

УДК 574.5 (282.05+289)

**ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА
ЛИТОРАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА
ЛАПШАГИНОЙ ГУБЫ
(КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)**

А. П. Столяров

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

Изучена и проанализирована видовая, пространственная и трофическая структура литорального сообщества макробентоса Лапшагинского эстуария. В результате исследования была выявлена тенденция повышения общей плотности, биомассы и видового разнообразия сообщества макробентоса по мере увеличения солености воды – от кутовых участков эстуария к мористым, и по мере понижения мареографического уровня – от верхних горизонтов литорали к средним и нижним. В кутовом опресненном районе в основном преобладали олигомиксные сообщества мелких солоноватоводных и морских эвригалинных видов собирающих детритофагов *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii* и в меньшей степени подвижных сестонофагов *Mya arenaria*, а в мористом – полимиксные сообщества морских менее эвригалинных видов неподвижных сестонофагов *Mytilus edulis* и в меньшей степени собирающих детритофагов *Macoma balthica* и скоблильщиков *Littorina saxatilis*. Надо отметить, что *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii* и *Littorina saxatilis* в основном преобладали в верхней и средней литорали, а *Mya arenaria*, *Mytilus edulis* и *Macoma balthica* – в среднем и нижнем горизонте приливно-отливной полосы.

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

DOI: 10.26456/vtbio117

Введение. Эстуарные экосистемы относятся к транзитным, изменчивым и продуктивным системам (McLusky, Elliott, 2007; Montagna et al., 2013; Лабай и др., 2014; Хлебович, 2015; Столяров, 2013, 2017; Angus, 2017; Столяров, Бурковский, 2018). Они представляют собой переходные зоны между морем и сушей, где морская вода смешивается с пресным стоком континентов (Pritchard, 1967). В приливных эстуарных экосистемах наиболее заметными факторами, влияющими на структуру формирующихся здесь сообществ живых организмов, являются соленость, характер грунта, высота и скорость приливной волны, осушение, зарастание литорали макрофитами, перекапывание осадка крупными беспозвоночными, pH и Eh среды и

некоторые др. (Кусакин, 1977; Бурковский, 2006; Хлебович, 2012; Khlebovich, 2015; Лабай, 2015; Комплексные исследования Бабьего моря..., 2016; Столяров, 2010, 2013, 2017, 2018).

Ранее нами были рассмотрены основные закономерности пространственно-временной структуры макробентосных сообществ Лапшагинского эстуария (Столяров, 2010). В этом исследовании основное внимание было сосредоточено на видовой, пространственной и трофической структуре литоральных сообществ макробентоса, как одного из важнейших компонентов биоразнообразия и продуктивности эстуарных экосистем.

Методика. Исследование проводили в приливно-отливной полосе Лапшагиной губы (Кандалакшский залив, Белое море) в сентябре 2006, 2007 гг. Пробы макробентоса отбирали на 8-ми разрезах (5 разрезов в 2006 г., а 6, 7, 8 разрезы в 2007 г.), расположенных последовательно вдоль эстуарной экосистемы губы Лапшагиной по мере увеличения солености воды в направлении от кутовой части эстуария к морю (рис. 1). Данные, полученные в 2007 г. ранее не рассматривались.

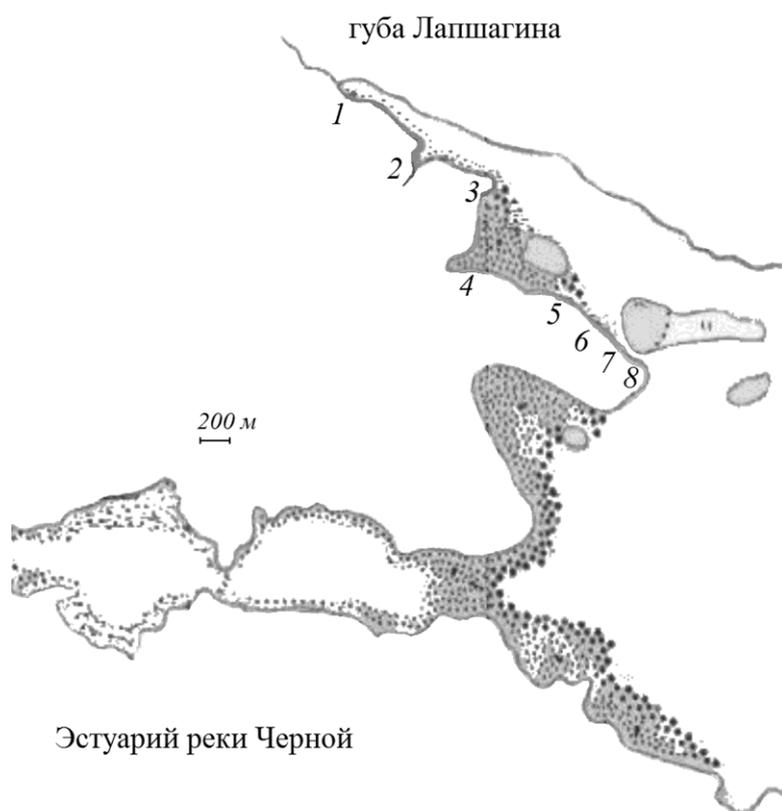


Рис. 1. Карта-схема района исследования. 1 – 8: расположение разрезов в эстуарной экосистеме Лапшагиной губы.

Каждый разрез представлял собой 3 станции, соответствующие трем горизонтам литорали: нижнему, среднему и верхнему. 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 м² до глубины 8–10 см. Организмы средних размеров учитывали под рамкой 25 на 25 см общей площадью 1/16 м² 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 м² 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 м², аккуратно промывался на сите с ячейей 0.5 мм и 1 мм соответственно. Промытые пробы просматривались 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. Также определяли биомассу произрастающих здесь растений (сырой вес) с учетом их проективного покрытия.

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 ячеей 1; 0.5; 0.25; 0.1 мм), рН и Eh среды.

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

Результаты и обсуждение. Абиотические факторы и район исследования. Эстуарная экосистема Лапшагиной губы расположена немного севернее эстуария реки Черной (рис.1). Лапшагина губа защищена от морских волн и прибоя островом, что затрудняет ее водообмен с внешней акваторией. В куту эстуария располагаются два достаточно больших ручья, собирающих пресную воду с Лапшагина болота, а на выходе из губы (в зоне активной гидродинамики) расположена мидиевая щетка, но не такая мощная как в эстуарии реки Черной. Общая соленость свободной воды достаточно сильно меняется в зависимости от речного стока, снеготаяния, приливно-отливных и ветровых течений. Соленость воды в период взятия проб варьировала от 1.5 – 15 ‰ в куту эстуария до 20 – 23 ‰ в мористом районе (табл. 1).

Таблица 1

Параметры среды в эстуарной экосистеме Лапшагиной губы в сентябре 2006, 2007 гг.

Раз- резы	Стан- ции	Абиотические факторы								
		Фракции грунта (%)					pH	Eh	Соленость, ‰	
		> 1 мм	1–0.5 мм	0.5 – 0.25 мм	0.25 – 0.1 мм	< 0.1 мм			В поверхностном слое грунта (2 см), мв	Малая вода
1	1	0.5	0.8	8.6	24.0	66.1	7.0	-120	1.5 – 6	10 – 20
	2	7.8	1.4	11.3	15.8	63.8	6.8	-20		
	3	12.2	15.4	18.0	18.6	35.8	6.7	+100		
2	1	13.0	14.3	32.5	17.8	22.3	6.9	-100	15-19	22
	2	8.6	8.0	22.6	18.8	42.0	6.8	-30		
	3	15.7	8.8	18.8	15.3	41.3	6.7	+20;100		
3	1	6.0	4.6	12.3	14.5	62.7	7.2	-20	18-20	22
	2	13.0	3.6	13.8	24.6	44.9	7.1	-60		
	3	7.3	19.7	22.5	12.9	37.6	6.5	+100		
4	1	5.9	5.5	24.8	24.9	39.0	7.0	-50	20-21	22
	2	6.5	12.0	32.6	22.4	26.5	7.2	-50		
	3	1.0	5.9	23.3	26.5	43.4	7.1	-20		
5	1	13.3	6.4	24.9	22.1	33.3	7.2	+50	20-21	22
	2	9.8	5.1	23.9	25.4	35.7	6.9	0		
	3	8.8	9.9	20.4	20.5	40.4	6.8	+30		
6	1	7.2	3.8	12.6	17.5	59.0	8.2	-50	20	22.9
	2	5.7	6.4	17.5	20.9	49.4	8.0	+60		
	3	8.2	8.6	14.7	16.5	52.0	8.0	+40		
7	1	9.3	5.2	22.7	28.1	34.7	8.2	-50	20	22.9
	2	2.9	3.1	12.5	38.9	42.6	8.1	+100		
	3	14.5	7.1	18.1	19.8	40.6	8.0	+80		
8	1	24.4	6.3	15.3	22.2	31.7	8.2	-60	20	22.9
	2	1.1	2.7	15.6	43.3	37.4	8.1	+100		
	3	58.8	9.7	13.3	5.5	2.8	8.0	+150		

Примечание. Станции и разрезы расположены в соответствии с рис.1. 1 – нижняя, 2 – средняя, 3 – верхняя литораль и т. д.

Характер грунта в местах взятия проб в основном илисто-песчанистый с преобладанием илистых фракций (< 0.1 мм), за исключением района, расположенного на выходе из губы – области гидродинамической активности водных масс, где преобладали песчанисто-илистые и песчанистые осадки различной зернистости (табл.1). Отметим чуть большую заиленность нижней литорали исследованного района (процент фракции < 1 мм выше) по сравнению со средней и верхней литоралью, а также кутовой части губы по сравнению с мористым участком (табл. 1).

Показатели Eh поверхностного слоя осадка (1 – 2 см) были выше в верхних горизонтах литорали, контактирующей с кислородом воздуха значительно большее время (табл. 1). Значения pH грунта сильно варьировали и зависели от локальных условий литоральной зоны и все же в целом были чуть ниже в кутовой части эстуария (более опресненная область) и в верхних горизонтах осушной полосы (табл. 1).

Видовой состав и разнообразие сообщества. Всего за исследованный период было обнаружено 28 видов беспозвоночных животных и 11 видов морских трав и водорослей. В составе зообентоса преобладали полихеты (8 видов), моллюски (брюхоногие – 4 вида и двустворчатые – 3 вида) и насекомые (5 видов), меньше было встречено ракообразных (2 вида) и иглокожих (1 вид) (табл. 2).

Таблица 2

Виды макробентоса, встреченные в эстуарной экосистеме губы Лапшагиной в сентябре 2006, 2007 гг.

Макробентос	1	2	3
Зообентос:			
Класс Polychaeta			
1. <i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus)	+	-	-
2. <i>Alitta (Nereis) virens</i> Sars	+	+	-
3. <i>Pygospio elegans</i> Clapared	+	+	-
4. <i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller)	+	-	-
5. <i>Arenicola marina</i> (Linnaeus)	+	+	-
6. <i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg)	+	-	-
7. <i>Eteone longa</i> (Fabricius)	+	+	-
8. <i>Phyllodoce maculata</i> (Linne)	+	-	-
Класс Oligochaeta			
9. <i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem)	+	+	-
Класс Nematoda			
10. <i>Pontonema vulgare</i> (Bastian) Filipjev	+	-	-
Класс Gastropoda			
11. <i>Littorina saxatilis</i> (Olivi)	+	+	+
12. <i>Littorina obtusata</i> (Linnaeus)	+	+	-
13. <i>Littorina littorea</i> (Linnaeus)	+	-	-
14. <i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant)	+	+	+
Класс Bivalvia			

15. <i>Mytilus edulis</i> Linnaeus	+	+	-
16. <i>Macoma balthica</i> (Linnaeus)	+	+	+
17. <i>Mya arenaria</i> Linnaeus	+	+	+
Класс Crustacea			
18. <i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg	+	-	-
19. <i>Jaera albifrons</i> (Leach)	+	+	-
Класс Insecta			
20. <i>Chironomus salinarius</i> Kieffer	+	+	-
21. <i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker	+	+	-
22. <i>Macroplesia mutica</i> (Fabricius)	+	-	-
23. <i>Chrysops caecutiens</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-
24. <i>Tabanus bovinus</i> Linne	-	+	-
Тип Nemathelminthes			
25. <i>Halicryptus spinulosus</i> Siebold	+	-	-
26. <i>Priapululus caudatus</i>	+	-	-
Тип Nemertini			
27. <i>Lineus gesserensis</i> (O. F. Müller)	+	-	-
Класс Asteroidea			
28. <i>Asterias rubens</i> Olivi	+	-	-
Макрофиты (морские травы и водоросли):			
1. <i>Juncus atrofuscus</i> Rupr.	-	+	+
2. <i>Glaux maritima</i> Linnaeus	-	-	+
3. <i>Triglochin maritima</i> Linnaeus	-	+	+
4. <i>Plantago maritima</i> Linnaeus	-	-	+
5. <i>Salicornia pojarkovae</i> N. Semenova	-	+	+
6. <i>Aster tripolium</i> Linnaeus	+	+	+
7. <i>Ruppia maritima</i> Linnaeus	+	+	-
8. <i>Zostera marina</i> Linnaeus	+	-	-
9. <i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kützing	+	+	-
10. <i>Fucus vesiculosus</i> Linnaeus	+	+	-
11. <i>Ascophyllum nodosum</i> Linnaeus	+	+	-

Примечание. "+" – наличие вида, "-" – вид не найден. 1 – нижняя литораль, 2 – средняя литораль, 3 – верхняя литораль.

Полученные данные по качественному составу макробентоса свидетельствуют о менее морском характере фауны этого водоема, что является следствием его большей опресненности. Морские травы были приурочены в основном к верхней и в меньшей степени средней литорали кутового и центрального районов (табл. 2). Морские водоросли *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*, *Cladophora sericea* и морская трава *Zostera marina* преобладали в нижней литорали (табл. 2). *F. vesiculosus* и *A. nodosum* доминировали в мористой области на выходе из губы, а *Cladophora sericea* предпочитала более спокойные участки центрального и кутового района. При этом общая масса макрофитов в кутовом и центральном районе (с низкой степенью прибойности) была выше в верхнем горизонте литорали, а в мористом (с высокой степенью прибойности) – в нижнем горизонте.

Основные изменения общих показателей структуры сообщества макрозообентоса (видовое разнообразие, общая плотность и биомасса) происходили как в продольном (от кутовых опресненных районов губы к мористым с более постоянной соленостью), так и в вертикальном направлении (от верхних горизонтов литорали к средним и нижним). В вертикальном направлении интегральные показатели структуры сообщества макрозообентоса (видовое разнообразие, общая плотность и биомасса) увеличивались от верхней литорали к средней и нижней литорали, где популяции мелких эвригалинных моллюсков *Hydrobia ulvae* и олигохет *Tubificoides benedii*, преобладающих в верхней литорали, сменялись более крупными и менее эвригалинными формами (в основном *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *Mya arenaria*, *Macoma balthica*), доминирующими в ниже расположенных горизонтах (табл. 3).

В продольном направлении от кутовых районов к мористым в основном наблюдалось увеличение числа видов, общей плотности и особенно биомассы сообщества макробентоса в нижней и средней литорали и соответствующее снижение этих показателей в верхней литорали (на выходе из губы в верхней литорали был обнаружен всего один вид *Littorina saxatilis*). В кутовом опресненном районе в основном преобладали олигомиксные сообщества мелких солоноватоводных и морских эвригалинных видов *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii* и в меньшей степени *Mya arenaria*, а в мористом – полимиксные сообщества более крупных морских эвригалинных видов *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*, *Macoma balthica*, *Littorina littorea*, *Littorina saxatilis*, *Scoloplos armiger*, *Phyllodoce maculate* и др. Сообщества верхней литорали были представлены весьма скудно и бедно (2-3 вида), однако в более заиленном кутовом и центральном районах они были более многочисленны и разнообразны, чем на выходе из губы, где изредка встречались популяции брюхоного моллюска *Littorina saxatilis*.

Индексы видового разнообразия Шеннона, рассчитанные на основе плотности или биомассы видовых популяций, были предельно низкими в верхней литорали и несколько выше в средней и нижней, что может свидетельствовать о крайней олигомиксности литорального сообщества макробентоса, когда роль одного-двух доминантов особенно велика (табл. 3). Отметим также, что наиболее низкие значения индексов видового разнообразия наблюдались в биотопе верхней литорали, макробентос которой беден и вариабелен при резком доминировании *Hydrobia ulvae*, а наиболее высокие – в нижнем горизонте литорали, сообщество которой более выровнено и разнообразно (табл. 3).

Таблица 3

Общие показатели структуры сообщества макрозообентоса эстуарной экосистемы губы Лапшагиной в сентябре 2006, 2007 гг.

Общие показатели	Район исследования (разрезы)								
	1 р-з кут	2 р-з кут	3 р-з	4 р-з	5 р-з	6 р-з	7 р-з выход из губы	8 р-з выход из губы	Среднее
Нижняя литораль									
<i>S</i>	7	10	14	12	17	15	15	10	12.5±1.2
<i>N</i> , экз/м ²	3875	16371	17057	13822	14803	20005	12981	3867	12848±2101
<i>B</i> , г/м ²	78	172	709	471	552	243	292	430	368±74
<i>H_N</i>	1	1.3	1.5	1.8	1.5	1.1	1.79	2.2	1.5±0.14
<i>E_N</i>	0.3	0.4	0.4	0.5	0.4	0.27	0.45	0.65	0.4±0.04
<i>H_B</i>	1.4	2.0	1.3	1.5	1.4	1.72	1.27	0.26	1.4±0.18
<i>E_B</i>	0.5	0.6	0.3	0.4	0.3	0.44	0.32	0.08	0.4±0.05
Средняя литораль									
<i>S</i>	5	7	5	6	7	8	6	8	6.5±0.4
<i>N</i> , экз/м ²	1251	5875	7470	12722	9009	10358	8000	4574	7407±1255
<i>B</i> , г/м ²	50	166	576	196	174	1048	100	176	310±120
<i>H_N</i>	1.3	1.0	0.8	1.1	1.3	0.98	0.43	1.22	1.0±0.1
<i>E_N</i>	0.6	0.3	0.4	0.4	0.5	0.33	0.17	0.41	0.4±0.04
<i>H_B</i>	1.3	1.2	0.7	1.6	2.1	1.18	0.17	1.24	1.2±0.2
<i>E_B</i>	0.6	0.4	0.3	0.6	0.7	0.39	0.07	0.41	0.4±0.07
Верхняя литораль									
<i>S</i>	1	3	5	4	2	2	1	1	2.4±0.5
<i>N</i> , экз/м ²	3500	6320	4528	1361	3232	2416	80	144	2698±763
<i>B</i> , г/м ²	45	78	54	35	34	25	2.8	1.5	34±9
<i>H_N</i>	0	0.7	1.0	0.4	0.1	0.14	0	0	0.3±0.13
<i>E_N</i>	0	0.4	0.4	0.2	0.1	0.14	0	0	0.2±0.06
<i>H_B</i>	0	0.4	1.3	1.3	0.3	0.17	0	0	0.4±0.2
<i>E_B</i>	0	0.3	0.6	0.6	0.3	0.17	0	0	0.2±0.1

Примечание. *S* – число видов, *N* – общая плотность, *B* – общая биомасса, *H_N* – индекс Шеннона по плотности популяций, *E_N* – выровненность по плотности популяций, *H_B* – индекс Шеннона по биомассе, *E_B* – выровненность по биомассе. Расположение разрезов согласно рис. 1.

Трофическая структура сообщества. Трофическая структура сообщества макрозообентоса эстуарной экосистемы Лапшагиной губы претерпевала изменения как в вертикальном направлении – от верхней литорали к средней и нижней, так и вдоль продольной оси эстуария – от опресненных кутковых районов к мористым. В вертикальном направлении в основном наблюдались изменения трофической структуры – от доминирования неподвижных сестонофагов (*Mytilus edulis*) и в меньшей степени собирающих детритофагов (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Pygospio elegans*) в нижней литорали к преобладанию детритофагов (*Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Macoma balthica*) и подвижных сестонофагов (*Mya arenaria*) в средней

и, наконец, доминированию собирающих детритофагов (*Hydrobia ulvae*, *Chironomus salinarius*) и скоблильщиков (*Littorina saxatilis*) в верхней литорали (табл. 4).

Таблица 4
Трофическая структура сообщества макрозообентоса эстуарной экосистемы губы Лапшагиной

Трофические группы (проценты от общей биомассы сообщества, %)	Районы исследования (разрезы)								Среднее
	1 кут	2	3	4	5	6	7	8 море	
Нижняя литораль									
С, О	1.0	2.2	0.6	0.1	1.4	2.7	1.0	0.7	1.2±0.3
НС	0	31.8	77.4	9.5	75.5	54.9	74.5	96.7	52.5±12.4
ПС	40.5	1.0	0.8	68.0	5.8	0.4	0	0	14.6±9.1
Д	53.1	63.4	17.0	22.1	15.2	38.6	23.4	2.6	29.4±7.2
Г	0	0	0.3	0.1	0.3	0.2	0.9	0	0.2±0.1
Х	5.4	1.5	3.9	0.3	1.8	3.3	0.2	0	2.1±0.7
П	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0.01±0.01
Средняя литораль									
С, О	2.5	0	0	0	0	1.1	0.2	0.7	0.6±0.3
НС	0	0	0	0	23.7	15.7	0	72.5	14.0±9.0
ПС	64.6	71.7	70.4	36.0	16.5	75.5	0	0	41.8±11.6
Д	25.3	25.9	28.2	64.0	59.7	7.7	99.0	24.9	41.8±10.5
Г	0	0	0	0	0	0	0	1.9	0.2±0.2
Х	7.6	2.5	1.4	0	0.1	0	0.8	0	1.6±0.9
П	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Верхняя литораль									
С, О	0	7.6	3.3	0.6	4.2	2.5	100	100	27.3±15.9
НС	0	0	21.0	0	0	0	0	0	2.6±2.6
ПС	0	0	0	43.2	0	0	0	0	5.4±5.4
Д	100	92.4	69.3	51.6	95.8	97.5	0	0	50.8±15.8
Г	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Х	0	0	6.3	4.6	0	0	0	0	1.4±0.9
П	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. С, О – скоблильщики, обгрызатели, НС – неподвижные сестонофаги, ПС – подвижные сестонофаги, Д – собирающие детрито-фаги, Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги. Расположение разрезов согласно рис. 1.

В продольном направлении трофическая структура немного менялась, особенно в кутловом опресненном районе и на выходе из губы – области наиболее активной гидродинамики и наиболее высокой и постоянной солености воды. В нижней и средней литорали в куту было больше собирающих детритофагов (*Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Macoma balthica*) и подвижных сестонофагов (*Mya arenaria*), а на

выходе из губы превалировала группировка неподвижных сестонофагов (*Mytilus edulis*) и в меньшей степени собирающих детритофагов (*Macoma balthica*) (табл. 4). В верхней литорали (в отличие от средней и нижней литорали) в куту и центральной части преобладали детритофаги (*Hydrobia ulvae*), а на выходе из губы – скоблильщики (*Littorina saxatilis*).

Таким образом, основные изменения трофической структуры сообщества в эстуарной экосистеме Лапшагиной губы происходили как в вертикальном направлении (от нижней литорали к средней и верхней), так и в продольном (от кутовых опресненных участков к мористым), однако в продольном направлении эти изменения были менее выражены и не такие сильные как относительно мареографического уровня.

Заключение. Всего за исследованный период было обнаружено 28 видов беспозвоночных животных и 11 видов морских трав и водорослей. Общие показатели структуры сообщества макрозообентоса (видовое разнообразие, общая плотность и биомасса) в основном увеличивались от верхней литорали к средней и нижней литорали и от кутовых опресненных районов к мористым. В верхней литорали преобладали в основном мелкие эвригалинные виды собирающих детритофагов *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii* и в меньшей степени скоблильщиков *Littorina saxatilis*, в средней и нижней литорали доминировали более крупные и менее эвригалинные виды подвижных (*Mya arenaria*) и неподвижных (*Mytilus edulis*) сестонофагов, собирающих детритофагов (*Macoma balthica*, *Pygospio elegans*, *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii*) и скоблильщиков (*Littorina littorea*). В продольном направлении видовая и трофическая структура сообщества макробентоса немного менялась, особенно в кутовом опресненном районе и на выходе из губы – области активной гидродинамики и высокими показателями солености воды. В кутовом опресненном районе в основном преобладали олигомиксные сообщества мелких солоноватоводных и морских эвригалинных видов собирающих детритофагов *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii* и в меньшей степени подвижных сестонофагов *Mya arenaria*, а в мористом – полимиксные сообщества морских менее эвригалинных видов неподвижных сестонофагов *Mytilus edulis* и в меньшей степени собирающих детритофагов *Macoma balthica* и скоблильщиков *L. saxatilis*.

Таким образом наиболее заметные изменения видовой и трофической структуры сообщества макробентоса наблюдались относительно мареографического уровня – от нижней литорали к средней и особенно верхней литорали. В продольном направлении по мере повышения солености воды градиент структуры сообщества

макробентоса менее выражен, особенно если сравнивать соответствующие изменения в эстуарии реки Черной (Столяров, 2013, 2017). По-видимому, это связано с более мягким солевым режимом Лапшагинского эстуария по сравнению с Чернореченским, меньшим влиянием этого фактора на распределение гидробионтов и, соответственно, меньшими изменениями структурных показателей в направлении от кутовых распресненных районов эстуария к мористым с более высокими показателями солености воды.

Список литературы

- 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 (Труды Беломорской биостанции МГУ. Т.12.). 2016 / Под общ. ред. В. О. Мокиевского, А. И. Исаченко, П. Ю. Дгебуадзе, А. Б. Цетлина. М.: Товарищество научных изданий КМК. 243 с.
- Кусакин О.Г.* 1977. Литоральные сообщества // Океанология. Биология океана / отв. ред. М.Е. Виноградов М.: Наука. Т. 2. С. 111-133.
- 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: Государственное бюджетное учреждение культуры «Сахалинский областной краеведческий музей». 208 с.
- Лабай В.С.* 2015. Видовой состав макрозообентоса лагун о. Сахалин // Известия ТИНРО. Т. 183. С.125-144.
- Столяров А.П.* 2010. Пространственно-временные изменения структуры макробентоса Лапшагинского эстуария (Кандалакшский залив, Белое море) // Успехи соврем. биол. Т. 130. № 3. С. 286-295.
- 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.* 2017. Эстуарные экосистемы Белого моря. Владимир: Изд-во Калейдоскоп. 360 с.
- Столяров А.П.* 2018. Особенности структуры литоральных и сублиторальных сообществ макробентоса в прибрежных лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Бюл. моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. Т. 123. Вып. 2. С. 27-44.
- Столяров А.П., Бурковский И.В.* 2018. Нарушение структуры бентосных сообществ в эстуарных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 2. С.88-102.
- 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 //

- Estuarine, Coastal and Shelf Science. V.198. P. 626-635.
- 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. P. 1-9.
- Khlebovich V.V. 2015. Applied Aspects of the Concept of Critical Salinity // *Biology Bulletin Reviews*. 2015. V. 5. № 6. P. 562-567.
- McLusky D.S., Elliott M. 2007. Transitional waters: A new approach, semantics or just muddying the waters? // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. V. 71. P. 359-363.
- Montagna P.A., Palmer T.A., Pollack J.B. 2013. Hydrological Changes and Estuarine Dynamics // *Springer Briefs in Environmental Science*. V. 8. 94 p.
- Pritchard D.W. 1967. What is an estuary: physical viewpoint // *Estuaries* / Ed. G. H. Lauf. Association for the Advancement of Science Publ., Washington. V. 83. P. 3-5.

**A SPECIES DIVERSITY AND TROPHIC STRUCTURE OF THE
MACROBENTHOS LITTORAL COMMUNITIES
OF THE ESTUARY ECOSYSTEM OF THE LAPSHAGHINA LIP
(KANDALAKSHA BAY, WHITE SEA)**

A.P. Stolyarov

Lomonosov Moscow State University, Moscow

The species, spatial and trophic structure of the littoral macrobenthos of the Lapshaginsky estuary was studied and analyzed. The study revealed a trend of increasing the total density, biomass and species diversity of the macrobenthos community as the salinity of water increases – from the brackish-water areas of the estuary to the marine waters. The total density, biomass and species diversity also increased as the mareographic level decreases – from the upper to the middle and lower horizons of the littoral. The brackish area is mostly dominated by oligomix communities of small brackish and marine euryhaline species of collecting detritophages *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii* and to a lesser extent by mobile sestonophages *Mya arenaria*. The marine region is dominated by polymix communities of less euryhaline marine species of immobile sestonophages *Mytilus edulis* and to a lesser extent, by the detritus collecting feeders *Macoma balthica* and scrapers *Littorina saxatilis*. *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii* and *Littorina saxatilis* mainly prevailed in the upper and middle littoral zones, while *Mya arenaria*, *Mytilus edulis* and *Macoma balthica* – in the middle and lower horizon of the tidal strip.

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

Об авторе

СТОЛЯРОВ Андрей Павлович – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры гидробиологии, ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, e-mail: macrobenthos@mail.ru.

Столяров А.П. Видовое разнообразие и трофическая структура литоральных сообществ макробентоса Лапшагиной губы (Кандалакшский залив, Белое море) / А.П. Столяров // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 4(56). С. 34-46.