

УДК 574.5 (282.05+289)

## ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА МАКРО- И МЕЙОБЕНТОСА ЛАГУННОЙ ЭКОСИСТЕМЫ КУТОВОЙ ОБЛАСТИ КИСЛОЙ ГУБЫ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

А. П. Столяров

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова  
(Ленинские горы, 1, Москва, Россия, 119234)

Проанализирована видовая и пространственная структура макро- и мейобентоса лагунной экосистемы губы Кислой (Кандалакшский залив Белого моря). Всего обнаружено 32 вида бентосных организмов (включая 11 видов личинок беспозвоночных) и 9 видов морских трав и водорослей. Учет групп эвмейобентоса велся до крупных таксонов (нематоды, гарпактикоидные копеподы, остракодовые раки, турбеллярии). Установлено, что в лагуне наиболее высокая общая биомасса макробентосных организмов наблюдалась преимущественно в нижнем горизонте литорали и на выходе из лагуны (высокая биомасса популяций *Mytilus edulis*), а мейобентоса – в среднем и верхнем горизонтах и в кутовом районе. Это может свидетельствовать о комплементарном характере распределения мейо- и макробентоса: повышении роли мейофауны в местах некоторого угнетения развития макробентоса. При анализе сходства мейо- и макробентоса различных биотопов обнаружилось отличие в видовой структуре сообществ трех горизонтов литорали – верхнего, среднего и нижнего. При этом сообщества нижнего и среднего горизонта характеризовались большим сходством видовой структуры, чем сообщества верхнего горизонта литорали. Отличия же структурных характеристик сообщества в продольном направлении – по мере повышения солености воды менее выражены (особенно если сравнивать с соответствующими структурными изменениями мейо- и макробентоса в эстуарии р. Черной). Вероятно, это связано с более мягким солевым режимом исследуемой лагуны по сравнению с эстуарием р. Черной, меньшим влиянием данного фактора на распределение гидробионтов и, соответственно, меньшими изменениями видовой структуры сообщества в продольном направлении – от кутовых районов лагуны к морю.

Ключевые слова: лагунные экосистемы; мейо- и макробентос; видовое разнообразие; пространственная структура; Белое море

Для цитирования: Столяров А. П. Особенности пространственной структуры сообщества макро- и мейобентоса лагунной экосистемы кутовой области Кислой губы (Кандалакшский залив, Белое море) // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 8. С. 88–100. doi: 10.17076/eco1572

Финансирование. Исследование выполнено в рамках программы развития междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды».

## A. P. Stolyarov. FEATURES OF THE SPATIAL STRUCTURE OF THE MACRO- AND MEIOBENTHOS COMMUNITY OF THE LAGOON ECOSYSTEM OF KISLAYA BAY HEAD (GULF OF KANDALAKSHA, WHITE SEA)

Lomonosov Moscow State University (1 Leninskiye Gory, 119234 Moscow, Russia)

The spatial and species structure of meio- and macrobenthos communities of the Kislaya Bay (Gulf of Kandalaksha, White Sea) lagoon ecosystem was analysed. A total of 32 species of benthic organisms (including 11 species of invertebrate larvae) and 9 species of seagrasses and algae were found. Eumeiobenthos groups were identified to the level of large taxa (nematodes, harpacticoids, ostracods, turbellaria). The highest total biomass of macrobenthos organisms was mainly observed in the lower horizon of the littoral zone and at the exit from the lagoon (high biomass of *Mytilus edulis* populations). For meiobenthos biomass was the highest in the middle and upper littoral horizons and in the bayhead. This may indicate a complementary distribution of meio- and macrobenthos: the role of meiofauna grew where macrobenthos development was somewhat inhibited. An analysis of the similarity of meio- and macrobenthos of different habitats revealed differences in the species structure of communities between the three littoral horizons – upper, middle, and lower. Communities of the lower and middle horizons of the littoral zone exhibited a greater similarity of the species structure than communities of the upper horizon. The differences in the structural characteristics of the community lengthwise – with increasing water salinity, are less pronounced (especially when compared with the corresponding structural changes in meio- and macrobenthos in the Chyornaya River estuary). This is probably due to the milder salinity conditions in the lagoon versus the Chyornaya River estuary, lower impact of this factor on the distribution of aquatic organisms and, accordingly, smaller change in the species structure of the community lengthwise – from the bayhead towards the sea.

**Keywords:** lagoon ecosystems; macro- and meiobenthos; species diversity; spatial structure; White Sea

For citation: Stolyarov A. P. Features of the spatial structure of the macro- and meiobenthos community of the lagoon ecosystem of Kislaya Bay head (Gulf of Kandalaksha, White sea). *Trudy Kareli'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 8. P. 88–100. doi: 10.17076/eco1572

**Funding.** The study was carried out within the development program of the Lomonosov Moscow State University's Interdisciplinary Research and Education School "Future of the Planet nad Globa Environmental Change".

### Введение

Прибрежные лагунные экосистемы – это в большинстве случаев мелководные водоемы, отделенные от моря барьером (наносными косами, порогами, островами и др.) и связанные с ним (постоянно или временно) одним или несколькими узкими проливами [Kjerfve, 1994; Зданович, Криксунов, 2004; Labay et al., 2016]. В приливных лагунных экосистемах наиболее заметными факторами, влияющими на структуру формирующихся здесь сообществ мейо- и макробентоса, являются гидрологический и солевой режимы водоема, характер грунта, осушение, pH и Eh среды, различного рода органические и химические загрязнения и др. [Кусакин, 1977; Шереметевский, 1987, 1991; Гальцова, 1991; Удалов и др., 2004, 2005; Бурковский, 2006; Столяров, Бурковский, 2008; Максимов, Петухов, 2011; Khlebovich, 2015; Labay et al., 2016; Комплексные..., 2016; De Wit et al., 2017; Столяров, 2017;

Franzo et al., 2019; Stolyarov, 2019, 2020; Stolyarov, Mardashova, 2021].

Ранее были рассмотрены пространственная и трофическая структура макробентоса в нескольких прибрежных лагунах Белого моря без учета мейобентосных сообществ [Stolyarov, 2019, 2020; Столяров, 2021; Stolyarov, Mardashova, 2021]. Мейофауна по сравнению с макробентосом в целом менее чувствительна к различного рода изменениям окружающей среды и способна быстро восстанавливаться после нарушений благодаря высокой скорости роста и размножения [Шереметевский, 1987, 1991; Гальцова, 1991; Удалов и др., 2004, 2005; Austen, Widdicombe, 2006; Столяров, Бурковский, 2008; Максимов, Петухов, 2011].

Цель настоящей работы состояла в изучении особенностей видовой и пространственной структуры макро- и мейобентосных сообществ в небольшой лагунной экосистеме Кандалакшского залива Белого моря. Сов-

местных исследований мейо- и макробентоса в прибрежных лагунных экосистемах еще недостаточно, поэтому данная работа актуальна и может пролить свет на некоторые вопросы формирования и деградации этих уникальных экосистем.

## Материалы и методы

Исследование проводили в лагуне, расположенной в кутовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером в июле – начале сентября 2016–2018 гг. Пробы мейо- и макробентоса отбирали на 5–6 постоянных разрезах, расположенных последовательно вдоль лагуны в направлении от кутового района к морю по мере увеличения солености воды (рис. 1).

Макробентос отбирали с шести разрезов. Каждый разрез включал станции верхней, средней и нижней литорали (18) и сублиторали (7) (рис. 1).

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 м<sup>2</sup> до глубины 8–10 см. Организмы средних размеров учитывали под рамкой 25×25 см общей площадью 1/16 м<sup>2</sup> до глубины залегания плотной безжизненной глины (20–35 см). Крупных беспозвоночных, глубоко зарывающихся в грунт (*Arenicola marina* и *Mya arenaria*), учитывали по норкам на площади 1 м<sup>2</sup> 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 м<sup>2</sup>, аккуратно промывался на сите с ячейей 0,5 и 1 мм соответственно.

Сублиторальный макробентос отбирали с помощью дночерпателя Экмана – Берджа с площадью захвата 0,025 м<sup>2</sup>. Грунт промывали на сите с ячейей 1 мм.

Пробы просматривали прижизненно в лаборатории. Для расчета биомассы определяли сырой вес организмов.

Мейобентос отбирали на пяти постоянных разрезах, расположенных на литорали вдоль лагуны от более опресненного кутового района к мористой области. Каждый разрез представлял собой три станции, соответствующие трем горизонтам литорали: нижнему, среднему и верхнему. На каждой станции отобрано 5 проб под площадью 1 см<sup>2</sup> каждая на глубину 5 см. Полученные пробы грунта обработаны по

стандартной методике, принятой для мейобентоса, с использованием газа с диаметром ячеей 70 мкм. При этом просматривали и осадок на фильтре, и профильтрованную через газ взмученную воду. Биомассу мейобентоса пересчитывали исходя из размеров и средней индивидуальной массы представителя каждой группы [Численко, 1968; Шереметевский, 1987; Удалов и др., 2005; Мокиевский, 2009].

Параллельно со сбором гидробиологического материала измеряли важнейшие параметры среды: соленость (с помощью кондуктометра) на малой (конец отлива – начало прилива) и полной воде в придонном слое (конец прилива – начало отлива), характер грунта (просеиванием через ряд последовательных сит с размером ячеей 1; 0,5; 0,25; 0,1 мм), pH и Eh среды, а также глубину в сублиторали с помощью маркированного конца с якорем.

Для каждой станции получены плотность и биомасса видовых популяций, а также подсчитаны 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.

При проведении кластерного анализа по качественному составу макрозоофитобентоса использовали индекс сходства Дайса – Сьоренсена [Dice, 1945; Sørensen, 1948]:

$$K = 2c / (a + b + 2c),$$

где  $c$  – число общих видов для станций  $X$  и  $Y$ ,  $a$  и  $b$  – число видов, отмеченных лишь у одной из станций.

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 v. 3.24 [Hammer et al., 2001] и MS Excel 2010.

## Результаты и обсуждение

**Абиотические факторы и характеристика района исследования.** Лагунная экосистема кутовой области губы Кислой расположена в 2,5 км от ББС МГУ (Кандалакшский залив, 66°53' с.ш. 33°07' в.д.) и отделена от основного бассейна порогами (рис. 1). Исследованная экосистема составляла примерно 0,5 км в длину и характеризовалась небольшими глубинами (максимальные глубины 3–5 м). Приливно-отливная полоса данной экосистемы не такая широкая, как в расположенных рядом экосистемах Ермолинской и Никольской губ с преобладанием песчанисто-илистых и илисто-песчанистых осадков [Stolyarov, 2019, 2020]. Сублитораль лагуны представлена в основном песчанистыми илами и илами. Соленость придонной воды в период взятия проб (июль–сентябрь) была относительно высокой (22–25 ‰), за исключением района кутовой части лагуны, примыкающей к Ершовскому озеру, где она снижалась до 15–19 ‰ [Stolyarov, 2020].

Показатели Eh поверхностного слоя осадка были выше в верхних горизонтах литорали, контактирующей с кислородом воздуха значительно большее время. Значения pH грунта

сильно варьировали и зависели от локальных условий литоральной зоны, и все же в целом чуть снижались в кутовой части лагуны (более опресненная область) и в верхних горизонтах осушной полосы.

**Видовой состав и разнообразие сообщества.** Всего за исследованный период обнаружено 32 вида макрозообентосных животных, включая их личинок (11 видов), и 9 видов морских трав и водорослей (табл. 1). При этом наибольшего разнообразия достигали полихеты (11 видов), моллюски (5 видов брюхоногих и 4 вида двустворчатых моллюсков) и ракообразные (3 вида), из иглокожих встречен всего 1 вид. Заметную роль в сообществе макрозообентоса играли солонатоводные олигохеты (2 вида) и хирономиды (3 вида) (табл. 1). Из макрофитов преобладали солончаковые растения, распространенные в основном в верхней литорали (*Juncus atrofuscus*, *Salicornia pojarkovae*, *Triglochin maritimum*, *Ruppia maritima*, *Puccinellia maritima*). Морские водоросли (*Fucus vesiculosus*, *Cladophora sericea*) и морская трава *Zostera marina* преимущественное развитие получали в нижней литорали, в средней и верхней сублиторали встречались частично (табл. 1).

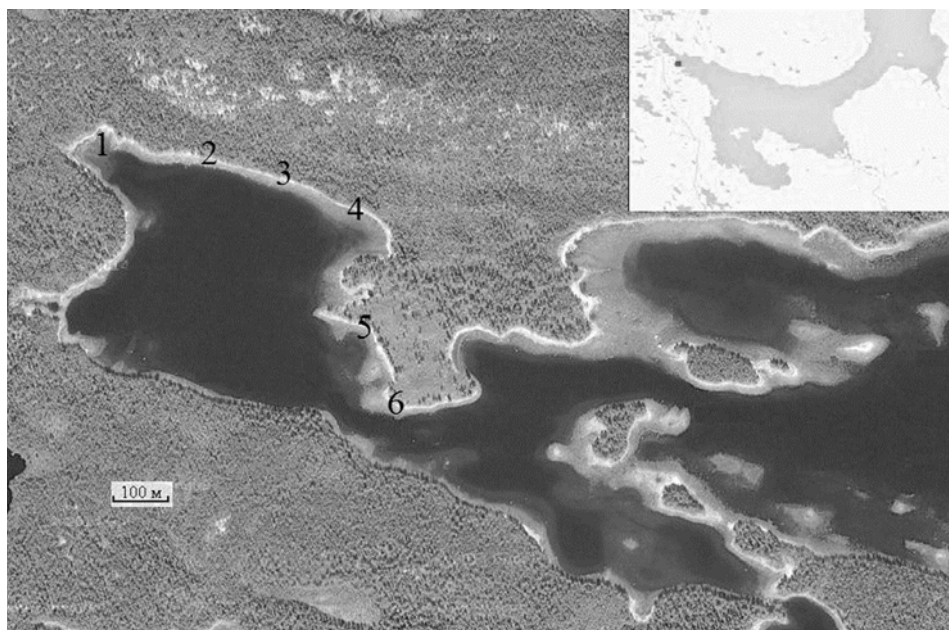


Рис. 1. Карта-схема района исследования и расположение разрезов (1–6). На каждом разрезе брались пробы на трех станциях: в нижней, средней, верхней литорали (для мейо- и макробентоса) и в сублиторали (только для макробентоса)

Fig. 1. A schematic map of the study area, as well as the location of the sections (1–6). At each section, samples were taken at three stations: in the lower, middle, upper littoral (for meio- and macrobenthos) and in the sublittoral (only for macrobenthos)

Таблица 1. Список видов макробентоса, встреченных в лагунной экосистеме кутового района губы Кислой  
 Table 1. List of macrobenthos species found in the lagoon ecosystem of the head of the Kislaya Inlet

Макробентос Macrobenthos	Лагуна кутовой области Кислой губы Lagoon of the head of the Kislaya Inlet			
	1	2	3	4
Зообентос/Zoobenthos:				
кл. Polychaeta				
1. <i>Nereimyra punctata</i> (Müller, 1788)	+	-	-	-
2. <i>Pygospio elegans</i> Claparede, 1863*	-	+	+	-
3. <i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller, 1776)*	+	+	+	-
4. <i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	-
5. <i>Alitta virens</i> M. Sars, 1835	-	-	+	-
6. <i>Eteone longa</i> (Fabricius, 1780)	-	+	+	-
7. <i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg, 1836)*	-	-	+	-
8. <i>Micronephthys minuta</i> (Theel, 1879)	+	-	-	-
9. <i>Terebellides stroemi</i> Sars, 1835*	+	-	-	-
10. <i>Pectinaria koreni</i> (Malmgren, 1866)	+	-	-	-
11. <i>Phylodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	+	-	-	-
кл. Enteropneusta				
12. <i>Saccoglossus mereschkowskii</i> Wagner, 1885	+	-	-	-
кл. Oligochaeta				
13. <i>Paranais litoralis</i> (Müller, 1780)	-	-	+	+
14. <i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem, 1855)*	-	+	+	+
кл. Gastropoda				
15. <i>Littorina littorea</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	+
16. <i>L. saxatilis</i> (Olivi, 1792)*	-	+	+	+
17. <i>L. obtusata</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	-
18. <i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant, 1777)*	+	+	+	+
19. <i>Cylichna alba</i> (Brown, 1827)	+	-	-	-
кл. Bivalvia				
20. <i>Mytilus edulis</i> Linnaeus, 1758*	+	+	+	+
21. <i>Limecola (Macoma) balthica</i> (Linnaeus, 1758)*	+	+	+	+
22. <i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	-
23. <i>Astarte montagui</i> (Dillwyn, 1817)	+	-	-	-
кл. Crustacea				
24. <i>Jaera albifrons</i> Leach, 1814*	-	+	-	-
25. <i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg, 1852	-	-	-	+
26. <i>Pontoporeia femorata</i> Krøyer, 1842	+	-	-	-
кл. Asteroidea				
27. <i>Asterias rubens</i> Linnaeus, 1758	-	+	-	-
кл. Insecta				
28. <i>Chironomus salinarius</i> Kieffer, 1915*	-	+	+	-
29. <i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker, 1856	+	+	+	-
30. <i>Orthocladius saxicola</i> Kieffer, 1911	+	-	-	-
тип Nemertini				
31. <i>Amphiporus lactifloreus</i> (Johnston, 1828)	+	+	-	-
32. <i>Lineus gesserensis</i> (O. F. Müller, 1774)	+	+	+	-
Макрофиты (морские травы и водоросли) Macrophytes (sea grasses 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>Juncus atrofuscus</i> Rupr. Printz (1921)	-	-	-	+
5. <i>Aster tripolium</i> (Linnaeus, 1753)	-	+	+	-
6. <i>Salicornia pojarkovae</i> N. Semenova, 1956	-	-	-	+
7. <i>Triglochin maritimum</i> Linnaeus, 1753	-	-	-	+
8. <i>Ruppia maritima</i> Linnaeus, 1753	-	-	+	+
9. <i>Puccinellia maritima</i> (Hudson) Parl., 1850	-	-	-	+

Примечание. «+» – наличие вида, «-» – вид не найден. 1 – сублитораль, 2 – нижняя литораль, 3 – средняя литораль, 4 – верхняя литораль. \* – обнаружены ювенильные стадии развития (псевдомейобентос).

Note. «+» – species has been registered, «-» – species not found. 1 – sublittoral, 2 – lower littoral, 3 – middle littoral, 4 – upper littoral. \* – juvenile stages of development (pseudomeiobenthos) have been detected.

Изменения общих показателей структуры сообщества макробентоса происходили в основном в вертикальном направлении – относительно мареографического уровня. В продольном направлении пространственная структура сообщества макробентоса немного менялась, особенно в кутовом районе, где в основном преобладали собирающие детритофаги (*H. ulvae*, *Chironomus salinarius*, *Tubificoides benedii*, *Macoma balthica*), и на выходе из лагуны в районе мидиевой щетки, где доминировали неподвижные сестонофаги *M. edulis* с более высокой биомассой сообщества (табл. 2). При этом структура сообществ верхней литорали мало менялась на всем протяжении губы при доминировании мелких гидробий, олигохет и *Littorina saxatilis*. Популяции *M. edulis* в небольшом количестве

встречались практически на всем протяжении лагуны.

Интегральные показатели структуры сообщества макробентоса (видовое разнообразие, общая плотность, общая биомасса) в лагунной экосистеме увеличивались преимущественно от верхней литорали к средней и нижней и немного снижались к сублиторали (табл. 2). Сообщества верхней литорали и соленого марша из-за неблагоприятных условий жизни для большинства беспозвоночных животных в этом биотопе (значительное осушение и опреснение) были существенно обеднены и представлены в основном мелкими эвритопными видами – брюхоногими моллюсками *H. ulvae*, олигохетами *Paranais littoralis* и *Tubificoides benedii* и в меньшей степени скоблильщиками *L. saxatilis* (табл. 1, 2). Снижение общих показателей структуры сообществ

Таблица 2. Общие показатели структуры макробентосного сообщества

Table 2. General indices of the structure of the macrobenthos community

Подсистемы и районы лагуны Subsystems and areas of the lagoon							
Интегральные показатели структуры сообщества Integral indices of the community structure	1 р-з (кут) 1 <sup>st</sup> section (head)	2 р-з 2 <sup>nd</sup> section	3 р-з 3 <sup>rd</sup> section	4 р-з 4 <sup>th</sup> section	5 р-з 5 <sup>th</sup> section	6 р-з пороги (выход из лагуны) 6 <sup>th</sup> section rapids (lagoon outlet)	Среднее Average
Сублитораль Sublittoral							
<i>S</i>	2 (5)	6	9	4	6	5	5,2 ± 0,8
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup> ind./m <sup>2</sup>	1320 (640)	600	2400	240	1520	600	1046 ± 282
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup> g/m <sup>2</sup>	3,8 (98)	99	132	3,4	7,4	106	64 ± 21
<i>H<sub>N</sub></i>	0,2 (1,8)	2,3	2,4	1,9	2	2,2	1,8 ± 0,3
Нижняя литораль Lower littoral							
<i>S</i>	6	8	8	11	9	9	8,5 ± 0,7
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup> ind./m <sup>2</sup>	7360	23955	14161	14586	19616	18179	16309 ± 2313
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup> g/m <sup>2</sup>	133	222	1314	412	674	2304	1176 ± 379
<i>H<sub>N</sub></i>	1,01	0,86	0,81	1,01	0,4	2,0	1,0 ± 0,2
Средняя литораль Middle littoral							
<i>S</i>	5	8	7	12	8	6	7,7 ± 1,0
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup> ind./m <sup>2</sup>	3328	25074	17057	20019	16718	20480	17113 ± 3019
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup> g/m <sup>2</sup>	353	213	227	473	150	243	277 ± 48
<i>H<sub>N</sub></i>	0,65	0,54	0,69	1,19	0,42	0,96	0,74 ± 0,12
Верхняя литораль Upper littoral							
<i>S</i>	2,5	3	5	1,5	3	0	2,5 ± 0,7
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup> ind./m <sup>2</sup>	624	13536	7920	2152	576	0	4135 ± 2227
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup> g/m <sup>2</sup>	3,2	112	64	2,2	70	0	42 ± 19
<i>H<sub>N</sub></i>	1,2	0,34	0,13	0,11	1,22	0	0,5 ± 0,2

Примечание. *S* – число видов, *N* – общая плотность, *B* – общая биомасса, *H<sub>N</sub>* – индекс Шеннона по плотности популяций. В скобках указаны значения для станций одного разреза. Здесь и в табл. 3: «±» – стандартная ошибка.

Note. *S* – number of species, *N* – total density, *B* – total biomass, *H<sub>N</sub>* – Shannon index for population density. The values for the stations of the same section are indicated in parentheses. Here and in Table 3: «±» – standard error.

щества в сублиторали вызвано значительным заилением дна этого водоема и, как следствие, уменьшением плотности популяций или отсутствием видов, характерных для нижней и средней литорали (*M. edulis*, *Littorina littorea*, *M. arenaria*, *H. ulvae*, *M. balthica*, *A. marina*, *T. benedii*) при доминировании комплекса менее многочисленных и в основном менее эвригалинных видов *M. balthica*, *Nereimyra punctata*, *Micronephthys minuta*, *Pontoporeia femorata*, *Pectinaria koreni*, *Terebellides stroemi*, *Saccoglossus mereschkowskii*, *Astarte montagui* (табл. 2).

Индексы видового разнообразия Шеннона по плотности видовых популяций увеличивались от верхней литорали (0,5 в среднем) к средней (0,7), нижней (1,0) и сублиторали (1,8) (табл. 2). Надо отметить, что наиболее низкие значения индексов видового разнообразия

наблюдались в биотопе верхней литорали, видовой состав которой беден и вариабелен при резком доминировании *H. ulvae* и олигохет, а наиболее высокие – в сублиторали, сообщество которой более разнообразно и выровнено по плотности популяций (табл. 2).

#### Структура сообщества мейобентоса.

Учет групп эвмейобентоса велся до крупных таксонов (Nematoda, Ostracoda, Harpacticoida, Turbellaria), а псевдомейобентоса (ювенильные стадии развития макробеспозвоночных животных) – до видов (табл. 3). Всего обнаружено 11 видов личинок беспозвоночных (табл. 1). Наиболее существенный вклад в общую плотность сообщества мейобентоса вносят нематоды, составляя в среднем 50–93 % от общей плотности сообщества мейобентоса, а в общую биомассу – псевдомейобентос (в среднем

Таблица 3. Общие показатели структуры мейобентосного сообщества

Table 3. General indices of the structure of the meiobenthos community

Подсистемы и районы лагуны Subsystems and areas of the lagoon							
Интегральные показатели структуры сообщества Integral indices of the community structure	1 р-з (кит) 1 <sup>st</sup> section (head)	2 р-з 2 <sup>nd</sup> section	3 р-з 3 <sup>rd</sup> section	4 р-з 4 <sup>th</sup> section	5 р-з 5 <sup>th</sup> section	6 р-з (выход из лагуны) 6 <sup>th</sup> section (lagoon outlet)	Среднее Average
Нижняя литораль Lower littoral							
$N \times 10^3$ , экз./м <sup>2</sup> ind./m <sup>2</sup>							
Мейобентос Meiobenthos	72	392	176	66	-	522	245,6 ± 90,6
Эвмейобентос Eumeiobenthos	34	372	160	48	-	450	212,8 ± 84,5
Nematoda	8	366	48	34	-	444	180 ± 92,9
Ostracoda	10	0	14	0	-	2	5,2 ± 2,87
Harpacticoida	8	6	98	14	-	4	26 ± 8,01
Turbellaria	8	0	0	0	-	0	1,6
Псевдомейобентос Pseudomeiobenthos	38	20	16	18	-	72	32,8 ± 10,5
$B$ , г/м <sup>2</sup> g/m <sup>2</sup>							
Мейобентос Meiobenthos	6,03	5,02	1,24	2,09	-	7,89	4,45 ± 1,24
Эвмейобентос Eumeiobenthos	0,60	0,27	0,81	0,09	-	0,40	0,43 ± 0,12
Nematoda	0,01	0,24	0,02	0,02	-	0,32	0,12 ± 0,06
Ostracoda	0,27	0,0	0,19	0,0	-	0,05	0,10 ± 0,06
Harpacticoida	0,09	0,03	0,60	0,07	-	0,03	0,16 ± 0,11
Turbellaria	0,23	0,0	0,0	0,0	-	0,0	0,05
Псевдомейобентос Pseudomeiobenthos	5,43	4,75	0,43	2,0	-	7,49	4,02 ± 1,26

Окончание табл. 3  
Table 3 (continued)

Подсистемы и районы лагуны Subsystems and areas of the lagoon							
Интегральные показатели структуры сообщества Integral indices of the community structure	1 р-з (кут) 1 <sup>st</sup> section (head)	2 р-з 2 <sup>nd</sup> section	3 р-з 3 <sup>rd</sup> section	4 р-з 4 <sup>th</sup> section	5 р-з 5 <sup>th</sup> section	6 р-з (выход из лагуны) 6 <sup>th</sup> section (lagoon outlet)	Среднее Average
Средняя литораль Middle littoral							
$N \times 10^3$ , экз./м <sup>2</sup> ind./m <sup>2</sup>							
Мейобентос Meiobenthos	320	110	158	436	-	582	321,2 ± 87,3
Эвмейобентос Eumeiobenthos	306	60	134	374	-	476	270 ± 76,5
Nematoda	196	44	108	334	-	444	225,2 ± 73,2
Ostracoda	26	0	4	6	-	0	7,2 ± 4,8
Haracticoida	84	16	22	34	-	16	34,4 ± 12,8
Turbellaria	0	0	0	0	-	16	3,2
Псевдомейобентос Pseudomeiobenthos	14	50	24	62	-	106	51,2 ± 16,2
$B$ , г/м <sup>2</sup> g/m <sup>2</sup>							
Мейобентос Meiobenthos	2,22	7,81	1,96	1,80	-	13,73	5,51 ± 2,35
Эвмейобентос Eumeiobenthos	1,07	0,14	0,21	0,43	-	0,75	0,52 ± 0,17
Nematoda	0,13	0,03	0,05	0,15	-	0,23	0,12 ± 0,04
Ostracoda	0,36	0,0	0,05	0,09	-	0,0	0,10 ± 0,07
Haracticoida	0,58	0,11	0,12	0,18	-	0,11	0,22 ± 0,09
Turbellaria	0,0	0,0	0,0	0,0	-	0,41	0,08
Псевдомейобентос Pseudomeiobenthos	1,15	7,68	1,75	1,38	-	12,98	4,99 ± 2,34
Верхняя литораль Upper littoral							
$N \times 10^3$ , экз./м <sup>2</sup> ind./m <sup>2</sup>							
Мейобентос Meiobenthos	362	108	80	184	-	156	178 ± 49,4
Эвмейобентос Eumeiobenthos	322	92	46	152	-	132	148,8 ± 46,9
Nematoda	198	16	18	94	-	48	74,8 ± 33,9
Ostracoda	4	0	4	0	-	4	2,4 ± 1,0
Haracticoida	120	76	22	58	-	80	71,2 ± 15,9
Turbellaria	0	0	2	0	-	0	0,4
Псевдомейобентос Pseudomeiobenthos	40	16	34	32	-	24	29,2 ± 4,2
$B$ , г/м <sup>2</sup> g/m <sup>2</sup>							
Мейобентос Meiobenthos	7,18	0,96	1,43	2,11	-	2,70	2,9 ± 1,1
Эвмейобентос Eumeiobenthos	0,91	0,58	0,44	0,46	-	0,80	0,64 ± 0,09
Nematoda	0,10	0,01	0,02	0,07	-	0,04	0,05 ± 0,02
Ostracoda	0,05	0,0	0,11	0,0	-	0,06	0,04 ± 0,02
Haracticoida	0,76	0,57	0,24	0,39	-	0,7	0,53 ± 0,10
Turbellaria	0,0	0,0	0,07	0,0	-	0,0	0,02
Псевдомейобентос Pseudomeiobenthos	6,27	0,38	0,99	1,65	-	1,90	2,24 ± 1,04

Примечание.  $N$  – общая плотность,  $B$  – общая биомасса.

Note.  $N$  – total density,  $B$  – total biomass.



69–82 %), за ним следуют гарпактикоиды, остракодовые раки и нематоды (табл. 3).

Общая плотность эвмейобентоса в лагуне наиболее высокая в средней литорали снижалась в нижней (в 1,27 раза) и верхней (в 1,8 раза) (табл. 3). Общая биомасса эвмейобентоса в лагуне была самой низкой в нижнем горизонте литорали, увеличиваясь в сторону средней (в 1,20 раза) и верхней (в 1,45 раза) литорали (табл. 3). Таким образом, в лагуне наблюдалось увеличение плотности и биомассы эвмейобентоса от нижнего горизонта литорали в сторону среднего и верхнего горизонтов, что связано с увеличением плотности и биомассы группы гарпактикоидных копепод, нематод и турбеллярий в этом направлении (табл. 3). При этом гарпактикоидов было больше в верхней литорали, а нематод и турбеллярий – в средней (табл. 3). Остракодовые раки имели более высокую плотность и биомассу в средней и нижней литорали (табл. 3).

Показатели общей плотности и биомассы ювенильных стадий развития макрозообентоса (псевдомейобентос) были более высокими в среднем и нижнем (немного ниже) горизонтах литорали и снижались в верхнем горизонте при доминировании *T. benedii*, *M. balthica*, *H. ulvae*, *M. edulis* (табл. 3).

Таким образом, обнаружена тенденция повышения общей плотности и биомассы сообщества эвмейобентоса от нижнего горизонта литорали в сторону среднего и верхнего, а псевдомейобентоса – от верхнего горизонта в сторону среднего и нижнего (немного ниже) горизонтов.

В продольном направлении пространственная структура сообщества мейобентоса немного менялась, но не так сильно, как в вертикальном. Общая плотность эвмейобентоса в нижней и средней литорали была выше в мористом районе, а общая биомасса – в кутовом (табл. 3). Это связано с преобладанием многочисленной группы нематод в мористом районе, а остракодовых раков с высокой биомассой – в кутовом, более опресненном местообитании. В верхней литорали общая биомасса и плотность популяций эвмейобентоса были выше в более опресненном кутовом районе лагуны, что объясняется значительным заилением верхней литорали кутового района и преобладанием там нематод, остракоид и гарпактикоидов (табл. 3).

Общая плотность и биомасса псевдомейобентоса в нижней и средней литорали были выше в мористом районе (преобладали *M. balthica*, *H. ulvae*, *T. benedii*, *Pygospio elegans*, *M. edulis*, *Fabricia sabella*, *Scoloplos armiger*), расположенном на выходе из лагуны, а

в верхней литорали – в кутовой области, где преобладала молодь *T. benedii*, *Chironomus salinarius*, *M. balthica* (табл. 3).

**Пространственная структура сообщества (сходство станций).** При анализе дендрограмм сходства станций по качественному составу макрофитозообентоса или биомассе макрозообентоса (кластерограммы практически повторяют друг друга) обнаружилось отличие сообществ разных горизонтов литорали – верхнего (ст. 20–23), среднего и нижнего (ст. 8–16) и sublиторали (ст. 3–6, 1, 5) (рис. 2). Надо отметить меньшее сходство sublиторальных сообществ макробентоса с литоральными, которые характеризовались большим видовым разнообразием и преобладанием комплекса морских менее эвригалинных видов (*Scoloplos armiger*, *Nereimyra punctata*, *Micronephthys minuta*, *Pontoporeia femorata*, *Phyllodoce maculata*, *T. stroemi*, *Saccoglossus mereschkowskii*). При этом на литорали, где преобладали *H. ulvae*, *M. balthica*, *M. edulis*, *T. benedii*, наблюдалось большее сходство

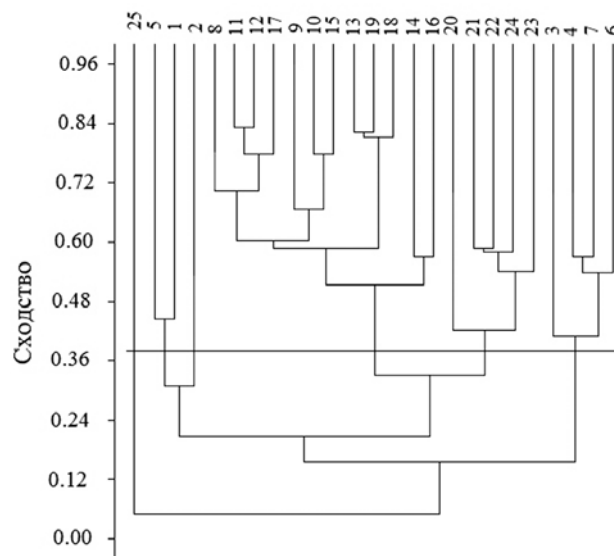


Рис. 2. Дендрограмма сходства сообществ (станций) по качественному составу макрофитозообентоса в лагунной экосистеме кутовой области Кислой губы:

1–7 – sublитораль, 8–13 – нижняя литораль, 14–19 – средняя литораль, 20–25 – верхняя литораль. Горизонтальной линией показан уровень значимого сходства

Fig. 2. Dendrogram of similarity of communities (stations) in the qualitative composition of macrophytozoobenthos in the lagoon ecosystem of the head of the Kislaya Inlet:

1–7 – sublittoral, 8–13 – lower littoral, 14–19 – middle littoral, 20–25 – upper littoral. The horizontal line shows the level of significant similarity

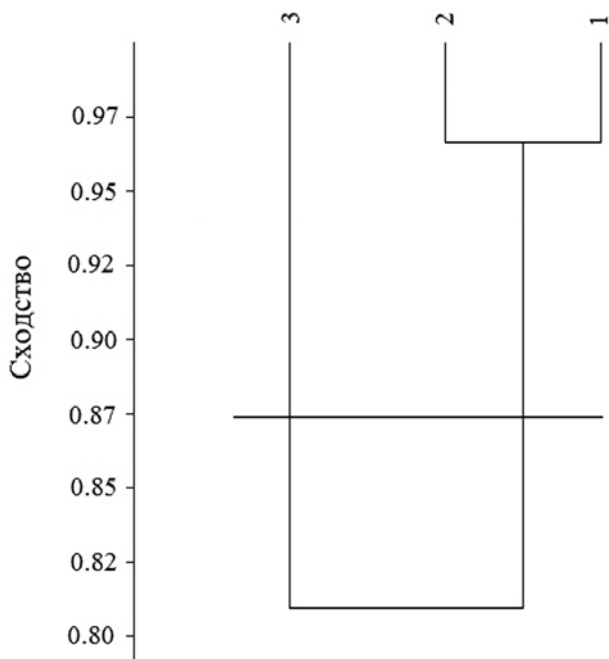


Рис. 3. Дендрограмма сходства (индекс Пианки) сообществ мейобентоса (по средней биомассе эвмейобентоса (группы) и псевдомейобентоса (виды)) в лагунной экосистеме кутовой области Кислой губы:

1 – нижняя литораль, 2 – средняя литораль, 3 – верхняя литораль. Горизонтальной линией показан уровень значимого сходства

Fig. 3. Dendrogram of similarity (Pianka index) of the meiobenthos communities (according to the average biomass of eumeiobenthos (groups) and pseudomeiobenthos (species)) in the lagoon ecosystem of the head of the Kislaya Inlet:

1 – lower littoral, 2 – middle littoral, 3 – upper littoral. The horizontal line shows the level of significant similarity

сообществ макробентоса нижней и средней литорали между собой, чем с сообществом верхней литорали, которое характеризовалось низкими видовым разнообразием и плотностью поселений беспозвоночных животных (в связи со значительным осушением, опреснением, заилением).

Кластерный анализ, выполненный на основе средних биомасс (или просто биомасс и особенно плотности) популяций мейобентоса (групп эвмейобентоса и видов псевдомейобентоса), показывает довольно высокое сходство различных сообществ мейобентоса (рис. 3). Тем не менее на уровне значимого сходства можно выделить сообщество верхней литорали (3) с высокой биомассой эвмейобентоса и сообщества нижней и средней литорали (1 и 2) с более низкой биомассой эвмейобентоса. Что касается личинок беспозво-

ночных животных (псевдомейобентоса), то они в основном преобладали в средней и нижней (немного ниже) (1 и 2) литорали (в основном ювенильные стадии *M. balthica*, *M. arenaria*, *M. edulis*, *T. stroemi*, *P. elegans*). В верхней (3) литорали плотность и биомасса псевдомейобентоса были ниже с преобладанием личинок *T. benedii*, *Ch. salinarius*, *L. saxatilis*, *H. ulvae*.

Таким образом, группировка сообществ (станций) макро- и мейобентоса в основном идет относительно мареографического уровня. В продольном направлении – по мере повышения солености воды от кутových районов к морю – изменения структурных характеристик сообщества менее выражены (особенно если сравнивать с соответствующими структурными изменениями мейо- и макробентоса в эстуарии р. Черной) [Удалов и др., 2004; Столяров, Бурковский, 2008; Столяров, 2017].

### Заключение

В исследованной лагуне обнаружено 32 вида бентосных организмов, 11 видов личинок беспозвоночных, а также 9 видов морских трав и водорослей. Наибольшего видового разнообразия достигали полихеты (11 видов), моллюски (9 видов) и ракообразные (3 вида). Заметную роль в сообществе макрозообентоса играли солоноватоводные олигохеты (2 вида) и хирономиды (3 вида), что свидетельствует о некотором опреснении этого водоема.

Наиболее существенный вклад в общую плотность сообщества мейобентоса вносят нематоды, составляя в среднем 50–93 % от общей плотности сообщества, а в общую биомассу – псевдомейобентос (в среднем 69–82 %). Наиболее высокая общая биомасса макробентосных организмов наблюдалась преимущественно в нижнем горизонте литорали и на выходе из лагуны (высокая биомасса популяций *Mytilus edulis*), а мейобентоса (особенно эвмейобентоса) – в среднем и верхнем горизонтах литорали и в кутовой зоне. Это может свидетельствовать о комплексном характере распределения мейо- и макробентоса: повышении роли мейофауны в местах некоторого угнетения развития макробентоса. Более высокие показатели общей плотности и биомассы личинок беспозвоночных животных в основном отмечались в средней и нижней (немного ниже) литорали, т. е. популяции ювенильных стадий развития макрозообентоса были приближены к популяциям взрослых организмов.

Статистический анализ данных показал, что наиболее сильные отличия в видовом составе,

плотности и биомассе сообщества наблюдаются между верхней литоралью и расположенными ниже горизонтами приливно-отливной полосы. Отличия же структурных характеристик сообщества в продольном направлении, по мере повышения солености воды, менее выражены. Вероятно, это связано с более мягким солевым режимом исследуемой лагуны по сравнению с типичными эстуариями и меньшим влиянием этого фактора на распределение гидробионтов.

## Литература

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

Гальцова В. В. Мейобентос в морских экосистемах (на примере свободноживущих нематод). Л.: ЗИН АН СССР, 1991. 241 с.

Зданович В. В., Криксунов Е. А. Гидробиология и общая экология: словарь терминов. М.: Дрофа, 2004. 192 с.

Кусакин О. Г. Литоральные сообщества // Биология океана. Т. 2. М.: Наука, 1977. С. 111–133.

Комплексные исследования Бабьего 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 науч. изд. КМК, 2016. 243 с.

Максимов А. А., Петухов В. А. Роль макро- и мейобентоса в донных сообществах вершины Финского залива // Труды Зоол. ин-та РАН. 2011. Т. 315, № 3. С. 289–310.

Мокиевский В. О. Экология морского мейобентоса. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. 286 с.

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

Столяров А. П. Особенности видовой, пространственной и трофической структуры сублиторальных и нижнелиторальных сообществ макробентоса в прибрежных лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Труды Карельского научного центра РАН. 2021. № 12. С. 57–71. doi: 10.17076/eco1331

Столяров А. П., Бурковский И. В. Пространственная структура мейобентоса и ее изменения в летний период в эстуарии реки Черной (Кандалакшский залив, Белое море) // Успехи соврем. биол. 2008. Т. 128, № 2. С. 145–159.

Удалов А. А., Бурковский И. В., Мокиевский В. О., Столяров А. П., Мазей Ю. А., Сабурова М. А., Чертопруд М. В., Чертопруд Е. С., Ильинский В. В., Колобов М. Ю., Пономарев С. А. Изменение основных характеристик микро-, мейо- и макробентоса по градиенту солености в эстуарии Белого моря // Океанология. 2004. Т. 44, № 4. С. 549–560.

Удалов А. А., Мокиевский В. О., Чертопруд Е. С. Влияние градиента солености на распределение мейобентоса в эстуарии реки Черная (Белое море) // Океанология. 2005. Т. 45, № 5. С. 719–727.

Численко Л. Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской мезобентос и планктон). Л.: Наука, 1968. 106 с.

Шереметевский А. М. Роль мейобентоса в биоценозах шельфа Южного Сахалина, Восточной Камчатки и Новосибирского мелководья // Исследования фауны морей. 1987. Т. 35(43). 136 с.

Шереметевский А. М. К вопросу о компенсации мейобентоса макробентосом на примере мидиевых банок Белого моря // Экология моря. 1991. Т. 39. С. 89–91.

Austen M. C., Widdicombe S. Comparison of the response of meio- and macrobenthos to disturbance and organic enrichment // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2006. Vol. 330. P. 96–104.

De Wit R., Balavoine J., Rey-Valette H., Lifran R., Ouisse V. Restoration ecology of coastal lagoons: New methods for the prediction of ecological trajectories and economic valuation // Aquat. Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst. 2017. Vol. 27, no. 1. P. 137–157. doi: 10.1002/aqc.2601

Dice L. R. Measures of the amount of ecologic association between species // Ecology. 1945. Vol. 26, no. 3. P. 297–302.

Franzo A., Asioli A., Roscioli C., Patrolecco L., Bazzaro M., Del Negro P., Cibic T. Influence of natural and anthropogenic disturbances on foraminifera and free-living nematodes in four lagoons of the Po Delta System // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2019. Vol. 220. P. 99–110.

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.

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

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

Labay V. S., Kurilova N. V., Shpilko T. S. Seasonal variability of macrozoobenthos in a lagoon having a periodic connection with the sea (Ptich'e Lake, southern Sakhalin) // Biology Bulletin. 2016. Vol. 43, no. 9. P. 988–1002. doi: 10.1134/S1062359016090144

Pianka E. R. Niche overlap and diffuse competition // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1974. Vol. 71, no. 5. P. 2141–2145.

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

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 University Biological Sciences Bulletin. 2019. Vol. 74, no. 3. P. 176–182. doi: 10.3103/S0096392519030106

Stolyarov A. P. Species diversity and trophic structure of macrobenthos communities in lagoon ecosystems (Kandalaksha bay, White sea) // Biol. Bull. 2020. Vol. 47, no. 8. P. 887–896. doi: 10.1134/S1062359020080130

Stolyarov A. P., Mardashova M. V. Features of the species and spatial structure of macrobenthos in the Green Cape Lagoon (Kandalaksha Bay, White Sea) // *Biology Bulletin*. 2021. Vol. 48, no. 10. P. 1832–1838. doi: 10.1134/S1062359021100241

Sørensen T. A. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons // *Kngl. Dan. Videnskab. Selskab. Biol. Skr.* 1948. Vol. 5, no. 4. P. 1–34.

## References

Austen M. C., Widdicombe S. Comparison of the response of meio- and macrobenthos to disturbance and organic enrichment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2006;330:96–104.

Burkovskii I. V. Marine biogeocenology. The organization of communities and ecosystems. Moscow: KMK; 2006. 285 p. (In Russ.)

Chislenko L. L. Nomograms for determining the weight of aquatic organisms by size and body shape (marine mesobenthos and plankton). Leningrad: Nauka; 1968. 106 p. (In Russ.)

De Wit R., Balavoine J., Rey-Valette H., Lifran R., Ouisse V. Restoration ecology of coastal lagoons: New methods for the prediction of ecological trajectories and economic valuation. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.* 2017;27(1):137–157. doi: 10.1002/aqc.2601

Dice L. R. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology*. 1945;26(3):297–302.

Franzo A., Asioli A., Roscioli C., Patrolecco L., Bazzaro M., Del Negro P., Cibic T. Influence of natural and anthropogenic disturbances on foraminifera and free-living nematodes in four lagoons of the Po Delta System. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2019;220:99–110.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol. Electron.* 2001;4(1):1–9.

Gal'tsova V. V. Meiobenthos in marine ecosystems (on the example of free-living nematodes). Leningrad: ZIN AN SSSR; 1991. 241 p. (In Russ.)

Khlebovich V. V. Applied aspects of the concept of critical salinity. *Biology Bulletin Reviews*. 2015;5(6):562–567. doi: 10.1134/S2079086415060031

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

Kusakin O. G. Littoral communities. *Biologiya okeana = Ocean biology*. Vol. 2. Moscow: Nauka; 1977. P. 111–133. (In Russ.)

Labay V. S., Kurilova N. V., Shpilko T. S. Seasonal variability of macrozoobenthos in a lagoon having a periodic connection with the sea (Ptich'e Lake, southern Sakhalin). *Biology Bulletin*. 2016;43(9):988–1002. doi: 10.1134/S1062359016090144

Maksimov A. A., Petukhov V. A. The role of macro- and meiobenthos in the bottom communities of the top of the Gulf of Finland. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN = Proceed. Zool. Institute RAS*. 2011;315(3):289–310. (In Russ.)

Mokievsky V. O. Ecology of the marine meiobenthos. Moscow: KMK; 2009. 286 p.

Mokievskii V. O., Isachenko A. I., Dgebuadze P. Yu., Tsetlin A. B. (eds.). Comprehensive studies of the Babye Sea Bay, a semi-isolated lagoon in the White Sea: Geology, hydrology, biota – changes against the background of coast transgression. *Trudy Belomorskoj biostantsii MGU = Proceed. The White Sea Biol. Station MSU*. Vol. 12. Moscow: KMK; 2016. 243 p. (In Russ.)

Pianka E. R. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1974;71(5):2141–2145.

Shannon C. E. The mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 1948;27:379–423.

Sheremetevskii A. M. The role of meiobenthos in the biocenoses of the shelf of southern Sakhalin, eastern Kamchatka and Novosibirsk shallow waters. *Explorations of the Fauna of the Seas*. 1987;35(43). 136 p. (In Russ.)

Sheremetevskii A. M. On the issue of meiobenthos compensation by macrobenthos on the example of mussel jars of the White Sea. *Sea Ecology*. 1991;39:89–91. (In Russ.)

Stolyarov A. P., Burkovskii I. V. Spatial structure of meiobenthos and its changes in the summer period in the estuary of the Chernaya River (Kandalaksha Bay, White Sea). *Uspekhi sovrem. biol. = Advances in Current Biol.* 2008;128(2):145–159. (In Russ.)

Stolyarov A. P. Estuarine ecosystems of the White Sea. Vladimir: Kaleidoskop; 2017. 360 p. (In Russ.)

Stolyarov A. P., Mardashova M. V. Features of the species and spatial structure of macrobenthos in the Green Cape Lagoon (Kandalaksha Bay, White Sea). *Biology Bulletin*. 2021;48(10):1832–1838. doi: 10.1134/S1062359021100241

Stolyarov A. P. Features of the species, spatial and trophic structure of sublittoral and lower littoral macrobenthos communities in coastal lagoon ecosystems (Kandalaksha Bay, White Sea). *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2021;12:57–71. doi: 10.17076/eco1331 (In Russ.)

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, White Sea). *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. 2019;74(3):176–182. doi: 10.3103/S0096392519030106

Stolyarov A. P. Species diversity and trophic structure of macrobenthos communities in lagoon ecosystems (Kandalaksha Bay, White Sea). *Biology Bulletin*. 2020;47(8):887–896. doi: 10.1134/S1062359020080130

Sørensen T. A. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Kngl. Dan. Videnskab. Selskab. Biol. Skr.* 1948;5(4):1–34.

Udalov A. A., Burkovskii I. V., Mokievskii V. O., Stolyarov A. P., Mazei Yu. A., Saburova M. A., Chertoprud M. V., Chertoprud E. S., Il'inskii V. V., Kolobov M. Yu., Ponomarev S. A. Changes in the main characteristics of micro-, meio- and macro-

benthos along the salinity gradient in the estuary of the White Sea. *Oceanology*. 2004;44(4):549–560. (In Russ.)

*Udalov A. A., Mokievskii V. O., Chertoprud E. S.* The influence of the salinity gradient on the distribution of

meiobenthos in the estuary of the Chernaya River (White Sea). *Oceanology*. 2005;45(5):719–727. (In Russ.)

*Zdanovich V. V., Kriksunov E. A.* Hydrobiology and general ecology: Dictionary of terms. Moscow: Drofa; 2004. 192 p. (In Russ.)

*Поступила в редакцию / received: 20.04.2022; принята к публикации / accepted: 11.11.2022.  
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.*

#### **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:**

**Столяров Андрей Павлович**

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета

*e-mail: macrobenthos@mail.ru*

#### **CONTRIBUTOR:**

**Stolyarov, Andrey**

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher