

Л. А. Кулешова, Е. П. Пономаренко

О РОЛИ ВИДОВ БЕНТОСНЫХ ФОРАМИНИФЕР
ALABAMINELLA WEDDELLENSIS И *EPISTOMINELLA EXIGUA*
В ПАЛЕООКЕАНОЛОГИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЯХ

94

Статья посвящена изучению экологии видов бентосных фораминифер *Alabaminella weddellensis* и *Epistominella exigua*. На основе опубликованных микропалеонтологических и статистических данных по трем колонкам донных осадков из юго-западной части Южной Атлантики и одной колонке, отобранной в северо-западной части Тихого океана, выявлены особенности распределения этих видов в отложениях последних 300 тыс. лет. Указанные районы относятся к олиготрофным зонам открытого океана, удаленным от областей апвеллинга и находящимся вне областей сезонного ледового покрова. Показано, что в отличие от *E. exigua* максимальное развитие вида *A. weddellensis* соответствует интервалам, характеризующимся повышенным видовым разнообразием и, вероятно, более продуктивными условиями.

The article examines the ecology of benthic foraminifera species of *Alabaminella weddellensis* and *Epistominella exigua* based on published works. Micropaleontological and statistical data of three long sediment cores taken from the southwestern part of the South Atlantic and one core obtained in the northwestern Pacific were used to study the characteristic of the species distribution in the sediments during last 300 thousand years. These areas belong to the oligotrophic ecosystems of the open ocean, remote from the upwelling regions and located outside the seasonal ice cover zones. It is shown that unlike *E. exigua*, the maximal content of the species *A. weddellensis* corresponds to the intervals characterized by increased species diversity and, probably, more productive conditions.

Ключевые слова: четвертичная палеоокеанология, палеоэкологические условия, глубоководные осадки, бентосные фораминиферы.

Keywords: Quaternary paleoceanology, paleoecological conditions, deep-sea sediments, benthic foraminifera.

Введение

Бентосные фораминиферы (БФ) являются раковинными одноклеточными организмами из группы протистов, обитающими преимущественно в поверхностном слое морских осадков на различных батиметрических уровнях [16; 17]. Благодаря способности БФ быстро реагировать на изменения характеристик среды обитания, их высокому видовому разнообразию, а также устойчивости многих раковин к растворению они широко используются в биостратиграфических и палеоокеанологических исследованиях [25; 26; 41]. В свою очередь, для надежной интерпретации комплексов БФ необходимо иметь подробные сведения о таксономической принадлежности и об экологических предпочтениях тех или иных видов, встреченных в донных осадках.



К главным факторам, контролирующим распределение глубоководных комплексов БФ, относятся интенсивность поступления органического вещества (ОВ) на дно и содержание кислорода в придонных и поровых водах [16; 34]. Причем многие авторы считают, что состав сообществ БФ определяется прежде всего количеством и качеством поступающей на дно органики [4; 8], ее сезонной и межгодовой изменчивостью [22; 37]. Концентрация кислорода, по мнению ряда исследователей, часто зависит от интенсивности поступления ОВ и не является лимитирующим фактором для многих видов [30; 39]. Химический состав вод (насыщенность вод карбонат-ионом), интенсивность придонных течений, топография дна, тип осадка, характер ледового покрова, биологические взаимодействия (конкуренция и хищничество) также могут оказывать существенное влияние на распределение и сохранность раковин БФ [13; 16; 17; 41].

Во многих открытых зонах Мирового океана, характеризующихся повышенным содержанием кислорода и в целом олиготрофными условиями, наблюдаются сезонные и иногда эпизодические вспышки цветения фитопланктона [6; 15; 35; 36; 38], приводящие к пульсационному поступлению свежего лабильного ОВ (фитодетрита) на дно. В результате в этих районах развиваются популяции БФ, виды которых могут практически мгновенно заселять фитодетритовые осадки, быстро вырастая и размножаясь [10]. К таким видам относятся главным образом *Alabaminella weddellensis* и *Epistominella exigua* [21; 39].

Несмотря на обширное географическое распространение представителей видов *A. weddellensis* и *E. exigua* [7; 9; 26; 29; 32; 33], в литературных источниках почти нет информации о различиях в их экологических предпочтениях [39]. Недостаточная изученность данных видов, по мнению Ф. Жориссена и соавторов [17], связана с тем, что эти виды часто исключались из исследований из-за своего небольшого размера (63–150 мкм), в том числе ввиду неустойчивости их мелких раковин к растворению. В настоящее время в качестве палеоокеанологического индикатора сезонных изменений первичной продукции («seasonality index») активно используется суммарный показатель доли видов *A. weddellensis* – *E. exigua* [34; 37]. Между тем анализ современных комплексов БФ в Северной Атлантике показал, что по отдельности вариации процентных содержаний видов *E. exigua* или *A. weddellensis* не коррелируют с сезонными колебаниями биопродуктивности [37]. Более того, в колонках донных осадков процентное содержание *A. weddellensis* нередко меняется в противофазе с содержанием *E. exigua* [34; 37; 39; 40].

Цель настоящей работы – уточнить экологические предпочтения видов *A. weddellensis* и *E. exigua*, проанализировав опубликованные данные из различных районов Мирового океана.

Материал и методы исследования

В качестве материала для исследования были использованы опубликованные ранее данные по четырем колонкам донных осадков АИ-3321 [1], NGC102 [28], BS-A и BS-D [12], а также результаты обработки поверхностных проб с различных районов Мирового океана [11; 37].

Колонки были выбраны таким образом, чтобы оба рассматриваемых вида входили в состав доминирующего комплекса, а район отбора располагался вдали от апвеллингов и вне зоны влияния сезонных морских льдов. Исключение эвтрофных районов объясняется тем, что при устойчивом и избыточном поступлении ОВ на дно доля фитодетритовых видов *A. weddellensis* и *E. exigua* сокращается в результате межвидовой конкуренции, и в составе комплексов БФ начинают преобладать виды-индикаторы высокой продуктивности [16; 19; 20]. Последние способны адаптироваться к условиям дефицита кислорода в поровых водах, обусловленным главным образом дыханием донных организмов [17].

Колонка АИ-3321 (30°56.85' ю.ш., 38°02.45' з.д., глубина 2969 м, длина 293 см), отобранная на западном склоне возвышенности Риу-Гранди в юго-западной части Атлантического океана (рис. 1), вскрыла осадки последних 312 тыс. лет (изотопно-кислородные стадии (ИКС) 8-1 и конец ИКС 9) [1]. Подсчет и определение раковин БФ в колонке АИ-3321 проводились во фракции >100 мкм с интервалом опробования 3–4 см [1].

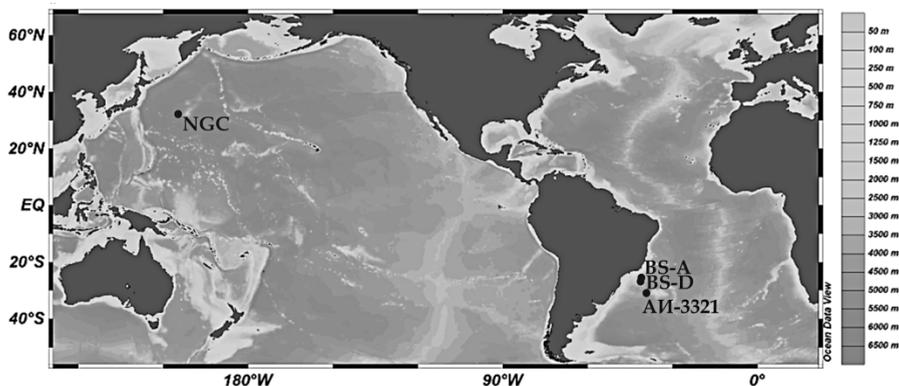


Рис. 1. Местоположение рассмотренных колонок донных осадков в юго-западной части Атлантического океана и северо-западной части Тихого океана (по [42]).

Карта построена с помощью программы Ocean Data View [31]

Южнее станции АИ-3321, на континентальном склоне бассейна Сантос были получены две другие колонки (рис. 1): BS-A (25°32.5' ю.ш., 43°24.1' з.д., глубина 2141 м, длина 2065 см) и BS-D (25°57.9' ю.ш., 43°24.1' з.д., глубина 2171 м, длина 2171 см) [12]. БФ изучались в гранулометрической фракции >63, всего было проанализировано 80 и 37 проб донных осадков в колонках BS-A и BS-D соответственно [12]. Возраст отложений колонки BS-A соответствует последним 490 тыс. лет, колонки BS-D – примерно 570 тыс. лет.

Колонка NGC102 (32°19.84' с.ш., 157°51.00' в.д., глубина 2612 м, длина 326 см) поднята с возвышенности Шатского в северо-западной части Тихого океана (рис. 1) [28]. Пробы для фораминиферового анализа из колонки NGC102 отбирались с шагом 2 см, просеивались через сито 75 мкм и рассматривались в [28] в интервалах через 4 см. Согласно опубликованной возрастной модели, нижний горизонт колонки NGC102 составил 298 тыс. лет.



Таким образом, вскрытые изученными колонками временные интервалы позволят проанализировать и сравнить между собой вариации содержания индикаторных видов БФ в пределах трех последних ледниково-межледниковых циклов.

С помощью статистической программы PAST [14] для колонок АИ-3321 и NGC102 были рассчитаны значения индекса биоразнообразия Шеннона, который учитывает изменчивость видового обилия (количества таксонов) и общего числа особей в образце и, следовательно, отражает сложность структуры сообщества. Индексные показатели могут варьировать от 0 в сообществах с одним доминирующим видом до 5 в отложениях, характеризующихся богатством таксонов с относительно равномерным вкладом каждого вида в комплекс [3].

Формула для вычисления индекса видового разнообразия Шеннона имеет вид

$$H = - \sum_i \frac{n_i}{n} \ln \frac{n_i}{n}$$

где n_i — доля особей i -го вида (таксона), n — общее количество особей.

Для колонок BS-A и BS-D значения индекса Шеннона были рассчитаны ранее [12] и любезно предоставлены авторам для использования.

Результаты

Количественные анализы 75 проб донных осадков колонки АИ-3321 позволили выделить более 100 видов бентосных фораминифер, среди которых наиболее многочисленными являются виды *E. exigua* и *A. weddellensis* [1]. Обилие раковин вида *E. exigua* наблюдается в интервалах оледенений (ИКС 8, ИКС 6, ИКС 4), а также во второй половине ИКС 7 (рис. 2). Абсолютное доминирование *E. exigua* (> 46%) зарегистрировано в пределах ИКС 4. С наступлением ИКС 5 и ИКС 3 количество этого вида снижается, однако до середины обоих интервалов сохраняется его повышенное содержание в сообществе.

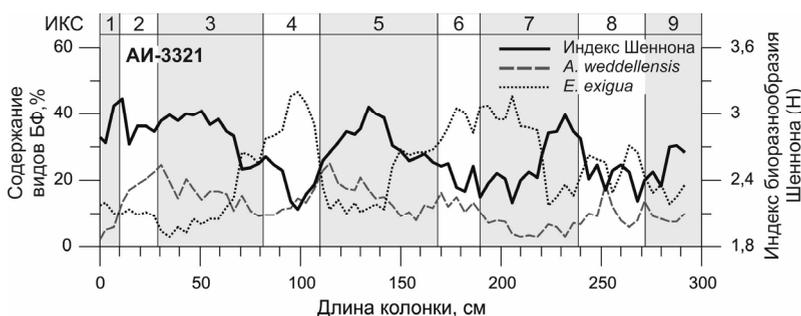


Рис. 2. Изменение значений индекса биоразнообразия Шеннона и процентного содержания доминирующих видов бентосных фораминифер *A. weddellensis*, *E. exigua* в колонке АИ-3321 (по [1])

Раковины вида *A. weddellensis*, напротив, преобладают в интервалах потеплений — во второй половине ИКС 5 (25%) и ИКС 3 (24%). Минимальное процентное содержание данного вида приурочено к ИКС 7 и современным отложениям (рис. 2).

Значения индекса биоразнообразия Шеннона в колонке АИ-3321 находятся в диапазоне 2,13–3,13 (рис. 2). Высокие показатели индекса соответствуют интервалам потепления и совпадают с пониженными процентными содержаниями вида *E. exigua*. Наиболее разнообразны комплексы БФ в образцах, принадлежащих ИКС 5, 3 и Терминации I (на границе ИКС 2/1) и характеризующихся доминированием вида *A. weddellensis*.

В колонках донных осадков BS-A и BS-D комплексы БФ изучались в 80 и 37 пробах соответственно [12]. Доминирующими видами в обоих колонках являются *A. weddellensis* и *E. exigua*, а также вид *Cassidulina californica*. Максимальное содержание вида *E. exigua* в пределах рассматриваемых разрезов (50 и 41 %) отмечается в ИКС 8 (рис. 3). Кроме того, большое количество этого вида встречено в отложениях предпоследнего оледенения ИКС 6 в колонке BS-A (до 38 %). Указанные интервалы ИКС 8 и 6 отличаются малым видовым разнообразием, судя по минимальным значениям индекса Шеннона (до 1,77 и 1,33). Увеличение расчетных величин индекса биоразнообразия (до 3,46 и 2,88), напротив, сопровождается снижением доли *E. exigua* в сообществе и небольшим повышением численности *A. weddellensis* (до 20 %), в частности в конце ИКС 9, отдельных горизонтах ИКС 7, конце ИКС 6 – начале ИКС 5 и Терминации I – ИКС 1.

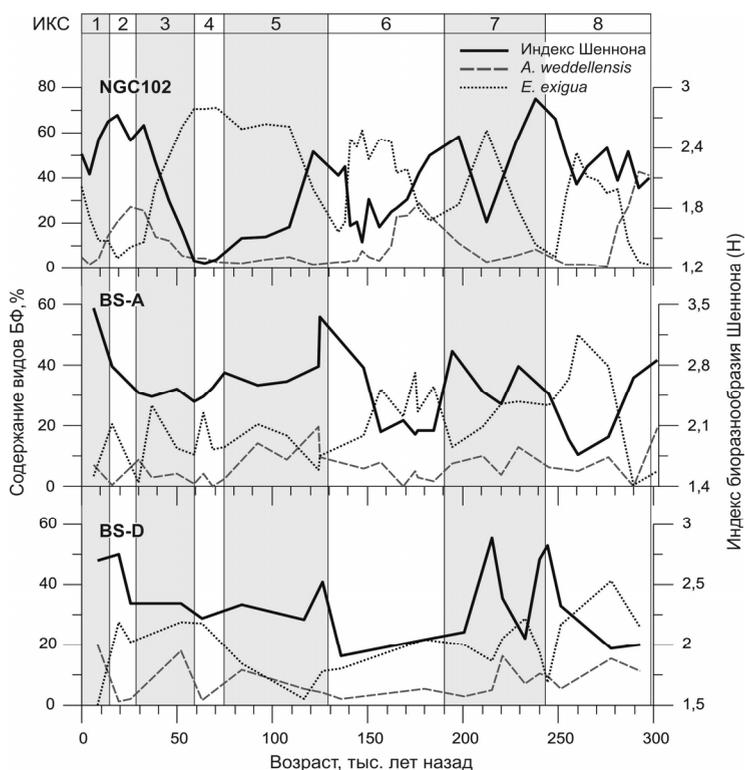


Рис. 3. Изменение значений индекса биоразнообразия Шеннона и процентного содержания доминирующих видов бентосных фораминифер *A. weddellensis*, *E. exigua* в колонках NGC102 (по [28]), BS-A и BS-D (по [12])



Сравнительный количественный анализ комплексов БФ, проведенный в 44 образцах колонки NGC102, показал, что в сообществе преобладают виды *E. exigua*, *A. weddellensis* и *Uvigerina peregrina* [28]. Серия пиков процентного содержания *E. exigua* зафиксирована во второй половине ИКС 8 (51 %), середине ИКС 7 (61 %) и ИКС 6 (61 %), а также в ИКС 5-4 (71 %) (рис. 3). Показатели индекса биоразнообразия Шеннона меняются в противофазе с процентным содержанием вида *E. exigua* и, напротив, достигают максимальных значений (до 2,88) на границах ИКС 8/7 (Терминация III), ИКС 7/6, ИКС 6/5 (Терминация II), в конце ИКС 3 – Терминации I.

Сопоставление графика относительного содержания вида *A. weddellensis* с кривой биоразнообразия в колонке NGC102 не выявило прямой корреляции между ними (рис. 3). Однако в отдельных интервалах, характеризующихся сравнительно высоким видовым разнообразием, наблюдается увеличение доли *A. weddellensis* в сообществе БФ: в конце ИКС 7 – первой половине ИКС 6 (до 29 %), ИКС 3-1 (27 %).

Обсуждение

В рассмотренных колонках донных осадков АИ-3321, BS-A, BS-D и NGC102 виды *A. weddellensis* и *E. exigua* относятся к числу доминирующих. Большое количество раковин вида *E. exigua* встречено в образцах, характеризующихся низкими значениями индекса Шеннона, тогда как увеличение доли *A. weddellensis* фиксируется в интервалах с повышенными индексными величинами. Наблюдаемая асинхронность распределения видов свидетельствует об имеющихся различиях в их экологии. Основываясь на корреляции опубликованных микропалеонтологических данных с результатами статистической обработки по четырем колонкам, закономерно предположить, что экологическое расхождение видов может выражаться в приуроченности *A. weddellensis* к наиболее продуктивным областям по сравнению с *E. exigua*.

Аналогичное объяснение закономерностям распределения видов *A. weddellensis* и *E. exigua* было сформулировано в работе М. Фаридуддина и П. Лубэра [11], посвященной изучению современных отложений из различных районов Атлантического океана, в том числе района поднятия Риу-Гранди. Х. Ясуда в своем исследовании [40] также предположил, что вид *A. weddellensis* оказывается более чувствительным к смене условий продуктивности, в то время как расселение вида *E. exigua* зависит не только от объемов поступления фитодетрита из фотического слоя, но и в большой степени от насыщенности придонных вод кислородом. Анализируя распределение комплексов БФ в верхних частях колонок из открытой области Северной Атлантики, Х. Сун с соавторами [37] установили, что во фракции >63 мкм преобладают виды *A. weddellensis* и *E. exigua*, причем доля *A. weddellensis* также возрастает в регионах с повышенными величинами среднегодовой первичной продукции. Максимальное количество *E. exigua* встречается в зонах с ярко выраженной сезонной продуктивностью поверхностных вод [37].



Тем не менее в колонке NGC102 пики значений индекса Шеннона не всегда совпадают с интервалами увеличения содержания *A. weddellensis* в сообществе БФ [28]. Неодинаковый ход рассматриваемых кривых в интервалах с повышенным биоразнообразием, судя по всему, связан с интенсивным поступлением ОВ на дно и преобладанием в сообществе других видов — представителей инфауны, обитающих в условиях высокой продуктивности и способных выдерживать пониженные концентрации кислорода. В пользу этого предположения свидетельствует увеличение содержания общего органического углерода (C_{org}), а также доминирование вида-индикатора относительно высокой продуктивности *U. peregrina* [28].

Некоторыми авторами отмечается, что различие *E. exigua* и *A. weddellensis* может выражаться в потреблении ими разных типов фитодетритовой продукции [18; 27; 35; 39]. Возможно, вид *A. weddellensis* предпочитает питаться свежими диатомовыми водорослями [18]. Данное предположение согласуется с результатами по колонке NGC102 [28], согласно которым увеличение доли *A. weddellensis* в сообществе БФ фиксируется в интервалах повышенных скоростей аккумуляции и содержания биогенного опала, концентрация которого определяется обилием кремнесодержащих микрофоссилий — диатомовых водорослей и радиолярий.

Значительное уменьшение содержания вида *E. exigua* наблюдается ниже глубин фораминиферового лизоклина, а также в осадках континентальной окраины Антарктиды, несмотря на пульсационный характер поступления свежего ОВ в области влияния краевой зоны морского льда [24]. Данный факт указывает на то, что в субполярных регионах вид *E. exigua* оказывается менее конкурентоспособным, чем в более северных районах, омываемых водами североатлантического происхождения [5; 23]. В субполярной арктической области изучение комплексов БФ в колонке, отобранной с хребта Ширшова в западной части Берингова моря, показало, что вид *A. weddellensis* хорошо адаптируется к условиям среды в интервалах оледенений, судя по относительно высокому процентному содержанию его в сообществе БФ, в то время как доля вида *Pseudoparrella suttuensis*, внешне схожего с *E. exigua*, в осадках данной колонки минимальна [2]. Возможно, такое распределение видов *E. exigua* и *A. weddellensis* связано не только с хорошей способностью последнего вытеснять другие виды, но и с большей устойчивостью раковин *A. weddellensis* к растворению в агрессивной среде.

Заключение

Сравнение графиков процентного содержания доминирующих видов бентосных фораминифер с кривыми биоразнообразия Шеннона в колонках донных осадков АИ-3321, BS-A, BS-D и NGC102, а также сопоставление полученных результатов с опубликованными данными по другим районам Мирового океана позволяют уточнить экологические предпочтения видов *A. weddellensis* и *E. exigua*.



Высокая численность представителей данных видов характерна для олиготрофных районов с кратковременными сезонными всплесками продуктивности поверхностных вод при отсутствии дефицита кислорода в придонных / поровых водах и насыщенности вод карбонатом (то есть при низкой агрессивности среды). Асинхронность распределения *A. weddellensis* и *E. exigua*, наблюдаемая по осадочным разрезам четырех колонок и современным отложениям, указывает на имеющиеся различия в экологии видов.

Корреляция микропалеонтологических и статистических данных по колонкам из юго-западной части Южной Атлантики и северо-западной части Тихого океана показала, что в течение последних 300 тыс. лет максимальное развитие вида *E. exigua* наблюдалось в интервалах с малым видовым разнообразием, тогда как обилие вида *A. weddellensis* фиксировалось в осадках, характеризующихся повышенными значениями биоразнообразия. Такое распределение видов, вероятно, свидетельствует о приуроченности *A. weddellensis* к наиболее продуктивным областям по сравнению с *E. exigua*. Экологическое расхождение видов *E. exigua* и *A. weddellensis*, скорее всего, обусловлено потреблением ими разных типов фитодетритовой продукции.

Значительное снижение доли *E. exigua* в субполярных регионах связано со слабой конкурентоспособностью данного вида, несмотря на благоприятные (подходящие) для него условия сезонной биопродуктивности.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Е.А. Овсепян за ценные советы и конструктивные критические замечания, высказанные по прочтении рукописи статьи.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИО РАН (тема № 0149-2018-0012).

Список литературы

1. Кулешова Л.А., Овсепян Е.А., Иванова Е.В. Палеоокеанологические условия в юго-западной части Атлантического океана (район поднятия Риу-Гранди) в средне-позднечетвертичное время // Геология морей и океанов : матер. XXII Международ. науч. конф. (школы) по морской геологии. М., 2017. Т. 1. С. 122–125.
2. Овсепян Е.А., Иванова Е.В., Макс Л. и др. Палеоокеанологические условия в западной части Берингова моря в позднечетвертичное время // Океанология. 2013. Т. 53, № 2. С. 237–248.
3. Орлова Ю.С. Использование индексов биологического разнообразия для анализа альгофлоры бассейна р. Алатырь // Вестник Мордовского университета. 2013. № 3–4. С. 53–57.
4. Altenbach A. V., Pflaumann U., Schiebel R. et al. Scaling percentages and distributional patterns of benthic foraminifera with flux rates of organic carbon // Journal of Foraminiferal Research. 1999. Vol. 29. P. 173–185.
5. Anderson J. B. Ecology and distribution of foraminifera in the Weddell Sea of Antarctica // Micropaleontology. 1975. Vol. 21, № 1. P. 69–96.
6. Billett D. S. M., Lampitt R. S., Rice A. L. et al. Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos // Nature. 1983. Vol. 302. P. 520–522.
7. Burke S. C. Recent benthic foraminifera of the Ontong Java Plateau // The Journal of Foraminiferal Research. 1981. Vol. 11, № 1. P. 1–19.



8. *Caralp M.H.* Abundance of *Bulimina exilis* and *Melonis barleeaanum*: Relationship to the quality of marine organic matter // *Geo-Marine Letters*. 1989. Vol. 9. P. 37–43.

9. *Corliss B.H.* Recent deep-sea benthonic foraminiferal distribution in the south-east Indian Ocean: Inferred bottom water routes and ecological implications // *Marine Geology*. 1979. Vol. 31. P. 115–138.

10. *De S., Gupta A.K.* Deep-sea faunal provinces and their inferred environments in the Indian Ocean based on distribution of Recent benthic foraminifera // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2010. Vol. 291. P. 429–442.

11. *Fariduddin M., Loubere P.* The surface ocean productivity response of deeper water benthic foraminifera in the Atlantic Ocean // *Marine Micropaleontology*. 1997. Vol. 32. P. 289–310.

12. *Ferreira F., Frontalini F., Leao C.J. et al.* Changes in the water column structure and paleoproductivity in the western South Atlantic Ocean since the middle Pleistocene: Evidence from benthic and planktonic foraminifera // *Quaternary International*. 2014. Vol. 352. P. 111–123.

13. *Fontanier C., Jorissen F.J., Licari L. et al.* Live benthic foraminiferal faunas from the Bay of Biscay: faunal density, composition, and microhabitats // *Deep Sea Research. Part I*. 2002. Vol. 49. P. 751–785.

14. *Hammer Ø., Harper D.A., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. № 1. P. 1–9.

15. *Hecker B.* Photographic evidence for the rapid flux of particles to the sea floor and their transport down the continental slope // *Deep Sea Research. Part A*. 1990. Vol. 37. № 12. P. 1773–1782.

16. *Goody A.J.* Benthic foraminifera (Protista) as tools in deep-water palaeoceanography: Environmental influences on faunal characteristics // *Advances in Marine Biology*. 2003. Vol. 46. P. 1–90.

17. *Jorissen F.J., Fontanier C., Thomas E.* Paleooceanographical proxies based on deep-sea benthic foraminiferal assemblage characteristics // *Proxies in Late Cenozoic Paleooceanography*. Vol. 1 : Developments in Marine Geology / eds. C. Hillaire-Marcel, A. de Vernal. N. Y., 2007. P. 263–325.

18. *King S.C., Murray J.W., Kemp A.E. S.* Palaeoenvironments of deposition of Neogene laminated diatom mat deposits from the eastern equatorial Pacific from studies of benthic foraminifera (Sites 844, 849, 851) // *Marine Micropaleontology*. 1998. Vol. 35. № 3–4. P. 161–177.

19. *Licari L.N., Mackensen A.* Benthic foraminifera off West Africa (1°N to 32°S): Do live assemblages from the topmost sediment reliably record environmental variability? // *Marine Micropaleontology*. 2005. Vol. 55, № 3. P. 205–233.

20. *Licari L.N., Schumacher S., Wenzhofer F. et al.* Communities and microhabitats of living benthic foraminifera from the tropical east Atlantic: impact of different productivity regimes // *The Journal of Foraminiferal Research*. 2003. Vol. 33, № 1. P. 10–31.

21. *Loubere P.* The impact of seasonality on the benthos as reflected in the assemblages of deep sea foraminifera // *Deep-Sea Research. Part I*. 1998. Vol. 45. P. 409–432.

22. *Loubere P., Fariduddin M.* Quantitative estimation of global patterns of surface ocean biological productivity and its seasonal variation on timescales of centuries to millennia // *Global Biogeochemical Cycles*. 1999. Vol. 13. P. 115–133.

23. *Mackensen A., Grobe H., Kuhn G., Fütterer D.K.* Benthic foraminiferal assemblages from the eastern Weddell Sea between 68 and 73°S: Distribution, ecology and fossilization potential // *Marine micropaleontology*. 1990. Vol. 16. P. 241–283.

24. *Mackensen A., Schmiedl G., Harloff J., Giese M.* Deep-sea foraminifera in the South Atlantic Ocean: Ecology and assemblage generation // *Micropaleontology*. 1995. Vol. 41. P. 342–358.



25. Milker Y., Schmeidl G. A taxonomic guide to modern benthic shelf foraminifera of the western Mediterranean Sea // *Palaeontologia Electronica*. 2012. Vol. 15, № 2, 16A.

26. Murray J.W. Ecology and paleoecology of Benthic foraminifera. Harlow, 1991.

27. Nees S., Struck U. Benthic foraminiferal response to major paleoceanographic changes / Abrantes F., Mix A. (eds.). *Reconstructing Ocean History: a Window into the Future*. N.Y., 1999. P. 195–216.

28. Ohkushi K., Thomas E., Kawahata H. Abyssal benthic foraminifera from the northwestern Pacific (Shatsky Rise) during the last 298 kyr // *Marine Micropaleontology*. 2000. Vol. 38. P. 119–147.

29. Peterson L.C. Recent abyssal benthic foraminiferal biofacies of the eastern equatorial Indian Ocean // *Marine Micropaleontology*. 1984. Vol. 8, № 6. P. 479–519.

30. Rathburn A.E., Corliss B.H. The ecology of living (stained) deep-sea benthic foraminifera from the Sulu Sea // *Paleoceanography*. 1994. Vol. 9. P. 87–150.

31. Schlitzer R. Ocean Data View. 2018. URL: <http://odv.awi.de> (дата обращения: 04.07.2018).

32. Schmeidl G., Mackensen A., Müller P.J. Recent benthic foraminifera from the eastern South Atlantic Ocean: Dependence on food supply and water masses // *Marine Micropaleontology*. 1997. Vol. 32. P. 249–287.

33. Sen Gupta B.K., Lee R.F., May M.S. Upwelling and an unusual assemblage of benthic foraminifera on the northern Florida continental slope // *Journal of Paleontology*. 1981. Vol. 55, № 4. P. 853–857.

34. Smart C.W. Abyssal NE Atlantic benthic foraminifera during the last 15 kyr: Relation to variations in seasonality of productivity // *Marine Micropaleontology*. 2008. Vol. 69, № 2. P. 193–211.

35. Smart C.W., Waelbroeck C., Michel E., Mazaud A. Benthic foraminiferal abundance and stable isotope changes in the Indian Ocean sector of the Southern Ocean during the last 20 kyr: Paleoceanographic implications // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2010. Vol. 297. P. 537–548.

36. Smith C.R., Hoover D.J., Doan S.E et al. Phytodetritus at the abyssal seafloor across 10° of latitude in the central equatorial Pacific // *Deep Sea Research. Part II*. 1996. Vol. 43, № 4–6. P. 1309–1338.

37. Sun X., Corliss B.H., Brown C.W., Showers W.J. The effect of primary productivity and seasonality on the distribution of deep-sea benthic foraminifera in the North Atlantic // *Deep Sea Research. Part I*. 2006. Vol. 53. P. 28–47.

38. Thiel H., Pfannkuche O., Schriever G. et al. Phytodetritus on the deep-sea floor in a central oceanic region of the Northeast Atlantic // *Biological Oceanography*. 1989. Vol. 6, № 2. P. 203–239.

39. Thomas E., Booth L., Maslin M., Shackleton N.J. Northeastern Atlantic benthic foraminifera during the last 45,000 years: Changes in productivity seen from the bottom up // *Paleoceanography*. 1995. Vol. 10. P. 545–562.

40. Yasuda H. Late Miocene-Holocene paleoceanography of the western Equatorial Atlantic: evidence from deep-sea benthic foraminifera // Shackleton N.J., Curry W.B., Richter C., Bralower T.J. (eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. 1997. Vol. 154, № 27. P. 395–431.

41. Van der Zwaan G.J., Duijnste I.A. P., Den Dulk M. et al. Benthic foraminifera: proxies or problems? A review of paleoecological concepts // *Earth Sciences Reviews*. 1999. Vol. 46. P. 213–236.

42. *World Ocean Atlas 2009* // National Centers for Environmental Information. URL: https://www.nodc.noaa.gov/OC5/WOA09/pr_woa09.html (дата обращения: 04.07.2018).



Об авторах

Любовь Александровна Кулешова – магистрант, Балтийский федеральный университет им. И. Канта; мл. науч. сотр., Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Россия.

E-mail: lubov_kuleshova@mail.ru

Екатерина Петровна Пономаренко – асп., Балтийский федеральный университет им. И. Канта; мл. науч. сотр., Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Россия.

E-mail: ponomarenko.katharina@gmail.com

104

The authors

Liubov A. Kuleshova, Master student, Immanuel Kant Baltic Federal University; Junior Research Fellow, Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Russia.

E-mail: lubov_kuleshova@mail.ru

Ekaterina P. Ponomarenko, PhD student, Immanuel Kant Baltic Federal University; Junior Research Fellow, Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Russia.

E-mail: ponomarenko.katharina@gmail.com