

УДК 574.5 (282.05+289)

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОЙ, ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СУБЛИТОРАЛЬНЫХ И НИЖНЕЛИТОРАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА В ПРИБРЕЖНЫХ ЛАГУННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

А. П. Столяров

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Россия

Изучены видовой состав, разнообразие, пространственная и трофическая структура макробентосных сообществ сублиторали и нижних горизонтов литорали в нескольких лагунных экосистемах Кандалакшского залива Белого моря. Всего в исследованных экосистемах обнаружено 52 вида бентосных беспозвоночных животных и 6 видов морских трав и водорослей. В сублиторали самым высоким разнообразием, общей плотностью и биомассой видовых популяций характеризуется находящаяся на выходе из кутовой области Кислой губы минимально отгороженная от моря лагуна, в которой большинство составляли морские менее эвригалитные виды. Наиболее низкое разнообразие видов отмечено в сильно отгороженных от моря и заиленных лагунах Никольской губы и Зеленого мыса, где преобладали солоноватоводные и морские эвригалитные виды. Промежуточное положение занимали лагуна Ермолинской губы и лагуна, расположенная возле Ершовского озера. В литоральной полосе, в отличие от сублиторали, общие показатели структуры сообщества макробентоса (общая плотность, биомасса и в меньшей степени видовое разнообразие) увеличивались в направлении от менее зарегулированных и открытых экосистем к более закрытым. Исключением является лагуна Никольской губы, значительное зарегулирование и заиление которой приводит к существенному уменьшению видового разнообразия и снижению общей плотности и особенно биомассы сообщества макробентоса. Трофическая структура макробентосных сообществ исследованных лагунных экосистем характеризуется сходной структурой – в сублиторали преобладала группа собирающих детритофагов с тенденцией к увеличению от более открытых лагун к отгороженным от моря лагунам. В нижней литорали, сильнее подверженной приливно-отливному воздействию, встречалось больше неподвижных сестонофагов (*Mytilus edulis*), а также скоблильщиков-обгрызателей (*Littorina littorea*) с тенденцией к увеличению группы неподвижных сестонофагов (*M. edulis*) в сторону умеренно отгороженных от моря лагун (лагуна возле Ершовского озера и лагуна Ермолинской губы).

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

A. P. Stolyarov. SOME FEATURES OF THE SPECIES, SPATIAL AND TROPHIC STRUCTURE OF SUBLITTORAL AND LOWER LITTORAL MACROBENTHOS COMMUNITIES IN COASTAL LAGOON ECOSYSTEMS (KANDALAKSHA BAY, WHITE SEA)

The species composition, diversity, spatial and trophic structure of macrobenthic communities of the sublittoral and lower littoral zones were studied in several lagoon ecosystems (Kandalaksha Bay, White Sea). Surveys detected 52 species of benthic invertebrates and 6 species of seaweeds and algae in the investigated ecosystems. In the sublittoral zone, the greatest species diversity, total density and biomass of species populations were found in the lagoon least closed off from the sea, located at the exit from Kislaya Inlets' head, where marine less euryhaline species were found more. The smallest species diversity was found in the most fenced and silted lagoons of the Nikolskaya Inlet and Zelyoniy Cape, where brackish water and marine euryhaline species prevailed. An intermediate position was occupied by the lagoon of Yermolinskaya Inlet and the lagoon near Lake Yerhovskoe. In the littoral zone, as opposed to the sublittoral, common indicators of the macrobenthos community structure (total density, biomass, and less so the species diversity) increased from less regulated and open ecosystems to more enclosed ones. The exception was the lagoon of Nikolskaya Inlet, where significant overregulation and siltation led to a significant reduction in species diversity, total density and, especially, biomass of the macrobenthos community. The trophic structure of macrobenthic communities of the studied lagoon ecosystems is characterized by a similar structure – the group of collector detritivores prevailed in the sublittoral zone, with an upward tendency from more open lagoons to lagoons sheltered off from the sea. In the lower littoral zone, which is more exposed to tidal impact, there was a greater amount of immobile sestonivores (*Mytilus edulis*), as well as scraper grazers (*Littorina littorea*) with the group of immobile sestonivores (*M. edulis*) tending to increase towards lagoons that are moderately sheltered off from the sea (the lagoon near Lake Yerhovskoe lake and the lagoon of Yermolinskaya Inlet).

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

Введение

Прибрежные лагуны представляют собой неглубокие солоноватые или морские водоемы, отделенные от моря порогами, островами, наносными косами, баром и соединенные с ним (постоянно или временно) одним или несколькими узкими проливами [Kjerfve, 1994; Лабай и др., 2014]. Прибрежные лагуны, как и эстуарии, находятся на границе между сушей и морем и отличаются гидрологическим и солевым режимом водоема, условиями рельефообразования и осадконакопления, характером грунта, соленостью, рН и Eh среды, а также развитием своеобразных сообществ живых организмов [Хлебович, 1974, 2012; Сафьянов, 1987; Бурковский, 2006; De Wit, 2011; Montagna et al., 2013; Лабай и др., 2014; Лабай, 2015; Khlebovich, 2015; Комплексные..., 2016; Столяров, 2013, 2017, 2020].

Прибрежные лагуны относятся в основном к высокопродуктивным, динамичным и переходным экосистемам (от морских к солоноватоводным и пресноводным). В геологическом времени прибрежные лагуны являются неус-

тойчивыми 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].

Цель настоящей работы состояла в изучении особенностей видового состава, разнообразия, пространственного распределения и трофической структуры макробентоса sublittorали и нижнего горизонта литорали в пяти лагунных экосистемах Белого моря. Ранее было проведено исследование макробентоса нескольких лагун [Столяров, Мардашова, 2017; Stolyarov, 2019; Столяров, 2020], в этой работе 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 формирования и деградации этих уникальных объектов.

Материалы и методы

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 мысе было отобрано 20 сублиторальных проб. Пробы брались последовательно от кутовых участков исследуемых водоемов в сторону мористых районов, включая нижнюю литораль и сублитораль.

В приливно-отливной полосе на каждой станции брали два вида проб – рамками 12,5×12,5 и 25×25 см. Мелкие организмы, такие как *Hydrobia ulvae*, мелкие полихеты и олигохеты, собирали на участке 12,5×12,5 см общей площадью 1/64 м² до глубины 8–10 см. Организмы средних размеров учитывали под рамкой 25×25 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

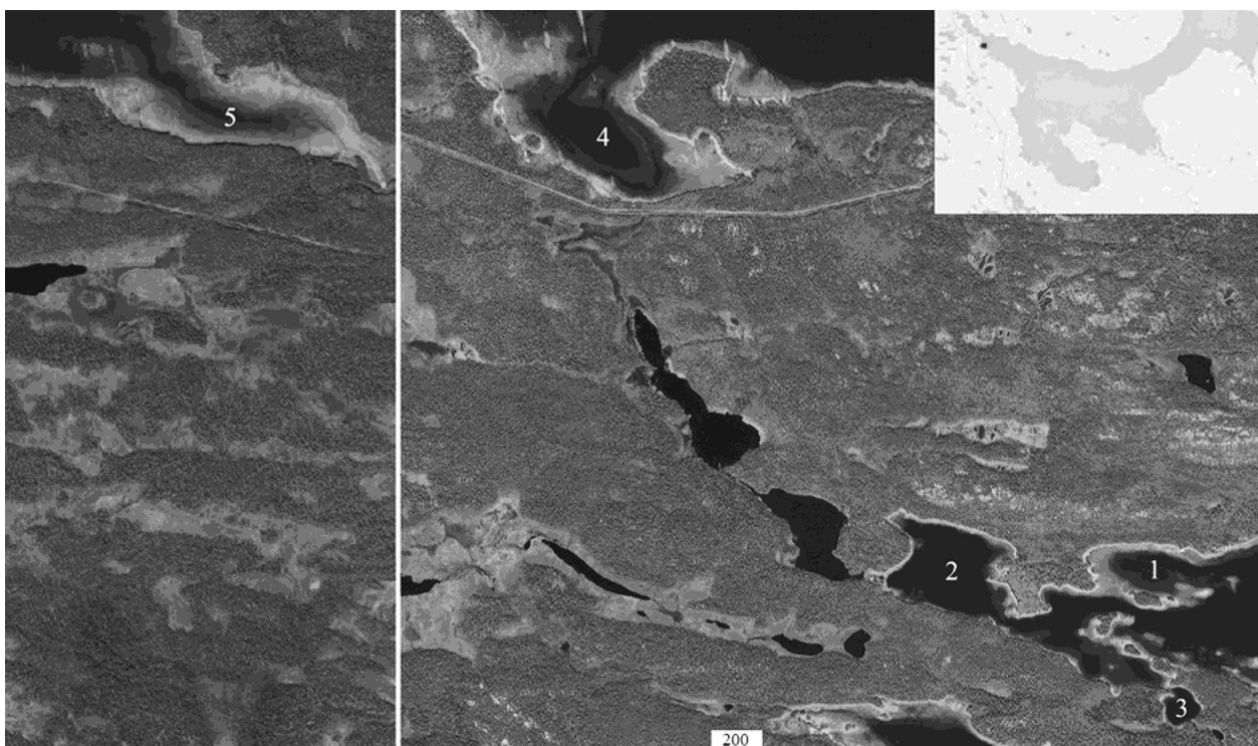


Рис. 1. Карта-схема района исследования:

1 – лагуна на выходе из кутовой области Кислой губы, 2 – лагуна кутовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером, 3 – лагуна на Зеленом мысе, 4 – лагуна Ермолинской губы, 5 – лагуна Никольской губы

Fig. 1. Schematic map of the studied area:

1 – lagoon at the outlet of the head of the Kislaya Inlet, 2 – lagoon in the head of the Kislaya Inlet near Lake Yershovskoe, 3 – lagoon of the Zelyoniy Cape, 4 – lagoon of the Yermolinskaya Inlet, 5 – lagoon of the Nikolskaya Inlet

в скоплениях *Mytilus edulis*. Дополнительно определяли проективное покрытие пляжа скоплениями мидий. Грунт, взятый с площади 1/64 и 1/16 м², аккуратно промывали на сите с ячейей 0,5 и 1 мм соответственно.

Сублиторальный макробентос отбирали с помощью дночерпателя Экмана – Берджа с площадью захвата 1/40 или 0,025 м², по два дночерпателя на станцию в Ермолинской губе и по одному в двух лагунах кутовой области Кислой губы, а также в лагуне Никольской губы и лагуне на Зеленом мысе. Грунт промывали на сите с ячейей 1 мм.

Пробы просматривали прижизненно в лаборатории. Для расчета биомассы определяли сырой вес организмов. В некоторых случаях биомассу определяли по ранее полученным соотношениям между средними размерами животного и его биомассой.

Параллельно со сбором гидробиологического материала измеряли важнейшие параметры среды: соленость (с помощью кондуктометра) на малой (конец отлива – начало прилива) и полной (конец прилива – начало отлива) воде в придонном слое, характер грунта (визуально четыре категории: ил, песчаный ил, илистый песок, песок), pH и Eh среды, а также 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 малочувствителен 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 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 находится 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 находится 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 мысе (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 примерно одинакового размера (500–600 м) и одинаковой глубины (максимальные глубины 3–5 м).

Сублитораль всех лагун представлена в основном илами или песчанистыми илами. Наиболее заиленными были осадки Никольской и Ермолинской губ и лагуны на Зеленом мысе, чаще с значительным содержанием детрита (много полуразложившихся морских трав и водорослей – зостера и фукусы) и запахом сероводорода. Осадки наименее заиленных лагун – в кутовой области Кислой губы (в самом куту возле Ершовского озера и на выходе из нее) – представлены в основном песчанистыми илами и илистыми песками. Надо отметить, что литораль этих водоемов также несколько различалась: в Ермолинской и Никольской губах она самая пологая, широкая и представлена в основном илами с высоким содержанием алевропелитовой фракции грунта; в лагуне рядом с Ершовским озером литораль не такая широкая, с преобладанием 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 мысе в силу значительной отгороженности от моря литораль наиболее узкая – не превышала 2–3 метров. Соле-

ность 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 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), реже встречались иглокожие (1 вид) и асцидии (1 вид). Значительную роль в сообществе макрозообентоса 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 зостеры 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 мысе.

В лагуне рядом с Ершовским озером обнаружено 17 сублиторальных и 16 нижнелиторальных видов беспозвоночных животных (всего 25 видов зообентосных организмов); в лагуне, расположенной немного мористее, на выходе из кутовой области губы Кислой, – 21 вид в сублиторали и 15 в нижней литорали (всего 28 видов), в лагунной экосистеме Ермолинской губы найдено 21 и 22 вида соответственно (всего 30), в Никольской губе – 16 в сублиторали и 14 в нижней литорали (всего 20 видов), а в лагуне на Зеленом мысе – 20 сублиторальных видов (табл. 1). Таким образом, в лагунах встречено примерно одинаковое количество видов, за исключением самой кутовой части губы Кислой, где число видов в нижней литорали было немного меньше, а также в Никольской губе (в сублиторали и в нижней литорали), вероятно, вследствие их большей опресненности и 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 ее расположение, тем больше наблюдалось морских менее эвригалинных сублиторальных видов (в основном полихет, иглокожих, асцидий) (табл. 1). С другой стороны, чем сильнее была изолирована лагуна и, соответственно,

меньше была ее связь с морем и лагуна больше была подвержена опреснению и заилению, тем больше встречалось солоноватоводных и морских эвригалинных видов и меньше – морских менее эвригалинных видов. В этом ряду самой изолированной и, соответственно, менее опресненной и заиленной была лагуна, расположенная на выходе из кутовой области губы Кислой; более изолированы и зарегулированы лагуна кутовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером, лагуна Ермолинской губы с обширной приливно-отливной полосой и соленым маршем, а также лагуны Никольской губы и Зеленого мыса (перечислены по степени закрытости от моря).

Интегральные показатели структуры сообщества макробентоса (видовое разнообразие, общая плотность, общая биомасса) исследованных лагун преимущественно увеличивались от нижней литорали к сублиторали (табл. 2). Снижение общих показателей структуры сообщества в сублиторали вызвано значительным заилением дна этих водоемов и, как следствие, уменьшением плотности популяций или отсутствием видов, характерных для нижней литорали (*Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *L. saxatilis*, *Mya arenaria*, *Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Arenicola marina*) при доминировании комплекса менее многочисленных и в основном менее эвригалинных видов (*M. balthica*, *L. littorea*, *Nereimyra punctata*, *Capitella capitata*, *Phyllodoce maculata*, *Harmothoe imbricata*, *A. marina*, *Crassikorophium bonnelli*, *Terebellides stroemi*, *Pectinaria koreni*, *Molgula griffithsii*).

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, промежуточное положение занимали лагуна Ермолинской губы, лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой, и лагуна на Зеленом мысе (табл. 2). В лагуне, расположенной на выходе из кутовой области, в отличие от остальных экосистем больше было встречено морских менее эвригалинных видов – *P. koreni*, *Phyllodoce citrina*, *Sabellides octocirrata*, *Cryptonatica affinis*, *Caprella linearis*, *M. griffithsii* и др., а в более отгороженных от моря лагунах – солоноватоводных и морских эвригалинных видов (*M. balthica*, *M. edulis*, *L. littorea*, *H. ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Chironomus salinarius* и др.) с тенденцией к увеличению по мере большего зарегулирования и, соответственно, опреснения и заиления (от лагуны возле Ершовского озера и лагуны на Зеленом мысе к лагунам Ермолинской и Никольской губ).

Таблица 1. Список видов макробентоса, встреченных в бентали (сублитораль и нижняя литораль) в лагунных экосистемах Никольской губы, Ермолинской губы и кутового района губы Кислой летом 2013–2016, 2018 и 2019 гг.

Table 1. List of macrobenthos species found in the benthal (sublittoral and lower littoral) in the lagoon ecosystems of the Nikolskaya Inlet, Yermolinskaya Inlet, and the head of the Kislaya Inlet in the summer of 2013–2016, 2018 and 2019

Макробентос Macrobenthos	Лагуна Никольской губы Lagoon of the Nikolskaya Inlet		Лагуна Ермолинской губы Lagoon of the Yermolinskaya Inlet		Лагуна кутовой области возле Ершовского озера Lagoon of the head near Lake Yershovskoe		Лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Lagoon at the outlet of the head		Лагуна на Зеленом мысе Lagoon of the Zelyoniy Cape	Тип питания Feeding type
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	
Зообентос/ Zoobenthos:										
кл. / cl. 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>P. koreni</i> (Malmgren, 1866)	+	-	-	-	+	-	+	-	+	Д
13. <i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	Д
14. <i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	-	+	+	-	+	-	+	X
15. <i>Ph. 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. / cl. Enteropneusta										
20. <i>Saccoglossus mereschkowskii</i> Wagner, 1885	-	-	-	-	+	-	-	-	-	Г
кл. / cl. Oligochaeta										
21. <i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem, 1855)	+	+	+	+	-	+	+	+	+	Д
22. <i>Paranais litoralis</i> (Müller, 1780)	-	+	-	+	-	-	-	-	-	Д
кл. / cl. 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>L. obtusata</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	СО
27. <i>L. 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)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	X

Макробентос Macrobenthos	Лагуна Никольской губы Lagoon of the Nikolskaya Inlet		Лагуна Ермолинской губы Lagoon of the Yermolinskaya Inlet		Лагуна кутовой области возле Ершовского озера Lagoon of the head near Lake Yershovskoe		Лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Lagoon at the outlet of the head		Лагуна на Зеленом мысе Lagoon of the Zelyoniy Cape	Тип питания Feeding type
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	
кл. / cl. Bivalvia										
33. <i>Mytilus edulis</i> Linnaeus, 1758	+	-	+	+	+	+	-	+	+	НС
34. <i>Limecola (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)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	ПС
кл. / cl. Crustacea										
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)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	Х
43. <i>Atylus carinatus</i> (Fabricius, 1793)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	П
кл. / cl. Asteroidea										
44. <i>Asterias rubens</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	-	-	+	+	+	-	Х
кл. / cl. Ascidiacea										
45. <i>Molgula griffithsii</i> (MacLeay, 1825)	-	-	-	-	-	-	+	-	+	НС
кл. / cl. Insecta										
46. <i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker, 1856	+	-	+	+	+	+	-	+	-	Д
47. <i>Chironomus salinarius</i> Kieffer, 1915	-	+	+	+	-	+	-	+	+	Д
48. <i>Orthocladius saxicola</i> Kieffer, 1911	-	-	-	-	-	-	-	-	+	Д
тип / type Nematelminthes										
49. <i>Priapulius caudatus</i> Lamarck, 1816	+	+	-	+	-	-	-	-	-	П
50. <i>Halicriptus spinulosus</i> von Siebold, 1849	-	-	+	+	-	-	-	-	-	П
тип / type Nemertini										
51. <i>Amphiporus lactifloreus</i> (Johnston, 1828)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	Х
52. <i>Lineus gesserensis</i> (O. F. Müller, 1774)	+	-	-	-	+	+	-	-	+	Х
Макрофиты (морские травы и водоросли): Macrophytes (sea grass and algae):										
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. Здесь и в табл. 3: С, О – скобильщики, 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.

Note. «+» – species has been registered; «-» – species not found. 1 – sublittoral, 2 – lower littoral. Here and in Table 3: C, O – scrapers, ectophagous; HC – sedentary sestonophages; PC – mobile sestonophages; D – collecting detritophages; Г – subsurface deposit feeders (randomly consuming the sediments); X – predators; П – polyphagous. The prevailing type of food is indicated.

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

Table 2. General indices of the macrozoobenthos community structure in various lagoon ecosystems of the White Sea (Kandalaksha Bay)

Интегральные показатели структуры сообщества Integral indices of the community structure	Районы исследования Studied areas	
	Лагуна Никольской губы Lagoon of the Nikolskaya Inlet	Лагуна Ермолинской губы Lagoon of the Yermolinskaya Inlet
<i>S</i> <i>N</i> , экз./м ² <i>B</i> , г/м ² <i>H_N</i>	Сублитораль Sublittoral	Сублитораль Sublittoral
	3,8* ± 0,5**	5,5* ± 0,7**
	569 ± 98	2074 ± 869
	24,7 ± 7,0	45 ± 14
	1,4 ± 0,2	1,5 ± 0,2
<i>S</i> <i>N</i> , экз./м ² <i>B</i> , г/м ² <i>H_N</i>	Нижняя литораль Lower littoral	Нижняя литораль Lower littoral
	6,0 ± 0,7	9,0 ± 1,5
	4244 ± 1956	9571 ± 2017
	170 ± 97	2908 ± 2567
	1,5 ± 0,2	1,1 ± 0,3
<i>S</i> <i>N</i> , экз./м ² <i>B</i> , г/м ² <i>H_N</i>	Лагуна, расположенная в кустовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером Lagoon in the head of the Kislaya Inlet near Lake Yershovskoe	Лагуна, расположенная на выходе из кустовой области Кислой губы Lagoon at the outlet of the head of the Kislaya Inlet
	Сублитораль Sublittoral	Сублитораль Sublittoral
	5,2 ± 0,8	8,5 ± 0,9
	1046 ± 282	2450 ± 359
	104 ± 50	127 ± 26
	1,8 ± 0,3	2,1 ± 0,2
<i>S</i> <i>N</i> , экз./м ² <i>B</i> , г/м ² <i>H_N</i>	Нижняя литораль Lower littoral	Нижняя литораль Lower littoral
	8,5 ± 0,7	8,8 ± 0,3
	16309 ± 2313	9526 ± 4294
	1176 ± 379	113 ± 14
	1,0 ± 0,2	1,6 ± 0,4
<i>S</i> <i>N</i> , экз./м ² <i>B</i> , г/м ² <i>H_N</i>	Лагуна на Зеленом мысе в кустовой области Кислой губы Lagoon of the Zelyoniy Cape in the head of the Kislaya Inlet	
	Сублитораль Sublittoral	
	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.

Note. * – average values, ** – standard error. *S* – number of species, *N* – total density, *B* – total biomass, *H_N* – Shannon index for population density.

В литоральной полосе 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 (лагуна кута губы Кислой рядом с Ершовским озером, лагуна Ермолинской губы) (табл. 2).

Надо отметить, что значительное зарегулирование губы Никольской и лагуны на Зеленом мысе приводит к существенному уменьшению видового разнообразия и снижению общей биомассы популяций сообщества макробентоса (табл. 2). Что касается плотности популяций, то в лагуне на Зеленом мысе в сублиторали сохраняется относительно высокая плотность популяций мелких видов беспозвоночных животных (*H. ulvae*, *T. benedii*, *Limecola balthica*), а в лагуне Никольской губы, наиболее заиленной и мелководной, наблюдается снижение не только показателей видового разнообразия и биомассы сообщества, но и плотности популяций (особенно в сублиторали) (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 лагун (рис. 2) выявилось высокое сходство сублиторальных

сообществ макробентоса всех лагун (1–4) и сообщества нижней литорали лагуны, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой (6), а также сообществ нижней литорали (лагуна рядом с Ершовским озером и лагуна Ермолинской губы) (7 и 8) и сублиторального макробентоса Никольской губы (5) при низком сходстве этих двух групп (в основном сублиторальных и литоральных) между собой (рис. 2). Сообщество нижней литорали Никольской губы (9) с обедненной макрофауной не было сходно ни с одним из рассмотренных выше сообществ макробентоса. Таким образом, выделяются сообщества сублиторали лагун вместе с нижней литоралью самой открытой лагуны (лагуна на выходе из кутовой области Кислой губы) (3–2) и сообщества нижней литорали вместе с сублиторалью самой закрытой и заиленной лагуны Никольской губы (5–8) (рис. 2).

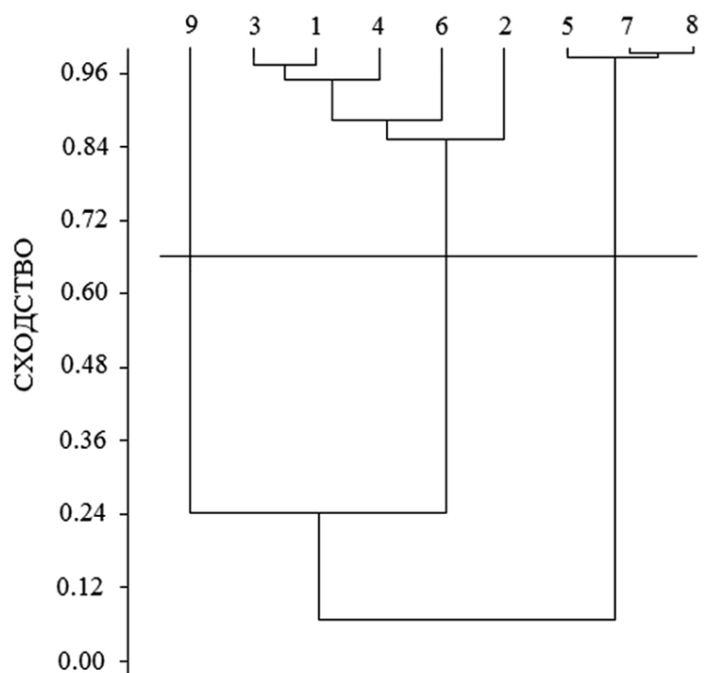
Сублиторальное сообщество Никольской губы (5), в значительной степени представленное литоральными видами (моллюсками *M. balthica*, *H. ulvae*, *M. edulis*, полихетами *Scoloplos armiger*, олигохетами *Tubificoides benedii*), было более сходным с литоральными сообществами исследованных лагун, чем с сублиторальными (рис. 2, табл. 1). В то время как сообщество нижней литорали лагуны, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой (6), было более сходным с сублиторальными сообществами (рис. 2, табл. 1). Таким образом, проведенный кластерный анализ свидетельствует о различиях в структуре литоральных

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. Горизонтальной линией показан уровень значимого сходства

Fig. 2. Dendrogram of communities similarity by macrobenthos biomass (Pianka's index).

1, 6 – community of the sublittoral (1) and lower littoral (6) of the lagoon, located at the outlet of the head of the Kislaya Inlet; 2, 7 – community of the sublittoral (2) and lower littoral (7) of the head of the Kislaya Inlet near Lake Yerhovskoe; 4, 8 – community of the sublittoral (4) and lower littoral (8) of the lagoon of the Yermolinskaya Inlet; 5, 9 – community of the sublittoral (5) and lower littoral (9) of the lagoon of the Nikolskaya Inlet. The horizontal line shows the level of significant similarity



и сублиторальных сообществ макробентоса, а также об отличиях макробентосных сообществ лагунных экосистем с различным водообменом с внешней акваторией.

Интеграция видов в сообществе макробентоса. Проведенный аналогичный кластерный анализ по видам (на основе биомасс популяций) позволил выделить 9 групп видов, различающихся своим распространением (рис. 3). Надо отметить, что многие виды в той или иной мере встречались во всех лагунах. Первый (7–10) и девятый (5–26) комплексы видов были распространены в основном в Никольской губе (в нижней литорали и сублиторали соответственно), второй (15–39) – в сублиторали лагуны на Зеленом мысе, третий (11–34) и седьмой (16–22) – в лагуне на выходе из кутового района губы Кислой (в сублиторали и нижней литорали

соответственно), четвертый (31–36) и шестой (4–1) – в лагуне самого кута губы Кислой рядом с Ершовским озером (в сублиторали и в нижней литорали соответственно), пятый (17–2) и восьмой (3–30) – в Ермолинской губе (в сублиторали и нижней литорали соответственно) (рис. 3). Таким образом, первый (7–10), шестой (4–1), седьмой (16–22) и восьмой (3–30) комплексы видов преимущественное развитие получали в основном в нижней литорали, а второй (15–39), третий (11–34), четвертый (31–36), пятый (17–2) и девятый (5–26) комплексы предпочитали главным образом сублиторальные местообитания (рис. 3).

Проведенный анализ пространственной структуры сообществ макробентоса свидетельствует о специфических абиотических условиях в каждой экосистеме с характерными

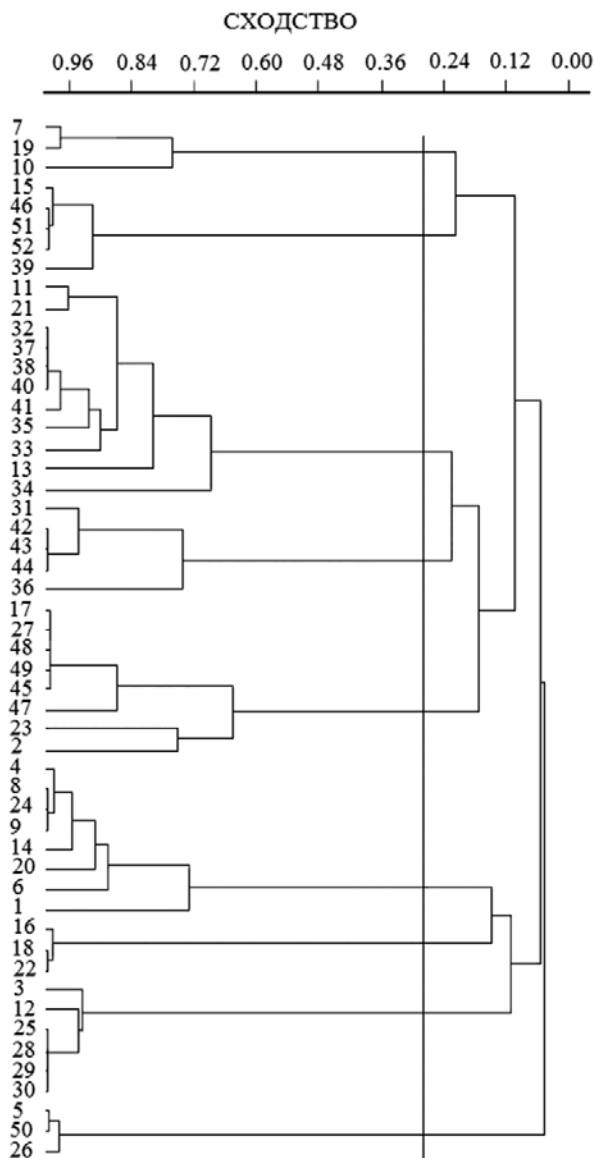


Рис. 3. Дендрограмма сходства видов (индекс Пианки) по биомассе макробентоса в исследованных лагунах. Вертикальной линией показан уровень значимого сходства.

Fig. 3. Dendrogram of species similarity (Pianka's index) by macrobenthos biomass in the studied lagoons. The vertical line shows the level of significant similarity.

- 1 – *Hydrobia ulvae*, 2 – *Macoma balthica*, 3 – *Littorina littorea*, 4 – *Mya arenaria*, 5 – *Alitta virens*, 6 – *Tubificoides benedii*, 7 – *Paranais litoralis*, 8 – *Littorina saxatilis*, 9 – *Littorina obtusata*, 10 – *Chironomus salinarius*, 11 – *Pygospio elegans*, 12 – *Mytilus edulis*, 13 – *Scoloplos armiger*, 14 – *Lineus gesserensis*, 15 – *Fabricia sabella*, 16 – *Arenicola marina*, 17 – *Cladotanytarsus mancus*, 18 – *Jaera albifrons*, 19 – *Amphiporus lactifloreus*, 20 – *Asterias rubens*, 21 – *Nereimyra punctata*, 22 – *Pectinaria hyperborea*, 23 – *Micronephthys minuta*, 24 – *Eteone longa*, 25 – *Halicryptus spinulosus*, 26 – *Priapulus caudatus*, 27 – *Onoba aculeus*, 28 – *Buccinum undatum*, 29 – *Cylichnoides occultus*, 30 – *Lacuna neritoidea*, 31 – *Terebellides stroemi*, 32 – *Caprella linearis*, 33 – *Pontoporeia femorata*, 34 – *Phyllodoce maculata*, 35 – *Harmothoe imbricata*, 36 – *Pectinaria koreni*, 37 – *Phyllodoce citrina*, 38 – *Sabellides octocirrata*, 39 – *Pholoe minuta*, 40 – *Cryptonatica affinis*, 41 – *Molgula griffithsii*, 42 – *Saccoglossus mereschkowskii*, 43 – *Cylichna alba*, 44 – *Nicania montagui*, 45 – *Crassikorophium bonellii*, 46 – *Polydora ciliata*, 47 – *Capitella capitata*, 48 – *Musculus laevigatus*, 49 – *Atylus carinatus*, 50 – *Gammarus duebeni*, 51 – *Orthocladus saxicola*, 52 – *Heteromastus filiformis*

видовыми комплексами живых организмов, а также о близости видового состава лагун, имеющих сходную геоморфологию и водообмен с морскими водами. Соответственно, в сублиторали мы наблюдаем постепенное уменьшение морских менее эвригалинных видов, встреченных на выходе из кутовой области губы Кислой (полихет *S. octocirrata*, *Pholoe minuta*, *Ph. citrina*, морских звезд *Asterias rubens*, асцидий *Molgula giffithsii*), и их постепенную замену на более эвригалинные и эвритопные виды, доминирующие в лагунах Ермолинской и Никольской губ, а также в лагуне Зеленого мыса (моллюсков *H. ulvae*, *M. balthica*, *M. arenaria*, *M. edulis*, полихет *A. marina*, олигохет *T. benedii*, *Paranais littoralis*).

В приливно-отливной полосе в более открытых и, соответственно, морских экосистемах (лагуна Кислой губы, расположенная на выходе из кутовой области) наблюдалось заселение нижних горизонтов литорали морскими менее эвригалинными видами, и, напротив, в менее морских и более отгороженных от моря лагунах – заселение нижней литорали и сублиторали более эвритопными и солоноватоводными видами макробентоса (лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой рядом с Ершовским озером, и особенно лагуны Ермолинской и Никольской губ).

нах – заселение нижней литорали и сублиторали более эвритопными и солоноватоводными видами макробентоса (лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой рядом с Ершовским озером, и особенно лагуны Ермолинской и Никольской губ).

Трофическая структура сообщества.

Трофическая структура сублиторальных сообществ характеризуется сходной структурой – везде преобладала группа собирающих детритофагов (*M. balthica*, *P. koreni*, *Pontoporeia femorata*, *T. stroemi*, *H. 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). При этом в наиболее отгороженной от моря лагуне на Зеленом мысе группировка собирающих детритофагов (*M. balthica*, *H. ulvae*) достигала 94 % (табл. 3).

Таблица 3. Трофическая структура сообщества макрозообентоса в различных лагунных экосистемах Белого моря (Кандалакшский залив)

Table 3. Trophic structure of the macrozoobenthos community in various lagoon ecosystems of the White Sea (Kandalaksha Bay)

Трофические группы (в % от общей биомассы сообщества) Trophic groups (percentage of total biomass of the community)	Районы исследования Studied areas	
	Лагуна Никольской губы Lagoon of the Nikolskaya Inlet	Лагуна Ермолинской губы Lagoon of the Yermolinskaya Inlet
	Сублитораль Sublittoral	Сублитораль Sublittoral
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 Lower littoral	Нижняя литораль Lower littoral
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

Трофические группы (в % от общей биомассы сообщества) Trophic groups (percent- age of total biomass of the community)	Районы исследования Studied areas	Районы исследования Studied areas
	Лагуна, расположенная в кутовой области Кислой губы возле Ершовского озера Lagoon in the head of the Kislaya Inlet near Lake Yershovskoe	Лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы Lagoon at the outlet of the head of the Kislaya Inlet
	Сублитораль Sublittoral	Сублитораль Sublittoral
С, О	0	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 Lower littoral	Нижняя литораль Lower littoral
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 мысе в кутовой области Кислой губы Lagoon of the Zelyoniy Cape in the head of the Kislaya Inlet	
	Сублитораль Sublittoral	
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	

В нижней литорали, более подверженной приливно-отливному воздействию по сравнению с сублиторалью, было больше встречено неподвижных (*M. edulis*) и малоподвижных (*M. arenaria*) сестонофагов, а также скоблильщиков-обгрызателей (*L. littorea*) с тенденцией к увеличению группы неподвижных сестонофагов (*M. 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

(*A. marina*) (популяция неподвижных сестонофагов *M. edulis* в нижней литорали слабо представлена по причине сильного приобоя и подвижности грунта), а в более закрытой (от морского приобоя и течений) лагуне Никольской губы – в основном мелкие детритофаги *H. ulvae*, *P. litoralis* и *M. balthica* по причине значительного заиления дна этого 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 было больше встречено морских менее эвригаллиных видов – *P. koreni*, *Ph. citrina*, *S. octocirrata*, *C. affinis*, *C. linearis*, *M. griffithsii*, а самыми низкими показателями характеризуется лагуна Никольской губы, где преобладали солоноватоводные и морские разной степени эвригаллиности виды (*M. balthica*, *M. edulis*, *L. littorea*, *H. ulvae*, *T. benedii*, *Ch. salinarius*), промежуточное положение занимали лагуна Ермолинской губы, лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой, и лагуна на Зеленом мысе (расположены по мере уменьшения общих показателей структуры сообщества).

В литоральной полосе 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 (лагуна кута губы Кислой рядом с Ершовским озером, лагуна Ермолинской губы). Значительное зарегулирование губы Никольской приводит к существенному уменьшению видового разнообразия и снижению общей плотности и особенно биомассы сообщества макробентоса. То есть общие показатели структуры сообщества макробентоса в литоральной полосе 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 особенно биомассы сообщества.

Проведенный кластерный анализ свидетельствует о различиях в видовой структуре литоральных и сублиторальных сообществ макробентоса, а также об отличиях макробентосных сообществ лагунных экосистем с различным водообменом с внешней акваторией. Соответственно, в сублиторали наблюдается постепенное уменьшение морских менее эвригаллиных видов (полихет *S. octocirrata*, *Ph. minuta*, *Ph. citrina*, морских звезд *A. rubens*, асцидий *M. griffithsii*) от открытых, менее отго-

роженных от моря лагун (лагуна, расположенная на выходе из кутовой области губы Кислой) к более зарегулированным и закрытым лагунам (лагуны Ермолинской и Никольской губ, Зеленого мыса) с доминированием солоноватоводных и морских эвригаллиных комплексов видов (моллюсков *H. ulvae*, *M. balthica*, *M. arenaria*, *M. edulis*, полихет *A. marina*, олигохет *T. benedeni*, *P. litoralis* и др.). В приливно-отливной полосе в более открытых и, соответственно, морских экосистемах (лагуна Кислой губы, расположенная на выходе из кутовой области) наблюдалось заселение нижних горизонтов литорали морскими менее эвригаллиными видами, и наоборот, в менее морских и более отгороженных от моря лагунах – заселение нижних горизонтов литорали и сублиторали более эвритопными и солоноватоводными видами макробентоса (лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой рядом с Ершовским озером, и особенно лагуны Ермолинской и Никольской губ).

Трофическая структура макробентосных сообществ исследованных лагунных экосистем характеризуется сходной структурой – в сублиторали преобладала группа собирающих детритофагов (*M. balthica*, *P. koreni*, *P. femorata*, *T. 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, встречено больше неподвижных (*M. edulis*) и малоподвижных (*M. arenaria*) сестонофагов, а также скоблильщиков-обгрызателей (*L. littorea*) с тенденцией к увеличению группы неподвижных сестонофагов (*M. edulis*) в сторону умеренно отгороженных от моря лагун (лагуна возле Ершовского озера и лагуна Ермолинской губы).

Таким образом, наши исследования свидетельствуют, с одной стороны, о специфических абиотических условиях в каждой экосистеме с характерными для них видовыми комплексами беспозвоночных животных, а с другой – подтверждают сходство видовой, пространственной и трофической структуры сообществ макробентоса в лагунах, имеющих сходную геоморфологию и водообмен с морскими водами.

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

Литература

Бурковский И. В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2006. 285 с.

Комплексные исследования Бабыего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов (Труды Беломорской биостанции МГУ. Т. 12) / Под общ. ред. В. О. Мокиевского, А. И. Исаченко, П. Ю. Дгебуадзе, А. Б. Цетлина. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2016. 243 с.

Лабай В. С. Видовой состав макрозообентоса лагун о. Сахалин // Известия ТИНРО. 2015. Т. 183. С. 125–144.

Лабай В. С., Атаманова И. А., Заварзин Д. С., Мотылькова И. В., Мухаметова О. Н., Никитин В. Д. Естественная история Сахалина и Курильских островов. Водоемы острова Сахалин: от лагун к озерам. Южно-Сахалинск: Сахалинский обл. краевед. музей, 2014. 208 с.

Сафьянов Г. А. Эстуарии. М.: Мысль, 1987. 190 с.

Столяров А. П. Особенности структурной организации сообщества макробентоса в эстуарных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Успехи соврем. биол. 2013. Т. 133, № 2. С. 191–208.

Столяров А. П. Эстуарные экосистемы Белого моря. Владимир: Калейдоскоп, 2017. 360 с.

Столяров А. П. Видовое разнообразие и трофическая структура сообществ макробентоса в лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 1. С. 3–12. doi: 10.31857/S0044513419080142

Столяров А. П., Мардашова М. В. Особенности структуры и разнообразия сообществ макробентоса в прибрежных лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2017. Т. 122, № 3. С. 18–27.

Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 236 с.

Хлебович В. В. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). СПб.: ЗИН РАН, 2012. 143 с.

Angus S. Scottish saline lagoons: Impacts and challenges of climate change // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2017. Vol. 198, pt. B. P. 626–635. doi: 10.1016/j.ecss.2016.07.014

Basset A., Elliott M., West R. J., Wilson J. G. Estuarine and lagoon biodiversity and their natural goods and services // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2013. Vol. 132. P. 1–4. doi: 10.1016/j.ecss.2013.05.018

De Wit R. Biodiversity of coastal lagoon ecosystems and their vulnerability to global change // Ecosystems

Biodiversity / Eds. O. Grillo, G. Venora. IntechOpen Publ., 2011. P. 29–42. doi: 10.5772/24995

Esteves F. A., Caliman A., Santangelo J. M., Guariento R. D., Farjalla V. F., Bozelli R. L. Neotropical coastal lagoons: An appraisal of their biodiversity, functioning, threats and conservation management // Brazil. J. Biol. 2008. Vol. 68 (4). P. 967–981. doi: 10.1590/S1519-69842008000500006

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. 2001. Vol. 4, no. 1. P. 1–9.

Khlebovich V. V. Applied aspects of the concept of critical salinity // Biol. Bull. Rev. 2015. Vol. 5, no. 6. P. 562–567. doi: 10.1134/S2079086415060031

Kjerfve B. Coastal lagoons // Coastal lagoon processes / Ed. B. Kjerfve. Elsevier Oceanography Series, Amsterdam, 1994. P. 1–8.

Kristensen E., Delefosse M., Quintana C. O., Flindt M. R., Valdemarsen T. Influence of benthic macrofauna community shifts on ecosystem functioning in shallow estuaries // Front. Mar. Sci. 2014. Vol. 1. P. 1–41. doi: 10.3389/fmars.2014.00041

Montagna P. A., Palmer T. A., Pollack J. B. Hydrological changes and estuarine dynamics. Springer Briefs in Environ. Science. Vol. 8. N.Y.: Springer, 2013. 94 p. doi: 10.1007/978-1-4614-5833-3

Morais G. C., Camargo M. G., Lana P. Intertidal assemblage variation across a subtropical estuarine gradient: how good conceptual and empirical models are? // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2016. Vol. 170. P. 91–101. doi: 10.1016/j.ecss.2015.12.020

Pianka E. R. Niche overlap and diffuse competition // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1974. Vol. 71. P. 2141–2145. doi: 10.1073/pnas.71.5.2141

Shannon C. E. The mathematical theory of communication // Bell Syst. Tech. J. 1948. Vol. 27. P. 379–423, 623–656.

Stolyarov A. P. Peculiarities of the structure of and trends in the macrobenthos community of the Ermolinskaya bay lagoon ecosystem, Kandalaksha bay, White Sea // Biol. Bull. 2017. Vol. 44, no. 9. P. 1019–1034. doi: 10.1134/S106235901709014X

Stolyarov A. P. 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 Univ. Biol. Sci. Bull. 2019. Vol. 74, no. 3. P. 176–182. doi: 10.3103/S0096392519030106

Поступила в редакцию 24.10.2021

References

Burkovskii I. V. Morskaya biogeotsenologiya. Organizatsiya soobshchestv i ekosistem [Marine biogeocenology. The organization of communities and ecosystems]. Moscow: KMK, 2006. 285 p.

Khlebovich V. V. Kriticheskaya solenost' biologicheskikh protsessov [Critical salinity of biological processes]. Leningrad: Nauka, 1974. 236 p.

Khlebovich V. V. Ekologiya osobi (oчерki fenotipicheskikh adaptatsii zhivotnykh) [Ecology of an individual

(essays on phenotypic adaptations of animals)]. St. Petersburg: ZIN RAN, 2012. 143 p.

Kompleksnyye issledovaniya Bab'ego morya, poluizolirovannoi belomorskoi laguny: geologiya, gidrologiya, biota – izmeneniya na fone transgressii beregov [Comprehensive studies of the Babie More bay, a semi-isolated lagoon in the White Sea: Geology, hydrology, biota – changes against the background of coast transgression]. Trudy Belomorskoi biostantsii MGU [Proceed.

The White Sea Biol. Station MSU]. Vol. 12. Ed. V. O. Mokievsky, A. I. Isachenko, P. Yu. Dgebuadze, A. B. Tsetlin. Moscow: KMK, 2016. 243 p.

Labai V. S. Vidovoi sostav makrozoobentosa lagun o. Sakhalin [The species composition of macrozoobenthos in the lagoons of the Sakhalin Island]. *Izvestiya TINRO* [Proceed. Pacific Br. Russ. Federal Research Inst. Fisheries and Oceanography]. 2015. Vol. 183. P. 125–144.

Labai V. S., Atamanova I. A., Zavarzin D. S., Motyl'kova I. V., Mukhametova O. N., Nikitin V. D. Estestvennaya istoriya Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov. Vodoemy ostrova Sakhalin: ot lagun k ozeram [Natural history of Sakhalin and the Kuril Islands. Water bodies of the Sakhalin island: from the lagoons to the lakes]. Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalinskii obl. kraeved. muzei, 2014. 208 p.

Saf'yanov G. A. Estuarii [Estuaries]. Moscow: Mysl', 1987. 190 p.

Stolyarov A. P. Osobennosti strukturnoi organizatsii soobshchestva makrobentosa v estuariykh ekosistemakh (Kandalakshskii zaliv, Beloe more) [Peculiarities of the structural organization of the community of macrobenthos in an estuarine ecosystem (Kandalaksha Bay, White Sea)]. *Uspekhi sovrem. biol.* [Advances in Current Biol.]. 2013. Vol. 133, no. 2. P. 191–208.

Stolyarov A. P. Estuarne ekosistemy Belogo morya [Estuarine ecosystems of the White Sea]. Vladimir: Kaleidoskop, 2017. 360 p.

Stolyarov A. P. Vidovoe raznoobrazie i troficheskaya struktura soobshchestv makrobentosa v lagunnykh ekosistemakh (Kandalakshskii zaliv, Beloe more) [Species diversity and trophic structure of macrobenthos communities in lagoon ecosystems (Kandalaksha Bay, White Sea)]. *Zool. zhurn.* [Zool. J.]. 2020. Vol. 99, no. 1. P. 3–12. doi: 10.31857/S0044513419080142

Stolyarov A. P., Mardashova M. V. Osobennosti struktury i raznoobrazie soobshchestv makrobentosa v pribrezhnykh lagunnykh ekosistemakh (Kandalakshskii zaliv, Beloe more) [Features of the structure and diversity of macrobenthos communities in coastal lagoon ecosystems (Kandalaksha Bay, White sea)]. *Byul. MOIP. Otd. biol.* [Bull. Moscow Soc. Natur. Biol. Ser.]. 2017. Vol. 122, no. 3. P. 18–27.

Angus S. Scottish saline lagoons: Impacts and challenges of climate change. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2017. Vol. 198, pt. B. P. 626–635. doi: 10.1016/j.ecss.2016.07.014

Basset A., Elliott M., West R. J., Wilson J. G. Estuarine and lagoon biodiversity and their natural goods and services. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2013. Vol. 132. P. 1–4. doi: 10.1016/j.ecss.2013.05.018

De Wit R. Biodiversity of coastal lagoon ecosystems and their vulnerability to global change. *Ecosystems*

Biodiversity. Eds. O. Grillo, G. Venora. IntechOpen Publ., 2011. P. 29–42. doi: 10.5772/24995

Esteves F. A., Caliman A., Santangelo J. M., Guariento R. D., Farjalla V. F., Bozelli R. L. Neotropical coastal lagoons: An appraisal of their biodiversity, functioning, threats and conservation management. *Brazil. J. Biol.* 2008. Vol. 68 (4). P. 967–981. doi: 10.1590/S1519-69842008000500006

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 2001. Vol. 4, no. 1. P. 1–9.

Khlebovich V. V. Applied aspects of the concept of critical salinity. *Biol. Bull. Rev.* 2015. Vol. 5, no. 6. P. 562–567. doi: 10.1134/S2079086415060031

Kjerfve B. Coastal lagoons. *Coastal lagoon processes*. Ed. B. Kjerfve. Elsevier Oceanography Series, Amsterdam, 1994. P. 1–8.

Kristensen E., Delefosse M., Quintana C. O., Flindt M. R., Valdemarsen T. Influence of benthic macrofauna community shifts on ecosystem functioning in shallow estuaries. *Front. Mar. Sci.* 2014. Vol. 1. P. 1–41. doi: 10.3389/fmars.2014.00041

Montagna P. A., Palmer T. A., Pollack J. B. Hydrological changes and estuarine dynamics. *Springer Briefs in Environ. Science*. Vol. 8. N.Y.: Springer, 2013. 94 p. doi: 10.1007/978-1-4614-5833-3

Morais G. C., Camargo M. G., Lana P. Intertidal assemblage variation across a subtropical estuarine gradient: how good conceptual and empirical models are? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2016. Vol. 170. P. 91–101. doi: 10.1016/j.ecss.2015.12.020

Pianka E. R. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1974. Vol. 71. P. 2141–2145. doi: 10.1073/pnas.71.5.2141

Shannon S. E. The mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 1948. Vol. 27. P. 379–423, 623–656.

Stolyarov A. P. Peculiarities of the structure of and trends in the macrobenthos community of the Ermolinskaya bay lagoon ecosystem, Kandalaksha bay, White Sea. *Biol. Bull.* 2017. Vol. 44, no. 9. P. 1019–1034. doi: 10.1134/S106235901709014X

Stolyarov A. P. 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 Univ. Biol. Sci. Bull.* 2019. Vol. 74, no. 3. P. 176–182. doi: 10.3103/S0096392519030106

Received October 24, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Столяров Андрей Павлович

ведущий научный сотрудник кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета, д. б. н. Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
Ленинские горы, 1, Москва, Россия, 119234
эл. почта: macrobenthos@mail.ru
тел.: (499) 9392573

CONTRIBUTOR:

Stolyarov, Andrey

Lomonosov Moscow State University
1 Leninskiye Gory, 119234 Moscow, Russia
e-mail: macrobenthos@mail.ru
tel.: (499) 9392573