УДК 574.5 (282.05+289)

НАРУШЕНИЕ СТРУКТУРЫ БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ В ЭСТУАРНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

А. П. Столяров, И.В. Бурковский

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

Изучены видовое разнообразие, особенности структуры и нарушение структуры бентосных сообществ в нескольких эстуарных экосистемах Белого моря (Кандалакшский залив, Белое море). Установлено, что общие показатели структуры сообщества (видовое разнообразие, общая плотность и общая биомасса) макробентоса в основном увеличивались от кутовых опресненных районов эстуарных экосистем к мористым и от верхней литорали к нижней и сублиторали. Показано, что в эстуарных экосистемах вдоль продольной оси по мере увеличения солености воды наблюдается увеличение ABC-индексов от кутовых опресненных районов с низкими показателями и нарушенной структурой сообщества к морским с высокими значениями и ненарушенными нормальными сообществами.

***Ключевые слова**: эстуарные экосистемы, макробентос, структура, нарушение, Белое море.*

Введение. Эстуарные экосистемы относятся к неустойчивым и динамичным системам. Они характеризуются значительными изменениями абиотических факторов среды (солености, характера грунта, органического вещества, pH и Eh среды и др,), что отражается на видовом составе, разнообразии и структуре обитающих здесь сообществ живых организмов (Хлебович, 1974, 2015; Бурковский, 1992, 2006; De Wit, 2011; Бергер, 2007; Столяров, 2012, 2015, 2017). Очень часто эстуарные сообщества относят к низкообразным, олигомиксным и "сильно нарушенным" образованиям (Warwick, 1986; Craeymeersch, 1991). Оценить степень нарушенности структуры бентосных сообществ можно с помощью различных методов, в частности ABC-метода, который часто используется для тестирования экологического состояния донных сообществ. Этот метод основан на сравнении кумулятивных кривых численности и биомассы и исходит из того, что число видов и индивидуальная масса организмов увеличиваются с уменьшением стрессовой нагрузки, в то время как их численность уменьшается (Warwick, 1986). В стрессовых же условиях преобладают

олигомиксные сообщества мелких оппортунистов (главным образом полихет и олигохет) (Pearson, Rosenberg, 1978; Warwick, 1986).

В своем исследовании мы попытались проанализировать структурные изменения макробентосного сообщества (литорального и сублиторального) и степень ее нарушенности в нескольких эстуарных экосистемах Белого моря (Кандалакшский залив) (разного масштаба вдоль их продольной оси - от кутовых опресненных районов к морским по мере увеличения солености воды).

Материалы и методы исследования. Исследование проводили летом в 2014-2016 гг. в кутовой области Кислой губы (12 литоральных разрезов - по 3 станции на разрез: в верхней, средней и нижней литорали и 15 сублиторальных проб), в 2013, 2014 гг. в Ермолинской губе (6 литоральных разрезов и 9 сублиторальных проб). Дополнительно был использован материал, полученный ранее в 2009 г. в Ругозерской губе (5 разрезов), в эстуарии реки Черной в 2001, 2002 гг. (9-10 разрезов, включая сублитораль), в Лапшагиной губе (6 разрезов) в 2006 г., расположенных последовательно вдоль продольной оси эстуарных экосистем по мере увеличения солености воды в направлении от кутовых опресненных районов к морю, а также в губе Грязной (в 1998-1999 гг. на пяти площадках) и в ручье губы Грязной в июле 1997 г. на 24 станциях, начиная с верхней сублиторали, куда впадает ручей, и через каждые 20 м до соленого марша вблизи группы пресных ключей, откуда он начинается.

Параллельно со сбором гидробиологического материала измеряли важнейшие параметры среды: соленость на малой (конец отлива – начало прилива) и полной воде (конец прилива – начало отлива), гранулометрический состав грунта (просеиванием через ряд последовательных сит с размером ячеи 1; 0,5; 0,25; 0,1 мм), pH и Eh среды.

Для каждой станции были вычислены средние плотности и биомассы видовых популяций, а также индексы видового разнообразия Шеннона-Вивера (Shannon, Weaver, 1949).

Для анализа размерной структуры сообщества и степени ее нарушенности использовался ABC-метод (*abundance-biomass comparison method*) (Warwick, 1986; Warwick et al., 1987) и рассчитывался ABC-индекс (Meire, Dereu, 1990):

$$ABC = \sum_{i} (B_i - N_i) / W,$$

где B_i *и* N_i – накопленные %% биомассы и численности i первых по порядку видов, W – общее число видов.

Положительные значения индекса означают преобладание относительно крупных видов, отрицательное – относительно мелких,

близкие к 0 значения указывают на смешанную размерную структуру с доминированием как крупных, так и мелких форм организмов.

Видовой состав и общие показатели структуры сообщества. Всего было выявлено 81 вид беспозвоночных животных и 11 видов морских трав и водорослей. В составе зообентоса преобладали полихеты (28 видов), брюхоногие (12 видов) и двустворчатые (9 видов) моллюски, ракообразные (11 видов), солоноватоводные насекомые (9 видов) и олигохеты (5 видов), меньше было встречено морских иглокожих (1 вид) и асцидий (1 вид) (табл. 1). Полученные данные по качественному составу макробентоса свидетельствуют о менее морском характере фауны этих водоемов, что является, по-видимому, следствием их большей опресненности по сравнению с внешней акваторией.

Таблица 1

Список видов макробентоса, встреченных в эстуарных экосистемах губы Лапшагиной, Грязная, Ермолиской, Ругозерской, кутовых районов губы Кислой и реки Черной

Макробентос	Районы исследований							
Зообентос:	1	2	3	4	5	6	7	8
кл. Polychaeta								
1. *Harmothoe imbricata* (Linnaeus)	+	-	+	-	+	-	-	+
2. *Nereimyra punctata* (Müller)	-	-	-	-	+	-	+	+
3. *Pygospio elegans* Clapared	+	+	+	+	+	+	-	+
4. *Spio theeli* Soderstrom	+	-	+	-	-	-	-	-
5. *Marenzelleria arctia* (Chamberlin)	+	-	+	-	-	-	-	-
6. *Polydora quadrilobata* Jacobi	+	-	-	-	+	-	-	-
7. *Polydora ciliata* (Johnston)	-	-	-	-	+	-	-	-
8. *Scoloplos armiger* (O. F. Müller)	+	+	+	+	+	+	+	+
9. *Arenicola marina* (Linnaeus)	+	+	+	+	+	+	+	+
10. *Alitta virens* Sars	+	+	+	-	-	+	+	-
11. *Praxillella praetermissa* (Malmgren)	+	-	-	-	-	-	-	-
12. *Eteone longa* (Fabricius)	+	+	+	+	-	-	+	-
13. *Eulalia viridis* (L.)	+	-	-	-	-	-	-	-
14. *Fabricia sabella* (Ehrenberg)	+	+	+	-	+	-	+	-
15. *Micronephthys minuta* (Theel)	+	-	-	-	+	-	+	+
16. *Capitella capitata* (Fabricius)	-	-	+	-	+	-	-	-
17. *Terebellides stroemi* Sars	+	-	-	-	+	-	+	+
18. *Pectinaria hyperborea* Malmgren	+	-	-	-	-	-	-	-
19. *Pectinaria koreni* (Malmgren)	-	-	-	-	-	-	+	+
20. *Ampharete acutifrons* (Grube)	+	-	-	-	-	-	-	-
21. *Phyllodoce maculata* (Linnaeus)	+	+	+	-	-	-	+	+
22. *Phyllodoce citrina* Malmgren	-	-	-	-	-	-	-	+
23. *Pholoe minuta* (Fabricius)	-	-	-	-	-	-	-	+
24. *Sabellides octocirrata* (M. Sars)	-	-	-	-	-	-	-	+
25. *Heteromastus filiformis* (Claparède)	-	-	-	-	-	-	-	-
26. *Polycirrus medusa* Grube	+	-	-	-	-	-	-	-
27. *Travisia forbesii* Johnston	+	-	-	-	-	-	-	-
28. *Euchone analis* (Kroyer)	+	-	-	-	-	-	-	-

*Кл.*Enteropneusta								
29. *Saccoglossus mereschkowskii* Wagner	-	-	-	-	-	-	+	-
кл. Oligochaeta								
30. *Paranais litoralis* (Müller)	+	-	+	+	+	+	+	+
31. *Nais elinguis* Műller	+	-	-	-	-	-	-	-
32. *Tubifex costatus* Claparede	+	-	+	+	-	-	-	-
33. *Tubificoides benedeni* (Udekem)	+	+	+	+	+	+	+	+
34. *Propappus volki* Michaelsen	+	-	-	-	-	-	-	-
кл.Gastropoda								
35. *Littorina littorea* (Linnaeus)	+	+	+	+	+	+	+	+
36. *Littorina saxatilis* (Olivi)	+	+	+	+	+	+	+	+
37. *Littorina obtusata* (Linnaeus)	+	+	-	-	-	+	-	+
38. *Buccinum undatum* Linnaeus	-	-	-	-	+	-	-	-
39. *Hydrobia ulvae* (Pennant)	+	+	+	+	+	+	+	+
40. *Hydrobia ventrosa* Montagu	+	-	-	-	-	-	-	-
41. *Onoba aculeus* (Gould)	-	-	-	-	+	-	-	-
42. *Boreotrophon truncatus* (Strom)	+	-	-	-	-	-	-	-
43. *Cylichna alba* (Brown)	+	-	-	-	-	-	+	-
44. *Lacuna neritoidea (Gould)*	-	-	-	-	+	-	-	-
45. *Cylichnoides occultus (Mighels et C.B. Adams)*	-	-	-	-	+	-	-	-
46. *Cryptonatica affinis* (Gmelin)	-	-	-	-	-	-	-	+
кл. Bivalvia								
47. *Crenella decussata* (Montagu)	+	-	-	-	-	-	-	-
48. *Mytilus edulis* Linnacus	+	+	+	+	+	+	+	+
49. *Macoma balthica* (Linnaeus)	+	+	+	+	+	+	+	+
50. *Mya arenaria* Linnaeus	+	+	+	+	+	+	+	+
51. *Musculus laevigatus* (Gray)	-	-	-	-	+	-	-	-
52. *Nicania montagui* (Dillwyn)	+	-	-	-	-	-	+	-
53. *Elliptica elliptica* (Brown)	+	-	-	-	-	-	-	-
54.*Tridonta borealis* Schumacher	+	-	-	-	-	-	-	-
55. *Arctica islandica* (L.)	+	-	-	-	-	-	-	-
кл. Crustacea								
56. *Jaera albifrons* Leach	+	+	+	+	+	+	-	+
57. *Gammarus duebeni* Liljeborg	+	+	+	+	+	+	+	+
58. *Onissimus plautus* (Kroyer)	+	-	-	-	-	-	-	-
59. *Pontoporeia femorata* Kroyer	+	-	-	-	+	-	+	+
60. *Crassicorophium bonellii* (Milne Edwards)	-	-	-	-	+	-	-	-
61. *Atylus carinatus* (Fabricius)	-	-	-	-	+	-	-	-
62. *Sabinea sarsi* Smith	+	-	-	-	-	-	-	-
63. *Crangon crangon* L.	+	-	+	-	-	-	-	-
64. *Caprella linearis* (Linnaeus)	-	-	-	-	-	-	-	+
65. *Semibalanus balanoides* (Linnaeus)	+	-	-	-	-	-	-	-
66. *Diastylis glabra* (Zimmer)	+	-	-	-	-	-	-	-
Кл. Asteroidea								
67. *Asterias rubens* Olivi	+	-	-	+	-	-	+	+
Кл.Ascidiacea								
68. *Molgula griffithsii* (MacLeay)	+	-	-	-	-	-	-	+
кл. Insecta								
69. *Chironomus salinarius* Kieffer	+	-	+	+	+	-	+	+
70. *Cladotanytarsus mancus* Walker	+	+	-	-	+	-	+	+
71. *Cricotopus vitripennis* Meigen	+	-	+	+	-	-	-	-
72. *Bezzia nobilis* (Winertz)	-	-	+	-	+	-	-	-
73. *Orthocladius saxicola* Kieffer	-	-	-	-	-	-	+	-
74. *Chrysops caecutiens*	+	-	+	-	-	-	-	-

75. *Macroplea mutica* (Fabricius)	+	+	+	+	-	+	-	-
76. Satchelliella sp.	+	-	-	-	-	-	-	-
77. *Limnephylus extricatus* MacLachan	+	-	-	-	-	-	-	-
тип Nemathelminthes								
78. Priapulus caudatus Lamark	+	-	+	-	+	-	-	-
79. Halicriptus spinulosus Siebold	+	+	+	+	+	-	-	-
тип Nemertini								
80. Amphiporus lactifloreus (Johnston)	-	-	+	-	+	-	+	+
81. Lineus gesserensis (O. F. Müller)	+	+	-	+	+	+	+	-
Макрофиты (морские травы и водоросли)								
1. *Zostera marina* Linnaeus	+	+	+	+	+	+	+	+
2. *Cladophora sericea* (Hudson) Kützing	+	+	+	+	+	+	+	+
3. *Fucus vesiculosus* Linnaeus	+	+	+	-	+	+	+	+
4. *Fucus distichus* Linnaeus	-	-	-	-	+	-	-	-
5. *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus)	-	+	-	-	-	-	-	-
6. *Juncus atrofuscus* Rupr.	+	+	+	-	-	-	+	+
7. *Glaux maritima* Linnaeus	+	+	+	-	-	-	-	+
8. *Aster tripolium* Linnaeus	+	+	+	-	+	+	+	+
9. *Salicornia pojarkovae* N. Semenova	-	-	+	-	+	+	+	-
10. *Triglochin maritima* Linnaeus	+	+	+	-	+	+	+	+
11. *Plantago subpolaris* Andrejev	+	-	-	-	-	-	-	-
12. *Ruppia maritima* Linnaeus	+	+	+	+	+	+	+	-
13. *Puccinellia maritima* (Hudson) Parl.	-	-	+	-	+	-	+	-
14. *Carex subspathacea* Wormsk. ex Hornem.	+	-	+	-	-	-	-	-

Примечание: "+" – наличие вида, "-" – вид не найден. 1 – эстуарий р. Черной, 2 – Лапшагина губа, 3 – губа Грязная, 4 – ручей губы Грязной, 5 – Ермолинская губа, 6 – Ругозерская губа, 7 – лагуна в кутовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером, 8 – губка-лагуна в кутовой области Кислой губы за порогами немного мористее первой.

В Кислой губе кутового района (рядом с Ершовским озером) было обнаружено 18 сублиторальных и 20 литоральных видов беспозвоночных животных (всего 30 видов зообентосных организмов), в лагуне, расположенной немного мористее, – 21 вид в сублиторали и столько же (21) на литорали (всего 31 вид), в лагунной экосистеме Ермолинской губы было идентифицировано 22 и 24 вида, соответственно (всего 34 вида) (табл.1). В эстуарных системах Чернореченской губы - в Лапшагиной губе (всего 27 видов), губе Грязной (31), в ручье губы Грязной (26), в эстуарии р.Черной (30) число видов беспозвоночных на литорали варьировало примерно в тех же пределах – от 27 до 31. В эстуарии р. Черной в сублиторали было обнаружено 46 видов (табл.1). Надо отметить, что чем больше была связь эстуарной системы с морем и чем мористее она была расположена, тем больше наблюдалось морских менее эвригалинных видов (в основном моллюсков, полихет, иглокожих, асцидий). С другой стороны, чем сильнее была зарегулирована губа и чем меньше она была связана с морем (и соответственно больше распреснена и заилена) – тем больше было встречено солоноватоводных и морских эвригалинных видов (в основном мелких моллюсков *Hydrobia ulvae*, солоноватоводных полихет, олигохет и хирономид) (табл.1). В эстуарии

р. Черной вследствие значительных изменений солености воды образуется несколько зон, заселенных различными комплексами пресноводных, солоноватоводных и морских разной степени эвригалинности видов (Столяров, 2012).

Интегральные показатели сообщества макробентоса (видовое разнообразие, общая плотность и общая биомасса) в основном увеличивались от кутовых районов эстуария к мористым и от верхней литорали к нижней и сублиторали (табл. 2).

Таблица 2

Структурные показатели макробентосного сообщества в различных эстуарных экосистемах Белого моря (Кандалакшский залив)

Интегральные показатели структуры сообщества	Подсистемы и районы эстуарных экосистем								
Губа Ермолинская	1 р-з кут	2 р-з	3 р-з	4 р-з	5 р-з	6 р-з (М. б.)	7 р-з	8 р-з	9 р-з море
07-08.2013, 2014 гг.									
Сублитораль									
S	7	5	6	6	6	4	7	6	8
N, экз./м^2	1440	1880	4000	1080	560	280	1160	680	1200
B, г/м^2	327	37	35	206	96	1,3	291	34	60
H_N	2,8	1,4	1,2	1,5	2,3	1,8	2,3	2,4	1,9
Нижняя литораль									
S	9	6	7	9	7	16			
N, экз./м^2	12239	3139	6717	9612	17538	8183			
B, г/м^2	369	100	598	271	371	15741			
H_N	0,7	1,3	0,8	1,2	0,5	2,3			
Средняя литораль									
S	11	5	12	12	5	9			
N, экз./м^2	7216	12044	13625	18324	4996	9272			
B, г/м^2	297	78	244	500	196	460			
H_N	0,9	1,3	1,1	1,4	0,4	0,8			
Верхняя литораль									
S	2	3	4	4	5	6			
N, экз./м^2	3008	832	2368	3392	7104	4096			
B, г/м^2	15,4	51,4	55,6	48,8	86,4	54,7			
H_N	1,0	1,3	0,9	0,6	0,7	0,8			

Губа Кислая (рядом с Ершовским озером) 07.2015, 08.2016 гг..	1р-з (кут)	2 р-з	3 р-з	4 р-з	5 р-з	6 р-з (море)
Сублитораль						
S	2 (6)	9	4	6	5	5
N, экз./м^2	1320 (600)	2400	240	1520	640	600
B, г/м^2	3,8 (98)	132	3,4	7,4	379	106
H_N	0,2 (2,3)	2,4	1,9	2	1,8	2,2
Нижняя литораль						
S	6	8	8	11	9	9
N, экз./м^2	7360	23955	14160,6	14586	19616	18179
B, г/м^2	133	222	1314	412	674	2304

H_N	1,01	0,86	0,81	1,01	0,4	2,0
Средняя литораль						
S	5	8	7	12	8	6
N, экз./м^2	3328	25074	17057	20019	16718	20480
B, г/м^2	353	213	227	473	150	243
H_N	0,65	0,54	0,69	1,19	0,42	0,96
Верхняя литораль						
S	2,5	3	5	1,5	3	0
N, экз./м^2	624	13536	7920	2152	576	0
B, г/м^2	3,2	112	64	2,2	70	0
H_N	1,2	0,34	0,13	0,11	1,22	0
Лагуна куговой области Кислой губы, мористее	1 р-з (кут)	2 р-з	3 р-з	4 р-з	5 р-з	6 р-з (море)
07.2014, 08.2015 гг.						
Сублитораль						
S	11 (7)	11	4	9	10 (6)	10
N, экз./м^2	2560 (1480)	4560	2760	1720	2960 (1880)	1680
B, г/м^2	141 (254)	125	200	141	47 (670)	45
H_N	2,7 (2,5)	2	1,1	2,6	1,7 (1,4)	2,7
Нижняя литораль						
S	9	8	9	9	10	8
N, экз./м^2	2826	2356	22381	3924	23748	1921
B, г/м^2	87	102	140	86	92	170
H_N	2,13	2,17	0,35	2,43	0,33	2,21
Средняя литораль						
S	6	11	10	10	6	7
N, экз./м^2	8107	15452	3810	9545	20602	10135
B, г/м^2	187	167	109	222	202	48
H_N	1,2	0,57	1,43	1,16	0,49	0,31
Верхняя литораль						
S	3	2	2	6	4	2
N, экз./м^2	900	4800	512	1328	1575	768
B, г/м^2	71	55	25	17	25	10
H_N	1,67	0,24	0,95	1,1	0,4	0,92
Губа Ругозерская	Кут, Пояконда				Море, около Никольской бухты	
07.2009 г.	1 р-з	2 р-з	3 р-з	4 р-з	5 р-з	
Нижняя литораль						
S	7	2	5	6	11	
N, экз./м^2	13570	576	704	16580	12157	
B, г/м^2	483	31	83	155	384	
H_N	1,7	0,4	2,0	1,4	2,0	
Средняя литораль						
S	7	-	5	-	-	
N, экз./м^2	4473,6	-	4672	-	-	
B, г/м^2	466	-	74	-	-	
H_N	1,7	-	1,0	-	-	
Верхняя литораль						
S	1	-	1	3	2	
N, экз./м^2	16	-	1728	768	1856	
B, г/м^2	0,2	-	24	7,3	51	
H_N	0,0	-	0,0	1,3	0,7	
Эстуарий р. Черной 07.1992 г.	Солоноватая зона	Верхние пороги	Солоновато-морская зона	Мидиевая банка	Морская зона	

Сублитораль						
S	5±1	6±1	10±1	8±3	14±1	
N, экз./м^2	1302±336	1340±350	3093±1260	6560±1979	2178±273	
B, г/м^2	18±7	3±1	87±28	3304±1001	130±23	
H_N	1,8±0,1	1,3±0,2	2,2±0,2	1,5±0,4	2,9±0,1	
08,09. 2002 г.						
Нижняя литораль				(09.2003 г.)		
S	7,3±0,5	8,5±3,5	8,7±2,2	9,5 ± 0,7		
N, экз./м^2	6288±1474	5952±5616	6144±2089	34706 ± 6217		
B, г/м^2	85±28	160±144	124±35	3068 ± 1059		
H_N	1,5±0,3	2±0,8	1,3±0,4	1,8 ± 0,2		
Средняя литораль						
S	6,3±1,5	9,5±1,5	6±0,6	8,2 ± 1,2		
N, экз./м^2	5356±2711	4720±528	3792±2362	19187 ± 2817		
B, г/м^2	33±12	138±102	43±25	365 ± 132		
H_N	1,4±0,4	2±0,6	1,4±0,5	1,3 ± 0,15		
Верхняя литораль						
S	1,5±0,9	4±1	2,7±0,7	3,3 ± 0,4		
N, экз./м^2	580±276	2920±968	725±78	8257 ± 2623		
B, г/м^2	3,8±10,2	44±9	5,4±1,0	193 ± 159		
H_N	0,3±0,3	0,6±0,5	0,9±0,3	0,8 ± 0,1		
Губа Лапшагина 09.2006 г.	Кут	Переходная	Переходная	Морская	Морская	
Нижняя литораль	1 р-з	2 р-з	3 р-з	4 р-з	5 р-з	
S	7	10	14	12	17	
N, экз./м^2	3875	16371	17057	13822	14803	
B, г/м^2	78	172	709	471	552	
H_N	1,0	1,3	1,5	1,8	1,5	
Средняя литораль						
S	5	7	5	6	7	
N, экз./м^2	1251	5875	7470	12722	9009	
B, г/м^2	50	166	576	196	174	
H_N	1,3	1,0	0,8	1,1	1,3	
Верхняя литораль						
S	-	3	5	4	2	
N, экз./м^2	-	6320	4528	1361	32320	
B, г/м^2	-	78	54	35	34	
H_N	-	0,7	1,0	0,4	0,1	
Губа Грязная 08.1997, 09.1999 гг.	Соленый марш	Гр-ца верхней и средней литорали	Середина средней литорали	Гр-ца сред. и ниж. литорали	Середина ниж. литорали	Гр-ца ниж. литорали и сублиторали
S	5±1	6±1	8±1	11±1	10±1	9±1
N, экз./м^2	11160± 2340	2520± 513	4328± 1353	10207± 1014	10654± 2055	27372± 9748
B, г/м^2	51±8,3	70±7,8	146±25	94±6,5	104±18	125±47
H_N	1,6±0,2	1,5±0,2	1,9±0,2	1,6±0,1	1,4±0,1	0,8±0,1
Ручей губы Грязной 07.1997 г.	Соленый марш (ст. 21-24)	Средняя и часть верхней литорали (ст. 14-20)	Нижняя и часть средней литорали (ст. 4-13)	Гр-ца ниж. литорали и сублиторали (ст. 1-3)		
S	2±1	9±1	5±1	9±2		
N, экз./м^2	762±426	8900±1963	4215±683	12133±3541		
B, г/м^2	0,2±0,1	32±7	37±6	124±42		
H_N	0,4±0,3	2±0,1	1,4±0,2	1,2±0,3		

Примечание: S – число видов, *N* – общая плотность, *B* – общая биомасса, H_N – индекс Шеннона по плотности популяций. М.д. – мидиевая банка.

Продольный градиент структуры сообщества был хорошо выражен в экосистемах, где наблюдается значительный градиент

факторов среды (солености, характера грунта, количества в нем органического вещества и т.д. (эстуарий р.Черной, губа Лапшагина, ручей губы Грязной). Там где соленость варьирует незначительно, а характер грунта меняется только в самом куту (и/или на выходе из) губы, продольные изменения структуры сообщества были менее выражены, а основной градиент структуры сообщества наблюдался главным образом относительно мареографического уровня – от верхней литорали к средней, нижней и сублиторали (губа Ермолинская, Кислая, Грязная, Ругозерская).

Изменения ABC-индексов. В качестве меры нарушений в структуре бентосных сообществ использовался ABC-индекс (Warwick, 1986; Beukema, 1988; Meire, Dereu, 1990; Craeymeersch, 1991). Значения ABC-индекса могут принимать как отрицательные, так и положительные значения. Положительные значения индексов соответствуют нормальным, а отрицательные – нарушенным сообществам. Высокие положительные значения индексов в данном случае означают, что доминирование по биомассе выражено значительно сильнее, чем по плотности видовых популяций, а отрицательные значения ABC-индекса – что кривая рангового распределения "вид - обилие" убывает более резко для плотности популяций, чем для биомасс.

В эстуарии р. Черной в сублиторали средние показатели индексов были отрицательными для опресненного района эстуария, включая олигогалинный (-1), хорогалинный (-7,1) районы и участок верхних порогов (-11,3), и положительными для мористой области: солоновато-морской зоны (+11,0), мидиевой банки (+4,0), и морской зоны (+1,8). В нижнем горизонте литорали в солоноватой и солоноватоморской зонах эстуария значения были или отрицательными, или приближались к +1, а на порогах (верхних и особенно нижних) были существенно выше 0 (около +10). В среднем горизонте литорали показатели индексов в основном принимали положительные значения, меняясь от 0 – +4 в опресненной части эстуария, и до +5 – +7 в районе мидиевой банки. И, наконец, в верхней литорали средние показатели данного индекса в основном принимали отрицательные значения, что связано с преобладанием там мелких олигохет и хирономид с низкой индивидуальной массой. В то же время такие значения индексов в верхней литорали наблюдались на мягких грунтах, там же, где осадки были песчаными или твердыми, ABC-индекс принимал положительные значения из-за преобладания крупных улиток литорин (табл. 3).

Таблица 3

Показатели АВС-индексов в различных эстуарных системах

Годы и районы	Показатели АВС-индекса								
Губа Ермолинская	Кут	Кут				Мид. Банка	Мор-ская	Мор-ская	Мор-ская
07-08. 2013, 2014 гг.	1р-з Кут	2 р-з кут	3 р-з	4 р-з	5 р-з	6 р-з М, б,	7 р-з	8 р-з	9 р-з (море)
Сублит.	+31	+2,5	-4,0	+11,5	+23,0	+9,4	+21,6	+21,7	+5,2
Ниж. лит.	-3,2	-13,0	-4,5	-9,3	-12,5	+13,4			
Сред. лит.	-5,7	-7,6	-10,1	-8,7	-26,9	+10,9			
Верх. лит.	2 вида	-	-7,6	-16,3	-13,2	-11,6			
Губа Кислая рядом с Ерщовским озером									
07. 2014 г.	1р-з (кут)	2 р-з	3 р-з	4 р-з	5 р-з	6 р-з (море)			
Сублит.	+11,0	+14,6	+9,2	+13,0	+8,7	+28,8			
Ниж. лит.	0	+1,2	+1,7	-8,0	-7,9	+11,0			
Сред. лит.	-5,0	-2,0	-0,9	-6,1	-3,3	-9,7			
Верх. лит.	-	-	-	-14,5	-9,7	-			
Губа Кислая, мористее									
07-08. 2013, 2014 гг.	1 р-з (кут)	2 р-з	3 р-з	4 р-з	5 р-з	6 р-з (море)			
Сублит.	+11,3; +22,8	+4,3	+8,5	+16,4	-3,0; -2,8	+8,5			
Ниж. лит.	+0,2	+0,5	-7,2	-7,2	-7,6	+9,9			
Сред. лит.	-5,0	-2,0	-0,9	+2,5	-3,3	-9,7			
Верх. лит.	-	-	-	-14,5	-9,7	-			

Губа Ругозерская	Кут Пояконда				Море около Никольской бухты	
07.2009	1 р-з	2 р-з	3 р-з	4 р-з	5 р-з	
Ниж. лит.	+0,81	+8,72	+10,5	+0,08	+3,47	
Сред. лит.	+8,72	-	-	-	+10,0	
Верх. лит.	-	-	-	-	-	
Эстуарий р. Черной	Солонова-тая	Переход-ная	Солоновато-морская	Мидиевая банка	Морская	
07.1992						
Сублит.	-7,1	-11,3	+1,1	+4	+1,8	
08.2001						
Ниж. лит.	+3,4	+10,1	-1,26			
Сред. лит.	+4,8	-12,1	+3,26			
Верх. лит.	-2,73	–	+7,0			
08.2002				09.2003		
Ниж. лит.	+1,64	+12,4	+4,45	+10,4/+5		
Сред. лит.	+1,52	+4,8	+4,3	+6,7/-4,2		
Верх. лит.	+3,0	-1,5	-7,8	-4,5/-4,8		
06.2002						
ниж. лит.	-3,1	+3,9	+10,7			
Сред. лит.	-1,62	+2,5	+11,3			
Верх. лит.	+9,8	–	+1,51			
Губа Лапшагина	Кут	Переход-ная	Морская			

06.2005	1 р-з	2 р-з	3, 4 р-з			
Н.л.	+14,4	+3,7	+3,6			
Ср.л.	-12,1	+11,4	+2,56			
В.л.	–	–	-2,72			
09.2006	1 (кут)	2 (переход)	3 (переход)	4 (морская)	5 (морская)	
Н.л.	-3,4	-6,2	+1,1	+1,8	+0,3	
Ср.л.	+0,2	-1,6	+0,77	-8,24	-11,8	
В.л.	–	+2,3	-3,37	-11,7	–	
Губа Грязная	Соленый марш	граница верх. и сред. лит.	середина сред. лит.	граница сред. и ниж. лит.	середина ниж. лит.	граница ниж. лит. и сублит.
06.1999	-2,7	-4,5	-3,8	+9,4	+7,5	-4,9
08-09.1999	+3,0	+2,33	+0,59	-2,74	-7,25	-6,2
Ручей губы Грязной 07.1997	Соленый марш (ст. 21-24)	Средняя и часть верх. литорали (ст. 14-20)	Нижняя и часть сред. литорали (ст. 4-13)	Граница ниж. лит. и сублит. (ст. 1-3)		
	-2 – -3	+5 – +19	+2 – +13	0 – -7		

Примечание: Середина мидиевой банки/Вся мидиевая банка. Прочерк – недостаточное количество видов для расчета индекса.

В Лапшагиной губе в конце сезонной сукцессии в сентябре в нижней литорали показатели АВС-индексов были отрицательными в куту эстуария и положительными в мористой части эстуария (табл.3). В средней и верхней литорали индексы в основном принимали отрицательные значения, что связано с значительным заилением биотопа и, как следствие, преобладанием там более мелких животных (олигохет, полихет, гидробии).

В губе Грязной значения АВС-индексов в июне-июле месяце, когда в верхних горизонтах литорали и по плотности и по биомассе преобладали мелкие виды олигохет, хирономид и гидробий, а в средних и нижних – более крупные макома, мия и пескожил (по бимассе видовых популяций), значения индексов в верхних горизонтах были отрицательными (соленый марш – (-2,67); верхняя и часть средней – (-4)), а в нижних – положительными (нижняя и часть средней – (+7 – +9); нижняя – (+7,5)). Исключение представлял биотоп так называемой няши, находящийся на границе нижней литорали и сублиторали, где преобладали мелкие формы беспозвоночных (олигохеты, хирономиды и гидробии) и где значения АВС-индексов были отрицательными (-4,9). В течение летнего сезона популяции двустворчатых моллюсков *Macoma balthica* и *Mya arenaria* постепенно осваивают пространство верхнего горизонта литорали, а популяции мелких гидробий, олигохет и хирономид (особенно гидробий) – нижнего. В результате в течение летнего сезона показатели АВС-индексов в верхней и нижней литорали постепенно выравниваются и приближаются к нулю (табл. 3).

В литоральном ручье губы Грязной отрицательные значения наблюдались в верхней литорали вместе с соленым маршем, где условия жизни были неблагоприятными для большинства морских беспозвоночных животных, а осадки были сильно заилены (табл. 3).

Здесь преобладали мелкие хирономиды, гидробии и личинки насекомых. На средней литорали и частично в нижней литорали сообщества беспозвоночных были нормальными, а индексы АВС положительными. В нижней литорали и на границе нижней литорали и сублиторали, биотопы которых были представлены илистыми осадками, значения АВС-индексов принимали отрицательные значения (высокая плотность мелкого морского эвригалинного моллюска *Hydrobia ulvae*), а структура сообщества была нарушенной.

В Ермолинской губе, бенталь которой очень сильно заилена за исключением района мидиевой банки, расположенной на выходе из губы, показатели АВС-индексов во всей литоральной зоне были отрицательными и только в районе мидиевой банки в нижней и средней литорали принимали положительные значения (табл. 3). В сублиторали, где доминировали более крупные животные – моллюски *M.balthica*, *L.littorea*, полихеты *A.marina*, индексы в основном принимали положительные значения. Исключение представляет кутовой район (разрезы 2, 3), где индексы были отрицательными или приближались к нулю, что объясняется преобладанием там более мелких брюхоногих моллюсков *H.ulvae* и олигохет *Tubificoides benedeni* (табл.3). Отрицательные значения АВС-индексов на литорали и в куту сублиторали свидетельствуют о нарушенности структуры сообществ макробентоса Ермолинской губы и преобладании там мелких форм бентосных организмов.

В Ругозерской губе (средняя и нижняя литораль) показатели АВС-индексов были положительными и варьировали от +0,08 до +10,5. Причем в биотопах твердых осадков значения индексов были существенно выше, т.е. доминирование по биомассе было выражено сильнее. В верхней литорали индексы не рассчитывались из-за низкого видового разнообразия сообщества беспозвоночных, что может свидетельствовать о значительной нарушенности их структуры, крайней олигомиксности и неблагоприятных условиях жизни для большинства организмов макробентоса (табл. 3).

В районе кутовой области Кислой губы (2 небольшие губки – лагуны) показатели АВС-индексов в приливно-отливной полосе были отрицательными и только на выходе из этих небольших лагун в области нижней литорали, где преобладали популяции *Mytilus edulis,* принимали положительные значения (табл. 3). В сублиторали сообщества макробентоса были более разнообразными с менее нарушенной структурой при доминировании более крупных беспозвоночных животных – моллюсков *M.balthica*, *L.littorea*, *N.montagui*, полихет *Terebelides stroemi, Scoloplos armiger, Pectinaria koreni*, морских звезд *Asterias rubens* и характеризовались в основном положительными значениями АВС-индексов.

Из вышеизложенного следует, что губа Ермолинская, губа Грязная, Лапшагина губа, кутовой район Кислой губы, опресненный район эстуария р. Черной расположены в районах пониженной гидродинамики и повышенного осадконакопления и значительного влияния как солености, так и углеродной нагрузки. Сообщества макробентоса Ругозерской губы (исследованный район), где соленость воды была более высокой и стабильной, были представлены в основном нормальными сообществами с ненарушенной структурой (за исключением самого верхнего горизонта приливно-отливной полосы).

Заключение. В эстуарных экосистемах вдоль продольной оси по мере увеличения солености воды наблюдается увеличение АВС-индексов от кутовых районов эстуариев с низкими показателями и нарушенной структурой сообщества к мористым с высокими значениями и ненарушенными нормальными сообществами. Соответственно можно различать зоны с низкими и высокими значениями АВС-индексов или явным преобладанием доминирования по плотности над доминированием по биомассам. Пространственно границы этих зон практически совпадают с границами опресненной и морской областей. Отрицательные значения АВС - индексов в опресненных областях эстуариев (кутовой район и верхняя литораль с соленым маршем) указывают, что эти районы находятся в зоне значительного влияния не только солености воды, но и углеродной нагрузки, приливно-отливных явлений. Повышенное содержание органического вещества в осадках опресненных кутовых районов эстуарных экосистем способствует формированию здесь олигомиксных сообществ мелких детритофагов, способных выдерживать значительные колебания факторов среды. В мористых же районах формируются многовидовые полимиксные сообщества макробентоса чаще с доминированием крупных сестонофагов *Mytilus edulis, Semibalanus balanoides* и др. Также следует отметить, что верхние горизонты литорали в эстуарных экосистемах, в основном представленые мягкими грунтами, характеризуются в целом нарушенной структурой сообщества и низкими показателями АВС – индексов.

Список литературы

Бергер В.Я. 2007. Продукционный потенциал Белого моря // Исследования фауны морей. Т. 60 (68). СПб.: Изд-во ЗИН РАН. 292 с.

Бурковский И.В. 1992. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. М.: Изд-во МГУ. 208 с.

Бурковский И.В. 2006. Морская биогеоценология. Организация сооб-ществ и экосистем. М.: Изд-во Тов-во науч. изданий КМК. 285 с.

Столяров А.П. 2012. Структурно-функциональная организация эстуар-ных экосистем Белого моря: прототипическая модель // Успехи соврем. биол. Т. 132. № 4. С. 354-369.

Столяров А.П. 2015. Макробентос эстуарной экосистемы губы Грязной (Кандалакшский залив, Белое море): пространственная структура и разнообразие // Зоологический журнал. Т. 94. № 6. С. 623–633.

Столяров А.П. 2017. Эстуарные экосистемы Белого моря. Владимир: Изд-во Калейдоскоп. 360 с. ISBN 978-5-88636-183-4.

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.

Beukema J.J. 1988. An evaluation of the ABC-method (abundance/biomass comparison) as applied to macrozoobenthic communities living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea // Marine Biology. V. 99. P. 425-433.

Craeymeersch J.A. 1991. Applicability of the abundance/biomass comparison method to detect pollution effect on intertidal macrobenthic communities // Hydrobiological Bulletin. V. 24. P. 133-140.

De Wit R. 2011. Biodiversity of coastal lagoon ecosystems and their vulnerability to global change. Ecosystems Biodiversity. Grillo O., Venore G. (Ed.). Chapter 2. Published by In Tech. Janeza Trdine 9, 51000 Rijeka, Croatia. P. 29-40.

Meire P.M., Dereu J. 1990. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities // J. Appl. Ecol. V. 27. P. 703-717.

Pearson T.H., Rosenberg R. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment // Oceanography and Marine Biology: an Annual Review. V. 16. P. 229-311.

Shannon C., Weaver W. 1949. The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. Illinois Press. 117 pp.

Warwick R.M. 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // Marine Biology. V. 92. P. 557-562.

Warwick R.M., Pearson R.H., Ruswahyuni. 1987. Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance/biomass method // Marine Biology. V. 95. P. 193-200.

DISRUPTION OF THE STRUCTURE OF BENTHIC COMMUNITIES IN AN ESTUARINE ECOSYSTEMS (KANDALAKSHA BAY, WHITE SEA)

A.P. Stolyarov, I.V. Burkovsky

Lomonosov Moscow State University, Moscow

We studied the species diversity, structure and disturbances to the structure of benthic communities in several estuarine ecosystems (Kandalaksha Bay,

White Sea). We found that the species diversity, total density and total biomass of the macrobenthos increase from the internal brakish areas of estuarine ecosystems to the marine ecosystems, and from the upper littoral ecosystems to the lower and sublittoral ecosystems. ABC-indexes increase in estuarine ecosystems along the longitudinal axis with increasing salinity from internal brakish areas of estuaries with disturbed community structure to marine areas relatively undisturbed communities.
Keywords: *estuarine ecosystems, macrobenthos, the structure, disruption, White sea.*

Об авторах:

СТОЛЯРОВ Андрей Павлович – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры гидробиологии, ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, e-mail: macrobenthos@mail.ru.

БУРКОВСКИЙ Игорь Васильевич – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры гидробиологии, ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, e-mail: burkovsky_i@ mail.ru.

Столяров А.П. Нарушение структуры бентосных сообществ в эстуарных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) / А.П. Столяров, И.В. Бурковский // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 2. С. 88-102.