

МЕЙОБЕНТОС

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2015

Беломорская Биологическая станция им. Н.А. Перцова
Московского государственного университета
им. М.В.Ломоносова

Институт океанологии им. П.П. Ширшова
Российской академии наук

В.О. Мокиевский, Г.Д. Колбасова,
С.В. Пятаева, А.Б. Цетлин

МЕЙОБЕНТОС

**методическое пособие
по полевой практике**

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2015

УДК 591.524.11
ББК 28.082.32
М45

В.О. Мокиевский, Г.Д. Колбасова, С.В. Пятаева, А.Б. Цетлин. Мейобентос. Методическое пособие по полевой практике. / Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2015. 199 с.

Методическое пособие составлено на основе опыта проведения практик по биологии мейобентосных организмов для студентов-зоологов третьего курса на базе Беломорской биостанции МГУ. Пособие включает общие сведения о мейобентосе, среде его обитания и методах изучения. В первом разделе дано описание мейобентоса как экологической группы донных животных, краткая информация о таксономическом составе мейобентоса, об условиях существования мейобентосных организмов и основных факторах внешней среды, определяющих состав и структуру мейобентосных сообществ. Второй раздел посвящён методикам изучения мейобентосных организмов: отбор проб донных осадков, экстракция организмов, методы фиксации и микроскопирования. Во втором разделе приводятся сведения о способах описания условий обитания мейобентосных организмов и методах анализа основных факторов среды. Заключительный раздел содержит описание наиболее интересных биотопов в окрестностях ББС МГУ, пригодных для проведения полевой практики по биологии мейобентоса, а также библиографию работ по экологии мейобентоса и биологии отдельных таксонов мейобентосных организмов, выполненных на материале из окрестностей ББС МГУ (Кандалакшский залив Белого моря). В приложении приведены некоторые справочные сведения и два варианта программы практики по биологии мейобентоса.

Пособие предназначено для студентов-зоологов и гидробиологов, проходящих морскую практику.

Рецензенты:
проф. А.В. Чесунов (МГУ),
к.б.н. Л.Л. Меньшенина (МГУ),
к.б.н. К.Р. Табачник (ИО РАН)

ISBN 978-5-9906895-1-0

© Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, 2015.

© В.О. Мокиевский, Г.Д. Колбасова, С.В.

Пятаева, А.Б. Цетлин, текст, иллюстрации, 2015.

*Павлу Владимировичу Рыбникову (1963–2004),
специалисту по биологии гарпактикоид,
вложившему много таланта и энергии
в исследования мейобентоса Белого моря,
и в организацию первого полевого курса по мейобентосу
на Беломорской биостанции МГУ (1998 г.)*

Предисловие

Мейобентос — совокупность микроскопических многоклеточных, обитающих в донных осадках. В мейобентосе могут быть встречены представители более половины известных типов Metazoa. Иногда в состав мейобентоса включают также фораминифер. Мейобентосные организмы обладают рядом общих черт в строении и биологии, связанных с миниатюризацией и адаптациями к жизни в капиллярных пространствах между частицами песка или в толще илистых отложений.

Исследование мейобентоса требует применения специальных методик отбора проб, их обработки и приготовления организмов для определения и изучения.

Для сбора и обработки мейобентосных проб необходимы подходящее оборудование и знание основных методов отбора материала, способов экстракции организмов из разных типов субстратов, а также основ микроскопической техники для изготовления препаратов и их изучения.

Это пособие составлено на основе опыта проведения практик по биологии мейобентосных организмов для студентов-зоологов третьего курса на базе Беломорской биостанции МГУ.

Программа практики включает знакомство со средой обитания мейобентосных организмов, набором специфических биотопов и разнообразием таксонов мейофауны. В ходе практики студенты осваивают различные методы сбора проб и экстракции организмов, получают навыки таксономического определения представителей отдельных групп мейобентоса.

Авторы считают своим приятным долгом перечислить имена коллег, оказавших помощь в подготовке этого текста: Л.А. Гарлицкая (ИО РАН), Д.В. Кондарь (ИО РАН), Е.Д. Краснова (ББС МГУ), М.А. и Д.М. Милютины (Senckenberg am Meer, Deutsches Zentrum für Marine Biodiversitätsforschung, Wilhelmshaven, Deutschland), М.П. Никитина (ИО РАН), А.Г. Розанов (ИО РАН), И.Э. Смелянский (Экоцентр г. Новосибирск), Е.С. Чертопруд (МГУ), А.В. Чесунов (МГУ).

Отправной точкой подготовки настоящего руководства явилось проведение на Беломорской биостанции МГУ в 1998 г. первого практического полевого курса по мейобентосу для студентов 3-го курса кафедры зоологии и сравнительной анатомии Биологического факультета МГУ. В адаптации программы и методик для практики по биологии мейобентоса на протяжении нескольких лет участвовали студенты кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ. На завершающем этапе подготовки большой вклад внесли студенты, проходившие практику на ББС в 2011 г.: Ирина Екимова, Мария Исаева, Надежда Наянова, Николай Неретин, Борис Осадченко и Даниял Саидов.

Работа проиллюстрирована рисунками и фотографиями авторов. Для иллюстрации таксономического раздела свои рисунки предоставили Е.С. Чертопруд, А.В. Чесунов и М.А. Федяева. Свои фотографии нам также любезно предоставили А.И. Исаченко, Т.Н. Молодцова, М.П. Никитина, Ф.В. Сапожников, А.А. Семёнов и А.А. Удалов.

При написании текста авторы разделили работу следующим образом: С.В. Пятаева написала разделы «Кишечнополостные» и «Турбеллярии», А.Б. Цетлин написал разделы «Аннелиды» и «Моллюски», остальные разделы написаны В.О. Мокиевским, в подготовке раздела «Галакариды и другие клещи» большую помощь оказал И.Э. Смелянский, раздела «Гарпактициды» — Л.А. Гарлицкая и Е.С. Чертопруд.

Большую часть оригинальных рисунков выполнила Г.Д. Колба-сова.

Авторы благодарны рецензентам, взявшим на себя труд прочитать всю рукопись и сделать ряд ценных замечаний. Авторы благодарны Н.В. Мокиевской за большую помощь в редактировании текста.



Первая практика по мейобентосу на ББС МГУ для студентов третьего курса кафедры зоологии беспозвоночных, 1998 г. Первый ряд: преподаватели практики А.Б. Цетлин, В.О. Мокиевский, П.В. Рыбников, А.В. Чесунов, Б.И. Иоффе, Н.Н. Марфенин. Второй ряд, студенты: Сергей Слободов, Анна Филиппова, Мария Шаталова (Милютина), Сергей Лыскин, Дмитрий Алексахин.

Раздел 1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О МЕЙОБЕНТОСНЫХ ОРГАНИЗМАХ И СРЕДЕ ИХ ОБИТАНИЯ

Мейобентос. Краткая характеристика

Началом экологических исследований мейофауны как самостоятельной экологической группы принято считать работы Адольфа Ремане в Кильской бухте (Remane, 1933). Изучая фауну крупных песков литорали, Ремане впервые обнаружил, что капиллярные пространства между частицами песка представляют собой очень своеобразный и богато населенный биотоп, обладающий рядом специфических особенностей, требующих от его обитателей специальных адаптаций, сходных у представителей разных таксономических групп. Для обозначения обитателей капилляров морского песка — интерстициальных пространств, А. Николс (Nicholls, 1935) ввёл термин «интерстициальная фауна». Население интерстициальных пространств грунта при большом таксономическом разнообразии обладает рядом сходных морфологических черт (рис. 1): мелкие размеры, удлинённая (червеобразная) форма тела и сильное развитие прикрепительных органов — щетинок, присосок, крючков или желёз, выделяющих клейкий секрет. Сходные морфологические черты проявляются в самых разных таксонах. Так, удлинённая, червеобразная форма тела характерна для интерстициальных представителей таких таксономически далеких групп, как гарпактициды и турбеллярии, а прикрепительные органы, выделяющие клейкий секрет, типичны и для нематод, и для гастротрих. Сейчас интерстициальная фауна рассматривается как одна из жизненных форм мейобентоса, распространение которого не ограничено капиллярами в крупных песках, а охватывает все типы биотопов бентали от литорали до максимальных глубин океана.

Термин «мейобентос» (от греческого *μείον* — «меньший») был введён в науку М. Мэр (Mare, 1942) для обозначения совокупности микроскопических многоклеточных, выпадающих из внимания ис-

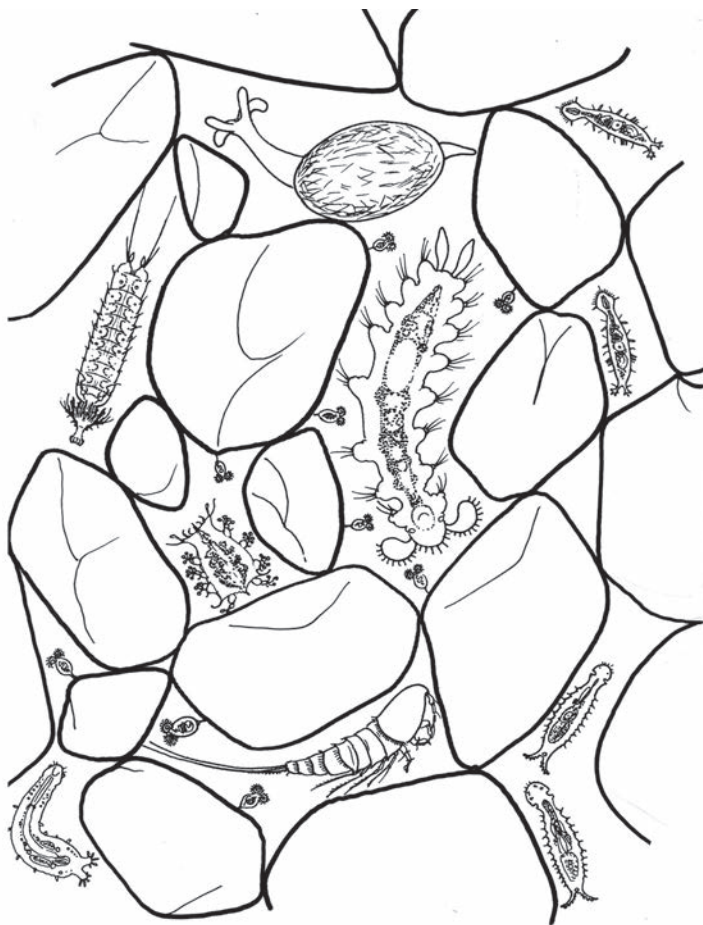


Рис. 1. Мейобентосные животные в интерстициальных пространствах между песчинками.

следователей морского бентоса при количественных учётах донной фауны. Это было связано с принятыми методиками обработки материала во время судовых работ, при которых поднятый на палубу грунт промывался через сито с ячейёй 1,0, 0,5 или 0,1 мм. Представители многих таксономических групп — нематоды, остракоды, гарпактициды, киноринхи, гастротрихи, тихоходки — в этих исследованиях либо не учитывались вообще, либо их количество сильно занижа-

лось. Молли Мэр предложила выделять три размерных группы в составе донного сообщества: микро-, мейо- и макробентос. Выделение базировалось на формальном критерии — к мейобентосу было предложено относить всех многоклеточных (а также фораминифер), проходящих через сито с ячейёй 1 мм и улавливаемых ситом с ячейёй 100 мкм.

Сейчас под мейобентосом понимают совокупность микроскопических Metazoa, размером от 30 до 1000–2000 мкм, образующих самостоятельный размерный и функциональный блок донной экосистемы (Мокиевский, 2009). Критериями для выделения мейобентоса в качестве самостоятельной экологической группы может служить таксономический состав, средние размеры особей и набор морфологических адаптаций. Среди адаптаций, связанных с миниатюризацией, нужно отметить, прежде всего, отсутствие пелагических личинок — их нет ни у одного из известных таксонов мейобентосных организмов. Кроме того, для организмов мейобентоса характерны короткие жизненные циклы и низкая индивидуальная плодовитость. Малое число развивающихся яиц — это тоже плата за уменьшение размеров тела.

Таким образом, мейобентос представляет собой не только «технически» удобную размерную группу организмов, требующую специальных методов изучения, но и самостоятельный структурный блок донной экосистемы, обладающий собственными пространственно-временными характеристиками. Сообщества мейобентоса занимают, как правило, меньшую площадь, чем сообщества макробентоса, а сезонные изменения в них происходят за счёт смены многих поколений.

В мейобентосных пробах можно встретить не только животных, на протяжении всей жизни относящихся к этому размерному классу, но также и многочисленных личинок макробентосных организмов. Для разделения постоянных и временных компонентов мейобентоса используется несколько терминов. В англоязычной литературе для обозначения личинок макробентоса используются термины “temporal meiofauna” («временная мейофауна») или “juvenile macrobenthos” («ювенильный макробентос»), а термин “permanent meiofauna” обозначает истинно мейобентосных животных. В литературе на русском языке более популярны термины, введенные Л.Л. Численко (1961): «псевдомейобентос» для обозначения микроскопических личинок макробентоса и «эумейобентос» для настоящих мейобентосных животных.

Выделение мейобентоса в качестве самостоятельной экологической единицы имеет, как и всякая хорошая классификация, ещё и утилитарный смысл: исследования мейобентоса требуют специфических технических приемов и методов, специальной таксономической подготовки исследователей и иной, чем для макробентоса, схемы планирования процесса сбора материала, исходя из специфики пространственно-временных масштабов существования мейобентосных сообществ и популяций.

Основные таксоны мейобентоса

В составе мейобентоса могут быть встречены представители более чем половины известных типов животных. Несколько высших таксонов представлены исключительно или почти исключительно мейобентосными обитателями морских или пресных вод. Это тихоходки, киноринхи, лорициферы, гастротрихи и гнатостомулиды. В других таксонах (кишечнополостные, пантоподы, оболочники и др.) мейобентосные формы представлены лишь небольшим числом видов. Основное разнообразие мейобентоса в большинстве биотопов приходится на нематод, гарпактицид, турбеллярий, клещей-галакарид, остракод и кольчатых червей. Число известных морских мейобентосных видов в каждой из этих групп составляет от многих сотен до нескольких тысяч.

В количественном отношении в большинстве морских биотопов доминируют нематоды. Их доля может достигать 90% от общей численности мейобентосных многоклеточных. На втором месте обычно находятся гарпактициды, турбеллярии, иногда — гастротрихи или, в опреснённых или сильно заиленных прибрежных биотопах, олигохеты. Остальные таксоны представлены в сообществах, как правило, незначительным числом особей.

Тип Кишечнополостные — Cnidaria

Тип Cnidaria (Стрекающие) рассматривается как наиболее просто устроенная группа из Eumetazoa, что подтверждается многими сравнительно-анатомическими и филогенетическими построениями (Schuchert, 1993; Collins et al., 2005). Стрекающие отличаются от представителей других типов беспозвоночных внешней радиальной сим-

метрией тела, двуслойным строением, наличием уникальных стрекательных клеток (книдоцитов, нематоцитов) (Bouillon et al., 2004) и единственным отверстием, которое сообщает полость тела с окружающей средой (Brock et al., 1968). Наличие стрекательных клеток – наиболее характерная особенность строения книдарий. Стрекательные клетки необходимы прежде всего для питания книдарий (захвата добычи), а также играют важную защитную роль и иногда несут функцию прикрепления животных к субстрату (например, на стадии прикрепляющейся планулы) (Bouillon et al., 2004).

В настоящее время мейобентосные стрекающие остаются одной из наименее изученных групп мейофауны. Количество мейобентосных стрекающих невелико и по сравнению с мейобентосными представителями других типов животных, и по сравнению с остальными Cnidaria, населяющими другие биотопы. Отдельные мейобентосные представители известны внутри четырёх классов стрекающих из пяти. В основном это гидроидные (Hydrozoa) (описано около 30 видов), а также несколько видов стауромедуз (Staurozoa), кубомедуз (Cubozoa) и один коралловый полип (Anthozoa) (Thiel, 1988; Боженова и др., 1989; Степаньянц, 1989; Giere, 1993, 2009). Несколько лет назад новый вид и род Hydrozoa — *Sympagohydra tuuli* Piraino, Bluhm, Gradinger et Voero, 2008, описан из криопелагического биотопа, с нижней поверхности льда залива Барроу в Чукотском море (Аляска).

Морфология мейобентосных книдарий претерпевает заметное упрощение как следствие миниатюризации. Ограниченное число таксономических признаков сильно осложняет разработку систематики этой группы. Однако таксономия мейобентосных книдарий в большой степени базируется на типологии стрекательных капсул, т.е. книдома, имеющего систематическое значение. Наличие стрекательных капсул, которые легко обнаруживаются методами световой микроскопии, позволяет надёжно отличить книдарий от других червеобразных организмов мейобентоса.

Считается, что большинство видов мейобентосных книдарий живут в крупном промытом песке и мелкой ракушке, более или менее активно передвигаясь в интерстициальном пространстве. Однако для нескольких видов характерны более заиленные биотопы или поверхностные слои осадка, богатые детритом. Никаких специальных методов для сбора мейобентосных книдарий не существует. Лучше всего просматривать собранные и просеянные нефиксированные пробы

грунта под бинокуляром. Грунт помещается тонким слоем в чашки Петри с морской водой. Животные часто вытягиваются и выставляют части тела наружу из слоя грунта в поисках лучшей аэрации и пищи, что позволяет легче их обнаружить (Thiel, 1988). Часто помогает применение раствора $MgCl_2$, который добавляют в пробу грунта, а затем взмучивают и процеживают взвесь через сито.

В фауне района Беломорской биостанции присутствуют три мейобентосных вида кишечнорастных — два вида атекатных полипов (Hydrozoa: Anthomedusae): *Protohydra leuckarti* Greeff, 1870 и *Boreohydra simplex* Westblad, 1937 и один вид атекатных медуз из рода *Halammohydra*.

В окрестностях биостанции *Protohydra leuckarti* обитает в среднем горизонте илисто-песчаной литорали (рис. 2). Это микроскопический полип без щупалец, булавовидной или веретеновидной формы в вытянутом состоянии или почти шаровидный — в сокращённом. Передвигается в толще песка при помощи перистальтических сокращений (рис. 3). Полип способен на время прикрепляться к песчинкам с помощью базального диска. Поверхность полипа бугристая из-за многочисленных выступающих стрекательных капсул, беспорядочно разбросанных в эпидерме (рис. 2).

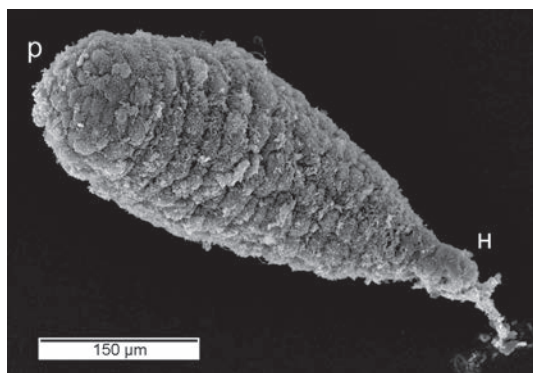


Рис. 2. *Protohydra leuckarti*, общий вид (СЭМ); н — ножка, р — ротовое отверстие.

Из литературы известно, что полипы *P. leuckarti* раздельнополые, но экземпляры с гонадами встречаются крайне редко, размножение в основном бесполое, поперечным делением. Гонады закла-

дываются в эпидерме (одна крупная женская половая клетка или скопление мужских половых клеток), но затем, разрастаясь, вдавливаются в гастральную полость (Westblad, 1935). Женская половая клетка высвобождается из тела полипа через разрыв в стенке тела, после чего полип погибает. *P. leuckarti* — это активный хищник, спектр питания очень широкий (нематоды, личинки насекомых, копеподы, остракоды, гастротрихи и олигохеты), может существенно влиять на численность других животных в биотопе (Schulz, 1950; Heip, Smol, 1976). Служит пищей голожаберным моллюскам (Evertsen et al., 2004).

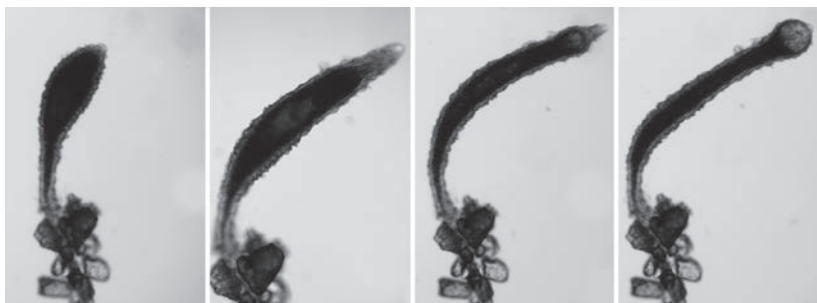


Рис. 3. *Protohydra leuckarti*. Перистальтические сокращения.

Boreohydra simplex в окрестностях Беломорской биостанции отмечена на «холодных илах» ниже термоклина в сублиторали (рис. 4). Это полип с тремя–четырьмя (беломорские экземпляры иногда с пятью) короткими щупальцами, булавовидными или конусовидными, расположенными мутовкой под невысоким, округлым гипостомом (рис. 4, 5). Полип располагается на ножке, образованной вакуолизированными клетками гастродермы и тонкой эпидермой, покрытой слизевым чехлом, часто агглютинированным детритом; ножка может удлиняться и продолжаться в слизевые «ризиды» (рис. 5).

Книдом включает три категории стрекательных капсул — стенотелы, десмонемы и неидентифицированные изоризы. Стрекательные капсулы образуют хорошо выраженные скопления — батареи стрекательных клеток по всей поверхности эпидермы, что делает её бугристой на вид (рис. 5А). Каждая батарея, как правило, состоит из одной стенотелы и 5–10 десмонем; изоризы редки и разбросаны по эпидерме вне связи с батареями (Боженова и др., 1989).

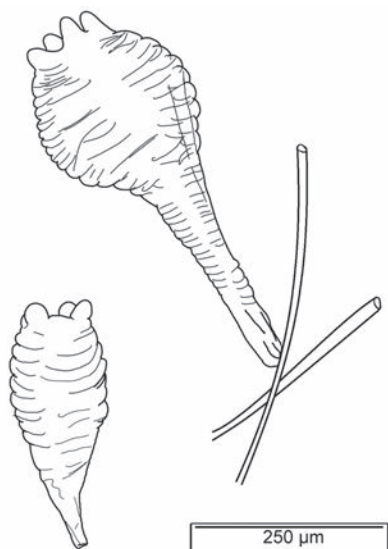


Рис. 4. *Boreohydra simplex*, общий вид.

Из литературы известны многочисленные наблюдения бесполого размножения *Boreohydra* поперечным делением, нами на Белом море были обнаружены экземпляры, делящиеся продольно. Данные о половом размножении разнятся: Вестблад наблюдал развитие «глобулярных выпячиваний» в нижней части полипа, которые он описал как медузоидные гонофоры, но не обнаружил в их составе половых клеток (Westblad, 1947). Позже Петерсен интерпретировал эти выпячивания как формирующиеся почки, то есть начинающееся бесполое размножение (Petersen, 1990). Женские половые клетки были обнаружены Найхольмом позже, в двух особях из 150 исследованных, но не в составе го-

нофоров, а в эпидерме стенки тела в области перехода тела гидранта в ножку, где формировались структуры наподобие гонад пресноводной гидры. Половые клетки были окружены эктодермой, богатой стрекательными капсулами (Nyholm, 1951). Для беломорских экземпляров О.В. Боженова указывает на наличие «генеративных почек», но не даёт описания их внутреннего строения (Боженова и др., 1989).

Все известные находки *B. simplex* относятся к илистому грунту. Хульт указывает на способность полипа достаточно быстро передвигаться по поверхности ила и закапываться при помощи щупалец (Hult, 1941). Питается *B. simplex* в основном нематодами (Westblad, 1947) (рис. 5Б).

Отряд Actinulida, включающий микрокопических интерстициальных медуз, представлен в окрестностях ББС МГУ обитающей в промытом песке сублиторали на небольшой глубине *Halammohydra* sp. (рис. 6). Обнаружение *Halammohydra* в Белом море ещё не опубликовано, но, по нашим собственным данным (С.В. Пятаева), вероятнее всего это вид *H. schulzei* Remane, 1927. Эпидерма тела медузы

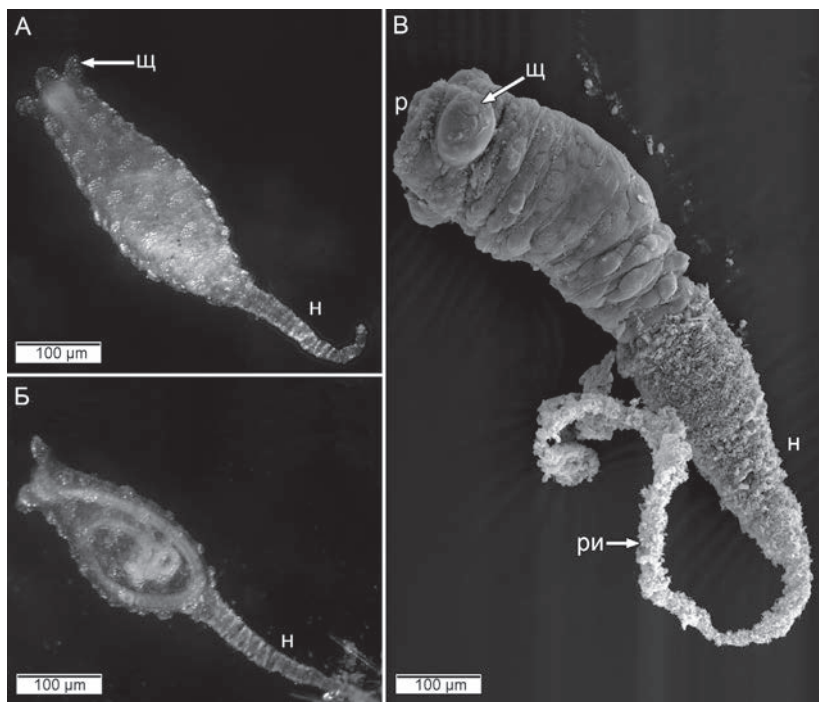


Рис. 5. *Boreohydra simplex*. А — общий вид; Б — полип, заглотивший нематоду; В — общий вид (СЭМ); н — ножка, р — ротовое отверстие, ри — «ризоиды», щ — щупальца.

полностью покрыта жгутиками (что характерно лишь для личинок, но не для взрослых стадий остальных гидроидных). Тело *Halammohydra* sp. состоит из двух основных частей: крупного манубриума с дистально расположенным ртом, ведущим в гастральную полость, и небольшого аборального конуса (гомологичного, видимо, зонтику других медуз). Обе части связаны узкой зоной, несущей длинные щупальца, располагающиеся в две мутовки друг под другом. Аборальный конус несёт посередине углубление, наполненное железистыми клетками и функционирующее как адгезивный орган. Под щупальцами располагается кольцо статоцистов с твёрдым литостилем внутри, иннервирующихся от нервного кольца в аборальном конусе (рис. 6).

Из литературы известно, что медузы *Halammohydra* sp. разнополые, гонады залегают между эпидермой и гастродермой манубри-

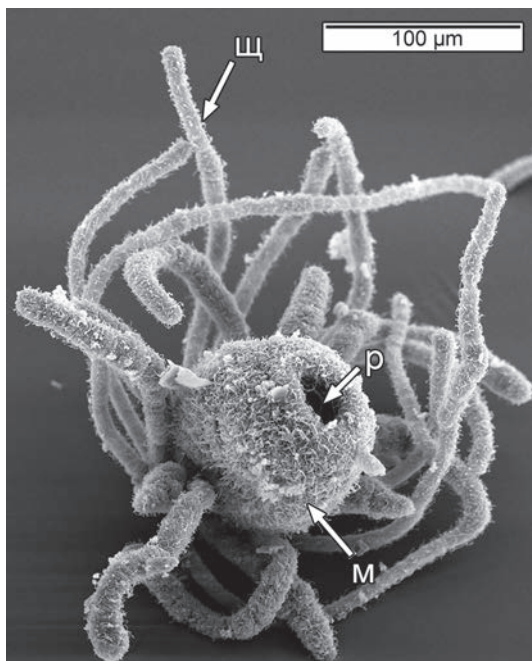


Рис. 6. *Halammohydra* sp. А — общий вид с оральной стороны (СЭМ); м — манубриум, р — ротовое отверстие, с — статоцист, щ — щупальца.

ума. Перед оплодотворением женские половые клетки выходят из манубриума через рот, оплодотворённые яйца развиваются через стадию, похожую на актинолу, во взрослое животное, но с меньшим числом щупалец (4) и статоцистов (4) — стадию халгидрулы (Swedmark, Teissier, 1950, 1957). Движение медузы в интерстициали происходит с помощью жгутиков на поверхности тела и движения щупалец, аборальным полюсом вперёд (как и у всех других медуз), но тело халаммогидры при этом располагается горизонтально. Отмечено питание нематодами и небольшими ракообразными.

Впервые *Halammohydra* обнаружена Ремане в 1924 г. в Кильской бухте (Remane, 1927). В то время обнаружение интерстициальной медузы стало небольшой зоологической сенсацией, и изображение *Halammohydra* до сих пор присутствует на эмблеме Международной Ассоциации Мейобентологов. Обзоры мейобентосных кишечнополостных опубликованы С.Д. Степаньянц с соавторами (Степа-

ньянц, 1989; Боженова и др., 1989), Ялмаром Тилем (Thiel, 1988) и Олафом Гире (Giere, 1993, 2009). Более ранние обзорные публикации — С. Clausen (1971) и В. Swedmark (1964).

Тип Плоские черви — Platyhelminthes

Turbellaria

Турбеллярии — ресничные черви, тело которых покрыто однослойным эпидермисом, состоящим из полицилиарных клеток. Около 2/3 от общего числа видов внутри таксона Turbellaria — это микроскопические черви, редко превышающие несколько миллиметров в длину — микротурбеллярии. Турбеллярии, как правило, уплощены в спинно-брюшном направлении, но микротурбеллярии часто имеют округлую или цилиндрическую форму, или же выпуклую спинную поверхность и плоскую брюшную. Эпидермис турбеллярий содержит большое количество желёз, тела железистых клеток располагаются или в пределах эпидермиса, или погружены в располагающиеся ниже слои мускулатуры и паренхимы, а наружу выходят только протоки желёз. Микротурбеллярии, в основном, «скользят» по субстрату или между частицами грунта за счёт биения ресничек на поверхности тела. Мышечные сокращения используют для локомоции более крупные формы. Субэпидермальные кольцевые и располагающиеся под ними продольные мышцы обеспечивают чрезвычайную пластичность тела микротурбеллярий. Между кольцевыми и продольными мышцами часто располагаются дополнительные слои диагональных мышц, ориентированных под углом к продольной оси тела. Дорзо-вентральные мышцы, пронизывающие паренхиму, типичны для крупных форм, у микротурбеллярий они часто отсутствуют. Микротурбеллярии, как правило, двигаются только вперёд (чем отличаются, например, от инфузорий, с которыми их легко спутать в пробе, и которые делают много беспорядочных движений вперёд-назад).

Организация нервной системы варьирует у представителей разных групп, но обычно это субэпидермальный мозг в виде кольца, находящийся в передней части тела, и отходящие от него назад один или несколько продольных стволов, связанных между собой перетяжками. Из наиболее заметных органов чувств в некоторых таксонах встречаются глаза, организованные по типу пигментного бока-

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
Раздел 1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О МЕЙОБЕНТОСНЫХ ОРГАНИЗМАХ И СРЕДЕ ИХ ОБИТАНИЯ	7
МЕЙОБЕНТОС. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА	7
ОСНОВНЫЕ ТАКСОНЫ МЕЙОБЕНТОСА	10
Тип Кишечнополостные — Cnidaria	10
Тип Плоские черви — Platyhelminthes	17
Turbellaria	17
Тип Моллюски — Mollusca	21
Тип Кольчатые черви — Annelida	24
Тип Тихоходки — Tardigrada	37
Тип Членистоногие — Arthropoda	40
Клещи — Acari	40
Ракообразные — Crustacea	47
Тип Брюхохоресничные — Gastrotricha	58
Тип Нематоды — Nematoda	60
Тип Гнатостомулиды — Gnathostomulida	66
Тип Головохоботные — Cephalorhyncha	67
Класс Приапулиды — Priapulida	60
Класс Киноринхи — Kinorhyncha	70
Класс Лорициферы — Loricifera	73
УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ МЕЙОБЕНТОСНЫХ ОРГАНИЗМОВ ..	73
Раздел 2. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО СБОРУ, ОБРАБОТКЕ И АНАЛИЗУ ПРОБ МЕЙОБЕНТОСА	88
МЕТОДЫ ОТБОРА ПРОБ	88
Литораль	88
Илистые и илисто-песчаные грунты	88
Крупный и среднезернистый песок	90
Нитчатые водоросли на поверхности донных осадков	92
Макрофиты на литорали	92
Сублитораль	93
Отбор проб с применением легководолазной техники	93
Отбор проб с судна	95
Морской лёд	106
ФИКСАЦИЯ ПРОБ	107

МЕТОДЫ ЭКСТРАКЦИИ ОРГАНИЗМОВ	108
Обработка фиксированных проб	108
Окрашивание	108
Флотация	109
Центрифугирование	110
Просеивание	113
Экстракция живых организмов из грунта	115
Метод флотации	115
Специальные методы экстракции	116
ПОДСЧЕТ ОРГАНИЗМОВ В КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРОБАХ	122
ИЗГОТОВЛЕНИЕ МИКРОПРЕПАРАТОВ И ПОДГОТОВКА ЖИВОТНЫХ К МИКРОСКОПИРОВАНИЮ	124
Работа с живым материалом	124
Изготовление постоянных препаратов	126
Особенности работы с животными с мягкими покровами на примере турбеллярий	130
ЭКСПРЕСС-АНАЛИЗ ФАКТОРОВ СРЕДЫ	131
Глубина	131
Высота над уровнем моря, продолжительность осушения и горизонт литорали	131
Гранулометрический состав грунта	134
Влажность грунта	137
Солёность	138
Температура	140
Окислительно-восстановительный потенциал	141
ОФОРМЛЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ	143
Этикетки, журнал, полевой дневник	143
Экспедиционный журнал	143
Полевой дневник	144
Этикетка	145
Экспедиционный (рейсовый) отчёт	146
Раздел 3. РАЗНООБРАЗИЕ БИОТОПОВ, МЕСТА ПРОВЕДЕНИЯ ЭКСКУРСИЙ И СБОРА МАТЕРИАЛА В ОКРЕСТНОСТЯХ ББС МГУ	147
1. Илисто-песчаная литораль Кислой губы	148
2. Илисто-песчаная литораль у Еремеевского порога	152
3. Песчаный пляж в губе Грязной у деревни Чёрная Река	154
4. Песчаная литораль на острове Малый Еремеев	155
5. Песчаная литораль на острове Оленевском	157
6. Песок на глубине 6–10 м под мысом Крест	158
7. Ракуша в Великой Салме	160

8. «Глубоководные илы» в центральной котловине Великой Салмы (50–100 м) и у островов Крестовых (40 м)	161
9. Сероводородные биотопы	164
10. Озеро Кисло-сладкое — отделяющийся от моря водоём	165
Макрофиты	165
ЛИТЕРАТУРА	167
Руководства и пособия	167
Общие руководства	167
О Белом море	168
Методы статистического анализа	168
Пакеты программ для статистического анализа экологически данных	169
Справочники по приборам и оборудованию	169
Руководства по микротехнике	170
Руководства по таксономическим группам, определители и важнейшие обзорные публикации	170
Веб-ресурсы	173
Литература, цитированная в тексте	174
ПРИЛОЖЕНИЯ	187
Список видов олигохет, известных из мейобентоса Белого моря	187
Классификация донных отложений по гранулометрическому составу по Безрукову и Лисицыну (1960) и Барковской (1961)	188
Классификация донных отложений по размеру преобладающей фракции, принятая в англоязычной литературе	189
Протокол разборки мейобентосной пробы	190
Протокол для описания коллекции микропрепаратов	191
Пример протокола для описания коллекции микропрепаратов ...	192
Примерная программа проведения практики по биологии мейобентоса	193
Краткий вариант (5 дней)	193
Расширенный вариант (10 дней)	194
Оборудование для мейобентосной практики	195
Оборудование для литоральных экскурсий	195
Оборудование для лабораторной работы	195
Реактивы	196
Минимальный набор оборудования для анализа факторов среды	196