

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Стратаненко Екатерина Алексеевна

Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-
квалификационной работы (диссертации)

**«Биоразнообразие и условия обитания офиур (Ophiuroidea, Echinodermata)
в морях Российской Арктики»**

06.06.01 Биологические науки

Гидробиология

Заведующий отделом аспирантуры
ЗИН РАН, доктор биологических наук
Синев С.Ю.

Научный руководитель,
доктор биологических наук,
Денисенко С. Г.

Рецензент,
доктор биологических наук, доцент
Скворцов В. В.

Санкт-Петербург
2019

Оглавление

Введение.....	3
1. Состояние изученности офиур в северных морях.....	6
2. Физико-географическая характеристика района исследования.....	10
2.1 Баренцево море.....	10
2.2 Белое море.....	13
2.3 Карское море.....	15
2.4 Лаптевых море.....	18
2.5 Восточно-Сибирское море.....	21
2.6 Чукотское море.....	24
3. Материалы и методы.....	28
4. Фауна офиур морей российской Арктики.....	31
4.1 Краткое описание класса Ophiuroidea (Echinodermata).....	31
4.2 Видовой состав офиур морей российской Арктики.....	34
5. Основные характеристики, экология и распространение змеехвосток в пределах исследуемых морей.....	41
6. Биоразнообразие фауны офиур арктических морей России и их биогеографический состав.....	79
7. Рост офиур в арктических морях.....	83
Заключение.....	86
Выводы.....	88
Список литературы.....	90

ВВЕДЕНИЕ

Российская Федерация имеет самую протяженную береговую линию вдоль арктических морей, северные берега России омывают Белое, Баренцево, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское и Чукотское моря. На протяжении длительного периода освоения Арктики, начавшегося еще в 17 веке географы, гидрологи, метеорологи и биологи собирают и преумножают знания об этом труднодоступном и уникальном во всех отношениях регионе Мирового океана.

Необходимость фаунистических исследований в арктических морях на сегодняшний день более чем актуальна, поскольку современная Арктика является важным ресурсным центром углеводородов. Шельфовая зона сибирских морей интенсивно осваивается, здесь проводятся крупномасштабные геологоразведочные работы и добыча полезных ископаемых. Кроме этого, отмечаемое в последние десятилетия потепление Арктики может привести к глобальным перестройкам целых биоценозов и изменениям видового состава, обитающих в этих морях животных. Чтобы проследить изменения в экосистемах арктических морей, необходимы многолетние и более полные исследования различных компонентов биологической системы.

Изучение биологии арктических морей ведется уже на протяжении более чем полутора столетий. Крупномасштабные исследования донной фауны морей российской Арктики проводились в разные годы досоветского, советского и постсоветского периодов в ходе экспедиций на разных исследовательских судах: в 1900 г. («Андрей Первозванный»), 1911–1914 гг. («Таймыр» и «Вайгач»), 1929 г. («Ф. Литке»), 1932 г. («Дальневосточник» и «Сибиряков»), 1933 г. («Красноармеец»), 1935 г. («Красин»), 1946 г. («Северный полюс»), 1973 г. (экспедиция ЗИН АН СССР под руководством А.Н. Голикова), 1982–2003 гг. («Дальние Зеленцы»), 1982–1988 гг. («Помор»), 1993, 1995, 1998 гг. («Полярштерн»), 1993 г. («И. Киреев»), 1994 г. («Профессор Мультановский»), 1995 г. («Я. Смирницкий»), 2004–2012 гг. («Профессор Хромов») и др. В результате выполнения вышеупомянутых экспедиций был собран значительный объем фаунистического материала из всех морей, который лег в основу многих публикаций и научных трудов, и в целом колоссально преумножил знания об Арктике. Однако более суровые климатические условия сибирских морей (Карское, Лаптевых и Восточное-Сибирское) и их удаленность от научных центров стало причиной того, во все периоды они исследовались менее интенсивно, и поэтому говорить о полной изученности северных морей России пока рано.

Вдобавок ко всему следует отметить, что накопленный за многие годы исследований фаунистический материал по отдельным группам организмов еще требуется обобщить и систематизировать.

Офиуры или змеехвостки (класс *Ophiuroidea*), относящиеся к типу иглокожих (*Echinodermata*), являются весьма обычными и широко распространенными в пределах Арктики представителями донных сообществ, отдельные виды которых зачастую формируют массовые поселения (Дьяконов, 1954; Piepenburg, 1996, 2000; Анисимова, 2000). В исследуемых морях класс *Ophiuroidea* по современной классификации представлен 6 отрядами (*Euryalida*, *Ophiurida*, *Ophioscolecida*, *Ophiacanthida*, *Amphilepidida*, *Ophioleucida*).

В Зоологическом институте собрана внушительная коллекция офиур с указанием станций, координат и числа особей их обнаружения в границах всей Арктики. Видовые списки змеехвосток, населяющих арктические моря России, составлены И. С. Смирновым и представлены, как в личных его публикациях (Смирнов, 2001, 2004), так и в совместных с А. В. Смирновым работах, описывающих фауну иглокожих отдельных морей (Смирнов, Смирнов, 1990, 2006, 2009, 2010), при этом характер и закономерности распределения таксонов этого класса подробно не рассматриваются.

Большая часть информации о распределении офиур в границах шельфовых морей России получена с помощью траловых и дражных ловов, поскольку эти животные довольно плохо облавливаются количественными орудиями лова (Денисенко и др., 1995). Известно, что иглокожие очень чувствительны к изменениям солености, поэтому, по всей видимости, распределение офиур, их количественная представленность и видовое разнообразие в Арктике должно коррелировать с вариациями придонной солености и температуры морей.

Не менее интересен для исследования вопрос об экологической значимости змеехвосток в донных сообществах. С одной стороны, крупные скопления офиур могут выступать важным регулятором численности беспозвоночных, поскольку зачастую вместе с детритом, змеехвостки захватывают личинок и молодь планктонных и донных беспозвоночных (Литвинова, 1979), но с другой стороны обнаружение офиур в составе пищевых комков донных рыб и крабов позволяет предположить, что они могут сами по себе являться важным кормовым объектом для ряда промысловых рыб и крабов. В настоящее время делать какие-то вводы и предположения на этот счет весьма затруднительно, поскольку мало что известно об избирательности рыб по отношению к этим животным и о продукционных возможностях змеехвосток.

В связи с вышеизложенным, основными целями данной работы являются изучение фауны и биоразнообразия офиур, исследование закономерностей их распределения и оценка темпов роста и продолжительности жизни в морях российской Арктики.

Для достижения поставленных целей решались следующие задачи:

1. Выявление видового состава фауны офиур арктических морей России (Белое, Баренцево, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское);
2. Анализ распространения и условий обитания каждого вида офиур в пределах Арктики;
3. Определение биогеографической принадлежности, обнаруженных в Арктике видов офиур;
4. Расчет показателей биоразнообразия и таксономического своеобразия класса *Orphiuroidea* в рассматриваемом регионе;
5. Оценка темпов роста и продолжительности жизни массовых видов змеехвосток в арктических морях.

1. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ОФИУР В СЕВЕРНЫХ МОРЯХ

Офиуры или змеехвостки (Ophiuroidea) – достаточно обособленный и обширный класс иглокожих (около 2090 описанных видов). Название класса Ophiuroidea происходит от сочетания греческих слов – *ophis* (змея) и *oura* (хвост), поскольку их тонкие руки, часто довольно длинные, а у некоторых видов ветвящиеся, способны извиваться, напоминая тем самым движения змеи. Изучение существующих представителей данного класса иглокожих началось с середины 18 века, когда Линней в своей книге «Systema Naturae» дал описание *Asterias caput-medusae* и *Asterias ophiura*, в настоящее время отнесенных к родам *Gorgonocephalus* и *Ophiura*, соответственно (Stöhr et al., 2012).

В последние десятилетия в связи с ростом применения молекулярных методов исследования классическая систематика класса Ophiuroidea претерпела значительные изменения (O'Hara et al., 2017). Согласно последней классификации данная таксономическая группа включает в себя шесть отрядов – Amphilepidida, Euryalida, Ophiacanthida, Ophioleucida, Ophioscolecida, Ophiurida, более 250 родов и около 2090 видов (Stöhr et al., 2019).

Видовой состав офиур и их встречаемость в северных морях России приводится в выпущенном в 1954 г. определителе «Офиуры (змеехвостки) морей СССР», автором которого был известный советский ученый, специалист по иглокожим - А. М. Дьяконов. Структура определителя построена таким образом, что вначале автор кратко описывает морфологию класса Ophiuroidea, затем следует систематическая часть с указанием областей распространения каждого вида в Мировом океане. Его работа в значительной степени является обобщением результатов обработки колоссального объема фаунистического материала, собранного в морях СССР, и имеющихся на тот момент сведений о фауне офиур в целом.

К сожалению единой сводки по фауне и особенностям распределения офиур в арктических морях на сегодняшний день не существует. Опубликованный И. С. Смирновым (2001) список офиур, населяющих евразийские арктические моря насчитывает 30 видов змеехвосток и отражает только присутствие/отсутствие каждого вида в исследуемых морях. Обширная статья Д. Пиепинбурга (Piepenburg, 2000), посвященная биоразнообразию, биогеографии и распределению арктических офиур, затрагивает лишь отдельные моря западного сектора Арктики (море Лаптевых, Баренцево и Гренландское моря).

В связи с этим недостающая информация по видовому составу фаун и условиям обитания офиур в арктических морях может быть извлечена из публикаций, посвященных изучению донной фауны в целом. Стоит отметить, что большинство из этих публикаций

дает описание этой группы животных по каждому морю отдельно (Дьяконов, 1926; Шорыгин, 1928; Anisimova, 1989; Смирнов, Смирнов, 1990, 1994, 2006, 2009; Анисимова, 2000), а не в пределах всей Арктики.

На сегодняшний день, из всех арктических морей, наиболее изучена и описана фауна иглокожих Баренцева моря. В разные годы были опубликованы данные о видовом составе, условиях обитания и распределении иглокожих (в том числе и офиур), как в отдельных его районах (Горбунов, 1932, 1933а; Баранова, 1977; Piepenburg, Schmid, 1996; Anisimova, Cochrane, 2003; Pavlova, Zuyev, 2010), так и по всей акватории моря в целом (Дьяконов, 1926; Шорыгин, 1928; Анисимова, 2000; Anisimova, 1989). По различным оценкам в пределах Баренцева моря обитает от 18 (Анисимова, 2000) до 25 (Смирнов, 2001) видов офиур.

Для Карского моря описаны находки офиур из северного (Горбунов, 1933б; Анисимова и др. 2003) и южного (Анисимова, 2003) районов моря. В целом, фауна иглокожих этого моря освещена в работах А. М. Дьяконова (1926) и Н. А. Анисимовой (Anisimova, 1989). По данным И. С. Смирнова (2001) в Карском море обитает 12 видов змеехвосток.

Видовой состав и распределение находок офиур в пределах моря Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского морей наиболее полно приводится в статьях А. В. Смирнова и И. С. Смирнова (1990, 2006 – для моря Лаптевых, 1994 – для Восточно-Сибирского, 2009 – для Чукотского). Авторы вышеперечисленных публикаций при описании фауны иглокожих морей восточного сектора Арктики использовали сборы отечественных экспедиций за многолетний период (1901-1998 гг. – для моря Лаптевых, 1901-1986 гг. – для Восточно-Сибирского, 1910-2005 гг. – для Чукотского). Всего по имеющимся литературным данным море Лаптевых населяет 11 видов офиур, Восточно-Сибирское – 9, Чукотское – 9 (Смирнов, 2001).

Данные о фауне офиур Белого моря в основном представлены в общих статьях посвященных изучению зообентоса отдельных районов моря (Русанова, 1963; Броцкая и др., 1963, Артемьев и др., 2017). По данным И. С. Смирнова (2001) Белое море населяют 5 видов класса *Ophiuroidea*.

Опубликованные иностранными коллегами отчеты по исследованию бентоса приграничных участков морей Баренцева и Чукотского также могут быть использованы в настоящей работе, но как второстепенная информация, поскольку в них представлены данные о распределении беспозвоночных на сравнительно небольших участках дна этих морей.

В целом можно заключить, что опубликованные материалы о находках офиур в арктических морях дают возможность надежного обобщения накопленных данных по видовому составу и встречаемости этих животных в исследуемых морях.

Гораздо меньше сведений об условиях обитания и экологии офиур, населяющих Арктику. В работе А. А. Шорыгина «Иглокожие Баренцева моря» (Шорыгин, 1928) достаточно подробно описаны вертикальное и пространственное распределение, а также условия обитания офиур в границах Баренцева моря, для оставшихся морей подобной информации в литературе, к сожалению, нет. В статьях А. В. Смирнова и И. С. Смирнова (1990, 1994, 2004, 2009) указываются диапазоны глубин и грунты, на которых были отмечены змеехвостки, и местами приводятся величины придонных температур и солености.

Биогеография офиур арктических морей рассматривается во многих работах (Шорыгин, 1928; Дьяконов, 1945, 1954; Горбунов, 1932, 1933а,б; Anisimova, 1989; Смирнов, Смирнов, 1990, 1994, 2004, 2009; Анисимова, 2000; Piepenburg, 2000; Anisimova, Cochrane, 2003). Однако, анализ литературных источников дает противоречивые сведения о принадлежности отдельных видов к той или иной биогеографической группе. Накопление информации о распределении офиур по Мировому океану (Stöhr et al., 2019), а также проведенные исследования по уточнению границ ареалов обитания беспозвоночных, населяющих Северный Ледовитый океан (Сиренко и др., 2009), в значительной степени объясняют некоторую противоречивость суждений различных авторов.

Не выяснена и мало исследована проблема значимости офиур в морских экосистемах. Так, в ряде отечественных и иностранных публикаций, посвященных изучению питания крабов и демерсальных рыб, приведены данные о том, что змеехвостки наряду с другими беспозвоночными весьма часто встречаются в составе содержимого их желудков (Комарова, 1939; Templeman, 1982, 1984; Zamargo, 1992; Напазаков, Чучукало, 2002; Пушина, 2005; Живоглядова, 2005; Чучукало и др., 2011) и поэтому могут рассматриваться как важный кормовой объект. Однако, для подобных оценок и выводов недостаточно необходимых знаний о продукционных возможностях этих животных, в силу слабой изученности роста и продолжительности жизни офиур.

Преимущественно для оценки демографической структуры популяции офиур применяют метод размерно-возрастного распределения (Шорыгин, 1928; Анисимова, 2000). Данный метод достаточно удобен при анализе крупных одномоментных выборок и позволяет выделить основные возрастные группы по диаметру диска, но при этом он не дает никакой информации об индивидуальном возрасте.

В современной литературе достаточно подробно описывается методика определения индивидуального возраста змеехвосток по кольцеобразным меткам на их лучевых позвонках (Gorzula, 1977; Gage, 1990a, b; Dahm, 1993, 1999; Dahm, Brey, 1998), поскольку считается, что они отражают годовую периодичность в росте скелета организма (Gage, 1990a). Данная методика успешно апробирована и используется многими исследователями, изучающими рост офиур.

К сожалению, полученные результаты о продолжительности жизни *Ophiuroidea* ограничиваются сведениями для некоторых видов из Антарктики и Северной Атлантики, а о росте арктических форм в настоящее время известно очень мало (Анисимова, 2000; Ravelo et al., 201). Согласно опубликованным данным продолжительность жизни офиур в разных местах обитания варьирует, но в целом находится в диапазоне от 10 до 30 лет.

2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Северный Ледовитый океан (СЛО) является частью Мирового океана и располагается между северным полюсом и северными берегами Евразии и Северной Америки. На западе СЛО граничит с Атлантическим океаном, на востоке с Тихим. Граница между Атлантикой и Северным Ледовитым океаном в амеразийской части проходит по восточному входу в Гудзонов пролив и по параллели 70° с.ш. в проливе Дейвисова и далее на восток по южной границе Гренландского и Норвежского морей. С Тихим океаном граница проходит от Чукотского полуострова (мыс Уникын) на восток до Аляски (полуостров Сьюард). В этих границах общая площадь СЛО составляет 14.75 млн. км² (Леонтьев, 1985; Современная иллюстрированная энциклопедия, 2008).

В состав Северного Ледовитого океана (СЛО) входит 12 морей, располагающихся по его южной окраине. Крупнейшими из них являются: Баренцево, Норвежское, Гренландское, Восточно-Сибирское и Карское моря. Согласно принятому делению СЛО включает в себя три обширные акватории: Арктический бассейн (центральная глубоководная часть океана), Северо-Европейский бассейн (Гренландское, Норвежское, Баренцево и Белое моря) и шельфовые моря (Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское, Бофорта и Баффина моря) (Современная иллюстрированная энциклопедия, 2008).

Ареал настоящего исследования включает в себя арктические моря, омывающие северное побережье Российской Федерации – Белое, Баренцево, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское и Чукотское моря.

2.1 Баренцево море

Баренцево море с севера ограничено архипелагами Шпицбергена и Землёй Франца-Иосифа (ЗФИ), с востока – Новой Землёй, с запада склоном Гренландского моря с большими глубинами.

Западная граница моря проходит от мыса Нордкап (Норвегия) на север через остров Медвежий до Шпицбергена, проходит по восточному берегу о. Западный Шпицберген до мыса Верлеген и далее через пролив Хинлопен и восточное побережье о. Северо-Восточная Земля до мыса Ли-Смит. Северная граница Баренцева моря простирается от м. Ли-Смит на западе через о-ва Стуре, Белый, Виктория и северное побережье архипелага Земли Франца-Иосифа до м. Кользат на востоке. Восточная граница протягивается по линии м. Кользат - м. Желания (Новая Земля) - западное побережье о. Новая Земля – западная граница пролива Карские Ворота (от м. Кусов Нос до м. Рогатый) западный берег о. Вайгач – западная граница пролива Югорский Шар (от

м. Белый Нос до м. Гребень). Южная граница протягивается вдоль материковой береговой линии от пролива Югорский Шар на востоке до м. Канин Нос на западе, и далее на запад вдоль северной границы Белого моря до м. Святой Нос, от которого по берегу Кольского полуострова поднимается к северо-западу до м. Нордкап (Денисов, 1970).

Общая площадь моря составляет 1,405 млн. км², объём вод - 267900 км³, средняя глубина 229 м (Зенкевич, 1963; Боголицын, 2012). В юго-восточной части моря исторически выделяется Печорское море, обладающее особым гидрологическим режимом за счёт притока огромных объёмов речного стока с р. Печора. Печорское море является мелководной частью Баренцева моря (глубины не превышают 150 м).

Рельеф дна Баренцева моря имеет ряд особенностей. По его дну простирается три глубоководных желоба с глубинами более 400 м. Первый из них располагается с запада между материком и о-вом Медвежьим, оставшиеся два желоба приурочены к северной части моря: западный, между Землёй Виктории и Землёй Франца Иосифа, и восточный севернее Новой Земли. Все эти желоба между собой не сообщаются и отграничены друг друга глубинами менее 300 м. Центральную часть Баренцева моря занимает обширная впадина с глубинами более 300 м. Данная впадина простирается между 71 и 76 параллелями и 35 и 47 меридианами. Кроме этого, в центральном районе моря имеются два протяженных мелководья. Центральная возвышенность (150-200 м) и к северу от нее возвышенность Персея (100-200 м). Юго-западнее возвышенности Персея тянется обширное Медвежинско-Надеждинское мелководье, глубины менее 100 м, которое на север уходит в прибрежные мелководья Шпицбергена. Новая Земля, Колгуево-Каннинский район с востока и юго-востока опоясана обширным мелководьем, доходящим до Мурмана (Мурманское мелководье). На юго-востоке располагается еще одно мелководье – Гусиная банка (Зенкевич, 1963). В общей структуре рельефа дна также отмечаются хорошо выработанные затопленные долины (Леонтьев, 1985а).

Географическое положение Баренцева моря и близость его к Атлантике и Арктическому бассейну в значительной степени влияют на его гидрологический режим. Исходя из основных гидрологических параметров (температура и соленость) водные массы Баренцева моря можно разделить на четыре типа (Терзиев, 1990):

- 1) Атлантические воды, характеризующиеся высокой температурой и соленостью (поступают с запада с Нордкапским и Шпицбергенским течениями и с севера с глубинными водами из Арктического бассейна). Влияние атлантических водных масс прослеживается практически на всей акватории моря, а особенно в его западном и центральном, а также в северных глубоководных районах. Соленость придонных слоев воды в этих районах достигает 34,5-34,9 ‰ (Боголицын, 2012);

2) Арктические воды, характеризующиеся отрицательной температурой и низкими показателями солености (холодные поверхностные течения с севера). Арктические водные массы преобладают в северной части моря, заполняя всю толщу по вертикали, показатели солености здесь колеблются от 34 в поверхностных горизонтах до 34,7‰ у дна (Боголицын, 2012);

3) Прибрежные воды, для которых характерны низкая соленость, а также высокая температура летом, и низкая – зимой (поступают из Белого моря и со стоками материка). Действие материкового стока наиболее ощутимо проявляется в юго-западном районе моря, температура здесь практически однородна от поверхности до дна (от 3 до 1°C), солёность увеличивается с 32,8 у поверхности до 34,7‰ у дна. В юго-восточной части моря вода равномерно прогревается от поверхности до дна, температуры по вертикали положительные от 6°C у поверхности до 1°C у дна. Соленость при продвижении с востока на запад уменьшается, придонная солёность колеблется в пределах 33,8-34,2‰, поверхностная от 33,4 у о. Колгуева до 30,2 у Канина Носа (Боголицын, 2012);

4) Баренцевоморские воды (формируются в результате трансформации и перемешивания всех вышеперечисленных типов вод), обладают высокой соленостью и низкой температурой. Температура этих вод убывает с юга на север и с глубиной, соленость в среднем изменяется от 34,4 у поверхности до 35‰ у дна (Боголицын, 2012).

Особенности циркуляции теплых атлантических вод и их распределение создают благоприятные условия для существования более теплолюбивой фауны именно в юго-западном районе Баренцево моря, ограниченного с востока Кольским меридианом, а с севера 73° параллелью.

Атлантические воды, поступающие с запада в Баренцево море, при движении на восток и на север постепенно охлаждаются. В силу особенностей рельефа дна более теплые и соленые воды Атлантики прижимаются к мелководьям и сталкиваясь с полярными, местными водами опускаются вниз, на смену им на поверхность поднимаются глубинные воды. Таким образом, на участках столкновения теплых и холодных водных масс формируются мощные вертикальные перемещения воды (полярные фронты). Благодаря усиленной вертикальной циркуляции водных масс Баренцева моря, происходит постоянная вентиляция придонных слоев и обогащение поверхностных вод глубоководными питательными солями (Чаплыгин, 1970).

Согласно данным гидрологических исследований и наблюдений проводившимся в период с 1970 по 2009 гг. в Баренцевом море отмечается увеличение температуры в слое 50-200 м в среднем на 1°C (Боголицын, 2012; Матишов, 2015).

В силу сильно развитой вертикальной циркуляции водных масс Баренцево море характеризуется высоким насыщением кислорода от поверхности до дна. Средние минимальные значения насыщения кислородом почти не опускаются ниже 85 %.

Баренцево море в отличие от других арктических морей остается свободным ото льдов в течение большей части года. Наиболее значительные площади ледового покрова в Баренцевом море (около 75% всей акватории) отмечаются в апреле. Мурманское побережье вплоть до м. Святой Нос за счёт поступления теплых атлантических вод не замерзает весь год. На протяжении всей зимы сохраняются Печорская и Чешская полыньи (у южных берегов Печорского моря) и Западно-Новоземельская (у западных берегов архипелага Новая Земля). В весенне-летний сезон льды интенсивно тают, к концу лета море освобождается ото льда почти полностью. В это время ледовый покров сохраняется только у Новой Земли, ЗФИ и с восточной стороны Шпицбергена (Купецкий, 1970).

Около 60 % поверхности дна Баренцева моря сложено песчанистым илом, 15 % площади покрыто илистым песком и песком, 25 % - илами. В северной части Баренцева моря и к югу от Новой Земли и в Приновоземельском желобе распространены коричневые грунты, которые способствуют формированию окислительной среды и и как следствие обеднению фауны.

2.2 Белое море

Это относительно небольшое внутреннее море Арктического бассейна, глубоко вдающееся в материк (между Кольским и Каниным полуостровами) и сообщающееся на севере с Баренцевым морем посредством широкого пролива.

Белое море является наименьшим из морей российской Арктики, его площадь составляет 90 тыс. км², общий объём вод – 4400 км³ (Зенкевич, 1963).

Рельеф дна Белого моря имеет ковшеобразную форму, в пределах которого выделяется главная котловина с глубиной около 350 м, которая отделена от Баренцева моря относительно мелководным (около 40 м) порогом, расположенным в северной части моря на выходе из Горла Белого моря. Существующий порог имеет значительную протяженность и создает препятствия для обмена глубинными водами двух морей, баренцевоморские и беломорские воды, проходя через Горло и Воронку, значительно преобразовываются (Зенкевич, 1963, Боголицын, 2012).

Береговая линия Белого моря общей протяженностью более 5000 км достаточно сильно изрезана заливами и бухтами различных размеров, самые крупные из которых Мезенский (на северо-востоке), Двинский (на юго-востоке), Онежский (на юге) и Кандалакшский (на западе). Дно Двинского залива равномерно спускается к котловине Белого моря, по берегам мало островов и заливов. Онежский залив относительно

мелководный до 40 м, на его акватории множество островов и подводных мелей. Наиболее глубокий Кандалакшский, его дно представляет собой ряд впадин и сложено моренными отложениями.

Исходя из формы котловины, занимаемой морем и особенностей гидрологического режима, Белое море условно делится на «Воронку», «Горло» и «Бассейн».

Воронка представляет собой широкую до 170 км и неглубокую до 80 м, внешнюю часть пролива (севернее линии о-в Данилов - мыс о-ва Воронов) между Белым и Баренцевым морями.

Горло – узкая (до 60 км) и более глубокая (до 100 м) внутренняя часть пролива между Белым и Баренцевым морями, простирающаяся с северо-востока на юго-запад до линии, соединяющей мыс Никодимский с мысом Випревским.

Бассейн Белого моря состоит из открытой центральной части и трех заливов Онежского, Двинского и Кандалакшского.

Водные массы Белого моря по генезису и основным гидрологическим характеристикам (температура и соленость) подразделяются на (Боголицын, 2012):

1) баренцевоморские, водные массы Горла и Воронки Белого моря. Показатели солености поверхностных вод Воронки варьируют от 32‰ у Канинского берега до 34‰ в центральной части и у Терского берега, глубинные воды по всей Воронке характеризуются соленостью около 34‰. В Горле Белого моря соленость вод у терского берега незначительно меняется от поверхности до дна (от 28 до 29‰), у Зимнего берега соленость поверхностных вод составляет 25‰, а глубинных 28‰;

2) поверхностные воды Бассейна Белого моря заполняют почти всю поверхность Бассейна, нижняя граница их распространения находится на глубине 20-30 м (соленость этих вод составляет около 18,5‰, летняя температура достигает 15 °С);

3) глубинные водные массы (заполняют глубоководные районы Кандалакшского залива и Бассейна), находятся ниже горизонта 100-120 м и характеризуются соленостью более 29‰ и температурой от -1,4°С (в Бассейне) до 0°С (в Кандалакшском заливе);

4) промежуточные (выделяются в Бассейне, Двинском и Кандалакшском заливах), залегают в слое воды между поверхностными и глубинными водными массами (температура около 0°С, соленость 27,5-28,5‰);

5) распресненные воды и трансформированные речные водные массы (в заливах), занимают верхний слой воды порядка 5-10 м, характеризуются температурой более 18°С (летом) и соленостью от 11 до 23‰.

Особенности распространения и соотношение общего количества водных масс по всей акватории Белого моря меняется от сезона к сезону.

Водообмен между Баренцевым и Белым морями осуществляется через Горло. В Горле и Воронке Белого моря создается активное перемешивание всей толщи воды. Передвижение всей массы воды здесь осуществляется то в сторону Баренцева моря, то в сторону Белого (Зенкевич, 1963; Боголицын, 2012).

Постоянные отрицательные температуры и высокие показатели солёности в Белом море отмечаются в пределах центрального глубоководного желоба, который простирается от о. Жижгин до Средних Луд. Холодные глубинные воды поступают в Белое море из Баренцева моря вдоль Терского (юго-восточный берег Кольского полуострова) берега, преимущественно зимой, поскольку летом при прохождении относительно мелководного Горла они перемешиваются с прогретыми и опресненными местными водными.

Водная толща Белого моря до глубинных районов в достаточной степени обогащена кислородом. Явления стагнации не установлены.

Как и все арктические моря, Белое море на протяжении большей части года покрыто льдом. Формирование льда начинается в конце ноября с приустьевых участков заливов моря и далее распространяется к центральному и северному районам, покрывая почти всю акваторию моря льдом к концу декабря. Вдоль береговой линии образуется припай, местами неустойчивый. Ледовый покров на Белом море сохраняется до конца мая.

В глубоководной части моря, преимущественно Центральные районы, распространены коричневые илы. Скалистые и каменистые грунты прослеживаются у побережий и в Горле. Песком и ракушей, а также камнями покрыто дно Воронки, Горла, узкой полосой вдоль побережий распространяются мягкие грунты илы и илистый песок (Зенкевич, 1963).

В Двинском и Онежском заливах имеют значительное распространение твердые грунты.

2.3 Карское море

Западная граница Карского моря проходит по линии м. Кользат (о. Грэм-Белл, архипелаг ЗФИ) - м. Желания (арх. Новая Земля) - вдоль восточного берега Новой Земли и далее на юг по западной границе пролива Карские Ворота - вдоль восточного берега о. Вайгач и далее по западной границе пролива Югорский Шар. Северная граница простирается от о. Грэм-Белл, архипелаг ЗФИ (м. Кользат) до о. Комсомолец, архипелаг Северная Земля (м. Арктический). Восточная граница моря тянется с севера на юг вдоль западного берега архипелага Северная Земля, восточной границе проливов Красная

Армия, Шокальского и Вилькицкого. Южная граница проходит по береговой линии материка от м. Белый Нос на западе до м. Прончищева на востоке (Денисов, 1970).

Площадь акватории Карского моря составляет 883 тыс. км², средняя глубина около 118 м, максимальная 620 м (Зенкевич, 1963).

Береговая линия материка довольно сильно изломана, метами море глубоко вдается в сушу с образованием крупных и мелких заливов (Гыданский, Енисейский) или губ (Байдарацкая, Обская)

Для рельефа дна характерно наличие глубоководного желоба (Новоземельский), который тянется с севера на юг вдоль берегов Новой Земли, глубины варьируют от 200 м на юге и 600 м на севере желоба. К северу от Новоземельского желоба располагается желоб Святой Анны (400-600 м), а к западу него простирается еще один глубоководный желоб – Воронина (глубина 200 м). Таким образом, северная часть моря, прилегающая к Арктическому бассейну, является наиболее глубоководной.

Обширная территория, расположенная восточнее Новоземельского желоба и прилегающая к полуостровам Ямал и Таймыр, характеризуется глубинами менее 50 м это мелководный район Карского моря.

Центральная часть моря характеризуется относительно спокойным рельефом. Участок дна моря, располагающийся севернее мелководий побережья, носит название Карской возвышенности (Зенкевич, 1963).

Немалое влияние на гидрологический режим и характеристики моря оказывают крупные реки Сибири – Обь и Енисей. Ежегодно сток данных рек составляет около 1500 км³ воды. Около 55% от всего количества речного стока, поступающего в Сибирские моря, приходится именно на Карское море. В теплый период (с июня по сентябрь) реки приносят в Карское море около $5600 \cdot 10^{12}$ ккал тепла. В прибрежных районах летняя температура воды верхних слоев может превышать 10°C.

Кроме этого, на формирование гидрологического режима Карского моря также сильное влияние оказывает приток теплых вод из Баренцева моря. В летние месяцы за счет поступающей через проливы Новой Земли в юго-западной части моря температура поверхностных горизонтов повышается до 6-8°C, к северу на широте пролива Маточкин Шар отепляющее действие баренцевоморской воды ослабевает, и температура воды Карского моря снижается до 3-4°C. В северо-восточном и восточном районах моря преобладающее влияние имеют арктические воды, температура воды на поверхности низкая, не превышает 0°C (Чаплыгин, 1970).

Наряду с Баренцевым морем Карское море имеет постоянное сообщение и с морем Лаптевых посредством глубоких проливов Шокальского и Вилькицкого.

Сложность гидрологического режима Карского моря обусловлена активным притоком водных масс имеющих отличные друг от друга характеристики это и пресные обьенисейские воды, летом имеющие более высокие температуры, и атлантические соленые воды, проникающие с запада из Баренцева моря и с севера из промежуточного теплого слоя Арктического бассейна, а также глубинные холодные и соленые воды, поступающие из Арктического бассейна в северные районы моря.

Теплые атлантические воды проникают в Карское море с севера по глубоководным желобам, достигая на максимальных глубинах $1,2^{\circ}\text{C}$. Мощность слоя распространения атлантических вод в Карском море вдоль желоба уменьшается с севера на юг, в среднем составляя 278-400 м с верхней границей на глубине 94-161 м (Чаплыгин, 1970).

В зимний период температура поверхностных слоев воды подо льдом колеблется от $-1,7$ до $-1,9^{\circ}\text{C}$. Положительные температуры в этот период отмечаются только в придонном слое глубоководных желобов ($1,0-1,5^{\circ}\text{C}$) благодаря поступлению теплых атлантических вод. В особенно теплые годы (2007-2008 гг.) могут наблюдаться повышение температуры придонных водных масс по всей акватории, в отдельных районах (Байдарацкая губа) вплоть до 10°C (Ермакова, Новихин, 2011). В весенний период основная часть поступающего на поверхность моря тепла тратится на таяние льдов, поэтому температура поверхностных слоев моря мало отличается от зимней. Однако в районах, с которых начинается таяние льда (юго-запад и юго-восток моря) вода в это период прогревается до положительных температур на глубину 10-20 м. В летний период на характер распределения температуры влияют как ледовые условия, так и поступающие с материка воды. На севере вода верхних горизонтов прогревается до 2°C (на глубину до 10-15 м), а на юго-западе до 6°C (на глубину 60-70 м). В восточных районах поверхностные водыгреваются до $1,7^{\circ}\text{C}$, а придонные температуры достигают $-1,5^{\circ}\text{C}$ (Зенкевич, 1963; Чаплыгин, 1970).

На соленость вод Карского моря значительное влияние оказывают впадающие в него реки. Распресненные воды распределяются на значительные расстояния в акватории моря вплоть до северной оконечности архипелага Новая Земля, в наибольшей степени речной сток сказывается в мелководных районах моря. Вблизи устьев рек Оби и Енисея соленость воды не превышает 10‰. В прилегающих к Баренцеву морю районах Карского моря соленость в значительной степени повышается, в юго-западном районе при поступлении баренцевоморской воды, разбавленной Печорскими водами, соленость воды на поверхности колеблется в пределах 30-32‰, в северо-западном районе (к северу от м. Желания) соленость достигает 33‰. В северо-восточной части моря определяющее

влияние на соленость воды оказывают арктические и речные воды, соленость в данном районе может изменяться от 25 до 32‰ (Чаплыгин, 1970).

Для вод Карского моря характерен мощный слой скачка температуры и солености (более 100 м), который располагается глубже 30 м, соленость воды в этом слое превышает 33,5‰. Далее с нарастанием глубины соленость увеличивается до 35‰. В значительной степени на изменение солености всей толщи воды моря оказывает ледовый режим, в холодный период при формировании льда соленость повышается, в летний при его таянии – понижается.

Уровень насыщения кислородом варьирует от 42 до 115%. Верхние пределы насыщения (95-115%) свойственны для верхнего 3-30 м слоя, нижние (42-90%) – для придонных слоёв (Адров и др., 2000). Дефицит кислорода в придонных слоях воды Карского моря обусловлен пониженной интенсивностью вертикального перемешивания вод.

Карское море на протяжении большей части года с сентября по июнь сковано льдом. Однако, центральные районы моря не имеют сплошного ледового покрова, даже зимой. Льды и поверхностные воды из Карского моря непрерывно выносятся в Арктический бассейн и на открытой воде происходит образование нового льда (Купецкий, 1970).

Грунты Карского моря по большей части илистые, в Центральных районах моря это илисто-глинистые, в мелководных, южных – илисто-песчаные. Причем, для Карского моря характерно высокая доля выраженности коричнево-илистых грунтов (Зенкевич, 1963). В коричневых грунтах содержится большое количество железа и марганца в виде гидратов окисей, при окислении которых происходит активное потребление кислорода из придонных слоев.

2.4 Море Лаптевых

Море Лаптевых простирается от Таймырского полуострова и Северной Земли на восток до Новосибирских островов. Западная граница моря спускается от м. Арктический (архипелаг Северная Земля) на юг вдоль восточного побережья Северной Земли (о-ва Октябрьской Революции и Большевик) через проливы Красной Армии и Шокальского и далее от м. Вайгач (о. Большевик) по восточной границе пролива Вилькицкого до берега материка. Северная граница проходит от м. Арктический на западе до условной точки пересечения 139 меридиана с краем материковой отмели (79°С.ш.). Восточная граница моря проходит от указанной точки на севере до западного берега о. Котельный, спускается по нему на юг, проходит по западной границе пролива Санникова, спускается по западным берегам Малого и Большого Ляховского островов и пересекая пролив

Дмитрия Лаптева по западной его границе, доходит до материка. Южная граница простирается по берегу материка от вершины Хатангского залива на западе до м. Святой Нос на востоке (Денисов, 1970).

Море Лаптевых несколько уступает Баренцеву, Карскому и Восточно-Сибирскому морям по площади, однако по общему объёму вод является наибольшим из них (353 тыс. км³), поскольку на севере в море вклинивается глубоководный желоб Садко, максимальная глубина которого составляет почти 3400 м (Семенов, Шкатов, 1971). Глубоководный желоб служит источником поступления соленых и более теплых вод. Большие глубины Арктического бассейна находятся на расстоянии всего на 100 - 200 км от побережий Таймыра и Северной Земли.

Большую часть моря занимает материковая отмель, она наиболее узкая у Северной Земли, тогда как к востоку её ширина варьирует от 200 до 800 км.

Рельеф центральной и южной шельфовой зоны моря достаточно холмистый с встречающимися банками, поднятиями дна и понижениями. Наиболее крупные из понижений приурочены к затопленным долинам рек: Яны, Лены, Оленек, Анабары и Хатанги. Глубины моря увеличиваются с юга на север постепенно, наибольший уклон морского дна отмечается у п-ва Таймыр, побережья Северной Земли, с севера и запада о. Столбовой и к северо-востоку от Янской и Ленской палеодолин. Северная граница шельфа проходит по изобате в 100 м, за исключением района, расположенного у Северной Земли, где изобата края материкового склона составляет 300 м (Семенов, Шкатов, 1971).

Из числа Арктических морей России море Лаптевых, наряду с Восточно-Сибирским морем являются наиболее распресненными водоемами, для которых характерны самые суровые климатические условия (Чаплыгин, 1970; Кочетов и др., 1994).

На море Лаптевых приходится около 30% общего речного стока, поступающего в Арктические моря. Наибольший объём поверхностных материковых вод приносят реки: Хатанга, Анабар, Оленек, Лена и Яна. При этом речные более теплые и распресненные воды (около 73%) сосредотачиваются преимущественно в юго-восточной части моря вблизи Новосибирского архипелага (Кочетов и др., 1994).

В структуре вод шельфовой области моря выделяются теплые опресненные воды верхних слоев и, подстилающие их холодные и более соленые придонные воды (Грибанов, Дмитренко, 1994). Вблизи устьев рек такой градации вод может не проследиваться и всю толщу воды, в силу незначительных глубин заполняют поверхностные воды. У северной границы моря, ниже кромки материкового склона вклиниваются промежуточные атлантические воды, верхняя граница которых проходит на

глубине 150 м у архипелага Северной Земли и на глубине 200 м к северу от Новосибирских островов (Трешников, 1960).

В летний период центральная и южная части бассейна моря Лаптевых заполнена лаптевоморскими водами, в северо-западный район могут проникать поверхностные арктические воды, а в юго-восточном преобладают трансформированные воды речного стока. Общее насыщение кислородом в это время варьирует от 95-110% в поверхностных слоях до 50-100% у дна. В зимний период при сокращении поступления речного стока и льдообразовании наблюдается понижение температуры и повышение солености воды (Чаплыгин, 1970).

В центральном районе показатели придонной температуры находятся в диапазоне от $-0,41^{\circ}\text{C}$ до $-1,69^{\circ}\text{C}$, солености – 29,63-33,66‰. В северной части моря у наружной кромки шельфа температура придонных слоёв изменяется от $-1,8^{\circ}\text{C}$ до $0,29^{\circ}$, величины солености находятся преимущественно в пределах 32,76-34,29‰. На глубинах 100-200 м материкового склона наблюдаются отрицательные температуры (от $-0,44^{\circ}\text{C}$ до $-1,53^{\circ}\text{C}$), соленость достигает 34,57‰. В юго-восточной части моря летняя придонная температура на глубинах 8-25 м варьирует от $-1,3^{\circ}$ до $3,5^{\circ}\text{C}$, а соленость от 14 до 30‰, к северо-западу от него на глубинах 6-24 м летние придонные значения температуры составляют $-1,3^{\circ}$ – $2,8^{\circ}\text{C}$, солености – 21-30‰. В Восточно-Ленской палеодолине показатели температуры и солености изменяются в зависимости от глубин, на глубине 30 м температура придонных вод достигает $-1,22^{\circ}\text{C}$, соленость – 28,07‰, на глубине 44 м эти показатели имеют следующие значения - $1,65^{\circ}\text{C}$ и 33,22‰.

Сопоставимые величины температуры и солености характерны для Янской и Анабаро-Хатангской палеодолин. В районе распространения Великой Сибирской полыньи, проходящей от о. Котельный к северо-северо-западному району дельты р. Лена и далее на запад до о. Большой Бегичев, где поворачивает на север и проходит вдоль п-ва Таймыр и Северной Земли. Положение полыньи в отдельные годы меняется в зависимости от распространения преобразованных речных вод. Наиболее часто сохраняются и не покрываются льдом участки полыньи вблизи дельты р. Лена и у побережья п-ва Таймыр (Купецкий, 1970). Температура и соленость в пределах этих зон полыньи однородны и достигают $-1,8^{\circ}\text{C}$ и 34‰, соответственно (Тимохов, Чурун, 1994). В летний период в районе распространения выше указанной полыньи северо-восточнее дельты р. Лены температура придонных вод поднимается до $-0,94^{\circ}$, а соленость падает до 29,17‰, немного к северу и северо-востоку на глубинах от 22-47 м для придонных вод характерны отрицательные температуры: от $-0,08^{\circ}\text{C}$ до $-1,69^{\circ}\text{C}$ и соленость от 29,5 до 33,19‰. Северо-западнее дельты р. Лены и к северу от о. Котельный на глубинах 16-20 м

отмечается положительная температура 2,03-2,44°, соленость 28,35-29,75‰ (Морецкий и др., 1994; Петряшев и др., 2004).

В холодный период с октября по май море Лаптевых покрыто льдами. Для моря Лаптевых, как и для Карского моря, характерен активный вынос льдов в арктический бассейн, сопровождающийся образованием всё нового и нового льда. Из-за постоянного выноса льда в заприпайной зоне сохраняются обширные пространства открытой воды (Восточно-Североземельская, Таймырская, Ленская и Новосибирская полыньи) и молодых льдов (Купецкий, 1970).

Большая часть дна моря Лаптевых покрыта мягкими грунтами различных фракций, из которых 4% морского дна занимают песчаные грунты, 12% - илистый песок, 16% - ил, 8% - песчаный ил, 30% - глинистый ил, 10% - глины и 20% - илистая глина. Крупнообломочный материал (валуны, галька, гравий) различного происхождения (фьордовые, шхерные, абразионно-денудационные, абразионно-аккумулятивные) приурочен к прибрежным районам (верхняя сублитораль, глубины 5-20 м) Северной Земли, северо-восточной части п-ва Таймыр, западному побережью Новосибирских островов, мелководьям вокруг о-ва Бельковского и Столбового, а также у м. Святой Нос, западного берега Буор-Хая и на участке между устьями р. Оленек и протоки р. Лены (Яшин, Кошелева, 1994; Lindemann, 1994).

2.5 Восточно-Сибирское море

Территориально расположено между о. Врангеля и Новосибирскими о-ми, является материковым окраинным морем, целиком лежащим на материковой отмели.

Западная граница моря тянется от точки пересечения 79° с.ш. и 139° в.д. до м. Анисай (о. Котельный), проходит вдоль его западного берега и по восточной границе моря Лаптевых спускается к материку. Северная граница Восточно-Сибирского моря приурочена к краю материковой отмели и соединяет точки с координатами 79° с.ш. и 139° в.д. на востоке и 76° с.ш. и 180° в.д. на западе. Восточная граница моря простирается по 180 меридиану от точки с координатами 76° с.ш. и 180° в.д. до о. Врангель, далее спускается до м. Блоссом, следуя по северо-западному его берегу острова и через пролив Лонга до материка (м. Якан). Южная граница моря проходит по береговой линии материка от м. Якан до м. Святой Нос (Денисов, 1970).

Восточно-Сибирское море является одним из крупнейших морей Арктики (913 тыс. км²) и наименьшим среди морей Российской Арктики по объему вод (49 тыс. км³).

При относительно крупных размерах оно характеризуется довольно малыми глубинами, около 96% площади моря составляют глубины 20 м.

Рельеф дна моря представляет собой холмистую равнину, которая погружается до глубин около 50 м с юга на север и с юго-запада на северо-восток. В субмеридиальном направлении дно моря прорезано старой долиной р. Индигирка Палеодолина р. Колыма простирается субширотно, одно ответвление идет в пролив Лонга, второе к северо-западу от о. Врангеля. Вся северо-западная часть моря полностью находится на шельфе. В западном районе моря, между Новосибирскими о-ми и палеодолиной р. Индигирки преобладающими глубинами являются 5-10 м. В центральной части (между палеодолинами р. Индигирки и р. Колымы) от 10 до 35 м. По направлению на восток, к югу от $71^{\circ}30'$ с.ш. - от 30 до 45 м. Лишь на северо-востоке глубины сильно увеличиваются и достигают до максимума (915 м) (Атлас Арктики, 1985).

Береговая линия моря довольно извилистая, с крупными изгибами, которые довольно глубоко уходят в сушу или море. Как правило, мелкие излучины приурочены к устьям рек. Рельеф побережья моря сильно меняется с запада на восток.

Сток речных пресных вод в Восточно-Сибирское море поступает с юга. Реки, впадающее в море характеризуются довольно большими площадями водосборов – 1342 тыс. км², однако, их годовой сток не превышает 213,4 км³, что составляет лишь 0,4 % от всего водного объема Восточно-Сибирского моря. Наибольший вклад в приток пресных вод вносят реки: Колыма, Индигирка и Алазея. Кроме этого, в Восточно-Сибирское море, в его западный район, поступают распресненные под влиянием стока рек Лены и Яны воды из моря Лаптевых.

Восточно-Сибирское море считается одним из самых холодных Арктических морей. Особенности гидрологического режима определяются его расположением в высоких широтах, относительно небольшим речным стоком, свободным сообщением с Арктическим бассейном и большой ледовитостью.

В силу мелководности и отсутствия глубоководных желобов почти все пространство от поверхности до дна занимают арктические воды. И только в приустьевых районах вода отличается более низкими значениями солености и повышенной температурой.

Температура поверхностных вод понижается с юга на север. среднемноголетние показатели температуры поверхностных слоев составляют 0-2°C в приустьевых участках и 0-1°C в открытом море. С глубиной температура воды зимой и весной мало меняется. У устьев рек она понижается от -0,5°C в подледном слое и у дна падает до -1,5 °C. Летом в прибрежной, западной части моря температура с глубиной несколько снижется, а в восточной части до глубин 3-5 м он резко падает, затем с глубины 6-7 м начинает плавно понижаться (Визе, 1936).

В летний период на глубинах от 10 до 20 м отмечаются положительные придонные температуры в районе Новосибирского мелководья (к северу от островов Котельный и Фадеевский и к востоку от Ляховских островов) – 0-0,3°C, в Приколымском и Чаунском районах – 0-4,3°C, непосредственно в Чаунской губе – более 5°C и в районе к востоку от м. Биллингса – 1,6°C (Бобков, 1994). Для глубин около 20 м, районы, расположенные к северу от о. Анжу (0,06-0,18°C), к югу от м. Шелагский (2,1°C) и к западу от м. Якан (1,9°C). На остальной акватории температура воды отрицательная и достигает -1,8°C на глубинах 30-150 м. Согласно многолетним наблюдениям средние показатели температура воды на глубине 200 м в Восточно-Сибирском море и прилегающей части Арктического бассейна находились в пределах от -0,5° до 0°C. Однако, в течение последних лет потепления климата в Арктике и верхняя граница промежуточных океанических вод в арктическом бассейне поднялась до 50-100 м, в связи с чем, температура воды на этих глубинах в Восточно-Сибирском море увеличилась до 0-0,2°C. Отрицательные температуры на рассматриваемых глубинах сохранились только у дна палеодолины р. Индигирка и у западного края (Тимохов и др., 2010).

В холодный период температура придонных вод на глубинах от 0 до 100 м колеблется от -1,7° до 1°C, в более глубоководных местах распределение температуры сходно с летним периодом.

Закономерности распределения солености в море подтверждают существование так называемой фронтальной зоны (примерно вдоль меридиана 168° в.д.) разграничивающей более соленые тихоокеанские воды и менее соленые арктическо-устевые (Semiletov et al., 2005; Денисенко и др., 2010).

По данным экспедиции 2003, выполненной на судне «Иван Киреев» в западной части моря на глубинах от 8 до 25 м придонная соленость колеблется в пределах 15-27‰, в центральном (глубины от 8 до 19 м) – 17-27,7‰, в восточном (глубины от 11 до 50 м) – 27,6-31,92‰. В Чаунской губе показатели солености поверхностных вод изменяются от 7-8‰ летом до 27-28‰ зимой, на глубине 10-12 м – от 23 до 32‰ (Сиренко и др., 2009).

Согласно данным экспедиций, работавшим в море с 1911 по 1993 гг., поверхностный слой воды, как в зимний, так и в летний периоды, характеризуется высоким уровнем насыщения кислородом (90-105%). С глубиной в летние месяцы уровень кислорода падает. На глубине 30 м образуется своеобразный пояс с низкими значениями насыщения воды кислородом (менее 70%), который простирается с северо-запада на юго-восток к югу от 74°с.ш. между 154° и 160° в.д. на севере и 165° и 169° в.д. на юге. Вполне возможно, что данная область, для которой характерны низкие показатели насыщения кислородом, формируется под влиянием распада гумуса, приносимого реками.

На глубинах от 50 до 200 м насыщение кислородом достигает 70-97% (Денисенко и др., 2010).

Зимой море полностью покрыто льдом. Вблизи о-вов Де-Лонга (северо-запад Восточно-Сибирского моря) нередко образование ледяных островов мощностью до 20 м, у берегов Ляховских о-вов и о. Новая Сибирь можно наблюдать ледяное дно. В летний период (июль-август) ото льда свободны приустьевые районы моря (Купецкий, 1970). В летний период (июль-август) ото льда свободны приустьевые районы моря. В аномально теплые годы (2007, 2008 гг.) ото льда освобождалась большая часть акватории, устойчивый ледяной покров сохранялся только на севере (Матишов, 2015; Денисенко и др., 2010).

Донные осадки Восточно-Сибирского моря преимущественно сложены глинистыми илами. Вблизи побережий о. Новая Сибирь, к югу от Земли Бунге и к северо-западу от о. Айон, а также на участке от м. Якан до м. Шелагского, они – илисто-песчаные. Чисто песчаные грунты встречаются на северном побережье о. Котельный, в северной части пролива Санникова, к северу от дельты р. Индигирка и в районе губы Нольде. Алевритовые осадки характерны для юго-западной части моря от Новосибирских о-вов до 157° в.д., пелитовые – для районов о-вов Жохова и Генриеты, а также для понижений дна на юге моря (Аксенов и др., 1987; Кошелева и Яшин, 1999).

Пелитовые илы преобладают в западной части Восточно-Сибирского моря, в том числе и на подступах к береговой линии, в восточной части моря они характерны для глубин более 20 м. Кроме илов в восточном секторе моря повсеместно отмечены галька и гравий ледового разноса, на больших глубинах здесь преобладают пески и смешанные по гранулометрическому составу осадки (Сиренко и др. 2009).

По данным А. Н. Голикова и С. Ю. Гагаева (Сиренко и др., 2009) на литорали Чаунской губы донные осадки представлены крупным песком, галькой и щебнем, а на больших глубинах дно выстлано песком, илом и глиной. Заиленный гравий встречается лишь на выходе из губы на глубинах 10-15 м.

2.6 Чукотское море

Чукотское море простирается от мыса Барроу на востоке до о-ва Врангель на западе. Западная граница моря начинается от точки с координатами 76° с.ш.-180° в.д. на севере спускается на юг по 180° меридиану до о. Врангель и далее следует по восточной границе Восточно-Сибирского моря до материка. Северная граница Чукотского моря проходит по линии от точки с координатами 76° с.ш., 180° в.д. до точки 72° с.ш., 156° з.д. Восточная граница простирается от 72° с.ш., 156° з.д. на севере до м. Барроу (Аляска), и далее по западному берегу Аляски до бухты Шишмарева. Южная граница совпадает с

северной границей Берингова моря (от мыса бухты Шишмарева на востоке до м. Уникын на западе), по материке южная граница моря проходит от м. Уникын до м. Якан (Денисов, 1970).

Чукотское море является достаточно обширным (582000 км^2), но мелководным водоемом, и глубины большей части его акватории не превышают 50. Максимальные глубины на шельфе ограничиваются глубинами 120-150 м (Зенкевич, 1963). В центральной части Чукотского моря располагается неглубокая (около 50 м) долина, которая простирается от Берингова пролива в северо-западном направлении и, быстро наращивая глубины от $73^{\circ}30'$ с.ш., переходит в желоб Геральда. К северо-востоку от области занятой этим желобом располагается мелководье с глубинами не больше 25 м (банка Геральда). Ещё один желоб проходит вдоль границы Чукотского моря и моря Бофорта – желоб Борроу, его глубина также лишь немного превышает 100 м. Мелководные участки глубиной до 25 м тянутся вдоль береговой линии Евразии и Северной Америки, а также вокруг о. Врангель (Ушаков, 1952; Grebmeier et al., 2006)

Гидрологический режим Чукотского моря, как и всех арктических морей, определяется сложным набором различных факторов, из которых наиболее важны географическое положение, циркуляция воздушных масс, рельеф дна и обрамляющих его берегов, водообмен со смежными акваториями.

Одной из основных особенностей Чукотского моря является приток в него тихоокеанских вод. Водообмен между Чукотским морем и Тихим океаном осуществляется через Берингов пролив шириной около 87 км (максимальная глубина пролива не превышает 60 м). Объёмы поступающих в море тихоокеанских вод в разные годы отличаются (от 27 до 44,8 тыс. $\text{км}^3/\text{год}$), но в целом значительны и весьма сопоставимы с объёмами самого моря. В свою очередь обратный перенос водных масс из Чукотского моря в Берингово море не превышает 6 тыс. $\text{км}^3/\text{год}$ (Ушаков, 1952; Леонов, 1960).

Вода из Чукотского моря в Берингово поступает не каждый год и, как правило, активизация данного водообмена происходит при увеличении поступления тихоокеанских вод, при этом поступающие в Берингово море чукотские воды быстро трансформируются в проливе и возвращаются снова в Чукотское море (Добровольский, Залогин, 1982). Наибольший приток тихоокеанских вод в море наблюдается летом через восточную часть пролива, при этом солёность воды выше у чукотского берега, а температура у Аляски. Вдоль аляскинского побережья движутся аляскинские прибрежные воды, в центральной части пролива – шельфовые воды Берингова моря, а у западных берегов – анадырские. Основные гидрологические показатели в пределах пролива варьирует от 3 до 10°C (температура) и 30,6-32,09‰ (солёность), плотность вод увеличивается с востока на запад.

Беринговоморские воды, поступающие в Чукотское море вдоль побережья Аляски в пределах самой акватории моря идут двумя разнонаправленными ветками, первая из которых, продвигаясь на восток в районе м. Барроу частично отклоняется на север и уходит в Арктический бассейн, вторая ветвь отклоняется в районе м. Хоуп на северо-запад и идет к мелководьям банки Геральд, откуда часть из них уходит непосредственно в Арктический бассейн, а часть в Восточно-Сибирское море. У восточного побережья о. Врангель и в проливе Лонга тихоокеанские водные массы смешиваются с поверхностными водами Восточно-Сибирского моря, которые проникают сюда в основной своей массе через пролив Лонга и частично вдоль северного побережья о. Врангеля. Поверхностные воды Восточно-Сибирского моря в отдельные годы могут доходить до Берингова пролива без существенной трансформации (Ушаков, 1952; Никифоров, Шпайхер, 1980). Согласно данным Oceanography Atlas for the summer Period 1998 года в наиболее северо-восточные районы Чукотского моря могут проникать поверхностные воды моря Бофорта.

Речной сток Чукотского моря составляет всего $78 \text{ км}^3/\text{год}$ (Чаплыгин, 1970) и является самым незначительным из всех морей российской Арктики.

Анализ распределения придонных температур в августе свидетельствует о том, что воды Чукотского моря слабо прогреваются. В целом, можно говорить о достаточно суровом режиме моря. С ноября по май температура, в том числе и поверхностных вод, не поднимается выше $1,5^\circ\text{C}$, в июне и октябре она близка к 0°C . В придонных слоях положительные температуры отмечаются в восточной части желоба до Колючинской губы и м. Сердце Камень (глубины 40-58 м), у восточного склона желоба Геральд (глубины 41-81 м) и у м. Барроу, отрицательные температуры придонных вод приурочены к северным и западным районам. Причем наиболее низкие температуры ($-1,8^\circ\text{C}$) характерны для пролива Лонга и северо-запада, на севере вблизи кромки материкового склона вследствие влияния теплых промежуточных атлантических вод, температура воды на глубине около 150 м изменяется от $-0,26$ до $0,04^\circ\text{C}$. В зимние месяцы на большей части моря температура воды на поверхности отрицательная ($-1,8^\circ\text{C}$), на глубинах более 50 м температура повышается до $-1,5^\circ - 1,1^\circ\text{C}$ (Ушаков, 1952; Oceanography Atlas for the summer Period, 1997).

Соленость поверхностных вод Чукотского моря неоднородна, самые низкие значения солености поверхностных вод отмечаются в летний период у Чукотского п-ва, 3-5-8‰, а то и меньше. Но в целом, небольшой приток речной воды в море определяет довольно высокие показатели солености, которые в открытом море по направлению на восток увеличиваются от 28‰ до 33 ‰. Распределение солености на различных глубинах

неравномерно. Так воды, поступающие из Восточно-Сибирского моря в придонной части достигают солености 31,7-32,6‰, при продвижении на север значения солености повышаются и достигают 34,8‰ (глубины более 100 м). В зимний период из-за понижения температур и оледенения наблюдается осолонение поверхностных слоёв воды, придонные солености значительных изменений не претерпевают (Oceanography Atlas for the summer Period, 1997; Oceanography Atlas for the summer Period, 1998).

Воды Чукотского моря в целом характеризуются высоким содержанием кислорода (в придонном слое 5,2-6,7 мл/л), наиболее низкое содержание кислорода отмечается в западном и северо-западном (у кромки шельфовой зоны) его районах. Высокое содержание кислорода обусловлено активным перемешиванием вод под действием поступающей из Берингова моря воды и высокой активностью фитопланктона.

Чукотское море в период с ноября по июнь полностью покрыто льдом. В теплые годы (например, в 2007 и 2008 гг.) оно полностью освобождается ото льда к осени, в холодные годы кромка ледяного покрова может спускаться до пролива Дежнева на востоке и до 70°С.ш. на западе.

Преобладающие в Чукотском море тонкозернистые донные осадки (пелитовые и алевроитово-пелитовые) распространены в центральной части моря (на площади около 125 тыс. км²) и по краю шельфа (Аксенов и др., 1987). Алевроитовые грунты с примесью гравия и песка отмечаются в вершине залива Коцебу, тогда как в его юго-восточной части преобладает песок. Смешанные песчано-алевритово-пелитовые грунты характерны для пролива Лонга, Колюченской губы и периферии центрального района моря. Песчаные и алевроитово-песчаные осадки преобладают у северо-западного побережья Аляски и на участке от м. Принца Уэльского до залива Коцебу. Гравийно-песчаные грунты (в том числе с примесью алевроита) встречаются севернее м. Крузенштерна. Вдоль прибрежной полосы Чукотки, вокруг островов Геральд и Врангель донные осадки представлены мелкозернистыми песками, тогда как на побережье рассматриваемых районов преобладают гравийно-галечные фракции. В Беринговом проливе дно сложено галечно-гравийными грунтами с примесью ракуши и песка, здесь же наблюдаются обнажения коренных пород.

3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Видовые списки офиур, обитающих в исследуемых морях составлялись по результатам анализа каталога находок офиур, хранящихся в Лаборатории морских исследований ЗИН РАН и опубликованным данным (Смирнов, Смирнов 1990, 1994, 2006, 2009; Gulliksen et al., 1999; Смирнов, 2001, 2004, 2010; Blanchard et al., 2009).

При работе с каталогом составлялся список со всеми необходимыми данными – вид, количество экземпляров, координаты находки, глубина, температура, соленость, тип грунта. Всего было сделано около 5000 записей о находках офиур в пределах морей российской Арктики и сопредельных территорий.

Окончательный список офиур, населяющих арктические моря формировался исходя из представлений современной систематики (Stöhr et al., 2019).

Полученные результаты использовались при дальнейшем построении карт распространения находок каждого вида по морям, оценок биоразнообразия офиур и их экологической валентности.

Типы ареалов и биогеографическая классификация определялись на основании существующих данных о распространении видов (Смирнов, Смирнов 1990, 1994, 2006, 2009; Анисимова, 2000; Stöhr et al., 2019) в соответствии с установленными типами ареалов видов, населяющих Северный Ледовитый океан (Сиренко, Василенко, Петряшев 2008).

Условия обитания (температура, соленость), приуроченность к тем или иным глубинам и грунтам определялась исходя из анализа имеющихся записей в каталогах коллекции, литературным данным (Шорыгин, 1928; Дьяконов, 1954; Смирнов 1990, 1994, 2006, 2009; Анисимова, 2000) и данным гидрологических исследований морей (Визе, 1936; Ушаков, 1952; Зенкевич, 1963; Купецкий, 1970; Атлас Арктики, 1985; Аксенов и др., 1987; Терзиев, 1990; Бобков, 1994; Морецкий и др., 1994; Яшин, Кошелева, 1994; Lindemann, 1994; Oceanography Atlas for the summer Period, 1997; Oceanography Atlas for the summer Period, 1998; Кошелева и Яшин, 1999; Адров и др., 2000; Тимохов и др., 2010; Боголицын, 2012).

Для исследования особенностей биоразнообразия змеехвосток, а также обособленности и сходства фаун в различных морях применялись различные методы оценок, в том числе были рассчитаны: родовой коэффициент (Krug, Jablonski1, Valentine, 2007, Малышев, 1969), прогнозируемое количество видов (Голиков, 1976, Малышев, 1969) и соотношение авто/аллохтонных видов *Ophiuroidea* (Малышев, 1969).

Родовой коэффициент (РК) рассчитывался как отношение количества родов к общему количеству видов в них. Прогнозируемое число видов для каждого моря

находилось посредством применения степенной функции, отражающей зависимость между рангами таксонов и биоразнообразием.

Алло/автохтонность фауны офиур вычислялась с применением следующего соотношения:

$$\text{Алло/автохтонность} = (\text{количество видов} - \text{прогноз}) / \text{количество видов} \quad (1)$$

Оценка сходства фаун офиур исследуемых морей по видовому составу выполнялась посредством кластеризации данных в программе PAST 3. В качестве мер сходства использовался индекс Кульчинского, построение дендрограммы осуществлялось методом парных групп (paired group).

Исследование роста проводилось на примере двух массовых видов – *Stegophiura nodosa*, собранных в ходе экспедиции в Печорское море (август, 2017 г.) и коллекционных сборов (1935 и 1993 гг.) *Ophiacantha bidentata* из Баренцева моря (северо-западная часть моря) и моря Лаптевых.

При анализе размерно-частотного распределения анализируемых выборок *S. nodosa* и *O. bidentata* было промерено 228 экз. *S. nodosa* из Печорского моря, 208 экз. *O. bidentata* из Баренцева моря и 91 экз. *O. bidentata* из моря Лаптевых.

Для анализа роста использовались экземпляры с разными размерами диска, всего было отобрано 53 экземпляра *S. nodosa* и 57 *O. bidentata* (26 из Баренцева моря и 31 из Лаптевых). Определение индивидуального возраста выполнялось посредством подсчета визуально различимых в структуре лучевых позвонков меток роста согласно методике описанной Дж. Гейджем (Gage 1990a, b).

В качестве основной математической модели применялось уравнение Гомперца в следующем виде:

$$R_t = R_\infty \cdot e^{\ln(R_0/R_\infty) \cdot e^{-gt}}, \quad (2)$$

где R_t – расстояние (мк) от центра луча до возрастной метки (кольца) в конкретный момент времени t (годы), R_0 – радиус луча при $t = 0$, R_∞ – теоретически предельный радиус луча, g – скорость роста. Все параметры уравнения находились путем анализа зависимости $\ln(R_{t+1})$ от $\ln(R_t)$ (Sparre, Venema, 1998) по аналогии с методом Форда-Валфорда. Окончательное значение R_0 подбиралось путем оптимизации целевой функции в Microsoft Excel с помощью надстройки SOLVER.XLAM.

В дальнейшем, полученные параметры уравнений роста анализируемых видов использовались для расчета максимальной продолжительности жизни каждой из популяций отдельно.

Максимальная продолжительность жизни анализируемых выборок *S. nodosa* и *O. bidentata* вычислялась по минимальному значению второй производной для найденных уравнений роста согласно предложению А.Ф. Алимова и Т.И. Казанцевой (2004).

Вторая производная строилась на основе применения следующего уравнения:

$$R_{\infty}^3 * g^2 * LN(R_0 / R_{\infty}^2) * \exp(LN(R_0 / R_{\infty}^3) * \exp(-g * a)) * \exp(-g * a) + R_{\infty}^3 * g^2 * (LN(R_0 / R_{\infty}^3))^2 * \exp(LN(R_0 / R_{\infty}^3) * \exp(-g * a)) * \exp(-2 * g * t) / 100000 \quad (3)$$

где R_{∞} , R_0 и R_0 / R_{∞} - это вычисленные с помощью предыдущего уравнения (2) параметры роста, множитель t - конкретный год жизни особи (от 0 до ∞).

4. ФАУНА ОФИУР МОРЕЙ РОССИЙСКОЙ АРКТИКИ

4.1 Краткое описание класса *Ophiuroidea* (*Echinodermata*)

Иглокожие (*Echinodermata*) являются весьма обычными обитателями морей и океанов, география их расселения очень обширна – они отмечены на всех широтах земного шара, отсутствуют лишь в Каспийском море, а в Баренцевом, Карском, Чукотском и Охотском морях составляют основу донных сообществ животных. Селятся представители иглокожих на самых разнообразных грунтах и глубинах – их можно встретить как на шельфах, так и на максимальных глубинах океанских впадин (глубже 10000 м). Основным фактором, влияющим на расселение иглокожих, является соленость и химический состав воды, кроме этого, немаловажную роль играют и другие гидрологические особенности (глубина, течения, температура), а также биологические характеристики. В свою очередь, температурный режим водоёмов определяет встречаемость иглокожих с разной температурной толерантностью. Так, температуры близкие к 0 предпочтительны для арктических форм, тогда как высокоарктические встречаются только при отрицательных температурах, а арктическо-бореальные – эвритермны (Энциклопедия. Жизнь животных, 1970).

Являясь зачастую доминантами донных сообществ, иглокожие вносят значительный вклад в общий биологический потенциал моря. В ходе своей жизнедеятельности они активно участвуют в формировании и поддержании солевого состава морской воды, существуют данные, что иглокожие даже способны извлекать радиоактивные вещества из воды. В пищевых взаимоотношениях они выполняют роль важных кормовых объектов для некоторых донных рыб (зубатка, камбала, пикша и др.), и сами, являясь хищниками, потребляют различных животных (Энциклопедия. Жизнь животных, 1970).

Из всех иглокожих офиуры наиболее близки по строению и внешнему виду с морскими звездами, но по ряду уникальных для этого класса морфологических признаков (отсутствие ануса и открытых амбулакральных борозд на брюшной стороне, отростки желудка у большинства видов не продолжают в полость лучей, мадрепоровая пластинка является частью ротового аппарата) принципиально отличаются от них.

Для змеехвосток характерна пестрая и яркая окраска, некоторые виды могут фосфоресцировать.

Типичные представители змеехвосток имеет пятиугольную, часто почти круглую форму тела (диск), с четко отграниченными от него длинными весьма подвижными руками (лучами). В преобладающем большинстве рук у офиур пять, однако встречаются виды с шестью, семью и даже десятью лучами, у некоторых видов отряда *Euryalida* они

древовидно ветвятся. Диск у змеехвосток как правило не очень крупный, в среднем его диаметр составляет 3-50 мм, максимальный – 150 мм. Длина выпрямленных лучей может в 2-3, а иногда и в 20 раз превосходить диаметр диска офиуры (Дьяконов, 1954; Stöhr et al., 2012).

Наружный скелет диска и рук хорошо развит, его формируют разные по форме и размерам пластинки (или чешуйки), щитки и иглы, иногда внешняя поверхность диска и рук может быть затянута тонкой кожей или покровом с гранулами, из-за которых чешуйки и щитки наружного скелета почти или полностью не видны. В составе щитков лучей выделяют два боковых, один спинной и один брюшной. Иглы крепятся к боковым щиткам рук вертикальным рядом в самом разнообразном количестве. Видоизмененные иглы (крючочки) встречаются чаще всего у представителей *Euryalida*. На брюшной стороне рук, в каждом членике имеются две амбулакральные поры, обычно прикрытые чешуйками. Через поры выводятся амбулакральные ножки, выполняющие функции дыхания и осязания. В отличие от морских звезд, амбулакральные ножки лишены присосок и ампул.

На поверхности диска со спинной стороны в числе покрывающих его мелких чешуек выделяются: первичные (центральная и окружающие её интеррадиальные пластинки) и парные радиальные щитки (у начала лучей). Для диска некоторых видов змеехвосток характерно наличие дисковых вырезов, находящихся между двумя соседними радиальными щитками, по краю они, как правило, усажены папиллами.

Внутренний скелет у змеехвосток отмечается только для их лучей и представлен продольным рядом известковых позвонков, соединенных между собой мышцами и связками. Внутренняя полость диска почти полностью заполнена складчатым желудком, который у большинства видов не имеет радиальных выростов заходящих в лучи. Глотка окружена амбулакральным кольцом, от которого отходят радиальные амбулакральные каналы, проходящие через лучи офиуры. Полиевые пузыри располагаются на ножке по одному у основания радиальных каналов в интеррадиусе амбулакральной системы.

Пищеварительная система змеехвосток начинается звездообразным ротовым отверстием, располагающимся в центре нижней стороны диска, которое окружено пятью скелетными выступами (по числу лучей) – своеобразными челюстями. Каждая из челюстей состоит из челюстной пластинки, обрамленной по краю ротовыми (или оральными) папиллами. Снаружи к челюстным пластинкам примыкают крупные ротовые щитки, которые на причелюстном участке обхватываются двумя узкими (аборальными) пластинками. Оставшееся интеррадиальное пространство брюшной стороны покрыто более мелкими чешуйками, сходными со спинными. Большинство офиур в качестве пищи

используют как детрит, так и животных (фораминифер, полихет, ракообразных и др.). Встречаются среди них также планктонофаги и сестонофаги.

Приуроченность к тому или иному типу питания зависит в большей степени от условий местообитания. Так, сестонофаги селятся на участках дна с хорошей аэрацией и водообменом, детритофаги преобладают в местах, где процессы оседания взвеси превалируют над её переносом (распространение крупных и мелких алевритов). В свою очередь грунтоеды являются неотъемлемыми представителями фауны склонов и ложа океана, где активно накапливаются обогащенные органикой грунты, как правило, мягкие мелкозернистые. Распределение трофических группировок в пределах морского дна определяется его рельефом и системами течений (Кузнецов, 1970).

В работе Литвиновой Н. М. (1979) подчеркивается, что главным фактором, определяющим пищевые предпочтения и поведение змеехвосток, является имеющаяся на конкретном участке морского дна кормовая база. Так неоднократно наблюдалось, что особи одного и того же вида, обитающие на разных станциях, могли сильно различаться не только по составу пищи в желудках, но и по способам питания. В качестве примера можно привести исследование содержания желудков *O. sarsii*, отобранных на разных станциях Тихоокеанского бассейна (Литвинова, 1979). На одной из станций желудки этой офиуры были наполнены остатками ракообразных и детрита, на второй преобладал детрит, но встречались и животные остатки, а на третьей желудки были заполнены преимущественно детритом. Таким образом, рассуждать об однозначной принадлежности того или иного вида к конкретной трофической группе ошибочно, поскольку для подобных выводов необходимо изучать материал из разных географических точек, но при этом стоит отметить, что змеехвостки в целом обладают высокой степенью пищевой пластичности (пищевой спектр этих животных весьма широк).

Половая система включает в себя десять гонад, каждая из которых у пятилучевых видов помещается у основания отдельной генитальной сумки (бурсы). Бурсы расположены у края диска и открываются 1-2 генитальными щелями, которые размещаются у основания рук с оральной стороны. По их окружности расположены генитальные папиллы, а края превращены в генитальные пластинки. Кроме половой функции, бурсы участвуют в дыхании. Преобладающее большинство офиур раздельнополые, но есть и гермофродиты, встречаются также живородящие формы и виды, особи которых способны к делению. Развитие чаще проходит через пелагическую личиночную стадию – офиоплутеус. Молодые особи сильно отличаются от особей более старших возрастов, поэтому их идентификация вызывает значительные сложности.

Функцию мадрепоровой пластинки выполняет один (иногда два) и более ротовых щитка.

У змеехвосток отсутствуют глаза, и другие органы чувств развиты довольно слабо, но, несмотря на это, они способны реагировать на свет и разыскивать пищу, что говорит о том, что теми или иными чувствами обоняния и осязания они все-таки обладают. Многие офиуры способны к регенерации поврежденных лучей и диска.

Передвижение офиур осуществляется с помощью лучей, работающих попарно, непарные лучи участия в движении не принимают. Среди иглокожих они являются самыми подвижными животными, некоторые виды могут плавать в толще воды как морские лилии.

4.2 Видовой состав фауны офиур морей российской Арктики

Полный список офиур, обитающих в пределах географических границ Белого, Баренцева, Карского, Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского морей был опубликован в специальном сборнике, подготовленном лабораторией морских исследований Зоологического института Российской академии наук (ЛМИ ЗИН РАН) (Смирнов, 2001). Данный список был составлен на основе неопубликованного каталога коллекционного материала ЛМИ ЗИН РАН, собственных неопубликованных данных автора и литературных данных. В соответствии с этими данными в пределах северных евразийских морей обитает 30 видов змеехвосток, представленных 2 отрядами, 7 семействами и 16 родами (табл. 1).

При анализе литературных данных было выявлено, что в пределах исследуемой акватории (арктические моря России) из приведенного в Таблице 1 списка 7 видов офиур могут лишь условно считаться постоянными обитателями арктических морей России, поскольку большинство из них обитает в пограничных с исследуемыми морями водах и факт их обнаружения в исследуемых водах носит, преимущественно, предсказательный характер. Ниже приводится краткая характеристика ареалов обитания этих видов.

Ophioscolex purpureus в настоящее время переименован в вид *Ophiolycus purpureus* (Düben & Koren, 1846) и является бореальным атлантическим видом, область распространения которого охватывает северную Атлантику (северо-восточные берега Северной Америки), Норвежское море, отмечен у берегов Норвегии, Гренландии и в Бискайском заливе. Согласно литературным данным (Дьяконов, 1954; Анисимова, 2000; Anisimova, Cochrane, 2003, Stöhr et al., 2019) данный вид при длительных периодах аномально высоких температур может заходить в пограничные районы Баренцева моря (у острова Медвежий).

Список видов, обитающих в морях российской Арктики по Смирнову (Смирнов, 2001)

Отряд	Семейство	Вид	
Euryalida	Gorgonocephalidae	<i>Gorgonocephalus lamarkii</i> (Müller et Troschel, 1842)	
		<i>G. caryi</i> (Lyman, 1860)	
		<i>G. arcticus</i> (Leach, 1819)	
Ophiurida	Ophiomyxidae	<i>Ophioscolex glacialis</i> (Müller et Troschel, 1842)	
		<i>O. purpureus</i> (Düben et Koren, 1846)	
	Ophiacanthidae	<i>Ophiacantha bidentata</i> (Retzius, 1805)	
		<i>O. abyssicola</i> (G. O. Sars, 1871)	
		<i>O. spectabilis</i> (G. O. Sars, 1871)	
	Ophiactidae	<i>Ophiactis abyssicola</i> (M. Sars, 1861)	
		<i>Ophiopholis aculeata</i> (Linnaeus, 1767)	
		<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, 1871)	
		<i>A. murmanica</i> (Djakonov, 1929)	
		<i>Amphiura sundevalli</i> (Müller et Troschel, 1842)	
		<i>A. securigera</i> (Düben et Koren, 1846)	
	Ophiuridae	Ophiuridae	<i>A. borealis</i> (G. O. Sars, 1871)
			<i>Ophiothrix fragilis</i> (Abildgaard, 1789)
			<i>Ophiocten sericeum</i> (Forbes, 1852)
			<i>Ophiura robusta</i> (Ayres, 1851)
			<i>O. maculata</i> (Ludwig, 1886)
			<i>O. albida</i> (Forbes, 1841)
			<i>O. sarsii</i> (Lütken, 1855)
<i>O. affinis</i> (Lütken, 1858)*			
<i>Ophiopleura borealis</i> (Danielssen et Koren, 1877)			
<i>Ophiopenia disacantha</i> (H. L. Clark, 1911)			
<i>O. tetracantha</i> (Clark, 1911)			
<i>Ophiostriatus striatus</i> (Mortensen, 1933)			
<i>Stegophiura nodosa</i> (Lütken, 1854)			

Примечание: **Ophiura affinis*, в настоящее время называется - *Ophiocten affinis* (Stöhr et al., 2019)

Ophiacantha abyssicola и *O. spectabilis* относятся к бореальным видам со сходными ареалами (северо-восточное побережье Северной Америки, Бискайский залив, по побережью Норвегии, вплоть до Лофотенских островов), хотя в водах морей российской Арктики рассматриваемые виды не были отмечены, теоретически они могут проникать с потоками теплого Нордкапского течения в приграничные к Норвежскому морю районы Баренцева моря (Дьяконов, 1954; Анисимова, 2000; Stöhr et al., 2019).

Ophiactis abyssicola бореальный атлантический вид, распространен в северной Атлантике у западных берегов Европы, в районе срединно-океанического хребта, у берегов Гренландии (Датский пролив), в Норвежском море вдоль побережья Норвегии до Финмаркена, откуда может заходить и в прилегающие районы Баренцева моря (Дьяконов, 1954; Анисимова, 2000; Stöhr et al., 2019).

Ophiopenia disacantha и *O. tetracantha* – виды характерные для Пацифики. *Ophiopenia disacantha* населяет юго-восточную часть Берингова моря (у о-вов Уналашка, Шумагиных и Прибыловых, вблизи п-ва Аляска), ареал обитания *O. tetracantha* несколько шире – от Берингова моря данный вид спускается на юг вплоть до Японского моря. Оба вида могут заходить в юго-восточную часть Чукотского моря (Дьяконов, 1954).

Вид *Amphiura securigera* обитает в северо-восточной Атлантике у западных берегов Европы, поднимаясь вдоль берегов Норвегии до границы с Баренцевым морем. Однако, определенные как этот вид экземпляры из Баренцева моря в ходе дальнейшей ревизии коллекции были переопределены, как *A. borealis*.

Ревизия видовых списков офиур коллекции ЛМИ ЗИН РАН, составленных по результатам полутора вековых исследований фауны арктических морей России, показала, что *Ophiacantha spectabilis*, *Ophiopenia disacantha*, *O. tetracantha*, *Ophiothrix fragilis*, *Ophiura affinis* и *Amphipholis squamata* в исследуемых морях не были отмечены и в коллекции не представлены. *Ophiolycus purpureus* в коллекции представлен 2 экземплярами, собранными в Норвежском море (Трондхейм фьорд), сами образцы были переданы нам на хранение из музея Копенгагена, сборов *O. purpureus* из Баренцева моря нет. Три имеющихся в коллекции экземпляра *Ophiacantha abyssicola* были собраны у берегов Гренландии и переданы нам также из музея Копенгагена. *Ophiactis abyssicola* в исследуемых морях также отмечен не был, но в коллекции имеется два экземпляра из Атлантического океана и два из Норвежского моря (район, расположенный относительно близко к географической границе Баренцева моря).

По имеющимся опубликованным данным российских и зарубежных коллег *Amphipholis squamata*, *Ophiothrix fragilis* и *Ophiura affinis* были отмечены в Баренцевом море (Anisimova et al., 2010; Gulliksen et al., 1999; Anisimova, Cochrane, 2003) и фигурируют в видовых списках змеехвосток для этого моря.

Согласно зарубежным источникам, дополнительно к вышеперечисленным видам, в Баренцевом море (район Юго-Западного Шпицбергена и Мурмана) отмечаются находки *Ophiocomina nigra* (Gulliksen et al., 1999) и *Ophiocten gracilis* (Brattegard, Holthe, 2001), в Чукотском море – *Amphiophiura pachyplax* (Blanchard et al., 2009).

Таким образом, исходя из анализа, имеющихся в каталоге коллекции ЗИН РАН записей о находках офиур и литературных источников в общий видовой список змеехвосток, населяющих моря российской Арктики были включены 26 видов офиур, относящихся по современной классификации к 6 отрядам, 11 семействам и 16 родам (табл. 2).

Таблица 2

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> (Retzius, 1805)
Amphilepidida	Ophiothrichidae	<i>Ophiothrix fragilis</i> (Abildgaard, 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, 1871)
		<i>A. murmanica</i> (Djakonov, 1929)
		<i>Amphiura sundevalli</i> (Müller et Troschel, 1842)
<i>A. borealis</i> (G. O. Sars, 1871)		
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> (Ayes, 1851)
		<i>O. maculata</i> (Ludwig, 1886)
		<i>O. albida</i> (Forbes, 1841)
		<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, 1854)
Ophioleucida	Ophioleucidae	<i>Ophiostriatus striatus</i> (Mortensen, 1933)

Примечание: *Виды, указанные по литературным источникам, но обнаружение которых в арктических морях вызывает сомнения.

** Придерживаясь классической систематики в данной работе, мы относим вид *Ophiopus arcticus* к семейству Ophiactidae (Дьяконов, 1954)

В границах исследуемых морей наиболее многочисленны находки видов из семейств Ophiuridae, Ophiopyrgidae и Ophiacanthidae, среди которых наибольшее видовое разнообразие характерно для сем. Ophiuridae (7 видов).

Представители сем. Ophiuridae довольно равномерно расселяются по всем морям, избегая лишь зон сильного распреснения в морях Лаптевых и Восточно-Сибирском (рис.1).

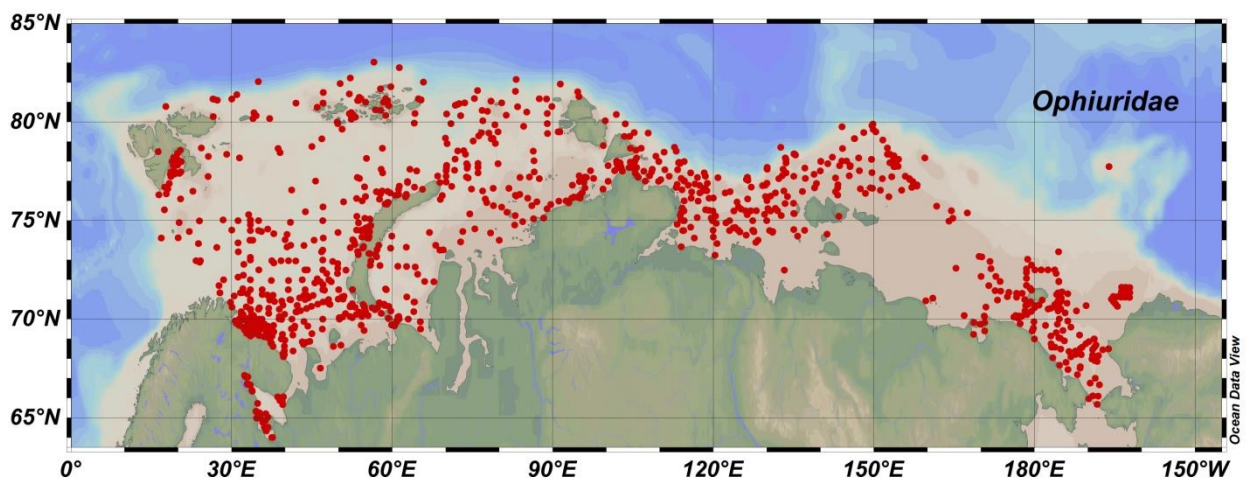


Рис. 1. Карта распределения находок офиур из сем. Ophiuridae

Виды из сем. Ophiopyrgidae также отмечены во всех морях, но при этом характеризуются меньшей плотностью распределения находок, по сравнению с предыдущим семейством. Основная их доля сосредоточена в западной части Баренцева моря и центральной Арктике (рис. 2).

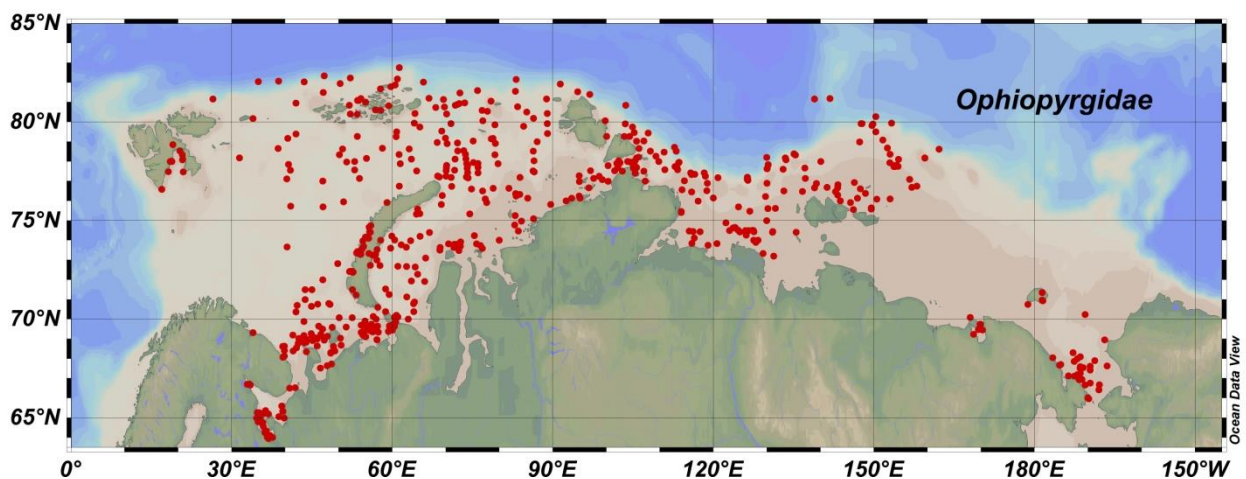


Рис. 2. Карта распределения находок офиур из сем. Ophiopyrgidae

Семейство Ophiacanthidae, представлено в наших северных морях только одним массово и широко распространенным видом (*Ophiacantha bidentata*). Ареал его обитания охватывает Белое, Баренцево, Карское, Лаптевых и Восточно-Сибирское моря вплоть до

173° в.д. (карта его распределения будет представлена в следующей главе посвященной закономерностям распространения и условиям обитания офиур в высоких широтах).

Довольно разреженным распространением в Арктике характеризуются виды из сем. *Gorgonocephalidae*, хотя находки этого семейства известны во всех морях (рис. 3).

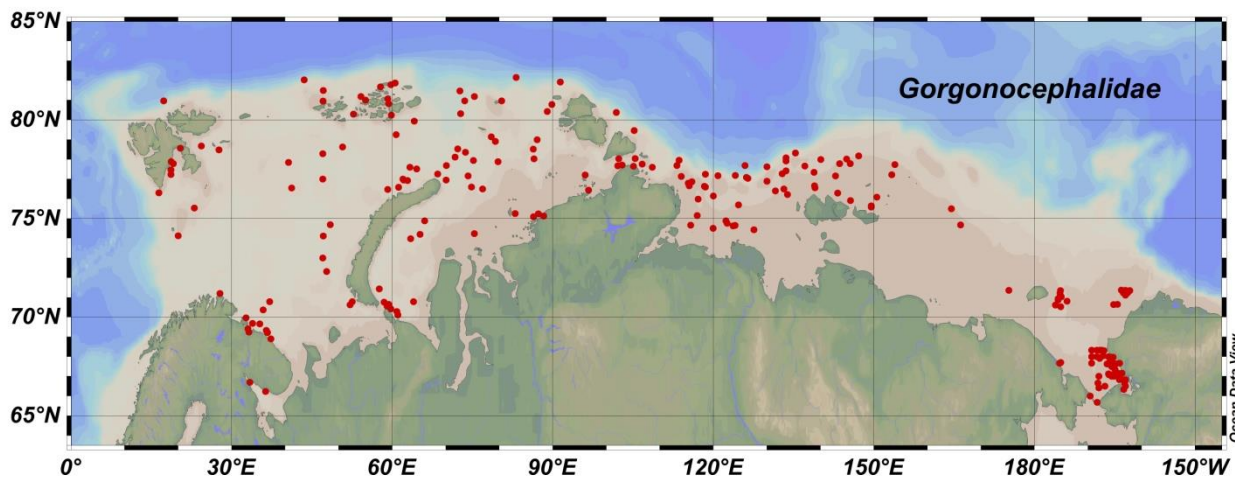


Рис. 3. Карта распределения находок офиур из сем. *Gorgonocephalidae*

Семейство *Amphiuridae*, также как и сем. *Ophiuridae* представлено в арктических морях России наибольшим числом видов (6 видов), однако частота их встречаемости значительно меньше. Находки этого семейства строго локализованы в границах Баренцева, Лаптевых и Чукотского морей, а также, в меньшей степени, – Карского и Восточно-Сибирского. В Белом море они отсутствуют (рис. 4).

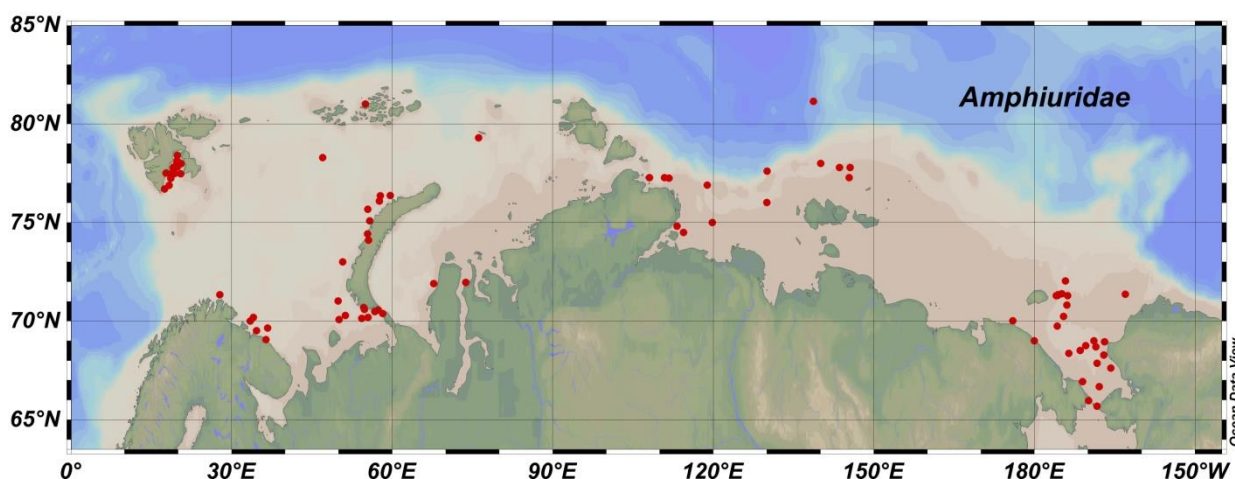


Рис. 4. Карта распределения находок офиур из сем. *Amphiuridae*

Оставшиеся шесть семейств (*Ophiopholidae*, *Ophioscolecidae*, *Ophioleucidae*, *Ophiotomidae*, *Ophiactidae*, *Ophiothrichidae*) представлены в арктических морях только одним видом, каждое. Ареалы их обитания будут представлены и подробно описаны в следующей главе. Однако, предварительно отметим, что данные семейства с разной

частотой встречаются преимущественно в западном и центральном секторах Арктики, за исключением сем. Orhiopholidae, чьи находки известны и в Чукотском море и сем. Orhioleucidae, единственный вид которого найден исключительно на границах с Полярным бассейном.

5. ОСНОВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЗМЕЕХВОСТОК В ПРЕДЕЛАХ ИССЛЕДУЕМЫХ МОРЕЙ

Отряд: Euryalida

Семейство: Gorgonocephalidae Ljungman, 1867

Род: *Gorgonocephalus* Leach, 1815

Gorgonocephalus lamarckii (Müller et Troschel, 1842)

Описание. Как у всех представителей отряда Euryalida у данного вида лучи у основания сильно ветвятся. Диск с дорсальной стороны одет в сплошной покров из множества однородных невысоких иглочек. Радиальные ребра более сильным вооружением не выделяются. Гранулы покрывают лучи как с дорсальной, так и с вентральной сторон, при этом брюшные щитки через покров не проступают. Иглы (всего их 5) на лучах расширены к верхнему концу и зазубрены. *G. lamarckii* характеризуется довольно крупными размерами диска (в диаметре до 9 см). Окраска, преимущественно, желтовато-бурая (Дьяконов, 1954).

Экология. Обитает на глубине от 76 до 780 м, по некоторым источникам (Ocean biogeographic information system) может спускаться на глубину около 2000 м. Анализ имеющихся в открытом доступе карт распределения данного вида (Stöhr et al., 2019) показал, что преимущественно *G. lamarckii* селится на песчаных грунтах, предпочтительно на глубинах до 100 м. Соленость в пределах рассматриваемого ареала обитания варьирует в диапазоне от 32 до 34,5‰, а температура – от 0°C до +4°C (Атлас океанов, 1980). В целом, можно заключить, что данный представитель рода *Gorgonocephalus* относится к теплолюбивым видам, предпочитающим достаточно высокие величины солености.

В пределах исследуемых морей российской Арктики *G. lamarckii* был отмечен только в Баренцевом море у о. Кука (ЗФИ) на глубине 80-120 м, ареал расселения вида в рассматриваемой акватории приурочен к северо-восточной границе моря, где придонная соленость в среднем составляет 34‰, температура не опускается ниже 0°C (Адров и др., 2000), а донные осадки представлены песками.

Глобальный ареал. Согласно литературным источникам (Дьяконов, 1954) и открытой мировой базе данных для класса Ophiuroidea (Stöhr et al., 2019) ареал обитания *G. lamarckii* охватывает западный сектор северной Атлантики (вдоль побережья Северной Америки на юг до м. Код), встречается также у берегов Гренландии и Исландии, в Фарерском канале, в Норвежском море селится вдоль побережья Норвегии (от Бергена вплоть до Финмаркена) и на севере у западного побережья Шпицбергена. Наиболее восточная точка обнаружения данного вида – Баренцево море, а именно вблизи северной

границы моря у берегов ЗФИ, куда он, вероятно, проникает вместе с глубинными потоками теплых атлантических водных масс (рис. 5).

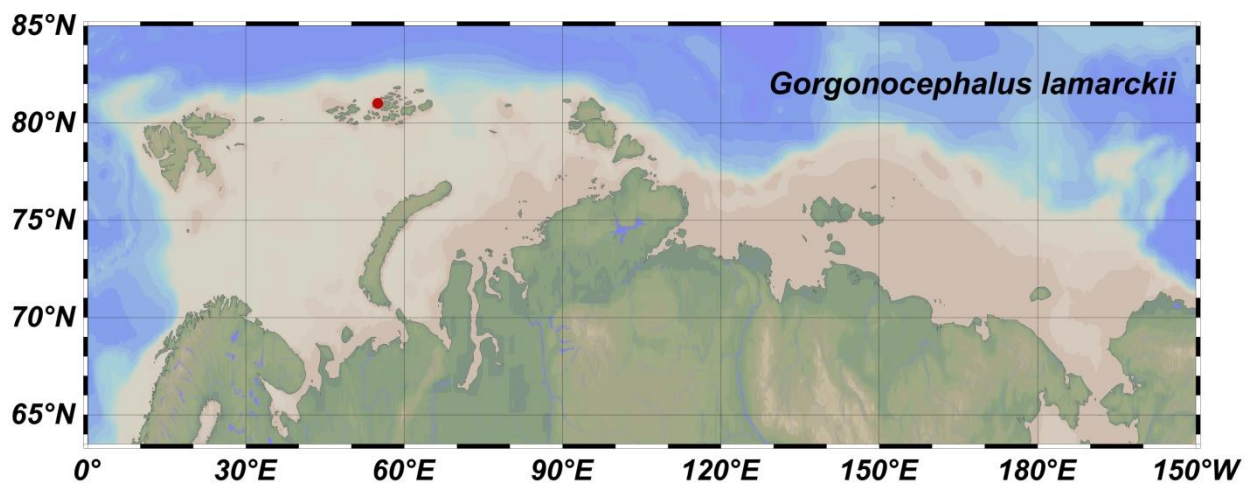


Рис. 5. Распространение *Gorgonocephalus lamarckii* в пределах морей российской Арктики

В соответствии с принятой классификацией типов ареалов (Сиренко et al., 2009), *G. lamarckii* следует отнести к бореальным видам преимущественно западно-северо-атлантического распространения, проникающего в высокие широты с потоками теплых атлантических вод. Определяющим фактором его распространения, по всей видимости, является температура.

Gorgonocephalus eucnemis (Müller et Troschel, 1842)

Описание. Вид морфологически изменчив в пределах своего распространения и дает несколько форм. Типичная форма имеет широкий почти голый диск, с дистальной стороны радиальные ребра вооружены многочисленными мелкими округлыми гранулами. Пространство между ребрами также покрыто мелкими гранулами или зернышками, но в меньшем количестве, у некоторых экземпляров поверхность между ребрами может быть совсем голой. С оральной стороны диск голый с редкими гранулами. Лучи довольно грубые, со спинной стороны и боков они покрыты гранулированной кожей, с брюшной стороны кожа гладкая без гранул, иглы на лучах располагаются поперечными рядами по 2-4 штуки в каждом, они гладкие и к концу сужаются.

Замечания. К данному виду очень близок вид *Gorgonocephalus caryi*, область распространения которого приурочена к северной части Тихого океана и притихоокеанским районам Арктики (Чукотское море). Однако, многие авторы, в том числе А. М. Дьяконов (1954) и Стёхр с соавторами (Stöhr et. al., 2019) сходятся во мнении, что *G. eucnemis* и *G. caryi* являются одним и тем же видом, поскольку ярких признаков, отличающих эти две формы, нет. В современной классификации *G. caryi* рассматривается как младший синоним *G. eucnemis*.

Экология. Данный вид сем. Gorgonocephalidae характеризуется выраженным эврибатным распространением и встречается на глубинах от 14 до 1187 м. Согласно данным А. М. Дьяконова (1954) в восточном секторе Арктики *G. eucnemis* (*G. caryi*) обитает преимущественно на глубинах до 150 м, при этом максимальные глубины его распространения составляют 800 м (по данным Кларка (Дьяконов, 1954) – 1054 м).

В качестве субстрата предпочитает каменистые песчаные и алевритовые грунты, встречается также на чистых илах, но гораздо реже. Является довольно теплолюбивым видом и в основной своей массе расселяется при положительных температурах от 0 до 8°C, но может переносить и отрицательные. Соленость в местах его находок колеблется от 33 до 35‰.

В границах исследуемых морей *G. eucnemis* встречается в Баренцевом, Карском, море Лаптевых и Чукотском морях (рис. 6).

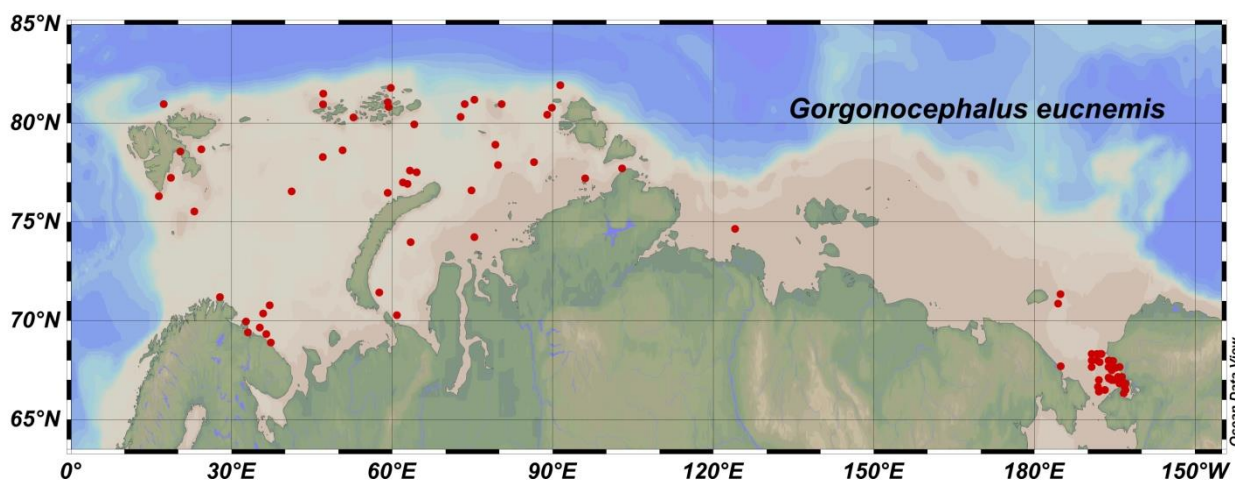


Рис. 6. Распространение *Gorgonocephalus eucnemis* в пределах морей российской Арктики.

В Баренцевом приурочен к возвышенностям и поднятиям рельефа дна, отмечен на глубинах от 17 м у о. Шпицберген до 140 м у Мурмана, преобладающее количество находок отмечается на алевритовых грунтах. Температура, при которой *G. eucnemis* встречается в Баренцевом море варьирует от -0,7°C у северной оконечности Северной Земли до 1-1,5°C у о. Шпицберген и ЗФИ и даже до 3°C у Мурмана, соленость в среднем составляет около 34,5 ‰.

В Карском море *G. eucnemis* распространен относительно равномерно по всей акватории на глубинах от 50 до 237 м, как и в Баренцевом море для расселения предпочитает алевритовые грунты, наиболее часто встречается в северной части моря при температуре от -0,4° до 1°C и солёности выше 34‰. Находки *G. eucnemis* в юго-западном и восточном районах моря дают основания предполагать, что данный вид может обитать и при более низких температурах (около -1,8 °C) и солености (до 30‰).

В море Лаптевых *G. euscnemis* найден только в центральной мелководной части моря (глубина 24 м) на алевритовых грунтах, при придонной температуре от -1,6 до -1,0°C и солёности от 28 до 30‰.

В Восточно-Сибирском море рассматриваемый вид отмечен не был, и, скорее всего, его распространение на восток сдерживается низкими величинами солёности в прилегающих к морю Лаптевых районах (около 22‰).

В Чукотском море *G. euscnemis* распространяется преимущественно вдоль восточного побережья и доходит до восточных берегов о. Врангель, но отмечается там не часто. Глубины расселения в границах моря не превышают 40 м, основные скопления приурочены к песчаным грунтам, диапазон температур в районах обнаружения вида укладывается в пределы от -0,6°C у о. Врангель до +5,5°C в юго-восточной части моря при солёности – 32-33‰.

Глобальный ареал. Согласно данным Stöhr et. al (2019), в Северной Атлантике данный вид расселяется вдоль побережья Северной Америки, от Новой Шотландии до м. Код, в северо-восточном секторе Атлантики ареал его обитания ограничивается Фарерским каналом. В Арктике расселяется от Гренландии до Шпицбергена, спускается к берегам Норвегии. В Баренцево море *G. euscnemis* проникает с севера от Шпицбергена и с юга вдоль Скандинавского полуострова. В Баренцевом море встречается вдоль восточного и северного побережий Шпицбергена, вокруг ЗФИ и на юге вдоль Мурманского побережья. Между северным побережьем Новой Земли и ЗФИ *G. euscnemis* проникает в Карское море, расселяясь почти равномерно по всей его акватории вплоть до архипелага Северная Земля и, далее продвигается в море Лаптевых. В восточном секторе Арктики встречается в южной части Чукотского моря и к востоку от о. Врангеля (рис. 6), а также в море Бофорта у берегов Канады (Stöhr et. al., 2019). Из Чукотского моря *G. euscnemis* спускается на юг, вдоль азиатского побережья – вплоть до Жёлтого моря, а вдоль северо-американского побережья – до Сан-Диего (Stöhr et. al., 2019).

Биогеографическая принадлежность рассматриваемого вида трактуется отдельными авторами по-разному. Так А. А. Шорыгин (1928) определяет его как панарктический вид, а А. М. Дьяконов (1954) относит *G. euscnemis* к арктическим северо-атлантическим видам, отдельно выделяя ареал обитания *G. caryi*. В свою очередь, Н. А. Анисимова (1989) считает, что это атлантический высокобореально-арктический вид.

В нашем исследовании мы будем исходить из того, что *G. euscnemis* и *G. caryi* являются одним видом, область распространения которого охватывает бореальные районы Пацифики и Атлантики. Такой подход, с учетом имеющихся литературных источников о

распространении описываемого вида (Дьяконов, 1954, Stöhr et. al., 2019), позволяет отнести *G. euscnemis* к широко распространенным бореально-арктическим видам с почти циркумполярным распространением в границах Арктики.

Gorgonocephalus arcticus (Leach, 1819)

Описание. Данный вид внешне очень схож с *G. euscnemis*, однако радиальные ребра у *G. arcticus* выражены более резко, поскольку они вооружены довольно крупными и грубыми шипами, буграми или зернами. Пространство между ребрами обычно голое. Лучи стройные, промежутки между ответвлениями несколько длиннее, чем у *G. euscnemis*.

Экология. *G. arcticus* селится преимущественно на илистых и илисто-каменистых грунтах. Вертикальное распространение охватывает глубины от 30 до 1000 м (и даже до 1440 м). Температура обитания *G. arcticus* варьирует от $-1,8^{\circ}$ до $+4^{\circ}\text{C}$, соленость – от 25 до 35‰, однако А. А. Шорыгин (1928) отмечал, что в Белом море данная офиура может переносить температуру до 8°C при временном прогревании воды.

В Арктических морях России этот вид встречается от Белого до Чукотского морей (рис. 7).

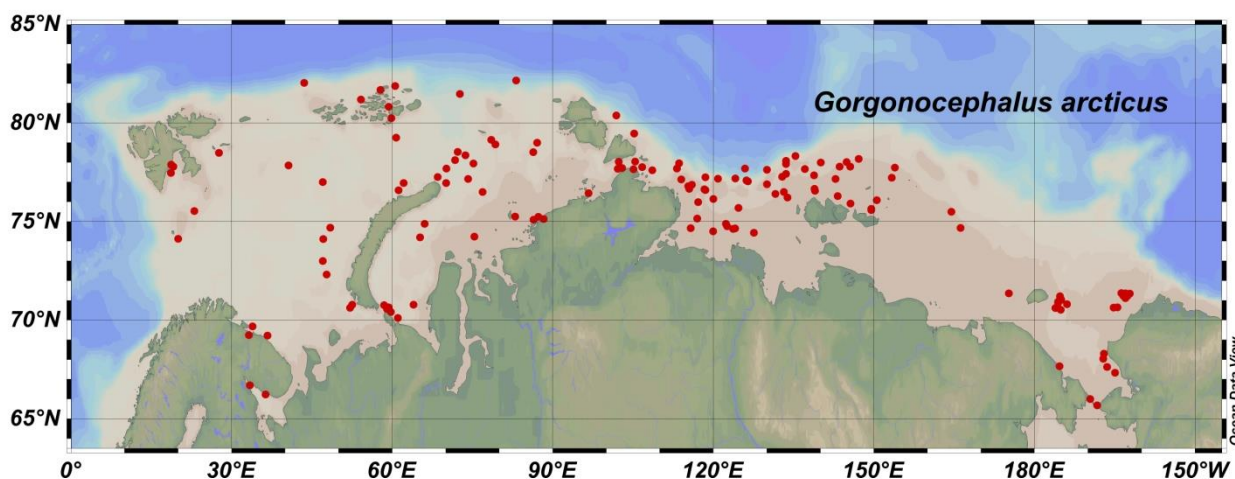


Рис. 7. Распространение *Gorgonocephalus arcticus* в пределах морей российской Арктики

В Белом море он отмечен только в северной его части на алевритово-песчаных грунтах и глубинах от 70 до 165 м при температуре около 0°C и солености 27-28‰.

В Баренцевом море встречается к югу и к востоку от о. Шпицберген на глубинах 26-40 м, к северу и югу от ЗФИ на мелководных участках дна до 40 м глубины, у южной и северной оконечности архипелага Новая Земля на глубине от 50 на юге и до 125 м на севере, в центральной части моря на глубинах от 200 до 330 м. В границах Баренцева моря *G. arcticus* отмечен преимущественно на алевритовых грунтах, при температуре от $-0,8^{\circ}\text{C}$ (в центральной части бассейна и у северных берегов Новой Земли) до $+3^{\circ}\text{C}$ у о. Шпицберген, ЗФИ и Мурмана и солености не ниже 34,5‰.

Довольно значительные пространства рассматриваемый вид заселяет в Карском море. В северо-западной части моря поселения *G. arcticus* приурочены к глубоководному желобу Св. Анны до глубины до 420 м, в северо-восточной – к желобу Воронина до глубины 300 м, в юго-западной – к Новоземельской впадине, восточнее архипелага Новая Земля и о. Вайгач на глубинах от 225 м на юге до 433 м на севере. В центральной части моря данный вид отмечен на глубинах 190 м, а в юго-восточном районе – на глубинах от 10 до 50 м. В Карском море, как и Баренцевом *G. arcticus* встречается в основном на алевритовых грунтах, в пределах желоба св. Анны, а в желобе Воронина и Новоземельской впадине – на пелитовых илах. Диапазон придонных температур, при которых отмечен данный вид в Карском море, варьирует от $-1,8^{\circ}$ до $-1,5^{\circ}\text{C}$, к востоку от архипелага Новая Земля и проливе Вилькицкого, до $0,5^{\circ}\text{C}$, у о-ов. Арктического Института, п-ова Таймыр, и 1°C , в желобе Воронина. Величины солености почти во всех районах обитания *G. arcticus* не опускаются ниже 34,5‰, за исключением южной части моря, у о.-вов Арктического Института, где она может падать до 25-26‰.

В море Лаптевых *G. arcticus* проникает через пролив Вилькицкого и расселяется здесь на север вдоль восточного берега архипелага Северная Земля и по краю шельфового склона на глубинах от 80 до 200 м и далее через центральную часть моря до Новосибирских островов по глубинам от 19 м на западе до 35 м на востоке, в юго-восточную часть моря не заходит. Для моря Лаптевых характерно, что *G. arcticus* встречается там только при отрицательных температурах не выше $-0,6^{\circ}\text{C}$ и солености от 28 до 33‰. Юго-восточная часть моря, из-за сильного распресняющего влияния материкового стока рек Лены и Яны, выступает своеобразным барьером на пути распространения офиуры на восток через проливы Санникова и Дм. Лаптева.

В Восточно-Сибирское море *G. arcticus* проникает вдоль северной его границы выше Новосибирских островов. В этом море вид встречается редко и найден в северной части моря на глубинах от 80 до 150 м и у западного побережья о. Врангеля, где он поднимается на глубину порядка 30. Такое распределение обусловлено тем, что на всю западную и почти всю центральную части моря распространяется влияние распресненных потоков, идущих из прилегающих юго-восточных районов моря Лаптевых. Температура в границах ареала обитания *G. arcticus* в Восточно-Сибирском море колеблется от $-1,6^{\circ}$ до 0°C , соленость – не ниже 33‰.

В Чукотском море *G. arcticus* селится на глубинах около 30 м по контуру западной, южной и восточной границ моря при температуре от 0° , у о. Врангель, до 3°C , в южной и юго-восточном районах моря, и солености в пределах 31-33‰.

Глобальный ареал. В Арктике *G. arcticus* встречается циркумполярно от Гудзонова и Баффина заливов (у берегов Северной Америки) на восток до Чукотского моря, в том числе заходит и в Белое море. В Гренландском и Норвежском морях встречается преимущественно у берегов Гренландии и Шпицбергена, на юг спускается до 62° с. ш. (Дьяконов, 1954; Stöhr et. al., 2019). В Атлантике ареал обитания ограничен полосой вдоль побережья Северной Америки на юг до м. Код.

Не смотря на то, что А. М. Дьяконов (1954) причислял *G. arcticus* к арктическим видам, а Н. А. Анисимова (1989) – к западно-арктическим, мы, исходя из анализа его ареала, всё-таки склоны согласиться с мнением А. В. Смирнова и И. С. Смирнова (2006) и отнести его к атлантическим высокобореально-арктическим циркумполярным видам.

Отряд: Ophioscolecida

Семейство: Ophioscolecidae Lütken, 1869

Род: *Ophioscolex* Müller et Troschel, 1842

Ophioscolex glacialis (Müller et Troschel, 1842)

Описание. Представители данного вида офиур обладают довольно крупными размерами, диаметр диска которых может достигать 25 мм. Окраска при жизни преимущественно кораллово-красная, но могут встречаться особи и ярко-оранжевого цвета, кроме того обладают способностью к фосфоресцированию. Кожный покров диска голый, вооружение из игл отсутствует, спинные щитки рудиментарны и практически не видны. Брюшные щитки, в отличие от спинных, ясно выражены и плотно соприкасаются между собой. Несколько (3-4) тонких боковых игл на лучах затянуты кожей. Оральный щиток имеет правильную треугольную форму, адоральные щитки несут по одной игле каждый. Амбулакральные чешуйки отсутствуют, с каждой стороны челюсти имеются от 3 до 6 ротовых папилл. Непарная инфрадентальная папилла обычно одна, под ней скрывается один ряд зубов. У более крупных особей вместо одной непарной инфрадентальной папиллы отмечается кучка из нескольких иглообразных ротовых папилл.

Экология. Вид *O. glacialis* обладает весьма широким диапазоном вертикального распределения, охватывая глубины от 10 до 2500 м. В качестве субстрата предпочитает илистые осадки, хотя селится на самых разнообразных типах грунта. Довольно эвритермная форма, встречается при температуре от -1,8 до 10°C, предпочитает соленость от 33 до 34,5‰, но может жить и при солености около 30‰.

В российской Арктике *O. glacialis* обнаружен в Баренцевом, Карском, Лаптевых и Восточно-Сибирском морях. В Чукотское море он не заходит и отмечается только на склоне Чукотского поднятия в Арктическом бассейне (рис. 8).

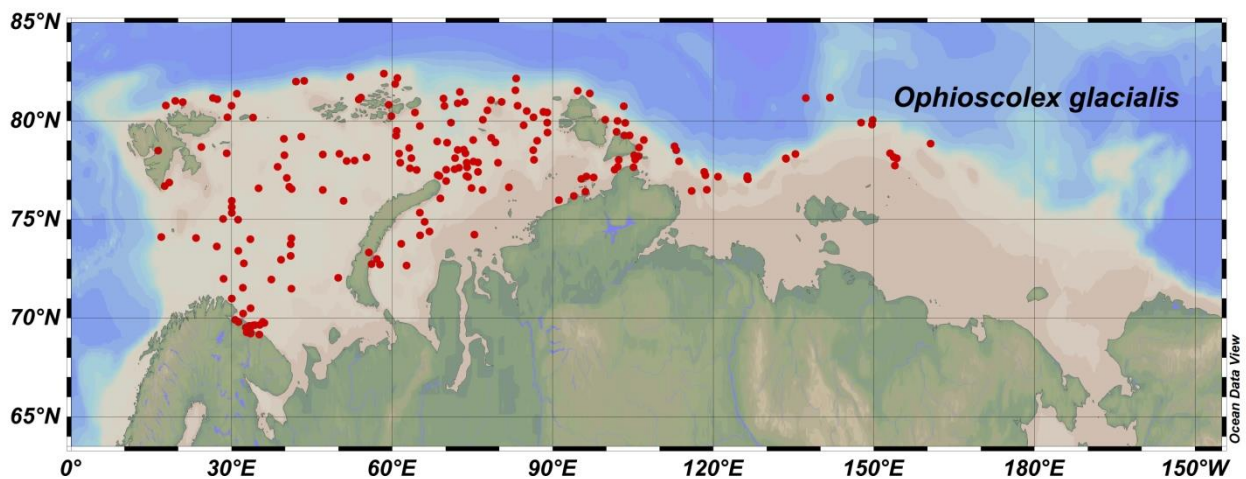


Рис. 8. Распространения *Ophiocolex glacialis* в пределах морей российской Арктики

В Баренцевом море рассматриваемый вид расселяется практически по всей его акватории, за исключением южной части моря. Глубины обитания варьируют от 26 м у берегов о. Шпицбергена до 350 м и более в центральной части моря. Грунты в пределах баренцевоморского ареала представлены алевритами, местами илистым песком, придонная температура варьирует от $-1,2$ до $+4^{\circ}\text{C}$, соленость не опускается ниже 34,5‰.

В Карское море *O. glacialis* заходит с севера от архипелага Новая Земля и расселяется по всему бассейну, за исключением лишь прилегающих к матерiku прибрежий. Основная масса находок данного вида приурочена к депрессиям морского дна (желоб св. Анны, желоб Воронина и Новоземельская впадина) с глубинами порядка 300-430 м. Также он обнаружен на глубинах около 190 м в центральном районе моря и на глубинах около 10-20 м в юго-восточной части моря и проливе Вилькицкого. В качестве субстрата для обитания предпочитает алевритовые грунты и пелитовые илы. Отмечен при температуре от $-1,8^{\circ}$ (у Новой Земли) до $0,6-1^{\circ}\text{C}$ (в желобе Воронина) и солености от 30 (южная, юго-восточная часть моря) до 34,5‰.

В море Лаптевых *O. glacialis* может заходить как севера, так и с юга от архипелага Северная Земля. Ареал расселения данного вида в пределах рассматриваемого моря тянется вдоль северной его границы по кромке шельфа до Новосибирских островов на глубинах до 355-370 м, а также вдоль восточного берега Северной Земли на глубинах более 190 м, в проливе Вилькицкого и к юго-востоку от него – на глубинах 19-49 м. Придонная температура в рассматриваемых районах отрицательная, вплоть до $-1,8^{\circ}\text{C}$, соленость не выходит за пределы 33-34‰.

В Восточно-Сибирском море отдельные находки *O. glacialis* встречаются в северо-западной части моря, к северу от Новосибирских островов у края материкового склона на глубинах от 80 до 370 м, при температуре от $-1,2$ до $-1,5^{\circ}\text{C}$ и солености около 33‰.

Глобальный ареал. В Атлантике *O. glacialis* встречается вдоль восточного побережья Северной Америки вплоть до Филадельфии (Stöhr et. al., 2019), у берегов Европы ареал его ограничен с юга северной границей Бискайского залива. В Арктике имеет почти циркумполярное распространение с разрывом ареала обитания в Чукотском море.

А. А. Шорыгин и А. М. Дьяконов относили *O. glacialis* к арктическо-бореальным формам (Шорыгин, 1928; Дьяконов, 1954), мы же в свою очередь склонны полагать, что он является атлантическим широко распространенным бореально-арктическим видом, к аналогичному выводу пришли и другие российские ученые изучающие фауну иглокожих северных морей России (Anisimova, 1989; Смирнов, Смирнов, 2006).

Отряд: Ophiacanthida

Семейство: Ophiacanthidae Ljungman, 1867

Род: *Ophiacantha* Müller & Troschel, 1842

Ophiacantha bidentata (Retzius, 1805)

Описание. Довольно изменчивый вид. Диск в диаметре может достигать 12 мм, лучи длинные (в 3-5 раз превосходят диаметр диска), окраска варьирует от светло- до темно-бурого цвета. Поверхность диска сверху и снизу покрыта покровом из гранул и бугорков конической формы, бугорки на вершине иногда зазубрены (у молодых особей могут отмечаться шипы). Чешуйки на диске, включая радиальные щитки, скрыты под покровом, радиальные ребра визуально не выступают. Челюсти с каждой стороны несут по 3-4 оральных папиллы и по одной инфрадентальной в центре. Наружная боковая папилла широкая и уплощенная. Ротовые щитки имеют треугольную форму, ширина их превосходит длину, наружные края слегка выпуклые. Щитки на спинной стороне лучей ромбические, четко отделены один от другого, с брюшной стороны щитки также разделенные. Число игл на лучах варьирует от 6 до 9, их длина постепенно увеличивается от нижних (с брюшной стороны) к верхним (со спинной стороны), иногда самая верхняя игла бывает той же длины, что и нижняя. На спинной стороне иглы правой и левой сторон почти сходятся. Амбулакральная чешуйка (довольно крупная) одна, иногда на первых члениках встречаются 2 чешуйки.

Экология. Эврибатная форма офиур, глубины расселения от 10 до 4500 м, в более южных ареалах своего распространения может встречаться и на больших глубинах. А. А. Шорыгин (1928) в своей работе пишет, что для данного вида характерно понижение верхней границы вертикального распространения по направлению от высоких широт к более низким. Обитает на грунтах различного типа, однако предпочитает илистые. Наибольшие скопления характерны для северных районов ареала его встречаемости.

Встречается при самых разных температурах $-1,8$ до $+17^{\circ}\text{C}$ и солености от 30 до 35 ‰, но в арктических морях может обитать при 24-27‰.

Ophiacantha bidentata является типичным представителем зообентоса арктических морей России, обширные скопления этого вида охватывают почти все исследуемые моря, за исключением лишь Чукотского моря (рис. 9).

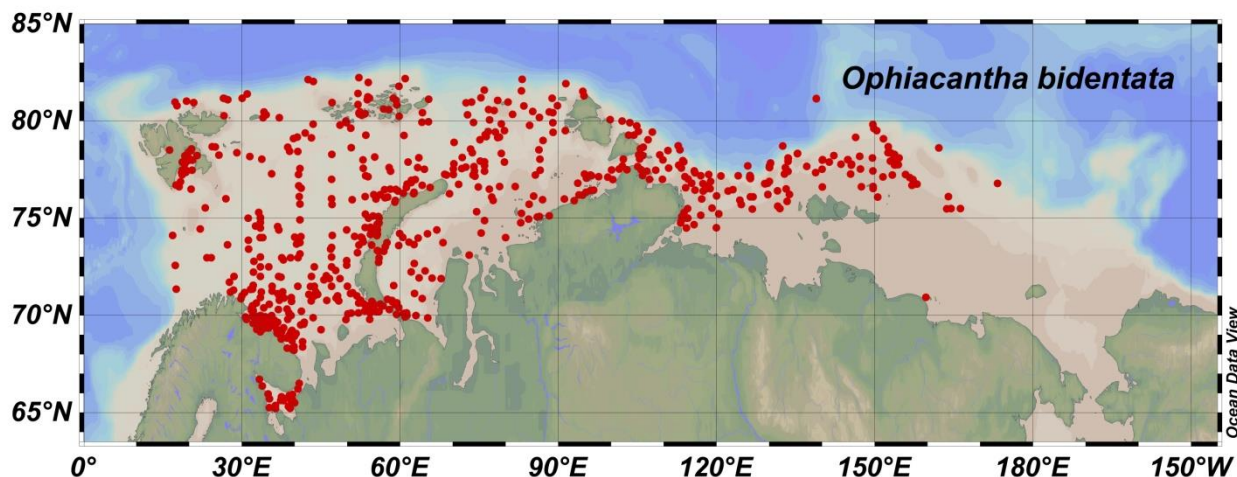


Рис. 9. Распространение *Ophiacantha bidentata* в пределах морей российской Арктики

В Белом море эта змеехвостка отмечается непосредственно в самом Бассейне и в Горле, на глубинах от 20 до 200 м, преимущественно на алевритовых грунтах, при температуре от $-0,4^{\circ}$, в центральной части, до $+10^{\circ}\text{C}$ в Горле и Воронке, солености – около 30‰.

В Баренцевом море *O. bidentata* расселяется по всей акватории моря, формируя наиболее плотные скопления у берегов Мурмана и юго-восточной части моря, в Печорское море вид заходит только в северную его часть. В границах моря он обитает как на мелководных участках в районе Шпицбергена, ЗФИ, возвышенности Персея и шельфе (до 100-160 м), так и в более глубоководных районах центральной части моря (350-600 м) и желоба Франц–Виктория (до 700 м), Наиболее часто встречается при положительных температурах от $+0,6$ до $+4^{\circ}\text{C}$, но в центральной части и у берегов Новой Земли обычен при температуре от 0 до -1°C . Соленость придонных вод в пределах ареала обитания рассматриваемого вида не опускается ниже 34‰. В качестве субстрата предпочитает алевритовые, в меньшей степени алеврито-пелитовые, грунты.

Довольно обычна и широко распространена эта офиура и в Карском море, куда она проникает как с севера (вокруг м. Желания на Новой Земле), так и с юга (через пр. Карские Ворота). В самом море она встречается в северных глубоководных желобах Св. Анны и Воронина, в Новоземельской впадине, а также на юго-восточных мелководьях. Диапазон глубин в пределах моря, где была отмечена *O. bidentata*, варьирует

от 10 до 600 м, грунты – алевритовые и алеврито-пелитовые. Основная часть находок концентрируется в зоне распространения водных масс с невысокими придонными температурами – от -1,2 до 0° °С, но существуют многочисленные поселения этого вида в юго-восточной и северо-восточной частях моря при положительных температурах от 0,5 до 1,2°С. Соленость, при которой встречается данная форма в Карском море колеблется от 28 (у п-ва Таймыр) до 34-34,5‰ на остальной акватории.

В море Лаптевых *O. bidentata* распространяется по кромке материкового склона, из пролива Вилькицкого спускается на юг вдоль п-ва Таймыр до о. Бегичев (на глубине от 10 до 85 м, а также на склоне на глубине около 3000 м), в юго-восточной части моря не отмечена. Грунты преимущественно алеврито-пелитовые. В границах моря встречается при температуре от -1,8° в пр. Вилькицкого до -0,6°С на остальной акватории и солености – от 30 до 34‰. Вероятнее всего именно низкие величины солености в юго-восточной части моря ограничивают распространение вида в данном районе, и поэтому единственный путь его проникновения в Восточно-Сибирское море лежит к северу от Новосибирских островов.

В Восточно-Сибирском море распространение *O. bidentata* ограничено северо-западными районами, встречается на глубинах от 30 до 80 м, при температуре от -0,6° до -1,8°С и солености от 29 до 33‰, на алевритовых грунтах. Единичные находки *O. bidentata* были отмечены к северо-западу от устья р. Колыма на глубине около 10 м, где придонные слои воды в указанной локации вполне пригодны для обитания данной формы – температура составляет около 0°С, солёность – порядка 27‰.

Глобальный ареал. В арктических широтах вид распространен почти циркумполярно с разрывом ареала в Чукотском море. В Арктике встречается в море Бофорта, у западного и восточного побережий Гренландии, в Норвежском море вдоль побережья Норвегии на север до Шпицбергена, тотально - в Баренцевом, Белом и Карском морях. В море Лаптевых приучен преимущественно к центральным и северным районам, а в Восточно-Сибирское море заходит с севера от Новосибирских островов. В Атлантическом океане вид расселяется вдоль североамериканского побережья на юг до полуострова Флорида (33° з.д.), вдоль европейского берега он спускается до Бискайского залива, в центральной части океана – до Азорских островов (Stöhr et. al., 2019). В Тихом океане в северо-восточной его части отмечен в Беринговом море, Охотском и Японском морях, в северо-западной части – у Алеутских островов (Дьяконов, 1954; Смирнов, Смирнов, 2006; Stöhr et. all, 2019).

Исходя из анализа ареала обитания *O. bidentata*, его следует отнести к широко-распространенным бореально-арктическим видам.

Семейство: Ophiotomidae Paterson, 1985

Род: *Ophiocomina* Koehler in Mortensen, 1920

Ophiocomina nigra (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)

Описание. Относительно крупная офиура (около 25 мм в диаметре). Диск плоский, лучи длинные, в 5 раз превосходят диаметр диска. По бокам каждого из лучей сидят короткие иглы, напоминающие шипы. Имеет темную окраску.

Экология. Теплолюбивая форма, расселяется при положительных температурах и высоких соленостях на песчаных грунтах. Предпочтительные глубины от 20 до 100 м. В Баренцево море *O. nigra* встречается только у западного побережья о. Медвежий на глубине порядка 30 м, при температуре около 3° С и солености более 34,5‰.

Глобальный ареал. Данный вид офиур приурочен к европейскому побережью Атлантического океана от Бискайского залива до юго-западных берегов Норвегии, встречается также в западной части Средиземного моря.

Данный вид отсутствует в коллекционных сборах ЗИН РАН. Сведения об его обнаружении в исследуемых арктических морях ограничиваются данными из опубликованных норвежцами отчетов по исследованию пограничных районов Норвежского и Баренцева морей (Gulliksen et. al., 1999). Согласно этим данным *O. nigra* обитает в Баренцевом море у о. Медвежий, координаты находок не указаны.

Характер распределения находок в Мировом океане (Stöhr et al., 2019) позволяет отнести *O. nigra* к атлантическим субтропическо-бореальным формам.

Отряд: Amphilepidida

Семейство: Ophiothrichidae Ljungman, 1867

Род: *Ophiothrix* Müller & Troschel, 1840

Ophiothrix fragilis (Abildgaard, 1789)

Описание. Морфологически весьма изменчивая форма офиур, описаны несколько вариаций (Дьяконов, 1954). Диск в диаметре может достигать 20 мм, окраска также сильно варьирует. Сверху диск покрыт чешуйками, скрытыми под покровом из невысоких шипообразных иглочек, однако бывают особи почти полностью голые. У типичных форм среди низких шиповатых иглочек, преимущественно в центре диска, встречаются более высокие иглы. Спинные щитки лучей голые и имеют форму неправильного четырехугольника; брюшные щитки прямоугольные. Игл на лучах от 6 до 10 (в большинстве случаев 7), они длинные (самая нижняя и верхняя, короткие), внешне напоминают шипы. Амбулакральная чешуйка одна (заостренная).

Экология. *Ophiothri fragilis* встречается при положительной температурой от +3° до +10° С (возможно и выше) и высокой соленостью (не ниже 34,5‰) на самых разных

глубинах (от литорали до 1200 м). Для расселения предпочитает твердые грунты (Дьяконов, 1954).

Глобальный ареал. *Ophiothri fragilis* обитает в Средиземном море, у западных берегов Европы, на север расселяется вдоль побережья Норвегии до Лофотенских островов (Дьяконов, 1954; Stöhr et al., 2019). В сборах ЗИН РАН из российских арктических морей отсутствует, но по норвежским отчетам фигурирует в составе сообществ Баренцева моря в районе о. Медвежий и в юго-западной части Шпицбергена (Gulliksen et al., 1999, Anisimova, Cochrane, 2003).

На основании имеющихся сведений о распространении *O. fragilis* (Stöhr et al., 2019), его, как и предыдущий вид, следует отнести к атлантическим субтропическо-бореальным формам.

Отряд: Amphilepidida

Семейство: Ophiophilidae O'Hara, Stöhr, Hugall, Thuy & Martynov, 2018

Род: *Ophiopholis* Müller & Troschel, 1842

Ophiopholis aculeata (Linnaeus, 1767)

Описание. Особи данного вида достигают довольно крупных размеров (диаметр диска около 20 мм и больше). Окраска сильно варьирует (зачастую в зависимости от субстрата, на котором они обитают), встречаются экземпляры красного, пурпурового, почти белого цвета или даже с пятнами и разводами. На лучах отмечаются разноцветные кольца. Игольчатый покров очень изменчив. Со спинной стороны на диске отмечаются первичные пластинки округлой формы, которые окружают мелкие низкие гранулы или иголки. Гранулы, как правило, закругленные или конические, в центральной части диска могут встречаться разное количество высоких иголок, отличающихся между собой по размерам. Радиальные щитки скрыты под покровом, они достаточно крупные и имеют треугольную форму. Брюшная сторона диска покрыта довольно высокими иголочками и бугорками. Лучи грубые, широкие и короткие, могут загибаться на брюшную сторону. Со спинной стороны они покрыты поперечно-овальными щитками, каждый из которых окружен добавочными уплощенными пластинками различной величины. С брюшной стороны лучи одеты в щитки правильной четырехугольной формы, которые отделяются друг от друга вдавлениями. Боковая сторона лучей вооружена короткими, несколько притупленными и толстыми иглами, в количестве 5-7 с каждой стороны. Самая нижняя игла (с дистальной стороны) представляет собой крючок с зубчиком у вершины. Амбулакральные чешуйки крупные, одиночные. Каждая сторона челюстей несет довольно крупные закругленные ротовые папиллы в количестве 2-3.

Инфрандентальная папилла мелкая, почти не заметная, над ней располагаются отчетливо выступающие зубы.

В Тихом океане вид имеет вариант *O. aculeata* var. *japonica* Lyman (Дьяконов, 1954).

Экология. *Ophiopholis aculeata* вид с широким температурным (от $-1,8^{\circ}$ до 16°C) диапазоном встречаемости, селится на глубинах от 0 до 2000 м на самых разных грунтах, но предпочитает каменистые, избегая илистые грунты (Шорыгин, 1928). В отношении к солености – стеногалинный, обитает при 30-33‰.

В исследуемых морях отмечен в Белом, Баренцевом и Карском, единичные находки сделаны на северо-западе моря Лаптевых и в южной части Чукотского моря (рис. 10).

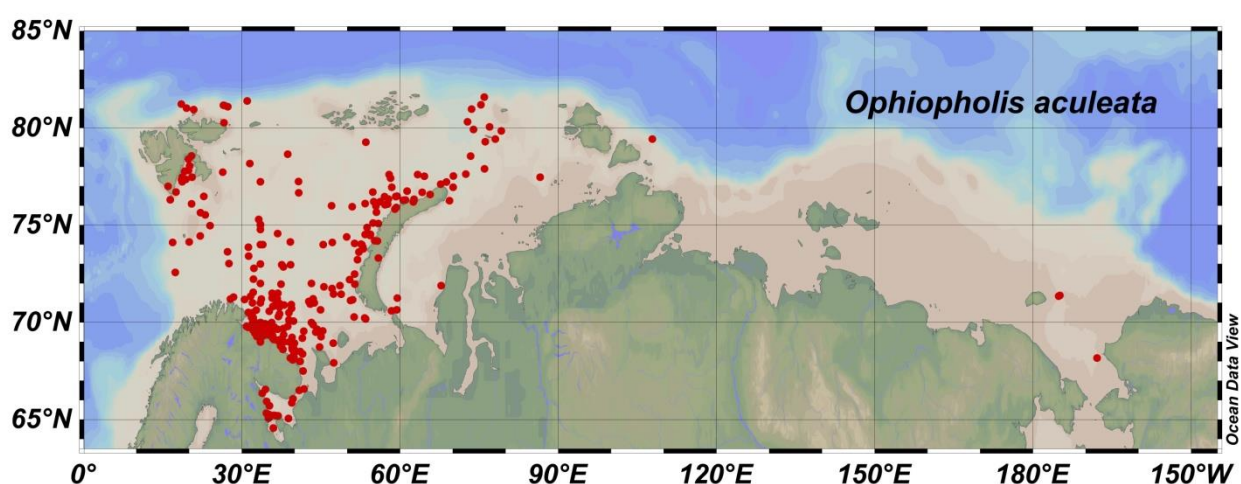


Рис. 10. Распространение *Ophiopholis aculeata* в пределах морей российской Арктики

Основные поселения этого вида обнаружены в Баренцевом море, где он встречается довольно часто практически по всей акватории, реже у ЗФИ, и совсем редко – в Печорском море. Большая часть находок *O. aculeata* сконцентрирована в районе распространения водных масс с положительными придонными температурами от $0,6$ до 4°C и соленостью около 34,5‰. Вместе с тем, в центральной и северо-восточной части моря может обитать и при отрицательных, около -1°C , температурах, а к северу от Чёшской губы и при более низкой, порядка 33‰, солености. Предпочитает преимущественно, алевритовые грунты с песчаной фракцией.

В Белом море *O. aculeata* встречается на самых разнообразных глубинах, на песчаных и алевритовых грунтах, в диапазоне температур от $-0,6$ (в Бассейне моря) до 4°C (в Горле) и солености от 30 до 33‰.

В Карском море рассматриваемый вид приурочен к глубоководным районам (желоб св. Анны, желоб Воронина и Новоземельская впадина) до 600 м глубиной, но единичные находки отмечены и у западных берегов п-ва Ямал. Во всех этих районах

температура находится в пределах от -1,8 до -0,6°C, солёность – от 34 до 34,5‰, грунты представлены преимущественно илами.

В море Лаптевых *O. aculeata* селится на склоне шельфа на глубине 1073 м при температуре от -0,6 до 0°C и солёности – 34,5‰, на илистых грунтах.

В Чукотском море рассматриваемая форма достаточно редка, встречается к востоку от острова Врангеля и у восточных берегов на глубинах около 65-70 м, при температуре от -1 до +1,2°C и солёности около 33‰.

По всей видимости данная форма избегает низких температур и пониженной солёности, поскольку основная масса находок приурочена к районам с температурой придонных вод не ниже -1°C и солёности не менее 33-34‰, аналогичного мнения в своей работе придерживается и А. А. Шорыгин (1928).

Глобальный ареал. В Арктике ареал вида охватывает залив Баффина, Девисов пролив, встречается у западных и восточных берегов Гренландии, в Норвежском море – вдоль всего побережья Норвегии и далее по восточной границе моря до Шпицбергена, всё Баренцево и Белое моря, в Карском море селится преимущественно в северной части, в море Лаптевых заходит через проливы на Северной Земле, в основной акватории моря не отмечена. В Тихом океане обитает от берегов Японии по всей акватории Японского, Охотского и Берингова морей, заходит в Чукотское море до острова Геральд (Дьяконов, 1954; Смирнов, Смирнов, 2006; Stöhr et. al., 2019). Вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки спускается на юг до Лос-Анжелеса (Stöhr et. al., 2019). В Атлантическом океане *O. aculeata* отмечена у берегов Исландии, вдоль берегов Северной Америки распространяется до Флориды, вдоль европейского берега до Англии (всё Северное море), в центральной части океана – до Азорских островов (Stöhr et. all, 2019).

Ophiopholis aculeata по всей видимости является широко-распространенным бореально-арктическим видом.

Семейство Ophiactidae Matsumoto, 1915

Род: *Ophiopus* Ljungman, 1867

Ophiopus arcticus (Ljungman, 1867)

Описание. Является довольно мелким представителем класса Ophiuroidea, размер диска в диаметре едва достигает 6 мм. Лучи достаточно длинные, в 5 раз превосходящие диаметр диска. Со спинной стороны диск заметно выпуклый и покрыт голыми чешуйками, первичные пластинки визуалью выделяются. Радиальные щитки далеко отставлены друг от друга и отличаются небольшими размерами. Чешуйки с оральной стороны диска незначительно мельче спинных. Щитки на спинной стороне лучей

удлиненно-треугольные, на брюшной имеют форму пятиугольника. Щитки на лучах, как со спинной, так и с брюшной сторон соприкасаются между собой вблизи диска и раздвинуты на удалении от него. Боковых игл на лучах 5-6, они толстые и короткие. Ротовые щитки правильной треугольной формы, адоральные – умеренно крупные. Каждая челюсть несет по 2 (иногда 3) крупные ротовые папиллы по бокам и одну непарную на вершине. Генитальных щелей нет. Откладывание яиц происходит через небольшие отверстия на брюшной стороне диска. Развитие скорее всего прямое, пелагические личинки у данной формы не обнаружены (Дьяконов, 1954).

Экология. *Ophiopus arcticus* встречается на глубинах от 7 до 800 м, но предпочитает для расселения более глубоководные участки, с илистыми грунтами и положительными температурам до 4-5°C. Стеногалинен и встречается при солености не ниже 34‰.

Находки этого вида были отмечены в Баренцевом, Карском и море Лаптевых (рис. 11).

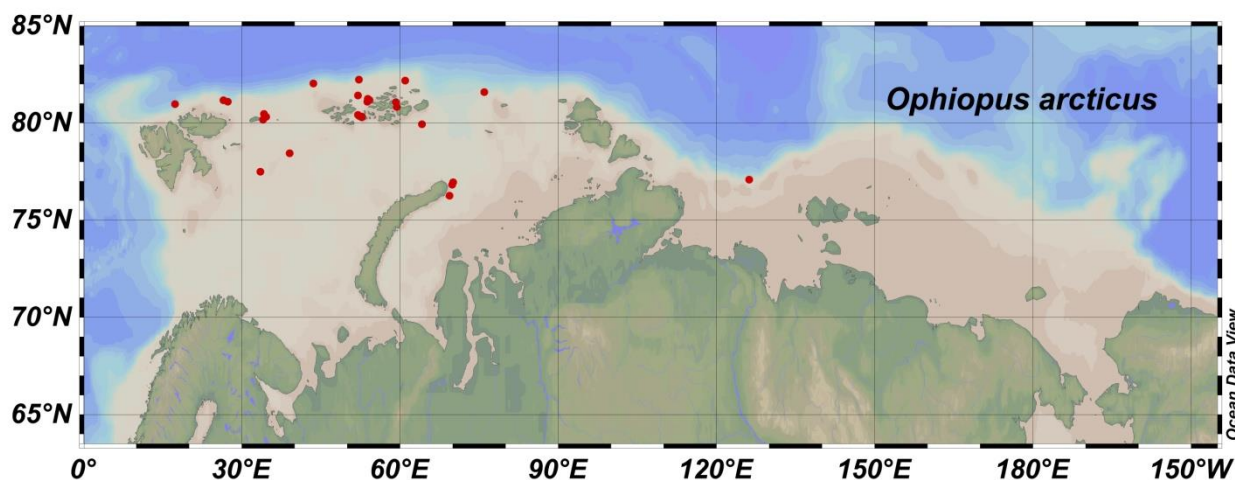


Рис. 11. Распространение *Ophiopus arcticus* в пределах морей российской Арктики

В Баренцевом море данный вид расселяется вдоль северной его границы, вокруг о. Шпицберген и ЗФИ, где встречается на глубинах от 7 до 280 м, на песчаных и алевритовых грунтах в зоне распространения положительных температур от 0,6 до 2°C и солености около 34,5‰.

В Карском море места его обнаружения приурочены к желобу Св. Анны в пределах глубин от 100 до 512 м, где преобладают илистые грунты, низкая температура (от -0,6 до -1°C) и высокая, около 34,5‰, соленость.

В море Лаптевых вид отмечен у северной границы моря на глубине 284-282 м, на илистых грунтах при отрицательной температуре около -1°C и солености порядка 34 ‰.

Глобальный ареал. В Атлантике ареал обитания охватывает северное побережье Северной Америки (до Ньюфаундленда) и берега Норвегии. В Арктике – от Гренландии до моря Лаптевых на востоке.

Ряд авторов (Шорыгин, 1928; Дьяконов, 1954; Anisimova, 1989; Смирнов, Смирнов, 2006) рассматривают *O. arcticus* как арктический вид, однако имеющиеся сведения о расселении его вдоль берегов Норвегии (Дьяконов, 1954; Stöhr et. al., 2019), южные берега которой относятся к бореальной зоне дает основания полагать, что всё-таки он является высокобореально-арктическим видом заходящим в Арктику. Такой вывод подкрепляется и тем, что наиболее часто поселения *O. arcticus* в пределах Арктики приурочены к водным массам с положительными температурами.

Семейство: Amphiuridae Ljungman, 1867

Род: *Amphiodia* Verrill, 1899

Amphiodia craterodmeta (H. L. Clark, 1911)

Описание. Относительно не крупная и довольно изменчивая форма, диаметр диска составляет 10-12 мм. Характеризуется достаточно плотным и толстым диском. Дискосые чешуйки неоднородные и крупные, первичные пластинки среди них не выделяются. Радиальные щитки по всей длине слиты между собой, они имеют вытянутую форму, их длина превосходит ширину. С брюшной стороны пространство в интеррадиусах покрыто мелкими чешуйками. Ротовые щитки варьируют по форме, но в целом характеризуются довольно мелкими размерами. С каждой стороны челюсти имеются по 3 ротовых папиллы, которые также изменчивы – они могут быть либо все закругленными, либо внутренние 2 папиллы могут быть заостренными и мельче наружной. Спинные щитки лучей преимущественно треугольные, брюшные прямоугольные. Щитки лучей (спинные и брюшные) касаются друг друга. С каждой стороны луча отходят по 3 (у основания диска по 4) относительно коротких, заостренных иглы, из которых наружная наиболее длинная, однако, её длина не превосходит длину членика луча. Амбулакральных чешуек по 2 на каждом членике.

Экология. По вертикали расселяется на глубинах от 7 до 1000 м. Весьма неприхотливый к характеру грунта вид. Жестких температурных предпочтений не имеет (Дьяконов, 1954).

В границах исследуемых морей встречается только в Чукотском море, а также к югу от острова Врангеля в пр. Лонга (рис. 12), где расселяется на песчанисто-илистых грунтах, на глубине от 29 до 70 м, при температуре от -0,2°C (у острова Врангеля) до +4,5°C (в юго-восточной части моря) и солености – от 32 до 33‰.

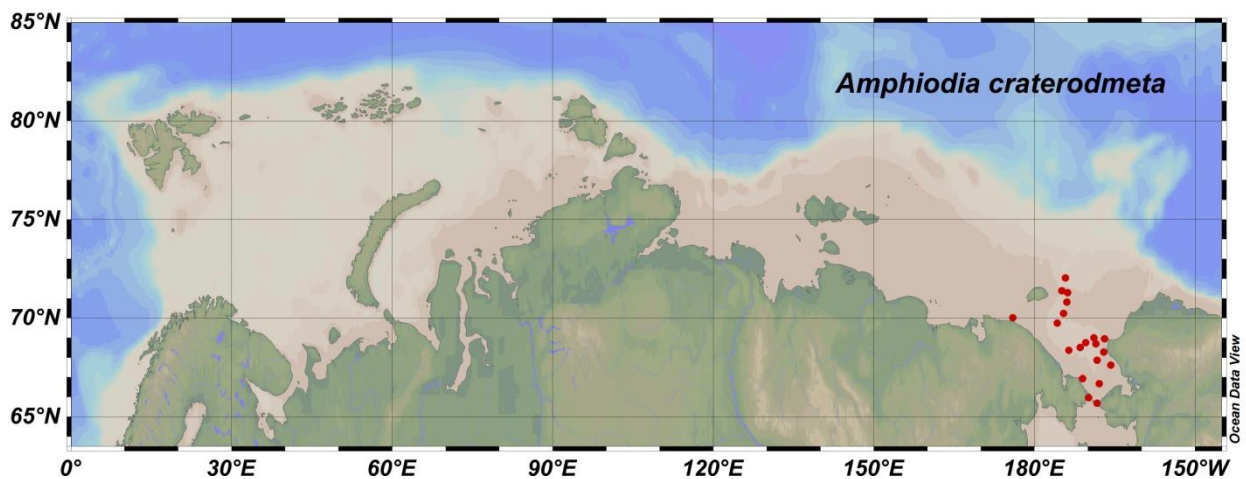


Рис. 12. Распространение *Amphiodia craterodmeta* в пределах морей российской Арктики

Глобальный ареал. Широко распространенный в северной части Тихого океана вид. Вдоль азиатского берега расселяется от берегов Кореи и Японии на север, встречается в Японском, Охотском и Беринговом морях. Заходит через Берингов пролив в южную и восточную части Чукотского моря.

Ареал описываемого вида позволяет отнести его к западно-тихоокеанским широкобореальным формам.

Род: *Amphipholis* Ljungman, 1866

Amphipholis squamata (Delle Chiaje, 1828)

Описание. Мелкий вид (диаметр диска 4-5 мм), окраска серо-белая или голубоватая, фосфоресцирует, у наружных радиальных щитков отмечается светлое пятнышко. Сверху и снизу диск покрывают голые чешуйки разных размеров. Первичные пластинки визуальны выделяются только у молодых особей. Радиальные щитки по всей длине соприкасаются между собой, они довольно широкие и короткие. Ротовой щиток может быть ромбической формы, либо вытянутым поперек. Спинные щитки лучей соприкасаются, имеют закругленно-треугольную форму; брюшные щитки практически квадратные со слабо выямчатым наружным краем. Боковых игл на лучах 3-4, они короткие и конические. Живородящий, гермофродитный вид.

У типичной формы встречается вариация *Amphipholis squamata* var. *tenuispina* Ljungman, для которой характерны более грубые спинные чешуйки, первичные пластинки более отличны, иглы лучей тоньше и длиннее. Дьяконов (1954) отмечал, что в северных водах встречается именно *Amphipholis squamata* var. *tenuispina*.

Экология. Стенотермный и стеногалинный вид, встречается на самых разных глубинах и грунтах.

В Баренцевом море ареал обитания приурочен к илисто-песчаным грунтам, придонные водные массы в местах его обнаружения характеризуются положительными температурами до 5° С и соленостью более 34,7‰.

Глобальный ареал. *Amphipholis squamata* широко распространенный вид, свойственный морям тропического и умеренного климатических поясов. У берегов Норвегии встречается его морфотип *Amphipholis squamata* var. *tenuispina* Ljungman (Дьяконов, 1954) и как отмечает сам А. М. Дьяконов этот же морфотип может быть обнаружен у Западного Мурмана. Согласно данным видовых списков представленных в отчете совместных исследований ПИНРО и IMR (Anisimova et. al., 2010) *A. squamata* встречается в Мотовском заливе, Варангер-фьёрде и в открытых районах южной части Баренцева моря, по данным В. Гуликсена с коллегами (Gulliksen et. al., 1999) данный вид также отмечен у Северо-Восточной Земли Шпицбергена. Координаты находок, к сожалению, не указаны. В коллекционном каталоге ЗИН РАН вид не представлен.

Широко-распространенный тропическо-бореальный вид (Анисимова, 2000).

Род: *Amphipholis* Ljungman, 1866

Amphipholis torelli (Ljungman, 1871)

Описание. Очень мелкая форма, диск в диаметре достигает всего 3 мм. Чешуйки, покрывающие диск сверху и снизу, голые, разной величины (с брюшной стороны, как правило, мельче). Первичные пластинки визуально практически не выделяются, хотя у более молодых особей могут быть заметны. Радиальные щитки варьируют по форме, но обычно короткие и широкие, слиты между собой. Ротовые щитки имеют форму яйца, адоральные – крупные и довольно широкие. Ротовых папилл – 3 с каждой стороны, наружная из которых широкая. На каждом членике луча с боку по 3-4 иглы. Амбулакральных чешуек – 2.

Экология. Довольно редкий вид. Обитает на глубинах от 180 до 600 м, предпочитает положительные температуры и высокую соленость.

В границах исследуемых морей *A. torelli* встречается только в Баренцевом море (рис. 13), где обитает на глубине 180-270 м при температуре 3°С и солености 34,5‰, на алевроитовых грунтах.

Глобальный ареал. Локально встречается в западном районе Баренцева моря у берегов Мурмана, по данным С. Стёхр с коллегами (Stöhr et. al., 2019) *A. torelli* был отмечен также у Шпицбергена и ЗФИ, на литорали у островов Гренландии и Исландии, а также в Баффиновом заливе (Дьяконов, 1954).

Биогеографический анализ распределения находок позволяет отнести данный вид к арктическим формам.

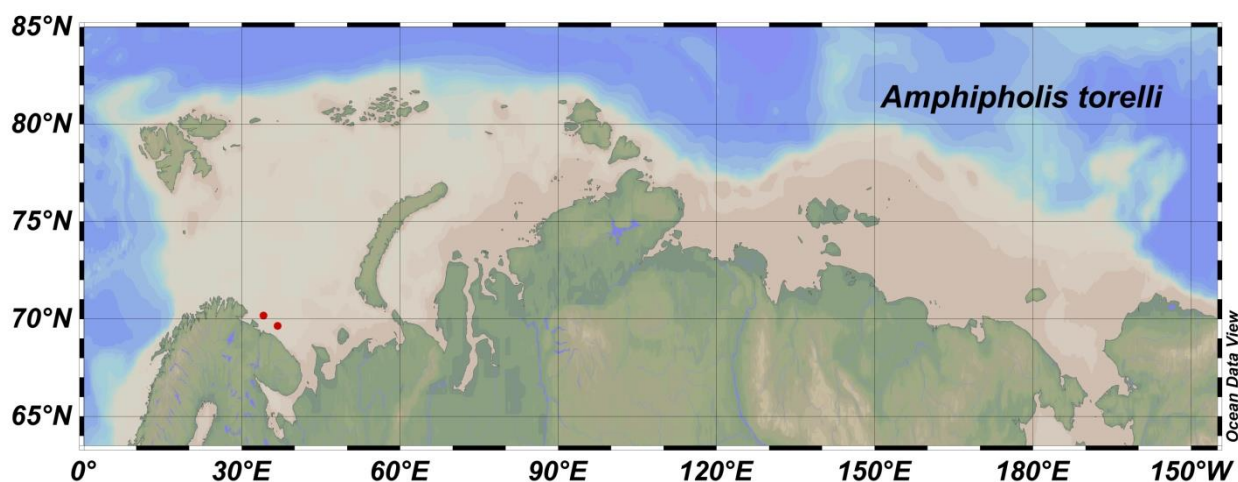


Рис. 13. Распространение *Amphipholis torelli* в пределах морей российской Арктики
Amphipholis murmanica (Djakonov, 1929)

Описание. Мелкие офиуры (диаметр диска до 4 мм) буроватого цвета. Вид очень схожий с *Amphipholis torelli*, однако, у него отмечается наличие только одной амбулакальной чешуйки, а на члениках, наиболее удаленных от диска, амбулакальные чешуйки могут вовсе отсутствовать. Диск покрыт многочисленными голыми чешуйками. Ротовой щиток ромбической формы или вытянут поперек, углы сильно закруглены. Спинные щитки лучей имеют треугольную форму с заостренными углами и сильно вытянутой наружной стороной. Брюшные щитки лучей – пятиугольные, широкие. Первые 3 брюшных и спинных щитка соприкасаются между собой, остальные отделены. Боковых игл по 4 у диска и по 3 далее от него.

Экология. Единственный экземпляр *A. murmanica* был найден А. М. Дьяконовым в Кольском заливе Баренцева моря, на глубине около 20 м в зарослях литотамния (рис. 14). Предпочтения к солености, температуре и грунтам не выяснены.

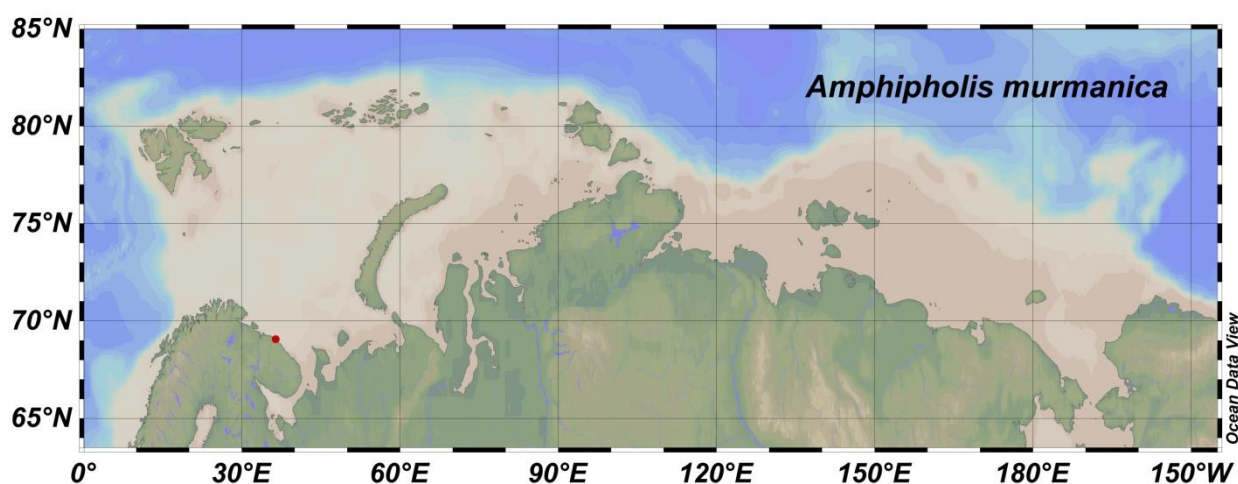


Рис. 14. Распространение *Amphipholis murmanica* в пределах морей российской Арктики

Глобальный ареал. Биogeографическую принадлежность данного вида классифицировать сложно, поскольку он был обнаружен единично, и поэтому в данной работе мы не будем относить его к той или иной биogeографической группе.

Род: *Amphiura* Forbes, 1843

Amphiura sundevalli (Müller et Troschel, 1842)

Описание. Достаточно крупный вид (диск до 20 мм в диаметре), однако в основной своей массе встречаются особи с размерами 6-8 мм. Лучи длинные, могут в 6-7 раз превосходить диаметр диска, который уплощён и на интеррадиусах (особенно у крупных особей) имеет выемки. Со спинной стороны диск покрывают мелкие однородные чешуйки, среди которых зачастую можно различить более крупные первичные пластинки. Радиальные щитки сильно варьируют по форме и размерам, но преимущественно они вытянутые, расходящиеся в противоположные стороны и короткие, их длина в 2,5-3 раза меньше радиуса диска. У края диска радиальные пластинки могут либо соприкасаться, либо расходиться. Спинные щитки лучей широкие, поперечно-овальные, соприкасающиеся между собой. С брюшной стороны диск покрыт мелкими, налегающими друг на друга чешуйками. Инфрадентальных папилл на челюсти две, они почти кубической формы. От адорального щитка отходит вторая папилла, она может быть высокой, конически заостренной, либо низкой почти чешуйчатой. В глубине ротовой щели (по бокам челюсти) отмечаются дополнительные папиллы. Ротовые щитки, как правило, округлые или овальные, хотя встречаются и угловатые. Адоральные щитки крупные правильной треугольной формы, проксимально соприкасающиеся друг с другом. Брюшные щитки лучей имеют форму пятигранника с оттянутым и притупленным проксимальным краем и слегка выемчатым дистальным, оба края примерно одной длины и ширины. С каждой стороны членика по 4-6 простых, заостренных иглы. Амбулакральные поры довольно крупные, их прикрывает мелкая амбулакральная чешуйка (редко с одной стороны членика их две).

Экология. Вид с широким вертикальным распределением, отмечен на глубинах от 3 до 800 м, является стенотермной и стеногалинной формой, встречается преимущественно при невысоких придонных температурах от -1,6° до 4°С и солености не ниже 30-32‰. Селится на самых разных грунтах (илы, песчанистые илы, реже чистые пески и гравий).

В наших северных морях вид отмечается в Баренцевом, Карском, Лаптевых и Чукотском морях. В Восточно-Сибирское море *A. sundevalli* заходит только в северо-западную его часть у Новосибирских островов (рис. 15).

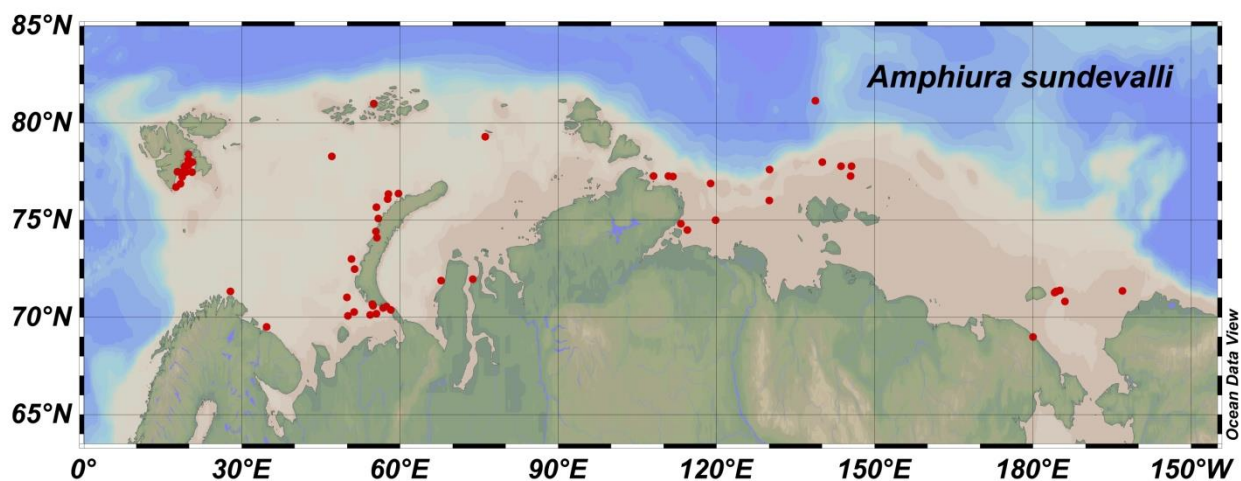


Рис. 15. Распространение *Amphiura sundevalli* в пределах морей российской Арктики

В Баренцевом море рассматриваемая офиура приурочена к относительно мелководным участкам дна от 15 м у о. Шпицберген до 120 м у архипелага Новая Земля, в центральной части моря вид не отмечен. Встречается на алевритовых и песчаных грунтах, при температуре от $-1,2^{\circ}\text{C}$ у Новой Земли до $2-4^{\circ}\text{C}$ в западных и северных районах моря при солености от 34 до $34,5\text{‰}$.

В Карском море *A. sundevalli* встречается редко, и находки его были сделаны в северной и юго-западной частях моря на глубинах от 19 до 55 м, на илистых грунтах, при температуре от $-0,6$ до 0°C и солености – от 30 (на юге) до 34‰ (на севере).

В море Лаптевых данная змеехвостка расселяется от полуострова Таймыр через всё море на северо-восток к Новосибирским островам, встречаясь здесь на глубинах от 33 до 94 м, при температуре от $-1,7^{\circ}\text{C}$ в центральном и северо-восточном районах моря до 0°C у берегов Таймыра и солености $30-34\text{‰}$.

В Восточно-Сибирском море, как было отмечено выше, *A. sundevalli* отмечена только у Новосибирских островов на глубине 40-60 м, на алевритовых грунтах, при отрицательных температурах ($-1,6^{\circ}\text{C}$) и солености $31-33\text{‰}$.

В Чукотском море область распространения вида приурочена к центральной части моря с илистыми и песчаными грунтами. Глубины обнаружения офиуры в пределах моря варьируют от 40 до 72 м, температура – от $-0,6^{\circ}$ до $+0,6^{\circ}\text{C}$, соленость составляет около 33‰ .

Глобальный ареал. *A. sundevalli* отмечена у западных и восточных берегов Гренландии, у северо-восточных берегов Северной Америки, в заливе св. Лаврентия, в Гренландском море у берегов Шпицбергена, в Баренцевом, Карском, Лаптевых, Восточно-Сибирском (к северу от Новосибирских островов до 145 меридиана) и Чукотском морях. В Тихом океане ареал рассматриваемой змеехвостки охватывает Берингов пролив,

Берингово море (на глубинах 3-30 м в заливах Ткачен и Провидения) и спускается на юг вдоль азиатского берега до мыса Олюторовского по глубинам около 140 м. Самые южные находки данного вида были отмечены в заливе Терпения на глубинах 53-61 м (Дьяконов, 1954) и у северных берегов Японии (Stöhr et. al., 2019).

Современные данные о распространении *A. sundevalli* позволяют отнести её к высокобореально-арктическим видам.

Amphiura borealis (G. O. Sars, 1871)

Описание. Мелкая форма, диск около 5-6 мм в диаметре, лучи в 6-7 раз превосходят диаметр. При жизни имеют красную или голубоватую окраску. Диск со спинной стороны покрыт чешуйками только в центральной его части, края интеррадиусов голые. С брюшной стороны диска чешуек нет. Радиальные щитки не особо длинные, но узкие, у края диска они соприкасаются, а ближе к центру – расходятся, пространство между ними заполняют более крупные чешуйки. Щитки лучей со спинной стороны почти округлые, с брюшной стороны – пятигранные, соприкасающиеся между собой. По бокам на члениках диска отмечается по 4 иглы ближе к диску и по 3 на удалении от него. Вторая игла снизу секирообразно расширена. Ротовой щиток имеет округлую форму, адоральные щитки не соприкасаются. Ротовая наружная папилла довольно мелкая и чешуйчатая. Амбулакральных чешуек нет. Являются живородящими гермафродитами (женские половые продукты развиваются после мужских).

Экология. Обитает при положительных температурах и высоких величинах солености на глубинах 150-800 м.

В исследуемых морях вид отмечен только в Баренцевом море у берегов Мурмана (рис. 16), на глубине около 120 м, на песчано-илистых грунтах, при придонной температуре около 2,5°C, солености – 34,5‰.

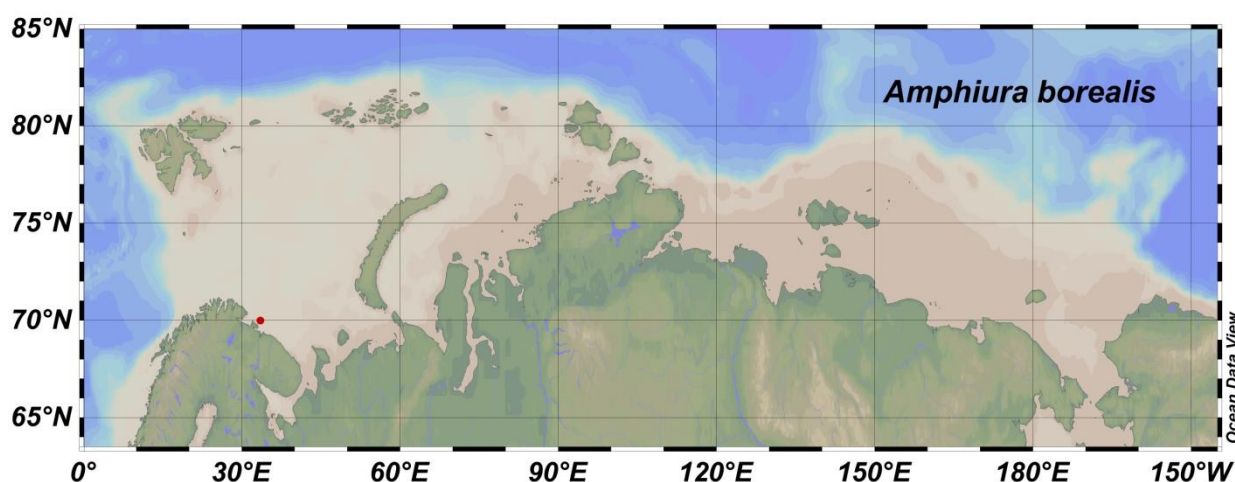


Рис. 16. Распространение *Amphiura borealis* в пределах морей российской Арктики

Глобальный ареал. Встречается в Фарерском канале, вдоль побережья Норвегии от Скагерака на западе до Финмаркена на востоке, заходит в Баренцево море у западного Мурмана вдоль Кольского меридиана, несколько находок сделано в Средиземном море (у берегов Франции и Испании).

Анисимова Н. А. в своей работе (1989) относит *A. borealis* к атлантическим европейским высокобореальным видам, Дьяконов А. М. (1954) считает его бореально атлантическим видом. Однако, современные находки этой офиуры в Средиземном море (Stöhr et. al., 2019) дают все основания полагать, что *A. borealis* скорее всего принадлежит к группе атлантических субтропическо-бореальных видов, заходящих в Арктику, что в целом подтверждается обнаружением его исключительно в районах развития положительных придонных температур и высокой солености.

Отряд: Ophiurida

Семейство: Ophiuridae Müller & Troschel, 1840

Род: *Ophiecten* Lütken, 1855

Ophiecten sericeum (Forbes, 1852)

Описание. Диаметр диска данного вида может достигать 18 мм, лучи тонкие и очень хрупкие. Окраска варьирует, встречаются особи голубоватого и фиолетового цветов. Со спинной стороны диск покрывают несколько резко выделяющихся и довольно крупных пластинок, а также очень мелкие чешуйки и гранулы, находящиеся в пространстве между крупными пластинками. На брюшной стороне диска чешуйки крупнее, чем со спинной стороны. Радиальные щитки небольшого размера, и они разобщены. Для *O. sericeum* характерен плоский дисковый вырез, весь край которого усажен одним сплошным и слегка вогнутым рядом заостренных папилл. Щитки на спинной стороне лучей крупные, широкие, тесно соприкасающиеся между собой, первые несколько щитков по наружному краю вооружены острыми папиллами. На боковых щитках лучей при увеличении можно увидеть параллельную штриховку. Боковые иглы в количестве 3 тонкие, короткие, почти равные длине членика луча. Брюшные щитки лучей треугольные, мелкие, не соприкасающиеся друг с другом. Амбулакральные чешуйки одиночные, мелкие. С каждой стороны челюсти имеются по 4-5 ротовых папилл, наружная из которых широкая, напоминает чешуйку, все остальные – заостренные. Ротовые щитки несколько превосходят по длине свою ширину.

Экология. Довольно неприхотливый к условиям обитания вид, обитает на глубинах от 5 до 4500 м. По наблюдениям ряда ученых ряда ученых Кёхлер, Грейг (Шорыгин, 1928) для офиуры *O. sericeum* характерно наличие более мелкой теплолюбивой и более крупной холоднолюбивой форм. Шорыгин А. А. в своей работе предполагает, что теплолюбивые

формы бореальных зон в виду сходства с их молодыми особями из арктических ареалов находятся в малоблагоприятных для них условиях, и этим, по-видимому, объясняются предпочтения данного вида низких температур.

В границах российской Арктики *O. sericeum* является довольно частым и банальным видом во всех морях, за исключением Белого моря (рис. 17).

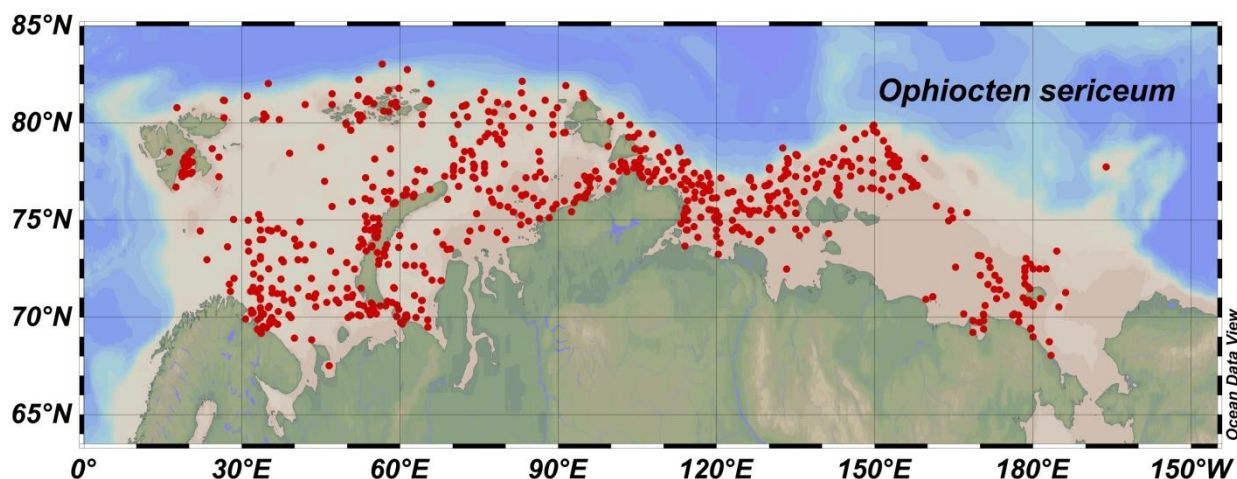


Рис. 17. Распространения *Ophiocten sericeum* в пределах морей российской Арктики

Наиболее часты находки *O. sericeum* в Баренцевом море, Карском и море Лаптевых, где он встречается практически повсеместно. В Восточно-Сибирском море основные находки сконцентрированы в северо-западном и юго-восточном районах, в том числе и в Чаунской губе. В Чукотском море поселения *O. sericeum* располагаются у западных берегов (рис. 17).

В пределах исследуемых морей данный вид отмечен на самых разных глубинах от 3 до 500 м, при температуре от $-1,8^{\circ}$ до 3°C и солености от 24 (пр. Санникова) до 34,5‰. Чаще всего местообитания офиуры приурочены к илистым грунтам, и, очевидно поэтому, она не заходит на мелководья в Печорском море, а в Чукотском – не спускается в его юго-восточную часть. Общий характер распределения также позволяет заключить, что *O. sericeum* предпочитает для расселения отрицательные температуры, но в то же время избегает районов с придонной температурой ниже $-1,8^{\circ}\text{C}$ (к западу от архипелага Северная Земля) и соленостью менее 24-25‰ (юго-западная часть Восточно-Сибирского моря).

Глобальный ареал. В пределах Арктики встречается повсеместно: от моря Бофорта на восток через Гренландию, Шпицберген, Баренцево, Карское и сибирские моря вплоть до Чукотского моря. В Белом море отсутствует. Известен в районах Исландии и Фарерских островов. Обитает также в северной Атлантике – у европейских берегов в

Северном море (у пр. Скагерак) и вдоль по североамериканскому побережью до Северной Каролины (Stöhr et. al., 2019). В Тихом океане не найден.

Полученные результаты, литературные данные и информация из единой мировой базы данных (Stöhr et. al., 2019) о распределении находок *O. sericeum* в Мировом океане позволяет отнести его к группе атлантических широко распространенных бореально-арктических видов с циркумполярным распространением в пределах Арктики.

Ophiocten gracilis (G. O. Sars, 1872)

Экология. Стенотермный и стеногалинный вид, селится на разных глубинах, однако предпочитает более глубоководные районы.

Глобальный ареал. Встречается в Атлантическом океане вдоль североамериканского побережья от м. Чидли (вход в Гудзонов пролив) до Вирджинии, у берегов Европы (к северу от Великобритании), вдоль Скандинавии до берегов Мурмана. Отмечен также у Исландии.

В Баренцево море проникает с теплым течением Гольфстрима и расселяется у северного побережья Кольского полуострова (Brattegard, Holthe, 2001). В каталоге коллекции ЗИН РАН записей о находках *O. gracilis* в наших морях нет, сведения об его обнаружении в Баренцевом море были получены на основе анализа отчетов, опубликованных по результатам исследований Норвежского моря и приграничных к нему районов Баренцева моря (Brattegard, Holthe, 2001).

Атлантический широко распространенный бореальный вид.

Ophiocten affinis (Lütken, 1858)

Описание. Довольно мелкий вид с диаметром диска не более 8 мм. Лучи короткие и ломкие. Особи *O. affinis* имеют красновато-бурую или серую окраску. Диск уплощен, его поверхность покрывают мелкие чешуйки правильной формы, которые располагаются вокруг более крупной первичной пластинки. Радиальные щитки небольшие и не соприкасаются между собой. Дискосый вырез неглубокий, по его краям располагаются 7-9 плоских папилл. Щитки со спинной стороны лучей крупные, соприкасаются между собой; с брюшной стороны – мелкие, имеют треугольную форму. На боковых щитках 3 относительно коротких иглы (верхняя самая длинная). Ротовые щитки крупные, высота их в 2 раза превосходит ширину. С каждой стороны челюсти имеется 3 ротовых папиллы, наружная из которых крышечкообразная и очень широкая. Вторая амбулакральная пора в ротовую щель не открывается.

Экология. Встречается на глубинах от 5 до 550 м, при положительных температурах и высоких соленостях.

Глобальный ареал. Встречается в Средиземном море и Бискайском заливе, на севере вдоль всего побережья Норвегии, у берегов Северной Америки до Вирджинии, известен в районе Исландии. Несмотря на то, что данные о находках *O. affinis* в арктических морях России в коллекции ЗИН РАН отсутствуют, в ряде литературных источников (Дьяконов, 1954; Brattegard, Holthe, 2001; Анисимова, 2000) отмечается, что рассматриваемый вид заходит в юго-западную часть Баренцева моря. Атлантический субтропическо-бореальный вид.

Род: *Ophiura* Lamarck, 1801

Ophiura robusta (Ayres, 1851)

Описание. Довольно мелкий вид, с диаметром диска до 10 мм. Лучи, как правило, длинные и тонкие, могут быть опоясаны кольцами белого цвета. Среди представителей вида *O. robusta* встречаются особи с зеленовато-серой и коричневой окраской, иногда даже с белыми пятнами. Диск имеет чаще всего форму пятигранника, со спинной и брюшной сторон он покрыт относительно крупными и однородными чешуйками. Радиальные щитки мелкие, между собой не соприкасаются, зачастую бывают двуцветными. На диске заметен неглубокий дисковый вырез, по краям усаженный непостоянными, малочисленными папиллами. Спинные щитки лучей довольно широкие, но короткие с выгнутым наружным краем, все они соприкасаются друг с другом. Брюшные щитки лучей мелкие, сердцевидной формы, разобщенные. Ротовые щитки по ширине превосходят длину. Ротовых папилл по 3-4 с каждой стороны челюсти. По бокам членика имеются по 3 иглы, верхняя из которых самая длинная и толстая. Амбулакральных чешуек по одной на пору, за исключением первого членика луча, где амбулакральную пору могут прикрывать 3-4 чешуйки.

Экология. Вид встречается на разных грунтах, на глубинах от 3 до 450 м, в отношении температуры также неприхотлив, может обитать при довольно низких величинах солености – до 26‰.

В северных морях России ареал охватывает западный сектор Арктики (Белое, Баренцево, Карское моря и море Лаптевых), в Восточно-Сибирском и Чукотском морях *O. robusta* не обнаружена (рис. 18).

В Баренцевом море данный вид встречается на самых разных глубинах (3-300 м) и грунтах (илы, песок), как при положительных около 0,6-3,5°C (в западной и северной частях моря), так и при отрицательных (до -1°C) температурах (у архипелага Новая Земля, Печорское море и центральный район) и солености от 33 до 34,5‰.

В Белом море большая часть находок *O. robusta* располагается вдоль западного побережья моря, на глубинах от 7 до 70 м, преимущественно на песчаных грунтах,

температура придонных вод в местах обнаружения отрицательная (около $-0,6^{\circ}\text{C}$), за исключением Горла и Воронки моря ($1,5-3^{\circ}\text{C}$), соленость 28-30‰.

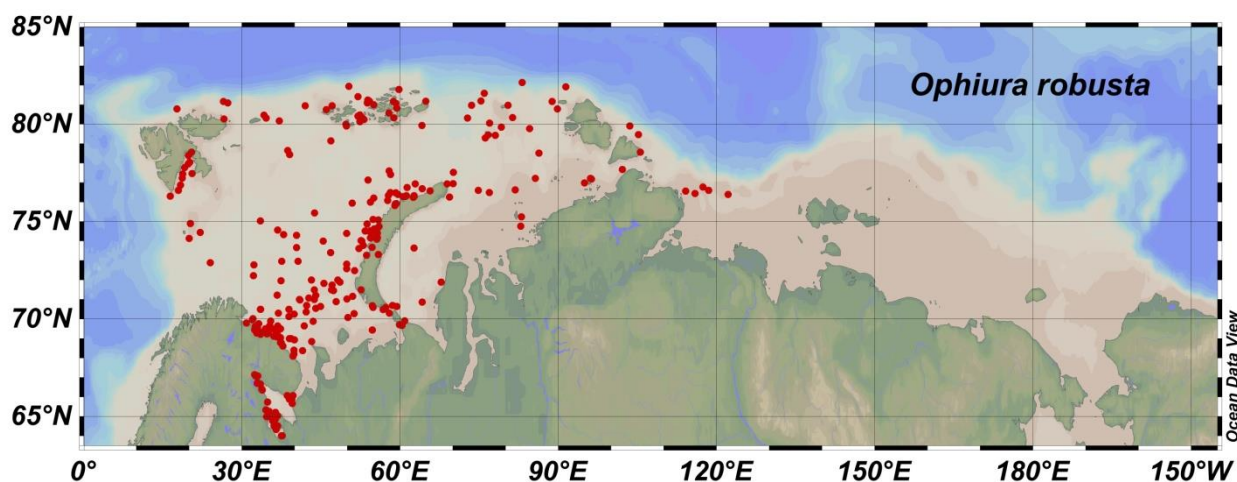


Рис. 18. Распространение *Ophiura robusta* в пределах морей российской Арктики

В Карском море офиуры данного вида встречаются реже, большая часть находок приходится на центральный и северный районы. В границах моря *O. robusta* была отмечена на глубинах от 17 м до 450 м (желоба Св. Анны и Воронина), на алевроитовых и алевроито-пелитовых грунтах, при температуре от $-1,8^{\circ}\text{C}$ до $0,6^{\circ}\text{C}$ и солености в пределах от 26 до 34,5‰.

В море Лаптевых она проникает через пролив Вилькицкого и расселяется в приграничном районе по глубинам от 50 до 350 м. Встречается, как правило, на илистых грунтах при отрицательной температуре придонных вод до $-1,6^{\circ}\text{C}$ и солености – 33-34,5‰.

Глобальный ареал. В северной Атлантике обитает по восточному побережью Северной Америки до м. Код, по европейскому берегу спускается до Ла-Манша. В Арктике почти циркумполярен с разрывами ареала в Восточно-Сибирском и Чукотском морях.

В целом ареал обитания *O. robusta* соответствует широко распространенным бореально-арктическим видам.

Ophiura maculata (Ludwig, 1886)

Описание. Данный вид в диаметре диска достигает 10 мм. Окраска тела сильно варьирует, хотя двуцветность радиальных щитков резко выражена (наружная половина светлее внутренней). Внешне описываемый вид очень схож с *O. robusta*, однако обладает принципиальными от него отличиями – амбулакральная пора с брюшной стороны первого членика луча не видна, а лишь намечена, игловидная чешуйка, прикрывающая данную пору, многими авторами ошибочно принимается за 4 боковую иглу. Игл на лучах всегда 3,

и верхняя из них, как и у *O. robusta*, отличается от остальных: у берингоморских форм она толще и длиннее, у япономорских меньше и тоньше. Спинные щитки на лучах превосходят по ширине таковые у *O. robusta*, дисковый вырез не глубокий, однако зачастую он бывает лишен папилл, иногда 2-3 папиллы встречаются кучками по бокам.

Экология. Эвритермный вид. Встречается на относительно небольших глубинах от 2 до 290 м при высокой солености, к типу грунта неприхотлив.

В арктических морях России обнаружен в Чукотском и в юго-восточной части Восточно-Сибирского моря (пр. Лонга), на глубине 20-70 м, на песчаных и илистых грунтах при температуре от -1°C (у о. Врангель) до +4 °C (в Беринговом проливе) и солености около 33‰ (рис. 19).

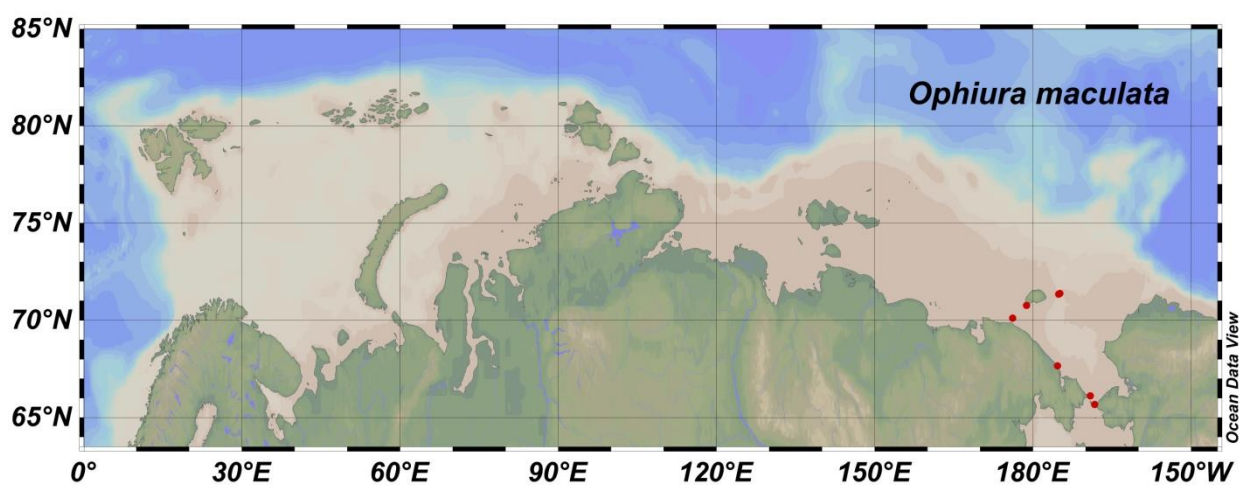


Рис. 19. Распространение *Ophiura maculata* в пределах морей российской Арктики

Глобальный ареал. Данный вид характерен для северной части Тихого океана (Берингово, Охотское и Японское моря), побережья Курильских и Алеутских островов. Является тихоокеанским широкобореальным видом с преимущественно западно-евразийским распространением.

Ophiura albida (Forbes, 1841)

Описание. Вид относительно не больших размеров с диаметром диска около 15 мм. При жизни данная форма имеет розовато-серую или голубоватую окраску со спинной стороны и белую – с брюшной. Со спинной стороны диск покрывают чешуйки разной величины, первичные пластинки визуалью плохо различимы. Радиальные щитки соприкасаются друг с другом у наружного края и занимают 1/3 от радиуса диска. Дисковый вырез довольно глубокий, по краям усаженный 10-12 короткими папиллами, располагающимися двумя дугами. Первые дисковые щитки имеют сердцевидную форму, по наружному краю выщерблены. Брюшные щитки узкие, правильной треугольной формы, наружная сторона слегка выпуклая (проксимальные щитки

соприкасаются между собой, все остальные нет). Боковые щитки лучей несут по 3 иглы, которые в длину не превышают даже половины членика луча. Ротовые щитки удлиненные. На члениках луча по 1 плоской, закругленной амбулакральной чешуйке, ближе к диску их может быть 2-3.

Экология. Вертикальное распространение охватывает глубины от 4 до 850 м, форма теплолюбивая и встречается только при положительных температурах от 1 до 14°C (и даже выше) и высокой солености от 34 до 38‰, предпочитает илистые грунты.

В арктические моря *O. albida* проникает с потоками Гольфстрима и встречается только в Баренцевом море вблизи Мурмана на глубинах от 17 до 413 м, где придонные температуры находятся в диапазоне от +1 до +4°C, соленость составляет около 34,5‰, грунты илистые (рис. 20).

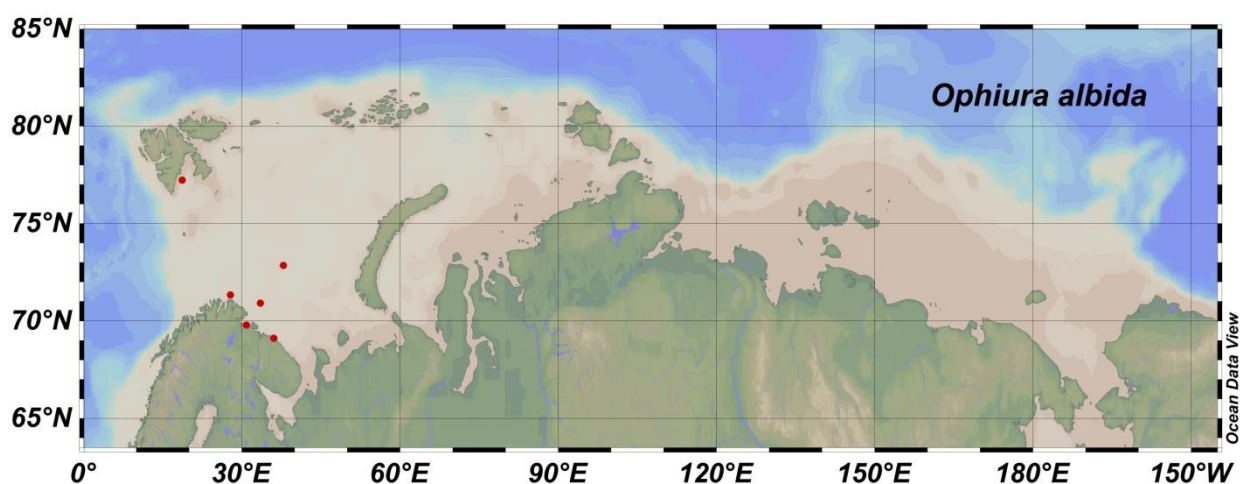


Рис. 20. Распространение *Ophiura albida* в пределах морей российской Арктики

Глобальный ареал. Из Средиземного моря вид расселяется по европейскому побережью до Северной Норвегии и Мурмана и, скорее всего, является представителем атлантической субтропическо-бореальной биогеографической группы.

Ophiura sarsii (Lütken, 1855)

Описание. Крупная офиура, диаметр диска может достигать 40 мм. Окраска тела сильно варьирует, чаще всего встречаются особи серо-зеленого цвета, реже красноватые, также попадаются пестрые экземпляры или даже с пятнами. Чешуйки на диске разной величины, уплощенные, первичные пластинки легко отличимы от остальных. Радиальные щитки вытянуты и имеют форму листа. Диск круглый, с характерным для *O. sarsii* глубоким вырезом, папиллы которого располагаются двумя дугами, в большом количестве, однако, между соседними папиллами могут быть промежутки. Как правило, они короткие, грубые, треугольной или конической формы. Щитки со спинной стороны лучей довольно широкие, соприкасающиеся между собой, с брюшной стороны –

треугольные, широкие, соприкасаются друг с другом только ближайшие к диску. С боковой стороны лучей по 3 иглы, которые в 1,5-2 раза превосходят размер членика луча, две верхние из них заостренные. На конце луча средняя игла самая длинная. Оральный щиток имеет почти одинаковую длину и ширину, внутренний его край шире наружного. Амбулакральные поры прикрывают по 4-5 чешуек на члениках, расположенных наиболее близко к диску, и по мере удаления от него это количество уменьшается до 1.

У *Ophiura sarsii* есть подвид *Ophiura sarsii f. vadicola* Djakonov, обитающая в Японском море и на Южнокурильском мелководье.

Экология. Данный вид имеет очень широкий диапазон вертикального распространения от 3 до 3000 м, обитает на самых разных грунтах. Эвритермный.

Типичная форма *O. sarsii* отмечена во всех исследуемых морях, за исключением Белого моря. Ареал в границах этих морей можно охарактеризовать, как прерывистый, поскольку в Карское и Восточно-Сибирское моря офиура заходит лишь в приграничные районы и на основной акватории не встречается (рис. 21).

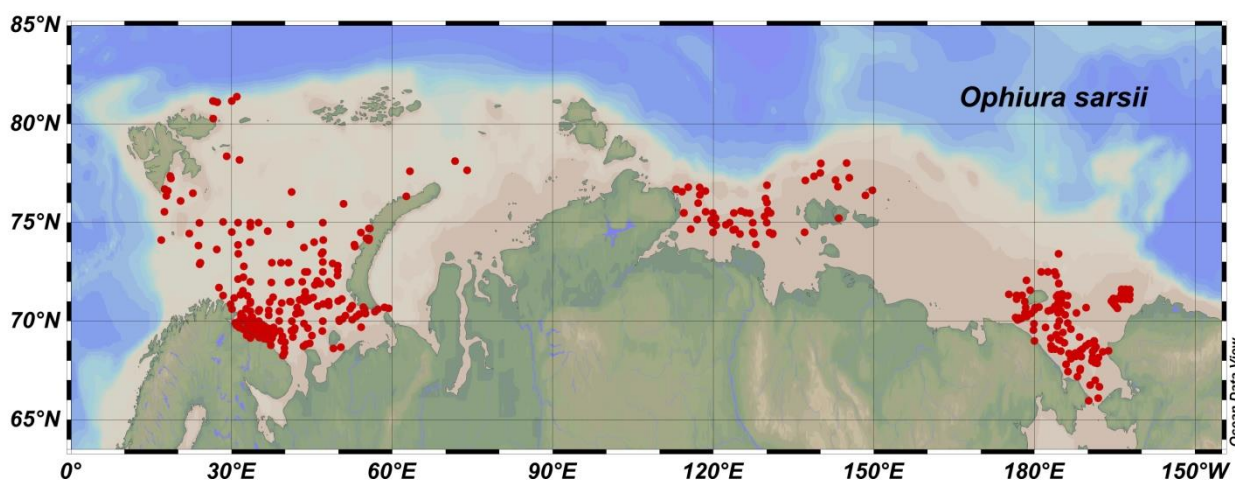


Рис. 21. Распространение *Ophiura sarsii* в пределах морей российской Арктики

В Баренцевом море большая часть находок расположена в южном, западном и центральном районах, а в северо-восточной части Баренцева моря она отмечена только у берегов Новой Земли. В Печорском море *O. sarsii* встречается вдоль северной его границы и на входе в пр. Карские ворота. Вертикальное распределение офиуры в границах Баренцева моря охватывает глубины порядка 13-400 м. Диапазон температур, при которых отмечен данный вид, укладывается в пределы от -1° до $+4^{\circ}\text{C}$, солености – от 33 до 34,5‰, грунты самые разные.

В Карском море *O. sarsii* редко встречается – вблизи пр. Карские ворота на глубине 180-190 м и в южной части желоба св. Анны на глубине 380 м, на илистых грунтах при температуре $-1,6^{\circ}\text{C}$ и солености – 33-34,5‰.

В море Лаптевых офиура обитает на большей части акватории, в пределах глубин 23-70 м на илистых и песчано-илистых грунтах, в северо-западных районах не отмечена. Основная доля находок *O. sarsii* в море Лаптевых приурочена к отрицательным температурам (до $-1,8^{\circ}\text{C}$), соленость при этом колеблется от 28-29 до 33‰.

В Восточно-Сибирском море рассматриваемая форма обитает в двух локациях – к северу от Новосибирских островов и у о. Врангель, на глубинах 22-60 м, алевритовых и песчаных грунтах и, при температуре от $-1,7$ до 0°C и солености от 25 (к востоку от пр. Санникова) до 33‰ (на основной акватории).

В Чукотском море *O. sarsii* широко распространена, и встречается на различных грунтах при различных температурах от -1 до $+3^{\circ}\text{C}$ и солености около 33‰.

Глобальный ареал. В Северном полушарии очень широко распространенный вид, в Арктике встречается циркумполярно.

Согласно карте находок, представленной в электронной базе данных (Stöhr et al., 2019), *O. sarsii* в северных районах Атлантического океана может спускаться по побережью Северной Америки вплоть до Флориды, вдоль европейского берега – до пролива Ла-Манш. В Тихом океане по евразийскому берегу – до Желтого моря, а по североамериканскому – до 37° с.ш.

По мнению некоторых авторов *O. sarsii* принадлежит к бореально-арктическим видам (Шорыгин, 1928; Anisimova, 1989; Анисимова, 2000; Смирнов, Смирнов, 2006). Однако, современные данные о находках этой офиуры в Желтом море и у побережий Флориды (Stöhr et. al., 2019) дают все основания полагать, что *O. sarsii* по всей видимости является субтропическо-арктической формой.

Семейство: Ophiourgidae Perrier, 1893

Amphiophiura pachyplax Djakonov, 1954)

Описание. Крупная форма (диаметр диска более 20 мм). Диск высокий и очень толстый, покрытый многочисленными грубыми пластинками, среди которых выделяются центральная и пять радиальных. В интеррадиусах выделяются первичные интеррадиальные пластинки имеющие форму листа клевера. Радиальные щитки довольно крупные, неправильной треугольной формы, по длине они превосходят ширину, между собой соприкасаются только на 2.3 длины. Генитальные пластинки крупные. Папиллы дискового выреза почти квадратные, мелкие. В начале дискового выреза, где сходятся радиальные щитки отмечаются мелкие гранулы (около 5 штук). С брюшной стороны диска почти все пространство интеррадиуса занимает крупный, вздутый оральный щиток и 3 листовидных пластинки, расположенных дистально от него. Адоральные щитки и ротовые пластинки также довольно крупные. Ротовых папилл по 4 с каждой стороны, они

малозаметны, мелкие, конические, на вершине челюсти располагаются 2 крупных папиллы. Лучи короткие и узкие, со спинной стороны выпуклые, с брюшной - уплощенные. Спинные щитки лучей четырехгранные, соприкасающиеся между собой. С брюшной стороны щитки имеют разную форму – первые три шестигранные, последующие топорovidные, треугольные и рудиментарные. Соприкасаются между собой только первые шесть. Боковые щитки сходятся только на брюшной стороне, примерно посередине (дистального края) располагается по одной короткой иголочке. Генитальные щели очень узкие. Вторая амбулакральная пара в ротовую щель не открывается и снабжена 4-5 чешуйками, начиная с шестого членика количество чешуек сокращается до двух.

Экология. Впервые данный вид был обнаружен к востоку от о. Шикотан на глубине 1070-2020 м на илистых и галечных грунтах и описан А. М. Дьяконовым (1954).

Глобальный ареал. О распространении *A. pachyplax* известно мало, на сегодняшний день известны находки только из Тихого океана. Согласно опубликованным данным зарубежных коллег (Blanchard et al., 2009) данная офиура обитает и в Чукотском море (рис. 22), однако в этом же отчете указывается, что её определение требует уточнений.

Исходя из имеющихся на сегодняшний день данных о распространении *A. pachyplax* в Мировом океане, его следует отнести к тихоокеанским бореальным видам.

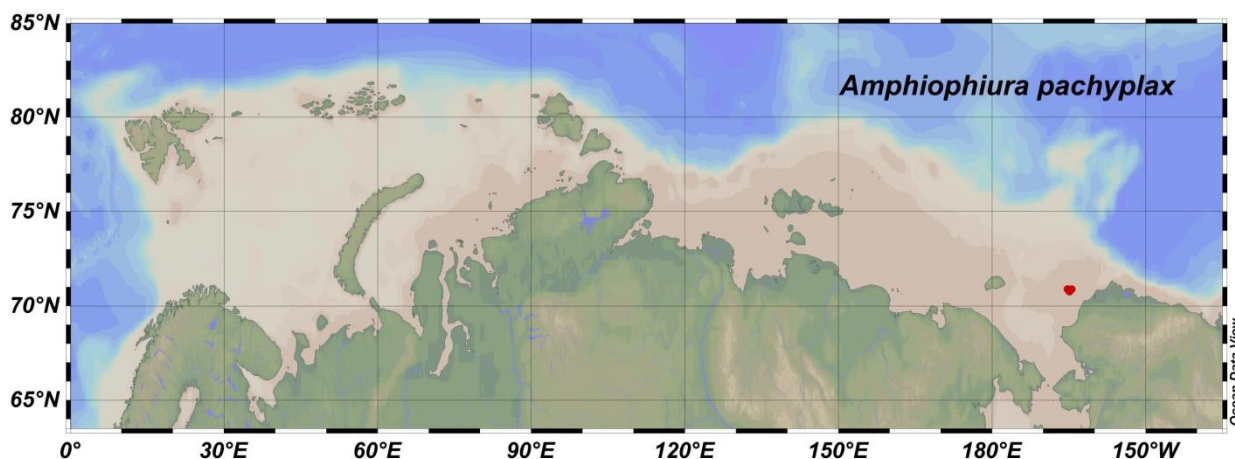


Рис. 22. Распространение *Amphiophiura pachyplax* в пределах морей российской Арктики

Семейство: Ophiourgidae Perrier, 1893

Род: *Ophiopleura* Danielssen & Koren, 1877

Ophiopleura borealis (Danielssen et Koren, 1877)

Описание. *O. borealis* является крупным видом, размеры диска которого превышают 45 мм. Окраска при жизни чаще всего красная или оранжевая. Диск затянута кожей, поэтому покрывающие его чешуйки практически не видны, тем не менее, можно заметить, что чешуйки, находящиеся между радиальными щитками крупнее других.

Радиальные щитки немного удлинённые, небольшие, широко отставленные друг от друга. Дисковый вырез гладкий, глубокий, папилл нет. С оральной стороны чешуйки диска не отличаются от спинных. Ротовые щитки достаточно крупные, треугольные, углы сглажены. Адоральные щитки крупные и довольно широкие. Каждая сторона челюсти несет большое число папилл одинакового размера. У более крупных особей, кроме вертикального ряда зубов, по бокам встречаются ещё дополнительные. Спинные щитки лучей соприкасаются друг с другом, они широкие, наружный край прямой. С брюшной стороны щитки лучей очень широкие, но короткие, почти прямоугольные, и соприкасаются из них только первые два, а далее по длине луча они приобретают треугольную форму. Иглы по бокам лучей почти рудиментарные, очень короткие, заостренные. Большое количество амбулакральных чешуек отмечается только на члениках, располагающихся внутри диска, и по мере удаления от него их количество уменьшается до одной. Генитальная щель короткая, до края диска не доходит. В развитии, скорее всего, имеет пелагическую личинку (Дьяконов, 1954).

Экология. Встречается на глубинах от 10 до 2500 м (Смирнов, Смирнов, 2006), при температуре от -1,8 до +4°C и солености около 26-34,5‰, на самых разных грунтах.

В наших морях вид обнаружен в Баренцевом, Карском, Лаптевых и Восточно-Сибирском морях (рис. 23).

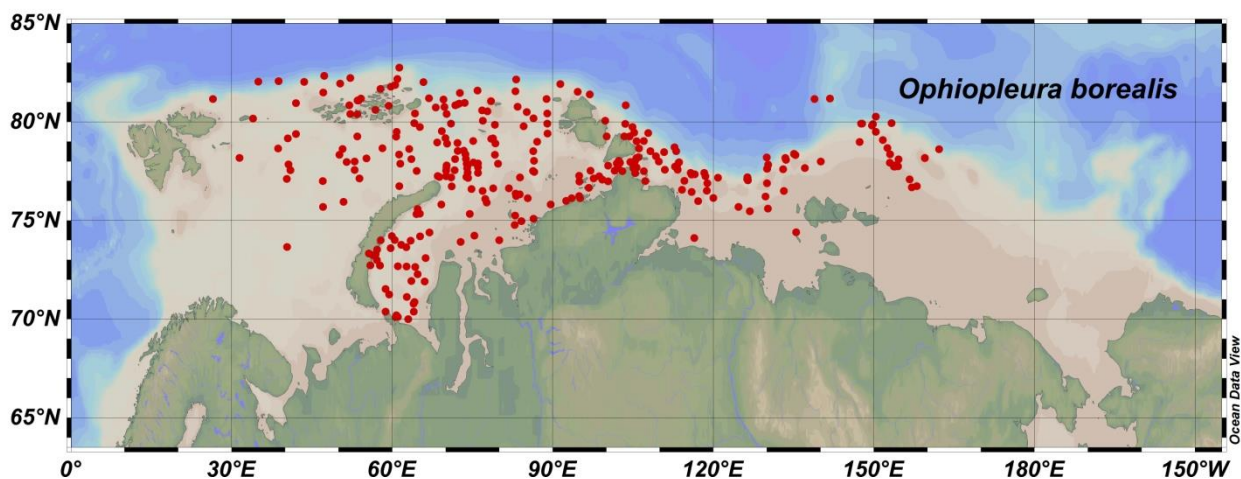


Рис. 23. Распространение *Ophiopleura borealis* в пределах морей российской Арктики

В Баренцевом море *O. borealis* селится в его северо-восточной части, преимущественно при отрицательных температурах, но встречается также у Шпицбергена и ЗФИ при положительных (до 1°C) значениях, соленость в пределах рассматриваемого ареала не опускается ниже 34‰, грунты представлены алевритами.

Наиболее часто данный вид отмечается в Карском море, где он обитает на глубинах от 10 до 600 м и разных грунтах, в диапазоне температур от 1° до -1,8°C и солености от 26 (у о-вов Арктического Института) до 34,5 ‰ (в северной и центральной частях моря).

В море Лаптевых *O. borealis* заходит с севера и с юга от архипелага Северная Земля и расселяется вдоль материкового склона до Новосибирских островов на глубинах от 19 (пролив Вилькицкого) до 2500 м при температуре от $-1,7^{\circ}$ до $0,6^{\circ}\text{C}$ и солености 28-34,7‰ на илистых и песчано-илистых грунтах.

В Восточно-Сибирском море находки *O. borealis* приурочены к северо-западному району и шельфовому склону на глубинах 100-1300 м, где преобладают илистые грунты, придонная температура падает до $-1,8^{\circ}\text{C}$, соленость составляет 32-33‰.

Глобальный ареал. Обычная форма для северной Атлантики, встречается от берегов Гренландии до Шпицбергена, у северной Норвегии. В Арктике почти циркумполярный вид. В Тихом океане не обнаружен.

Ранее А. А. Шорыгин (1928), А. М. Дьяконов (1954) и Н. А. Анисимова (1989) считали *O. borealis* арктическим видом, однако современные данные (Stöhr et. al., 2019) о распределении позволяют отнести его всё-таки к высокобореально-арктической фауне, поскольку южная граница ареала проходит в бореальных водах у берегов Норвегии. Такого же мнения в своей работе придерживаются Смирнов И. С. и Смирнов А. В. (2006).

Род: *Stegophiura* Matsumoto, 1915

Stegophiura nodosa (Lütken, 1854)

Описание. Коренастая офиура со сравнительно короткими и толстыми у основания лучами. В диаметре диск может достигать 20 мм, цвет при жизни ярко-красный. Диск и лучи у данного вида слегка выпуклые. Со спинной стороны поверхность диска покрыта довольно крупными и вздутыми пластинками. Радиальные щитки широкие, но короткие, в средней части соприкасаются между собой. Дискосовый вырез вооружен небольшим количеством грубых конических папилл. Челюсти удлиненные, с каждой стороны на них по 4-6 ротовых папилл, ротовые щитки овальные, невысокие, резкого перехвата нет. Адоральные щитки в передней половине слиты друг с другом и располагаются перед оральным щитком. Спинные щитки лучей выпуклые, между собой соприкасаются, с брюшной стороны они плоские, четырехугольные. На амбулакральных порах по 3-6 чешуек, которые зачастую могут переходить в боковые иглы. С каждой стороны членика по 2-6 иглы, у мелких особей их число может не превышать 1-2, или иглы вовсе отсутствуют. Нижняя игла и игла, находящаяся несколько выше, обычно крупнее остальных. Вторичные иглы, если присутствуют, то очень мелкие. Живородящий, гермафродитный вид.

Экология. Встречается на глубинах от 0 до 565 м при температуре от $-1,5^{\circ}\text{C}$ до 4°C , может переносить понижение солености до 25‰, селится на самых разных грунтах.

Находки этого вида известны в каждом из исследуемых морей (рис. 24).

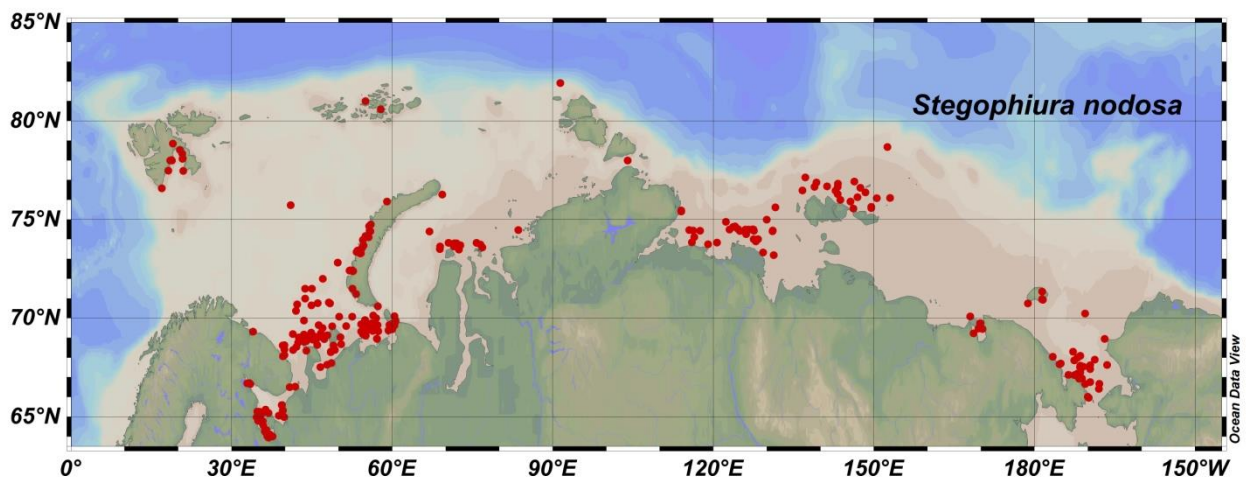


Рис. 24. Распространение *Stegophiura nodosa* в пределах морей российской Арктики

В Баренцевом море *S. nodosa* весьма обычна для южного его района и южных берегов Шпицбергена, но единична в центральной части моря. По-видимому, предпочитает глубины до 150 м, поскольку находки приурочены к мелководьям и возвышенностям, покрытым песчаными и илисто-песчаными грунтами. В пределах моря отмечена при температуре от $-1,2^{\circ}$ до $2,5^{\circ}\text{C}$ и солености от 33 до $34,5\text{‰}$.

В Белом море *S. nodosa* также предпочитает относительно мелководные илисто-песчаные участки с глубинами 5-80 м, с температурой от $-0,6^{\circ}$ до 2°C и соленостью – 28-33‰.

Для Карского моря характерны отдельные находки данной формы в центральном южном районе и на северо-востоке (у Северной Земли), на алевритовых и песчаных грунтах. В южной части моря *S. nodosa* обитает на глубине 3-200 м при температуре от $-1,2$ до 0°C и пониженной до 25-33‰ солености. Реже офиура встречается у Северной Земли на глубине 360 м, при температуре около $0,6^{\circ}\text{C}$ и высокой, до $34,5\text{‰}$, солености.

В море Лаптевых поселения *S. nodosa* локализованы в основном в юго-западных районах на глубинах порядка 9-45 м, алевритовых грунтах при температуре от $-1,8^{\circ}$ до 0°C и солености – от 25 до 33‰. Также данная офиура отмечена в северо-восточной части моря и приграничных к нему районах Восточно-Сибирского моря к северу от Новосибирских островов на глубинах 18-30 м при температуре около $-1,5^{\circ}\text{C}$ и солености – 33‰.

Кроме северо-западного района Восточно-Сибирского моря вид отмечен в Чаунской губе и у берегов о. Врангель на незначительных, до 30 м, глубинах илистого дна, при температуре $-0,6^{\circ}\text{C}$ и солености – 33‰.

В Чукотском море основная масса находок расположена на глубинах 11-55 м при положительных, до +3°C, температурах и солености не выше 33‰, на песчано-илистых грунтах.

Наблюдаемая картина распределения *S. nodosa* в арктических морях отражает некоторую избирательность этого вида к местообитаниям в зависимости от солености и грунтов.

Глобальный ареал. Довольно банальный для севера и Дальнего востока вид. Ареал его распространения почти циркумполярно охватывает Арктику от западного побережья Гренландии до Шпицбергена и юго-западных берегов Норвегии на востоке. Вдоль восточного побережья Северной Америки спускается до 37° с.ш., в Тихом океане вдоль азиатского побережья доходит до Японского моря (Дьяконов, 1954, Stöhr et al., 2019). Последние данные о находках и расселении *S. nodosa* указывают на то, что это бореально-арктический вид с широким ареалом распространения.

Отряд: Ophioleucida

Семейство: Ophioleucidae Matsumoto, 1915

Род: *Ophiostriatus* Madsen, 1983

Ophiostriatus striatus (Mortensen, 1933)

Описание. Диаметр диска до 9 мм. Сверху и снизу его покрывают мелкие гранулы, формирующие округлые ажурные образования. Со спинной стороны среди этих гранул выделяются конические шипы. Покров из гранул скрывает радиальные и ротовые щитки, а также частично адоральные. На спинных, брюшных и боковых щитках лучей имеется нежная поперечная штриховка, такой же рисунок отмечается на амбулакральных чешуйках. На ротовом щитке одна центральная папилла и 6-7 боковых, из которых две наружные крупнее и сидят на адоральном щитке. Сам ротовой щиток правильной треугольной формы, у основания прямой. Адоральные щитки довольно длинные и узкие, вершины их, как правило, не соприкасаются. С проксимальной стороны они вытянуты в острый кончик, а с дистальной – расширены, и на их внутренней стороне имеются кучки мелких папилл. Наружный край спинных щитков лучей длиннее, чем внутренний, щитки между собой соприкасаются. Брюшные щитки, состоящие из двух соединенных между собой частей (дистальной и проксимальной), все соприкасаются по длине луча. Каждый членик луча по бокам несет по 2 длинных (1,5-2 длины членика луча), заостренных иглы. На первом членике по 2 амбулакральные чешуйке типичной формы, а далее по длине луча имеется по одной крупной амбулакральной чешуйке в форме совочка, с двумя остриями на конце. С брюшной стороны располагаются широкие генитальные щели.

Экология. Глубоководный вид, встречается на глубинах от 400 до 4000 м, и его можно лишь условно рассматривать как представителя фауны наших северных морей, поскольку он отмечен только в приграничных к ним батиальных районах Баренцева, Карского и Лаптевых морей при отрицательных, до -1°C , температурах и высокой солености (рис. 25).

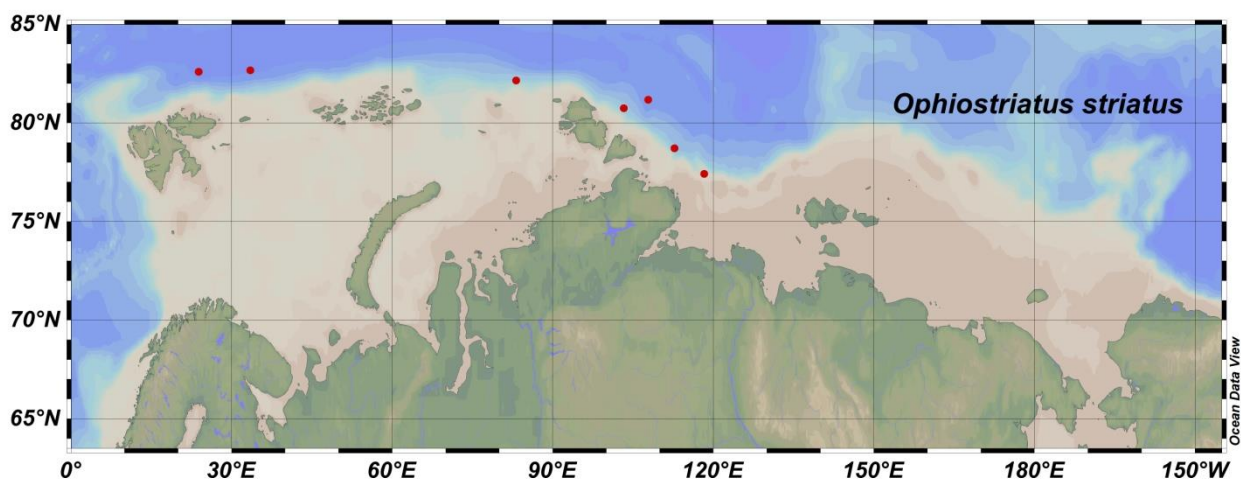


Рис. 25. Распространение *Ophiostriatus striatus* в пределах морей российской Арктики
Глобальный ареал. Арктический бассейн. *O. striatus* является арктическим видом с батиально-абиссальным вертикальным распространением.

6. БИОРАЗНООБРАЗИЕ ФАУНЫ ОФИУР АРКТИЧЕСКИХ МОРЕЙ РОССИИ И ИХ БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ СОСТАВ

Анализ построенных карт распределения находок в российской Арктике позволил нам выявить видовой состав офиур для каждого моря в отдельности. Больше всего видов было отмечено в Баренцевом море, наименьшее в Белом. При этом общее число, отмеченных в каждом море видов, постепенно уменьшается с запада на восток (табл.3).

Таблица 3

Видовой состав офиур в арктических морях России

Таксон	Моря					
	Белое	Баренцево	Карское	Лаптевых	В-Сибирское	Чукотское
<i>Gorgonocephalus lamarkii</i>		+				
<i>Gorgonocephalus eucnemis</i>		+	+	+		+
<i>Gorgonocephalus arcticus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Ophioscolex glacialis</i>		+	+	+	+	
<i>Ophiocomina nigra*</i>		+				
<i>Ophiacantha bidentata</i>	+	+	+	+	+	
<i>Ophiothrix fragilis</i>		+				
<i>Ophiopholis aculeata</i>	+	+	+	+		+
<i>Ophiopus arcticus</i>		+	+	+		
<i>Amphiodia craterodmeta</i>					+	+
<i>Amphipholis squamata</i>		+				
<i>Amphipholis torelli</i>		+				
<i>Amphipholis murmanica</i>		+				
<i>Amphiura sundevalli</i>		+	+	+	+	+
<i>Amphiura borealis</i>		+				
<i>Ophiocten sericeum</i>		+	+	+	+	+
<i>Ophiocten gracilis</i>		+				
<i>Ophiocten affinis</i>		+				
<i>Ophiura robusta</i>	+	+	+	+		
<i>Ophiura maculata</i>					+	+
<i>Ophiura albida</i>		+				
<i>Ophiura sarsii</i>		+	+	+	+	+
<i>Ophiopleura borealis</i>		+	+	+	+	
<i>Amphiophiura pachyplax*</i>						+
<i>Stegophiura nodosa</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Ophiostriatus striatus</i>		+	+	+		
Всего таксонов:	5	23	13	13	10	10

Примечание: *Виды, указанные по литературным источникам, но обнаружение которых в арктических морях вызывает сомнения.

Из 26 видов змеехвосток, обитающих в пределах Арктики, 13 являются редкими (*G. lamarkii*, *O. fragilis*, *O. nigra*, *A. squamata*, *A. torelli*, *A. murmanica*, *A. borealis*,

O. gracilis, *O. affinis*, *O. albida*, *A. craterodmeta*, *O. maculata*, *A. pachyplax*), поскольку первые девять обнаружены только в Баренцевом море, преимущественно, в юго-западной его части, а другая в восточном секторе Арктики, а другие – в Чукотском море и приграничном к нему районе Восточно-Сибирского моря. Оставшиеся 13 видов офиур встречаются сразу в нескольких морях, причем общими для всех морей являются только два вида (*G. arcticus* и *S. nodosa*).

Построенная дендрограмма сходства фаун офиур показала, что в пределах рассматриваемой акватории можно выделить две крупные группы фаун, одна из которых объединяет Белое, Баренцево, Карское и море Лаптевых, а вторая – Восточно-Сибирское и Чукотское моря. В тоже время в составе первой группы, четко выделяются фауны морей Карского, Баренцева и Лаптевых, которые характеризуются наибольшим набором общих видов, и обособленная от них фауна офиур Белого моря. Степень сходства между морями выделенных групп неодинакова и объясняется как удаленностью каждого из морей друг от друга, так и существующими в них особенностями условий обитания (рис. 26).

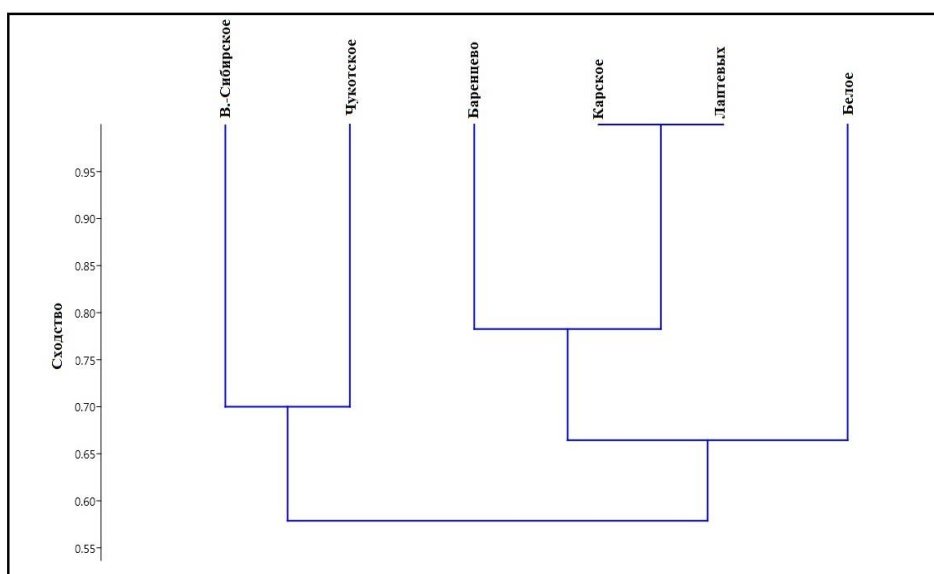


Рис. 26. Дендрограмма сходства фаун офиур арктических морей России

Аппроксимация кривых накопленного количества видов в зависимости от количества пойманных особей офиур моделью Михаелиса-Ментена показала, что во всех морях, за исключением Карского и Лаптевых, прогнозируемое число видов больше числа видов, обнаруженных в них (табл. 4). Именно поэтому фауну змеехвосток названных морей можно рассматривать как автохтонную, более оригинальную по сравнению с другими. Фауна Белого, Баренцева, Восточно-Сибирского и Чукотского морей, по всей видимости, представлена не только автохтонными, но и аллохтонными видами. При этом, существование обратной связи родовых коэффициентов (табл. 4) с разнообразием условий обитания (Сержанина, 1982), позволяет заключить, что аллохтонная компонента в

Баренцевом и Чукотском морях существует именно благодаря разнообразию экологических ниш. В то же время в Белом и Восточно-Сибирском морях аллохтонность может быть результатом малокомфортных условий для локального видообразования.

Таблица 4

Таксономические параметры фауны офиур арктических морей России по материалам ЗИН РАН

Таксоны и показатели	Моря					
	Белое	Баренцев о	Карско е	Лаптевы х	В.- Сибирское	Чукотско е
Виды	5	18	13	13	10	9
Прогноз	7	21	12	9	12	15
Роды	5	12	11	11	9	7
Семейства	5	9	9	9	6	5
Отряды	4	6	6	6	5	3
РК	1	0.67	0.85	0.85	0.9	0.78
Алло/Автохтонность	-0.40	-0.17	0.08	0.31	-0.20	-0.67

Биогеографический состав *Ophiuroidea* исследуемых морей в значительной степени отличается между собой. Преобладающими везде являются бореально-арктические формы (от 4 до 8 видов). Наибольшее количество биогеографических групп отмечено в Баренцевом море, где наряду с арктическими видами встречаются бореальные и даже субтропическо-бореальные и тропическо-бореальные виды. Наименее разнообразна в биогеографическом отношении фауна офиур Белого моря, поскольку здесь обитают только бореально- и высокобореально-арктические виды. Общее соотношение биогеографических групп по морям указывает на то, что наиболее схожи между собой фауны Карского моря и моря Лаптевых, а также – Восточно-Сибирского и Чукотского (рис. 27).

Всего в исследуемых морях было выделено 12 более дробных биогеографических групп:

1. Арктические - *Amphipholis torelli*, *Ophiostriatus striatus*;
2. Высокобореально-арктические виды - *Ophiopus arcticus*, *Amphiura sundevalli*, *Ophiopleura borealis*;
3. Атлантические высокобореально-арктические циркумполярные - *Gorgonocephalus arcticus*;
4. Бореально-арктические - *Ophiura robusta*, *Stegophiura nodosa*;
5. Широко распространенные бореально-арктические виды - *Gorgonocephalus eucnemis*, *Ophiacantha bidentata*, *Ophiopholis aculeata*;

6. Атлантические широко распространенные бореально-арктические - *Ophioscolex glacialis*, *Ophiocten sericeum*;

7. Атлантические широко распространенные бореальные - *Gorgonocephalus lamarkii*, *Ophiocten gracilis*;

8. Западнотихоокеанские широко распространенные бореальные виды - *Amphiodia craterodmeta*;

9. Тихоокеанские широко распространенные бореальные - *Ophiura maculata*, *Amphiophiura pachyplax* (?);

10. Атлантические субтропическо-бореальные - *Amphiura borealis*, *Ophiura albida*, *Ophiocomina nigra*, *Ophiothrix fragilis*, *Ophiocten affinis*;

11. Субтропическо-арктические циркумполярные - *Ophiura sarsii*;

12. Широко распространенный тропическо-бореальные - *Amphipholis squamata*.

Следует отдельно отметить, что биогеографическая принадлежность вида *Amphipholis murmanica* остается невыясненной, поскольку мы не можем отнести его к той или иной группе на основании только одной находки.

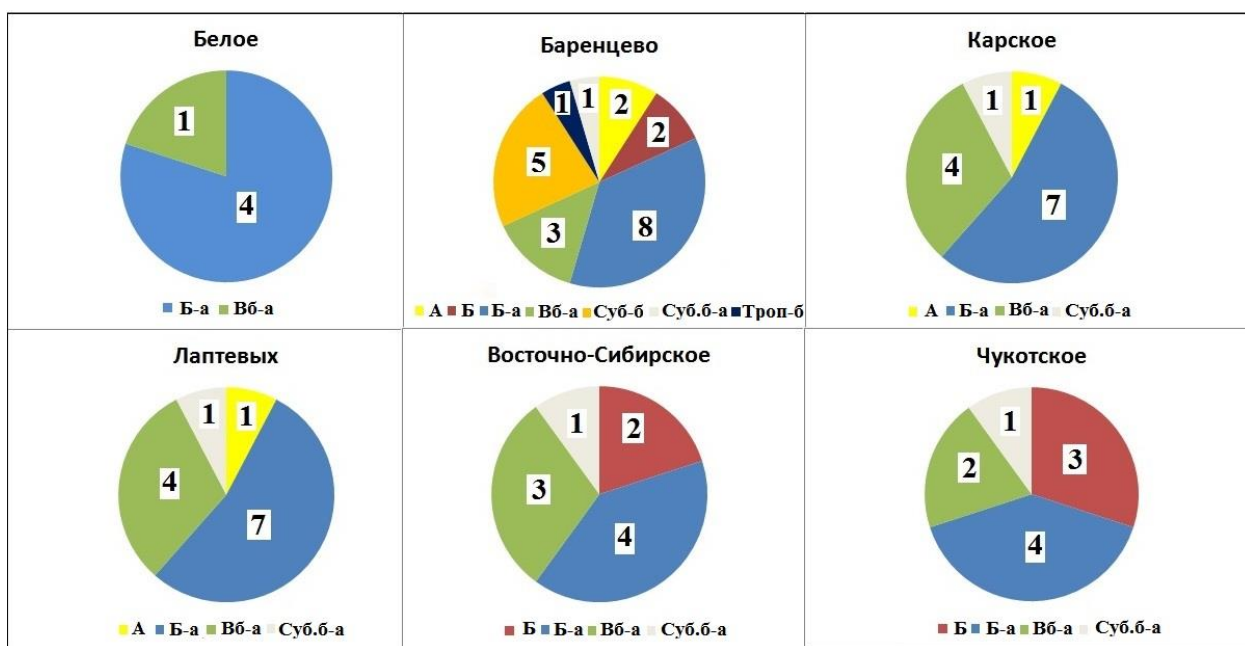


Рис. 27. Биогеографический состав фауны офиур исследуемых морей (А – арктические вида, Б-а – бореально-арктические, Вб-а – высокобореально-арктические, Б – бореальные, Суб-б – субтропическо-бореальные, Суб.б-а – субтропическо-арктические, Троп-б – тропическо-бореальные)

7. РОСТ ОФИУР В АРКТИЧЕСКИХ МОРЯХ

Оценка возраста офиур осуществлялась методом анализа размерно-частотного распределения одномоментных выборок и путем подсчета колец роста на лучевых позвонках. Диаметр дисков исследуемых особей *Stegophiura nodosa* (228 экземпляров) варьировал от 1,7 до 9,4 мм, диаметры дисков офиуры *Ophiacantha bidentata* из Баренцева моря (208 экземпляров) находились в пределах от 1 до 17 мм, из моря Лаптевых (91 экземпляр) – от 3 до 15 мм.

В ходе анализа размерно-частотного распределения в популяции *S. nodosa* было выделено 6 возрастных групп (I – < 2,6 мм, II – 2,7-4,3 мм, III – 4,4-6,6 мм, IV – 6,7-7,8 мм, V – 7,9-8,9 мм, VI > 8,9 мм), для *O. bidentata* из Баренцева моря – 4 группы (I – 1-2,5 мм, II – 3-5 мм, III – 5-8 мм, IV – 8-14 мм), из моря Лаптевых всего 3 группы (I – 3-6 мм, II – 6-9 мм, III – 9-15 мм).

При подсчете меток роста в структуре лучевых позвонков анализируемых экземпляров *S. nodosa* и *O. bidentata* их количество в каждой из локаций варьировало от 3 до 10. Четкой взаимосвязи между размером диска офиур и количеством колец не прослеживалось, поскольку зачастую у особей с наиболее крупными размерами диска число колец совпадало с таковым у более мелких особей. Данная особенность отмечается многими авторами, которые исследуют офиур. Так в одной из своих работ Дахм (Dahm, 1998), указывает, что в связи с особенностью строения и формирования позвонка офиуры, его структура в течение жизни претерпевает некоторые изменения, а именно, при развитии (росте) организма происходит явное уплотнение зоны артикуляции (центральная часть позвонка). Уплотнение приводит к зарастанию начальной зоны роста и как следствие при анализе ростовых меток – к недооцениванию истинного возраста животного.

Учитывая данный факт, нами был выполнен дополнительный анализ индивидуальных кривых роста, который показал, что на кривых аппроксимирующих уравнение Гомперца, радиус изначально различимых меток на позвонках приходится на возраст 2-4 года (рис. 28), что представляется вполне реальным, поскольку совпадает с результатами зарубежных исследований, изучавших рост других офиур в экспериментальных условиях (Dahm, 1998).

Применение уравнения Гомперца позволило рассчитать для каждого из анализируемых экземпляров такие показатели роста, как теоретически предельный радиус луча диска и удельная скорость замедления роста. Для выборки *S. nodosa* из Печорского моря значение максимального радиуса луча составило 395 мк, удельной скорости

замедления роста – 0,32, для *O. bidentata* из Баренцева моря (476 мк и 0,39, соответственно), из моря Лаптевых (495 мк и 0,26, соответственно).

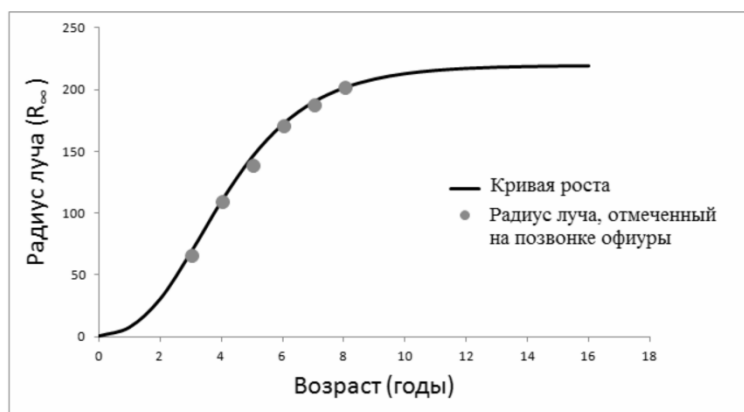


Рис. 28. Типичная кривая роста аппроксимирующая уравнение Гомперца для *S. nodosa*.

Точки на кривой соответствуют исходным значениям радиусов на позвонке

В целом построенные кривые роста для исследованных популяций офиур из Баренцева, Печорского и моря Лаптевых имели схожий вид. Анализ полученных данных для *S. nodosa* (53 экземпляра) из Печорского моря и *O. bidentata* из Баренцева моря (26 экземпляра) и моря Лаптевых (31 экземпляра) показал, что все изученные офиуры имеют ускоряющую фазу роста до 6-8 лет, после чего увеличение их размеров замедляется.

В результате анализа динамики вторых производных для найденных кривых роста выяснилось, что *S. nodosa* из Печорского моря может доживать до 12 лет, продолжительность жизни *O. bidentata* в северо-западной части Баренцева моря составляет около 10 лет, а из моря Лаптевых – 15 лет (рис. 29).

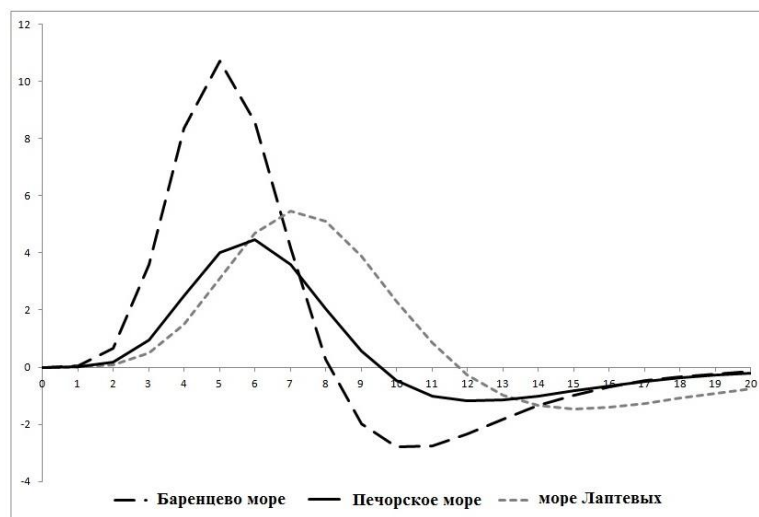


Рис. 29. Кривые величин второй производной, построенные для популяций *S. nodosa* из Печорского моря (обозначена сплошной линией), *O. bidentata* из Баренцева моря (обозначена крупной пунктирной линией) и моря Лаптевых (обозначена мелкой пунктирной линией).

Расчетные оценки t_{max} через константу роста уравнения Берталанфи (Talor, 1958; Froese, Vinohlan, 2000) как $t_{max} = 3/K$, также подтверждают результаты, полученные при вычислении второй производной. Поскольку мы не можем признать удовлетворительной аппроксимацию роста рассматриваемых офиур данным уравнением, воспользуемся необходимыми преобразованиями (Ricklefs, 1973; Tjørve and Tjørve, 2017a, b) для пересчета константы роста из уравнения Гомперца в константу роста гипотетического уравнения Берталанфи, которое бы удовлетворительно описывало рост наших офиур. В результате получим $t_{max} = -\ln(1-0,95)/[(g/e) \cdot 0.828 \cdot 9/4] = 9,5$ лет для *S. nodosa*, 11 лет – для *O. bidentata* из Баренцева моря и 16 лет – для *O. bidentata* из моря Лаптевых, что практически полностью совпадает с оценками по второй производной и достаточно хорошо согласуется с данными аналогичных исследований выполненных для других представителей офиур из северной Атлантики и Антарктики (Gage, 1990a,b; Dahm, 1993; Dahm, 1999; Dahm, Brey, 1998; Quiroga, Sellanes, 2009), а также с результатами исследования роста арктического вида *Ophiura sarsii* (Анисимова, 2000).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Общее распределение находок офиур в пределах арктических морей показывает, что степень изученности фауны уменьшается с запада на восток, а частота их встречаемости находится в тесной зависимости от показателей солености, поскольку в наиболее распресненных районах сибирских морей (юго-восточная часть моря Лаптевых и юго-западная часть Восточно-Сибирского моря) змеехвостки практически не встречаются (рис. 30).

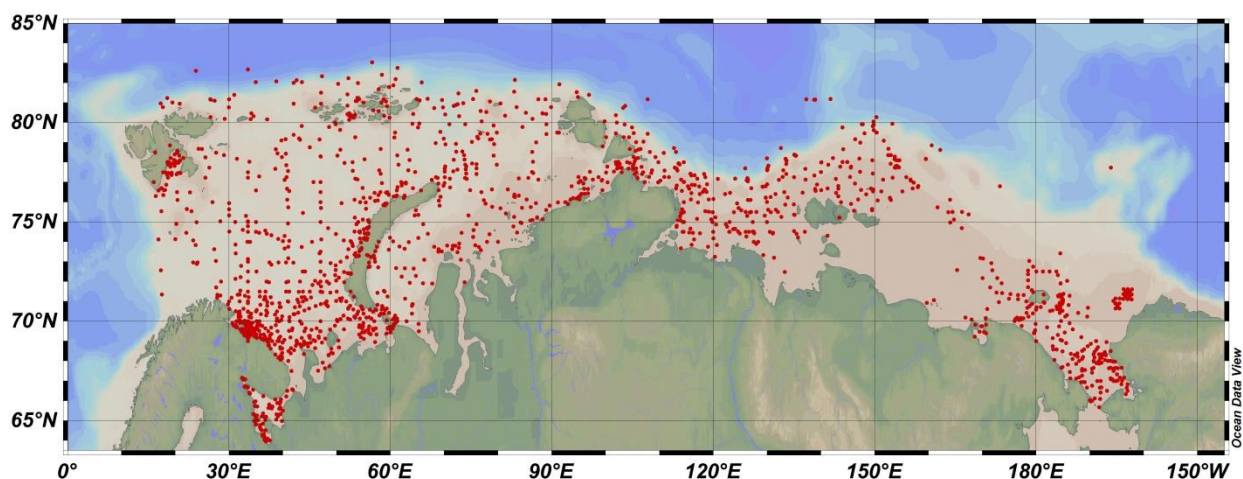


Рис. 30. Общая карта распределения змеехвосток в Арктических морях

Всего в ходе анализа видовых списков, литературных источников и записей каталога лаборатории морских исследований ЗИН РАН, было выявлено, что в границах исследуемой акватории обитает 26 видов змеехвосток, представленных 6 отрядами, 11 семействами и 16 родами.

Наиболее обедненный состав фауны характерен для Белого моря, наиболее разнообразный – для Баренцева. Таксономическое сходство фаун офиур отдельных морей неодинаково. В большей степени схожи между собой фауны Белого, Баренцева, Карского и моря Лаптевых, и отдельно – Восточно-Сибирского и Чукотского. При этом нужно отметить, что видовой состав Карского моря и моря Лаптевых характеризуется 100% сходством.

Всего в арктических морях России нами выделено 12 биогеографических групп офиур, 7 видов представлены бореально-арктическими формами, преимущественно атлантического распространения. Группа арктических видов включает всего два вида – *Amphipholis torelli* и *Ophiostriatius striatus*, которые встречаются только в Баренцевом, Карском и море Лаптевых (см. рис. 27). Присутствие бореальных форм ограничивается Баренцевым и Чукотским морями, а отмеченные в Восточно-Сибирском море бореальные виды локализованы исключительно побережьем о. Врангель. Атлантические бореально- и

высокобореально-арктические виды отмечены во всех морях, а вот тихоокеанские – только в Чукотском и приграничном к нему районах Восточного-Сибирского морей. Субтропическо-бореальные атлантические и тропическо-бореальные виды змеехвосток заходят только в Баренцево море – его юго-западные районы.

Таким образом, выполненный биогеографический анализ состава фауны офиур свидетельствует о том, что условия обитания в арктических морях наиболее пригодны для расселения атлантических форм и в меньшей степени – тихоокеанских. Кроме того, уменьшение числа видов преимущественно атлантического распространения с запада на восток и отсутствие тихоокеанских элементов западнее Восточно-Сибирского моря подтверждает предположение о существующей в Восточно-Сибирском и море Лаптевых биогеографической границы (Гурьянова, 1970).

Исследования роста офиур (*Stegophiura nodosa* и *Ophiacantha bidentata*), взятых из разных локаций арктических морей (северо-восток Баренцева моря, Печорское море и море Лаптевых) показали, что продолжительность жизни в каждой из популяций различна. В первую очередь на это могут влиять характеристики конкретного вида. Однако, полученные оценки продолжительности жизни *O. bidentata* в двух удаленных друг от друга районах Арктики демонстрируют четкую зависимость этого показателя от условий среды, в частности – от температуры. Именно поэтому наибольшая продолжительность жизни характерна для популяции *O. bidentata* из моря Лаптевых, где влияние теплых атлантических вод незначительно.

Анализ кривых роста, построенных для каждого из исследуемых образцов показал, что большинство из них имеет активную фазу роста до 6-8 лет, после чего их рост замедляется.

Полученные оценки продолжительности жизни (12 лет для *S. nodosa* и 10-15 лет для *O. bidentata*) несколько отличаются от таковых для других видов змеехвосток, населяющих Антарктику, Арктику, Северную Атлантику и Пацифику (Gage, 1990a; Dahm, 1993, 1999; Dahm, Brey, 1998; Анисимова, 2000; Quiroga, Sellanes 2009; Ravelo et al., 2017), но в целом укладываются в общий разброс значений.

Для более полного представления о характере и продолжительности жизни офиур в Арктических морях требуются дополнительные исследования.

ВЫВОДЫ

1. Фауна офиур арктических морей России включает в себя 26 видов змеехвосток, представленных по современной классификации 6 отрядами, 11 семействами и 16 родами, из которых 5 обитает в Белом море, 23 – в Баренцевом, по 13 в Карском и море Лаптевых и 10 – в Восточно-Сибирском и Чукотском морях.
2. Распределение находок отдельных видов зависит от биогеографической принадлежности конкретного вида и условий обитаний. В качестве основных факторов, влияющих на распределение офиур в арктических морях, выделяются соленость и температура, но у некоторых видов (например, у *S. nodosa*) ареал обитания обусловлен, в основном, предпочтением к тем или иным грунтам.
3. В границах арктических морей России фауна офиур представлена 12 биогеографическими группами: (1) арктические, (2) высокобореально-арктические (в том числе (3) атлантические циркумполярные), (4) бореально-арктические (в том числе (5) широко распространенные и (6) атлантические широко распространенные), бореальные ((7) атлантические широко распространенные, (8) западнотихоокеанские широко распространенные, (9) тихоокеанские широко распространенные), (10) широко распространенные тропическо-бореальные и (11) атлантические субтропическо-бореальные и (12) субтропическо-арктические виды. Во всех морях основу фауны составляют бореально-арктические формы, арктические виды, кроме Баренцева, Карского и моря Лаптевых, в пределах исследуемой области не встречаются.
4. Таксономическое и биогеографическое разнообразие фауны офиур постепенно уменьшается при продвижении с запада на восток. В то же время наиболее обособлена и отлична от всех фауна офиур Белого моря, которое, являясь внутренним котловинным водоемом, имеет ограниченную связь лишь с Баренцевым морем. Наибольшей автохтонностью на видовом уровне обладает фауна Баренцева моря.
5. Рост и продолжительность жизни офиур в арктических морях России неодинаковы, но результаты оценок их возраста зависят от применяемых методов. Количество выделяемых возрастных групп при анализе размерно-частотного распределения выборок офиур часто уступает величинам индивидуального возраста. Наиболее точные и полные данные на наш взгляд дает метод подсчета возрастных меток в структуре позвонков змеехвосток. Однако нужно учитывать, что начальные метки роста на позвонках в большинстве случаев (особенно у крупных экземпляров) соответствуют возрасту 2-4 года.

6. Для линейного роста исследованных офиур характерна ускоряющаяся фаза роста, длящаяся на протяжении первых 6-8 лет с последующим затуханием. Наиболее быстрый рост и наименьшая продолжительность жизни характерны для популяций, которые обитают в зонах сильного влияния теплых атлантических вод. В целом полученные результаты позволяют заключить, что змеехвостки в исследуемых районах Арктики растут медленно и характеризуются достаточно большой, для беспозвоночных, продолжительностью жизни (10-15 лет). Поэтому значимость этих животных как кормового ресурса для донных рыб может определяться их массовой представленностью в донных бентоценозах при отсутствии других объектов питания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРА

1. Адров Н. М., Голубев В.А., Зуев А.Н. 2000. Океанологические условия в придонном слое Баренцева и Карского морей//Современный бентос Карского и Баренцева морей. Апатиты: КНЦ РАН. С. 8-22
2. Аксенов А. А., Дунаев Н. Н., Ионин А. С., Калинин В. В., Медведев В. С., Павлидис Ю. А., Юркевич М. Г. 1987. Арктический шельф Евразии в позднчетвертичное время – М.: Наука. С. 277
3. Алимов А.Ф., Казанцева Т.И., 2004. Основные количественные характеристики популяций и связь между ними // Журнал общей биологии. Т.65. №1. С.3-18
4. Анисимова Н. А. 2000. Иглокожие (Echinodermata) Баренцева моря //Современный бентос Баренцева и Карского морей. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 228-362
5. Анисимова Н. А. 2003. Иглокожие южной части Карского моря (по результатам количественных сборов 1993-1994 гг.) // Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 111-129
6. Анисимова Н. А., Фролова Е. А., Любин П. А., Фролов А. А., Денисенко Н. В., Пантелеева Н. Н., Любина О. С. 2003. Видовой состав и количественное распределение макробентоса в районе желоба Воронина и на прилегающей части континентального склона // Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 79-91
7. Артемьев С. Н., Новоселов А. П., Левицкий А. Л., 2017. Таксономическое и видовое разнообразие макрозообентоса в Двинском заливе Белого моря // Arctic Environmental Research. Т. 17, № 4. С. 308–320. DOI: 10.17238/issn2541-8416.2017.17.4.308
8. Атлас океанов, Атлантический и Тихий океаны, 1980
9. Атлас Арктики. 1985. – М. 204 с
10. Баранова З. И. 1977. Иглокожие Земли Франца-Иосифа и сопредельных вод // Исследования Фауны Морей 14(22). С. 435-465
11. Бобков А. И. 1994. Гидрологическая характеристика Восточно-Сибирского моря // Экосистемы и фауна Чаунской губы и сопредельных вод Восточно-Сибирского моря. Исследования фауны морей. Т. 48 (56). С. 4-16
12. Боголицын К. Г. 2012. Комплексная научно-образовательная экспедиция «Арктический плавучий университет - 2012» Часть 2 [Электронный ресурс] / ред.: К.Г. Боголицын .— Архангельск : Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова, 2012 .— 475 с. : ил. — Режим доступа: <https://rucont.ru/efd/270450>

13. Броцкая В. А., Жданова Н. Н., Семенова Н. Л. 1963. Донная фауна Великой Салмы и прилежащих районов Кандалакшского залива Белого моря // Труды Кандалакшского государственного заповедника В. 4. Труды Беломорской Биологической станции МГУ Т. 2. Воронежское книжное издательство. С. 159-181
14. Визе В. Ю. 1936. Моря Советской Арктики. М.; Л.: Изд-во Главсевморпути. — С. 296
15. Голиков А.Н. О количественных закономерностях процесса дивергенции // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. –Л.: 1976. – С. 90–96
16. Горбунов Г. П. 1932. К познанию фауны иглокожих Земли Франца-Иосифа и моря Королевы Виктории//Труды Арктического института. Том 2. Ленинград. С. 93-139
17. Горбунов Г. П. 1933а. К познанию фауны иглокожих побережья северного острова Новой Земли // Труды Арктического института. Том 7. Ленинград. С. 41-70
18. Горбунов Г. П. 1933б. Иглокожие северной половины Карского моря //Труды Арктического института. Т. 8. Ленинград. С.5-78
19. Грибанов В. А., Дмитренко И. А. 1994. Типы и особенности вертикального распределения термохалинных характеристик в море Лаптевых в 1993 г. // Научные результаты экспедиции ЛАПЭКС-93. – СПб. С. 76-82
20. Гурьянова Е.Ф. 1970. Особенности фауны Сев. Ледовитого океана и их значение для понимания истории ее формирования // Сев. Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Гидрометеиздат, Л. С. 126-161
21. Денисенко С. Г., Луппова Е. Н., Денисенко Н. В. и др. 1995. Количественное распределение бентоса и структура донных сообществ на Приновоземельском шельфе Баренцева моря // Среда обитания и экосистемы Новой Земли (Архипелаг и шельф). Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 66–79
22. Денисенко С. Г., Сиренко Б. И., Гагаев С. Ю., Петряшев В. В. 2010. Состав и распределение донных сообществ Восточно-Сибирского моря на глубинах более 10 м// Фауна Восточно-Сибирского моря, закономерности развития и количественного распределения донных сообществ. СПб. С. 130-143
23. Денисов А. С. 1970. Границы и размеры морей// Советская Арктика (моря и острова Северного Ледовитого океана). М.: Наука. С. 150-152
24. Добровольский А. Д., Залогин Б. С. 1982. Моря СССР. М.: Изд. МГУ – С. 192. ил.
25. Дьяконов А. М. 1926. Иглокожие Баренцева, Белого и Карского морей // Тр. Лен. Общ. 56(2):98-131
26. Дьяконов А. М. 1954. Офиуры (змеехвостки) морей СССР. Ленинград. С. 135

27. Ермакова Л. А., Новихин А. Е. 2011. Некоторые данные по гидрологии придонного слоя Карского моря (по материалам экспедиционных исследований Барклав -2007 и Барклав-2008) // Проблемы Арктики и Антарктики. №3 (89). С. 89-100
28. Живоглядова Л.А., 2005. Питание равношипного краба *Lithodes aequispinus*, *Benedict* северо-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т.143. С. 196-202
29. Зенкевич Л. А. 1963. Биология морей СССР. Изд. Академии наук СССР. М. С. 73
30. Комарова И.В. 1939. Питание камбалы-ерша (*Hipoglossoides platessoides*) в Баренцевом море в связи с кормовыми ресурсами// Труды ВНИРХО. Т.IV. С. 297-320
31. Кошелева В. А., Яшин Д. С. 1999. Донные осадки Арктических морей России – СПб.: ВНИИ океанология. С. 286
32. Кочетов С. В., Круглова В. Е., Тимохов Л. А. 1994. Оценка пресноводного баланса морей Лаптевых и Восточно-Сибирского // Научные результаты экспедиции ЛАПЭКС-93. – СПб. С. 107-118
33. Кузнецов А. П. 1970. Закономерности распределения пищевых группировок донных беспозвоночных в Баренцевом море // Труды института океанологии. Т. 88. С. 5-80
34. Купецкий В. Н. 1970. Ледяной покров// Советская Арктика (моря и острова Северного Ледовитого океана). М.: Наука. С. 200-214
35. Леонов А. К. 1960. Региональная океанография. Ч. 1. – Л.: Гидрометеиздат. С. 765
36. Леонтьев О. К. 1985а. Морфометрия // Северный Ледовитый и Южный океаны. Л.: Наука, Ленинградское отделение. С. 17-18
37. Леонтьев О. К. 1985б. Особенности геологического строения и рельефа дна // Северный Ледовитый и Южный океаны. Л.: Наука, Ленинградское отделение. С. 19-32
38. Литвинова Н. М. 1979. О питании офиур // Зоологический журнал. Т. LVIII. М.: Изд. «Наука». С. 1501-1510
39. Малышев Л.И. 1969. Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов. // Ботан. Журнал.Т. 54. № 8. – С. 1137–1147
40. Матишов Г. Г. 2015. Климат и океанографические исследования северных и южных морей // Вестник Кольского научного центра РАН 2/2015 (21). С. 11-19
41. Морецкий В. Н., Круглова В. Е., Захаров Ю. В. 1994. Современное состояние гидрологического режима Янского залива и прилегающих районов моря Лаптевых // Научные результаты экспедиции ЛАПЭКС-93. – СПб. С. 142-148
42. Напаказов В. В., Чучукало В. И. 2002. Питание и пищевые отношения камбал в западной части Берингово моря в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. Т. 130 – С. 595-617

43. Никифоров Е. Г., Шпайхер А. О. 1980. Закономерности формирования крупномасштабных колебаний гидрологического режима Северного Ледовитого океана. – Л.: Гидрометеиздат. С. 269
44. Петряшев В. А., Голиков А. А., Шмид М., Рахор А. 2004. Макробентос шельфа моря Лаптевых// Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков Арктического бассейна. Часть 1. СПб. С. 9-27
45. Пушина О.И., 2005. Питание и пищевые взаимоотношения массовых видов донных рыб в водах приморья в весенний период // Изв. ТИНРО. Т.2. С. 246-269
46. Русанова М. Н. Краткие сведения по биологии некоторых массовых видов беспозвоночных района мыса Картеш //Материалы по комплексному изучению Белого моря. Т. 2. Изд. Академии наук СССР. С.53-65
47. Семенов Ю. П., Шкатов Е. П. 1971. Геоморфология дна моря Лаптевых // Геология моря. Вып. 1. С. 42-46
48. Сержанина Г.И. Некоторые итоги изучения высших грибов в дубравах Белоруссии // Микология и фитопатология. — 1982. — Т.16. - Вып.5. — С.399-403.
49. Сиренко Б. И., Василенко С. В., Петряшев В. В. 2008. Типы ареалов видов, населяющих Северный Ледовитый океан // Фауна и зоогеография бентоса Чукотского моря. Санкт-Петербург. С. 221-231
50. Сиренко Б. И., Денисенко С. Г., Гагаев С. Ю. 2009а. Донные сообщества восточной части Восточно-Сибирского моря и пролива Лонга // Экосистемы и биоресурсы Чукотского моря и сопредельных акваторий. СПб. С.231-237
51. Сиренко Б. И., Денисенко С. Г., Гагаев С. Ю., Петряшев В. В. 2009б. Донные сообщества шельфа Чукотского моря глубже 10 м // Экосистемы и биоресурсы Чукотского моря и сопредельных акваторий. СПб. С. 32-55
52. Смирнов И. С. 2001. Class Ophiuroidea // Список свободноживущих беспозвоночных евразийских морей и прилежащих глубоководных частей Арктики. СПб. С. 125
53. Смирнов И. С. Class Ophiuroidea. 2004 // Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных участков арктического бассейна. СПб. С. 157-158
54. Смирнов И. С. Class Ophiuroidea. 2010 // Фауна Восточно-Сибирского моря, закономерности развития и количественного распределения донных сообществ. СПб. С. 241-242
55. Смирнов А. В., Смирнов И. С. 1990. Иголкожие моря Лаптевых //Экосистемы Новосибирского мелководья и фауна моря Лаптевых и сопредельных вод. Изд. Наука. Ленинград. С. 411-462

56. Смирнов А. В., Смирнов И. С. 1994. Иголокожие Восточно-Сибирского моря // Фауна Восточно-Сибирского моря. СПб. С. 132-182
57. Смирнов А. В., Смирнов И. С. 2006. «Новые находки иголокожих в море Лаптевых (по материалам экспедиций 1993-1998 гг.) // Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. Ред. Б. И. Сиренко и С. В. Василенко. 2006 г. – 93-139
58. Смирнов А. В., Смирнов И. С. 2009. Фауна иголокожих Чукотского моря и Берингова пролива // Экосистемы и биоресурсы Чукотского моря и сопредельных акваторий. СПб. С. 154-199
59. Современная иллюстрированная энциклопедия. География. 2008. Часть от М до Я. Под ред. Горкина А. П. Москва. С. 980
60. Терзиев Ф.С. 1990. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т.1 Баренцево море. Ленинград: Гидрометеоздат. С. 289
61. Тимохов Л. А., Чурун В. Н. 1994. Холодные донные воды в южной части моря Лаптевых // Научные результаты экспедиции ЛАПЭКС-93. – СПб. С. 83-90
62. Трешников А. Ф. 1960. Арктика раскрывает свои тайны. Новые данные о рельефе дна и водах Арктического бассейна // Природа. Т. 2. С. 25-32
63. Ушаков П. В. 1952. Чукотское море и его донная фауна // Крайний Северо-Восток СССР. II. Фауна и флора Чукотского моря. – Л. С. 5-82
64. Чаплыгин Е. И. Гидрологический режим // Советская Арктика (моря и острова Северного Ледовитого океана). М.: Наука. С. 153-173
65. Чучукало В.И., Надточий В.А., Кобликов В.Н., Борилко О.Ю. 2011. Питание и некоторые черты экологии массовых промысловых видов крабов в водах северо-западной части Японского моря в ранневесенний период // Изв. ТИНРО. Т.166. С. 123-137
66. Шорыгин А. А. 1928. Иголокожие Баренцева моря. Тр. Плавуч, морск. научн. Инст-та. Т.3, вып. 4. С. 128
67. Энциклопедия. Жизнь животных. 1968. С. 563
68. Яшин Д. С., Кошелев В. А. 1994. Особенности голоценового седиментогенеза морей Лаптевых и Восточно-Сибирского // Научные результаты экспедиции ЛАПЭКС-93. – СПб. С. 257-265
69. Anisimova N. A. 1989. Distributional patterns of echinoderms in the Eurasian sector of the Arctic Ocean // The Arctic Seas. Climatology, Oceanography, Geology and Biology. P. 281-301
70. Anisimova NA, Cochrane SJ. 2003. An annotated checklist of the echinoderms of the Svalbard and Franz Josef Land archipelagos and adjacent waters // Sarsia 88. P. 113–135.

71. Anisimova N. A., Jørgensen, L.L., Lyubin P. A., Manushin I. E. 2010. Mapping and monitoring of benthos in the Barents Sea and Svalbard waters: Results from the joint Russian - Norwegian benthic programme 2006-2008. IMR-PINRO Joint Report Series 1-2010. ISSN 1502-8828. P. 114.
72. Blanchard A., Parris N., Nichols C. 2009. Benthic Ecology of the Burger and Klondike Survey Areas // Annual report. Conoco Phillips and Shell Exploration & Production Company Anchorage, Alaska. P. 86
73. Brattegard, Holthe T&T. 2001. Distribution of marine benthic macroorganisms in Norway a tabulated catalogue // Trondheim: Research report for DN 2001-3. P. 311 - 314
74. Dahm C., 1993. Growth, production and ecological significance of *Ophiura albida* and *O. ophiura* (Echinodermata: ophiuroidea) in the German Bight // Mar. Biol. 116. P. 431-437
75. Dahm C., 1999. Ophiuroids (Echinodermata) of Southern Chile and the Antarctic: taxonomy, biomass, diet and growth of dominant species // Scientia Marina. Vol. 63(1). P. 427-432
76. Dahm C., Brey T., 1998. Determination of growth and age of slow growing brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from natural growth bands // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 78. P. 941-151
77. Froese R, Binohlan C. 2000. Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data. J. Fish Biol. 56: 758-773
78. Gage J.D., 1990a. Skeletal growth markers in the deep-sea brittle stars *Ophiura ljungmani* and *Ophiomusium lymani* // Mar. Biol. 104. P. 427-435
79. Gage J.D. 1990b. Skeletal growth bands in sea brittle stars: microstructure and significance as age markers // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 70. P. 209-224
80. Gorzula SJ . 1977. A study of growth in the brittle-star *Ophiocomina nigra*. West Nat. 6: 13-33
81. Grebmeier J. M., Cooper L., Feder H. M., Sirenko B. I. 2006. Ecosystem dynamics of the Pacific-influenced Northern Bering, Chuckchi and East Siberian Seas // Progress in Oceanography, 71. P. 331-361
82. Gulliksen, B., Pallerud, R., Brattegard, T. & Snelli, J. (editors), 1999: Distribution of marine benthic macro-organisms at Svalbard (including Bear Island) and Jan Mayen. P. 148
83. Krugl A.Z, Jablonski D., Valentine J.W. 2007. Species-genus ratios reflect a global history of diversification and range expansion in marine bivalves – Proc. R. Soc. B doi:10.1098/rspb. 1729 Published online

84. Lindeman F. 1994. Sonographische und sedimentologische Untersuchungen in der Laptev see, sibirische Arktis – Diplomarbeit. Kiel. S. 75
85. Oceanographu Atlas for the Winter Period. Version 1.0., 15 March 1997. Enviromental Working Group. Joint U. S. Russian Atlas of the Arctic Ocean
86. Oceanographu Atlas for the Summer Period. Version 1.0., 15 March 1998. Enviromental Working Group. Joint U. S. Russian Atlas of the Arctic Ocean
87. O’Hara T.D., Hugall A.F., Thuy B., Stöhr S. & Martynov A.V. 2017. Restructuring higher taxonomy using broad-scale phylogenomics: The living Ophiuroidea // *Molecular Phylogenetics and Evolution* 107. P. 415–430
88. Ocean biogeographic information system <https://obis.org/>
89. Pavlova L. V., Zuyev Yu. A. 2010. Species Composition and Distribution of Echinoderms (Echinodermata) in the Upper Subtidal Zone of Kola Bay, Barents Sea // *Russian Journal of Marine Biology*. Vol. 36, No. 2. P. 75–85
90. Piepenburg D, Schmid. 1996. Brittle star fauna (Echinodermata: Ophiuroidea) of the Arctic northwestern Barents Sea: composition, abundance, biomass and spatial distribution // *Polar Biol*. V. 16. P. 383-392
91. Piepenburg D. 2000. Arctic brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) // *Oceanography and marine biology, an annual review*. Vol. 38. P. 189-256
92. Ravelo A., Konar B., Bluhm B., Iken K. 2017. Growth and production of the brittle stars *Ophiura sarsii* and *Ophiocten sericeum* (Echinodermata: Ophiuroidea) // *J. Continental shelf research*. 139. P. 9-20
93. Ricklefs RE. 1973. Patterns of growth in birds. II. Growth rate and mode of development. *Ibis*, 115(2):178-201
94. Semiletov I., Dudarev V., et al. 2005. The East-Siberian Sea as a transition zone between the Pacific origin water and local shelf water // *Geophysical Research Letters*. Vol. 32. L10614.doi:10.1029/2005GL022490
95. Sparre P., Venema S.C. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. Manual. FAO Fisheries Technical Paper. No. 306.1, Rev. 2. Rome, FAO. P. 407
96. Stöhr S, O’Hara T, Thuy B. 2012. Global Diversity of Brittle Stars (Echinodermata: Ophiuroidea). *J. PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031940>
97. Stöhr, S., O’Hara, T., Thuy, B. 2019. World Ophiuroidea Database. Accessed at <http://www.marinespecies.org/ophiuroidea> on 2019-07-10. doi:10.14284/358
98. Taylor CC. 1958. Cod growth and temperature. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*. 23: 366–370

99. Templeman W. 1982. Stomach Contents of the Thorny Skate, *Raja radiata*, from the Northwest Atlantic. *J. Northw. Atl. Fish Sci.* 3. P. 123-126
100. Templeman W. 1984. Stomach Contents of Atlantic Wolffish (*Anarchichas lupus*) from the Northwest Atlantic. *NAFO Sci. Coun. Studies.* 8. P. 49-51
101. Tjørve KMC, Tjørve E. 2017a. A proposed family of Unified models for sigmoidal growth. *J. EcolModell.* 359: 117–127
102. Tjørve KMC, Tjørve E 2017b. The use of Gompertz models in growth analyses, and new Gompertz-model approach: An addition to the Unified-Richards family. *PLoS ONE* 12(6): e0178691. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178691>
103. Quiroga E., Sellanes J. 2009. Growth and size-structure of *Stegophiura* sp. (Echinodermata: Ophiuroidea) on the continental slope off central Chile: a comparison between cold seep and non-seep sites // *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 89(2). P. 421-428
104. Zamarro J., 1992. Feeding Behaviour of the American Plaice (*Hippoglossoides platessoides*) on the Southern Grand Bank of Newfoundland. *Netherlands J. of Sea Research.* 29 (1-3). P. 229-238