

УДК 574.5(282.05+289)

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА В ЛАГУННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

© 2020 г. А. П. Столяров*

Биологический факультет Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова, Москва 119234, Россия

*e-mail: macrobenthos@mail.ru

Поступила в редакцию 10.12.2018 г.

После доработки 14.01.2019 г.

Принята к публикации 24.03.2019 г.

Изучены видовая, пространственная и трофическая структура макробентоса нескольких лагунных экосистем (Кандалакшский залив, Белое море). Основные изменения видового разнообразия и трофической структуры макробентосных сообществ в исследованных лагунных экосистемах наблюдались относительно мареографического уровня – от верхней литорали к средней, нижней и сублиторали. Наиболее сходной видовой и трофической структурой в приливно-отливной полосе характеризовались макробентосные сообщества более отгороженных от моря лагун (лагуны Ермолинской губы и лагуны кута губы Кислой, расположенной рядом с Ершовским озером), а в сублиторали, наоборот, сообщества менее отгороженных от моря лагун, имеющих большую связь с морем (лагунные экосистемы кутового района губы Кислой). В лагунах по мере уменьшения их связи с морем и соответственно увеличения скорости осадконакопления, заиленности грунта и опресненности наблюдалось уменьшение разнообразия трофических групп и постепенное повышение значенности видов с детритным типом питания.

Ключевые слова: лагунные экосистемы, макробентос, видовое разнообразие, трофическая структура, Белое море

DOI: 10.31857/S0044513419080142

Прибрежные лагуны часто рассматривают как особый тип эстуарных систем, характеризующихся мелководностью и относительной замкнутостью бассейна. В зависимости от степени изолированности от моря они различаются гидрологическим режимом, условиями рельефообразования и осадконакопления, характером грунта, соленостью, рН и Eh среды, а также развитием своеобразных сообществ живых организмов (Хлебович, 1974, 2012; 2015; Сафьянов, 1987; Бурковский, 2006; Бергер, 2007; Лисицын, 2008; De Wit, 2011; Montagna et al., 2013; Лабай, 2015; Лабай и др., 2016; Комплексные исследования Бабьего моря ..., 2016; Столяров, 2012, 2013, 2017). Многие ученые отмечают неустойчивость и уязвимость лагунных экосистем вследствие естественных процессов (различных изменений климатических условий, гидрологического и солевого режимов водоема) или воздействия антропогенных факторов (Kjerfve, Magill, 1989; Bassett, Abbiati, 2004; Esteves et al., 2008; Dennison et al., 2009; Лабай и др., 2016; Столяров, 2017). Наше внимание было сосредоточено в основном на изучении видового разнообразия и трофической структуры сообществ макробентоса

как одного из важнейших компонентов лагунных экосистем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование макробентоса в прибрежных экосистемах лагунного типа проводили в Кандалакшском заливе Белого моря в районе ББС МГУ летом 2013–2016 гг. (рис. 1). В Ермолинской губе пробы отбирали с 20 литоральных и 9 сублиторальных станций, в лагуне, расположенной в самом куту Кислой губы возле Ершовского озера, – с 18 и 7 станций, а в небольшой лагуне на выходе из кутовой области за верхними порогами – с 18 и 8 станций, соответственно. Пробы брали последовательно от кутовых участков исследуемых водоемов в сторону мористых районов, включая верхнюю, среднюю, нижнюю литораль и сублитораль.

В приливно-отливной полосе на каждой станции брали два вида проб – рамками 12.5 на 12.5 см и 25 на 25 см. Мелкие организмы, такие как *Hydrobia ulvae*, мелкие полихеты и олигохеты, собира-



Рис.1. Карта-схема района исследования: 1 – лагуна кутовой области Кислой губы, расположенная рядом с Ершовским озером; 2 – лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы; 3 – лагуна Ермолинской губы.

ли на участке 12,5 на 12,5 см общей площадью $1/64 \text{ м}^2$ до глубины 8–10 см. Организмы средних размеров учитывали под рамкой 25 на 25 см общей площадью $1/16 \text{ м}^2$ до глубины залегания плотной безжизненной глины (20–35 см). Крупных беспозвоночных, глубоко зарывающихся в грунт (*Arenicola marina* и *Mya arenaria*), учитывали по норкам на площади 1 м^2 и путем выкапывания пробных экземпляров. На нижней литорали (а иногда и на средней) к стандартному пробоотбору добавлялся отбор в скоплениях *Mytilus edulis*. Дополнительно определяли проективное покрытие пляжа скоплениями мидии. Грунт, взятый с площади $1/64$ и $1/16 \text{ м}^2$, аккуратно промывался на сите с ячейей 0,5 мм и 1 мм соответственно.

Сублиторальный макробентос отбирали с помощью дночерпателя Экмана-Берджи с площадью захвата $1/40 \text{ м}^2$ или $0,025 \text{ м}^2$ по два дночерпателя на станцию в Ермолинской губе и по одному в двух лагунах кутовой области Кислой губы. Грунт промывали на сите с ячейей 1 мм.

Пробы просматривали прижизненно в лаборатории. Для расчета биомассы определяли сырой

вес организмов. В некоторых случаях биомассу определяли по ранее полученным соотношениям между средними размерами животного и его биомассой.

Параллельно со сбором гидробиологического материала измеряли важнейшие параметры среды: соленость (с помощью кондуктометра) на малой (конец отлива—начало прилива) и полной воде в придонном слое (конец прилива—начало отлива), характер грунта (просеиванием через ряд сит или визуально на четыре категории: ил, песчаный ил, илистый песок, песок), pH и Eh среды, а также глубину в sublиторали лотом (конец отлива—начало прилива).

Для каждой станции были получены показатели плотности и биомассы видовых популяций, а также посчитаны индексы видового разнообразия Шеннона (Shannon, 1948).

Был проведен статистический анализ данных с помощью пакетов прикладных программ PAST ver. 2.17c (Hammer et al., 2001) и MS Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Абиотические условия
и характеристика районов исследования

Подробная характеристика района исследования была дана в предыдущих статьях (Столяров, 2017; Столяров, Мардашова, 2017). Отметим только, что исследованные экосистемы были примерно одинакового размера (500–600 м) и одинаковой глубины (максимальные глубины 4–6 м на малой воде). Сублитораль всех лагун была представлена в основном илами или песчанистыми илами. Наиболее заиленными были осадки Ермолинской губы чаще со значительным содержанием детрита (много полуразложившихся морских трав и водорослей — зоостера и фукусы) и запахом сероводорода. Менее заиленными — лагуны кутовой области губы Кислой (лагуна возле Ершовского озера и лагуна на выходе из кутовой района), осадки которых были представлены в основном песчанистыми илами. Эти водоемы также несколько различались литоралью: в Ермолинской губе она была представлена в основном илами с высоким содержанием алевропелитовой фракции грунта, в лагуне рядом с Ершовским озером была не такой широкой с превалированием песчанисто-илистых и илисто-песчанистых осадков, а в лагуне на выходе из кутовой области характеризовалась в основном мелкозернистыми илистыми песками. Соленость придонной воды во всех лагунах в период взятия проб (июль–сентябрь) была относительно высокой (20–25‰). Исключение составила лагуна, примыкающая к Ершовскому озеру, где соленость снижалась в кутовой области до 15‰.

Видовой состав
и разнообразие структуры сообщества

Всего в исследованных лагунных экосистемах было обнаружено 62 вида макробентосных организмов — 51 вид беспозвоночных животных и 11 видов морских трав и водорослей. Наибольшее видовое разнообразие достигали полихеты (17 видов), брюхоногие (10 видов) и двустворчатые (5 видов) моллюски, ракообразные (6 видов), меньше было встречено иглокожих (1 вид) и асцидий (1 вид) (табл. 1). Значительную роль в сообществе зообентоса играли солонатоводные олигохеты (2 вида) и насекомые (4 вида), что свидетельствует о менее морском характере фауны этих водоемов. Из макрофитов по видовому составу преобладали солончаковые растения, распространенные в основном в соленом марше и верхней литорали (*Juncus atrofuscus*, *Glaux maritima*, *Aster tripolium*, *Salicornia pojarkovae*, *Ruppia maritima* и др.). Морские водоросли (*Fucus vesiculosus*, *Cladophora sericea*) и морская трава *Zostera marina* преимущественное развитие получали в нижней

литорали, а также частично в средней и сублиторали. Надо отметить сильное зарастание морской травой *Zostera marina* и солончаковыми растениями Ермолинской губы и зарастание в меньшей степени — района губы Кислой (особенно лагуны, расположенной на выходе из кутовой области) (табл. 1). В лагуне Кислой губы кутовой района (рядом с Ершовским озером) было обнаружено 29 видов беспозвоночных (18 видов в сублиторали и 20 видов на литорали). В лагуне, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой, — 32 вида (21 вид в сублиторали и столько же (21) на литорали), а в лагунной экосистеме Ермолинской губы было найдено 34 вида (21 и 25 видов, соответственно). Т.е. было встречено примерно одинаковое количество видов, за исключением самой кутовой части губы Кислой, где число видов в сублиторали было немного меньше, вследствие ее большей опресненности (табл. 1). Надо отметить, что чем меньше была отгорожена от моря лагуна и чем мористее она была расположена, тем больше наблюдалось морских менее эвригалитных видов беспозвоночных животных (в основном полихет, иглокожих, асцидий) (табл. 1).

В сублиторали наиболее высоким разнообразием, общей плотностью и биомассой видовых популяций характеризуется лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы, а самым низким разнообразием — лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой, промежуточное положение занимала лагуна Ермолинской губы (табл. 2). В приливно-отливной полосе общие показатели структуры сообщества макробентоса (общая плотность, биомасса и в меньшей степени видовое разнообразие), в отличие от аналогичных показателей сублиторальных местообитаний, увеличивались в ряду от менее зарегулированных и открытых экосистем (лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы) к более зарегулированным и закрытым системам (лагуна кута губы Кислой и особенно лагуна Ермолинской губы) (табл. 2).

Трофическая структура сообщества

Трофическая структура макробентоса всех рассмотренных нами лагун была сходной — практически во всех местообитаниях преобладали беспозвоночные животные с детритным типом питания за исключением нижней литорали, наиболее подверженной приливно-отливному воздействию, а также районов, расположенных на выходе из лагун — в зонах активной гидродинамики, где доминировали неподвижные сестонофаги *Mytilus edulis* Linnaeus 1758.

Из табл. 3 видно, что в лагуне Ермолинской губы в верхней литорали в основном преобладали собирающие детритофаги (в основном *Hydrobia ulvae* (Pennant 1777) и в меньшей степени *Limecola*

Таблица 1. Список видов макробентоса, встреченных в бентали губы Ермолинской и кутового района губы Кислой летом 2013, 2014, 2015, 2016 гг.

Макробентос	Лагуна кутовой области возле Ершовского озера				Лагуна, расположенная на выходе из кутовой области				Лагуна Ермолинской губы				Тип питания	
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4		
Класс Polychaeta														
1. <i>Narothoe imbricata</i> (Linnaeus 1767)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	X
2. <i>Nereimyra punctata</i> (Müller 1788)	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	X
3. <i>Pygospio elegans</i> Claparède 1863	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	+	-	Д
4. <i>Polydora ciliata</i> (Johnston 1838)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Д
5. <i>Scopelos armiger</i> (O. F. Müller 1776)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	+	+	-	-	Г
6. <i>Arenicola marina</i> (Linnaeus 1758)	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	Г
7. <i>Alitta virens</i> M. Sars 1835	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
8. <i>Eteone longa</i> (Fabricius 1780)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
9. <i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg 1836)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ПС
10. <i>Micronephthys minuta</i> (Theel 1879)	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	X
11. <i>Capitella capitata</i> (Fabricius 1780)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г
12. <i>Terebellides stroemi</i> Sars 1835	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	Д
13. <i>Pectinaria koreni</i> (Malmgren 1866)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	Д
14. <i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus 1767)	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Д
15. <i>Phyllodoce citrina</i> Malmgren 1865	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	X
16. <i>Pholoe minuta</i> (Fabricius 1780)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	X
17. <i>Sabellides octocirrata</i> (M. Sars 1835)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Д
Класс Enteropeuista														
18. <i>Saccoglossus mereschkowskii</i> Wagner 1885	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Г
Класс Oligochaeta														
19. <i>Paranais litoralis</i> (Müller 1780)	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	Д
20. <i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem 1855)	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	Д
Класс Gastropoda														
21. <i>Littorina littorea</i> (Linnaeus 1758)	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	СО
22. <i>Littorina saxatilis</i> (Olivi 1792)	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	СО
23. <i>Littorina obtusata</i> (Linnaeus 1758)	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	СО
24. <i>Buccinum undatum</i> Linnaeus 1758	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	X
25. <i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant 1777)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Д
26. <i>Onoba aculeus</i> (Gould 1841)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	СО
27. <i>Cylichna alba</i> (Brown 1827)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
28. <i>Lacuna neritoides</i> Gould 1840	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	СО
29. <i>Cylichnoides occultus</i> (Mighels & C.B. Adams 1842)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
30. <i>Cryptonatica affinis</i> (Gmelin 1791)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	X
Класс Bivalvia														
31. <i>Mytilus edulis</i> Linnaeus 1758	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	НС
32. <i>Limecola (Macoma) balthica</i> (Linnaeus 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Д
33. <i>Mya arenaria</i> Linnaeus 1758	+	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	ПС

Таблица 1. Окончание

Макробентос	Лагуна кутовой области возле Ершовского озера				Лагуна, расположенная на выходе из кутовой области				Лагуна Ермолинской губы				Тип питания		
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4			
зообентос:															
34. <i>Musculus discors</i> (Linnaeus 1767)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ПС
35. <i>Astarte montagui</i> (Dillwyn 1817)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ПС
Класс Crustacea															
36. <i>Jaera albifrons</i> Leach 1814	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	Д
37. <i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg 1852	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	П
38. <i>Pontoporeia femorata</i> Krøyer 1842	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	Д
39. <i>Crassirophium bonellii</i> (H. Milne Edwards 1830)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ПС
40. <i>Atylus carinatus</i> (Fabricius 1793)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П
41. <i>Caprella linearis</i> (Linnaeus 1767)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Х
Класс Asteroidea															
42. <i>Asterias rubens</i> Linnaeus 1758	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Х
Класс Ascidiacea															
43. <i>Molgula griffithsii</i> (MacLeay 1825)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	НС
Класс Insecta															
44. <i>Chironomus salinarius</i> Kieffer 1915	-	+	+	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	+	Д
45. <i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker 1856	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	+	Д
46. <i>Bezzia nobilis</i> Winnertz, 1852	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Д
47. <i>Orthocladius saxicola</i> Kieffer 1911	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Д
Тип Nematelminthes															
48. <i>Priapulus caudatus</i> Lamarck, 1816	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П
49. <i>Halicriptus spinulosus</i> von Siebold 1849	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П
Тип Nemertini															
50. <i>Amphiporus lactifloreus</i> (Johnston 1828)	+	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	+	-	-	Х
51. <i>Lineus gesserensis</i> (O. F. Müller 1774)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Х
Макрофиты (морские травы и водоросли):															
1. <i>Zostera marina</i> Linnaeus 1753	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
2. <i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kützing 1843	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3. <i>Fucus vesiculosus</i> Linnaeus 1753	+	+	-	+	+	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-
4. <i>Fucus distichus</i> Linnaeus 1767	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5. <i>Juncus atrofuscus</i> Rupr. Printz (1921)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6. <i>Glaux maritima</i> Linnaeus 1753	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7. <i>Aster tripolium</i> (Linnaeus 1753)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8. <i>Salicornia pejakovae</i> N. Semenova 1956	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9. <i>Triglochin maritimum</i> Linnaeus 1753	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10. <i>Ruppia maritima</i> Linnaeus 1753	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11. <i>Puccinellia maritima</i> (Hudson) Parl. 1850	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечания. “+” – наличие вида, прочерк – вид не найден. 1 – сублитораль, 2 – нижняя литораль, 3 – средняя литораль, 4 – верхняя литораль.

НС – неподвижные сестонофаги, С, О – скользящие, обгрызающие, Д – собирающие детритофаги (поверхностные детритофаги), Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги. Указан преобладающий тип питания.

Таблица 2. Общие показатели структуры сообщества макрозообентоса в различных лагунных экосистемах Белого моря (Кандалакшский залив)

Интегральный показатель структуры сообщества	Район исследования	
	Лагуна Ермолинской губы	
	сублитораль	средняя литораль
S	6.1 ± 0.4	9.0 ± 1.3
N , экз./м ²	1364 ± 366	10913 ± 1957
B , г/м ²	121 ± 41	296 ± 65
H_N	2.0 ± 0.2	1.0 ± 0.2
	нижняя литораль	верхняя литораль
S	9.0 ± 1.5	4.0 ± 0.4
N , экз./м ²	9571 ± 2017	3091 ± 690
B , г/м ²	2908 ± 2567	45 ± 8
H_N	1.1 ± 0.3	0.9 ± 0.1
	Лагуна, расположенная в кутовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером	
	сублитораль	средняя литораль
S	5.2 ± 0.8	7.7 ± 1.0
N , экз./м ²	1046 ± 282	17113 ± 3019
B , г/м ²	104 ± 50	277 ± 48
H_N	1.8 ± 0.3	0.74 ± 0.12
	нижняя литораль	верхняя литораль
S	8.5 ± 0.7	2.5 ± 0.7
N , экз./м ²	16309 ± 2313	4135 ± 2227
B , г/м ²	1176 ± 379	42 ± 19
H_N	1.0 ± 0.2	0.5 ± 0.2
	Лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы	
	сублитораль	средняя литораль
S	8.5 ± 0.9	8.3 ± 0.9
N , экз./м ²	2450 ± 359	11275 ± 2412
B , г/м ²	127 ± 26	156 ± 27
H_N	2.1 ± 0.2	0.9 ± 0.2
	нижняя литораль	верхняя литораль
S	8.8 ± 0.3	3.2 ± 0.6
N , экз./м ²	9526 ± 4294	1547 ± 650
B , г/м ²	113 ± 14	34 ± 10
H_N	1.6 ± 0.4	0.9 ± 0.2

Примечания. Для каждого показателя приведены среднее и среднеквадратичная ошибка.

S – число видов, N – общая плотность, B – общая биомасса, H_N – индекс Шеннона по плотности.

balthica (Linnaeus 1758)) и скоблильщики (*Littorina saxatilis* (Olivi 1792)). В средней литорали доминировали детритофаги (*Hydrobia ulvae*, *Limecola balthica*) и малоподвижные и неподвижные сестонофаги (*Mya arenaria* Linnaeus 1758 и в меньшей степени *Mytilus edulis*). В нижней литорали преобладали в основном неподвижные сестонофаги (*Mytilus edulis*) и в меньшей степени собирающие детритофаги (*H. ulvae* и *Limecola balthica*) и скоблильщики (*Littorina littorea* (Linnaeus 1758)). И, наконец, в сублиторали преобладали собирающие детритофаги (в основном *L. balthica*) и грунтоеды (*Arenicola marina* (Linnaeus 1758)).

В продольном направлении трофическая структура сообщества макробентоса Ермолинской губы немного менялась, особенно в кутовом районе, где в основном преобладали собирающие детритофаги (*Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii* (d'Udekem 1855)) и скоблильщики-обгрызатели (*Littorina saxatilis*, *L. littorea*) и в районе мидиевой щетки, где доминировали неподвижные сестонофаги *Mytilus edulis*. При этом трофическая структура сообществ верхней литорали мало менялась на всем протяжении губы.

Основные изменения трофической структуры сообществ лагунных экосистем кутовой области Кислой губы (две лагуны – одна рядом с Ершовским озером, другая – на выходе из кутового района), так же как и в лагуне Ермолинской губы, происходили главным образом в вертикальном направлении (от верхней литорали к средней, нижней и сублиторали) и в меньшей степени в продольном – от кутовых районов к мористым.

В лагунной экосистеме кутового района губы Кислой, расположенной рядом с Ершовским озером, в верхней литорали преобладали детритофаги (*Hydrobia ulvae*) и скоблильщики (*Littorina saxatilis* и *L. littorea*), в средней – детритофаги (*Hydrobia ulvae*, *Limecola balthica*, *Paranais litoralis* (Müller 1780)) и малоподвижные и неподвижные сестонофаги (*Mya arenaria* и в меньшей степени *Mytilus edulis*), в нижней – в основном неподвижные сестонофаги (*Mytilus edulis*) и в меньшей степени собирающие детритофаги (*Limecola balthica*, *Hydrobia ulvae*), а в сублиторали, в отличие от Ермолинской губы, – меньше было встречено собирающих детритофагов (*Limecola balthica*, *Pectinaria koreni* (Malmgren 1866), *Terebellides stroemi* Sars 1835), зато больше грунтоедов (*Scoloplos armiger* (O. F. Müller 1776), *Saccoglossus mereschkowskii* Wagner 1885), подвижных сестонофагов (*Astarte montagui* (Dillwyn 1817), *Mya arenaria*) и хищников (*Cylichna alba* (Brown 1827), *Micronephthys minuta* (Theel 1879), *Lineus gesserensis* (O. F. Müller 1774)). Т.е. основные различия в трофической структуре макрозообентоса рассмотренных лагун (лагуны Ермолинской губы и лагуны кутовой области Кислой губы, расположенной рядом с Ершов-

ским озером) наблюдались в сублиторальных местообитаниях, тогда как в приливно-отливной полосе трофическая структура макробентоса оставалась относительно сходной.

В лагуне, расположенной на выходе из кутовой области Кислой губы, в отличие от предыдущих экосистем в верхней литорали преобладали скоблильщики-обгрызатели (*Littorina saxatilis*, *L. littorea*, *L. obtusata* (Linnaeus 1758)) и собирающие детритофаги (*Hydrobia ulvae*), в средней литорали – собирающие детритофаги (*Limecola balthica*, *Hydrobia ulvae*) и скоблильщики (*Littorina saxatilis*, *L. littorea*, *L. obtusata*) (*Mya arenaria* здесь практически не встречалась из-за меньшей заиленности грунта), в нижней литорали – в основном собирающие детритофаги (*Limecola balthica*, *Hydrobia ulvae*) и грунтоеды (*Arenicola marina*) (популяция *Mytilus edulis* в нижней литорали слабо представлена по причине сильного прибоя и подвижности грунта), а в сублиторали – детритофаги (*Limecola balthica*), грунтоеды (*Scoloplos armiger*) и хищники (*Nereimyra punctata* (Müller 1788), *Cryptonatica affinis* (Gmelin 1791), *Harmothoe imbricata*, *Amphiporus lactifloreus* (Johnston 1828)).

Таким образом, наиболее сходной трофической структурой в приливно-отливной полосе характеризовались макробентосные сообщества Ермолинской губы и лагуны кута губы Кислой, расположенной рядом с Ершовским озером, а в сублиторали – сообщества лагунных экосистем кутового района губы Кислой (на выходе из кутового района и в самом куту рядом с Ершовским озером), что в основном связано с особенностями гидрологического режима этих водоемов и, как следствие, с разным солевым режимом и разным распределением осадков в каждой из рассматриваемых нами лагун.

Надо отметить, что в сублиторали в более закрытых от моря лагунах наблюдалось большее распространение группы собирающих детритофагов (особенно в Ермолинской губе). Этот вывод подтверждается данными, полученными при изучении сублиторального макробентоса лагунной экосистемы на Зеленом мысу, расположенной в районе губы Кислой. В этой экосистеме, наиболее отгороженной от моря, наблюдалось значительное преобладание группировки собирающих детритофагов (94%) (Столяров, Мардашова, 2017).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование выявило различия в видовом составе, разнообразии и трофической структуре сообществ макробентоса исследованных лагунных экосистем, что связано в основном с их различной отгороженностью от моря и, как следствие, различным режимом солености, ско-

Таблица 3. Трофическая структура сообщества макрозообентоса лагунных экосистем Ермолинской губы и кутовой области губы Кислой

Трофические группы, % (доля от общей биомассы сообщества)	Район исследования	
	Лагуна Ермолинской губы	
	сублитораль	средняя литораль
С, О	9 ± 9	10.5 ± 6.2
НС	4.1 ± 3.2	16.5 ± 10.7
ПС	1.2 ± 1.0	23.7 ± 10.9
Д	72.3 ± 10.3	48.4 ± 10.6
Г	4.9 ± 4.5	0.2 ± 0.1
Х	4.8 ± 1.7	0.2 ± 0.1
П	3.7 ± 3.6	0.5 ± 0.5
	нижняя литораль	верхняя литораль
С, О	23.8 ± 10.3	22.2 ± 11.8
НС	53.3 ± 12.1	1.2 ± 1.0
ПС	0	9.8 ± 4.5
Д	22.4 ± 7.0	66.5 ± 13.3
Г	0.1 ± 0.1	0
Х	0.3 ± 0.2	0.3 ± 0.2
П	0.1 ± 0.1	0
	Лагуна, расположенная в кутовой области Кислой губы возле Ершовского озера	
	сублитораль	средняя литораль
С, О	0	4.0 ± 3.0
НС	0.3 ± 0.3	9.8 ± 6.0
ПС	21.1 ± 13.8	22.7 ± 13.6
Д	46.9 ± 14.4	61.1 ± 11.1
Г	17.5 ± 11.6	2.2 ± 0.9
Х	14.1 ± 8.2	0.1 ± 0.1
П	0	0
	нижняя литораль	верхняя литораль
С, О	2.1 ± 1.1	26.3 ± 19.0
НС	68.0 ± 12.9	1.9 ± 1.0
ПС	11.4 ± 7.0	0
Д	17.0 ± 7.0	70.9 ± 19.1
Г	0.2 ± 0.2	0
Х	1.3 ± 0.8	0
П	0	0.9 ± 0.9
	Лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы	
	сублитораль	средняя литораль
С, О	8.2 ± 8.2	13.1 ± 11.3
НС	6.6 ± 6.6	12.1 ± 8.5
ПС	0	4.9 ± 3.6
Д	57.2 ± 13.2	63.2 ± 15.7
Г	11.5 ± 7.8	6.2 ± 4.9
Х	16.5 ± 9.3	0
П	0	0.5 ± 0.4
	нижняя литораль	верхняя литораль
С, О	9.5 ± 3.1	38.8 ± 13.8
НС	3.6 ± 2.1	28.3 ± 14.1
ПС	3.2 ± 1.5	0
Д	53.9 ± 14.1	32.7 ± 13.1
Г	19.0 ± 9.6	0
Х	10.9 ± 6.3	0.2 ± 0.2
П	0	0

Примечания. С, О – скоблильщики, обгрызатели, НС – неподвижные сестонофаги, ПС – подвижные сестонофаги, Д – собирающие детритофаги, Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги.

ростью осадконакопления, заиленностью грунта и характером его распределения в каждой из рассматриваемых нами лагун. Основные изменения видового разнообразия и трофической структуры макробентоса лагунных экосистем происходили главным образом в вертикальном направлении (от верхней литорали к средней, нижней и сублиторали) и в меньшей степени в продольном — от кутовых районов к мористым. Наиболее сходной видовой и трофической структурой в приливно-отливной полосе характеризовались макробентосные сообщества более отгороженных от моря лагун (лагуны Ермолинской губы и лагуны кута губы Кислой, расположенной рядом с Ершовским озером), а в сублиторали, наоборот, — сообщества менее отгороженных от моря лагун, имеющих более сильную связь с морем (лагунные экосистемы кутового района губы Кислой). Зависимость видового разнообразия и структуры макрофауны от соединения с морем хорошо согласуется и с результатами других исследований (Gravina et al., 1989; De Wit, 2011; Лабай и др., 2016). В более закрытых от моря лагунах, характеризующихся большей опресненностью и заиленностью осадков, наблюдалось большее распространение группы собирающих детритофагов (*Limecola balthica*, *Hydrobia ulvae*) (особенно в сублиторали и верхней литорали) и в меньшей степени — малоподвижных (*Mya arenaria*) и неподвижных (*Mytilus edulis*) сестонофагов (в средней и нижней литорали). Менее отгороженные от моря лагуны, находящиеся в районах большей гидродинамической активности водных масс с более стабильным солевым режимом водоема и менее заиленными осадками (особенно в литоральных местообитаниях), характеризовались большим распространением трофической группы скоблильщиков-обгрызателей (литорины), грунтоедов (*Arenicola marina*), подвижных сестонофагов (*Astarte montagui*, *Mya arenaria*) и хищников (*Nereimyra punctata*, *Cryptonatica affinis*, *Micronephthys minuta*, *Harmothoe imbricata*, *Amphiporus lactifloreus*). Надо отметить, что в эстуарии реки Черной, еще более удаленном и отгороженном от моря (нижними и верхними порогами), с изменчивым солевым режимом, на большей части дна доминировали виды, собирающие детрит с поверхности грунта, особенно в сильно опресненном солончатом районе эстуария, где преобладали мелкие детритоядные виды организмов (олигохеты, хирономиды и *Hydrobia ulvae*) (Столяров, 2012, 2017).

Таким образом, можно предположить, что по мере зарегулирования лагун и соответственно уменьшения их связи с морем и увеличения заиленности грунта и опресненности наблюдается уменьшение разнообразия трофических групп и постепенное увеличение значения видов с детритным типом питания.

В заключение надо отметить относительное сходство трофической структуры макробентоса всех рассмотренных нами лагунных экосистем, где в основном преобладали беспозвоночные животные с детритным типом питания. Такие экосистемы в значительной степени находятся под влиянием углеродной нагрузки и солёности, что способствует формированию (особенно в их кутовых районах) преимущественно комплекса видов детритофагов-собираателей с высокой экологической пластичностью, способных выдерживать широкий диапазон изменений факторов среды.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №18-04-00206а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бергер В.Я., 2007. Продукционный потенциал Белого моря // Исследования фауны морей. Т. 60 (68). СПб.: ЗИН РАН. 292 с.
- Бурковский И.В., 2006. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Товарищество научных изданий КМК. 285 с.
- Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота — изменения на фоне трансгрессии берегов, 2016. Труды Беломорской биостанции МГУ. Т.12 / Под общ. ред. Мокиевского В.О., Исаченко А.И., Дгебуадзе П.Ю., Цетлина А.Б. М.: Товарищество научных изданий КМК. 243 с.
- Лабай В.С., 2015. Видовой состав макрозообентоса лагун о. Сахалин // Известия ТИНРО. Т. 183. С. 125–144.
- Лабай В.С., Курилова Н.В., Штилько Т.С., 2016. Сезонная изменчивость макрозообентоса в лагуне с периодической связью с морем (озеро Птичьё, южный Сахалин) // Зоологический журнал. Т. 95. № 5. С. 524–539.
- Лисицын А.П., 2008. Маргинальные фильтры и биофильтры мирового океана // Океанология на старте 21 века. М.: Наука. С. 159–224.
- Сафьянов Г.А., 1987. Эстуарии. М.: Мысль. 190 с.
- Столяров А.П., 2012. Структурно-функциональная организация эстуарных экосистем Белого моря: прототипическая модель // Успехи современной биологии. Т. 132. № 4. С. 354–369.
- Столяров А.П., 2013. Особенности структурной организации сообщества макробентоса в эстуарных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Успехи современной биологии. Т. 133. № 2. С. 191–208.
- Столяров А.П., 2017. Эстуарные экосистемы Белого моря. Владимир: Калейдоскоп. 360 с.
- Столяров А.П., 2017. Особенности структуры и тенденции изменений сообщества макробентоса лагунной экосистемы Ермолинской губы (Кандалакшский залив, Белое море) // Зоологический журнал. Т. 96. № 4. С. 383–399.
- Столяров А.П., Мардашова М.В., 2017. Особенности структуры и разнообразия сообществ макробентоса

- в прибрежных лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 122. Вып. 3. С. 18–27.
- Хлебович В.В.*, 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука. 236 с.
- Хлебович В.В.*, 2012. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). Санкт-Петербург: ЗИН РАН. 143 с.
- Хлебович В.В.*, 2015. Прикладные аспекты концепции критической солености // Успехи современной биологии. Т. 135. № 3. С. 272–278.
- Basset A., Abbiati M.*, 2004. Challenges to transitional water monitoring: ecological descriptors and scales // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. V. 14. S. 1–3.
- De Wit R.*, 2011. Biodiversity of Coastal Lagoon Ecosystems and Their Vulnerability to Global Change // Ecosystems Biodiversity. *Grillo O., Venore G.* (Ed.). In Tech. Janeza, Croatia. Chapter 2. P. 29–40.
- Dennison W.C., Thomas J.E., Cain C.J., Carruthers T.J.B., Hall M.R., et al.*, 2009. Shifting Sands: Environmental and cultural change in Maryland's Coastal Bays. IAN Press Cambridge MD. 396 p.
- Esteves F.A., Caliman A., Santangelo J.M., Guariento R.D., Farjalla V.F., Bozelli R.L.*, 2008. Neotropical coastal lagoons: An appraisal of their biodiversity, functioning, threats and conservation management // Brazilian Journal of Biology. V. 68 (4). P. 967–981.
- Gravina M.F., Ardizzone G.D., Scaletta F., Chimenez C.*, 1989. Descriptive analysis and classification of benthic communities in some Mediterranean coastal lagoons (Central Italy) // Marine Ecology. V. 10. № 2. P. 141–166.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P. D.*, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4 (1). 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Kjerfve B., Magill K.E.*, 1989. Geographic and hydrodynamic characteristics of shallow coastal lagoons // Marine Geology. V. 88. P. 187–199.
- Montagna P.A., Palmer T.A., Pollack J.B.*, 2013. Hydrological Changes and Estuarine Dynamics // Springer Briefs in Environmental Science. V. 8. 94 p.
- Shannon C.E.*, 1948. The mathematical theory of communication // Bell System Technical Journal. V. 27. P. 379–423, 623–656.

SPECIES DIVERSITY AND TROPHIC STRUCTURE OF MACROBENTHOS COMMUNITIES IN LAGOON ECOSYSTEMS (KANDALAKSHA BAY, WHITE SEA)

A. P. Stolyarov*

Lomonosov Moscow State University, Department of Biology, Moscow 119234, Russia

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

The species, spatial and trophic structures of macrobenthos in several lagoon ecosystems (Kandalaksha Bay, White Sea) were studied. The main changes in species diversity and trophic structure were observed at the mareographic level, from the upper littoral to the middle and lower littoral, and then to the sublittoral. The most similar species and trophic structures in the tidal strip were characterized by macrobenthic communities of lagoons more strongly fenced off from the sea (lagoons of the Ermolinskaya Bay and those in the inner part of Kislaya Bay located near Lake Ershovskaya), while in the sublittoral, in contrast, this concerned the macrobenthic communities of the lagoons more exposed to and showing a greater connection with the sea (lagoon ecosystems in the inner part of Kislaya Bay). As the lagoons' connection with the sea drops and, accordingly, as the rate of sedimentation, the siltation of sediments and water desalination grow, there is a decrease observed in the diversity of trophic groups and a gradual increase of the number of detritofagous species.

Keywords: lagoon ecosystems, macrobenthos, species diversity, trophic structure, White Sea