

*На правах рукописи*

**Стратаненко Екатерина Алексеевна**

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ, БИОГЕОГРАФИЯ И РОЛЬ ОФИУР  
(ECHINODERMATA, ORPHUROIDEA) В ДОННЫХ СООБЩЕСТВАХ МОРЕЙ  
РОССИЙСКОЙ АРКТИКИ**

1.5.16. – Гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2022

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук.

**Научный руководитель:** доктор биологических наук, доцент  
**Денисенко Станислав Григорьевич**

**Официальные оппоненты:** **Гебрук Андрей Викторович,**  
доктор биологических наук,  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт океанологии имени П.П. Ширшова Российской академии наук, заместитель директора по научной работе Направления Экология морей и океанов

**Степанов Вадим Георгиевич,**  
кандидат биологических наук,  
Камчатский филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки Тихоокеанский институт географии Дальневосточное отделение Российской академии наук, научный сотрудник лаборатории гидробиологии

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»

Защита состоится «\_\_» \_\_\_\_\_ 2022 года в \_\_\_\_\_ часов на заседании диссертационного совета 24.1.026.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического института РАН, <https://www.zin.ru>

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 20\_\_ г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Петрова Екатерина Анатольевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность и степень разработанности темы.** Российская Федерация имеет самую протяжённую береговую линию вдоль арктических морей, северные берега нашей страны омывают Белое, Баренцево, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское и Чукотское моря. Шельфовая зона арктических морей интенсивно осваивается, здесь проводятся крупномасштабные геологоразведочные работы и добыча полезных ископаемых, растёт поток грузов, перевозимых по Северному морскому пути. В связи с этим возникает необходимость решения проблемы сохранения биоразнообразия рассматриваемого региона, что требует периодического проведения фаунистических и экологических исследований.

Хорошим индикатором и интегратором многолетних изменений окружающей среды является морской зообентос, большинство представителей которого ведёт малоподвижный образ жизни и имеет достаточно длительный жизненный цикл. Существующий фаунистический материал по отдельным группам донных беспозвоночных накоплен за многие годы исследования Арктики и на настоящий момент нуждается в серьёзном обобщении и систематизации.

Одними из весьма обычных и широко распространённых организмов зообентоса являются офиуры, или змеехвостки (*Ophiuroidea*), которые относятся к типу иглокожих (*Echinodermata*). Наиболее полные видовые списки змеехвосток, населяющих северные моря России, были составлены И.С. Смирновым и представлены как в его личных публикациях (Смирнов, 2001), так и в совместных с А.В. Смирновым работах (Смирнов, Смирнов, 1990, 2006 и др.). Данные списки весьма лаконичны, поскольку содержат лишь информацию об отсутствии или присутствии того или иного вида в конкретном море, тогда как географическое распространение в пределах всех арктических морей России и экологические предпочтения змеехвосток подробно не рассматриваются.

Экологическая значимость (роль) офиур в донных сообществах также мало изучена. С одной стороны, крупные скопления офиур могут выступать важным регулятором обилия других беспозвоночных, поскольку зачастую вместе с детритом и взвешенными веществами они потребляют личинок и молодь как планктонных, так и донных гидробионтов. С другой стороны, обнаружение офиур в составе пищевых комков демерсальных рыб и крабов (Templeman, 1982; Живоглядова, 2005, и др.) позволяет предполагать, что они сами могут быть важным кормовым объектом для ряда представителей ихтиофауны и ракообразных. На настоящий момент мы располагаем весьма ограниченными данными об их продукционных возможностях из-за недостаточной информации о темпах их роста, а об избирательности рыб в отношении этих животных вообще ничего не известно.

Таким образом, изучение биоразнообразия, распространения и роли офиур в донных сообществах представляется весьма востребованным для познания донной фауны и экосистем морей российской Арктики в целом.

**Цель и задачи исследования.** Основной целью настоящей работы является описание и анализ биоразнообразия, биогеографического состава и роли офиур в донных сообществах морей российской Арктики.

Для достижения поставленных целей решались следующие задачи:

1. Выявление видового состава фауны офиур северных морей России (Белое, Баренцево, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское);
2. Анализ распространения и условий обитания каждого вида офиур в пределах российской Арктики;
3. Определение биогеографической принадлежности обнаруженных в Арктике видов офиур;
4. Расчёт показателей биоразнообразия и таксономического своеобразие класса *Ophiuroidea* в исследуемых морях;
5. Оценка темпов роста и продолжительности жизни массовых видов змеехвосток в отдельных районах Арктики;
6. Оценка вклада офиур в суммарную биомассу зообентоса, их продукционные характеристики и значимость в питании бентосоядных рыб.

**Научная новизна.** На основе имеющегося коллекционного материала (фонды Зоологического института Российской академии наук), собственных экспедиционных сборов и литературных данных уточнён и детально изучен видовой состав офиур морей российской Арктики.

Для каждого вида змеехвосток построены карты находок и проанализированы закономерности их распределения в зависимости от условий обитания и биогеографической принадлежности.

Впервые проведена разноплановая оценка биоразнообразия офиур для исследуемого региона, установлены аллохтонные и автохтонные тенденции в формировании фауны змеехвосток северных морей России.

Рассчитаны параметры и темпы роста нескольких массовых видов. Выявлена тенденция увеличения продолжительности жизни и замедления темпов роста при переходе из субарктических районов (Баренцево море) в арктические (Лаптевых и Восточно-Сибирское моря).

Выявлены виды, вносящие существенный вклад в биомассу донных сообществ. На основе рассчитанных параметров роста получены величины Р/В-соотношений (отношение продукции к биомассе) для популяций офиур из Баренцева моря как наиболее рыбопродуктивного водоёма российской Арктики.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты, полученные в ходе исследования, существенно расширяют современные знания о формировании биоразнообразия, закономерностях распределения и структурно-функциональной роли офиур (вклад в общую биомассу сообществ и продукционные характеристики) в экосистемах северных морей России. Представленные в работе сведения могут быть использованы при мониторинговых исследованиях функционирования экосистем арктических морей и будут полезны студентам вузов и колледжей при изучении курсов по зоологии, гидробиологии и экологии.

### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Биоразнообразие офиур в морях российской Арктики формируется преимущественно за счёт бореально-арктических видов, и заметно уменьшается при продвижении с запада на восток.

2. Наибольший вклад в общую биомассу донных сообществ также вносят в основном бореально-арктические виды, наиболее часто регистрируемые в рационах бентосоядных рыб.

3. Для офиур, обитающих в арктических морях России, свойственны большая (до 30 лет) продолжительность жизни, невысокие темпы роста и близкая к другим высокоширотным представителям зообентоса скорость оборота биомассы (около 0,3 год<sup>-1</sup>).

**Личный вклад диссертанта.** Автор принимал активное участие во всех этапах выполнения диссертационного исследования: анализ литературы; работа с коллекционным материалом; сбор фактического материала в экспедициях; таксономическая идентификация собранных коллекций; анализ полученных данных и обобщение результатов; формулирование выводов и основных положений, выносимых на защиту; написание текста, редактирование и макетирование тома диссертации.

**Апробация работы.** Материалы настоящего исследования были изложены на конференциях, симпозиумах и семинарах: Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием, приуроченная к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 2016 г.); 5-я международная конференция молодых учёных НАСИ (Санкт-Петербург, 2016 г.); Международная научно-практическая конференция LXX Герценовские чтения (Санкт-Петербург, 2017 г.); Международная конференция «Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем» (Архангельск, 2017 г.); Отчётная научная сессия, посвящённая 185-летию Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, 2017 г.); 20-е Дерюгинские чтения (Санкт-Петербург, 2017 г.); 18-й Российско-Норвежский симпозиум «Влияние изменений экосистемы на промысловые ресурсы в высоких широтах» (Мурманск, 2018 г.); Научная конференция «Зоология беспозвоночных – Новый век» (Москва, 2018 г.); Юбилейная десятая европейская конференция по иглокожим (10th European Conference on Echinoderms) (Москва, 2019 г.); Международная научная конференция «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность» (Севастополь, 2021 г.).

**Публикации.** Всего по теме диссертации опубликовано 12 работ (7 статей и 5 тезисов), из которых 4 статьи – в журналах, индексируемых в международных базах Web of Science и Scopus и рекомендованных ВАК.

**Объём и структура диссертации.** Работа состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка литературы (включает 206 наименований, из которых 76 на иностранных языках) и приложения (26 рисунков). Текст работы изложен на 191 машинописной странице, содержит 67 рисунков и 16 таблиц.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю д.б.н. зав. лаб. Морских исследований Зоологического

института Российской академии наук (ЗИН РАН) С.Г. Денисенко за неоценимую помощь на всех этапах выполнения настоящего диссертационного исследования. Отдельную благодарность хотелось бы выразить к.б.н. И.С. Смирнову, известному специалисту по змеехвосткам, за его ценные советы и рекомендации при освоении систематики этой группы животных. Особую благодарность хочется выразить моим коллегам к.б.н. А.В. Смирнову, к.б.н. С.А. Назаровой, Н.Е. Журавлёвой, Е.Г. Серкиной и всему коллективу лаборатории морских исследований ЗИН РАН за ценные советы, критические замечания и наставления при подготовке рукописи. Благодарю сотрудников Беломорской биологической станции ЗИН РАН и командный состав научного судна «В.В. Кузнецов», при участии которых был собран материал в Печорском море. Выражаю благодарность к.в.н. М.В. Доронину за внимательное прочтение диссертации, критические замечания и полезные рекомендации.

Я выражаю глубокую признательность к.б.н. О.Н. Суслопаровой за постоянную поддержку и большое внимание к настоящей работе.

В исследовании использованы материалы УФК ЗИН РАН № 2-2.20 (<http://www.ckp-rf.ru/usu/73561/>), склерохронологический анализ образцов был выполнен при технической помощи сотрудников ЦКП ЗИН РАН «Таксон» (<http://www.ckp-rf.ru/ckp/3038/>).

Работа выполнена в соответствии с госзаданием НИОКТРАААА-А19-119020690072-9, а также при финансовой поддержке со стороны Российского фонда фундаментальных исследований (грант РФФИ № 18-05-60157 и грант РФФИ и ГФЕН Китая № 19-54-53028).

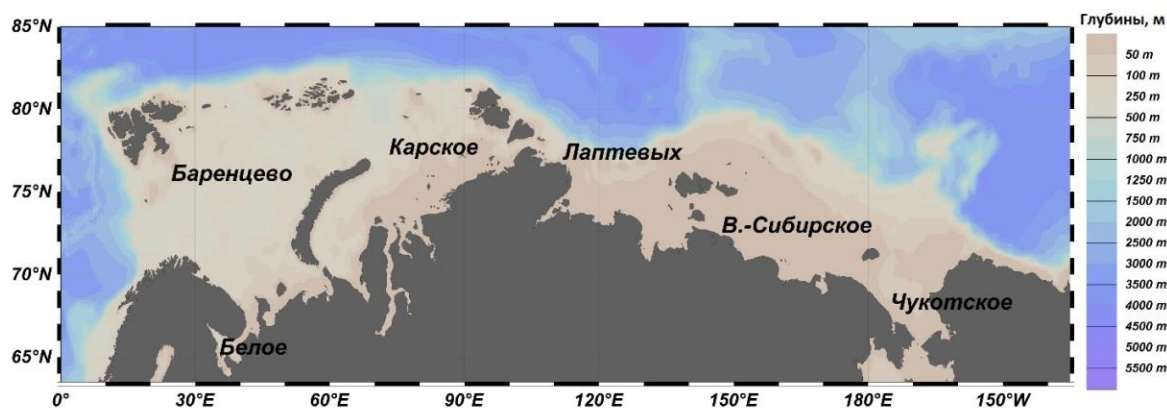
# ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

## Глава 1. Состояние изученности фауны офиур морей российской Арктики

В настоящей главе на основе литературных данных приводятся морфологические характеристики и систематическая структура класса *Orphiuroidea*. Проанализированы опубликованные отечественные и зарубежные источники, посвящённые, в том числе, видовому составу, распространению и биогеографии офиур, встречающихся в пределах морей российской Арктики. Рассмотрены основные публикации по количественному распределению бентоса в арктических морях России с целью выявления наиболее значимых в донных сообществах видов офиур. Особое внимание уделено анализу литературы по исследованию роста змеехвосток.

## Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследования

Ареал настоящего исследования включает в себя моря, омывающие северное побережье Российской Федерации: Белое, Баренцево, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское и Чукотское (Рис. 1.). Глава состоит из пяти подразделов, в которых на основе литературных данных и опубликованных результатов гидрологических исследований приводится информация о рельефе дна рассматриваемых морей, донных осадках, течениях, а также о распределении основных водных масс, придонных температуры и солёности.



**Рисунок 1.** Район исследований.

Здесь и далее на рис. 2, 4-8, 11, 13 на *оси абсцисс* – широта, на *оси ординат* – долгота.

## Глава 3. Материалы и методы

Границы района исследований были определены нами в соответствии с принятыми географическими границами для рассматриваемых морей Северного Ледовитого океана (Денисов, 1970; Атлас Арктики, 1985).

**Материал.** Основным материалом для данного исследования послужили коллекционные сборы офиур, хранящиеся в лаборатории Морских исследований ЗИН РАН (далее: ЛМИ ЗИН РАН). Для работы также привлекался материал, собранный и обработанный лично автором (экспедиции 2017 и 2019 гг.). Дополнительно были изучены и проанализированы опубликованные данные по

иглокожим арктических морей. При составлении сводного списка видов офиур для рассматриваемых морей также учитывались данные отчётов Института Аляски США по Чукотскому морю (Blanchard et al., 2010a, 2010b, 2011; Blanchard, Knowlton 2013a, 2013b, 2014; Blanchard, 2015).

**Общий объём использованного в работе материала.** В работе проанализирован материал за период исследования Арктики с 1870 г. по настоящее время, в сумме более 2700 станций отбора бентосных проб. Для каждой находки в таблицы Excel заносились координаты и гидрологические характеристики мест обнаружения офиур, их численность и биомасса (всего было сделано около 5000 записей).

**Картирование.** Построение карт распространения змеехвосток осуществлялось в программе Ocean Data View 5.4.0, для каждого вида отдельно.

**Биогеографический анализ** проводился с учётом существующих на настоящий момент наиболее известных и принятых представлений о биогеографическом районировании вод северного полушария (Golikov et al., 1990; Жирков, 2004; Мигонov, 2013, и др.).

Построенные карты распространения офиур были сопоставлены с оконтуренными типами ареалов видов для разных биогеографических категорий (Сиренко и др., 2008, 2009a).

**Расчёт показателей биоразнообразия и таксономического своеобразия.**

При выполнении исследования были рассчитаны следующие показатели и коэффициенты:

1. *Родовой коэффициент* (РК) вычислялся как отношение количества видов к общему количеству родов, к которым они относятся. Полученные значения использовались для определения автохтонных и аллохтонных компонент в фаунах рассматриваемых морей (Толмачёв, 1974).

2. Степень изученности (*прогнозируемое количество родов и видов*) находилась посредством логарифмической функции, отражающей зависимость между рангами таксонов и биоразнообразием (Williams, 1947; Голиков, 1976).

3. Показатели *насыщенности видового и родового состава* были получены как отношение разницы между фактическим и прогнозируемым количеством родов/видов к фактическому количеству зарегистрированных родов/видов в конкретном море (Малышев и др., 2000).

4. *Индекс таксономического своеобразия* рассчитывался по формуле:

$$\Delta = \frac{2}{S(S-1)} \sum_{a=1}^{S-1} \sum_{b=a+1}^S W_{a,b}, \quad (1)$$

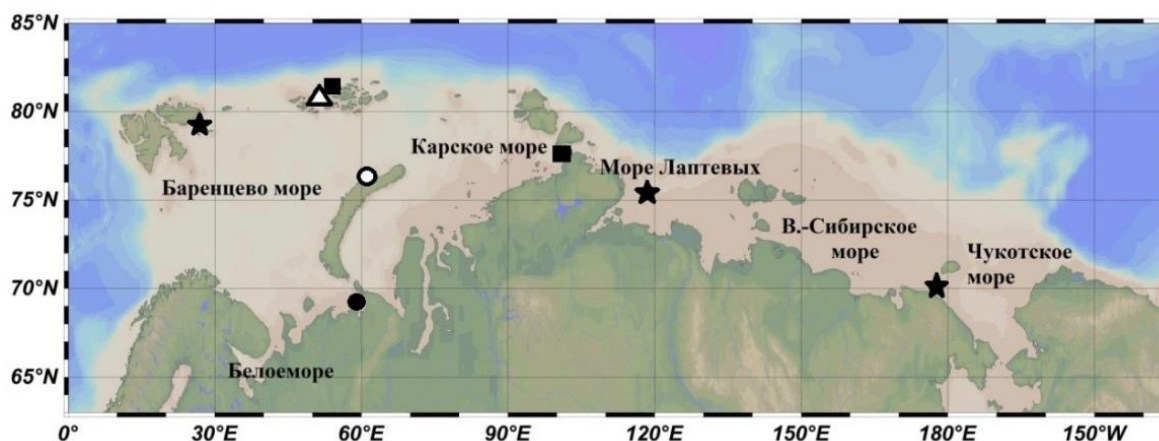
где  $S$  – общее количество видов,  $W$  – таксономическое расстояние между видами  $a$  и  $b$ .

Оценка видового сходства фаун офиур рассматриваемых морей выполнялась путем кластеризации данных в программе PAST 4.04.

**Исследование роста.** Объектами исследования послужили следующие массовые виды змеехвосток: *Ophiacantha bidentata*, *Ophiura robusta*, *O. sarsii*, *Ophiocten sericeum* и *Stegophiura nodosa*, собранные в различных районах



анализируемого региона (Рис. 2). Всего при изучении роста было проанализировано 192 экземпляра.



**Рисунок 2.** Район исследований. *Квадрат* – места сбора проб *Ophiacantha bidentata*; *треугольник* – места сбора проб *Ophiura robusta*; *звёздочка* – места сбора проб *Ophiura sarsii*; *белый кружок* – места сбора проб *Orhiocten sericeum*; *чёрный кружок* – места сбора проб *Stegophiura nodosa*.

Индивидуальный возраст определялся методом подсчёта кольцеобразных ростовых меток на снимках лучевых позвонков (Рис. 3), полученных при помощи сканирующего микроскопа (Quanta-250, FEI Company, Netherlands). В целом для анализа было подготовлено около 700 позвонков, взятых от образцов змеехвосток с разными размерами диска (тело офиуры). На фотоснимках каждого позвонка измеряли ширину кольцеобразных приростов. Измерения проводили вдоль вектора под углом 45°, исходящего от центра луча (Рис. 3), и далее по полученным величинам рассчитывали параметры уравнений роста Гомперца и Берталанфи.



**Рисунок 3.** Фотография позвонка офиуры с метками роста (образец *Ophiura sarsii* из Баренцева моря), сделанная с помощью сканирующего микроскопа. *1* – позвонок офиуры; *C* – центр позвонка (луча); *стрелка* – вектор, вдоль которого проводилось измерение расстояния между кольцами роста. *2* – метки роста на позвонке офиуры.

Уравнения применялись в следующем виде:

$$\text{Берталанфи: } R_t = R_\infty \cdot (1 - e^{-k(t-t_0)}), \quad (2)$$

$$\text{Гомперца: } R_t = R_\infty \cdot e^{\ln(R_0/R_\infty) \cdot e^{-gt}}, \quad (3)$$

где  $R_t$  – расстояние (мкм) от центра луча (позвонка) до возрастной метки (кольца) в конкретный момент времени  $t$  (годы);  $R_0$  – радиус позвонка при  $t = 0$ ;  $R_\infty$  – теоретически предельный радиус луча;  $k$  – константа роста;  $g$  – скорость экспоненциального замедления удельной скорости роста;  $t_0$  – возраст начала роста, в соответствии с данным уравнением;  $e$  – основание натурального логарифма. Параметры уравнения подбирались методом Форда-Валфорда.

Теоретически возможная максимальная продолжительность жизни рассчитывалась по методу, основанному на оценке минимума второй производной скорости роста (Алимов, Казанцева, 2004).

**Структурно-функциональная роль змеехвосток (вклад в общую биомассу сообществ и продукционные характеристики).** Для этих целей использован многолетний массив данных количественных сборов бентоса в арктических морях (архивные данные ЛМИ ЗИН РАН).

Отношение продукции к биомассе ( $P/B$ -соотношение) в популяции офиур было найдено с помощью модели Д. Паули (Pauly, 1980), модифицированной Т. Бреем (Brey, 1999) через показатель естественной смертности в популяциях:

$$\lg(M) = 4,355 - 0,083 \lg(W_\infty) + \frac{6,390W_\infty}{L_\infty^3} + 0,627 \lg(k) - \frac{1190,434}{(T+273)}, \quad (4)$$

где  $M$  – смертность ( $\text{год}^{-1}$ ),  $W_\infty$  – предельная масса особи (кДж),  $L_\infty$  – предельный размер (мм),  $k$  – константа скорости роста в уравнении Бергаланфи,  $T$  – средняя температура окружающей воды ( $^\circ\text{C}$ ).

В качестве дополнения к вышеуказанной модели была использована математическая модель, применяемая для расчёта  $P/B$ -соотношений в популяциях донных беспозвоночных (Brey, 1999):

$$\lg(P/B) = 1,672 + 0,993 \lg\left(\frac{1}{A_{max}}\right) - 0,035 \lg(W_{max}) - \frac{300,447}{(T+273)}, \quad (5)$$

где  $A_{max}$  – максимальный зарегистрированный возраст,  $W_{max}$  – максимальная индивидуальная масса (кДж),  $T$  – температура окружающей воды ( $^\circ\text{C}$ ).

Кроме первых двух достаточно простых моделей, нами были выполнены расчёты  $P/B$ -соотношений по модели, построенной на основе искусственных нейронных сетей (Brey, 2001, 2012), в том числе и для иглокожих. Данная модель учитывает сразу несколько абиотических, таксономических и трофических параметров с бинарными переменными и описывается весьма внушительной по объёму формулой, поэтому мы её здесь не приводим.

Все вычисления величин  $P/B$ -соотношений осуществлялись на примере популяций офиур из Баренцева моря, поскольку оно является наиболее рыбопродуктивным из всех морей рассматриваемого района Арктики.

При необходимости по общепринятым формулам (Лакин, 1990; Hammer, Harper, 2006) вычислялись величины стандартного отклонения анализируемых совокупностей, ошибки средней арифметической, коэффициент корреляции между переменными и доверительные 95 %-ные интервалы регрессий.

## Глава 4. Фауна офиур в морях российской Арктики

### 4.1. Видовой состав

По результатам проведённого исследования в общий список видов змеехвосток рассматриваемых морей нами были включены 26 видов, относящихся по современной классификации к 6 отрядам, 11 семействам и 16 родам (Табл. 1).

**Таблица 1.** Список видов класса Ophiuroidea, обитающих в морях российской Арктики.

Отряд	Семейство	Вид
Euryalida	Gorgonocephalidae	<i>Gorgonocephalus lamarckii</i> (Müller et Troschel, 1842)
		<i>G. eucnemis</i> (Müller et Troschel, 1842) синоним <i>G. caryi</i> (Lyman, 1860)
		<i>G. arcticus</i> Leach, 1819
Ophioscolecida	Ophioscolecidae	<i>Ophioscolex glacialis</i> Müller et Troschel, 1842
Ophiacanthida	Ophiotomidae	<i>Ophiocomina nigra</i> (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)*
	Ophiacanthidae	<i>Ophiacantha bidentata</i> (Bruzellius, 1805)
Amphilepidida	Ophiothrichidae	<i>Ophiothrix fragilis</i> (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)
	Ophiopholidae	<i>Ophiopholis aculeata</i> (Linnaeus, 1767)
	Ophiactidae	<i>Ophiopus arcticus</i> Ljungman, 1867**
	Amphiuridae	<i>Amphiodia craterodmeta</i> H. L. Clark, 1911
		<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828)
		<i>A. torelli</i> Ljungman, 1872
		<i>A. murmanica</i> Djakonov, 1929
		<i>Amphiura sundevalli</i> (Müller et Troschel, 1842)
<i>A. borealis</i> (G. O. Sars, 1872)		
Ophiurida	Ophiuridae	<i>Ophiocten sericeum</i> (Forbes, 1852)
		<i>O. gracilis</i> (G. O. Sars, 1872)*
		<i>O. affinis</i> Lütken, 1858
		<i>Ophiura robusta</i> (Ayres, 1852)
		<i>O. maculata</i> (Ludwig, 1886)
		<i>O. albida</i> Forbes, 1839
		<i>O. sarsii</i> Lütken, 1855
	Ophiopyrgidae	<i>Amphiophiura pachyplax</i> Djakonov, 1954*
		<i>Ophiopleura borealis</i> Danielssen et Koren, 1877
		<i>Stegophiura nodosa</i> (Lütken, 1855)
Ophiroleucida	Ophiroleucidae	<i>Ophiostriatus striatus</i> (Mortensen, 1933)

*Примечание.* (\*) Виды, указанные по данным зарубежных отчётов, но обнаружение которых в морях российской Арктики требует дополнительных подтверждений.

(\*\*) В единой базе данных видов морских животных (World Register of Marine Species: [сайт]. URL: [www.marinespecies.org](http://www.marinespecies.org)) статус принадлежности данного вида к тому или иному семейству не определён. В связи с чем в данной работе мы относим вид *Ophiopus arcticus* к семейству Ophiactidae, придерживаясь классической систематики (Дьяконов, 1954).

Данные о находках видов, приведённых в Табл. 1, извлечены из каталога коллекционных сборов либо из литературных источников с указанием точных мест их обнаружения. Ранее, по литературным сведениям (Смирнов, 2001), для

морей российской Арктики был приведён список из 30 видов, большее число которых (28) также указывает и А.М. Дьяконов (1954). Наблюдаемое несоответствие, по всей видимости, связано с включением названными авторами в общие списки видов, которые в действительности не обитают в пределах рассматриваемой акватории, но, предположительно, могут быть там обнаружены.

#### 4.2. Основные характеристики, распространение и условия обитания

В данном подразделе приводятся основные морфологические характеристики каждого вида. На основе проанализированного и обработанного нами материала построены карты распространения видов в границах арктических морей России, кратко даётся информация об их биогеографической принадлежности и условиях обитания.

Установлено, что из 26 видов офиур, представленных в фауне исследуемых морей, 12 являются редкими, поскольку их находки обнаружены только в Баренцевом море (*Gorgonocephalus lamarckii*, *Ophiocomina nigra*, *Ophiothrix fragilis*, *Amphipholis squamata*, *A. torelli*, *A. murmanica*, *Amphiura borealis*, *Ophiocten gracilis*, *O. affinis* и *Ophiura albida*), Чукотском море (*Amphiophiura pachyplax*) и море Лаптевых (*Ophiostriatus striatus*). Оставшиеся 14 видов обитают сразу в нескольких морях.

Наиболее часто в границах морей российской Арктики встречаются виды *Ophiacantha bidentata* (Рис. 4) и *Ophiocten sericeum* (Рис. 5).

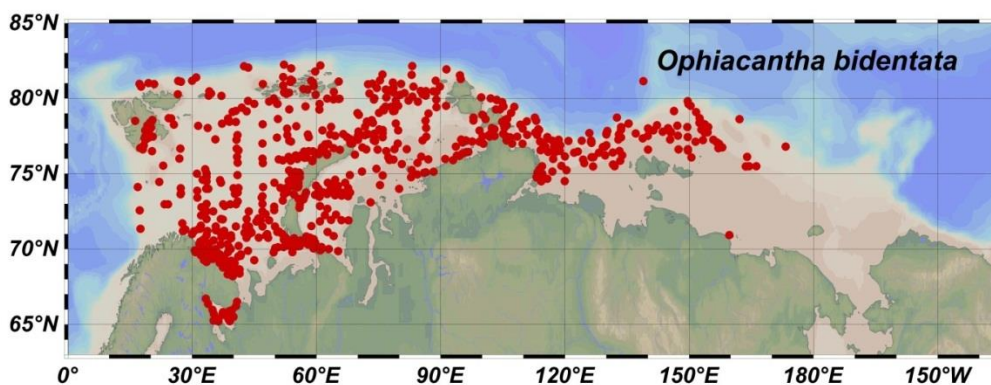


Рисунок 4. Распространение находок *Ophiacantha bidentata* в морях российской Арктики.

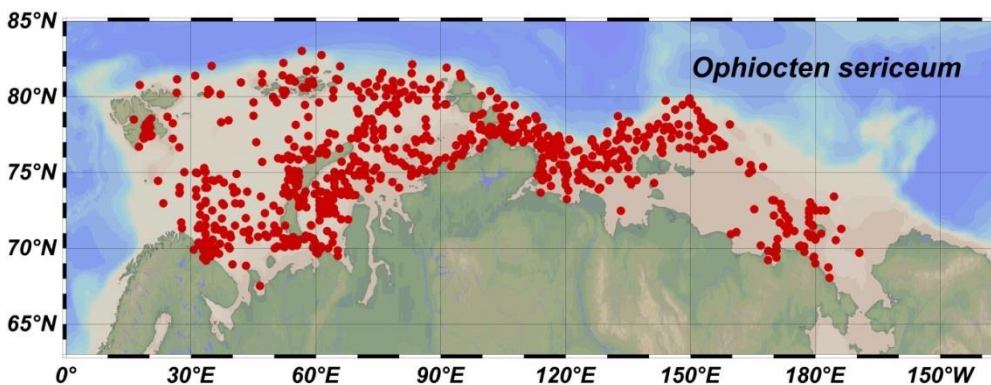


Рисунок 5. Распространение находок *Ophiocten sericeum* в морях российской Арктики.

При этом во всех без исключения морях отмечены только два вида – *Gorgonocephalus arcticus* (Рис. 6) и *Stegophiura nodosa* (Рис. 7).

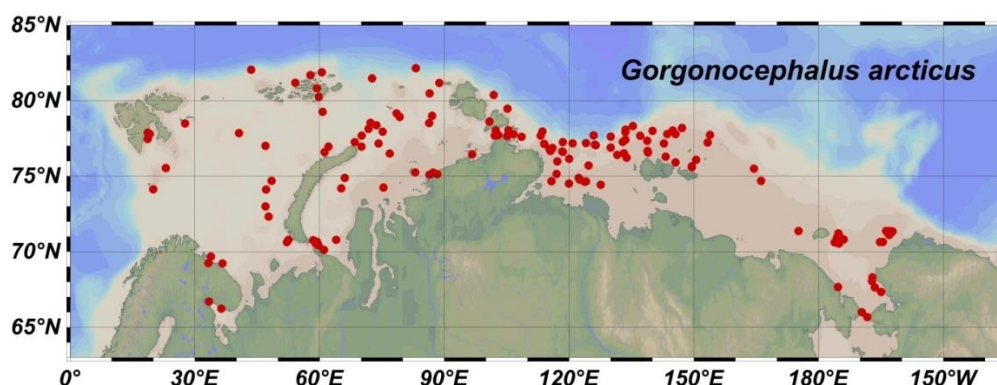


Рисунок 6. Распространение находок *Gorgonocephalus arcticus* в морях российской Арктики.

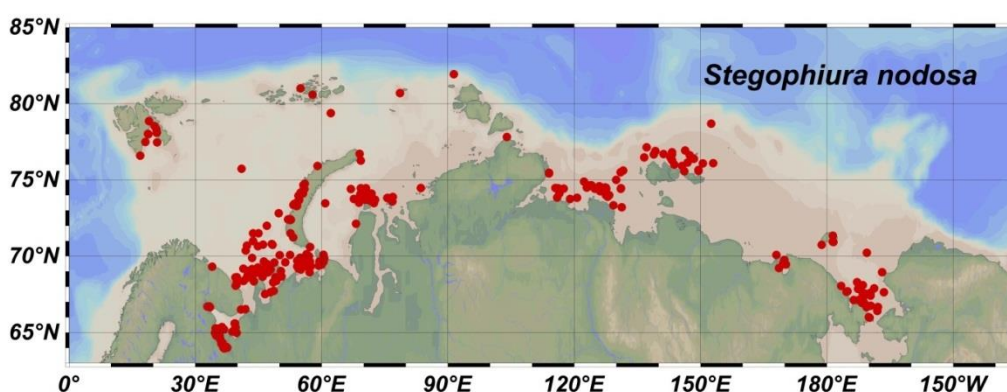


Рисунок 7. Распространение находок *Stegophiura nodosa* в морях российской Арктики.

Анализ распределения находок офиур в северных морях России (Рис. 8) позволяет предположить, что их встречаемость, вероятно, находится в тесной зависимости от распределения придонной солёности. В наиболее распреснённых районах сибирских морей (юго-восточная часть моря Лаптевых и юго-западная часть Восточно-Сибирского моря) змеехвостки практически не отмечаются.

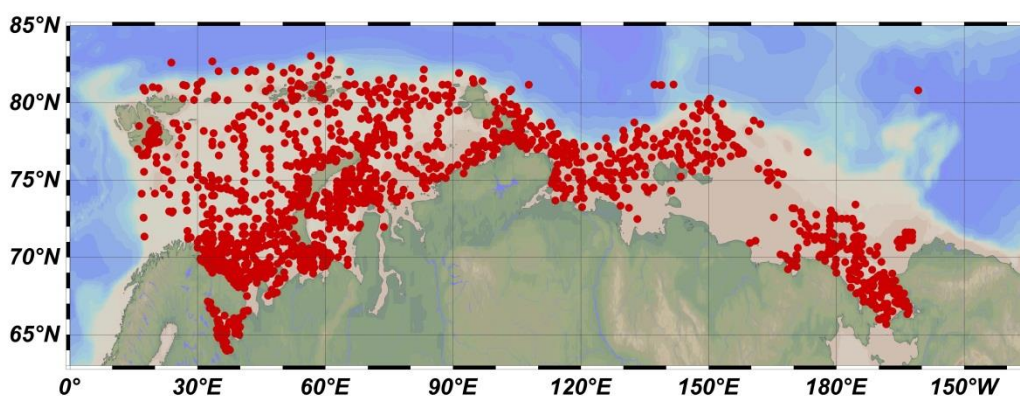


Рисунок 8. Распространение находок офиур в морях российской Арктики.

Немаловажными факторами, сдерживающими расселение отдельных видов в пределах всего изучаемого района, являются также температурные условия обитания, донные осадки и глубина.

Змеехвостки, характерные для субтропической и бореальной Атлантики (*Gorgonocephalus lamarckii*, *Ophiocomina nigra*, *Ophiothrix fragilis*, *Amphiura borealis*, *Ophiosten affinis*, *O. gracilis*, *Ophiura albida*), так же как и широко распространённый тропическо-бореальный вид *Amphipholis squamata*, встречаются только в Баренцевом море, в районах наиболее сильного влияния тёплого атлантического течения, при положительной температуре и высокой солёности. Избирательность в отношении температуры и солёности при расселении проявляют также офиуры *Ophiopus arcticus* и *Amphipholis torelli*.

Бореальные тихоокеанские элементы (*Amphiodia craterodmeta*, *Ophiura maculata*, *Amphiophiura pachyplax*) в наших северных морях обитают в районах наибольшего влияния тихоокеанских водных масс (южная часть Чукотского моря и локально в проливе Лонга) при придонной температуре не ниже  $-0,8^{\circ}\text{C}$ .

Змеехвостки *Ophiosten sericeum*, *Ophiacantha bidentata*, *Stegophiura nodosa* являются одними из наиболее распространенных в Арктике видов, однако для расселения предпочитают определённые типы донных осадков, в первых двух случаях это илы, в последнем – пески.

Виды *Ophioscolex glacialis* и *Ophiopleura borealis* чаще встречаются в глубоководных районах своего ареала на илистых осадках. *Ophiostriatus striatus* является батимально-абиссальным представителем донной фауны, и его находки в наших морях приурочены к глубинам около 700 м и более.

Единственный экземпляр *Amphipholis murmanica* был найден в Кольском заливе Баренцева моря на глубине 20 м в зарослях литотамниона.

Оставшиеся 6 видов обитают в арктических морях России в достаточно широком диапазоне глубин, температуры и солёности. В отношении осадков у них также строгих предпочтений не наблюдалось.

## **Глава 5. Биоразнообразие офиур и биогеографические категории**

Проанализированный нами обширный материал позволил уточнить и сформировать сводный список видов офиур, встречающихся в каждом из исследуемых морей. Наибольшее число видов характерно для Баренцева моря – 22, наименьшее – для Белого (5 видов). В Карском море обитает 12 видов змеехвосток, в море Лаптевых – 13, в Восточно-Сибирском и Чукотском морях – по 10.

### **5.1. Таксономическая структура**

Офиуры в границах исследуемой акватории представлены в основном отрядами Ophiurida и Amphilepidida – 10 и 9 видов соответственно. Наиболее крупные семейства – Ophiuridae (7 видов) и Amphilepididae (6 видов). В составе фауны преобладают монотипические роды (69 % от общего числа родов). Роды с двумя и более видами составляют всего 31 %, включая при этом 58 % всех видов. Самые крупные роды – *Amphiura* (2 вида), *Gorgonocephalus* (3 вида), *Amphipholis* (3 вида), *Ophiosten* (3 вида) и *Ophiura* (4 вида).

Таксономические показатели, характеризующие биоразнообразие офиур исследуемых морей Арктики, приведены в Табл. 2.

Наибольшее число родственных видов и родов в семействах и отрядах наблюдается в Чукотском море, значение индекса таксономического своеобразия для него было наименьшим (Табл. 2). В Белом море все отряды, семейства и роды представлены только одним видом, отсутствие родственных связей на всех таксономических уровнях позволяет рассматривать его фауну как наиболее своеобразную, отличную от фауны других морей по таксономической структуре.

**Таблица 2.** Таксономическая структура фауны Ophiuroidea в арктических морях России.

Таксоны и показатели	Моря					
	Б е л о е	Баренцево	К а р с к о е	Лаптевых	В.-Сибирское	Чукотское
Отряды	4	5	5	6	5	3
Семейства	5	10	8	9	6	5
Роды	5	13	10	11	9	8
Виды	5	22	12	13	10	10
Ожидаемое количество родов (G")	<b>5,1</b>	<b>15,3</b>	<b>10,1</b>	<b>11,2</b>	<b>8,6</b>	<b>7,8</b>
Ожидаемое количество видов (S")	<b>5,7</b>	<b>17,9</b>	<b>11,6</b>	<b>12,8</b>	<b>9,8</b>	<b>9,0</b>
Индекс таксономического своеобразия	3,9±1,9	3,6±0,9	3,7±1,2	3,7±1,2	3,6±1,4	3,5±1,3
Насыщенность <b>родового</b> состава	-0,02	-0,18	-0,01	-0,02	0,04	0,03
Насыщенность <b>видового</b> состава	-0,14	0,19	0,03	0,02	0,02	0,10
Родовой коэффициент (РК)	1,00	1,69	1,20	1,18	1,11	1,25

Расчётные значения видовой насыщенности (Табл. 2) указывают на то, что фауну Баренцева и Чукотского морей на видовом уровне определяют преимущественно автохтонные (аборигенные) виды. В Карском, Лаптевых и Восточно-Сибирском морях аллохтонные тенденции (вселение видов из соседних морей с более богатой фауной) практически уравнивают автохтонные. В Белом море однозначно преобладают аллохтонные тенденции формирования фауны, что подтверждают и соотношения общего числа видов и родов (самый низкий показатель РК). Высокие значения родового коэффициента, полученные для Баренцева и Чукотского морей, в противоположность остальным, скорее всего, обусловлены близостью этих водоёмов к атлантическому и тихоокеанскому центрам видообразования соответственно.

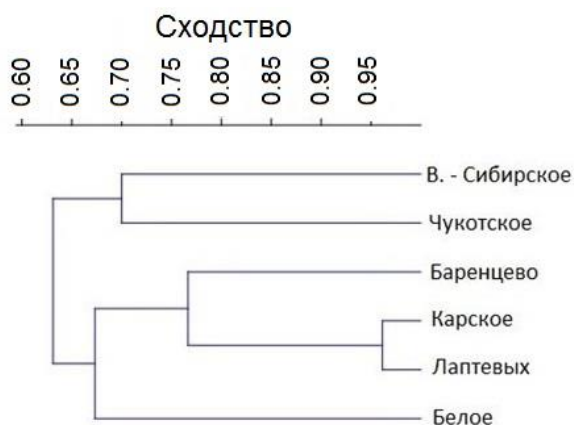
На уровне рода соотношение автохтонных и аллохтонных тенденций в формировании фауны офиур описываемых морей определялось по показателю насыщенности родового состава. Положительные значения данного показателя наблюдаются в Восточно-Сибирском и Чукотском морях (Табл. 2) и могут свидетельствовать о преобладавших здесь в прошлом автохтонных тенденциях в развитии фауны. По мнению А.М. Дьяконова (1945), современная фауна иглокожих арктических морей была сформирована за счёт миграции видов в послеледниковый период главным образом из Северной Пацифики через Берингов пролив. Исходя из этого, можно предположить, что Восточно-Сибирское и Чукотское моря, находящиеся наиболее близко к Тихому океану, в послеледниковый период служили основным центром расселения

представителей тихоокеанских по происхождению родов класса Ophiuroidea в Арктике. В связи с этим можно говорить, что родовая бедность морей Белого, Баренцева, Карского и Лаптевых (насыщенность родового состава  $-0,01 \dots -0,18$ , см. Табл. 2), вполне закономерна и обусловлена в первую очередь их удалённостью от Тихого океана.

### 5.2. Сходство фаун офиур в арктических морях России

Наибольшее сходство на видовом уровне отмечается между морями Карским и Лаптевых (коэффициент Чекановского-Серенсена = 0,96), близкую связь фаун этих морей также подтверждает коэффициент Кульчинского (0,96).

По результатам кластерного анализа в пределах исследуемого района Арктики чётко выделяются две группы фаун – западная (Белое, Баренцево, Карское и море Лаптевых) и восточная (Восточно-Сибирское и Чукотское моря) (Рис. 9).



**Рисунок 9.** Дендрограмма сходства фаун офиур арктических морей России.

### 5.3. Биогеографический состав

По конфигурации видовых ареалов фауна змеехвосток морей российской Арктики разделяется на 11 биогеографических групп.

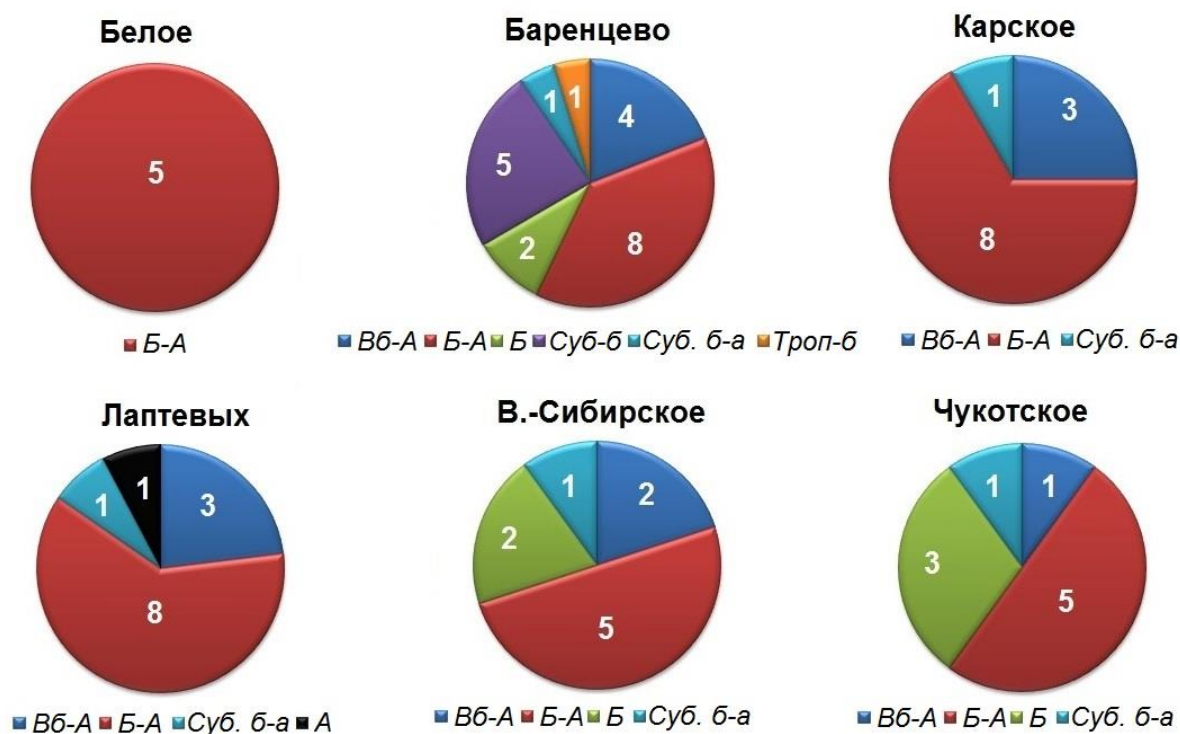
Основную долю (28 %) фауны офиур арктических морей России составляют широко распространённые бореально-арктические виды. Высокобореально-арктические, бореальные и субтропическо-бореальные виды представлены в равном соотношении (по 20 %), на долю арктических, субтропическо-арктических и тропическо-бореальных видов приходится по 4 % всего видового списка змеехвосток. Виды с атлантическим типом ареала составляют 40 % общего количества видов, тогда как доля тихоокеанских элементов не превышает 12 %.

Наибольшее количество биогеографических групп характерно для Баренцева моря. Здесь наряду с бореально-арктическими и высокобореально-арктическими видами также встречаются элементы бореальной, субтропическо-бореальной и тропическо-бореальной фаун. Наименее разнообразна в биогеографическом отношении фауна Белого моря (Рис. 10). Общее соотношение биогеографических групп по морям указывает на то, что наиболее схожи между собой фауны морей Карского и Лаптевых, а также Восточно-Сибирского и Чукотского. Во всех морях представлены преимущественно



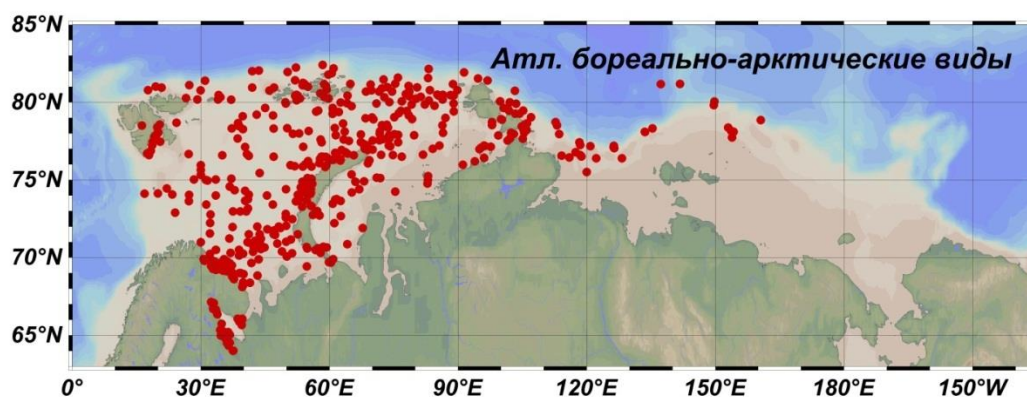
бореально-арктические формы. Единственный арктический вид (*Ophiostriatus striatus*) в границах исследуемых морей обнаружен только на материковом склоне моря Лаптевых (Рис. 10).

Элементы бореальной фауны локализованы в Баренцевом (атлантические виды) и Чукотском морях (тихоокеанские виды), тихоокеанские бореальные формы также встречаются в Восточно-Сибирском море (пролив Лонга). Тропическо-бореальные и субтропическо-бореальные виды в наши моря проникают из Атлантики и отмечаются только в западных районах Баренцева моря, где наиболее сильно проявляется влияние тёплых атлантических вод.



**Рисунок 10.** Биogeографический состав фауны офиур исследуемых морей. *А* – арктические виды; *Б-а* – бореально-арктические; *Вб-а* – высокобореально-арктические; *Б* – бореальные; *Суб-б* – субтропическо-бореальные; *Суб.б-а* – субтропическо-арктические; *Троп-б* – тропическо-бореальные. Цифры на диаграммах соответствуют числу видов.

Атлантические бореально-арктические виды (*Ophioscolex glacialis*, *Ophiura robusta*) сосредоточены в западном секторе Арктики, восточный предел их распространения, вероятно, находится в Восточно-Сибирском море, к северу, северо-западу от Новосибирских островов (Рис. 11). Ареал атлантического высокобореально-арктического вида (*Ophiopleura borealis*) также ограничен северо-западной частью Восточно-Сибирского моря (см. рис. 4.2.19 в тексте Диссертации).



**Рисунок 11.** Находки атлантических бореально-арктических видов.

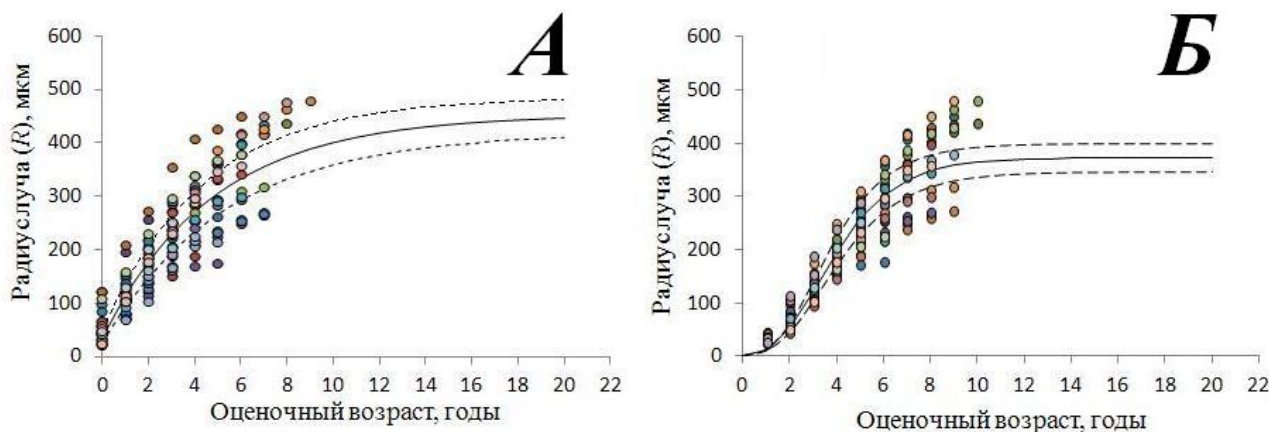
Таким образом, общий характер распределения атлантических бореально-арктических и тихоокеанских бореальных форм в пределах исследуемого района в определённой степени подтверждает обсуждаемое в литературе предположение о возможном существовании биогеографической границы в Восточно-Сибирском море (Несис, 1983; Golikov, Skarlato, 1989, и др.).

### **Глава 6. Рост массовых видов офиур в морях российской Арктики**

В данной главе приводятся результаты вычислений параметров роста и максимальной продолжительности жизни для пяти массовых видов змеехвосток, обитающих в арктических морях (см. здесь «Материалы и методы»).

Сопоставление размеров дисков (тела животного) и количества видимых меток роста на лучевых позвонках показало, что во многих случаях одно и то же количество возрастных меток наблюдается у особей с разными размерами диска. Учитывая данный факт, для привязки меток роста к конкретному возрасту нами применялась математическая подгонка кривых роста с помощью итерационной надстройки Microsoft Excel – SOLVER.XLAM. Таким способом при зафиксированных значениях  $R_0$ ,  $k$  и  $g$  находились реальные значения  $t_0$  и  $R_0$  для уравнений Гомперца и Берталанфи (см. здесь «Материалы и методы», раздел *Исследование роста*).

Наиболее предпочтительным для моделирования роста офиур при исследовании оказалось уравнение Гомперца, поскольку при построении кривых роста начальная точка кривой во всех случаях совпадала с нулевым значением радиуса луча, а для уравнения Берталанфи она была сдвинута в пределах 40-600 мкм (Рис. 12). Кроме того, при нахождении теоретически предельного радиуса для уравнения Берталанфи по методу Форда-Валфорда нередко получались слишком завышенные значения. Ещё один недостаток применения уравнения Берталанфи проявился при расчёте значений максимальной продолжительности жизни – параметры уравнения Берталанфи оказались непригодными для данной оценки. Уравнение Гомперца, в свою очередь, прекрасно работало для всех анализируемых выборок.



**Рисунок 12.** Кривые роста *Ophiocten sericeum* для Баренцева моря (взято в качестве примера). **А** – построены по уравнению Берталанфи при  $t_0 = -0,57 \pm 0,06$ , **Б** – построены по уравнению Гомперца. Пунктиром на графике указаны 95 %-ные доверительные интервалы.

По результатам исследования было обнаружено, что в пределах Баренцева моря разные виды в популяциях змеехвосток в среднем живут около 10 лет (*Ophiacantha bidentata* в районе ЗФИ – 7-10 лет, *Stegophiura nodosa* в Печорском море – 9-10 лет, *Ophiura robusta* в районе ЗФИ – 7-10 лет, *O. sarsii* у Шпицбергена – 12-13 лет, *Ophiocten sericeum* у Новой Земли – 7-10 лет). В сибирских морях – Лаптевых и Восточно-Сибирском – продолжительность жизни офиур составляет более 15 лет (*O. bidentata* в районе пролива Вилькицкого – 10-15 лет; *O. sarsii* в море Лаптевых – 25-26 лет, в Восточно-Сибирском – 29-30 лет).

Темпы роста в значительной степени отличаются как в разных морях, так и между видами. При этом практически для всех видов характерна быстрая фаза роста в течение первых 6-8 лет, после чего их рост замедляется.

Сравнение темпов роста и продолжительности жизни *O. sarsii* в пределах Арктики показывает, что наиболее быстро эти офиуры растут в Баренцевом море (константа скорости роста Берталанфи ( $k$ ) =  $0,20 \pm 0,02$ , константа замедления скорости роста Гомперца ( $g$ ) =  $0,35 \pm 0,03$ ). Далее при продвижении на восток наблюдается постепенное снижение скорости роста (в море Лаптевых  $k$  =  $0,08 \pm 0,01$ ,  $g$  =  $0,16 \pm 0,01$ ; в Восточно-Сибирском море  $k$  =  $0,07 \pm 0,002$ ,  $g$  =  $0,15 \pm 0,004$ ). Продолжительность жизни при этом увеличивается от 12 лет в Баренцевом море до 28 и 30 лет в морях Восточно-Сибирском и Лаптевых соответственно. Аналогичная закономерность также отмечена при сопоставлении результатов анализа роста *O. bidentata* из Баренцева моря и пролива Вилькицкого. Тенденция увеличения продолжительности жизни и замедления темпов роста при переходе из субарктических районов (Баренцево море) в арктические (Лаптевых и Восточно-Сибирское моря) характерна для многих видов беспозвоночных, в том числе и для иглокожих (Brey, Clarke, 1993; Реск 2016), и может быть объяснена зависимостью показателей роста от условий среды, в частности – от температуры.

Полученные соотношения индивидуальной массы и размеров особей *O. bidentata*, *S. nodosa*, *O. sarsii*, *O. robusta* и *O. sericeum* в исследуемых популяциях в целом указывают на одинаковый характер аллометрического роста офиур. Значения показателей степени в данных уравнениях были довольно

близки и составили –  $2,639 \pm 0,220$  и  $2,676 \pm 0,354$  для *O. bidentata*,  $2,723 \pm 0,093$  для *S. nodosa*,  $2,595 \pm 0,088$  для *O. sarsii*,  $3,024 \pm 0,319$  для *O. robusta* и  $2,425 \pm 0,150$  для *O. sericeum*. Таким образом, во всех случаях можно говорить о наличии тенденции к уплощению диска офиур по мере их роста (коэффициент меньше или почти равен 3).

## Глава 7. Структурно-функциональная роль офиур в донных сообществах

### 7.1. Распределение биомассы офиур и её доля в общей биомассе зообентоса

Наиболее высокая доля биомассы офиур в сообществах характерна для участков дна, расположенных вблизи юго-восточных берегов архипелага Шпицберген (от 40 до 85 %). Локально высокие биомассы змеехвосток отмечаются в северо-восточной части Баренцева моря (около 60 %), в Карском море – в пределах желоба Святой Анны (более 80 %) и Новоземельского желоба (40-50 %), к северо-востоку от архипелага Северная Земля (до 100 %) (Рис. 13).

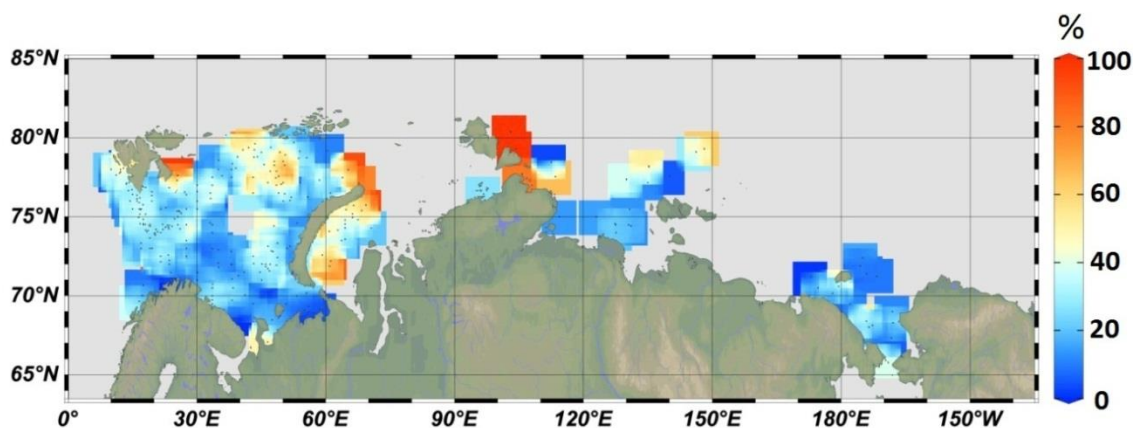


Рисунок 13. Доля биомассы офиур от общей биомассы бентоса в северных морях России. Шкала – доля биомассы (в процентах).

Из 26 змеехвосток, встречающихся в пределах арктических морей России, высокие биомассы формируют следующие десять видов: *Gorgonocephalus arcticus*, *G. eucnemis*, *Ophioscolex glacialis*, *Ophiacantha bidentata*, *Ophiopholis aculeata*, *Ophiocten sericeum*, *Ophiura robusta*, *O. sarsii*, *Ophiopleura borealis* и *Stegophiura nodosa*.

Крупная змеехвостка *G. arcticus* является доминирующим видом донных сообществ в центральной части Баренцева моря и у северной оконечности Новой Земли, а также в юго-восточной части Карского моря и у восточных берегов архипелага Северная Земля. Другой вид из этого же рода – *G. eucnemis* формирует наиболее значимые биомассы в южных районах Чукотского моря. Вид *O. glacialis* отмечается в комплексе доминант в биоценозах центрального глубоководного района Баренцева моря. *Ophiacantha bidentata* входит в число доминирующих видов в северо-центральных глубоководных районах Баренцева моря и у северной кромки шельфа моря Лаптевых. Змеехвостка *O. aculeata* в больших количествах характерна для сообществ западных районов Баренцева

моря, а также районов, расположенных к западу от архипелага Новая Земля. *Ophiocten sericeum*, несмотря на своё широкое распространение в пределах всех исследуемых морей, образует высокие биомассы только у юго-восточных берегов Шпицбергена и локально – в открытой части моря Лаптевых. Наиболее высокие биомассы *O. robusta* отмечаются у берегов Шпицбергена, у Кольского полуострова и к востоку от него, а также в заливах и губах Белого моря. *Ophiura sarsii* входит в число доминирующих видов сообществ в Баренцевом море (вдоль западной его границы), в центральном районе моря Лаптевых, в проливе Лонга и в юго-западных районах Чукотского моря. *Ophiopleura borealis*, так же как и *O. bidentata*, встречается преимущественно в глубоководных районах исследуемых морей – в центральных, северо-западных и северо-восточных районах Баренцева моря, в желобе Святой Анны, Новоземельском желобе, проливе Вилькицкого, на материковом склоне моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря. *Stegophiura nodosa* образует поселения с высокой биомассой в южных мелководных районах Баренцева моря.

## 7.2. Роль офиур в питании бентосоядных рыб

Найденные, по литературным данным, зависимости доли офиур в рационах дальневосточных камбал от летней температуры воды на глубине 50 м (Лучин, 2008) свидетельствуют о том, что этот показатель на 70-75 % обусловлен вариациями температуры воды. Исходя из этого, предварительно можно заключить, что в более тёплых водах камбалы потребляют офиур в меньших количествах, а в холодных – в больших. И причиной этого может быть повышенная потребность рыб как холоднокровных животных в карбонате кальция, который быстро растворяется в холодных водах и медленно – в тёплых.

В таком случае возникает вопрос: если офиуры – не случайный компонент в пищевом рационе бентосоядных рыб, то в каких количествах первые могут воспроизводить сами себя и достаточно ли этого для их постоянных потребителей? Ответ на поставленный вопрос может быть получен посредством вычислений *P/B*-соотношения (отношения продукции к биомассе) в популяциях офиур.

В ходе исследования было обнаружено, что скорость оборота биомассы офиур в Баренцевом море в среднем составляет **0,297**. Данное значение, особенно с учётом статистических ошибок, достаточно близко к *P/B*-соотношению, полученному для всего зообентоса Баренцева моря в целом, и свидетельствует о том, что биоресурсы офиур в водоёме воспроизводятся примерно с такой же скоростью, что и биоресурсы всех остальных гидробионтов, потребляемых бентосоядными рыбами. Таким образом, можно предположить, что змеехвостки являются не случайным компонентом в рационе питания рыб. Поэтому в дальнейшем следует уделять большее внимание оценкам количественной и видовой представленности офиур в донных сообществах при рыбохозяйственных и общеэкологических мониторинговых исследованиях.

## ВЫВОДЫ

1. Фауна змеехвосток исследуемых морей российской Арктики насчитывает 26 видов, которые, по современной классификации, относятся к 6 отрядам, 11 семействам и 16 родам. Наибольшим разнообразием и таксономической представленностью офиур характеризуется Баренцево море, наименьшим – Белое.

2. В пределах исследуемого района Арктики закономерно выделяются две группы фаун – западная (моря Белое, Баренцево, Карское и Лаптевых) и восточная (Восточно-Сибирское и Чукотское моря). Наибольшее сходство на видовом уровне наблюдается между Карским морем и морем Лаптевых. Фауна Белого моря является обеднённой фауной Баренцева моря и значительно отличается от неё вследствие своего ограниченного сообщения с последним.

3. Змеехвостки в северных морях России представлены 11 биогеографическими группами, из которых наиболее обычны и повсеместно встречаются преимущественно бореально-арктические формы. Виды с атлантическим типом ареала, включая бореальные, локализованы преимущественно в западном секторе Арктики. Тихоокеанские бореальные виды, западнее Восточно-Сибирского моря (пролив Лонга) не встречаются. Единственный элемент арктической группы (*Ophiostriatus striatus*) характерен только для глубоководных районов моря Лаптевых.

4. Наиболее высокие биомассы в рассматриваемых морях формируют следующие виды: *Gorgonocephalus arcticus*, *G. eucnemis*, *Ophioscolex glacialis*, *Ophiacantha bidentata*, *Ophiopholis aculeata*, *Ophiocten sericeum*, *Ophiura robusta*, *O. sarsii*, *Ophiopleura borealis* и *Stegophiura nodosa*.

5. Для линейного роста исследованных офиур характерна ускоряющаяся фаза, длящаяся на протяжении первых 6-8 лет с последующим замедлением. Наиболее быстрый рост и наименьшая продолжительность жизни отмечена для популяций, которые обитают в зонах наиболее сильного влияния тёплых атлантических вод.

6. Использование уравнения Гомперца более предпочтительно для моделирования роста изученных офиур по сравнению с уравнением Берталанфи. Вычисления параметров последнего часто дают неадекватные результаты в виде завышенных значений теоретически предельных размеров, что делает невозможной оценку максимальной продолжительности жизни по величинам второй производной. Примерно 10 % исходных для вычислений измерений не поддаются анализу по рекуррентным зависимостям методом Форда-Валфорда.

7. Биоресурсы офиур в Баренцевом море воспроизводятся примерно с такой же скоростью, что и биоресурсы всех остальных гидробионтов, потребляемых бентосоядными рыбами. Величины *P/B*-соотношения, полученные для популяций из Баренцева моря, показывают, что змеехвостки продуцируют органическое вещество в количествах, равных среднегодовой биомассе, примерно за три года. Значимость офиур как кормового ресурса для донных рыб может определяться их массовой представленностью в зообентосе при отсутствии других объектов питания.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК

1. **Стратаненко, Е.А.** Биоразнообразие офиур в арктических морях России / **Е.А. Стратаненко, С.Г. Денисенко** // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. – 2017. – № 46. – С. 194–199.
2. **Стратаненко, Е.А.** Сравнительный анализ роста и продолжительности жизни офиуры *Ophiacantha bidentata* Retzius 1805 (Echinodermata, Ophiuroidea) в высоких широтах российской Арктики / **Е.А. Стратаненко** // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99, № 11. – С. 1283–1292.
3. **Stratanenko, E.A.** Growth of *Stegophiura nodosa* (Echinodermata, Ophiuroidea) in the Pechora Sea / **E.A. Stratanenko, S.G. Denisenko** // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 2020. – V. 100, № 7 – P. 1129–1133.
4. **Стратаненко, Е.А.** Биоразнообразие и распределение офиур (Echinodermata, Ophiuroidea) в Карском море / **Е.А. Стратаненко, И.С. Смирнов, Н.А. Анисимова** // Труды Зоологического института РАН. – 2021. – Т. 325, № 2. – С. 235–247.

### Публикации в прочих научных изданиях, сборниках и материалах конференций

5. **Стратаненко Е.А.** Распределение и видовое разнообразие офиур в морях российской Арктики / **Е.А. Стратаненко, С.Г. Денисенко, И.С. Смирнов** // Морские биологические исследования: достижения и перспективы. Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции: В 3 томах. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2016. – С. 162–165.
6. Денисенко С.Г. Оценки биоразнообразия офиур в морях российской Арктики / С.Г. Денисенко, **Е.А. Стратаненко** // География: Развитие науки и образования. Коллективная монография по материалам Международной научно-практической конференции, посвященной году экологии в России, 220-летию Герценовского университета, 85-летию факультета географии, 145-летию со дня рождения профессора Владимира Петровича Буданова. – СПб.: Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена. – 2017. – С. 199-203.
7. **Стратаненко Е.А.** Оценка темпов роста арктических офиур *Ophiacantha bidentata* / **Е.А. Стратаненко, С.Г. Денисенко** // Сборник тезисов. Международная конференция «Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем» (Архангельск, 30 октября – 3 ноября 2017 г.). – М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2017. – С. 252–253.
8. Денисенко С.Г. Рост арктических офиур *Ophiacantha bidentata* в море Лаптевых / С.Г. Денисенко, **Е.А. Стратаненко** // Материалы Юбилейной

отчетной научной сессии, посвященной 185-летию Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия, 13–16 ноября 2017 г.): Сборник статей. – СПб.: Зоологический институт РАН. – 2017. – С. 69–72.

9. **Стратаненко Е.А.** Сравнительный анализ роста и продолжительности жизни офиуры *Ophiacantha bidentata* (Retzius 1805) в Баренцевом море и море Лаптевых / **Е.А. Стратаненко**, С.Г. Денисенко // Зоология беспозвоночных – Новый век: Материалы конференции, посвященной 160-летию Кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. – Москва. – 2018. – С. 117.
10. **Stratanenko E.A.** Growth of *Stegophiura nodosa* (Lütken, 1854) in the Pechora Sea / **E.A. Stratanenko**, S.G. Denisenko // Proceedings of the 18th Russian-Norwegian Symposium, «Influence of ecosystem changes on harvestable resources at high latitudes» (Murmansk, Russia, 5–7 June 2018). – Murmansk/Bergen/Tromsø. – 2019. – P. 121.
11. **Stratanenko E.A.** Growth of the brittle star *Ophiura sarsii* (Echinodermata: Ophiuroidea) in Arctic and Pacific regions / **E.A. Stratanenko**, S.A. Nazarova // Abstracts 10<sup>th</sup> European conference on echinoderms (Moscow, September 16-19, 2019). – Moscow: Borissiak Paleontological Institute RAS. – 2019. – P. 100.
12. **Стратаненко Е.А.** Структурно-функциональная роль офиур в донных сообществах арктических морей / **Е.А. Стратаненко** // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: Тезисы докладов Международной научной конференции, посвященной 150-летию Севастопольской биологической станции – Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий», 13-18 сентября 2021 г., Севастополь, Российская Федерация. – Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ. – 2021. – С. 327.