

УДК 551.465

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МАКРО- И МЕЙОБЕНТОСА В ОДНОРОДНОЙ СРЕДЕ (НА ПРИМЕРЕ ПЕЧОРСКОГО МОРЯ)

© 2019 г. В. В. Козловский<sup>2, \*</sup>, М. В. Чикина<sup>1</sup>, Н. В. Шабалин<sup>2</sup>, А. Б. Басин<sup>1</sup>,  
В. О. Мокиевский<sup>1</sup>, Н. В. Кучерук<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

<sup>2</sup> Центр морских исследований МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

\*e-mail: vladkst@gmail.com

Поступила в редакцию 02.11.2016 г.

После доработки 13.02.2018 г.

Принята к публикации 02.08.2018 г.

Исследования выполнены в экспедиции НИС «Профессор Штокман» в 2003 г. Для обоих размерных классов бентоса использованы единая сетка станций и одинаковые подходы к выделению и анализу сообществ. Большую часть исследованного полигона занимало сообщество макробентоса с доминированием *Serripes groenlandicus*, на самой восточной станции полигона доминирует *Astarte borealis*. В сообществах мейобентоса ведущую роль играли нематоды, на их долю приходилось 86–94% общей численности. Практически повсеместно доминировала нематода *Richtersia inaequalis*, в самой северной части района исследования доминировали нематоды *Cervonema papillatum* и *Microloaimus affinis*. Температура, соленость и гранулометрические характеристики не влияли на распределение сообществ макро- и мейобентоса. Элементы мозаики макробентоса и мейобентоса на мезомасштабном полигоне (30 на 11 км) были распределены независимо друг от друга.

**Ключевые слова:** структура сообществ, макробентос, мейобентос, Печорское море, мозаичность сообществ

**DOI:** 10.31857/S0030-1574593405–412

### ВВЕДЕНИЕ

Относительно небольшое число работ, посвященных донным сообществам, одновременно рассматривают и мейо-, и макробентос с использованием одинаковой сетки станций [21, 26]. Из этих работ многие посвящены изменениям структуры сообществ под влиянием градиентов различных факторов: соленость, тип грунта; отмечается, что макро- и мейобентос различаются в распределении, но подчиняются общим закономерностям градиентных смен [21, 24, 31]. Исследовано также влияние на сообщества различных загрязнений — реакции макро- и мейобентоса зачастую сопоставимы, но не идентичны, у мейобентоса реакция на загрязнения менее выражена, чем у макробентоса [10, 11, 30].

В работах по количественному учету фауны юго-востока Баренцева моря [1, 3] на глубинах 75–200 м описаны сообщества с доминированием *Astarte borealis*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Macoma calcarea*, *Astarte montagui*; в южной части Печорского моря в диапазоне глубин 9–65 м были

описаны сообщества *Astarte borealis* и *Macoma calcarea*; сообщество с доминированием *Serripes groenlandicus* и *Pelonaia corrugata* было отмечено на глубинах 13–25 м в Хайпутырской губе и устье реки Индиги. Более поздние работы подтверждают эти данные [5, 15, 16, 23]. В Печорском море было выделено 13 сообществ, два из которых занимают большую часть территории Печорского моря [16]: сообщество *Spiochaetopterus typicus*–*Astarte borealis*, расположенное в центральной и северо-западной частях моря (глубже 35 м), и сообщество *Serripes groenlandicus*, расположенное в юго-восточной части моря (на глубинах 13–35 м). Систематические исследования мейобентоса в Печорском море не проводились.

Наш полигон расположен в пределах сообщества с доминированием *Serripes groenlandicus*, выходя в восточной части в область сообщества с доминированием *Astarte borealis* и *Ciliatocardium ciliatum*.

Цель этой работы — описание и сопоставление пространственных структур макро- и мейо-

бентоса в однородных условиях в отсутствии выраженных градиентов факторов и выяснение вопроса, совпадают ли элементы пространственной мозаики сообществ в макро- и мейобентосе?

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Район исследования.** Печорским морем называют район, расположенный в юго-восточной части Баренцева моря. Он занимает площадь 81000 км<sup>2</sup>. В отличие от остальной части Баренцева моря, Печорское море — мелководное, наиболее глубоководная его часть — Приновоземельский желоб (с глубинами 180–210 метров), расположена у южного побережья Новой Земли [9]. Весь район Печорского моря покрыт льдом с ноября по поздний июль.

Печорское море — зона смешения вод различного происхождения. Арктическая вода поступает из Карского моря и идет на север вдоль побережья Новой Земли. Центральная часть Печорского моря находится под влиянием течения атлантического происхождения, с соленостью 34 psu и температурой порядка +0,5–+2°C. Этот поток смешивается с водными массами южной части Печорского моря и через Карские ворота уходит в Карское море. Южная часть Печорского моря принимает сток реки Печоры, объем которого зависит от времени года, в сумме за год составляя 134 тыс. км<sup>3</sup>. Летом и осенью в южной части Печорского моря преобладает

теплая вода (+5–+8°C) с пониженной соленостью (18–26 psu), массы которой направляются в Карское море [8].

Гранулометрический состав осадков Печорского моря весьма гетерогенный: на юге преобладают песчаные грунты, Приновоземельский желоб занимают илы, в центральной и северной части моря преобладают илистые осадки с примесью песка и камней [2, 4, 15].

**Отбор проб и их обработка.** Отбор проб бентоса проводили в ходе экспедиции Института океанологии РАН на научно-исследовательском судне «Профессор Штокман» в сентябре 2003 г. Выполнено 19 станций, взятых на полигоне 30 на 11 км на траверсе о. Долгий (рис. 1, табл. 1). Отбор проб вели дночерпателем «Океан-50» с площадью раскрытия 0.25 м<sup>2</sup> по сетке с меняющимся расстоянием между станциями для анализа пространственной структуры в нескольких масштабах.

На большинстве станций отбирали по 3 пробы макрозообентоса (на станциях 5010, 5011, 5033 по 5 проб). Промывку проб вели на палубе через сито № 14 с диаметром ячеек 0.5 мм. Пробы фиксировали 4% нейтральным раствором формальдегида в морской воде. Животные в каждой пробе были определены до вида либо до наименьшей таксономической категории, подсчитаны и взвешены. Материал был этикетирован и помещен в 70% раствор этанола.

Для сбора мейобентоса использовался трубчатый пробоотборник с площадью отбора 3 см<sup>2</sup>.

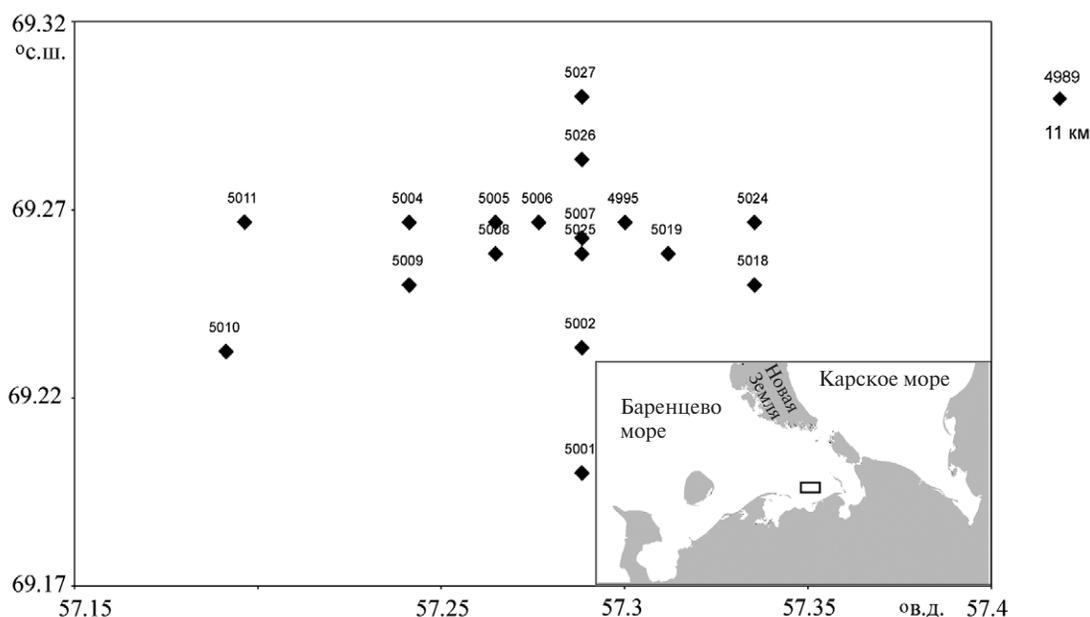


Рис. 1. Карта района исследования.

**Таблица 1.** Координаты и глубины отбора станций

Номер станций	с.ш.	в.д.	Глубина, м
4989	69.2833	57.6667	н/д
4995	69.2667	57.3001	16.0
5001	69.2	57.2883	19.9
5002	69.2333	57.2883	20.2
5004	69.2667	57.2413	20.0
5005	69.2667	57.2648	20.0
5006	69.2667	57.2766	20.0
5007	69.2625	57.2883	20.3
5008	69.2583	57.2648	20.1
5009	69.25	57.2413	20.1
5010	69.2323	57.1913	18.0
5011	69.2668	57.1964	н/д
5018	69.25	57.3354	20.0
5019	69.2583	57.3119	21.0
5024	69.2667	57.3354	21.5
5025	69.2583	57.2883	20.8
5026	69.2833	57.2883	21.1
5027	69.3	57.2883	21.7
5033	69.2673	56.9111	18.6

Пробы отбирали из дночерпателя «Океан-50» на глубину от 2 до 5 сантиметров из верхнего ненарушенного слоя, по три пробы из одного дночерпателя на станции. Сразу после отбора пробы были зафиксированы 4% раствором формальдегида в фильтрованной морской воде. В лаборатории пробы после окрашивания «Бенгальским розовым» обрабатывались методом флотации [6, 7] с использованием сита с ячейей 32 мкм. Разбор фиксированных животных по систематическим группам осуществлялся в лабораторных условиях под бинокулярными микроскопами марки «Leica MZ6» и «PZO». Количественно учитывались все группы мейобентоса, в том числе и временный компонент (псевдомейобентос) — ювенильные стадии макробентосных беспозвоночных. Для таксономического анализа из каждой пробы извлекали 100–200 особей нематод, их помещали в раствор Зайнхорста (2% глицерина, 70% спирта 96°, 28% воды) для изготовления постоянных микропрепаратов [7].

На всех станциях данного исследования проведен гранулометрический анализ осадков.

**Методы анализа и статистической обработки материала.** Задача сравнения пространственных

структур разных размерно-экологических групп бентоса решается сопоставлением результатов классификаций, полученных отдельно для каждой из групп, но выполненных по одинаковым правилам. К этой процедуре возможны разные подходы: разделение обеих матриц коэффициентов сходства на одном и том же численно заданном уровне (например, 50 и 75%); разделение на уровне, установленном по одним и тем же правилам (например, по среднему значению сходства по каждой из матриц); либо выделение «естественных» группировок по значениям наименьшего сходства между ними. Из этих подходов мы остановились на последнем. Для каждой из групп (для макробентоса в целом и для нематод как наиболее массовой и разнообразной группы мейобентоса) были построены матрицы коэффициентов сходства по количественным (индекс Брея-Кертиса) [12] и качественным (индекс Жаккара) [17] признакам.

На основании полученных матриц сходства проводили ординацию станций методом многомерного шкалирования для выявления общих тенденций в распределении сообществ. Для оценки сродства полученных матриц между собой, а также для оценки сходства станций по гра-

нулометрическому составу осадков использовали кластерный анализ, применяя метод дальнего присоединения.

Результаты ординации проверяли методом однофакторного анализа сходства (ANOSIM), который позволяет оценивать достоверность объединения станций в те или иные группы [14]. Пороговый уровень значимости, за которым группировка считалась неслучайной, принимали равным 5%.

Видовое разнообразие оценивали с помощью индексов Шеннона, Симпсона, Пиелу,  $ES_{100}$  [18, 22, 24, 25]. Все расчеты выполнены в программе Primer-6.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведено сравнение структуры сообществ макро- и мейобентоса в разных пространственных масштабах: расстояния между станциями варьировали от 500 м до 30 км. На основании анализа методом многомерного шкалирования по количественным данным и по данным о присутствии-отсутствии видов для макробентоса и мейобентоса проведено разделение на несколько групп станций по уровню сходства. Большие различия в показателях обилия массовых и второстепенных видов приводили к неустойчивой классификации станций по количественным показателям. Более надежным оказалось использование индексов, оценивающих качественное сходство между станциями по данным о присутствии или отсутствии видов, поскольку видовой состав всех исследованных групп был выявлен с достаточной полнотой. Уровень сходства (индекс Жаккара), на котором разделялись группы станций, для сообществ макрозообентоса был заметно выше — 45 против 22.

**Сообщества макробентоса.** На исследованном полигоне обнаружено 115 видов, относящихся к макробентосу, средняя численность равнялась 798 экз./м<sup>2</sup> (от 345 до 1586 экз./м<sup>2</sup>), средняя биомасса 62.9 г/м<sup>2</sup> (при разбросе от 21.97 до 112.29 г/м<sup>2</sup>). При использовании индекса Жаккара сообщество макробентоса разделилось на три группы станций (А, В, С) и одну отдельную станцию 4989 (самая восточная станция полигона) на уровне сходства 45%. Руководящие виды в группах А, В и С были сходны, доминант по биомассе — *Serripes groenlandicus*. Основные характеристики вариантов А, В и С сообщества *Serripes groenlandicus* сходны (табл. 2), различия

в структуре подгрупп сообщества определяются составом второстепенных видов.

На ст. 4989 доминирующие виды — *Ciliatocardium ciliatum* и *Astarte borealis* (характерные только для этой станции). При исключении этих видов из анализа по количественным данным структура сообщества на ст. 4989 отличалась от всех остальных станций. Географически ст. 4989 — самая восточная из станций полигона, она лежит в 11 км к востоку от центра съемки (рис. 1). Возможно, восточная часть исследованного в данной работе района представляет собой границу сообщества с доминированием *Serripes groenlandicus* и сообщества с доминированием *Astarte borealis* и *Ciliatocardium ciliatum*. Присутствие этих сообществ в Печорском море согласуется с литературными данными [1, 5, 15, 16].

**Сообщества мейобентоса.** На станциях полигона обнаружено 149 видов свободноживущих нематод, средняя численность равнялась 864 экз./10 см<sup>2</sup>. Как и в случае с макробентосом, при классификации по видовому составу (индекс Жаккара) сообщество нематод разделялось на три группы станций (А1, В1, С1) и одну отдельную станцию 5027 на уровне сходства 22%. Как было отмечено и для макробентоса, три группы станций характеризуются сходными доминирующими видами. Доминирующий вид на большинстве станций — *Richtersia inaequalis*. Как и в случае с макробентосом, на дальней восточной станции 4989 были заметны отличия: доминантом была *Desmodora communis*, а роль *Richtersia inaequalis* была низка, однако сходство видового состава на станции 4989 с остальными достаточно высоко. При классификации она попала в группу С1. На самой северной станции полигона 5027, попавшей в отдельную группу, наблюдались сильные структурные отличия: там доминирующими видами были *Cervonema papillatum* и *Microlaimus affinis*. Как и в случае с макробентосом, это одна из крайних станций полигона, но не столь далеко отстоящая, как ст. 4989. Основные характеристики подгрупп сообщества *Richtersia inaequalis* сходны (табл. 2), как и в случае с макробентосом, различия в составе подгрупп сообщества объясняются мозаичностью распределения отдельных видов.

**Сравнительный анализ структуры сообществ макро- и мейобентоса.** Исходно было выдвинуто предположение о том, что пространственное распределение макро- и мейобентоса в исследованном районе должно быть одинаковым. Для

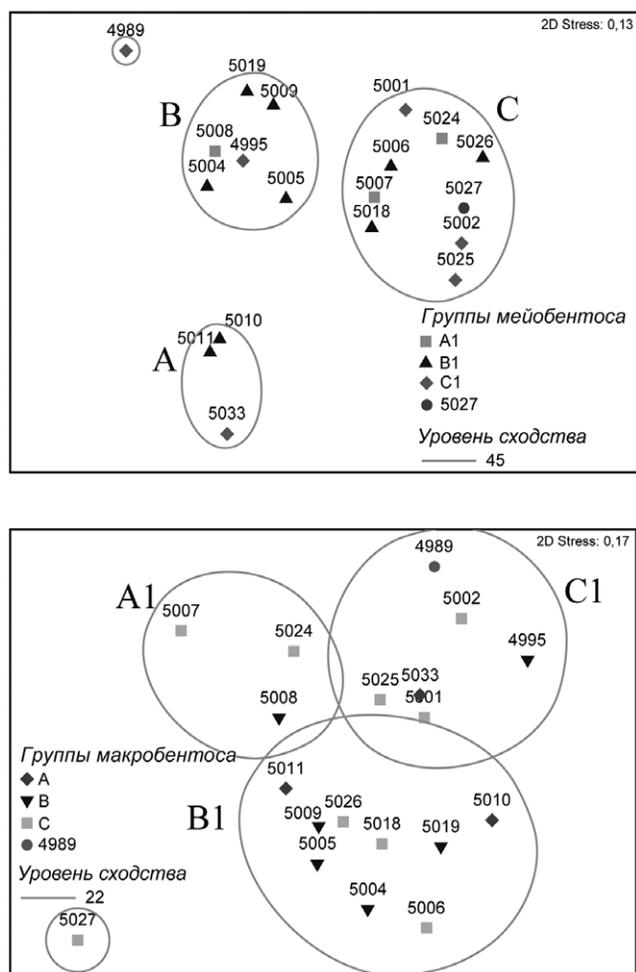
**Таблица 2.** Показатели биоразнообразия для выделенных сообществ макробентоса и мейобентоса (H' — индекс Шеннона, 1-λ — индекс Симпсона, J' — индекс Пиелу, ES<sub>100</sub> — среднее ожидаемое число видов на 100 особей)

Макробентос				
	A	B	C	4989
Число станций	3	6	9	1
Число видов	62	80	66	57
Средняя численность (экз/м <sup>2</sup> )	1134 (от 816 до 1586)	933 (от 618 до 1246)	575 (от 345 до 906)	982.67
Средняя биомасса (г/м <sup>2</sup> )	63.682 (от 41.74 до 88.488)	58.397 (от 28.995 до 92.362)	65.879 (от 21.972 до 112.29)	60.656
H'	2.485	3.02	2.974	4.186
J'	0.6022	0.6892	0.7099	0.7177
1-λ	0.8282	0.9067	0.9179	0.8651
ES <sub>100</sub>	22.2	27.89	25.14	28.48
Доминирующие виды	<i>Serripes groenlandicus</i> , <i>Stegophiura nodosa</i>	<i>Serripes groenlandicus</i> , <i>Stegophiura nodosa</i>	<i>Serripes groenlandicus</i> , <i>Stegophiura nodosa</i> , <i>Pelonaia corrugata</i>	<i>Ciliatocardium ciliatum</i> , <i>Astarte borealis</i>
Мейобентос				
	A1	B1	C1	5027
Число станций	3	9	6	1
Число видов	52	101	50	32
Средняя численность (экз/10 см <sup>2</sup> )	714 (633–860)	989 (177–1652)	678 (533–1311)	684
H'	2.588	3.266	2.935	4.135
J'	0.6549	0.7077	0.7502	0.8269
1-λ	0.8504	0.8797	0.9042	0.9097
ES <sub>100</sub>	23	37	25	32
Доминирующие виды	<i>Richtersia inaequalis</i>	<i>Richtersia inaequalis</i>	<i>Richtersia inaequalis</i> , <i>Metachromadora scotlandica</i> , <i>Desmodora communis</i>	<i>Cervonema papillatum</i> , <i>Microloaimus affinis</i>
Доля нематод в мейобентосе	0.94	0.86	0.88	0.90

проверки этого предположения было проведено многомерное шкалирование по качественным признакам (индексы сходства Жаккара) для макро- и мейобентоса и сравнение выделенных групп. Разбиение станций по группам для макро- и мейобентоса оказались совершенно различными. По составу населения и макро-, и мейобентоса станции распадаются на несколько групп (в каждом случае — на три группы и одну отдельно лежащую станцию), но группировка станций по видовому составу сообществ макробентоса не совпадает с такой же группировкой

по составу таксоцены нематод. При этом уровень среднего сходства в группах для макробентоса выше, чем для мейобентоса. Сравнение состава макро- и мейобентоса на одних и тех же станциях показало, что пространственная мозаика макро- и мейобентоса оказалась принципиально различной (рис. 2).

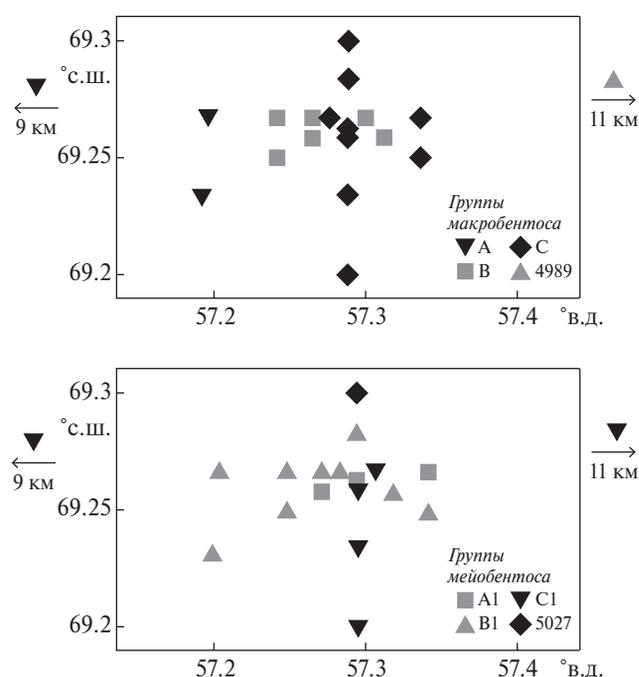
Для макробентоса станции группы А располагались в западной части полигона, а станция 4989 была самой восточной, станции групп В и С не образовывали агрегаций в пространстве. Станции групп А1, В1 и С1, выделенных для



**Рис. 2.** Верх: структурное сходство между станциями по данным о присутствии-отсутствии видов для макробентоса, посчитанное с использованием индекса Жаккара (значками отмечены группы, выделенные для мейобентоса). Низ: структурное сходство между станциями по данным о присутствии-отсутствии видов для мейобентоса, посчитанное с использованием индекса Жаккара (значками отмечены группы, выделенные для макробентоса).

мейобентоса, также не образовывали отчетливых пространственных агрегаций. При этом расположение выделенных элементов пространственной мозаики для макро- и мейобентоса не совпадало (рис. 3).

Можно было предположить, что географическое распределение станций связано с факторами внешней среды, однако температура и соленость в исследованных точках были почти одинаковы (температура около  $6^{\circ}\text{C}$ , соленость около 32 psu). Были отмечены различия станций по гранулометрическому составу осадка: так, на станции 4989, которая отделялась на ординации для макробентоса (для мейобентоса



**Рис. 3.** Верх: распределение на местности выделенных групп станций для макробентоса; низ: распределение на местности выделенных групп станций для мейобентоса.

доминантом была *Desmodora communis*, а роль *Richtersia inaequalis* была низка), наблюдалось заиление (в отличие от большинства станций исследования). Однако заиление наблюдалось также на станциях 5007 и 5025. Исходя из этого не получается связать различия в структуре сообществ макро- и мейобентоса с гранулометрическим составом осадка. Таким образом, в противовес нашим ожиданиям сообщества макробентоса и мейобентоса на маломасштабном полигоне (30 на 11 км) были распределены независимо друг от друга.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Вопрос соотношения в пространстве границ сообществ и внутренней мозаики разных размерных групп организмов исследован очень мало. Небольшое число работ, включающих одновременные съемки макро- и мейобентоса, не позволяет проводить широкие сравнения. В некоторых работах характеристики мейобентоса присваиваются контурам или сообществам, выделенным по макробентосу [19]. Большая дисперсия количественных показателей мейобентоса может говорить о том, что в один контур макробентоса попало несколько структурных единиц мейобентоса.

На литорали Белого моря [13] в пределах однородного контура макробентоса выделяется несколько структурных единиц микро- и мейобентоса, которые распределены в пространстве независимо друг от друга. Независимое распределение размерных групп бентоса в пределах небольшого участка (16 м между крайними пробами) выявлено для литорали Британии [29], наибольшие различия выявлены между организмами крупнее и мельче 500 мкм (по диаметру сита). В условиях контрастных различий между сравниваемыми биотопами [20] или резко выраженных градиентов [32] результаты классификаций станций по макро- и мейобентосу могут быть близки, а границы между ними могут совпадать или сближаться в пространстве. За такими совпадениями могут также стоять специфические реакции сообщества мейобентоса на отдельные макробентосные виды [27].

В настоящем исследовании большая часть полигона и для макро- и для мейобентоса относится к сообществу одного типа, представлено различными вариантами. Эти варианты образуют в пространстве мозаику, элементы которой распределены относительно случайно и независимо друг от друга в разных размерных группах бентоса. Это подтверждает взгляд на размерные группировки бентоса как на самостоятельные экологические единицы [28].

Таким образом, можно заключить, что в однородной среде в сообществе бентоса проявляется мозаичность в пространственном масштабе метров-километров. Пространственная мозаика сообществ макро- и мейобентоса в этом масштабе не совпадает.

**Благодарности.** Авторы благодарят команду НИС «Профессор Штокман» и участников рейса за помощь в сборе материала.

**Источник финансирования.** Обработка проб мейобентоса была выполнена при поддержке гранта РФФИ № 18-05-60053, обработка проб макрозообентоса была проведена при поддержке гранта РНФ № 14-50-00095, статистический анализ был выполнен при поддержке гранта РФФИ № 18-04-00206.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Броцкая В. А., Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 1939. Т. 4. С. 5–126.
2. Виноградова П. С., Литвин В. М. Исследование рельефа дна и грунтов в Баренцевом и Норвежском морях // Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера. М.: Изд-во журнала «Рыбное хозяйство», 1960. С. 101–109.
3. Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 739 с.
4. Кленова М. В. Геология Баренцева моря. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 355 с.
5. Кучерук Н. В., Котов А. В., Максимова О. В., и др. Бентос // Печорское море. Системные исследования. М.: Изд-во МОРЕ, 2003. С. 217–230.
6. Мокиевский В. О. Экология морского мейобентоса. М.: Изд-во КМК, 2009. 286 с.
7. Мокиевский В. О., Колбасова Г. Д., Пятаева С. В., Цетлин А. Б. Мейобентос. Методическое пособие по полевой практике. М.: Изд-во КМК, 2015. 199 с.
8. Никуфоров С. Л., Дунаев Н. Н. Физико-географическая характеристика // Печорское море. Системные исследования. М.: Изд-во МОРЕ, 2003. С. 27–67.
9. Романкевич Е. А., Лисицин А. П., Виноградов М. Е. Печорское море. Системные исследования (гидрофизика, гидрология, оптика, биология, химия, геология, экология, социоэкономические проблемы). М.: Изд-во МОРЕ, 2003. 486 с.
10. Austen M. S., Widdicombe S. Comparison of the response of meio- and macrobenthos to disturbance and organic enrichment // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. 2006. V. 330. P. 96–104.
11. Austen M. C., Warwick R. M., Rosado M. C. Meiobenthic and macrobenthic community structure along a putative pollution gradient in southern Portugal // Marine Pollution Bulletin. 1989. V. 20. № 8. P. 398–405.
12. Bray J. R., Curtis J. T. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // Ecol Monogr. 1957. V. 27. P. 325–349.
13. Burkovsky I. V., Azovsky A. I., Mokievsky V. O. Scaling in benthos: from microfauna to macrofauna // Archiv fur Hydrobiologie. 1994. Bd. 4. S. 517–535.
14. Clarke K. R., Warwick R. M. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. 2nd edition. Plymouth. UK: PRIMER-E, 2001. 172 p.
15. Dahle S., Denisenko S. G., Denisenko N. V. Cochrane Sabine J. Benthic fauna in the Pechora Sea // Sarsia. 1998. V. 83. P. 183–210.
16. Denisenko S. G., Denisenko N. V., Lehtonen K. K. et al. Macrozoobenthos of the Pechora Sea (SE Barents Sea): community structure and spatial distribution in relation to environmental conditions // Marine Ecology Progress Series. 2003. V. 258. P. 109–123.
17. Jaccard P. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines // Bull. Soc. Vaudoise sci. Natur. 1901. V. 37. Bd. 140. S. 241–272.
18. Kaschner K., Tittensor D. P., Readdy J. et al. Current and Future Patterns of Global Marine Mammal Biodiversity // PLoS ONE. 2011 V.6 № 5: e19653. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019653>.
19. Meriläinen J. J. Meiobenthos in relation to macrobenthic communities in a low saline, partly acidified estuary, Bothnian Bay, Finland // Annales Zoologici Fennici. 1988. V. 25. P. 277–292.

20. Netto S.A., Warwick R.M., Attrill M.J. Meiobenthic and macrobenthic community structure in carbonate sediments of Rocas Atoll (North-east, Brazil) // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 1999. V. 48. № 1. P. 39–50.
21. Patrício J., Adão H., Neto J.M., Alves A.S., Traunspurger W., Marques J.C. Do nematode and macrofauna assemblages provide similar ecological assessment information? // Ecological Indicators. 2012. V. 14. P. 124–137.
22. Pielou E.C. Shannon's formula as a measure of specific diversity and its use and misuse // The American Naturalist. 1966. V. 100. № 914. — P. 463–465.
23. Pogrebov V.B., Ivanov G.I., Nekrasova N.N. Pechora Sea: the past and the present on the threshold of the Prirazlomnoye oil-field exploration // Marine Pollution Bulletin. 1997. V. 35. № 7–12. P. 287–295.
24. Schratzberger M., Warr K., Rogers S.I. Patterns of nematode populations in the southwestern North Sea and their link to other components of the benthic fauna // J. of Sea Research. 2006. V. 55. P. 113–127.
25. Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: University of Illinois Press. 1963. 125 p.
26. Somerfield P.J., Cochrane S.J., Dahle S., Pearson T.H. Free-living nematodes and macrobenthos in a high-latitude glacial fjord // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. 2006. V. 330. P. 284–296.
27. Urban-Malinga B., Drgas A., Gromisz S., Barnes N. Species-specific effect of macrobenthic assemblages on meiobenthos and nematode community structure in shallow sandy sediments // Marine biology. 2014. V. 161. № 1. P. 195–212.
28. Warwick R.M. Meiobenthos and macrobenthos are discrete entities and not artefacts of sampling a size continuum: Comment on Bett (2013) // Marine Ecology Progress Series. 2014. V. 505. P. 295–298.
29. Warwick R.M., Dashfield S.L., Somerfield P.J. The integral structure of a benthic infaunal assemblage // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. 2006. V. 330. № 1. V. 12–18.
30. Warwick R.M., Platt H.M., Clarke K.R. et al. Analysis of macrobenthic and meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in Hamilton Harbour, Bermuda // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1990. V. 138. № 1–2. P. 119–142.
31. Włodarska-Kowalczyk M., Szymelfenig M., Zajaczkowski M. Dynamic sedimentary environments of an Arctic glacier-fed river estuary (Adventfjorden, Svalbard). II: Meio- and macrobenthic fauna // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2007. V. 74. P. 274–284.
32. Xu W.Z., Cheung S.G., Shin P.K.S. Structure and taxonomic composition of free-living nematode and macrofaunal assemblages in a eutrophic subtropical harbour, Hong Kong // Marine pollution bulletin. 2014. V. 85. № 2. P. 764–773.

## SPATIAL STRUCTURE OF THE MACRO- AND MEIOBENTHIC COMMUNITIES IN HOMOGENOUS CONDITIONS (ON THE EXAMPLE OF THE PECHORA SEA)

© 2019 V. V. Kozlovskiy<sup>2, \*</sup>, M. V. Chikina<sup>1</sup>, N. V. Shabalin<sup>2</sup>, A. B. Basin<sup>1</sup>, V. O. Mokievskiy<sup>1</sup>, N. V. Kucheruk<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>2</sup> Lomonosov Moscow State University Marine Research Center, LLC, Moscow, Russia

\*e-mail: vladkst@gmail.com

Received November 02, 2016

Revised version received February 13, 2018

After revision August 02, 2018

Spatial structure of the macro- and meiobenthic communities of the south-eastern Barents Sea (also known as Pechora Sea) was investigated in 2003 during the expedition of the RV «Professor Shtokman». One grid of the stations was used for both benthic size classes. Community dominated by *Serripes groenlandicus* occupied the most part of the investigated polygon, *Astarte borealis* dominated the easternmost station. Described communities are in correspondence with historic data. In the meiobenthic communities, nematodes played a leading role, accounting for 86–94% of the total number. Nematode *Richtersia inaequalis* was dominant on most stations, at the northernmost station the nematodes *Cervonema papillatum* and *Microlaimus affinis* dominated. The temperature and the salinity of the near-bottom water layer were homogenous, macro- and meiobenthic communities were not influenced by grain size. In contrast to our expectations, communities of the macro- and meiobenthos were distributed independently of each other on the mesoscale area (30×11 km).

**Keywords:** Benthos, Meiobenthos, Pechora Sea, Spatial variation of benthic communities