

УДК 563.12

СОВРЕМЕННЫЕ СООБЩЕСТВА БЕНТОСНЫХ ФОРАМИНИФЕР ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ВОСТОЧНО-СИБИРСКОГО МОРЯ

© 2023 г. Е. А. Овсепян^{1, *}, Я. С. Овсепян^{1, 2, **},
М. А. Зенина^{1, ***}, Н. О. Митрофанова^{1, 2}

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

²Геологический институт РАН, Москва, Россия

*e-mail: eovsepyan@ocean.ru

**e-mail: yaovsepyan@yandex.ru

***e-mail: maria_zenina@mail.ru

Поступила в редакцию 11.11.2022 г.

После доработки 07.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

Комплексы бентосных фораминифер (БФ) были изучены в двадцати поверхностных пробах донных осадков, отобранных в западной части Восточно-Сибирского моря в ходе экспедиции НИС “Иван Киреев” в 2004 г. Примененная методика окрашивания образцов спиртовым раствором бенгальского розового позволила отделить “живые” экземпляры БФ от мертвых. Анализы видового состава показали, что “живые” (окрашенные) секреторно-известковые раковины доминируют в изучаемом регионе за исключением удаленных областей, расположенных вблизи архипелага Новосибирских островов и к северо-востоку от устья р. Индигирки, где до половины комплекса БФ могут составлять агглютинирующие виды. Незначительное число мертвых экземпляров свидетельствует о быстром растворении карбонатных раковин сразу после гибели организма. Видовой состав изученных сообществ, в целом, соответствует видовому составу комплекса ближнего шельфа, выделенного ранее для Карского моря. В поверхностных осадках Восточно-Сибирского моря доминирующими видами являются *Elphidium clavatum*, *Elphidiella groenlandica*, *Haynesina orbiculare*, *E. incertum* и *Lagenammia atlantica*. В небольшом количестве встречены *Gordiospira arctica*, *Buccella frigida*, *E. bartletti*, *Reophax curtus*, *R. scorpiurus* и виды семейства *Polymorphinidae*. В результате применения статистических методов в районе исследования выделено четыре области, характеризующиеся разным видовым составом: приустьевая зона р. Индигирки, область влияния Сибирского прибрежного течения, район, расположенный к северу от Сибирского прибрежного течения, и область Новосибирской отмели в сочетании с удаленным районом к северо-востоку от устья р. Индигирки. Разница таксономического состава комплексов может быть связана со степенью удаленности района от устья реки, характером осадка, мутностью вод и, вероятно, с содержанием свежего органического вещества в осадке.

Ключевые слова: “живые” и мертвые фораминиферы, растворение, бенгальский розовый, сохранность, речной сток, органическое вещество, сообщество ближнего шельфа

DOI: 10.31857/S003015742305012X, **EDN:** CVJQR

ВВЕДЕНИЕ

Бентосные фораминиферы (БФ) служат важным источником информации об океанологических условиях прошлого, поэтому знание современных условий обитания этих микроорганизмов необходимо для надежных реконструкций палеообстановок. Восточно-Сибирское море является одним из наименее изученных морей Российской Арктики в силу своей удаленности и труднодоступности, связанной с ледовым режимом, и данные о таксономическом составе и распределении фауны БФ в данном районе весьма отрывочны.

К настоящему времени современное распространение и видовой состав комплексов БФ изу-

чены в поверхностном слое осадков Баренцева моря, включая фьорды Шпицбергена (например, [5, 27, 34, 44]), Карского моря [33, 39], моря Лаптевых [6–8, 14–16, 35, 46] и Чукотского моря [12, 40, 46]. О составе комплексов БФ в Восточно-Сибирском море известно из работы Р. Тодд и Д. Лоу [46]. На основании результатов многолетних исследований в Карском море описаны современные экологические группы БФ, выделенные по степени их удаленности от речного стока [39]. Данная методика успешно применена при реконструкциях этапов послеледниковой трансгрессии на шельфе моря Лаптевых [9, 45], в западной части континентального склона Восточно-Сибир-

ского моря и в каньоне Геральд на западной окраине Чукотского моря [20].

Исследования, посвященные особенностям распределения “живых” (окрашенных) БФ в осадке, проводились в основном в Баренцевом и Карском морях, а также в центральной Арктике [5, 25, 29, 30, 49] и Чукотском море [40].

Целью данного исследования является определение видового состава комплексов БФ и выявление закономерностей распределения видов “живых” и “мертвых” БФ в поверхностном слое осадка западной части Восточно-Сибирского моря.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Восточно-Сибирское море, располагающееся между архипелагом Новосибирских о-ов на западе и о. Врангеля на востоке, обладает самым обширным шельфом (913 тыс. км²) среди арктических морей России, а также является одним из самых мелководных шельфовых морей Арктики со средней глубиной 52 м [4, 31]. Наименьшие глубины сосредоточены в пределах Новосибирской отмели в западной части бассейна, в то время как наибольшие глубины характерны для северо-восточной части моря [4]. Восточно-Сибирское море является самым ледовитым среди арктических морей. Морской лед полностью покрывает акваторию бассейна с октября—ноября по июнь—июль, однако, даже в течение короткого лета он может присутствовать в северной части моря и занимать 65% площади поверхности бассейна [4, 11].

Поступление опресненных вод р. Лены с запада и соленых тихоокеанских вод с востока формирует две гидрологически и гидрохимически контрастные зоны в Восточно-Сибирском море [41]. Западная область характеризуется пониженной соленостью и повышенными температурами поверхностных вод, низким содержанием биогенных элементов и активным поступлением терригенного органического вещества, вследствие разложения которого воды этой части моря оказываются перенасыщенными углекислым газом [10, 18, 42]. Для восточной области характерны повышенная соленость и пониженная температура поверхностных вод, обилие биогенных элементов, доминирование морского органического вещества над терригенным и недо насыщение вод углекислым газом [18].

Сток крупных рек Индигирки и Колымы, наряду с поступающими опресненными водами р. Лены, формирует опресненный поверхностный слой Восточно-Сибирского моря. Индигирка и Колыма ежегодно поставляют 61 и 132 км³ пресной воды, 90% которой поступает в июне—сентябре [26]. Большая часть опресненных вод за счет градиента солености с окружающими водами и под действием силы Кориолиса переносится

на восток, образуя Сибирское прибрежное течение, которое через пролив Лонга проникает дальше в Чукотское море [37, 48].

Вследствие суровых климатических условий донные осадки Восточно-Сибирского моря обеднены органическим углеродом, его среднее содержание оценивается в 1.3% [11]. Органическое вещество поступает на дно, в основном, в качестве экспортной продукции из фотического слоя, однако, волновое разрушение, термоабразия берегов, речной сток, эоловый перенос и подземный сток также вносят вклад в привнос органического вещества в донные осадки бассейна [1, 11]. Среднегодовая биологическая продукция поверхностных вод Восточно-Сибирского моря крайне низка и составляет 91 мгС/м²/день с максимумом в июне, когда ее величины достигают 273 мгС/м²/день [3].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили 20 проб поверхностных осадков, отобранных в западной части Восточно-Сибирского моря в ходе экспедиции НИС “Иван Киреев” в 2004 г. (рис. 1, табл. 1). Образцы были подняты небольшой драгой с сетью с размером ячейки 100 мкм, которая позволяет отобрать верхние 5 см осадка [17]. На борту судна пробы были дополнительно промыты через сито (размер ячейки 100 мкм) и зафиксированы 96%-ым спиртом для сохранения мягких тканей животных. После экспедиции образцы хранились при комнатной температуре в музейной коллекции Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН в г. Владивосток. За четыре недели перед исследованием 17 проб были заново промыты и зафиксированы спиртовым раствором бенгальского розового с концентрацией красителя 2 г на 1 л 96%-го спирта [43]. Три пробы хранились в сухом виде, но, тем не менее, были включены в данное исследование.

После четырех недель выдержки образцы снега были промыты через сито с ячейкой 100 мкм и изучены под стереомикроскопом во влажном виде. В каждой пробе было подсчитано и определено до вида по 250—300 раковин БФ, а затем рассчитаны процентные содержания отдельных видов в комплексе. Поскольку для получения проб использовалась драга и тонкая фракция осадка была вымыта в процессе пробоотбора, расчет концентраций раковин БФ в 1 г сухого непромытого осадка проведен не был.

Метод прокрашивания бенгальским розовым является быстрым и доступным методом выявления “живых” экземпляров в современных комплексах БФ [47]. Однако краситель также может прокрашивать псевдохитиновые выстилки рако-

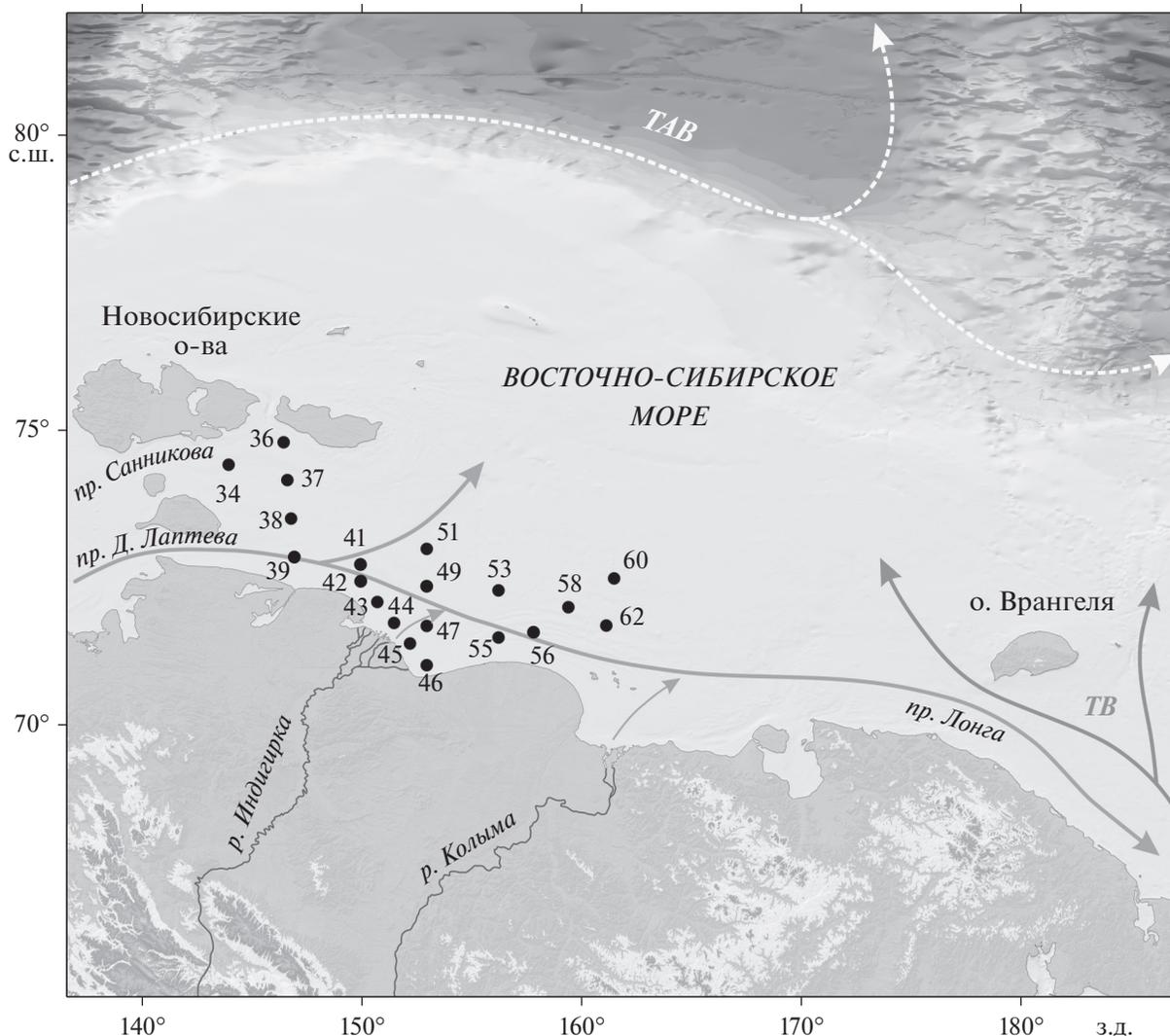


Рис. 1. Карта изученных станций и гидрологическая схема Восточно-Сибирского моря. ТВ – тихоокеанские воды по [41], ТАВ – трансформированные атлантические воды по [23].

вины, бактерии или мягкотелые организмы (например, нематоды) внутри нее, а также мертвую цитоплазму, которая может сохраняться в раковинах, по крайней мере, в течение месяца после гибели организма [5, 19]. Подсчет таких экземпляров приводит к завышению реального числа особей, живших в осадке на момент отбора пробы, поэтому в данной работе для минимизации переоценки подсчет “живых” особей проводился во влажных пробах, что позволяло контролировать заполненность раковины цитоплазмой, а также отличать окрашенную цитоплазму фораминифер от других живых организмов внутри раковины [5]. В данной работе к “живым” были отнесены только те экземпляры, которые были полностью заполнены цитоплазмой за исключением последней камеры [19]. Агглютированные особи считались “живыми”, если окрашенная цито-

плазма просматривалась в районе устья. Некоторые сомнительные агглютированные экземпляры были разломаны для проверки наличия окрашенного мягкого тела внутри раковины.

Для определения видов БФ были использованы иллюстрации и описания, опубликованные в работах [2, 21, 24, 32, 35]. Поверхности раковин вида *Elphidiella groenlandica* были визуально оценены на предмет признаков коррозии стенки. Статистическая обработка данных (расчет индексов биоразнообразия, кластерный анализ и канонический анализ соответствий) проводилась в программе PAST 4 [28]. Фотографии раковин были сделаны на сканирующем электронном микроскопе VEGA3 TESCAN в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН.

Таблица 1. Таблица станций, гидрологические параметры [41] и характеристики осадка. Содержание $C_{орг}$ по [1]. Звездочкой отмечены сухие пробы

Номер станции	Широта	Долгота	Глубина	Тип осадка	Придонная температура	Придонная соленость	Содержание кислорода в придонном слое воды	Ph	$C_{орг}$
№	°с.ш	°в.д.	м		°С	‰	мл/л		%
34	74.425	144.001	18	Ил	1.265	18.62	8.59	7.754	0.75
36*	74.802	146.497	14	Алевритистый ил	1.46	19.234	8.62	7.793	—
37*	74.164	146.671	15	Песчанистый ил	0.891	17.984	8.79	7.763	—
38	73.516	146.837	12	Песчанистый ил	1.895	17.627	8.54	7.57	0.64
39	72.863	146.998	9	Песчанистый ил	2.946	14.735	8.41	7.713	—
41	72.734	150.000	15	Песчанистый ил	1.8	16.687	8.48	7.667	—
42	72.450	149.999	9	Ил	3.02	13.119	8.38	7.655	—
43	72.100	150.762	7	Ил	3.166	12.838	8.29	7.636	—
44	71.750	151.510	11	Ил	3.068	14.843	8.21	7.608	1.91
45*	71.400	152.245	11	Ил	3.579	12.453	7.99	7.472	—
46	71.034	153.000	9	Ил	4.535	10.105	8.15	7.582	1.28
47	71.700	153.000	15	Ил	0.991	17.881	8.34	7.396	—
49	72.367	152.998	19	Ил	−0.733	26.13	5.66	7.388	0.62
51	73.000	153.001	22	Ил	−1.071	29.405	3.13	7.226	0.73
53	72.300	156.257	20	Ил	−0.51	23.772	8.14	7.616	—
55	71.500	156.263	12.5	Ил	2.89	16.804	8.2	7.684	1.19
56	71.590	157.845	15.4	Ил	1.81	18.111	8.43	7.663	—
58	72.016	159.424	21	Ил	−0.41	22.823	8.42	7.622	—
60	72.501	161.502	23	Ил	−0.62	25	8.42	7.627	0.95
62*	71.701	161.159	20	Ил	−0.506	22.989	8.29	7.598	—

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате проведенного анализа сообществ БФ были определены 44 вида, из которых 25 секретионно-известковые и 19 агглютинирующие. В большинстве проб в комплексе доминируют окрашенные (“живые”) экземпляры, достигающие 82–98% от общего числа раковин за исключением ст. 58 и 34, где доля “живых” составляет 30 и 57% соответственно (рис. 2а). В сообществе “живых” БФ также преобладают секреторионно-известковые раковины, содержание которых меняется в пределах 61 и 99%. Исключение составляет ст. 34, где их доля не превышает 19%. В общем (суммарном) комплексе, включающем в себя как “живые”, так и мертвые формы, в большинстве станций закономерно доминируют секреторионно-известковые раковины (58–99%). На ст. 34, 36, 37 и 58 их содержание варьирует между 11 и 30%.

Количество видов в “живых” сообществах колеблется от 9 на ст. 43 и 44 до 23 на ст. 38; для общего комплекса нижний порог этой величины начинается с 10 видов в пробе на ст. 46 (рис. 2б).

Максимальное число видов в образце обнаружено на ст. 38. Значения индекса доминирования меняются от 0.1 до 0.6 как в комплексах “живых”, так и в суммарных сообществах (рис. 2в). Индекс биоразнообразия Шеннона варьирует между 0.76 и 2.5 в “живых” ассоциациях и между 0.8 и 2.5 в суммарных комплексах. График изменений индекса выравненности Пиелу демонстрирует одинаковый ход с кривой колебаний индекса Шеннона (рис. 2г). Значения индекса выравненности лежат в пределах 0.3–0.8 и в “живых” и в суммарных сообществах. На ст. 58 значения обоих индексов увеличиваются в “живых” сообществах, а в суммарном комплексе уменьшаются.

Основными видами, слагающими “живые” комплексы БФ на изученных станциях, являются *Elphidium clavatum*, *E. groenlandica*, *Haynesina orbiculare*, *E. incertum* и *Lagenammia atlantica* (рис. 3). В “живых” сообществах процентное содержание *E. clavatum* колеблется в пределах 1.5–78% с максимальной долей в прибрежных мелководных пробах, доля *E. groenlandica* составляет 1–52% с пиками содержания на ст. 46 и 56, доля *H. orbic-*

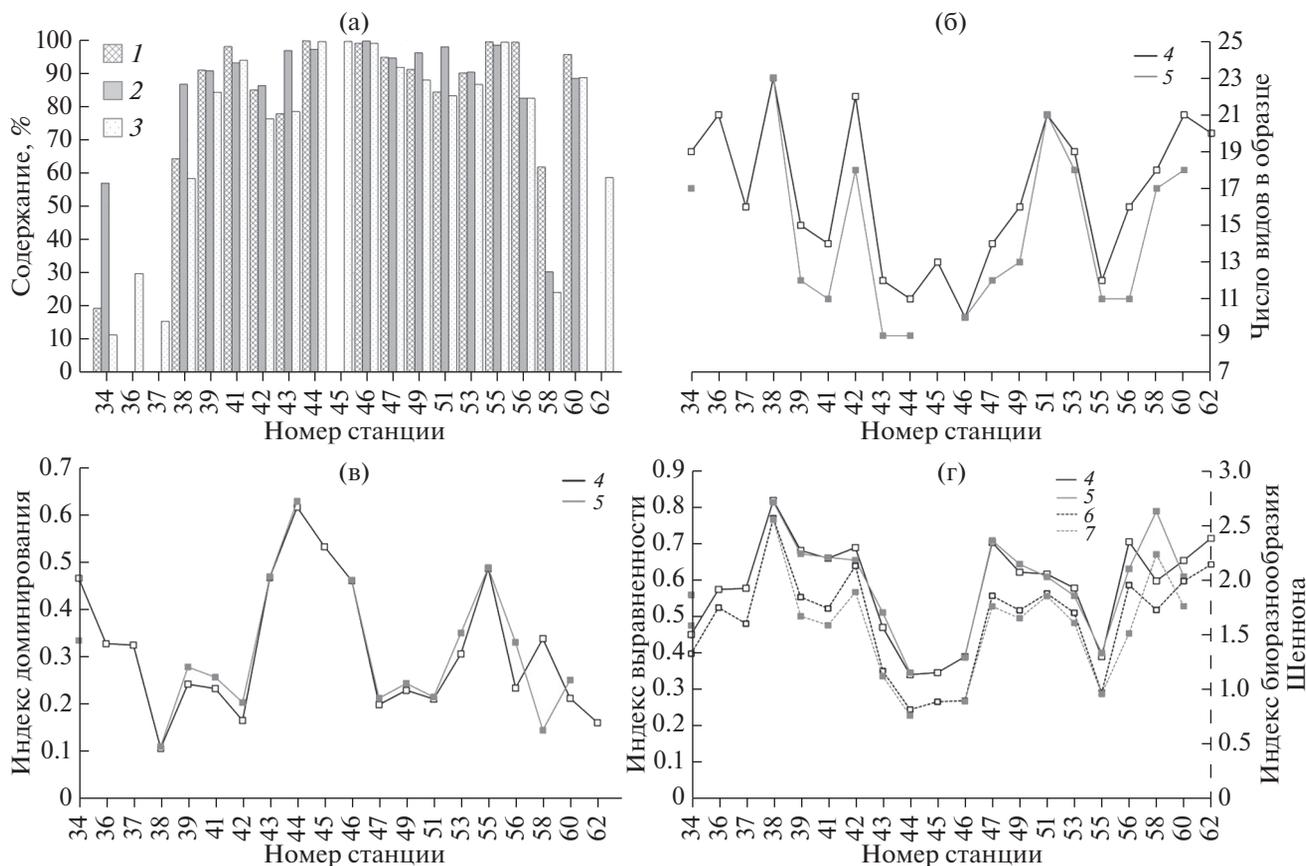


Рис. 2. Структура сообществ бентосных фораминифер в изученных образцах: (а) соотношение “живых” и “мертвых” фораминифер, а также секреторно-известковых и агглютированных раковин; (б) динамика числа видов в образце; (в) вариации значений индекса доминирования; (г) изменения величин индексов выравненности Пислу и биоразнообразия Шеннона. 1 – процентное содержание секреторно-известковых экземпляров в комплексе “живых” БФ, 2 – доля “живых” особей в общем комплексе БФ (“живые” + “мертвые”), 3 – процентное содержание секреторно-известковых экземпляров в общем комплексе БФ (“живые” + “мертвые”), 4 – общий комплекс (“живые” + “мертвые”), 5 – “живые” особи, 6 – индекс биоразнообразия в общем комплексе БФ (“живые” + “мертвые”), 7 – индекс биоразнообразия в комплексе “живых” БФ.

ulare варьирует между 1.4–32%, *L. atlantica* – между 0 и 54% с максимумами в районе архипелага Новосибирских о-ов. *E. incertum* (0–57%) демонстрирует повышенные содержания в пробах, наиболее удаленных от берега. Вид *Gordiospira arctica* встречается редко, но на ст. 60 его доля резко возрастает до 40%. На этой же станции процентное содержание *E. bartletti* также достигает максимальных значений – 21%. Доля вида *Buccella frigida* находится в пределах 0–13%; содержание сборной группы семейства *Polymorphinidae* невелико (0–9%) во всех пробах.

Сохранность изученных экземпляров *E. groenlandica* считалась хорошей, если у раковины обнаруживались гладкие стенки и блестящая глянцевая поверхность без следов коррозии (рис. 4-1а, б), средней, если стенка была матовой, шероховатой, слегка изъеденной (рис. 4-1в), и плохой, если раковины были частично разрушены, и становились видны псевдохитиновые выстилки внутренней по-

верхности камеры (рис. 4-1г). В целом сохранность *E. groenlandica* для всего комплекса определялась исходя из степени сохранности большинства раковин этого вида. Как видно из табл. 2, в основном, для всех изученных образцов сохранность *E. groenlandica* была оценена как средняя.

Кластерный анализ, проведенный по матрице процентного содержания видов БФ, позволил выделить 4 района, характеризующихся определенными ассоциациями видов (рис. 5). Кластер К1 объединяет станции из мелководной и сильно опресненной приустьевой зоны р. Индигирки, кластер К2 охватывает область влияния Сибирского прибрежного течения и ст. 46, кластер К3 выделяет зону, расположенную севернее Сибирского прибрежного течения, а кластер К4 включает в себя станции, поднятые в районе Новосибирской отмели и ст. 58. Две станции (ст. 53 и 60) не попали ни в один кластер вследствие специфического видового состава БФ.

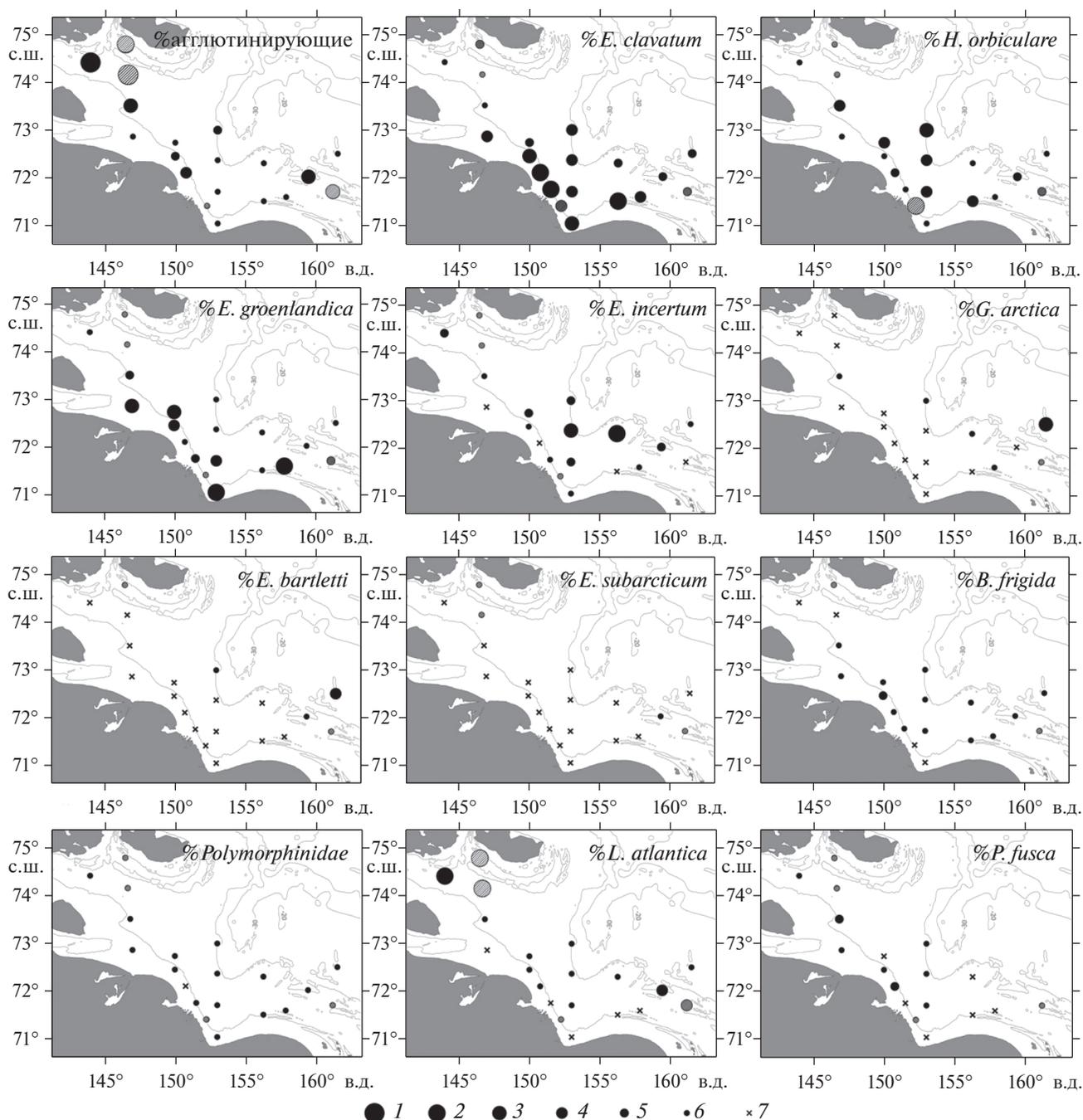


Рис. 3. Распределение бентосных фораминифер в поверхностном слое осадка. Размер кружков отражает процентное содержание вида или группы в пробе: 1 – >80–100%, 2 – >50–80%, 3 – 30–50%, 4 – >20–30%, 5 – >10–20%, 6 – >0–10%, 7 – отсутствие вида в пробе. Полностью окрашенные кружки – окрашенные влажные пробы, заштрихованные – сухие образцы.

В результате проведенного по матрице процентного содержания “живых” БФ (для видов с содержанием >4% хотя бы на одной станции) канонического анализа соответствий было выделено две канонические оси, которые суммарно объясняют 78% изменчивости (рис. 6). Первая ось отражает удаленность от устья и объясняет 53%

изменчивости. Станции распределились вдоль первой оси, согласно выделенным кластерам. Вторая ось объясняет 25% вариаций и интерпретируется как степень заиленности осадка и связанное с ней количество пригодного для питания БФ органического вещества. Для каждого района определены доминирующие виды БФ (рис. 6).



Рис. 4. Степень растворения раковин бентосных фораминифер из поверхностных осадков Восточно-Сибирского моря, длина масштабной линейки – 50 мкм.
 1 – *Elphidiella groenlandica* (Cushman): а – вид сбоку, хорошая сохранность, ст. 47, б – вид со стороны устья, хорошая сохранность, ст. 47, в – вид сбоку, слабое растворение, ст. 38, г – вид сбоку, сильное растворение, видны псевдохитиновые органические выстилки (ОВ), ст. 38; 2 – *Elphidium clavatum* Cushman: а – вид сбоку, ст. 47, б – вид со стороны устья, ст. 47, в – вид сбоку, сильное растворение, видны ОВ, ст. 38, г – вид сбоку, ОВ, остатки стенки раковины в пупочной области, ст. 38.

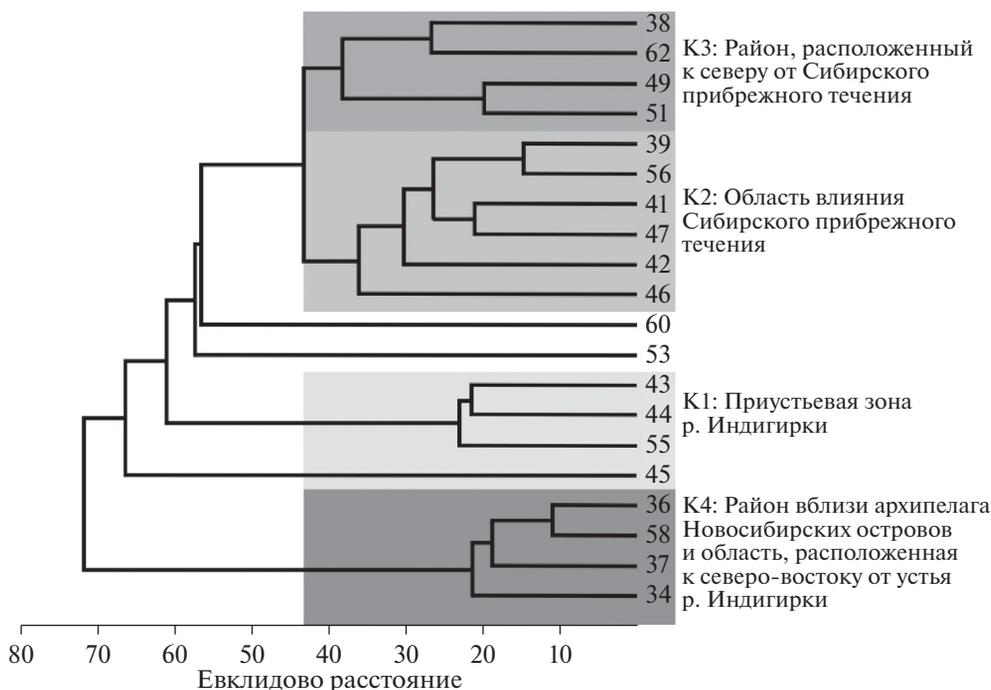


Рис. 5. Дендрограмма результатов кластерного анализа, проведенного по матрице процентного содержания раковин бентосных фораминифер, содержащей 44 вида в 20-ти образцах. К1–К4 – выделенные кластеры. Образцы за пределами кластеров являются выбросами.

Таблица 2. Преобладающая степень сохранности раковин *E. groenlandica* в изученных образцах. Звездочкой отмечены сухие пробы

Музейный номер	Номер станции	Сохранность <i>E. groenlandica</i>	Число исследованных раковин (n)
1774	34	Средняя	28
1775*	36	Средняя	12
1776*	37	Плохая	18
1777	38	Хорошая	67
1779	39	Плохая	118
1780	41	Средняя	89
1782	42	Хорошая	87
1784	43	Хорошая	3
1786	44	Средняя	174
1788*	45	Плохая	5
1790	46	Хорошая	796
1792	47	Средняя	129
1794	49	Хорошая	21
1796	51	Средняя	50
1798	53	Средняя	18
1800	55	Средняя	70
1802	56	Хорошая	97
1804	58	Плохая	14
1806	60	Хорошая	16
1808*	62	Хорошая	130

ОБСУЖДЕНИЕ

Структура комплексов БФ и сохранность карбонатных раковин фораминифер

Подавляющая часть изученных сообществ БФ сложена “живыми” секреторно-известковыми ассоциациями, которые сосредоточены преимущественно в районе устья р. Индигирки, в области влияния опресненного Сибирского прибрежного течения и севернее него (рис. 3). Незначительная доля неокрашенных (мертвых) экземпляров в общем комплексе БФ свидетельствует о неблагоприятных условиях захоронения известковых раковин, которые, по-видимому, начинали активно растворяться сразу после гибели организма и исчезновения внешнего защитного органического слоя. По признакам коррозии на поверхности раковин полностью окрашенных представителей видов *E. groenlandica* и *E. clavatum* (табл. 2, рис. 4) можно предположить, что эти экземпляры представляют собой недавно погибшие особи, а значит, фактическое количество живых БФ в пробе на момент отбора, по-видимому, крайне невелико. С одной стороны, такой вывод согласуется с результатами предыдущих исследований, которые показали, что воды западной части Восточно-Сибирского моря характеризуются крайне агрессивной средой с высокими концентрациями растворенного углекислого газа и низкими значениями рН (табл. 1, [10, 18, 42]). Повышенное содержание

растворенного углекислого газа в районе исследования может объясняться поступлением опресненных, богатых CO_2 вод р. Лены, проникающих в Восточно-Сибирское море с запада, а также вод р. Индигирки [10, 13, 42].

Существенный вклад в закисление морских вод вносит и деградация древнего органического вещества, поступающего в море, главным образом, в результате термоабразии криогенных толщ побережья [10, 11, 13, 42]. Такое органическое вещество является лабильным и поддается биодеградации [10, 11]. Предыдущие исследования показывают, что именно в западной части Восточно-Сибирского моря вклад термоабразии берегов в поставку лабильного органического вещества наиболее существенен [13], хотя содержание общего органического углерода в осадках крайне невелико и не превышает 2% ([1], табл. 1). Речные воды также выносят небольшое количество биодоступного органического материала, однако, подавляющая его часть перерабатывается в процессе транспортировки, а в акваторию моря выносятся преимущественно более устойчивые компоненты, которые не подвергаются бактериальному разложению [22]. С речным стоком также могут поступать пресноводные диатомовые водоросли, которые могут служить пищей для БФ [39]. Летом свежее органическое вещество поступает в донные осадки из фотического слоя за счет повышения биопродуктивности поверхностных вод [3].

Усилению процессов растворения могут также способствовать плотные, сильно охлажденные, соленые и агрессивные по отношению к известковым раковинам рассолы, которые выделяются при образовании морского льда (например, [25, 44]).

В районе архипелага Новосибирских о-ов и в области, расположенной между Индигиркой и Колымой, доля секреторно-известковых видов в комплексе БФ сокращается, возможно, за счет удаленного положения станций от устьев рек, которые поставляют, хотя и в небольшом количестве, свежее органическое вещество. Действительно, согласно предыдущим исследованиям, агглютинирующие фораминиферы, обитающие в широком диапазоне температур и солёности, толерантны к малому количеству пищи и низкому его качеству (например, [25]).

Суровые арктические условия создают неблагоприятные условия для развития донной фауны, поэтому изученные комплексы БФ таксономически бедны, как следует из количества видов, определенных в каждом образце (рис. 2б). Такой вывод согласуется с результатами изучения комплексов БФ в море Лаптевых, где авторы отметили низкое видовое разнообразие и очень низкие концентрации (3–9 экз./г) раковин в поверхностных осадках [16]. Ранее было показано, что повышение содержания растворенного углекислого газа в морской воде и понижение рН приводит к

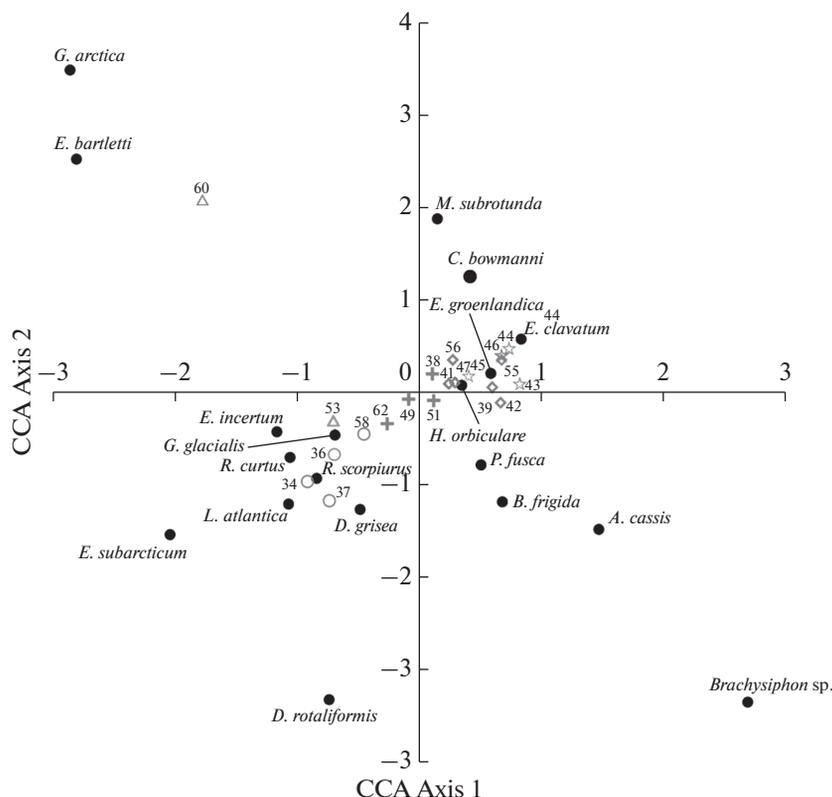


Рис. 6. Результаты канонического анализа соответствий, проведенного по матрице процентного содержания видов бентосных фораминифер, доля которых не превышает 4%. Серым цветом показано положение станций (пустые кружки – район архипелага Новосибирских о-ов и область, расположенная к северо-востоку от устья р. Индикирки, крестики – район, расположенный к северу от Сибирского прибрежного течения, пустые ромбики – область влияния Сибирского прибрежного течения и ст. 46, пустые звездочки – приустьевая зона р. Индикирки) и видов БФ (черные кружки).

замедлению роста раковин, ограничению репродукции особей и уменьшению толщины стенки раковин фораминифер (например, [36]). При этом выживание и размножение в таких неблагоприятных условиях обеспечиваются физиологическими механизмами, благодаря которым БФ способны повышать рН в местах кальцификации внутри клетки по крайней мере на 1 единицу по сравнению с окружающей водой [36].

В приустьевых районах и зонах сильного влияния пресноводного стока фауна подвергается значительным суточным, сезонным и межгодовым колебаниям температуры и солености вследствие малых глубин, неравномерного речного стока [26] и меняющегося направления ветра [38]. Такие условия способны выдерживать лишь небольшое количество наиболее приспособленных видов, как видно из повышенных значений индексов доминирования и пониженных величин индексов биоразнообразия и выравнивания (рис. 2в, 2г).

Сообщества БФ и пространственное распространение видов

По составу изученные сообщества имеют схожий видовой состав с комплексом ближнего

шельфа, выделенного в районе эстуариев Оби и Енисея в Карском море [39]. Согласно Л. Поляку и соавторам [39], виды сообщества ближнего шельфа выдерживают условия пониженной солености, адаптируются к суточным, сезонным и межгодовым колебаниям гидрологических параметров, питаются свежим органическим веществом и обитают в условиях сезонного поступления пищи на дно. Четыре области, выделенные в западной части Восточно-Сибирского моря, характеризуются определенным распределением видов ближнего шельфа в зависимости от удаленности от устья р. Индикирки и степени заиленности дна (рис. 5, 6).

В пределах мелководной, относительно теплой и опресненной приустьевой зоны р. Индикирки на мягких тонких илах распространены комплексы БФ с низким видовым разнообразием и преобладанием *E. clavatum* в пробах (рис. 3, 6, табл. 1). При этом высокая доля *E. clavatum* наблюдается практически во всех пробах, что свидетельствует о способности вида адаптироваться к суточно- и сезонно-изменчивым условиям прибрежной зоны и обстановкам с преимущественно низкой придонной соленостью вблизи устьев рек.

Также вероятно, что данный вид выдерживает повышенную мутность вод, которая периодически усиливается в приустьевой зоне за счет возникновения апвеллингов, вызванных восточными и юго-восточными ветрами [38]. Высокие концентрации взвеси в придонном слое, по-видимому, не являются ограничением для развития фауны *E. clavatum* и в непосредственной близости от края ледника во фьордах Шпицбергена [27]. Согласно результатам предыдущих исследований, *E. clavatum* широко распространен в шельфовых морях Арктики, предпочитает экстремальные обстановки приливо-отливных зон, обитает во внутренних частях фьордов в непосредственной близости к леднику, а также приспосабливается к условиям с экстремально низкой соленостью [27, 39]. Способность *E. clavatum* питаться диатомовыми водорослями, которые обильны в районе устьев рек, также может влиять на характер площадного распространения данного вида [39].

Присутствие небольшого количества *E. groenlandica* в приустьевой зоне свидетельствует о том, этот вид в целом приспособлен к описанным условиям низкой солености и илистого характера осадка, что согласуется с предыдущими данными [39].

Область влияния Сибирского прибрежного течения ассоциирована с доминированием *E. groenlandica* и *H. orbiculare*, а также присутствием *E. clavatum*. В эту область также включена ст. 46, расположенная близко к устью (рис. 5). В этом районе распространены мягкие тонкие илы, а придонный слой характеризуется положительными летними температурами и пониженной соленостью (табл. 1). Мутность вод, скорее всего, понижена в силу большей удаленности от устья реки. Главными видами этой области являются *E. groenlandica* и *H. orbiculare*, которые, по-видимому, также, как и *E. clavatum*, предпочитают опресненные условия, однако, избегают обилия взвеси в придонном слое. Возможно, именно мутность вод является для *E. groenlandica* важным фактором, сдерживающим массовое развитие фауны этого вида в приустьевой зоне р. Индигирки. В Карском море максимальное процентное содержание обоих видов в осадках было зафиксировано непосредственно вблизи эстуариев Оби и Енисея [39]. При этом количество особей *H. orbiculare* постепенно уменьшается от эстуарной зоны в сторону дальнего шельфа [39].

Область, расположенную севернее Сибирского прибрежного течения, занимают комплексы БФ, характеризующиеся отсутствием специфичных видов, пониженными значениями индекса доминирования и, соответственно, высокими величинами индексов биоразнообразия и выравнимости (рисунки 2, 6). В комплексе встречаются *H. orbiculare*, *E. clavatum*, *E. groenlandica*, *B. frigida*, виды семейства *Polymorphinidae*, а также агглюти-

нированные раковины *L. atlantica*, *P. fusca*, *R. scorpiurus*, *R. curtus*. Район характеризуется глубинами 12–22 м, преимущественно илистым осадком, пониженной (часто отрицательной) температурой придонных вод, повышенной соленостью и слегка пониженным содержанием кислорода до 3 мл/л (табл. 1). По-видимому, такие условия благоприятны для большинства видов сообщества ближнего шельфа, поэтому комплекс достаточно разнообразен и таксономически выравнен.

Район Новосибирской отмели и ст. 58 населяют комплексы с высоким содержанием агглютированных форм. Это удаленная от устья область, где распространены как тонкие, так и песчаные и алевритистые илы, а придонный слой несколько опреснен. Здесь получили широкое распространение виды *L. atlantica*, *R. scorpiurus*, *R. curtus*, *Deuterammia grisea*, а также секреторно-известковые виды *Globulina glacialis* и *E. incertum*. Агглютинирующие БФ доминируют в условиях агрессивной придонной среды, однако, судя по повышенным значениям pH (табл. 1), кислотность вод не является фактором, контролирующим их распространение в западной части Восточно-Сибирского моря. Агглютинирующие БФ способны питаться переработанным органическим веществом [25], которое, вероятно, распространено в районе архипелага Новосибирских островов и на ст. 58 из-за удаленности от устья р. Индигирки и южного берега Восточно-Сибирского моря – источников свежей органики и биогенных элементов для фитопланктона. С другой стороны, причиной увеличения содержания агглютинирующих БФ может служить повышенное содержание зерен песчаного и алевритового размера в осадке, являющихся строительным материалом для раковин, на некоторых станциях в районе Новосибирской отмели. Ранее для моря Лаптевых С.В. Тамановой [15] для осадков с содержанием песка <60% было установлено, что с возрастанием доли песчаной фракции в осадке содержание агглютированных раковин пропорционально увеличивается.

Виды *G. arctica* и *E. bartletti* формируют уникальное сообщество, представленное одной пробой на самой глубоководной (23 м) станции 60 (рис. 3, 6). Придонные условия характеризуются самой высокой придонной соленостью среди всех изученных проб (табл. 1). На дне распространены тонкие илы, залегающие на плотных глинах. Про экологию *G. arctica* практически ничего не известно, а *E. bartletti* характерен для обстановок ближнего шельфа [39], однако, в Восточно-Сибирском море он показывает меньшую толерантность к опреснению. Возможно, доминирующие виды предпочитают илистый осадок и избегают сильных колебаний гидрологических условий, характерных для прибрежных областей. Из-за ограниченного количества материала сложно ска-

зять, насколько распространено данное сообщество в Восточно-Сибирском море. Второе сообщество с доминированием *E. incertum* также не вошло ни в один район.

Единственный вид, принадлежащий сообществу среднего шельфа по классификации Л. Поляка и соавторов [39], – *E. subarcticum* – встречен в небольших количествах на самых удаленных от устья станциях. В Карском море этот вид также избегает высокодинамичных приустьевых областей, вероятно, вследствие неспособности выживать в условиях пониженной солености и конкурировать с видами, выдерживающими экстремальные условия [39]. Также авторы полагают, что *E. subarcticum* может избегать мутных прибрежных обстановок часто из-за прикрепленного образа жизни [39].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализы видового состава БФ показали, что в западной части Восточно-Сибирского моря комплексы представлены преимущественно “живыми” секреторно-известковыми раковинами за исключением района Новосибирской отмели, где до половины комплекса БФ могут составлять агглютинирующие виды. Малое количество мертвых раковин свидетельствует о крайне неблагоприятной среде для захоронения карбонатных остатков, что подтверждается результатами предыдущих исследований. Следы растворения на поверхности окрашенных раковин *E. groenlandica* указывают на то, что значительную часть розовых раковин в пробах, по-видимому, составляют недавно погибшие особи, у которых сохранилась цитоплазма и/или севдохитиновые органические выстилки. Проведенные статистические анализы позволили выделить в районе исследования четыре области, характеризующиеся степенью удаленности от устья р. Индигирки: приустьевая зона реки, область влияния Сибирского прибрежного течения и ст. 46, район, расположенный к северу от Сибирского прибрежного течения, а также область вблизи архипелага Новосибирских островов совместно со ст. 58. Вероятно, что не только дистанция, но и характер осадка, а также мутность воды и доля свежего органического вещества в осадке оказывают влияние на видовой состав комплексов БФ в западной части Восточно-Сибирского моря.

Благодарности. Авторы благодарят С.А. Корсуна за плодотворные дискуссии и консультации, а также Е.А. Жегалло и Р.А. Ракитова за помощь в фотографировании. Авторы признательны рецензенту В.С. Вишневской за ценные замечания и комментарии, позволившие улучшить данную статью.

Финансирование. Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 22-27-00566).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ветров А.А., Семилетов И.П., Дударев О.В. и др.* Исследование состава и генезиса органического вещества донных осадков Восточно-Сибирского моря // *Геохимия*. 2008. № 2. С. 183–195.
2. *Гудина В.И.* Морской плейстоцен сибирских равнин. Фораминиферы Енисейского севера. М.: Наука, 1969. 80 с.
3. *Демидов А.Б., Гагарин В.И., Шеберстов С.В.* Сезонная изменчивость первичной продукции Восточно-Сибирского моря и оценка ее годовой величины. Сравнение с другими морями Сибирской Арктики // *Океанология*. 2020. Т. 60. № 5. С. 696–710.
4. *Добровольский А.Д., Залогин Б.С.* Моря СССР. М.: изд-во МГУ, 1982. 192 с.
5. *Корсун С.А., Погодина И.А., Тарасов Г.А., Матишов Г.Г.* Фораминиферы Баренцева моря (гидробиология и четвертичная палеоэкология). Апатиты: Кольский научный центр РАН, 1994. 140 с.
6. *Лукина Т.Г.* Особенности распределения фораминифер в море Лаптевых // *Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков арктического бассейна. Исследования фауны морей*. Т. 54. № 62. СПб.: 2004. С. 86–123.
7. *Матуль А.Г., Хусид Т.А., Мухина В.В. и др.* Современные и позднеголоценовые природные условия на шельфе юго-восточной части моря Лаптевых по данным микрофоссилий // *Океанология*. 2007. Т. 47. № 1. С. 90–101.
8. *Овсепян Я.С.* Позднечетвертичные фораминиферы моря Лаптевых и реконструкции изменения среды на основе палеоэкологического анализа. Дисс. на соиск. уч. степ. к.г.-м.н. М.: 2016. 240 с.
9. *Овсепян Я.С., Талденкова Е.Е., Баух Х.А., Кандиано Е.С.* Реконструкция событий позднего плейстоцена–голоцена на континентальном склоне моря Лаптевых по комплексам бентосных и планктонных фораминифер // *Стратиграфия. Геологическая корреляция*. 2015. Т. 23. № 6. С. 96–112.
10. *Пипко И.И., Семилетов И.П., Тищенко П.Я. и др.* Изменчивость параметров карбонатной системы в прибрежно-шельфовой зоне Восточно-Сибирского моря в осенний сезон // *Океанология*. 2008. Т. 48. № 1. С. 59–72.
11. *Романкевич Е.А., Ветров А.А.* Углерод в Мировом океане. М.: ГЕОС, 2021. 352 с.
12. *Саидова Х.М.* Сообщества фораминифер Чукотского моря // *Океанология*. 1990. Т. 30. Вып. 3. С. 450–454.
13. *Семилетов И.П.* Разрушение мерзлых пород побережья как важный фактор в биогеохимии шельфовых вод Арктики // *Докл. РАН*. 1999. Т. 368. № 5. С. 679–682.
14. *Таманова С.В.* Видовой состав современных фораминифер как индикатор гидрологического режима Арктических морей // *Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое*. Л.: Гидрометеиздат, 1970. С. 199–203.
15. *Таманова С.В.* Фораминиферы моря Лаптевых // *Геология моря*. Л.: НИИГА, 1971. Вып. 1. С. 54–63.
16. *Хусид Т.А., Либина Н.В., Доманов М.М.* Бентосные фораминиферы моря Лаптевых и их связь с гидро-

- логическими условиями моря // *Океанология*. 2021. Т. 61. № 3. С. 423–432.
17. *Шорников Е.И., Зенина М.А.* Фауна донных остракод Карского, Лаптевых и Восточно-Сибирского морей (по материалам экспедиций ТОИ ДВО РАН) // *Морские исследования ДВО РАН в Арктике: Тр. Аркт. регион. центра*. Т. 4. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 156–211.
 18. *Anderson L.G., Björk G., Jutterström S. et al.* East Siberian Sea, an Arctic region of very high biogeochemical activity // *Biogeosciences*. 2011. V. 8. P. 1745–1754.
 19. *Bernhard J.M., Ostermann D.R., Williams D.S., Blanks J.K.* Comparison of two methods to identify live benthic foraminifera: A test between Rose Bengal and CellTracker Green with implications for stable isotope paleoreconstructions // *Paleoceanography*. 2006. V. 21. PA4210.
 20. *Cronin T.M., O'Regan, M., Pearce C. et al.* Deglacial sea level history of the East Siberian Sea and Chukchi Sea margins // *Clim. Past*. 2017. V. 13. P. 1097–1110.
 21. *Cushman J.A.* Arctic Foraminifera. Cushman Lab. Foraminiferal Research. 1948. Special Publication no. 23. 105 p.
 22. *Dittmar T., Kattner G.* The biogeochemistry of the river and shelf ecosystem of the Arctic Ocean: a review // *Marine Chemistry*. 2003. V. 83. P. 103–120.
 23. *Dmitrenko I.A., Polyakov I.V., Kirillov S.A. et al.* Toward a warmer Arctic Ocean: Spreading of the early 21st century Atlantic Water warm anomaly along the Eurasian Basin margins // *J. Geophys. Res.* 2008. V. 113. C05023.
 24. *Feyling-Hanssen R.W.* Weichselian interstadial foraminifera from the Sandnes-Jæren area // *Late Quaternary foraminifera from Vendsyssel, Denmark and Sandnes* / *Bull. Geol. Soc. Den.* 1971. V. 21. P. 72–116.
 25. *Fossile E., Nardelli M.P., Jouini A. et al.* Benthic foraminifera as tracers of brine production in the Storfjorden “sea ice factory” // *Biogeosciences*. 2020. V. 17. P. 1933–1953.
 26. *Gordeev V.V., Martin J.M., Sidorov I.S., Sidorova M.V.* A reassessment of the Eurasian river input of water, sediment, major elements, and nutrients to the Arctic Ocean // *American Journal of Science*. 1996. V. 296. P. 664–691.
 27. *Hald M., Korsun S.* Distribution of modern benthic foraminifera from fjords of Svalbard, European Arctic // *J. of Foraminiferal Research*. 1997. V. 27. № 2. P. 101–122.
 28. *Hammer Ø., Harper D.A., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4. № 1. P. 9.
 29. *Husum K., Hald M., Stein R., Weisschnur M.* Recent benthic foraminifera in the Arctic Ocean and Kara Sea continental margin // *Arktos*. 2015. V. 1. 5.
 30. *Ivanova E.V., Ovsepyan E.A., Risebrobakken B., Vetrov A.A.* Downcore distribution of living calcareous foraminifera and stable isotopes in the Western Barents Sea // *Journal of Foraminiferal Research*. 2008. V. 38. № 4. P. 337–356.
 31. *Jakobsson M.* Hypsometry and volume of the Arctic Ocean and its constituent seas // *Geochemistry Geophysics Geosystems*. 2002. V. 3. № 5. P. 1–18.
 32. *Jones R.W.* The Challenger Foraminifera. Oxford University Press, 1994. 149 p.
 33. *Korsun S., Hald M.* Modern benthic foraminifera off Novaya Zemlya tidewater glaciers, Russian Arctic // *Arctic Alpine Res.* 1998. V. 30. P. 61–77.
 34. *Korsun S., Hald M.* Seasonal dynamics of benthic foraminifera in a glacially fed fjord of Svalbard, European Arctic // *Journal of Foraminiferal Res.* 2000. V. 30. № 4. P. 251–271.
 35. *Lukina T.G.* Foraminifera of the Laptev Sea // *Protistology*. 2001. V. 2. № 2. P. 105–122.
 36. *Nooijer L.J., Toyofuku T., Kitazato H.* Foraminifera promote calcification by elevating their intracellular pH // *PNAS*. 2009. V. 106. № 36. P. 15374–15378.
 37. *Osadchiev A.A., Pisareva M.N., Spivak E.A. et al.* Freshwater transport between the Kara, Laptev and East Siberian seas // *Scientific Reports*. 2020. V. 10. 13041.
 38. *Osadchiev A.A., Silvestrova K., Myslenkov S.* Wind-driven coastal upwelling near large river deltas in the Laptev and East-Siberian Seas // *Remote Sensing*. 2020. V. 12. 844.
 39. *Polyak L., Korsun S., Febo L. et al.* Benthic foraminiferal assemblages from the southern Kara Sea, a river influenced Arctic marine environment // *J. of Foraminiferal Res.* 2002. V. 32. № 3. P. 252–273.
 40. *Racine C., Bonnin J., Nam S.I. et al.* Distribution of living benthic foraminifera in the northern Chukchi Sea // *Arctos*. 2018. V. 4. 28.
 41. *Semiletov I.P., Dudarev O., Luchin V. et al.* The East Siberian Sea as a transition zone between Pacific-derived waters and Arctic shelf waters // *Geophysical Research Letters*. 2005. V. 32. L10614.
 42. *Semiletov I., Pipko I., Gustafsson Ö. et al.* Acidification of East Siberian Arctic Shelf waters through addition of freshwater and terrestrial carbon // *Nature Geoscience*. 2016. Published online.
 43. *Schönfeld J., Alve E., Geslin E. et al.* The FOBIMO (FORaminiferal Blo-MONitoring) initiative—Towards a standardized protocol for soft-bottom benthic foraminiferal monitoring studies // *Mar. Micropal.* 2012. V. 94–95. P. 1–13.
 44. *Steinsund P.I., Hald M.* Recent calcium carbonate dissolution in the Barents Sea: Paleooceanographic applications // *Marine Geology* 1994. V. 117. P. 303–316.
 45. *Taldenkova E., Bauch H.A., Gottschalk J. et al.* History of ice-rafting and water mass evolution at the North Siberian continental margin (Laptev Sea) during Late Glacial and Holocene times // *Quat. Sci. Rev.* 2010. V. 29. P. 3919–3935.
 46. *Todd R., Low D.* Foraminifera from the Arctic Ocean off the eastern Siberian coast // *U.S. Geol. Surv. Prof. Paper*. 1966. № 550-C. P. 79–85.
 47. *Walton W.R.* Techniques for recognition of living foraminifera // *Contributions from the Cushman Foundation for Foraminiferal Research*. 1952. V. 3. P. 56–60.
 48. *Weingartner T.J., Danielson S., Sasaki Y. et al.* The Siberian Coastal current: a wind and buoyancy forced coastal current // *J. Geophys. Res.* 1999. V. 104. P. 29697–29713.
 49. *Wollenburg J., Mackensen A.* Living benthic foraminifera from the central Arctic Ocean: faunal composition, standing stock and diversity // *Marine Micropaleontology*. 1998. V. 34. № 3–4. P. 153–185.

Таксономический состав комплексов бентосных фораминифер, изученных в западной части Восточно-Сибирского моря

Секретионно-известковые:

1. *Buccella frigida* (Cushman, 1922)
2. *Cornuspira involvens* (Reuss, 1850)
3. *Elphidiella groenlandica* (Cushman, 1933)
4. *Elphidium* sp. 1
5. *Elphidium* sp. 2
6. *Elphidium asklundi* Brotzen, 1943
7. *Elphidium bartletti* Cushman, 1933
8. *Elphidium clavatum* Cushman, 1930
9. *Elphidium subarcticum* Cushman, 1944
10. *Elphidium incertum* (Williamson, 1858)
11. *Epistominella* sp.
12. *Fissurina laevigata* Reuss, 1850
13. *Globulina glacialis* Cushman & Ozawa, 1930
14. *Gordiospira arctica* Cushman, 1933
15. *Guttulina communis* (d'Orbigny, 1826)
16. *Pseudopolymorphina dawsoni* (Cushman & Ozawa, 1930)
17. *Haynesina orbiculare* (Brady, 1881)
18. *Miliolinella subrotunda* (Montagu, 1803)
19. *Pseudopolymorphina novangliae* (Cushman, 1923)
20. *Pyrulina cylindroides* (Roemer, 1838)
21. *Quinqueloculina* sp.
22. *Discorbis vilardeboanus* (d'Orbigny, 1839)
23. *Silicosigmoilina groenlandica* (Cushman) emend Loeblich & Tappan, 1953
24. *Valvulineria* sp.
25. *Valvulineria arctica* Green, 1959

Агглютинирующие:

26. *Ammotium cassis* (Parker, 1870)
27. *Brachysiphon* sp.
28. *Deuterammia grisea* (Earland, 1934)
29. *Eggerella advena* (Cushman, 1922)
30. *Lagenammia atlantica* (Cushman, 1944)
31. *Lagenammia difflugiformis* (Brady, 1879)
32. *Portatrochammia karica* (Shchedrina, 1946)
33. *Psammosphaera fusca* Schulze, 1875
34. *Reophax* sp.
35. *Reophax curtus* Cushman, 1920
36. *Reophax dentaliniformis* (Brady, 1881)
37. *Reophax fusiformis* (Williamson, 1858)
38. *Reophax guttifer* (Brady, 1881)
39. *Reophax pilulifer* Brady, 1884
40. *Reophax scorpiurus* de Montfort, 1808
41. *Saccammia sphaerica* Brady, 1871
42. *Capsammia bowmanni* (Heron-Allen & Earland, 1912)
43. *Deuterammia rotaliformis* (Heron-Allen & Earland, 1911)
44. *Portatrochammia karica* (Shchedrina, 1946)

Recent Benthic Foraminiferal Assemblages in the Western Part of the East Siberian Sea

E. A. Ovsepyan^{a, #}, Ya. S. Ovsepyan^{a, b, ##}, M. A. Zenina^{a, ###}, N. O. Mitrofanova^{a, b}

^a*Shirshov Institute of Oceanology Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^b*Geological Institute Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

[#]*e-mail: eovsepyan@ocean.ru*

^{##}*e-mail: yaovsepyan@yandex.ru*

^{###}*e-mail: maria_zenina@mail.ru*

Benthic foraminiferal assemblages were studied in twenty surface sediment samples collected in the western part of the East Siberian Sea in the framework of the expedition of the R/V "Ivan Kireev" in 2004. Rose Bengal treatment allows us to separate "living" and "dead" individuals. Taxonomic analyses reveal that "living" calcareous foraminifera dominate in the study region with the exception of the New Siberian Islands area and area to the northeast from the Indigirka river mouth where agglutinated tests constitute up to a half of the assemblage. Little amount of dead individuals points to a rapid dissolution of calcareous tests immediately after death of organism. Taxonomic composition of the studied assemblages is similar to river-proximal benthic foraminiferal assemblage previously determined for the Kara Sea. In the East Siberian Sea, the most commonly occurred species are *Elphidium clavatum*, *Elphidiella groenlandica*, *Haynesina orbiculare*, *E. incertum* и *Lagenammia atlantica*. Less abundant species are *Gordiospira arctica*, *Buccella frigida*, *E. bartletti*, *Reophax curtus*, *R. scorpiurus* and polymorphinids. As a result of statistical treatment, four areas with specific BF assemblages have been distinguished: area of the Indigirka River mouth, zone affected by Siberian Coastal Current, area located to the north of the Siberian Coastal Current and zone situated close to the New Siberian Island archipelago together with an area located to the northeast from the Indigirka river mouth. Such a distribution of BF assemblages in the study area seems to be related to the distance of the river discharge area, type of sediments and fresh organic matter content.

Keywords: "living" and dead foraminifera, dissolution, Rose Bengal, preservation, riverine input, organic matter, river-proximal benthic foraminiferal assemblage