

УДК 639.4

МЕЙОБЕНТОС ОСТРОВОВ КОНДАО (ВЬЕТНАМ): РАЗЛИЧИЯ В СТРУКТУРЕ ТАКСОЦЕНОВ РИФ-ФЛЕТА И МАНГРОВЫХ ЗАРОСЛЕЙ

© 2024 г. В. О. Мокиевский^{1,*}, А. В. Чесунов², Д. В. Кондарь¹,
Л. А. Гарлицкая¹, Нгуен Динь Ты³, Нгуен Тхи Зуан Фыонг³

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

² Биологический факультет Московского государственного университета, Москва, Россия

³ Институт экологии и биологических ресурсов ВАНТ, Ханой, Вьетнам

* e-mail: vadim@ocean.ru

Поступила в редакцию 06.09.2023 г.

После доработки 26.09.2023 г.

Принята к публикации 16.11.2023 г.

Проанализированы пробы мейобентоса, собранные на архипелаге Кондао (Вьетнам) в двух биотопах: в мангровых зарослях и на прилегающих к ним участках риф-флета. Приведены количественные характеристики основных групп мейобентоса и проанализирован таксономический состав ведущих таксонов — нематод и гарпактикоидных копепод. Показано, что анализ видового состава неинформативен при высоком видовом разнообразии и большом числе уникальных видов в каждой пробе. Более информативно использование обобщенных характеристик сообществ — спектров семейств, экологических или морфологических групп видов. На уровне семейств и подсемейств для нематод выявляются отчетливые различия в населении песчаного дна и мангровых зарослей. Для гарпактикоидных копепод информативно соотношение жизненных форм в разных биотопах. Показаны большие различия в таксономическом составе исследованных бухт, межбиотопические различия дают меньший вклад в общее разнообразие, т. е. каждая бухта обладает своим набором видов, из которого формируется население каждого из биотопов. Нематоды и гарпактициды распределены в пространстве независимо друг от друга.

Ключевые слова: мейобентос, нематоды, гарпактикоиды, мангры, Вьетнам

DOI: 10.31857/S0030157424040053, **EDN:** PRROIU

ВВЕДЕНИЕ

Роль мангров как эдификаторов, структурирующих сообщества всех размерных групп бентоса, достаточно очевидна и подтверждена исследованиями на разных группах организмов [1]. Для организмов мейобентоса показаны различия в структуре населения под кронами разных видов мангров [3, 15]. В частности, установлено, что структура таксоценов нематод зависит от типа корневой системы мангровых деревьев: опорные корни видов рода *Rhizophora* сильнее модифицируют и структуру грунта, и состав населяющих его сообществ, чем расположенная глубже под поверхностью корневая система видов *Avicennia*.

Мейобентос мангровых лесов служит объектом интенсивных исследований, но их ограничивают серьезные затруднения, связанные с большим разнообразием и слабой изученностью видового состава ведущих групп мейобентоса — нематод

и гарпактикоидных копепод. Мангры Вьетнама изучены достаточно подробно в отношении нематофауны; каталог нематод мангров Вьетнама еще несколько лет назад содержал 208 видов свободноживущих нематод [14], но каждое новое исследование приносит новые для науки виды. Сейчас число видов нематод, известных из прибрежной зоны Вьетнама, превышает 300 [16].

Привлекательность мейобентоса и его отдельных групп, в том числе, как удобного инструмента экологического мониторинга [21], заставляет искать способы преодоления трудностей, связанных с таксономическими проблемами: большим числом новых или трудно определяемых видов. В качестве возможных подходов можно рассматривать таксономическую генерализацию, т. е. повышение ранга анализируемых таксонов. Объектом исследования в этом случае становятся спектры родов, семейств или высших таксонов.

Другой подход предполагает использовать экологические классификации вместо таксономических, в качестве переменных выступают жизненные формы организмов или, как это принято в последние годы — наборы экологически значимых характеристик видов [8, 22]. Этот подход интенсивно развивается под названием “анализ экологических признаков” (biological traits analysis или ВТА — [9] и многие другие).

Материал, собранный в 2010 г. на архипелаге Кондао (Côn Đảo) в наиболее сохранившихся прибрежных биотопах Вьетнама, позволяет решить две задачи: во-первых, выявить различия в составе и структуре мейобентосного населения разных биотопов и бухт о-вов Кондао и, во-вторых, определить, на каких уровнях генерализации данных эти различия проявляются наиболее отчетливо.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в марте 2010 г. на трех островах архипелага Кондао на пяти станциях, расположенных на трех островах архипелага: три — на острове Коншон (в бухте Дамче — станции 2 и 3) и в бухте Куату (станция 5) и по одной на островах Хонбайкань (бухта Бодап, ст. 1) и Хонба (бухта Дамкуок, ст. 4). Расстояние между самыми дальними станциями (2 и 4) — 15 км по прямой (рис. 1).

Все станции расположены в сходных условиях — в полузакрытых бухтах, имеющих округлые очертания и врезанных в берег на глубину от полукилометра до километра и более (рис. 2). Внутренняя часть бухт заполнена риф-флетом,

в большей или меньшей степени отмершим и погребенным под слоем песка. Наибольшая мощность осадков на риф-флете выявлена в бухте Куату (ст. 5) на южной оконечности о. Коншон, где риф-флет полностью погребен под намытыми осадками, наименьшая — в бухтах Бодап (о. Хонбайкань, ст. 1) и в бухте Дамче на севере о-ва Коншон (ст. 2 и 3). Здесь внешняя часть риф-флета в большой мере населена живыми кораллами и зарослями саргассов.

Внешней границей литорали со стороны моря служит обычно достаточно резко выраженный рифовый склон, круто уходящий в море от отметки 0.5–0.7 (1.0) м выше уровня моря до глубины 7–15 м и более. Внешняя часть риф-флета расположена на отметках 1.2–1.4 м выше уровня моря. Коралловые постройки перемежаются здесь с густыми зарослями водорослей рода *Sargassum*. Внешняя часть риф-флета может плавно переходить во внутреннюю, но, чаще, отделена повышением дна, отделяющем внутреннюю лагуну от внешней части риф-флета. Дно внутренней лагуны расположено на отметках около 1.1–1.2 м над уровнем моря, оно выложено плитами коралловых построек и замыто песком, слой которого может составлять от нескольких сантиметров до метра и более. Для внутренней лагуны характерны водоросли рода *Padina*, редкие *Sargassum* spp. и *Turbinaria* spp., иногда — *Codium* spp. и луговины морских трав (преимущественно, *Enhalus acaroides*). На уровне 1.7–1.9 м над уровнем моря лагуну окружает зона хорошо сортированного песка с поселениями бычков и альфеидных креветок, с участием манящих крабов (*Uca* spp.), которые могут образовывать локальные плотные поселения.

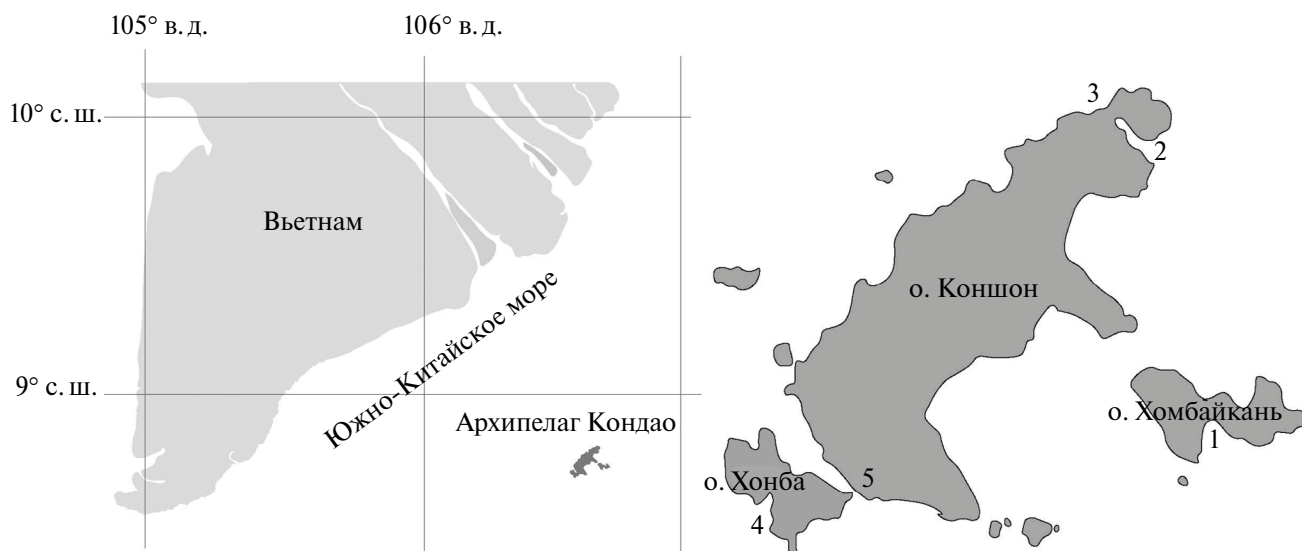


Рис. 1. Схема островов Кондао и расположение станций, на которых отбирались пробы в 2010 г.

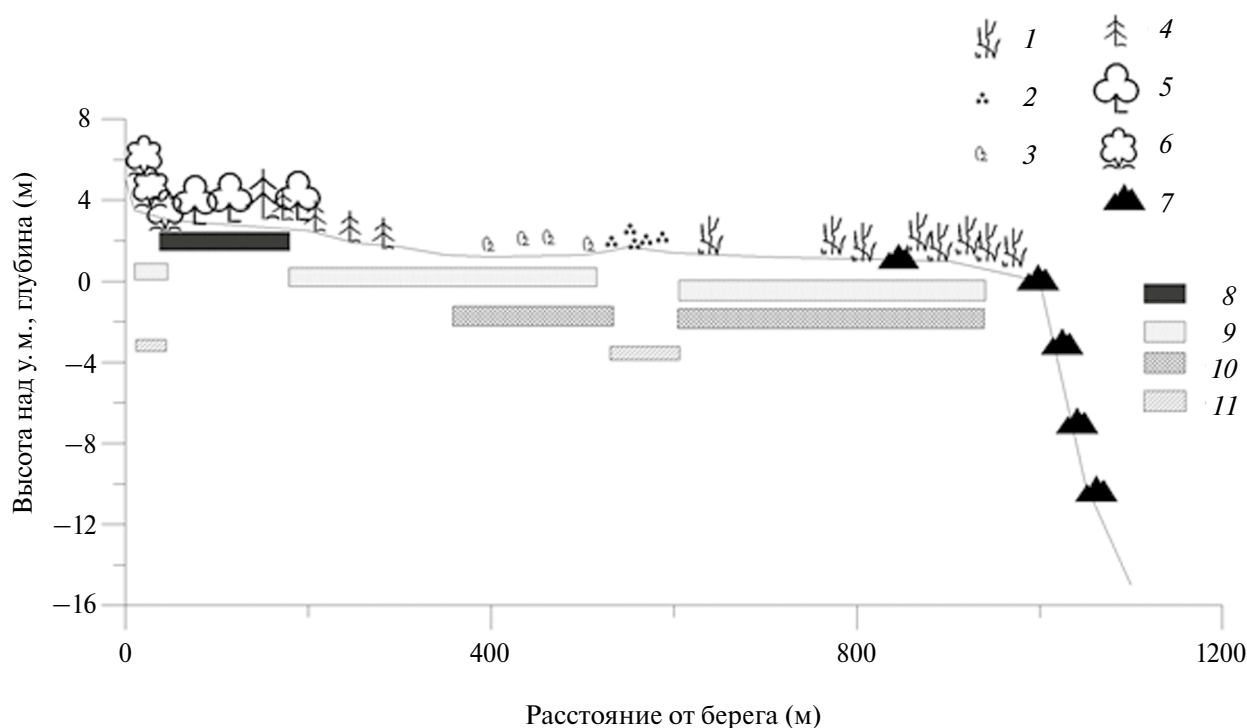


Рис. 2. Обобщенный профиль литорали (разрез по оси бухты). Фаии литорали: заросли 1 – *Sargassum* spp.; 2 – каменистые косы; 3 – лагуна с *Padina* sp.; 4 – *Rhizophora* spp.; 5 – *Bruguiera* spp., *Avicennia* spp., *Ceriops tagal*; 6 – *Excoecaria agallocha*, *Xylocarpus* spp.; 7 – коралловые постройки. Типы осадка: 8 – ил, илистый песок; 9 – песок; 10 – известняковые плиты, обломки кораллов; 11 – валуны, щебень.

На отметке 1.9–2.0 м над уровнем моря проходит внешняя граница мангрового леса. На внешнем, мористом краю зарослей доминируют виды рода ризофора (обычно *Rhizophora mucronata*, с участием *Rh. apiculata*, *Rh. stylosa*). Иногда в этой зоне на переднем краю леса встречаются также виды рода *Avicennia* (ст. 5). Ближе к берегу в состав мангров входят виды рода *Bruguiera* (преимущественно *B. gimnorrhiza*), *Ceriops tagal*, *Sonneratia alba* и *Avicennia* (*A. alba*, *A. marina*). Обобщенный профиль литорали и точки отбора проб показаны на рис. 2.

На каждой станции пробы отбирались в двух биотопах — на открытом грунте риф-флета (на всех рисунках и в таблицах обозначены индексом “1” после номера станции) и в мангровых зарослях, собранный между опорными корнями ризофоры (эти пробы обозначены индексом “2”). На всех станциях пробы были отобраны между корней ризофор, формирующих первую, мористую полосу мангровой растительности, на станции 5 дополнительно отобраны пробы также в корнях авицений, также из внешней полосы леса (индекс “3”). Пробы отбирались пластиковым шприцом площадью 3 см² на глубину 5 см в трех повторностях в пределах 1 м² в каждом биотопе. При обработке пробы были объединены, а все данные

приведены к стандартной размерности экз/10 см². Пробы были зафиксированы нейтрализованным 4% формалином. В лаборатории организмы были экстрагированы методом центрифугирования в левазиле с окраской бенгальским розовым. Численность организмов в пробах с точностью до крупных таксонов была подсчитана, далее нематоды и гарпактициды были переведены на постоянные препараты для таксономического анализа.

Гранулометрический анализ осадков (рис. 3) показал различие в составе грунта между

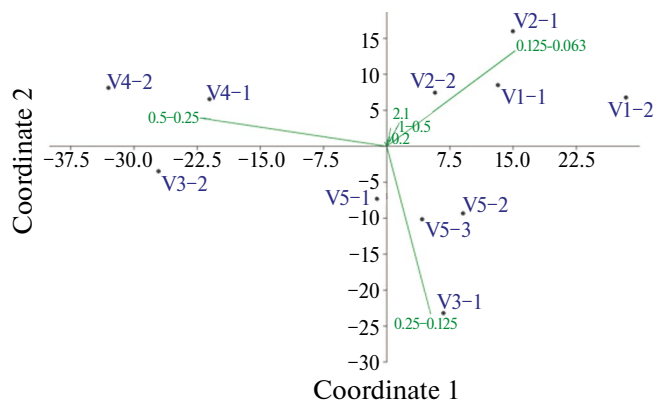


Рис. 3. Ординация станций по гранулометрическому составу осадков (канонический анализ соответствия). Вектора пропорциональны вкладу отдельных фракций.

станциями: модальная фракция на станциях 1 и 2 — крупный алеврит (125–63 мкм), на станции 4 — среднезернистый песок (500–250 мкм), на ст. 5 — мелкозернистый песок (250–125 мкм). На станции 3 модальная фракция на открытом грунте — мелкозернистый песок, в манграх — мелко- и среднезернистый песок. Таким образом, в большинстве случаев различия в составе грунта больше между станциями, чем между отдельными биотопами в одной бухте.

При статистической обработке материала применялись стандартные процедуры и методы, реализованные в программных пакетах PAST v. 4.08 и PRIMER v.7. Помимо стандартных оценок видового разнообразия (общее число видов, число видов на пробы, индекс концентрации доминирования D , выровненности видов по обилию J), для определения степени изученности фауны использована поправка А. Чао (Chao-2), базирующаяся на оценке доли уникальных видов [10]. Для оценки степени сходства фаун между пробами и станциями использован индекс Жаккара, для оценки сходства структуры выборок — индекс Брея–Кёртиса. Для сравнения относительного вклада межбиотопической (биотопы ризосферы ризофор и песка на риф-флоте) и географической (отдельные станции) изменчивости использовался непараметрический алгоритм сравнения PERMANOVA [7], оценивающий вариабельность структуры населения (на основе индекса Брея–Кёртиса) по каждой из переменных отдельно. Для сравнения матриц сходства структуры таксонов между собой и с факторами среды использован тест Мантеля [18], оценивающий вероятность совпадения структуры матриц по индексу Брея–Кёртиса для биологических переменных и евклидова расстояния для состава грунта. Для выявления вклада таксонов (и экологических групп видов) в разделение выборок использована стандартная процедура SIMPER, а также предложенный [13] “индекс индикаторных видов” — INDVAL, рассчитанный как произведение “специфичности” вида (отношение среднего числа особей вида в выделенной группе проб (мангры или песок в нашем случае) к сумме средних значений во всех группах) и “верности” вида (доля проб в группе, в которых вид отмечен). Выявление характерных видов, таксонов и экологических групп видов базировалось на сопоставлении результатов, полученных этими двумя методами.

Для оценки зависимости сходства видовой структуры от расстояния между пробами использована оригинальная программа, разработанная А.И. Азовским (МГУ).

При таксономическом анализе нематод объемы таксонов приняты в соответствии с базой данных Nемыс [19], для гарпактикоидных копепод — с базой данных WoRMS [23]. Семейства гарпактикоид Conuelliidae и Longipediidae в настоящее время выделены в отдельный отряд копепод Polyarthra. При анализе жизненных форм гарпактикоид принято их разделение на группы в соответствии с их морфологией и образом жизни [5, 6, 17]: эпибентосные, неспецифические интерстициальные (они могут жить и в капиллярных пространствах, и как эпибентосные); интерстициальные; роющие; фитальные; планктонные. Классификация нематод по типам питания базируется на схеме В. Визера с некоторыми модификациями [2].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Доминирующие группы мейобентоса во всех пробах — это нематоды и гарпактициды. Нематоды обеспечивают от 70 до 96% общей численности многоклеточного мейобентоса, на долю гарпактицид приходится в среднем менее 10%. В составе мейобентоса также отмечены в небольшом числе киноринхи, остракоды, тихоходки, псевдомейобентос представлен молодью полихет, двусторчатых моллюсков и гастропод. Суммарная численность мейобентоса (табл. 1) варьировала в широких пределах и в мангровых зарослях, и на открытом грунте. Средние значения плотности поселений основных групп, нематод и гарпактицид были несколько выше на песках риф-флота (730 и 92 экз/10 см²), чем в мангровых зарослях (549 и 39 экз/10 см²), но большие различия между отдельными пробами не позволяют считать эти различия существенными. Коэффициенты вариации плотности для нематод и гарпактицид в пробах составляли 68 и 85% соответственно.

Население литорали островов отличается высоким таксономическим разнообразием. В составе фауны свободноживущих нематод выявлено 123 вида, принадлежащих 70 родам и 31 семейству. Фауна гарпактицид включает 36 видов из 13 семейств. При этом фауна выявлена далеко не полностью — критерий Чао-2 предсказывает 216 видов нематод и 52 вида гарпактикоидных копепод.

Сравнение станций по видовому составу, как нематод, так и гарпактицид, приводит к неочевидным результатам — станции группируются случайным образом, межбиотопические различия замаскированы большим числом уникальных для каждой станции видов (рис. 4). При этом не

Таблица 1. Плотность поселений мейобентоса в разных биотопах

Биотоп	Открытый грунт						Ризосфера мангров*						
Станция	1–1	2–1	3–1	4–1	5–1	$M \pm st. dev.$	1–2	2–2	3–2	4–2	5–2	5–3	$M \pm st. dev.$
Эумейобентос, в т. ч.:	1863	134	790	463	878	825 ± 650	917	736	387	516	388	427	588 ± 218
Nematoda	1686	95	643	421	804	730 ± 597	870	688	370	463	353	407	549 ± 208
Harpacticoida	176	36	147	29	74	92 ± 66	47	47	17	50	35	20	39 ± 14
Ostracoda	1					1							
Kinorhyncha		3		13		8 ± 7		1		3			2 ± 1
Псевдомейобентос, в т. ч.:	101	1	5	141	7	51 ± 65	33	1	0	36	21	7	18 ± 16
Polychaeta	100		5	141	7	63.25 ± 68	23			33	18	7	25 ± 10
Bivalvia	1	1				1	7			3	3		4 ± 2
Gastropoda							3	1					2 ± 1

*) везде, кроме ст. 5–3 — виды рода *Rhizophora*, 5–3 — под кроной авицении среди пневматофоров. $M \pm st. dev.$ — среднее и стандартное отклонение.

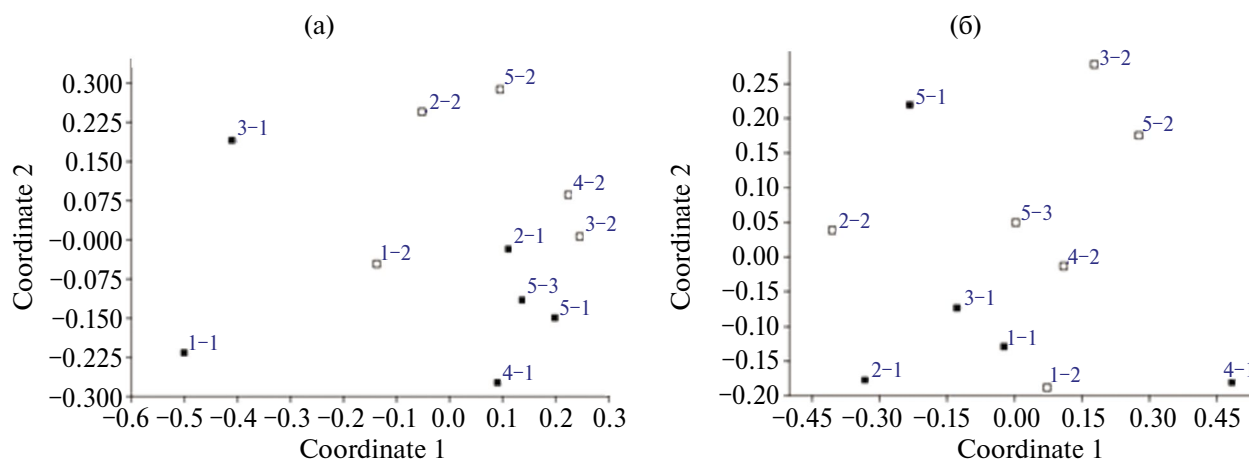


Рис. 4. Результаты МДС-анализа для структуры поселений нематод (а) и гарпактицид (б). Пробы из мангровых биотопов обозначены белыми квадратами, с открытого грунта — черными.

выявлено связи между структурой таксоценов нематод и таксоценов гарпактикоид ни на одном из уровней таксономической иерархии. Тест Мантеля не показал достоверных корреляций между матрицами видов, семейств и отрядов. Две наиболее разнообразные группы мейобентоса распределены в исследованных биотопах независимо друг от друга.

Среднее значение индекса Жаккара (доля общих видов в сравниваемых выборках) для таксоценов нематод составляет 0.19, для таксоценов гарпактицид — 0.07; значения индекса Брея–Кёртиса (сравнение выборок с учетом структуры доминирования) равны 0.17 и 0.06 соответственно. Среднее число видов на пробу составляет для нематод 27.3, т. е. около трети от суммарного числа видов; для гарпактицид — 6 (25% от общего числа видов). Все пробы характеризуются низкой концентрацией доминирования (D) и высокой выровненностью видов по обилию (табл. 2).

Основной вклад в разнообразие связан с географическим положением (“станция”), а не с различиями между биотопами мангров и песка на риф-флоте. И для нематод, и для гарпактицид вклад различий между станциями почти в четыре раза больше, чем для различий между биотопами (результаты теста PERMANOVA между выборками по двум переменным “биотоп” и “станция” с использованием индекса Брея–Кёртиса приведены в табл. 3). Каждая бухта обладает своим набором видов, из которого формируется население каждого из биотопов. Это подтверждает и отсутствие зависимости “сходство — расстояние” для проб, собранных в разных точках архипелага (рис. 5).

Анализ различий между песками риф-флота и межкорневыми пространствами ризофор на видовом и родовом уровнях оказался неинформативным и для гарпактицид, и для нематод. Станции группировались произвольным образом:

Таблица 2. Показатели видового разнообразия нематод и гарпактикоидных копепод в пробах

Показатель	1–1	2–1	3–1	4–1	5–1	1–2	2–2	3–2	4–2	5–2	5–3
Нематоды											
Число видов	23	29	31	26	25	29	34	24	24	28	19
Число особей	117	74	86	89	114	119	92	124	96	99	112
Индекс концентрации доминирования Симпсона	0.75	0.96	0.93	0.90	0.85	0.92	0.95	0.92	0.90	0.93	0.81
Индекс Шеннона <i>H</i>	2.2	3.3	3.2	2.9	2.5	2.9	3.3	2.7	2.7	3.0	2.2
Выравненность	0.39	0.95	0.77	0.71	0.47	0.61	0.82	0.66	0.62	0.72	0.47
Гарпактикоидные копеподы											
Число видов	11	6	8	1	8	4	8	3	9	4	5
Число особей	56	23	57	2	52	15	14	8	17	17	15
Индекс концентрации доминирования Симпсона	0.85	0.46	0.79	0	0.82	0.6	0.91	0.68	0.92	0.67	0.78
Индекс Шеннона <i>H</i>	2.1	1.1	1.8	0	1.9	1.1	2.2	1.1	2.3	1.2	1.5
Выравненность	0.73	0.49	0.75	1	0.80	0.77	1.15	1.00	1.13	0.86	0.94

Таблица 3. Сравнительный вклад межбиотопической (“site”) и географической (“station”) компонент в пространственную вариацию структуры таксоценов (результаты непараметрического многомерного дисперсионного анализа (PERMANOVA) для таксоценов нематод и гарпактикоидных копепод на основе индекса Брея–Кёртиса)

Two-way PERMANOVA (Permutation N: 9999)					
Nematoda					
Source	Sum of sqrs (rate of total)	df	Mean square	<i>F</i>	<i>p</i>
“biotope”	0.385934 (0.107)	1	0.38593	1.1752	0.273
“site”	1.45706 (0.434)	4	0.36426	1.1092	0.3224
Interaction	1.18666	4	0.29666	0.90337	0.6619
Residual	0.328396	1	0.3284		
Total	3.358	10			
Harpacticoida					
Source	Sum of sqrs	df	Mean square	<i>F</i>	<i>p</i>
“biotope”	0.523783 (0.121)	1	0.52378	1.1919	0.2429
“site”	1.88318 (0.435)	4	0.47079	1.0713	0.2973
Interaction	1.47755	4	0.36939	0.84056	0.7911
Residual	0.439453	1	0.43945		
Total	4.324	10			

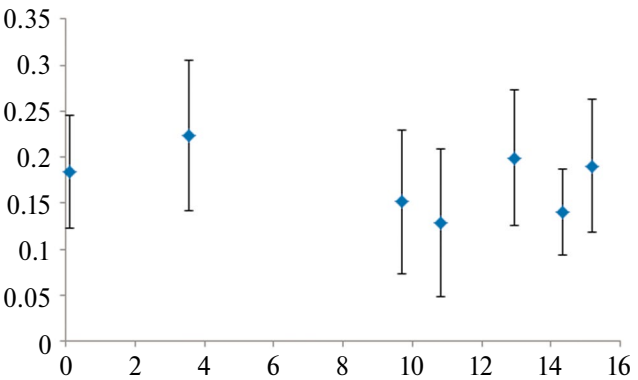


Рис. 5. Зависимость сходства проб от расстояния между ними для нематод. Приведены средние значения индексов Брея–Кёртиса и стандартные отклонения. По оси *X* – расстояния, км, по оси *Y* – значения индекса.

ни по типам биотопов, ни по положению в пространстве. Большое видовое разнообразие, низкая общность видового состава между отдельными бухтами и островами, большое число видов, уникальных для отдельных проб, затрудняют содержательный анализ.

Одним из возможных способов редуцировать разнообразие – это объединение видов в таксоны более высокого ранга. В табл. 4 приведены показатели “верности” таксонов нематод для зарослей ризофоры и риф-флота на нескольких уровнях таксономического разрешения. Видно, что средний показатель “верности”, т. е. степени приуроченности таксонов к одному из биотопов, растет в ряду от видов к семействам. Это, а также то, что средние значения индекса Брея–Кёртиса

возрастают в ряду виды—роды—семейства в качестве анализируемых переменных (0.17; 0.25; 0.46), позволяет ранжировать семейства по степени их приуроченности к различным биотопам (табл. 5).

Для нематод на уровне семейств выявляется в биотопах чистого песка преобладают семейства Oncholaimidae, Thoracostomopsidae, Anticomidae, Oxystominidae, в мангровых биотопах более обычны такие семейства как Linhomoeidae, Chromadoridae, Microlaimidae, Anoplostomatidae. Десмодориды (Desmodoridae) обычны в обоих биотопах, но различия проявляются на уровне подсемейств: при общем преобладании п/сем. Spiriniinae, их относительное обилие выше в биотопах чистого песка, в то время как в манграх более обычны представители п/сем. Stilbonematiniae и, в меньшей степени, Desmodorinae.

Для гарпактицид анализ эти методом позволяет выявить относительную приуроченности таких семейств, как Miraciidae, Longipediidae и Ectinosomatidae к песчаным пляжам (значения индекса

Таблица 4. Средние значения индекса “верности” для нематод на разных таксономических уровнях

Таксон	Открытый грунт	Мангры
Семейства	0.42	0.37
Подсемейства	0.38	0.35
Роды	0.30	0.31
Виды	0.22	0.21

Таблица 5. Семейства нематод и гарпактикоид, приуроченные к разным биотопам (максимальные значения показателя *IndVal*, значения индекса > 50 выделены жирным шрифтом)

Nematoda			
Открытый грунт		Мангры	
Семейство	<i>IndVal</i>	Семейство	<i>IndVal</i>
Oncholaimidae	68.32	Linhomoeidae	66.67
Thoracostomopsidae	53.33	Chromadoridae	64.1
Anticomidae	50.77	Microlaimidae	50.4
Desmodoridae	49.68	Desmodoridae	50.32
Oxystominidae	46.67	Anoplostomatidae	45
Harpacticoida			
Canuellidae	69.47	Dactylopusiidae	40
Miraciidae	68.66	Harpacticidae	40
Longipediidae	60	Ameiridae	34.29
Cletodidae	57.3	Miraciidae	25.07
Ectinosomatidae	56.25	Cletodidae	22.7

более 50%). Специфичных для мангров семейств не выявляется, значения индекса *INDVAL* нигде не достигают 50%.

Другой способ генерализации данных по разнообразию — это анализ жизненных форм. Для гарпактицид различия в спектрах жизненных форм проявляются достаточно отчетливо (рис. 6). В обоих биотопах доминируют эпибентосные формы, составляя более половины суммарной численности. Разнообразие жизненных форм выше в мангровых биотопах, преимущественно, за счет более заметного участия интерстициальных форм, а также присутствия фитальных видов, отсутствующих на открытом песке. На песках риф-флота больше доля роющих видов и неспецифически интерстициальных форм. Основной причиной различий в спектрах жизненных форм по станциям можно считать вариации состава осадка, что подтверждает тест Мантеля, показывающий при сравнении матриц евклидовых расстояний для состава грунта и коэффициентов сходства Брея—Кёртиса для жизненных форм гарпактицид небольшую, но достоверную положительную корреляцию ($R = 0.237$; p (uncorr; onetailed) = 0.09).

Для нематод не существует разработанной системы жизненных форм, но традиционно используется трофическая классификация по морфологическим признакам. Структура трофических типов в двух биотопах не так сильно различается, как по наборам жизненных форм гарпактицид, но некоторые отличия видны (рис. 7). На чистом песке относительно больше численность нематод, относящихся к хищным или всеядным (2B) и не-селективных фито- и бактериофагов с обширной ротовой полостью (1B), в то время как в мангровых биотопах больше селективных бактериофагов (1A) и фитофагов-соскребывателей (2A).

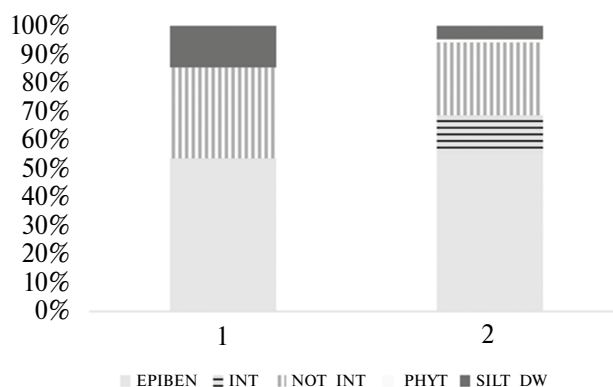


Рис. 6. Соотношение жизненных форм гарпактикоид в биотопах открытого грунта (1) и мангров (2). EPIBEN — эпибентосные, INT — интерстициальные, NOT_INT — неспецифические интерстициальные, PHY — фитальные, SILT_DW — роющие.

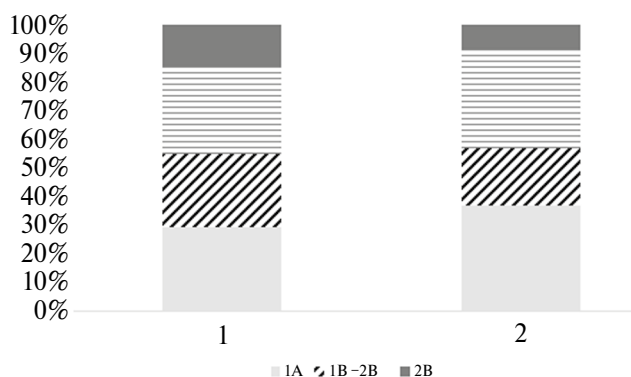


Рис. 7. Соотношение трофических групп нематод в биотопах открытого грунта (1) и мангров (2).

Для проверки гипотезы о том, что степень влияния мангров на состав мейофауны зависит от типа их корневой системы, на одной из станций (ст. 5) в дополнения к пробам из ризосферы ризофор были собраны дополнительные пробы в корневой системе второго массового вида мангров — *Avicennia marina*. Заглубленные корни авиценний должны в меньшей степени изменять условия для мейобентоса в верхних сантиметрах осадка, и соответственно меньше влияют на структуру мейобентосного населения. Полученные данные подтвердили это: и для нематод, и для гарпактицид сходство структуры населения в пробах на риф-флоте и под кронами авиценний было намного выше, чем между этими пробами и населением в корнях ризофоры (рис. 8а, б).

Ограниченный видовой состав одного пляжа позволяет надежнее выявлять вклад отдельных таксонов в эти различия. Своеобразие таксоцены нематод ризосферы ризофоры определяется доминированием здесь видов рода *Ter-*

shellingtonia, при большом участии *Microloaimus* spp. и *Linhmoeus* spp., тогда как в двух остальных биотопах доминирующий комплекс составляют виды родов *Oncholaimus* и *Daptonema*. Сохраняются, соответственно, и различия в обилии массовых семейств: на песке и в авиценнии отчетливо доминируют Oncholaimidae и Xyalidae (при полном отсутствии в корнях ризофоры), в ризофоре доминирующее семейство — Linhomoeidae, доля которых на открытом песке и в корнях авиценнии в два с половиной раза меньше. Из-за небольшого объема выборок, для гарпактикоидных копепод такие же различия в структуре поселений проявляются только при анализе жизненных форм: пробы из-под ризофор отличаются большей долей участия эпибентосных форм и меньшим вкладом роющих видов.

ОБСУЖДЕНИЕ

На островах Кондао мы наблюдаем однотипное устройство литорали бухт архипелага, разорванных участками открытого прибойного берега. Мы не наблюдаем здесь обычного для мангровых зарослей заиления. Осадки в разных бухтах различаются, и различия между бухтами в большинстве случаев больше, чем между биотопами в одном заливе. Количественные характеристики мейобентоса литорали островов укладываются в пределы, указанные для мангровых лесов южного побережья Вьетнама [20]. Несмотря на хорошую в целом изученность фауны нематод побережий Вьетнама [14], сборы с островов Кондао принесли ряд видов и даже родов, не указанных прежде для материкового побережья.

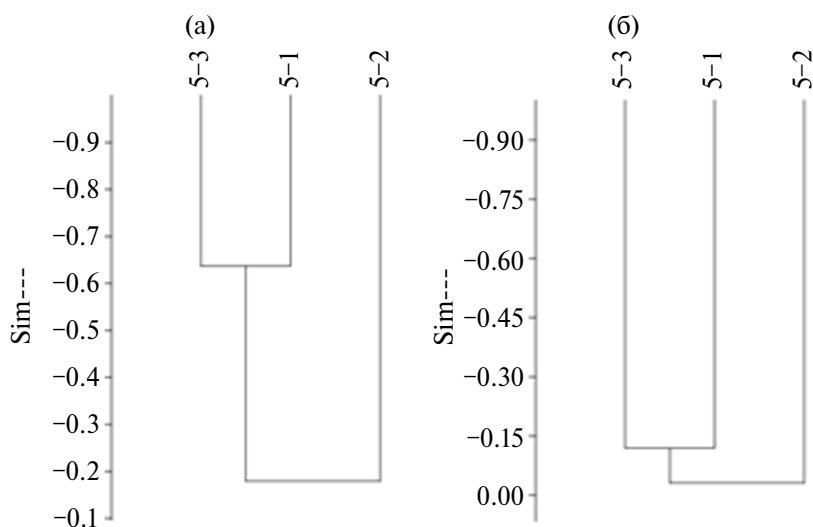


Рис. 8. Сходство выборок по видовой структуре (индекс Брея—Кёртиса) для нематод (а) и гарпактикоидных копепод (б), обитающих в разных биотопах станции 5 (5-1 — открытый грунт; 5-2 — ризосфера ризофоры; 5-3 — ризосфера авиценнии).

Следует полагать, что причина здесь не столько в своеобразии островной фауны, сколько в общей недоизученности фауны нематод побережья [16].

Фауна гарпактиоид и структура сообществ в Южно-Китайском море наиболее детально описана для двух районов — для залива Нячанг в Центральном Вьетнаме [4, 11] и для архипелага Катба в Северном Вьетнаме [12]. Там наибольшим разнообразием отличаются таксоцены копепоид, приуроченные к промытым пескам и алевритовым пескам с детритом, наименьшим — в илистых отложениях [12], а мангровые леса не оказывают существенного влияния на структуру таксоценов гарпактиоид. Это не совпадает с результатами, полученными нами для населения нематод тех же районов [3] и для обеих групп мейобентоса на архипелаге Кондао: структура таксоценов и нематод, и гарпактиоид (см. рис. 8) существенно различалась в зарослях ризофор и на риф-флете. В то же время различия в пространственном распределении таксоценов двух ведущих групп мейобентоса отчетливо проявились в настоящем исследовании — было показано независимое распределение этих двух групп по биотопам литорали.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Высокое видовое разнообразие, большое число редких видов, уникальных для отдельных проб, характерно для таксоценов массовых групп мейобентоса литорали умеренных и тропических широт. Такой характер исходных данных затрудняет их анализ, в частности, оценку межбиотопических различий между таксоценами и выявление особенностей структуры видовых комплексов в разных биотопах. Одним из способов преодолеть эту трудность является уменьшение таксономического разрешения, использование в качестве переменных не видов, а более высоких таксономических категорий, например, родов [12] или семейств, как это сделано в настоящей работе. Применение метода индикаторных видов [13] и связанных с ним расчетных характеристик позволяет оценить степень приуроченности таксономических категорий разного ранга к двум типам биотопов и выявить наборы таксонов, характерных для мангровых зарослей или для биотопа открытого грунта. Другой способ базируется на анализе спектров жизненных форм [8, 22], что может помочь выявлению не только межбиотопических различий, но и отслеживать изменения сообществ во времени при изменении состава осадков литорали. Для нематод более показатель-

ным был анализ состава надвидовых таксонов, а для гарпактицид — наборы жизненных форм в разных биотопах.

ВЫВОДЫ

На островах архипелага Кондао, при изучении разнесенных в пространстве бухт с развитым риф-флетом и богатой мангровой растительностью, наибольший вклад в суммарное таксономическое разнообразие вносят различия между бухтами, т. е. пространственный компонент или гамма-разнообразие. Вклад различий между биотопами существенно меньше. При этом роль мангровых деревьев, как эдификаторов, зависит от строения корневой системы: виды рода *Rhizophora* сильнее, чем авиценнии модифицируют состав и структуру мейобентосных сообществ. Высокое видовое разнообразие, выровненность видов по обилию и большое число редких видов затрудняют выявление межбиотопических различий. Более отчетливо различия между мангровыми биотопами и песками риф-флета проявляются на более высоких таксономических уровнях или при сравнении обилия представителей разных экологических групп видов: для нематод наиболее информативным уровнем таксономического разрешения оказалась композиция семейств, а для гарпактицид — спектр жизненных форм.

Благодарности. Авторы благодарны руководству и сотрудникам Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра за предоставленную возможность участвовать в экспедиции. Отдельная благодарность г-же Лан и проф. Т.А. Бритаеву за организацию экспедиционных работ на архипелаге.

Источники финансирования. Обработка и анализ материалов поддержаны грантом РФФИ № 21-54-54006 (Российско-Вьетнамское сотрудничество) и Вьетнамской академией наук и технологий (QTRU01.11/21-22).

Декларации. При выполнении работы никакие опыты над людьми или животными не проводились. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Звонарева С.С., Кантор Ю.И., Нгуьен Т.Т.Х., Бритаев Т.А. Разнообразие и многолетняя динамика макробентоса в мангровых посадках и естественных ассоциациях провинции Кхань Хоа, Вьетнам // Зоологический журнал. 2020. Т. 99. № 7. С. 772–783.

2. Мокиевский В.О. Экология морского мейобентоса. М.: КМК, 2009. 288 с.
3. Мокиевский В.О., Чесунов А.В., Удалов А.А., Нгуен З.Т. Количественное распределение мейобентоса и структура сообщества свободноживущих нематод мангровой литорали в заливе Нячанг (Вьетнам) Южно-Китайского моря // Биология моря. 2011. Т. 37. № 4. С. 262–273.
4. Чертопруд Е.С., Гомес С., Джерардин Х. Фауна и разнообразие таксонов Harpacticoida (Соперода) Южно-китайского моря // Океанология. 2009. Т. 49. № 4. С. 532–542.
5. Чертопруд Е.С., Чертопруд М.В., Гарлицкая Л.А. и др. Пространственная изменчивость структуры таксонов ракообразных Harpacticoida (Соперода) литорали и мелководий морей Европы // Океанология. 2007. Т. 47. № 1. С. 59–68.
6. Чертопруд Е.С., Чертопруд М.В., Кондарь Д.В. и др. Разнообразие таксонов Harpacticoida (Соперода) песчано-илистой литорали Кандакшского залива Белого моря // Океанология. 2006. Т. 46. № 4. С. 527–536.
7. Anderson M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // Austral Ecology. 2001. V. 26. P. 32–46.
8. Azovsky A.I., Chertoprud E.S., Garlitska L.A. Environmental stability and long-term variability of harpacticoid copepod assemblages // Marine Biology. 2022. V. 169. Iss. 5. Art. 67. <https://doi.org/10.1007/s00227-022-04059-2>
9. Beauchard O., Veríssimo H., Queirós A.M., Herman P.M.J. The use of multiple biological traits in marine community ecology and its potential in ecological indicator development // Ecological indicators. 2017. V. 76. P. 81–96.
10. Chao A. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability // Biometrics. 1987. V. 43. P. 783–791.
11. Chertoprud E.S., Gheerardyn H., Gómez S. Harpacticoida (Crustacea: Copepoda) of the South China Sea: faunistic and biogeographical analysis // Hydrobiologia. 2011. V. 666. P. 45–57.
12. Chertoprud E.S., Gheerardyn H., Gomez S. Community structure of harpacticoid copepods in intertidal and shallow-water habitats of Cat Ba archipelago (Vietnam, South China Sea) // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 2013. V. 93. No. 1. P. 95–105.
13. Dufrene M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // Ecological Monographs. 1997. V. 67. P. 345–366.
14. Gagarin V.G. An annotated checklist of the free-living nematodes from mangrove thickets of Vietnam // Zootaxa. 2018. V. 4403. No. 2. P. 261–288.
15. Ghosh M., Mandal S. Does vertical distribution of meiobenthic community structure differ among various mangrove habitats of Sundarban Estuarine System? // Regional Studies in Marine Science. 2019. V. 31. P. 100778. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100778>
16. Gusakov V.A., Gagarin V.G., Dinh C.N. *Daptonema brzeskii* sp. n. and *D. rivale* sp. n. (Nematoda, Monhysterida, Xyalidae) from Mekong River Mouth, Vietnam // Inland Water Biology. 2023. V. 16. No. 3. P. 404–412.
17. Hicks G., Coull B. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1983. V. 21. P. 67–175.
18. Mantel N., Valand R.S. A technique of nonparametric multivariate analysis // Biometrics. 1970. V. 26. P. 547–558.
19. Nemys eds. Nemys: World Database of Nematodes. Accessed at <https://nemys.ugent.be> on 2023-08-18. doi:10.14284/366.
20. Nguyen D.T., Pham T.M., Nguyen T.X.P. et al. Meiobenthos communities for different mangrove types in Can Gio Biosphere Reserve, Vietnam // Научные труды Дальрыбвтуза. 2017. Т. 41. С. 74–84.
21. Ridall A., Ingels J. Suitability of free-living marine nematodes as bioindicators: Status and future considerations // Frontiers in Marine Science. 2021. V. 8. Art. 685327.
22. Semprucci F., Grassi E., Balsamo M. Simple is the best: an alternative method for the analysis of free-living nematode assemblage structure // Water. 2022. V. 14. No. 7. Art. 1114. <https://doi.org/10.3390/w14071114>
23. WoRMS Editorial Board. World Register of Marine Species. Accessed at <https://www.marinespecies.org> at VLIZ on 2023-08-18. doi:10.14284/170.

MEIOBENTHOS OF CON DAO ISLANDS (VIETNAM): DIFFERENCES IN COMMUNITIES' STRUCTURE BETWEEN REEF-FLAT AND MANGROVES

V. O. Mokievsky^{a, *}, A. V. Tchesunov^b, D. V. Kondar^a, L. A. Garlitska^a,
Nguyen Dinh Tu^c, Nguyen Thi Xuan Phuong^c

^a P.P. Shirshov Institute of Oceanology, RAS, Moscow, 117997, Russia

^b Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991, Russia

^c Institute of Ecology and Biological Resources, VAST, Hanoi, Vietnam

* e-mail: vadim@ocean.ru

The results of meiobenthic survey on Con Dao Archipelago (Vietnam) is present. Samples were collected in five locations in mangroves and on the adjacent reef-flat. Quantitative data from meiobenthos is given along with taxonomic composition of two most abundant groups – nematodes and harpacticoids. High species diversity occurs in two main groups – harpacticoid copepods and free-living nematodes. High level of species diversity together with a large number of singleton species prevents direct comparison on the species level and makes it non-informative. The general characters (composition of families and the spectra of live-forms) are more informative. The taxonomic composition of each of the studied bays were shown, inter-biotopic differences make a smaller contribution to the overall diversity, i. e. each bay has its own set of species, from which the population of each of the biotopes is formed with no respect to the distance.

Keywords: mangroves, meiobenthos, nematodes, harpacticoids, Vietnam