

**Санкт-Петербургский государственный
университет
биолого-почвенный факультет
кафедра ихтиологии и гидробиологии**



***МАТЕРИАЛЫ
XII научного семинара
«Чтения памяти К.М.Дерюгина»***

**Санкт-Петербург
2010**

**Санкт-Петербургский государственный
университет
биолого-почвенный факультет
кафедра ихтиологии и гидробиологии**

***МАТЕРИАЛЫ
XII научного семинара
«Чтения памяти К.М.Дерюгина»***

**Санкт-Петербург
2010**

В сборнике приведены материалы 12-го ежегодного научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина», который прошел на кафедре ихтиологии и гидробиологии СПбГУ 4 декабря 2009 года и был приурочен к 80-летнему юбилею кафедры.

Книга представляет интерес для гидробиологов, экологов, зоологов и специалистов по истории науки.

Редактор: М.В. Католикова

© Кафедра ихтиологии и гидробиологии
Санкт-Петербургского государственного университета, 2010

Кафедра ихтиологии и гидробиологии Санкт-Петербургского университета была создана в 1929 году. Это явилось результатом организаторской и научно-педагогической деятельности выдающегося зоолога, гидробиолога, океанолога и зоогеографа, профессора Константина Михайловича Дерюгина. Его экспедиции и монографии по Кольскому заливу, Баренцеву и Белому морям, Невской губе и Финскому заливу, реликтовому озеру Могильному являются блестящим образцом комплексных гидробиологических исследований и по сей день не утратили актуальности.

С 1998 г. в Петербургском университете проводятся уже ставшие традиционными чтения его памяти, в которых принимают участие как специалисты крупнейших научных центров, так и начинающие ученые – студенты и аспиранты нашей кафедры. Предлагаемый вашему вниманию сборник содержит материалы 12-го ежегодного научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина», который прошел на кафедре ихтиологии и гидробиологии СПбГУ 4 декабря 2009 года, и совпал с юбилейной для кафедры датой: 80-летие со дня образования.

Н.В. Максимович, И.А. Стогов

Содержание

<i>Алимов А.Ф.</i>	5
Биоразнообразие и структура сообществ донных животных	
<i>Сухотин А.А.</i>	18
Чем старше – тем больше: на что влияет возраст у животных с постоянным ростом	
<i>Денисенко С.Г.</i>	29
Видовое богатство и биоразнообразие зообентоса Баренцева моря	
<i>Краюшкина Л.С., Мосягина М.В., Герасимов А.А., Кирсанов А.А., Огожалек А.</i>	42
Структура пронефроса и развитие мезонефрической почки у личинок осетровых	
<i>Сендек Д. С., Королев А. Е.</i>	52
О причинах сокращения численности невской корюшки	
<i>Смирнов А.В.</i>	80
Александр Николаевич Голиков (1931-2010)	

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЗООБЕНТОСА БАРЕНЦЕВА МОРЯ

ДЕНИСЕНКО С.Г.

*Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1,
Санкт-Петербург, 199034*

Современная фауна Баренцева моря сформировалась в голоцене после установления гидрологического режима близкого к современному. Формирование ее продолжается и в настоящее время, что связано в первую очередь с флуктуациями климата и изменениями объема и температуры поступающих в море атлантических вод (Galkin, 1998).

Первая количественная оценка видового богатства зообентоса Баренцева моря была дана К.М. Дерюгиным (1915) для Кольского залива по результатам многолетних работ Мурманской Биологической станции (Александровск на Мурмане). Всего им было отмечено 1200 видов донных беспозвоночных, за исключением простейших ракушковых рачков. В 1924 году по результатам нескольких экспедиций он публикует аналогичный список для районов Баренцева моря вдоль разреза "Кольский меридиан" ($33^{\circ}30'E$; $69^{\circ}30'-75^{\circ}00'N$), который насчитывает только 370 видов. В 1929 г. список видов, известных для Кольского залива, увеличивается до 1288 (Танасийчук, 1929).

Интересно, что для локальных районов Баренцева моря, сопоставимых по значимости с Кольским заливом и прилегающими к нему водами, впоследствии были опубликованы достаточно близкие цифры. Так, для района Ловотенских островов и Варангер-фиорда по литературным данным известно 1563 вида (Brattegard, Holthe, 1997). На 1090 бентосных станциях в несколько большем по площади Медвежинско-Шпицбергенском районе обнаружено немногим более 1600 видов (Gulliksen et al, 1999).

Весьма любопытна хронологическая динамика количества видов, опубликованная для Баренцева моря в целом. Как видно из таблицы 1 в одной из своих первых сводок по морям СССР Л.А. Зенкевич (1951) для всего Баренцева моря

указывал общее количество видов, примерно равное известному для Кольского залива (Дерюгин, 1915; Танасийчук, 1929). По-видимому, Л.А. Зенкевич использовал только свои собственные материалы 1926 - 1938 гг., полученные в ходе экспедиций на судне "Персей". Действительно, при очень большом объеме выполненных "Персеем" станций, собранный бентосный материал невозможно было полностью и быстро идентифицировать до видового уровня. Именно поэтому общий фаунистический список для всех станций количественного учета тех лет насчитывает порядка 600 - 700 таксонов.

В своей последней сводке Л.А. Зенкевич (1963) для всего Баренцева моря указывает несколько большее количество видов – 1550. К этой цифре он пришел, вероятно, после анализа всех опубликованных к тому времени материалов, включая вышеупомянутые работы К.М. Дерюгина и Н.П. Танасийчука.

В 1981 г. В.Ф. Брызгин с несколькими соавторами публикует сводку, обобщающую известные к тому времени литературные источники, а также материалы экспедиционных работ вплоть до 1970 г. В ней для Баренцева моря было указано уже 1829 видов. Но вскоре, с учетом новых опубликованных данных более чем двух десятков таксономистов (Жизнь и условия..., 1986), В.Н. Семенов (1986) уточняет эти цифры, и количество видов макрозообентоса в Баренцевом море возрастает до 1997 (в основном за счет Nematoda, Polychaeta и Amphipoda).

И, наконец, в последней сводке для Баренцева моря указывается 2435 видов (List of species..., 2001). В ней учтены как известные к тому времени публикации, так и материалы экспедиционных работ, выполненных до 1995 г. При этом, из списков по ряду групп почему-то исчезли вполне банальные и давно известные виды, не элиминированные в результате сведения синонимов. Так, например, в ней не указаны такие крупные двустворчатые моллюски как *Cerastoderma edule*, *Cardium fasciatum*, *Cardium echinatum*, *Cardium elegantulum*, *Macra elliptica* и т.п., известные из многих более ранних публикаций (Галкин, 1964, Зацепин, 1962, Стрельцов и др., 1974, Антипова, 1975 и т.д.).

Таблица 1. Количество видов макрзообентоса Баренцева моря, приводимое в публикациях разных лет (без простейших, гарпактицид и остракод¹)

Группа	Количество видов в публикациях разных лет				
	1951 ²	1963 ³	1981 ⁴	1986 ⁵	2001 ⁶
Ponfera	135	91	151	132	137
Cnidaria	110	139	164	160	189
Plathelminthes		27	52	60	105
Nemathelminthes		97	64	207	222
Nemertini		20	9	20	36
Annelida ⁷	150	219	241	284	407
Arthropoda	250	391	464	446	536
Mollusca	224	248	288	267	386
Tentaculata	200	204	277	284	274
Echinodermata	62	62	86	85	94
Enteropneusta		1	1	1	1
Pogonophora		1	1	1	3
Tunicata	50	50	31	50	45
Прочие	165?				
Всего	1181 (1346?)	1550	1829	1997	2435

Примечания: ¹ – большинство представителей этих групп относится к микро- и мейобентосу; ² – Зенкевич, 1951; ³ – Зенкевич, 1963; ⁴ – Брызгин и др., 1981; ⁵ – Семенов, 1986; ⁶ – List of species, 2001; ⁷ – вместе с *Priapulida*, *Sipunculida*, *Echiurida* и *Kamptozoa*.

Анализ опубликованных материалов разных лет (табл.1) показал, что соотношение основных таксономических групп заметно отличалось только в публикации 1951 г. (Зенкевич, 1951). В этой сводке для Баренцева моря указана сравнительно малая доля членистоногих (преимущественно ракообразных), полностью отсутствуют плоские и круглые черви, а также немертины (рис. 1). Вполне возможно, что эти группы не были идентифицированы до видового уровня и попали в категорию "прочие".

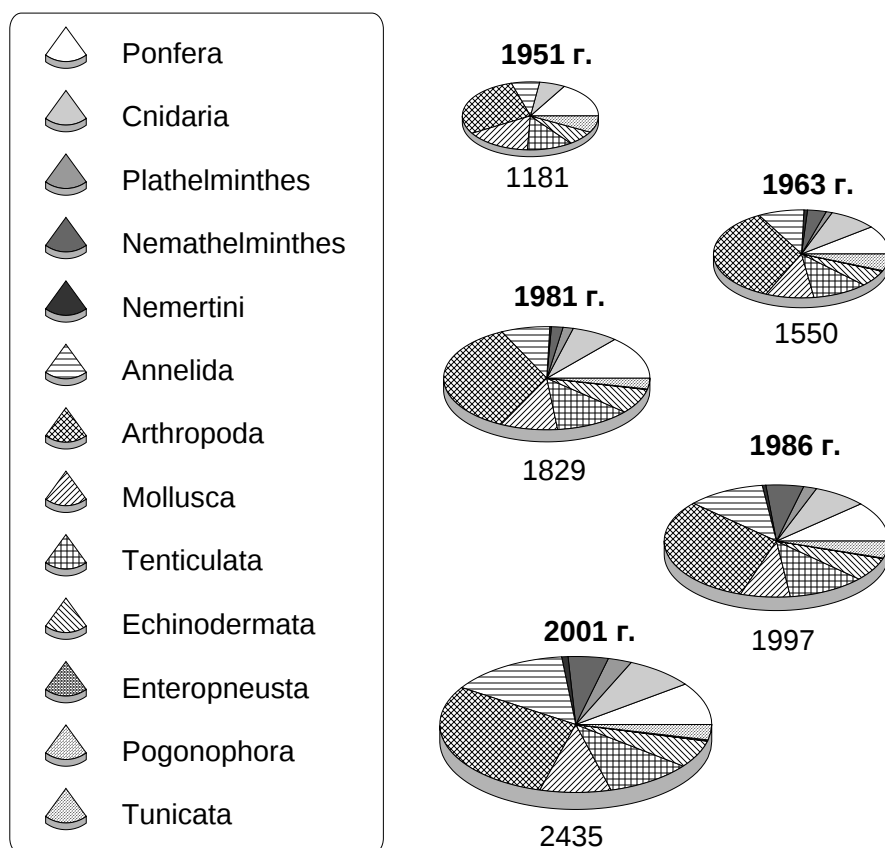


Рисунок 1. Доля крупных таксонов в донной фауне Баренцева моря по опубликованным сводкам разных лет (см. табл. 1). Цифры внизу – общее количество таксонов

В целом, соотношение крупных таксонов по разным сводкам менялась мало, хотя общее количество видов со временем увеличивалось. Последнее отражает постепенное нарастание изученности видового состава донной фауны Баренцева моря в результате увеличения объема собранного фактического материала и совершенствования методов его сбора и обработки, включая рост квалификации таксономистов.

Учитывая заведомую неполноту фаунистической информации, приведенной в списке 2001 г., можно допустить, что донное население Баренцева моря на момент опубликования этой сводки могло быть оценено примерно в 2500 видов. Насколько реальной представляется эта величина? Если сопоставить ее с количеством видов, известных для Медвежинско-Шпицбергенского района по сводке Б. Гулликсена с соавторами (Gulliksen et al., 1999) ~1600 видов и для Кольского залива (Дерюгин, 1915; Танасийчук, 1929) ~1200 видов, то напрашивается вывод, что

2500 видов для всего Баренцева моря – слишком мало. Либо следует признать, что фауна моря с продвижением на восток резко беднеет. Последнее предположение, по-видимому, неверно и никак не соответствует карте распределения количества видов в дночерпательных пробах, построенной нами для разных периодов исследований (рис. 2). Кроме того, М. Кендалом (Kendall, 1995) показано, что фауна мягких грунтов в морях северной Атлантики отнюдь не обедненная.

Распределение информационного разнообразия видов по количеству особей имеет некоторое сходство с распределением количества видов лишь для 1968-1970 и 2003 гг. В довоенный период исследований, по сравнению с послевоенным, информационное разнообразие было заметно выше на значительной части акватории моря, причем количество видов на станциях было также большим (рис. 2). Аналогичная карта, построенная для 2003 г., имеет некоторое сходство только с картой для довоенных лет. Количество видов в пробе для этого периода максимально и объясняется в основном, как отмечено выше, современным развитием таксономии. Что касается карты 1968 - 1970 гг., то по сравнению с 1924 - 1932 гг. на ней наиболее четко просматривается уменьшение биоразнообразия на прибрежных мелководьях у Шпицбергена, Новой Земли и Кольского полуострова, где в осадках преобладает песчаная фракция.

Выполненный мультирегрессионный анализ многолетних материалов по Печорскому морю показал, что при $R=0,884$ значимым предиктором количества обнаруженных видов является только количество выполненных станций. Дата экспедиции (или обработки материалов), которая косвенным образом характеризует степень развития таксономии и соответствующую квалификацию таксономистов, сильно скоррелирована с "количеством станций" и из-за большой разницы между показателями парной и частной корреляции не может рассматриваться в качестве самостоятельного или дополнительного предиктора. При этом, однако, нельзя отрицать, что методы сбора и качество обработки материала существенным образом влияют на результаты.

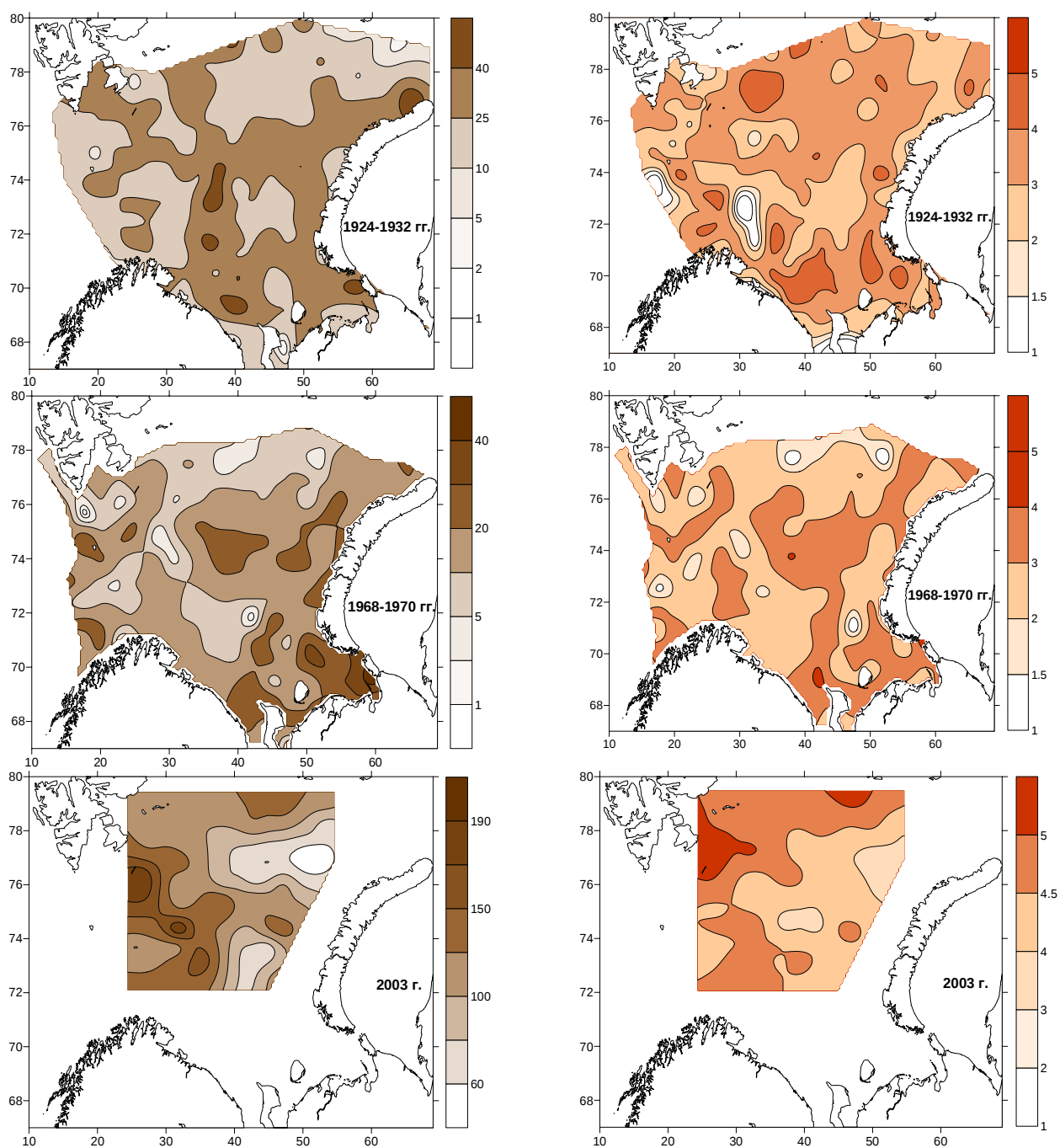


Рисунок 2. Распределение количества таксонов, идентифицированных в дночерпательных пробах зообентоса, в разные периоды исследований (слева) и распределение постанционных величин информационного разнообразия видов (индекс Шеннона по количеству особей, бит•особь⁻¹, справа).

Хорошая статистическая, почти функциональная, зависимость между количеством станций (проб) и количеством обнаруженных на них видов (Gleason, 1922; Preston, 1948) давно привлекала различных исследователей, пытавшихся оценить конечное число видов в локальных фаунах или флорах (Песенко, 1982; Наумов и др., 1986).

В настоящее время стало окончательно ясно, что полное количество видов в фауне Баренцева моря, как и в любом другом водоеме, не может быть предсказано на основе асимптотических математических моделей, учитывающих кумулятивное количество видов, обнаруженных на пробных площадках, которые, как правило, не связаны пространственно.

Этот метод может быть работоспособным только в том случае, когда особи разных видов распределены по всему району исследований равномерно или случайно. Такого в природе на относительно больших водных и наземных пространствах, как правило, не бывает. О невозможности подобных предсказаний в свое время писали Ю.А. Песенко (1982), В.П. Мелецис (1984), А.И. Кафанов и В.И. Жуков (1993), К. Кларк и Р. Уорвик (Clarke, Warwick, 2001) и другие. Однако до сих пор появляются публикации, авторы которых пытаются определить конечное количество видов (или степень изученности видового состава) в фаунах тех или иных водоемов на основе различных асимптотических функций и данных о видовом составе пространственно несвязанных проб.

Невозможность такого прогноза может быть наглядно продемонстрирована на материале из Печорского моря, для чего воспользуемся результатами количественных сборов зообентоса, выполненных в этом регионе в 1924 - 1926 гг., 1958 - 1959 гг., 1970 г., 1991 - 1995 г. (рис. 3). Выход соответствующих кривых на асимптоту обуславливается неотъемлемым свойством ранжированных кумулятивных кривых выходить на плато. Если станции (пробы) не ранжировать по убыванию найденных на них новых видов, а неоднократно переставлять в случайном порядке (пермутация), а затем усреднить все полученные кривые, то на результирующей кривой, как правило, не бывает никакого асимптотического плато. Именно пермутированная кривая, а не ранжированная кумулята соответствует усредненной для исследуемого района зависимости количества обнаруженных видов от числа станций (проб). Заметная пологость кривой для 1924 - 1925 гг. (рис. 3) обусловлена, как это следует из публикации Л.А. Зенкевича (1927), тем, что материал, собранный в указанный период идентифицировался в

основном до ранга крупных таксонов, а до видового уровня определялись только массовые фонообразующие виды.

Можно ли использовать неасимптотические математические модели для подобного прогнозирования? Наиболее распространенными для этих целей функциями, выражающими зависимости количества видов от площади местообитаний, являются степенная и логарифмическая:

$$N_{sp} = a \cdot S^b \quad \text{и} \quad N_{sp} = a + b \cdot \log(S),$$

где N_{sp} – количество видов, S – площадь местообитания, a и b – константы.

К сожалению, использование этих функций, как и ранжированных кумулянт, дает неудовлетворительные результаты. Например, аппроксимация пермутированных кривых "количество станций – количество видов" для материалов по Баренцеву морю 1968-1970 гг. показывает явное несоответствие эмпирических и расчетных данных (рис. 4) даже в диапазоне наблюдаемых, а не расчетных значений. Степенная функция растет быстрее реальных величин, а логарифмическая – гораздо медленнее, и самое главное, что рост их в зависимости от количества проб (станций) – бесконечен. В противоположность этому показательно-степенная функция:

$$N_{sp} = a \cdot S^{b \cdot S^{-c}},$$

где a , b , c – константы, демонстрирует хорошее совпадение с эмпирическими кривыми (рис. 4). При этом константа " a ", как в степенной, так и в логарифмической функции, соответствует количеству видов на площади равной 1.

Максимум показательно-степенной функции для материалов 1968-1970 гг., охватывающих все море, соответствует ~1860 видам, которые могли бы быть обнаружены на ~8 млн. станций. Это очень близко к величине, опубликованной в сводке, обобщившей фаунистические материалы известные к 1986 г. (Семенов, 1986), но заметно меньше величины, опубликованной в 2001 г. (табл.1). Последнее может объясняться тем, что сводка 2001 г. учитывала результаты исследований 1992-1995 гг., когда

фаунистический материал был собран более современными методами, нежели в предыдущие периоды. При этом применялись более уловистые дночерпатели ван Вина, и, хотя облавливаемая постанционная площадь оставалась прежней, количество проб было большим в 2,5 раза. Пробы промывались на судне, но разбирались в лабораторных условиях под микроскопом и идентифицировались более квалифицированными специалистами по группам.

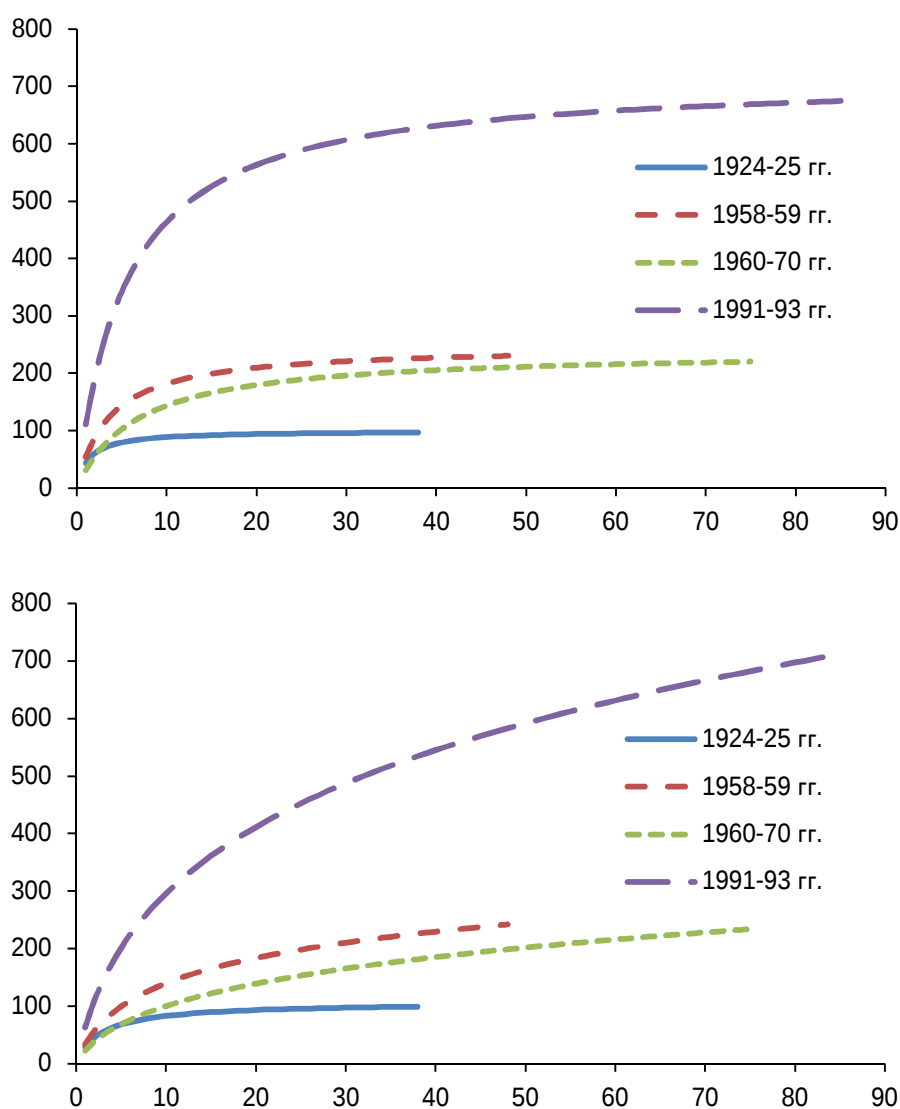


Рисунок 3. Кумулятивные ранжированные (вверху) и пермутированные (внизу) кривые накопленного количества видов в зависимости от количества станций в Печорском море в разные периоды исследований

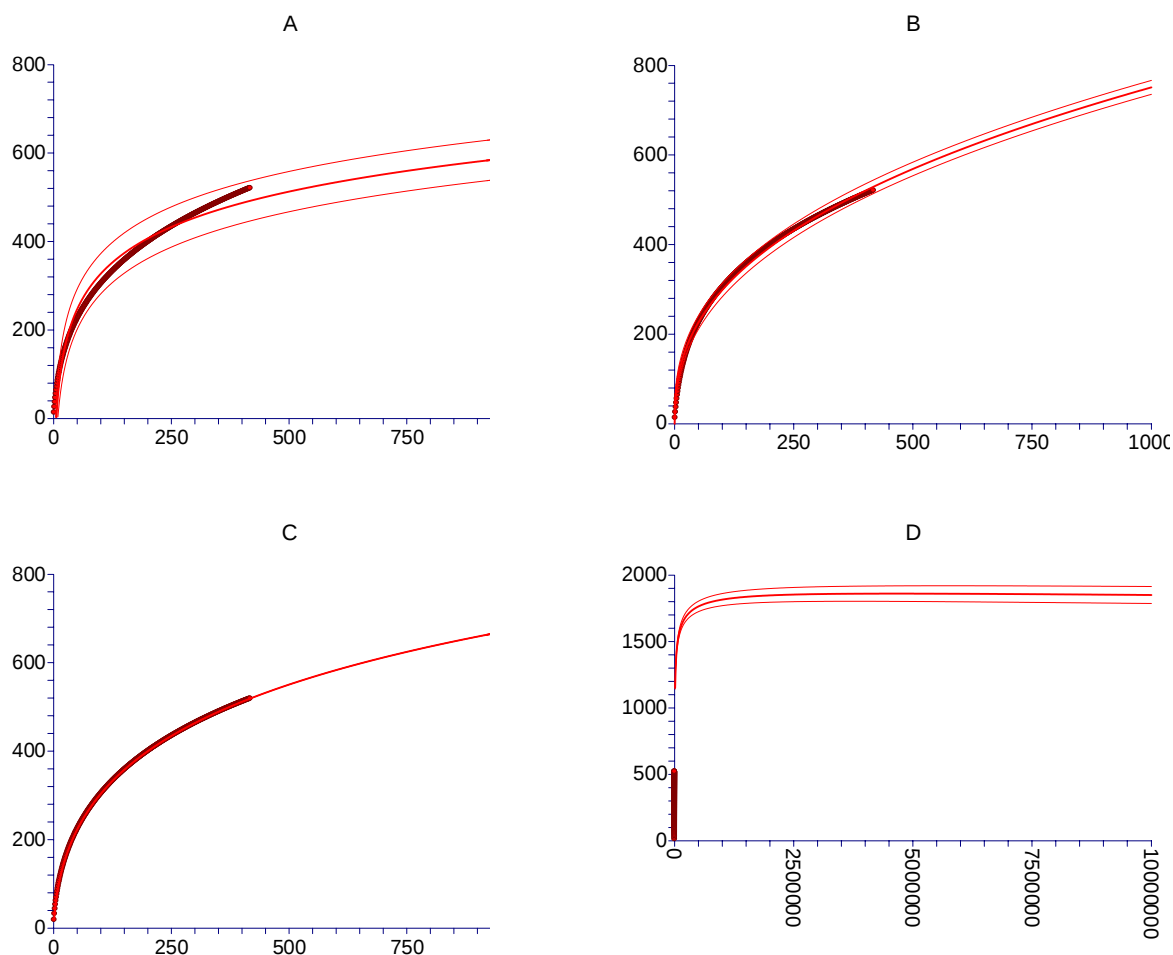


Рисунок 4. Аппроксимация разными функциями пермутационной кривой накопленного количества видов макрозообентоса в зависимости от числа дночерпательных станций в Баренцевом море в 1968-1970 гг.:

А – логарифмическая, В – степенная, С – показательно-степенная, D – показательно-степенная при очень большом количестве проб; жирная линия проведена через эмпирические точки, тонкие линии показывают аппроксимирующие функции и соответствующие 95% доверительные интервалы

Для северо-центральной части Баренцева моря, где в 2003 г. современными орудиями лова на 47 станциях было собрано 235 количественных проб, обработанных полностью в лабораторных условиях, прогнозируемое количество таксонов составляет ~1630 на ~90000 станциях, против 673 таксонов, обнаруженных в реальности.

Интересно, что для близкого по площади района – Медвежинско-Шпицбергенского – опубликованное количество зарегистрированных видов на ~1090 станциях составляет ~1600 (Gulliksen et al., 1999). К сожалению, невозможно сказать, каково было соотношение траловых, дночерпательных и

водолазных сборов на этих станциях, но методы сбора на них были более разнообразны, а облавливаемая площадь – гораздо большей по сравнению с нашими станциями в центральной части моря. Именно поэтому приводимая величина найдена всего лишь по материалам 1090 станций.

Несмотря на правдоподобные результаты моделирования для конечного количества видов в донной фауне с помощью показательно-степенной функции, широкое использование последней затрудняется отсутствием теоретического обоснования положения ее максимума и последующего снижения значений. Можно лишь предположить, что в реальной ситуации уменьшение значений при очень большом количестве станций после достижения максимума может быть результатом чисто физического изъятия наиболее редких видов.

С другой стороны, моделирование конечного числа видов в локальных фаунах или флорах по выборочным данным на основе моделей, учитывающих не только интенсивность сборов, но и влияние факторов среды на биоразнообразие, по-видимому, недостижимо на современном этапе развития науки. Поэтому все современные прогнозные оценки могут иметь только ориентировочный характер.

Таким образом, учитывая, что для каждого из трех примерно одинаковых по площади ($\sim 400000 \text{ км}^2$) районов Баренцева моря (Медвежинско-Шпицбергенского, юго-западного и северо-центрального) известно и прогнозируется ~ 1600 видов зообентоса, можно полагать, что при возможном 50 % перекрытии ареалов в Баренцевом море (площадь $\sim 1500000 \text{ км}^2$) обитает примерно $1600 \cdot 4 \cdot 0.5 = 3200$ (3300 ?) донных беспозвоночных (исключая фораминифер и остракод).

Литература

Антипова Т.В., 1975. Предварительные данные о видовом составе и количественном распределении двустворчатых моллюсков Баренцева моря // Океанология. Т.15. С. 330 - 332.

Галкин Ю.И., 1964. Многолетние изменения в распределении двустворчатых моллюсков в южной части Баренцева моря // Новые исследования планктона и бентоса Баренцева моря. Труды ММБИ. – Л: «Наука». Вып. 6(10). С. 22 - 40.

Дерюгин К.М., 1915. Фауна Кольского залива // Записки Акад. Наук.. 8-ая сер. по физ.-мат. отд. Т. 34. № 1 - 9. 929 С.

Зацепин В.И., 1962. Сообщества фауны донных беспозвоночных Мурманского побережья Баренцева моря и их связь с сообществами Северной Атлантики. Часть 1 // Труды ВГБО. Т. 12. С. 245 - 334.

Зенкевич Л.А., 1963. Биология морей СССР. – М.: Изд. АН СССР. 739 с.

Зенкевич Л.А., 1927. Количественный учет донной фауны Печорского района Баренцева моря и Белого моря // Труды плавучего морск. научн. инст. Вып. 2. С. 3 - 64.

Брызгин В.Ф., Денисенко Н.В., Денисенко С.Г., Калюжный Э.Е., Рыжов В.М., 1981. // Животные и растения Баренцева моря. – Апатиты. Изд. КФ АН СССР. 188 с.

Зенкевич Л.А., 1951. Моря СССР, их фауна и флора. – М.: «Учпедгиз». 368 с.

Кафанов А.И., Жуков В.Е., 1993. Прибрежное сообщество водорослей-макрофитов залива Посъета. – Владивосток: «Дальнаука». 156 с.

Мелецис В.П., 1984. Математическая модель зависимости количества выявленных видов животных от числа проб // Фаунистика, экологические и этологические исследования животных. – Рига. С. 5 - 26.

Наумов А.Д., Бабков А.И., Луканин В.В., Федяков В.В., 1986. Гидрологическая и биоценотическая характеристика Мезенского залива Белого моря // Экологические исследования донных организмов Белого моря. – Л.: Изд. ЗИН АН СССР. С. 64 - 90.

Песенко Ю.А., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: «Наука». 278 с.

Семенов В.Н., 1986. Зообентос. Общие сведения // Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря. – Апатиты: Изд. КФ АН СССР. С. 67 - 71.

Стрельцов В.Е., Агарова И.Я., Гуревич В.И., Павлова Л.Г., 1974. Экологическая структура песчаной литорали в одной из бухт Восточного Мурмана // Донные отложения и биогеоценозы Баренцева и Белого морей – Апатиты: Изд. КФ АН СССР. С. 142-158.

Танасийчук Н.П., 1929. Материалы к познанию фауны Баренцева моря // Часть I. К вопросу о влиянии Нордкапского течения на фауну Кольского залива // Работы Мурманской биологической станции. Т. 3. С. 1 - 23.

Brattegard T., Holthe T., 1997. Distribution of marine, benthic macro-organisms in Norway. – Trondheim: Directorate for nature management. Research report for DN 1997-1. 409 p.

Clarke K.R., Warwick R.M. 2001. Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpolation. 2nd Edition. – Plymouth: PRIMER-E. 168 p.

Galkin Yu.I., 1998. Long-term changes in the distribution of molluscs in the Barents Sea related to the climate // *Berichte zur Polarforschung*. Vol. 287. P. 100 - 143.

Gleason H.A., 1922. On the relation between species and area // *Ecology*. Vol. 3. P. 158 - 162.

Gulliksen B., Palerud R., Brattegard T., Sneli J.-A., 1999. Distribution of marine, benthic macro-organisms in Svalbard (including Bear Island) and Jan Mayen. – Trondheim: Derectorate for nature management. Research report for DN 1999 - 4. 148 p.

Kendall M.A., 1995. Are Arctic soft-sediment macrobenthic communities impoverished? // *Polar Biology*. Vol.16. P. 393 - 399.

List of species of free-living invertebrates of the Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters. Sirenko B.I. (Ed), 2001. // *Exploration of the Fauna of the seas*. – St. Petersburg: Zool. Inst. of RAS. Vol. 51. 129 p.

Preston F.W., 1948. The commonness and rarity of species // *Ecology*. Vol. 29. N 3. P. 254 - 283.