

Научная статья

УДК 574.587(268.5)

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-146-160



РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОСНОВНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП И ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ МАКРОБЕНТОСА МОРЕЙ ВОСТОЧНОЙ АРКТИКИ

Е.В. Колпаков, С.А. Нужденко, Д.А. Соколенко*Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. В августе-сентябре 2015 г. в ходе рейса НИС «ТИНРО» проведена дночерпательная съемка макробентоса мягких грунтов шельфовой зоны двух арктических морей. В Восточно-Сибирском море исследованиями охвачен участок дна площадью 32,8 тыс. км² в диапазоне глубин 15–34 м; в море Лаптевых — 22,5 тыс. км² и 45–96 м. В составе донной фауны Восточно-Сибирского моря выявлено 13 таксономических групп, в море Лаптевых — 20. Основной вклад в создание общей биомассы донных организмов в первом водоеме вносили *Bivalvia* (75,9 %), во втором — *Polychaeta* (34,1 %), *Bivalvia* (27,7 %) и *Sipuncula* (21,2 %). В сравнении с данными прошлых лет в нижнем отделе шельфа моря Лаптевых на глубинах более 70 м выявлены существенные изменения в структуре донных сообществ. В местах прежнего доминирования *Ophiuroidea* теперь лидирующее положение принадлежит *Sipuncula*. Возрастание роли *Sipuncula* в общей биомассе бентосных животных рассматривается в контексте глобального потепления климата. Биомассообразующие категории макробентоса занимают всю или почти всю площадь обследованных участков дна, но при этом характеризуются неравномерным и отличным друг от друга количественным распределением. Слагающие их виды-доминанты относятся к разным трофическим группировкам. В зависимости от условий обитания в придонном слое они формируют разобщенные зоны преобладания сестонофагов и детритофагов. Средняя плотность поселения и биомасса макробентоса в Восточно-Сибирском море составили соответственно 881 ± 174 экз./м² и $149,2 \pm 25,5$ г/м²; в море Лаптевых — 251 ± 32 экз./м² и $71,0 \pm 13,0$ г/м².

Ключевые слова: макробентос, распределение, плотность поселения, биомасса, Восточно-Сибирское море, море Лаптевых.

Для цитирования: Колпаков Е.В., Нужденко С.А., Соколенко Д.А. Распределение основных таксономических групп и доминирующих видов макробентоса морей восточной Арктики // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 146–160. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-146-160.

* Колпаков Евгений Викторович, главный специалист, kolpakovternei@mail.ru; Нужденко Сергей Анатольевич, ведущий специалист, sergey.nuzhdenko@tinro-center.ru; Соколенко Дмитрий Анатольевич, заведующий лабораторией, dmitriy.sokolenko@tinro-center.ru, ORCID 0000-0002-4431-6571.

Distribution of the main taxa and dominant species of macrobenthos in the seas of the East Arctic

Eugeny V. Kolpakov*, Sergey A. Nuzhdenko**, Dmitry A. Sokolenko***

*, **, *** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

* chief specialist, kolpakovternei@mail.ru

** leading specialist, sergey.nuzhdenko@tinro-center.ru

*** head of laboratory, dmitriy.sokolenko@tinro-center.ru

Abstract. Macrobenthos of soft bottoms on the shelf of two Arctic seas was investigated in the survey conducted aboard RV TINRO in August–September 2015. The area of 32,800 km² in the depth range of 15–34 m was researched in the East Siberian Sea where 13 taxonomic groups of bottom fauna were found, mainly Bivalvia (75.9 % by biomass). The area of 22,500 km² in the depth range of 45–96 m was surveyed in the Laptev Sea, where 20 groups of macrobenthos were identified, with predominance of Polychaeta (34.1 %), Bivalvia (27.7 %), and Sipuncula (21.2 %), by biomass. Significant changes in structure of benthic communities are revealed on the external shelf of the Laptev Sea (below of 70 m), in comparison with the data of previous years, possibly caused by warming of the environments: the previously dominated group of Ophiuroidea was replaced by Sipuncula. Although the dominant groups were widely occurred, their quantitative distribution was neither uniform nor similar. The dominant species had different trophic habits and occupied disjointed zones with domination of sestonophages or detritophages, in dependence on the habitat conditions. The average abundance and biomass of macrobenthos were assessed as 881 ± 174 ind./m² and 149.2 ± 25.5 g/m² in the East Siberian Sea, and 251 ± 32 ind./m² and 71.0 ± 13.0 g/m² in the Laptev Sea, respectively.

Keywords: macrobenthos, benthos distribution, benthos abundance, benthos biomass, East Siberian Sea, Laptev Sea.

For citation: Kolpakov E.V., Nuzhdenko S.A., Sokolenko D.A. Distribution of the main taxa and dominant species of macrobenthos in the seas of the East Arctic, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 146–160. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-146-160.

Посвящается светлой памяти
Виктора Александровича Надточего
(1957–2019)

Введение

Изучение биоты восточных арктических морей продолжается на протяжении многих лет [Горбунов, 1946; Голиков и др., 1990; Петряшев и др., 1994, 2004; Piepenburg, Schmid, 1997; Сиренко, 1998, 2004; Сиренко, Алимов, 2004; Гуков, 2013; и др.]. В 2015 г. к этим исследованиям подключились ученые ТИНРО. С целью оценки состояния сырьевой базы ими в период с августа по сентябрь проведено комплексное обследование двух локальных участков шельфовой зоны Восточно-Сибирского моря и моря Лаптевых. Сбор материала шел по разным направлениям и включал выполнение траловой, гидрологической, планктонной и бентосной съемок. Полученные результаты оказались довольно интересными и порой неожиданными, однако большая их часть остается неопубликованной. Это касается и данных по дночерпательному макробентосу [Глебов и др., 2016а, б]. В литературе лишь кратко освещаются сведения по составу и роли крупных таксонов в формировании их общей биомассы.

Цель работы заключалась в выяснении количественного распределения преобладающих по биомассе таксономических групп и видов макробентоса на шельфе Восточно-Сибирского моря и моря Лаптевых в летне-осенний период 2015 г.

Материалы и методы

Материал собран в экспедиции на НИС «ТИНРО» в августе-сентябре 2015 г. Обследовано два локальных участка дна. В Восточно-Сибирском море в диапазоне

глубин 15–34 м на площади 32,8 тыс. км² выполнено 20 бентосных станций; в море Лаптевых — соответственно 45–96 м, 22,5 тыс. км² и 13 станций* (рис. 1). Количественный учет произведен с помощью дночерпателя Ван-Вина (площадь вырезания 0,1 м²) в трех повторностях на каждой станции. Глубину определяли эхолотом. Тип донных осадков оценивали визуально (табл. 1). Пробы промывали на палубе в металлическом сите с ячейей 1 мм и до фиксации 4 %-ным раствором формалина подвергали первичной обработке. В ее ходе организмы разбирали по таксономическим группам, подсчитывали и после обсушивания на фильтровальной бумаге взвешивали в прижизненном состоянии на электронных весах с точностью до 0,01 г. Идентификацию видов основных категорий макробентоса проводили в лабораторных условиях. Построение графических карт и расчет ресурсов макробентоса осуществляли в ГИС MapInfo Professional.

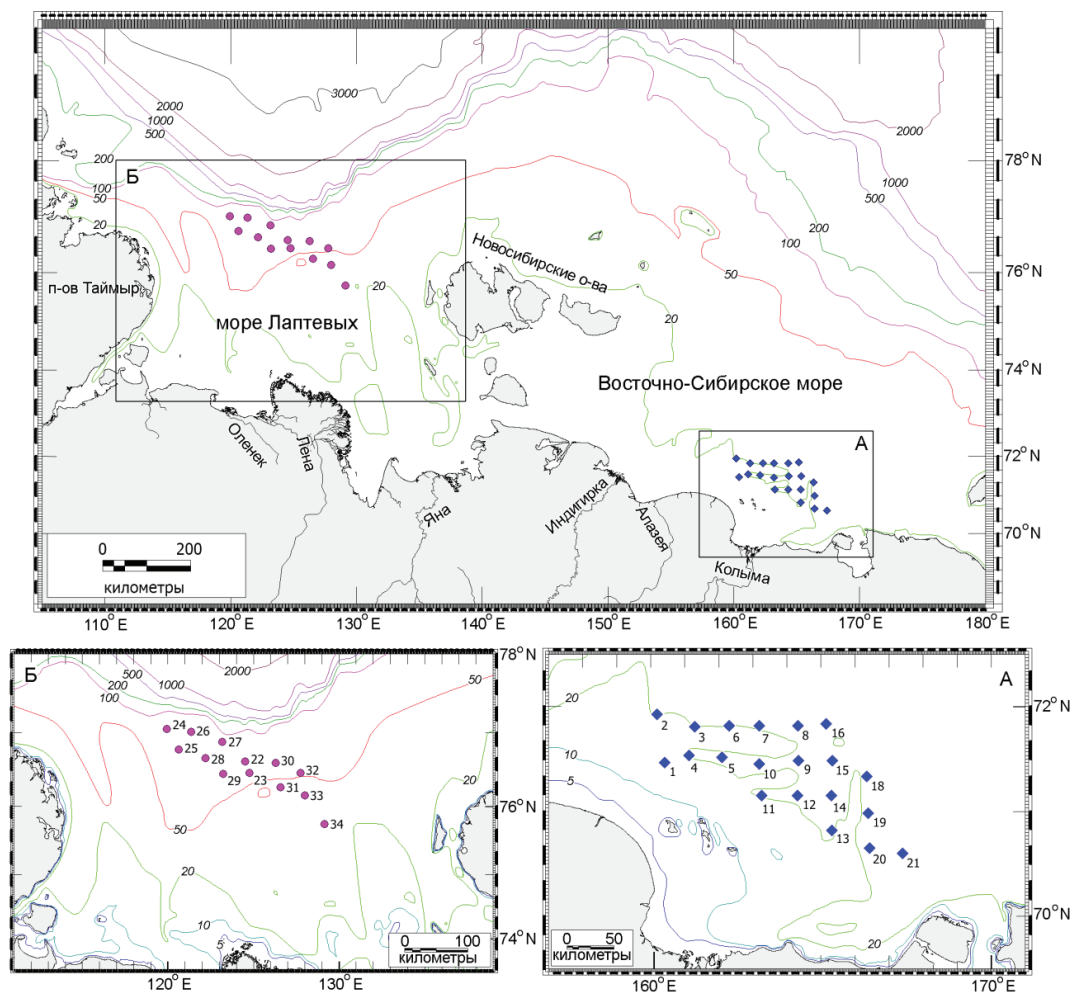


Рис. 1. Схема дночерпательных станций в Восточно-Сибирском море (А) и море Лаптевых (Б) в августе-сентябре 2015 г.

Fig. 1. Scheme of bottom samplings in the East Siberian Sea (А) and Laptev Sea (Б) in August-September, 2015

* Планирование дночерпательных станций, отбор и первичная обработка бентосных проб выполнена зав. лабораторией бентоса Тихоокеанского филиала ВНИРО (ТИНРО) к.б.н. В.А. Надточим.

Таблица 1

Станции отбора проб и показатели обилия макробентоса в Восточно-Сибирском море (ст. 1–21) и в море Лаптевых (ст. 22–34) в августе-сентябре 2015 г.

Table 1

Abundance and biomass of macrobenthos in the East Siberian Sea (stations 1–21) and Laptev Sea (stations 22–34) in August-September 2015

Станция	Дата	Координаты		Глубина, м	Грунт	Р, экз./м ²	В, г/м ²
		N	E				
1	15.08	71°48'3"	160°42'8"	15	И	1834,83	178,62
2	15.08	71°94'1"	160°20'2"	21	И	449,55	206,79
3	15.08	71°82'6"	161°30'3"	20	Гл	19,98	2,78
4	16.08	71°55'0"	161°13'3"	21	И	412,92	102,07
5	16.08	71°53'3"	162°10'0"	22	И	526,14	107,94
6	16.08	71°83'3"	162°31'7"	20	И	179,82	14,88
7	17.08	71°83'3"	163°20'0"	23	И	902,43	69,58
8	17.08	71°83'3"	164°33'3"	24	И	1425,24	204,77
9	17.08	71°50'0"	164°35'0"	23	И	932,40	91,05
10	18.08	71°46'7"	163°20'0"	23	И	342,99	292,81
11	18.08	71°16'7"	163°26'7"	23	И	905,76	194,86
12	18.08	71°16'7"	164°31'7"	23	И	402,93	474,91
13	19.08	70°83'3"	165°33'3"	24	И	369,63	21,27
14	19.08	71°16'7"	165°31'7"	23	И	1085,58	150,39
15	19.08	71°50'0"	165°35'0"	24	И	352,98	40,59
16	20.08	71°85'0"	165°16'7"	23	И	439,56	29,97
18	22.08	71°35'0"	166°35'0"	24	И	2677,32	251,14
19	22.08	71°00'0"	166°40'0"	26	И	2877,12	219,94
20	22.08	70°66'7"	166°43'3"	26	И	616,05	161,51
21	23.08	70°61'7"	167°40'0"	34	Гл-И	859,14	168,88
22	01.09	76°61'7"	124°51'7"	83	Гл-И	203,13	45,12
23	01.09	76°46'7"	124°75'0"	63	Гл-И	389,61	23,50
24	06.09	77°05'0"	119°93'3"	83	Гл-И	153,18	92,45
25	06.09	76°78'3"	120°61'7"	70	Гл-И	319,68	75,11
26	06.09	77°01'7"	121°35'0"	76	Гл-И	253,08	94,31
27	06.09	76°88'3"	123°18'3"	96	Гл-И	96,57	60,85
28	06.09	76°66'7"	122°18'3"	85	Гл-И	166,50	17,04
29	06.09	76°45'0"	123°21'7"	70	Гл-И	116,55	19,81
30	07.09	76°60'0"	126°30'0"	55	Гл-И	236,43	60,11
31	07.09	76°26'7"	126°56'7"	48	Гл-И	263,07	49,58
32	07.09	76°46'7"	127°75'0"	52	Гл-И	283,05	93,78
33	07.09	76°15'0"	128°00'0"	47	Гл-И	519,48	192,48
34	07.09	75°75'0"	129°13'3"	45	Гл-И	263,07	99,40

Примечание. И — ил; Гл — глина; Гл-И — глинистый ил; Р — плотность поселения; В — биомасса.

Результаты и их обсуждение

Восточно-Сибирское море

Таксономический состав. С биогеографической точки зрения обследованный нами участок Восточно-Сибирского моря входит в состав фаунистически обедненного Полиэвгалинного округа Сибирской солонатоводной провинции [Петряшев и др., 2010]. В составе макробентоса зарегистрировано 13 таксономических групп животных (табл. 2). На всех или подавляющем большинстве станций присутствовали Polychaeta,

Таблица 2

Состав и количественные характеристики макробентоса на шельфе
Восточно-Сибирского моря в августе 2015 г.
[по: Глебов и др., 2016а с уточнениями и дополнениями]

Table 2

Taxonomic composition, abundance and biomass of macrobenthos
on shelf of the East Siberian Sea in August 2015
[from: Glebov et al., 2016, with corrections and additions]

Таксон	Плотность поселения, экз./м ²				Биомасса, г/м ²				ЧВ,
	Mean	%	Min	Max	Mean	%	Min	Max	%
Hydrozoa	—	—	—	—	0,07 ± 0,07	0,04	1,33	1,33	5
Nemertea	0,33 ± 0,20	0,04	3	3	0,16 ± 0,13	0,11	0,10	2,49	10
Priapulida	0,33 ± 0,20	0,04	3	3	0,37 ± 0,26	0,25	3,00	4,50	10
Polychaeta	47,95 ± 9,60	5,45	3	183	14,75 ± 2,56	9,88	1,33	39,96	100
Sipuncula	1,50 ± 1,20	0,17	3	23	2,01 ± 1,24	1,35	6,99	22,31	15
Amphipoda	103,06 ± 19,80	11,70	7	276	5,03 ± 1,08	3,37	0,33	19,31	95
Cumacea	2,66 ± 1,10	0,30	3	20	0,08 ± 0,05	0,06	0,01	0,92	35
Isopoda	13,82 ± 2,80	1,57	3	37	9,55 ± 2,35	6,40	0,27	38,30	90
Gastropoda	7,99 ± 2,00	0,91	3	33	0,77 ± 0,46	0,52	0,03	9,26	70
Bivalvia	701,3 ± 166,90	79,64	3	2634	113,41 ± 23,58	75,99	0,09	426,24	100
Holothurioidea	0,33 ± 0,20	0,04	3	3	0,45 ± 0,45	0,30	0,03	8,99	10
Asteroidea	0,17 ± 0,20	0,02	3	3	1,20 ± 1,20	0,80	23,98	23,98	5
Ascidacea	1,17 ± 0,44	0,13	3	7	1,37 ± 0,69	0,92	1,17	12,32	30
Всего	880,62 ± 174,40	100			149,24 ± 25,52	100			

Примечание. ЧВ — частота встречаемости.

Bivalvia, Amphipoda и Isopoda (частота встречаемости 90–100 %). Несколько реже попадались Gastropoda (70 %). Слабую представленность имели Hydrozoa, Nemertea, Priapulida, Sipuncula, Holothurioidea и Asteroidea. Частота их встречаемости не превышала 15 %. На одной станции одновременно находилось от 4 до 12 групп, но обычно их было 5–7 (в 85 % случаев).

Распределение макробентоса. В районе наших исследований плотность поселения макробентоса на илистом субстрате варьировала в широком диапазоне значений — от 20 до 2877 экз./м², биомасса — от 2,8 до 474,9 г/м². На большей площади дна показатели обилия были на уровне 200–2000 экз./м² (85,2 %) и более 100 г/м² (73,1 %). Средняя плотность поселения бентосной фауны составила 881 ± 174 экз./м², а биомасса — 149,2 ± 25,5 г/м² (табл. 2). Для восточной части шельфа Восточно-Сибирского моря в целом характерна повышенная степень количественного развития донного населения [Гуков и др., 2005; Сиренко и др., 2009; Денисенко, 2010; Денисенко и др., 2010; Гуков, 2013; Гуков, Волосникова, 2020].

В пространстве макробентос распределен неравномерно. Имеет мозаичный вид с поочередно сменяющими друг друга пятнами повышенных и пониженных концентраций. При этом локальные максимумы плотности поселения и биомассы между собой плохо согласуются и отчетливо совпадают только в восточной части полигона (ст. 8, 18–19) (рис. 2). Такие различия обусловлены разным вкладом крупных и мелких особей в общую биомассу. Мелкоразмерные организмы лишь за счет высокой численности способны образовывать внушительные биомассы.

Выявленный пятнистый тип распределения донных животных на сходном типе субстрата свидетельствует о неоднородности условий обитания на дне. В частности, в период проведения съемки западная половина полигона находилась под воздействием распресненных (31 %) и теплых (до 2,5 °C) вод Новосибирского течения, а в его восточной половине прослеживалось влияние более соленых (до 33 %) и холодных (–0,6 °C) вод Чукотского моря [Глебов и др., 2016а].

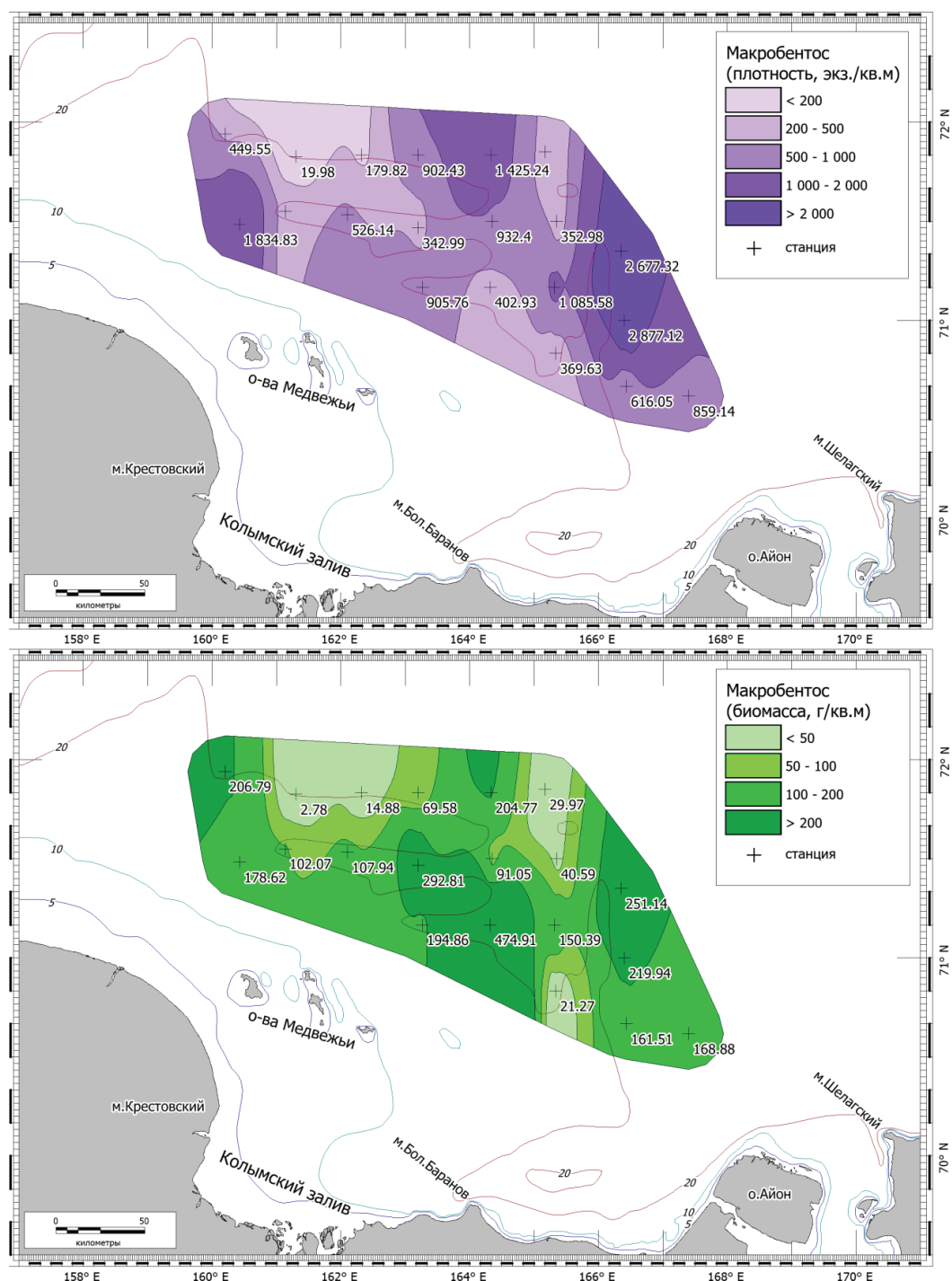


Рис. 2. Распределение плотности поселения (вверху) и общей биомассы (внизу) макробентоса в Восточно-Сибирском море в августе 2015 г.

Fig. 2. Distribution density of macrobenthos in the East Siberian Sea in August 2015 by abundance (upper panel) and total biomass (lower panel)

Основу численности и биомассы бентосной фауны формируют *Bivalvia* (соответственно 79,6 и 76,0 %) (рис. 3). Они же определяют общие черты и характер пространственного распределения макробентоса. На отдельных станциях по численности

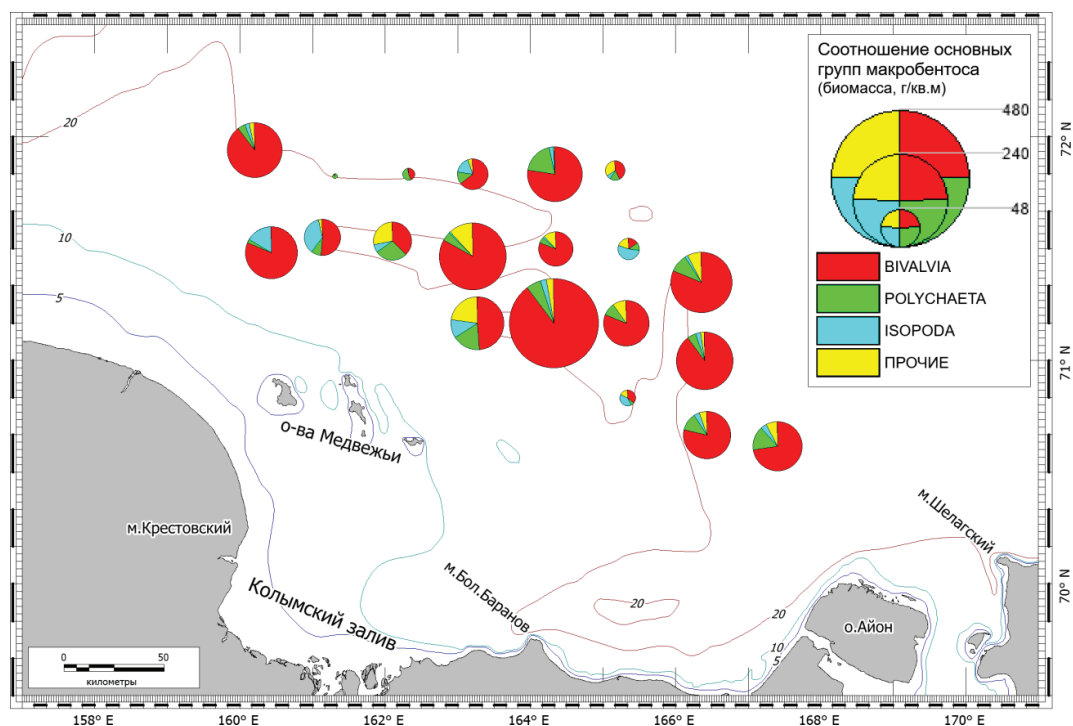


Рис. 3. Распределение доминирующих по биомассе групп макробентоса в Восточно-Сибирском море в августе 2015 г.

Fig. 3. Distribution of biomass for the dominant taxa of macrobenthos in the East Siberian Sea in August 2015

также были заметны Amphipoda (11,7 %) и Polychaeta (5,5 %), по биомассе — Polychaeta (9,9 %) и Isopoda (6,4 %). Их суммарный вклад в общую численность составил 96,8 %, биомассу — 92,3 % (табл. 2).

Распределение доминирующих групп. Ведущие по биомассе таксономические группы представлены обитателями как инфауны (Bivalvia и Polychaeta), так и эпифауны (Isopoda, частью Bivalvia). Их роль на разных участках неодинакова (рис. 3):

— Bivalvia — крупные скопления с биомассой от 150,4 до 426,4 г/м², рассредоточены в пределах всего полигона (ст. 2, 8, 10, 12, 18–19). Доминируют *Portlandia arctica* и *Astarte borealis*. Средняя биомасса двустворчатых моллюсков равнялась $113,4 \pm 23,6$ г/м²;

— Polychaeta — локальные максимумы с биомассой от 24,6 до 40,0 г/м² располагаются преимущественно в центральной и восточной частях полигона (ст. 5, 8, 11–12, 18, 21). Основу дают *Nephtys* sp., *Maldane sarsi* и *Ampharete* sp. Средняя биомасса полихет составила $14,8 \pm 2,6$ г/м²;

— Isopoda — распределение довольно равномерное с несколькими небольшими пиками с биомассой от 21,3 до 38,3 г/м² в западной и центральной частях полигона (ст. 1, 4, 11, 15). Наибольшее значение имеет *Saduria sabini*. Средняя биомасса изопод оказалась равна $9,6 \pm 2,4$ г/м².

Абсолютное преобладание Bivalvia в общем макробентосе Восточно-Сибирского моря является отличительной особенностью этого водоема. В его восточной части ключевыми видами выступают *P. arctica*, *A. borealis* и *Ennucula tenuis* [Денисенко, 2010]. В нашем случае таковыми были первые два вида. Отсутствие в их числе *E. tenuis* хорошо поддается объяснению. Его основные скопления расположены за границами съемки и поэтому нами не были охвачены. Интересным выглядит распределение *P. arctica* и *A. borealis*. Их места обитания слабо соотносятся между собой, а локальные максимумы не

перекрываются. Причем в зонах обилия *P. arctica* повышенные биомассы отмечаются и у других моллюсков-детритофагов — *E. tenuis*, *Macoma calcaria* и *M. moesta*; в случае же с *A. borealis* — наоборот, фильтраторов *Astarte montagui* и *Musculus niger*. Сходная ситуация наблюдается и на участках слабого количественного развития *P. arctica* и *A. borealis*. В первом случае на лидирующие позиции выходит *E. tenuis* (ст. 21), во втором — *A. montagui* (ст. 4–5). В целом прослеживается четкая закономерность: в одних районах преобладают детритофаги (ст. 1, 3, 6–9, 13, 15–19, 21), в других — фильтраторы (ст. 2, 4–5, 10–12, 20). Лишь на одной станции представители данных трофических группировок находились примерно в равном количественном соотношении (ст. 14). Зоны процветания детритофагов обычно формируются в местах с интенсивными процессами осадконакопления, а фильтраторов — с высоким содержанием органического вещества во взвешенном состоянии [Гуков, 2013].

Ресурсы макробентоса. Общий запас дночерпательного макробентоса на площади дна 32,8 тыс. км² оценен в 5100,6 тыс. т (табл. 3). Подавляющая его часть сформирована *Bivalvia* — 3882,6 тыс. т (76,1 %). Вклад других таксономических групп не был весомым. Среди них выделялись *Polychaeta*, *Isopoda*, *Amphipoda* и *Sipuncula*. На их суммарную долю пришлось 21,1 % всех биоресурсов.

Таблица 3
Суммарные ресурсы (тыс. т) и соотношение (%) крупных таксонов макробентоса морей восточной Арктики в 2015 г.

Table 3
Total stock of macrobenthos in the seas of East Arctic in 2015 (10³ t) and its percent composition, by macrotaxa

Таксон	Восточно-Сибирское море		Море Лаптевых	
	Ресурс, тыс. т	Доля, %	Ресурс, тыс. т	Доля, %
Porifera	—	—	2,64	0,15
Hydrozoa	1,78	0,03	0,88	0,05
Anthozoa	—	—	2,13	0,12
Nemertea	5,87	0,12	34,84	2,04
Priapulida	14,39	0,28	4,05	0,24
Polychaeta	511,74	10,03	616,80	36,15
Sipuncula	85,03	1,67	300,95	17,64
Pycnogonida	—	—	0,69	0,04
Amphipoda	165,79	3,25	52,50	3,08
Cumacea	2,59	0,05	14,21	0,83
Isopoda	313,09	6,14	5,11	0,30
Aplacophora	—	—	10,82	0,63
Gastropoda	23,04	0,45	35,40	2,07
Bivalvia	3882,57	76,12	514,70	30,17
Brachiopoda	—	—	0,78	0,05
Holothuriodea	11,17	0,22	10,30	0,60
Asteroidea	38,05	0,75	38,10	2,23
Ophiuroidea	—	—	50,87	2,98
Ascidacea	45,45	0,89	6,57	0,39
Algae	—	—	3,87	0,23
Итого	5100,56	100	1706,21	100
Площадь, тыс. км ²	32,8		22,5	

Море Лаптевых

Таксономический состав. По существующим представлениям обследованный нами участок моря Лаптевых принадлежит к полиэвгалинно-арктическому эколого-биогеографическому району [Петряшев, Новожилов, 2004]. В составе макробентоса

обнаружено 20 таксономических групп животных и растений (табл. 4). Повсеместное распространение имели Polychaeta, Bivalvia и Amphipoda. У Sipuncula, Ophiuroidea, Gastropoda и Cumacea встречаемость равнялась 62–85 %; у Ascidiacea, Asteroidea, Brachiopoda, Holothurioidea, Aplacophora и Nemertea — 15–55 %. Редко попадались Porifera, Hydrozoa, Anthozoa, Priapulida, Pycnogonida, Isopoda и Algae (менее 10 %). На одной станции число групп варьировало от 4 до 12. Повышенное их разнообразие (более 9 групп) выявлено в юго-восточной части полигона с наименьшими глубинами (ст. 30–34).

Таблица 4

Состав и количественные характеристики макробентоса на шельфе моря Лаптевых в сентябре 2015 г. [по: Глебов и др., 2016б с уточнениями и дополнениями]

Table 4

Taxonomic composition, abundance and biomass of macrobenthos on shelf of the Laptev Sea in September 2015 [from: Glebov et al., 2016, with corrections and additions]

Таксон	Плотность поселения, экз./м ²				Биомасса, г/м ²				ЧВ, %
	Mean	%	Min	Max	Mean	%	Min	Max	
Porifera	–	–	–	–	0,08 ± 0,08	0,11	1,00	1,00	8
Hydrozoa	–	–	–	–	0,03 ± 0,03	0,04	0,33	0,33	8
Anthozoa	0,26 ± 0,26	0,10	3	3	0,13 ± 0,13	0,18	1,67	1,67	8
Nemertea	2,05 ± 0,71	0,82	3	7	1,42 ± 0,62	2,00	0,33	6,99	46
Priapulida	0,26 ± 0,26	0,10	3	3	0,36 ± 0,36	0,50	4,66	4,66	8
Polychaeta	100,41 ± 5,58	40,00	7	356	24,25 ± 6,37	34,13	1,83	83,04	100
Sipuncula	5,89 ± 1,20	2,35	3	13	15,07 ± 5,30	21,21	0,10	52,95	85
Pycnogonida	0,26 ± 0,26	0,10	3	3	0,03 ± 0,03	0,04	0,33	0,33	8
Amphipoda	21,52 ± 9,01	8,57	3	117	2,27 ± 0,78	3,20	0,02	9,99	100
Cumacea	3,59 ± 0,96	1,43	3	10	0,66 ± 0,22	0,93	0,02	2,00	62
Isopoda	1,28 ± 1,28	0,51	17	17	0,20 ± 0,20	0,29	2,66	2,66	8
Aplacophora	3,07 ± 0,96	1,22	3	10	0,41 ± 0,17	0,58	0,08	2,00	54
Gastropoda	4,61 ± 1,22	1,84	3	13	1,32 ± 0,54	1,86	0,07	6,66	69
Bivalvia	94,78 ± 25,94	37,75	7	353	19,65 ± 7,44	27,66	0,67	93,24	100
Brachiopoda	1,02 ± 0,79	0,41	3	10	0,03 ± 0,03	0,04	0,03	0,33	15
Holothurioidea	2,31 ± 1,02	0,92	3	10	0,43 ± 0,22	0,60	0,11	2,33	39
Asteroidea	0,77 ± 0,41	0,31	3	3	1,99 ± 1,71	2,79	0,17	22,31	23
Ophiuroidea	7,68 ± 2,45	3,06	3	33	2,20 ± 0,50	3,10	0,67	5,99	85
Ascidiacea	1,28 ± 0,60	0,51	3	7	0,32 ± 0,15	0,45	0,50	1,67	31
Algae	–	–	–	–	0,20 ± 0,20	0,29	2,66	2,66	8
Всего	251,03 ± 31,87	100			71,04 ± 12,97	100			

Примечание. ЧВ — частота встречаемости.

Распределение макробентоса. В районе наших исследований плотность поселения макробентоса на глинистых илах изменялась от 97 до 520 экз./м², биомасса — от 12,2 до 192,5 г/м². На большей площади дна показатели обилия были на уровне 200–400 экз./м² (60,1 %) и менее 100 г/м² (82,8 %). Средняя плотность поселения бентосных организмов составила 251 ± 32 экз./м², биомасса — 71,0 ± 13,0 г/м² (табл. 4). Невысокое количественное развитие донного населения наблюдается в пределах всей шельфовой зоны моря Лаптевых [Гуков и др., 1999; Петряшев и др., 2004; Гуков, 2013].

В пространстве макробентос распределен очень неравномерно. При этом места повышенных и пониженных концентраций плотности поселения и биомассы оказались хорошо согласованы. В обоих случаях зона максимального обилия находится в юго-восточной части полигона, в наибольшей степени подверженной влиянию речного стока р. Лена (рис. 4). В период отбора проб здесь отмечена самая низкая придонная температура (–1,7 °С) и соленость (33,8 ‰) воды [Глебов и др., 2016б].

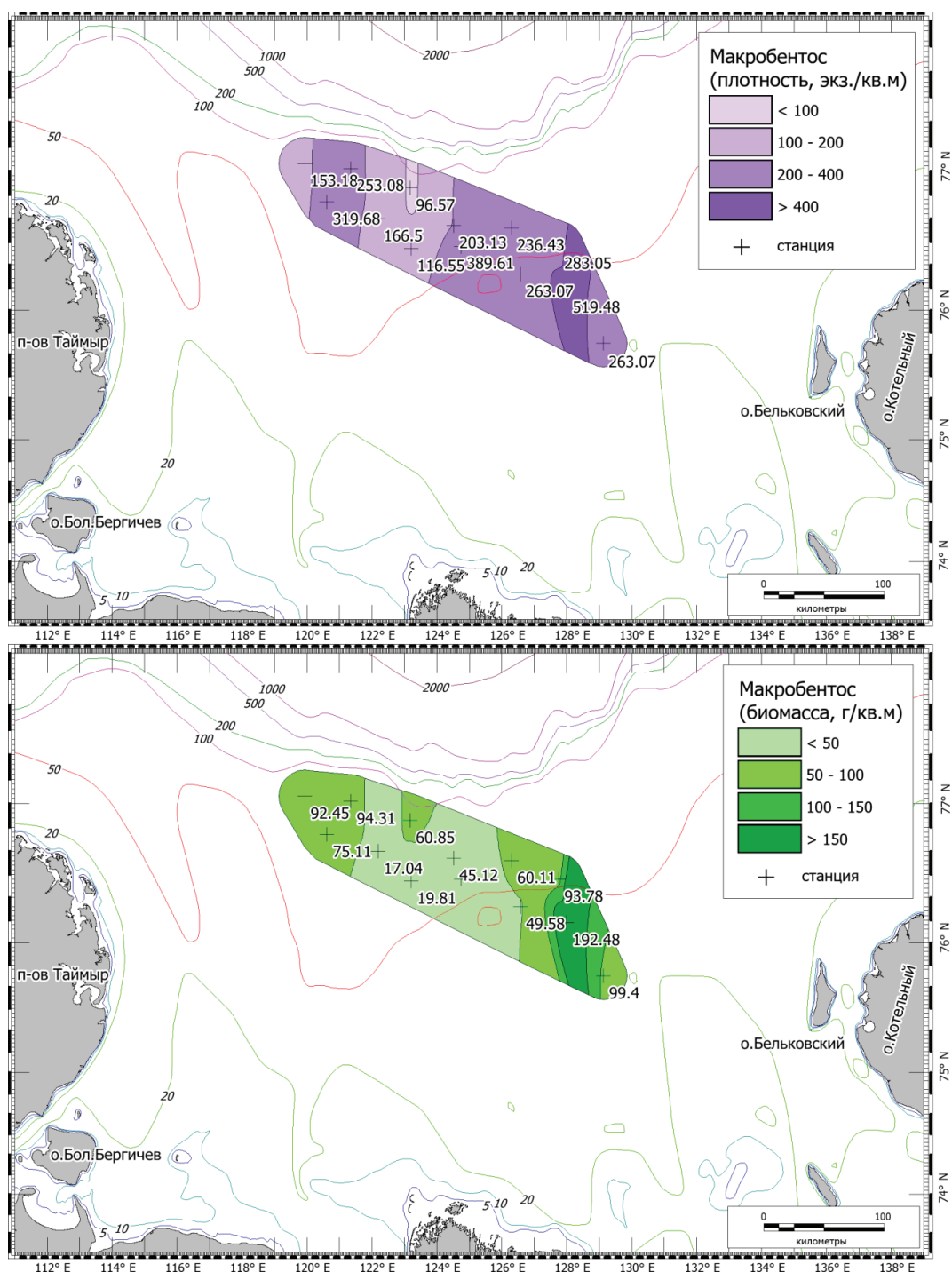


Рис. 4. Распределение плотности поселения (вверху) и биомассы (внизу) макробентоса в море Лаптевых в сентябре 2015 г.

Fig. 4. Distribution density of macrobenthos in the Laptev Sea in September 2015 by abundance (upper panel) and total biomass (lower panel)

Полученные данные только отчасти вписываются в генерализованную схему распределения биомассы макробентоса моря Лаптевых [Петряшев и др., 2004]. На глубоководных станциях северо-западной части полигона зафиксированы несвойственные для нижнего отдела шельфа повышенные ее величины со значениями более 50 г/м² (ст. 24–27).

Общую картину пространственного распределения плотности поселения донных беспозвоночных определяют Polychaeta (40,0 %) и Bivalvia (37,8 %), а в ряде мест еще Amphipoda (8,6 %); биомассы — Polychaeta (34,1 %), Bivalvia (27,7 %), а также Sipuncula (21,2 %). Их суммарный вклад в общую численность составил 86,4 %, биомассу — 83,0 % (табл. 4).

Распределение доминирующих групп. Ведущие по биомассе таксономические группы представлены преимущественно обитателями инфауны. Каждая из них занимает всю или большую площадь дна, но в количественном отношении распределена различным образом. Особенно очевидны эти различия между Polychaeta и Bivalvia с одной стороны и Sipuncula — с другой (рис. 5):

— Polychaeta — формирует скопления практически повсеместно. Наиболее выраженные из них с биомассой от 26,8 до 83,0 г/м² расположены в юго-восточной части полигона (ст. 30–34). Доминантами выступают *Myriochele heeri*, *M. sarsi* и *Scoletoma fragilis*. Средняя биомасса полихет равнялась $24,3 \pm 6,4$ г/м²;

— Bivalvia — крупные скопления с биомассой от 39,0 до 93,2 г/м² сосредоточены на весьма ограниченном участке дна в юго-восточной части полигона (ст. 32–34). Основу создают *Macoma* spp., *A. borealis*, *Nuculana* spp. Средняя биомасса двустворчатых моллюсков составила $19,7 \pm 7,4$ г/м²;

— Sipuncula — зоны повышенных биомасс со значениями от 17,0 до 53,0 г/м² находятся в северо-западной части полигона (ст. 22, 24–27). Биомассообразующий вид один — *Golfingia margaritacea*. Средняя биомасса сипункулид оказалась равна $15,1 \pm 5,3$ г/м².

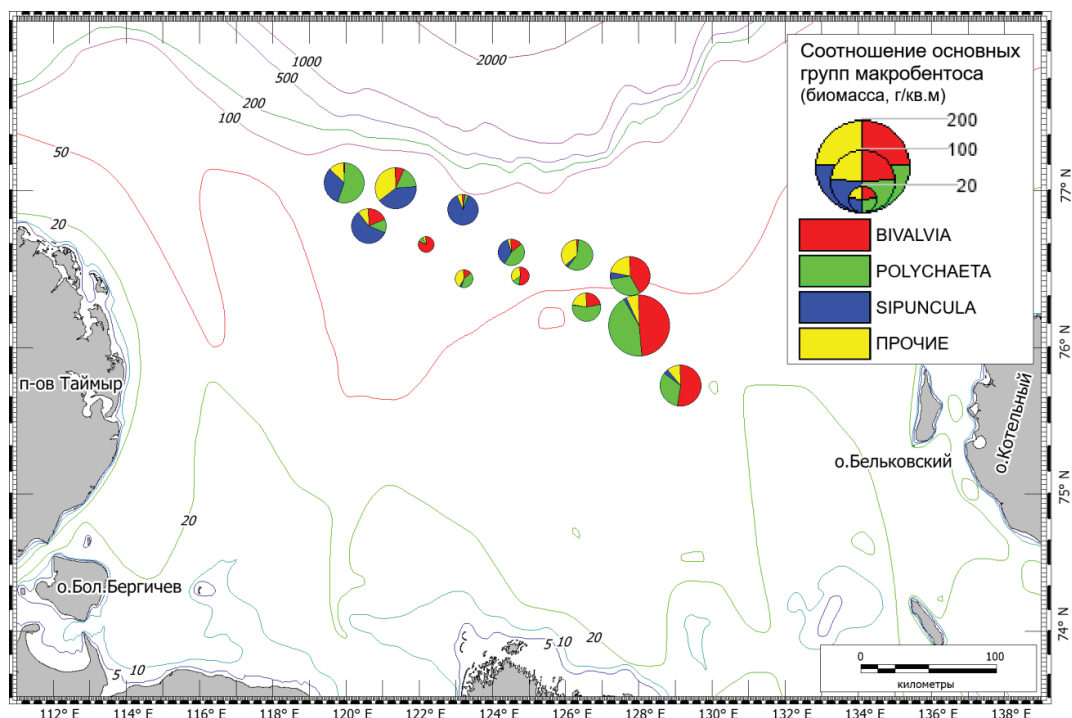


Рис. 5. Распределение доминирующих по биомассе групп макробентоса в море Лаптевых в сентябре 2015 г.

Fig. 5. Distribution of biomass for the dominant taxa of macrobenthos in the Laptev Sea in September 2015

По соотношению биомасс Polychaeta, Bivalvia и Sipuncula явно выделяются две группы станций:

— юго-восточная часть полигона (ст. 30–34). При повышенных показателях обилия преобладают Polychaeta и Bivalvia или только одна из этих таксономических

групп. В составе Polychaeta заметную роль играют *M. heeri*, *Bivalvia* — *Macoma* spp. и *A. borealis*;

— северо-западная часть полигона (ст. 22, 24–27). Доминирует или занимает субдоминантное положение Sipuncula с одним видом *G. margaritacea*. У Polychaeta наибольший вклад в создание общей биомассы вносят *M. sarsi* и *S. fragilis*; у Bivalvia — *Nuculana* spp.

Выявленные особенности в локализации видов-доминантов, судя по всему, неслучайны и на наш взгляд отражают трофические условия их обитания: в юго-восточной части полигона с повышенной концентрацией органической взвеси в придонных горизонтах количественное развитие получают фильтраторы (*M. heeri*, *Macoma* spp. и *A. borealis*)*, а в глубоководной северо-западной части с преобладанием процессов осадконакопления — детритофаги (*G. margaritacea*, *M. sarsi*, *S. fragilis* и *Nuculana* spp.).

Доминирование в макробентосе северной части шельфа моря Лаптевых Polychaeta, Bivalvia и Sipuncula отмечалось и ранее [Гуков, 2013]. Однако в прежние годы представители последней таксономической группы никогда не занимали здесь лидирующие позиции и тем более в нижнем отделе шельфа на обширных площадях. Для этих участков до сих пор был известен только один биоценоз с руководящим видом *Ophiosten sericeum* (Ophiuroidea) [Петряшев и др., 2004]. В наших же сборах его доля не превышала 4,0 % от общей биомассы. В связи с этим напрашивается вывод о произошедших за последнее время перестройках в структуре донных сообществ. Продолжающийся в Баренцевом море многолетний рост биомассы Sipuncula специалисты связывают с увеличением теплосодержания водных масс на фоне глобального потепления климата [Гарбуль, 2009].

Ресурсы макробентоса. Общий запас дночерпательного макробентоса на площади дна 22,5 тыс. км² оценен в 1706,2 тыс. т (см. табл. 3). Основная его часть сформирована Polychaeta, Bivalvia и Sipuncula. В сумме они дают 1432,5 тыс. т (84,0 %). Вклад других крупных таксонов не был существенным. Среди них особенно заметными были Nemertea, Amphipoda, Gastropoda, Asteroidea и Ophiuroidea. На их суммарную долю пришлось 12,4 % всех биоресурсов.

Заключение

Результаты наших исследований хорошо согласуются и некоторым образом дополняют данные литературы. С их учетом можно в общих чертах охарактеризовать состав и структуру макробентоса мягких грунтов всей шельфовой зоны моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря. В обоих водоемах бентосная фауна складывается преимущественно за счет представителей животного мира. Высокого количественного развития достигает ограниченное число крупных таксонов. В Восточно-Сибирском море структура донного населения упрощенная олигодоминантная с абсолютным преобладанием Bivalvia; в море Лаптевых — более сложная, но менее стабильная в многолетнем аспекте с доминированием нескольких категорий макробентоса. Их состав и соотношение в разных районах неодинаков. Преобладающие таксономические группы занимают обширные участки дна, однако их распределение носит неравномерный характер. В зависимости от условий обитания в придонном слое они формируют локальные максимумы обилия. Происходит это за счет видов со сходным типом питания. Зоны преобладания сестонофагов и фильтраторов четко разобщены в пространстве.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы глубоко признательны всем сотрудникам Тихоокеанского филиала ВНИРО (ТИНРО) и членам экипажа НИС «ТИНРО», принимавшим участие в сборе и первичной обработке материала.

* В зависимости от условий обитания *M. heeri* и двустворчатые моллюски рода *Macoma* могут получать пищу не только посредством сбора детрита с поверхности дна, но и фильтрации [Денисенко, 2010; Гуков, 2013].

Authors are deeply grateful to all their collaborators in TINRO and to the crew of RV TINRO who joined the samples collection and primary processing of the material.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

Authors declare no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Определение видов доминирующих таксономических групп макробентоса, обсуждение результатов, написание статьи — Е.В. Колпаков и С.А. Нужденко; идея написания статьи, построение карт, расчет ресурсов макробентоса — Д.А. Соколенко.

Identification of species for dominant taxonomic groups of macrobenthos, data analysis, writing the text — E.V. Kolpakov and S.A. Nuzdenko; conception of the study, data mapping, stocks assessment — D.A. Sokolenko.

Список литературы

Гарбуль Е.А. Распределение морских червей Sipuncula в районе Новой Земли и Земли Франца-Иосифа // Докл. РАН. — 2009. — Т. 426, № 6. — С. 834–837.

Глебов И.И., Надточий В.А., Савин А.Б. и др. Результаты комплексных исследований в Восточно-Сибирском море в августе 2015 г. // Изв. ТИНРО. — 2016а. — Т. 186. — С. 81–92. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-186-81-92.

Глебов И.И., Надточий В.А., Савин А.Б. и др. Результаты комплексных исследований в море Лаптевых в августе-сентябре 2015 г. // Изв. ТИНРО. — 2016б. — Т. 187. — С. 72–88. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-187-72-88.

Голиков А.Н., Скарлато О.А., Аверинцев В.Г. и др. Экосистемы Новосибирского мелководья и некоторые закономерности их распределения и функционирования // Экосистемы Новосибирского мелководья и фауна моря Лаптевых и сопредельных вод : сб. науч. тр. — Л. : Наука, 1990. — С. 4–79. (Исслед. фауны морей, т. 37(45).)

Горбунов Г.П. Донное население Новосибирского мелководья и центральной части Северного Ледовитого океана // Тр. дрейфующей экспедиции Главсевморпути на ледокольном пароходе «Г. Седов» 1937–1940 гг. — М. ; Л. : Главсевморпути, 1946. — Т. 3. — С. 30–138.

Гуков А.Ю. Экология донных биоценозов морей Лаптевых и Восточно-Сибирского : дис. ... д-ра биол. наук. — Якутск : ЯКГУ, 2013. — 417 с.

Гуков А.Ю., Волосникова А.С. О распределении донных биоценозов в центральной части Восточно-Сибирского моря // Рельеф и четвертичные образования Арктики, Субарктики и Северо-Запада России : мат.-лы ежегод. конф. по результатам экспедицион. исслед. — СПб., 2020. — Вып. 7. — С. 49–51. DOI: 10.24411/2687-1092-2020-10707.

Гуков А.Ю., Дударев О.В., Семилетов И.П. и др. Особенности распределения биомассы макробентоса и донных биоценозов в южной части Восточно-Сибирского моря // Океанол. — 2005. — Т. 45, № 6. — С. 889–896.

Гуков А.Ю., Тищенко П.Н., Семилетов И.П. и др. Особенности распределения биомассы макробентоса в верхней сублиторали юго-восточной части моря Лаптевых // Океанол. — 1999. — Т. 39, № 3. — С. 406–411.

Денисенко С.Г. Биоресурсы и продуктивность зообентоса Восточно-Сибирского моря // Фауна Восточно-Сибирского моря, закономерности развития и количественного распределения донных сообществ. — СПб. : ЗИН РАН, 2010. — С. 144–159. (Исслед. фауны морей, т. 66(74).)

Денисенко С.Г., Сиренко Б.И., Гагаев С.Ю., Петряшев В.В. 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. : ЗИН РАН, 2010. — С. 130–143. (Исслед. фауны морей, т. 66(74).)

Петряшев В.В., Василенко С.В., Воронков А.Ю. и др. Биогеографический анализ фауны макробентоса Восточно-Сибирского моря и реконструкция путей ее формирования // Фауна Восточно-Сибирского моря, закономерности развития и количественного распределения донных сообществ. — СПб. : ЗИН РАН, 2010. — С. 160–177. (Исслед. фауны морей, т. 66(74).)

Петряшев В.В., Голиков А.А., Шмид М., Рахор А. Макробентос шельфа моря Лаптевых и сопредельных акваторий // Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков Арктического бассейна. — СПб. : ЗИН РАН, 2004. — С. 9–27. (Исслед. фауны морей, т. 54(62), ч. 1.)

Петряшев В.В., Новожилов А.В. Влияние гидрологического режима на распределение макробентоса моря Лаптевых // Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков Арктического бассейна. — СПб. : ЗИН РАН, 2004. — С. 74–85. (Исслед. фауны морей, т. 54(62), ч. 1.)

Петряшев В.В., Сиренко Б.И., Рахор А., Хинц К. Распределение макробентоса в море Лаптевых по материалам экспедиции на э/с «Иван Киреев» и л/к «Polarstern» в 1993 г. // Научные результаты экспедиции ЛАПЭКС-93. — СПб. : Гидрометеиздат, 1994. — С. 277–288.

Сиренко Б.И. К изученности фауны моря Лаптевых и сопредельных акваторий // Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков Арктического бассейна. — СПб. : ЗИН РАН, 2004. — С. 5–8. (Исслед. фауны морей, т. 54(62), ч. 1.)

Сиренко Б.И. Морская фауна Арктики (по экспедициям Зоологического института РАН) // Биол. моря. — 1998. — Т. 24, вып. 6. — С. 341–350.

Сиренко Б.И., Алимов А.Ф. Арктические морские экосистемы // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 137. — С. 77–84.

Сиренко Б.И., Денисенко С.Г., Гагаев С.Ю. Донные сообщества восточной части Восточно-Сибирского моря и пролива Лонга // Экосистемы и биоресурсы Чукотского моря и сопредельных акваторий. — М. : ЗИН РАН, 2009. — С. 231–237.

Piepenburg D., Schmid M.K. A photographic survey of the epibenthic megafauna of the Arctic Laptev Sea shelf: distribution, abundance, and estimates of biomass and organic carbon demand // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1997. — № 147. — P. 63–75.

References

Garbul, E.A., Distribution of Sipunculids in the areas of the Franz Josef Land and Novaya Zemlya, *Dokl. Ross. Akad. Nauk*, 2009, vol. 426, no. 6, pp. 834–837.

Glebov, I.I., Nadtochiy, V.A., Savin, A.B., Slabinsky, A.M., Borilko, O.Yu., Chulchekov, D.N., and Sokolov, A.S., Results of complex surveys in the East Siberian Sea in August 2015, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016a, vol. 186, pp. 81–92. doi 10.26428/1606-9919-2016-186-81-92

Glebov, I.I., Nadtochiy, V.A., Savin, A.B., Slabinsky, A.M., Borilko, O.Yu., Chulchekov, D.N., and Sokolov, A.S., Results of multidisciplinary survey in the Laptev Sea in August-September, 2015, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016b, vol. 187, pp. 72–88. doi 10.26428/1606-9919-2016-187-72-88

Golikov, A.N., Scarlato, O.A., Averinzev, V.G., Menshutkina, T.V., Novikov, O.K., and Sheremetevsky, A.M., Ecosystems of the New Siberian shoals, their distribution and functioning, in *Issledovaniya fauny morei. T. 37: Ekosistemy Novosibirskogo melkovod'ya i fauna morya Laptevyykh i sopredel'nykh vod* (Marine Fauna Research, vol. 37: Ecosystems of the New Siberian shoals and the fauna of the Laptev Sea and adjacent waters), Leningrad: Nauka, 1990, no. 45, pp. 4–79.

Gorbunov, G.P., Bottom Population of the Novosibirsk Shallow Area and the Central Part of the Arctic Ocean, *Tr. dreyfyuyushchey ekspeditsii Glavsevmorputi na ledokol'nom parokhode «G. Sedov» 1937–1940* (Tr. drifting expedition of the Glavsevmorput on the icebreaker “G. Sedov” 1937–1940), Moscow: Glavsevmorputi, 1946, vol. 3, pp. 30–138.

Gukov, A.Yu., Ecology of benthic biocenoses of the Laptev Sea and the East Siberian Sea, *Doctoral (Biol.) Dissertation*, Yakutsk: Yakutskiy Gos. Univ., 2013.

Gukov, A.Yu. and Volosnikova, A.S., On the distribution of bottom biocenoses, in *Mater. yezhegodnoy konferentsii po rezul'tatam ekspeditsionnykh issledovaniy “Rel'yef i chetvertichnyye obrazovaniya Arktiki, Subarkтики i Severo-Zapada Rossii”* (Materials of the annual conference on the results of expedition research “Relief and Quaternary Formations of the Arctic, Subarctic and North-West of Russia”), St. Petersburg, 2020, no. 7, pp. 49–51. doi 10.24411/2687-1092-2020-10707

Gukov, A.Yu., Dudarev, O.V., Semiletov, I.P., Charkin, A.N., and Gorshkova, Ya.S., Distribution of macrobenthos biomass and bottom biocoenoses in the Southern East Siberian Sea, *Oceanology*, 2005, vol. 45, no. 6, pp. 841–848.

Gukov, A.Yu., Shapkin, S.A., Tishchenko, P.Ya., Semiletov, I.P., and Popov, V.V., Features of distribution of the biomass of macrobenthos over the upper sublittoral zone of the Southeastern part of the Laptev Sea, *Oceanology*, 1999, vol. 39, no. 3, pp. 369–373.

Denisenko, S.G., Bioresources and production of zoobenthos in the East Siberian Sea, in *Issledovaniya fauny morei. T. 66: Fauna Vostochno-Sibirskogo morya, zakonomernosti razvitiya i kolichestvennogo raspredeleniya donnykh soobshchestv* (Marine Fauna Research, vol. 66: Fauna of the East Siberian Sea, distribution patterns and structure of bottom communities), St. Petersburg: Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk, no. 74, pp. 144–159.

Denisenko, S.G., Sirenko, B.I., Gagaev, S.Yu., and Petryashov, V.V., Bottom communities: structure and spatial distribution in the East Siberian Sea at depth more than 10 m, in *Issledovaniya fauny morei. T. 66: Fauna Vostochno-Sibirskogo morya, zakonomernosti razvitiya i kolichestvennogo raspredeleniya donnykh soobshchestv* (Marine Fauna Research, vol. 66: Fauna of the East Siberian Sea, distribution patterns and structure of bottom communities), St. Petersburg: Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk, 2010, no. 74, pp. 130–143.

Petryashev, V.V., Vasilenko, S.V., Voronkov, A.Yu., Sirenko, B.I., Smirnov, A.V., Smirnov, I.S., and Chaban, E.M., Biogeographical analysis of macrobenthos fauna in the East Siberian Sea and reconstruction of the fauna forming ways, in *Issledovaniya fauny morei. T. 66: Fauna Vostochno-Sibirskogo morya, zakonomernosti razvitiya i kolichestvennogo raspredeleniya donnykh soobshchestv* (Marine Fauna Research, vol. 66: Fauna of the East Siberian Sea, distribution patterns and structure of bottom communities), St. Petersburg: Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk, no. 74, pp. 160–177.

Petryashev, V.V., Golikov, A.A., Shmid, M., and Rakhor, A., Macrobenthos of the Laptev Sea shelf, in *Issledovaniya fauny morei. T. 54: Fauna i ekosistema morya Laptevykh i sopredel'nykh glubokovodnykh uchastkov Arkticheskogo baseyna* (Marine Fauna Research, vol. 54: Fauna and Ecosystems of the Laptev Sea and Adjacent Deep Sea Areas of the Arctic Basin), St. Petersburg: Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk, no. 62, part 1, pp. 9–27.

Petryashev, V.V. and Novozhilov, A.V., Effect of hydrological regime on distribution of macrobenthos in the Laptev Sea, in *Issledovaniya fauny morei. T. 54: Fauna i ekosistema morya Laptevykh i sopredel'nykh glubokovodnykh uchastkov Arkticheskogo baseyna* (Marine Fauna Research, vol. 54: Fauna and Ecosystems of the Laptev Sea and Adjacent Deep Sea Areas of the Arctic Basin), St. Petersburg: Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk, no. 62, part 1, pp. 74–85.

Petryashev, V.V., Sirenko, B.I., Rakhor, A., and Hinz K., Distribution of the macrobenthos in the Laptev Sea from materials of the expeditions of RV “Ivan Kireev” and ice-breaker RV “Polarstern” in 1993, in *Nauchnyye rezul'taty ekspeditsii LAPEKS-93* (Scientific results of the expedition LAPEX-93), St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1994, pp. 277–288.

Sirenko, B.I., On the study of the fauna of the Laptev Sea and adjacent water areas, in *Issledovaniya fauny morei. T. 54: Fauna i ekosistema morya Laptevykh i sopredel'nykh glubokovodnykh uchastkov Arkticheskogo baseyna* (Marine Fauna Research, vol. 54: Fauna and Ecosystems of the Laptev Sea and Adjacent Deep Sea Areas of the Arctic Basin), St. Petersburg: Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk, no. 62, part 1, pp. 5–8.

Sirenko, B.I., Arctic marine fauna (resultants from expeditions of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences), *Russ. J. Mar. Biol.*, 1998, vol. 24, no. 6, pp. 341–350.

Sirenko, B.I. and Alimov, A.F., Arctic sea ecosystems, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 137, pp. 77–84.

Sirenko, B.I., Denisenko, S.G., and Gagaev, S.Yu., Bottom communities of the eastern East Siberian Sea and de Longe Strait, in *Ekosistemy i bioresursy Chukotskogo morya i sopredel'nykh akvatoriy* (Ecosystems and biological resources of the Chukchi Sea and adjacent areas), Moscow: Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk, 2009, pp. 231–237.

Piepenburg, D. and Schmid, M.K., A photographic survey of the epibenthic megafauna of the Arctic Laptev Sea shelf: distribution, abundance, and estimates of biomass and organic carbon demand, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 1997, no. 147, pp. 63–75.

Поступила в редакцию 12.07.2021 г.

После доработки 1.12.2021 г.

Принята к публикации 25.02.2022 г.

The article was submitted 12.07.2021; approved after reviewing 1.12.2021;
accepted for publication 25.02.2022