

УДК 574.5 (282.05+289)
DOI: 10.26456/vtbio211

ЛАГУННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ: ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОЙ, ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ МАКРОБЕНТОСА (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

А.П. Столяров

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва

Изучены видовое разнообразие, пространственная и трофическая структура макробентосных сообществ сублиторали и нижних горизонтов литорали в 5-ти лагунных экосистемах Кандалакшского залива Белого моря. Всего в исследованных экосистемах было обнаружено 52 вида бентосных беспозвоночных животных и 6 видов морских трав и водорослей. В сублиторали наибольшим видовым разнообразием, общей плотностью и биомассой макробентоса характеризуется наиболее открытая к морю лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы, а наименьшим – наиболее закрытая и заиленная лагуна Никольской губы, где преобладали солоноватоводные и морские эвригалинные виды. Промежуточное положение занимали лагуна Ермолинской губы, лагуна, расположенная рядом с Ершовским озером и лагуна на Зеленом мысу. В нижней литорали общие показатели структуры сообщества макробентоса (общая плотность, биомасса и в меньшей степени видовое разнообразие) в отличие от сублиторали увеличивались от менее зарегулированных и открытых экосистем к более закрытым системам. Исключением является лагуна Никольской губы, значительное заиление которой приводит к существенному уменьшению видового разнообразия и снижению общей плотности и биомассы сообщества макробентоса.

***Ключевые слова:** лагунные экосистемы, макробентос, видовое разнообразие, пространственная и трофическая структура.*

Введение. Прибрежные лагуны в геологическом времени являются неустойчивыми экосистемами. В течение относительно короткого временного периода они могут менять свою форму и размеры под воздействием климатических изменений, приливно-отливных явлений, процессов изменений гидрологических и солевых условий водоема, а также влияния антропогенных факторов (Kjerfve, 1994; Esteves et al., 2008; Basset et al., 2013; Лабай и др., 2014; Angus, 2017; Stolyarov, 2017, 2019). Прибрежные лагуны относятся в основном к высокопродуктивным, динамичным и переходным экосистемам (от

морских к солоноватоводным и пресноводным), которые отличаются условиями осадконакопления, характером грунта, соленостью, а также развитием своеобразных сообществ живых организмов (Хлебович, 2012; Бурковский, 2006; De Wit, 2011; Montagna et al., 2013; Лабай и др., 2014; Лабай, 2015; Khlebovich, 2015; Комплексные исследования Бабьего моря..., 2016; Столяров, 2013, 2017).

Цель настоящей работы состояла в изучении особенностей видового разнообразия, пространственного распределения и трофической структуры макробентоса сублиторали и нижнего горизонта литорали в пяти лагунных экосистемах Белого моря. Ранее было проведено исследование макробентоса в нескольких лагунах (Столяров, Мардашова, 2017, Stolyarov, 2019). В этой работе были дополнительно изучены две лагуны с различной степенью изолированности от моря, что позволило более детально и полно проанализировать закономерности видовой, пространственной и трофической структуры макробентоса этих уникальных и сложных объектов. Макробентос является одним из важнейших элементов биоразнообразия и играет важную роль в процессах функционирования лагунных экосистем через биотурбацию донных отложений, трофические связи, интенсификацию биогеохимических циклов (Kristensen et al., 2014; Morais et al., 2016), поэтому его изучение является актуальным и важным с точки зрения биомониторинга и понимания общих процессов развития этих уникальных объектов.

Методика. Исследование макробентоса в прибрежных экосистемах лагунного типа проводили летом 2013-2016, 2018 и 2019 гг. в районе ББС МГУ (рис. 1).

В Никольской губе пробы отбирали с 24 станций (11 в нижней литорали и 13 в сублиторали), в Ермолинской губе – с 17 станций (6 в нижней литорали и 11 в сублиторали), в лагуне, расположенной в самом куту Кислой губы возле Ершовского озера, – с 13 станций (6 и 7, соответственно), а в небольшой лагуне на выходе из кутовой области за верхними порогами – с 14 (6 и 8, соответственно). В лагуне на Зеленом мысу было отобрано 20 сублиторальных проб. Пробы брались последовательно от кутовых участков исследуемых водоемов в сторону мористых районов, включая нижнюю литораль и сублитораль.

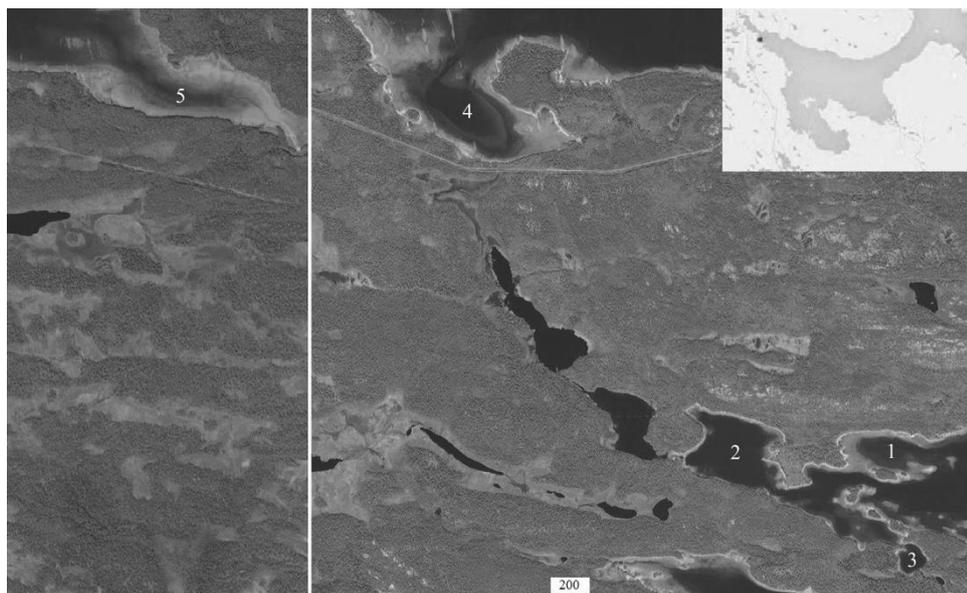


Рис. 1. Карта-схема района исследования. 1 – лагуна на выходе из кутовой области Кислой губы, 2 – лагуна кутовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером, 3 – лагуна на Зеленом мысу, 4 – лагуна Ермолинской губы, 5 – лагуна Никольской губы

В нижней литорали 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, собирали 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. Иногда 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 м^2 . Грунт промывали на сите с ячейей 1 мм.

Пробы просматривались прижизненно в лаборатории. Для расчета биомассы определяли сырой вес организмов. Параллельно со сбором гидробиологического материала измеряли важнейшие параметры среды: соленость (с помощью кондуктометра) на малой (конец отлива – начало прилива) и полной (конец прилива – начало отлива) воде, а также в придонном слое, характер грунта (визуально на

четыре категории: ил, песчаный ил, илистый песок, песок), pH и Eh среды, глубину в сублиторали с помощью маркированного конца с якорем.

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

Для оценки сходства сообществ, формирующихся на разных станциях (количественные данные), проводили кластерный анализ методом среднего присоединения на основе матриц сходства Пианки (Pianka, 1974):

$$a_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^S P_{ik} \times P_{jk}}{\sqrt{\sum_{k=1}^S P_{ik}^2 \times P_{jk}^2}},$$

где P_{ik} , P_{jk} – доля k -го вида для станций i и j , S – число видов.

Этот индекс мало чувствителен к различиям по редким признакам, что позволяет нивелировать влияние "хвоста" случайных видов.

Для выбора приемлемой степени дробности полученных кластеров использовался критерий "значимого сходства", который рассчитывается как верхняя 95 % доверительная граница среднего сходства.

Статистический анализ данных был проведен с помощью пакетов прикладных программ PAST ver. 3.24 (Hammer et al., 2001) и MS Excel 2010.

Результаты и обсуждение.

Абиотические условия и характеристика районов исследования. Исследования проводили в пяти лагунах, две из которых расположены в Ругозерской губе, а три в кутовой области Кислой губы. Губа Кислая расположена в 2,5 км от ББС МГУ и имеет хорошее сообщение с морем (рис. 1). В куту губы расположены три лагуны, отделенные от основной акватории порогами, что затрудняет их водообмен с внешней акваторией. Одна лагуна расположена ближе к выходу из кутовой области (1), другая – в самом куту губы и связана с Ершовским озером узкой перемычкой (2), а третья – между ними на Зеленом мысу (3) и отделена от основного бассейна своим мелководным порогом, который полностью перекрывает лагуну при отливе на малой воде. Лагунные экосистемы Никольской (5) и Ермолинской (4) губ расположены севернее вышеперечисленных и отделены от основного бассейна мелководными порогами, косами, лудами и мелкими островами (рис. 1). Никольская губа более вытянутая по сравнению с Ермолинской, больше напоминает эстуарное русло небольшой речки и почти так же заилена. Лагунная экосистема Ермолинской губы расположена восточнее губы

Никольской в 2,5 км от нее. Исследованные экосистемы были примерно одинакового размера (500-600 м) и одинаковой глубины (максимальные глубины 3-5 м). Сублитораль всех лагун была представлена в основном илами или песчанистыми илами. Наиболее заиленными были осадки Никольской и Ермолинской губ и лагуны на Зеленом мысу чаще с значительным содержанием детрита (много полуразложившихся морских трав и водорослей – зостера и фукусы) и запахом сероводорода. Наименее – лагуны, расположенные в кутовой области Кислой губы (в самом куту возле Ершовского озера и на выходе из нее), осадки которых были представлены в основном песчанистыми илами и илистыми песками. Надо отметить, что литораль этих водоемов также несколько различалась: в Ермолинской и Никольской губах она была самой пологой, широкой и 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 – уже предыдущих и характеризовалась в основном мелкозернистыми илистыми песками. В лагуне на Зеленом мысу в силу ее значительной отгороженности от моря литораль была наиболее узкой. Соленость придонной воды во всех лагунах в период взятия проб (июль - сентябрь) была высокой (22-25 ‰), за исключением района кутовой лагуны, примыкающей к Ершовскому озеру, где она снижалась до 15 ‰.

Видовой состав и общие показатели структуры сообщества. Всего в исследованных экосистемах было встречено 52 вида зообентосных животных и 6 видов морских трав и водорослей (табл. 1).

При этом наибольшего разнообразия достигали полихеты (19 видов), моллюски (10 видов брюхоногих и 5 видов двустворчатых) и ракообразные (6 видов), меньше было встречено иглокожих (1 вид) и асцидий (1 вид). Значительную роль в сообществе макрзообентоса играли солоноватоводные олигохеты (2 вида) и хирономиды (3 вида), что может свидетельствовать о некотором опреснении этих водоемов (табл. 1). Морские водоросли (*Fucus vesiculosus*, *Cladophora sericea*) и морская трава *Zostera marina* преимущественное развитие получали в нижней литорали и меньшее – в сублиторали. Надо отметить большее развитие зоостеры и макрофитов в Ермолинской губе и меньшее в районе губы Кислой (особенно в лагуне, расположенной на выходе из кутовой области) (табл. 1). Промежуточное положение занимали лагуны Никольской губы и на Зеленом мысу.

Таблица 1

Список видов макробентоса, встреченных в бентали (сублитораль и нижняя литораль) в различных лагунных экосистемах Белого моря (Кандалакшский залив) летом 2013, 2014, 2015, 2016, 2018 и 2019 гг.

Макробентос	Лагуна Никольской губы		Лагуна Ермолинской губы		Лагуна кутовой области возле Ершовского озера		Лагуна, расположенная на выходе из кутовой		Лагуна на Зеленом мысу	Тип питания
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	
Зообентос:										
кл. Polychaeta										
1. <i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	+	-	-	-	+	-	+	X
2. <i>Nereimyra punctata</i> (Müller, 1788)	+	+	+	-	+	-	+	+	-	X
3. <i>Pygospio elegans</i> Claparede, 1863	-	-	+	+	-	-	+	-	-	Д
4. <i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	-	+	+	+	+	+	-	Г
5. <i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	+	+	-	+	-	+	+	Г
6. <i>Alitta (Nereis) virens</i> M. Sars, 1835	+	+	-	-	-	-	-	-	-	X
7. <i>Eteone longa</i> (Fabricius, 1780)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	X
8. <i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg, 1836)	-	-	-	+	-	-	-	-	+	ПС
9. <i>Micronephthys minuta</i> (Theel, 1879)	+	-	+	-	+	-	+	+	-	X
10. <i>Terebellides stroemi</i> Sars, 1835	-	-	-	+	+	-	+	-	-	Д
11. <i>Pectinaria hyperborea</i> (Malmgren, 1866)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	Д
12. <i>Pectinaria koreni</i> (Malmgren, 1866)	+	-	-	-	+	-	+	-	+	Д
13. <i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	Д
14. <i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	-	+	+	-	+	-	+	X
15. <i>Phyllodoce citrina</i> Malmgren, 1865	-	-	-	-	-	-	+	-	-	X
16. <i>Polydora ciliata</i> (Johnston, 1838)	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Д
17. <i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Д
18. <i>Pholoe minuta</i> (Fabricius, 1780)	-	-	-	-	-	-	+	-	+	X
19. <i>Sabellides octocirrata</i> (M. Sars, 1835)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	Д
Кл. Enteropneusta										
20. <i>Saccoglossus mereschkowskii</i> Wagner, 1885	-	-	-	-	+	-	-	-	-	Г
кл. Oligochaeta										
21. <i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem, 1855)	+	+	+	+	-	+	+	+	+	Д
22. <i>Paranais litoralis</i> (Müller, 1780)	-	+	-	+	-	-	-	-	-	Д
кл. Gastropoda										
23. <i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant, 1777)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Д
24. <i>Cylichna alba</i> (Brown, 1827)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	X
25. <i>Littorina littorea</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	+	-	+	+	+	-	СО
26. <i>Littorina obtusata</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	СО
27. <i>Littorina saxatilis</i> (Olivi, 1792)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	СО

28. <i>Buccinum undatum</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	+	-	-	-	-	-	X
29. <i>Onoba aculeus</i> (Gould, 1841)	-	-	+	+	-	-	-	-	-	СО
30. <i>Lacuna neritoidea</i> Gould, 1840	-	-	-	+	-	-	-	-	-	СО
31. <i>Cylichnoides occultus</i> (Mighels & C.B. Adams, 1842)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	X
32. <i>Cryptonatica affinis</i> (Gmelin, 1791) кл. Bivalvia	-	-	-	-	-	-	+	-	-	X
33. <i>Mytilus edulis</i> Linnaeus, 1758	+	-	+	+	+	+	-	+	+	НС
34. <i>Macoma balthica</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Д
35. <i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	+	+	+	-	+	+	ПС
36. <i>Musculus discors</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	ПС
37. <i>Astarte montagui</i> (Dillwyn, 1817) кл. Crustacea	-	-	-	-	+	-	-	-	-	ПС
38. <i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg, 1852	+	-	-	-	-	-	-	-	-	П
39. <i>Pontoporeia femorata</i> Krøyer, 1842	-	-	+	-	+	-	+	-	-	Д
40. <i>Crassikorophium bonellii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	-	+	+	-	-	-	-	-	+	ПС
41. <i>Jaera albifrons</i> Leach, 1814	-	-	-	-	-	-	-	+	-	Д
42. <i>Caprella linearis</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	X
43. <i>Atylus carinatus</i> (Fabricius, 1793) Кл. Asteroidea	-	-	+	-	-	-	-	-	-	П
44. <i>Asterias rubens</i> Linnaeus, 1758 Кл. Ascidiacea	-	-	-	-	-	+	+	+	-	X
45. <i>Molgula griffithsii</i> (MacLeay, 1825) кл. Insecta	-	-	-	-	-	-	+	-	+	НС
46. <i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker, 1856	+	-	+	+	+	+	-	+	-	Д
47. <i>Chironomus salinarius</i>	-	+	+	+	-	+	-	+	+	Д
48. <i>Orthocladius saxicola</i> Kieffer, 1911 тип Nemathelminthes	-	-	-	-	-	-	-	-	+	Д
49. <i>Priapulus caudatus</i> Lamark, 1816	+	+	-	+	-	-	-	-	-	П
50. <i>Halicryptus spinulosus</i> von Siebold, 1849 тип Nemertini	-	-	+	+	-	-	-	-	-	П
51. <i>Amphiporus lactifloreus</i> (Johnston, 1828)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	X
52. <i>Lineus gesserensis</i> (O. F. Müller, 1774)	+	-	-	-	+	+	-	-	+	X
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>Chorda tomentosa</i> Lyngbye, 1819	+	-	+	-	-	-	-	-	-	
5. <i>Fucus distichus</i> Linnaeus, 1767	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
6. <i>Aster tripolium</i> (Linnaeus, 1753)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	

Примечание: "+" – наличие вида, "-" – вид не найден. 1 – сублитораль, 2 – нижняя литораль. С, О – скоблильщики, обгрызатели, НС – неподвижные сестонофаги, ПС – подвижные сестонофаги, Д – собирающие детритофаги (поверхностные детритофаги), Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги. Указан преобладающий тип питания.

В лагуне рядом с Ершовским озером было обнаружено 17 видов беспозвоночных животных в сублиторали и 16 видов в нижней

литорали (всего 25 видов зообентосных организмов), в лагуне, расположенной немного мористее на выходе из кутового района губы Кислой, – 21 вид в сублиторали и 15 видов в нижней литорали (всего 28 видов), в лагунной экосистеме Ермолинской губы было найдено 21 вид в сублиторали и 22 вида в нижней литорали (всего 30), в Никольской губе – 16 в сублиторали и 14 в нижней литорали (всего 20 видов), а в лагуне на Зеленом мысу – 20 сублиторальных видов (табл. 1). Таким образом, в лагунах было встречено примерно одинаковое количество видов, за исключением самой кутовой лагуны, где число видов в сублиторали было немного меньше, а также в Никольской губе (в сублиторали и в нижней литорали) вероятно, вследствие их большей опресненности и/или заиленности (табл. 1). Надо отметить, что во всех исследованных лагунах в сублиторали преобладал литорально-сублиторальный комплекс видов. Однако, чем больше была связь лагуны с морем и чем ближе к морской акватории она была расположена, тем больше наблюдалось морских менее эвригалинных видов (в основном полихет, иглокожих, асцидий) (табл. 1). С другой стороны, чем сильнее была изолирована лагуна и, соответственно, чем меньше была ее связь с морем и чем больше она была подвержена опреснению и заилению, тем больше было встречено солоноватоводных и морских эвригалинных видов и меньше обнаружено морских менее эвригалинных видов. В этом ряду наименее изолированной и, соответственно, менее опресненной и заиленной была лагуна, расположенная на выходе из кутового района губы Кислой; более изолированными были: лагуна кутовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером, лагуна Ермолинской губы и особенно лагуны Никольской губы и Зеленого мыса.

Интегральные показатели структуры сообщества макробентоса (видовое разнообразие, общая плотность, общая биомасса) исследованных экосистем преимущественно уменьшались от нижней литорали к сублиторали (табл. 2).

Снижение общих показателей структуры сообщества в сублиторали вызвано значительным заилением этих водоемов и, как следствие, уменьшением плотности популяций или отсутствием видов, характерных для нижней литорали (*Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *Mya arenaria*, *Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Arenicola marina*) при доминировании комплекса менее многочисленных и в основном менее эвригалинных видов (*Macoma balthica*, *Littorina littorea*, *Nereimyra punctatata*, *Capitella capitata*, *Phyllodoce maculata*, *Harmothoe imbricata*, *Arenicola marina*, *Crassicorophium bonnelli*, *Terebellides stroemi*, *Pectinaria koreni*, *Molgula griffithsii*).

Таблица 2

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

Интегральные показатели структуры сообщества	Районы исследования	
	Лагуна Никольской губы	Лагуна Ермолинской губы
S N , экз./м ² B , г/м ² H_N	Сублитораль 3.8*±0.5** 569±98 24.7±7.0 1.4±0.2	Сублитораль 5.5*±0.7** 2074±869 45±14 1.5±0.2
	Нижняя литораль 6.0±0.7 4244±1956 170±97 1.5±0.2	Нижняя литораль 9.0±1.5 9571±2017 2908±2567 1.1±0.3
S N , экз./м ² B , г/м ² H_N	Лагуна, расположенная в кутовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером	Лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы
	Сублитораль 5.2±0.8 1046±282 104±50 1.8±0.3	Сублитораль 8.5±0.9 2450±359 127±26 2.1±0.2
S N , экз./м ² B , г/м ² H_N	Нижняя литораль 8.5±0.7 16309±2313 1176±379 1.0±0.2	Нижняя литораль 8.8±0.3 9526±4294 113±14 1.6±0.4
S N , экз./м ² B , г/м ² H_N	Лагуна на Зеленом мысу	
	Сублитораль 5.6±0.6 4164±686 79.5±25.1 1.6±1.1	

Примечание. * – среднее, ** – стандартная ошибка. S – число видов, N – общая плотность, B – общая биомасса, H_N – индекс Шеннона по плотности популяций.

В сублиторали наибольшим разнообразием, общей плотностью и биомассой видовых популяций характеризуется лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы, а наименьшим – лагуна Никольской губы (наиболее заиленная), промежуточные положения занимали лагуна Ермолинской губы, лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой, и лагуна на Зеленом мысу (табл. 2). В лагуне, расположенной на выходе из кутовой области, в отличие от остальных экосистем больше было встречено морских менее эвригалинных видов – *Pectinaria koreni*, *Phyllodoce citrina*, *Sabellides octocirrata*, *Cryptonatica affinis*, *Caprella linearis*, *Molgula griffithsii* и др., а в более отгороженных от моря лагунах – солоноватоводных и морских эвригалинных видов (*Macoma balthica*, *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Chironomus salinarius* и др.) с тенденцией к увеличению по мере большего зарегулирования и соответственно заиления и опреснения.

В нижней литорали общие показатели структуры сообщества макробентоса (общая плотность, биомасса и в меньшей степени видовое разнообразие) в отличие от сублиторали увеличивались 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 рядом с Ершовским озером, лагуна Ермолинской губы) (табл. 2). Надо отметить, что значительное зарегулирование и, как следствие, значительное заиление губы Никольская приводит к существенному уменьшению видового разнообразия и снижению общей плотности и биомассы сообщества макробентоса (табл. 2).

Пространственная структура сообществ (сходство станций). При анализе дендрограмм сходства макробентосных сообществ нижней литорали и сублиторали (на основе индекса Пианки по средним показателям биомассы популяций) исследованных лагунных экосистем выявилось высокое сходство сублиторальных сообществ макробентоса 4-х лагун (1, 2, 3, 4) и сообщества нижней литорали лагуны, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой (6), а также сообществ нижней литорали кутовой лагуны рядом с Ершовским озером и лагуны Ермолинской губы (7 и 8) и сублиторального макробентоса Никольской губы (5) при низком сходстве этих двух групп (в основном сублиторальных и литоральных сообществ) между собой (рис. 2).

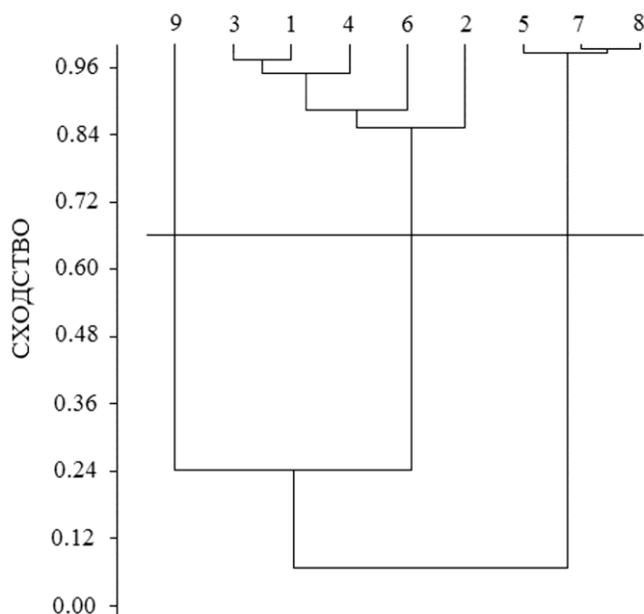


Рис. 2. Дендрограмма сходства сообществ по биомассе макробентоса (индекс Пианки). 1, 6 – сообщество сублиторали (1) и нижней литорали (6) лагуны, расположенной на выходе из кутовой области Кислой губы, 2, 7 – сообщество сублиторали (2) и нижней литорали (7) кутовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером, 4, 8 – сообщество сублиторали (4) и нижней литорали (8) лагуны Ермолинской губы, 5, 9 – сообщество сублиторали (5) и нижней литорали (9) лагуны Никольской губы, 3 – сообщество сублиторали лагуны на Зеленом мысу. Горизонтальной линией показан уровень значимого сходства

Сообщество нижней литорали Никольской губы (9) с обедненной макрофауной характеризовалось низким сходством с остальными сообществами макробентоса (рис. 2). Сублиторальное сообщество Никольской губы (5), в значительной степени представленное литоральными видами (моллюсками *Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Mytilus edulis*, полихетами *Scoloplos armiger*, олигохетами *Tubificoides benedeni*), было более сходным по видовому составу с литоральными сообществами исследованных лагунных экосистем, чем с сублиторальными сообществами (рис. 2, табл. 1). В то время как сообщество макробентоса нижней литорали лагуны, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой (6), было более сходным с сублиторальными сообществами (рис. 2).

Таким образом, проведенный кластерный анализ свидетельствует о различиях в видовом составе и структуре литоральных и сублиторальных сообществ макробентоса, а также об отличиях макробентосных сообществ лагунных экосистем с различным водообменом с внешней акваторией.

Трофическая структура сообщества. Трофическая структура сублиторальных сообществ характеризуется сходной структурой – везде преобладали собирающие детритофаги (*Macoma balhica*, *Pectinaria koreni*, *Pontoporeia femorata*, *Terebellides stroemi*, *Hydrobia ulvae*) с тенденцией к увеличению от более открытых лагун (лагуны кутовой области Кислой губы: возле Ершовского озера и на выходе из кутовой области) к более отгороженным от моря лагунам (лагуны Ермолинской губы, Никольской губы и Зеленого мыса) (табл. 3).

Таблица 3

Трофическая структура сообщества макрозообентоса в различных лагунных экосистемах Белого моря (Кандалакшский залив)

Трофические группы	Районы исследования	Районы исследования
	Лагуна Никольской губы	Лагуна Ермолинской губы
	Сублитораль	Сублитораль
С,О (%)	0	0
НС (%)	0	3.8±1.9
ПС (%)	0	1.0±0.9
Д (%)	63.6±11.6	64.1±8.8
Г (%)	1.8±1.5	1.1±0.8
Х (%)	31.8±11.3	24.8±9.6
П (%)	2.8±1.8	5.2±4.9
	Нижняя литораль	Нижняя литораль
С,О (%)	10.0±5.4	23.8±10.3
НС (%)	16.5±8.9	53.3±12.1
ПС (%)	0.3±0.2	0
Д (%)	52.3±11.7	22.4±7.0
Г (%)	1.0±0.6	0.1±0.1
Х (%)	19.9±10.4	0.3±0.2
П (%)	0.1±0.1	0.1±0.1
	Лагуна, расположенная в кутовой области Кислой губы возле Ершовского озера	Лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы
С,О (%)	Сублитораль 0	Сублитораль 8.2±8.2

НС (%)	0.3±0.3	6.6±6.6
ПС (%)	21.1±13.8	0
Д (%)	46.9±14.4	57.2±13.2
Г (%)	17.5±11.6	11.5±7.8
Х (%)	14.1±8.2	16.5±9.3
П (%)	0	0
	Нижняя литораль	Нижняя литораль
С,О (%)	2.1±1.1	9.5±3.1
НС (%)	68.0±12.9	3.6±2.1
ПС (%)	11.4±7.0	3.2±1.5
Д (%)	17.0±7.0	53.9±14.1
Г (%)	0.2±0.2	19.0±9.6
Х (%)	1.3±0.8	10.9±6.3
П (%)	0	0
	Лагуна на Зеленом мысу	
	Сублитораль	
С,О (%)	0	
НС (%)	1.1±0.7	
ПС (%)	0.9±0.7	
Д (%)	94±4	
Г (%)	3.7±3.7	
Х (%)	0.1±0.08	
П (%)	0	

Примечание. С, О – скоблильщики, обгрызатели, НС – неподвижные сестонофаги, ПС – подвижные сестонофаги, Д – собирающие детритофаги, Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги. % – % от общей биомассы сообщества.

При этом в значительно отгороженной от моря лагуне на Зеленом мысу группировка собирающих детритофагов (*M. balthica*, *H. ulvae*) достигала 94%, а в лагунах Ермолинской и Никольской губ – 64% (табл. 3).

В нижней литорали, более подверженной приливно-отливному воздействию по сравнению с сублиторалью, больше было встречено неподвижных (*Mytilus edulis*) и малоподвижных (*Mya arenaria*), сестонофагов, а также скоблильщиков-обгрызателей (*Littorina littorea*) с тенденцией к увеличению группы неподвижных сестонофагов (*Mytilus edulis*) в сторону умеренно отгороженных от моря лагун (лагуна возле Ершовского озера и лагуна Ермолинской губы) (табл. 3). В наиболее открытой лагуне на выходе из кутовой области Кислой губы в нижней литорали в основном доминировали собирающие детритофаги (*M. balthica*, *H. ulvae*) и грунтоеды (*Arenicola marina*) (популяция неподвижных сестонофагов *M. edulis* на выходе из лагуны слабо представлена по причине сильного прибоя и подвижности

грунта). В более закрытой от морского прибоя и течений лагуне Никольской губы преобладали в основном мелкие детритофаги *H. ulvae*, *Paranais litoralis* и *M. balthica* по причине значительного заиления водоема (табл. 3).

Заключение. В исследованных лагунных экосистемах было встречено 52 вида зообентосных животных и 6 видов морских трав и водорослей. Наибольшего видового разнообразия достигали полихеты (19 видов), моллюски (10 видов брюхоногих и 5 видов двустворчатых) и ракообразные (6 видов). Значительную роль в сообществе макробентоса играли солоноватоводные олигохеты (2 вида) и хирономиды (3 вида). В сублиторали наибольшим разнообразием, общей плотностью и биомассой видовых популяций характеризуется лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы, где больше было встречено морских менее эвригаллиных видов – *Pectinaria koreni*, *Phyllodoce citrina*, *Sabellides octocirrata*, *Cryptonatica affinis*, *Caprella linearis*, *Molgula griffithsii*, а самыми низкими показателями характеризуется лагуна Никольской губы, где преобладали солоноватоводные и морские эвригаллиные виды (*Macoma balthica*, *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Chironomus salinarius*). Промежуточное положение занимали лагуны Ермолинской губы, кутовой области Кислой губы возле Ершовского озера и на Зеленом мысу. В нижней литорали приливно-отливной полосы общие показатели структуры сообщества макробентоса (общая плотность, биомасса и в меньшей степени видовое разнообразие) в отличие от сублиторали увеличивались от менее зарегулированных и открытых экосистем (лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы) к более зарегулированным и закрытым системам (кутовая лагуна губы Кислой рядом с Ершовским озером, лагуна Ермолинской губы). Значительное заиление губы Никольская приводит к существенному уменьшению видового разнообразия и снижению общей плотности и биомассы сообщества макробентоса. Т.е. общие показатели структуры сообщества макробентоса в нижней литорали увеличиваются от открытых лагун к более закрытым до определенного предела; значительное зарегулирование лагуны приводит к сильному ее заилению или опреснению, что способствует снижению видового разнообразия, общей плотности и биомассы сообщества. Проведенный кластерный анализ свидетельствует о различиях в видовом разнообразии и структуре литоральных и сублиторальных сообществ макробентоса, а также об отличиях макробентосных сообществ лагунных экосистем с различным водообменом с внешней акваторией. Трофическая структура макробентосных сообществ исследованных лагунных экосистем характеризуется сходной структурой – в

сублиторали преобладала группа собирающих детритофагов (*M.balhica*, *Pectinaria koreni*, *Pontoporea femorata*, *Terebellides stroemi*, *H.ulvae*) с тенденцией к увеличению от более открытых лагун (лагуны кутовой области Кислой губы: возле Ершовского озера и на выходе) к более отгороженным от моря лагунам (лагуны Ермолинской губы, Никольской губы и Зеленого мыса). В нижней литорали, более подверженной приливно-отливному воздействию по сравнению с сублиторалью, было встречено больше неподвижных (*Mytilus edulis*) и малоподвижных (*Mya arenaria*) сестонофагов, а также скоблильщико-обгрызателей (*Littorina littorea*) с тенденцией к увеличению группы неподвижных сестонофагов (*Mytilus edulis*) в сторону умеренно отгороженных от моря лагун.

Список литературы

- Бурковский И.В.* 2006. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во научн. изд. КМК. 285 с.
- Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов (Труды Беломорской биостанции МГУ. Т.12.). 2016 / под общ. ред. В.О. Мокиевского, А.И. Исаченко, П.Ю. Дгебуадзе, А.Б. Цетлина. М.: Т-во научн. изд. КМК. 243 с.
- Лабай В.С.* 2015. Видовой состав макрозообентоса лагун о. Сахалин // Известия ТИНРО. Т. 183. С. 125-144.
- Лабай В.С., Атаманова И.А., Заварзин Д.С., Мотылькова И.В., Мухаметова О.Н., Никитин В.Д.* 2014. Естественная история Сахалина и Курильских островов. Водоемы острова Сахалин: от лагун к озерам / Южно-Сахалинск: ГБУК «Сахалинский областной краеведческий музей». 208 с.
- Столяров А.П.* 2013. Особенности структурной организации сообщества макробентоса в эстуарных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Успехи соврем. биол. Т. 133. № 2. С. 191-208.
- Столяров А.П.* Эстуарные экосистемы Белого моря. Владимир. 2017. 360 с.
- Столяров А.П., Мардашова М.В.* 2017. Особенности структуры и разнообразие сообществ макробентоса в прибрежных лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Бюл. МОИП Отд. биол. Т. 122. № 3. С. 18-27.
- Хлебович В.В.* 2012. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). СПб: ЗИН РАН. 143 с.
- Angus S.* 2017. Scottish saline lagoons: Impacts and challenges of climate change // Estuar. Coast. Shelf Sci. V. 198. № B. P. 626-635.
- Basset A., Elliott M., West R.J., Wilson J.G.* 2013. Estuarine and lagoon biodiversity and their natural goods and services // Estuar. Coast. Shelf Sci. V. 132. P. 1-4.
- De Wit R.* 2011. Biodiversity of coastal lagoon ecosystems and their vulnerability to global change // Ecosystems Biodiversity / eds. O. Grillo, G. Venora. IntechOpen Publisher. P. 29-40.

- 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.
- Hammer Ø., Harper. D.A.T., Ryan P.D.* 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electron.* V. 4. № 1. P. 19.
- Khlebovich V. V.* 2015. Applied aspects of the concept of critical salinity // *Biology Bulletin Reviews*. V. 5. № 6. P. 562-567.
- Kjerfve B.* 1994. Coastal lagoons // *Coastal lagoon processes* / Ed. Kjerfve B. Elsevier Oceanography Series, Amsterdam. P. 1-8.
- Kristensen E., Delefosse M., Quintana C.O., Flindt M.R., Valdemarsen T.* 2014. Influence of benthic macrofauna community shifts on ecosystem functioning in shallow estuaries // *Frontiers in Marine Science*. 2014. V. 1. P.1-41.
- Montagna P.A., Palmer T.A., Pollack J.B.* 2013. Hydrological changes and estuarine dynamics. *SpringerBriefs in Environmental Science*. V. 8. N.Y.: Springer. 94 p.
- Morais G.C., Camargo M.G., Lana P.* 2016. Intertidal assemblage variation across a subtropical estuarine gradient: how good conceptual and empirical models are? // *Estuarine Coastal and Shelf Science*. V. 170. P.91-101.
- Pianka E.R.* 1974. Niche overlap and diffuse competition // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 71. P. 2141-2145.
- Shannon C.E.* 1948. The mathematical theory of communication // *Bell System Technical Journal*. V. 27. P. 379-423, 623-656.
- Stolyarov A.P.* 2017. Peculiarities of the structure of and trends in the macrobenthos community of the Ermolinskaya bay lagoon ecosystem, Kandalaksha bay, White Sea // *Biology Bulletin*. V. 44. № 9. P. 1019-1034.
- Stolyarov A.P.* 2019. Some features of the species, spatial, and trophic structure of macrobenthos in the lagoon systems of the Ermolinskaya and Nikol'skaya inlets (Kandalaksha bay, the White sea) // *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. V. 74. № 3. P. 176-182.

LAGOON ECOSYSTEMS: PECULIARITIES OF THE SPECIES, SPATIAL AND TROPHIC STRUCTURE OF MACROBENTHOS (KANDALAKSHA BAY, WHITE SEA)

A.P. Stolyarov

Lomonosov Moscow State University, Moscow

The species diversity, spatial and trophic structure of macrobenthos communities in the sublittoral and lower littoral horizons in five lagoon ecosystems of the Kandalaksha Bay of the White Sea have been studied. In total, 52 species of benthic invertebrates and 6 species of sea grasses and algae were found in the studied ecosystems. In the sublittoral zone, the highest species diversity, total density and biomass of macrobenthos is

characterized by the lagoon most open to the sea, located at the exit from the innermost area of Kislaya Bay. The lowest diversity is found in the most closed and silted lagoon of Nikolskaya Bay, where brackish water and marine euryhaline species predominated. The lagoon of the Ermolinskaya Bay, the lagoon located next to the Ershov Lake and the lagoon on Cape Verde hold an intermediate position. In the lower littoral zone, the general indicators of the structure of the macrobenthos community (total density, biomass, and, to a lesser extent, species diversity), in contrast to the sublittoral one, increased from less regulated and open ecosystems to more closed systems. An exception is the lagoon of Nikolskaya Bay, the significant siltation of which leads to a significant decrease in species diversity and a decrease in the total density and biomass of the macrobenthos community.

Keywords: *lagoon ecosystems, macrobenthos, species diversity, spatial and trophic structure.*

Об авторе

СТОЛЯРОВ Андрей Павлович – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры общей экологии и гидробиологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12; e-mail: macrobenthos@mail.ru.

Столяров А.П. Лагунные экосистемы: особенности видовой, пространственной и трофической структуры (Кандалакшский залив, Белое море) / А.П. Столяров // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 3(63). С. 53-69.