

УДК 574.5 (282.05+289)

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МАКРОБЕНТОСА В ПРИБРЕЖНЫХ ЛАГУННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

© 2024 г. А. П. Столяров*

Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, 119234 Россия

*e-mail: macrobenthos@mail.ru

Поступила в редакцию 28.02.2024 г.

После доработки 05.04.2024 г.

Принята к публикации 08.04.2024 г.

Прибрежные лагунные экосистемы различаются по своему видовому разнообразию и структурным особенностям, в том числе макробентоса, изучению которого посвящено данное исследование (на примере Кандалакшского залива Белого моря). Изучены и проанализированы особенности видового состава, структуры и разнообразия макробентосных сублиторальных сообществ в четырех прибрежных лагунных экосистемах Белого моря. В сублиторали исследованных лагун было обнаружено 39 видов зообентоса и 4 вида морских трав и водорослей (*Zostera marina*, *Cladophora sericea*, *Ruppia maritima*, *Salicornia pojarkovae*). Наиболее низкими показателями видового разнообразия и биомассы макробентоса характеризовались значительно более отгороженные и удаленные от моря лагуны, где в основном доминировали литоральные эвритопные виды беспозвоночных животных (*Macoma balthica*, *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Littorina littorea*, *Mytilus edulis*, *Chironomus salinarius*). В лагунах, в которых связь с морем была сильнее, преобладали сублиторальные менее эвригалинные виды зообентоса с более высокими показателями видового разнообразия и общей биомассы сообщества макробентоса (*Nereimyra punctata*, *Terebellides stroemi*, *Caprella linearis*, *Asterias rubens*, *Molgula griffithsii*). Большинство рассмотренных нами лагунных экосистем, за исключением наиболее открытой к морю, характеризовались низкими значениями ABC-индексов и нарушенной структурой сообщества макробентоса с преобладанием в основном мелких видов детритофагов-собирателей, что связано с негативным влиянием заиливания, углеродной нагрузки и солености (особенно весной или во время сильных дождей).

Ключевые слова: биота, бентос, распределение, структура доминирования, нарушение

DOI: 10.31857/S0044513424070015, **EDN:** ughpiy

В нашем исследовании мы исходим из того, что прибрежные лагуны — это мелководные водоемы с солоноватой или морской водой, отделенные от моря порогами, песчаной отмелью, баром (Kjerfve, 1994; Kennish, Paerl, 2010). Они могут быть частично или полностью отгорожены от моря, однако в основном соединяются с ним (постоянно или временно) одним или несколькими узкими проливами. Большинство лагун весьма мелководны (глубина 2–5 м) и различаются приливно-отливными и ветровыми течениями, пресноводным стоком с суши, скоростью осадко-накопления, характерными особенностями грунта, содержанием в нем органических веществ, pH и Eh среды, колебаниями солености (Bird, 1994; Лабай, 2015; Khlebovich, 2015; Столяров, 2017). Все это отражается на видовом составе, разнообразии

и структуре обитающих здесь сообществ живых организмов (Kennish, Paerl, 2010; Khlebovich, 2015; Lefrere et al., 2015; Gravina et al., 2020; Столяров, 2020; Magni et al., 2023).

Макробентос является важным компонентом лагунных экосистем и может служить одним из индикаторов состояния экосистемы, ее устойчивости при изменении климатических условий, гидрологического и солевого режимов водоема, а также при воздействии антропогенных факторов (Giangrande, Gravina, 2015; Brundu, Magni, 2021; Gravina et al., 2020; Giampaolletti et al., 2023; Magni et al., 2023).

Цель нашей работы заключалась в изучении особенностей видового состава, разнообразия и пространственной структуры макробентоса в четырех мелководных лагунных экосистемах Белого моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование сублиторального макробентоса было проведено летом 2021, 2022 гг. в четырех прибрежных экосистемах лагунного типа в Кандакшском заливе Белого моря недалеко от ББС МГУ (рис. 1). В Ермолинской губе пробы отбирали с 11 сублиторальных станций, в губе Барсучья – с 10, в лагуне возле озера трехцветное – с 8 станций и в небольшой лагуне, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой, – с 7 станций. Пробы брали последовательно в направлении от кутовых более опресненных и заиленных местообитаний к мористым менее опресненным и заиленным районам. Следует отметить, что в лагуне недалеко от оз. Трехцветное и лагуне губы Барсучья исследования проводились впервые.

Сублиторальный макробентос отбирали с помощью дночерпателя Экмана-Берджи с площадью захвата 0.025 м². Грунт промывали на сите с ячейей 1 мм. Полученные пробы макробентоса просматривались прижизненно в лаборатории (ББС МГУ). Для расчета биомассы определяли сырой вес организмов.

Параллельно со сбором гидробиологического материала измеряли важнейшие параметры среды, такие как соленость придонной воды, 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.

Таким образом, для каждой станции были определены плотность и биомасса макробентоса, а также индекс видового разнообразия Шеннона (Shannon, 1948).

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

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

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

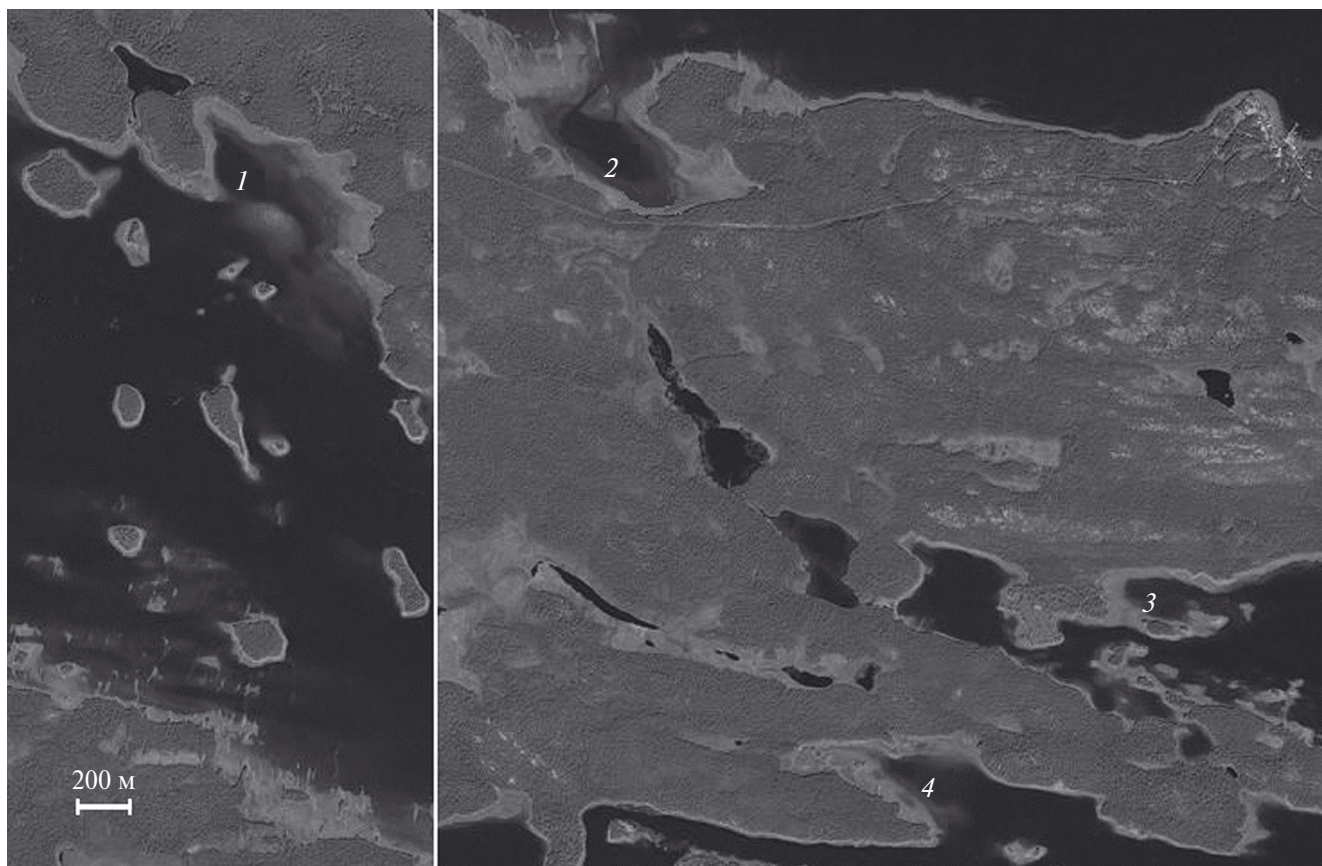


Рис. 1. Карта-схема района исследования: 1 – лагуна возле озера Трехцветное; 2 – лагуна Ермолинской губы; 3 – лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы; 4 – лагуна губы Барсучья.

Этот индекс мало чувствителен к различиям по редким признакам, что позволяет нивелировать влияние “следов” случайных видов.

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

В качестве меры нарушений в структуре бентосных сообществ использовался ABC-индекс (Warwick, 1986; Warwick et al., 1987; Meire, Dereu, 1990):

$$ABC = \sum_i (B_i - N_i) / W,$$

где B_i и N_i — накопленные проценты биомассы и численности i первых по порядку видов, W — общее число видов.

Учитывалось, что значения ABC-индекса могут принимать как отрицательные, так и положительные значения. Положительные значения индексов показывают, что доминирование по биомассе выражено сильнее, чем по плотности видовых популяций. Отрицательные значения ABC-индекса демонстрируют, что кривая рангового распределения “вид — обилие” убывает более резко по плотности популяций, чем по биомассе.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ

Абиотические условия и характеристика районов исследования

Подробная характеристика района исследований дана в предыдущих статьях (Столяров, 2017, 2020). Здесь только отметим, что лагунная экосистема Ермолинской губы расположена в 2.5 км от ББС МГУ (Кандалакшский залив, Белое море) и отделена от основного бассейна Ругозерской губы коргами, косами и лудами. Лагуна, расположенная недалеко от озера Трехцветное, находится в двух километрах от губы Ермолинская на другой стороне Ругозерской губы и защищена от морских волн и течений мелководным порогом, обнажающимся в малую воду. Эта лагуна расположена ближе к Пояконде, чем Ермолинская, но ближе к морю, чем Никольская (рис. 1). Лагунная экосистема, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы, находится южнее перечисленных лагун — в 2.5 км от ББС МГУ и отделена от основной акватории своими порогами, что несколько затрудняет водообмен с морем. Лагуна Барсучья расположена недалеко от лагуны кутовой области Кислой губы, но открывается не в губу Кислая, а в губу Чернореченская и испытывает большее

влияние пресноводного стока (рис. 1). Исследованные прибрежные лагунные экосистемы были мелководными (средние глубины 2–4 м на малой воде) и небольшой протяженности (400–600 м).

Сублитораль всех лагун была представлена в основном илами или песчанистыми илами (показатели Eh принимали отрицательные значения). Наименее заиленной была лагунная экосистема, находящаяся на выходе из кутовой области губы Кислой, осадки которой были представлены в основном илистыми песками, песчанистыми илами и илами. Более заиленными были осадки остальных исследованных лагун (лагуны губ Ермолинской, Барсучьей, а также лагуны, расположенные возле озера Трехцветное), часто со значительным содержанием детрита (много полуразложившихся морских трав и водорослей) и запахом сероводорода. Соленость придонной воды во всех лагунах в период взятия проб (июль 2021, 2022 гг.) была относительно высокой 21–25‰.

Видовой состав и общие показатели структуры сообщества

Всего в сублиторали исследованных лагун было обнаружено 39 видов бентосных беспозвоночных животных и 4 вида морских трав и водорослей (*Zostera marina*, *Cladophora sericea*, *Ruppia maritima*, *Salicornia pojarkovae*). При этом наибольшего разнообразия в зообентосе достигали полихеты (13 видов), моллюски (6 видов брюхоногих и 3 вида двустворчатых) и ракообразные (7 видов), меньше были обнаружены иглокожие и асцидии (по одному виду) (табл. 1). Также в сообществе макробентоса были найдены солоноватоводные олигохеты (1 вид) и хирономиды (3 вида), что свидетельствует о влиянии континентального (пресноводного) стока (особенно ранней весной или во время сильных дождей). В сублиторали лагуны, расположенной на выходе из кутовой области Кислой губы, было обнаружено 26 видов беспозвоночных животных, в лагуне губы Барсучья — 21 вид, в лагунной экосистеме Ермолинской губы — 27 видов макробентоса, а в лагуне возле озера Трехцветное — 17 видов. Таким образом, наименьшим видовым разнообразием характеризовалась лагуна, расположенная возле озера Трехцветное, что, вероятно, связано с ее большей опресненностью и близостью к кутовой области основного бассейна Ругозерской губы (табл. 1). Следует отметить, что чем более закрытой от моря была лагуна, тем больше было встречено литоральных морских эвригаллиных и солоноватоводных видов макробентоса (*Macoma balthica*, *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Scoloplos armiger*, *Littorina littorea*, *Mytilus edulis*). А чем сильнее лагуна была связана с морем (была более открытой), тем больше наблюдалось морских сублиторальных

Таблица 1. Список видов макробентоса, встреченных летом 2021–2022 гг. в сублиторали губы Ермолинская, губы Барсучья, лагуны возле озера Трехцветное и лагуны, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислая

Макробентос	Лагуна возле озера Трехцветное	Лагуна губы Ермолинская	Лагуна губы Барсучья	Лагуна на выходе из кутовой области губы Кислая	Тип питания
Зообентос					
Класс Polychaeta					
1. <i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus)	+	+	–	+	X
2. <i>Nereimyra punctata</i> (Müller)	+	+	+	+	X
3. <i>Pygospio elegans</i> Claparede	–	+	+	+	Д
4. <i>Ampharete acutifrons</i> (Grube)	–	+	–	+	Д
5. <i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+	Г
6. <i>Arenicola marina</i> (Linnaeus)	–	+	–	–	Г
7. <i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg)	–	+	–	–	ПС
8. <i>Micronephthys minuta</i> (Theel)	+	+	+	+	X
9. <i>Marenzelleria arctia</i> (Chamberlin)	–	–	+	–	Д
10. <i>Terebellides stroemi</i> Sars	+	+	+	+	Д
11. <i>Pectinaria koreni</i> (Malmgren)	–	+	+	+	Д
12. <i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	X
13. <i>Pholoe assimilis</i> Örsted	–	–	–	+	X
Класс Enteropneusta					
14. <i>Saccoglossus mereschkowskii</i> (Wagner)	–	+	–	–	Г
Класс Oligochaeta					
15. <i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem)	+	+	+	+	Д
Класс Gastropoda					
16. <i>Littorina littorea</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	СО
17. <i>Peringia ulvae</i> (Pennant)	+	+	+	–	Д
18. <i>Onoba aculeus</i> (Gould)	–	+	+	–	СО
19. <i>Cylichna alba</i> (Brown)	–	+	–	–	X
20. <i>Lacuna vincta</i> (Montagu)	–	–	–	+	СО
Класс Bivalvia					
21. <i>Mytilus edulis</i> Linnaeus	+	+	+	–	НС
22. <i>Macoma balthica</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	Д
23. <i>Musculus discors</i> (Linnaeus)	–	–	–	+	ПС
Класс Crustacea					
24. <i>Pontoporeia femorata</i> Krøyer	+	+	+	+	Д
25. <i>Crassikorophium bonellii</i> (H. Milne Edwards)	–	+	+	+	ПС
26. <i>Atylus carinatus</i> (Fabricius)	–	–	+	+	П
27. <i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg	–	+	–	+	П
28. <i>Diastylis scorpioides</i> (Lepechin)	–	–	+	+	Д
29. <i>Jaera albifrons</i> Leach	+	–	–	+	Д
30. <i>Caprella linearis</i> (Linnaeus)	–	–	–	+	X
Класс Ascidiacea					
31. <i>Molgula griffithsii</i> (MacLeay)	–	+	–	+	НС

Таблица 1. Окончание

Макробентос	Лагуна возле озера Трехцветное	Лагуна губы Ермолинская	Лагуна губы Барсучья	Лагуна на выходе из кутовой области губы Кислая	Тип питания
Класс Asteroidea					X
32. <i>Asterias rubens</i> Linnaeus	–	–	–	+	X
Класс Insecta					
33. <i>Chironomus salinarius</i> Kieffer	+	+	+	–	Д
34. <i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker	+	+	–	–	Д
35. <i>Orthocladius saxicola</i> Kieffer	–	–	+	–	Д
Тип Nematelminthes					
36. <i>Priapulius caudatus</i> Lamark	–	+	–	–	П
37. <i>Halicryptus spinulosus</i> von Siebold	+	–	–	–	П
Тип Nemertini					
38. <i>Amphiporus lactifloreus</i> (Johnston)	+	+	+	+	X
39. <i>Lineus gesserensis</i> (O.F. Müller)	–	–	–	+	X
Макрофиты (морские травы и водоросли)					
1. <i>Zostera marina</i> Linnaeus	+	+	+	+	
2. <i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kützing	+	–	–	–	
3. <i>Ruppia maritima</i> Linnaeus	–	–	+	–	
4. <i>Salicornia pojarkovae</i> N. Semenova	–	–	+	–	

Примечания. + – наличие вида, прочерк – вид не найден. НС – неподвижные сестонофаги, ПС – подвижные и малоподвижные сестонофаги, С – скоблительщики, О – обгрызатели, Д – собирающие детритофаги (поверхностные детритофаги), Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги. Указан преобладающий тип питания.

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

Общие показатели структуры сообщества	Районы исследования			
	Лагуна около озера Трехцветное	Лагуна губы Ермолинская	Лагуна губы Барсучья	Лагуна на выходе из губы Кислая
S	5.75 ± 0.80	7.0 ± 1.0	6.7 ± 0.6	7.2 ± 1.0
N , экз./м ²	2600 ± 981	8349 ± 3733	5376 ± 1315	1520 ± 206
B , мг/м ²	28140 ± 11333	79908 ± 20790	55034 ± 14260	109155 ± 36603
H_N	1.58 ± 0.17	1.5 ± 0.3	1.4 ± 0.15	2.1 ± 0.2

Примечания. Для каждого показателя приведены среднее и стандартная ошибка.

S – число видов, N – общая плотность, B – общая биомасса, H_N – индекс Шеннона по плотности.

и менее эвригалинных видов зообентоса (*Nereimyra punctata*, *Pholoe assimilis*, *Terebellides stroemi*, *Caprella linearis*, *Asterias rubens*, *Molgula griffithsii*, *Musculus laevigatus*, *Diastylis scorpioides*).

Наиболее высокими общими показателями структуры сообщества (видовое разнообразие,

общая плотность и биомасса) характеризовались более открытые к морю лагуны: лагуна Ермолинской губы и лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы, а более низкими – более отгороженные и удаленные от моря лагуны: лагуна, расположенная рядом с озером

Трехцветное, и лагуна губы Барсучья (табл. 2). Исключением являются низкие показатели общей плотности зообентоса в лагуне на выходе из губы Кислой, что объясняется преобладанием в ней более крупных и менее многочисленных сублиторальных видов беспозвоночных животных, характеризующихся высокой биомассой.

Таким образом, полученные данные по качественному составу и общим показателям структуры сообщества макробентоса свидетельствуют, что в лагунах, которые располагались ближе к основному морскому бассейну и имели большую связь с морем (были более открытыми), преобладал сублиторальный комплекс менее эвригалинных сублиторальных видов зообентоса. В более закрытых лагунных экосистемах доминировали эвригалинные литоральные виды беспозвоночных животных, что является, по-видимому, следствием их большей заиленности, опресненности (особенно ранней весной во время снеготаяния или во время сильных дождей и т.д.) и удаленности от основного морского бассейна.

Пространственная структура сообществ (сходство станций)

При анализе дендрограмм сходства макробентосных сообществ (на основе средних показателей плотности популяций) исследованных лагун выявилось высокое сходство макробентоса лагуны возле озера Трехцветное (1) и лагуны губы Барсучья (4) (наиболее отгороженных от моря лагун) (рис. 2). Сообщество макробентоса лагуны, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой (3), характеризовалось наибольшим своеобразием (преобладали сублиторальные морские менее эвригалинные виды) и, соответственно, низким сходством с остальными бентосными сообществами исследуемых лагун (рис. 2). Макробентосное сообщество лагуны Ермолинской губы (2) в этом ряду занимало промежуточное положение и имело большее сходство макробентоса с более закрытыми лагунными экосистемами (рис. 2). Это свидетельствует о том, что, с одной стороны, лагунные экосистемы, которые по показателям водообмена схожи с внешней акваторией, характеризуются и схожестью видового состава и структуры макробентоса, а с другой стороны — макробентосное сообщество более открытой лагуны, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой, отличается от остальных сообществ (рис. 2).

Интеграция видов в сообществе

Проведенный аналогичный кластерный анализ по видам позволил выделить 4 комплекса видов, различающихся своим распространением по лагунам (рис. 3). Первый комплекс видов (7–10) в основном

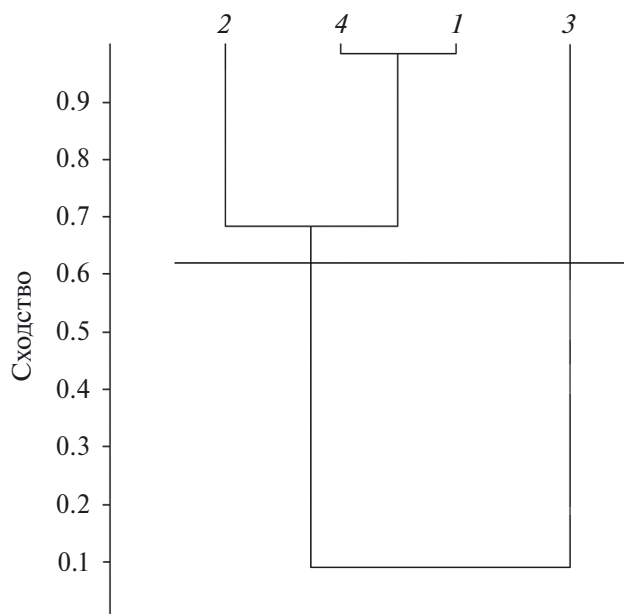


Рис. 2. Дендрограмма сходства сообществ макробентоса по плотности макробентоса (индекс Пианки) в исследованных лагунах: 1 — лагуна возле озера Трехцветное; 2 — лагуна Ермолинской губы; 3 — лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы; 4 — лагуна губы Барсучья. Горизонтальной линией показан уровень значимого сходства.

преобладал в лагуне на выходе из кутового района губы Кислой, второй комплекс видов (5–1) — в лагуне рядом с озером Трехцветное, третий комплекс видов (12–30) — в лагуне Ермолинской губы, а четвертый комплекс видов (4–21) — в лагунной экосистеме губы Барсучья (рис. 3). Кроме того, виды первого выделенного нами комплекса (преобладающие в лагуне на выходе из кутовой области губы Кислой) имели наименьшее сходство с остальными видовыми комплексами. Все это свидетельствует о специфических абиотических условиях в каждой экосистеме с характерными только для нее видовыми комплексами бентосных организмов. При этом по результатам проведенного анализа, для макробентоса лагун, имеющих сходную геоморфологию и водообмен с морскими водами, характерны сходные видовой состав и структура.

Соответственно, в самой открытой к морю лагуне, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой, преобладали менее эвригалинные сублиторальные виды беспозвоночных животных (*Nereimyra punctata*, *Pholoe assimilis*, *Terebellides stroemi*, *Caprella linearis*, *Asterias rubens*, *Molgula griffithsii*, *Musculus laevigatus*, *Diastylis scorpioides*, *Atylus carinatus*). В более отгороженных от моря лагунах — лагуне рядом с озером Трехцветное, губе

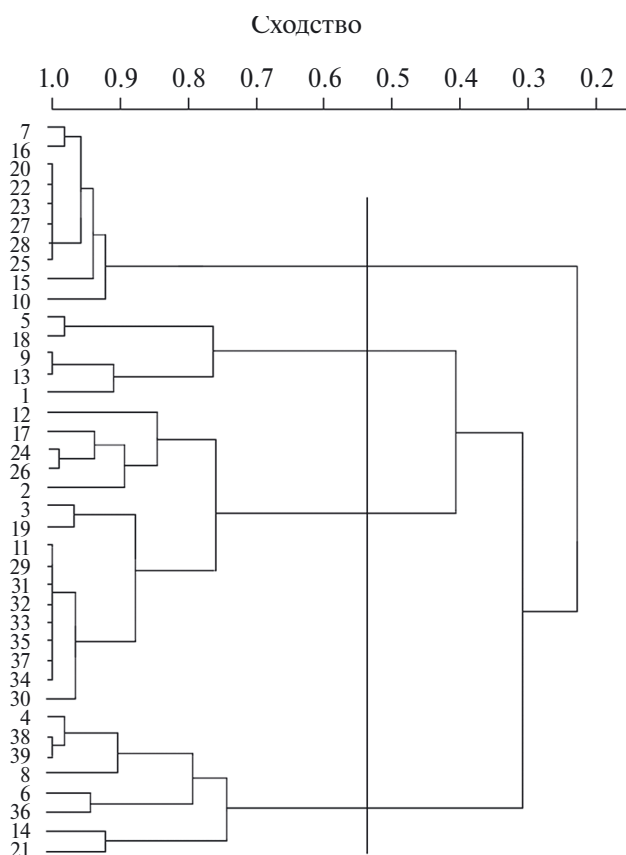


Рис. 3. Дендрограмма сходства видов по плотности популяций макробентоса (индекс Пианки) в исследованных лагунах: 1 – *Mytilus edulis*, 2 – *Phyllodoce maculata*, 3 – *Amphiporus lactifloreus*, 4 – *Chironomus salinarius*, 5 – *Jaera albifrons*, 6 – *Peringia ulvae*, 7 – *Nereimyra punctata*, 8 – *Littorina littorea*, 9 – *Micronephthys minuta*, 10 – *Pontoporeia femorata*, 11 – *Tubificoides benedii*, 12 – *Terebellides stroemi*, 13 – *Scoloplos armiger*, 14 – *Macoma balthica*, 15 – *Diastylis scorpioides*, 16 – *Gammarus duebeni*, 17 – *Crassikorophium bonellii*, 18 – *Halicryptus spinulosus*, 19 – *Cladotanytarsus mancus*, 20 – *Caprella linearis*, 21 – *Atylus carinatus*, 22 – *Asterias rubens*, 23 – *Lineus gesserensis*, 24 – *Harmothoe imbricata*, 25 – *Pholoe assimilis*, 26 – *Ampharete acutifrons*, 27 – *Musculus discors*, 28 – *Lacuna vincta*, 29 – *Saccoglossus mereschkowskii*, 30 – *Pygospio elegans*, 31 – *Arenicola marina*, 32 – *Cylichna alba*, 33 – *Fabricia sabella*, 34 – *Onoba aculeus*, 35 – *Molgula griffithsii*, 36 – *Pectinaria koreni*, 37 – *Priapululus caudatus*, 38 – *Orthocladus saxicola*, 39 – *Marenzelleria arctica*. Вертикальной линией показан уровень значимого сходства.

Барсучья и Ермолинская – доминировали в основном литоральные эвригалинные виды беспозвоночных животных (моллюски *Macoma balthica*, *Peringia ulvae*, *Littorina littorea*, *Mytilus edulis*, полихеты *Scoloplos armiger*, *Marenzelleria arctica*, олигохеты *Tubificoides benedii* и хирономиды *Orthocladus saxicola*, *Chironomus salinarius*). Однако Ермолинская губа, имеющая большую связь с морем

по сравнению с лагуной губы Барсучья и лагуной возле озера Трехцветное, характеризовалась большим числом морских сублиторальных менее эвригалинных видов (*Phyllodoce maculata*, *Crassikorophium bonellii*, *Harmothoe imbricata*, *Ampharete acutifrons*, *Cylichna alba*, *Onoba aculeus*). Т.е. Ермолинская губа в этом ряду занимала промежуточное положение между наиболее открытой лагуной Кислой губы и более закрытыми лагунами (лагуна губы Барсучья и лагуна рядом с озером Трехцветное).

Нарушение структуры сообщества и изменения АВС-индексов

Степень “нарушенности” структуры бентосных сообществ можно оценить с помощью различных математических методов и индексов, в частности АВС-индекса, который часто используется для тестирования экологического состояния донных сообществ. Этот индекс основан на сравнении кумулятивных кривых численности и биомассы, а его использование различными исследователями основано на том, что число видов и индивидуальная масса организмов увеличиваются с уменьшением стрессовой нагрузки (Warwick, 1986; Meire, Dereu, 1990).

В трех лагунах – в лагуне возле озера Трехцветное (-5.7 ± 3.1), лагуне губы Ермолинская (-1.3 ± 1.0) и лагуне губы Барсучья (-1.1 ± 1.9) – средние показатели АВС-индексов были отрицательными с нарушенной структурой сообщества макробентоса и преобладанием мелких видов детритофагов собирателей. Особенно нарушенной структурой характеризуется сообщество макробентоса лагуны возле озера Трехцветное. В наиболее открытой лагуне, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой, показатели индексов были положительными (8.7 ± 2.1) с преобладанием нормальных сообществ макробентоса с ненарушенной структурой и доминированием более крупных беспозвоночных животных – полихет *Nereimyra punctata*, *Terebellides stroemi*, *Ampharete acutifrons*, моллюсков *Macoma balthica* и *Musculus discors*, ракообразных *Diastylis scorpioides*, *Atylus carinatus*, *Caprella linearis*, морских звезд *Asterias rubens* и асцидий *Molgula griffithsii*.

Надо также отметить снижение показателей АВС-индексов в кутовых областях рассмотренных лагунных экосистем, где в основном преобладали мелкие виды моллюсков *Peringia ulvae* и олигохет *Tubificoides benedii*.

Из вышеизложенного следует, что лагунные экосистемы губы Барсучья, губы Ермолинская и возле озера Трехцветное характеризовались нарушенной структурой сообщества макробентоса. Они расположены в районах пониженной гидродинамики, повышенного осадконакопления, а также значительного влияния углеродной нагрузки и солености. Лагунная

экосистема кустовой области губы Кислой расположена в районе большей гидродинамической активности водных масс, несколько более высокой солености и характеризуется в основном нормальными сообществами макробентоса с ненарушенной структурой.

ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в сублиторали исследованных лагун было обнаружено 39 видов бентосных беспозвоночных животных и 4 вида морских трав и водорослей. При этом наибольшего разнообразия достигали три группы макрозообентоса – полихеты (13 видов), моллюски (9 видов) и ракообразные (7 видов). В сообществе макробентоса были обнаружены солоноватоводные олигохеты (1 вид) и хирономиды (3 вида), что свидетельствует о влиянии пресноводного стока на эти экосистемы. Полученные данные по видовому составу и общим показателям структуры сообщества макробентоса свидетельствуют о преобладании в лагунах, имеющих большее сообщение с морем, сублиторальных менее эвригалинных видов зообентоса. В более закрытых лагунах экосистемах в основном доминировали литоральные эвригалинные виды беспозвоночных, что является следствием их заиленности, некоторой опресненности и удаленности от основного морского бассейна. Проведенный кластерный анализ выявил сходство макробентоса в более отгороженных от моря лагунах – лагуне рядом с озером Трехцветное, губе Барсучья и Ермолинская, где доминировали в основном литоральные эвригалинные виды беспозвоночных животных. В самой открытой к морю лагуне, расположенной на выходе из кустовой области губы Кислой, преобладали менее эвригалинные сублиторальные виды макробентоса. Ермолинская губа в этом ряду занимала промежуточное положение между наиболее открытой лагуной Кислой губы и более закрытыми лагунами (лагуна губы Барсучья и лагуна рядом с озером Трехцветное).

При этом наиболее высокими общими показателями структуры сообщества (видовое разнообразие и общая биомасса) характеризовались более открытые к морю лагуны, а более низкими – более отгороженные и удаленные от моря. За исключением показателей общей плотности, которые были выше в более отгороженных от моря лагунах, что объясняется преобладанием там мелких видов детритофагов-собирающих. В еще более отгороженных и удаленных от моря эстуарных экосистемах лагуны экосистеме губы Никольская и солоноватом районе эстуария реки Черной – общие показатели структуры сообщества (включая общую плотность) были существенно сниженными по сравнению с рассмотренными нами лагунами. Однако если в губе Никольская это было связано с чрезмерным заилением осадков и процессами сульфатредукции, то в солоноватом районе эстуария реки Черной, как и в других типичных

эстуариях, – с воздействием низкой солености воды, что привело к падению видового разнообразия и преобладанию немногих пресноводных, солоноватоводных и морских эвригалинных видов (Khlebovich, 2015; Столяров, 2017, 2019; Лабай и др., 2022; Stolyarov, 2023). Более открытые морские лагуны, губы, небольшие морские заливы характеризуются, соответственно, более высокими значениями общих показателей структуры сообщества макробентоса (Комплексные исследования..., 2016; Брочкая и др., 1963; Chikina et al., 2014; Артемьев и др., 2017).

Полученные (Gravina et al., 1989; Лабай, 2015; Столяров, 2020; Gravina et al., 2020; Мардашова и др., 2020; Giampaolletti et al., 2023) данные по видовому разнообразию и структуре макробентоса в других лагунах экосистемах в зависимости от их соединения с морем хорошо согласуются с результатами наших исследований. Так, в пяти прибрежных лагунах на побережье Тирренского моря состав макрофауны в основном зависел от интенсивности связи с морем; чем сильнее была эта связь, тем большим числом видов характеризовалась лагуна (Gravina et al., 1989, 2020).

Рассмотренные лагуны экосистемы за исключением лагуны, расположенной на выходе из кустовой области губы Кислой, характеризуются нарушенной структурой сообщества с преобладанием мелких видов детритофагов-собирающих. Особенно нарушенной структурой характеризуется сообщество макробентоса лагуны возле озера Трехцветное. В наиболее открытой лагуне, расположенной на выходе из губы Кислой, показатели ABC-индексов были положительными, что свидетельствует о преобладании в экосистеме нормальных сообществ макробентоса с ненарушенной структурой и доминированием более крупных видов зообентоса – полихет *Nereimyra punctata*, *Terebellides stroemi*, *Ampharete acutifrons*, моллюсков *Macoma balthica* и *Musculus discors*, ракообразных *Diastylis scorpioides*, *Atylus carinatus*, *Caprella linearis*, морских звезд *Asterias rubens* и асцидий *Molgula griffithsii*.

Таким образом, большинство рассмотренных нами лагуны экосистем, за исключением наиболее открытой к морю, характеризуются нарушенной структурой сообщества макробентоса с преобладанием в основном мелких видов детритофагов-собирающих, что связано с негативным влиянием заиления, углеродной нагрузки и опреснения (особенно ранней весной во время снеготаяния или во время сильных дождей и т.д.).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность руководству ББС МГУ, а также сотрудникам ББС МГУ за помощь в работе, предоставлении лаборатории, оборудования и судна.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артемьев С.Н., Новоселов А.П., Левицкий А.Л.*, 2017. Таксономическое и видовое разнообразие макрозообентоса в Двинском заливе Белого моря // *Arct. Environ.* Т. 17. № 4. С. 308–320.
- Броцкая В.А., Жданова Н.Н., Семенова Н.Л.*, 1963. Донная фауна Великой Салмы и прилегающих районов Канда拉克шского залива Белого моря // *Труды Беломорской биологической станции МГУ*. Т. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 159–182.
- Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов, 2016. *Труды Беломорской биостанции МГУ*. Т. 12 / Под общ. ред. Мокиевского В.О., Исаченко А.И., Дгебуадзе П.Ю., Цетлина А.Б. М.: Товарищество научных изданий КМК. 243 с.
- Лабай В.С.*, 2015. Видовой состав макрозообентоса лагуны о. Сахалин // *Изв. ТИНРО*. Т. 183. С. 125–144.
- Лабай В.С., Корнеев Е.С., Абрамова Е.В., Ушаков А.А., Ахмадеева Е.С.*, 2022. Макробентос эстуария типичной «лососевой» реки острова Сахалин (на примере р. Мануй) // *Известия ТИНРО*. Т. 202. № 3. С. 640–660.
- Мардашова М.В., Воронов Д.А., Краснова Е.Д.*, 2020. Бентосные сообщества прибрежных водоемов на разных стадиях изоляции от моря в окрестностях беломорской биостанции МГУ (Канда拉克шский залив Белого моря) // *Зоологический журнал*. Т. 99. № 7. С. 819–837. [*Mardashova M.V., Voronov D.A., Krasnova E.D.*, 2020. Benthic Communities of Coastal Water Bodies at Different Stages of Isolation from the White Sea in the Vicinity of the White Sea Biological Station, Moscow State University, Kandalaksha Bay, White Sea // *Biology Bulletin*. V. 47. № 9. P. 159–1178. (in Russian)].
- Столяров А.П.*, 2017. Особенности структуры и тенденции изменений сообщества мак-робентоса лагуны экосистемы Ермолинской губы (Канда拉克шский залив, Белое море) // *Зоологический журнал*. Т. 96. № 4. С. 383–399.
- Столяров А.П.*, 2019. Видовое разнообразие и трофическая структура литоральных сообществ макробентоса эстуария реки Черной (Канда拉克шский залив, Белое море) // *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*. Т. 124. № 4. С. 19–28.
- Столяров А.П.*, 2020. Видовое разнообразие и трофическая структура сообществ макробентоса в лагунных экосистемах (Канда拉克шский залив, Белое море) // *Зоологический журнал*. Т. 99. № 1. С. 3–12. [*Stolyarov A.P.*, 2020. Species diversity and trophic structure of macrobenthos communities in lagoon ecosystems (Kandalaksha Bay, White Sea) // *Biology Bulletin*. V. 47. № 8. P. 887–896. (in Russian)].
- Bird E.C.F.*, 1994. Physical setting and geomorphology of coastal lagoons. In *Coastal Lagoon Processes*. Kjerfve B. (ed.). Amsterdam: Elsevier Oceanography Series. P. 9–39.
- Brundu G., Magni P.*, 2021. Context-dependent effect of serpulid reefs on the variability of soft-bottom macrobenthic assemblages in three Mediterranean lagoons (Sardinia, Italy) // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. V. 2625. art. no. 107589 (12 p.). <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021>
- Chikina M.V., Spiridonov V.A., Mardashova M.V.*, 2014. Spatial and temporal variability of coastal benthic communities in the Keretsky Archipelago area and in the Velikaya Salma strait (Karelian coast, the White Sea) // *Oceanology*. V. 54. № 1. P. 54–65.
- Giangrande A., Gravina M.F.*, 2015. Brackish-water polychaetes, good descriptors of environmental changes in space and time // *Transit. Waters Bull.* V. 9. № 1. P. 42–55.
- Giampaolletti J., Sbrana A., Magni P., Gravina M.F.*, 2023. Macrobenthos of the Tortoli Lagoon: A peculiar case of high benthic biodiversity among Mediterranean lagoons // *Diversity*. V. 15. Iss. 6. № 783 (12 p.). <https://doi.org/10.3390/d15060783>
- Gravina M.F., Ardizzone G.D., Scaletta F., Chimenez C.*, 1989. Descriptive analysis and classification of benthic communities in some Mediterranean coastal lagoons (Central Italy) // *Marine Ecology*. V. 10. № 2. P. 141–166.
- Gravina M.F., Cabiddu S., Como S., Floris A., Padedda B.M., Pusceddu A., Magni P.*, 2020. Disentangling heterogeneity and commonalities in nanotidal Mediterranean lagoons through environmental features and macrozoobenthic assemblages // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 237. № 106688 (24 p.). <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020>
- Kennish M.J., Paerl H.W.*, 2010. Coastal lagoons: critical habitats of environmental change. In *Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change*. Kennish M.J., and Paerl H.W. (eds). Boca Raton: CRC Press. P. 1–15.

- Kjerfve B.*, 1994. Coastal Lagoons. In Coastal lagoon processes. Kjerfve B. (ed.). Amsterdam: Elsevier Oceanography Series. P. 1–8.
- Khlebovich V.V.*, 2015. Applied aspects of the concept of critical salinity // *Biol. Bull. Rev.* V. 5. № 6. P. 562–567.
- Lefrere L., Ouassas M., Guillois B., Gillet P., Moukrim A.*, 2015. Macrobenthic community structure of soft-bottom sediments in the Khnifiss lagoon, South of Morocco // *Mar. Environ. Sci.* V. 6. № 11. P. 2226–2236.
- Magni P., Vesal S.E., Giampaolletti J., Como S., Gravina M.F.*, 2023. Joint use of biological traits, diversity and biotic indices to assess the ecological quality status of a Mediterranean transitional system // *Ecological Indicators.* V. 147. № 109939 (14 p.)
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023>
- Meire P.M., Dereu J.*, 1990. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities // *J. Appl. Ecol.* V. 27. P. 703–717.
- Pianka E.R.*, 1974. Niche overlap and diffuse competition // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 71. P. 2141–2145.
- Shannon C.E.*, 1948. The mathematical theory of communication // *Bell System Technical Journal.* V. 27. P. 379–423, 623–656.
- Stolyarov A.P.*, 2023. Characteristics of the Specific, Spatial, and Trophic Structure of Macrobenthos in the Lagoon Ecosystem of Nikol'skaya Bay (Kandalaksha Gulf, White Sea) // *Moscow University Biological Sciences Bulletin.* V. 78. № 1. P. 31–38. DOI: 10.3103/S0096392523010054
- Warwick R.M.*, 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // *Marine Biology.* V. 92. P. 557–562.
- Warwick R.M., Pearson R.H., Ruswahyuni*, 1987. Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance/biomass method // *Mar. Biol.* V. 95. P. 193–200.

SPECIES DIVERSITY AND STRUCTURAL FEATURES OF MACROBENTHOS IN COASTAL LAGOON ECOSYSTEMS, THE KANDALAKSHA BAY, WHITE SEA TAKEN AS AN EXAMPLE

A. P. Stolyarov*

Lomonosov Moscow State University, Department of Biology, Moscow, 119234 Russia

*e-mail: macrobenthos@mail.ru

The Kandalaksha Bay of the White Sea taken as an example, the present study is devoted to its coastal lagoon ecosystems known to differ in their species diversity and structural features, including macrobenthos. Features of the species composition, spatial structure and diversity of macrobenthic sublittoral communities in 4 coastal lagoon ecosystems of the White Sea were studied and analyzed. In the sublittoral of the study lagoons, 39 species of zoobenthos and 4 species of sea weeds and algae (*Zostera marina*, *Cladophora sericea*, *Ruppia maritima*, *Salicornia pojarkovae*) were found. The lowest indices of species diversity and biomass of macrobenthos were revealed in lagoons significantly fenced off and remote from the sea, where littoral eurytopic small species of zoobenthos (*Macoma balthica*, *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Littorina littorea*, *Mytilus edulis*, *Chironomus salinarius*) were found to mainly dominate. In the lagoons in which the connection to the sea was stronger, less euryhaline sublittoral invertebrate species prevailed with higher indices of species diversity and total biomass of the macrobenthos community (*Nereimyra punctata*, *Terebellides stroemi*, *Caprella linearis*, *Asterias rubens*, *Molgula griffithsii*). Most of the lagoon ecosystems we examined, with the exception of the one most open to the sea, were characterized by low values of ABC-indices and a disturbed structure of the macrobenthos community with the predominance of mainly small species of detritophages, this being associated with the negative effects of siltation, carbon loading and salinity (especially in spring or during the times of heavy rain).

Keywords: biota, benthos, distribution, dominance structure, disturbance