

УДК 551.465

ДОННАЯ ФАУНА ЗАЛИВА ОГА (НОВАЯ ЗЕМЛЯ, КАРСКОЕ МОРЕ)

© 2019 г. А. А. Удалов*, А. А. Веденин, А. И. Чава, С. А. Щука

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

*e-mail: aludal@mail.ru

Поступила в редакцию 29.03.2019 г.

После доработки 29.04.2019 г.

Принята к публикации 18.06.2019 г.

В ходе рейсов НИС «Академик Мстислав Келдыш» 2015 и 2016 гг. было проведено исследование донной фауны залива Ога (Карское море, архипелаг Новая Земля). На материале 5 дночерпательных станций (15 проб) на глубинах 70–140 м было выделено три сообщества макробентоса, последовательно сменяющих друг друга от кутовой части залива к внешнему склону. Основным фактором, определяющим распределение сообществ макробентоса в исследованном районе, является концентрация взвеси в толще воды и в придонном слое, обусловленная мощным уровнем седиментации с ледника Голубой. Показано качественное и количественное обеднение донной фауны в приледниковой зоне, а также развитие характерного сообщества с доминированием двустворчатого моллюска *Portlandia arctica*. Обсуждаются особенности бентоса арктических ледниковых заливов и фьордов.

Ключевые слова: Карское море, залив Ога, макробентос

DOI: 10.31857/S0030-15745961028-1038

ВВЕДЕНИЕ

Побережье и заливы архипелага Новая Земля достаточно подробно исследованы с западной (баренцевоморской) его стороны [4, 7, 11]. При этом данных по восточному побережью (омываемому Карским морем) до последнего времени было крайне мало. Фрагментарные работы были проведены в 20-х–40-х гг. прошлого века [15–16], затем доступ в этот район был закрыт. Вновь комплексные исследования экосистем заливов восточного побережья Новой Земли были инициированы ИО РАН в 2007 г., на настоящее время подробно исследовано 6 заливов [13–14, 17–18].

Залив Ога — один из двух исследованных заливов восточного побережья Новой Земли (наряду с заливом Цивольки), характеризующийся выходом мощных ледников в кутовой части. Их таяние оказывает основополагающее влияние на экосистемы заливов как за счет опреснения, так и за счет терригенного стока. При этом особенностью подобного стока в высокой Арктике является выраженная сезонность и крайне высокое содержание доли минеральной фракции [22]. В данной работе мы использовали залив Ога как реперную точку для изучения донных сообществ в приледниковых районах заливов Новой Земли.

Несмотря на достаточно большое количество исследований, посвященных влиянию ледникового стока на формирование донных сообществ, подавляющее большинство из них относится к побережью Шпицбергена [26, 36, 47, 49], ряд работ посвящен фьордам канадской Арктики [39] и Земли Франца-Иосифа [46]. Среди основных особенностей донных сообществ указывается обеднение фауны в приледниковых районах, как качественное, так и количественное, а также существенное преобладание собирателей над фильтраторами, что объясняется крайне высоким уровнем седиментогенеза [39, 49]. Вместе с тем отличие заливов восточного берега Новой Земли от указанных районов в том, что сезон таяния ледников и, соответственно, повышенного терригенного стока здесь существенно короче. Данная работа позволяет расширить географический диапазон исследованных приледниковых заливов на восток в высокую Арктику и описать особенности подобных экосистем для Карского моря.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование залива Ога было проведено в ходе 63- и 66-го рейсов НИС «Академик Мстислав

Таблица 1. Характеристики бентосных станций залива Ога

Станции	Дата	Координаты		Глубина, м	Тип грунта
		с.ш.	в.д.		
5246	26.09.2015	74°35,0'	059°24,0'	106	липкая серая глина
5247	27.09.2015	74°42,2'	059°07,9'	109	полужидкий сметанообразный серый ил
5248	27.09.2015	74°37,7'	059°18,0'	138	липкий серый ил
5249	27.09.2015	74°30,7'	059°24,0'	99	серый ил
5384	08.08.2016	74°35,7'	059°13,9'	73	серая плотная глина

Келдыш» в 2015–2016 гг. (табл. 1). Было выполнено 5 станций на глубинах 70–140 м (рис. 1).

Для отбора количественных проб макрозообентоса использовали дночерпатель «Океан» с площадью раскрытия 0,1 м². На каждой станции было взято по 3 пробы. Грунт промывали на сите с диаметром ячеек 0,5 мм. Собранных животных фиксировали нейтрализованным 5–6% формалином, разбирали по основным таксономическим группам и переводили в 70% спирт.

Параллельно на станциях определяли основные параметры водной толщи и тип грунта. Профилирование водной толщи от поверхности до дна проводили с помощью STD-зонда SBE 911 Plus. При этом измеряли вертикальное распределение температуры, электрической проводимости (соленость), растворенного кислорода, мутности (ЕМФ — единица мутности по формазину).

Анализ сходства станций и выделение сообществ были проведены с помощью методов многомерного шкалирования и кластерного анализа с использованием пакета программ PRIMER 6.0. В качестве меры обилия использовали относительную интенсивность метаболизма $M = k_i \cdot N_i^{0,25} \cdot V_i^{0,75}$, где N_i — численность, V_i — биомасса организмов, а k_i — специфический коэффициент для конкретной таксономической группы [45]. В анализе при выделении групп были использованы данные по конкретным пробам, а не объединенные данные по станциям, что позволило более полно оценить стабильность выделенных группировок при небольшом числе станций.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Район исследования. Залив Ога находится в непосредственной близости к заливу Цивольки и имеет схожие с ним размеры, ландшафтные и геометрические формы, глубины и строение донной поверхности. Ширина залива в средней

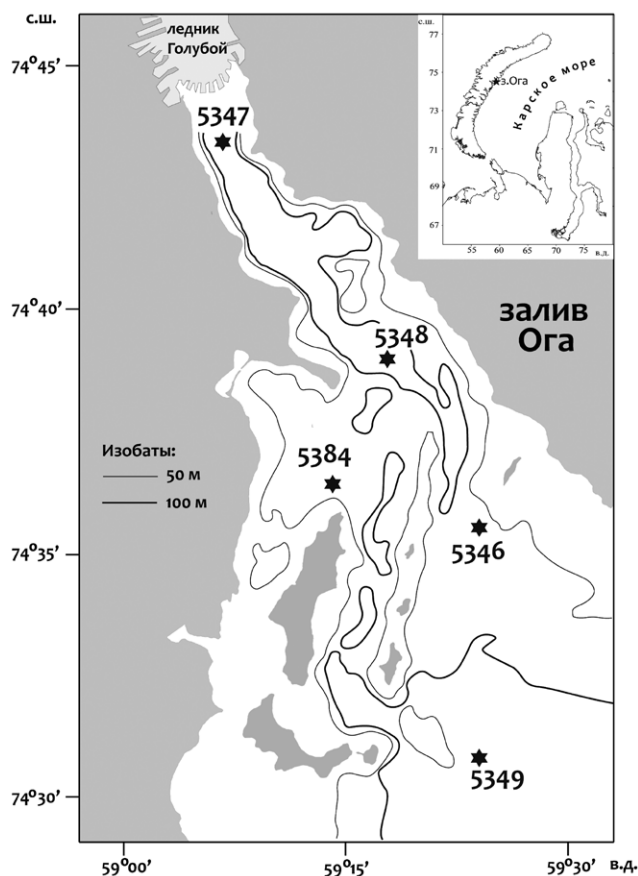


Рис. 1. Карта донных станций, выполненных в заливе Ога.

части — около 8 км, длина — около 24 км. Берега залива Ога в основном абразионные. Рельеф дна сложный, расчлененный впадинами и возвышенностями. Геоморфологически можно выделить относительно изолированную внутреннюю котловину с максимальными глубинами около 130 м, куда выходит ледник Голубой. Она отделена от склона Новоземельской впадины грядой островов, прибрежных и островных отмелей, морен и депрессий, обусловленных взаимодействием тектонических процессов и процессов,

связанных с действием ледников. В этом районе в центральной части залива и на выходе из него средние глубины составляют 60–80 м, однако вдоль осевой части залива располагаются протяженные впадины с глубинами, превышающими 100 м [3].

На момент исследования в летний период температура поверхностных вод составляла порядка $+4^{\circ}\text{C}$ на всем протяжении залива (рис. 2а), поверхностная соленость изменялась от 21 епс

в кутовой части до 23.5 епс во внешней части залива (рис. 2б). При этом в кутовой части вблизи ледника термоклин располагался на глубине около 10 м, тогда как мористее его положение смещалось на глубины порядка 20–25 м (рис. 2б). Глубже показатели температуры и солености выравнивались и составляли -0.8°C и 34 епс соответственно. При этом насыщение вод кислородом на всем протяжении залива у дна оставалось неизменным (рис. 2г) и было около 80%. Таким

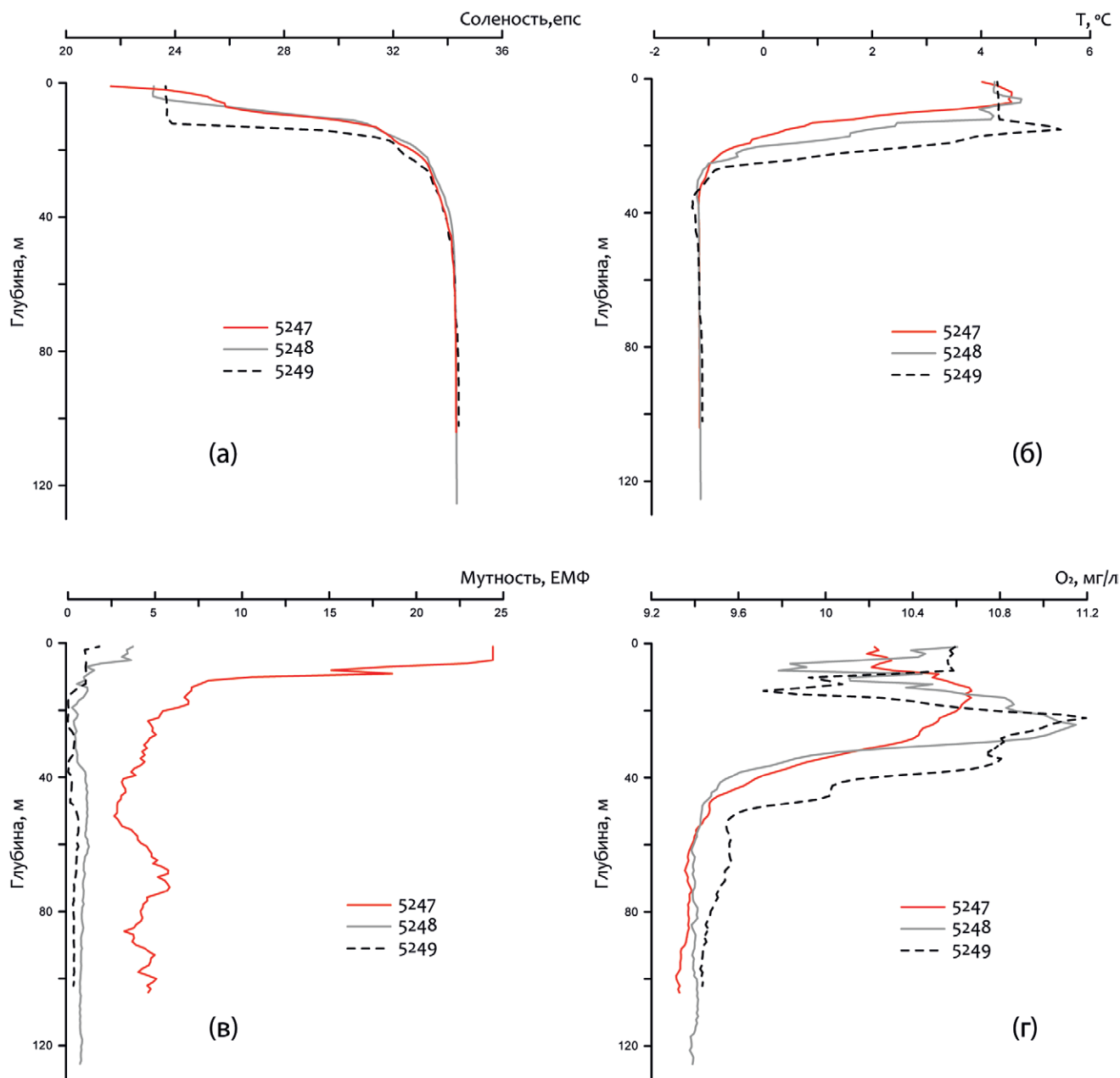


Рис. 2. Вертикальное распределение основных гидрофизических параметров на станциях приледниковой (ст. 5247), центральной (ст. 5248) и внешней (ст. 5249) частей залива Ога. (а) — соленость, (б) — температура, (в) — мутность, (г) — содержание кислорода. Данные приведены на 27.09.2015 г.

образом, бенталь на всем протяжении залива находится в практически одинаковых температурно-соленостных условиях.

Напротив, мутность вод, обусловленная стоком частиц из-под ледника Голубой, существенно возрастала в кутовой части, где содержание взвешенных частиц в придонной воде составляло около 5 ЕМФ, при том что в поверхностных водах эти значения достигали 24.5 ЕМФ (рис. 2в). Для сравнения, в соседнем заливе Цивольки вблизи ледника Серп и Молот зарегистрированные значения составляли 1.5 и 7 ЕМФ соответственно [18], а в кутовых частях заливов, где выходы ледников отсутствуют, придонная мутность редко превышает 1.5 ЕМФ [17]. Содержание взвеси существенно меньше в центральной и внешней частях залива, где составляет 2–4 ЕМФ на поверхности и 0.5 ЕМФ у дна (рис. 2в). Таким образом, большая часть взвешенного вещества осаждается непосредственно в приледниковой котловине залива. Именно здесь, на дне, распространены слоистые илы предположительно флювиогляциального генезиса. Остальная площадь дна сложена алевропелитовыми осадками, в зоне прибрежного склона — песчано-глинисто-алевритовыми [3].

Интегральные характеристики макробентоса залива Ога. В ходе исследования было найдено 59 видов макробентоса. Наиболее богатыми группами по числу видов являлись полихеты (22 вида), моллюски (21 вид, из них двустворчатые — 17 видов) и ракообразные (6 видов). Остальные таксоны (офиуры, мшанки, мягкие кораллы, сипункулиды и немертины) представлены 1–3 видами.

Наибольшей частотой встречаемости обладают полихеты *Micronephthys minuta*, *Aricidea hartmanae* и двустворчатые моллюски *Portlandia arctica*, встреченные на всех станциях. Еще 11 видов встречено на 4 станциях из 5. Из них наиболее многочисленны полихеты семейства Cirratulidae и *Scoletoma fragilis*, двустворчатые моллюски *Yoldiella solidula*, *Mendicula ferruginosa* и *Ennucula tenuis*. В сумме часто встречающиеся 14 видов составляют 87.5% от общей численности донной фауны всех пяти станций. Наибольшей биомассой среди видов, встреченных на 4–5 станциях, обладают *P. arctica* и *Bathycara glacialis* (15 и 13% от всей биомассы бентоса на всех станциях). 14 часто встречающихся видов составляют 36.8% от общей биомассы бентоса. При этом 45% биомассы приходится на долю крупной офиуры *Ophiopleura borealis*.

Число видов в пробе (на 0.1 м²) изменяется от 5 до 28 (среднее значение — 16 видов). Число видов на станции варьирует от 6 до 40 (среднее — 24 вида). При этом обращают на себя внимание существенно более низкие показатели разнообразия в приледниковой котловине. Здесь на станции 5247 найдено всего 6 видов, тогда как в других частях залива среднее число видов на станции составляет 29.

Плотность поселения организмов макробентоса менялась от 150 до 3200 экз/м² (ср. 1558 экз/м²). Минимальные значения плотности (ср. 293 экз/м²) наблюдались в приледниковой котловине, на остальной территории залива плотность организмов практически одинакова, ее средние значения составляют 1874 экз/м². Биомасса менялась в пределах 0.18–276.3 г/м² (ср. 67.2 г/м²). Минимальные значения биомассы (2.5 г/м²) наблюдались в приледниковой котловине, закономерностей в распределении общей биомассы макробентоса по остальной части залива не выявлено, средняя биомасса здесь составляла 83.4 г/м².

Сообщества макробентоса. В заливе Ога на уровне сходства 40% по относительной интенсивности метаболизма отчетливо выделяется 3 группы проб (рис. 3). Первая группа (I) соответствует пробам из приледниковой котловины со ст. 5247. Это наиболее бедная группа как по разнообразию, так и по основным количественным характеристикам. Она включает 6 видов. Доминирующими видами здесь являются *P. arctica* и *B. glacialis* по биомассе; *M. minuta*, *A. hartmanae* по численности (табл. 2).

Группа II объединяет станции центральной части залива с глубин 70–140 м, располагающиеся на илах, подстилаемых плотными глинами. Здесь располагается сообщество с выраженным доминированием *P. arctica*. В качестве субдоминантов присутствуют *O. borealis*, *B. glacialis*, *E. tenuis* а также большое количество мелких полихет (табл. 2).

Группа III соответствует ст. 5249, взятой на выходе из залива. Здесь доминируют сипункулида *Golfingia margaritacea*, мягкий коралл *Gersemia fruticosa*, офиура *O. borealis* и мелкие двустворчатые моллюски *Yoldiella lenticula* и *Y. solidula*. Обращает на себя внимание присутствие в достаточных количествах двустворчатого моллюска *Astarte crenata* (табл. 2).

Таким образом, несмотря на сходный диапазон глубин на всем протяжении залива, мы видим четкую смену сообществ макробентоса

2D Stress: 0,06

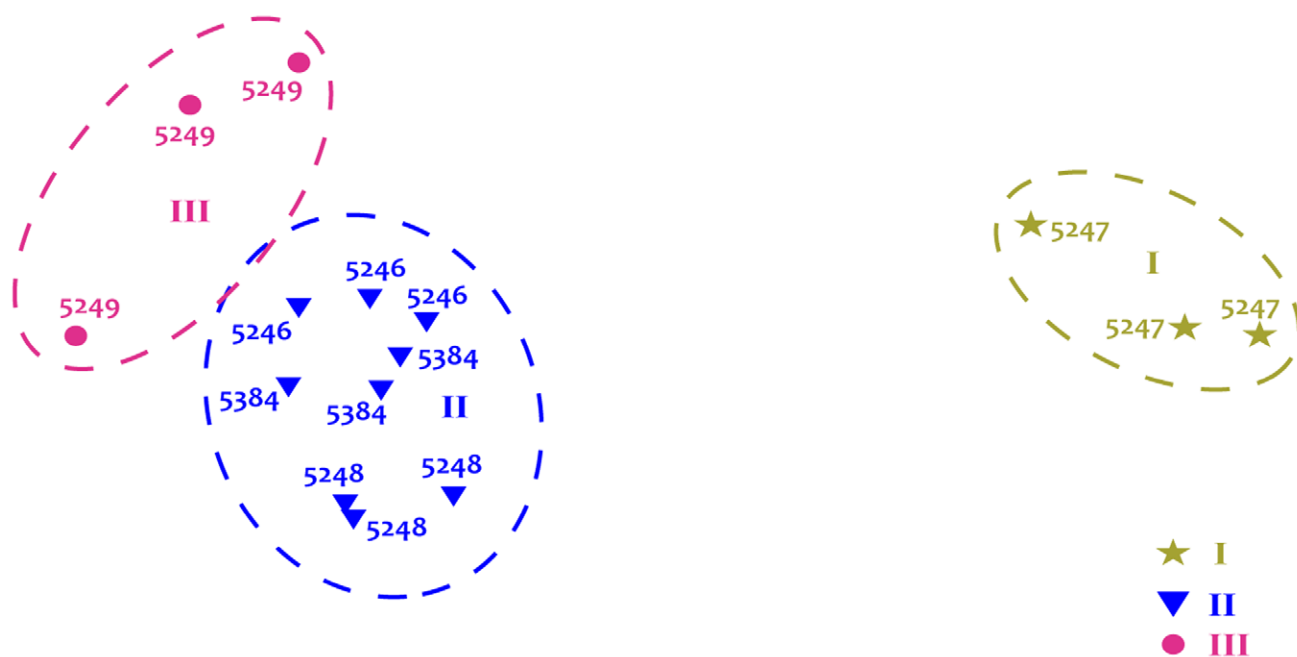


Рис. 3. Анализ сходства проб методом многомерного шкалирования (индекс Брея-Кертиса). Символы соответствуют сообществам макробентоса, описание сообществ см. табл. 2.

по оси залива в направлении от выхода ледника к внешнему склону, а также повышение разнообразия донной фауны. Градиентный характер распределения сообществ подтверждает также

картина линейной смены видов макробентоса по оси залива (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Существенное уменьшение основных интегральных характеристик макробентоса в приледниковых районах арктических фьордов широко задокументировано [22, 26, 47]. Подобной особенностью обладают и заливы восточного побережья Новой Земли — Ога и Цивольки, в которых располагаются выходы мощных ледников в кутовых частях. Действительно, в заливе Ога в приледниковой котловине найдено всего 6 видов, в заливе Цивольки — 13 видов. Плотность и биомасса донной фауны также довольно низки. При этом в приледниковой котловине залива Ога мы находим сформированное сообщество с доминированием *P. arctica* и мелких полихетоппортунистов (табл. 2), тогда как в кутовой части залива Цивольки мы видим набор единично встречающихся видов без выраженного численного доминирования [18]. Интересно, что такие виды, как *P. arctica*, *M. minuta* и *A. hartmanae*, занимающие ведущую роль в приледниковой котловине залива Ога, достаточно многочисленны и в центральной части залива Цивольки,

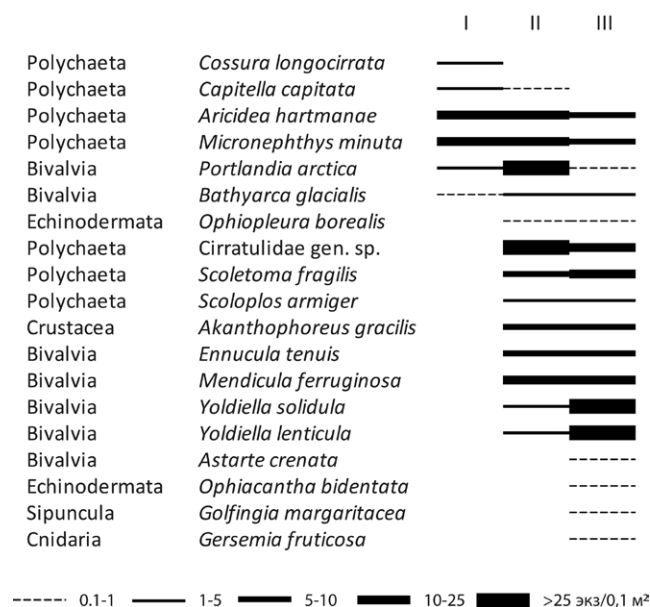


Рис. 4. Встречаемость массовых видов макробентоса вдоль оси залива в донных сообществах. Обозначения сообществ и их описание см. табл. 2. Толщина линии соответствует плотности особей.

Таблица 2. Донные сообщества залива Ога

Тип сообщества (станции)	Число видов	N, экз/м ²	B, г/м ²	Доминирующие виды	Доля по дыханию
I (ст. 5247)	6	43	1.28	<i>Portlandia arctica</i>	51.9
		3	1.00	<i>Bathyarca glacialis</i>	24.8
		97	0.08	<i>Micronephthys minuta</i>	8.6
		100	0.08	<i>Aricidea hartmanae</i>	8.4
		20	0.04	<i>Capitella</i> spp.	3.4
		30	0.03	<i>Cossura longocirrata</i>	2.8
		293	2.5	Сумма всех видов	100
II (ст. 5246; 5248; 5384)	40	813	16.5	<i>Portlandia arctica</i>	39.7
		6	45.5	<i>Ophiopleura borealis</i>	24.4
		21	13.6	<i>Bathyarca glacialis</i>	13.9
		72	3.8	<i>Ennucula tenuis</i>	6.8
		137	0.61	<i>Mendicula ferruginosa</i>	2.1
		280	0.45	Cirratulidae gen. sp.	2.0
		68	0.37	<i>Scoletoma fragilis</i>	1.2
		161	0.14	<i>Micronephthys minuta</i>	0.7
		120	0.07	<i>Aricidea hartmanae</i>	0.4
		1902	85.2	Сумма всех видов	100
III (ст. 5249)	40	7	20.1	<i>Golfingia margaritacea</i>	18.7
		3	20.8	<i>Gersemia fruticosa</i>	16.1
		367	3.7	<i>Yoldiella lenticula</i>	14.4
		3	15.2	<i>Ophiopleura borealis</i>	12.7
		7	8.9	<i>Astarte crenata</i>	9.5
		533	0.9	<i>Yoldiella solidula</i>	5.5
		13	2.1	<i>Bathyarca glacialis</i>	3.7
		77	1.1	<i>Ennucula tenuis</i>	3.6
		117	0.8	<i>Scoletoma fragilis</i>	3.4
		7	1.7	<i>Ophiacantha bidentata</i>	2.8
		163	0.3	Cirratulidae gen. sp.	1.6
		150	0.3	<i>Mendicula ferruginosa</i>	1.6
		53	0.07	<i>Aricidea hartmanae</i>	0.4
		57	0.03	<i>Micronephthys minuta</i>	0.2
		1790	77.8	Сумма всех видов	100

но не встречены в приледниковой котловине последнего.

Приледниковые районы двух заливов схожи по своим температурным и соленостным характеристикам. Насыщение нижних слоев кислородом составляет здесь 85% [9]. Термоклин находится на глубинах 10–30 м и не препятствует свободному водообмену в придонных слоях воды как внутри залива, так и с открытым морем. Единственные различия касаются осадконакопления, интенсивность которого в приледниковой котловине залива Ога, на первый взгляд, существенно выше, чем в приледнико-

вой котловине залива Цивольки. Так, в период исследования значения придонной мутности воды в заливе Ога составляли порядка 4.7 ЕМФ против 1.3 в заливе Цивольки [18]. К сожалению, указанные разовые измерения в период исследований могут только косвенно указывать на интенсивность осадконакопления, поскольку сезонный и межгодовой аспект интенсивности таяния ледников и, соответственно, выноса взвешенного вещества крайне вариабелен. Так, в начале августа 2016 г. значения мутности воды на станциях, расположенных в непосредственной близости к ледникам, в обоих заливах пре-

вышали 24.5 ЕМФ (предел измерений используемого датчика мутности).

Различия в фауне приледниковых районов двух заливов могут объясняться различиями в их морфометрии и придонной гидродинамике. Если в заливе Цивольки приледниковая котловина небольшая и изолирована от центральной части порогом с глубинами 50–60 м, то залив Ога более глубоководный, а порог располагается только на выходе из залива, и котловина занимает и приледниковую, и центральную его части. Возможно, именно поэтому сообщество приледниковой котловины залива Цивольки больше напоминает по своим характеристикам сообщество наиболее глубокой части внутренней небольшой котловины залива Степового, хотя ледникового стока в залив Степового нет. В обоих сообществах по биомассе доминируют *Saduria sabinii* и *Thyasira* sp., отсутствующие в приледниковой акватории залива Ога [14, 18]. Напротив, в кутовой части залива Ога присутствуют двустворчатые моллюски-фильтраторы *V. glacialis*, которые, казалось бы, не должны выдерживать такой высокой концентрации минеральной взвеси. Возможно, в заливе Ога при высоких значениях вертикальных потоков взвешенного вещества накопление донных осадков невелико за счет выноса осадочного вещества в соседние районы мощными придонными течениями, как это наблюдается в ряде соседних районов Карского моря [8]. Напротив, в заливе Цивольки при более низком содержании взвешенного вещества в толще воды может происходить интенсивная седиментация в изолированной приледниковой котловине.

Наблюдаемые различия в донной фауне могут также определяться кратковременными изменениями интенсивности осадконакопления в момент оседания, метаморфоза и раннего развития личинок донных беспозвоночных. Поскольку обитающие здесь донные организмы в подавляющем большинстве обладают планктонной личинкой [44], успех оседания и выживания их ранних стадий обусловлен возможностью не быть захороненными потоком рыхлого осадка. Эти флуктуации, в достаточной мере случайные, могут определять облик донных сообществ в течении ряда лет, тогда как внезапный успех оседания того или иного вида может полностью изменить картину.

В центральной части залива Ога содержание взвешенных частиц уменьшается и здесь развивается сообщество *P. arctica*, характерное для

большинства ледниковых заливов и фьордов Арктики [19–20, 26, 36, 38–39, 43, 46]. Сообщество с доминированием портландии наблюдается также в зал. Благополучия, питание которого, несмотря на отсутствие ледниковых выходов непосредственно в акваторию залива, тесно связано с терригенным стоком с вышерасположенного ледника Налли.

Во внешней части залива развивается сообщество, характерное как для внешних частей большинства исследованных заливов восточного побережья Новой Земли, так и для открытых частей юго-западной части Карского моря с доминированием мелких двустворчатых моллюсков рода *Yoldiella* [13, 18]. Здесь также появляются фильтраторы, в том числе *Astarte crenata*, характерная для склоновых участков внешних частей заливов на глубинах ниже термоклина с постоянно отрицательной температурой воды и встречающаяся как вдоль всего восточного побережья Новой Земли в подобных биотопах [14, 18], так и в ряде других арктических фьордов [19, 38, 43]. Таким образом, можно заключить, что в заливе Ога наблюдается закономерная последовательная смена донных сообществ вдоль оси залива от кутовой к мористой части, наблюдающаяся во всех заливах с выходами ледников в их апикальных частях [26, 46–47].

Широко распространено мнение, что, поскольку содержание органического вещества в водах приледниковых районов крайне мало по сравнению с таковым минерального, это априори делает данные районы олиготрофными для бентосной фауны [22, 33, 49]. Подавляющее большинство взвешенных частиц в заливах с наличием выводных ледников представлено мелкой минеральной фракцией. Для Грен-фьорда, например, при проведении работ с долговременной постановкой седиментационных ловушек было показано, что 70–90% стока приходится на минеральную взвесь и 10–30% на органическую [12]. При этом неизбирательные детритофаги и фильтраторы оказываются в невыгодном положении, поскольку ротовые аппараты этих организмов не способны справиться с высоким потоком минеральных частиц и преимущество получают организмы, обладающие возможностью тонкой селекции пищевых частиц [39, 48]. В качестве примера обычно приводится модель смены видового и количественного состава двустворчатых моллюсков во фьордах по мере удаления от берегового ледника [39]. Согласно данной модели, первыми приледниковую часть

фьорда заселяют двустворчатые моллюски подкласса *Protobranchia*, которые обладают возможностью селекции пищевых частиц на ротовых лопастях (чаще всего представители *Portlandia*). Дальше по мере уменьшения уровня седиментации к ним присоединяются *Hiatella*, *Mya*, *Macoma* и *Axinopsida*. И, наконец, их сменяет сообщество моллюсков-фильтраторов, таких как *Astarte*, *Musculus* и *Chlamys*.

Что касается организмов других таксонов, присутствующих в ледниковых заливах и фьордах, то большую роль здесь играют детритофаги-собиратели, всеядные виды и хищники. Часто встречающиеся либо массовые виды полихет заливов Новой Земли доминируют либо обычны также и во фьордах Шпицбергена и Северной Норвегии. Это полихеты-детритофаги семейства Cirratulidae (в ряде работ фигурируют как “*Chaetozone setosa*” либо “группа *Chaetozone/Tharyx*”), *Cossura longocirrata* и хищники-падальщики *Scoletoma (Lumbrinereis) fragilis*, *Aglaophamus malmgreni* [23, 25, 46–49]. Помимо этих видов для заливов Новой Земли характерны виды, распространенные в прибрежных и эстуарных районах Карского моря и моря Лаптевых, где наблюдается повышенный сток органического вещества. Это детритофаги *Aricidea hartmanae*, *Scoloplos armiger*, *Capitella* spp., полихеты семейств Syllidae, Spionidae, а также хищная полихета *Micronephthys minuta* [1, 5, 45]. При этом ряд из них рассматривается в качестве индикаторов органического загрязнения [34].

На первый взгляд, наблюдается некоторое противоречие, поскольку одни и те же виды полихет доминируют как в районах с крайне высокими концентрациями органического вещества во взвеси, так и в районах, где органического вещества мало и, напротив, крайне высока доля минеральной фракции. При этом очевиден недостаток существующей классификации этих организмов по типам питания, в соответствии с которым большинство из этих видов разделяется по их положению в толще осадка (поверхностные либо подповерхностные роющие детритофаги-собиратели) [21, 27, 31]. При этом данных о конкретных пищевых объектах крайне мало, что приводит в отношении этих организмов к общему термину “неизбирательные детритофаги”. Тем не менее их широкое распространение в достаточно контрастных районах с различными трофическими условиями позволяет предполагать наличие выраженной селективности питания.

Действительно, предлагаемые в настоящее время трофические классификации достаточно скептически относятся к существованию “неизбирательных детритофагов” [27, 30]. Потребляемые (заглатываемые) частицы сортируются по размеру, шероховатости, удельному весу [37], органической или бактериальной пленке, покрывающей поверхность частиц [24, 40]. Селекция частиц может быть активной, на основе сенсорной информации, либо пассивной, основанной на механических свойствах частиц [21, 27]. Даже те виды, которые неизбирательно заглатывают грунт, могут проявлять селективность при усвоении тех или иных типов органических соединений при их всасывании в пищеварительном тракте [27].

При этом традиционное мнение, что мелкие размеры частиц, особенно иловых, предпочтительнее для заглатывания организмами-собирающими, в последнее время пересматривается. Ранее считалось, что, поскольку пищевая ценность самих минеральных частиц нулевая и содержание органических веществ пропорционально площади поверхности зерна [32], то данный объем мелких частиц содержит больше органического материала, чем тот же объем крупных частиц [42]. Однако среди полихет самые высокие показатели поглощения пищи зарегистрированы для обитающих на песчаных грунтах Arenicolidae и Opheliidae, которые заглатывают относительно крупные частицы песка. Обновление содержимого кишечника у них происходит в среднем за 4 минуты [29], а вес поглощенного вещества в 300 раз превосходит вес тела для Arenicolidae [41] и в 9000 раз для Opheliidae [29]. Несмотря на более низкое общее содержание органического вещества пропорционально объему грунта, органические пленки, обволакивающие частицы песка, легче усваиваются. Органическое вещество, присутствующее на мелких глинистых частицах, прочно связано с ними и не переходит в растворимое состояние [10]. Это способствует сохранению ОВ при микробиологической атаке на ранних стадиях диагенеза. В песках же частицы ОВ находятся в свободном состоянии и не связаны с минеральной частью донных осадков так прочно, как в глинистых илах, вследствие чего ОВ в песках в большей степени подвергается бактериальной биодеградации [2]. Меньшая площадь поверхности, на которой происходит адсорбция пищеварительных поверхностно-активных веществ и ферментов, а также более

слабая сорбционная емкость кварцевого зерна облегчает расщепление ОВ ферментами в пищеварительном тракте и всасывание расщепленных РОВ [27].

Вероятно, схожие условия питания наблюдаются и в приледниковой зоне заливов. Взвешенные в толще воды минеральные (сланцевые) частицы сами по себе обладают нулевой пищевой ценностью, зато являются эффективным фильтром для органического материала и субстратом для бактериальных поселений. При этом присутствующая на их поверхности органика морского происхождения достаточно легко и быстро усваивается, в отличие от органического вещества эстуарных районов с высоким терригенным стоком, которое содержит большое количество трудноусвояемых и малорастворимых веществ (например, лигнин, гуминовые и фульвокислоты), а также веществ, которые могут связывать пищеварительные реагенты [2].

В ряде работ показано, что воспроизводство органического вещества, доступного для питания донных беспозвоночных во внутренней зоне фьордов в летний период может быть достаточно велико [12, 35]. При этом во фьордах и заливах с выводными ледниками оно может оказываться существенно выше за счет наличия выраженной фронтальной зоны, обусловленной пресным стоком. Так, при сравнении пелагических экосистем холодноводного ледникового Хорнзунд-фьорда и более теплого Конгс-фьорда продемонстрировано, что биомасса фито- и бактериопланктона и первичная продукция были существенно выше в Хорнзунд-фьорде. Это объяснялось как наличием пикноклина и фронтальной зоны, так и более высоким количеством частиц взвешенного неорганического вещества, которое также обеспечивает благоприятную среду обитания для бактериальных консорциумов [28, 35]. Невысокое соотношение Сорг/Норг (3.7–7.4) в донных осадках внутренних частей ряда арктических фьордов также является индикатором поступления в эти районы свежего органического вещества [50], которое может происходить, в частности, за счет смертности зоопланктона в контрастной зоне смешения ледниковых и морских вод [51]. Высокое содержание растворенного азота и фосфора за счет выщелачивания береговых пород, имеющее место у Новой Земли [6], также способствует развитию в этой зоне продуктивных сезонных консорциумов фито- и бактериопланктона.

Прямые измерения потока вещества с помощью седиментационных ловушек подтверждают наличие высоких пиковых поступлений органического вещества во внутренней зоне фьордов. Так, в Грен-фьорде в летний период в суточных экспериментах наблюдалось доминирование органической компоненты (до 93%) в составе осажденного вещества [12].

Таким образом, приледниковые районы заливов и фьордов отличаются выраженной сезонностью поступления как терригенного минерального, так и легкоусвояемого органического вещества морского происхождения. Ответом на эти условия оказывается формирование донных сообществ, в которых основную роль играют относительно мелкие подвижные детритофаги, эврифаги либо хищники с достаточной избирательностью питания (основанной на активном отборе частиц с помощью пальп, ротовых лопастей, челюстей и т. д.), обладающие планктонной личинкой, что и показывают донные сообщества приледниковой котловины залива Ога.

Источники финансирования. Работа выполнена в рамках темы государственного задания № 0149-2019-0008 при поддержке РФФИ (проекты № 18-05-60053, камеральная обработка и определение организмов донной фауны, № 18-05-60302, получение гидрофизических данных и № 18-05-60070, анализ данных по факторам среды и составу сообществ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аверинцев В. Г.* Фауна многочетинковых червей (Polychaeta) моря Лаптевых // Иссл. фауны морей, 1990, Т. 37. № 45. С. 147-188.
2. *Артемьев В. Е.* Геохимия органического вещества в системе река-море. М.: Наука, 1993. 204 с.
3. Атлас подводных потенциально опасных объектов Карского моря. СПб.: Изд-во МЧС РФ, 2012. 166 с.
4. *Гурьянова Е., Ушаков П. В.* К фауне Черной губы на Новой Земле (Работы Новоземельской Экспедиции Госуд. Гидрологического Института № 4) // Исследования морей СССР. 1928. Вып. 6. С. 3-71.
5. *Жирков И. А., Паракецова Н. Ю.* Обзор видов *Micro-nephtys* (Polychaeta: Nephthyidae) из Белого моря // Зоол. журн. 1996. Т. 75. № 6. С. 831-840.
6. *Маккавеев П. Н., Полухин А. А., Хлебопашев П. В.* Поверхностный сток биогенных элементов с берега залива Благополучия (архипелаг Новая Земля) // Океанология, 2013, Т. 53. № 5. С. 610-617.
7. *Матишов Г. Г., Денисенко С. Г.* Современное состояние донной фауны губы Черной (архипелаг Новая Земля) // Докл. РАН. 1996. Т. 346. № 2. С. 284-286.
8. *Политова Н. В., Шевченко В. П.* Потоки осадочного вещества в прибрежной зоне архипелага Новая

- Земля и о. Вайгач // Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики. Вып. 8. Материалы международной научной конференции (Мурманск, 9-11 ноября 2008 г.). М.: ГЕОС, 2008. С. 311-315.
9. *Полухин А. А.* Формирование гидрохимической структуры поверхностных вод Карского моря под влиянием континентального стока // Дисс. канд. геогр. наук, М.: ИО РАН, 2017. 149 с.
 10. *Романкевич Е. А.* Геохимия органического вещества в океане. М.: Наука, 1977. 256 с.
 11. Среда обитания и экосистемы Новой Земли (архипелаг и шельф). Апатиты: Изд.: КНЦ РАН, 1995. 199 с.
 12. *Тарасов Г. А.* Современное водно-ледниковое осадкообразование в фиордах Западного Шпицбергена // Комплексные исследования природы архипелага Шпицберген. М.: ГЕОС, 2009. Вып. 9. С. 394-400.
 13. *Удалов А. А., Веденин А. А., Симаков М. И.* Донная фауна залива Благополучия (Новая Земля, Карское море) // Океанология. 2016. Т. 56. № 5. С. 720-730.
 14. *Удалов А. А., Веденин А. А., Чава А. И.* Донная фауна залива Степового (Новая Земля, Карское море) // Океанология. 2018. Т. 58. № 6. С. 923-932.
 15. *Ушаков П. В.* Бентонические группировки Маточкина Шара (работы Новоземельской экспедиции Госуд. Гидрологического Института № 6) // Исследования морей СССР. 1931. Вып. 12. С. 5-130.
 16. *Филатова З. А., Зенкевич Л. А.* Количественное распределение донной фауны Карского моря // Труды Всесоюзного гидробиологического общества. 1957. Т. VIII. С. 3-67.
 17. *Чава А. И., Веденин А. А., Симаков М. И. и др.* Донная фауна заливов архипелага Новая Земля (Карское море) // Труды V международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2016)». 19-22 октября 2016 г., М.: Феория, 2016. С. 382-394.
 18. *Чава А. И., Удалов А. А., Веденин А. А. и др.* Донная фауна залива Цивольки (архипелаг Новая Земля, Карское море) // Океанология. 2017. Т. 57. № 1. С. 160-170.
 19. *Aitken A. E., Fournier J.* Macrobenthic communities of Cambridge, McBeth and Itirbilung fjords, Baffin Island, Northwest Territories, Canada // *Arctic*. 1993. V. 46. № 1, P. 60-71.
 20. *Aitken A. E., Gilbert R.* Marine mollusca from Expedition Fiord, Western Axel Heiberg Island, Northwest Territories, Canada // *Arctic*. 1996. V. 49. № 1. P. 29-43.
 21. *Fauchald K., Jumars P. A.* The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds // *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 1979. V. 17. P. 193-284.
 22. *Görlich K., Weslawski J. M., Zajaczkowski M.* Suspension settling effect on macrobenthic biomass distribution in the Hornsund fjord, Spitsbergen // *Polar Research 5 new series*. 1987. P. 175-192.
 23. *Gromisz S.* Occurrence and species composition of Polychaeta (Annelida) in Hornsund fjord (South Spitsbergen) // *Landscape, life world and man in high Arctic* / Eds. Klekowski R. Z., Opalinski K. W. Institute of Ecology, Polish Academy of Sciences, Warszawa, 1992. P. 199-206.
 24. *Guieb R. A., Jumars P. A., Self R. F. L.* Adhesive-based selection by a tentacle-feeding polychaete for particle size, shape and bacterial coating in silt and sand // *J. Mar. Res.* 2004. V. 62. P. 261-82.
 25. *Holte B., Dahle S., Naes K., Gulliksen B.* Some macrofaunal effects of local pollution and glacier-induced sedimentation, with indicative chemical analyses, in the sediments of two arctic fjords // *Polar Biol.* 1996. V. 14. P. 917-927.
 26. *Holte B., Gulliksen B.* Common macrofaunal dominant species in the sediments of some north Norwegian and Svalbard glacial fjords // *Polar Biology*. 1998. V. 19. № 6. P. 375-382.
 27. *Jumars P. A., Dorgan K. M., Lindsay S. M.* Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds // *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2015. V. 7. P. 497-520.
 28. *Kalinowska A., Ameryk A., Jankowska K.* Microbiological survey in two arctic fjords: total bacterial number and biomass comparison of Hornsund and Kongsfjorden // *Impact of Climate Changes on Marine Environments* / Eds. Zielinski T. et al. GeoPlanet: Earth and Planetary Sciences. Springer, Cham., 2015. P. 115-126.
 29. *Kemp P. F.* Direct uptake of detrital carbon by the deposit-feeding polychaete *Euzonus mucronata* (Treadwell) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1986. V. 99. P. 49-61.
 30. *Macdonald T. A., Burd B. J., Macdonald V. I., van Roodseelaar A.* Taxonomic and feeding guild classification for the marine benthic macroinvertebrates of the Strait of Georgia, British Columbia // *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2874. 2010. P. 1-63.
 31. *Makela A., Witte U., Archambault P.* Benthic macroinfaunal community structure, resource utilisation and trophic relationships in two Canadian Arctic Archipelago polynyas // *PLoS ONE* 2017. 12 (8): e0183034.
 32. *Mayer L. M., Schick L. L., Hardy K. R. et al.* Organic matter in small mesopores in sediments and soils // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 2004. V. 68. P. 3863-3872.
 33. *Pearson T. H.* Macrobenthos of fjords // *Fjord Oceanography* / Eds. Freeland H. J. et al. New York: Plenum Press, 1980. P. 569-602.
 34. *Pearson T. H., Rosenberg R.* Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1978. V. 16. P. 229-311.
 35. *Piwoz K., Walkusz W., Hapter R. et al.* Comparison of productivity and phytoplankton in a warm (Kongsfjorden) and a cold (Hornsund) Spitsbergen fjord in mid-summer 2002 // *Polar Biol.* 2009. V. 32. P. 549-559.
 36. *Renaud P. E., Włodarska-Kowalczyk M., Trannum H. et al.* Multidecadal stability of benthic community structure in a high-Arctic glacial fjord (van Mijenfjord, Spitsbergen) // *Polar Biology*. 2007. V. 30. № 3. P. 295-305.
 37. *Self R. F. L., Jumars P. A.* Cross-phyletic patterns of particle selection by deposit feeders // *J. Mar. Res.* 1988. V. 46. P. 119-43.
 38. *Spärk R.* Contributions to the animal ecology of the Franz Joseph Fjord (east Greenland) and adjacent waters // *Meddelelser om Grønland*. 1933. V. 100. № 1. P. 1-40.
 39. *Syvitski J. P., Farrow G. E., Atkinson R. J. A. et al.* Baffin Island fjord macrobenthos: bottom communities and environmental significance // *Arctic*. 1989. V. 42. № 3. P. 232-247.
 40. *Taghon G. L.* Optimal foraging by deposit-feeding invertebrates: roles of particle size and organic coating // *Oecologia*. 1982. V. 52. P. 295-304.

41. *Taghon G. L.* The benefits and costs of deposit feeding in the polychaete *Abarenicola pacifica* // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. P. 1166-1175.
42. *Taghon G. L., Self R. F. L., Jumars P. A.* Predicting particle selection by deposit feeders: a model and its implications // *Limnol. Oceanogr.* 1978. V. 23. P. 752-759.
43. *Thorson G.* Contributions to the animal ecology of the Scoresby Sound Fjord complex (east Greenland) // *Meddelelser om Grønland.* 1934. V. 100. № 3. P. 1-67.
44. *Thorson G.* The larval development, growth and metabolism of Arctic marine bottom invertebrates compared with those of other seas // *Meddelelser om Grønland.* 1936. V. 100. № 6. P. 1-155.
45. *Vedenin A. A., Galkin S. V., Kozlovskiy V. V.* Macrobenthos of the Ob Bay and adjacent Kara Sea shelf // *Polar Biology.* 2015. V. 38. № 6. P. 829-844.
46. *Wlodarska M., Weslawski J. M., Gromisz S.* A comparison of the macrofaunal community structure and diversity in two arctic glacial bays — a ‘cold’ one off Franz Josef Land and a ‘warm’ one off Spitsbergen // *Oceanologia.* 1996. V. 38. P. 251-283.
47. *Wlodarska-Kowalczyk M., Pearson T. H.* Soft-bottom macrobenthic faunal associations and factors affecting species distributions in an Arctic glacial fjord (Kongsfjord, Spitsbergen) // *Polar Biology.* 2004. V. 27. № 3. P. 155-167.
48. *Wlodarska-Kowalczyk M., Pearson T. H., Kendall M. A.* Benthic response to chronic natural physical disturbance by glacial sedimentation in an Arctic fjord // *Marine Ecology Progress Series.* 2005. V. 303. P. 31-41.
49. *Wlodarska-Kowalczyk M., Węslowski J. M., L. Kotwicki.* Spitsbergen glacial bays macrobenthos — a comparative study // *Polar Biology.* 1998. V. 20. № 1. P. 66-73.
50. *Zaborska A., Pempkowiak J., Papucci C.* Some sediment characteristics and sedimentation rates in an arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard) // *Rocznik Ochrona Środowiska.* 2006. V. 8. P. 79-97.
51. *Zajaczkowski M., Legezynska J.* Estimation of zooplankton mortality caused by an Arctic glacier outflow // *Oceanologia.* 2001. V. 43. P. 341-351.

BENTHIC FAUNA OF THE OGA BAY (NOVAYA ZEMLYA, KARA SEA)

© 2019 A. A. Udalov*, A. A. Vedenin, A. I. Chava, S. A. Schuka

Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*e-mail: aludal@mail.ru

Received March 29, 2019

Revised version received April 29, 2019

After revision June 18, 2019

Benthic fauna of the Oga Bay (the Kara Sea, Novaya Zemlya) was studied in 2015–2016 during the IO RAS expeditions on RV "Akademik Mstislav Keldysh". 5 grab stations (15 samples) at depths of 70–140 m were sampled. Three macrobenthic communities consecutively replaced each others from the inner near-glacier part of the gulf towards the outer slope. The main factor determining the distribution of macrobenthic communities in the Oga Bay is the concentration of suspended matter in the water column and in the near-bottom layer, that caused by a very powerful level of sedimentation from the Goluboy (Oga) glacier. The depletion of benthic communities (qualitative and quantitative) which is typical for Arctic fjords with glacial inflow was shown. The specific community with the dominance of bivalve *Portlandia arctica* inhabits the main part of the bay. The peculiarities of the benthos of Arctic glacial bays are discussed.

Keywords: Kara Sea, Oga Bay, macrobenthos