниченное число таксономических признаков сильно осложняет разработку систематики этой группы. Однако таксономия мейобентосных книдарий в большой степени базируется на типологии стрекательных капсул, т.е. книдома, имеющего систематическое значение. Наличие стрекательных капсул, которые легко обнаруживаются методами световой микроскопии, позволяет надёжно отличить книдарий от других червеобразных организмов мейобентоса.

Считается, что большинство видов мейобентосных книдарий живут в крупном промытом песке и мелкой ракушке, более или менее активно передвигаясь в интерстициальном пространстве. Однако для нескольких видов характерны более заиленные биотопы или поверхностные слои осадка, богатые детритом. Никаких специальных методов для сбора мейобентосных книдарий не существует. Лучше всего просматривать собранные и просеянные нефиксированные пробы

грунта под бинокуляром. Грунт помещается тонким слоем в чашки Петри с морской водой. Животные часто вытягиваются и выставляют части тела наружу из слоя грунта в поисках лучшей аэрации и пищи, что позволяет легче их обнаружить (Thiel, 1988). Часто помогает применение раствора $MgCl_2$, который добавляют в пробу грунта, а затем взмучивают и процеживают взвесь через сито.

В фауне района Беломорской биостанции присутствуют три мейобентосных вида кишечнopolостных — два вида атекатных полипов (Hydrozoa: Anthomedusae): *Protohydra leuckarti* Greeff, 1870 и *Boreohydra simplex* Westblad, 1937 и один вид атекатных медуз из рода *Halammohydra*.

В окрестностях биостанции *Protohydra leuckarti* обитает в среднем горизонте илисто-песчаной литорали (рис. 2). Это микроскопический полип без щупалец, булавовидной или веретеновидной формы в вытянутом состоянии или почти шаровидный — в сокращённом. Передвигается в толще песка при помощи перистальтических сокращений (рис. 3). Полип способен на время прикрепляться к песчинкам с помощью базального диска. Поверхность полипа бугристая из-за многочисленных выступающих стрекательных капсул, беспорядочно разбросанных в эпидерме (рис. 2).

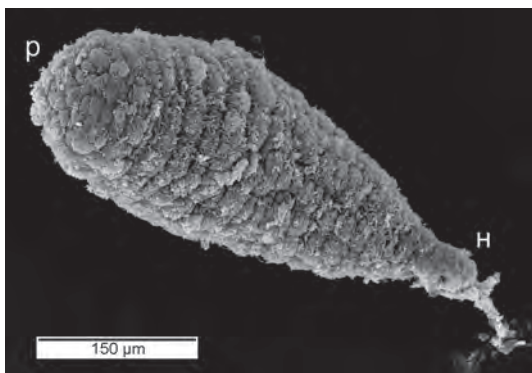


Рис. 2. *Protohydra leuckarti*, общий вид (СЭМ); н — ножка, р — ротовое отверстие.

Из литературы известно, что полипы *P. leuckarti* раздельнополюе, но экземпляры с гонадами встречаются крайне редко, размножение в основном бесполое, поперечным делением. Гонады закла-

дываются в эпидерме (одна крупная женская половая клетка или скопление мужских половых клеток), но затем, разрастаясь, вдавливаются в гастральную полость (Westblad, 1935). Женская половая клетка высвобождается из тела полипа через разрыв в стенке тела, после чего полип погибает. *P. leuckarti* — это активный хищник, спектр питания очень широкий (нематоды, личинки насекомых, копеподы, остракоды, гастротрихи и олигохеты), может существенно влиять на численность других животных в биотопе (Schulz, 1950; Heip, Smol, 1976). Служит пищей голожаберным моллюскам (Evertsen et al., 2004).

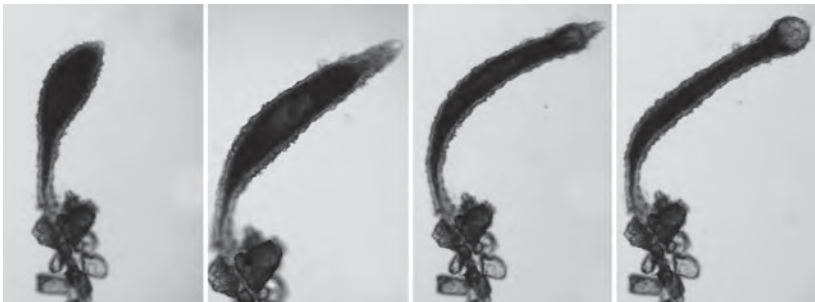


Рис. 3. *Protohydra leuckarti*. Перистальтические сокращения.

Boreohydra simplex в окрестностях Беломорской биостанции отмечена на «холодных илах» ниже термоклина в сублиторали (рис. 4). Это полип с тремя–четырьмя (беломорские экземпляры иногда с пятью) короткими щупальцами, булавовидными или конусовидными, расположенными мутовкой под невысоким, округлым гипостомом (рис. 4, 5). Полип располагается на ножке, образованной вакуолизированными клетками гастродермы и тонкой эпидермой, покрытой слизевым чехлом, часто агглютинированным детритом; ножка может удлиняться и продолжаться в слизевые «ризиды» (рис. 5).

Книдом включает три категории стрекательных капсул — стенотелы, десмонемы и неидентифицированные изоризы. Стрекательные капсулы образуют хорошо выраженные скопления — батареи стрекательных клеток по всей поверхности эпидермы, что делает её бугристой на вид (рис. 5А). Каждая батарея, как правило, состоит из одной стенотелы и 5–10 десмонем; изоризы редки и разбросаны по эпидерме вне связи с батареями (Боженова и др., 1989).

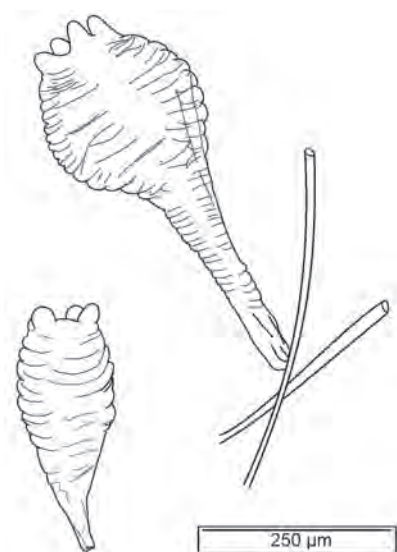


Рис. 4. *Boreohydra simplex*, общий вид.

Из литературы известны многочисленные наблюдения бесполого размножения *Boreohydra* поперечным делением, нами на Белом море были обнаружены экземпляры, делящиеся продольно. Данные о половом размножении разнятся: Вестблад наблюдал развитие «глобулярных выпячиваний» в нижней части полипа, которые он описал как медузоидные гонофоры, но не обнаружил в их составе половых клеток (Westblad, 1947). Позже Петерсен интерпретировал эти выпячивания как формирующиеся почки, то есть начинающееся бесполое размножение (Petersen, 1990). Женские половые клетки были обнаружены Найхольмом позже, в двух особях из 150 исследованных, но не в составе го-

нофоров, а в эпидерме стенки тела в области перехода тела гидранта в ножку, где формировались структуры наподобие гонад пресноводной гидры. Половые клетки были окружены эктодермой, богатой стрекательными капсулами (Nyholm, 1951). Для беломорских экземпляров О.В. Боженова указывает на наличие «генеративных почек», но не даёт описания их внутреннего строения (Боженова и др., 1989).

Все известные находки *B. simplex* относятся к илистому грунту. Хульт указывает на способность полипа достаточно быстро передвигаться по поверхности ила и закапываться при помощи щупалец (Hult, 1941). Питается *B. simplex* в основном нематодами (Westblad, 1947) (рис. 5Б).

Отряд Actinulida, включающий микрокопических интерстициальных медуз, представлен в окрестностях ББС МГУ обитающей в промытом песке сублиторали на небольшой глубине *Halammohydra* sp. (рис. 6). Обнаружение *Halammohydra* в Белом море ещё не опубликовано, но, по нашим собственным данным (С.В. Пятаева), вероятнее всего это вид *H. schulzei* Remane, 1927. Эпидерма тела медузы

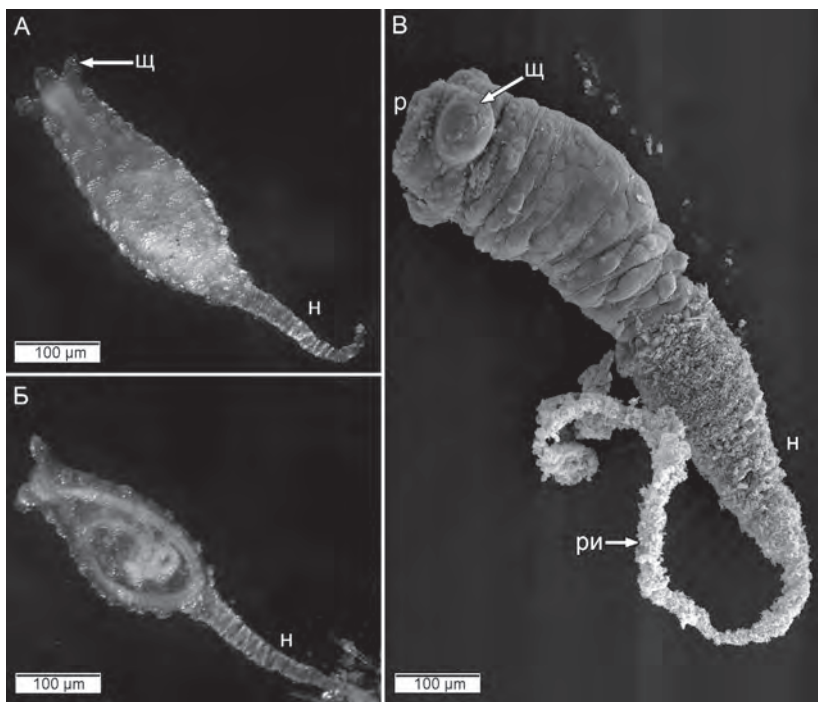


Рис. 5. *Boreohydra simplex*. А — общий вид; Б — полип, заглотивший нематоду; В — общий вид (СЭМ); н — ножка, р — ротовое отверстие, ри — «ризоиды», щ — щупальца.

полностью покрыта жгутиками (что характерно лишь для личинок, но не для взрослых стадий остальных гидроидных). Тело *Halammohydra* sp. состоит из двух основных частей: крупного манубриума с дистально расположенным ртом, ведущим в гастральную полость, и небольшого аборального конуса (гомологичного, видимо, зонтику других медуз). Обе части связаны узкой зоной, несущей длинные щупальца, располагающиеся в две мутовки друг под другом. Аборальный конус несёт посередине углубление, наполненное железистыми клетками и функционирующее как адгезивный орган. Под щупальцами располагается кольцо статоцистов с твёрдым литостилем внутри, иннервирующихся от нервного кольца в аборальном конусе (рис. 6).

Из литературы известно, что медузы *Halammohydra* sp. разнополые, гонады залегают между эпидермой и гастродермой манубри-

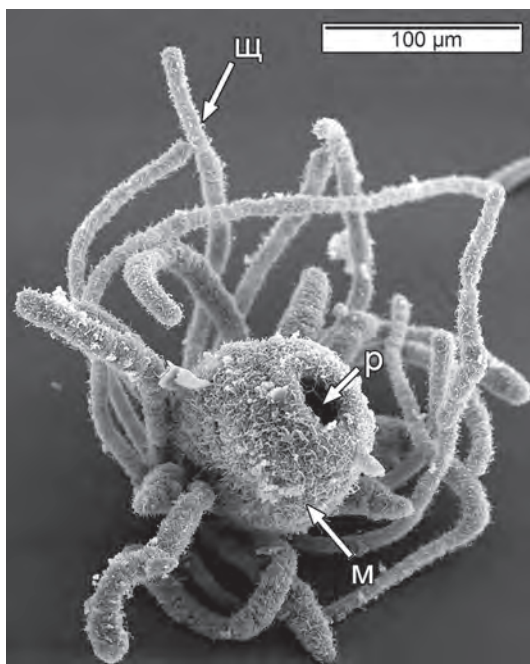


Рис. 6. *Halammohydra* sp. А — общий вид с оральной стороны (СЭМ); м — манубриум, р — ротовое отверстие, с —статоцист, щ — щупалеца.

ума. Перед оплодотворением женские половые клетки выходят из манубриума через рот, оплодотворённые яйца развиваются через стадию, похожую на актинулу, во взрослое животное, но с меньшим числом щупалец (4) и статоцистов (4) — стадию халгидрулы (Swedmark, Teissier, 1950, 1957). Движение медузы в интерстициали происходит с помощью жгутиков на поверхности тела и движения щупалец, аборальным полюсом вперёд (как и у всех других медуз), но тело халаммогидры при этом располагается горизонтально. Отмечено питание нематодами и небольшими ракообразными.

Впервые *Halammohydra* обнаружена Ремане в 1924 г. в Кильской бухте (Remane, 1927). В то время обнаружение интерстициальной медузы стало небольшой зоологической сенсацией, и изображение *Halammohydra* до сих пор присутствует на эмблеме Международной Ассоциации Мейобентологов. Обзоры мейобентосных кишечнополостных опубликованы С.Д. Степаньянц с соавторами (Степа-

ньянц, 1989; Боженова и др., 1989), Ялмаром Тилем (Thiel, 1988) и Олафом Гире (Giere, 1993, 2009). Более ранние обзорные публикации — С. Clausen (1971) и В. Swedmark (1964).

Тип Плоские черви — Platyhelminthes Turbellaria

Турбеллярии — ресничные черви, тело которых покрыто однослойным эпидермисом, состоящим из полицилиарных клеток. Около 2/3 от общего числа видов внутри таксона Turbellaria — это микроскопические черви, редко превышающие несколько миллиметров в длину — микротурбеллярии. Турбеллярии, как правило, уплощены в спинно-брюшном направлении, но микротурбеллярии часто имеют округлую или цилиндрическую форму, или же выпуклую спинную поверхность и плоскую брюшную. Эпидермис турбеллярий содержит большое количество желёз, тела железистых клеток располагаются или в пределах эпидермиса, или погружены в располагающиеся ниже слои мускулатуры и паренхимы, а наружу выходят только протоки желёз. Микротурбеллярии, в основном, «скользят» по субстрату или между частицами грунта за счёт биения ресничек на поверхности тела. Мышечные сокращения используют для локомоции более крупные формы. Субэпидермальные кольцевые и располагающиеся под ними продольные мышцы обеспечивают чрезвычайную пластичность тела микротурбеллярий. Между кольцевыми и продольными мышцами часто располагаются дополнительные слои диагональных мышц, ориентированных под углом к продольной оси тела. Дорзо-вентральные мышцы, пронизывающие паренхиму, типичны для крупных форм, у микротурбеллярий они часто отсутствуют. Микротурбеллярии, как правило, двигаются только вперёд (чем отличаются, например, от инфузорий, с которыми их легко спутать в пробе, и которые делают много беспорядочных движений вперёд-назад).

Организация нервной системы варьирует у представителей разных групп, но обычно это субэпидермальный мозг в виде кольца, находящийся в передней части тела, и отходящие от него назад один или несколько продольных стволов, связанных между собой перетяжками. Из наиболее заметных органов чувств в некоторых таксонах встречаются глаза, организованные по типу пигментного бока-

ла, и непарные стагоцисты, расположенные медианно около мозга.

Пространство между органами заполнено паренхимой, образованной специализированными клетками и отростками клеток разных типов. Внеклеточный волокнистый матрикс у микротурбеллярий выражен слабо. Циркуляторная система отсутствует, кислород поглощается всей поверхностью тела. Почти у всех есть выделительная система протонефридиального типа.

Большинство турбеллярий — хищники, которые охотятся на мелких беспозвоночных, некоторые питаются водорослями, особенно часто диатомовыми. Пищеварительная система обычно представлена замкнутым мешковидным кишечником (у крупных форм часто ветвящимся), ртом и глоткой для захвата добычи. Некоторые на переднем конце также имеют хоботок, приспособленный для захвата добычи и не имеющий связи с кишечником. У *Acoela* «кишка» не имеет просвета и представляет собой просто центральную паренхиму, часто организованную в синцитий, ограниченный общей мембраной. Тип организации глотки важен для определения основных таксонов турбеллярий. Анальное отверстие отсутствует, непереваренные остатки выбрасываются через рот.

Подавляющее большинство турбеллярий — гермафродиты с перекрёстным внутренним оплодотворением. Большинство микротурбеллярий откладывают относительно небольшое количество яиц. Развитие прямое без метаморфоза. Половая система часто очень сложно устроена, варьирует у представителей разных таксонов. В мужской половой системе один или несколько семенников соединяются с одиночным или парными семяпроводами, переходящими в семяизвергательный канал, обычно с семенным пузырьком (для запасания собственной спермы); часто присутствует предстательная железа и копулятивный аппарат, вооружённый твёрдыми структурами. Женская половая система также может быть сложноустроенной, и степень, с которой желток отделён от ооцитов, является основным показателем при разделении основных таксонов турбеллярий. У более примитивных форм желток располагается внутри ооцитов, яичники и яйцеводы могут присутствовать или отсутствовать. У более высокоорганизованных ооциты развиваются внутри специальных органов (гермарий), а желток развивается в желточниках или желточных железах (вителлярий). Часто имеется семяприемник и дополнительные органы половой системы, где формируются и хранятся яйцевые капсулы. Обычно это матка, в ней могут находиться одна

или несколько дополнительных вторичных камер для хранения капсул. Женское половое отверстие, если имеется, часто, но не всегда, объединено с мужским и образует общее половое отверстие. Организация половой системы имеет большое значение в систематике турбеллярий.

Традиционно турбеллярии (*Turbellaria*) рассматривались внутри типа *Platyhelminthes* как отдельный класс, преимущественно, свободноживущих ресничных червей наряду с тремя классами облигатных паразитов: *Monogenea*, *Trematoda* и *Cestoda*. Однако, согласно современным представлениям, турбеллярии — это не монофилетический, а сборный таксон, поэтому правильнее было бы его латинское название писать в кавычках. Более того, *Acoelomorpha*, включающие бескишечных турбеллярий, согласно последним данным молекулярной филогенетики, относятся ко вторичноротым, вместе с загадочной *Xenoturbella* Westblad, 1949 (Philippé et al., 2011); вместе они рассматриваются, как отдельный тип *Xenacoelomorpha* внутри *Deuterostomia*. Остальные плоские черви относятся к группе *Lophotrochozoa* внутри первичноротых.

В мейофауне самые массовые представители турбеллярий встречаются среди представителей нескольких крупных таксонов (рис. 7).

Acoela. Черви в основном округлой формы, с хорошо заметным статоцистом, располагающимся медианно в передней части тела, и почти незаметным ротовым отверстием; настоящая кишка отсутствует, вместо неё имеется «пищеварительная паренхима»; гонады лишены эпителиальной оболочки, нет яйцеводов, крупные ооциты содержат желточные гранулы и располагаются непосредственно в паренхиме, отдельные желточники отсутствуют.

Macrostomida. Часто встречаются в виде цепочек, состоящих из нескольких зооидов, выстроенных друг за другом, — это форма бесполого размножения за счёт паратомии, впоследствии цепочки распадаются на дочерние зооиды. Очень просто устроенная немышечная глотка (*pharynx simplex*) расположена в передней части тела. Есть настоящая кишка с эпителиальной стенкой. Статоцист отсутствует, но могут иметь глаза; два основных протока выделительной системы.

Proseriata. Относительно тонкие и длинные черви, как правило, со статоцистом в передней части тела. Глотка хорошо развита, складчатая, вытянутая, цилиндрической формы (*pharynx plicatus*), открывается назад. Часто хорошо развиты прикрепительные желе-

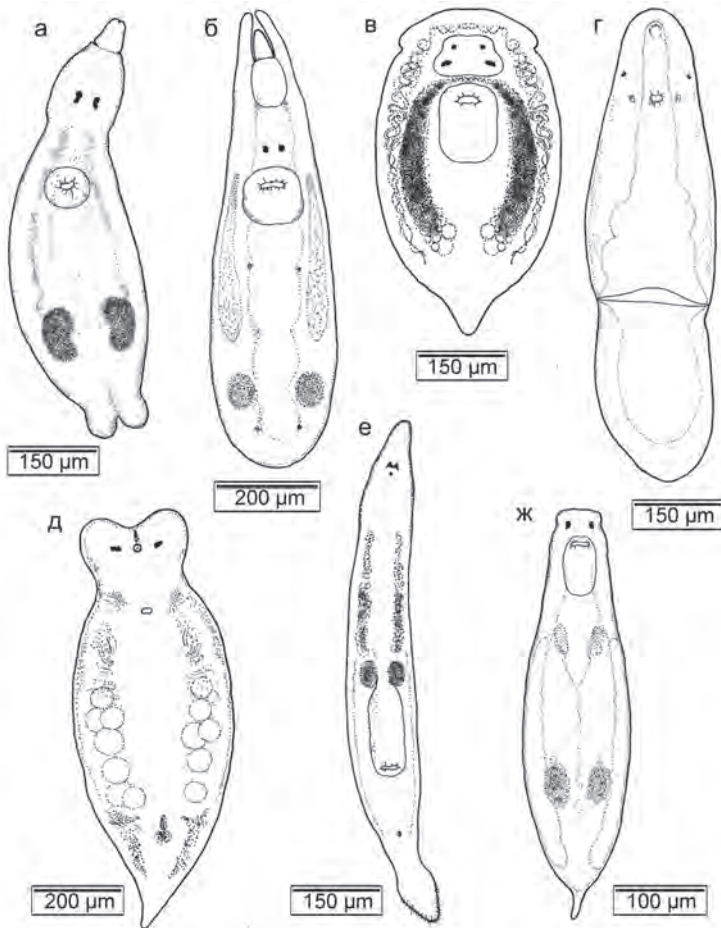


Рис. 7. Турбеллярии: а — *Astrotorhynchus bifidus* (McIntosh, 1874), б — *Macrorhynchus crocea* (Fabricius, 1826), в — *Pseudostomum quadrioculatum* (Leuckart, 1847), г — *Microstomum jenseni* Riedel, 1932, д — *Convoluta convoluta* (Abildgaard, 1806), е — *Monocelis fusca* Örsted, 1843, ж — *Provortex karlingi* Ax, 1951.

зы, за счёт которых черви очень прочно прикрепляются к частицам грунта или ко дну чашки Петри.

Rhabdoceola. Хорошо развитая бульбовидная глотка (pharynx bulbosus) располагается на переднем конце горизонтально и откры-

вается терминально вперёд (как у *Dalyellioida*); или глотка расположена в средней части тела, ориентирована при этом дорзо-вентрально, а на переднем конце может терминально располагаться хоботок для захвата добычи (*Eukalyptorhynchia* и *Schizorhynchia*). Простая мешковидная кишка;статоцист отсутствует; яичники представлены обособленными гермарием и вителлярием, часто есть матка.

Prolecitophora. Складчатая или бульбовидная глотка; простая мешковидная кишка. Яичники представлены обособленными гермарием и вителлярием; мужской копулятивный аппарат часто без твёрдых структур. Иногда имеется две пары глаз.

Общие сводки по микротурбелляриям опубликованы Л.Р.Г. Кэнноном с соавторами (Cannon, 1986; Cannon, Faubel, 1988) и О. Гире (Giere, 1993, 2009). В Белом и Баренцевом морях турбеллярий изучали Ю.В. Мамкаев и его коллеги (Мамкаев, 1962, 1987; Мамкаев и др., 2007). Согласно «Списку видов свободноживущих морских беспозвоночных евразийской части бассейна Северного Ледовитого океана» под редакцией Б.И. Сиренко (2001), в настоящее время для Белого моря известно 85 видов этой группы. Единственная определительная таблица для Белого моря составлена Б.И. Иоффе и Ю.В. Мамкаевым (Наумов, Оленев, 1981). Она включает около 25 видов литоральных представителей этой группы и применима при работе со сборами из фитали. К сожалению, гораздо более разнообразная фауна интерстициальных турбеллярий в Белом море практически не изучена.

Тип Моллюски — Mollusca

Тип Mollusca очень богат представлен в морских донных сообществах. Подавляющее большинство представителей типа являются относительно большими животными и относятся к макробентосу. Однако, их ювенильные, недавно осевшие стадии могут быть весьма многочисленны в мейобентосных пробах, особенно это касается двустворчатых моллюсков (так называемый «спат»). Крошечные раковины осевших мидий *Mytilus edulus* Linnaeus, 1758 или макком *Macoma baltica* (Linnaeus, 1758) подчас могут доминировать в пробах, и тогда невнимательный наблюдатель может спутать их с молодью брахиопод или с типичными представителями мейобентоса — остракодами. Также в пробах мейобентоса могут встречаться ювенили гастропод, как раковинных, так и голожаберных (рис. 8). В

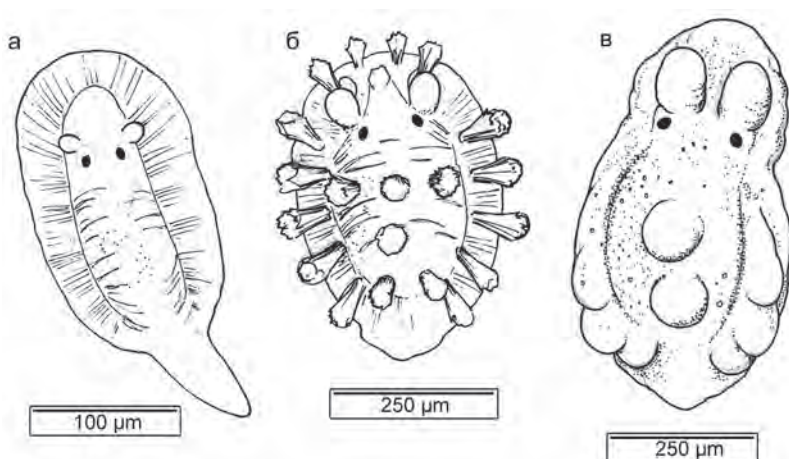


Рис. 8. Псевдомейобентос: ювенильные голожаберные моллюски, попадающие в смыве с ракуши: а — *Onchidoris muricata* (O.F. Müller, 1776), *O. muricata* более старшего возраста, с первыми известковыми спикулами, в — *Palio dubia* (M. Sars, 1829).

Белом море, например, в мейобентосных пробах ракуши часто встречается молодь *Onchidoris muricatus* (O.F. Müller, 1776) (Onchidorididae) (рис. 8а, б). На камнях и в зарослях фукоидов можно встретить *Turtonia minuta* (Fabricius, 1780), мелких двустворок, являющихся неотеническими представителями отряда Veneroidea, в целом, гораздо более крупных (Ockelmann, 1964). Половозрелые особи *T. minuta* достигают в Белом море 3 мм, однако, их молодь, несомненно, является компонентом мейобентоса.

Другим массовым представителем моллюсков, ювенили которых также могут быть обильно представлены в беломорских мейобентосных пробах, является гастропода *Skeneopsis planorbis* (Fabricius, 1780). Максимальный диаметр раковины этих моллюсков, достигает 2,5 мм, обитают они на валунных, каменистых и илисто-песчаных грунтах литорали и верхней sublиторали. Плотность *S. planorbis* иногда достигает 64000 экз./м² (Скарлато, 1987).

Caudofoveata и Solenogastres. Эумейбентосные формы встречаются в обоих классах этих своеобразных моллюсков, при этом мейобентосные каудоfoвеаты известны только с больших глубин, в то время как среди соленогастров имеется около 10 мелководных форм.

В Белом море найдена одна из форм интерстициальных Solenogastres — *Meiomenia* sp. (рис. 9а), весьма схожая по строению с *Meiomenia swedmarki* Morse, 1979 (Saphonov et al., 1996). Это маленький малоподвижный червеобразный моллюск, покрытый известковыми спикулами. Как и у всех Solenogastres, у неё имеется глубокая ресничная борозда, идущая вдоль брюшной стороны, от головы до заднего конца тела. Это так называемая педальная бороздка, в которой расположена видоизменённая нога. *Meiomenia* sp., так же, как другие интерстициальные соленогастры, обитает в крупном песке и ракуше, преимущественно в местах с сильными течениями.

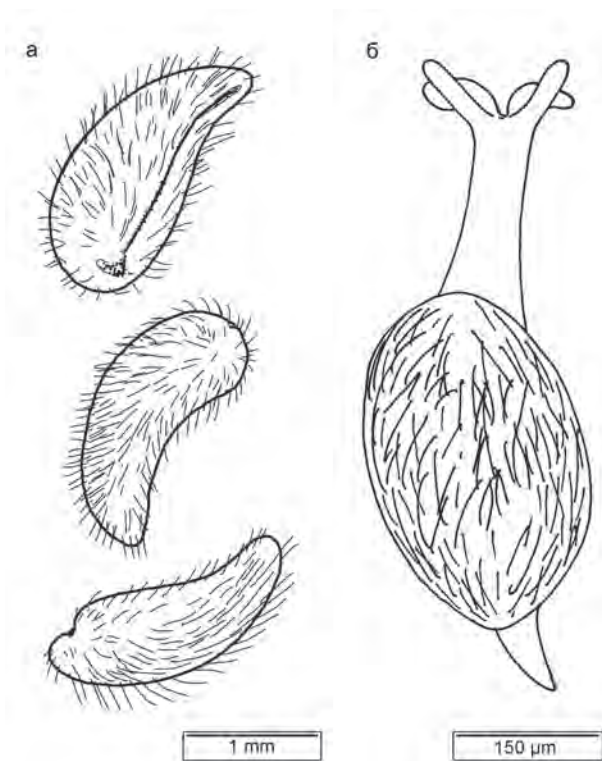


Рис. 9. Мейобентосные моллюски: а — *Meiomenia* sp., б — *Hedylopsis spiculifera*.

Acochliidae (Gastropoda: Opisthobranchia). Самый характерный представитель эумейобентосных гастропод Белого моря — *Hedylopsis spiculifera* (Kowalevsky, 1901), крошечный, бесцветный, полупрозрачный моллюск размером порядка 1 мм. Раковина у него отсутствует, покровы внутренностного мешка содержат многочисленные известковые ирризирующие спикулы (рис. 9б).

H. spiculifera — последовательный гермафродит, у «самцов» есть копулятивный орган со спикулой, а у «самок» нет ни влагалища, ни семяприемника; предполагается, что «самец» впрыскивает спермии прямо в паренхиму «самки» (Erhard, 1989). В Белом море *H. spiculifera* обнаружен в сублиторали в ракуше на глубине 15–20 м (Иванов и др., 1995).

Тип Кольчатые черви — Annelida

Аннелиды — одна из самых разнообразных и многочисленных групп морских беспозвоночных животных. Общее число видов аннелид, по разным оценкам, достигает 18000–21000 видов (Weigert et al., 2014), а их биомасса составляет не менее половины общей биомассы бентоса, обитающего на мягких грунтах мирового океана (Кнох, 1977).

Так же, как и среди моллюсков, среди мейобентосных аннелид северных морей имеются как высокоспециализированные формы — эумейобентос, так и псевдомейобентос, молодь крупных видов, взрослые представители которых, подчас обитают в других биотопах. Так, в мейобентосе Белого моря, помимо представителей 15 эумейобентосных видов из 8 семейств аннелид (рис. 10), регулярно попадают ювенильные представители большого числа видов из семейств Phyllodocidae, Nephtyidae, Cirratulidae, Cossuridae, Terebellidae, Hesionidae, Pectinariidae (рис. 11, 12). Зачастую точная видовая идентификация ювенильных особей представляет трудную задачу, поскольку они ещё не имеют характерных видовых признаков.

Согласно современным представлениям о системе аннелид (Struck et al., 2011), они представлены двумя основными группами — Errantia и Sedentaria. Примечательно, что по молекулярно-генетическим данным к Sedentaria отнесены Clitellata (пиявки и олигохеты), как группа, близкая к сем. Capitellidae. Однако, большинство настоящих мейобентосных полихет (Nerillidae, Dinophilidae, Protodrilidae,

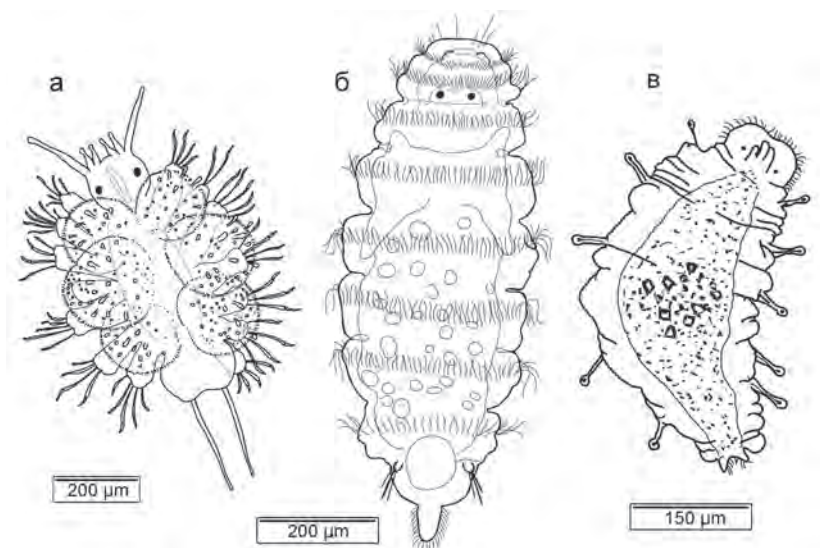


Рис. 10. Псевдомейобентос: ювенильные полихеты, попадающиеся в гипербентосный трал на илистых грунтах: а — *Lepidonotus squamatus* (Linnaeus, 1758), Polynoidae, б — *Lumbrineris fragilis* (O.F. Müller, 1776), Lumbrineridae, в — *Brada vilosa* (Rathke, 1843), Flabelligeridae.

Polygordiidae) в рамках этой системы имеет неясное филогенетическое положение. Ранее их объединяли в небольшую группу архианнелид, которая рассматривалась как примитивная, отражающая строение предковых форм. В настоящее время более популярна точка зрения о вторичной упрощённости этих червей, произошедшей независимо в каждом из этих семейств (Struck, 2011).

Число видов настоящих эумейобентосных интерстициальных полихет, обнаруженных в Белом море, в три раза меньше такового для Северного моря (Westheide, 1974, 1977, 1990; Nordheim, 1989) и в четыре раза меньше числа видов интерстициальных полихет, обнаруженных на Галапагосских островах (Westheide, 1974, 1982a, b). Это обеднение связано с отсутствием в Белом море таких типично интерстициальных семейств, как Pisionidae, Stenodriidae, Stygocapitellidae и Polygordiidae. Возможно, эти семейства вообще не заходят в высокие широты, представители этих семейств также не обнаружены и в Норвежском море, в районе Тромсё, уже давно исследуемом многими поколениями зоологов (Schmidt, Westheide, 1999).

В фауне северных морях виды, приуроченные в своём распространении к интерстициальным биотопам, замещаются видами из тех же семейств и, часто, родов, но не интерстициальными, а эвритопными. Это представители Syllidae *Pterosyllis finmarchica* (Malmgren 1867), *Exogone gemmifera* (Pagenstecher, 1862) (в современной классификации — *E. naidina* Örsted, 1845), *Myrianida (Autolytus) prolifera* (O.F. Müller, 1788), *Syllis armillaris* (O.F. Müller, 1776), Glyceridae — *Glycera capitata* (Oersted, 1842), Terebellidae *Polycirrus* sp., Sphaerodoridae *Sphaerodorum (Ephesia) gracilis* (Rathke, 1843), *Sphaerodoropsis* sp., Dorvilleidae *Dorvillea kastjani* Tzetlin, 1980, *Ophryotrocha irinae* Tzetlin, 1980, Capitellidae *Heteromastus filiformis* (Claparède, 1864) и Hesionidae *Nereimyra punctata* (Müller, 1788) (рис. 10, 11).

Наиболее богатый специализированными интерстициальными полихетами биотоп в Белом море — ракуша с примесью гравия. Именно здесь обнаружены все семь видов беломорских интерстициальных аннелид. По данным Вестхайде, 97% видов интерстициальных полихет, обнаруженных на северо-восточном побережье Атлантики (от Средиземного моря до Бергена), найдены именно в ракуше и смеси ракуши с гравием (Westheide, 1990). Таким образом, вполне возможно, что комплекс интерстициальных полихет приурочен к биотопам с большими размерами интерстиций, чем те, что имеются в песке. Это во многом объясняет любопытный факт, что среди полихет, обладающих морфологическими признаками интерстициальных животных, есть такие крупные формы как Polygordiidae, Psammodrilidae и Saccocirridae.

В целом, современные данные о распределении интерстициальных полихет слишком фрагментарны для того, чтобы делать о них какие-либо обобщающие выводы. Так, например, из семи видов беломорских интерстициальных полихет шесть встречаются преимущественно или только в сублиторали, и только один *Thalassochaetus palpifoliaceus* Ax, 1954 — исключительно на литорали; в Балтийском море *T. palpifoliaceus* обитает в сублиторальных интерстициальных биотопах. Представляется, что распространение интерстициальных полихет в Белом море зависит скорее от наличия подходящих субстратов (гравия и ракуши), чем от других факторов.

Nerillidae. Все представители этого семейства (14 родов и более чем 30 видов) являются облигатными обитателями интерстициальных биотопов, в редких случаях они могут населять поверхностный слой ила. Нериллиды имеют многие типичные черты обитате-

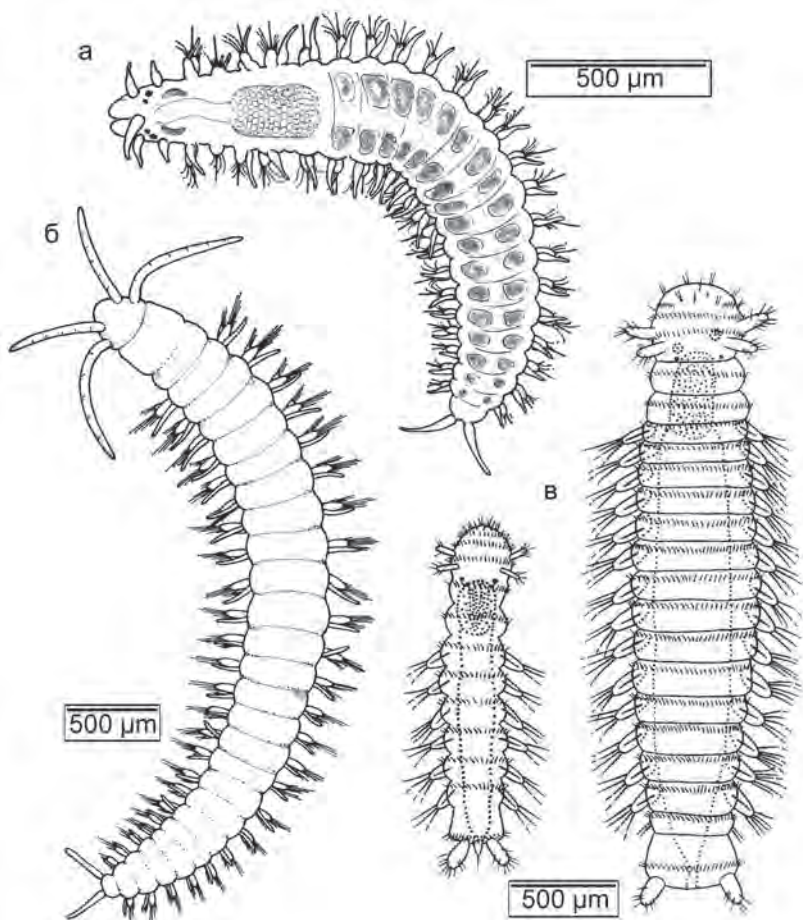


Рис. 11. а — *Exogone gemmifera*, б — *Dorvillea kastjani*, в — *Ophryotrocha iriniaе*.

лей интерстициали — брюшную ресничную полосу, с помощью которой они ползают между песчинками, небольшое, постоянное для каждого рода число сегментов, прикрепительные железы на заднем конце тела. Для многих нериллид (*Nerilla* Schmidt, 1848) описаны непарные брюшные совокупительные органы, которые, однако, служат не для внутреннего оплодотворения, а для прикрепления сперматофора. Представители ряда других родов (*Nerillidiopsis* Jouin, 1967,

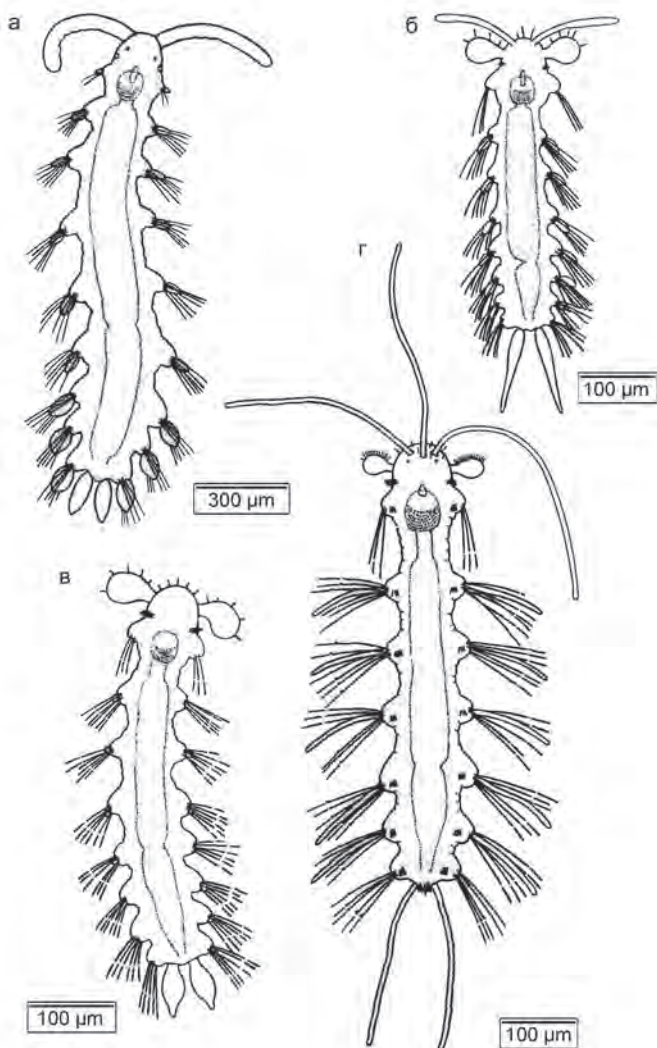


Рис. 12. Эумейобентосные полихеты из семейства Nerillidae: а — *Meganerilla swedmarki*, б — *Nerillidium gracile*, в — *Thalassochaetus palpifoliaceus*, г — *Micronerilla brevis*.

Micronerilla Swedmark, 1959, *Trochonerilla* Tzetlin et Saphonov, 1992) не имеют таких органов, и выметывают половые продукты просто во внешнюю среду. Из яйцевых коконов обычно выходят ювенили, уже готовые к обитанию в интерстициали.

Определение нериллид удобнее проводить на живом материале с помощью бинокля и микроскопа (последний необходим для определения строения щетинок). При промывке и, особенно, при фиксации придатки тела, в первую очередь антенны, анальные усики, а также пальпы, легко отламываются. Поэтому наиболее надёжными признаками являются тип строения щетинок, количество щетинковых сегментов, форма и расположение параподиальных цирр.

В Белом море обнаружено 4 вида нериллид (Saphonov, Tzetlin, 1997): *Meganerilla swedmarki* Boaden, 1961, *Micronerilla brevis* Saphonov et Tzetlin 1997, *Nerillidium gracile* Remane, 1925 и *Thalassochaetus palpifoliaceus* Ax, 1954 (рис. 12). Здесь мы приводим определительную таблицу для нериллид Белого моря:

- 1(4) Параподии со сложными щетинками
- 2(3) Простомиум с двумя булавовидными пальпами и тремя чётко-видными антеннами. Семь щетинковых сегментов. Интеррамальные цирры на II–VI щетинковых сегментах усиковидные, длина их составляет около 2/3 ширины сегментов в месте прикрепления *Micronerilla brevis*
- 3(2) Простомиум с двумя булавовидными пальпами, антенн нет; восемь щетинковых сегментов; интеррамальные цирры на II–VII щетинковых сегментах *Thalassochaetus palpifoliaceus*
- 4(1) Параподии с простыми щетинками
- 5(6) Простомиум с двумя длинными цилиндрическими пальпами; девять щетинковых сегментов; параподиальные цирры интеррамальные, веретеновидные, уплощённые, располагаются на I–IX щетинковых сегментах, анальные цирры округлые в сечении и ланцетовидные в плане *Meganerilla swedmarki*
- 6(5) Простомиум с двумя булавовидными пальпами и двумя антеннами; восемь щетинковых сегментов; интеррамальные параподиальные цирры на II–VII щетинковых сегментах. Анальные цирры усиковидные, расширенные у основания, значительно длиннее параподиальных цирр *Nerillidium gracile*

Dinophilidae. Небольшое (3 рода и 19 видов) семейство очень своеобразных червей, в целом обладающих характерными признакам интерстициальных животных (прикрепительные железы на брюшном непарном выросте пигидия (style), брюшное ресничное поле или полоска). Внутреннее строение динофилид модифицировано по сравнению со строением обычных аннелид (Westheide, 1984), а жизненные циклы очень своеобразны. Так, у видов *Dinophilus* группы *D. gyrociliatus*, ведущих интерстициальный образ жизни, имеются карликовые самцы, впрыскивающие спермии в эмбрионы самок внутри кладки. Эти спермии хранятся в теле самки до момента её полового созревания. Затем происходит оплодотворение ооцитов, и самка откладывает уже оплодотворённые яйца в яйцевой кокон (кладку).

Другая группа видов рода, близких к *D. taeniatus*, также имеет внутренне оплодотворение. Непарный пенис самца протыкает покровы самки и импрегнирует сперму в её тело. Оплодотворение ооцитов происходит так же, как у других динофилид, по мере созревания яиц. Для этой группы видов характерна покоящаяся зимняя стадия (циста), имеющая плотную оболочку из застывшей слизи.

Dinophilus taeniatus Harmer, 1889

Мелкие черви, размером не более 1–2 мм, тело яркого оранжево-жёлтого цвета. На простомииуме имеется одна пара глаз, параподий и щетинок нет, поперёк каждого сегмента проходит два ресничных кольца. Всю брюшную сторону тела покрывает обширное ресничное поле. Для пищеварительного тракта характерен ресничный эпителий; имеется мускулистый вентральный фарингальный орган — бульбус, покрытый более толстой кутикулой, служащий для соскабливания микрообрастаний с твёрдых поверхностей.

D. taeniatus ведёт в основном эпибентосный образ жизни на различных водорослях (нитчатка, фукусы, аскофиллум) в нижней литорали и верхней сублиторали. В штормовую погоду черви перебираются с макрофитов в толщу грунта. Иногда *D. taeniatus* можно встретить на ракушке и на илистых грунтах сублиторали.

Psammodrilidae. Семейство включает один род *Psammodrilus* и 6 видов. Насколько это известно, все виды рода обитают в интерстициали и питаются диатомовыми водорослями, засасывая их с помощью специального сосущего органа. Один вид, *P. aedificator*, известен способностью строить полусферические, с отверстием на вершине, укрытия из склеенных песчинок.

Psammodrillus balanoglossoides Swedmark, 1952

Длина от 5 до 10 мм. Простомуум конический, расширенный у основания и несколько заострённый на конце (рис. 13а, б). На вершине простомуума имеется пучок длинных неподвижных чувствительных ресничек, глаза отсутствуют. Простомуум отделён от перистомуума неглубокой перетяжкой. Перистомуум вытянутый в длину, разделён на два отдела: буккальный и следующий за ним воротничок (pharyngeal collar). На вентральной стороне буккального отдела располагается треугольное ротовое отверстие. Из него наружу может выдвигаться короткая цилиндрическая глотка. В задней части буккального отдела дорсо-латерально располагаются плохо заметные нухальные органы.

За исключением воротничка всё остальное тело (простомуум, буккальный и щетинковые сегменты) покрыто короткими подвижными ресничками. Воротничок, внутри которого располагается мускулистый сосущий отдел пищевода, такой же длины, как буккальный отдел. Он покрыт крупными выпуклыми полигональными эпителиальными клетками, которые располагаются в 25–30 поперечных рядов и образуют характерную морщинистую поверхность (рис. 13а, б). Шесть торакальных сегментов несут дорсальные параподиальные цирры с опорными ацикулами внутри. Цирры покрыты непрерывно бьющими мелкими ресничками. Далее следуют абдоминальные сегменты, не имеющие цирр и ацикул, но несущие по паре поперечных вентро-латеральных рядов невроподиальных крючковидных щетинок. Число крючковидных щетинок больше в передних абдоминальных сегментах (около 10–12) и постепенно уменьшается к заднему концу тела. Крючковидные щетинки очень характерной для псаммодрилюсов формы с рукояткой и группой длинных изогнутых зубов на дистальном конце (рис. 13в). В полости абдоминальных сегментов обычно видны немногочисленные овальные ооциты диаметром около 70 мкм.

Protodrilidae. Семейство включает три рода и более 40 видов, обитающих преимущественно в интерстициальных биотопах. Протодрилиды — раздельнополые животные, видовая идентификация протодрилид во многом основана на особенностях строения половой системы, видимых лишь у половозрелых животных, готовых к размножению.

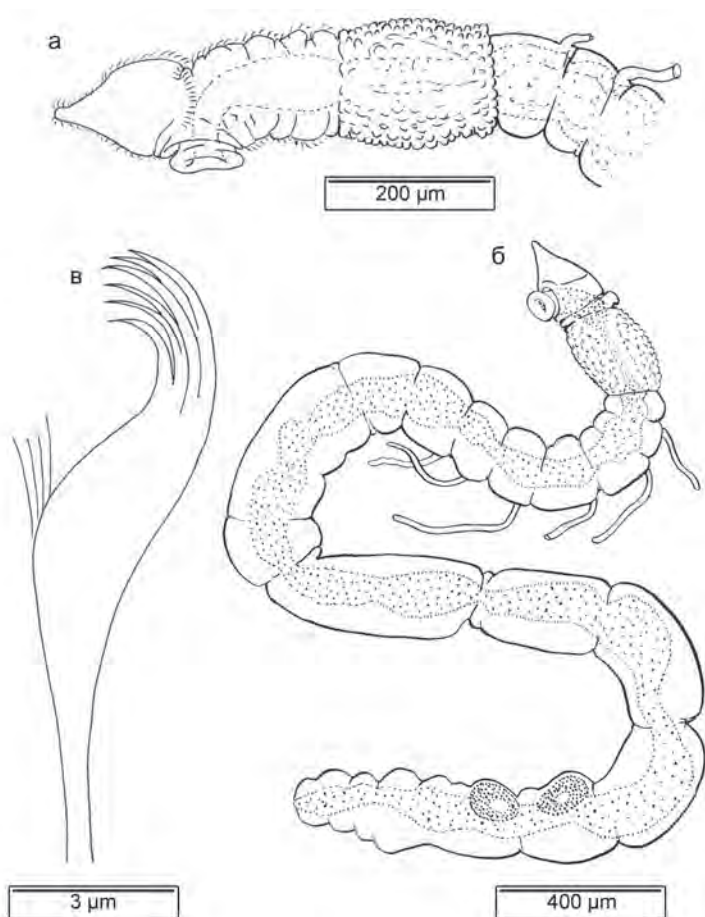


Рис. 13. *Psammodrillus balanoglossoides*, а — передний конец тела, вид сбоку, б — общий вид животного (задняя часть тела отсутствует), в — щетинка параподии абдоминального отдела.

Protodrilus sp.

Длина тела до 5 мм, толщина — до 0,21 мм. Тело молочно-белого цвета, глотка не отличается по окраске от окружающих тканей. Простомии отделён перетяжкой от перистомиума (особенно чётко это видно у фиксированных экземпляров), на фронтальной стороне

простомиума располагаются парные пальпы длиной до 1 мм. Пигментированных глаз на простомиуме нет. На дорсальной стороне простомиума расположены отдельные неподвижные чувствительные щетинки и пара нухальных органов в виде ресничных ямок. На вентральной стороне имеется ресничная полоска, соединяющая основания пальп. Ротовое отверстие располагается на вентральной стороне перистомиума и окружено околоротовым ресничным полем, которое сужается сзади и переходит в узкий невротрох, который тянется до заднего конца тела.

В Белом море протодрилюсы обитают в верхней сублиторали (глубина до 18 м) на гравии, крупном песке и ракушке.

ЗАМЕЧАНИЯ. Все имеющиеся экземпляры не имеют зрелых гонад, что не позволяет провести видовую идентификацию беломорских протодрилюсов (Westheide, 1990), однако наиболее вероятно (судя по характеру цилиатуры и отсутствию пигментированной глотки), что наши протодрилюсы относятся к виду *Protodrilus adhaerens* Jägersten, 1952. Этот вид был ранее обнаружен в Средиземном море, Северном море (о-ва Силт, Гельголанд), в Скагерраке (Гуллмарфюрд), в Ла-Манше (район Роскоффа), на побережье Норвегии (Тромсё) (Westheide, 1990).

Dorvilleidae. Большое семейство эррантных полихет, относящееся к группе Eunicida, включающее более 40 родов, из которых больше половины — монотипические, и более 200 видов. В северных морях обнаружены виды двух–трёх родов этого семейства. Дорвиллеиды имеют мощный мускулистый вентральный фарингеальный орган, вооружённый кутикулярным челюстным аппаратом, состоящим из одной пары мандибул и сложного максиллярного аппарата. Челюсти крупных эуницид часто служат для захвата крупной и подвижной добычи, в то время как челюсти мелких форм используются в основном для соскабливания микрообрастаний.

Dorvillea kastjani Tzetlin, 1980

Округло-конический простомиум несёт две пары придатков: парные членистые антенны и членистые пальпы, располагающиеся на фронто-латеральной стороне простомиума (рис. 116). Рот располагается на вентральной стороне перистомиума. У фиксированных особей, изо рта часто выглядывают чёрные челюсти — парные мандибулы и многочисленные, мелко зазубренные максиллы. Максиллы

обычно располагаются в 4 продольных ряда, наподобие радулы моллюсков. Перистомиум и следующий за ним сегмент лишены щетинок. Спинная ветвь параподии рудиментирована и представлена внутренней щетинкой, проходящей вдоль спинного усика. Вентральная ветвь параподии, напротив, развита хорошо.

Вид обитает повсеместно от верхней сублиторали и до максимальных глубин Белого моря на илистых грунтах, богатых органикой. Особи младших размерных классов являются частыми компонентами мейобентоса илистых грунтов. Длина тела взрослых особей достигает 15–20 мм.

Ophryotrocha irinae Tzetlin, 1980

Длина тела червей до 5 мм, обычно меньше. Тело полупрозрачное, сквозь покровы просвечивает кишечник и половые продукты. Число сегментов небольшое (20–25) (рис. 11в). На простомиуме имеются две пары простых нечленистых придатков: антенны и пальпы. Антенны располагаются дорсальнее, чем пальпы. Одна или две пары чёрных глаз. Перистомиум и следующий за ним сегменты не несут щетинок. Параподии одноветвистые, щетинки сложные.

Характерный представитель мейобентоса Белого моря. Вид обитает на литорали и в сублиторали, в хорошо аэрированном песке, обычно богатом органикой.

Hesionidae. Мелкие, обычно 10–20 мм в длину, черви, насчитывающие около 130 видов из 30 родов. Простомиум у хезионид хорошо выражен, и, как правило, несёт 2–3 антенны (реже антенны отсутствуют), пару вентральных пальп и 1–2 пары глаз. Перистомиум и несколько (1–3) следующих за ним сегментов лишены щетинок. Глотка цилиндрическая, мускулистая, может нести бахрому (краевые папиллы) и зубы. Параподии одно- или двухветвистые, спинные щетинки всегда простые, волосовидные или с шипами. Брюшные — сложные, иногда дополненные простыми щетинками.

Microphthalmus aberrans (Webster et Benedict, 1887)

Длинные очень тонкие черви с полупрозрачным телом (рис. 14). Длина до 5 мм, до 35 щетинковых сегментов. Обычно черви бесцветные, или светло-коричневые с желтизной. Простомиум несёт пару длинных, сужающихся к концу пальп, пару тонких антенн на фронтальной стороне и третью непарную антенну, располагающуюся на дорсальной стороне простомиума (рис. 14а). На передних бесщетин-

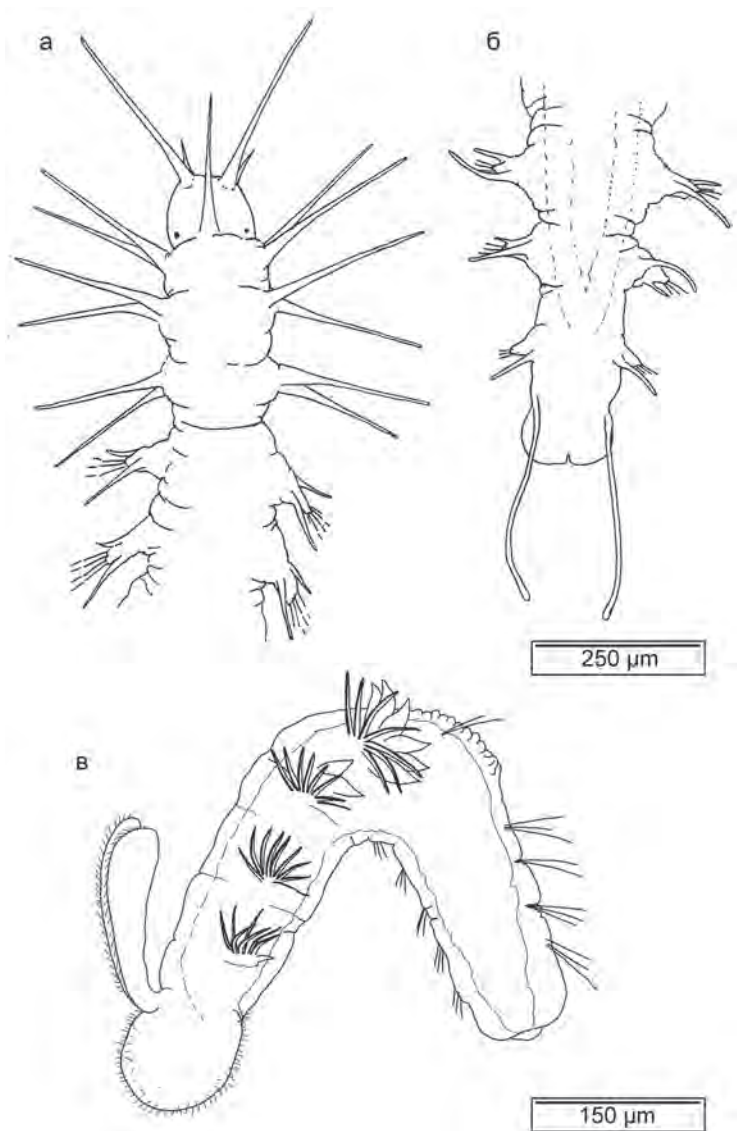


Рис. 14. а–б — *Microphthalmus bifurcatus* Hartmann-Schröder, 1974, Hesiopnidae: а — передний конец, б — задний конец тела, в — *Apistobranchus tullbergi* (Théel, 1879), Apistobranchidae, псевдомейобентосная ювениль.

ковых сегментах по три пары щупальцевидных усиков. Параподии с редуцированной спинной ветвью, их спинные ветви несут по три специальные щетинки, одна из которых с гребневидным окончанием, одна — капиллярная, с заострённым окончанием и третья, более короткая, с закруглённым, чуть расширенным окончанием.

M. aberrans — облигатный представитель интерстициальной фауны. В Белом море он обитает на глубинах от 0 до 17 м на гравии, крупном песке и ракуше.

Nereimyra punctata (O.F. Müller, 1788)

В отличие видов рода *Microphthalmus*, у *Nereimyra* на простомии имеются только парные придатки: две пальпы и две антенны (непарной антенны нет). Ювенили этого вида часто встречаются в пробах мейобентоса, в то время как взрослые особи эврибионтны, обитают на самых различных субстратах от ила до камней и поверхности макрофитов; они могут достигать 20–25 мм в длину.

Sphaerodoridae. Большое (12 родов и более 170 видов) семейство эррантных полихет из группы Phyllodocida. Тело этих червей покрыто многочисленными сферическими папиллами, располагающимися иногда диффузно, но чаще — в особом, характерном для родов или видов порядке. Глотка мускулистая аксиальная, как и у всех Phyllodocida.

Sphaerodorum gracilis (Rathke, 1843)

Во взрослом состоянии эти черви достигают 3–4 см в длину и, конечно, являются не мейобентосными, а макробентосными животными. Однако, молодь *Sphaerodorum* (размером 1–4 мм) бывает обильно представлена в сублиторальных мейобентосных пробах. Для этого вида характерно правильное расположение эктодермальных папилл в несколько симметричных продольных рядов.

Sphaerodoropsis minutum (Webster et Benedict, 1887)

Мелкие мейобентосные сферодориды, обитающие в верхнем полужидком слое илистого осадка на глубинах от 20 до 200–300 м. Шаровидные папиллы распределены более или менее равномерно вдоль поверхности тела.

Syllidae. Одно из самых больших семейств полихет, в которое входят более 80 родов и несколько сотен видов. Силлиды ведут са-

мый разнообразный образ жизни, встречаются на самых разнообразных субстратах, иногда ведут симбиотический образ жизни или паразитируют на кишечнополостных (Hydrozoa).

В беломорских мейобентосных биотопах (пробах) наиболее часто встречаются представители подсемейства Eхogoninae, в частности, *Exogone gemmifera* (рис. 11а), а также молодь Syllinae — *Pterosyllis finmarchica*, *Syllis armillaris* и Autolininae *Autolytus prolifer*, *A. prismaticus*.

Oligochaeta. На литорали и в верхней сублиторали Белого моря отмечено 10 видов олигохет. Видовая идентификация олигохет во многом основана на строении деталей половой системы, видимых лишь у половозрелых животных, и для проведения этой работы необходимо использовать специальную литературу (Чекановская, 1962; Попченко, 1988, 1992). В Приложении (Табл. 1) приведён список видов олигохет, известных для Белого моря.

Tubificoides (Peloscolex) benedeni (Udekem, 1855).

Наиболее часто в беломорских мейобентосных пробах встречается представитель семейства Tubificidae *T. benedeni*. Он обитает на литорали и в сублиторали, в мелком песке, богатом органикой. Этот вид легко отличим от прочих олигохет по многочисленным очень мелким папиллам, покрывающим поверхность кожи червя.

Тип Тихоходки — Tardigrada

Тихоходки — небольшая группа мелких многоклеточных, до 1,5–2 мм длиной, объединенных в один тип Tardigrada. Тело тихоходок подразделяется на голову и четыре сегмента, каждый из которых несёт по нервному узлу, иннервирующему парные конечности. Головной мозг (слившиеся нервные узлы головных сегментов) хорошо развит, на его боковых лопастях расположены светочувствительные органы. Нервное кольцо окружает буккальную трубку и связывает головные нервные узлы с двумя узлами, расположенными по бокам трубки и иннервирующими стилеты.

Тело тихоходок покрыто кутикулой, обычно четырёхслойной. Кутикула может быть оптически гладкой (её рельефная структура, поры и складки заметны только при большом увеличении) или скульптурированной отчётливыми щитками, щетинками и различными

выростами. При линьке кутикула сбрасывается вместе с внешними (коготки на концах конечностей) и внутренними кутикулярными структурами — стилетами и их рукоятками. Новую кутикулу секретуют клетки однослойного эпителия, стилеты и их опоры формируются слюнными железами, а коготки — коготковыми, расположенными на концах ног. Число и форма коготков имеют важное таксономическое значение для диагностики родов и видов. У некоторых морских тардиград конечности несут пальцы, снабжённые различной формы коготками или присосками.

Ротовой аппарат состоит из кутикулярного околоротового диска, трубчатого пищевода и мощного сосущего органа — бульбуса. Его просвет укреплен кутикулярными (часто обызвествленными) пластинками — плакоидами. По бокам пищеводной трубки расположены два острых стилета, опирающиеся на изогнутые опоры — рукоятки. Стилеты также могут быть укреплены известью. Бульбус открывается в среднюю кишку. Короткая задняя кишка открывается наружу анальным отверстием, расположенным между ногами третьей пары или чуть позади от них.

Тихоходки имеют четыре пары телескопических ног, снабжённых коготками или пальцами. Ноги приводятся в движение пучками гладких мышц, прикрепленных к внутренней поверхности кутикулы посредством филаментов, проходящих через эпителиальные клетки. Продольные тяжи мышц обеспечивают сокращение и изгибание тела. Антагонистами мускулатуре служат кутикула и полость тела.

Полость тела не имеет клеточной выстилки и отделена от эпителия и мышечных тяжей только базальной мембраной. Она заполнена бесцветной гемолимфой, в которой свободно лежат или плавают гемоциты — клетки, запасующие питательные вещества. Гемоциты выполняют также фагоцитарную функцию. Движение гемолимфы по полости тела обеспечивается сокращением двигательных мышц тела и конечностей.

Современные тихоходки разделены на два класса, *Eutardigrada* и *Heterotardigrada*.

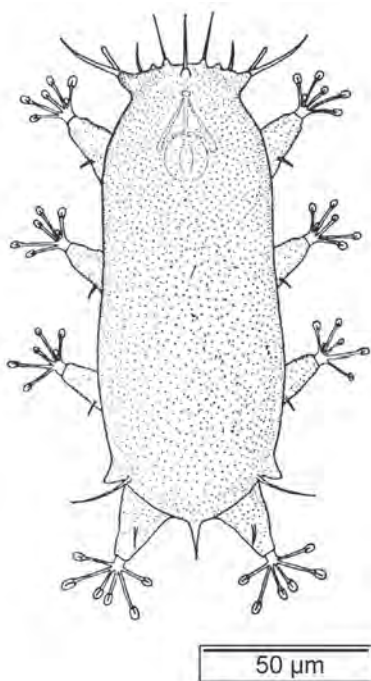
Класс *Eutardigrada* объединяет более крупных, преимущественно почвенных и пресноводных тихоходок. Голова эутардиград лишена выраженных сенсорных придатков, коготки устроены единообразно — в виде двух двойных крючков, кутикула под световым микроскопом выглядит однородно гладкой. Таксономически значимые признаки эутардиград — форма и строение ротовой трубки, де-

Рис. 15. *Batillipes mirus* (по: Kristensen, 1982).

тали строения коготков и известковой внутренней арматуры бульбуса (макро- и микроплакоидов). Многие виды самого обширного рода эутардиград — *Macrobotus* Thulin, 1928 — надёжно отличаются только по строению яичевой оболочки. Обитают эутардиграды в стоячих и текучих пресных водах, входя в состав пресноводной мейофауны, во влажной лесной подстилке, во мху на земле, скалах и стволах деревьев. Один род эутардиград — *Halobiotus* Kristensen, 1982 — вторично освоил морскую среду. Его представители в небольшом числе обитают на литорали в верхней сублиторали, преимущественно, арктических морей — от Гренландии и Шпиц-

бергена до Белого моря. Известны они также из Северного моря и Балтики. В районе Беломорской биостанции МГУ обитает один вид морских эутардиград — *Halobiotus appeloefi* (Richters, 1908). Он встречается на нитчатых водорослях в верхней сублиторали и, иногда, на нижней литорали.

Класс Heterotardigrada. Морфологическое строение представителей этого класса более разнообразно. На голове этих тихоходок расположены многочисленные щетинковидные придатки, на ногах — коготки разнообразной формы или пальцы, кутикула на поверхности тела образует щитки (как например, у представителей отряд Echiniscida). Наружные покровы снабжены многочисленными выростами, часто несут щетинки. Гетеротардиграды населяют разнообразные биотопы на суше, в пресных водах и в море. Наземные и пресноводные формы объединены в отряд Echiniscida, морские виды относятся к отряду Arthrotardigrada. В настоящее время известно около



170 видов артротардиград. Они распространены от литорали до абиссальных глубин, максимум разнообразия известных видов и родов приурочен к зоне шельфа. В Белом море достоверно известен один вид — *Batillipes mirus* Richters, 1909 (рис. 15).

Основным руководством по систематике, морфологии и биологии тихоходок остается многократно переизданная монография Рамазотти. Первое её издание вышло в 1962 г. (Ramazzottii, 1962), последнее — в 1983 г. (Ramazzotti, Maucsi, 1983). Полный каталог валидных видов (Guidetti, Bertolani, 2005) регулярно обновляется в интернет-версии (Degma et al., 2009–2014).

Тип Членистоногие — Arthropoda

Клещи — Acari

Морские клещи Halacaridae. Морские клещи — галакариды — имеют сильно сплюснутое в спинно-брюшном направлении угловатое тело, ноги у них расположены по бокам тела, широко расставлены, две пары обычно направлены вперёд, две назад. Сквозь полупрозрачные покровы тела часто просвечивает зелёное или тёмное содержимое пищеварительной системы. Движения медленные, плавать галакариды не могут.

У галакарид, как и у других клещей, тело отчётливо подразделяется на два отдела — гнатосому (гнатему) и идиосому. В образовании гнатосомы (головки) участвуют ротовая область, хелицеры и базальные членики педипальп¹. Головка в базальной части имеет вид трубки с вытянутой вперёд нижней частью — рострумом, образующим желобок, по которому скользят хелицеры. Они могут выдвигаться вперёд и втягиваться. По бокам рострума крепятся педипальпы. Хелицеры двучленистые, первый членик длинный, второй короткий, заострённый, служит для прокалывания пищевых объектов. Педипальпы массивные, они состоят из четырёх (иногда – из трёх)

¹ В специальной литературе для обозначения элементов гнатосомы у клещей, и галакарид в частности, используются разные наборы терминов: либо базирующиеся на общей для артропод номенклатуре, либо принятые в арахнологии или акарологии исключительно. Отчасти это определяется традицией, отчасти — различными взглядами на гомологию частей и сегментацию у клещей.

члеников. Самый длинный членик обычно второй, самые короткие — первый и третий. Используются педипальпы для удержания пищевого объекта. У основания рострума открывается ротовое отверстие, ведущее в сосательную глотку. Строение ротовых частей очень изменчиво на уровне родов и имеет очевидный функциональный смысл. От рода к роду меняются пропорции члеников хелицер и педипальп и положение места крепления педипальп относительно рострума. Подвижность гнатосомы и её частей обеспечивается хорошо развитой мускулатурой, включающей различные группы мышц: протракторов, ретракторов, сгибателей и разгибателей.

Гнатосома отчётливым швом сочленяется с идиосомой, несущей ходильные ноги и все внутренние органы. Содержащая хитин кутикула галакарид образует панцирь, на поверхности которого отчётливо выделяются отдельные сильно склеротизированные пластинки, разделённые участками эластичной кутикулы. Со спинной стороны на идиосоме расположены четыре пластинки: передняя, задняя и две окулярные по бокам. Брюшную сторону тела прикрывают передняя эпимеральная пластинка (результат слияния эпимеральных пластинок первых двух пар ног), две боковых (задних эпимеральных) пластинки, к которым крепятся мышцы задних пар конечностей и непарная генито-анальная пластинка. В средней части на генито-анальной пластинке расположено половое отверстие, на заднем крае — экскреторное отверстие, ограниченное с боков выпуклыми хитиновыми створками, образующими «анальный» конус. Степень обособленности всех пластинок панциря может меняться у разных видов, вплоть до полного слияния спинных пластинок в дорсальный щит или вентральных — в вентральный. У некоторых видов, наоборот, единая генито-анальная пластинка может быть разделена на генитальную и анальную.

Ноги галакарид состоят из шести подвижных члеников. Это вертлуг, бедро I, бедро II, колено, голень и лапка. Из них самые длинные — третий (бедро II) и пятый (голень). Лапка несёт на конце два коготка. Длина и форма шестого членика варьирует от вида к виду, так же, как и форма коготков.

Пищеварительная система начинается глоткой, в которую дорсально открываются протоки слюнных желёз, за глоткой расположен пищевод, выстланный внутри хитином. Пищевод прободает нервный узел, загибается затем кверху и через клапан открывается в среднюю кишку («желудок»). Желудок представляет собой мешок,

состоящий из короткой центральной соединительной части, от которой отходят две боковые лопасти. Каждая из этих боковых частей может образовать дополнительные выпячивания, придающие желудку при наполнении пищей лопастную форму. Задняя кишка отсутствует. Дыхательной системы у галакарид нет. Предполагается, что она полностью редуцирована и дыхание осуществляется через покровы всей поверхностью тела.

У большинства галакарид есть парные глаза, расположенные под окулярными пластинками на спинной стороне тела. Глаза прикрыты преломляющей свет роговицей. У многих видов кроме того есть ещё один непарный медиальный или фронтальный глаз, лежащий под передней дорсальной пластинкой и просвечивающий через неё. Он представляет собой скопление пигмента и лишён роговицы. Функционально глаза служат для различения степени освещённости.

На идиосоме и конечностях галакарид расположено большое количество щетинок, большинство их — тактильные органы, но также есть специализированные сенсиллы других органов чувств (в частности, хеморецепторные). Количество, расположение и форма щетинок, особенно их отдельных типов (прежде всего, фамулюса и соленидиев¹, имеют важное таксономическое значение для различения видов.

Половое отверстие имеет овальную форму. Оно прикрыто двумя створками, несущими щетинки и шипики. Снабжено тремя пара-

¹ Фамулюс — имеющаяся у акариформных клещей специализированная щетинка на дорсальной стороне лапки I. Более или менее конической формы с усечённым, заостренным, расширенным или раздвоенным дистальным концом. Внутри органа имеется узкий канал, к его основанию подходят нервные окончания. Возможно, является органом осязания.

Соленидий — специализированная пустотелая щетинка, расположенная на дорсальной стороне коленей, голеней и лапок всех или некоторых пар ног. Фактически представляет собой тонкостенную трубку, открытую на базальном конце и закрытую на дистальном. Её наружная поверхность гладкая, а внутренняя несёт спиралевидные или кольцевидные утолщения (подобно структуре стенок трахей). Под соленидием имеется широкое отверстие в эктоскелете (шире, чем под истинной щетинкой). Различают несколько типов соленидиев. Вероятно, соленидии являются ольфакторными органами (обоняния или контактного химического чувства). Число соленидиев, их расположение и форма (а также связь с дополнительной «защитной» щетинкой) — устойчивый признак, используемый в систематике многих групп клещей.

ми половых присосок, расположенных по бокам полового отверстия. Половая система самки состоит из овария и яйцеклада. В сложенном виде яйцеклад лежит внутри тела, наружу он выворачивается в виде трубки с лопастями и шипиками. Половая система самца состоит из парных семенников, открывающихся в общий семявыносящий канал. Сложно устроенный крупный хитинизированный пенис лежит за генитальной пластинкой. Половой диморфизм не выражен. Самцы и самки внешне отличаются друг от друга главным образом лишь различным развитием щетинок вокруг полового отверстия, а также формой генито-анальной пластинки.

В личиночном развитии галакарид 4 стадии: личинка, нимфа I (протонимфа), нимфа II (дейтонимфа) и взрослое животное («имаго»). Стадия тритонимфы редуцирована. Яйца откладывают на подводные предметы, иногда носят на задних ногах. Выходящая из яйца личинка имеет три пары ног. Ноги личинки пятичлениковые (бедро не разделено на I и II). Половая система у личинок отсутствует, полового отверстия нет. В остальном личинка похожа на взрослую особь. На стадии нимфы I у галакарид уже четыре пары конечностей, первые три — 6-члениковые, четвёртая пара ещё 5-члениковая. На этой стадии появляется генитальная пластинка с зачатками половой системы. На стадии нимфы II продолжается разрастание генитальной пластинки, конечности все 6-члениковые, покровы становятся плотнее, увеличивается количество щетинок. Смена всех стадий развития происходит через этап утраты подвижности и формирования «куколки»: личинка прикрепляется к субстрату, перестаёт двигаться, покровы растягиваются, ткани отделяются от покровов, ноги втягиваются внутрь тела, их кутикула висит пустыми чехлами. Формирование новых конечностей и новой кутикулы происходит внутри старых покровов, которые затем рвутся и животное выходит наружу. Растут галакариды не в период линьки, как большинство членистоногих, а в межличиночный период за счёт растяжения кутикулы. Ювенильные особи обитают в тех же биотопах, что и взрослые. Галакариды отличаются достаточно длинным для мейобентосных организмов жизненным циклом — около одного–полутора лет. Эмбриональное развитие галакарид длится 1–3 месяца, стадия личинки — от недели до месяца и более, протонимфы — 1–3 месяца, дейтонимфы — 3–5 месяцев, имаго — 5–7 месяцев.

Морские клещи представляют собой таксономически обособленную группу, которую одни систематики рассматривают как се-

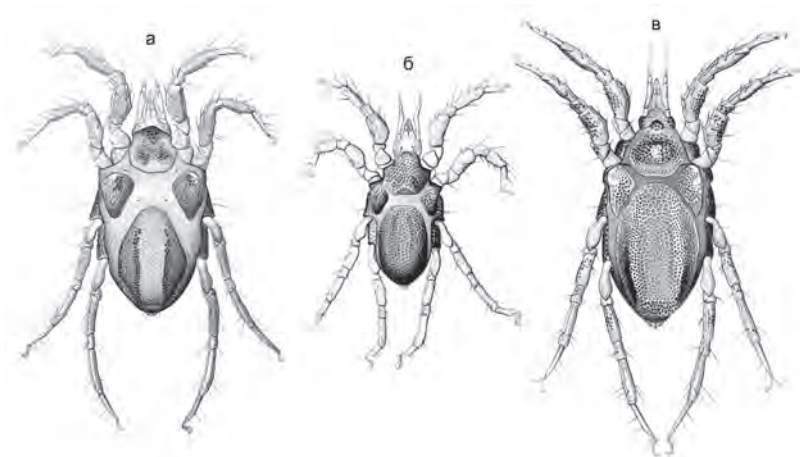


Рис. 16. Halacaridae: а — *Copidognathus fabricii* (Lohmann, 1889), б — *C. pulcher* (Lohmann, 1893), в — *C. lamellosus* (Lohmann, 1893) (по: Lohmann, 1893).

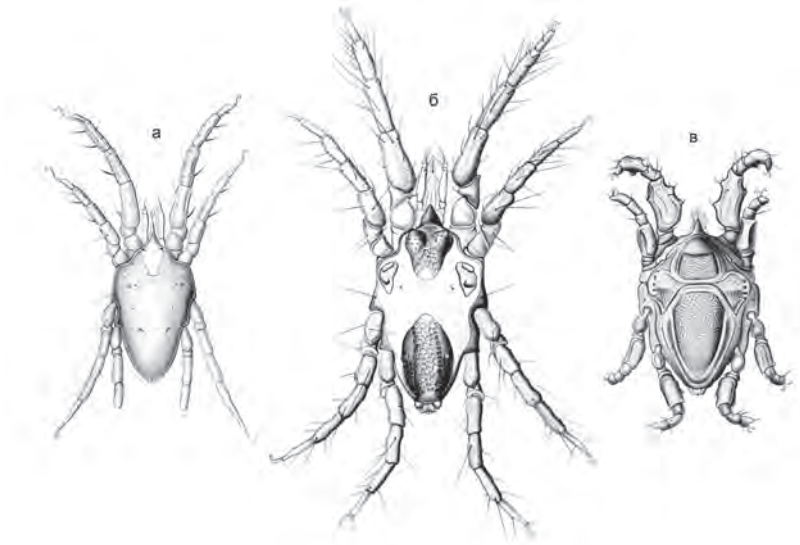


Рис. 17. Halacaridae: а — *Halacarus actenos* Trouessart, 1889, б — *Halacarus ctenopus* Gosse, 1855, в — *Agauopsis microrhyncha* (Trouessart, 1889) (по: Lohmann, 1893).

мейство Halacaridae в составе когорты Parasitengona подотряда Trombidiformes отряда Acariformes подкласса Acari (Гиляров М.С. (ред.), 1978; Green, Macquitty, 1987), а другие — как надсемейство Halacaroidea, куда включают от одного (Halacaridae — Krantz, 1978; Bartsch, 2009) до четырёх (Walter, Proctor, 2013) семейств. К настоящему времени известно 1018 морских видов галакарид, относящихся к 51 роду (всего в этой группе описано немногим более 1100 видов 63 или 64 родов) (Bartsch, 2006, 2009). Морские клещи распространены во всём диапазоне глубин океана — от супралиторали до абиссали, наибольшее видовое разнообразие зарегистрировано на верхнем шельфе, в фиталях. В фауне Белого моря зарегистрировано более 20 видов галакарид. Некоторые обычные виды литорали и верхней сублиторали представлены на рисунках (рис. 16, 17, 18).

Галакариды очень разнообразны по трофическим режимам: часть их является фитофагами и питается водорослями, большинство — хищники и падальщики, питающиеся различными группами беспозвоночных и простейших, известны также паразиты. Наиболее полные обзоры по группе — Соколов (1952), Bartsch (2006, 2009).

Помимо галакарид на морской 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.

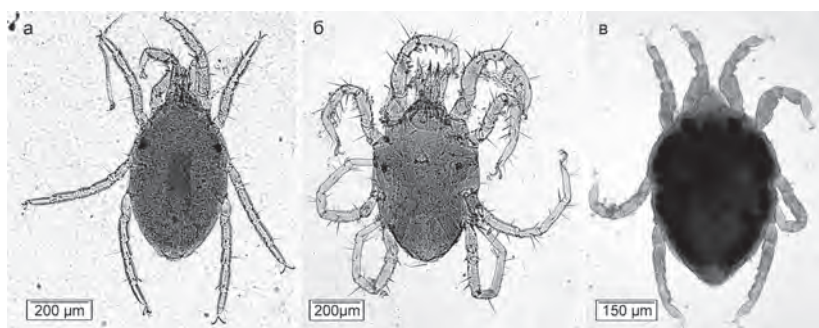


Рис. 18. Halacaridae: а — *Halacarellus balticus* (Lohmann, 1889), б — *Thalassarachna basteri* (Johnston, 1836), в — *Rhombognathides seahami* (Hodge, 1860). Фото М.П. Никитиной.

Морские панцирные клещи *Oribatida*. Панцирные клещи (*Oribatida*: *Cryptostigmata*, *Sarcoptiformes*, *Acariformes*) — одна из крупнейших по таксономическому разнообразию и общей численности групп клещей. На литорали орибатиды представлены, главным образом, небольшим специализированным надсемейством *Ameronothroidea*. Оно включает семейства *Ameronothridae*, *Fortuyniidae* и *Selenoribatidae*, куда входит 17 современных родов и не менее 74 видов (Subias, 2014).

Тело орибатид одето твёрдым панцирем, обычно блестящим, тёмно-коричневого, иногда до чёрного цвета. Панцирь может быть покрыт разнообразной скульптурой и нести различные выросты. Ротовые органы — короткие хелицеры с грызущими клешнями и небольшие педипальпы — спрятаны в углублении, образованном краями щита (камеростом), и могут прикрываться снизу сросшимися в пластинку тазиками педипальп. Ноги прикрепляются субвентрально, крепкие, пятичлениковые (бедро не разделено на два членика), их членики иногда чётковидные, на лапках 1–3 коготка. Тазики ног срастаются с панцирем. Анальное и генитальное отверстия расположены на вентральной стороне и закрываются парными створками. Генитальное отверстие расположено ближе к центру тела, анальное — ближе к заднему краю. Половой конус самки обычно превращен в крупный яйцеклад, у самца половой конус служит для выведения сперматофоров. У основания конуса под створками имеются три пары пальчатых коксальных органов (половых присосок). Хорошо развиты покровные органы чувств (щетинки и др.), глаз нет. Специфические органы чувств, характерные для *Acariformes* — трихоботрии. Трихоботрии (бокальчатые волоски) образованы подвижно прикрепленной щетинкой во впячивании кутикулы. Сочленение позволяет щетинке отклоняться только в определённом направлении под действием движения воздуха или воды. Дышат взрослые клещи трахеями, которые имеют вид тонких неветвящихся трубочек и открываются четырьмя парами стигм в местах причленения ног.

Цикл развития длительный, обычно занимает значительно больше одного месяца, а общая продолжительность жизни, считая срок жизни имаго, составляет не меньше года, а иногда несколько лет. Цикл развития включает 4 свободноживущие ювенильные стадии: личинку, прото-, дейто- и тритонимфу (имеется ещё стадия предличинки, но её подавляющее большинство орибатид проходит в яйце). Личинка и нимфы лишены склеротизованного панциря и трахей.

Являясь специализированными обитателями литорали, орибатиды надсемейства Ameronothroidea не могут быть названы собственно 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. Помимо этого, на литорали могут встречаться орибатиды, относящиеся к другим, преимущественно наземным, семействам. Среди них есть и специфические литоральные виды, как, например, *Zygoribatula thalassophila* Grandjean, 1935 — представитель рода, широко населяющего самые различные (особенно аридные) континентальные биотопы.

Другая относительно многочисленная группа литоральных клещей — семейство Hyadesiidae (Acaridia: Astigmata, Sarcoptiformes, Acariformes), включает 3 рода и около 40 видов, большинство которых обитает на морской литорали, а часть — в континентальных водоёмах (в том числе пресных) и в заполненных водой дуплах деревьев тропических дождевых лесов. Гиадезии отличаются вздутым телом, обычно светло-коричневой окраски, покрытым тонко скульптурированной кутикулой. На спинной стороне тела расположено несколько очень длинных щетинок. Отличительными признаками гиадезий служат наличие поперечной борозды на идиосоме (разделяющей её на протеросому и опистосому) и наличие на последнем (шестом) членике первой и второй пар ног претарзуса — удлинённого подвижного выроста, несущего коготок (Luxton, 1989).

Ракообразные — Crustacea

Tantulocarida (Maxillopoda: Copepoda). Эти микроскопические существа могут претендовать на звание самых миниатюрных многоклеточных. Длина этих мелких ракообразных, паразитирующих на гарпактицидах, изоподах и кумовых раках, не превышает 600–800 мкм у взрослых особей и 150 мкм у свободноживущих личинок.

Тантулокариды — высокоспециализированные паразитические ракообразные. Тело зрелой самки тантулокариды состоит из головы и яйцевого мешка. Тело несегментировано и лишено каких-либо придатков. Голова прикрыта сверху головным щитком. Снизу на голове находится ротовой диск, которым самка прикреплена к телу хозяина. Питается самка, прокалывая покровы хозяина стилетом, расположен-

ным 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 слияния двух первых торакальных сегментов), четырёх свободных торакальных сегментов и уросомы, состоящей из генитального (седьмого торакального) и нескольких абдоминальных сегментов. В задней части цефалоторакса несёт две пары хорошо развитых плавательных ног, а в передней — сенсорные папиллы. Сверху цефалоторакс прикрыт спинным щитом. Каждый из свободных сегментов торакса несёт одну пару плавательных ног (рис. 19а, в). Взрослые самцы не питаются — цефалоторакс лишён рта и ротовых придатков, но, вероятно, способны свободно перемещаться в поисках самки.

Личинка тантулокарид — тантулус — ведёт свободный образ жизни и может быть обнаружена в мейобентосных пробах осадка. По-видимому, в жизненном цикле тантулокарид есть только одна личиночная стадия — из яйцевого мешка самки выходит полностью сформировавшаяся личинка (рис. 19б). Её 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 живут в бентосе и, скорее всего, не питаются. Затем личинка находит хозяина и прикрепляется к нему ротовым диском, прокалывая (возможно, также 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 ведёт свободный образ жизни, затем находит прикрепленную к хозяину самку и спаривается с ней. Оплодотворение, скорее всего, внутреннее. Предполагается, что в жизненном цикле тантулокарид может существо-

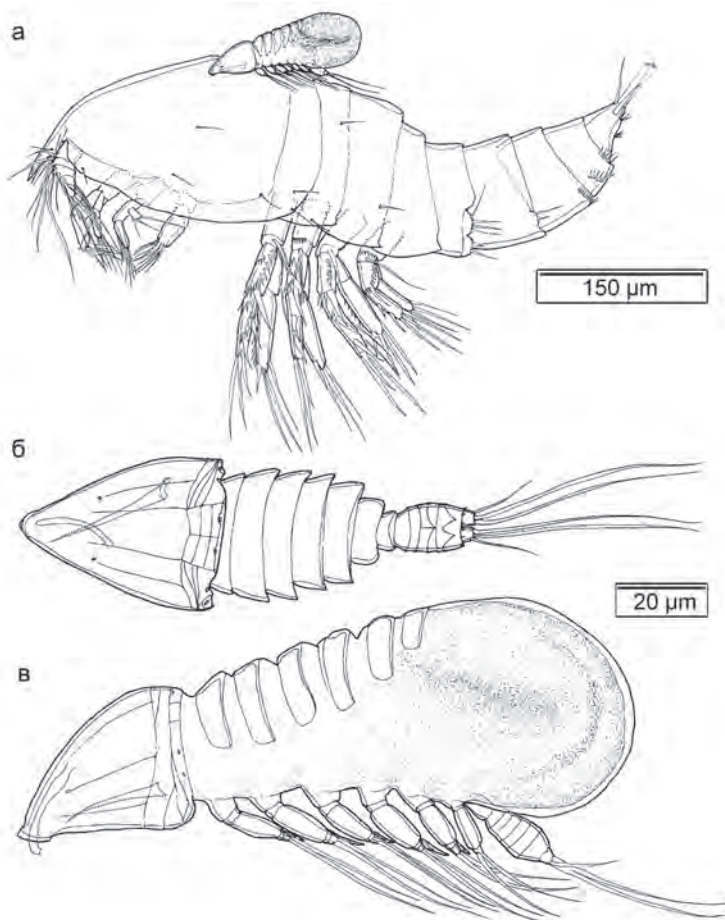


Рис. 19. *Arcticotantulus pertzovi* Kornev, Tchesunov et Rybnikov, 2004, Deoterthridae: а — общий вид самца, сидящего на спине хозяина, веслоногого рачка из рода *Pseudobradya*, б — личинка тантулюс, вид со спинной стороны, в — самец, вид сбоку (по: Kornev et al., 2004).

вать и партеногенетическая стадия — самка без оплодотворения может производить яйца, из которых развивается тантулюс (неотличимый внешне от личинки полового поколения), превращающийся только в самок.

К настоящему времени известно около 30 видов тантулокаррид. Для Белого моря пока известно два вида, оба описаны из окрестностей БС МГУ: *Arcticotantulus pertzovi* Kornev, Tchesunov et Rybnikov, 2004 и *Microdajus tchesunovi* Kolbasov et Savchenko, 2010. Детальное описание морфологии, жизненного цикла и зоогеографии тантулокаррид можно найти в работах Бокшелла и Хейса (Boxshall, Huys, 1989; Boxshall, 1991; Huys, 1991; Huys et al., 1993).

Harpacticoida (Maxillopoda: Copepoda). Гарпактикоиды являются второй по значимости, после нематод, группой в мейобентосе. Как правило, они уступают нематодам по численности и разнообразию, но в некоторых биотопах могут быть самым массовым таксоном.

Размеры гарпактикоид варьируют от 200 до 2500 мкм. Их тело, как и у всех копепод, состоит из 16 сегментов. Пять головных сегментов (два антеннальных, мандибулярный и два максиллярных), сегмент, несущий максиллипеды, и первый торакальный сегмент с торакоподами слиты в цефалоторакс. Сверху и с боков этот отдел покрыт цельным панцирем. Только у небольшого числа семейств (например, Aegistidae) первый торакальный сегмент свободный. На

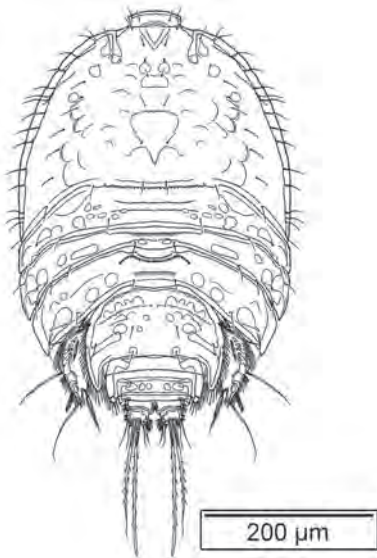


Рис. 20. *Zaus abbreviatus*.

переднем краю цефалоторакса находится вырост — рострум. Он может быть слит с цефалотораксом или отделён от него сочленением. За цефалотораксом расположены четыре торакальных и пять абдоминальных сегментов. Первый и второй абдоминальные сегменты самок обычно сливаются в единый генитальный сегмент. У некоторых видов сегменты торакса и абдомена могут резко различаться по ширине (*Zaus abbreviatus* G.O. Sars, 1904, рис. 20), у других — нет. Таким образом, число свободных сегментов у самок, как правило, восемь, а у самцов — девять.

Головные конечности гарпактикоид включают антеннулы (Ant I), антенны (Ant II), манди-

булы (Mnd), две пары максилл (максиллулы, Mx I, и максиллы, Mx II) и максиллипеды (Mxp). Антеннулы у гарпактикоид короткие, всегда одноветвистые. В их строение часто проявляется половой диморфизм. Самцы используют антеннулы для удержания самки до и во время спаривания, поэтому у них в средней части антеннулы членики угловатые и утолщённые. Число члеников обычно 5–8, до 9 у самок, до 14 у самцов. Остальные конечности цефалоторакса одно- или двухветвистые, состоят, обычно, из двух- (Ant II и Mnd) или трёхчленного протоподита, от базиса которого отходят более короткий эндоподит (может отсутствовать на Mx I) и более длинный экзоподит (отсутствует на Mx II и Mxp). В разных группах гарпактицид элементы ротовых конечностей иногда подвергаются частичной редукции или слиянию.

Первый торакальный сегмент, обычно входящий в состав цефалоторакса, несёт первую пару грудных ног, строение которой наиболее разнообразно у гарпактикоид из разных семейств как по числу и форме сегментов, так и по щетиночному вооружению. Она может быть приспособлена для плавания, для рытья грунта, захвата пищевых частиц. Четыре свободных торакальных сегмента тела несут двухветвистые ноги (PII–PV). Ноги второй, третьей и четвёртой пар (PII–PIV) имеют достаточно сходное морфологическое строение у разных видов гарпактикоид, и обычно отличаются деталями щетиночного вооружения. Строение пятой пары ног (PV), напротив хорошо различается даже у видов из одного рода. Эта пара ног обычно очень маленькая, состоящая из двух коротких члеников, напоминающих пластинку с лопастями. Одна лопасть — базиэндоподит, образовавшийся в результате слияния эндоподита с базисом, вторая — одночленистый (за исключением самцов некоторых видов) экзоподит.

Сегменты абдомена лишены конечностей. Только у самцов на вентральной стороне первого абдоминального сегмента расположены рудименты шестой пары ног. Последний сегмент абдомена несёт две подвижные каудальные ветви (фурку).

Гарпактикоидные копеподы раздельнополы. Половой диморфизм, как правило, отчётливо выражен. Он проявляется в строении антенн, торакальных конечностей, форме и размерах тела. При спаривании самец прикрепляет сперматофор, содержащий сперматозоиды, к генитальному полю на брюшной стороне первого и второго абдоминальных сегментов самки. Оплодотворённые яйца самка откладывает по одному, но чаще носит в одном или двух яйцевых меш-

ках. Число генераций у гарпактикоид — от 1 до 20 в год. Сроки индивидуального развития определяются обилием кормовой базы и температурой.

Онтогенез гарпактикоид включает шесть науплиальных и пять копеподитных стадий. Науплии уплощённые, округлые. У первой науплиальной стадии три пары конечностей: антеннулы, антенны и мандибулы. Все конечности длинные, как правило широко расставленные. Переход со стадии на стадию сопровождается линькой. После каждой линьки закладываются новые сегменты с конечностями. На первой копеподитной стадии ювенильные гарпактикоиды уже похожи на взрослых, а старших копеподитов спутать с взрослыми особями очень легко. Копеподитные стадии различаются числом свободных сегментов и числом грудных конечностей. У копеподитов первой стадии четыре свободных сегмента, у второй — пять, у третьей — 6, у четвертой — 7, у пятой — 8. Грудных конечностей у копеподитов I две пары, у копеподитов II — три, у копеподитов III — четыре, у копеподитов IV и V стадий — пять, как и у взрослых особей.

Морские гарпактикоиды освоили различные типы местообитаний, и среди них выделяется более семи жизненных форм, различающихся между собой по морфологии, поведению и жизненным циклам (Чертопруд и др., 2006).

Группа эпибентосных видов наиболее обильна на поверхности мелко- и среднезернистых песков, а также на илах, где населяет верхние миллиметры грунта. Эпибентосные виды достаточно разнообразны по морфологии, но реализуют одну из двух альтернативных стратегий. Одни (специализированные эпибентосные формы) ползают только по поверхности грунта, а другие (роющие формы) — активно копаются в ил и даже верхнем слое песка. Основных эпибентосных жизненных форм у гарпактикоид три.

1. Пескороящие виды. У этих видов антеннулы и плавательные ноги сильно укорочены, при этом часть щетинок на них редуцирована или преобразована в мощные шипы. Благодаря такой адаптации копеподы способны раздвигать конечностями частицы грунта на своём пути, прорывая ходы, как кроты (рис. 21а).

2. Специализированные эпибентосные виды. Это относительно крупные копеподы (более 600 мкм), имеющие хорошо развитые длинные плавательные конечности с многочисленными щетинками. Их тело, как правило, имеет цилиндрическую форму, и лишь слегка сужается к основанию фурки. Реже встречаются представители с гру-

шевидным или уплощённым корпусом. Сегменты тела угловатые и часто резко отделены друг от друга, иногда несут разнообразные выросты. Кутикула обычно утолщённая, покрытая чёткой рельефной скульптурой. Все эти приспособления увеличивают трение тела о грунт и помогают удерживать его на поверхности даже вязкого ила (рис. 21б).

3. Илороющие виды. Тело этих представителей отряда сужено у переднего и заднего концов — имеет веретеновидную форму. Кутикула плотная и ровная, часто окрашенная в различные оттенки

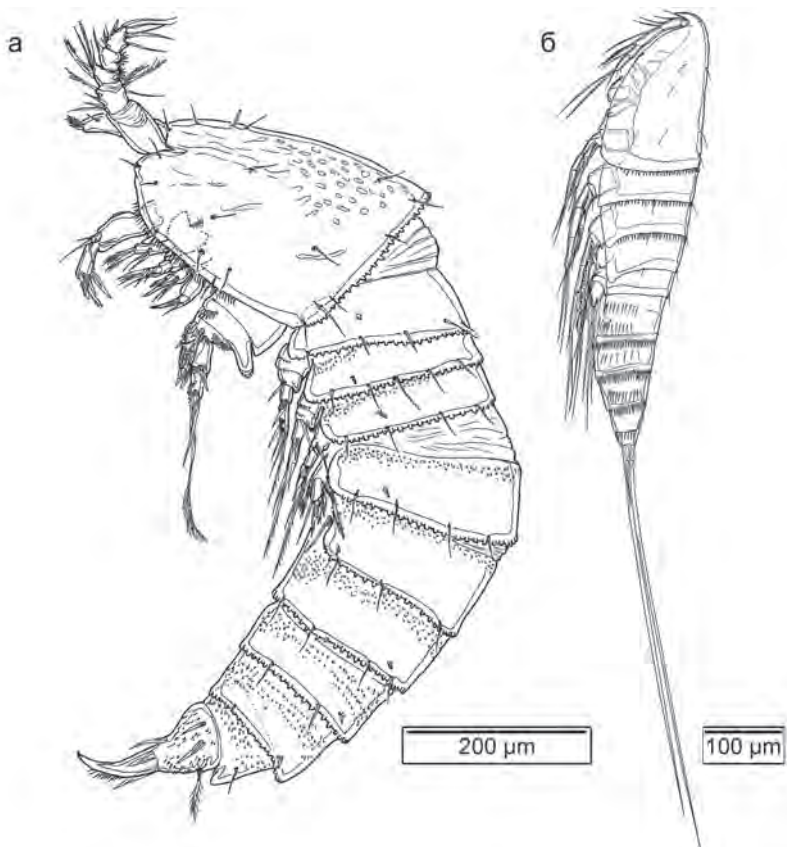


Рис. 21. Жизненные формы гарпактицид: а — пескороящий вид *Hunte-mannia jadensis* Poppe, 1884, б — планктонный и эпибентосный вид *Microsetella norvegica* (Boeck, 1865).

жёлтого и коричневого цветов. Обтекаемый гладкий корпус даёт этим видам возможность легко перемещаться в толще жидкого ила, скользая сквозь неё, как субмарина.

Группа интерстициальных видов выделяется среди прочих гарпактикоид малыми размерами (около 400 мкм). При этом минимальная длина тела у них составляет около 200 мкм (род *Kliopsyllus* Kunz, 1962), что приближает их к размерам некоторых интерстициальных инфузорий. Виды этой экологической группы наиболее обильны на промытых крупнозернистых песках, где населяют лабиринт капилляров и полостей между частицами грунта. По характеру адаптаций к жизни в толще песка интерстициальных гарпактикоид можно разделить на специфических и неспецифических.

1. Специфические интерстициальные виды. Тело у представителей этой жизненной формы бывает двух типов: червеобразное — цилиндрическое, тонкое и удлинённое; ланцетовидное — вытянутое и уплощённое дорзовентрально. Кутикула обычно бесцветная, лишённая чёткой орнаментации. Конечности, фуркальные ветви и расположенные на них щетинки короткие или частично редуцированы, чтобы не мешали протискиваться в полостях между песчинками (рис. 22а). Часть видов из-за сильной редукции плавательных ног даже перешла к перемещениям путем изгибания тела (как нематоды).

2. Неспецифические интерстициальные виды. Тело у этих представителей удлинённое, но заметно шире, чем у специализированных интерстициальных видов. В среднем по форме корпуса и строению конечностей они близки к большинству эпибентосных представителей. Их основной адаптацией к обитанию в капиллярах грунта служат малые размеры, благодаря которым они могут относительно свободно двигаться в системе полостей между крупными частицами грунта.

3. Планктонные виды. Представители этой жизненной формы, характерные для Белого моря, имеют обтекаемый, суженный с обоих концов, лодкообразный корпус и длинные мощные плавательные конечности (рис. 22б). Находящиеся в теле копепод крупные включения жировых капель помогают им парить в толще воды и порой придают насыщенный оранжевый цвет.

4. Фитальные виды. У фитальных гарпактикоид встречается разнообразная форма тела: от сплюснутой дорзовентрально до сплюснутой латерально и различных вариантов удлинённо-цилиндрической, веретеновидной. Это связано с тем, что фиталь нельзя рассмат-

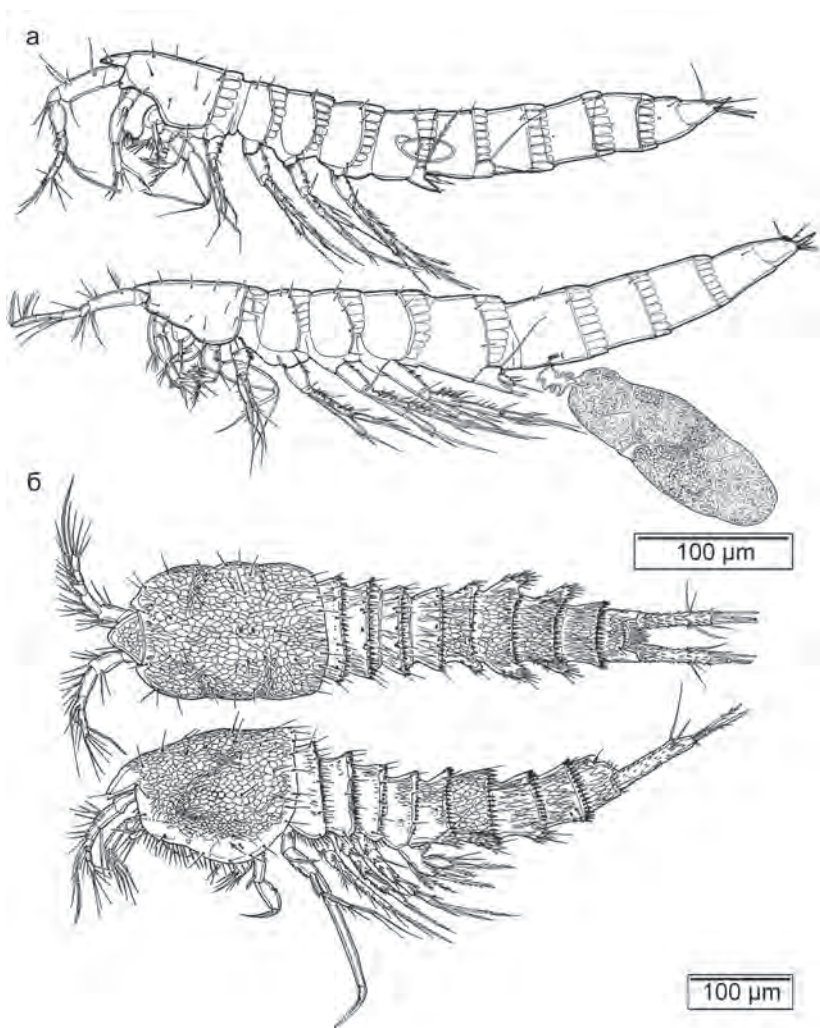


Рис. 22. Жизненные формы гарпактицид: а — специфический интерстициальный вид *Paraleptastacus monensis* Whybrew, 1986, б — эпибентосный вид *Paralaophonte macera* (Sars G.O., 1908).

ривать как единый биотоп, она является смесью огромного количества биотопов с самыми разнообразными условиями. Сильные различия видового разнообразия гарпактикоид на разных видах макро-

фитов из одного местообитания описаны в работе М. Де Трох с соавторами (De Troch et al., 2001). При этом различия видового состава, характерного для ризоидов и для остального таллома одной водоросли, могут превосходить различия видового состава на водорослях разных видов. Даже особенности формы листьев водных растений могут являться определяющим фактором в распространении тех или иных гарпактикоид.

К настоящему времени известно около 4300 видов гарпактикоид (Wells, 2007). По данным на 2009 год, число валидных родов составило 601, ещё 13 считаются сомнительными (Huys, 2009). Основной сводкой по таксономии группы является работы К. Ланга (Lang, 1948), определение видов облегчают современные ключи и каталоги — Bodin, 1979; Wells, 1978–1985, 2007. Определитель науплиальных стадий — Dahms, 1993. Региональная сводка, посвящённая гарпактикоида 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 работы Ланга (Lang, 1948), Хикса и Кулла (Hicks, Coull, 1983), а также Корнева и Чертопруд (2008).

Итоги первого этапа изучения гарпактикоидных копепод Белого моря подведены в работе Л.Л. Численко (1967), где приведён список из 70 видов, собранных преимущественно в фитах губы Чупа и её окрестностей. Новый этап изучения беломорской фауны Harpacticoida начался в 1990-х гг. работами П.В. Рыбникова и его учеников. Объектом этих исследований стал, в первую очередь, биотоп интерстициали — песчаные пляжи литоральной зоны, прежде совершенно не исследованные. Общий список гарпактикоид беломорской фауны был расширен П.В. Рыбниковым до 112 видов (Сиренко, 2001). В сборах из глубоководной части Кандалакшского залива П.В. Рыбниковым было найдено ещё 12 видов (Mokievsky et al., 2009). В определитель Harpacticoida беломорской фауны П.Н. Корнев и Е.С. Чертопруд включили 159 видов из 32 семейств и 87 родов. В каталоге биоты ББС значится 161 вид. База данных по фауне Harpacticoida северного земного полушария включает на 2014 г. для Белого моря 186 видов (Чертопруд, Гарлицкая, личн. сообщ.).

Ostracoda (Maxillopoda: Copepoda). Ракушковые раки похожи на мелкие семена растений или очень маленьких двустворчатых моллюсков (Рупперт и др., 2008). Тело остракод заключено в двустворчатую раковину. Раковина двуслойная — внутренний слой кутику-

лярный, наружный — из карбоната кальция. Внешняя поверхность раковины может быть гладкой или скульптурированной, нести разнообразные выросты. Створки раковины соединены эластичной кутикулой. Анатомически раковина принадлежит головному отделу тела, она формируется из выроста второго антеннального сегмента. Закрывается створка мускулом-замыкателем, антагонистом которому служит кутикулярный слой. Отпечаток мускула на створке имеет важное таксономическое значение.

Внутри раковины помещается тело рачка с непропорционально большой головой. Тело состоит из 10 сегментов, пять из которых входит в состав головы, и тельсона; расчленение не выражено. Тело несёт головные конечности и (не всегда) две пары торакоподов на первых сегментах торакса (т.е. в сумме 7 пар).

Среди специалистов нет согласия в трактовке гомологии конечностей остракод и других ракообразных. Поэтому разные специалисты интерпретируют и обозначают конечности ракушковых рачков по-разному. Особенно это касается трактовки конечностей, следующих за максиллами первыми. Чтобы избежать путаницы, для этих конечностей часто используют универсальные обозначения L5 (fifth limb), L6 (sixth limb), L7 (seventh limb) (Namiotko et al., 2011).

Первые антенны одноветвистые, они выполняют преимущественно сенсорную функцию. кроме сенсорной они могут выполнять и локомоторную функцию — плавание и рытье грунта, в зависимости от образа жизни. Вторые антенны двуветвистые, они используются для плавания и для движения в грунте. Мандибулы вооружены щетинками, у разных видов они могут служить либо как часть ротового аппарата, либо для локомоции. Первые максиллы обычно служат для обработки пищи. Вторые максиллы используются для обработки пищи или локомоции и для дыхания. Экзоподиты максилл в виде пластинок со щетинками используются для создания тока воды в раковине.

Тело остракод состоит из двух сегментов (без признаков внешней сегментации), каждый из которых несёт пару торакопод. Строеение и функции торакопод различны. Они могут служить для движения, первая пара может участвовать в создании тока воды, вторая пара часто используется для очистки тела и полости раковины. У самцов могут присутствовать «щётковидные органы», которые рассматриваются как рудимент третьей пары торакопод (Рупперт и др., 2008). От заднего конца тела отходит двуветвистая фурка. Она подо-

гнута под брюшко и используется при движении. Донные остракоды передвигаются, опираясь на антенны и первые торакоподы, а подогнутая под брюшко каудальная фурка, распрямляясь, обеспечивает рачкам резкий бросок вперед.

Из-за мелких размеров остракоды не нуждаются в развитых органах дыхания, газообмен происходит большей частью через поверхность тела. Часто дыхательную функцию выполняет широкий пластинчатый экзоподит первых максилл (у *Podocora*) или эпиподиты первых и эндоподит вторых максилл (у *Myodocora*). Кровеносная система развита слабо. Роль сердца у большинства видов выполняет мускулистая септа между двумя синусами гемоцели.

Ракушковые раки — единственная группа мейобентосных животных, хорошо представленная в палеонтологической летописи. В настоящее время известно около 5 000 современных видов и около 40000 вымерших. Ракушковые раки известны с ордовикского периода (450 млн. лет назад). Их раковины служат хорошим маркером палеоусловий. Используются остракоды и для анализа современных изменений в морских экосистемах — там, где донные осадки накапливаются достаточно быстро, захороненные в них створки остракод позволяют проследить изменения, происходившие на дне и в толще воды за последние столетия с временным разрешением в десятки лет, и даже годы (Шорников, Зенина, 2014). Для окрестностей ББС МГУ Е.И. Шорников указывает 24 вида остракод (Чесунов и др., 2008).

Остракодам посвящена обширная литература. Наиболее важные таксономические сводки по систематике современных и вымерших остракод — Hartmann, Puri, 1974; Hartmann, 1975; Klie, 1938; van Mokhoven, 1982, 1983; Pokorny, 1978. Библиография работ по остракодам — Kempf, 1980, 1986, 1987, 1988.

Тип Брюхоресничные — *Gastrotricha*

Мелкие червеобразные организмы, размером до 1 мм, чаще — 0,5–0,6 мм, обитатели морских и пресных вод (рис. 23). Тело гастротрих с брюшной стороны покрыто ресничным эпителием, «подарившим» группе её название — брюхоресничные черви. Реснички могут располагаться равномерно или быть собраны в продольные или поперечные ряды, или в группы. Клетки эпителия несут одну или несколько ресничек. Тонкая двухслойная кутикула покрывает всё

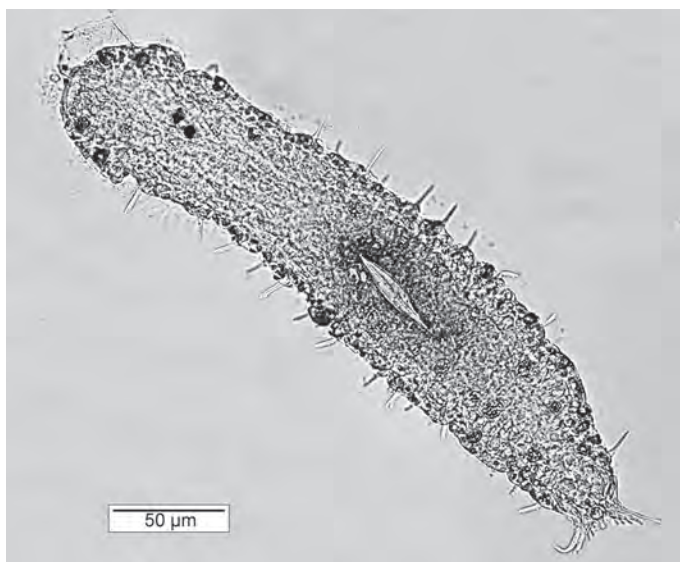


Рис 23. *Gastrotricha*, *Macrodasysidae*, Gen. sp.

тело. На спинной стороне кутикула может быть тонкой и эластичной, а может трансформироваться в плотные чешуйки, шипы или крючья, слой эпикутикулы покрывает каждую из ресничек.

Характерная черта гастротрих — наличие специальных прикрепительных органов — трубочек, расположенных по бокам тела и на хвостовых отростках. На теле трубочки располагаются поодиночке, а в хвостовой части обычно собраны в одну или две группы — прикрепительный орган. Прикрепительный орган может окаймлять задний конец тела, чаще он разделён на две группы трубочек, расположенных на каудальных отростках. Находящиеся у основания трубочек две эпителиальные железы продуцируют одна — клейкий секрет, другая — растворитель, позволяющие гастротрихам быстро прикрепляться к частицам грунта и открепляться от них. На переднем конце тела часто заметны крупные щетинки (модифицированные реснички) — тангоресцепторы. Здесь же расположены органы химического чувства и простые глазки.

Ротовое отверстие находится строго на переднем конце тела, но может быть окружено выростами головного конца. Рот открывается в мускулистую глотку с трёхгранным просветом. Глотка работает как

насос, засасывающий мелкие частицы пищи. Кишечник прямой, состоит из энтодермальной средней кишки и эктодермальной задней. Анас расположен на заднем конце тела.

Двигутся гастротрихи либо плавно скользя по поверхности субстрата, либо резко сокращая или изгибая тело. Эти типы движения могут чередоваться — плавное, часто довольно быстрое, поступательное прямолинейное движение сменяется резким сокращением тела и разворотом. Скольжение обеспечивается движением ресничек брюшной стороны, а сокращение тела достигается работой продольных мышц и кольцевой мускулатуры; клетки тела при таком перистальтическом движении работают как гидроскелет. У форм с плотной кутикулой кольцевая мускулатура может отсутствовать, а антагонистом мышц выступает плотная кутикула.

В составе типа два класса — *Macrodasysida* и *Chaetonotida*. Первый класс включает преимущественно морские виды, второй — большей частью пресноводные. Форма тела макродазиид напоминает ленту, эндокутикула эластичная. Хетонотиды имеют грушевидную (кеглевидную) форму тела, на спинной стороне кутикула часто образована кутикулярными пластинками, шипами или крючьями.

Положение гастротрих в системе окончательно не определено. Класс *Gastrotricha* относили к типу *Nemathelminthes*; в ранге типа их включают в состав *Aschelminthes*, сближая с нематодами и коловратками. В других системах гастротрихи в ранге типа включены в надтип *Cycloneuralia* вместе с нематодами и головохоботными.

Для фауны Белого моря О.Г. Маньлов указывает около 30 видов гастротрих (Сиренко, 2001). Гастротрихи-макродазииды вполне обычны в интерстициали песчаных пляжей окрестностей ББС МГУ, но состав их фауны и экология неизвестны. Из пресных водоёмов на побережье известно более 20 видов хетонотид (Чесунов и др., 2008); наиболее современный обзор группы — Todaro, Hummon (2008).

Тип Нематоды — *Nematoda*

Свободноживущие нематоды — это мелкие черви, длина их, за редким исключением, не превышает 1 мм (1000 мкм), при толщине 30–60 мкм. Самые миниатюрные мейобентосные нематоды имеют в длину всего 400 мкм при ширине тела 10 мкм. Морские свободноживущие нематоды демонстрируют наибольшее морфологическое раз-

нообразии среди всей группы. Морские нематоды очень разнообразны по строению ротового аппарата, кутикулы, формы тела и различных придатков — головных сенсилл и соматических щетинок. Органы хеморецепции (амфиды) тоже отличаются максимальным разнообразием именно у морских нематод.

Тело нематод покрыто плотной многослойной кутикулой и лишено каких-либо ресничных покровов. Строение кутикулы различно в разных отрядах нематод — оптически гладкая кутикула типична для эноплид, а кольчатая, со сложной орнаментацией — для хромадорид.

Для нематод характерно радиально-симметричное расположение головных сенсилл — механо- и хеморецепторов. Они собраны в три круга, первые два из которых несут по 6, а последний — 4 сенсиллы. На латеральных позициях последнего, третьего, вместо щетинок находятся органы химического чувства — амфиды. Сенсиллы каждого круга могут быть представлены папиллами или щетинками, второй и третий круг сенсилл могут сливаться, образуя один круг из 10 сенсилл. Для некоторых семейств характерны составные (членистые) щетинки. Дополнительные шейные, соматические и хвостовые щетинки могут быть сильно развиты, придавая нематодам причудливый облик. Особенно характерно развитие дополнительных щетинок у интерстициальных видов, обитающих в капиллярных пространствах крупных песков. Органы химического чувства — амфиды, представляют собой углубление кутикулы, заполненное студенистым телом, в котором лежит пучок сенсорных ресничек, обычно свернутый в спираль. Строение амфидов различно в разных отрядах нематод. Для отряда Enoplida типичны карманообразные амфиды, сообщающиеся с внешней средой относительно небольшой порой. Для отряда Monhysterida характерны круглые амфиды; для хромадорид (отр. Chromadorida) — различные варианты спиральных. У глубоководных нематод часто наблюдается гипертрофированное развитие амфидов. Они занимают всю боковую поверхность тела и заходят на спинную и брюшную стороны. У некоторых глубоководных видов наблюдается разрастание студенистого тела амфида за пределы кутикулярного кармана. Возможно, это связано с относительно низкой численностью каждого из глубоководных видов и, соответственно, относительно большей ролью органов химического чувства для поиска партнёра.

Нематоды раздельнополы. Строение совокупительных органов самцов — рулька и спикул, а также дополнительных кутикулярных

образований в преанальной области (суплементарных органов), имеют важное таксономическое значение для различения родов и видов. Общий план строения половой системы самцов и самок: прямые или загнутые яичники, положение гонады справа или слева относительно кишки, редукция одного из семенников или яичников — важные таксономические признаки, как правило, уровня семейств. Нематоды откладывают яйца, из которых выходят ювенильные особи, отличающиеся от взрослых особей меньшими размерами и отсутствием половой системы. Это позволяет достаточно надёжно идентифицировать неполовозрелые стадии большинства видов. После четвёртой линьки личинки становятся взрослыми половозрелыми особями. Продолжительность жизненного цикла у разных видов — от нескольких недель до года. Для некоторых видов известно яйцеживорождение (среди беломорских видов к ним относятся, например, *Anoplostoma rectospiculum* Galtsova, 1976 и *Chromadoropsis vivipara* (De Man, 1907).

Строение ротовой области — размер и вооружение стомы, имеет важное экологическое значение и, с определёнными оговорками,

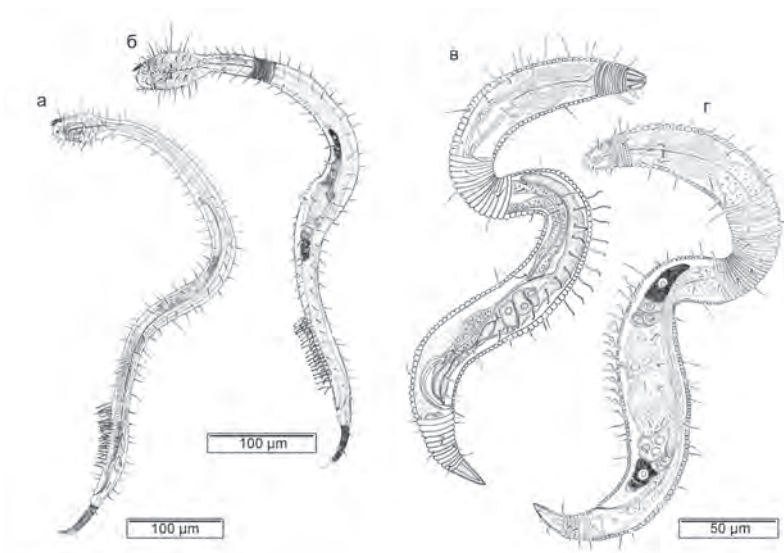


Рис. 24. Нематоды группы 1А: *Draconema* sp., а — ♂, б — ♀, *Epsilonema* sp., в — ♂, г — ♀.

отражает способ питания нематоды. По строению ротовой полости различают виды, отличающихся способом добывания пищи и набором пищевых объектов. Для обозначения этих групп видов и соответствующих типов ротового вооружения традиционно используется терминология, данная автором первой классификации В. Визером (Wieser, 1953), хотя, как показали позднейшие исследования питания нематод, эта терминология не точно соответствует реальным пищевым спектрам в каждой из групп. Также в силу традиции для обозначения морфологических типов ротового аппарата нематод используют комбинации букв и цифр, предложенные Визером:

1А — избирательные бактериофаги — виды с очень маленькой невооружённой стомой, питающиеся частицами бактериальных размеров (рис. 24, 25),

1В — неселективные бактериофаги, имеющие стому больших размеров, но лишённые зубов и иного вооружения; эти виды могут питаться и бактериальной пищей, и диатомовыми водорослями, заглатывая их целиком (рис. 26),

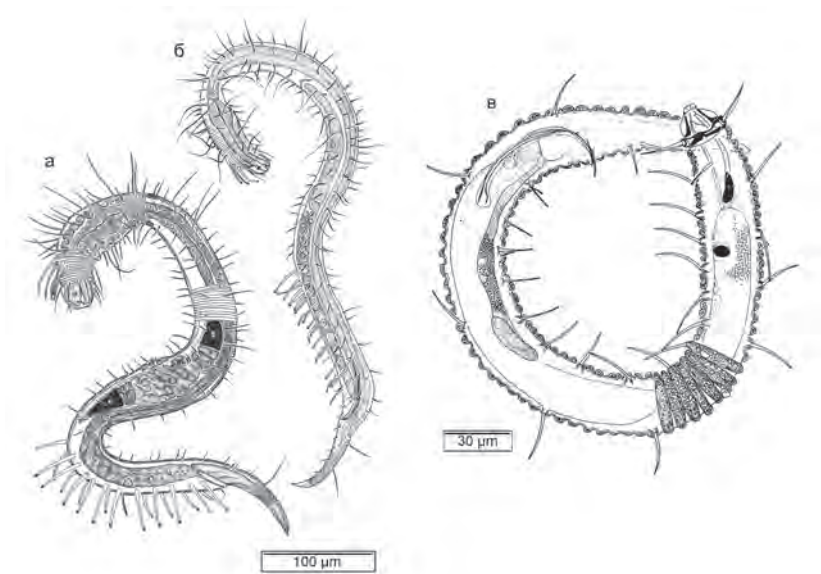


Рис. 25. Нематоды группы 1А: *Prochaetosoma* sp., а — ♀, б — ♂, в — *Trichoma paracapitata* Decraemer et Tchesunov, 1996, ♂.

2А — фитофаги с обширной ротовой полостью, снабжённой зубами; три зуба, расположенные по секторам стомы, могут быть одинаковыми по размеру, или один зуб, как правило, дорсальный, может быть намного крупнее. Виды с таким типом ротового аппарата могут питаться и бактериальной пищей, соскабливая её с поверхности песчинок, и крупными диатомовыми, вскрывая их панцири (рис. 26).

2В — хищники и трупоеды (или, что точнее — «всеядные»): виды с обширной ротовой полостью, вооружённой мощными челюстями или онхами. Для нескольких обладателей ротового вооружения этого типа известно питание другими видами нематод, для других — питание трупами более крупных макробентосных животных. Предполагается, что некоторые виды таких нематод питаются детритом и ассоциированными с ним бактериями.

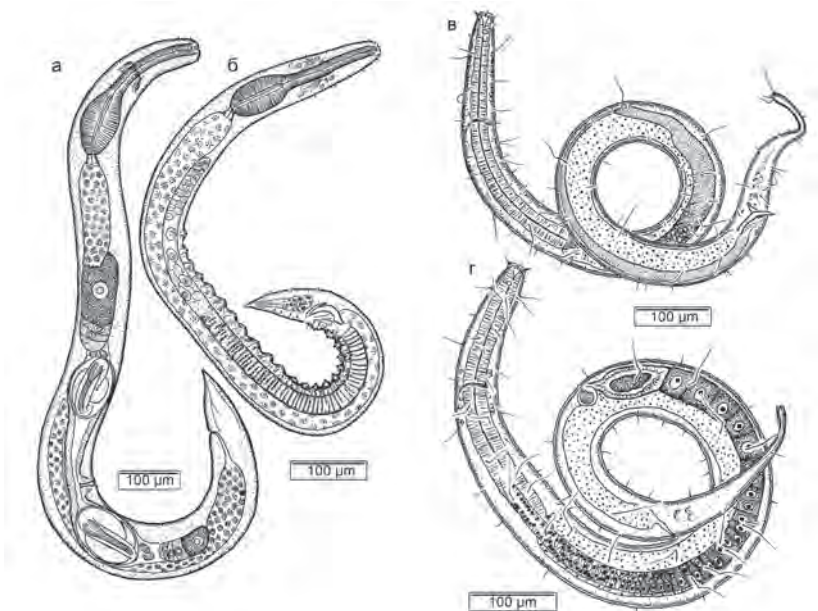


Рис. 26. Нематода группы 2А: *Chromadoropsis vivipara*, а — ♀, б — ♂, группы 1В: *Daptonema setosum* (Bütschli, 1874), в — ♂, г — ♀.

Общее разнообразие свободноживущих нематод достаточно велико. На сегодняшний день известно около 5000 видов, обитающих в морях, практически все они, за исключением небольшого числа особенно крупных видов, относятся к морскому мейобентосу. В море нематоды заселяют все биотопы — от нижней поверхности льдов Арктического бассейна до дна абиссальных котловин. В большинстве биотопов нематоды доминируют над прочими группами — они могут составлять до 90% от численности всех многоклеточных мейобентоса. Абсолютная численность нематод варьирует в широких пределах — от десятков до тысяч особей на 10 см². Средние значения составляют около 1000 экз./см². Максимальное значение плотности — более миллиона особей на 10 см² зарегистрировано на литорали Шотландии. Локальное разнообразие нематод в сообществах литорали и сублиторали составляет 30–50 видов на пробу площадью 10 см². В сообществах батииали и абиссали разнообразие выше — до 100 и более видов в пробе. Максимум разнообразия приходится на глубины верхней батииали — 1000–1200 м. При этом степень изученности глубоководной фауны гораздо ниже, чем для шельфа — с глубин более 400 м к настоящему времени описано всего около 600 видов.

Фауна Белого моря изучена достаточно полно, она включает к настоящему времени около 150 видов (в «Списке видов свободноживущих морских беспозвоночных евразийской части бассейна Северного Ледовитого океана» под редакцией Б.И. Сиренко (2001) указано 137 видов свободноживущих нематод, не менее 20 видов было найдено за следующие десять лет). Это достаточно близко к значениям, известным для других морей — в списке нематод Баренцева моря 255 видов, для наиболее подробно изученного бассейна — Северного моря, известно 450 видов. В окрестностях ББС МГУ обнаружено большинство известных видов беломорской фауны — 131 вид свободноживущих нематод.

Регионального определителя нематод Белого моря пока не существует. Для определения большинства родов и многих массовых видов может быть использован определитель нематод Британии (Platt, Warwick, 1983, 1988; Platt et al., 1998).

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, 2014).

Экологии морских свободноживущих нематод посвящено несколько обзоров. Из наиболее полных следует упомянуть работу В.В. Гальцовой (1991) и К. Хейпа с соавторами (Heip et al., 1985). Самый полный современный обзор систематики, биологии и экологии морских нематод — книга А.В. Чесунова «Биология морских нематод» (2006).

Тип Гнатостомулиды — Gnathostomulida

Небольшая группа червеобразных организмов, почти исключительно мейобентосных размеров, до 1 мм в длину и 50–100 мкм в толщину. Лишь несколько видов достигают длины в 2–3 мм. Передний конец тела закруглён или вытянут в подвижный роострум. Вытянутое лентовидное тело гнатостомулид покрыто эпителием, несущим реснички. Эпителий моноцилиарный — каждая клетка несёт одну ресничку. Под слоем эпителиальных клеток, отделённый базальной мембранной, лежат слабо развитые кольца поперечных мышц и шесть продольных тяжей поперечно-полосатых мышечных клеток. Роль мышц в движении червей невелика — гнатостомулиды движутся за счёт ресничек, а сокращения мышц позволяют быстрее изменять направление движения. Органы чувств хорошо развиты и представлены щетинковидными сенсиллами, собранными преимущественно на переднем конце тела. Там же расположены чувствительные ямки — возможно, органы химического чувства.

Рот расположен на брюшной стороне тела. Он открывается в мускулистую глотку, на брюшной её стороне расположены органы ротового вооружения — непарная пластинка и парные челюсти. Пластинка может выдвигаться через рот наружу и, возможно, используется для соскребывания бактериальных пленок, челюсти также способны двигаться внутри ротовой полости. За глоткой расположен пищевод и средняя кишка, слепо заканчивающаяся в задней четверти тела. Задней кишки и анального отверстия нет, но предполагается, что клетки задней части кишки и эпителиальные клетки в задней части тела могут раздвигаться, образуя временный анус.

Гнатостомулиды гермафродиты. Семенники расположены на брюшной стороне тела, яичник — на спинной, сзади от семенника расположен копулятивный орган, у многих видов снабжённый плотным кутикулярным стилетом. Оплодотворение внутреннее, сперма-

тозоиды (с одним жгутиком или безжгутиковые) передаются при контакте из гонопора одной особи в семяприемник другой, либо вводятся сквозь эпителий. После оплодотворения формируется одно крупное яйцо, которое откладывается на субстрат через разрыв стенки тела. Дробление у гнатостомулид спиральное, развитие прямое — из яйца выходят маленькие гнатостомулиды, похожие на взрослых.

Об образе жизни этих червей известно немного. Довольно часто гнатостомулиды населяют восстановленные слои осадка с низким содержанием кислорода.

Питаются они пищей бактериальных размеров или диатомовыми водорослями.

Таксономическое положение гнатостомулид не вполне определено. Раньше их сближали с плоскими червями, в современных системах гнатостомулид в ранге типа помещают в надтип Gnatifera вместе с коловратками и акантоцефалами.

К настоящему времени описано около 80 видов и 18 родов гнатостомулид. Их объединяют в два класса. Класс *Filospermoida* включает небольшое число видов, имеющих нитевидные сперматозоиды со жгутиками. Передний конец тела вытянут в рострум. К этому классу относятся наиболее крупные представители типа, достигающие длины 3 мм. Класс *Bursavaginoida* объединяет мелких гнатостомулид с закруглённым передним концом и безжгутиковыми сперматозоидами. Penis вооружён стилетом. Большинство известных видов относятся к этому классу.

В фауне Белого и Баренцева морей достоверно известен один вид — *Gnathostomula murmanica* Мамкаев, 1961. Единичные находки гнатостомулид в окрестностях ББС МГУ пока не систематизированы. Обзор систематики группы — Sterrer (1972, 1982).

Тип Головохоботные — Cephalorhyncha

Общим признаком головохоботных является наличие интроверта — подвижного переднего отдела тела, способного втягиваться внутрь тела и выворачиваться наружу. Интроверт — это головной отдел тела, в нем расположены кольцевой мозг, органы чувств, и передние отделы пищеварительной системы, открывающиеся ротовым отверстием на переднем конце. Интроверт вооружен шипами и крючьями. Его основные функции — локомоторная и трофическая. Вы-

ворачивая и втягивая интроверт, головохоботные движутся в толще осадка. Вооружение хобота участвует в сборе пищевых частиц. Движения интроверта обеспечиваются мускулами-ретракторами и гидростатическим давлением. Продольная мускулатура отвечает за втягивание интроверта внутрь тела, наружу он выворачивается за счёт давления, создаваемого сокращением стенок тела с помощью кольцевых или дорсо-вентральных мышц. Вооружение интроверта — кутикулярные шипы (скалиды), выполняет также сенсорную функцию.

Тело головохоботных покрыто хитинсодержащей трёхслойной кутикулой, которая сбрасывается и полностью обновляется при линьке. Кутикула секретируется клетками эпидермиса. Кутикула несёт разнообразные выросты разных типов и форм. Ресничные структуры в покровах тела отсутствуют.

Пищеварительная система состоит из трёх отделов, открывается терминальным ртом; мускулистый пищевод лежит в переднем отделе тела (интроверте), средняя и задняя кишка — в абдоминальном. Кишечник сквозной, анус расположен терминально на заднем конце тела. Выделительная система головохоботных протонефридиальная. Это раздельнополые животные, личинка бентосная.

К типу головохоботных относятся три класса — приапулиды, киноринхи и лорициферы. Два последних целиком представлены мейобентосными организмами, среди приапулид есть как макро-, так и мейобентосные животные.

Обзор группы — Адрианов и Малахов (1999).

Класс Приапулиды — Priapulida

Преимущественно макробентосные организмы, среди которых известно несколько мейобентосных видов. Тело несегментировано и подразделено на два или три отдела: интроверт, абдомен и хвост в виде одного или двух придатков (не у всех видов).

На вершине интроверта открывается ротовое отверстие, часто расположенное на ротовом конусе. Скалиды расположены продольными рядами и кругами по сложным правилам симметрии, сочетающим радиальную и билатеральную. У большинства приапулид, в том числе мейобентосных, относительные размеры скалид меньше, чем у других головохоботных. Тело взрослых приапулид покрыто эластичной относительно тонкой кутикулой.

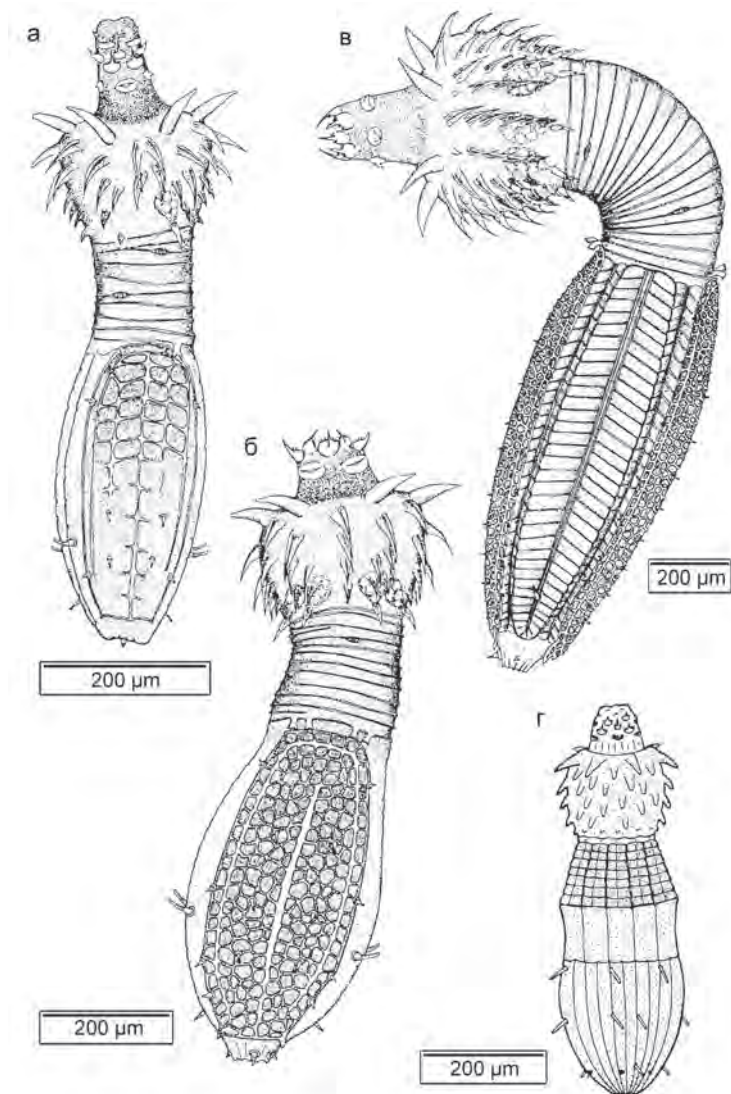


Рис. 27. Личинки *Halicyrtus spinulosus*: а — ранняя личинка, вид с брюшной стороны, б — средневозрастная личинка, вид со спинной стороны, в — поздняя личинка, вид сбоку, г — личинка *Tubiluchus vanuatuensis* (по: Адрианов, Малахов, 1999, с изменениями).

Всего известно 19 видов приапулид. Мейобентосные виды объединены в три рода: *Tubiluchus* (8 видов), *Maccabeus* (2 вида), *Meiopriapulid* (1 вид).

В Белом море обитает два вида макробентосных приапулид — *Priapulid caudatus* Lamarck, 1816 и *Halicryptus spinulosus* von Siebold, 1849. Единственный беломорский мейобентосный вид — *Tubiluchus arcticus* Adrianov, Malakhov, Tchesunov et Tzetlin, 1989 найден в сублиторали (Адрианов и др., 1989) (рис. 28а).

В мейобентосных пробах часто могут быть встречены личинки приапулид обоих макробентосных видов, встречающихся в Белом море (рис. 27). Неопытный наблюдатель может спутать их с киноринхами. Однако, при внимательном рассмотрении легко увидеть, что внешние покровы тела личинок приапулид не разделены на кольца — их тело одето сплошным чехликом — лорикой, состоящей из тесно спаянных щитков.

Класс Киноринхи — Kinorhyncha

Небольшие (до 1000 мкм, чаще 300–600 мкм в длину) червеобразные организмы. Тело поделено на сегменты, их обозначают специальным термином — «зониты». Первые два сегмента — головной (хобот или интроверт) и шейный — способны вворачиваться внутрь тела. На вершине интроверта расположен ротовой конус, окружённый внутренними (числом от 5 до 10) и девятью внешними ротовыми стилетами. За ними в несколько (до семи) кругов на интроверте лежат скалиды, их расположение подчиняется пятичленной радиальной симметрии, а количество их может достигать 90.

Метамерия киноринх проявляется в строении покровов, а также — мускулатуры и нервной системы. Число сегментов всегда постоянно, у взрослых их 13, у личинок — 11.

Каждый зонит покрыт кутикулярным кольцом, которое может быть цельным (у *Cyclorhagida*, кроме рода *Cateria*) или разделенным на пластины — одну спинную и одну (у *Nomalorhagida*: *Ruscophyidae*) или три (у *Nomalorhagida*: *Neocentrophyidae*) брюшных. Каждая пластина вооружена хитиновыми шипами. Их число и расположение — таксономически значимые признаки. Обязательно присутствует одна латеральная пара и часто — дополнительные латеральные и дорсальные.

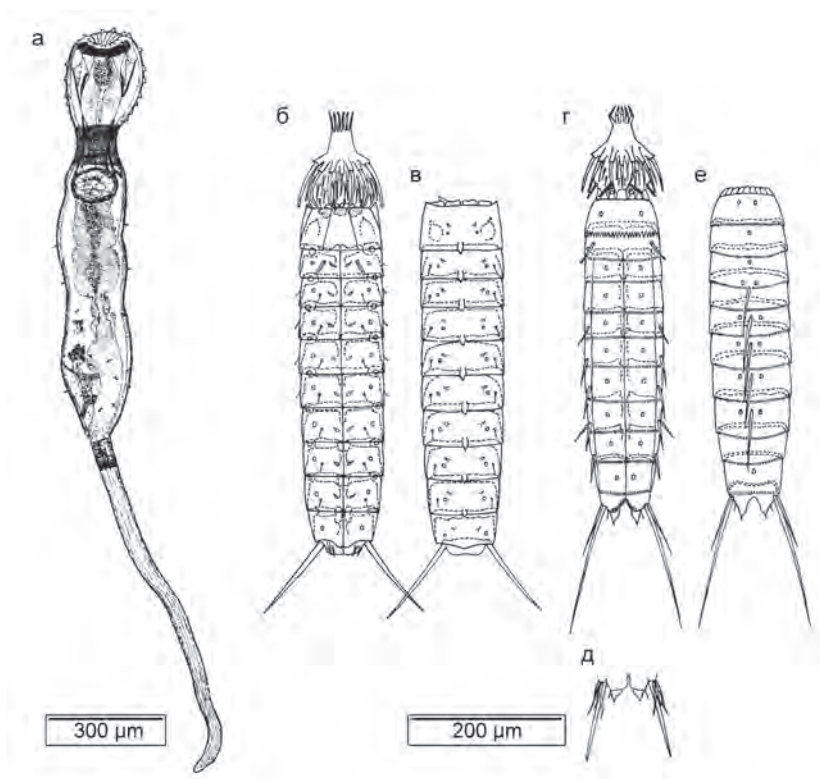


Рис. 28. Приапулиды и киноринхи. а — приапулида *Tubiluchus arcticus* Adrianov, Malakhov, Tchesunov et Tzetlin, 1989 (по: Адрианов и др., 1989, с изменениями). Киноринхи: б — *Pycnophyes*, ♂, вид с брюшной стороны, в — ♂, со спинной стороны, г — *Echinoderes* — ♀, вид с брюшной стороны, д — последний сегмент ♂ с брюшной стороны, е — ♀ со спинной стороны (по: Адрианов, Малахов, 1999, с изменениями).

Первый туловищный сегмент несет сплошное кольцо с короной из зубчиков (плацид), из этого кольца наружу выворачивается интроверт. Когда интроверт свернут внутрь, плациды прикрывают отверстие панциря сверху. Число плацид имеет таксономическое значение.

На кутикуле расположены многочисленные шипы. В каждом сегменте проходят продольные брюшные и спинные мышечные тяжи и по одной паре дорсовентральных мышц. Киноринхи могут совер-

шать червеобразные движения в грунте или двигаться, выворачивая и втягивая интроверт, опираясь на его арматуру. Тело при этом может изгибаться в спино-брюшной плоскости. Хобот выворачивается под действием гидростатических сил при сокращении дорсо-вентральных мышц тела. Втягивается интроверт при помощи двух групп мышц ретракторов — коротких и длинных.

Выделительная система — протонефридии в 8–9-м сегментах тела.

Киноринхи раздельнополы. В жизненном цикле шесть личиночных стадий. Неполовозрелые особи напоминают взрослых, отличаясь от них меньшими размерами и числом сегментов — у них всего одиннадцать сегментов, в том числе туловищных — девять, а не одиннадцать, как у взрослых.

Максимум видового разнообразия киноринх приурочен к шельфу. С больших глубин сейчас известно всего несколько видов, но число их описаний растёт с каждым годом.

В Белом море к настоящему времени известно только два вида: *Pycnophyes kielensis* Zelinka, 1928 (Homalorhagida) (рис. 28б, в) и *Echinoderes svetlanae* Adrianov et Malakhov, 1999 (Cyclorhagida) (рис. 28г, д). Оба встречаются в окрестностях Беломорской биостанции, первый на илистой литорали, второй в сублиторали на илистом грунте, как правило, глубже 30–40 м.

Всего в настоящее время известно более 190 видов, относящихся к 21 роду и 9 семействам (Sørensen, 2013). Ещё около 50 видов описано по ювенильным стадиям (Neuhaus, 2013). В отряд Cyclorhagida входит семь семейств, в отряд Homalorhagida — два семейства.

У представителей отряда **Cyclorhagida** сигарообразное тело, срединные сегменты шире передних и задних, тело в сечении округлое, эллиптическое или сердцевидное. Первый сегмент цельный (или из двух пластинок, как в роде *Cateria*). У **Homalorhagida** очертания тела прямоугольные, все сегменты более или менее равной ширины, тело в сечении треугольное, первый сегмент туловища состоит из одной спинной и одной или трёх брюшных пластин.

Обзор морфологии, анатомии и систематики этой группы — «Киноринхи: строение, развитие, филогения и система» А.В. Адрианова и В.В. Малахова (1994). Единственная работа по пищевому поведению киноринх — Андрианов, 1991. Наиболее полные каталоги видов и обзор литературы — «Головохоботные черви (Cephalorhyncha) Мирового океана (Определитель морской фауны)» (Адрианов, Малахов, 1999) и Sørensen, Pardos (2008).

Класс Лорициферы — Loricifera

Лорициферы внешне похожи на личинок приапулид. Их тело также одето лорикой, имеет шейный отдел и интроверт с обильным вооружением. Число скалид на интроверте достигает 300. Скалиды имеют разную форму, некоторые из них обладают собственной подвижностью за счёт внутренних мышц. Лорика округлых очертаний состоит из нескольких гибко сочленённых кутикулярных пластин. На переднем её конце — неподвижные шипы. Лорициферы раздельнополы. Из яйца выходит хиггинсовская личинка; она похожа на взрослых, отличается от них наличием двух придатков — «пальцев» — на заднем конце.

Описано около 25 видов из двух отрядов, но реальное разнообразие, даже в уже собранных коллекциях, существенно больше. В Белом море лорициферы неизвестны.

Условия обитания мейобентосных организмов

Основная среда обитания мейобентоса — донные осадки. Размеры частиц и особенно пространств между ними, определяют условия жизни мейобентосных животных. Модельный размер частиц и содержание илистой фракции, в свою очередь, зависят от глубины и интенсивности гидродинамических процессов — придонных течений или прибоя, а интенсивность гидродинамики связана с глубиной и рельефом дна.

Для микроскопических многоклеточных существенны изменения условий обитания в пределах сантиметров–метров, то есть не только глобальные градиенты факторов, но и локальные их вариации. Среда, однородная для макробентоса, может представлять большое разнообразие экологических ниш для мейобентосных организмов (рис. 29).

Глубина и рельеф. Основные характеристики среды обитания бентоса закономерно меняются с глубиной. С увеличением глубины меняется состав грунта (уменьшается доля крупных фракций и увеличивается количество тонких), количество органических веществ в осадке, температура, часто также солёность и содержание кислорода

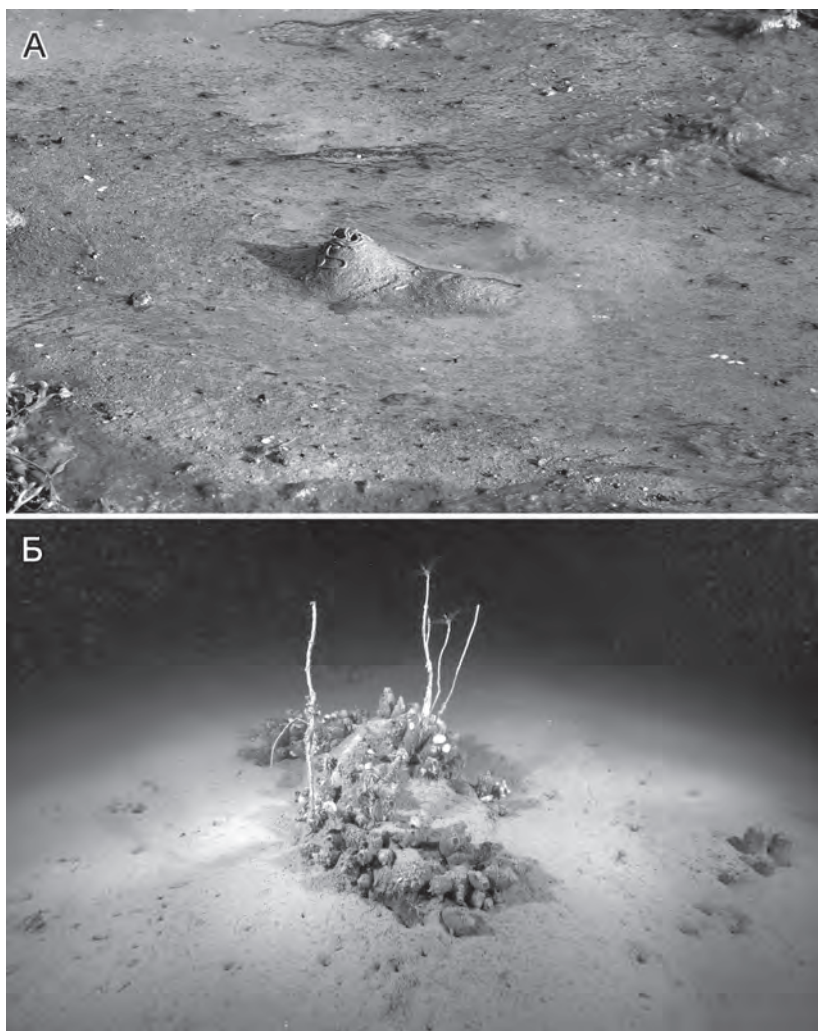


Рис. 29. Мелкомасштабные неоднородности среды на литорали и в суб-литорали могут быть вызваны как абиотическими, так и биотическими факторами: А — холмик и воронка пескожила на литорали, Б — камень на мягком илистом дне (фото А. Семёнова).

в придонном слое воды. Мелководные районы характеризуются пестротой донных отложений с большими площадями крупнозернистых осадков (валунных, гравийных, крупнопесчаных). С увеличением глубины донные отложения становятся более однородными, большие площади занимают тонкие илы. Эти изменения проявляются как в глобальном масштабе (в диапазоне глубин от сотен метров до километров), так и в локальном — при изменении глубины в пределах метров и десятков метров. На подводных возвышенностях преобладают более крупнозернистые осадки, а в понижениях рельефа — илистые.

Каждой глубине в океане соответствует своя форма макрорельефа. Континентальная ступень (шельф) занимает глубины от 0 до 200 м; континентальный склон расположен на глубине 200–3000 м; глубины от 3000 до 6000 м занимает ложе океана, рассечённое глубоководными желобами (от 6000 до 11000 м). Формам макрорельефа соответствуют биологические подразделения морского дна: супралитораль — зона заплеска прибойных волн; литораль — от 0 глубин до уровня максимального прилива; сублитораль — зона шельфа, батияль — зона континентального склона, абиссаль (ложе океана) и ультраабиссаль или хададь (глубоководные желоба). Вертикальные зоны в океане различаются составом фауны, её разнообразием и количеством развитием жизни. В составе мейофауны наибольшие изменения происходят на границе сублиторали и батииали, где резко меняется состав и разнообразие всех основных групп мейобентоса.

Диапазон глубин в Белом море — от 0 до 360 м — охватывает литораль, сублитораль и верхнюю батияль, однако по геологическому строению всё дно моря относится к континентальному шельфу, и центральная котловина моря изолирована от батияльных глубин океана. Поэтому, для обозначения глубоководной части Белого моря используется термин «псевдобатияль». Её верхней границей принята глубина 200 м. Схема вертикальной зональности Белого моря приведена на рис. 30.

Мезорельеф дна — поднятия и котловины глубиной в метры или десятки метров усложняют мозаику донных сообществ. Их существование нарушает закономерную смену осадков от грубозернистых к илистым на градиенте глубин. На одной и той же глубине, в зависимости от мезорельефа, могут формироваться очень разные условия обитания организмов — от промытых песчаных или ракушечных осадков на подводных поднятиях, омываемых богатой кис-

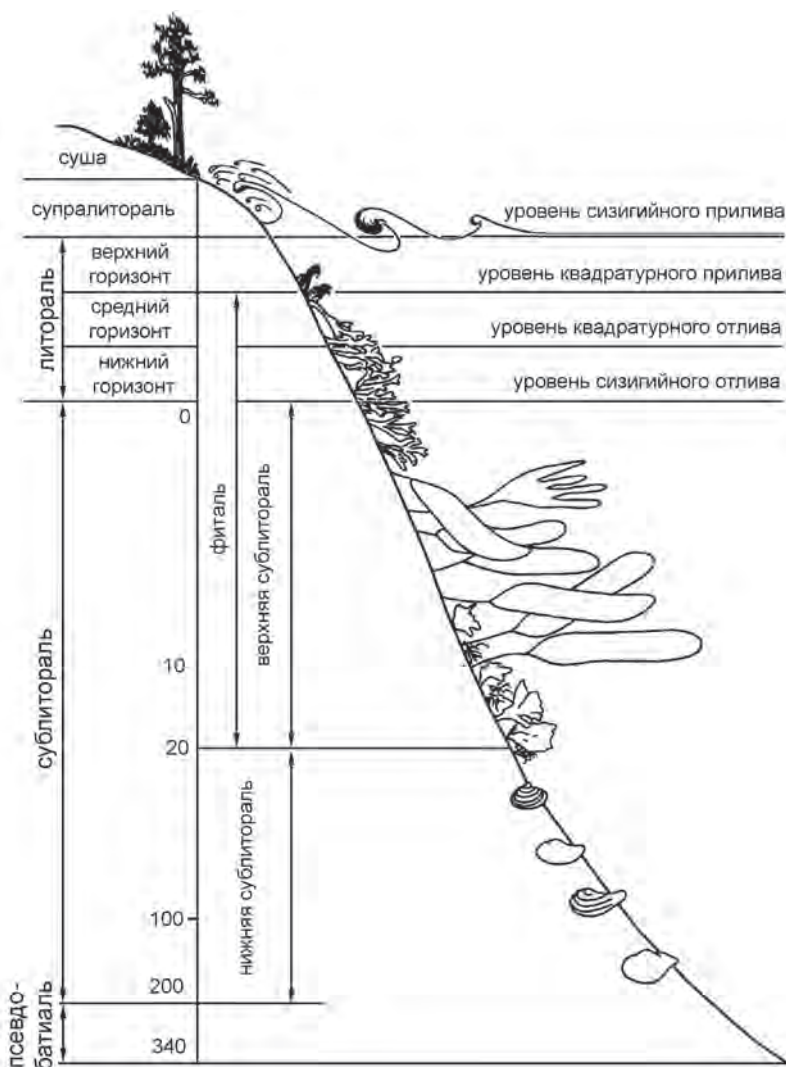


Рис. 30. Вертикальная зональность дна Белого моря (по: Луканин и др., 1995, с изменениями, упрощено).

лородом водой, до илистых котловин с выраженным дефицитом кислорода в придонном слое. В котловинах губ Белого моря, отделённых мелководными порогами, вода с отрицательными температурами может сохраняться всё лето.

Микрорельеф — это локальные (сантиметры – десятки сантиметров) повышения и понижения дна на площади в несколько метров. Микрорельеф может возникать под действием физических факторов. Например, знаки ряби на литоральном песке образуются при сильных приливно-отливных течениях или в результате деятельности макроорганизмов. Один из самых заметных элементов микрорельефа илисто-песчаной литорали — холмики и воронки пескожилов (рис. 31А). Мейобентосное население разных элементов микрорельефа может отличаться очень сильно. Одни виды чаще встречаются на холмиках, другие — в воронках, третьи предпочитают жить в ненарушенном грунте рядом. Также может различаться и население гребней и впадин, созданных течениями (рис. 31Б). В промежутках между гребнями песчаной ряби накапливается детрит, привлекающий определённые виды мейобентосных животных. Неоднородное распределение грунта и органического материала даже в пределах визуально однородных участков дна приводит к возникновению сложной пространственной мозаики мейобентосных сообществ на площади в несколько квадратных метров.

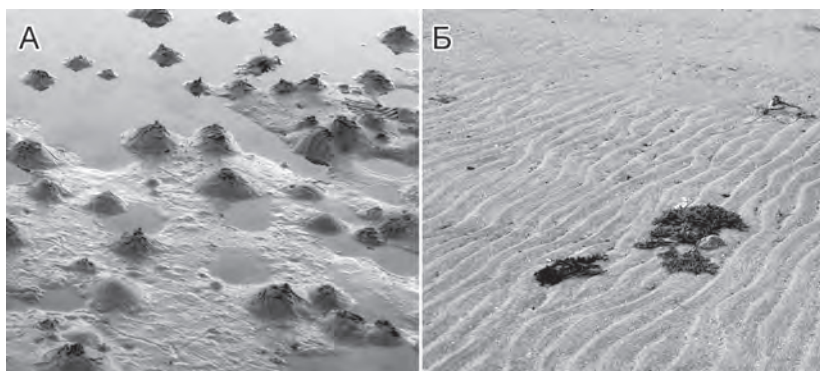


Рис. 31. А — микрорельеф илисто-песчаной литорали, созданный деятельностью пескожила, Б — знаки ряби на крупном песке (результат приливно-отливного течения).

Для животных, обитающих в донных осадках, одним из важнейших факторов является *гранулометрический состав грунта*, т.е. размерный состав частиц донных отложений. От состава грунта зависит наличие и размер капиллярных пространств, глубина проникновения кислорода в осадок, способность литоральных осадков удерживать влагу при высыхании и многие другие параметры. При классификации донных отложений (табл. 2 и 3 в Приложении) учитывается размер самой массовой (модальной) фракции, а также степень сортированности грунта, т.е. наличие более крупных или мелких фракций. Наиболее важно для мейофауны содержание мелких фракций — алеврита и пелита, которые могут заполнять капиллярные пространства крупнозернистых осадков. Истинные интерстициальные организмы обитают в хорошо сортированных осадках с размером модальной фракции больше 250 мкм. В осадках, сложенных более мелкими частицами или в осадках с высоким содержанием ила, мейобентосные организмы ведут роющий образ жизни: раздвигают частицы грунта, прокладывают ходы, строят трубки или ползают на поверхности осадка. Как правило, в илистых и илисто-песчаных осадках большинство мейобентосных организмов обитают в поверхностном слое (от 0,5 до 1 см), проникая в осадок на 5, реже — 7–10 см; в более крупных и хорошо сортированных осадках мейобентосное население распределено равномернее, а глубина обитаемого слоя может достигать 60 см и более.

Гранулометрический состав грунта зависит от интенсивности гидродинамики (рис. 32): в понижениях рельефа или, на литорали —

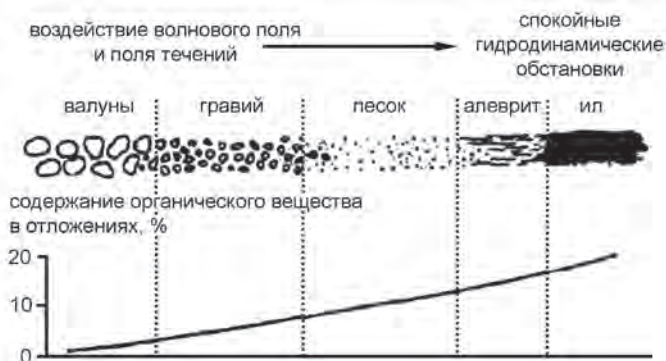


Рис. 32. Связь между гидродинамикой и характером донных отложений (по: Петров, 2004).

в местах, защищённых от прибоя, откладываются мелкозернистые осадки с большим содержанием илистых фракций, а на подводных возвышенностях, в районах с сильными придонными течениями и на прибойных пляжах — крупные, хорошо сортированные отложения.

На участках дна с пониженной гидродинамикой на поверхности осадка может откладываться слой рыхлых органических остатков (детрита). Этот слой (наиллак, “fluffy layer”) во впадинах сублиторали Белого моря достигает иногда сантиметровой толщины и более. В бедных органическим веществом районах океана этот слой составляет меньше миллиметра.

Гранулометрический состав осадков может меняться мозаично. Особенно это заметно на литорали, где в небольших понижениях литоральной отмели накапливаются более мелкозернистые осадки. Изменение характера осадков на площади в пределах квадратного метра может быть существенно для мейобентосных организмов. Максимумы плотности одних видов будут приурочены к более заиленным отложениям, других — к более крупнозернистым.

Окислительно-восстановительный потенциал (редокс-потенциал, eH) в грунте можно рассматривать как интегральную характеристику кислородного режима в осадке. Окислительно-восстановительный потенциал — это сумма зарядов ионов в растворе. В кислородных условиях его значения положительны, для капиллярной воды хорошо аэрированных песков они равны +150...+250 мВ. В крупнозернистых хорошо сортированных песках окисленный слой простирается до глубины в несколько десятков сантиметров. В толще осадка кислород капиллярной воды расходуется на окисление органического вещества, с глубиной концентрация кислорода падает вплоть до полного исчезновения. В бескислородных условиях происходит анаэробное разложение органических веществ с образованием сероводорода. Переход от кислородных к бескислородным условиям соответствует зоне скачка редокс-потенциала — области перехода от положительных к отрицательным его значениям. Параллельно с изменением концентрации кислорода в осадке меняется целый ряд химических параметров, а также цвет грунта (рис. 33). Поверхностные, окисленные слои осадков имеют, как правило, желтоватый цвет. Он определяется присутствием ионов трёхвалентного железа. Бескислородные осадки имеют тёмно-серый или чёрный цвет.

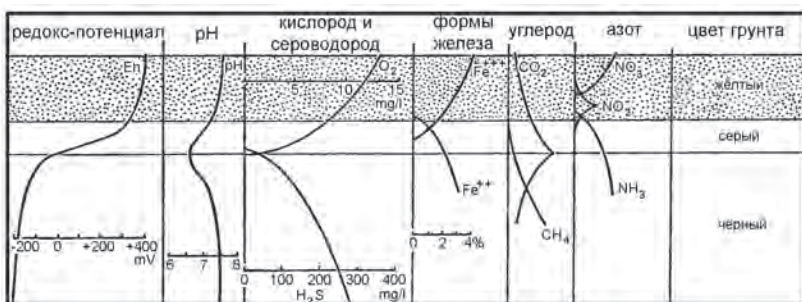


Рис. 33. Вертикальная стратификация физико-химических свойств осадков на литорали. Окисленный слой заштрихован (по: Fenchel, Riedl, 1970).

Вертикальное распределение мейобентосных организмов в грунте хорошо согласуется с градиентом окислительно-восстановительных условий. Фауна зоны положительных значений редокс-потенциала обычно богата и разнообразна. В зоне скачка, при значениях eH от +100 до 0, численность мейобентоса падает, заметно сокращается и разнообразие таксонов. Нижние слои грунта с отрицательными значениями окислительно-восстановительного потенциала населены специфической фауной, называемой «сульфидным сообществом» или «тиобиосом» (Fenchel, 1969; Fenchel, Riedl, 1970). В составе этого сообщества доминируют нематоды, здесь обитают также некоторые виды турбеллярий, гнатостомулиды и многие макродазиидные гастротрихи.

Влажность грунта — количество воды, удерживаемой капиллярными пространствами при высыхании в отлив. Этот фактор важен для обитателей литоральной зоны, где содержание воды в осадках меняется от прилива к отливу. В прилив все пространства между частицами грунта заполнены интерстициальной (поровой) водой. В отлив осадок высыхает. Потери капиллярной влаги зависят от температуры, солнечной радиации и размеров самих капилляров — чем они тоньше, тем лучше удерживают влагу. Мелкозернистые осадки сохраняют почти всю поровую воду на протяжении всей фазы осушения, а крупные пески могут терять в отлив более половины капиллярной воды. Соответственно солёность остающейся воды увеличивается. Колебания влажности и глубина слоя, теряющего влагу, могут служить основной причиной вертикальных миграций мейобен-

тосных животных: многие виды, обитающие в крупнозернистых песках, с отливом опускаются в глубокие слои осадка, а с приливом поднимаются к поверхности.

Температура определяет скорость и характер большинства биологических процессов. У беспозвоночных животных на уровне особи от температуры зависит интенсивность метаболизма, на популяционном уровне — интенсивность размножения и продолжительность жизненных циклов, на биоценотическом — скорость и направление сезонных сукцессий. Изменение температуры могут служить сигналом, запускающим разнообразные процессы — миграции, размножение, наступление диапаузы. Суточные колебания температуры могут вызывать вертикальные миграции литорального мейобентоса в толще грунта, а сезонный ход температур — изменение продолжительности жизненного цикла и интенсивности размножения.

Наиболее изменчива температура в литоральной зоне. Летом в прилив грунт нагревается на солнце, а в отлив охлаждается наступающей водой. Амплитуда колебания температур на литорали может составлять десять и более градусов за несколько часов. Так, в летний день тёмный песок на беломорской литорали может нагреться в отлив до 25–27 °С, а в прилив остыть до 10–15 °С. Температура воды в сублиторали меняется медленнее, на изменение температуры придонной воды на небольших глубинах могут влиять ветровое перемешивание и сгонно-нагонные явления. Такие колебания температуры могут составлять несколько градусов за сравнительно короткое время — от нескольких часов до нескольких дней.

Сезонный ход температуры в литоральной зоне также отличается наибольшей амплитудой колебаний (рис. 34). С наступлением зимы поверхность литорали северных морей охлаждается до отрицательных температур и покрывается льдом. Слой льда предохраняет литоральный грунт от замерзания. На беломорской литорали даже в сильные морозы грунт на средней и нижней литорали не замерзает даже в отлив, сохраняя температуру, немного выше температуры замерзания беломорской воды (примерно –1,6 °С). Грунт в верхнем горизонте, как правило, промерзает на глубину 10–15 см. Таким образом, размах сезонных колебаний температуры на литорали Белого моря достигает почти 30 °С. В сублиторали амплитуда колебаний меньше: от 10–15 °С в поверхностном слое летом, до –1,6 °С зимой. С глубиной амплитуда колебаний быстро сокращается: на глубине 10–20 м сезонные колебания достигают составляют 10 °С, а на глу-

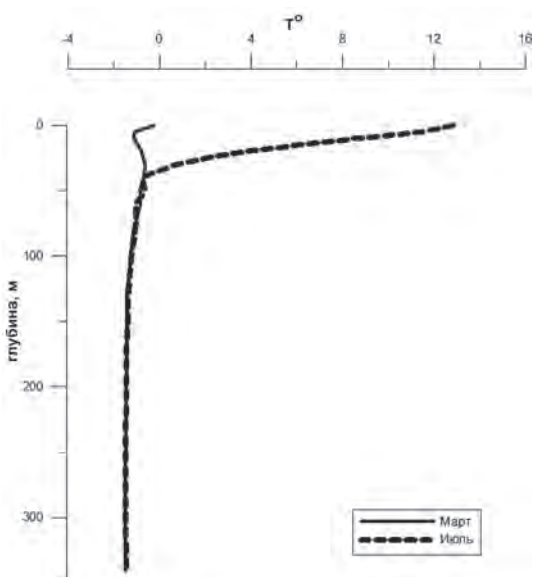


Рис. 34. Вертикальное распределение температуры в бассейне Белого моря летом (июль) и зимой (март, под сплошным ледовым покровом). Приведены средние значения за 10-летний период (по данным из «Морского гидрологического ежегодника» за 1961–1968 гг., обработка А.Д. Наумова, ориг.).

бине 50–100 м — 1–2 °С. На глубине более 100 м температура воды в Белом море практически постоянна круглый год.

Солёность морской воды — это общее содержание всех растворённых солей в граммах на килограмм воды. Она выражается в промилле, т.е. частях на тысячу (‰ или ppt). Используется также обозначение psu (Practical Salinity Unit), введенное в 1978 г. для определения солёности через электропроводность. Численно psu приближенно равно ppt с точностью до 10^{-3} . Термин «солёность» используется, преимущественно, в морских исследованиях, он полностью соответствует понятию общей минерализации воды (в граммах на литр, г/л), принятой в пресноводной гидробиологии. Солёность воды определяет облик фауны. Солёность воды определяет облик фауны — включает она виды морского или пресноводного происхождения. По значениям солёности различаются воды пресные (0–4‰), солоноватые (4–15‰), морские (15–40‰) и гипергалинные (>40‰). В лимно-

логии существуют и другие, более дробные классификации, с подразделением вод на олигогалинные (0–2‰), мезогалинные (2–17‰, или более дробно: α - и β -мезогалинные, 2–10 и 10–17‰), полигалинные (17–30‰), морские (или эугалинные, 30–40‰) и ультрагалинные (или гипергалинные, >40‰). В разных системах классификации границы категорий могут различаться на 1–2‰ (см., напр., табл. 1).

Соотношение видов морского и пресноводного происхождения

Таблица 1.

Классификация вод по солёности («Венецианская система»: Venice system, 1959, по: Хлебович, 2012).

Зоны	Солёность, ‰
Гипергалинная	> 40
Эвгалинная	40–30
Миксогалинная:	30–0,5
Миксоэвгалинная	Больше 30, но меньше, чем в открытом море
(миксо) полигалинная	30–18
(миксо) мезогалинная	18–5
(миксо) олигогалинная	5–0,65
Лимнетическая (пресноводная)	< 0,5

различно в водах с разной солёностью. Вдоль градиента солёности меняется общее разнообразие фауны: от пресных вод к солоноватым видовое разнообразие снижается, достигая минимума при значениях солёности, близких к 5–7‰. При увеличении солёности более 10‰ разнообразие увеличивается (рис. 35, 36), достигая максимума при нормальной океанической солёности (35‰). При дальнейшем увеличении солёности разнообразие снова падает (рис. 35, 36), в гипергалинных условиях способны обитать очень немногие виды (как правило — пресноводные по происхождению). Закономерное изменение видового разнообразия на градиенте солёности носит название правила Ремане (Remane, 1934; Хлебович, 1974). Градиенты солёности в эстуарных зонах определяют и видовой состав, и количественное развитие организмов. Это в полной мере приложимо и к макро-, и к мейобентосу (рис. 37, 38).

По степени чувствительности к колебаниям солёности различают стеногалинные виды, обитающие в узком диапазоне значений, и эвригалинные — выдерживающие колебания солёности в широких пределах. Большинство обитателей литоральной зоны относят-

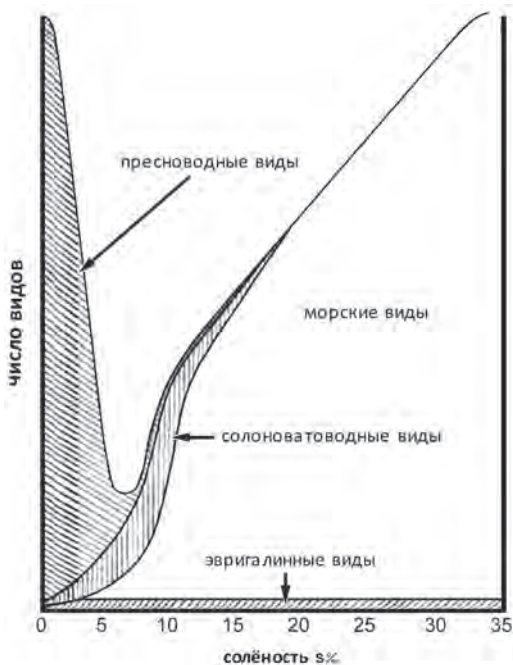


Рис. 35. Зависимость видового разнообразия фауны от солёности (по: Remane, 1934, с изменениями).

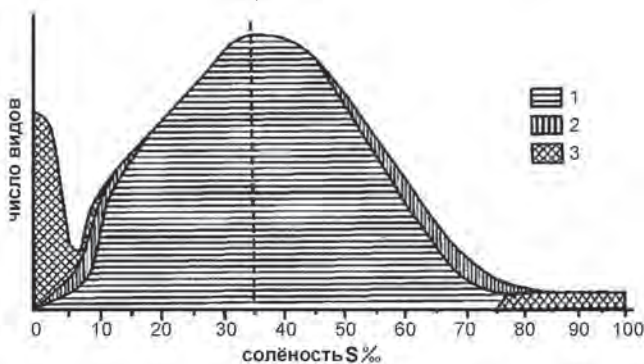


Рис. 36. Зависимость видового разнообразия фауны от солёности; расширенный вариант для полного диапазона солёностей, составленный В.В. Хлебовичем: 1 — морские виды, 2 — солонатоводные виды, 3 — виды пресноводные и гипергалинные пресноводного происхождения (по: Хлебович, 2012, с изменениями).

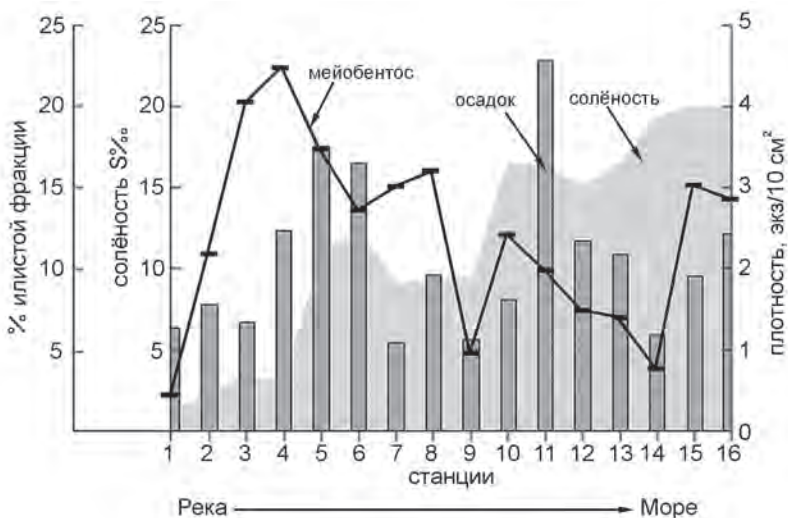


Рис. 37. Изменение плотности поселений мейобентоса (линия) в эстуарии реки Чёрной (Кандалакшский залив Белого моря) на градиенте солёности (заштрихованная область — солёность воды, столбики — % илистой фракции в осадке). Положение точек станций в эстуарии показано на рис. 38 (по: Удалов и др., 2005).

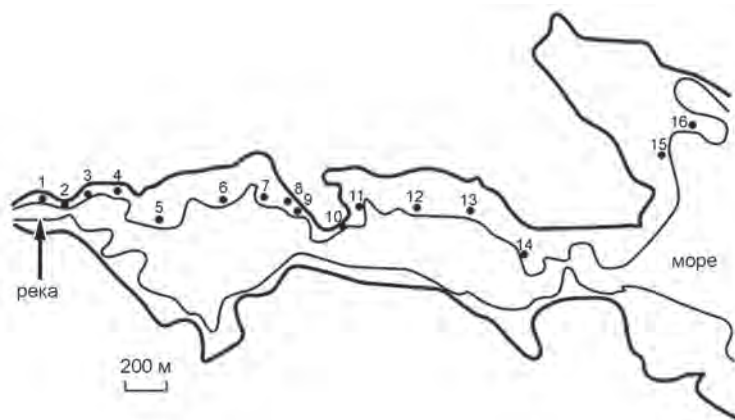


Рис. 38. Расположение станций в эстуарии реки Чёрной (по: Удалов и др., 2005).

ся к эвригалинным видам. Они способны выдерживать колебания солёности в широких пределах — в отлив литораль опресняется водой, стекающей с берега или выпадающей с дождями. В солнечный день вода испаряется в поверхностных слоях осадка, и концентрация солей в оставшейся поровой воде увеличивается. Солёность поровой воды на литорали может быть выше, чем солёность омывающей воды. В условиях Белого моря эта разница может составлять несколько промилле, а в условиях тропических морей солёность поровых вод на верхней литорали может достигать 40–50‰ и более.

Совместно температура и солёность характеризуют водные массы — относительно однородные объёмы воды, имеющие общее происхождение и закономерное изменение основных характеристик во времени. В Белом море выделяется две или три водных массы. Поверхностная водная масса обладает относительно низкой солёнос-

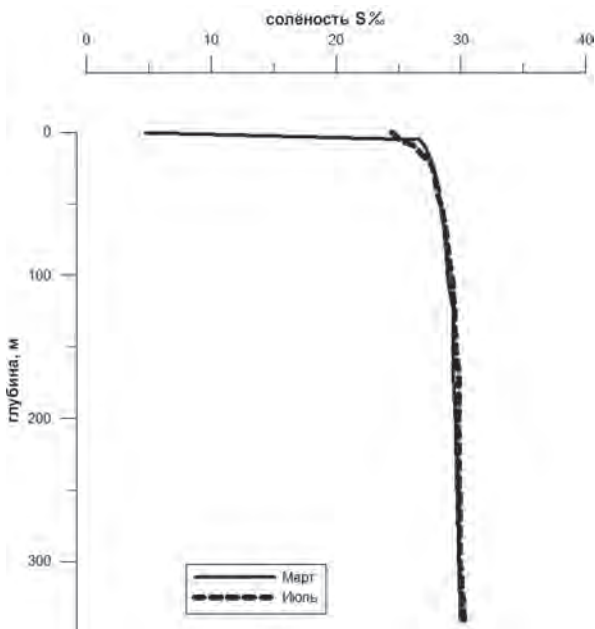


Рис. 39. Вертикальное распределение солёности в бассейне Белого моря летом (июль) и зимой (март, под сплошным ледовым покровом). Приведены средние значения за 10-летний период: (по данным из «Морского гидрологического ежегодника» за 1961–1968 гг., обработка А.Д. Наумова, ориг.).

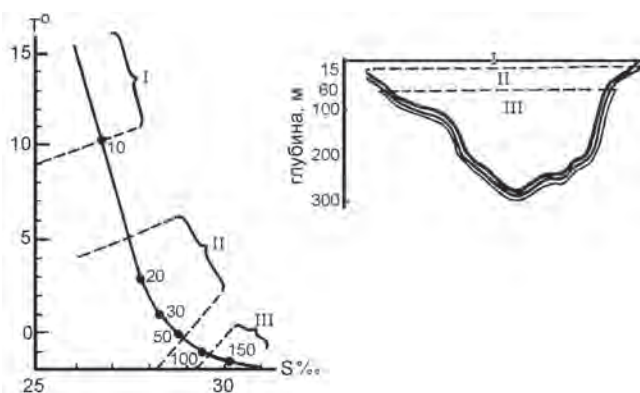


Рис. 40. Термогалинная структура вод Белого моря летом. Римскими цифрами обозначены: I — поверхностная водная масса, II — промежуточная водная масса, III — глубинная водная масса. Арабские цифры — глубины точек измерения. Справа — распределение водных масс по глубинам на профиле моря (по: Наумов, Федяков, 1993, с изменениями).

тью, высокими летними температурами и широкой амплитудой колебаний температуры и солёности по сезонам. Она охватывает диапазон глубин от 0 до 20–30 (или 50–60) м. Глубинная водная масса характеризуется стабильно низкой температурой ($-1,6\text{ }^{\circ}\text{C}$) и относительно высокой солёностью 31–32‰, сезонные изменения температуры и солёности практически отсутствуют. Она занимает глубины от 100 до 300 м (рис. 39, 40). Некоторые авторы выделяют промежуточную водную массу на глубинах от 20 до 50–60 м с промежуточными термическими и солёностными характеристиками. Для обитателей дна температура, солёность и амплитуда их колебаний определяются соответствующей по глубине водной массой.



Раздел 2. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО СБОРУ, ОБРАБОТКЕ И АНАЛИЗУ ПРОБ МЕЙОБЕНТОСА

Из всего разнообразия методов и приёмов работы с мейобентосом мы отобрали здесь те, которые были проверены нами во время практических занятий со студентами или в ходе решения разнообразных исследовательских задач. Для более подробного знакомства с разнообразием методов и оборудования для мейобентосных исследований можно обратиться к специальным руководствам, перечисленным ниже.

Методы отбора проб

Литораль

Первое знакомство с методами отбора проб проще начинать в приливно-отливной зоне, где не требуется специального оборудования. Основные приёмы и техника обращения с микроскопическими многоклеточными могут быть отработаны здесь перед началом изучения более разнообразной фауны сублиторали.

Илистые и илисто-песчаные грунты

Отбор проб на литорали не представляет особых технических сложностей — для знакомства с качественным составом фауны донных отложений достаточно собрать верхний слой осадка объёмом 100–1000 мл в пластиковый пакет, ведро или банку. В открытой посуде эти пробы можно долго сохранять в живом состоянии, поскольку адаптированные к широкому диапазону температур и влажности грунта мейобентосные организмы хорошо себя чувствуют на протяжении многих часов даже при комнатной температуре.

Для отбора количественных проб на литорали используют различные пробоотборники — пластиковые трубки разного диаметра и металлические пеналы с выдвижной крышкой. Для учёта массовых групп организмов достаточно пробоотборника площадью 3–10 см², и наиболее удобным инструментом для отбора количественных проб мейобентоса служит одноразовый пластиковый шприц объёмом 20 мл, обрезанный по нижнему краю (рис. 41А, Б). Диаметр такого шприца 2 см, а площадь, округляя, можно принять за 3 см². Длина шприца позволяет отбирать колонки грунта глубиной до 7 см, сохраняя стратификацию слоёв (рис. 41Б). Медленно нажимая на поршень, постепенно выдавливая осадок из шприца можно разделить колонку грунта на вертикальные слои. Раздельная обработка этих подпроб позволит реконструировать особенности вертикального размещения организмов в толще грунта. На илистых и илисто-песчаных грунтах глубина обитаемого слоя редко превышает 5–7 см, поэтому длины шприца вполне достаточно. Одноразовые пластиковые шприцы обычно пригодны для отбора до десяти проб. Дальше из-за трения частиц песка стенки становятся шероховатыми и поршень заедает, затрудняя работу. Поэтому перед началом работы необходимо запастись шприцами с заранее обрезанным нижним краем в достаточном количестве. Полезно с помощью маркера нанести на шприц разметку через 1 см для послойного отбора проб.

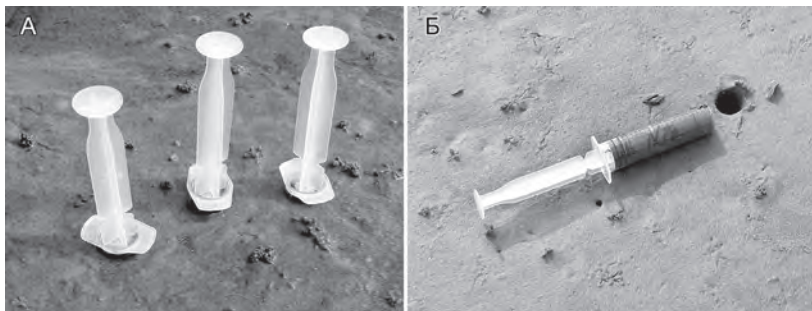


Рис. 41. Отбор количественных проб на илистых и илисто-песчаных грунтах: А — отбор проб из верхнего обитаемого слоя грунта с помощью шприца с обрезанным нижним краем, Б — шприц с неповреждённой колонкой грунта.

Крупный и среднезернистый песок

На прибойных пляжах, сложенных средне- и крупнозернистым песком, глубина обитаемого слоя может быть намного больше — в хорошо аэрированных осадках организмы по капиллярам проникают на 50–60 см и глубже (на открытых прибою берегах океанских побережий — до 100 см и более). При этом состав фауны в различных горизонтах осадка может сильно различаться. Для сбора качественных проб в этом биотопе можно отбирать небольшие пробы грунта с разных глубин или использовать метод фильтрации поровых вод.

Для отбора количественных проб используют длинные трубки большой длины, однако на гетерогенных осадках, содержащих гальку и гравий, редко удаётся отобрать ненарушенную колонку даже трубками большого диаметра. Удобнее отбирать пробы небольшим

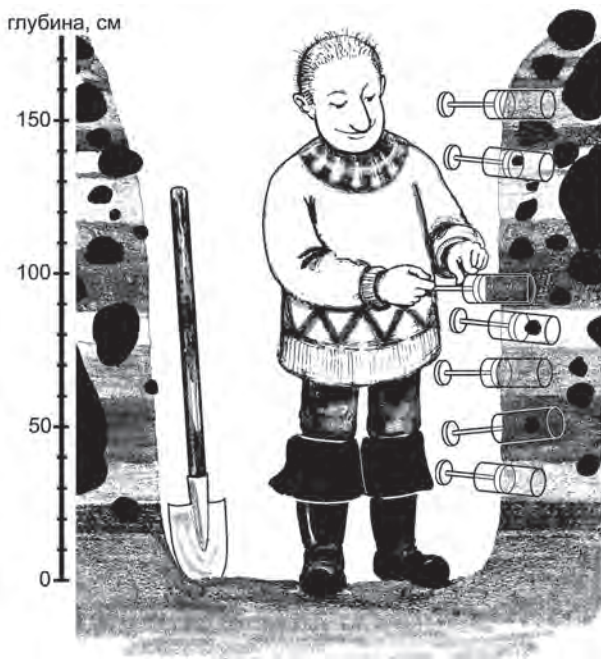


Рис. 42. Послойный отбор количественных проб с помощью обрезанных шприцев из нескольких горизонтов на песчаном пляже.

пробоотборником с разных глубин из стенок предварительно выкопанной ямы. На зачищенной вертикальной стенке ямы, прокопанной на нужную глубину (50–150 см), можно отметить несколько горизонтов (5, 10, 15, 20 см и далее) и отобрать из них пробы заданного объёма (рис. 42).

Другой удобный метод сбора мейобентосных проб на такой литорали — метод фильтрации поровой воды. Средне- и крупнозернистый песок во время отлива сохраняет воду. Достаточно выкопать на литорали ямку глубиной 25–40 см, и в ней начнёт собираться вода. Отбирая эту воду кружкой или пластиковым стаканом и сливая её через тонкий газ (60–70 мкм), можно собрать богатую коллекцию обитателей капиллярных пространств грунта (рис. 43). Соотношение таксонов в этой коллекции будет искажено по сравнению с реальным — более подвижные организмы улавливаются легче и в больших количествах. Обычно в таких сборах бывают хорошо представлены гарпактициды, олигохеты, мелкие полихеты, турбеллярии, гас-тротрихи; так могут быть собраны редкие подвижные интерстициальные гидроиды *Halammohydra*. Количество нематод, тихоходок, клещей при сборах этим методом сильно занижено, и фауна их выявляется не полностью. В литературе этот метод известен как метод Карамана-Чаппиуса.

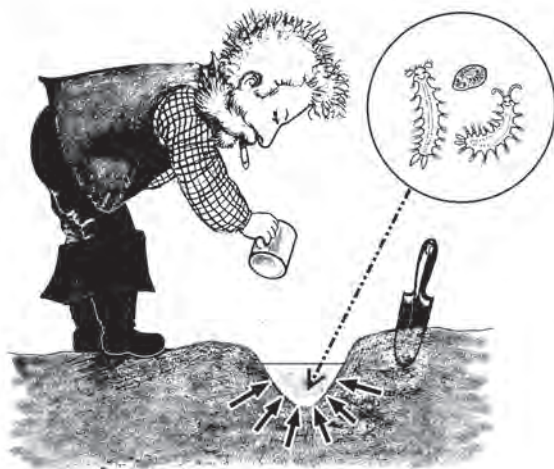


Рис. 43. Сбор качественных проб методом фильтрации поровой воды (метод Карамана-Чаппиуса): вода, собираясь в выкопанной ямке, выносит из грунта наиболее подвижных представителей литоральной мейофауны.

Нитчатые водоросли на поверхности донных осадков

Зелёные нитчатые водоросли часто образуют тонкие и плотные маты на поверхности донных отложений. Население этих матов обычно отличается количественными характеристиками и таксономическим составом мейобентоса от населения окружающих осадков. Под матами могут возникать локальные заморы, вплоть до сероводородного заражения грунта. Для выявления особенностей размещения организмов в этом биотопе, а также, чтобы облегчить последующую разборку проб (плотные скопления нитчаток затрудняют экстракцию организмов из грунта), полезно собирать пробы отдельно: из водорослевого мата ножом или ножницами вырезается кусок нужной площади (3–10 см²), который помещается в отдельную банку, затем с очищенного от водорослей места отбирается грунтовая проба стандартным способом.

Макрофиты на литорали

Отбор проб макрофитов осуществляется в пластиковые пакеты, банки или другую тару для дальнейшей обработки (рис. 44). При



Рис. 44. Сбор проб с макрофитов. Состав мейофауны на ризоидах, в середине и на конце таллома существенно различается, поэтому смывать животных с каждой его части следует в отдельное ведёрко.

отборе количественных проб расчёт обилия организмов ведется на вес таллома (экз. мейобентоса на 100 г воздушно-сухого веса водорослей). Макрофиты небольшого размера (багрянки, мелкие фукоиды) собирают тотально, талломы крупных водорослей целесообразно делить, так как условия обитания и состав фауны в разных частях талломов заметно различаются. Методика разделения талломов зависит от вида водорослей и задач исследования, в общем случае можно рекомендовать разделять таллом на три или четыре части. Для фукоидов нижних отделов литорали нужно собирать отдельно нижние части таллома, среднюю часть, обросшую эпифитными водорослями, гидроидами и мшанками и концевые части талломов, лишённые эпифитов и эпифауны.

Сублитораль

Отбор проб с применением легководолазной техники

Верхняя сублитораль (глубины от 0 до 15–30 м) представляет наибольшее разнообразие биотопов, образующих сложную мозаику в пределах небольшого диапазона глубин. Отбор проб с использованием легководолазного снаряжения представляется оптимальным в этой зоне, поскольку водолаз-исследователь может оценить разнообразие биотопов в пределах выбранного участка и вести целенаправленный отбор проб из различных биотопов, одновременно обращая внимания на особенности осадка, пространственную мозаику и пр. Качественные пробы грунта отбираются с помощью совка в пластиковые пакеты или мешки из газа 100–500 мкм. Материал из пластиковых пакетов необходимо сразу же зафиксировать или переместить в открытую посуду, в мешке из газа пробы могут храниться в море или в проточной морской воде достаточно долго.

Для отбора количественных проб могут быть использованы трубчатые пробоотборники различного диаметра, закрывающиеся пробками с обоих концов. Удобно применение шприцов объёмом 20 мл; нижней пробкой для них может служить поршень, вынутый из другого шприца. При отборе нескольких проб каждую собранную пробу следует в закрытой трубке помещать в отдельный пакет. На трубки пробоотборников заранее должны быть нанесены номера.

Диаметр пробоотборников определяется задачей исследования и характером донных отложений. Для массовых групп мейобентоса,

таких как нематоды и гарпактициды, достаточно проб площадью 3–5 см², для оценки численности более редких животных (гидроиды, киноринхи, полихеты) площадь проб может быть увеличена до 10–20 см². На гетерогенных осадках с присутствием ракушки, гравия и гальки нужны пробоотборники большего диаметра.

Для некоторых биотопов количественные методы сбора не разработаны: ракушечный грунт, состоящий из крупных фрагментов раковин, не позволяет использовать пробоотборники небольшого размера, здесь возможен сбор только качественных проб (рис. 45). Для отбора проб тонкого наилка на валунах и скалах используются различные аэрлифты и эксгаустеры.



Рис. 45. Сбор проб из ракушечника с применением легководолазных методов.

Сбор макрофитов под водой можно проводить в пластиковые пакеты или мешки из газа. Для сохранения мобильной фауны следует осторожно надеть пакет на таллом, затянуть снизу, обрезать таллом и закрыть пакет (рис. 46).



Рис. 46. Отбор проб макрофитов в сублиторали. Для сохранения подвижной фауны следует осторожно надеть пакет на таллом, затянуть снизу, обрезать таллом и закрыть пакет.

Отбор проб с судна

Для отбора проб илистых и песчаных осадков на глубинах, недоступных аквалангисту, используются дночерпатели, бокс-кореры и трубчатые пробоотборники (мультикореры) различных систем (рис. 47). Спуск и подъём этих орудий осуществляется судовыми электрическими, гидравлическими, в крайнем случае — ручными лебедками (рис. 48).

Для спуска приборов используют стальные тросы, диаметр которых определяется весом прибора (и весом самого троса на больших глубинах). Для работы с большинством описанных далее приборов на глубинах до 100–300 м оптимальным можно считать применение стального троса 6 мм (4 мм для облегчённых модификаций). При спуске любого заборного оборудования на стальном тросе необходимо применение вертлюгов, предотвращающих закручивание троса. Вертлюг представляет собой вращающееся сочленение двух крепёжных скоб, между которыми установлен подшипник.

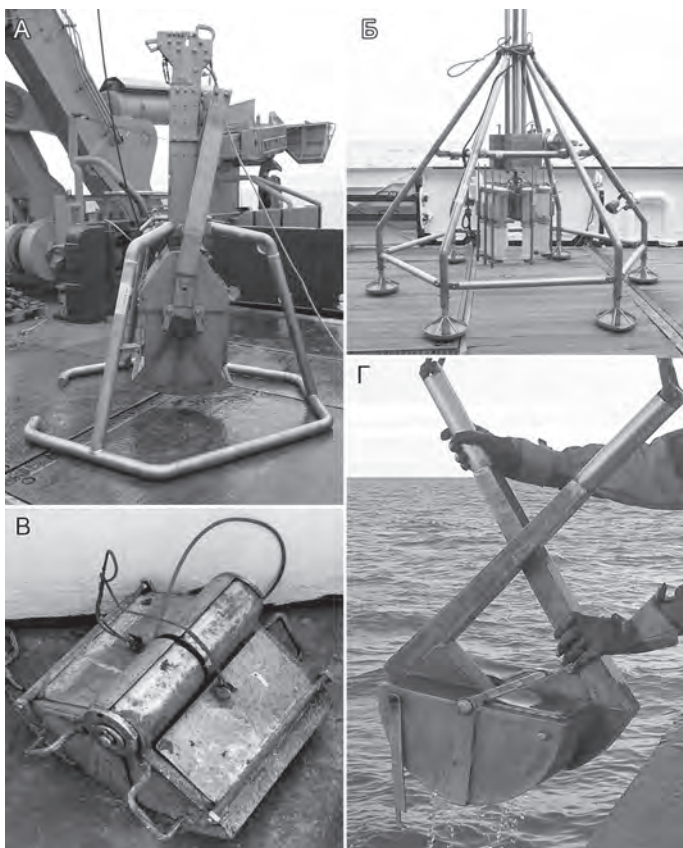


Рис. 47. Приборы для отбора проб с судна: А — бокс-корер, Б — мультикорер Барнета, В — дночерпатель «Океан-0,1», Г — дночерпатель Ван-Вина.



Рис. 48. Оборудование для отбора проб с лодки: А — маленькая ручная лебёдка, Б — ручной дночерпатель Петерсена (0,01 м²).

Дночерпатели. Дночерпатели представляют собой различные варианты ковшей, захватывающих грунт при натяжении троса. Существует много конструкций дночерпателей, наиболее обычны в практике российских исследователей дночерпатели «Океан» и Ван-Вина.

Дночерпатель «Океан» представляет собой металлический ковш, закреплённый на тросе, проходящем через ролики на внутренних стенках ковша и выходящем наверх через центральный ролик (рис. 47В, рис. 49). При натяжении троса две половинки ковша стягиваются тросом, вырезая находящийся между ними грунт. В открытом состоянии дночерпатель поддерживают два поводка, отходящие от подвижных крышек на верхней стороне дночерпателя. Петля поводков висит на крюке сбрасывателя, закреплённого через вертлюг на ходовом тросе. Под весом дночерпателя петля удерживается на крюке до тех пор, пока натяжение троса не ослабнет при контакте с дном (рис. 49). Закрывающиеся откидными крышками окошки на дночерпателе уменьшают лобовое сопротивление при спуске, а также позволяют отбирать материал из дночерпателя на палубе, не открывая его полностью. Это позволяет брать навески грунта или, с помощью трубок-пробоотборников, количественные пробы относительно ненарушенного грунта.

Дночерпатель Ван-Вина имеет два длинных рычага по бокам ковша (рис. 47Г, рис. 50). Трос крепится к концам рычагов. В откры-

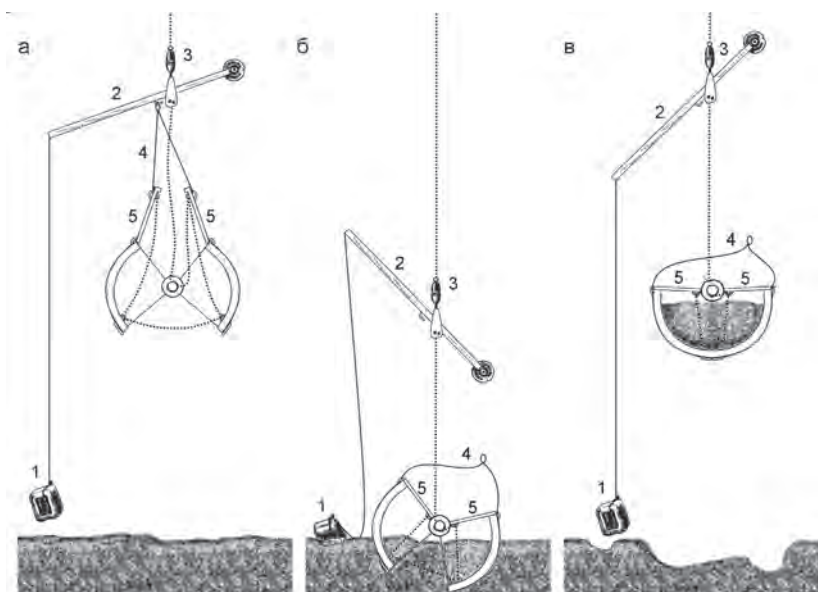


Рис. 49. Схема работы дночерпателя «Океан»: а — в открытом состоянии дночерпатель поддерживают два поводка, закреплённые на крюке сбрасывателя, б — при контакте с дном натяжение троса ослабевает и петля сбрасывается с крюка, в — при поднятии дночерпателя трос стягивает две половинки ковша; 1 — груз, 2 — сбрасыватель, 3 — вертлюг, 4 — поводки, 5 — откидные верхние крышки дночерпателя.

том состоянии рычаги разведены в стороны и поддерживаются щеколдой, зажимаемой между рычагами при натяжении троса. При контакте с грунтом трос провисает, щеколда падает вниз, а при натяжении троса створки ковша смыкаются, вырезая грунт (рис. 50). На одном и том же грунте дночерпатель Ван-Вина захватывает грунт обычно глубже, чем равный по массе и размерам «Океан». На плотных песчаных грунтах это может быть преимуществом, а на мягких илах, наоборот, недостатком — дночерпатель может взять слишком глубоко, и поверхностный слой грунта при замыкании будет нарушен контактом с верхними крышками.

Эффективность работы дночерпателя зависит от его массы и размеров. В глубоководных работах (на глубинах более километра) традиционно используют модель «Океан-50» с площадью захвата в $0,25 \text{ м}^2$ и весом около 150 кг. На мелководьях работают с небольшим

дночерпателем «Океан» или Ван-Вина с площадью захвата 0,1 м² и весом 40–60 кг. Неудобство лёгкого дночерпателя заключается в том, что при работе на волне он может самопроизвольно закрыться в толще воды: рывки троса приводят к ослаблению усилия на сбрасывателе и его срабатыванию.

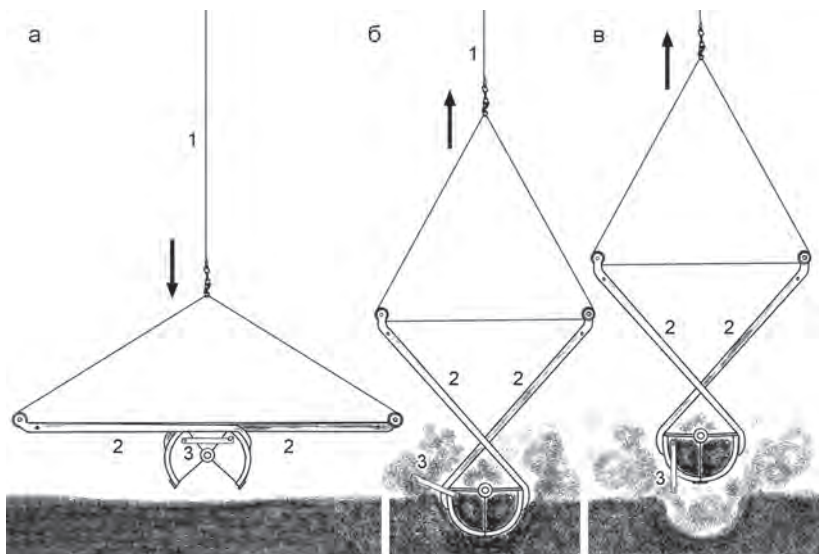


Рис. 50. Схема работы дночерпателя Ван-Вина: а — в открытом состоянии разведённые в стороны рычаги поддерживаются щеколдой, б — при контакте с дном трос провисает, щеколда падает вниз, в — при поднятии дночерпателя трос натягивается, и створки ковша смыкаются; 1 — трос, 2 — рычаги ковша, 3 — щеколда.

Все типы дночерпателей имеют один существенный недостаток — даже при открытых окошках на верхней панели прибор во время спуска неизбежно создаёт перед собой волну. Даже на самой малой скорости спуска эта волна вымывает из-под дночерпателя поверхностный слой осадка вместе с находящимися в нём организмами. Второй недостаток дночерпателей — полукруглые в сечении половинки ковша, смыкаясь, сдвигают слои грунта, нарушая вертикальную стратификацию (рис. 51).

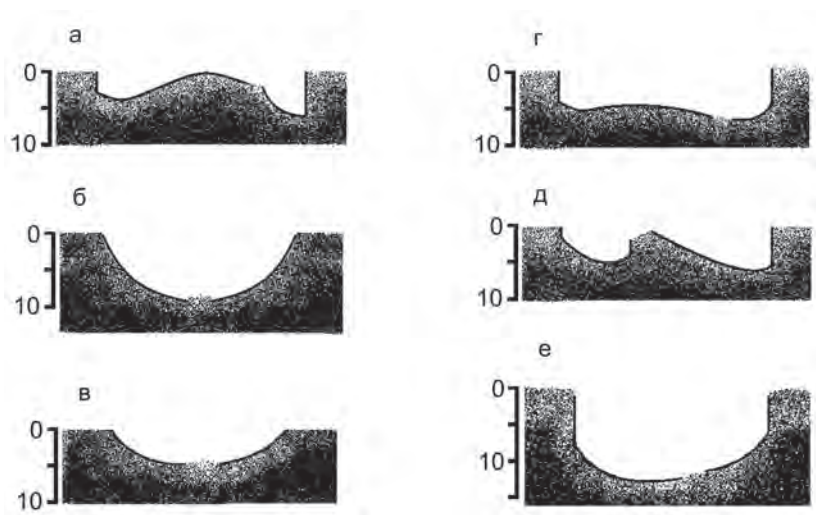


Рис. 51. Особенности работы разных типов дночерпателей: а — след, оставляемый на субстрате дночерпателем Петерсена, б — дночерпателем Смита-Макинтайра, в — дночерпателем Дзя, г — дночерпателем Ван-Вина (short-arm warp-rigged), д — дночерпателем Ван-Вина (chain rigged), е — дночерпателем Ван-Вина (long-arm warp-rigged) (по: Eleftheriou, McIntyre, 2005, с изменениями).

Бокс-кореры. Бокс-кореры, или коробчатые дночерпатели, состоят из металлического ящика и закрывающего его снизу ножа. Сверху ящик при подъеме закрывается крышками. Существует несколько модификаций бокс-кореров (UNSEL, Mark и др.), разработанных для отбора проб с больших глубин. Это массивные приборы, весом до полутонны, предназначенные для работы с больших судов (рис. 47А, рис 52).

Все модели бокс-кореров обладают меньшим лобовым сопротивлением, чем дночерпатели, поэтому не так сильно нарушают поверхностный слой осадка при взятии проб. Кроме того, осадок в бокс-корере остается неподвижным. Бокс-кореры больших размеров (площадью от 0,25 м²) достаточно успешно применяются не только для количественного отбора мейобентосных проб, но и для изучения мелкомасштабной пространственной структуры. Они позволяют одновременно отбирать серии проб мейобентоса и проводить анализ различных факторов среды в одних и тех же пробах.

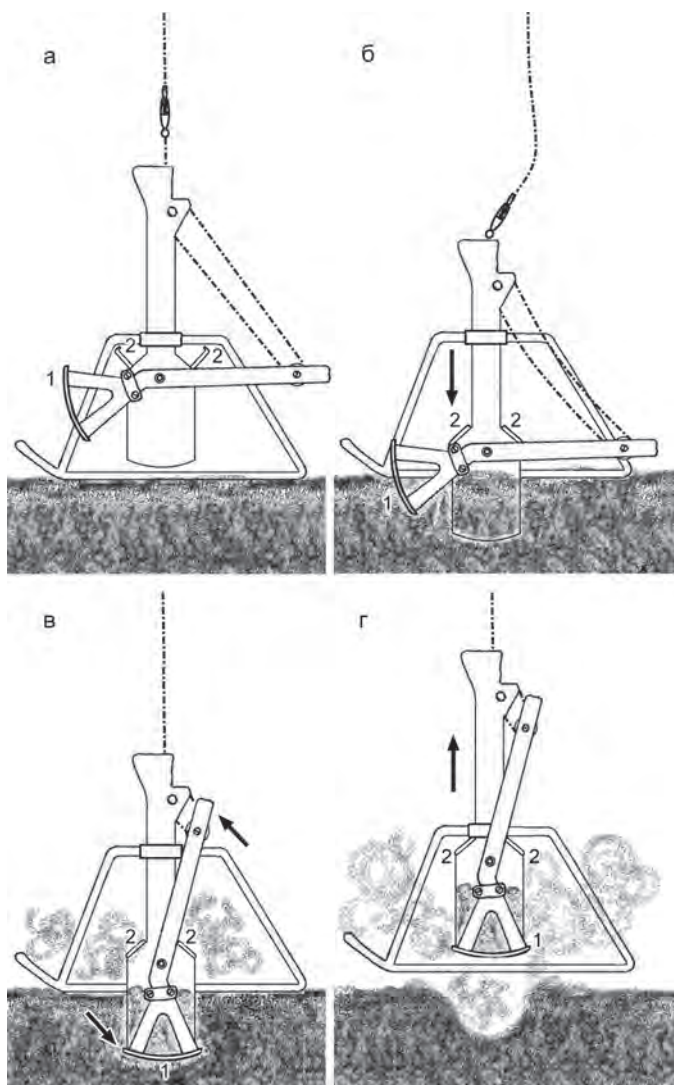


Рис. 52. Схема работы бокс-корера: а — в открытом состоянии натянутый трос не даёт ножу опуститься, б — коробка входит в грунт, крышки закрывают коробку сверху, в — трос натягивают и нож закрывает коробку снизу, г — закрытый бокс-корер поднимается наверх; 1 — нож, 2 — откидные крышки.

Миниатюрный вариант бокс-корера — дночерпатель Экмана-Берджа площадью 0,01 м² часто используется в пресноводной гидробиологии и вполне пригоден для отбора мейобентосных проб на илистых грунтах на малых глубинах. Вес прибора менее 10 кг, что позволяет работать с ним без лебёдки с небольших шлюпок, надувных лодок и т.п. После подъёма можно открыть верхние крышки и отобрать трубкой пробы с относительно ненарушенной стратификацией осадка.

Трубчатые пробоотборники. Наиболее совершенной конструкцией для отбора ненарушенных проб донных осадков и придонной воды следует считать мультикорер конструкции Барнета (Barnet et al., 1984) и его модификации. Он представляет собой штатив высотой около двух с половиной метров, в центре которого расположена кассета с грузом и 10–12 пластиковыми трубками диаметром 6–10 см и длиной 50–60 см, открытыми с обоих концов (рис. 47Б). 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 (рис. 53). В результате на палубу поднимают серию практически ненарушенных колонок грунта вместе со слоем придонной воды.

Недостатки мультикорера Барнета — габариты и вес, достигающий нескольких центнеров. Поэтому работа с ним возможна только на достаточно больших исследовательских судах. Облегчённый вариант — миникорер — с 4–6 трубками и без штатива весит менее 100 кг (рис. 54А). Работать с ним можно и на небольших судах. Недостаток миникорера заключается в том, что скорость его падения на грунт определяется только возможностями лебедки.

Для работы с небольшими судами и лодками разработана облегченная конструкция — каяк-корер (рис. 54Б). Он представляет собой одну трубку мультикорера с верхней крышкой и небольшим грузом. Трубка опускается на тросе с лебедки или вручную на капроновом конце, при контакте с грунтом верхняя крышка захлопывается, и колонка грунта вместе с придонной водой удерживается за счёт внутреннего давления в трубке. Это прибор позволяет получать пробы с глубин 10–30 м. Отсутствие нижней крышки приводит к частым потерям проб при подъёме.

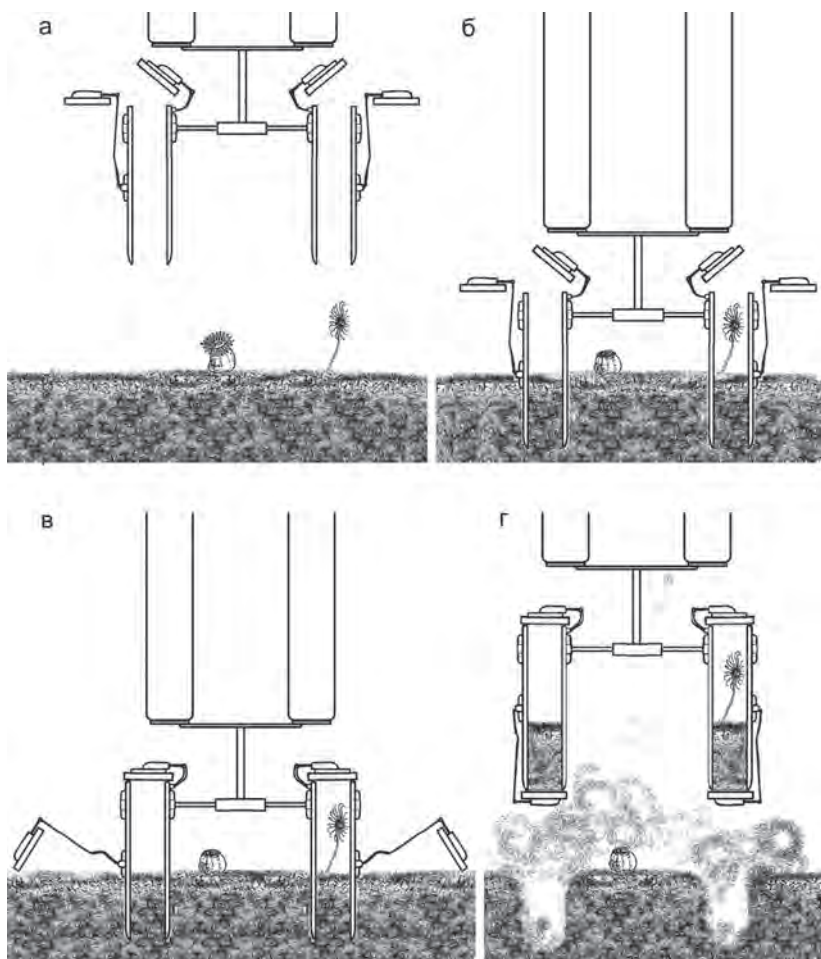


Рис. 53. Схема работы мультикорера: а — прибор установлен на дно, б — трубки опускаются под весом груза и входят в грунт, в — при натяжении троса пружинный механизм закрывает трубки верхними крышками, г — прибор начинает подниматься, трубки выходят из грунта и закрываются нижними крышками через систему шарниров.

Этого недостатка лишена трубка Неймисто, снабжённая крылом с нижней крышкой (рис. 54В). При спуске сопротивление воды удерживает крыло с крышкой в вертикальном положении, а при подъё-

ме прижимает к трубке, закрывая нижний край трубки. Другие модификации геологических трубок (БГК, ГОИН и пр.) для отбора мейобентосных проб непригодны — они разрушают поверхностный слой осадка.

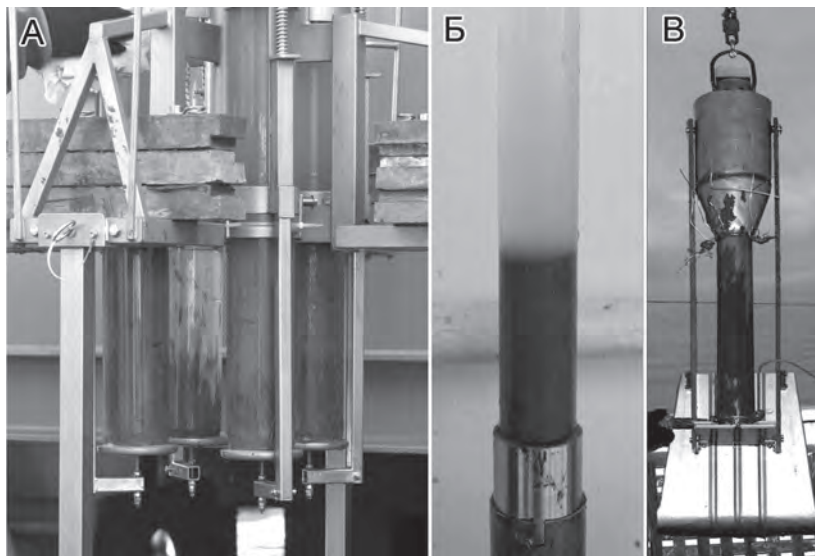


Рис. 54. Модификации мультикорера Барнета: А — мини-корер с четырьмя трубками, Б — каяк-корер, В — трубка Неймисто.

После подъёма трубок на палубу их закрепляют на штативе, через мелкое сито сливают придонную воду для отбора нектобентонических 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 см² на глубину 5–10 см.

Для анализа вертикального распределения организмов в грунте используют послойный (с точностью до 0,5–1,0 см) отбор подпроб: колонку грунта медленно выдавливают из шприца над серией стоящих на столе банок, последовательно отрезая нужные слои грунта от нижнего к верхнему. Пробы, собранные на консолидированных донных осадках, этим способом можно разделять на слои до 0,5 см.

Для тонкого анализа вертикального распределения организмов в слабоконсолидированном осадке используют метод глубокой заморозки колонки — сразу же после отбора пробу помещают в морозильную камеру с температурой не выше $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$. Замороженную колонку грунта разрезают на слои, размораживают и фиксируют. Это позволяет более точно разделить пробу на вертикальные слои (особенно в случае жидких илов или крупного песка).

Эпибентосный трал. Эпибентосный трал представляет собой закреплённый внутри металлической рамы мешок из мелкого газа. Рама снабжена широкими полозьями, не позволяющими ей проваливаться в донный осадок. Скользя по поверхности осадка, эпибентосный трал собирает преимущественно подвижную эпифауну и нектобентос вместе с тонким слоем поверхностных отложений. Часто на одной раме крепятся два мешка, один над другим — один собирает поверхностный грунт, второй улавливает только животных из придонного слоя воды.

Для отбора качественных проб на мягких грунтах на небольших (до сотен метров) глубинах может быть использован облегченный вариант эпибентосного трала: небольшая лёгкая рама с полозьями несет мешок из мелкого (60 мкм) газа. В литературе этот трал упоминается под названиями «эпибентосный», «гипербентосный» или «сани Оккельмана».

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 тяжёлый или расположенный близко к краю трала груз заставляет сани зарываться в грунт. При слишком лёгком грузе они плывут, не касаясь дна. Опыт показывает, что небольшой гипербентосный трал размером $60 \times 60 \times 15$ 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.

Эпибентосный трал позволяет эффективно собирать мейобентос поверхностного слоя на илистых грунтах. На песчаном и каменистом грунте он неприменим. Этому тралу свойственна некоторая селективность — он хорошо улавливает мелких полихет, ракообразных, киноринх, хуже — нематод, особенно мелких или обитающих в подповерхностных слоях грунта. Поскольку при подъёме трал не зак-

рывается, в улове всегда присутствуют планктонные организмы. Об этом следует помнить при анализе видового состава фауны в таких уловах.

Морской лёд

При проведении зимних экскурсий на литораль для сбора мейобентосных животных сделать лунку во льду можно с помощью рыболовной пешни или коловорота. Если же предполагается собирать обитателей нижней поверхности и толщи морского льда (криофауну), то удобнее использовать коловорот с кольцевым ножом. Он позволяет получить колонку льда без нарушений его стратификации (рис. 55). Извлечённая из лунки колонка льда укладывается на полиэтилен и разрезается на слои ножовкой или, для качественных сборов, раскалывается ножом.

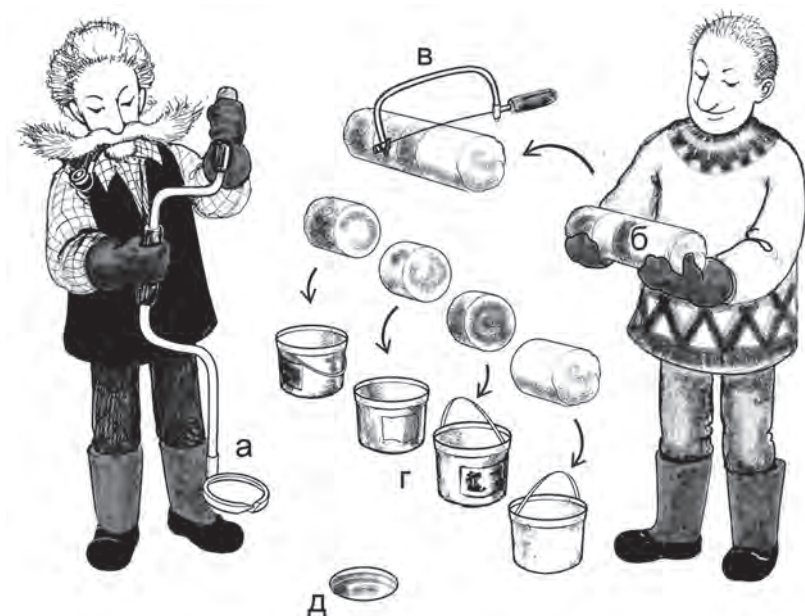


Рис. 55. Отбор проб мейобентоса из-под морского льда: а — кольцевой бур, б — колонка морского льда, в — послойное распиливание колонки льда ножовкой, г — слои льда раскладывают в разные ёмкости, д — лунка.

Для сбора мейофауны наибольший интерес представляют нижние 5–10 см льда. Этот фрагмент колонки помещают в отдельную тару (удобно использовать пластиковое ведро из-под майонеза). В лаборатории лёд растапливают при температуре +4 °C (при более высоких температурах большинство организмов быстро погибает), талую воду концентрируют на сите из мелкого газа (40 мкм) и фиксируют или переносят в чашку Петри или камеру Богорова (1927) для изучения живых организмов.

Фиксация проб

Для тотальной фиксации мейобентосных проб используется 4% раствор формальдегида с нейтральной реакцией. Для приготовления раствора используется морская вода (лучше – взятая в месте отбора проб, т.е. изотоничная локальной фауне), предварительно профильтрованная через газ не крупнее 40 мкм. Для нейтрализации всегда присутствующей в растворе формалина муравьиной кислоты к нему добавляют мел (100 г на 1 л 40%-ного формальдегида), насыщенный раствор бикарбоната натрия (NaHCO_3) или буру ($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \times 10\text{H}_2\text{O}$). Кислая реакция формалина приводит к растворению известковых структур (раковины моллюсков, фораминифер и т.п.). В хорошо нейтрализованном формалине эти структуры сохраняются достаточно долго (до года и более). Нематоды, гарпактициды, клещи могут храниться в 4%-ном формалине неограниченно долго. Слишком долгое хранение в формалине проб, предназначенных для анализа фораминифер, моллюсков и других организмов, имеющих известковые структуры, нежелательно.

При формалиновой фиксации соотношение объёма грунта к объёму фиксатора должно быть не меньше 1:5. Если нужно зафиксировать большой объём грунта в небольшой посуде, необходимо пропорционально увеличить исходную концентрацию формалина, однако злоупотреблять этим не следует.

Если предполагается, что перерыв между фиксацией материала и его обработкой будет достаточно длительным, целесообразно отбирать параллельные серии проб, фиксируя одну часть формалином, другую — 70°-ным спиртом. При спиртовой фиксации следует делать поправку на воду, содержащуюся в осадке, делая начальный раствор спирта более крепким.

Для генетического анализа тотальную пробу можно зафиксировать 96°-ным спиртом, но, чтобы избавиться от поровой воды, следует полностью заменить спирт в пробе не менее двух раз в первые сутки, и соотношение объёма грунта к объёму спирта должно быть не менее 1:10.

Для изучения фауны фораминифер и остракод можно использовать сухой материал, высушенный при температуре 30–50 °С. При этом теряется возможность распознать, какая часть организмов была живой на момент отбора проб, а какая часть представляет собой отложения мёртвых раковин.

Многие группы мейобентосных организмов, лишённые твёрдых покровов (гастротрихи, турбеллярии, мелкие полихеты, немуртины и пр.), плохо выдерживают тотальную фиксацию. В фиксированной пробе, в лучшем случае, удаётся лишь установить их присутствие с точностью до крупных таксонов, а видовая идентификация оказывается невозможной. Для детального изучения этих групп необходима разборка живого материала, если нужно — с последующей индивидуальной фиксацией нужных объектов. Способы фиксации зависят от таксона и от целей дальнейшей работы и описаны в соответствующих руководствах (Валовая, Кавтарадзе, 1993; Higgins, Thiel, 1988 и руководства по группам).

Методы экстракции организмов

При лабораторной обработке мейобентосных проб, особенно в полевых условиях, все процедуры осуществляются с водой (и морской, и пресной), предварительно отфильтрованной через газ не крупнее 40 мкм или через бумажные фильтры. При работе с проточной водой можно установить на кран в лаборатории фильтр из газа 40 мкм.

Обработка фиксированных проб

Окрашивание

Для облегчения поиска мелких организмов при разборке пробы, проба может быть предварительно окрашена красителем «Бенгальский розовый». Сухой краситель разводится в фильтрованной пресной воде в концентрации 1 г/л. Перед употреблением раствор

следует отфильтровать через газ 40 мкм, чтобы удалить нерастворившиеся частицы краски.

Фиксированная проба отмывается на сите из мелкого газа от формалина и заливается красителем. Пробу помещают в холодильник на 12–24 ч, после чего проба отмывается от краски на сите того же размера. Раствор красителя можно добавлять прямо в пробу с формалином, отмывая пробу от краски и формалина непосредственно перед разборкой.

Применение окрашивания заметно облегчает дальнейшую разборку проб под бинокляром и является обязательным для обработки количественных проб.

Окрашивание является обязательным также при работе с фораминиферами — только в окрашенной пробе можно отличить раковинки живых фораминифер, сохранявших цитоплазму в момент фиксации, от мёртвых раковин четвертичных отложений.

Флотация

Самым простым способом экстракции большинства мейобентосных организмов служит флотация — отмывка пробы в большом объёме воды. Плотность мейобентосных организмов, не имеющих раковины — около 1,13, а плотность частиц песка — 1,5–2 и более, поэтому животные медленнее опускаются на дно в сосуде с водой, оставаясь на некоторое время взвешенными в толще.

Пробу грунта помещают в сосуд с фильтрованной морской или пресной водой (для обработки пробы объёмом 50 мл годится цилиндрическая ёмкость объёмом 1–2 л), тщательно размешивают ложкой или длинным шпателем, дают воде отстояться 30–60 с, чтобы осели частицы песка, затем сливают на тонкий газ (30–60 мкм). Процедуру повторяют 3–5 раз. Сачок или сито с концентратом должно в это время находиться в воде, чтобы проба не высыхала. Концентрированную на газе пробу перемещают в чашку Петри или в банку (рис. 56).

Для концентрации пробы можно использовать сшитые из газа сачки диаметром 10–15 см или сита в металлической или пластиковой оправе с сеткой нужного размера из газа или металлической. После промывки пробы сачок выворачивается наизнанку над чашкой Петри, а концентрат с сита смывают в чашку или в банку с помощью бутылки-промывалки с фильтрованной водой.

Этот метод на протяжении долгого времени был основным для обработки проб мейобентоса, однако он плохо подходит для обра-

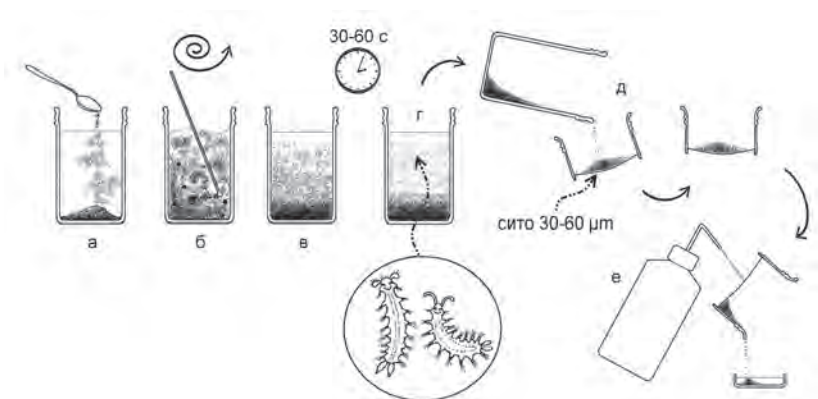


Рис. 56. Флотация: а — пробу грунта помещают в сосуд с фильтрованной морской или пресной водой, б — размешивают шпателем, в-г — дают воде отстояться 30–60 с, чтобы песчинки осели, а животные остались взвешенными в толще воды, д — воду сливают на тонкий газ, е — концентрированную на газе пробу перемещают в чашку Петри или в банку.

ботки количественных проб. Во-первых, ряд групп, обладающих раковиной (фораминиферы, моллюски, отчасти — остракоды), этим методом не выделяются или выделяются не в полной мере. Во-вторых, выделение более крупных или тяжёлых животных напрямую зависит от времени между размешиванием пробы и сливом на сито. Сокращение этого промежутка приводит к увеличению количества песка в пробе, что затрудняет разборку и ведёт к потерям организмов при подсчете, а увеличение — к заметному снижению количества животных (крупные нематоды, моллюски и пр.). Таким образом, процесс промывки пробы превращается в своего рода искусство, а результат его зависит от интуиции исследователя. Этот метод экстракции не избавляет концентрат от частиц детрита, имеющих такую же плотность, как и животные.

Центрифугирование

Для экстракции организмов из грунта в фиксированных пробах применяют также метод центрифугирования в растворе сахарозы или силикатов. В первых работах использовался раствор сахарозы (Опбе, 1978), позже стали применять коллоидные растворы на основе сили-

катов (торговые марки LUDOX® и LUDOX-SUPER®) (Jonge, Bouwman, 1977; Schwinghamer, 1981; Epstein, 1995). Может быть использован и любой другой водный коллоидный раствор силикатов (например, мы применяем LEVASIL®). Необходимым условием является плотность раствора — она должна быть выше 1,13 — средней плотности многоклеточных животных. Метод центрифугирования, 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 мин на обработку серии проб. Число обрабатываемых одновременно проб зависит от модели центрифуги, обычно — от 4 до 6.

Оптимистичные оценки предполагают, что этим методом мейобентос извлекается из грунта с эффективностью около 95% от суммарной численности (Burgess, 2001). Не извлекаются этим методом фораминиферы с агглютинированной раковинкой — их плотность не отличается от плотности частиц песка. Как и предыдущий, этот метод экстракции не избавляет концентрат от частиц детрита

Для обработки проб этим методом необходимо иметь следующее оборудование и реактивы.

Реактивы:

1. Левазил или людокс (из расчёта от 100 до 500 мл на пробу, в зависимости от объёма стаканов центрифуги и объёма проб).
2. Каолин (15 мг на пробу).

Оборудование:

1. Центрифуга, поддерживающая скорость до 4000 оборотов в минуту с объёмом стаканов от 100–150 до 500 мл. Стаканы объёмом 100–150 мл годятся для обработки пробы объёмом до 10 мл.
2. Сито с размером ячеек 32–40 мкм.
3. Бутылки-промывалки для воды и левазила (2–3 шт. объёмом на 0,25–0,5 л).
4. Весы.
5. Чайные ложки пластиковые.
6. Несколько пустых банок или контейнеров, объёмом равных стаканам для центрифугирования.

Обработка проб.

1. Подготовить пробы в количестве, равном числу стаканов в центрифуге.

2. Вылить пробу на сито 40 мкм и промыть от формалина. Слить использованный формалин в ёмкость для утилизации. Для этого использовать бутылки-промывалки или промывать проточной водой из крана, снабжённого фильтром 40 мкм.

Продолжать промывать пробу на сите до полного удаления илистых частиц, пока вода не станет чистой.

3. Используя бутылку-промывалку с левазилом, смыть пробу с сита в стакан центрифуги.

4. Добавить в стакан 4 чайных ложки каолина. Размешать. Вымыть ложку водой.

Повторить все процедуры (2–4) для следующей и остальных проб.

5. Взвесить стаканы с пробами и, доливая левазил, привести их к единому весу. Предельный вес для каждой модели центрифуги должен быть указан в её инструкции по применению.

6. Поставить стаканы в центрифугу.

Установки для центрифугирования: время — 6 мин, скорость — 4000 об./мин. Если центрифуга не поддерживает такую скорость, можно обрабатывать пробы на меньшей скорости, пропорционально увеличив время.

7. Запустить центрифугу.

8. После остановки центрифуги вынуть стакан, через сито 40 мкм слить левазил в банку для повторного использования. Слой каолина должен остаться в стакане. Хорошо промыть содержимое сита от левазила и смыть в этикетированную банку для пробы (можно использовать ту же, в которой проба была до обработки).

9. Использованный в предыдущем цикле левазил снова налить в стакан. Тщательно перемешать всё содержимое.

10. Повторить эти процедуры (8–9) с остальными пробами. Уравнять вес стаканов с пробами.

11. Поставить пробы в центрифугу и включить.

12. Повторить шаги (8–11) ещё раз.

13. Зафиксировать обработанную пробу.

14. Оставшуюся в стакане смесь грунта с каолином вынуть чайной ложкой из стакана. Если планируется дальнейшая работа с осадком (подсчет фораминифер, например), то осадок положить на сито 40 мкм, тщательно отмыть от левазила и зафиксировать в отдельной посуде.

15. Тщательно отмыть все инструменты и посуду от левазила. На воздухе левазил довольно быстро застывает в прочную стекло-

видную массу, и отмыть его с сита практически невозможно, а в жидком состоянии он легко смывается водой.

Просеивание

Просеивание (или промывка) тотальной пробы через серию сит с уменьшающимся размером ячеей позволяет отмыть пробу от мельчайших частиц пелита и разделить её на несколько фракций (рис. 57). В настоящее время наиболее широко применяется следующий размерный ряд — 500, 250, 125, 63 и 32 (или 40–42) мкм, соответствующий американской шкале гранулометрического состава грунта (шкала «фи» — «ф»). Этот метод, несмотря на большую трудоёмкость, даёт гораздо более точную оценку численности по всем группам, так как в пробе остаются все организмы крупнее 32 мкм, независимо от их плотности и веса. Вместе с организмами в пробе остается и большая часть грунта (меньше — в пробах с илов, больше — в пробах из песчаных биотопов). Разделение грунта и организмов на несколько фракций облегчает дальнейшую разборку пробы под биокуляром.

Для обработки проб этим методом необходимы:

1. Комплект металлических сит (500, 250, 125, 63 и 32 (или 40)) мкм. Для обработки проб объёмом до 50–80 мл удобно использовать сита диаметром 7–10 см.

2. Пластиковые контейнеры объёмом около 1 л — 2 шт.

Сито должно свободно помещаться в контейнере, а высота стенок контейнера должна быть немного больше высоты оправы сита.

3. Бутылки-промывалки для воды объёмом 0,5 л — 2 шт.

4. Чашки Петри с крышками — 5 шт. На крышках нанести маркировку, соответствующую размеру сита — 500 мкм, 250 мкм и т.д. Дно чашек должно быть расчерчено параллельными линиями на ширину поля зрения при том увеличении, при котором будет обрабатываться данная фракция пробы.

Процесс обработки пробы:

1. Поставить сито с минимальной ячейей (32 или 40 мкм) в контейнер.

2. Пробу вылить из банки на сито. Держа сито над контейнером, отмыть пробу от фиксатора или краски, если она была окрашена.

3. Переставить сито с пробой во второй контейнер, фиксатор или краску вылить в бак для утилизации, контейнер вымыть.

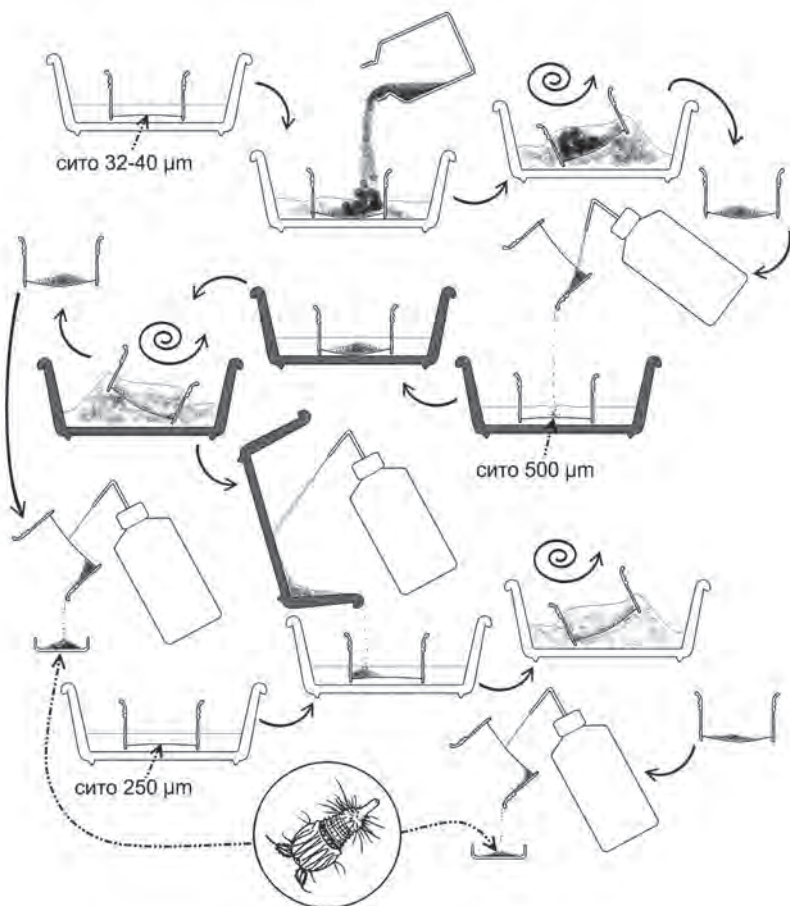


Рис. 57. Промывка пробы на серии сит.

4. Поставить в вымытый контейнер сито с самой крупной ячейкой (500 мкм). Аккуратно смыть в него всё содержимое мелкого сита с помощью бутылки-промывалки, наклоняя мелкое сито над крупным и смывая осадок струёй со стороны дна.

5. Взять крупное сито и промыть его содержимое над контейнером. Фракцию, оставшуюся на сите, смыть в чашку Петри с маркировкой 500 мкм.

6. Поставить сито 250 мкм в свободный контейнер. Аккуратно перелить содержимое контейнера из-под сита 500 мкм на сито 250 мкм, смыть осадок со дна и стенок контейнера в сито. Держа сито 250 мкм над контейнером, промыть его содержимое. Осадок с сита слить в чашку Петри с маркировкой 250 мкм.

7. Повторить процедуры последовательно с ситами 125, 63 и 32 (40) мкм.

8. Содержимое контейнера из-под самого мелкого сита вылить. Сита и контейнеры вымыть. Пробы перенести к бинокюлю для подсчёта и отбора организмов.

Выбор того или иного метода экстракции организмов зависит от целей исследования и состава донных осадков в пробе. В самом общем виде, можно рекомендовать следующую стратегию — использовать метод флотации или центрифугирования для крупно-, средне- и мелкозернистых слабозаиленных песков, для илистых песков и алевритов предпочтительнее центрифугирование проб, для илов — просеивание.

Экстракция живых организмов из грунта

Для экстракции живых организмов из илистых осадков вполне пригодна *методика просеивания* на серии сит, по той же схеме, что и для фиксированных проб. При бережной промывке морской водой организмы вполне сохраняют свою жизнеспособность.

Возможно предварительное окрашивание живой пробы красителем «Бенгальский розовый», разводимым в этом случае фильтрованной морской водой. Применение краски для живого материала облегчает поиск организмов, но может затруднить дальнейшее микроскопирование живых форм.

Метод флотации

Метод флотации в морской воде пригоден для живых проб, однако многие мейобентосные организмы, особенно обитающие на прибойной литорали, обладают развитыми органами прикрепления и успешно сопротивляются выделению.

Добиться отделения живых организмов от частиц грунта можно *временной наркотизацией*. Для этого можно использовать крат-

ковременное (на 5–10 мин) помещение пробы в пресную воду. Затем проба отмывается методом флотации в морской воде. Осмотический шок заставляет организмы отцепиться от частиц грунта, но может приводить к разрушению наиболее нежных форм (турбеллярии, гас-тротрихи, полихеты). С другой стороны, многие литоральные организмы хорошо адаптированы к колебаниям солёности и не теряют способности к прикреплению в пресной воде.

Более универсальным способом является наркотизация изотоническим раствором хлорида магния. Для получения раствора, изотоничного океанической воде, хлорид магния разводится в концентрации 73,2 г $MgCl_2$ на 1 л пресной воды. Для приготовления раствора, изотоничного беломорской воде, концентрация составляет 50 г/л. На практике затруднение в расчёте концентрации связано с тем, что из-за высокой гигроскопичности исходное вещество быстро насасывает воду и, даже в закрытой посуде, переходит из сухого состояния в состояние перенасыщенного раствора. При использовании такого перенасыщенного раствора $MgCl_2$ изотоничную беломорской воде концентрацию можно получить при разведении 100 мг $MgCl_2$ в 1 л пресной воды.

Проба осадка помещается в сосуд с раствором $MgCl_2$ из расчёта 1 л раствора на 100 мл грунта и тщательно размешивается. Через 5–10 мин раствор сливают через газ с ячейёй не менее 40 мкм в другую ёмкость (раствор можно использовать повторно), и пробу заливают фильтрованной морской водой. Далее пробу несколько раз промывают, размешивая в морской воде, и концентрируют взвесь в сачке из газа, так же, как и в случае с фиксированным материалом.

Методы промывки на сериях сит или флотации в морской воде (рис. 56, 57) являются универсальными и позволяют извлекать животных всех групп практически полностью. Для селективной экстракции отдельных групп организмов применяется ряд специальных методов.

Специальные методы экстракции

Метод Улига

Метод Улига (Uhlig, 1964) — термическая экстракция мейобентоса из проб грунта. Этот метод изначально был разработан для экстракции микробентоса и применяется, преимущественно в исследованиях песчаных грунтов литорали.

Для того, чтобы экстрагировать мейобентос методом Улига, используют цилиндр диаметром 3–6 см и длиной 7–10 см, закреплённый вертикально над столом. Нижний срез цилиндра должен быть закрыт сеткой с достаточно крупной ячейкой, чтобы через неё свободно проходили мейобентосные организмы, но не высыпался грунт. В большинстве случаев используется газ с ячейкой 100–250 мкм. На сетку кладут пробу грунта так, чтобы она плотно заполняла цилиндр на половину его высоты. На грунт помещают морской лёд, полученный заморозкой фильтрованной морской воды. На стол под цилиндром ставят чашку Петри так, чтобы нижний край цилиндра оказался в 1–2 см над ней. Избегая охлаждения, животные мигрируют к нижней поверхности осадка, где подхватываются током талой воды и смываются в чашку Петри (рис. 58, 59). В оригинале (Uhlig, 1964) автор рекомендует опускать цилиндр до поверхности воды, в этом случае животные могут активно мигрировать из грунта (рис. 58 д).

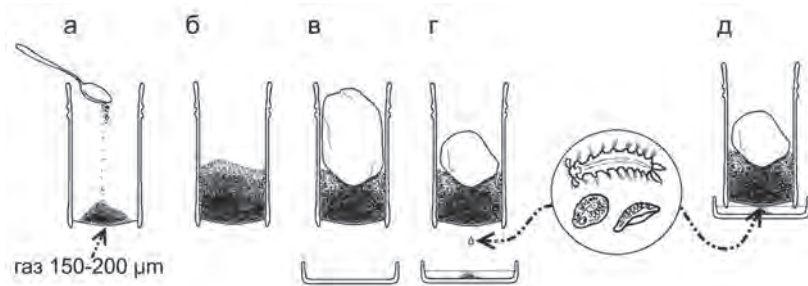


Рис. 58. Экстракция мейобентоса методом Улига: а — цилиндр, нижняя часть которого закрыта газом с ячейкой 100–250 мкм, удерживающим грунт, но дающим свободно проходить мейобентосным организмам, б — пробу грунта закладывают в цилиндр так, чтобы она полностью заполняла цилиндр на половину его высоты, в — на грунт помещают морской лёд, г — д — животные, избегая охлаждения, мигрируют к нижней поверхности осадка, где смываются в чашку Петри током талой воды.

Метод Улига обладает большой избирательностью — он позволяет эффективно извлекать мелкие подвижные формы. Достоинство метода — минимальное воздействие на животных, это один из самых щадящих методов экстракции. Из крупнопесчаных беломорских литоральных осадков этим методом успешно извлекаются гаст-

ротрихи, турбеллярии, гарпактициды, мелкие олигохеты, в меньшей степени — нематоды и тихоходки. Клещи-галакариды практически не экстрагируются, так же, как и фораминиферы. На сильно заиленных грунтах и на илах этот метод работает плохо, так как с водой вымывается большое количество ила, затрудняющего просмотр пробы.

Метод Улига в модификации И.В. Бурковского. Грунт, помещённый в цилиндрический сосуд с дном из мелкого газа, «мягко» промывается охлаждённой фильтрованной водой, экстракция осуществляется потоком воды. Для этого грунт слегка утрамбовывают и накрывают сверху фильтровальной бумагой. На неё аккуратно наливают небольшое количество фильтрованной морской воды, током которой организмы выносятся из грунта. Чашки Петри вынимают из-под цилиндра, заменяя чистыми, и просматривают под биноклем. Воду периодически доливают до тех пор, пока в чашках перестают встречаться живые организмы.

Модификация метода разработана И.В. Бурковским специально для выделения инфузорий из песчаных и слабо заиленных осадков. Этот метод обеспечивает практически полную экстракцию инфузорий из грунта и принят как основной метод количественного изучения цилиатоценозов. В отношении других групп организмов он обладает ещё большей селективностью, чем использование льда.



Рис. 59. Выделение мейобентоса методом Улига в полевой лаборатории. Цилиндр, сделанный из 100-мл шприца, закрыт снизу крупным газом и до половины заполнен песком. Сверху лежит морской лёд. Талая вода стекает в расчерченную на квадраты чашку Петри.

Термоэлектор

Метод термической экстракции организмов из морских осадков при помощи термоэлектора заимствован из почвенной зоологии. Термоэлектор представляет собой широкую воронку, в которую уложен крупноячеистый газ. На газ тонким слоем помещают пробу грунта. Под воронкой укрепляется пробирка с фиксирующим раствором, а над воронкой устанавливается лампа. Отрицательные термо- и фототаксис заставляют животных мигрировать вниз (рис.60). В морских исследованиях этот метод применяется в супралиторали и на верхней литорали, при обработке проб из ризосферы высших растений, где другие методы обработки дают худшие результаты.

Вариант конструкции электора — на трубку воронки надевается 5-сантиметровый отрезок резиновой трубки, в другой конец которой вставлена пробирка. Дно воронки застилают крупноячеистым (100–250 мкм) газом, на газ помещают пробу грунта, вся конструкция заполняется фильтрованной водой так, чтобы пробирка, трубка и нижняя часть воронки были заполнены, и вода доходила до середины слоя грунта. Воронка с грунтом устанавливается на штативе

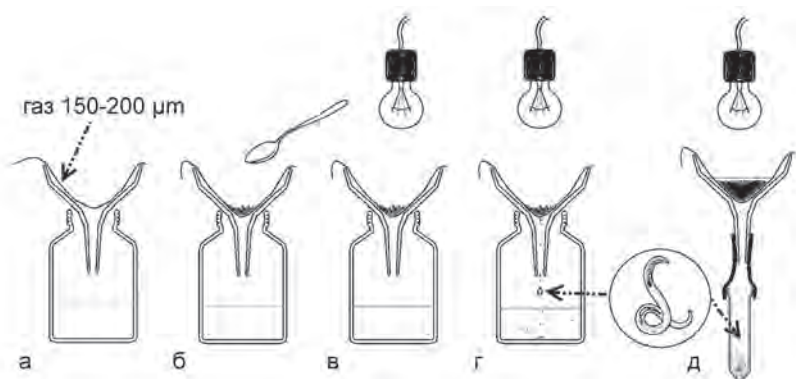


Рис. 60. Термоэлектор: а — воронка, в которую уложен газ 150–200 мкм, устанавливается на банку с фиксирующим раствором, б — на газ тонким слоем помещают пробу грунта, в — над воронкой устанавливается лампа, г — избегая нагревания, животные мигрируют вниз, и попадают в банку с фиксатором, д — вариант конструкции электора: на трубку воронки надет кусок резиновой трубки, в другой конец которой вставлена пробирка; пробирка, трубка и нижняя часть воронки заполнены фильтрованной морской водой.

под лампой. Для экстракции нематод такая конструкция оказалась более эффективной.

Как и метод Улига, термоэкстракция в эклекторе для мейобентоса не является количественным методом.

Адсорбция на поверхностную пленку воды

Покровы представителей некоторых нелиторальных групп мейобентоса (особенно киноринх, танаид, мелких амфипод) легко при-

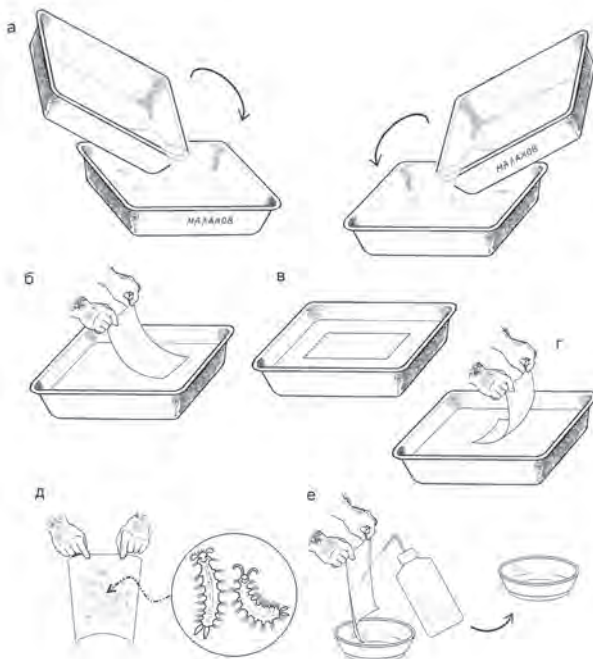


Рис. 61. Адсорбция на поверхностную плёнку: а — проба грунта помещается в широкий таз с водой и перемешивается переливанием из одного таза в другой, б — на поверхность воды опускают лист белой бумаги, в — животные, прилипшие к поверхностной плёнке воды, приклеиваются к бумаге, г — лист бумаги аккуратно поднимают за край, д — животные остаются на бумаге, е — прилипших животных осторожно смывают слабой струёй в чашку Петри.

липают к поверхностной плёнке воды. На этом свойстве основан метод экстракции, предложенный Р. Хиггинсом. В простейшем варианте проба грунта помещается в широкий таз с водой. Перемешивая, пробу переливают из одного таза в другой несколько раз, в результате чего животные вымываются из грунта и прилипают к поверхностной плёнке воды. Затем на поверхность воды опускают лист белой бумаги так, чтобы он полностью лёг на поверхностную плёнку, и аккуратно поднимают за край. Животные остаются на бумаге, и их смывают слабой струёй воды в чашку Петри (рис. 61).

Модификация метода: пробу помещают в ведро с водой и на дно опускают шланг от баллона со сжатым воздухом и пропускают воздух через воду. С пузырьками воздуха животные поднимаются к поверхности и прилипают к поверхностной плёнке, откуда их снимают так же, как и в предыдущем случае.

Этот метод не является количественным, применяется он, прежде всего, для экстракции киноринх, также применим для мелких артропод и сублиторальных тихоходок.

Промывание пробы водой, насыщенной углекислым газом

Промывание пробы водой, насыщенной углекислым газом может быть рекомендовано для эффективной экстракции галакарид. Обычно используют бытовые сифоны для приготовления газированной воды: проба заливается пресной газированной водой на несколько минут, потом несколько раз промывается морской водой, а взвесь концентрируется в сачке из газа. Метод применим как пробам донных осадков, так и к пробам макрофитов.

Обработка проб макрофитов

Для выделения мейобентосных животных из проб макрофитов можно рекомендовать несколько способов — отмывка талломов в морской воде, наркотизация (пресной водой или хлоридом магния).

Для нитчаток единственным количественным методом является тотальный разбор под бионокулярном. Для определения качественного состава фауны кусок водорослевого мата можно поместить в раствор хлорида магния, затем перенести в чашку с морской водой, слегка прополоскать в ней и отжать в чашку Петри.

Подсчёт организмов в количественных пробах

Обработка количественных проб производится под бинокляром на увеличении 20×–40× (рис. 62). Очень удобны бинокляры с переменным увеличением (зумом). В зависимости от характера осадка и вкуса исследователя используется верхний свет или верхний свет в комбинации с нижним. Использование только нижнего освещения не всегда удобно, так как чаще всего даже отмытые пробы содержат много минеральных частиц и детрита, затрудняющих разборку.



Рис. 62. Рабочее место для разбора мейобентосных проб: 1 — бинокляр, 2 — осветитель, 3 — камера Богорова, 4 — счётчик форменных элементов крови, 5 — протокол разборки, 6 — самодельная препаровальная игла из акупунктурной иголки и пипеточных носов, 7 — пластиковые пипетки, 8 — солонки, 9 — бутылка-промывалка с фильтрованной морской водой.

Для разборки количественных проб используют камеру Богорова или чашки Петри с нанесённой на дно разметкой, соответствующей ширине поля зрения при рабочем увеличении. Если организмы выделялись из проб методом просеивания на серии сит, удобно

иметь набор чашек Петри, размеченных под разные увеличения для разборки разных фракций (рис. 62, 63).

При обработке количественных проб весь объём пробы просматривается под бинокляром полностью. Количественной обработке могут быть подвергнуты и пробы, собранные как качественные, т.е. без привязки к определённой площади или объёму субстрата. Тотальный подсчет всех организмов в такой пробе или её части позволяет рассматривать полученную выборку как репрезентативную коллекцию и применять для её обработки широкий ассортимент статистических методов (Песенко, 1982), основанных на относительном обилии видов или крупных таксономических групп.

Для экспресс-анализа соотношения таксономических групп в пробе можно произвести подсчёт организмов в нескольких непересекающихся полях зрения (5–10), случайным образом передвигая чашку под бинокляром. Зная отношение диаметра поля зрения на рабочем увеличении к диаметру чашки Петри, можно пересчитать результат для всей пробы с известной точностью.

Результаты разборки количественной (если необходимо, и качественной) пробы заносятся в протокол разборки (см. Приложение: «Протокол разборки количественной пробы»). В зависимости от це-

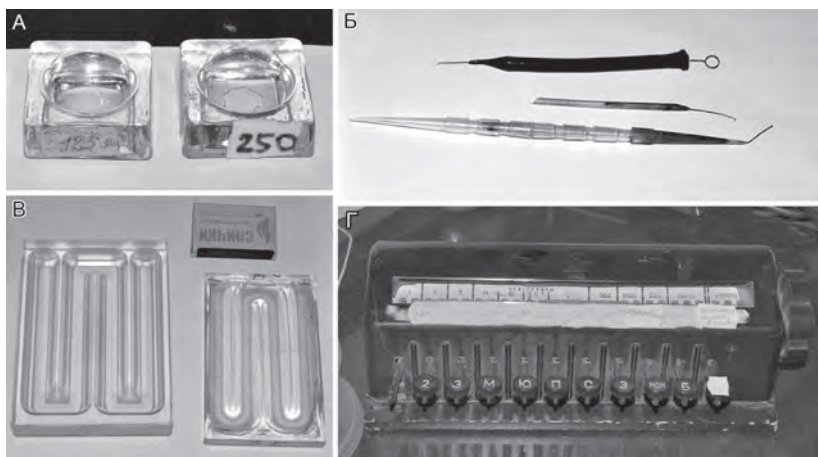


Рис. 63. Инструменты для разборки проб: А — солонки, Б — иглы, В — камеры Богорова, Д — счётчик форменных элементов крови для одновременного подсчета разных групп организмов.

лей работы, организмы всех или только интересующих таксономических групп извлекаются для дальнейшего микрокопирования. Для извлечения организмов используют тонкие иглы с загнутым концом в специальных держателях (подходят энтомологические иглы-минуции или иглы для акупунктуры, продающиеся в аптеках) и пипетки с тонко оттянутым носиком, пластиковые или стеклянные. Придать нужную форму игле можно, изогнув кончик тонким пинцетом. Носик пластиковой пипетки легко вытянуть до нужного диаметра, слегка разогрев её в пламени свечи или горелки (рис. 63).

Для таксономического анализа массовых групп (прежде всего, нематод) из пробы безвыборочно извлекают какую-то часть особей, обычно 200–300 экземпляров, а остальных только подсчитывают в пробе. Представителей менее многочисленных таксонов, если планируется их дальнейшая таксономическая обработка, выбирают всех.

Изготовление микропрепаратов и подготовка животных к микрокопированию

Точное определение большинства мейобентосных форм (иногда – даже на уровне крупных таксонов) невозможно без использования светового микроскопа с большим увеличением. Микрокопированию можно подвергать как живые организмы, так и препараты, изготовленные из фиксированных особей.

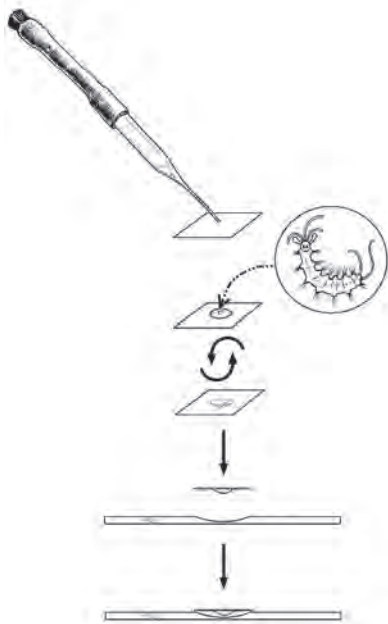
Работа с живым материалом

«Давленный препарат». Самый простой способ для быстрого осмотра мелких форм под микроскопом — это приготовление препарата в капле морской воды под покровным стеклом. На предметное стекло нанести каплю воды, переместить туда нужный экземпляр и аккуратно накрыть покровным стеклом. Так можно поступать с очень мелкими животными (инфузориями, турбелляриями, нематодами). Для форм толще 10–30 мкм этот способ непригоден, они будут раздавлены покровным стеклом.

Препарат на пластилиновых ножках. Для более крупных организмов покровное стекло снабжается небольшими «ножками» из пластилина. Для этого достаточно аккуратно коснуться кусочка пла-

стилина уголками покровного стекла. Аккуратно опустить стекло на каплю и слегка нажать толстой иглой на углы, так, чтобы организм в капле касался и предметного, и покровного стекл одновременно, но не был сплюснен. Такой препарат можно сохранять некоторое время на холоде во влажной камере (закрытая крышкой чашка Петри с уложенной на дно влажной фильтровальной бумагой).

Обездвиживание. Далеко не всегда удаётся хорошо рассмотреть живой и подвижный организм на препарате. Для обездвиживания и фиксации живых объектов можно использовать хлорид магния (изотонический раствор) или спирт в слабой концентрации. Можно сразу переносить объект в каплю раствора хлорида магния, или, познакомившись с подвижным объектом, заместить морскую воду изотоническим раствором $MgCl_2$. Для этого на предметное стекло рядом с краем покровного наносится капля раствора так, чтобы она краем касалась жидкости под покровным стеклом. Затем кусочком фильтровальной бумаги с противоположной от капли стороны отсасывают воду из-под покровного стекла, замещая её раствором. Лучше делать это под бинокляром, чтобы случайно не потерять объект вместе с морской водой.



Препарат в «висячей капле». Наблюдать характер движения мелких животных можно в «висячей капле»: капля воды с объектом наносится на покровное стекло, затем покровное стекло аккуратно переворачивается и помещается на предметном стекле с лункой так, чтобы капля не касалась краёв и дна лунки (рис. 64).

Рис. 64. Препарат в висячей капле.

Изготовление постоянных препаратов

Детально изучить наружное и внутреннее строения многих групп мейобентоса можно только на постоянных препаратах, определённым образом подготовленных.

Существует большое число методов изготовления постоянных препаратов для различных таксономических групп животных и разных задач исследования. Они подробно изложены в соответствующих общих руководствах по микротехнике и в определителях таксономических групп. Здесь мы приведём только несколько наиболее обычных способов подготовки образцов и изготовления препаратов, применяемых в практике мейобентосных исследований.

Проводка в глицерин. Для приготовления постоянных микропрепаратов фиксированный объект следует заключить в среду. Наиболее универсальной средой для микроскопирования служит глицерин. Замещая воду в тканях, глицерин не только консервирует объекты, но и просветляет их, делая ткани более прозрачными.

При перемещении из воды или спирта в глицерин из-за разницы плотности большинство организмов теряет свою форму, часто — необратимо. Для мягкой проводки нужно постепенно повышать концентрацию глицерина в растворе, чтобы он успевал заместить воду в тканях. В качестве самого мягкого способа проводки можно рекомендовать жидкость Зайнхорста.

Состав жидкости Зайнхорста (на 100 мл раствора):

1. Глицерин — 1 мл;
2. Спирт 96° — 70 мл;
3. Дистиллированная вода — 29 мл.

Наливают 10–20 мл жидкости Зайнхорста в «солонку». В неё, по мере разборки пробы, перемещают все выбранные организмы и оставляют на сутки-двое. Чашки с жидкостью Зайнхорста можно помещать в термостат на 36 °С или оставлять при комнатной температуре. В полевых условиях, при высокой влажности приморских районов, проблемой при проводке становится не температура, а влажность воздуха. Поэтому удобнее всего использовать для проводки «сухую камеру», которую легко изготовить даже в экспедиционных условиях. На дно герметичного пластикового контейнера (хорошо подходят коробки для бутербродов, продающиеся в хозяйственных

магазинах) насыпают тонким слоем сухой силикагель (200 г на 0,5 л объёма контейнера), на него кладут пластмассовую сетчатую пластину, на которую ставят чашки с проводками. Даже в условиях влажного климата Вьетнама проводка в глицерин в «сухой камере» занимает не более двух суток при комнатной температуре.

Проводка в жидкости Зайнхорста используется для нематод, которые наиболее чувствительны к перепадам плотности среды. Она подходит практически для всех групп мейобентосных организмов. Для перевода в глицерин гарпактицид можно использовать более жесткую проводку через смесь спирта с глицерином в соотношении 1:1. В этом случае процесс занимает гораздо меньше времени.

Используются и иные среды — жидкость Фора, глицерин-желатин, канадский бальзам и другие, в том числе синтетические. Однако, по нашему мнению, глицерин является наиболее универсальной средой, подходящей для большинства групп мейобентосных организмов.

Изготовление препаратов. Изготовление глицериновых препаратов в простейшем варианте, когда не предполагается длительного (годами) хранения материала, происходит так же, как и приготовление водных препаратов с пластилиновыми ножками. На чистое предметное стекло наносится капля глицерина. В неё помещают объект или объекты (при изготовлении препаратов нематод на одно стекло удобно помещать 10 особей одного размера) и накрывают покровным стеклом с пластилиновыми ножками. Опускать стекло нужно медленно и сбоку, придерживая за край препаровальной иглой, чтобы избежать образования пузырьков воздуха. Опустив стекло, следует слегка надавить на ножки, чтобы животные в капле оказались слегка прижатыми (но не сплюсненными!) покровным стеклом. Размер капли глицерина следует подбирать так, чтобы на препарате он заполнил всё пространство под покровным стеклом, но не выступал за края. Выступившие капельки нужно аккуратно снять фильтровальной бумагой. Для лучшей сохранности препарата покровное стекло можно обвести по краю тонким слоем бесцветного лака для ногтей, который, затвердев, прочнее соединит покровное стекло с предметным и предотвратит вытекание глицерина.

При изготовлении препарата покровное стекло с объектом размещается в центре предметного. Оставшуюся свободной часть предметного стекла используют под этикетку. Можно наклеить на стекло бумажную этикетку или написать этикеточные данные несмываемым маркером.

Метод парафинового кольца. Популярным способом изготовления глицериновых препаратов стал в последнее время метод парафинового кольца (рис. 65). Для этого необходима чашка Петри с застывшим парафином, спиртовая или газовая горелка, металлическая трубка диаметром 1 см, достаточно толстостенная (2–3 мм), глицерин и, желательнo, нагревательный столик.

Металлическую трубку сильно нагревают в пламени спиртовки и опускают вертикально в чашку Петри с парафином, так, чтобы на нагретой трубке оказался тонкий слой парафина в 1–2 мм. После этого быстро касаются предметного стекла трубкой, держа её строго вертикально и слегка поворачивая вокруг оси. На предметном стекле остаётся кольцо из парафина толщиной 1–2 мм и высотой примерно 0,3–0,5 мм. В центр этого кольца кончиком препаровальной иглы наносят маленькую (меньше, чем в предыдущем случае) каплю глицерина. В неё перемещают нужные объекты, накрывают покровным стеклом (аккуратно, без пузырьков воздуха) и нагревают на столике при 60–80 °С, или быстро пронося через пламя спиртовки. Парафин, расплавляясь, заполняет свободное место и со всех сторон окружает глицериновую каплю. Важно не допустить кипения глицерина при нагревании готового препарата — препарат будет безнадежно испорчен.

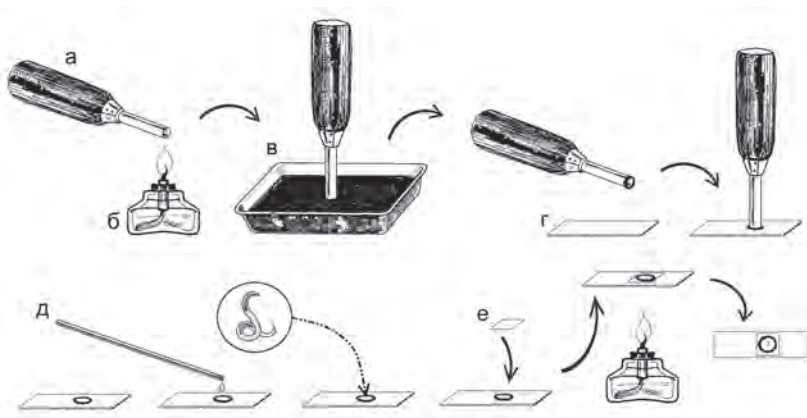


Рис. 65. Метод парафинового кольца: а — трубка, б — спиртовая горелка, в — ванночка с парафином, г — стеклянная палочка, д — предметное стекло, е — покровное стекло.

Искусство изготовления таких препаратов заключается в правильном подборе размера капли глицерина — чтобы на получившемся препарате объекты не плавали, но были лишь слегка придавлены покровным стеклом. Для надёжности застывшие препараты можно обвести по краю покровного стекла лаком для ногтей. Вместо чистого парафина применяют также смесь парафина с воском, примерно в равных долях. Считается, что эта смесь плотнее герметизирует препарат.

Шарики и капилляры. Чтобы предотвратить излишнее сжатие объекта покровным стеклом, под стекло можно подкладывать стеклянные шарики или обломки стеклянных капилляров. Для каждого препарата подбирают 4–5 стеклянных шариков нужного диаметра (для нематод — $2/3$ от диаметра тела червя) и располагают их по краям глицериновой капли. Промышленно выпускаются шарики



Рис. 66. Хранение препаратов: А — картонный планшет, Б — пластиковая коробка для препаратов, В — правильное хранение коробок с глицериновыми препаратами в вертикальном положении.

диаметром 10–30 мкм, 30–60 мкм и более крупные. Вместо шариков можно использовать обломки стеклянных капилляров нужной толщины, которые несложно приготовить самостоятельно, вытягивая стеклянные трубки в пламени газовой горелки.

Хранение и транспортировка микропрепаратов. Для хранения препаратов промышленно выпускаются различные типы картонных и пластиковых коробок, на разное количество препаратов — от 5–10 до 100 шт., а также планшеты разного размера (рис. 66). Глицериновые препараты следует хранить строго в горизонтальном положении, поэтому коробки нужно ставить вертикально.

В полевых условиях, если нет коробок в достаточном количестве, препараты можно сложить стопкой, перекладывая спичками, и крепко связать ниткой или резиновым кольцом (верхнее из стёкол нужно перевернуть покровным стеклом вниз).

Особенности работы с животными с мягкими покровами на примере турбеллярий

Турбеллярии довольно чувствительны к содержанию кислорода, поэтому обитают преимущественно в самом верхнем слое грунта на дне (первые несколько сантиметров). Перед тем, как экстрагировать микротурбеллярий из грунта, предпочтительно, чтобы пробы грунта не менее суток простояли в вёдрах, в которые они были собраны, при соответствующей температуре. Черви за это время, перемещаясь в толще грунта, сконцентрируются на поверхности, и для дальнейшей обработки можно будет использовать самый верхний слой пробы.

Чтобы экстрагировать микротурбеллярий из грунта или массы водорослей (например, нитчатки, собранной на литорали), необходимо поместить небольшое количество грунта или водорослей в изотоничный раствор $MgCl_2$ на 5 мин, а затем, тщательно перемешав, вылить взвесь (но не всю пробу вместе с грунтом целиком) в сито. Эту операцию лучше провести несколько раз с одной и той же пробой и ситами с разным размером ячеек (например, 250, 140 и 63 мкм). Сита должны быть такого диаметра, чтобы их можно было поставить в наполненную морской водой чашку Петри и рассматривать под биноклем, отыскивая турбеллярий и отлавливая их пипеткой Пастера с оттянутым носиком, т.к. турбеллярии часто застревают в ячее сита.

Крайне важно первичное исследование анатомии проводить на живых экземплярах. Животное помещают под покрывное стекло в небольшую каплю воды без «ножек» и исследуют под микроскопом.

Экспресс-анализ факторов среды

Глубина

Глубина в точке отбора проб при судовых работах определяется по судовому эхолоту, при водолазных — по компьютеру или глубиномеру водолаза, либо по эхолоту на страхующей шлюпке. При отборе проб на станции глубина может определяться однократно для станции, либо для каждой пробы отдельно, в момент касания прибором грунта. При тралении глубина определяется дважды — в моменты касания тралом грунта и отрыва трала от грунта.

За нулевую глубину, к которой приводятся глубины навигационных карт, и от которой отсчитываются высоты приливов, принимается минимально возможный уровень отлива в данном районе, т.е. наименьший уровень моря. Ноль глубин навигационных карт может не совпадать (и в большинстве случаев не совпадает) с геодезическим нулём глубин топографических карт, за который для территории России принята нулевая отметка Кронштадтского футштока (ноль глубин восточной части Финского залива Балтийского моря).

При записи показаний эхолота следует делать поправку на высоту прилива в данный момент, а перед началом работ убедиться, что в эхолоте введена поправка на заглубление антенны, или ввести такую поправку самостоятельно.

Высота над уровнем моря, продолжительность осушения и горизонт литорали

Белое море относится к морям с правильными полусуточными (лунными) приливами. Колебания уровня моря имеют период 12 ч 25 мин. Высота приливов закономерно меняется на протяжении лунного месяца — высокие (сизигийные) приливы наступают в новолуние и в полнолуние (с задержкой на один–два дня), а низкие приливы и небольшие отливы (квадратура) — на промежуточных фазах лунного цикла.

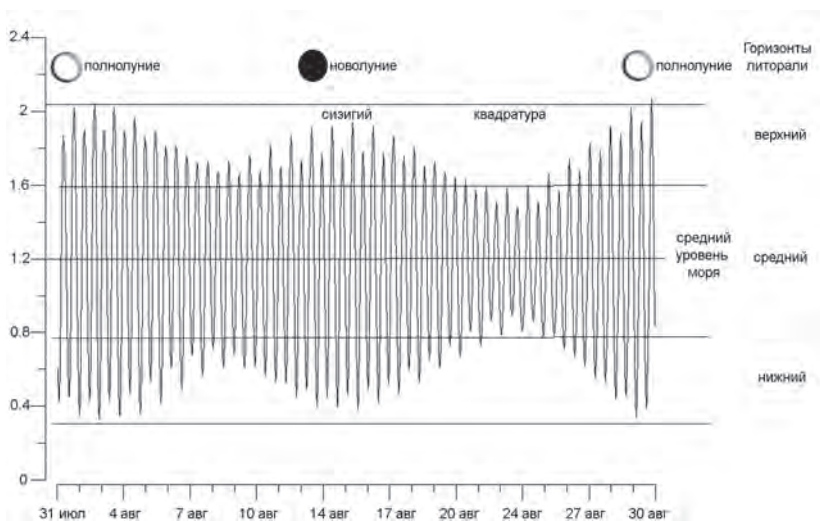


Рис. 67. Горизонты Вайана на приливной кривой для БС МГУ. Август 2011 г. На рисунке видны периоды больших (сизигийных) и малых (квадратурных) приливов.

В морях с правильными полусуточными приливами для приближенного определения высоты станции над нулем глубин удобно использовать схему зональности Вайана. Согласно этой схеме на литорали выделяются три горизонта, границами которых служат характерные точки приливной кривой. Нижний горизонт расположен между средними уровнями сизигийного отлива и квадратурного отлива, средний — между уровнями квадратурных отливов и приливов, верхний — между уровнями квадратурного и сизигийного прилива. Средний уровень моря делит средний горизонт литорали на два этажа. Для окрестностей БС МГУ характерные уровни приведены на рис. 67.

Очевидно, что условия обитания на литорали существенно различаются между нижним горизонтом, осушаемым лишь на 1–2 ч несколько раз за лунный месяц, средним, осушаемым ежедневно, и верхним, затопляемым приливом лишь изредка и ненадолго. Для обитателей толщи грунта влияние осушения отчасти смягчается капиллярными силами, удерживающими воду в грунте. Однако, различия между населением разных горизонтов литорали весьма заметны.

Определить положение точек пробоотбора относительно характерных уровней литорали можно несколькими способами. При однократной экскурсии можно ограничиться визуальной оценкой горизонтов по границам распространения характерных видов литоральной фауны и флоры. Для более точного определения можно отмечать время подъёма воды до точек собранных станций и затем установить уровни воды для этих точек по Таблицам приливов для ближайшего опорного пункта. Расстояния от уреза воды до первой точки отбора проб и расстояния между точками пробоотбора на трансекте, перпендикулярной урезу, измеряются рулеткой. Зная расстояния между точками, время их затопления и характер приливной кривой (взятый из таблиц), можно построить профиль литорали.

Таблицы приливов входят в комплект навигационных справочников всех судов Морского регистра, они переиздаются ежегодно и содержат расчётные время и высоту наступления приливов и отливов для нескольких основных опорных пунктов района плавания, поправок для большего числа дополнительных пунктов и таблицу расчёта уровней воды на промежуточных фазах прилива. Для района ББС МГУ основным опорным пунктом служит Кемь, ближайшим дополнительным — губа Лобаниха. В последние десятилетия появились компьютерные программы для расчёта приливов в разных точках Мирового океана. Наибольшей популярностью пользуется WXTide32, распространяемая свободно. Следует помнить, что таблицы (и программы) сообщают расчётные значения, локальные гидрометеорологические факторы — изменение давления, нагонный ветер и пр., могут вносить существенные изменения в расчётную величину прилива.

Другой способ определения характеристик приливной кривой — установка временного футштока — длинного шеста с нанесенными десятисантиметровыми делениями. Футшток устанавливается немного глубже предполагаемого ноля глубин, на протяжении приливного цикла каждые полчаса снимаются отсчеты уровня.

Самый простой и надёжный способ — установка вблизи района исследований мариографа. Прибор представляет собой датчик давления, погружаемый на несколько метров. Он с заданным интервалом фиксирует изменение давления водного столба, что позволяет легко рассчитать ход приливной кривой в данной точке.

При детальном исследовании участка литорали не следует ограничиваться визуальной оценкой характерных уровней. Лучше про-

вести теодолитную или нивелирную съёмку полигона. Применение теодолита позволяет построить точную схему профиля или план интересующего участка литорали с нанесёнными на нём характерными уровнями и точками пробоотбора.

Любым из перечисленных методов может быть получена привязка всех точек пробоотбора к характерным уровням литорали или к абсолютной высоте над нулём глубин, являющихся важнейшими атрибутами литоральных станций. При необходимости по этим данным может для каждой точки быть рассчитано время затопления или осушения.

Гранулометрический состав грунта

Важнейшей характеристикой среды обитания мейобентосных животных служит характер грунта. Грубая оценка донных отложений может быть сделана визуально — ил, мелкий песок, крупный песок, песок с гравием, ракушка и пр. Для более точной оценки используются методы гранулометрического анализа грунта — расчёт соотношения фракций разного размера в пробе. Самым простым является весовой метод: навеска высушенного песка просеивается через систему сит с заданными диаметрами ячеек, вес каждой фракции выражается в процентах от общего. Для стандартизации результатов в геологических лабораториях используется простое устройство, встряхивающее набор сит с определенной интенсивностью. Для получения сравнимых результатов желательно проводить этот анализ в специализированной лаборатории. Для этого на каждой станции в матерчатый мешок отбирается навеска грунта (примерно 50–100 г) и высушивается при комнатной температуре или на солнце. Высушивание проб годится только для песчаных осадков с содержанием илистой фракции не более 10%. Илистые пески и илы следует анализировать во влажном виде. Глинистые частицы слипаются при высушивании, их комки могут существенно повлиять на результат весового анализа. Пробы илистого грунта сохраняют влажными в пластиковых пакетах при низких температурах. Высушенные пробы с высоким содержанием тонких фракций требуют специальной обработки.

Весовой метод позволяет определить общее содержание тонких фракций (менее 50–60 мкм), для детального анализа мелких фракций используется влажный метод: оценка скорости оседания взвеси

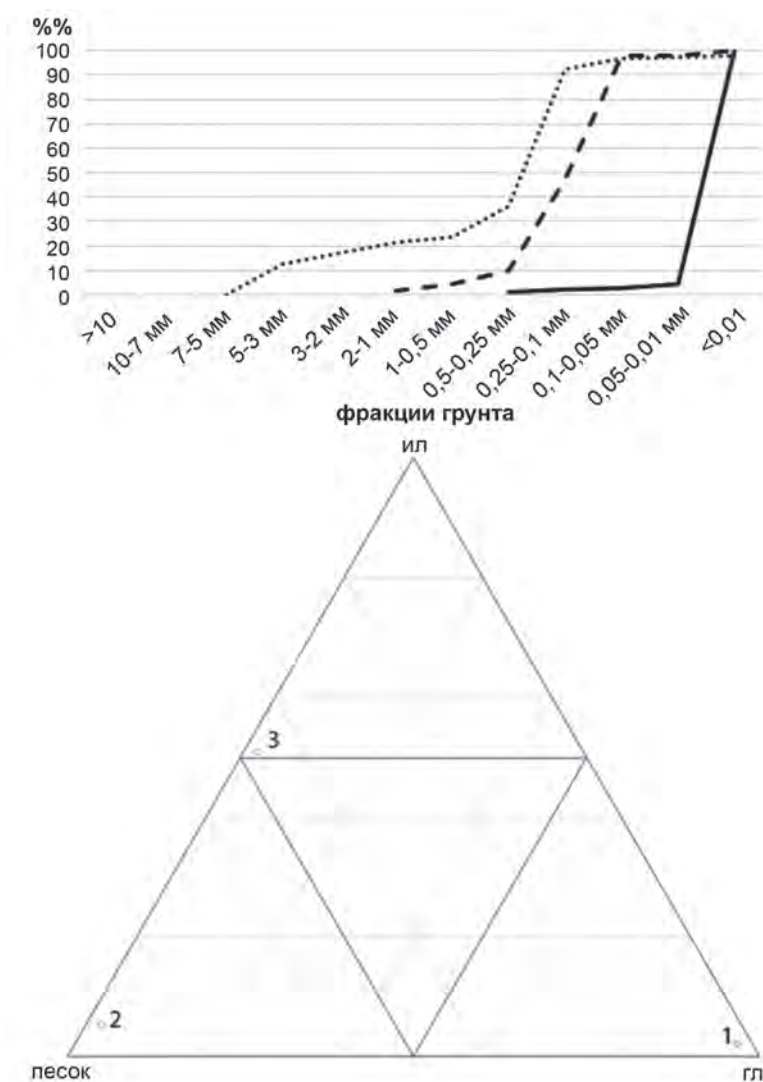
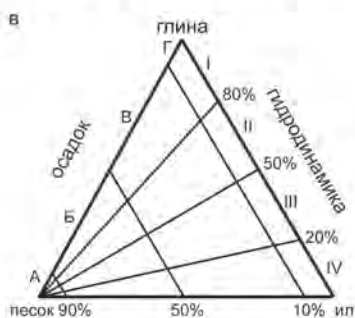


Рис. 68. Способы отображения гранулометрического состава грунта: А — кумулятивные кривые для разных типов осадков, Б — треугольная диаграмма, 1 — алевро-пелит (Кандалакшский залив, 280 м); 2 — песок (Горло Белого моря, 15 м); 3 — илистый песок (губа Кислая, литораль).

в цилиндре с водой. Для исследования мейобентоса применение влажного метода, как правило, не требуется.

Результаты гранулометрического анализа обычно бывают представлены в виде таблиц процентного содержания всех фракций в пробе. Для визуального анализа и для публикации результатов удобнее представлять данные в форме кумулятивных таблиц (каждая следующая ячейка в строке содержит сумму всех предыдущих) и построенных по ним кривым. Кумулятивные кривые — очень компактный способ отображения данных о гранулометрическом составе, на одном рисунке могут быть представлены несколько станций. Прямой участок кумулятивной кривой соответствует модальной (самой массовой) фракции грунта, а размах и наклон кривой дают представление о степени сортированности грунта (рис. 68А).



ный способ отображения данных о гранулометрическом составе, на одном рисунке могут быть представлены несколько станций. Прямой участок кумулятивной кривой соответствует модальной (самой массовой) фракции грунта, а размах и наклон кривой дают представление о степени сортированности грунта (рис. 68А).

Ещё один способ, удобный для представления большого числа точек данных — треугольные диаграммы (рис. 68Б). Вершины равностороннего треугольника обозначаются как «песок», «ил» и «глина». Точки, расположенные в вершинах, соответствуют осадку, на 100% состоящему из данной размерной фракции. Противоположная сторона треугольника соответствует нулевому содержанию данной фракции. Биссектриса каждого угла — это ось, вдоль которой содер-

Рис. 69. Треугольные диаграммы.

жание фракции меняется от 0% (на стороне треугольника) до 100% в его вершине. Чтобы нанести на треугольник точку для пробы со смешанным составом фракций, нужно по каждой из биссектрис отложить соответствующее значение и провести перпендикуляр к биссектрисе в этой точке. Пересечение трёх перпендикуляров покажет положение точки (рис. 69). Этот способ изображения позволяет одним взглядом охватить большой (в десятки и сотни точек) массив данных.

Экспресс-метод определения гранулометрического состава заключается в подсчёте частиц разного размера в нескольких полях зрения микроскопа или бинокюляра, снабжённого мерной линейкой. Общее представление о соотношении фракций можно получить при использовании метода просеивания для экстракции организмов — по количеству грунта в разных фракциях (содержание самой тонкой фракции не может быть учтено).

Измерение содержания органического вещества в грунте входит в стандартный анализ гранулометрического состава. При подготовке грунта к просеиванию его прокалывают до постоянного веса при температуре 450 °С в течение 6 ч. По разнице веса сухого и прокаленного грунта определяют содержание органического вещества. Следует помнить, что это — суммарная величина, в неё входит не только органический детрит, но и биомасса всех бактерий, простейших и организмов мейобентоса, а также и макробентоса, если они оказались в пробе. Дополнительную ошибку может давать потеря связанной воды в глинистых осадках.

Шкала классификация донных отложений по гранулометрическому составу приведена в Приложении.

Влажность грунта

Влажность грунта зависит от гранулометрического состава грунта, высоты над нулём глубин, наличия поверхностного или грунтового стока, температуры и интенсивности солнечной радиации во время отлива. Количество капиллярной влаги, удерживаемой в осадке, может заметно меняться в одной и той же точке на протяжении одного или нескольких приливных циклов. Влажность грунта легко определить весовым методом: ненарушенная проба осадка взвешивается, высушивается при температуре 60–70 °С и снова взвешивается. Считая плотность воды за 1, можно определить, сколько воды содержалось в осадке.

Солёность

Существует несколько способов определения солёности морской воды: химический (по содержанию важнейших элементов, обычно — хлора), электрический (по электропроводности раствора), оптический (по изменению оптической плотности раствора солей) и ареометрический (по плотности раствора).

Химический способ: содержание хлора в морской воде определяется стандартными аналитическими методами (например, титрованием), затем, по таблицам, учитывающим особенности химического состава воды данного моря или района океана, рассчитывается солёность.

Для определения электропроводности используют различные электрические солемеры, откалиброванные для данного диапазона солёностей.

Ареометрический метод заключается в измерении плотности воды ареометром с дальнейшим пересчетом по Океанографическим таблицам поправок на температуры и, если необходимо, солевой состав.

Оптический метод — измерение производится с помощью портативного оптического солемера, на стекло которого наносится капля чистой морской воды. Метод обладает невысокой точностью — не точнее 1‰.

Для анализа поровых вод в литоральных осадках можно выкопать ямку и отобрать пробу воды из неё, получив интегральную оценку солёности для неизвестного объёма осадка. Более точный способ, применимый на достаточно влажных грунтах — отбор пробы шприцем с тонкой иглой из толщи осадка. Этот способ позволяет дискретно собирать пробы с разных глубин и в разных точках литорали. Для грунтов с невысоким содержанием поровых вод может использоваться пресс или вакуумный насос, с помощью которого вода отжимается из навески грунта.

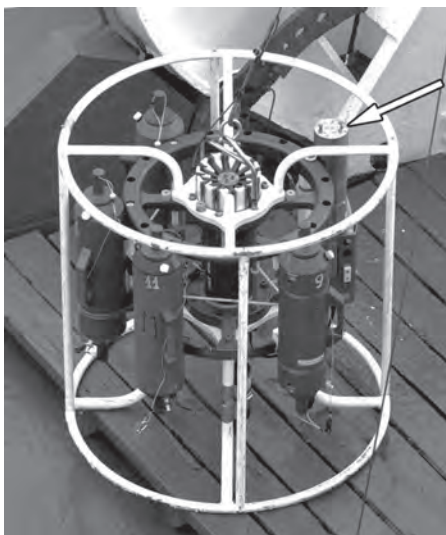
Собранная поровая вода может быть исследована любым из методов.

Наиболее точный метод — химический, но он требует минимально оборудованной лаборатории и реактивов, являясь также весьма трудоёмким для неспециалиста. Определение солёности ареометрическим методом возможно только для достаточно большого объёма

ма воды (от 0,5 до 1 л). Применение электрических солемеров также не всегда оправдано. Надёжные модели не являются портативными или требуют больших объёмов воды, а портативные солемеры капризны, требуют частой калибровки и весьма неточны в показаниях. На наш взгляд, быстрый и удобный способ оценки солёности, требующий очень маленького объёма воды — это применение оптических солемеров. Невысокая их точность, тем не менее, вполне достаточна для экспресс-оценки условий обитания мейофауны, а простота и портативность прибора являются дополнительным плюсом. Если необходимо провести более точную оценку, то отобранные пробы воды должны быть переданы в аналитическую лабораторию. Специальной фиксации пробы на солёность не требуют.

При отборе проб с борта судна солёность и температура толщи воды определяются с помощью STD-зонда (Salinity-Temperature-Density, рис. 70). При спуске и подъёме датчик зонда непрерывно измеряет солёность, температуру и плотность воды и передаёт её в режиме реального времени по кабель-тросу в лабораторию или, при спуске на обычном тросе, записывает ее на карту памяти с заданной частотой. По данным зондирования получается непрерывный профиль распределения температуры и солёности по глубинам. Ради безопасности прибора, его спуск прекращают в 0,5–1,5 м над дном, эти данные и принимаются как характеристика придонного слоя воды. Для определения солёности в более тонком придонном слое можно использовать пробу воды из трубки мультикорера.

Рис. 70. STD-зонд (указан стрелкой) и батометры Нискина, установленные на «Розетту» — спускаемый на кабель-тросе прибор для комплексного исследования водной толщи, позволяющий в режиме реального времени получать информацию о вертикальном распределении температуры и солёности и отбирать пробы воды на нужных горизонтах.



Анализ поровых вод можно проводить так же, как и для литоральных осадков, используя пробы из мультикорера или бокс-корера. Дночерпательные пробы в этих целях могут использоваться с существенными оговорками, так как структура грунта в них может быть нарушена, и нет гарантии от контакта грунта с водой в верхних слоях.

Температура

При работе на литорали для определения температуры поверхностной воды, поверхности и толщи грунта удобно использовать лабораторные термометры с длинным (10–15 см) электродом. Термочувствительный элемент располагается на конце электрода, занимая

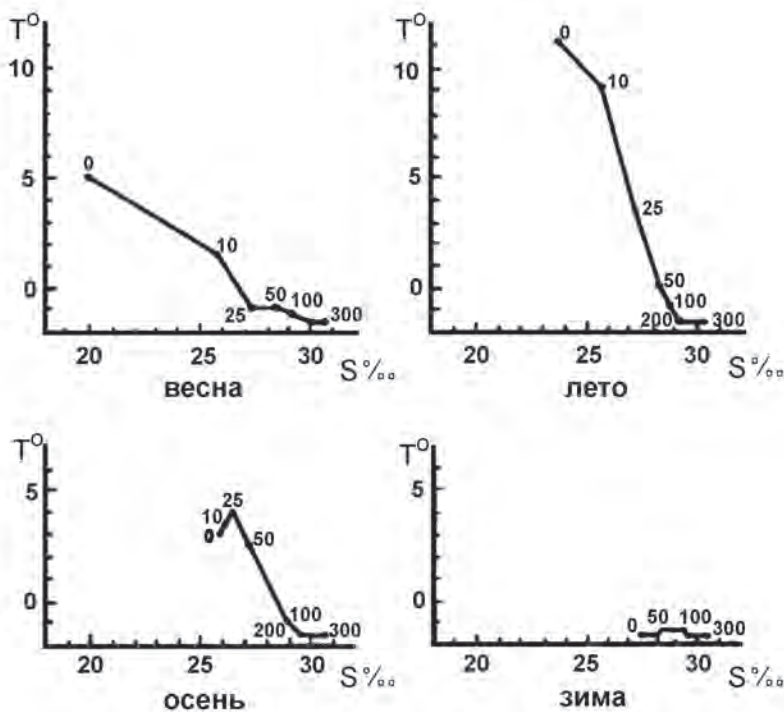


Рис. 71. TS-кривые, иллюстрирующие сезонные изменения температуры и солёности в Белом море (по: Федяков, 1986).

последние 5–8 мм. Размерами элемента определяется разрешающая способность термометра при построении температурного профиля в осадке. В сублиторальных исследованиях температура придонного слоя может быть определена по компьютеру аквалангиста или с помощью STD-зонда.

Отображение температуры и солёности на графиках. Результаты измерений солёности и температуры в осадках и в водной толще могут отображаться в виде простых графиков (рис. 71). В современной океанографии широко распространено совместное отображение температуры и солёности на одном рисунке с помощью T-S-кривых. По одной оси графика откладывается солёность, по другой — температура. Прямые участки T-S-кривой соответствуют водным массам, а точки перегибов — границам водных масс. У точек перегибов на графике ставится их глубина.

Окислительно-восстановительный потенциал

Для измерения окислительно-восстановительного потенциала (еН) в колонке грунта используется потенциометр с платиновым электродом (рис. 72). Второй электрод (электрод сравнения) — стандартный, заполнен раствором хлористого серебра (рис. 72). Промышленные платиновые электроды не очень удобны — очень маленький измерительный элемент заключён в толстую стеклянную трубку. Таким электродом можно проводить измерения только на поверхности осадка, ввести его глубоко в грунт невозможно. Поэтому удобнее пользоваться электродами, изготавливаемыми на заказ. В них измерительный элемент делается из тонкой платиновой проволоки в тонком стеклянном капилляре. Такой электрод можно глубоко погружать в толщу грунта с минимальными нарушениями структуры осадка. Также выпускаются портативные измерители еН. Они пригодны для измерений только на поверхности осадка, и точность их ниже.

Возможны два способа получения профиля окислительно-восстановительных условий в осадке:

1. Ненарушенную колонку грунта (трубку с осадком) закрепляют на штативе вертикально. Электрод сравнения закрепляется на поверхности грунта, а платиновый электрод (капилляр с иглой) постепенно погружают в осадок с шагом 0,5 или 1 см, снимая по 2–3 отсчёта с каждой глубины.

1а. Вариант этого метода: в стенке трубки пробоотборника делаются отверстия через каждые 0,5 см и заклеиваются скотчем. Для измерений электрод сравнения закрепляется на поверхности осадка, а платиновый электрод вводится последовательно в каждое из отверстий. В этом случае глубина профиля не ограничена длиной электрода.

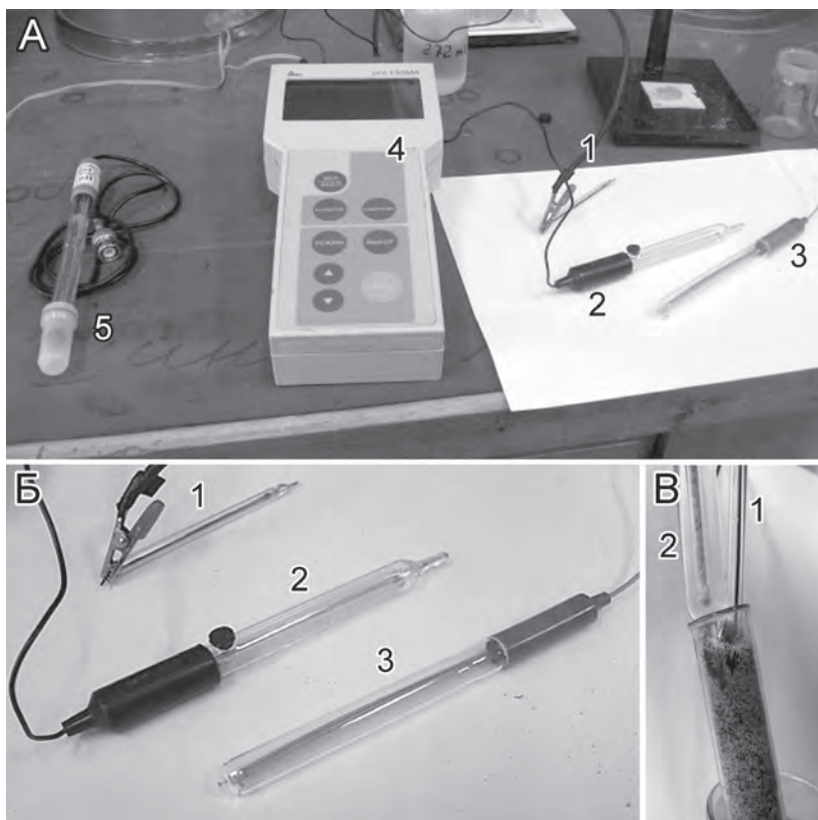


Рис. 72. Измерение окислительно-восстановительного потенциала в осадке: А — набор необходимого оборудования, Б — электроды, В — процесс послойного измерения в колонке грунта; 1 — платиновый электрод с удлинённым измерительным элементом 2 — электрод сравнения, 3 — промышленный платиновый электрод, 4 — потенциометр, 5 — электрод для измерения рН.

2. Если для отбора использовать пенал с выдвижной крышкой, можно производить измерения электродом любой толщины, включая и портативные еН-метры — «карандаши». Для измерения пенал располагается горизонтально, электрод сравнения закрепляется у верхнего края колонки, а платиновый электрод последовательно опускается в грунт на заданных расстояниях от поверхности.

Проводя измерения еН, особенно, в восстановленных осадках, нужно помнить, что окислительно-восстановительный потенциал грунта весьма изменчив, а при контакте пробы с кислородом воздуха его значения начинают сдвигаться в сторону положительных — происходит окисление. Поэтому проводить измерения еН следует как можно быстрее после отбора пробы, и каждое измерение следует повторять 2–3 раза.

Оформление результатов

Этикетки, журнал, полевой дневник

Любые экспедиционные работы зоолога требуют тщательного ведения полевого дневника, экспедиционного журнала и аккуратно оформленных этикеток для всех проб. Особенно это важно при работе с микроскопическими организмами, когда собранные в одной точке организмы в дальнейшем фиксируются разными способами, и одна проба превращается в набор пробирок разного размера и серии предметных стёкол, а некоторые организмы, исследованные живыми, полностью исчезают.

Экспедиционный журнал

Для каждой программы сбора проб (рейс на исследовательском судне, прибрежная экспедиция или короткая экскурсия) заранее следует определить систему индексации собранных проб. Обычно используется двойная нумерация — станция и проба. Станция в гидробиологических исследованиях — это точка в пространстве, на которой выполняется комплекс гидробиологических, океанографических и пр. работ. Каждая станция имеет свой уникальный номер, а каждая проба получает двойной номер — станции и самой пробы. На экспедиционных судах станции часто имеют непрерывную нумерацию, с

первого рейса судна и до последнего. На этикетках и в журналах к номеру станции добавляется код суда. Так, станции НИС «Академик Мстислав Келдыш» имеют код АМК, ПШ — код станций НИС «Профессор Штокман», а PS — научного ледокола «Полярштерн».

В рейсах на судах, не относящихся к научному флоту, станции нумеруются в хронологическом порядке с № 1 для каждого рейса отдельно, в журнале и на этикетках полностью указывается название судна и год экспедиции.

Обязательными атрибутами каждой станции являются её координаты, глубина и дата. Дополнительно указываются тип орудия сбора, площадь или объём (для количественных проб), характер грунта, фамилия сборщика.

Все эти сведения заносятся в экспедиционный журнал сразу по окончании работ на станции. В банки с собранным материалом помещают временные этикетки, содержащие номер станции, номер пробы и дату. При отборе мейобентосных проб бумажные этикетки дублируются на банке и, в кратком виде — на крышке, маркером.

При лабораторной обработке проб с экстракцией организмов на всех пробирках ставится сокращенный номер станции и пробы, а на предметных стеклах — полные этикеточные данные. При разборке мейобентосной пробы по группам на пробирках («эппендорфах») с материалом из отдельных проб наносится номер станции и пробы, все пробирки с представителями одной таксономической группы укладываются в одну общую банку. В нее помещают подробную этикетку, которую дублируют маркером на банке. Помещать внутрь каждой пробирки бумажную этикетку не следует, т.к. прилипшие к ней мелкие животные могут потеряться. В процессе разборки вся посуда, в которую перемещается проба (чашки Петри, «солонки» для проводки и пр.) обязательно снабжаются временными этикетками.

В экспедиционном журнале записывается вся информация, касающаяся отбора проб, их фиксации и дальнейшей обработке (количество банок с фиксированным материалом, метод фиксации, метод разборки, количество и способ упаковки выбранных из пробы организмов).

Полевой дневник

Полевой дневник — это записная книжка исследователя, личный аналог экспедиционного журнала. Полевой дневник ведут па-

раллельно и в дополнение к экспедиционному журналу или, в одиночном путешествии, вместо него. Основная задача записей в полевом дневнике — помочь восстановить дату, место, способ отбора материала, все дополнительные условия и наблюдения во время сбора материала и при его обработке в экспедиционной лаборатории. Набор сведений в полевом дневнике повторяет основную информацию экспедиционного журнала — дата, координаты, номера проб и станций, метод сбора, характеристики биотопа и измеренных факторов среды.

Этикетка

Этикетка — обязательная часть любых коллекционных сборов. Этикетка должна содержать следующую информацию: место сбора, включая географические координаты точки и глубину, тип грунта, тип орудия сбора, площадь (или объём пробы), фамилию сборщика, номер станции и номер пробы, дату отбора (рис. 73).

Этикетка пишется карандашом или водостойким маркером (при спиртовой фиксации — тушью или маркером, устойчивым к спирту, в чём необходимо убедиться заранее) на пергаменте (ни в коем случае не на обычной бумаге!). Номер пробы, площадь, дату и район

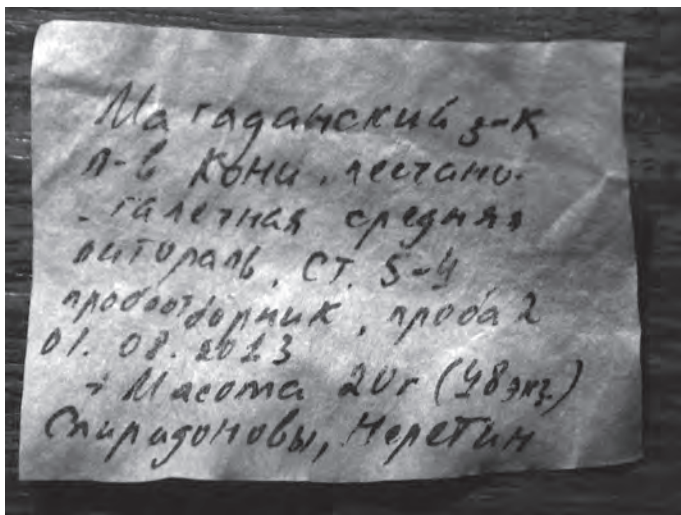


Рис. 73. Образец этикетки (любезно предоставлен В.А. Спиридоновым).

работ желательно продублировать надёжным несмываемым маркером на банке и на крышке.

При каждом этапе обработки пробы основные этикеточные сведения дублируются на временной посуде (часовые стекла, чашки-солонки и т.д.) в которые перемещают животных. При разделении животных по таксономическим группам в пробирки или другие банки, каждая снабжается дубликатом этикетки, содержащей все сведения. При изготовлении серийных микропрепаратов основные этикеточные данные дублируются на каждом предметном стекле.

Экспедиционный (рейсовый) отчёт

По окончании полевых работ составляется экспедиционный отчёт, в котором приводится таблица координат всех станций с указанием количества собранного материала, орудий и способов сбора для каждой пробы, способов фиксации, количества банок и т.п. В отчёте приводятся также данные о метеоусловиях, результаты измерений параметров среды, данные о пробах, собранных для проведения специальных анализов. Отчёт является кратким извлечением всей существенной информации из экспедиционного журнала и полевых дневников. Отчёт сдаётся в архив учреждения, организовавшего экспедицию или полевые работы, копии отчёта хранятся в бумажной или электронной форме вместе с собранным материалом и сопровождают перемещение материала по специалистам.



Раздел 3. РАЗНООБРАЗИЕ БИОТОПОВ, МЕСТА ПРОВЕДЕНИЯ ЭКСКУРСИЙ И СБОРА МАТЕРИАЛА В ОКРЕСТНОСТЯХ БС МГУ

Побережье Кандалакшского залива отличается высоким разнообразием стадий прибрежной зоны, наибольшим для берегов Белого моря. В непосредственной близости от Беломорской биостанции можно найти все типы литорали, характерные для Белого моря — от



Рис. 74. Схема окрестностей Беломорской биостанции МГУ, места проведения экскурсий и сбора материала: 1 — губа Кислая, 2 — Еремеевский порог, 3 — песчаный пляж в губе Грязной у деревни Чёрная Река, 4 — песчаная литораль на острове Малый Еремеев, 5 — песчаная литораль на острове Оленевском, 6 — песок на глубине 6 — 10 м у мыса Крест, 7 — ракуша в Великой Салме, 8 — «Глубоководные илы» в центральной котловине Великой Салмы (50–100 м) и возле островов Крестовых (40 м), 9 — сероводородные биотопы напротив пирса («помойка»), 10 — озеро Кисло-сладкое — отделяющийся от моря водоём.

илистых няш¹ до прибойных песчаных пляжей и выходов скал. Не менее разнообразны и подводные ландшафты с перепадом глубин от 0 до 120 м. Для знакомства с разнообразием мейобентосных сообществ и условий их обитания мы можем рекомендовать ряд мест, удобных и интересных для проведения экскурсий и сбора мейобентоса. Некоторые из этих участков являются полигонами для многолетних исследований мейобентоса, поэтому их население изучено весьма подробно (рис. 74).

1. Песчаная литораль Кислой губы

Для первого знакомства с типичным мейобентосным населением песчаных и илисто-песчаных пляжей можно рекомендовать посещение литорали губы Кислой на южном берегу полуострова Киндо. Пологая литораль сложена здесь мелкозернистым, слабо заиленным песком (модальная фракция — 250–100 мкм, содержание илистой фракции — 1–3%). Ширина литорали в отлив — около 35 м на се-



Рис 75. Песчаная литораль губы Кислой.

¹ Няшей поморы называют илистую литоральную отмель.

верном берегу губы и более 100 м в кутовой части. Верхний этаж литорали зарастает морским подорожником, триостренником, астрой и ситником, часто образующими плотные дернины; средний и нижний горизонты заняты плотными поселениями пескожила (*Arenicola marina* (Linnaeus, 1758)) и зарослями взморника морского (*Zostera marina* L.) (рис. 75).

Осадки литорали имеют выраженную стратификацию содержания кислорода — окисленный слой толщиной до 1 см подстилается восстановленными осадками. На вертикальном срезе грунта это хорошо заметно — на поверхности грунта песок имеет желтоватый оттенок, глубже он серый, реже — чёрный.

Температурный режим верхней и средней литорали очень контрастен: в солнечный день на отливе поверхность песка прогревается до 30–35 °С на глубину до 3–4 см, с приливом песок охлаждается до температуры воды (10–16 °С) на поверхности, при этом в толще грунта температура остается высокой (25–27 °С) на глубине 2–3 см.

В мейобентосе по численности доминируют нематоды, на втором месте — гарпактициды. Помимо них можно обнаружить также остракод, галакарид, олигохет, мелких полихет.

В таксоцено немотод верхней литорали доминируют мелкие хроматориды *Timmia acuticauda* Galtsova, 1976, в средней и нижней — десмодорида *Chromadoropsis vivipara*. Особенно крупными для нематод размерами выделяются энопиды *Enoplus demani* Galtsova, 1976 и онхолоймиды *Oncholaimus brachycercus* de Man, 1889. Среди массовых видов средней и нижней литорали — циатолоймиды *Paracanthonus caecus* (Bastian, 1865), хроматориды *Atrochromadora macrolaima* (de Man, 1889), *Dichromadora setosa* Wieser, 1954, десмодориды *Spirinia parasitifera* (Bastian, 1865) и *Desmodora communis* (Bütschli, 1874) (последние две, преимущественно, на нижней литорали). Максимум плотности и разнообразия нематод приурочен к окисленному поверхностному сантиметру грунта, глубже, в восстановленной зоне, численность нематод падает на порядок, в восстановленных слоях доминируют *Theristus blandicor* Rachor, 1971 и виды рода *Sabatieria*.

Фауна гарпактицид представлена примерно 10 видами. Доминируют *Heterolaophonte minuta* (Boeck, 1873), обычны также *Huntemannia jadensis* и *Stenchelia (Delavalia) palustris* Brady, 1868; второстепенными по обилию видами являются *Platychelipus littoralis* Brady, 1880, *Nannopus palustris* Brady, 1880, *Halectinosoma curticorne* (Boeck,

1873); в кустовой части губы — *Mesochra lilljeborgi* Воеск, 1865 и *S. palustris*.

Таблица 2. Массовые виды нематод литорали и верхней сублиторали Кислой губы (Белое море, август 1987 г., всего — 39 видов во всех пробах), экз./10 см²

Виды	Литораль					Суб-литораль	
	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	119	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>Desmodora 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>Tripylloides septentrionalis</i>	0	0	9	36	7	0	0
<i>Monopostia</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
Всего видов	14	17	19	16	13	16	13

Из мелких полихет на литорали обычны мелкие спиониды *Microspio theeli* (Chamberlin, 1920) и *Polydora (Dipolydora) quadrilobata* (Jacobi, 1883). Из интересных форм псевдомейобентоса здесь могут быть найдены личинки приапулид *Priapulius caudatus*.

У входа в Кислую губу, на средней литорали северного берега, расположена небольшая песчаная дюна, сложенная более крупным хорошо промытым песком с модальным диаметром 250 мкм. Условия обитания в этом локальном биотопе резко отличаются от окружающей литорали. Хорошо сортированный осадок почти без примеси ила легко пропускает воду и обеспечивает аэрацию глубоких слоев грунта — окисленная зона опускается здесь на несколько десятков сантиметров. Мейобентосное население этого биотопа отличается от окружающей литорали. В таксоцене нематод доминируют *Metachromadora suecica* (Allgöin, 1929) (часто встречаются красноватые особи, заражённые протозойными паразитами), *Ironella riemanni* Platonova et Mokievsky, 1994, *Trefusia zostericola* Allgöin, 1933, *Rhynchonema lyngei* (Allgöin, 1940) — очень мелкие нематоды с подвижным хоботкообразно вытнутым передним концом и прыгающими движениями, *Daptonema voskresenskii* Tchesunov, 1990 с очень длинными соматическими щетинками.

Гарпактициды представлены интерстициальными формами — *Paraleptastacus kliei* (Gagern, 1923), различными представителями семейства Ameiridae. Здесь можно найти длиннотелых беловатых турбеллярий (скорее всего, относящихся к Proseriata, Otoplanidae), в небольшом количестве и не каждый год может быть найдена морская тихоходка *Batyllipes mirus*. Условия обитания и состав фауны в этом биотопе напоминают обеднённый вариант литорали Оленевского острова (5).

На литорали Кислой губы проводились исследования экологии мейобентоса и его важнейших групп. Е.А. Чусова (1980) изучала здесь пространственную структуру популяций гарпактициды *M. lilljeborgi* и *S. palustris*. Е.Д. Краснова (2003, 2007) провела цикл исследований биологии нематоды *C. vivipara*. В.О. Мокиевский изучал пространственную структуру таксоцены нематод и его суточную и сезонную динамику (Мокиевский, 1988, 1990); экспериментальные исследования первичной сукцессии таксоцены нематод выполнила З.А. Звягинцева (Zviagintseva, Mokievsky 1996).

2. Илисто-песчаная литораль у Еремеевского порога

Литораль северного побережья полуострова Киндо к востоку от Биостанции (рис. 76) сложена гетерогенными осадками — мелкозернистым песком с большой примесью ила, гравия и гальки. Капиллярные пространства между частицами песка заполнены илом, и аэрация грунта сильно затруднена. Под тонким (5–8 мм) окисленным слоем грунт темный, лишенный кислорода, часто заражен сероводородом. По составу макро- и мейобентоса население этого биотопа напоминает литораль губы Кислой. В таксоцене нематод доминирует *C. vivipara*, а также в меньшем количестве любопытная хищная нематода *Halichoanolaimus robustus* (Bastian, 1865) (в его слепом кишечнике накапливаются хорошо различимые под микроскопом останки проглоченных нематод-жертв). Довольно многочисленны здесь *E. demani* и *Bathylaimus inermis* (Ditlevsen, 1918), в богатом органическим веществом грунте под камнями средней и нижней литорали в массе встречается самая крупная беломорская энопида — *Pontonema vulgare* (Bastian, 1865).

У границы нижней литорали и верхней сублиторали здесь могут быть встречены гарпактикоиды — *Atergopedia confluenta* (Kornev et Chertoprud, 2008), *Vibriopsyllus curviseta* Kornev et Chertoprud, 2008, *Laophontodes multispinatus* Kornev et Chertoprud, 2008, *Leptomesochra eremeensis* Kornev et Chertoprud, 2008 — эндемики Белого моря.

Здесь обычны, хотя и не очень многочисленны, крупные киноринхи *Pycnophyes kielensis*.

На верхнем горизонте литорали в войлоке светло-зелёной нитчатой водоросли *Vaucheria* можно найти одиночных полипов *Protonectis leuckarti*.

Из мелких полихет здесь могут быть встречены *Dinophyllis taeniatus* (на фукусах и нитчатках), *Ophryotrocha irinae* (на чёрных богатых органикой участках под камнями) и молодь *Nainereis quadricuspis*.

В менее сероводородных участках обитают *Minuspio theeli* и *Polydora quadrilobata*.

На поверхности осадка развиваются маты нитчатых водорослей, населённые богатой мейофауной, включающей нематод, клещей-галакарид (*Rhombognathides seahami*), гарпактикоидных копепод,

мелких моллюсков-гастропод (*Hydrobia ulvae*, *Skaeneopsis planorbis*) личинок хирономид, и молодь двустворчатых моллюсков, преимущественно мидий.

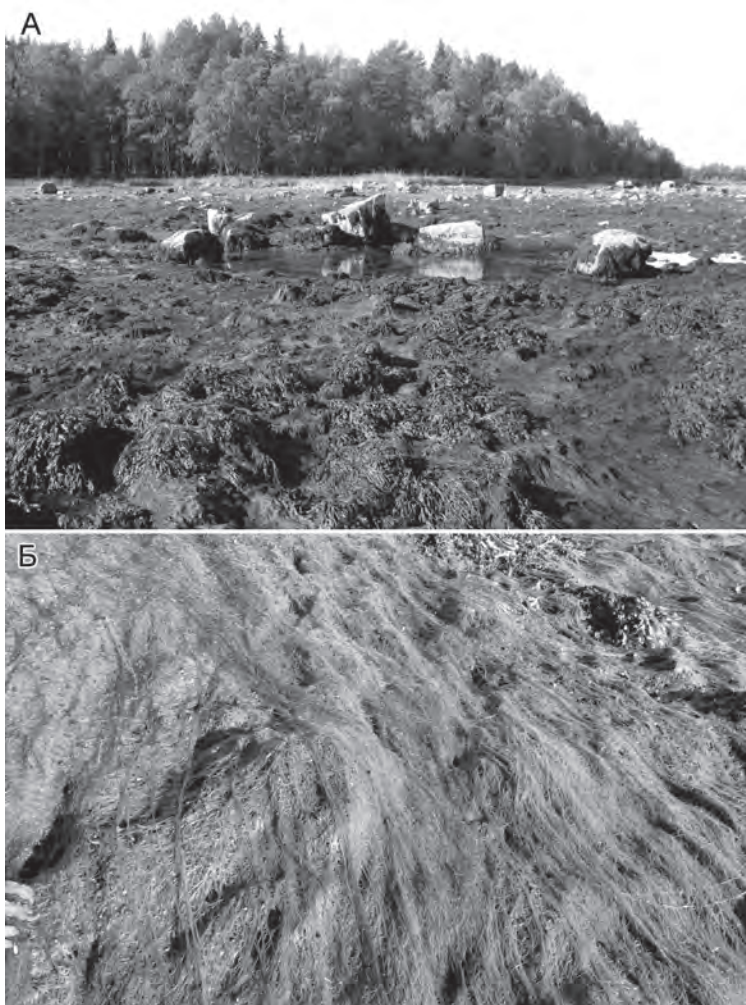


Рис. 76. Еремеевский порог: А — гетерогенная илисто-песчаная литораль с гравием, галькой и валунами, Б — заросли нитчатки во время отлива.

Фауна нематод этого биотопа описана Ю.М.Фроловым (1972), гарпактикоид — П.Н. Корневым и Е.С. Чертопруд (2008). М.В.Серикова (2003) изучала здесь таксономический состав и количественное распределение нематод в супралиторали, где морская фауна сменяется почвенно-пресноводной. На материале, собранном на этом участке литорали, В.В. Малахов (1974, 1974а) описал жизненный цикл нематоды *Pontonema vulgare*.

3. Песчаный пляж в губе Грязной у деревни Чёрная Река

Обширная песчаная литораль в восточной части эстуария реки Чёрной сложена мелкозернистым песком. Этот обширный, полого спускающийся к морю пляж служит местом многолетних исследований микро-, мейо- и макробентоса. Здесь на протяжении многих лет работают И.В. Бурковский, А.И. Азовский, М.А. Сабурова, А.А. Удалов, Е.С. Чертопруд и многие другие. Фауна и количественное распределение всех групп организмов изучено весьма подробно. Таксономический состав основных групп выявлен практически полностью (табл. 3).

Таблица 3. Таксономическое разнообразие основных групп бентоса на литорали губы Грязной (по: Бурковский, 1992).

Экологические группы	Число видов
Микробентос (всего), в т.ч.:	209
<i>Микрофитобентос</i>	65
<i>Микрозообентос</i>	144
Мейобентос	27
Макробентос (всего), в т.ч.:	51
<i>Макрофиты</i>	17
<i>Макрозообентос</i>	34

В мейобентосе доминируют нематоды, массовые виды — *Chromadoropsis vivipara*, *Enoplus demani*, *Dichromadora setosa*, *Anoplostoma rectospiculum*. Среди гарпактикоид на участках крупнозернистых песков обычными формами являются *Paraleptastacus kliei*, *Huntemannia jadensis* и *Heterolaophonte minuta*, а на участках с заиленным грунтом — *Stenchelia palustris*, *Nannopus palustris*, *Tachidius discipes* и различные виды Ectinosomatidae.

Из интересных представителей мейобентоса на этом пляже обычны мейобентосные кишечнорастные *Protohydra similis* — хищники, питающиеся нематодами.

Библиография работ, выполненных на этом пляже, включает многие десятки названий. По материалам многолетних исследований И.В. Бурковским опубликовано две монографии (Бурковский, 1984, 1992), в последнюю из которых включены данные исследований макро- и мейобентоса. На литорали губы были выполнены одновременные съёмки микро-, мейо- и макробентоса для выявления характерных пространственно-временных масштабов функционирования основных размерных групп бентоса (Burkovsky et al., 1994; Azovsky et al., 2004, 2005). Из таксономических групп мейобентоса наиболее подробно изучена на этом пляже экология гарпактицид (Чертопруд, 2005). Здесь же А.А. Удаловым проведён цикл работ, посвящённых взаимодействию эумейобентоса с личинками марокбентосных животных (Удалов, Бурковский, 2002; Удалов и др., 1999, 2002; Burkovsky et al., 2007). Ещё одна серия работ посвящена распределению мейобентоса на градиенте солёности (Удалов и др., 2004, 2005).

4. Песчаная литораль на острове Малый Еремеев

На северной оконечности о. М. Еремеев, на косе, вытянутой поперёк пролива по направлению к о. Великому, расположен песчаный пляж, сложенный хорошо промытым среднезернистым песком (рис. 77А). Этот участок литорали защищён от прибоя, но сильные приливно-отливные течения хорошо промывают грунт, не давая илистой фракции накапливаться в капиллярах осадка. В результате здесь формируются довольно своеобразные условия обитания мейофауны, в состав которой входит ряд видов, не известных или редких в других биотопах. Здесь обнаружены интерстициальные медузы *Halamoehydra*, микроскопические Aplousophora — *Meiomenia* sp., несколько видов интерстициальных полихет — *Ophriotrocha irinae*, *Micronerilla brevis* и *Nerilla antennata*. На границе нижней литорали и верхней сублиторали в этом биотопе встречается несколько эндемичных для Белого моря гарпактикоид — *Mesochra oligochaeta*, *Laophonte hamata*, *Atergopedia confluenta* и *Vibriosyllus curviseta*.

В некоторых местах литораль покрыта сплошным ковром трубок спионид — *Polydora quadrilobata*, *Minuspia theeli* или *Pygospio*

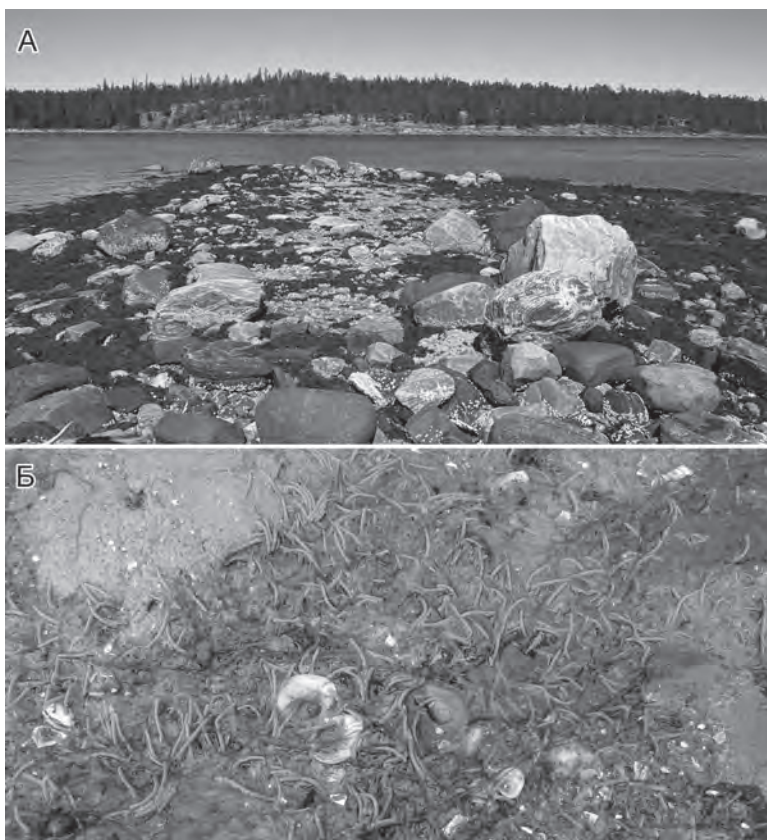


Рис. 77. Остров Еремеевский, А — песчаный пляж на северной оконечности острова во время отлива, Б — полидорный мат.

elegans (рис. 77Б). Плотность и площадь таких поселений со временем может меняться, также может изменяться соотношение численности этих видов спионид — в одни годы в спионидных матах преобладает *P. elegans*, в другие она замещается *P. quadrilobata*.

Фаунистические находки интерстициальных мейобентосных видов из этого биотопа опубликованы А.Б. Цетлиным с соавторами (Цетлин, 1980; Заварзина, Цетлин, 1986; Цетлин, Ларионов, 1988; Цетлин, Сафонов, 2002; Zavarzina, Tzetlin, 1991; Saphonov, Tzetlin, 1997).

5. Песчаная литораль на острове Оленевском

На северной оконечности о. Оленевского находится небольшой песчаный пляж, сложенный хорошо сортированным среднезернистым песком (модальная фракция 0,5–1,0 мм). Интенсивная гидродинамика поддерживает благоприятный кислородный режим во всей толще песка — грунт хорошо аэрирован на глубину более 0,6–1 м. Отсутствие илистой фракции и крупные размеры слагающих пляж частиц обеспечивают существование больших интерстициальных пространств, доступных для мейофауны. Этот пляж может служить достаточно редким для северо-западной части Белого моря примером литорального биотопа, заселённого настоящей интерстициальной фауной. Большинство представителей мейофауны, обитающей на этом пляже, имеют выраженные черты интерстициальных животных: мелкие размеры, вытянутое червеобразное тело, хорошо развитые органы прикрепления.

Макробентос на пляже практически отсутствует. Только в нижнем горизонте литорали иногда встречаются полихеты *Ophelia limacina*, а в прилив сюда поднимаются из сублиторали креветки *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758).

Мейофауна пляжа богата и разнообразна. Доминируют здесь, как и в подавляющем большинстве литоральных биотопов, нематоды, на втором месте — гарпактициды. Среди них обычны интерстициальные формы с вытянутым или ланцетовидным телом: *Amphiascoides nanus*, виды родов *Paramesochra*, *Paraleptastacus*, *Stenocaris* и сем. *Cyllindropsillidae*. На участках со слабосортированным крупным песком массовыми являются неспецифические интерстициальные формы, например, *Ameira scotti* и *Mesochra lilljeborgi*.

Из галакарид в этом биотопе отмечена *Thalassarachna subterranea* (Schulz, 1933)

Среди представителей редких групп мейобентоса здесь довольно обычны крупные макродазиидные гастротрихи, представленные не менее, чем двумя видами, и мелкие подвижные гастротрихи рода *Turbanella*. В среднем горизонте литорали обитает тихоходка рода *Batillipes*, до сих пор не описанная из-за своей редкости.

По материалам исследований песчаной литорали о. Оленевского опубликовано несколько работ: Рыбников, Азовский, 1997, Чертопруд и др., 2006 и др.

6. Песок на глубине 6–10 м под мысом Крест

Сильное течение в сужении Великой Салмы напротив западной оконечности поселка Биостанции обеспечивает отложение крупно- и среднезернистого песка на глубинах 6–10 м. Под влиянием течения формируются небольшие, до полуметра высотой песчаные дюны, сложенные более крупным песком и чередующиеся с впадинами, в которых накапливается детрит (рис. 78). Этот биотоп отличается высоким разнообразием мейобентоса, особенно — свободноживущих нематод. Ряд видов нематод известен в окрестностях станции только отсюда, например, хищные нематоды родов *Gammanema* spp. и гротескные, с огромной и постоянно открытой пастью *Latronema aberrans* (Алгйн, 1934) (странным образом, в кишке этих, судя по морфологии ротового аппарата, наиболее специализированных хищников, практически не встречается проглоченных нематод, есть только крупнообломочный детрит). Из других интересных нематод надо упомянуть похожих на спутанные клубки *Leptonemella aphanothecae* Gerlach, 1950 — их кутикула покрыта хемоавтотрофными серобактериями, отчего нематоды в стереомикроскопе под отражённым светом кажутся снежно-белыми. Регулярно встречаются здесь металлически-блестящие *Xennella metallica* Tchesunov, 1988, беломорский представитель очень редкого рода *Xennella*. Кутикула этой нематоды в проходящем свете выглядит коричневой, а в проходящем отливает радужным металлическим блеском (Чесунов, 1988). В этом биотопе найден целый ряд видов нематод, для которых он известен как единственное местонахождение в Белом море. Отчасти это связано со специфической средой обитания (промытые крупно- и среднезернистые пески с обширными интерстициальными пространствами, не заполненными илом, достаточно редко встречаются в сублиторальной зоне), отчасти — с очень хорошей изученностью этого локалитета. Среди видов, найденных в этом биотопе нужно упомянуть *Paramicrolaimus mirus* Tchesunov, 1988, *Tubolaimoides tenuicaudatus* (Алгйн, 1934), виды родов *Cyartonea*, *Meylia* и *Gerlachius*, гигантских десмосколецид *Antarcticonema*. По материалам из этого биотопа написан целый ряд статей, посвящённых таксономии и морфологии свободноживущих нематод (список работ см. Чесунов и др., 2008); выполнялись здесь и работы по биологии отдельных видов (Охлопков, 2003).

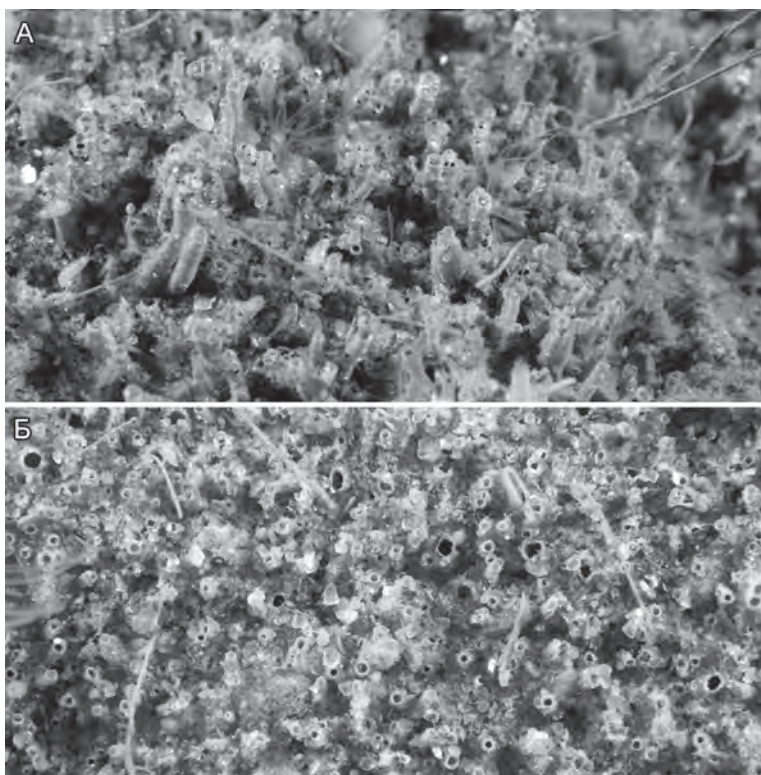


Рис. 78. Сублитораль под Крестом: А — песчаные трубочки, из которых торчат усы рачков *Crassikorophium crassicorne* (Bruzelius, 1859), Б — корофиидный мат.

Из аннелид здесь обитает *Protodrillus* sp., однако попадает он редко и нерегулярно, и обнаружить его — большая удача. Также здесь встречаются интерстициальные медузы *Halammohydra* sp., и крайне интересные по своему строению турбеллярии — мельчайшие калипторинхии с выдвигаемыми хоботками, вооружёнными твёрдыми щипчиками, змеевидно-длиннотелые просериаты с преоральной хордой и многочисленными, сериально расположенными дополнительными пенисами.

7. Ракуша в Великой Салме

На главном фарватере Великой Салмы, к востоку от о. Малый Еремеев, на глубине 12–14 м находится поле промытого ракушечного грунта (рис. 79). Из-за сложного подводного рельефа осадки разной крупности распределены здесь мозаично — от крупных фрагментов или почти целых раковин *Modiolus modiolus* Linnaeus, 1758 до песчано-гравийных грунтов с ракушей и различным содержанием илистой фракции. Наиболее промытые пятна ракушечного грунта населены богатой мейофауной, включающей ряд редких групп организмов.

Здесь обитает третий вид приапулид в Белом море, мейобентосный *Tubiluchus arcticus*. Впервые он был обнаружен и описан у луды Черемшиха, на выходе из залива Чупа (Адрианов и др., 1989). Это первый представитель мейобентосных приапулид, найденный вне тропиков.

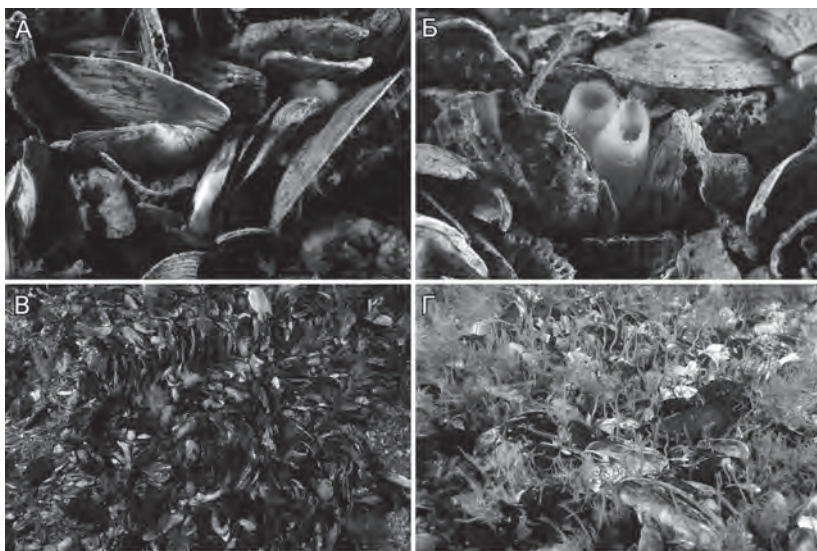


Рис. 79. Ракуша под островом Великим: А — ракушечник, образованный обломками раковин *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, Б — фрагменты раковин двустворчатых моллюсков и усоногих раков *Balanus crenatus* Bruguière, 1789, В — крупные фрагменты раковин *Modiolus modiolus*, Г — модиолусово-офиурный ландшафт.

Ракуша — биотоп (по оценкам Nordheim, 1984), с диаметром частиц, в среднем, более 4,5 мм, размер интерстиций (то есть пространств между частицами субстрата) здесь больше, чем в осадках с типичной интерстициальной фауной (диаметр частиц 0,8–1,2 мм). По личному сообщению А.В. Чесунова, основанному на таксономической обработке нематод, найденных в пробах ракуши, фауна нематод здесь представлена не только интерстициальными, но и эпибентическими, зарослевыми формами, характерными для перифитона, например, *Draconematidae* и *Epsilonematidae*. Здесь же однажды, но в большом количестве были обнаружены оксифильные гнатостомулиды рода *Gnathostomula* (А.В. Чесунов, лич. сообщ.).

Именно ракуша является биотопом, наиболее богатым специализированными формами полихет, имеющими типичные морфологические адаптации к интерстициальной жизни, такие как прикрепительные железы, ресничный покров, удлинённая форма тела и т.п. Здесь можно обнаружить все беломорские виды *Nerillidae*, *Ophryotrocha*, а также *Nereimyra punctata* и мейобентосных моллюсков *Meiomenia* и *Hedylopsis*.

Очевидно, ракуша представляет собой особый тип субстрата, о чём свидетельствует характер населяющей его фауны.

8. «Глубоководные илы» в центральной котловине Великой Салмы (50–100 м) и возле островов Крестовых (40 м)

Центральная часть Белого моря (Бассейн и юго-восток Канда-лакшского залива) с глубинами до 300 и более метров в геологическом отношении представляет собой шельфовую котловину. Своеобразие гидрологического режима и фауны этой зоны, отчасти напоминающие батимальные, позволяют использовать для неё отдельный термин — «псевдобатияль». Поступление в зимние месяцы холодных баренцевоморских вод обеспечивает в псевдобатии более высокую, чем в остальных слоях моря, солёность и постоянно отрицательную температуру. Населена псевдобатияль небогатым по числу видов сообществом макробентоса с доминированием двустворчатого моллюска *Portlandia arctica* (Gray, 1824). Мейобентос беломорской псевдобатии по размерной структуре и соотношению крупных таксонов занимает промежуточное положение между шельфовым и глубоководным.

водным (батиальным). Здесь встречаются многие виды, более обычные для батиальных глубин. В центральной части Белого моря псевдобатиальная фауна занимает глубины от 100 м и глубже, однако, в отделённых от центральной котловины заливах и губах на меньших глубинах могут складываться такие же гидрологические условия и формироваться сходное с псевдобатиалью население макро- и мейобентоса.

Познакомиться с населением «холодных илов» (рис. 80) можно в Великой Салме западнее мыса Киндо, где по фарватеру проходит котловина с глубинами до 100–110 м, отделённая от глубоководной части Кандакшского залива более мелководным порогом (80–90 м) на траверсе м. Кузокоцкого. Макробентос этой котловины представлен сообществами с доминированием *Portlandia arctica*, *Myriochele oculata* (Zachs, 1923) и, на меньших глубинах (от 50 до 70 м) — *Yoldia hyperborea* (Gould, 1843).



Рис. 80. Илы: А — илистое дно под островом Высоким, на снимке видны норки крупных теребеллид с высунутыми щупальцами, и многочисленные сифоны двустворчатых моллюсков, Б — сифоны двустворчатых моллюсков.

В мейобентосе этого биотопа встречается ряд видов и таксонов более крупного ранга, характерных для батиальной мейофауны и отсутствующих в типичной сублиторали Белого моря. Характерным представителем батиальной фауны является *Boreohydra simplex*. Из ракообразных для этого биотопа характерны мелкие амфиподы сем. Oedicerathidae (виды рода *Monoculodes* Stimpson, 1853 и некоторых других), клешненосные ослики (Tanaida): *Typhlotanais finmarhicus* Sars, 1882 и *Leptognathia (Akanthophoreus) gracilis* (Krøyer, 1842). В

этом биотопе обычны также киноринхи *Echinoderes svetlanae*. С глубины 90 м в Великой Салме описан первый для Белого моря представитель тантулокарид (Crustacea: Maxillopoda): *Arcticotantulus pertzovi* — паразит гарпактикоидных копепод (Корнев, 2004; , Kornev et al., 2004; Корнев, Чесунов, 2005). Его свободноживущая личинка до сих пор не обнаружена, скорее всего — в силу очень маленьких размеров. Позже в этом же биотопе обнаружен и второй вид тантулокарид — *Microdajus tchesunovi* (Kolbasov et Savchenko, 2010).

Среди нематод здесь могут быть встречены представители отряда Desmoscolecida с нетипичной для нематод грубо кольчатой кутикулой, а также хромадорида — представители рода *Acantholaimus*, характерного более для глубин батиали и абиссали (максимум разнообразия этого рода приурочен к диапазону глубин 1000–3000 м).

Для этого биотопа указаны разнообразные виды гарпактикоид: *Arcticocarella reducta* Kornev et Chertoprud, 2008, *Bradya typica*, *Halectinosoma proximum* Kornev et Chertoprud, 2008, *Tachidiella sarsi* Kornev et Chertoprud, 2008, *Idyella nilmaensis* Kornev et Chertoprud, 2008, *Paradanielssenia triseta* Kornev et Chertoprud, 2008, *Paradanielssenia confluenta* Kornev et Chertoprud, 2008, *Telopsammis pelobionta* Kornev et Chertoprud, 2008, *Heteropsyllus coulli* Kornev et Chertoprud, 2008, *Paracrenhydrosoma cornuta* Kornev et Chertoprud, 2008, *Zosime valida* G.O. Sars, 1919.

Мейобентосные полихеты представлены в этом биотопе несколькими характерными видами: молодь *Dorvillea kastjani*, *Cossura pygodactilata* Jones, 1956, *Pholoe minuta* (Fabricius, 1780), из эумейобентосных видов — *Dysponetus pygmaeus* Levinsen, 1879 и *Meganerilla swedmarkii*.

В отделённой от центрального желоба Великой Салмы котловине, расположенной на глубине около 40 м возле о-вов Крестовых, можно найти сильно обеднённый вариант «глубоководной» мейофауны, включающей, тем не менее, большинство таксонов, обитающих в псевдобатиали.

Экология мейобентоса псевдобатиали Белого моря было предметом диссертационной работы М.А. Милютиной (2000), по материалам которой вышла серия публикаций с описанием состава и структуры мейобентосных сообществ глубоководной зоны, а также их сезонной динамики (Mokievsky et al., 2009; Miljutin et al., 2012, 2014).

9. Сероводородные биотопы

Примерами биотопов с выраженными восстановительными условиями могут служить скопления мёртвых макрофитов на литорали или в сублиторали. На литорали Великой Салмы к западу от биостанции, за о. Большой Еремеев есть несколько небольших бухт, в которых во время штормов накапливаются водоросли. Чёрный, насыщенный органическими веществами ил с очень низким содержанием кислорода или бескислородный, с сильным запахом сероводорода, служит местом обитания специфической фауны. Из нематод здесь могут быть встречены виды рода *Sabatieria*, в этом биотопе многочисленны турбеллярии и олигохеты, а гарпактициды практически отсутствуют.

Хорошо изучен аналогичный биотоп в сублиторали на глубине около 14 м напротив пирса станции, известный как «ламинариевая помойка». Циркуляционное приливное течение в бухте Биостанции заносит оторванные от субстрата макрофиты (в первую очередь — ламинарии) в центр бухты, где они скапливаются в большой куче длиной около 10 м и высотой до 2–3 м. По краям этой кучи лежат свежие талломы, а центральная часть заполнена перегнившими остатками водорослей, часто порытыми бактериальной плёнкой. Концентрация кислорода падает по направлению к центру скопления водорослей, в центральной части кислород отсутствует и ощущается сильный запах сероводорода.

Бескислородная зона населена монокультурой одного вида нематод, *Halomonhystera disjuncta* (Bastian, 1865)¹, достигающей высокой численности в сероводородной зоне. Из макроскопических форм в зоне пониженной концентрации кислорода обитает тонкопанцирный рак *Nebalia bipes* (Fabricius, 1780).

Биотоп «ламинариевой помойки» и её население подробно описаны в работе А.Б. Цетлина с соавторами (Tzetlin et al., 1998), отдельная статья посвящена изменениям мейобентоса и таксоцена нематод на градиенте окислительно-восстановительных условий от фоновых сообществ фитали к бескислородной части скопления водорослей (Мокиевский и др., 2005).

¹ Позже этот вид был переопределен как *Halomonhystera socialis* (Buetschli, 1874) — см. Tchesunov et al., 2015.

10. Озеро Кисло-сладкое — отделяющийся от моря водоём

Небольшой водоём, прежде сообщавшийся с морем двумя проливами. Постепенно, по мере подъёма суши, регулярная связь с морем прекратилась, один пролив пересох полностью, через второй происходят нерегулярные затоки морской воды во время сизигийных приливов. В результате, при максимальной глубине около четырёх метров, в озере установилась выраженная стратификация вод с тремя отчётливыми слоями, различающимися термогалинными характеристиками. Озеро Кисло-сладкое служит модельным водоёмом для изучения изменений в экосистемах, происходящих при ограниченном водообмене. В мейобентосе доминируют нематоды, встречаются также гарпактикоидные копеподы, олигохеты, клещи-галакариды. Фауна нематод представляет собой обеднённый вариант морской литоральной фауны. Количественному изучению мейобентоса озера с описанием таксономического состава нематод посвящена дипломная и курсовая работы Т.А. Рогатых (2011).

Макрофиты

Познакомиться с мейофауной, населяющей талломы водорослей, можно на материале, собранном на нижней литорали у Еремеевского порога или у Креста. Для этого нужно собрать фукоиды с самой нижней части приливно-отливной зоны, выбирая крупные талломы, желательно, обросшие нитчатыми водорослями и гидроидами — эпифитная мейофауна на них богаче, чем на фукусах и аскофиллуме средней литорали. В этом материале, как правило, бывает прекрасно представлено разнообразие фитальных нематод, гарпактицид, турбеллярий и клещей. Среди нематод заслуживают внимания представители своеобразного семейства *Epsilonematidae*; типичные фитальные гарпактициды представлены родами *Tegastes*, *Zaus*, *Thalestis*, *Scutellidium*, *Tisbe*; из галакарид наиболее обычны *Rhombognathides seahami*, *Halacarellus balticus* и *Thalassarachna basteri*.

Из других интересных мейобентосных животных здесь можно найти миниатюрного заднежаберного моллюска *Limapontia senestra* (de Quatrefages, 1844), маленькую оранжевую аннелиду *Dynophilus*

taeniatus и, конечно, так называемых «слоников» — забавные ювенилы теребеллид, у которых на ранних стадиях развития имеется только одно щупальце. Иногда в пробах попадает крошечный двустворчатый моллюск *Turtonia minuta* (Fabricius, 1780). Этот вид, массовый на литорали Мурмана, в Белом море редок чрезвычайно.

Собрав дополнительно красные водоросли в верхней сублиторали, можно познакомиться с ещё одним семейством «шагающих» нематод — *Draconematidae*. У представителей этого семейства признаки, адаптивные для «пяденичного» способа передвижения (группы длинных щетинок на переднем и заднем концах тела) выражены ещё ярче, чем у *Epsilonematid*. В Великой Салме на ризоидах ламинарий и на других макрофитах обитает *Draconema ophicephalum* (Claparède, 1863), преимущественно на красных водорослях встречаются *Epsilonema steineri* Chitwood, 1935 (*Epsilonematidae*) и еще не описанный вид рода *Prochaetosoma* (*Draconematidae*) (А.В. Чесунов, лич. сообщ.). Фауна галакарид красных водорослей представлена видами *Copidognathus granulatus* (Hodge, 1863), *Copidognathus reticulatus* (Trouessart, 1893), *Lohmannella falcata* (Hodge, 1863) и *Thalassarachna hexacantha* (Viets, 1927).



Литература

Руководства и пособия

Общие руководства

- Буруковский Р.Н. 2010. Зоология беспозвоночных. СПб.: Проспект науки. 959 с.
- Вестхайде В., Ригер Р. 2008. Зоология беспозвоночных. Т. 1, 2. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 1–512, С. 513–935.
- Мокиевский В.О. 2009. Экология морского мейобентоса. М.: Т-во науч. изданий КМК. 286 с.
- Наумов А.Д., Оленев А.В. 1981. Зоологические экскурсии на Белом море. Л.: изд. Ленингр. университета. 176 с.
- Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. 2008. Зоология беспозвоночных. Т.1, 2, 3, 4. М.: Академия. 484 с., 437 с., 487 с., 349 с.
- Сиренко Б.И. (ред). 2001. Списки видов свободноживущих беспозвоночных Евразийских морей и прилежащей глубоководной части Арктики // Исследования фауны морей. Т.51. № 59. СПб.: Зоологический институт РАН. 131 с.
- Чесунов А.В., Калякина Н.М., Бубнова Е.Н. (ред.). 2008. Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ. М.: Т-во науч. изданий КМК. 384 с.
- Higgins R., Thiel H. 1988. Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. London. 488 p.
- Giere O. 1993. Meiobenthology: the microscopic fauna in aquatic sediments. Berlin: Springer Verlag. 328 p.
- Giere O. 2009. Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments. Berlin: Springer Verlag. 527 p.
- Hullings N.C., Gray J. 1971. A manual for the study of meiofauna // Smithsonian Contributions to Zoology. Vol.78. 84 p.
- Eleftheriou A., McIntyre A. (eds.). 2005. Methods for the study of marine benthos. Blackwell Science Ltd. 418 p.
- Gtay J.S., Elliott M. 2010. Ecology of marine sediments: from science to management. Oxford University Press. 255 p.

О Белом море

- Краснова Е.Д. (автор-составитель). 2008. Путешествия по Киндо-мысу. Очерки о природе и науке Беломорской биологической станции Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Тула: Гриф и К. 144 с.
- Наумов А., Федяков В. 1993. Вечно живое Белое море. СПб.: изд. Санкт-Петербургского городского дворца творчества юных. 335 с.
- Скарлато О.А., Бергер В.Я. (ред). 1995. Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования // Исследования фауны морей. Т.42. № 50. С-Пб.: 250 с.
- Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V., Savinova T. 2001. White Sea. Ecology and environment. S.-Peterburg – Tromse: Derzavets Publ. 157 p.

Методы статистического анализа

- Гланц С. 1999. Медико-биологическая статистика. М.: Практика. 459 с. — *проверка гипотез, базовая статистика, тесты.*
- Джонгман Р.Г.Г., Тер Брак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. (составители и редакторы). 1999. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: изд. РАСХН. 306 с. — *геостатистика (методы анализа пространственного размещения), методы ординации, меры сходства.*
- Мегарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 184 с. — *индексы разнообразия и их применение. Перевод первого издания. В 2011 г. вышло третье английское издание, значительно переработанное: Magurran A.E., McGill B.J. (eds.). 2011. Biological Diversity. Frontiers in Measurement and Assessment. Challenges. 376 p.*
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с. — *меры сходства и их применение. Количественная обработка качественных данных.*
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2005. Количественная гидроэкология: методы, критерии, оценки. М.: Наука. Т.2. 337 с. — *классификационные процедуры, дисперсионный анализ, регрессионный анализ.*
- Quinn G.P., Keough M.J. 2011. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge Univ. Press. 537 p.

Пакеты программ для статистического анализа экологически данных

- ЭКОС — проблемно-ориентированный пакет по анализу экологических данных. 1992. Разработка А.И. Азовского, каф. гидробиологии Биол. ф-та МГУ. *Содержит ряд оригинальных методов анализа пространственного распределения, ординации и анализа видовой структуры сообществ.*
- SAM — Spatial Analysis in Macroecology: Rangel T.F.L.V.B, Diniz-Filho J.A.F, Bini L.M. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, 33: 46–50. — *геостатистика (периодически обновляемый пакет для анализа пространственно распределенных данных — автокорреляции, индекс Морана и пр.)* <http://www.ecoevol.ufg.br/sam/>
- Hammer Ш., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. Vol.4. No.1. P.1–9 — *постоянно обновляемый пакет программ, включающий все основные алгоритмы расчётов, применяемых в экологии. Руководство к нему и интерактивный учебник распространяются авторами бесплатно и находятся в открытом доступе:* <http://folk.uio.no/ohammer/past/>
- PRIMER (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research). Vol.5. *PRIMER-E Ltd, UK*, <http://www.primer-e.com> или <http://web.pml.ac.uk/primer/index.htm>
- Руководство к этой программе: Clarke K.R., Warwick R.M. 1994. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Plymouth Marine Laboratory, U.K. *Пакет программ, специально разработанный для анализа экологических данных. Включает все основные алгоритмы.*

Справочники по приборам и оборудованию

- Левашов Д.Е. 2003. Техника экспедиционных исследований. Инструментальные методы и технические средства оценки промыслово-значимых факторов среды. М.: ВНИРО. 399 с.
- Снежинский В.А. 1954. Практическая океанография. Л.: Гидромет. 671 с.
- KC Denmark — *сайт фирмы – производителя океанографического оборудования может быть хорошим источником информации об основных тенденциях приборостроения в океанографии:* http://www.kc-denmark.dk/public_html

Руководства по микротехнике

- Бисерова Н.М. 2013. Методы визуализации биологических ультраструктур. М.: Т-во науч. изданий КМК. 104 с.
- Валовая М.А., Кавтарадзе Д.Н. 1993. Микротехника. Правила. Приёмы. Искусство. Эксперимент. М.: изд-во МГУ. 240 с.

Руководства по таксономическим группам, определители и важнейшие обзорные публикации

Тип Кишечнополостные — Cnidaria

- Боженова О.В., Степаньянц С.Д., Шереметевский А.М. 1989. Первое обнаружение мейобентосной кишидарии *Boreohydra simplex* (Hydrozoa, Athecata) в Белом море // Зоологический журнал. Т.68. № 7. С.11–16.
- Степаньянц С.Д. 1989. Мезостациональные кишидарии // Труды ББС МГУ им. Н.А.Перцова. Л.: изд-во Ленинградск. ун-та. С.109–112.
- Clausen C. 1971. Interstitial Cnidaria: Present status of their systematics and ecology // Smithsonian Contributions in Zoology. Vol.76. P.1–8.
- Swedmark B. 1964. The interstitial fauna of marine sand. Biological Reviews. Vol.39. P.1–42.
- Thiel H. 1988. Cnidaria // Higgins R.P., Thiel H. (eds.). Introduction to the study of meiofauna. Washington DC: Smithsonian Institution Press. P.266–272.

Тип Плоские черви — Platyhelminthes

TURBELLARIA

- Евдониин Л.А. 1977. Хоботковые ресничные черви *Kalyptrorhynchia* фауны СССР и сопредельных стран // Фауна СССР. Турбеллярии. Т.1. Вып.1. Л.: Наука. 400 с.

Тип Кольчатые черви — Annelida

- Мастепанова Э.А. 2004. Интерстициальные полихеты морей России // Зоология беспозвоночных. Т.1. Вып.1. С.59–64
- Попченко В.И. 1988. Водные малощетинковые черви (*Oligochaeta limicola*) севера Европы. Л.: Наука. 287 с
- Попченко В.И. 1992. Малощетинковые черви. Определитель фауны. Самара: СГУ. 120 с.

- Цетлин А.Б., Сафонов М.В. 2002. Интерстициальные полихеты (Annelida) Кандалакшского залива Белого моря // Зоологический журнал. Т.81. № 8. С.899–908.
- Чекановская О.В. 1962. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М.-Л.: изд. АН СССР. 412 с
- Westheide W. 1990. Polychaetes: Interstitial Families // Synopsis of the British Fauna (New Ser.). Vol.44. P.1–152.

Тип Тихоходки — Tardigrada

- 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.
- Ramazzotti G., Maucci W. 1983. Il phylum Tardigrada // Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia Dott. Marco Marchi. Vol.41. P.1–1012.

Тип Членистоногие — Arthropoda

КЛЕЩИ — ACARI

- Соколов И.И. 1952. Водяные клещи // Фауна СССР. Паукообразные. Т.5. Вып.5. М.: изд. АН СССР. 200 с.
- Bartsch I. 2006. Halacaroidea (Acari): a guide to marine genera // Organisms Diversity and Evolution. Vol.6, suppl. P.1–104.
- Bartsch I. 2009. Checklist of marine and freshwater halacarid mite genera and species (Halacaridae: Acari) with notes on synonyms, habitats, distribution and descriptions of the taxa. Magnolia Press.
- Luxton M. 1989. Mites of the family Hyadesiidae (Acari: Astigmata) from New Zealand // Zoological Journal of the Linnean Society. No.95. P.71–95.

РАКООБРАЗНЫЕ — CRUSTACEA

Ostracoda

- Шорников Е.И. 1980. Остракоды рода *Jonesia* Brady, 1866 Белого и Баренцева морей // Зоологический журнал. Т.59. №. 8. С.1123–1129.
- Шорников Е.И. 1981. Остракоды *Bythocytheridae* дальневосточных морей. М.: Наука. 200 с.
- Klie W. 1938. Ostracoda. Muschelkrebse // Dahl F. (Hrsg.). Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meerestiele. Bd.34. S.1–230.
- Hartmann G., Puri H.S. 1974. Summary of neontological and paleontological classification of Ostracoda // Mitteilungen aus dem hamburgischen zoologischen Museum und Institut. Bd.70. P.7–73.
- Hartmann G. 1966–1975. Ostracoda // Dr H.G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd.5. S.1–4.

- 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.
- Pokorny V. 1978. Ostracodes // Haq Bilal U., Boersma A. (eds.). Introduction to Marine Micropaleontology. New York: Elsevier. P.109–149.
- Kempf E.K. 1980 (and later supplements). Index and Bibliography of Nonmarine Ostracoda. Vols.1–4. Geologisches Institut der Universität zu Köln, Sonderveröffentlichungen, 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.1–4. Geologisches Institut der Universität Köln, Sonderveröffentlichungen, nos. 50–53: 762, 712, 771 and 454 pp.

Сорепода

- Корнев П.Н., Чергопруд Е.С. 2008. Веслоногие ракообразные отряда Harpacticoida Белого моря: морфология, систематика, экология. М.: Т-во науч. изданий КМК. 379 с.
- Bodin P. 1979. Catalogue des Nouveaux Copepodes Harpacticoides Marins (nouvelle edition). Brest: Université de Bretagne Occidentale, Laboratoire d'Océanographie Biologique. 228 p.
- Hicks G.R.F., Coull B.C. 1983. The Ecology of Marine Meiobenthic Harpacticoid Copepods // Oceanography and Marine Biology. Vol.21. P.67–175
- Lang K. 1948. Monographie der Harpacticiden. 2 volumes. Lund: Hekan Ohlsson. 1682 p.

Тип Брюхоресничные — Gastrotricha

- Todaro A.M., Hummon W.D. 2008. An overview and a dichotomous key to genera of the phylum Gastrotricha // Meiofauna Marina. Vol.16. P.3–20.

Тип Круглые черви — Nematoda

- Гальцова В.В. 1976. Свободноживущие морские нематоды как компонент мейобентоса губы Чупа Белого моря // Нематоды и их роль в мейобентосе. Исследования фауны морей. Т.15. № 23. Л.: изд. Наука. С.165–270.
- Гальцова В.В. 1991. Мейобентос в морских экосистемах (на примере свободноживущих нематод) // Труды Зоологического института АН СССР. Т.224. Л. 301 с.
- Чесунов А.В. 2007. Биология морских нематод. М.: Т-во науч. изданий КМК. 367 с.
- Heip C., Vincx M., Vranken G., 1985. The ecology of marine nematodes // Oceanography and Marine Biology. Vol.23. P.399–489.

- Platt 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.
- Platt H.M., Warwick R.M. 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.
- Platt 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.
- Schmidt-Raesa A. (ed.). 2013. *Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera: 2. Nematoda.* Berlin: Walter De Gruyter. 759 pp.

Тип Гнатостомулиды — Gnathostomulida

- Sterrer W. 1972. Systematics and evolution within the Gnathostomulida // *Systematic Biology. Vol.21. No.2. P. 151–173.*

Тип Головохоботные — Cephalorhyncha

- 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.
- Schmidt-Rhaesa A. (ed.). 2012. *Nematomorpha, Priapulida, Kinorhyncha, Loricifera. Vol.1.* Walter de Gruyter.
- Sørensen 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.*

Веб-ресурсы

(адреса по состоянию на январь 2015 г)

- PSAMMONALIA — сайт и информационный бюллетень Международной Ассоциации мейобентологов. Содержит информацию о конференциях, контактные адреса специалистов, два раза в год публикует библиографические списки свежих статей по мейобентологии. В разделе «ссылки» — адреса полезных ресурсов (региональные таксономические списки, веб-определители и т.п.): <http://www.meiofauna.org/psammona.html>

- International Research Group on Ostracoda (IRGO): <http://www.irgo.uni-koeln.de/index.php>
- World list of Cyclopoid Copepods: <http://www.lucioesce.net/copepods/cyclopid.htm>
- World list of Harpacticoid Copepods: <http://www.lucioesce.net/copepods/arpa.htm>
- Pesce's Copepod Web Portal: <http://www.lucioesce.net/copepods>
- World of Copepods (Boxshall 2010): <http://www.marinespecies.org/copepoda>
- NEMYS — пополняющаяся база данных таксономических описаний свободноживущих нематод: <http://nemys.ugent.be/>
- Halacaridae.ru — сетевой ресурс М.П. Никитиной (ИО РАН), содержащий обновляющуюся информацию о морских клещах, библиографию по группе, рисунки и фотографии видов: <http://halacaridae.ru>
- Tardigrada newsletter и Tardigrada Register — ресурс, посвященный тихоходкам, созданный польскими специалистами Jukasz Michalczyk и Jukasz Kaczmarek: <http://www.tardigrada.net/>
- Degma P., Bertolani R., Guidetti R. Actual checklist of Tardigrada species (2009–2014, Ver. 27: 31-10-2014): <http://www.tardigrada.modena.unimo.it/miscellanea/Actual%20checklist%20of%20Tardigrada.pdf>
- Gastrotricha World portal — ресурс по гастротрихам, его ведет Antonio Todaro (Модена, Италия): <http://www.gastrotricha.unimore.it/default.htm>

Литература, цитированная в тексте

- Адрианов А.В. 1991. Некоторые особенности биологии киноринх (Cephalorhyncha, Kinorhyncha) // Экология моря. Т. 39. С. 57–61.
- Адрианов А.В., Малахов В.В., Чесунов А.В., Цетлин А.Б. 1989. *Tubiluchus arcticus* sp. n. из Белого моря (Priapulomorpha, Tubiluchidae) // Зоологический журнал. Т. 68. вып. 3. С. 126–131.
- 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.
- Богоров В.Г. 1927. К методике обработки планктона (новая камера для обработки зоопланктона) // Русский гидробиологический журнал. Т. 6. Вып. 8–10. С. 193–198.
- Боженова О.В., Степаньянц С.Д., Шереметевский А.М. 1989. Первое обнаружение мейобентосной книдарии *Boreohydra simplex* (Hydrozoa, Athecata) в Белом море // Зоологический журнал. Т. 68. № 7. С. 11–16.

- Бурковский И.В. 1984. Экология свободноживущих инфузорий. М.: изд-во МГУ. 208 с.
- Бурковский И.В. 1992. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. М.: изд-во МГУ. 207 с.
- Валова М.А., Кавтарадзе Д.Н. 1993. Микротехника. Правила. Приемы. Искусство. Эксперимент. М.: Изд-во МГУ. 240 с.
- Гальцова В.В. 1991. Мейобентос в морских экосистемах (на примере свободноживущих нематод) // Тр. Зоологического института АН СССР. Т. 224. 240 с.
- Гиляров М.С. (ред) 1978. Определитель обитающих в почве клещей. Trombidiformes. М.: Наука. 271 с.
- Заварзина Е.Г., Цетлин А.Б. 1986. Биология *Ophryotrocha dimorphica* sp. n. (Polychaeta, Eunicida) из зал. Петра Великого (Японское море) // Зоологический журнал. Т. 65. № 12. С. 1808–1817.
- Иванов Е.И., Молодцова Т.Н., Сафонов М.В., Цетлин А.Б. 1995. Новые данные о мейобентосных полихетах Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. СПб.: изд. ЗИН РАН. С. 71.
- Корнев П.Н. 2004. Первое нахождение представителей подкласса Tantulocarida в Белом море // Зоология беспозвоночных. Вып. 1. № 1. С. 73–78.
- Корнев П.Н., Чесунов А.В. 2005. Тантулокариды — микроскопические обитатели Белого моря // Природа. № 2. С. 13–18.
- Корнев П.Н., Чертопруд Е.С. 2008. Веслоногие ракообразные отряда Harpacticoida Белого моря: морфология, систематика, экология. М.: Т-во науч. изданий КМК. 379 с.
- 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. М.: МГУ. Биологический факультет. 186 с. (рукопись).
- Краснова Е.Д. 2007. Жизненный цикл свободноживущей нематоды *Metachromadora (Chromadoropsis) vivipara* на литорали Белого моря // Зоологический журнал. Т. 86. № 5. С. 515–525.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Вертикальная зональность Белого моря (глава Зообентос, 8.1). / Бергер В. Я. (ред.). Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. СПб.: изд. Зоологического института РАН. С. 189–193.
- Малахов В.В. 1974. Жизненный цикл свободноживущей морской нематоды *Pontonema vulgare* Bastian, 1965 // Вестник Московского Университета. Серия Биология. Вып. 1. С. 10–14.
- Малахов В.В. 1974а. Постэмбриональное развитие свободноживущей морской нематоды *Pontonema vulgare* Bastian, 1865 // Биология Белого моря. Вып. 1. С. 154–161.

- Мамкаев Ю.В. 1962. Материалы по интерстициальной фауне Баренцева моря // Вестник Ленинградского университета. Серия Биология. Т. 9. Вып. 2. С. 82–92.
- Мамкаев Ю.В. 1987. Ресничные черви и методологические принципы эволюционной морфологии // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 167. С. 4–33.
- Мамкаев Ю.В., Дробышева И.М., Петров А.А. 2007. Ресничные черви Белого моря и их сезонная динамика // Материалы II международной конференции, сборник «Экологические исследования беломорских организмов». СПб. С. 72–74.
- Милютина М.А. 2004. Мейобентос Кандалакшского желоба Белого моря: состав, распределение, сезонная динамика. Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук. М.: МГУ. Биологический факультет. 286 с. (рукопись).
- Мокиевский В.О. 1988. Пространственная структура сообщества нематод на литорали Белого моря // Структурно-функциональные исследования морского бентоса. М.: Институт Океанологии АН СССР. С. 20–38.
- Мокиевский В.О. 1990. Сезонные изменения в сообществе литоральных нематод // Питание и биоэнергетика морских беспозвоночных. М.: Институт океанологии АН СССР. С. 138–149.
- Мокиевский В.О., Филиппова К.А., Чесунов А.В. 2005. Фауна нематод, ассоциированная со скоплениями отмерших макрофитов в сублиторали Белого моря // Океанология. Т. 45. № 4. С. 628–636.
- Мокиевский В.О. 2009. Экология морского мейобентоса. М.: Т-во науч. изданий КМК. 286 с.
- Наумов А.Д., Оленев А.В. 1981. Зоологические экскурсии на Белом море. Л.: изд-во Ленинградского университета. 176 с.
- Наумов А.Д., Федяков В.В. 1993. Вечно живое Белое море. СПб. 335 с.
- Охлопков Ю.Р. 2003. Питание свободноживущих нематод из семейств Selachinematidae и Rhichtersiidae в Белом море // Материалы VII научной конференции ББС МГУ им. Н.А.Перцова. М.: КМК. С. 127–139.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Петров К.М. 2004. Биогеография. Учебник для студентов, обучающихся по географическим специальностям. СПб.: изд. Санкт-Петербургского университета. 294 с.
- Попченко В.И. 1988. Водные малощетинковые черви (*Oligochaeta limicola*) севера Европы. Л.: Наука. 287 с.
- Попченко В.И. 1992. Малощетинковые черви. Определитель фауны. Самара: СГУ. 120 с.

- Рогатых Т.А. 2011. Мейобентос меромиктических озер Кандалакшского залива Белого моря // Нематоды естественных и трансформированных экосистем. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 86–88.
- Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. 2008. Зоология беспозвоночных. Т. 3. М.: Академия. 487 с.
- Рыбников П.В., Азовский А.И. 1997. К фауне и экологии Harpacticoida песчано-илистой литорали Белого моря // Материалы II научной конференции ББС МГУ им. Н.А. Перцова. М.: изд-во МГУ. С. 48–61.
- Серикова М.В. 2003. Распределение нематод на границе суши и моря на литорали ББС. Дипломная работа. М.: МГУ. Биологический факультет. 56 с. (рукопись).
- Сиренко Б.И. (ред.). 2001. Списки видов свободноживущих беспозвоночных Евразийских морей и прилегающей глубоководной части Арктики // Исследования фауны морей. Т. 51. № 59. С-Пб.: изд. Зоологического института РАН. 131 с.
- Скарлато О.А. 1987. Моллюски Белого моря // Определители по фауне СССР. Вып. 151. Л.: Наука. 328 с.
- Соколов И.И. 1952. Водяные клещи // Фауна СССР. Паукообразные. Т. 5. Вып. 5. М.: изд-во АН СССР. 200 с.
- Степаньянц С.Д. 1989. Мезостациональные квидарии // Труды ББС МГУ им. Н.А. Перцова. Л.: изд-во Ленинградского университета. С. 109–112.
- 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.
- 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., Мокиевский В.О., Столяров А.П., Мазей Ю.А., Сабурова М.А., Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С., Ильинский В.В., Колобов М.Ю., Пономарёв С.А. 2004. Изменение основных характеристик микро-, мейо- и макробентоса по градиенту солёности в эстуарии Белого моря // Океанология. Т. 44. № 4. С. 549–560.
- Удалов А.А., Мокиевский В.О., Чертопруд Е.С. 2005. Влияние градиента солёности на распределение мейобентоса в эстуарии р. Чёрная (Белое море) // Океанология. Т. 45. № 5. С. 680–688.

- Федяков В.В. 1986. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. Л.: Зоологический институт АН. 127 с.
- Фролов Ю.М. 1972. К фауне свободноживущих нематод Белого моря // Комплексные исследования природы океана. № 3. С. 254–256.
- Хлебович В.В. 1974. Критическая солнность биологических процессов. Л.: Наука. 236 с.
- Хлебович В.В. 2012. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). СПб.: Зоологический институт РАН. 143 с.
- Цетлин А.Б. 1980. Два новых вида сем. Doryvilleidae (Polychaeta) из Белого и Баренцева морей // Зоологический журнал. Т. 59. С. 17–22.
- Цетлин А.Б., Ларионов В.В. 1988. Морфология новой архианнелиды *Akessoniella orientalis* gen. et sp. n. (Nerillidae) // Зоологический журнал. Т. 67. № 6. С. 846–857.
- Цетлин А.Б., Сафонов М.В. 2002. Интерстициальные полихеты (Annelida) Кандалакшского залива Белого моря // Зоологический журнал. Т. 81. № 8. С. 899–908.
- Чекановская О.В. 1962. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 411 с.
- Чертопруд Е.С. 2005. Пространственно-временная изменчивость сообщества Harpacticoida (Copepoda) литорали Белого моря. Автореферат диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук. М. 24 с.
- Чертопруд Е.С., Чертопруд М.В., Кондарь Д.В., Корнев П.Н., Удалов А.А. 2006. Разнообразие таксоценов Harpacticoida (Copepoda) песчаноилистой литорали Кандалакшского залива Белого моря // Океанология. Т. 46. № 4. С. 10–19.
- Чесунов А.В. 1988. Новые виды нематод из Белого моря // Труды Зоологического института АН СССР. Л. Т. 180. С. 68–77
- Чесунов А.В. 2006. Биология морских нематод. М.: Т-во науч. изданий КМК. 367 с.
- Чесунов А.В., Калякина Н.М., Бубнова Е.Н. (ред.). 2008. Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ. М.: Т-во науч. изданий КМК. 384 с.
- Численко Л.Л. 1961. О существовании «размерного разрыва» в морской фауне литорали и сублиторали // Доклады АН СССР. Т. 137. Вып. 2. С. 431–435
- Численко Л.Л. 1967. Гарпактициды (Copepoda, Harpacticoida) Карельского побережья Белого моря // Исследования фауны морей. Л.: Т. 7. № 15. С. 148–196.
- Чусова Е.А. 1980. Микрораспределение разных стадий *Mesochra lilljeborgi* Voeck и *Stenhelia palustris* Brady (Harpacticoida) в верхнем горизон-

- те песчаной литорали Кислой губы Кандалакшского залива Белого моря // Труды ББС МГУ им. Н.А. Перцова. Т. 5. С. 93–102.
- Шорников Е.И., Зенина М.А. 2014. Острикоды как индикаторы состояния и динамики водных экосистем (на примере залива Петра Великого Японского моря). – Владивосток: Дальнаука. 334 с.
- Azovsky A.I., Chertoprood E.S., Saburova M.A., Polikarpov I.G. 2004. Spatio-temporal variability of micro- and meiobenthic communities in the White Sea intertidal sandflat // *Estuarial and Coastal Shelf Science*. Vol. 60. No. 4. P. 663–671.
- Azovsky A.I., Saburova M.A., Chertoprood E.S., Polikarpov I.G. 2005. Selective feeding of littoral harpacticoids on diatom algae: hungry gourmands? // *Marine Biology*. Vol. 148. P. 327–337.
- Barnett P.R.O., Watson J., Connelly D. 1984. A multiple corer for taking virtually undisturbed samples from shelf, bathyal and abyssal sediments // *Oceanological Acta*. Vol. 7. P. 339–408.
- Bartsch I. 2006. Halacaroidea (Acari): a guide to marine genera // *Organisms Diversity and Evolution*. 2006. Vol. 6, suppl. P. 1–104.
- Bartsch I. 2009. Checklist of marine and freshwater halacarid mite genera and species (Halacaridae: Acari) with notes on synonyms, habitats, distribution and descriptions of the taxa. Magnolia Press.
- Bodin P. 1979. Catalogue des Nouveaux Copepodes Harpacticoides Marins (nouvelle édition). Brest: Université de Bretagne Occidentale, Laboratoire d'Océanographie Biologique. 228 p.
- Bouillon J., Medel M.D., Pagus F., Gili J.M., Boero F., Gravili C. 2004. Fauna of the Mediterranean Hydrozoa // *Scientia Marina*. Vol. 68. Suppl. 2. P. 1–454.
- Boxshall G. A. 1991. A review of the biology and phylogenetic relationships of the Tantulocarida, a subclass of Crustacea, recognized in 1983 // *Verh. Deutsch. Zool. Ges. Bd. 84. S. 271–279*.
- Boxshall G.A., Huys R. 1989. New tantulocarid, *Stygotantulus stocki*, parasitic on harpacticoid copepods, with an analysis of the phylogenetic relationships within the Maxillopoda // *Journal of Crustacean Biology*. Vol. 9. No. 1. P. 126–140.
- Brock M.A., Strehler B.L., Brandes D. 1968. Ultrastructural studies on the life cycle of a short-lived metazoan, *Campanularia flexuosa*. I. Structure of the young adult // *Journal Ultrastructure Research*. Vol. 21. P. 281–312.
- Burgess R. 2001. An improved protocol for separating meiofauna from sediments using colloidal silica sols // *Marine Ecology Progress Series*. 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.
- Cannon L.R.G. 1986. *Turbellaria of the world: a guide to families and genera*. Brisbane: Queensland Museum. 136 p.
- Cannon L.R.G., Faubel A. 1988. *Turbellaria* // Higgins R.P., Thiel H. (eds.). *Introduction to the study of meiofauna*. Washington DC: Smithsonian Institution Press. P. 273–282.
- Clausen C. 1971. Interstitial Cnidaria: Present status of their systematics and ecology // *Smithsonian Contributions in Zoology*. Vol. 76. P. 1–8.
- Collins A.G., Cartwright P., McFadden C.S., Schierwater B. 2005. Phylogenetic context and basal metazoan model systems // *Integrative and Comparative Biology*. Vol. 45. P. 585–594.
- Dahms H.-U. 1993. Pictorial keys for the identification crustacean nauplii from the marine meiobenthos // *Journal of Crustacean Biology*. Vol. 13. No. 3. P. 609–616.
- Degma P., Bertolani R., Guidetti R. Actual checklist of Tardigrada species (2009–2014, Ver. 27: 31-10-2014)
- De Troch M., Fiers F., Vincx M. 2001. Alpha and beta diversity of harpacticoid copepods in a tropical seagrass bed: the relation between diversity and species' range size distribution. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 215. P. 225–236.
- Eleftheriou A., McIntyre A. (eds.). 2005. *Methods for the study of marine benthos*. Third Edition. Blackwell Science Ltd. 418 p.
- Erhard W. 1989. Zur Kenntnis der interstitiellen Opisthobranchierart *Hedylopsis spiculifera* (Kowalevsky) (Mollusca, Gastropoda) // *Zoologica Scripta*. Vol. 18. Iss. 3. P. 397–403.
- Epstein S.S. 1995. Simultaneous enumeration of protozoa and micrometazoa from marine sandy sediments // *Aquatic Microbial Ecology*. Vol. 9. No. 3. P. 219–227.
- Evertsen J., Bakken T., Green S. 2004. Rediscovery of *Tenellia adpersa* (Nudibranchia) from the Finnish archipelago // *Sarsia*. Vol. 89. P. 362–365.
- 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., Riedl R.J. 1970. The sulphide system: a new biotic community underneath the oxydized layer of marine sand bottoms // *Marine Biology*. Vol. 7. No. 3. P. 255–268.
- Giere O. 1993. *Meiobenthology: the microscopic fauna in aquatic sediments*. Berlin: Springer Verlag. 328 p.

- Giere O. 2009. Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments. Berlin: Springer Verlag. 527 p.
- 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.
- Hartmann G. 1975. Ostracoda // H.G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 5. Band: Arthropoda, I. Abteilung: Crustacea. 2. Buch. IV. Teil. 1–5. Lieferung. S. 1–1067.
- Hartmann G., Puri H.S. 1974. Summary of neontological and paleontological classification of Ostracoda // *Mitteilung. Hamburg. Zool. Mus. Inst. Bd. 70*. S. 7–73
- Heip C., Smol N. 1976. On the importance of *Protohydra leuckarti* as a predator of meiobenthic populations // *Proceedings of the 10th European Symposium on Marine Biology / Persoone G., Jaspers E. (eds.)*. Ostend, Belgium, 17–23 September 1975. 2. Population Dynamics. Belgium: Universa Press. 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.
- Hicks G.R.F., Coull B.C. 1983. The Ecology of Marine Meiobenthic Harpacticoid Copepods // *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. Vol. 21. P. 67–175
- Higgins R., Thiel H. 1988. Introduction to the study of meiofauna. Washington D.C., London: Smithsonian Institution Press. 488 p.
- Hult J. 1941. Über einige für die Westküste Schwedens neue niedere Evertibraten // *Zoologiska Bidrag fren Uppsala*. Vol. 20. P. 455–460.
- Huys R. 1991. Tantulocarida (Crustacea: Maxillopoda): A new taxon from the temporary meiobenthos // *Marine Ecology*. Vol. 12. No. 1. P. 1–34.
- Huys R., Boxshall G.A. Lincoln R.J. 1993. The tantulocaridan life cycle: The circle closed? // *Journal of Crustacean Biology*. Vol. 13. No. 3. P. 432–442.
- Huys R. 2009. Unresolved cases of type fixation, synonymy and homonymy in harpacticoid copepod nomenclature (Crustacea: Copepoda) // *Zootaxa*. Vol. 2183. P. 1–99.
- Jonge V.N., Bouwman L.A. 1977. A simple density separation technique for quantitative isolation of meiobenthos using the colloidal silica Ludox-TM // *Marine Biology*. Vol. 42. No. 2. P. 143–148.
- Kempf E.K. 1980 (and later supplements). Index and Bibliography of Nonmarine Ostracoda. Vols. 1–4. Geologisches Institut der Universitaet zu Köln, 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. 1–4. Geologisches Institut der Universitat Köln, Sonderveroeffentlichungen, nos. 50–53: 762, 712, 771 and 454 pp.

- Klie W. 1938. Ostracoda. Muschelkrebse // F. Dahl (ed.). Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meerestiele. Lfg. 34. S. 1–230.
- Knox G.A. 1977. The role of polychaetes in benthic soft-bottom communities // Essays on polychaetous Annelids in memory of O. Hartman. P. 547–604.
- Kolbasov G.A., Savchenko A.S. 2010. *Microdajus tchesunovi* sp. n. (Tantulocarida, Microdajidae) – a new crustacean parasite of from the White Sea // Experimental Parasitology. Vol. 125. No. 1. P. 13–22.
- Kornev P.N, Tchesunov A.V., Rybnikov P.V. 2004. *Arcticotantulus pertzovi* gen. et sp. n. (Tantulocarida, Crustacea) — a new tantulocaridan from the pseudobathyal region of the White Sea // Sarsia. Vol. 89. P. 355–361.
- Krantz G.W. 1978. A Manual of Acarology. Second edition. Oregon State Univ. Book Stores, Inc Corvallis. 807 p.
- Lang K. 1948. Monographie der Harpacticiden. 2 volumes. Lund: Hekan Ohlsson. 1682 p.
- Luxton M. 1989. Mites of the family Hyadesiidae (Acari: Astigmata) from New Zealand // Zoological Journal of the Linnean Society. No. 95. P. 71–95.
- Mare M.F. 1942. A study of a marine benthic community with special reference to the microorganisms // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 25. P. 517–554.
- Miljutin D.M., Miljutina M.A., Mokievsky V.O., Tchesunov A.V. 2012. Benthic meiofaunal density and community composition in the deep White Sea and their temporal variations // Polar biology. Vol. 35. No. 12. P. 1837–1850.
- Miljutin D.M., Miljutina M.A., Tchesunov A.V., Mokievsky V.O. 2014. Nematode assemblages from the Kandalaksha Depression (White Sea, 251–288 m water depth) // Helgoland Marine Research. Vol. 68. No. 1. P. 99–111.
- Mokievsky V.O., Miljutina M.A., Tchesunov A.V., Rybnikov P.V. 2009. Meioenthos of the deep part of the White sea // Meiofauna Marina. Vol. 17. P. 61–70.
- 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.
- Namiotko T., Danielopol Dan L., Baltanós Á. 2011. Soft body morphology, dissection and slide-preparation of Ostracoda: a primer // Joannea Geologie und Paläontologie. Vol. 11. P. 327–343.
- NeMys: World Database of Free-Living Marine Nematodes. Accessed at <http://nemys.ugent.be> on 2015-02-18.
- Neuhaus B. 2013. 5. Kinorhyncha (=Echinodera) // A. Schmidt-Rhaesa (ed.). Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera. Vol.

- I: Nematomorpha, Priapulida, Kinorhyncha, Loricifera. Berlin/Boston: De Gruyter. P. 181–348.
- Nicholls A.G. 1935. Copepods from the interstitial fauna of a sandy beach // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 20. P. 379–405.
- Nordheim H. 1989. Six new species of *Protodrilus* (Annelida, Polychaeta) from Europe and New Zealand, with a concise presentation of the genus // Zoologica Scripta. Vol. 18. No. 2. P. 245–268.
- Nyholm K.G. 1951. Egg cells in the ectoderm of *Boreohydra simplex* // Arkhiv ъъ Zoology. Bd. 2. S. 531–533.
- Ockelmann K.W. 1964. *Turtonia minuta* (Fabricius), a neotenous veneracean bivalve // Ophelia. Bd. 1. P. 121–146.
- Onbe T. 1978. Sugar flotation method for sorting the resting eggs of marine cladocerans and copepods from sea–bottom sediment // Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. Vol. 44. No.12. P. 1411.
- Petersen K.W. 1990. Evolution and taxonomy in capitate hydroids and medusae (Cnidaria: Hydrozoa) // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 100. P. 101–231.
- 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 // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 88. P. 1637–1641.
- Philippй H., Brinkmann H., Copley R.R., Moroz L.L., Nakano H., Poustka A.J., Wallberg A., Peterson K.J., Telford M.J. 2011. Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to *Xenoturbella* // Nature. Vol. 470. Issue 7333. P. 255–258.
- Platt 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.
- Platt H.M. Warwick R.M. 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.
- Platt 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.
- Pokorny V. 1978. Ostracodes // Introduction to Marine Micropaleontology / Haq Bilal U., Anne Boersma (eds.). Elsevier, New York. P. 109–149.
- Ramazzotti G. 1962. Il phylum Tardigrada // Memorie dell’Istituto Italiano di Idrobiologia Dott. Marco Marchi. Pallanza. Vol.16. 595 p.

- Ramazzotti G., Maucci W. 1983. Il phylum Tardigrada // Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia Dott. Marco Marchi. Vol. 41. P. 1–1012 p.
- Remane A. 1927. *Hallamohydra*, ein eigenartiges Hydrozoon der Nord- und Ostsee // Zeitschrift für Morphologie und Öcologie der Tiere. Bd. 7. S. 643–677.
- Remane A. 1933. Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht // Wissenschaft. Meeresunter. N.F., Kiel. Bd. 21. H.2. S. 161–221.
- Remane A. 1934. Die Brackwasserfauna // Zoologischer Anzeiger (Suppl.). Bd. 7. S. 34–74.
- Saphonov M.V., Ivanov D.L., Tzetlin A.B. 1996. The first finding of interstitial Solenogastres (Mollusca Aplacophora) in the White Sea // Ruthenica. Vol. 6. P. 22.
- Saphonov M.V., Tzetlin A.B. 1997. Nerillidae (Annelida: Polychaeta) from the White Sea, with description of a new species of *Micronerilla* // Ophelia. Vol. 47. No. 3. P. 215–226.
- 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* // Biological Bulletin. Vol. 196. No. 2. P. 216–226.
- Schuchert P. 1993. Phylogenetic analysis of the Cnidaria // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. Vol. 31. P. 161–173.
- Schulz E. 1950. Zur Ökologie von *Protohydra leuckarti* Greef. (Studien an Hydrozoa, I.) // Kieler Meeresforschungen. Bd. 8(1). S. 53–57.
- Schwinghamer P. 1981. Extraction of living meiofauna from marine sediments by centrifugation in a silica sol-sorbitol mixture // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. Vol. 38. No. 4. P. 476–478.
- Sørensen M.V. 2013. Phylum Kinorhyncha // Zootaxa. Vol. 3703. P. 63–66.
- Sørensen 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
- Sterrerr W. 1972. Systematics and evolution within the Gnathostomulida // Systematic Zoology. Vol. 21. No. 2. P. 151–173.
- Sterrerr W. 1982. Gnathostomulida // Synopsis and classification of living organisms / Parker S.P. (ed.). Vol. 1. New York: McGraw-Hill. P. 847–851.
- Struck T.H. 2011. Direction of evolution within Annelida and the definition of Pleistoannelida // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. Vol. 49. Issue 4. P. 340–345.
- Struck T.H., Paul C., Hill N., Hartmann S., Hosel C., Kube M., Lieb B., Meyer A., Tiedemann R., Purschke G. et al. 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution // Nature. Vol. 471. P. 95–98.

- Subias L.S. 2004. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribotidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles) // Graellsia. No. 60 (número extraordinario). P. 3–305.
- Swedmark B., Teissier G. 1950. Developement d'un Hydrozoaire aberrant *Halammohydra schulzei* Remane // Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Vol. 231. P. 173–174.
- Swedmark B., Teissier G. 1957. Organisation et développement des *Halammohydra* (Hydrozoaires) // Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Académie des sciences. Vol. 244. P. 501–504.
- Swedmark B. 1964. The interstitial fauna of marine sand. Biological Reviews. Vol. 39. P. 1–42.
- Tchesunov A.V., Portnova D.A., van Campenhout J. 2015 Description of two free-living nematode species of *Halomonhystera disjuncta* complex (Nematoda: Monhysterida) from two peculiar habitats in the sea // Helgolander Marine Researches. V. 69. P. 57–85
- Thiel H. 1988. Cnidaria // Introduction to the study of meiofauna / Higgins R.P., Thiel H. (eds). Washington DC: Smithsonian Institution Press. P. 266–272.
- Todaro A.M., Hummon W.D. 2008. An overview and a dichotomous key to genera of the phylum Gastrotricha // Meiofauna Marina. Vol. 16. P. 3–20.
- Tzetlin A.B., Saphonov M.V., Simdianov T.G., Mokievsky V.O., Ivanov I.Y., Melnikov A.N. 1998. Fauna associated with the dead kelp in different types of subtidal habitats of the White Sea // Hydrobiologia. Vol. 355. P. 91–100.
- Uhlig G. 1964. Eine einfache methode zur Extraktion der vagilen mesopsamalen Mikrofauna // Helgolander Meeresunters. Vol. 11. P. 178–185.
- Walter D.E., Proctor H.C. 2013. Mites: Ecology, Evolution and Behavior. Life in Microscale. Springer Netherlands. 494 p.
- Westblad E. 1935. Neue Beobachtungen über *Protohydra* // Zoologischer Anzeiger. Bd. 111. S. 152–158.
- Westblad E. 1947. Notes on Hydroids // Arkiv för Zoologie. Bd. 39(A). S. 1–23.
- Weigert A., Helm C., Meyer M., Nickel B., Arendt D., Hausdorf B., Santos S.R., Halaných K.M., Purschke G., Bleidorn C., Struck T.H. 2014. Illuminating the base of the annelid tree using transcriptomics // Molecular biology and evolution. C. msu080.
- 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.
- Wells J. B. J. 2007. An annotated checklist and keys to the species of Copepoda Harpacticoida (Crustacea) // Zootaxa. Vol. 1568. P. 1–872.
- Westheide W. 1974. Interstitielle Polychaeten in brasilianischen Sandströnden // Mikrofauna Meeresboden. Vol. 31. P. 1–16.
- Westheide W. 1977. The geographic distribution of interstitial polychaetes // The Meiofauna Species in Time and Space / Westheide W., Sterrer W., Ax P. (eds). Mikrofauna Meeresboden. Vol. 61. P. 287–302.
- Westheide W. 1982a. *Ikosipodus carolensis* gen. et sp.n., an interstitial neotenic polychaete from North Carolina, U.S.A., and its phylogenetic relationships within Dorvilleidae // Zoologica Scripta. Vol. 11. P. 117–126.
- Westheide W. 1982b. *Microphthalmus hamosus* sp.n. (Polychaeta, Hesionidae) – an example of evolution leading from the interstitial fauna to a macrofaunal interspecific relationship // Zoologica Scripta. Vol. 11. P. 189–193.
- Westheide W. 1984. The concept of reproduction in polychaetes with small body size: adaptations in interstitial species // Polychaete reproduction / Fischer A., Pfannenstiel H.D. (eds). Fortschritte Zoologie. Vol. 29. P. 265–587.
- Westheide W. 1990. Polychaetes: Interstitial families // Synopsis of the British Fauna / Kermack D.M., Barnes R.S.K. (eds.). Vol. 44. P. 1–152.
- Wieser W. 1953. Beziehungen zwieschen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden, marinen Nematoden // Arkiv för Zoology. Bd. 2. S. 439–484.
- Zavarzina E.G., Tzetlin A.B. 1991. Breeding and larval morphology of *Ophryotrocha dimorphica* // Ophelia. Vol. 5. P. 411–420.
- Zviaguintseva Z.A., Mokievsky V.O. 1996. Experimental study of the primary colonization of free-living Nematoda from the muddy sand // European Marine Biology Symposium Symposium Programm and Abstracts. Saint-Petersburg. Zoological Institute. P. 97.

Приложения

Список видов олигохет, известных из мейобентоса Белого моря

Вид	Где встречается
Сем. Naididae	
<i>Amphichaeta leydigi</i> Tauber, 1879	литораль
<i>Nais elinguis</i> Müller, 1773	литораль, ø тормовые выбросы
<i>Paranais litoralis</i> (Müller, 1784)	в устьях ручьев, литораль, сублитораль
Сем. Tubificidae	
<i>Clitellio arenarius</i> (O.F. Müller, 1778)	литораль, сублитораль
<i>Tubifex costatus</i> Claparède, 1863	литораль
<i>Tubificoides (Peloscolex) benedeni</i>	литораль, сублитораль, ø тормовые выбросы
Сем. Enchytraeidae	
<i>Enchytraeus albidus</i> Henle, 1837	литораль, сублитораль, ø тормовые выбросы
<i>Lumbricillus lineatus</i> (Müller, 1771)	литораль, ø тормовые выбросы
<i>Lumbricillus murmanicus</i> Finogenova et Strelzov, 1978	литораль, сублитораль
<i>Lumbricillus pagenstecheri</i> (Ratzel, 1869)	супралитораль

Источник: Чесунов А.В., Калякина Н.М., Бубнова Е.Н. (ред.). 2008. Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ. М.: Т-во науч. изданий КМК. 384 с.

Классификация донных отложений по гранулометрическому составу по Безрукову и Лисицыну (1960) и Барковской (1961)

Фракция		Размер частиц (мм)	Донные отложения	
			по преобладающей фракции	по содержанию пелита
Глыбы		>1000	скопления глыб (глыбовый навал)	–
Валуны		1000 – 100	валунные отложения	–
Галька		100 – 10	галечные отложения	–
Гравий		10 – 2	гравийные отложения	–
Песок	Грубо-зернистый	2 – 1	грубозернистые пески	песок (пелита <5%)
	Крупно-зернистый	1 – 0,5	крупнозернистые пески	
	Средне-зернистый	0,5 – 0,25	среднезернистые пески	илистый песок (пелита 5–10%)
	Мелко-зернистый	0,25 – 0,1	мелкозернистые пески	
Алеврит	крупный	0,1 – 0,05	алевритовые илы (алевропелитовые илы — равное содержание алеврита и пелита)	песчанистый ил (пелита 10–30%) ил (пелита 30–50%)
	мелкий	0,05 – 0,01		
Пелит		<0,01	пелитовые илы	глинистый ил (пелита >50%)

Источники: Барковская М.Г. 1961. Закономерности распределения донных осадков на шельфе советских берегов Чёрного моря // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т.53. С.123–148.

Безруков П.Л., Лисицын А.П. 1960. Классификация осадков современных морских водоёмов // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т.32. С.3–14.

Классификация донных отложений по размеру преобладающей фракции, принятая в англоязычной литературе (шкала Вентворта, Wentworth scale, Udden/Wentworth scale; по: Eleftheriou and McIntyre, 2005)

	Тип грунта	Диаметр сита (D, мм)	Шкала ϕ ($-\log_2 D$)
Камни (Gravel)	валуны (cobble)	256	-8
		128	-7
		64	-6
	галька (pebble)	32	-5
		16	-4
		8	-3
гравий (granule)	4	-2	
Песок (Sand)	очень крупный песок (very coarse sand)	2	-1
	крупный песок (coarse sand)	1	0
	средний песок (vedium sand)	0,5	1
	мелкий песок (fine sand)	0,25	2
	очень мелкий песок (very fine sand)	0,125	3
Ил (Silt)		0,062	4
		0,031	5
		0,0156	6
		0,0078	7
Глина (Clay)		0,0039	8
		<0,0039	

Протокол разборки мейобентосной пробы

Состав таксонов в графах может меняться в зависимости от района, глубины и типа грунта. Широкое правое поле используется для заметок и, если нужно, для быстрой зарисовки форм. UFO (“unknown floating objects”) — формы, определить которые не удалось.

Дата _____ Море _____ с.ш. _____ в.д.
 Станция _____ Проба _____ Площадь (объём) _____
 Грунт _____ Глубина _____ Орудие сбора _____

Taxa	32 μ	63 μ	125 μ	250 μ	500 μ
Foraminifera, total					
Foraminifera Calcar.					
Agglutinated Foram.					
Allogromiida					
Nematoda					
Harpacticoida					
- “ “ – nauplii					
Tardigrada					
Tantulocarida					
Kinorhyncha					
Ostracoda					
Gastrotricha					
Aplacophora					
Turbellaria					
Polychaeta					
Tanaidacea					
Bivalvia					
Gastropoda					
Amphipoda					
Isopoda					
Loricifera					
Halacaridae					
Cnidaria					
UFO					

Разобрал _____ Дата _____

Протокол для описания коллекции микропрепаратов

В каждом квадрате схематично изображается расположение объектов на препарате, и проставляются номера для каждого. Под этими номерами виды заносятся в таблицу справа. Заполнять бланк лучше карандашом.

Дата _____ Море _____ с.ш. _____ в.д.
 Станция _____ Проба _____ Площадь (объём) _____
 Грунт _____ Глубина _____ Орудие сбора _____

Препарат № _____



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____

Препарат № _____



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____

Пример протокола для описания коллекции микропрепаратов

Фрагмент заполненного протокола для описания коллекции микропрепаратов нематод (немного уменьшено). В правой части указаны возрастные стадии нематод или пол для взрослых (воспроизводится с любезного разрешения А.В. Чесунова).

Тамм В.И.
1965, 2004
См. в С. микропр.

№	Схема экземпляров	Семейство	Род	вил	J				♀	♂	♂
					1	2	3	4			
24		1. <i>Desmoceritidae</i> (2)	<i>Melgolaïmas</i>								
		2. — " — (2)	— " —				*				
		3. — " — (2)	— " —						*		
		4. — " — (2)	— " —						*		4 p
		5. — " — (2)	— " —						*		4 p
		6. — " — (2)	— " —						*		4 p
		7. — " — (2)	— " —						*		4 p
		8. — " — (2)	— " —						*		
		9. — " — (2)	— " —						*		
25		1. — " — (2)	— " —						*	4 p	
		2. — " — (2)	— " —						*	4 p	
		3. <i>Enkemaoidae</i> (4)	<i>Ternstroemia</i> 2 вер. spec.					*			C
		4. <i>Scathocaimidae</i> (2)	<i>S. concolor</i>								C
		5. — " — (2)	— " —							*	4 p
		6. <i>Microlaimidae</i> (2)	<i>Microlaimas</i> 4 возраств. экземпляры							*	C
		7. <i>Desmoceritidae</i> (2)	<i>Melgolaïmas</i>							*	C
26		1. <i>Chromadoridae</i> (6)	<i>Psycholaimulus</i> spec.					*			
		2. <i>Desmoceritidae</i> (2)	<i>Melgolaïmas</i>					*			
		3. — " — (2)	— " —							*	C
		4. <i>Chromadoridae</i> (6)	<i>Psycholaimulus</i> spec.					*			C
		5. — " — (6)	— " —					*			C
		6. <i>Enkemaoidae</i> (4)	<i>Ternstroemia</i> 2 возраств. экземпляры					*			C
		7. <i>Spicivoridae</i> (4)	<i>Spicivorida</i> spec.					*			C
		8. <i>Chromadoridae</i> (6)	<i>Psycholaimulus</i> spec.					*			C

Примерная программа проведения практики по биологии мейобентоса

Краткий вариант практики (4–5 дней) предусматривает первое знакомство с мейофауной, основными методами отбора и обработки проб, знакомство с основными таксономическими группами.

Расширенный вариант практики (7–10 дней) предусматривает, кроме освоения методов работы с мейобентосом, также получение навыков таксономического определения представителей основных групп мейофауны и знакомство и их разнообразием на видовом или родовом уровне.

Краткий вариант (5 дней)

1-й день. Вводная лекция. Мейобентос. Определение понятий. Методы изучения. Экскурсия на литораль. Сбор материала (мейобентос илистого песка). Обработка живых проб. Метод флотации. Методы измерения факторов среды.

2-й день. Водолазные методы сбора мейобентоса. Разнообразие сублиторальных и литоральных биотопов. Экскурсия на песчаную прибойную литораль. Методы экстракции организмов. Наркотизация хлоридом магния. Интерстициальная фауна. Метод экстракции Улига.

3-й день. Судовые работы. Орудия для количественного и качественного сбора мейобентоса на судне. Дночерпатели, кореры, трубки, эпибентосные тралы. Освоение приёмов работы с заборным оборудованием. Анализ факторов среды. Глубоководный мейобентос. Способы фиксации проб. Методы отбора и обработки количественных проб. Метод промывки на серии сит для живого и фиксированного материала.

4-й день. Мейобентос фитали. Методы обработки проб макрофитов. Самостоятельная работа студентов — обработка количественной пробы из биотопа по выбору.

5-й день. Завершение лабораторных работ. Подготовка отчёта.

Расширенный вариант (10 дней).

Расширенный вариант практики дополняется тематическими занятиями по таксономии основных групп мейобентоса, включающими вводную лекцию и самостоятельную работу студентов с определителями:

4-й день. Мейобентос фитали. Методы обработки проб макрофитов. Галакариды. Таксономия, приготовление препаратов, определение.

5-й день. Сбор материала на илистом песке, прибойном пляже и в фитали. Гарпактициды. Таксономия, приготовление препаратов, приемы анатомирования, работа с определителем.

6-й день. Методы анализа факторов среды на литорали. Самостоятельный отбор количественных проб на илистом песке и в фитали. Нематоды. Таксономия, разнообразие, приготовление препаратов, знакомство с типичными представителями фауны различных биотопов.

7-й день. Полихеты в мейобентосе. Таксономическое положение, разнообразие, знакомство с представителями разных семейств.

8-й день. Гастротрихи, тихоходки, турбеллярии, киноринхи. Разнообразие, приготовление препаратов, знакомство с таксономически важными признаками.

9-й день. Самостоятельная работа студентов — обработка количественной пробы из биотопа по выбору.

10-й день. Завершение лабораторных работ. Подготовка отчёта.

Оборудование для мейобентосной практики

Оборудование для литоральных экскурсий

- Ведро 8–10 л — 2 шт.
- Пластиковые вёдра объемом 1 л (например — ведёрки из-под майонеза) — 7–10 (по 1–2 на участника экскурсии)
- Лопата
- Совок пластмассовый или металлический
- Сачки из газа с ячейей 40–50 мкм
- Трубки-пробоотборники
- Пакеты пластиковые
- Банки 50 и 100 мл
- Маркеры
- Бумага для этикеток
- Карандаши
- Записная книжка в твёрдом переплётё
- Линейка металлическая или пластиковая
- Рулетка 10 м
- GPS
- Фотоаппарат

Оборудование для лабораторной работы

При работе в лаборатории необходимо разделить всю посуду и оборудование на предназначенные для работы с живым материалом и на необходимые для обработки фиксированных проб. Посуда для работы с фиксированным материалом должна быть маркирована. Не следует использовать одну и ту же посуду и инструменты для работы с живым и формалиновым материалом. Задачи, связанные с исследованием живых и фиксированных проб, лучше разделять во времени и, если это возможно, не работать с живым и фиксированным материалом одновременно.

- Микроскоп стереоскопический («бинокуляр») с верхним или комбинированным светом (удобны бинокуляры с плавным изменением увеличения — «зумом») — по одному на студента
- Микроскоп световой — 1 на 1–2 человек
- Стёкла предметные

- Стёкла покровные
- Пластилин
- Лак для ногтей бесцветный
- «Солонки» или часовые стёкла
- Стёкла с лункой
- Чашки Петри разного размера
- Бутылки-промывалки пластиковые
- Набор металлических сит для промывки проб
- Иголочки тонкие в держателях
- Пипетки с тонким носиком
- Камера Богорова
- Сачки из газа 40–50, 60–100 и 500 мкм — по 2–4 шт.
- Пластиковые контейнеры

Реактивы

- Спирт 96°
- Спирт 70°
- Формалин 4%
- Формалин 40%
- Глицерин
- Бенгальский розовый
- $MgCl_2$ — сухое вещество или насыщенный раствор

Для работы у каждого студента должен быть комплект личного оборудования, включающий бинокляр, иглы, пипетки, камеру Богорова, набор чашек Петри для живого и фиксированного материала. Остальное оборудование находится в общем пользовании.

Минимальный набор оборудования для анализа факторов среды

- Термометр
- Портативный еН-метр
- Портативный рН-метр
- Оптический солемер
- Набор сит для гранулометрического анализа грунта

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
Раздел 1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О МЕЙОБЕНТОСНЫХ ОРГАНИЗМАХ И СРЕДЕ ИХ ОБИТАНИЯ	7
МЕЙОБЕНТОС. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА	7
ОСНОВНЫЕ ТАКСОНЫ МЕЙОБЕНТОСА	10
Тип Кишечнополостные — Cnidaria	10
Тип Плоские черви — Platyhelminthes	17
Turbellaria	17
Тип Моллюски — Mollusca	21
Тип Кольчатые черви — Annelida	24
Тип Тихоходки — Tardigrada	37
Тип Членистоногие — Arthropoda	40
Клещи — Acari	40
Ракообразные — Crustacea	47
Тип Брюхохоресничные — Gastrotricha	58
Тип Нематоды — Nematoda	60
Тип Гнатостомулиды — Gnathostomulida	66
Тип Головохоботные — Cephalorhyncha	67
Класс Приапулиды — Priapulida	60
Класс Киноринхи — Kinorhyncha	70
Класс Лорициферы — Loricifera	73
УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ МЕЙОБЕНТОСНЫХ ОРГАНИЗМОВ ..	73
Раздел 2. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО СБОРУ, ОБРАБОТКЕ И АНАЛИЗУ ПРОБ МЕЙОБЕНТОСА	88
МЕТОДЫ ОТБОРА ПРОБ	88
Литораль	88
Илистые и илисто-песчаные грунты	88
Крупный и среднезернистый песок	90
Нитчатые водоросли на поверхности донных осадков	92
Макрофиты на литорали	92
Сублитораль	93
Отбор проб с применением легководолазной техники	93
Отбор проб с судна	95
Морской лёд	106
ФИКСАЦИЯ ПРОБ	107

МЕТОДЫ ЭКСТРАКЦИИ ОРГАНИЗМОВ	108
Обработка фиксированных проб	108
Окрашивание	108
Флотация	109
Центрифугирование	110
Просеивание	113
Экстракция живых организмов из грунта	115
Метод флотации	115
Специальные методы экстракции	116
ПОДСЧЕТ ОРГАНИЗМОВ В КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРОБАХ	122
ИЗГОТОВЛЕНИЕ МИКРОПРЕПАРАТОВ И ПОДГОТОВКА ЖИВОТНЫХ К МИКРОСКОПИРОВАНИЮ	124
Работа с живым материалом	124
Изготовление постоянных препаратов	126
Особенности работы с животными с мягкими покровами на примере турбеллярий	130
ЭКСПРЕСС-АНАЛИЗ ФАКТОРОВ СРЕДЫ	131
Глубина	131
Высота над уровнем моря, продолжительность осушения и горизонт литорали	131
Гранулометрический состав грунта	134
Влажность грунта	137
Солёность	138
Температура	140
Окислительно-восстановительный потенциал	141
ОФОРМЛЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ	143
Этикетки, журнал, полевой дневник	143
Экспедиционный журнал	143
Полевой дневник	144
Этикетка	145
Экспедиционный (рейсовый) отчёт	146
Раздел 3. РАЗНООБРАЗИЕ БИОТОПОВ, МЕСТА ПРОВЕДЕНИЯ ЭКСКУРСИЙ И СБОРА МАТЕРИАЛА В ОКРЕСТНОСТЯХ ББС МГУ	147
1. Илисто-песчаная литораль Кислой губы	148
2. Илисто-песчаная литораль у Еремеевского порога	152
3. Песчаный пляж в губе Грязной у деревни Чёрная Река	154
4. Песчаная литораль на острове Малый Еремеев	155
5. Песчаная литораль на острове Оленевском	157
6. Песок на глубине 6–10 м под мысом Крест	158
7. Ракуша в Великой Салме	160

8. «Глубоководные илы» в центральной котловине Великой Салмы (50–100 м) и у островов Крестовых (40 м)	161
9. Сероводородные биотопы	164
10. Озеро Кисло-сладкое — отделяющийся от моря водоём	165
Макрофиты	165
ЛИТЕРАТУРА	167
Руководства и пособия	167
Общие руководства	167
О Белом море	168
Методы статистического анализа	168
Пакеты программ для статистического анализа экологически данных	169
Справочники по приборам и оборудованию	169
Руководства по микротехнике	170
Руководства по таксономическим группам, определители и важнейшие обзорные публикации	170
Веб-ресурсы	173
Литература, цитированная в тексте	174
ПРИЛОЖЕНИЯ	187
Список видов олигохет, известных из мейобентоса Белого моря	187
Классификация донных отложений по гранулометрическому составу по Безрукову и Лисицыну (1960) и Барковской (1961)	188
Классификация донных отложений по размеру преобладающей фракции, принятая в англоязычной литературе	189
Протокол разборки мейобентосной пробы	190
Протокол для описания коллекции микропрепаратов	191
Пример протокола для описания коллекции микропрепаратов ...	192
Примерная программа проведения практики по биологии мейобентоса	193
Краткий вариант (5 дней)	193
Расширенный вариант (10 дней)	194
Оборудование для мейобентосной практики	195
Оборудование для литоральных экскурсий	195
Оборудование для лабораторной работы	195
Реактивы	196
Минимальный набор оборудования для анализа факторов среды	196

Вадим Олегович МОКИЕВСКИЙ,
Глафира Дмитриевна КОЛБАСОВА,
Софья Владимировна ПЯТАЕВА,
Александр Борисович ЦЕТЛИН

МЕЙОБЕНТОС

Методическое пособие по полевой практике.

Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2015. 199 с.

При участии ИП Михайлова К.Г.

Главный редактор издательства: *К.Г. Михайлов*

Оригинал-макет: *К.Г. Михайлов*

Для заявок:

123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК
электронный адрес mikhailov2000@gmail.com
<http://avtor-kmk.ru>

Подписано в печать 9.06.2015. Заказ №
Формат 60×90/16. Объём 12,5 п.л. Бумага офсетн. Тираж 500 экз.
Отпечатано в ГУП ППП «Типография «Наука» АИЦ РАН,
121099, Москва, Шубинский пер., 6