

**Московский государственный университет
имени М.В.Ломоносова**

Биологический факультет

На правах рукописи

Чертопруд Елена Сергеевна

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ
ИЗМЕНЧИВОСТЬ СООБЩЕСТВА
HARPACTICOIDA (COPEPODA)
ЛИТОРАЛИ БЕЛОГО МОРЯ**

03.00.18 - Гидробиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва - 2005

Работа выполнена на кафедре гидробиологии Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Научный руководитель -
доктор биологических наук, доцент А.И. Азовский

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор А.Б. Цетлин,
кандидат биологических наук, н.с. М.А. Милютина.

Ведущая организация - Зоологический институт РАН
(г. Санкт-Петербург).

Защита состоится_____2005 г. в 15 часов 30 минут на заседании специализированного совета Д.501.001.55 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу:

Москва, 119899, Воробьевы Горы, МГУ, Биологический ф-т, ауд. 389.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Автореферат разослан_____2005 г.

Ученый секретарь Совета,
кандидат биологических наук



Н.В. Карташева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Веслоногие ракообразные отряда Nargasticoida - одна из ведущих групп в большинстве морских мейобентосных сообществ. Они составляют от 4 до 95% обилия донного и от 11 до 60% - фитального мейобентоса (Hicks, Coull, 1983). Гарпактикоиды представляют важное звено трофической цепи, будучи одними из основных потребителей микрофитобентоса (Cartman et al., 1997).

Многочисленность и широкий экологический диапазон условий обитания гарпактикоид делают эти организмы удобной моделью для изучения структурно-функциональной организации сообществ в размерной группе мейобентоса. Кроме того, соотношение обилия гарпактикоид и нематод может служить для индикации загрязненности среды (Raffaelli, 1981; Warwick, 1981). Однако структура сообществ донных копепод до сих пор изучена слабо. Традиционно ее исследования направлены на анализ либо распределения в пространстве, либо временной изменчивости; при этом картина пространственной структуры сообществ в динамике остается невыясненной. Настоящей работой мы стремились восполнить этот пробел, а также рассмотреть трофические связи и структурные параллели организации сообщества гарпактикоид с размерной группой микробентоса.

Цель и задачи исследования. Цель нашей работы - изучение пространственного распределения и временной изменчивости сообщества Nargasticoida песчаной литорали Белого моря. В рамках этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучение видовой структуры и распределения гарпактикоид на песчаной литорали.
2. Оценка изменчивости структуры сообщества гарпактикоид в различных масштабах пространства и времени.
3. Исследование процесса формирования сообщества на безжизненном субстрате.
4. Изучение пищевого спектра гарпактикоид и оценка их влияния на биомассу пищевых объектов.
5. Сравнение пространственно-временной изменчивости сообществ гарпактикоид и микробентоса.

Научная новизна работы. Впервые изучено распределение гарпактикоид в трехмерном пространстве толщи песчаного грунта. Проведено изучение размещения гарпактикоид и управляющих им комплексов факторов в разных горизонтах песка, а также сопоставлена интенсивность вертикальных и горизонтальных миграций ракообразных. Проведена оценка временных (суточных, сезонных, межгодовых) и пространственных вариаций видового состава и обилия гарпактикоид, определен вклад отдельных компонент изменчивости в общую неоднородность обилия.

Рассмотрен процесс формирования сообщества гарпактикоид на безжизненных грунтах различного гранулометрического состава, выделены основные стадии сукцессии. Показано, что общий колонизационный пул видов - потенциальный источник разнообразия - шире, чем локальное видовое богатство, т.е. отдельные литоральные сообщества объединены общими миграционными потоками в единую систему.

При сравнении пространственно-временной изменчивости размерных групп мейо- и микробентоса оценено влияние подвижности и времени генерации организмов на неоднородность структуры сообщества. Показано, что в масштабе дециметров более устойчивой во времени является структура сообществ организмов с низкой подвижностью, а в масштабе десятков метров - с продолжительным временем генерации.

Впервые изучен рацион природных популяций гарпактикоид, рассмотрены селективность и межвидовая изменчивость спектра питания. Показано, что пресс выедания донных копепод может влиять на видовую структуру и размерный спектр микрофитобентоса.

Основные защищаемые положения.

1. Общая картина пространственной структуры сообщества литоральных гарпактикоид представлена разномасштабной пятнистостью. Изменчивость микрораспределения - в масштабе дециметров - даже на малых временных отрезках очень высока. Однако, временные вариации обилия - как кратко-, так и долговременные - значительно уступают пространственным в масштабах от дециметров до нескольких километров.
2. Сезонная динамика численности и структуры доминирования в сообществе гарпактикоид различается в разных биотопах. Временная изменчивость обилия копепод определяется как их

размножением, так и интенсивностью миграций между отдельными местообитаниями.

3. Процесс формирования сообщества гарпактикоид на безжизненном грунте проходит две стадии. На первом этапе идет активное заселение свободного субстрата, причем в большой степени видами редкими или вообще не отмеченными в окружающем сообществе. На втором этапе процесс иммиграции организмов замедляется и устанавливается относительно стабильная структура доминирования, близкая к фоновому сообществу.
4. Питание гарпактикоид диатомовыми микроводорослями высокоизбирательно как на размерном, так и на видовом уровне. Выедание сильно влияет на биомассу отдельных видов диатомовых и менее значительно - на обилие диатомовых водорослей в целом.
5. Масштабы пространственно-временных вариаций структуры сообществ гарпактикоид, инфузорий и микроводорослей значительно различаются. При этом в микромасштабе пространства наиболее стабильна структура ассоциаций организмов с низкой подвижностью, а в мезомасштабе - организмов с продолжительным временем генерации.

Апробация работы. Основные положения диссертации были представлены на IX Европейском Экологическом конгрессе (EURECO 02) (Лунд, Швеция, 2002); на 8-й конференции, посвященной Сорепода (Килунг, Тайвань, 2002); на конференциях: "The role of biodiversity in simple, physically driven ecosystems with special focus on sandy sediments" (Сопот, Польша, 2004); "Водные экосистемы и организмы" (Москва, 2002, 2004), Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию Н.М. Книповича (Мурманск, 2002).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ, 4 работы находятся в печати.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 11-ти глав, выводов и списка цитированной литературы, включающего 177 работы, из которых 129 на иностранных языках. Работа содержит 172 страницы текста, иллюстрирована 30 рисунками и 22 таблицами.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы по структуре сообществ *Nargasticoida*

Кратко описаны морфологические особенности жизненных форм гарпактикоид, населяющих различные донные субстраты, фиталь и ведущих планктонный образ жизни. Проанализированы современные представления о пространственном распределении и временной (суточной, сезонной и межгодовой) изменчивости структуры сообществ лitorальных гарпактикоид. Показано, что наиболее характерный тип распределения бентосных копепод - разномасштабная пятнистость. При этом площадь агрегаций и динамика размещения скоплений значительно отличаются у разных жизненных форм и возрастных групп гарпактикоид. Описано действие факторов среды, определяющих структуру сообщества в разных масштабах пространства. Рассмотрен круг исследований, посвященных формированию сообществ гарпактикоид на нарушенных участках лitorали. Основное влияние на процесс колонизации оказывают гранулометрический состав заселяемого грунта и окружающее сообщество - как потенциальный источник особей-вселенцев. Приоритеты этих факторов оспариваются. Представлен обзор работ, посвященных анализу пищевого спектра и интенсивности питания гарпактикоид. Приведены разные оценки влияния преса выедания копеподами на суммарную биомассу микрофитобентоса и отмечена их явная противоречивость.

В заключение рассматриваются результаты исследований, в которых сравниваются сообщества микро- и мейобентоса. Показано, что обитающие в сходных условиях организмы разных размерных групп в разной степени чувствительны к неоднородности и динамичности среды. Их восприятие времени и пространства сильно различается. Организмы разных размерных групп существуют как бы в параллельных мирах, и «бытовые» события в жизни одних из них могут стать роковыми для других.

Глава 2. Материал и методика исследований

Район исследования. Полевые исследования проводили на среднем горизонте лitorали губы Грязной и в эстуарии реки Черной (Кандалакшский залив Белого моря, 66°32' N и 33°50' E). Приведены основные характеристики изученных участков (температурный, соленостный и гидрологический режимы, гранулометрические и физико-химические параметры осадков).

Исходные данные. Материалом для работы послужили 10 пространственно-временных серий съемок, проведенных в течение летних сезонов в 1999-2004 гг., а также лабораторные эксперименты по питанию гарпактикоид в 2003 г. В общей сложности отобрано 760 проб мейобентоса и 135 проб микробентоса. Представлены схемы отбора проб и постановки экспериментов; описаны методы сбора и первичной обработки материалов. Для каждого вида определяли численность, биомассу и величину интенсивности метаболизма под 1 см². Биомассу гарпактикоид рассчитывали по номограммам (Численко, 1968).

Методы статистического анализа данных. При анализе полученных данных величину попарного сходства между видами или пробами оценивали индексом сходства Чекановского (1); степень агрегированности распределения популяций оценивали индексом агрегированности Кесси (2); для оценки видового разнообразия использовали индекс Шеннона-Уивера (3).

$$D_{xy} = \sum_{i=1} \min(X_i, Y_i), \quad /1/$$

где X_i, Y_i - доля i -го признака для объектов X и Y (видов или проб).

$$Cs = (S^2 - m) / m^2, \quad /2/$$

где S - дисперсия распределения обилия вида по пробам, m - среднее обилие вида.

$$H = -\sum_i^W [(N_i/N) * \log_2(N_i/N)], \quad /3/$$

где N - общее обилие всех видов, N_i - обилия i -го вида, а W - число видов.

Для анализа вклада разных компонент изменчивости обилия в общую неоднородность распределения сообщества гарпактикоид использовали два альтернативных метода: сравнение коэффициента вариации обилия и иерархический дисперсионный анализ (Wilkinson, 1996). Степень временной изменчивости пространственной структуры сообществ (гарпактикоиды, инфузории, микроводоросли) оценивали, рассчитывая сходство матриц значений индекса Чекановского между пробами в два разных момента времени. Мерой сходства матриц служил коэффициент корреляции Пирсона, а для оценки достоверности его значений (т.е. достоверности совпадения общей картины пространственной структуры сообщества) использовали тест Мантиеля (Legendre, Legendre, 1998). Интенсивность питания

гарпактикоид оценивали аллометрической зависимостью между весом индивидуума и его максимальным рационом (Сущеня, Хмелева, 1967) и альтернативным методом, базирующимся на скорости переваривания пищи копеподами (4).

$$R = B^* 24/t, \quad /4/$$

где B - содержимое кишki индивидуума, мг; t - время, затраченное на переваривание пищи, выраженное в часах.

При расчетах использованы пакеты программ ECOS 1.3 (Азовский, МГУ, 1995); NTSYS-pc 1.60 (Applied Biostatistics Inc., NY, 1990); SYSTAT 7.0 (SPSS Inc., 1996).

Глава 3. Характеристика изученного сообщества

Гарпактикоидные копеподы являются одним из ведущих компонентов мейобентосного сообщества беломорской лitorали, их обилие обычно уступает только нематодам (Численко, 1967). По нашим данным, численность донных копепод в губе Грязной и эстуарии р. Черной составляет 10-15 экз/см², а в отдельных местообитаниях - до 125 экз/см². На изучаемом участке побережья обнаружено 26 видов гарпактикоид. Это сопоставимо с видовым богатством лitorали другого северного моря - Баренцева (Летова, 1982). Подобное видовое богатство относительно низко по сравнению с разнообразием на побережьях, расположенных в субтропической зоне или подверженных влиянию Гольфстрима (Coull, Dudley, 1985; Bodin, 1988), но существенно превышает таковое в сильно опресненных внутренних морях (Arlt, 1988). Пять видов - *Ectinosoma compression* (Sars, 1949), *Halectinosoma abrau* (Kritschagin, 1893), *Amphiascoides dispar* (T., A. Scott, 1894), *Onychocamptus mohammed* (Blanchard, Richard, 1891), *Mesochra rapiens* (Schmeil, 1894) - встречены в Белом море впервые.

В сообществе доминируют три вида: интерстициальный *Paraleptastacus kliei* (Gagern, 1923), роющий *Huntemannia jadensis* (Poppe, 1884), эпифитосный *Heterolaophonte minuta* (Boeck, 1872). Эти представители в сумме составляют более 90% суммарного обилия группы, и различия между пробами определяются почти исключительно вариациями их плотности.

Глава 4. Пространственная структура сообщества

Массовые виды *P. kliei*, *Hn. jadensis* и *Ht. minuta* распределены пятнисто и образуют скопления площадью от нескольких сантиметров до десятков метров. Агрегированность распределения возрастает с увеличением масштаба рассмотрения. Наиболее высока

неоднородность размещения мелкого интерстициального *P. kliei*, перемещения которого ограничены системой капилляров грунта, а агрегированность крупных подвижных *Hn. jadensis* и *Ht. minuta* существенно ниже.

Сходство распределений возрастных групп и полов, принадлежащих одному виду, высоко. Расположение скоплений разных доминантов сообщества, напротив, значительно отличается как в пределах однородного биотопа, так и между разными местообитаниями. *P. kliei* приурочен преимущественно к промытым крупнозернистым грунтам; *Hn. jadensis* и *Ht. minuta* обильнее на крупно- и среднезернистых песках. Сходство размещений видов, принадлежащих разным жизненным формам, ниже, чем прочих гарпактикоид. Так, сильнее всего расходятся в пространстве эндобентосный *P. kliei* и эпифентосный *Ht. minuta*. Распределение роющего вида *Hn. jadensis*, занимающего промежуточное положение между эндо- и эпифентосными формами, равно перекрывает с обоими предыдущими видами.

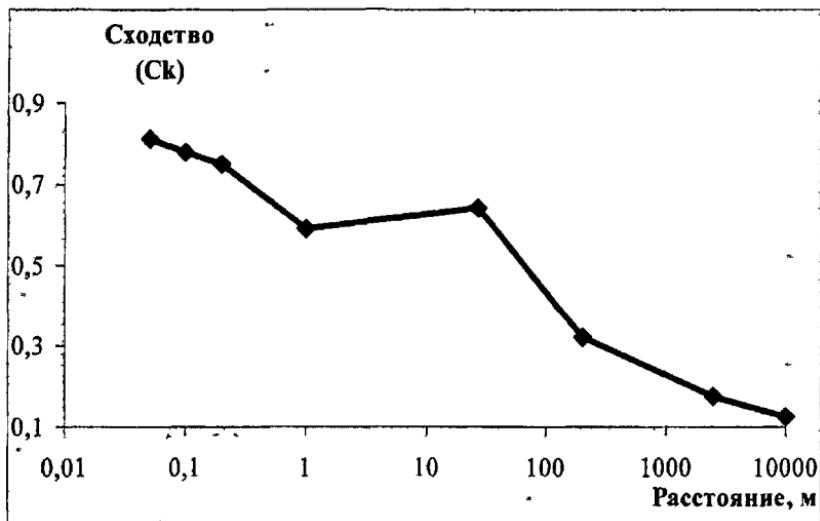
Характер размещения отдельных видов различается в локальных биотопах и зависит от интенсивности размножения вида. В репродуктивных местообитаниях четко выражены скопления младших (1-3) копеподитных стадий, а в других биотопах младшие копеподиты размещены почти однородно. Таким образом, пространственное распределение возрастных групп изменяется от биотопа к биотопу, отражая степень репродуктивной активности популяции.

В целом, в рассмотренном нами диапазоне масштабов пространства наблюдается два уровня пятнистости видовой структуры сообщества (рис. 1): первый - в масштабе нескольких сантиметров, обусловленный расхождением «микропятен» отдельных видов; второй - в масштабе нескольких метров, обусловленный различным соотношением доминантов в разных биотопах. Кроме того, в масштабе нескольких километров выявляется еще один уровень неоднородности, связанный с изменением гидродинамики и грунта в отдельных бухтах.

Рассмотрено изменение сообщества гарпактикоид по градиенту солености в эстуарии р. Черная. Показано, что обилие и видовое богатство возрастают вместе с повышением солености от 2 до 15%. При солености $6-2^{\circ}/_{\text{oo}}$ происходит смена структуры доминирования: морские эвригалинныe доминанты - *Hn. jadensis*, *P. kliei*, *Ht. minuta* - полностью заменяются солоноватоводными - *Microarthridion littoralis*

и *Onychocamptus mohammed*. В ряде работ (Remane, Schlieper, 1971; Хлебович, 1974 и т. д.) отмечено, что уже при солености $5-8\text{‰}$

Рис. 1. Сходство проб в зависимости от расстояния между ними (Ск - индекс сходства Чекановского)



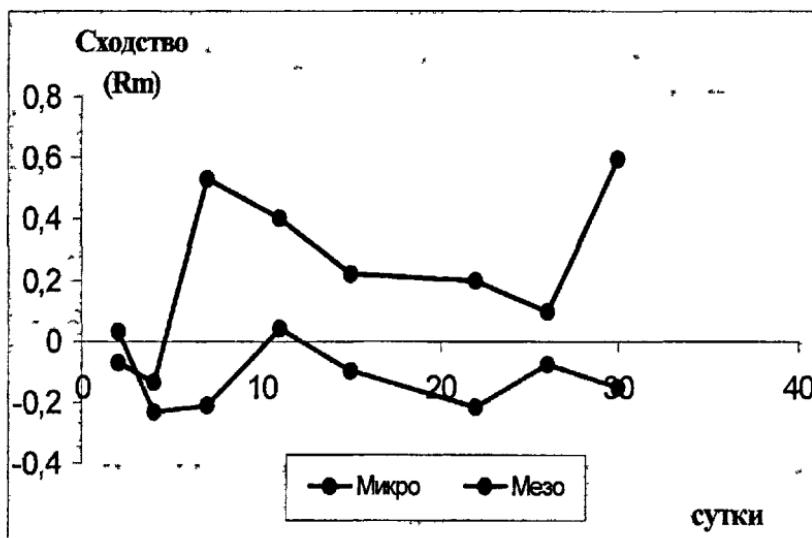
(а-хорогалинная зона) группировка морских эвригалинных и солоноватоводных видов исчезает и заменяется набором пресноводных и почвенных видов. Однако в эстуарии р. Черной пресноводные виды гарпактикоид даже при солености $2-3\text{‰}$ не только не доминируют, но и вообще не встречаются. Это связано как с разными приливо-отливными и сезонными колебаниями солености в отдельных эстуариях, так и с низкой минерализацией воды, характерной для северной рек. При низкой минерализации речной воды критическая для морских видов соленость гораздо ниже, чем при высокой минерализации (Хлебович, 1974; Аладин, 1989).

Глава 5. Временная изменчивость структуры сообщества

Картина пространственного размещения гарпактикоид весьма динамична, особенно в микромасштабе (сантиметры). Продолжительность существования микроскоплений не превышает суток, а возможно, и существенно меньше (рис. 2). Образование и распад таких скоплений происходит на литорали в течение одного приливного цикла. Это объясняется высокой подвижностью гарпактикоид (Hauspie, Polk, 1974), в результате которой уже за двое

суток полностью изменяется не только рисунок пятнистости, но и структура доминирования в каждой отдельной точке. Мезомасштабное (метры и десятки метров) распределение донных копепод более стабильно (рис. 2) Характерное время существования таких мозаик зависит, вероятно, от гидродинамической активности района и может составлять от недель до месяцев.

Рис. 2. Соответствие между матрицами сходства проб, собранных с разными временными интервалами, в масштабе сантиметров (микро) и метров-десятков метров (мезо) (R_m - коэффициент корреляции Пирсона)



Проведен анализ вертикального распределения сообщества в толще грунта. Показано, что видовое богатство и разнообразие на всех стадиях приливо-отливного цикла снижаются от поверхности к более глубоким слоям грунта. Вертикальное распределение обилия, напротив, сильно изменяется в течение суток: в середине отлива максимальное количество ракообразных сконцентрировано у поверхности песка, а в прилив гарпактикоиды мигрируют в более глубокие слои. Наиболее значительны вертикальные миграции у интэрстициального *P. khei*; максимальное обилие эпифентосного вида *Ht minuta* практически постоянно наблюдается у поверхности песка; вертикальные размещение роющего *Hn jadensis* представляет собой переходный вариант между двумя предыдущими.

Обилие гарпактикоид в грунте в прилив на 20-23 % снижается по сравнению с отливом. Это обусловлено тем, что они активно выходят или вымываются из песка в воду (Palmer, Brandt, 1981; Hicks, 1992; и наши данные). Характерно, что пул гарпактикоид в придонном слое воды значительно отличается по видовой структуре от находящегося под ним в грунте сообщества. Вероятно, это связано как с разной интенсивностью миграций разных видов, так и с тем, что формирование пула идет не только за счет особей подстилающего сообщества, но и за счет особей, принесенных из других местообитаний. Такой высокоподвижный, переносимый течением пул связывает разные биотопы единными потоками мигрантов и может служить источником появления редких для фонового сообщества видов на нарушенных участках литорали.

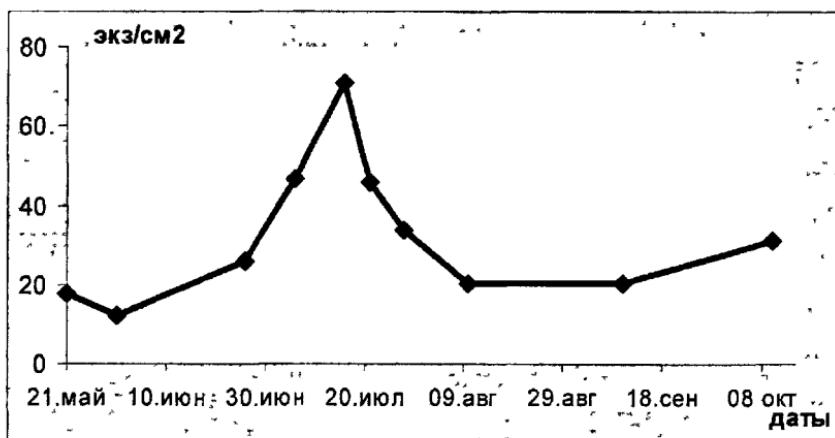
Сезонная динамика. Видовая структура сообщества гарпактикоид в период с мая по октябрь относительно стабильна – резкой смены видовых группировок не происходит. Суммарное обилие, напротив, циклично меняется в течение сезона (рис. 3А). Численность копепод низка в мае-июне, затем постепенно повышается, достигая максимума в июле, после чего начинает вновь снижаться. За период с мая по октябрь отмечен один пик обилия *Hu minuta* (в середине июля), три пика *Hn. jadensis* (в середине мая, середине июля и в начале октября), два пика *P. kliei* (в конце июня, начале октября) и три пика *Stenchelia palustris* (Brady, 1868) (в конце июня, середине июля и начале октября). В целом, основной пик численности и размножения массовых видов копепод приходится на конец июня-июль. Подобный ход численности гарпактикоид отмечен в работах по Белому и Баренцеву морям (Агарова и др., 1976; Гальцова, 1976). Обычно в холодном климате субарктического пояса наблюдается один пик обилия в июле-августе, а зимой верхний слой грунта промерзает, и численность копепод резко падает. Повышение обилия ракообразных именно в середине лета связано с тем, что тогда наиболее высоки среднесуточные температуры воздуха и воды. Это обуславливает большую интенсивность размножения и роста копепод (Feller, 1980).

Динамика численности и возрастной структуры массовых видов на участках с разным грунтом заметно отличается по амплитуде колебаний, по времени достижения и высоте пиков (рис. 3Б). Анализ возрастной структуры популяций массовых видов показал, что это связано с разной интенсивностью размножения в локальных местообитаниях. Основным репродуктивным биотопом является

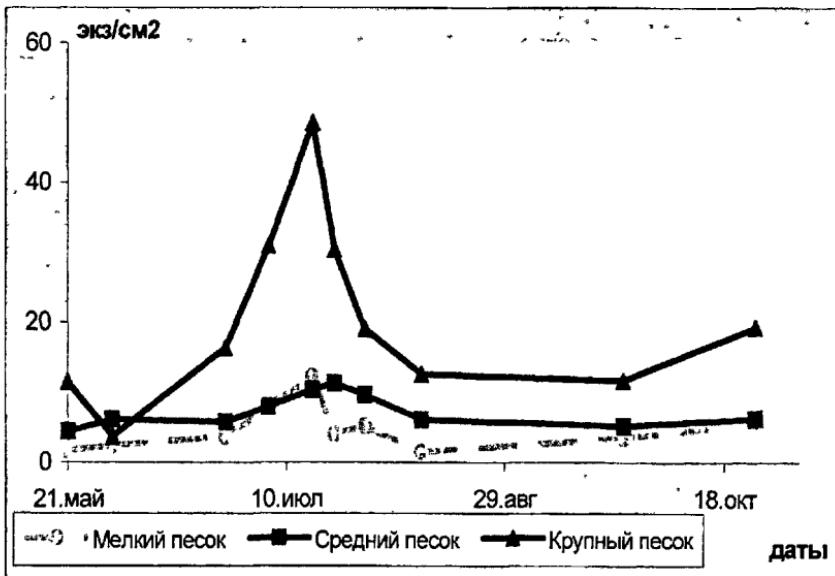
крупный песок, где наблюдается наиболее резкая динамика обилия группы. Здесь идет размножение трех видов: *Hn. jadensis*, *P. kliei* и *Ht. minuta*. Кроме того, у *Hn. jadensis* репродукция происходит еще на мелких песках, а у обильной в отдельные годы *S. palustris* - на средних песках. Популяции видов в прочих местообитаниях относительно малочисленны и, вероятно, пополняются в основном за

Рис. 3. Сезонная динамика обилия гарпактикоид

А. На всем изучаемом участке литорали



Б. На разных типах грунта



счет миграций особей из репродуктивных биотопов. Таким образом, характер локальной сезонной динамики обилия гарпактикоид определяется как их размножением, так и интенсивностью миграций. При этом в репродуктивных местообитаниях основную роль играет первый фактор, а в прочих - второй.

Межгодовая динамика. За пять лет исследований в губе Грязной видовое богатство сообщества гарпактикоид практически не изменилось, а видовой состав и разнообразие претерпели только незначительные изменения. Каждый год на изучаемом участке появляется несколько новых для рассматриваемого сообщества видов, но они не достигают высокой численности, а лишь увеличивают «шлейф» редких представителей.

Структура доминирования оказалась более динамичной. В период с 1999 по 2003 год произошла смена первого по биомассе доминанта сообщества: роющий *Hn. jadensis*, преобладавший в сообществе в начале исследований, уступил место эпифентосному *Ht. minuta*. Смена порядка доминирования, вероятно, в большой степени обусловлена постепенным заилиением грунта в губе Грязной.

Глава 6. Структура сообщества *NagRACTICOIDA* в трехмерном пространстве

В трехмерном пространстве песчаного грунта отдельные микроскопления вида занимают объем не более 2-4 см³. Временная изменчивость размещения выше у интерстициальных форм, совершающих суточные миграции, чем у роющих и эпифентосных с более стабильным вертикальным распределением.

Неоднородность и изменчивость видовой структуры сообщества гарпактикоид ниже в верхних 1.5 см песка, чем в более глубоком горизонте 1.5-3 см. Вероятно, это связано с тем, что в этих слоях структуру сообщества регулируют разные комплексы факторов среды. У поверхности песка на характер распределения сильнее влияют биотические факторы, особенно распределение пищевых объектов, а в нижних горизонтах, напротив, выше роль абиотических факторов: размера капилляров между частицами и аэрированное™ песка (Eh), которая значительно варьирует в зависимости от стадии приливо-отливного цикла. В целом, в глубоких слоях песка размещение копепод регулируется более жестко, чем в поверхностных, что обуславливает его большую пространственную неоднородность и временную изменчивость.

Глава 7. Сопоставление уровней изменчивости обилия сообщества *Nargasticoida*

Наибольшие вариации обилия массовых видов гарпактикоид наблюдаются в масштабах дециметров-метров, несколько меньший вклад вносят дистанции километров (таб. 1). Неоднородность распределения в масштабе сантиметров и десятков метров обычно существенно слабее.

Временная изменчивость обилия копепод как в течение часов, так и в течение пяти лет ниже пространственной (таб. 1) и близка по амплитуде только к неоднородности горизонтального распределения в масштабе сантиметров. Это неудивительно, принимая во внимание продолжительное, до нескольких месяцев, время генерации гарпактикоид, а также относительно стабильные условия среды на изучаемом участке побережья. Наиболее высока временная изменчивость вертикального распределения видов в течение шести часов, обусловленная приливо-отливными вертикальными миграциями копепод; вторые по величине - вариации обилия в течение месяца, которые связаны с размножением видов. Кроме того, для *Ht. minuta* значительны межгодовые вариации численности, связанные с постепенным заилиением грунта на литорали.

Таблица 1. Вариации численности массовых видов в разных масштабах пространства и времени (коэффициент вариации)

А.

Вид	Пространство				
	Сантиметры	Дециметры	Метры	Десятки метров	Километры
<i>Hn. jadensis</i>	41.04	98.2	74.8	67.4	105.7
<i>P. kliei</i>	72.11	126.7	106.4	88.2	121.2
<i>Ht. minuta</i>	61.06	219.4	164.7	117.5	78.3

Б.

Вид	Время				
	Шесть часов		Месяц	Три месяца	Пять лет
	Горизонталь	Вертикаль			
<i>Hn. jadensis</i>	41.32	88.93	56.64	29.42	51.43
<i>P. kliei</i>	28.19	78.28	68.23	51.17	47.14
<i>Ht. minuta</i>	36.93	78.73	66.63	56.48	94.28

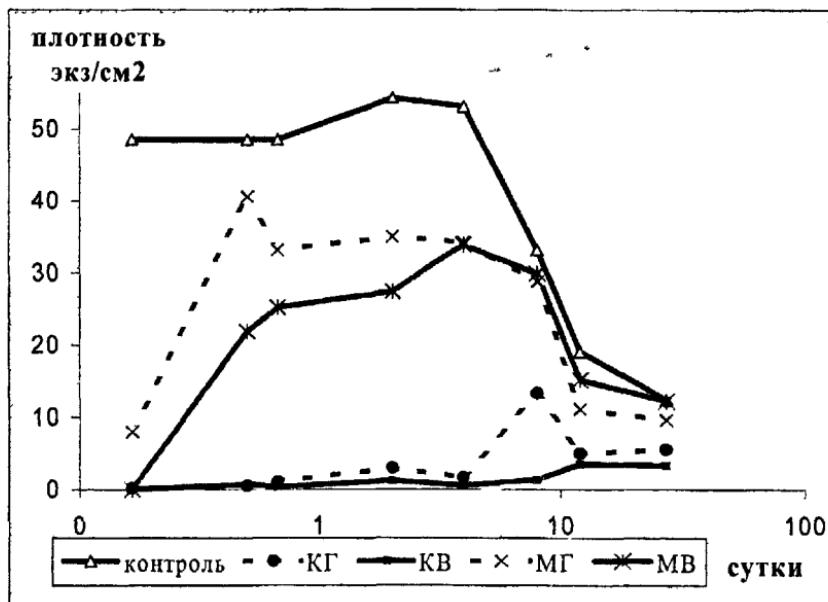
Таким образом, мелкомасштабная (декиметры и метры) неоднородность доминирует в общей картине пространственного распределения литоральных гарпактикоид. Временной фактор также

весьма важен, учитывая высокую изменчивость подобного распределения. Основные события, связанные с реализацией разных вариантов видовой структуры, разворачиваются в малых объемах пространства и протекают очень быстро, что обусловлено высокой подвижностью копепод. При этом основной вклад в изменчивость вносят вертикальные приливо-отливные миграции видов.

Глава 8. Формирование сообщества *Harpacticoida* на безжизненных грунтах различного гранулометрического состава

Рассмотрен процесс колонизации гарпактикоидами изолятов с безжизненным грунтом, представленным мелким и крупным песком. Изоляты были окружены высокими бортами, которые возвышались над грунтом. В одном варианте борта были цельнопластиковыми, а в другом - верхняя часть их была из сетки. Таким образом, колонизация одних площадок могла идти только с током воды на приливе, других - как через верхний слой грунта, так и через воду. Эксперимент проведен в двух повторностях (2000 г. и 2001 г.), давших близкие результаты.

Рис. 4. Динамика обилия гарпактикоид в изолятах и контроле
(Изоляты: М - с мелким песком; К - с крупным песком;
Г - с сетчатыми бортами; В - с цельными бортами)



Процесс заселения изолятов идет очень быстро (рис.4.). На площадки, окруженные *сетчатыми бортами*, первые особи проникают еще во время отлива по поверхности влажного песка, а колонизация площадок со *сплошными стенками* начинается сразу после первого приливо-отливного цикла. Копеподы активнее заселяют изоляты с мелким песком, чем с крупным; при возможности заселения через грунт колонизация происходит быстрее, чем без нее. При этом заселение площадок с крупным песком происходит в основном через толщу воды, а колонизация мелкого песка первые несколько суток интенсивнее идет через поверхностный слой грунта.

Разнообразие ракообразных в изолятах выше, чем на окружающем пляже: на всех площадках отмечены виды, не свойственные контролльному сообществу. Среднее число видов на пробу выше для изолятов с мелкозернистым песком, чем с крупнозернистым; для изолятов с возможностью колонизации через грунт - выше, чем без нее. Гарпактиоиды проявляют активную видоспецифическую избирательность при заселении грунтов разного типа. Так, *Hn. jadensis* и *S. palustris* колонизуют преимущественно изоляты с мелким песком, а *P. kliei* - с крупным. Часть видов (например, *S. palustris*, *Platychelipus littoralis* (Brady, 1880)) в изоляты приходит «со стороны», так как их плотность в непосредственной близости от изолятов крайне низка. Они оседают в изоляты из придонного слоя воды, видовая структура которого значительно отличается от сообщества грунта. Подобное «скрытое» разнообразие отмечено и для мейофауны других биотопов (Atilla, Fleeger, 2000). Таким образом, общий колонизационный пул видов шире, чем фактически представленное локальное видовое богатство. Перемещаясь с приливо-отливными течениями на расстояния в десятки и сотни метров, этот пул обеспечивает быстрый и непрерывный «десант» видов в новые свободные микробиотопы. Литоральные сообщества объединены в единую систему общими миграционными потоками.

В целом, в процессе формирования сообществ можно выделить два этапа. На первом этапе (в первые несколько суток) гарпактиоиды активно заселяют свободный субстрат, первично ориентируясь на его гранулометрические характеристики. Видовое богатство и численность на этой стадии быстро возрастают, причем в значительной степени - за счет видов, малочисленных в окружающем сообществе. Однако закрепления большинства «пришлых»

колонистов не происходит. Затем, приблизительно через неделю, процесс иммиграции организмов в изоляты замедляется, на всех площадках устанавливается сходная, относительно стабильная структура доминирования, близкая к контролю. Таким образом, гранулометрический состав грунта сам по себе играет роль только на начальной стадии формирования сообщества, затем давление локального окружения перевешивает и происходит «выравнивание» видового состава за счет видов-аборигенов. Сходные этапы процесса колонизации выделялись ранее и у других групп бентосных организмов (Бурковский, 1979; Cairns, Henerby, 1982; Coul, Palmer, 1984). По-видимому, двухстадийную схему первичной сукцессии можно считать достаточно универсальной. Различия касаются лишь продолжительности стадий и набора факторов, определяющих вариации состава колонистов на начальном этапе.

Глава 9. Пищевые взаимосвязи *Nargasticoida* и микрофитобентоса

Изучено содержимое кишечника *P. kliei*, *Hn. jadensis* и *Ht. minuta*. Особи интерстициального *P. kliei* не содержали микроводорослей, его пищей служат организмы без плотных покровов - динофлагелляты и бактерии. Пищевой комок *Hn. jadensis* и *Ht. minuta*, напротив, содержал многочисленные створки диатомовых водорослей. Видовой состав и количественное соотношение микроводорослей сильно отличаются в природном сообществе и в пище гарпактикоид (таб. 2).

Копеподы едят избирательно два вида диатомовых - *Nitzschia palea* var. *debilis* и *Navicula* sp., которые составляют в сумме 92-97% содержимого кишки у *Ht. minuta* и 58-81% - у *Hn. jadensis*. Средняя длина этих водорослей 12-14 μm , а морфология створок в целом сходна. Излюбленные пищевые объекты далеко не массовые в природном сообществе; таким образом, избирательность питания гарпактикоид очень высокая. Кроме того, ощутимую долю рациона *Hn. jadensis* составляют мелкие (8-10 μm) виды рода *Achnanthes*. Крупные ($>16 \mu\text{m}$) диатомовые водоросли *Ht. minuta* и *Hn. jadensis* практически не потребляли. Водоросли этого размера встречались в пищевом комке редко и обычно в виде фрагментов створок. Ряд диатомовых водорослей не был найден в природном сообществе, но представлен в кишечниках копепод в небольшом количестве. Примечательно, что размеры всех поедаемых *Ht. minuta* и *Hn. jadensis* диатомей близки - 5-14 μm в длину, а диаметр рта у этих

гарпактикоид равен 16-21 μm . Пространственная (в масштабе сотен метров) и временная (в течение двух лет) изменчивость пищевых предпочтений рассмотренных видов незначительна. Таким образом, можно предположить наличие тонкого разделения пищевых ресурсов между тремя доминирующими в сообществе видами: *Ht. minuta*, *Hn. jadensis* и *P. kliei*.

Интенсивность питания гарпактикоид оценивали двумя способами: 1) аллометрической зависимостью между весом индивидуума и его максимальным рационом, и 2) методом, базирующимся на скорости переваривания пищи копеподами. Получены весьма существенно различающиеся результаты: 7.24-7.36 и 1.9-6.05 мкг сырой биомассы водорослей на одного индивидуума в день, соответственно. Реальная интенсивность выедания находится

Таблица 2. Состав диатомовых водорослей (% от биомассы) в грунте и в содержимом кишечника гарпактикоид.

Вид	Объем клетки, μm^3	Станция 1			Станция 2		
		Грунт	<i>Ht. minuta</i>	<i>Hn. jadensis</i>	Грунт	<i>Ht. minuta</i>	<i>Hn. jadensis</i>
<i>Achnanthes</i> spp. (общ.)	40	54.9	2.0	10.0	44.4	0.8	5.2
<i>Nitzschia palea</i>	144	1.2	32.7	45.2	1.3	43.8	70.8
<i>Navicula</i> sp.	182	5.7	59.0	12.9	6.2	53.5	10.6
<i>Martyana martyi</i>	432	5.2	0.9	4.4	1.5	0.1	1.9
<i>Nitzschia dissipata</i>	468	1.2	0.0	0.1	1.1	0.0	0.1
<i>Navicula menisculus</i>	945	2.6	0.1	1.7	5.1	0.0	0.2
<i>Opephora</i> sp.	1792	3.4	0.1	0.3	6.3	0.0	0.0
<i>Amphora coffeaeformis</i>	2640	2.1	0.2	1.7	2.1	0.4	0.8
<i>Amphora ovalis</i>	3360	1.9	0.0	0.5	8.9	0.0	0.7
<i>Pinnularia</i> sp.	5280	5.9	0.0	0.8	1.1	0.0	0.5
<i>Petroneis humerosa</i>	9108	1.5	0.0	0.0	1.9	0.0	0.0
<i>Tropidoneis epidoptera</i>	10512	1.7	0.3	0.0	3.1	0.0	1.0
<i>Lyrella abrupta</i>	12480	3.0	0.0	0.0	2.1	0.0	0.0
<i>Pleurosigma aestuarii</i>	27560	0.0	2.7	8.7	1.1	0.0	0.0

между полученными нами значениями, ближе к вычисленному на основании времени прохождения пищи через кишечник, чем к максимальному рациону, который достичим только в идеальных условиях.

Влияние питания гарпактикоид на сообщество диатомовых водорослей оценено сопоставлением интенсивности выедания с представленной биомассой водорослей (таб. 3). Результаты этого сравнения различаются в зависимости от того, что именно - целое сообщество или отдельные виды водорослей - рассматривать как пищевой ресурс. Обычно при оценках выедания копеподами микроводорослей считают, что они поедают водоросли безвыборочно,

Таблица 3. Интенсивность выедания микроводорослей популяциями *Ht. minuta* и *Hn. jadensis*

Пищевой объект	Интенсивность выедания			
	Площадка 1		Площадка 2	
	мкг/день/см ²	% от общей биомассы водорослей	мкг/день/см ²	% от общей биомассы водорослей
Оценка по максимальному рациону (R max)				
Общая биомасса группы	188.3	11.2	241.5	17.2
<i>Nitzschia palea</i>	78.4	403.5	135.8	739.1
<i>Navicula</i> sp.	48.8	50.9	81.6	94.3
Оценка по скорости переваривания пищи				
Общая биомасса группы	48.5	2.9	198.4	14.2
<i>Nitzschia palea</i>	19.0	97.6	95.3	518.9
<i>Navicula</i> sp.	17.0	17.8	92.9	107.4

и их выедание слабо влияет на динамику обилия пищевого объекта. Действительно, по нашим данным, в таком случае рассмотренные виды гарпактикоид могут уничтожать каждый день максимум 11-17% от общей биомассы водорослей. Однако если учитывать избирательность питания, то пресс выедания выглядит как процесс, существенно затрагивающий лишь некоторые определенные виды и размерные фракции водорослей. Два изучавшихся вида могли бы съедать в день 50-107% биомассы реальной популяции *Navicula* sp. и выше 500% - *Nitzschia palea*. То есть для гарпактикоид обилие «любимой еды» в рассматриваемых местообитаниях существенно ниже оптимального. Возможно, именно в этом причина низкого обилия размерного класса диатомовых водорослей со средним размером (12-14 μ m), которые составляют только 18 % биомассы от

общего обилия микрофитобентоса. Таким образом, гарпактикоиды – потребители диатомовых водорослей лимитированы пищей, вопреки кажущемуся высокому обилию валовой биомассы микроводорослей.

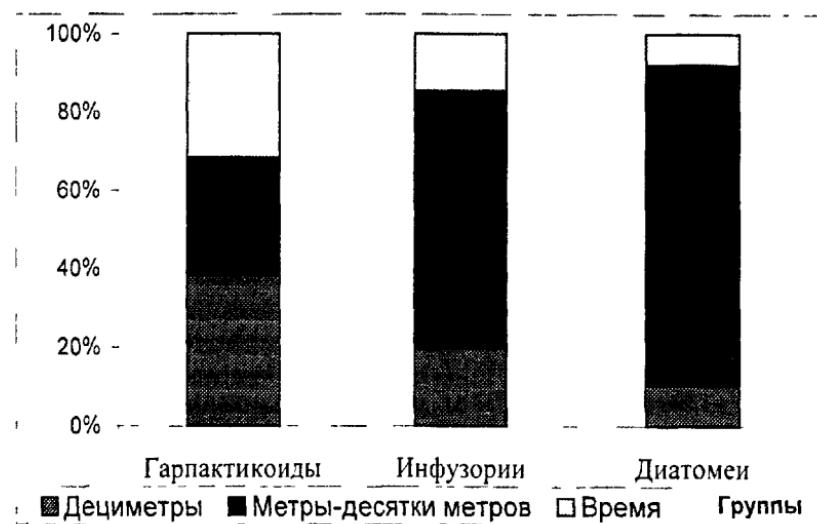
Почему виды водорослей, живущих под сильным прессом выедания, не исчезают? Как уже было отмечено, в микромасштабе распределение гарпактикоид представляет собою быстро изменяющуюся мозаику пятен. Вероятно, скопление копепод перемещается, когда обилие микроводорослей в точке падает. После снижения численности гарпактикоид оставшиеся в локусе водоросли быстро развиваются и восстанавливают свою биомассу. Таким образом, изменчивость и высокая неоднородность распределения гарпактикоид спасает «аппетитные» виды диатомовых водорослей от полного выедания и позволяет стабильно сосуществовать и взаимодействовать этим группам организмов. Поведение гарпактикоид напоминает поведение копытных с пастищным типом питания, для которых характерен переход с истощенных угодий на новые (Гептнер и др., 1961).

Глава 10. Сравнение пространственно-временной изменчивости сообществ микро- и мейобентоса

Известно, что мелкие организмы более чувствительны к микромасштабной неоднородности среды и имеют более короткое время генерации, что обуславливает большую пространственную и временную изменчивость их сообществ (Burkovsky et al., 1994; Azovsky, 2000). Однако, по нашим данным, микромасштабные вариации (в пределах дециметра) вносят более значительный вклад в общую неоднородность распределения гарпактикоид, чем микробентоса (рис. 5). Роль мезомасштабных различий (метры и десятки метров), напротив, выше для микробентоса, чем для мейобентоса. Мы предлагаем этому эффекту следующее объяснение. В масштабе дециметров высокую неоднородность распределения гарпактикоид определяют в основном биотические факторы, и в первую очередь – распределение пищевых объектов. При этом в масштабе десятков метров лitorальная зона для гарпактикоид представляется как единый биотоп. Инфузории и микроводоросли, напротив, чувствительны к локальным вариациям условий среды (Нагрег, 1969; Бурковский, 1984; и др.). Уже масштаб нескольких метров представляет для микробентоса целый спектр различных микробиотопов, занятых разными локальными сообществами.

Временная изменчивость обилия микробентоса значительно ниже, чем пространственная (рис. 5), - неожиданный факт для быстро размножающихся организмов. Расположение микропятен видовой структуры более стабильно для мелких организмов, чем для крупных. Короткое время существования микроскоплений гарпактикоид обусловлено высокой подвижностью этих организмов, которые способны перемещаться как по поверхности грунта, так и плавать в прилив в придонном слое воды. Мелкие организмы имеют низкую способность к перемещениям (Нагрег, 1969; Бурковский, 1984 и т.д.), поэтому распределение в пределах дециметров у них значительно стабильнее. Расположение мезомасштабных скоплений в течение месяца, напротив, стабильнее у гарпактикоид, чем у микробентоса. Это связано с тем, что разные по размеру организмы имеют разное время существования генерации. Оно в десятки раз меньше у микроскопических организмов, чем у относительно крупных особей мейобентоса. Таким образом, пространственная структура мелких малоподвижных организмов более стабильна в микромасштабе пространства, а крупных организмов с продолжительным временем генерации - в мезомасштабе.

Рис. 5. Вклады (%) пространственных и временных вариаций в общую неоднородность распределения обилия организмов (дисперсионный анализ)



Сходство между распределением обилия разных размерных групп в микро- и мезомасштабе пространства невысоко. Достоверная отрицательная корреляция найдена между гарпактикоидами и неприкрепленными (эпипелонными) видами диатомовых - низкая численность водорослей наблюдается в пробах с высоким обилием ракообразных. Такую зависимость можно интерпретировать как результат интенсивного выедания этих водорослей ракообразными.

В итоге, сообщества микрофито-, микрозоо- и мейобентоса, обитающие в одном и том же биотопе, в разной степени чувствительны к пространственной и временной неоднородности среды. Эти размерные группы образуют разные и по большей части некоррелированные распределения, в разной степени варьирующие в пространственно-временных масштабах. Характеристики их пространственной структуры зависят как от масштаба рассмотрения, так и от размеров и подвижности организмов.

Глава 11. Заключение.

Общие свойства пространственно-временной изменчивости сообщества *Nargasticoidea*

Неоднородность распределения гарпактикоид возрастает вместе с увеличением масштаба рассмотрения. Пространственная структура сообщества представляет собою мозаику из разномасштабных пятен. При этом, чем больше масштаб, в котором проявляется пятнистость, тем значительнее вариации обилия группы внутри отдельных скоплений. В общей картине горизонтального пространственного распределения литоральных гарпактикоид преобладает микромасштабная неоднородность, которая, в основном, обусловлена биотическими факторами - такими, как размещение пищи и развитие копеподитов. Вариации абиотических факторов среды, определяющие мезомасштабное распределение в местообитаниях (состав грунта, Ph, Eh, содержание органики), оказывают меньшее влияние на пространственную структуру донных гарпактикоид. Разнообразие биотопов изученного участка литоральной зоны для них сравнительно невысоко. При этом толща песчаного грунта (в нашем случае - несколько сантиметров) неоднородна для гарпактикоид так же, как участок литорали площадью несколько десятков метров. Это обусловлено резким градиентом абиотических факторов среды в толще песка, из которых основное влияние на распределение, вероятно, оказывает содержание кислорода.

Таким образом, основной вклад в общую пространственную неоднородность распределения гарпактикоид вносят вариации обилия на площадях от нескольких сантиметров до метра. При этом горизонтальное микрораспределение определяют, в основном, биотические факторы, а вертикальное - регулируют абиотические. Пространственная изменчивости сообщества превышает временную как в течение часов, так и в течение нескольких лет. Однако временной фактор весьма важен, так как изменчивость распределения гарпактикоид высока, особенно в микромасштабе. Время существования микроскоплений гарпактикоид составляет менее суток, а мезомасштабное распределение стабильно в течение нескольких недель. Сильная изменчивость расположения микропятен связана с высокой подвижностью копепод. Основной вклад во временную изменчивость микромасштабного распределения вносят вертикальные приливо-отливные миграции, которые по интенсивности в несколько раз превышают горизонтальные. Характер динамики численности гарпактикоид в отдельных биотопах определяется как размножением, так и интенсивностью миграций гарпактикоид.

Представленный в работе подробный анализ пространственно-временной изменчивости распределения гарпактикоид раскрывает общие закономерности формирования структурного разнообразия их сообществ.

ВЫВОДЫ

1. В рассмотренном диапазоне пространства наблюдается два характерных уровня пятнистости лitorального сообщества гарпактикоид Белого моря. Первый - в масштабе нескольких сантиметров - обусловлен расхождением «микропятен» отдельных видов; второй - в масштабе нескольких метров - обусловлен разным соотношением доминантов в отдельных биотопах.

2. Сезонная динамика численности и структуры доминирования гарпактикоид различается в биотопах с разным типом грунта. В репродуктивных местообитаниях динамику обилия определяет интенсивность размножения, а в прочих основную роль играют миграции.

3. Распределение гарпактикоид в масштабе сантиметров полностью меняется уже за сутки, а в масштабе нескольких метров - относительно стабильно в течение нескольких месяцев. Временные вариации обилия видов, как суточные, так и межгодовые, значительно

уступают пространственным (в масштабах от дециметров до нескольких километров).

4. В процессе формирования сообщества гарпактикоид на безжизненном грунте выделено два этапа: 1) активная колонизация свободного субстрата, в том числе видами, не характерными для фонового сообщества; 2) замедление миграций и установление стабильной структуры доминирования, сходной с фоновой.

5. Пул видов гарпактикоид в придонном слое воды участвует в заселении нарушенных участков литорали и формируется как за счет особей нижележащего биотопа, так и особей, принесенных течением из других местообитаний.

6. Питание массовых видов *Ht. minuta* и *Hn. jadensis* диатомовыми водорослями высокоизбирательно как на видовом уровне, так и по размеру поглощаемых клеток. От 58% до 97% рациона составляют два вида: *Nitzschia palea* var. *debilis* и *Navicula* sp., средняя длина которых 12-14 μ m.

7. В масштабе дециметров более устойчивой во времени является структура сообществ микробентоса (мелких организмов с низкой подвижностью), а в масштабе десятков метров - мейобентоса (крупных организмов с продолжительным временем генерации).

Список основных публикаций автора по теме диссертации

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. № 1. С. 106-115.

Chertoprud E.S., 2002. Structure of the Harpacticoida taxocene in the estuary of Chernaya River // 8 International Conference on Sopropoda (Taivan, Keelung, 2002).

Чертопруд Е.С., Азовский А.И., 2002. Колонизация литоральными гарпактицидами (Sopropoda, Harpacticoida) безжизненного грунта // Тезисы докладов Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию Н.М. Книповича (2002, Мурманск), ПИНРО, 2002. С. 220-221.

Чертопруд Е.С., 2002. Пространственно-временная изменчивость распределения различных возрастных стадий

Нагпактиоиды // Материалы научной конференции "Водные экосистемы и организмы-4" (Москва, МГУ, 2002). С. 126.

Азовский А.И., Чертопруд Е.С., 2003. Пространственно-временная изменчивость сообщества Нагпактиоиды литорали Белого моря // Океанология. Т. 43. № 1. С. 109-117.

Удалов А.А., Бурковский И.В., Мокиевский В.О., Столяров А.П., Мазей Ю.А., Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С., Сабурова М.А., Колобов М.Ю., Пономарев С.А., Ильинский В.В., 2004. Изменение основных характеристик микро-, мейо- и макробентоса по градиенту солености в эстуарии Белого моря // Океанология. Т. 44. № 4. С. 549-560.

Azovsky A.I., Chertoprud E.S., Saburova M.A., 2004. Variability of the spatial and temporal structure of the microbenthic and meiobenthic communities of the intertidal zone of the White Sea // Est. Coast. Shelf. Sci. 60 (4): 663-671.

Чертопруд Е.С., 2004. Приливно-отливные миграции литоральных Нагпактиоид Белого моря в трехмерном пространстве // Материалы научной конференции "Водные экосистемы и организмы-6" (Москва, МГУ, 2002). С. 100-101.

Удалов А.А., Мокиевский В.О., Чертопруд Е.С., 2005. Влияние градиента солености на распределение мейобентоса в эстуарии р. Черная (Белое море) // Океанология. В печати.

Чертопруд Е.С., Азовский А.И., Сапожников Ф.В., 2005. Колонизация литоральными гарпактицидами (Нагпактиоиды: Сореподы) безжизненных грунтов различного гранулометрического состава // Океанология. В печати.

Чертопруд Е.С., Азовский А.И., 2005. Сезонная динамика популяций литоральных гарпактицид (Нагпактиоиды: Сореподы) Белого моря // Океанология. В печати.

Azovsky A.I., Saburova M.A., Chertoprud E.S., Polikarpov I.G. Selective feeding of littoral harpacticoids on diatom algae: hungry gourmands? // Mar. Biol. (in press).

Отпечатано в типографии «Эребус-Принт»
Тираж 100 экз.



2211
07 МАЙ 2005