

УДК 551.465

ДЕКАДНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ТАКСОЦЕНОВ NEMATODA И HARPASTICOIDA В ЗАЛИВЕ БЛАГОПОЛУЧИЯ (КАРСКОЕ МОРЕ)

© 2024 г. Д. В. Кондарь^{1,*}, П. В. Лепихина², Л. А. Гарлицкая³,
А. А. Удалов¹, М. В. Чикина¹, В. О. Мокиевский¹

¹ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

² Douro, Coimbra, Portugal

³ Научный центр зоологии и гидроэкологии, Национальная академия наук Республики Армения,
Ереван, 0014 Республика Армения

* e-mail: kondaria@gmail.com

Поступила в редакцию 10.11.2023 г.

После доработки 28.01.2024 г.

Принята к публикации 18.04.2024 г.

Исследования двух основных компонентов мейобентоса — нематод и гарпактикоидных копепод, проведенные в 2013 и 2020 гг. в заливе Благополучия (Новая Земля, Карское море), выявили мозаичное распределение этих групп, обусловленное высоким видовым разнообразием и низкой встречаемостью большинства видов. Тем не менее показаны закономерности в изменении видовой структуры обоих таксоценов, связанные с двумя основными градиентами факторов среды — пространственным и глубинным, а также с мозаичностью распределения грунтов. За семь лет, прошедших между съемками в заливе Благополучия, численность нематод выросла в 3–10 раз, численность копепод — в 2–3 раза. Таксономическая перестройка у обеих групп отмечается как на уровне видов, так и на уровне семейств, при этом не отмечено различий в функциональной структуре таксоценов. Изменения могут быть связаны как с абиотическими факторами, так и с изменениями трофической системы залива вследствие вселения краба-стригуна *Chionoecetes opilio*.

Ключевые слова: нематоды, гарпактикоидные копеподы, многолетние изменения, арктические экосистемы, Карское море

DOI: 10.31857/S0030157424040033, EDN: PRYQVG

ВВЕДЕНИЕ

Мейофауна вносит существенный вклад в функционирование экосистем и играет важную роль в бентосных пищевых сетях [29]. Благодаря своим особенностям (малые размеры, высокая численность, короткое время генерации), мейофауна может быть удобным объектом для оценки изменений окружающей среды [13, 23]. Вариабельность окружающей среды особенно характерна для экосистем арктических фьордов и заливов, которые уникальны по ряду параметров, таких, как ярко выраженные сезонные изменения и переменный характер поступления органического углерода [15]. В то же время исследования мейобентоса в высокоширотных арктических фьордах и заливах в основном посвящены пространственному распределению фауны [21, 24] и ее сезонной динамике [27, 35, 37]; данные по многолетним изменениям сообществ мейобенто-

са в арктических экосистемах практически отсутствуют [14, 31].

В данной работе приведены первые данные о структуре и межгодовых различиях двух основных компонентов мейобентоса (нематод и гарпактикоидных копепод) в заливе Благополучия — одном из заливов архипелага Новая Земля (Карское море). Ранее качественный состав (на уровне крупных таксонов) и количественное распределение многоклеточного мейобентоса у восточного побережья архипелага Новая Земля были исследованы в районах захоронения радиоактивных отходов напротив заливов Абрисимова и Степового, а также в южной части Новоземельской впадины [2, 12, 19, 28]. Видовой состав нематод и гарпактикоидных копепод здесь практически не изучен, в целом для Карского моря имеются подробные видовые списки только для центральной и восточной частей моря [3, 7].

В последнее время в западной части Карского моря и в заливах архипелага Новая Земля наблюдается перестройка донных сообществ [5, 8], обусловленная как климатическими изменениями, связанными с удлинением безледного периода, так и сопутствующей инвазией крупного хищника — краба-стригуна *Chionoecetes opilio* [4, 9, 39]. Данные видеонаблюдений 2020 г. показывают, что наибольшие плотности краба (около 70 экз/100 м²) обнаружены именно в заливе Благополучия [1]. В этом заливе была выполнена единственная на данный момент работа, посвященная временным изменениям мейофауны Карского моря [5], показаны существенные изменения общих количественных характеристик мейобентоса с 2013 по 2020 г.

Целью данного исследования было проанализировать закономерности пространственного распределения и временной динамики таксоценов нематод и гарпактикоид, а также выявить факторы, их определяющие.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в Карском море в сентябре 2013 г. в ходе 125-го рейса НИС “Профессор Штокман” и в сентябре 2020 г. в ходе 81-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш”. В 2013 г. было выполнено семь станций, в 2020 г. — 5 станций на глубинах от 35 до 174 м вдоль трансекты от внутренней части залива Благополучия до прилегающей части склона Новоземельской впадины (рис. 1).

Для сбора проб мейофауны в 2013 г. использовали дночерпатель “Океан 0.1”, а в 2020 г. дночерпатель Ван-Вина 0.1 м² или бокс-корер площадью 0.25 м². На каждой станции пробы мейобентоса отбирали трубчатым пробоотборником площадью 3.14 см² на глубину 5 см от поверхности осадка. В 2013 г. отбирали три повторности на максимальном расстоянии друг от друга, которые в дальнейшем объединяли в одну интегральную пробу, в 2020 г. отбирали две повторности. Для

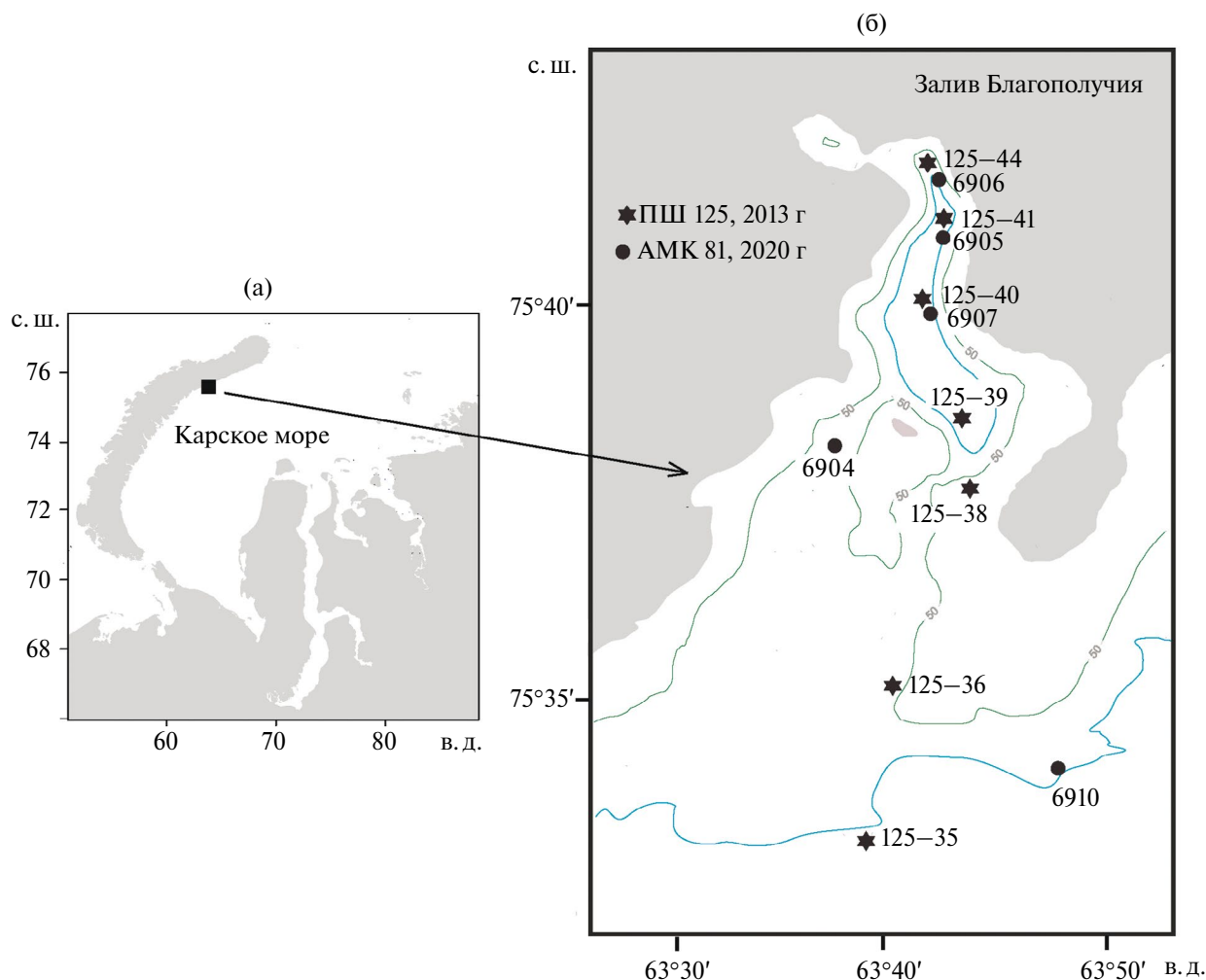


Рис. 1. Карта станций, выполненных в ходе 125-го рейса НИС “Профессор Штокман” (2013 г.) и 89-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” (2020 г.). (а) местонахождение залива, (б) расположение станций вдоль оси залива.

последующего анализа численность мейофауны в каждой пробе пересчитывали на площадь 10 см².

Образцы осадка фиксировали в 4% нейтральном формалине. Экстракцию организмов мейофауны из грунта проводили методом центрифугирования в градиенте плотности водного коллоидного раствора силикатов (LEVASIL®) [16]. Супернатант промывали через сито с диаметром ячеек 40 мкм. Извлеченные организмы были подсчитаны и идентифицированы до минимально возможного таксономического уровня. Для гарпактикоидных копепод в анализе не учитывали копеподитов. Названия таксонов приведены для нематод в соответствии с базой данных Nemys [26], для гарпактикоидных копепод — с базой данных WoRMS [38]. Для анализа функциональной структуры таксоценов использовали две общепринятые классификации жизненных форм и типов питания, построенные на анализе морфологических признаков. При этом виды копепод разделяли по жизненным формам в соответствии с морфологией и образом жизни [22] на илороющие, эпибентосные, интерстициальные и планктонные. Нематод разделяли по типам питания по схеме Визера [34], основанной на строении и вооружении ротовой полости.

На всех станциях были взяты образцы грунта для анализа гранулометрического состава, а также проведены измерения основных гидрологических параметров в придонном слое (соленость, концентрация растворенного кислорода, температура, мутность). Для оценки связности абиотических факторов был использован метод главных компонент (PCA — Principal Component Analysis).

Сходство между станциями оценивали с использованием индекса Брея—Кёртиса, распределение станций оценивали методом многомерного шкалирования (MDS). Для подтверждения различий в структуре таксоценов был применен тест PERMANOVA [17]. В целях выявления ведущих факторов среды, определяющих изменчивость структуры таксоценов нематод и копепод, был использован пошаговый регрессионный анализ методом последовательного присоединения (Distance-based linear models, DistLM) [25]. Поскольку распределение основных действующих факторов в заливе (изменения температуры, солёности, концентрации кислорода, мутности, мощности стока) скоррелировано с двумя основными градиентами — глубинным (изменения температуры, солёности, кислорода) и пространственным (положение на оси залива от ку-

товой части до открытого моря), а число проб было достаточно мало, в качестве основных параметров для анализа в модели были использованы индикаторы: глубина, линейное расстояние от кута залива, модальная фракция грунта и год.

Статистический анализ выполнен в программе PRIMER v.7 с дополнительным пакетом PERMANOVA+ [6].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Факторы среды

Параметры водной толщи изменялись как в зависимости от глубины и положения станций, так и между годами [5]. Температура придонного слоя воды в 2013 г. во внутренней котловине залива составляла от 1.3° до –1.5°C, во внешней части залива эти значения были несколько выше (–0.9°C). В 2020 г. наблюдалось увеличение температуры придонной воды в обеих частях залива Благополучия в среднем на 0.6°C. Значения температуры придонного слоя во внутренней котловине составили –0.5°C, во внешней части залива температура поднялась до –0.4°C. Параллельно несколько уменьшилась концентрация растворенного кислорода с 83–97% в 2013 г. до 79–85% в 2020 г. Мутность воды изменялась от 2 до 0.4 ЕМФ в 2013 г. и от 3.3 до 0.9 ЕМФ в 2020 г., при этом в оба года наблюдался выраженный градиент мутности от кутовой части залива в сторону открытого моря. Придонная солёность в оба года исследования по всему заливу составляла 34. Грунт на всех станциях представлял собой тонкие илы с модальным диаметром частиц 0.1–19 мкм. Исключение представляла собой наиболее мелководная станция 125–38, выполненная в 2013 г. на глубине 35 м и отличающаяся высокой положительной температурой (+0.3°C) и высокой долей песчаной фракции грунта (25%). Анализ методом главных компонент показал существенные различия двух съёмок по гидрофизическим характеристикам придонного слоя воды (рис. 2) — в 2020 г. наблюдалось увеличение температуры придонной воды, увеличение мутности и снижение концентрации растворенного кислорода по сравнению с 2013 г.

Таксономическое разнообразие и численность

Нематоды и гарпактикоидные копеподы доминировали во всех пробах и суммарно составляли до 100% численности всего мейобентоса (станция 125–40). В 2013 г. численность нематод варьировала от 134 до 1756 экз/10 см², в среднем

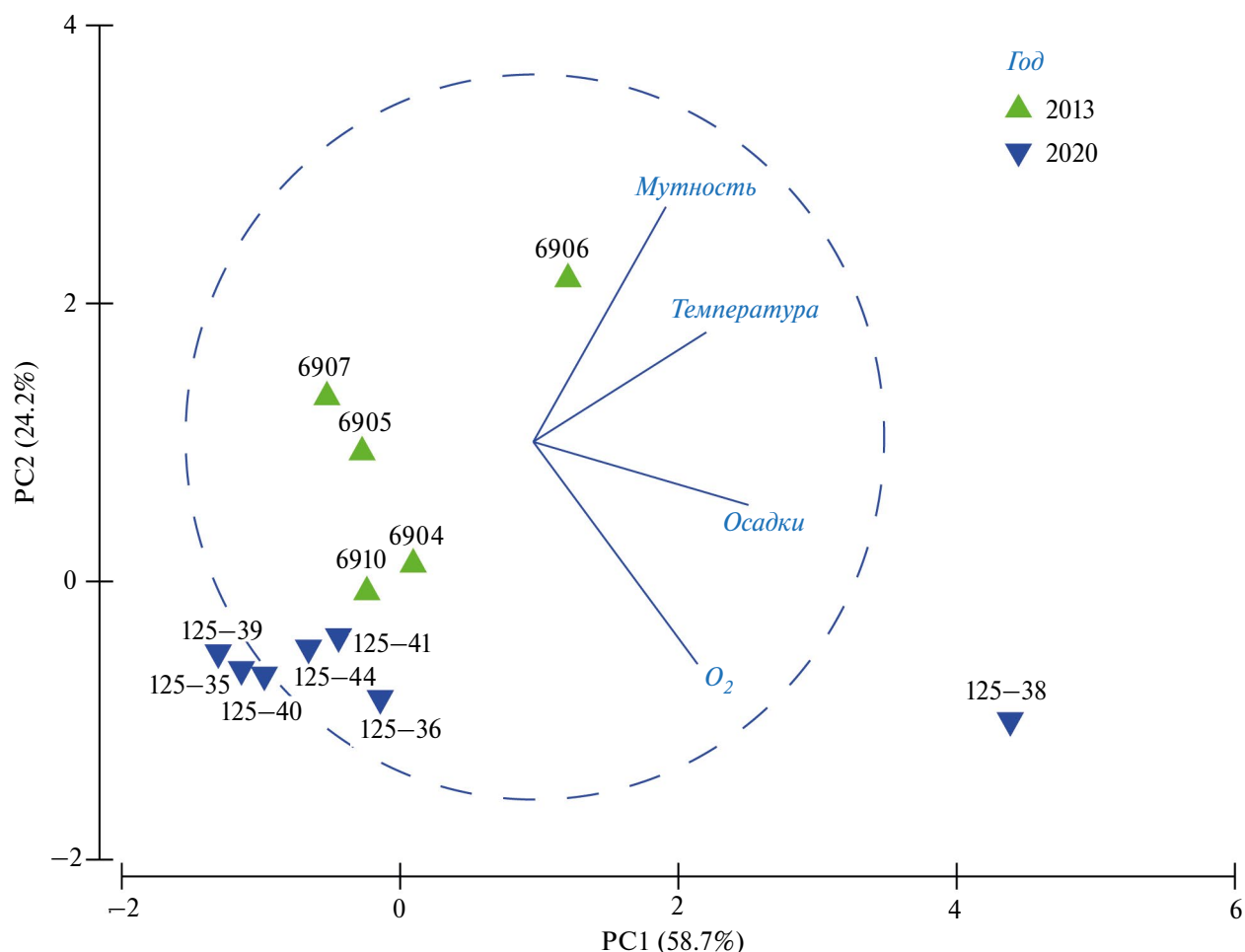


Рис. 2. Анализ абиотических факторов методом главных компонент (PCA).

составляя 653 экз/10 см² (рис. 3). В 2020 г. средняя численность по всей трансекте составила (2154±1378) экз/10 см². Увеличение численности происходит от кутовой части залива в сторону внешнего склона. Численность гарпактикоид менялась в 2013 г. от 1 до 57 экз/10 см², в 2020 г. от 21 до 126 экз/10 см², в среднем составляя (75±48) экз/10 см². На станции 125-38 не отмечено гарпактикоидных копепод, на станции 6905 не отмечено взрослых особей.

В 2013 г. в заливе Благополучия было обнаружено 107 видов нематод из 42 родов, принадлежащих 22 семействам. В среднем на станцию приходилось (39±17) видов. В 2020 г. было обнаружено 153 вида нематод из 48 родов, принадлежащих 23 семействам. В среднем на станцию приходилось (79±26) видов. Видовое разнообразие в оба года исследований было выше на станциях порога и внешней части залива.

В исследуемые годы в заливе Благополучия обнаружен 31 вид гарпактикоидных копепод, принадлежащих 11 семействам. В 2013 г. обнаружено

18 видов, в 2020 г. — 22 вида. Максимальное видовое разнообразие в оба года наблюдалось на станциях порога и внешней части залива.

Ожидаемое число видов (ES100) увеличивается по мере удаления от кутовой части залива и возрастает в 2020 г. для обеих групп (рис. 3).

Структура таксоценов

Таксоцены нематод и гарпактикоидных копепод в 2013 г. были распределены без выраженного градиента, мозаично (рис. 4). При этом для нематод станции внешней части залива (125-35 и 125-36) наиболее сходны. На этих станциях доминирует *Sabatieria* sp. 1, и из десяти массовых видов пять являются общими для обеих станций (*Sabatieria* sp. 1, *Microlaimus* sp. 2, *Monhystera* sp. 1, *Axonolaimus* sp. 1, *Dichromadora* sp. 1). Станции внутренней котловины существенно различаются между собой, каждая станция характеризуется своей локальной фауной. У гарпактикоидных копепод на наиболее близкой к кутовой части залива станции 125-44 взрослых особей не отмечено.

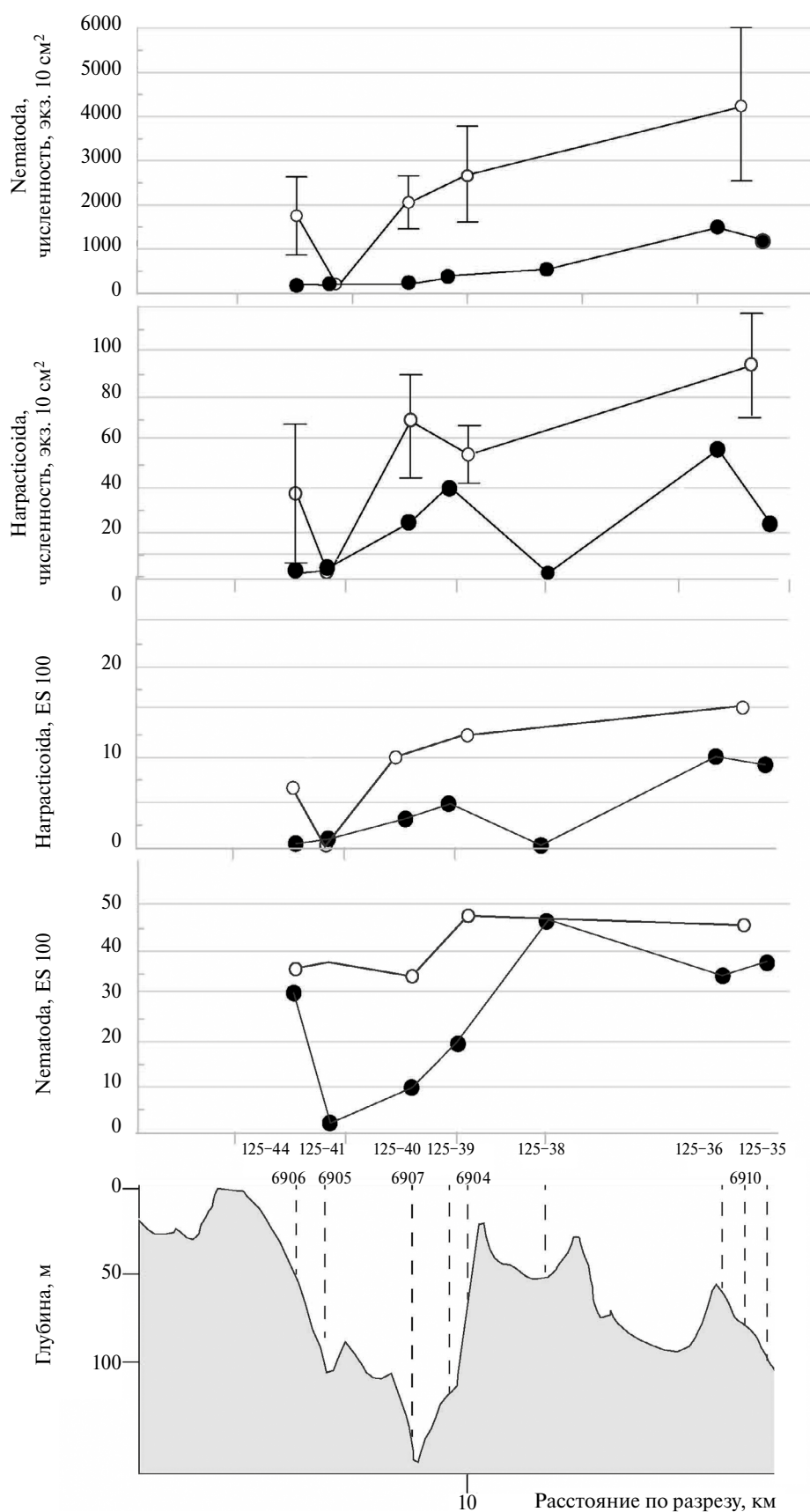


Рис. 3. Распределение численности и ожидаемого числа видов (ES100) по оси залива Благополучия в 2013 и 2020 гг. Черные круги – 2013 г., белые круги – 2020 г.

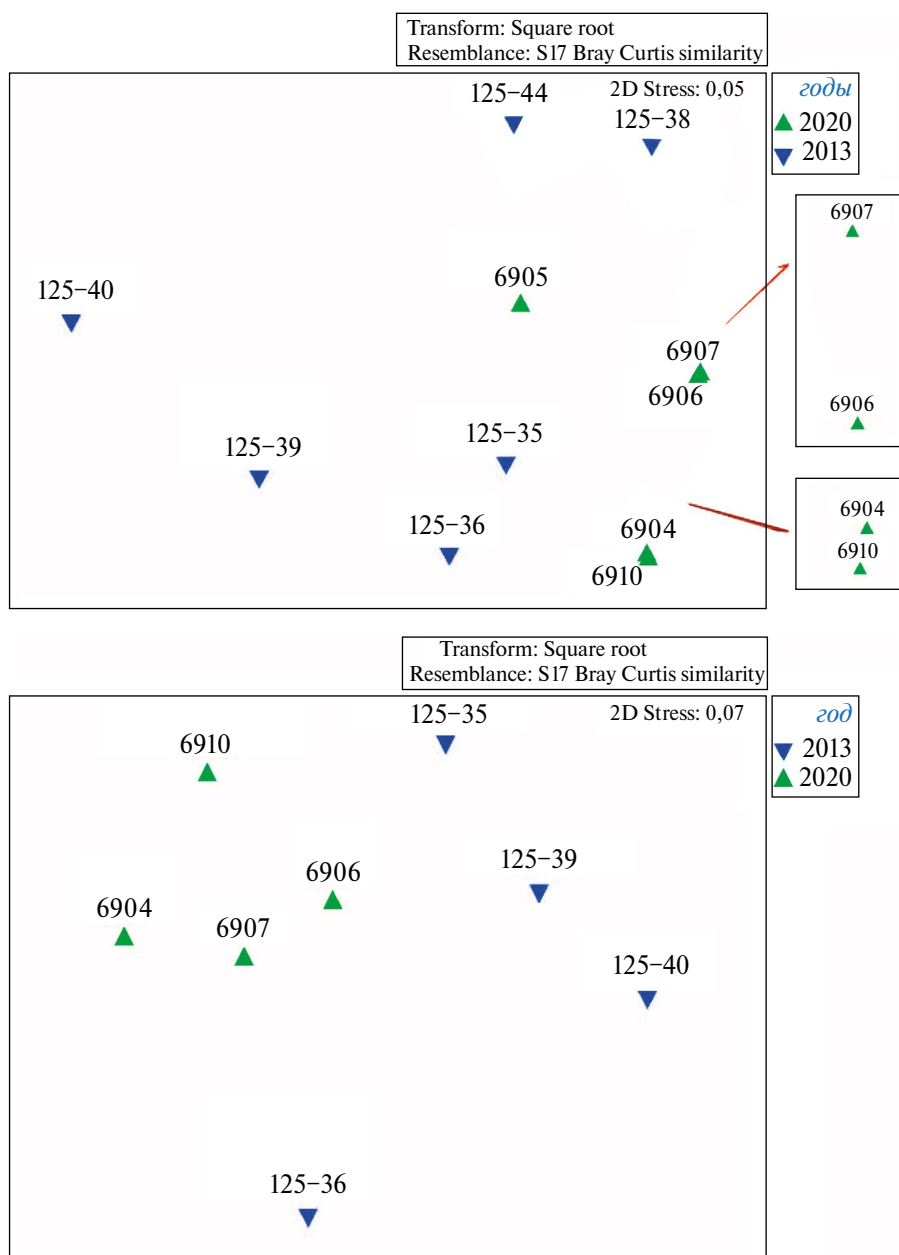


Рис. 4. Ординация станций по структуре таксоценов нематод (а) и гарпактикоид (б) методом MDS на основании значений индекса сходства Брея–Кёртиса, рассчитанного по численности.

На следующей по оси залива станции найден единственный экземпляр гарпактикоид (*Mucrosenia kendalli*). Доминирующим видом по всему заливу является *Mucrosenia kendalli* (26–38% на всех станциях), субдоминантный вид – *Bradya* sp (в ряде случаев доминирующий на внутренних станциях). Плотность остальных видов крайне низка.

В 2020 г. в распределении нематод по заливу можно выделить две выраженные группы станций – сообщество нематод во внутренней котловине залива (ст. 6907 и 6906) и сообщество нема-

тод на внешнем склоне и пороге (ст. 6904, 6910). Внутри залива в число массовых видов входили виды *Microlaimus* sp. 1, *Daptonema* sp. 1 и *Sabatieria ornata*; на внешнем склоне доминировали *Aegialolaimus* sp. 1, *Halalimus* sp. 1, *Sabatieria* sp. 1.

Для гарпактикоидных копепод распределение сходно с 2013 г. По численности на всех станциях также доминирует *Mucrosenia kendalli* (20–50%), основные субдоминанты – *Danielssenia typica*, *Bradya* sp., *Ectinosoma* sp. При этом наблюдаются элементы градиента – доминирование *Mucrosenia kendalli* на станциях котловины выше (48–50%),

чем на станциях порога и внешнего шельфа (20–30%), в котловине выше доля субдоминанта *Bradya* sp. (17–20%).

Анализ PERMANOVA показывает достоверность межгодовых различий структуры таксоценов как для нематод ($p = 0.0292$), так и для гарпактикоид ($p = 0.0216$). Основной вклад в межгодовые различия у нематод вносят виды родов *Microlaimus*, *Daptonema* и *Sabatieria* (табл. 1). У гарпактикоид различия в видовой структуре между годами определяются не только увеличением численности двух массовых видов, отмеченных

Таблица 1. Виды, внесшие наибольший вклад в межгодовые различия. Результаты SIMPER-анализа (указаны виды, вклад которых более 1.5%)

Нематоды	2013 г.	2020 г.	Вклад, %
Вид	Av. Abundance	Av. Abundance	
<i>Microlaimus</i> sp. 1	1.57	13.47	8.19
<i>Sabatieria ornata</i>	7.91	5.66	6.82
<i>Sabatieria</i> sp. 1	11.79	3.46	6.2
<i>Daptonema</i> sp. 1	4.52	8.36	5.2
<i>Dichromadora</i> sp. 1	7.85	0.7	5
<i>Axonolaimus</i> sp. 1	5.02	0.65	3.37
<i>Microlaimus</i> sp. 2	4.05	4.32	2.77
<i>Halalaimus</i> sp. 4	3.9	1.28	2.39
<i>Daptonema</i> sp. 3	0.9	3.42	2.19
<i>Monhystera</i> sp. 1	2.89	2.4	2.18
<i>Aegialoalaimus</i> sp. 1	0.97	3.48	2.04
<i>Halalaimus</i> sp. 1	0.36	2.87	1.95
<i>Subsphaerolaimus</i> sp. 1	2.51	0.93	1.85
Гарпактикоиды	2013 г.	2020 г.	Вклад, %
Вид	Av. Abundance	Av. Abundance	
<i>Mucrosenia kendalli</i>	46.42	36.89	19.93
<i>Bradya</i> sp.	18.26	13.44	13.38
<i>Danielssenia typica</i>	0	9.69	8.53
<i>Ectinosoma</i> sp.	2.37	9.6	6.67
<i>Mesocletodes</i> cf. <i>parrirasus</i>	5	2.27	5.6
<i>Eurycletodes monardi</i>	4.21	0	3.71
<i>Pseudoameira</i> sp.	3.08	1.7	3.61
<i>Heteropsyllus</i> sp.	0	3.95	3.47

в оба года, но и появлением в 2020 г. новых видов *Danielssenia typica*, *Heteropsyllus* sp., *Heteropsyllus* cf. *nanus*, *Delavalia islandica* (см. табл. 1).

В обеих рассматриваемых нами группах достаточно велико количество видов с единичной встречаемостью. Для гарпактикоид оно составило 40% всех отмеченных видов, для нематод – 30.3%, поэтому изменения в таксономическом составе более показательны на уровне семейств (рис. 5).

На уровне семейств таксоцен нематод изменился между 2013 и 2020 гг. На смену доминирующим в 2013 г. семействам Comesomatidae и Chromadoridae пришли семейства Microlaimidae и Oxystominidae в 2020 г., при этом семейство Xyalidae было одним из трех самых массовых в оба года.

У гарпактикоидных копепод доминирующими по численности семействами в оба года являлись Pseudotachidiidae и Ectinosomatidae. В 2020 г. уменьшилась доля Argestidae, третьим по численности оказалось семейство Canthocamptidae и увеличилась доля Miraciidae.

Функциональная структура таксоценов

Межгодовое сравнение трофической структуры нематод показало, что соотношение трофических групп практически не изменилось (рис. 6). В процентном соотношении незначительно увеличилось обилие неизбирательных детритофагов (с 53 до 59%) и хищников (с 3 до 6%), тогда как обилие соскребывателей и селективных детритофагов снизилось (с 26 до 22% и с 17 до 11% соответственно) (см. рис. 6). По спектру жизненных форм гарпактикоид существенных изменений также не выявлено, в оба года преобладают эпибентосные и илороющие формы, при этом в 2020 г. немного уменьшается количество неспецифических интерстициальных видов.

Влияние факторов среды на структуру таксоценов

Выбранные факторы (расстояние по оси залива, глубина, тип грунта и год) суммарно объясняют 56.2% вариаций видовой структуры для нематод и 62.2% для гарпактикоид. При этом для обеих групп наиболее высокий вклад вносят межгодовые различия (19% вариаций видовой структуры для нематод и 26% для копепод). Расстояние по оси залива, отражающее изменение уровня ледникового и терригенного стока, осадконакопления и водообмена с морем, является важным фактором, определяющим различия таксономической структуры основных таксоценов мейобентоса (14.4 и 17.9% для нематод

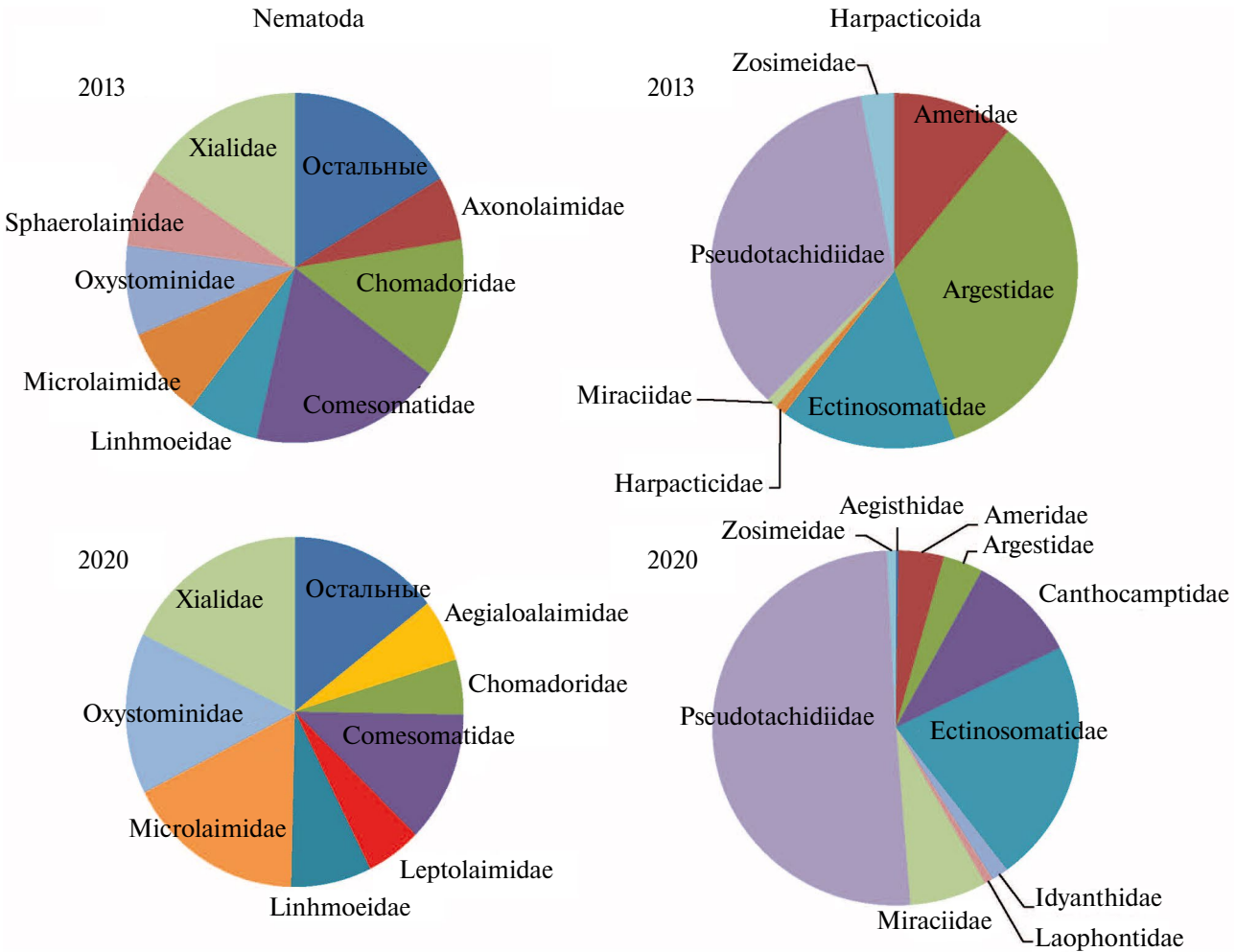


Рис. 5. Процентное соотношение численности гарпактикоид и нематод по семействам в 2013 и 2020 гг.

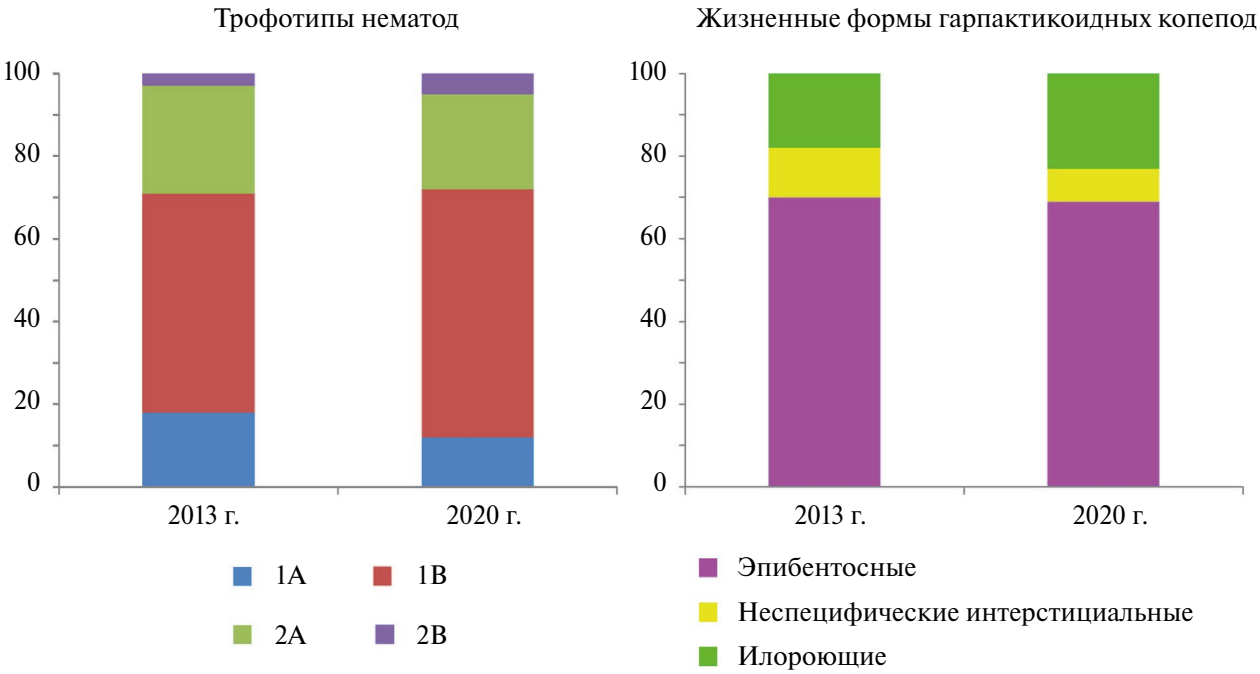


Рис. 6. Соотношение трофотипов нематод и жизненных форм гарпактикоидных копепод.

и гарпактикоид соответственно). Тип грунта и глубина объясняют меньшую долю вариаций видовой структуры (табл. 2). Таким образом, помимо межгодовых различий, наблюдается общее влияние двух основных пространственных градиентов, характерных для арктических фьордов — глубины и расстояния по оси залива, а также мозаичности грунта.

ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственная структура мейобентоса фьордов хорошо изучена. Основными драйверами как количественных изменений, так и изменений видового разнообразия являются глубина, а также характер и сила теригенного стока [24, 36]. Сильнее всего градиентные изменения структуры мейобентоса выражены в ледниковых фьордах — негативное влияние выражается в низкой плотности нематод и отсутствии гарпактикоид на станциях, расположенных вблизи ледников [21]. В заливе Благополучия, питание которого осуществляется во многом за счет стока ледника Налли, пространственный градиент в распределении как нематод, так и копепоид выражен достаточно сильно. В кутовой части происходит существенное обеднение видового состава, на ряде станций гарпактикоиды отсутствуют. Для нематод обнаружены отличия сообществ внутренней и наружной частей залива в 2020 г., при этом тренд на увеличение численности и разнообразия нематод в сторону шельфа остается. Распределение таксоценов нематод и гарпактикоидных копепоид в заливе Благополучия отличается высокой мозаичностью. В первую очередь это обусловлено высоким видовым разнообразием и низкой встреча-

емостью большинства видов. Это очень сильно затрудняет анализ, обычные приемы ординации и классификации не позволяют выявить четкие элементы пространственной структуры, вместе с тем, мы видим достоверные межгодовые различия для обоих таксоценов. Население нематод различалось между 2013 и 2020 гг. на уровне видов, родов и семейств. Процент общих видов составил 36.4%, общих родов — 39.6%. Доминирующие в 2013 г. семейства Comesomatidae и Chromadoridae в 2020 г. сменились семействами Microlaimidae и Oxystominidae, семейство Xyalidae было массовым в оба года. При этом изменений в трофической структуре нематод в заливе Благополучия между двумя годами исследований не обнаружено. В оба года доминируют нематоды, специализирующиеся на питании мелкими частицами осадка или бактериями, а также с выраженной ротовой полостью и вооружением в виде небольших зубов, что свидетельствует о широком спектре используемых пищевых объектов [34]. В таксоцене гарпактикоид различия зафиксированы как на уровне видов, так и на уровне семейств. Изменения обусловлены увеличением численности доминирующих видов — *Mucrosenia krendalli* и *Bradia* sp., а также появлением в 2020 г. новых, регулярно встречающихся видов — *Danielssenia typica* (на всех станциях), *Heteropsyllus* sp. (кроме станции, самой близкой к куту залива), *Heteropsyllus* cf. *nanus* (во внутренней и внешней части залива) и *Delavalia islandica* (на шельфе). Процент общих видов в 2013 и 2020 гг. составил 38.7%. В композиции жизненных форм гарпактикоид также не выявлено существенных различий, по всему заливу в оба года преобладают эпибентосные виды.

Таблица 2. Анализ связи факторов среды и распределения нематод и гарпактикоидных копепоид (DistLM), * — высокие значения достоверности

Переменные	R^2	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
Nematoda					
+Year	0.18954	4173.2	2.1048	0.042*	0.18954
+Sediment	0.35143	3564.5	1.9969	0.0608*	0.16189
+Distance	0.49556	3173.4	2	0.0436*	0.14413
+Depth	0.5619	1460.8	0.90865	0.4998	0.066346
Harpacticoida					
+Year	0.25971	2827.7	2.1049	0.0298*	0.25971
+Distance	0.43877	1949.6	1.5953	0.1725	0.17906
+Depth	0.54103	1113.3	0.89115	0.5041	0.10225
+Sed	0.62199	881.49	0.64252	0.6616	0.08096

Причиной этих различий могут быть изменения абиотических параметров: в 2020 г. увеличилась температура и мутность воды, снизилась концентрация кислорода в придонном слое (см. рис. 2). Среди мейобентосных гарпактикоид в заливе Благополучия преобладают эпибентосные виды (см. рис. 5), распространение которых ограничено верхними слоями осадков, что делает их чувствительными к снижению поступления кислорода [20]. В отличие от гарпактикоид, нематоды более устойчивы к изменениям [30], а некоторые способны мигрировать вглубь осадка или в толщу воды, чтобы пережить неблагоприятные условия среды [20, 32, 33], однако и у этого таксоцена отмечены изменения таксономической структуры.

Помимо действия абиотических факторов экосистема залива Благополучия трансформируется под действием инвазии краба-стригуна *Chionoecetes opilio*. Исследования мега- и макробентоса, проведенные в заливе Благополучия после вселения краба-стригуна показали значительные изменения в структуре донных сообществ [5, 10]. Реакция мейофауны на подобные природные стрессы изучена еще недостаточно. В устоявшихся представлениях мейобентос является пищевым объектом для большого количества макробентосных организмов [18] и изменения в трофической системе залива, в частности снижение давления макробентосных хищников (вследствие их частичного исчезновения) на копепод и нематод могут существенно снизить нагрузку на мейобентос. Таким образом, изменения, произошедшие в мейобентосе залива Благополучия могут являться как результатом биоценотической компенсации в ответ на уменьшение пресса непосредственных хищников [6, 11], так и результатом изменения гидрологического режима и скорости осадконакопления, связанных с климатическими изменениями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Распределение таксоценов нематод и гарпактикоидных копепод в заливе Благополучия отличается высокой мозаичностью. В первую очередь это обусловлено высоким видовым разнообразием и низкой встречаемостью большинства видов. Тем не менее мы видим достоверные межгодовые различия для обоих таксоценов и наличие градиента видовой структуры. При этом в оба года изменения видовой структуры связаны с действием двух основных градиентов факторов среды – пространственным (расстояние от кута залива в сто-

рону моря) и глубинным, а также с мозаичным распределением грунтов. Тренд на увеличение численности и разнообразия нематод из кутовой части залива в сторону шельфа, наблюдается в оба года исследований.

За семь лет, прошедших между двумя съемками в заливе Благополучия численность нематод выросла в 3–10 раз, численность копепод в 2–3 раза. Таксономическая перестройка у двух групп мейобентоса отмечается на всех таксономических уровнях, при этом изменения функциональной структуры отсутствуют.

Благодарности. Авторы благодарны академику М.В. Флинту за организацию экспедиций, экипажам НИС “Профессор Штокман” и НИС “Академик Мстислав Келдыш” за обеспечение работ. Авторы благодарны С.А. Шуке и Н.А. Беляеву за предоставление гидрологических данных и результатов анализа гранулометрического состава.

Источник финансирования. Работа выполнена при поддержке РНФ (проект № 23-27-00028).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Галкин С.В., Залота А.К., Удалов А.А., Пронин А.А. Оценка плотности популяций краба-вселенца *Chionoecetes opilio* в Карском море с использованием БНПА “Видеомодуль” // Современные методы и средства океанологических исследований (МСОИ–2021). 2021. С. 207–210.
2. Гальцова В.В., Кулангиева Л.В., Погребов В.Б. Мейобентос из районов бывшего ядерного полигона и мест захоронения радиоактивных отходов вокруг архипелага Новая Земля (Баренцево и Карское моря) // Биология моря. 2004. Т. 30. № 4. С. 263–271.
3. Гарлицкая Л.А., Чертопруд Е.С., Портнова Д.А., Азовский А.И. Бентосные Nannastacoidea Карского моря: видовой состав и распределение на градиенте глубин // Океанология. 2019. Т. 59. № 4. С. 600–611.
4. Карклин В.П., Юлин А.В., Шаратунова М.В., Мочнова Л.П. Климатическая изменчивость ледяных массивов Карского моря // Проблемы Арктики и Антарктики. 2017. № 4. С. 37–46.
5. Лепихина П.П., Басин А.Б., Кондарь Д.В. и др. Изменение количественных характеристик макро- и мейобентоса в заливе Благополучия с 2013 по 2020 г. (Новая Земля, Карское море) // Океанология. 2022. Т. 62. № 2. С. 235–244.
6. Мокиевский В.О., Воробьева Л.В., Гарлицкая Л.А. и др. Многолетние изменения в мейобентосе восточной части Черного моря // Океанология. 2010. Т. 50. № 6. С. 994–1001.
7. Портнова Д.А., Гарлицкая Л.А., Удалов А.А., Кондарь Д.В. Мейобентос и сообщество нематод Енисейского залива и прилегающего шельфа Карского моря // Океанология. 2017. Т. 57. № 1. С. 146–159.

8. Руднева Е.В., Удалов А.А., Залота А.К., Чикина М.В. Изменения донных сообществ центральной части Карского моря в результате вселения краба-стригуна *Chionoecetes opilio* // Морские исследования и образование (MARESEDU). 2022. С. 320–324.
9. Соколов А.М. Интродукция краба-стригуна опилио в Карское море: пример дальнейшей адаптивной стратегии этого вида в российском секторе Арктики (по результатам исследований ПИНРО в 2013 г.) // Рыбное хозяйство. 2014. № 6. С. 63–68.
10. Удалов А.А., Анисимов И.М., Муравья В.О. и др. Различия сообществ мегабентоса восточной и западной частей Карского моря по результатам видеонаблюдений // Океанология, в печати.
11. Шереметевский А.М. К вопросу о компенсации развития макробентоса мейобентосом на примере мидиевых банок Белого моря // Экология моря. 1991. Т. 39. С. 89–92.
12. Alexeev D.K., Galtsova V.V. Effect of radioactive pollution on the biodiversity of marine benthic ecosystems of the Russian Arctic shelf // Polar Science. 2012. V. 6. P. 183–195.
13. Alves A.S., Adão H., Ferrero T.J. et al. Benthic meiofauna as indicator of ecological changes in estuarine ecosystems: the use of nematodes in ecological quality assessment // Ecological Indicators. 2013. V. 24. P. 462–475.
14. Azovsky A.I., Chertoprud E.S., Garlitska L.A. Environmental stability and long-term variability of harpacticoid copepod assemblages // Marine Biology. 2022. Article 169:67. 12 p.
15. Bianchi T.S., Arndt S., Austin W.E.N. et al. Fjords as Aquatic Critical Zones (ACZs) // Earth-Science Reviews. 2020. V. 203. P. 103–145.
16. Burgess R. An improved protocol for separating meiofauna from sediments using colloidal silica sols // Marine Ecology Progress Series. 2001. V. 214. P. 161–165.
17. Clarke K., Gorley R.J.P.-E. Plymouth. PRIMER Version 7.0. 12: User Manual/Tutorial // PRIMER-E, 2015. 189 p.
18. Coull B.C. Are members of the meiofauna food for higher trophic levels? // Transactions of the American Microscopical Society. 1990. V. 109. P. 233–246.
19. Galtsova V., Alexeev D. Benthic communities of Russian Arctic Seas under radioactive pollution condition // Radioprotection. 2009. V. 44. No. 5. P. 713–718.
20. Giere O. Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments. Springer Science & Business Media, 2008. 526 p.
21. Grzelak K., Kotwicki L. Meiofaunal distribution in Hornsund fjord, Spitsbergen // Polar Biology. 2012. V. 35. P. 269–280.
22. Hicks G. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1983. V. 21. P. 67–175.
23. Kennedy A.D., Jacoby C.A. Biological indicators of marine environmental health: meiofauna—a neglected benthic component? // Environmental Monitoring Assessment. 1999. V. 54. P. 47–68.
24. Kotwicki L., Szymelfenig M., De Troch M., Zajaczkowski M. Distribution of meiofauna in Kongsfjorden, Spitsbergen // Polar Biology. 2004. V. 27. № 11. P. 661–669.
25. Legendre P., Anderson M.J. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments // Ecological monographs. 1999. V. 69. No. 1. P. 1–24.
26. Nemys. World Database of Nematodes. Accessed at <https://nemys.ugent.be> on 2023-08-18. doi:10.14284/366 //.
27. Pawłowska J., Włodarska-Kowalczyk M., Zajaczkowski M. et al. Seasonal variability of meio- and macrobenthic standing stocks and diversity in an Arctic fjord (Adventfjorden, Spitsbergen) // Polar Biology. 2011. V. 34. № 6. P. 833–845.
28. Pogrebov V., Fokin S., Galtsova V., Ivanov G. Benthic communities as influenced by nuclear testing and radioactive waste disposal off Novaya Zemlya in the Russian Arctic // Marine pollution bulletin. 1997. V. 35. № 7–12. P. 333–339.
29. Schratzberger M., Ingels J. Meiofauna matters: the roles of meiofauna in benthic ecosystems // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2018. V. 502. P. 12–25.
30. Schratzberger M., Warwick R. Effects of physical disturbance on nematode communities in sand and mud: a microcosm experiment // Marine Biology. 1998. V. 130. P. 643–650.
31. Soltwedel T., Grzelak K., Hasemann C. Spatial and temporal variation in deep-sea meiofauna at the LTER Observatory HAUSGARTEN in the Fram Strait (Arctic Ocean) // Diversity. 2020. V. 12. No. 7. Art. 279. 23 p.
32. Steyaert M., Moodley L., Nadong T. et al. Responses of intertidal nematodes to short-term anoxic events // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2007. V. 345. № 2. P. 175–184.
33. Wetzel M., Weber A., Giere O. Re-colonization of anoxic/sulfidic sediments by marine nematodes after experimental removal of macroalgal cover // Marine Biology. 2002. V. 141. P. 679–689.
34. Wieser V.W. Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden: eine ökologisch-morphologische Studie // Arkiv för zoologi. 1953. Bd. 2. Folg. 4. S. 439–484.
35. Włodarska-Kowalczyk M., Górka B., Deja K., Morata N. Do benthic meiofaunal and macrofaunal communities respond to seasonality in pelagial processes in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Spitsbergen)? // Polar Biology. 2016. V. 39. № 11. P. 2115–2129.
36. Włodarska-Kowalczyk M., Pearson T.H., Kendall M.A. Benthic response to chronic natural physical distur-

- bance by glacial sedimentation in an Arctic fjord // Marine Ecology Progress Series. 2005. V. 303. P. 31–41.
37. Wojtasik B., Nowiński K., Staniszevska W., Kheired-dine A. Seasonal variability of meiobenthic assemblages inhabiting the Nottinghambukta tidal flat, SW Spitsbergen // Limnological Review. 2019. V. 19. № 4. P. 175–189.
38. WoRMS. World Register of Marine Species Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2023-11-08. doi:10.14284/170 //.
39. Zalota A.K., Spiridonov V.A., Vedenin A.A. Development of snow crab *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Decapoda: Oregonidae) invasion in the Kara Sea // Polar Biology. 2018. V. 41. No. 10. P. 1983–1994.

DECADAL CHANGES IN TAXOCENES OF NEMATODA AND HARPACTICOIDA IN BLAGOPOLUCHIYA BAY (KARA SEA)

D. V. Kondar^{a,*}, P. V. Lepikhina^b, L. A. Garlitska^c, A. A. Udalov^a,
M. V. Chikina^a, and V. O. Mokievsky^a

^a P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117218 Russia

^b Doumo, Coimbra, Portugal

^c Scientific Center of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences
of the Republic of Armenia, Yerevan, 0014 Republic of Armenia

The present paper describes the results of studies of two main components of meiobenthos – nematodes and harpacticoid copepods – conducted in 2013 and 2020 in Blagopoluchiya Bay (Novaya Zemlya, Kara Sea). A mosaic distribution of the two taxonomic groups was observed due to high species diversity and low occurrence of most species. Nevertheless, we identified patterns in the changes in the species structure of both groups related to the effect of two main environmental gradients (spatial gradient, related to the distance from the mouth of the bay to the sea, and depth-related gradient) as well as to the mosaic distribution of sediments. Changes among 2013 and 2020 were analyzed. In the seven years between the two surveys in Blagopoluchiya Bay, the abundance of nematodes increased tenfold, the copepod abundance also increased, but to a much lesser extent. Taxonomic changes in the two groups were observed at both species and family levels, with no differences in the functional structure of the taxa. The observed changes may be related both to changes in abiotic factors, and to general changes in the trophic system of the bay due to the introduction of the snow crab *Chionoecetes opilio*.

Keywords: meiobenthos, nematodes, harpacticoid copepods, Blagopoluchiya Bay, Novaya Zemlya, Kara Sea