

УДК 551.465

## ФАУНА НЕМАТОД, АССОЦИИРОВАННАЯ СО СКОПЛЕНИЯМИ ОТМЕРШИХ МАКРОФИТОВ В СУБЛИТОРАЛИ БЕЛОГО МОРЯ

© 2005 г. В. О. Мокиевский<sup>1</sup>, К. А. Филиппова<sup>2</sup>, А. В. Чесунов<sup>2</sup><sup>1</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва<sup>2</sup>Московский Государственный университет им. М.И. Ломоносова, биологический факультет

Поступила в редакцию 25.05.2004 г.

В статье приведены результаты исследований сообщества морских свободноживущих нематод, формирующегося на скоплениях мертвых водорослей (преимущественно – *Laminaria saccharina*) на глубине 15–18 м в проливе Великая Салма (Кандалакшский залив Белого моря). Проведен анализ изменений видового состава и количественных характеристик таксоцены нематод вдоль градиента окислительно-восстановительных условий – от внешней окисленной зоны к центральной, восстановленной. Для сравнения использованы данные по составу таксоценов эпифитных нематод, населяющих талломы красных водорослей на сходной глубине. Всего обнаружено 40 видов свободноживущих нематод. Эпифитные нематоды красных водорослей образуют однородное сообщество, отличающееся умеренно высоким видовым разнообразием и выравниваемостью видов по обилию. Для населения нематод келпа выделяются три группы проб, различающихся набором доминирующих видов, видовым разнообразием и выравниваемостью обилия видов в зависимости от степени деструкции талломов. В процессе разложения макрофитов внутри вала келпа происходит сукцессия сообщества нематод. На ранних стадиях деструкции видовой состав, набор доминантов и характеристики сообщества практически не отличаются от сообщества нематод, обитающего на живых водорослях данной глубинной зоны. По мере увеличения степени разложения талломов, с одновременным ухудшением условий аэрации происходит смена доминирующих видов, уменьшение общего числа видов и упрощение структуры сообщества. На последних стадиях сукцессии в составе сообщества остается от двух до семи видов, из которых один – *Geomonhystera* ex gr. *disjuncta* – составляет 96% от общей численности.

### ВВЕДЕНИЕ

В последнее время появляется все больше данных об участии свободноживущих нематод в декомпозиции мертвого растительного материала в море. Первую роль в химическом разрушении мертвых остатков растений и последующем возвращении освобожденных биогенных соединений играют бактерии и грибы. Сама же бактериальная активность стимулируется многоклеточными животными, в первую очередь нематодами [8; 16; 19; 20]. Нематоды интенсифицируют деятельность бактерий и тем самым ускоряют разложение растительного субстрата разными путями. Во-первых, питание нематод бактериями стимулирует деления клеток и тем поддерживает рост населения бактерий. Во-вторых, нематоды могут ускорять циркуляцию питательных веществ (биогенов), отчего их доступность возрастает. В третьих, выделяемая нематодами слизь привлекает и поддерживает население бактерий. И, наконец, двигательная активность нематод создает постоянную динамику субстрата (перемешивание частиц), что должно облегчать газообмен и увеличивать снабжение бактериального населения кислородом.

Наиболее полные исследования роли нематод в разложении мертвого растительного материала сделаны на штормовых выбросах выше уровня воды. Внутри влажной массы оторванных макрофитов быстро развивается бактериальное гниение, которое стимулируется несколькими короткоциклическими видами нематод-бактериофагов [3; 4; 6; 9; 12; 13]. Однако не менее масштабные по размеру и длительности существования скопления мертвого растительного материала имеются и в сублиторали. О происходящих в них процессах и даже об их населении известно гораздо меньше. Цель данной статьи – исследование нематод одного из таких стабильных скоплений разлагающихся макрофитов в Белом море.

### ОПИСАНИЕ БИОТОПА

Скопление отмерших макрофитов находится в Великой Салме, непосредственно в виду Беломорской Биологической станции Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (Карельский берег Кандалакшского залива Белого моря). Скопление расположено ниже границы распространения ламинарий, в зоне красных водорослей. Этот биотоп и населяющая его макрофауна были подробно описаны А.Б. Цетлиным с

соавторами [21] по материалам водолазных исследований, проведенных в 1995–1996 гг. Скопление представляет собой вал высотой до двух метров, лежащий на глубине 15–18 м недалеко от берега. Основную массу в скоплении составляют бурые водоросли *Laminaria saccharina* с примесью *L. digitata* и *Alaria esculenta*, в незначительном количестве здесь встречаются багрянки и фукоиды. Длина вала водорослей – около 100 м при ширине 25 м. Скопление стабильно существует с середины 1970-х гг., с начала регулярных подводных наблюдений. Границы вала незначительно меняются от года к году и даже в течение одного сезона. Средняя биомасса водорослей в скоплении оценена в 90 кг/м<sup>2</sup>. Внутри вала можно выделить три зоны (слоя), не имеющих, однако, выраженных границ. Верхний слой сформирован свежими талломами, в толщину он достигает 0.5–1.5 м, хорошо аэрирован (Eh = +45 mV). Средний слой состоит из небольших фрагментов талломов, покрытых цианобактериями. Толщина этого слоя около 20 см, в нем складываются бескислородные условия (Eh = –131...–345 mV). В нижнем слое, представляющем полужидкие фрагменты водорослей, условия восстановительные (Eh = –345...–360 mV), присутствует сероводород. Нижнюю границу этого слоя определить невозможно, слой полужидкого ила уходит на большую глубину.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

А.Б. Цетлиным с соавторами [21] в 1995–1996 гг. проведены количественные и качественные сборы макро- и мейобентоса. По трансекте, направленной перпендикулярно берегу было собрана серия количественных проб грунта на 6 станциях (рис. 1) для определения суммарной численности мейобентоса и две серии качественных проб для изучения видового состава нематод, ассоциированных с живыми и разлагающимися макрофитами. Одна серия (5 проб: 1г, 3г, 7г, 9г, 11г) использовалась в качестве контроля, для изучения фонового состояния сообщества нематод, ассоциированных с макрофитами в том же диапазоне глубин. Она была собрана с красных водорослей, преимущественно с *Coccolytus truncatus* (= *Phyllophora truncata*) и *Phycodris rossica*, растущих в непосредственной близости от вала макрофитов, на удалении 10–20 м по направлению к берегу. Вторая серия (8 проб) была собрана непосредственно в пределах скопления водорослей. Она включала талломы ламинарий на разных стадиях разложения – от свежих, недавно снесенных, лежащих в верхнем слое вала, до сильно разложившихся, лежащих в нижней части скопления. Эти пробы условно были разделены на три группы – свежие (пр. 6 и 8), находящиеся на начальных стадиях разложения (пр. 2 и 10), сильно разложившиеся (пр. 4, 5, 12, 13).

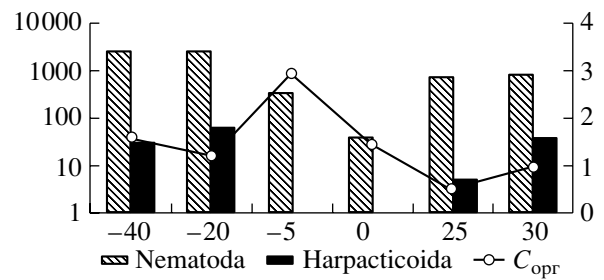


Рис. 1 Распределение органического вещества (C<sub>орг</sub>, %) и плотности основных групп мейобентоса (экз/10 см<sup>2</sup>) в окрестностях скопления келпа. Левая ось – численность (экз/10 см<sup>2</sup>), логарифмическая шкала; правая ось – содержание органического вещества (в %), линейная шкала.

Пробы отбирались водолазами, для отбора проб грунта применялась трубка площадью 10 см<sup>2</sup>, пробы отбирались на глубину 5 см. Для изучения видового состава нематод, под водой отдельные талломы водорослей аккуратно, по одному, помещались в пластиковые мешки. На поверхности пробы фиксировали 4% формалином. В лаборатории формалин сливали через мельничный газ с ячейей около 90 мкм, а каждый таллом еще несколько раз споласкивали водой для полного отделения эпибентосных животных. Полученный концентрат просматривали под биноклем, отбирая безвыборочно по 100 нематод из каждой пробы. Отобранных нематод переводили по стандартной методике через жидкость Зайнхорста в глицерин и монтировали на предметных стеклах для микроскопирования.

Для статистической обработки использовались стандартные процедуры анализа видового состава и структуры сообществ. В качестве меры обилия использовалась доля каждого вида в пробе.

Для описания сообществ нематод использовалось несколько интегральных характеристик. Индексы видового разнообразия позволяют сравнивать видовое разнообразие или видовое богатство проб при разных размерах выборок, тогда как число видов в пробе прямо зависит от объема выборки. Показатели выравнивания распределения видов по обилию показывают разницу относительного обилия массовых и второстепенных видов, той же цели служат ранговые распределения видов, позволяющие наглядно представить число видов в пробе и их относительное обилие. Методы кластерного анализа и многомерного шкалирования (MDS) применялись для графического представления степени сходства между различными выборками. В кластерном анализе в качестве меры сходства использованы индексы Чекановского, Сьеренсена и взвешенное процентное сходство. Расчеты выполнены с использованием программ ЭКОС (автор – А.И. Азовский, каф.

гидробиологии МГУ) и PAST (O. Hammer & D.A.T. Harper, 2003 – [7]).

Окислительно-восстановительный потенциал определялся с помощью портативного Eh-анализатора фирмы Hanna-Instruments сразу же по извлечении проб из-под воды.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Количественное распределение мейобентоса в грунте в окрестностях скопления макрофитов представлено на рис. 1. Обилие обоих массовых групп – нематод и гарпактицид) – максимально на удалении 20–40 м выше границы скопления. На границах скопления водорослей в осадке начинается сказываться избыток органического вещества, приводя к снижению окислительно-восстановительного потенциала в поверхностном слое. Гарпактикоидные копеподы исчезают из мейобентоса, а плотность поселений нематод падает в несколько раз. В центральной части скопления гниющих макрофитов отмечается очень низкая плотность нематод – около 40 экз/10 см<sup>2</sup> и полное отсутствие других мейобентосных организмов. Проба из центральной части соответствует нижнему слою водорослей с аэробными условиями и сильным сероводородным заражением. Она примерно соответствует месту отбора пр. 5 из качественной серии. Ниже зоны скопления численность мейобентоса постепенно увеличивается, но не достигает значений, отмеченных выше вала.

Для изучения изменений видового состава нематод на разных стадиях деструкции макроводорослей использовали две серии качественных проб, собранных вблизи скопления. Всего в этих пробах отмечено 40 видов нематод. Несколько видов было представлено только личиночными стадиями, точная видовая идентификация которых была невозможна. Полный список видов приведен в табл. 1.

Эпифауна красных водорослей (представленных *Coccolytus truncatus* и *Phycodris rossica*, с примесью *Odonthalia dentata* и *Ptilota plumosa*, без разделения на виды) включает 28 видов нематод (табл.1). Доминируют во всех пробах *Enoplus communis*, *Desmodora communis*, *Anticoma acuminata*. Их относительное обилие может меняться от пробы к пробе – *Enoplus communis* доминирует в 3 пробах, *Desmodora communis* – в двух; *Anticoma acuminata* в 4 пробах находится на втором месте и в одной – на первом, в равных долях с *Enoplus communis*. В число обычных видов входят также *Prochetosoma arctica*, *Monoposthia costata*, *Oncholaimus* sp., *Draconema cephalatum*, *Paracanthonchus macrodon*, *Rhabdodemania marisalbi*, *Lep-tosomatium* sp. и *Chromadorella* sp. Пробы близки между собой по структуре доминирования. Среднее структурное сходство проб (индекс Чеканов-

ского) равно 0.507. Среднее сходство проб по видовому составу – 0.594 (индекс Сьеренсена), среднее число видов в пробе – 14 (от 13 до 17 видов на пробу). Видов с единичной встречаемостью, отмеченных только в одной из проб – 9, большая часть видов встречается в нескольких пробах, показатель бета-разнообразия – 49%.

Интегральные характеристики сообществ приведены в табл. 2 и табл. 3. Графики ранговых распределений приведены на рис. 2. Сопоставление индексов и графиков показывает, что эпифитные нематоды красных водорослей образуют достаточно однородное по видовому составу сообщество, отличающееся умеренно высоким видовым разнообразием и выравниваемостью видов по обилию. Не один из видов не составляет более трети суммарной численности в сообществе, только в одной из проб доля *Desmodora communis* приближается к 50%.

Среди наиболее массовых видов, помимо доминантов фонового сообщества *Enoplus communis*, *Desmodora communis*, *Anticoma acuminata*, высокие показатели обилия отмечены для *Geomonhystera* ex gr. *disjuncta*<sup>1</sup>. Последний вид не встречается в фоновом сообществе, относительное его обилие возрастает с увеличением степени разложения талломов.

В отличие от вполне однородного фонового сообщества, население нематод гниющих ламинарий сильно различается от пробы к пробе. Разные методы кластерного анализа дают приблизительно одинаковую картину (рис. 3а, 3б). Используемые в качестве внешней группы средние значения для сообщества багрянок демонстрируют максимальное сходство с наиболее свежими талломами ламинарий, собранными в верхнем слое вала. Остальные пробы включаются последовательно или группами, в соответствии со степенью деструкции талломов. Дальше всего от исходного сообщества отстоят пробы с наиболее сильно разложившихся талломов (пр. 4 и 5). К сходным результатам приводит и применение метода многомерного шкалирования (рис. 4): все пробы разделяются на две отчетливые группы, одна из которых объединяет как пробы, собранные с красных водорослей (облако I на рисунке), так и со свежих талломов ламинарий (облако II). Во вторую группу объединяются пробы ламинарий на разных стадиях деструкции (облако III на рисунке). Основной вклад в разделение групп вносят противоположные тенденции изменения обилия *Geomonhystera* ex gr. *disjuncta* с одной стороны, и *Anticoma acuminata* и *Enoplus communis* – с другой.

<sup>1</sup> Этот вид очень близок к *Geomonhystera disjuncta*, но отличается заметно более крупными размерами и живорождением. Точная таксономическая идентификация и описание *Geomonhystera* ex gr. *disjuncta* будут опубликованы позднее.

Таблица 1. Список видов свободноживущих нематод и распределение по пробам

Виды нематод	№ проб												
	1r	2	3r	4	5	6	7r	8	9r	10	11r	12	13
1. <i>Enoplus communis</i>	30	15	13	2	–	10	13	12	31	1	21	–	8
2. <i>Oxyonchus</i> sp.	–	–	–	–	–	3	–	3	–	–	–	–	–
3. <i>Anticoma acuminata</i>	13	20	13	–	–	48	18	15	24	6	21	1	1
4. <i>Oncholaimus</i> sp.	5	12	2	1	–	7	9	1	2	5	2	1	6
5. <i>Rhabdodemanina marisalbi</i>	–	–	–	–	–	–	–	17	–	–	9	–	–
6. <i>Leptosomatium</i> sp.	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–	6	1	1
7. <i>Pseudocella trichodes</i>	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
8. <i>Oxystomina</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
9. <i>Halalaimus</i> sp.	1	–	–	–	–	1	2	–	–	–	–	–	–
10. <i>Phanoderma</i> sp.	–	–	–	–	–	–	1	1	2	–	–	–	–
11. <i>Chromadorella</i> sp.	12	6	6	5	4	3	8	1	2	18	1	1	6
12. <i>Graphonema</i> sp.	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–
13. <i>Paracanthonchus macrodon</i>	–	–	1	–	–	2	–	–	1	1	10	–	–
14. <i>Cyatholaimidae</i> gen. sp.	5	–	–	–	–	–	1	2	2	–	–	–	1
15. <i>Richtersia inaequalis</i>	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
16. <i>Desmodora communis</i>	9	15	25	1	–	15	79	11	5	1	1	3	5
17. <i>Spirinia parasitifera</i>	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	2	–	–
18. <i>Draconema cephalatum</i>	–	2	4	–	–	–	13	5	4	1	–	–	1
19. <i>Prochaetosoma arcticum</i>	6	1	7	–	–	–	–	–	16	–	–	–	–
20. <i>Epsilonematidae</i> gen. sp.	–	–	–	1	–	–	2	–	–	–	–	–	–
21. <i>Drepanonema</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–
22. <i>Microaimus affinis</i>	4	–	4	–	–	12	–	–	–	–	–	–	–
23. <i>Microaimus zosterae</i>	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–
24. <i>Monoposthia costata</i>	9	–	1	–	–	1	7	3	6	–	3	–	3
25. <i>Leptolaimus elegans</i>	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
26. <i>Onchium</i> sp.	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–
27. <i>Alaimella cincta</i>	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
28. <i>Geomonhystera</i> sp. (ex gr. disjuncta)	–	25	–	91	90	4	–	1	–	53	–	91	11
29. <i>Geomonhystera disjuncta</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–	1	7
30. <i>Monhystera</i> s. l. sp.	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–
31. <i>Daptonema</i> sp.	–	–	3	–	–	3	–	1	–	1	1	–	–
32. <i>Daptonema kornoeense</i>	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
33. <i>Pseudosteineria horrida</i>	2	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	1
34. <i>Linhomoeus elongatus</i>	–	–	–	–	–	–	3	–	2	–	1	–	–
35. <i>Desmolaimus zeelandicus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	10	–	–	–
36. <i>Metalinhomoeus typicus</i>	–	–	–	1	–	2	–	–	–	–	–	–	–
37. <i>Fusivermis fertilis</i>	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
38. <i>Sabatieria</i> ex gr. pulchra	1	–	–	–	–	1	–	1	–	–	1	–	–
39. <i>Araeolaimus</i> sp.	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
40. <i>Diplopeltis cirrhatus</i>	1	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–
	1r	2	3r	4	5	6	7r	8	9r	10	11r	12	13

**Таблица 2.** Интегральные характеристики сообщества эпифитных нематод красных водорослей

Характеристика	№ проб				
	1г	3г	7г	9г	11г
Число видов	17	12	14	14	13
Число особей	103	80	159	100	79
Индекс Шеннона	2.305	2.041	1.79	2.008	1.996
Индекс Симпсона	0.8595	0.8288	0.7183	0.8104	0.8204
Выравненность видовой структуры	0.8137	0.8212	0.9782	0.7608	0.7782

**Таблица 3.** Интегральные характеристики сообщества эпифитных нематод ламинарий на разных стадиях деструкции

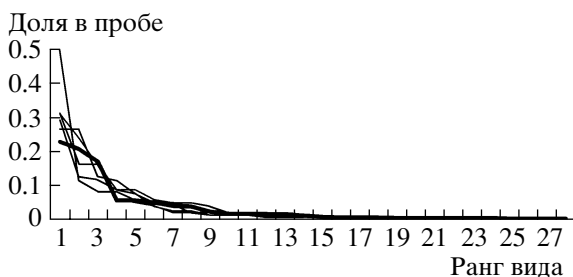
Характеристика	№ проб							
	6	8	13	2	10	4	12	5
Число видов	22	17	12	8	11	7	8	2
Число особей	125	78	51	96	100	102	100	94
Индекс Шеннона	2.276	2.275	2.177	1.819	1.529	0.5081	0.4673	0.176
Индекс Симпсона	0.8142	0.8623	0.8674	0.8199	0.6692	0.2009	0.1704	0.08148
Выравненность видовой структуры	0.7362	0.8029	0.8762	0.8746	0.6378	0.2611	0.2247	0.2539

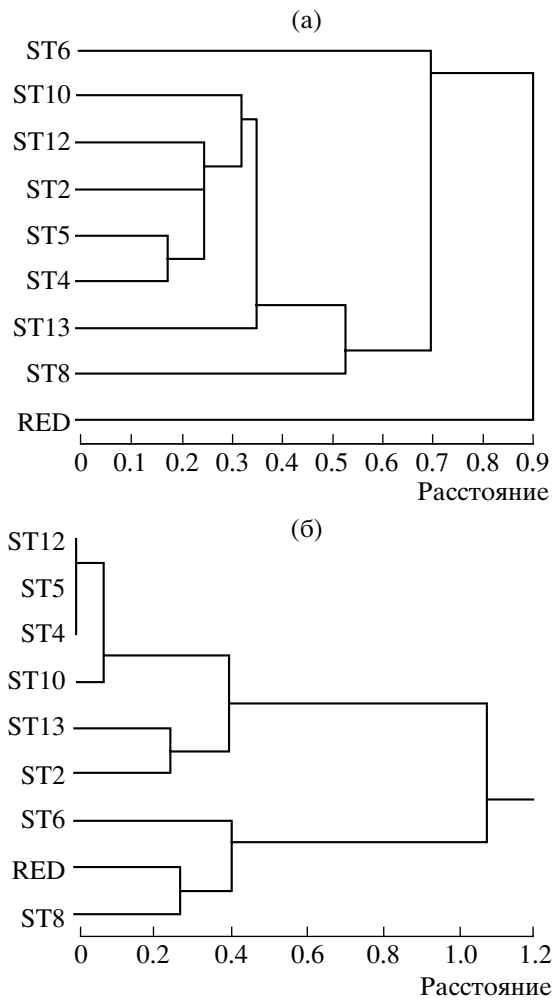
В таблицу 3 сведены показатели относительно-го обилия массовых видов на талломах ламинарий и интегральные характеристики сообщества. Можно выделить три группы проб, различающихся набором доминирующих видов, видовым разнообразием и выравненностью обилия видов в зависимости от степени деструкции талломов. К первой группе относятся свежие, недавно снесенные листовые пластины ламинарий, ко второй группе – талломы, находящиеся на промежуточных стадиях деструкции, расположенные на границе верхнего и среднего слоев вала. Третью группу составляют сильно разложившиеся остатки водорослей нижне-

го слоя. Графики ранговых распределений видов по обилию для этих групп приведены на рис. 5.

В процессе разложения макрофитов внутри скопления водорослей происходит сукцессия нематод, ассоциированных с талломами. На ранних стадиях деструкции видовой состав, набор доминантов и характеристики сообщества практически не отличаются от сообщества нематод, обитающего на живых водорослях данной глубинной зоны. По мере увеличения степени разложения талломов, с одновременным ухудшением условий аэрации происходит смена доминирующих видов, уменьшение общего числа видов и упрощение структуры сообщества. На последних стадиях сукцессии в составе сообщества остается от двух до семи видов, из которых один – *Geomonhystera* ex gr. *disjuncta* – составляет 96% от общей численности. Остальные виды в этой зоне представлены единичными особями.

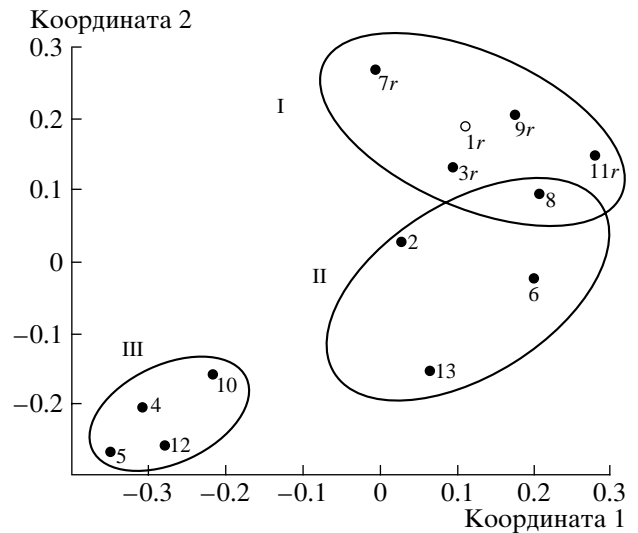
Обобщенные характеристики смены видового состава и структуры сообщества проиллюстрированы на рис. 6а и 6б. По мере разложения талломов водорослей и ухудшения условий аэрации число видов нематод уменьшается и происходит смена доминантов. На ранних стадиях сукцессии доминирует *Anticoma acuminata* (в пр. 8 – *Rhabdodomania marisalbi*), следующие по значимости виды – *Enoplus communis* и *Desmodora communis*. Постепенно их роль снижается, а на смену прихо-

**Рис. 2.** Ранговое распределение видов в сообществе красных водорослей (природный фон). Приведены графики для отдельных проб и средние значения (жирная линия).

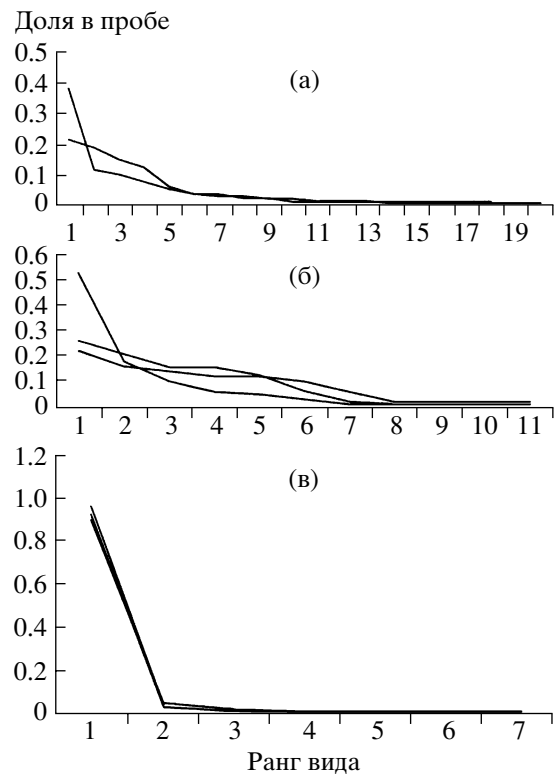


**Рис. 3.** Дендрограммы сходства для проб, собранных с талломов ламинарий на разных стадиях деградации (обозначены номерами станций) и природного фона – сообщества красных водорослей (RED – средние значения для всех пяти проб серии). В качестве меры сходства использованы взвешенное процентное сходство по относительному обилию видов (а) и коэффициент корреляции Пирсона (б) по тем же данным. Графики построены методом полного присоединения. Расстояние по шкале – величина обратная уровню сходства.

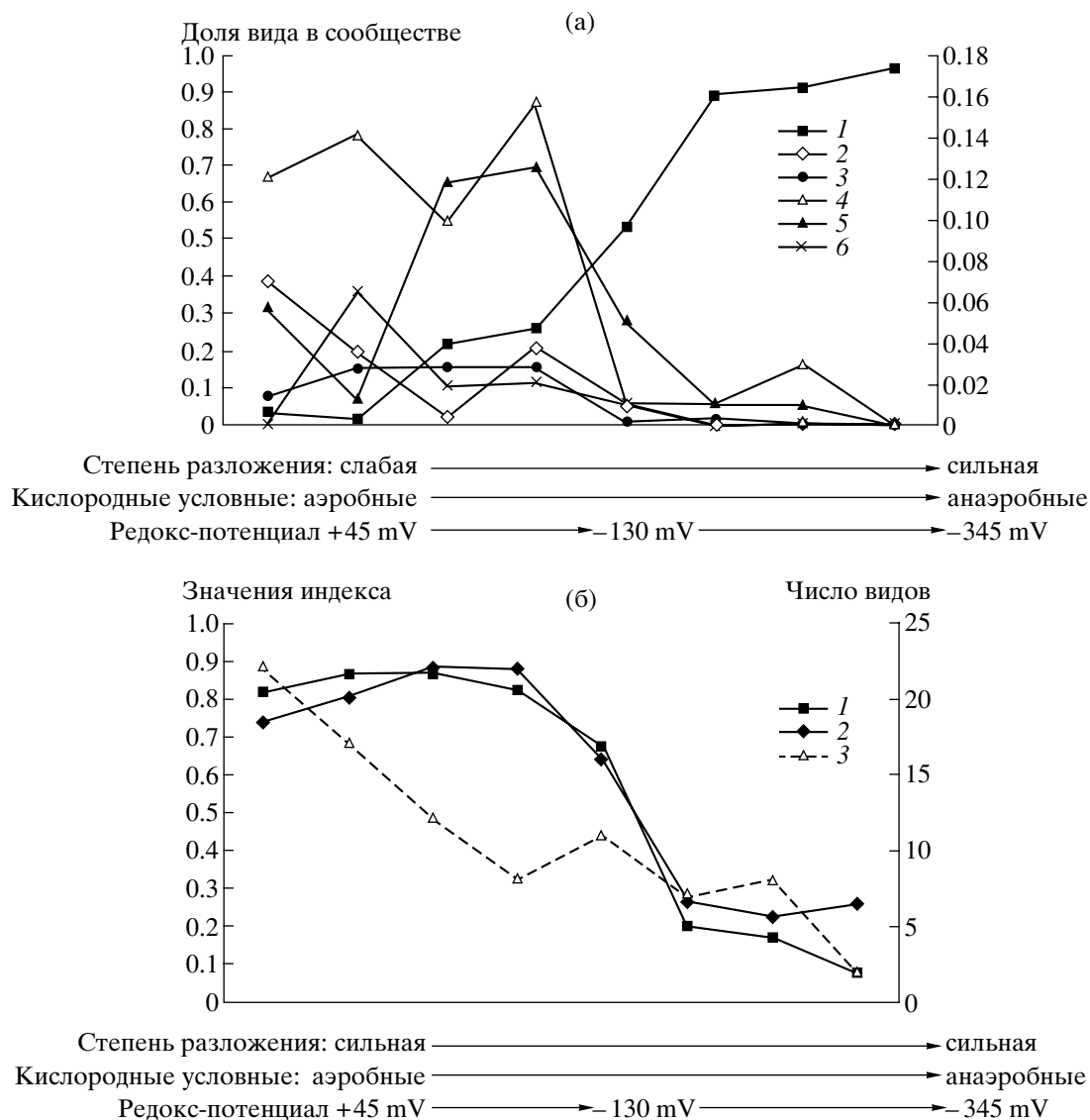
дит *Geomonhystera* ex gr. *disjuncta*, доля которой увеличивается от стадии к стадии. Видовое разнообразие и выравненность видовой структуры на средних стадиях сукцессии остаются стабильными или даже незначительно увеличиваются. В этой зоне сосуществуют как обитатели фоновое сообщества, так и специфические виды восстановленной зоны *Geomonhystera* ex gr. *disjuncta* и *Geomonhystera disjuncta* s. str. На поздних стадиях структура сообщества резко упрощается, население восстановительной зоны представляет собой практически монокультуру одного вида – *Geomonhystera* ex gr. *disjuncta* (с незначительным – до 5% в сумме –



**Рис. 4.** Классификация проб методом многомерного шкалирования: положение проб в пространстве первых двух координат, римскими цифрами обозначены группы проб, арабскими – номера проб.



**Рис. 5.** Ранговые распределения видов в пробах на разных стадиях деградации талломов макрофитов. (а) – “свежие” талломы, пр. 6 и 8; (б) – ранние стадии деградации – пр. 2, 10, 13; (в) – поздние стадии деградации – пр. 4, 5, 12.



**Рис. 6.** Сукцессия нематод в гниющих водорослях – смена доминирующих видов (а) и изменение интегральных характеристик сообщества на градиенте окислительно-восстановительных условий (б).

Цифрами на рисунке обозначены: (а) массовые виды нематод: 1 – *Geomonhystera* ex gr. *disjuncta* (левая ось); остальные виды – правая ось: 2 – *Anticoma acuminata*; 3 – *Enoplus communis*; 4 – *Desmodora communis*; 5 – *Oncholaimus* sp.; 6 – *Draconema cephalatum*; (б) интегральные характеристики сообщества: 1 – индекс видового разнообразия Симпсона (левая ось); 2 – выравненность видовой структуры (левая ось); 3 – число видов (правая ось).

участием других видов: *Cromadorella* sp., *Enoplus communis*, *Desmodora communis*).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Выявленные закономерности изменения видового состава и структуры сообщества нематод характерны, по-видимому, для многих восстановительных биотопов, вне зависимости от их природы. Так, на мелководных гидротермальных полях у острова Милос отмечено снижение видового разнообразия мейобентоса от 63 видов на контрольном разрезе до 24 в пределах гидротермаль-

ного поля. Доминировали нематоды, численность которых колебалась от 887 до 1075 экз на 10 см<sup>2</sup> по краям поля и 0–5 экз м<sup>-2</sup> в месте высачивания горячего раствора. Наиболее массовыми видами в осадках с большим содержанием сульфидов были *Oncholaimus campylocercoides* (32.6% численности), *Chromadorina* sp. (22.3%) и *Sabatieria* sp. (12%). В непосредственной близости от выхода термальных вод обитал только *O. campylocercoides* [17; 18]. Сходные закономерности выявлены для мелководных гидротерм Курильских островов [2; 15], холодных метановых высачиваний в заливе Сагами [14] и у острова Барбадос [10]. Струк-

турные характеристики (размерный спектр, видовое разнообразие) таксоцена нематод гидротермальных полей у островов Фиджи оказались сходными с другими восстановительными биотопами, как глубоководными, так и мелководными [22].

В обзоре мейобентоса восстановительных биотопов [1] мы отмечали, что для всех восстановительных биотопов, как связанных с гидротермальной активностью, так и обогащенных органическим веществом любого другого происхождения, общей закономерностью является снижение видового разнообразия во всех группах по направлению к центру восстановительной зоны. Сложные многовидовые сообщества постепенно сменяются олигомиксными, представленными одним или несколькими видами. Снижение разнообразия выявляется и на уровне крупных таксономических групп. Во всех исследованных прежде восстановительных биотопах наблюдалась сходная реакция мейобентоса на снижение концентрации кислорода – повышение суммарной численности организмов в периферийной зоне и снижение видового разнообразия от периферии к центру биотопа. Центральные части восстановительных биотопов населены обычно небольшим числом видов, часто одним-двумя, достигающими достаточно высокой численности. В большинстве случаев эти доминанты анаэробных сообществ представлены нематодами, реже встречаются олигохеты и киноринхи. Остальные группы мейобентоса, как правило, избегают восстановительных условий, а если и встречаются, то никогда не входят в число доминантов. Изменение состава мейобентосного сообщества определяется двумя факторами – снижением концентрации кислорода и обогащением осадка органическим веществом [1]. Данные, полученные на Белом море, укладываются в выявленную закономерность. Вал гниющих водорослей в сублиторали, очевидно, представляет собой мощный источник органических веществ разных размерных фракций – от грубодисперсного до растворенного. При этом, в толще скопления гниющих водорослей существует выраженный градиент окислительно-восстановительных условий и концентрации кислорода от окислительных аэробных на поверхности вала до восстановительных и анаэробных в нижних слоях. На этом градиенте происходит упрощение видового состава и увеличение концентрации доминирования единственного вида нематод *Geomonhystera* ex gr. *disjuncta* при практически полном отсутствии других видов и групп мейобентоса.

Особенный интерес представляет биология доминирующего в зоне разложения вида *Geomonhystera* ex gr. *disjuncta*. Эта нематода очень близка к хорошо изученному виду *G. disjuncta* s. str. и несомненно разделяет его основные биологические особенности. *G. disjuncta* – бактериофаг, приуроченный к биотопам с повышенным содержанием

мертвой растительной органики и растворенного органического вещества [8]. *G. disjuncta* квалифицировалась во-первых, как аналог почвенных нематод-рабдитид (отряд Rhabditida), также принимающий активное участие в разложении мертвого растительного материала [11]. Во-вторых, эта форма рассматривалась как типичный вид-оппортунист или г-стратег с высокой плодовитостью, коротким жизненным циклом, быстро осваивающий небольшие локальные местообитания и эфемерные субстраты с высоким содержанием органического материала [5].

Авторы благодарны А.Б. Цетлину и А.Н. Мельникову за материал, предоставленный для этой статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03–04–49152 и № 04–05–64176), и программы Copernicus (проект WOMP, ref. N. ICA2–СТ2000–10053).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мокиевский В.О., Каменская О.Е. Мейобентос гидротермальных зон и других восстановительных биотопов // Биология гидротермальных систем / Ред. Гебрук А.В. М., 2002. С. 237–253.
2. Тарасов В.Г., Пронн М.В., Пронн Л.Н. и др. Гидротермальные проявления и специфическая водная экосистема в кальдере Кратерной (Курильские острова). Владивосток: ИБМ ДВО АН СССР, 1985. 30 с.
3. Alkemade R., Wielemaker A., De Jong S.A., Sandee A.J.J. Experimental evidence for the role of bioturbation by the marine nematode *Diplolaimella dievengatensis* in stimulating the mineralization of *Spartina anglica* detritus // Marine Ecology Progress Series. 1992. V. 90. P. 149–155.
4. Alkemade R., Wielemaker A., Hemminga M.A. Stimulation of decomposition of *Spartina anglica* leaves by the bacterivorous marine nematode *Diplolaimelloides brucei* (Monhysterida) // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. 1992. V. 159. P. 267–278.
5. Bongers T., Alkemade R., Yeates G.W. Interpretation of disturbance-induced maturity decrease in marine nematode assemblages by means of the Maturity Index // Marine Ecology Progress Series. 1991. V. 76. P. 135–142.
6. Findlay S. E. G. Effect of detrital nutritional quality on population dynamics of a marine nematode (*Diplolaimella chitwoodi*) // Marine Biology. 1982. V. 68. P. 223–227.
7. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST – Palaeontological Statistics, ver. 1.18, November 27, 2003. <http://folk.uio.no/ohammer/past>
8. Herman P.M.J., Vranken G. Studies of the life history and energetics of marine and brackish-water nematodes II. Production, respiration and food uptake by *Monhystera disjuncta* // Oecologia (Berlin). 1988. V. 77. P. 457–463.
9. Moens T., Vierstraete A., Vincx M. Life strategies in two bacterivorous marine nematodes: preliminary results //



- P.S.Z.N.I: Marine Ecology. 1996. V. 17. № 1–3. P. 509–518.
10. *Olu K., Lance S., Sibuet M. et al.* Cold seep communities as indicators of fluid expulsion patterns through mud volcanoes seaward of the Barbados accretionary prism // *Deep Sea Res. Part I. Oceanogr. Res. Pap.* 1997. V. 44. № 5. P. 811–841.
  11. *Riemann F.* Nematoden aus dem Strandwurf // *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven.* 1968. V. 11. P. 25–35.
  12. *Rieper Kirchner M.* Microbial degradation of North Sea macroalgae: Field and laboratory studies // *Botanica Marina.* 1989. V. 32. № 3. P. 241–252.
  13. *Rieper-Kirchner M.* Macroalgal decomposition: laboratory studies with particular regard to microorganisms and meiofauna // *Helgoländer Meeresuntersuchungen.* 1990. V. 44. P. 397–410.
  14. *Shirayama Y., Ohta S.* Meiofauna in a cold-seep community off Hatsushima, central Japan // *J. Oceanogr. Soc. Japan Nihon Kaiyo Gakkai.* 1990. V. 46. № 3. P. 118–124.
  15. *Tarasov V.G., Propp M.V., Propp L.N. et al.* Shallow-water gasohydrothermal vents of Ushishir Volcano and the ecosystem of Kraternaya Bight (the Kuril Islands) // *Marine Ecology.* 1990. V. 1. № 1. P. 1–23.
  16. *Tenore K.R., Tietjen J.H., Lee J.J.* Effect on meiofauna on incorporation of aged eelgrass, *Zostera marina*, detritus by the polychaete *Nephtys incisa* // *J. of the Fisheries Res. Board of Canada.* 1977. V. 34. № 4. P. 563–567.
  17. *Thiermann F., Windoffer R., Giere O.* Selected meiofauna around shallow water hydrothermal vents off Milos (Greece): Ecological and ultrastructural aspects // *Vie Milieu.* 1994. V. 44. № 3–4. P. 215–226.
  18. *Thiermann F., Akoumianaki I., Hughes J.A., Giere O.* Benthic fauna of a shallow-water gaseohydrothermal vent area in the Aegean Sea (Milos, Greece) // *Marine Biology.* 1997. V. 128. № 1. P. 149–159.
  19. *Tietjen J.H.* Microbial-meiofaunal interrelationships: A review // *Microbiology.* 1980. VIII Conf. of the American Society of Microbiology on aquatic microbial ecology. Washington, D.C., 1980. P. 335–338.
  20. *Tietjen J.H.* Potential roles of nematodes in polluted ecosystems and the impact of pollution on meiofauna // *Ecological stress and the New York Bight: science and management* / Ed. Mayor G.F. Estuarine Research Federation, Columbia, S. C. 1982. P. 225–233.
  21. *Tzetlin A.B., Mokievsky V.O., Melnikov A.N. et al.* Fauna associated with detached kelp in different types of subtidal habitats of the White Sea // *Hydrobiologia.* 1997. V. 355. P. 91–100.
  22. *Vanreusel A., Van Den Bossche I., Thiermann F.* Free-living marine nematodes from hydrothermal sediments: Similarities with communities from diverse reduced habitats // *Marine Ecology Progress Series.* 1997. V. 157. P. 207–219.

## Nematodes, Associated Detached Kelp Accumulation in the Subtidal Zone of the White Sea

V. O. Mokievsky, K. A. Filippova, A. V. Tchesunov

The free-living marine nematodes community inhabited detached kelp (*Laminaria saccharina* mainly) accumulation on the depth of 15–18 m in Velikaya Salma Strait (the White Sea, Kandalaksha Bay) had been investigated and described. The changes in communities structure had been described along the redox gradient from outer to inner part of the kelp mass. The structure of the community of nematodes inhabited the red algae of the same depth was used for comparison. Totally 40 nematodes species were found there. The nematodes of the red algae perform the homogenous community with relatively high species diversity and evenness. Within the dead kelp community three groups of samples could be separated according to differences in the set of dominant species, species diversity and evenness. All characteristics of the nematodes community change along the redox gradient from fresh to completely destructed thally. On the early stages of this succession the faunistic composition and the set of dominants are similar to those of living algae at the same depth. The species diversity, faunistic composition and dominated species changes with the stage of kelp degradation followed by reducing the oxygen content. The number of species decreases along the gradient and the communities' structure simplifies. On the last stages of the succession there are only several species (2–7) found and one of them – *Geomonhystera ex gr. disjuncta* – compose up to 96% of total nematodes density.