

УДК 574.5 (282.05+289)

## ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛИТОРАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА ЭСТУАРИЯ РЕКИ ЧЕРНАЯ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

А. П. Столяров<sup>1</sup>

Изучена видовая, пространственная и трофическая структура литоральных сообществ макробентоса эстуария р. Черная (Кандалакшский залив, Белое море). Общие показатели структуры сообщества (видовое разнообразие, общая плотность и биомасса) в основном увеличиваются от устья реки в сторону моря и от верхней литорали к средней и нижней. В эстуарии можно выделить три зоны – солоноватую, солоновато-морскую и морскую, различающиеся видовой и трофической структурой сообществ живых организмов и комплексом абиотических условий. В солоноватом сильно опресненном районе доминируют мелкие солоноватоводные виды собирающих детритофагов – хирономиды, олигохеты и брюхоногие моллюски *Hydrobia ulvae*, в солоновато-морском районе сообщество представлено в основном комплексом морских эвригаллиных видов подвижных сестонофагов *Mya arenaria* и собирающих детритофагов *Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Marenzelleria arctica* и, наконец, в морской области (в районе мидиевой банки) преобладают морские эвригаллиные виды неподвижных сестонофагов *Mytilus edulis*, собирающих детритофагов (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedictii*), грунтоедов *Arenicola marina* и в меньшей степени скоблильщиков-обгрызателей *Littorina littorea*.

**Ключевые слова:** эстуарные экосистемы, макробентос, видовое разнообразие, трофическая структура, Белое море.

Эстуарии представляют собой переходные области между пресноводными и морскими экосистемами с изменчивыми гидрологическим и солевым режимами водоема и относятся в основном к гетеротрофным системам (Сафьянов, 1987; Kromkamp, Peen, 1995; Montagna et al., 2013; Хлебович, 2015; Столяров, 2013, 2017; Столяров, Бурковский, 2018). Литораль, или приливно-отливная полоса эстуариев, характеризуется нестабильностью абиотических условий, а среди основных факторов, влияющих на формирование видовой, пространственной и трофической структуры обитающих здесь сообществ живых организмов, следует указать время осушения, соленость, характер грунта, содержание в нем органического вещества, pH и Eh среды, наличие маршевой растительности, формирующей уникальную физическую среду обитания гидробионтов, и некоторые другие (Бурковский, 2006; Чертопруд и др., 2013; Хлебович, 2012, 2015; Лабай, 2015; Бродский и др., 2016; Комплексные исследования Бабьего

моря..., 2016; Столяров, Мардашова, 2017; Столяров, 2005, 2013, 2017).

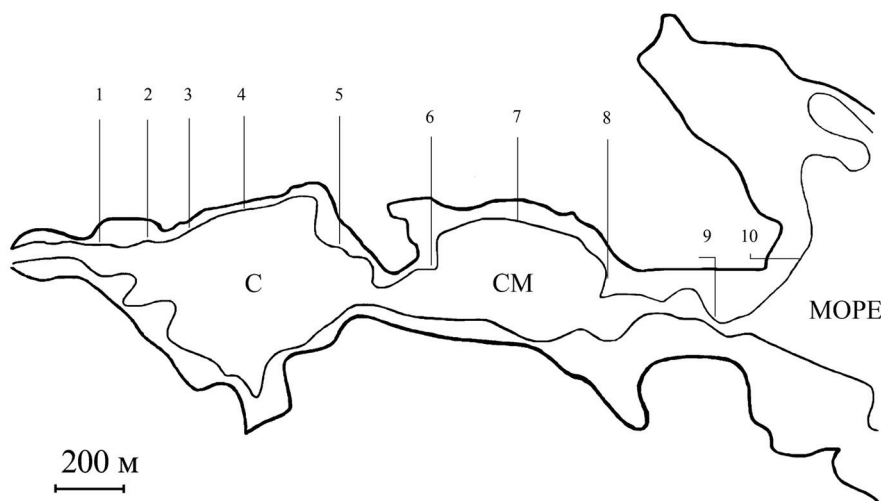
Изучение видовой и трофической структуры бентосных сообществ эстуарных экосистем актуально и важно с точки зрения общего понимания функционирования этих уникальных объектов.

### Материал и методы исследования

Исследования проводили в приливно-отливной полосе эстуария р. Черная (Кандалакшский залив, Белое море) во второй половине июня 2013 г. Рассматриваемый эстуарий – типичный беломорский эстуарий с значительным градиентом солености (от 0–1‰ вблизи устья впадающей реки до 20–24‰ в мористой его части) (Столяров, Бурковский, 2005; Столяров, 2013, 2017).

Пробы макробентоса отбирали на 10 постоянных разрезах, расположенных последовательно вдоль продольной оси эстуария в направлении от реки к морю по мере увеличения солености воды (рисунки).

<sup>1</sup> Столяров Андрей Павлович – вед. науч. сотр. кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (macrobenthos@mail.ru).



Картограмма эстуария р. Черная и расположение разрезов (1–10). Пробы отобраны на трех станциях для каждого разреза в нижней, средней и верхней литорали (С – солоноватый район эстуария, СМ – солоновато-морской район эстуария)

Каждый разрез представлял собой три станции, соответствующие трем горизонтам литорали: нижнему, среднему и верхнему. На каждой станции брали два вида проб под рамками  $12,5 \times 12,5$  и  $25 \times 25$  см. Мелкие организмы, такие как *Hydrobia ulvae*, мелкие полихеты и олигохеты, собирали на участке  $12,5 \times 12,5$  см общей площадью  $1/64$  м<sup>2</sup> на глубине до 8–10 см. Организмы средних размеров учитывали под рамкой  $25 \times 25$  см общей площадью  $1/16$  м<sup>2</sup> (в основном *Macoma balthica*, приапулиды, литорины, молодь мидии и мии) на глубине 20–35 см (до залегания плотной безжизненной глины). Крупных беспозвоночных, глубоко зарывающихся в грунт (*Arenicola marina* и *Mya arenaria*), учитывали по норкам под площадью 1 м<sup>2</sup>. Грунт, взятый под площадью  $1/64$  и  $1/16$  м<sup>2</sup>, аккуратно промывали на сите с ячейей 0,5 мм и 1 мм соответственно. Промытые пробы просматривали прижизненно в лаборатории. Для расчета биомассы определяли сырой вес организмов (моллюсков взвешивали вместе с раковинной). В некоторых случаях биомассу определяли по ранее полученному соотношению между средним размером животного и его биомассой. Определяли также биомассу произрастающих здесь растений (сырой вес) под рамкой  $25 \times 25$  см.

Одновременно со сбором гидробиологического материала измеряли важнейшие параметры среды: соленость на малой (конец отлива – начало прилива) и полной (конец прилива – начало отлива) воде, гранулометрический состав грунта (просеиванием через ряд последовательных сит, имеющих размер ячеей 1; 0,5; 0,25; 0,1 мм).

Определяли также содержание общего органического вещества.

Выполнен статистический анализ данных с помощью пакетов прикладных программ PAST ver. 2.17c (Hammer et al., 2001) и MS Excel 2010.

### Результаты и обсуждение

**Абиотические условия и район исследования.** Подробное описание района и абиотических условий эстуария р. Черная представлено в предыдущих статьях (Столяров, Бурковский, 2005, 2006; Столяров, 2013, 2017). Отметим только, что соленость воды в июне 2013 г. варьировала от 0–2‰ в устье реки до 19,6‰ в мористой области – районе нижних порогов, расположенных на выходе из эстуарного русла р. Черная (табл. 1).

Грунт в местах взятия проб в основном илисто-песчаный с преобладанием илистых фракций (<0,1 мм), за исключением районов верхних и особенно нижних порогов – зон гидродинамической активности водных масс, где преобладают пески разной зернистости (табл. 1). Ширина прибрежно-отливной зоны и, соответственно, длительность приливов в эстуарии постепенно уменьшались в направлении реки. Уменьшение времени и силы прилива от мористого участка эстуария в сторону реки связано с наличием порогов, что приводит не только к уменьшению самой литорали и, соответственно, времени ее осушения, но и к образованию отличающихся гидрологического и солевого режимов на разных его участках. Это в конечном итоге отражается на структуре формирующихся здесь сообществ

Т а б л и ц а 1

Параметры среды в эстуарии реки Черная в июне 2013 г.

Разрез	Станция	Абиотические факторы					Соленость, ‰	
		фракция грунта (%)					малая вода	полная вода
		> 1 мм	1–0,5 мм	0,5–0,25 мм	0,25–0,1 мм	< 0,1 мм		
Эстуарий р. Черная								
1 (кут)	1	13,6	9,9	19,1	29,8	27,7	0,1	0,2
2	1	–	–	–	–	–	2	4
3	1	10,8	20,8	31,1	15,9	21,3	2–5	7–8
	2	9,6	10,7	23,0	16,9	39,8	–	–
	3	3,1	9,2	17,6	13,0	57,3	–	–
4	1	5,3	8,3	14,9	16,5	55,1	4–6	10–12
	2	7,9	11,4	22,6	15,5	42,6	–	–
	3	1,3	5,9	17,7	16,9	58,2	–	–
5	1	5,6	7,9	17,7	18,3	50,4	5–7	12–14
	2	10,8	16,3	34,3	13,5	25,1	–	–
	3	5,8	16,6	38,1	14,5	24,9	–	–
6	1	4,9	9,6	14,5	46,2	24,8	7–8	12–14
	2	21,6	11,0	14,8	26,1	26,4	–	–
	3	12,4	15,8	27,4	9,0	35,4	–	–
7	1	6,1	10,4	12,8	25,0	45,6	8–9	17–18
	2	4,6	7,3	24,2	19,7	44,2	–	–
	3	–	–	–	–	–	–	–
8	1	3,5	11,4	47,4	22,6	15,0	10–11	18–19
	2	23,9	21,1	36,1	12,0	6,9	–	–
	3	12,3	12,6	31,7	19,0	24,5	–	–
9	1	15,3	19,3	42,1	13,3	10,0	13–14	19,3
	2	11,7	10,0	44,6	19,4	14,3	–	–
	3	16,9	18,1	40,9	13,4	10,7	–	–
10 Море	1	32,7	56,2	10,5	0,5	0,1	15,4	19,6
	2	6,5	13,1	35,0	22,4	23,0	–	–
	3	20,6	25	32,3	11,8	10,3	–	–

П р и м е ч а н и е. Станции и разрезы расположены в соответствии с рисунком: 1 – нижняя литораль, 2 – средняя литораль, 3 – верхняя литораль.

живых организмов, представляющих серию переходящих друг в друга вариантов единого биоценоза.

**Видовое разнообразие и общие показатели структуры сообщества.** За исследуемый период обнаружены 19 видов беспозвоночных животных и 10 видов морских трав и водорослей (табл. 2).

Наибольшего видового разнообразия достигли моллюски (брюхоногие, 3 вида и двустворчатые, 3 вида), полихеты (4 вида) и ракообразные (2 вида). Немного меньше встречено солоновато-водных олигохет (3 вида) и насекомых (4 вида) (табл. 2). Следует отметить меньшее видовое разнообразие беспозвоночных живот-

Т а б л и ц а 2

## Список видов макробентоса, встреченных в бентали эстуария р. Черная

Макробентос	Литораль			Тип питания
	1	2	3	
Зообентос	1	2	3	
<b>Кл. Polychaeta</b>	1			
1. <i>Marenzelleria arctica</i> (Chamberlin, 1920)	+	+	–	Д
2. <i>Pygospio elegans</i> Claparede, 1863	+	+	–	Д
3. <i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	–	Г
4. <i>Alitta (Nereis) virens</i> M. Sars, 1835	+	+	–	Х
<b>Кл. Oligochaeta</b>				
5. <i>Paranais litoralis</i> (Müller, 1780)	–	–	+	Д
6. <i>Propappus volki</i> Michaelsen, 1916	–	–	+	Д
7. <i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem, 1855)	+	+	+	Д
<b>Кл. Gastropoda</b>				
8. <i>Littorina littorea</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	СО
9. <i>Littorina obtusata</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	–	СО
10. <i>Peringia (Hydrobia) ulvae</i> (Pennant, 1777)	+	+	+	Д
<b>Кл. Bivalvia</b>				
11. <i>Mytilus edulis</i> Linnaeus, 1758	+	+	–	НС
12. <i>Limecola (Macoma) balthica</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	Д
13. <i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	+	+	–	ПС
<b>Кл. Crustacea</b>				
14. <i>Jaera albifrons</i> Leach, 1814	+	+	–	Д
15. <i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg, 1852	+	+	+	П
<b>Кл. Insecta</b>				
16. <i>Chironomus salinarius</i> Kieffer, 1915	+	+	+	Д
17. <i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker, 1856	+	+	+	Д
18. <i>Bezzia nobilis</i> Winnertz, 1852	+	+	+	Д
19. <i>Chrysops caecutiens</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	Д
<b>Макрофиты (морские травы и водоросли)</b>				
1. <i>Zostera marina</i> Linnaeus, 1753	+	–	–	
2. <i>Fucus vesiculosus</i> Linnaeus, 1753	+	–	–	
3. <i>Plantago maritima</i> Linnaeus, 1753	–	–	+	
4. <i>Juncus atrofuscus</i> Rupr. Printz (1921)	–	–	+	
5. <i>Glaux maritima</i> Linnaeus, 1753	–	–	+	
6. <i>Aster tripolium</i> (Linnaeus, 1753)	–	+	+	
7. <i>Salicornia pojarkovae</i> N. Semenova, 1956	–	–	+	
8. <i>Triglochin maritimum</i> Linnaeus, 1753	–	–	+	
9. <i>Ruppia maritima</i> Linnaeus, 1753	+	+	+	
10. <i>Eleocharis uniglumis</i> (Link) Schult., 1824	–	–	+	

П р и м е ч а н и е: 1 – нижняя литораль, 2 – средняя литораль, 3 – верхняя литораль; НС – неподвижные сестонофаги, ПС – подвижные сестонофаги, СО – скоблильщики, обгрызатели, Д – собирающие детритофаги (поверхностные детритофаги), Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги (указан преобладающий тип питания); «+» – наличие вида, «–» – вид не найден.

Т а б л и ц а 3

Структурные показатели макрозообентосного сообщества эстуария р. Черная в июне 2013 г.

Интегральные показатели структуры сообщества	Подсистемы (зоны) эстуария		
	Солоноватая	Солоновато-морская	Мидиевая банка (нижние пороги)
	Нижняя литораль (ст. 1–10)		
Число видов	2,7±0,5	4,5±1,0	6,5±0,5
Плотность, экз/м <sup>2</sup>	558±175	2899±1124	6267±344
Биомасса, мг/м <sup>2</sup>	5538±2346	57390±4371	964625±306916
<i>H</i> по плотности	1,3±0,2	0,8±0,3	1,2±0,5
<i>H</i> по биомассе	0,6±0,15	1,1±0,2	0,7±0,3
<i>E</i> по плотности	1,0±0,1	0,35±0,24	0,4±0,2
<i>E</i> по биомассе	0,4±0,1	0,6±0,2	0,3±0,1
	Средняя литораль (ст. 11–20)		
Число видов	3,5±0,6	3,3±0,5	5,5±1,5
Плотность, экз/м <sup>2</sup>	1198±462	2272±1192	9668±3988
Биомасса, мг/м <sup>2</sup>	12876±6520	16001±7663	137567±71679
<i>H</i> по плотности	1,4±0,3	1,1±0,3	0,9±0,2
<i>H</i> по биомассе	0,6±0,15	1,0±0,4	0,7±0,6
<i>E</i> по плотности	0,77±0,1	0,6±0,1	0,4±0,2
<i>E</i> по биомассе	0,4±0,1	0,7±0,3	0,3±0,3
	Верхняя литораль (ст. 21–30)		
Число видов	1,5±0,6	2,8±0,5	2,5±0,5
Плотность, экз/м <sup>2</sup>	108±56	1632±688	3200±640
Биомасса, мг/м <sup>2</sup>	1330±1158	6658±3473	8339±3987
<i>H</i> по плотности	0,4±0,4	0,6±0,1	0,2±0,04
<i>H</i> по биомассе	0,3±0,2	0,6±0,2	0,4±0,14
<i>E</i> по плотности	0,2±0,2	0,5±0,2	0,2±0,04
<i>E</i> по биомассе	0,2±0,1	0,5±0,2	0,3±0,04

П р и м е ч а н и е: *H* – индекс видового разнообразия Шеннона, *E* – выровненность.

ных, встреченных в 2013 г., по сравнению с предыдущими июньскими съемками, проведенными в 2001 и 2002 гг., что, вероятно, связано с большим заилением и опреснением эстуария (в связи с продолжающимся поднятием берегов Белого моря) (Столяров, Бурковский, 2004, 2005; Столяров, 2017).

Число видов и видовое разнообразие беспозвоночных животных возрастает от устья реки в сторону моря, а пресноводная и солоновато-водная фауна постепенно пополняется и замещается морской разной степени эвригалинности.

При этом максимальное видовое разнообразие выявлено в мористой области эстуария, а минимальное – в опресненной (табл. 2, 3). Отметим также изменение видового разнообразия макрозообентоса относительно мареографического уровня – от более разнообразных сообществ в основном морских эвригалинных видов нижних горизонтов литорали к менее разнообразным и солоновато-водным комплексам видов макрозообентоса верхней литорали (табл. 2, 3).

Из макрофитов по качественному составу преобладают солончаковые растения (*Juncus atro-*

Т а б л и ц а 4

## Трофическая структура сообщества макрозообентоса эстуария р. Черная

Интегральные показатели структуры сообщества	Подсистемы (зоны) эстуария		
	солончатая	солончато-морская	мидиевая банка (нижние пороги)
	Нижняя литораль (ст. 1–10)		
СО (%)	0	15,2±15,2	1,8±1,7
НС (%)	0	4,2±4,2	94,7±2,0
ПС (%)	0	52,6±26,4	0,76±0,70
Д (%)	100±0	26,14±8,2	2,2±0,7
Г (%)	0	0,01±0,01	0
Х (%)	0	1,65±1,6	0,04±0,04
П (%)	0	0,2±0,2	0,45±0,4
	Средняя литораль (ст. 11–20)		
СО (%)	0	0	0,1±0,3
НС (%)	0	0	18,4±10,5
ПС (%)	0	32,5±16,8	13,4±8,5
Д (%)	100±0	65,0±17,7	64,2±30,8
Г (%)	0	0	3,4±1,5
Х (%)	0	2,5±2,1	0
П (%)	0	0	0,5±0,4
	Верхняя литораль (ст. 21–30)		
СО (%)	0	0	0
НС (%)	0	0	0
ПС (%)	0	0	0
Д (%)	71±25	99,4±1,0	100±0
Г (%)	0	0	0
Х (%)	0	0	0
П (%)	29±25	0,6±0,4	0

Обозначения: СО – скоблители, обгрызатели, НС – неподвижные сестонофаги, ПС – подвижные сестонофаги, Д – собирающие детритофаги, Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги. % – % от общей биомассы сообщества (средние значения).

*fuscus*, *Triglochin maritimum*, *Plantago maritima*, *Eleocharis uniglumis*, *Glaux maritima*, *Salicornia pojarkovae*, *Triglochin maritimum*, *Aster tripolium* и др.), приуроченные главным образом к верхней литорали и солончато-морскому маршу кустового сильно опресненного и центрального солончато-морского районов эстуария (табл. 2). Морская водоросль *Fucus vesiculosus* и морская трава *Zostera marina* преимущественное развитие получили в

нижней и частично средней литорали мористого района эстуария. Общая масса макрофитов в верхнем горизонте литорали значительно превосходит таковую в среднем и нижнем горизонтах, за исключением района мидиевой банки, где она максимальна в нижнем горизонте. Макрофиты по сравнению с зообентосом более устойчивы к воздействию солёности, поэтому их видовой состав мало меняется вдоль продольной оси эстуария (от

устья реки к морю). На них больше влияет время осушения или затопления прибрежного участка эстуария (положение относительно нуля глубины).

Показатели общей плотности и биомассы макрозообентоса так же, как видового разнообразия, в основном увеличиваются вдоль продольной оси эстуария и закономерно снижаются от нижних горизонтов литорали к средним и верхним (табл. 3). Особенно резкие изменения интегральных показателей структуры сообщества происходят при переходе от сильно опресненного солоноватого района эстуария к солоновато-морскому и от последнего – к мидиевой банке, расположенной на выходе из эстуарного русла р. Черная. Это обусловлено наличием верхних и нижних порогов, которые разделяют солоноватый, солоновато-морской и мористый районы эстуария, благодаря чему формируются соответствующие зоны с разными гидрологическим и солевым режимами водоема, заселенные различными комплексами видов – пресноводными, солоновато-водными и морскими разной степени эвригалинности.

В вертикальном направлении (относительно мареографического уровня) наиболее заметные изменения общих показателей структуры сообщества наблюдаются при переходе от нижнего и среднего горизонтов литорали к верхнему, что обусловлено неблагоприятными факторами среды обитания беспозвоночных животных в верхней литорали (значительное осушение, опреснение и зарастание макрофитами).

**Видовая и трофическая структура сообщества макробентоса.** Видовая и трофическая структура макробентосных сообществ эстуария р. Черная изменяется как вдоль продольной оси эстуария (от опресненных районов к мористым), так и в вертикальном направлении (от верхней литорали к средней и нижней). В опресненном солоноватом районе эстуария в основном преобладают мелкие виды солоновато-водных и морских эвригалинных детритофагов (хириномиды, олигохеты, брюхоногие моллюски *Hydrobia ulvae*, молодые *Macoma balthica*). В солоновато-морском районе в нижней литорали в целом преобладают более крупные виды беспозвоночных животных – морские эвригалинные подвижные сестонофаги *Mya arenaria*, собирающие детритофаги (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Marenzelleria arctica*) и в меньшей степени скоблильщики *Littorina littorea*. В средней литорали было встречено больше детритофагов (*H. ulvae*, *M. balthica*) и меньше сестонофагов

(*Mya arenaria*), а в верхней литорали преимущественно развиты собирающие детритофаги (*H. ulvae*, *Paranais litoralis*, *Chrysops caecutiens*). В мористой области в районе мидиевой банки в нижней литорали доминировали неподвижные сестонофаги *Mytilus edulis*, в средней – детритофаги (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedii*), неподвижные сестонофаги (*Mytilus edulis*) и полифаги (*Gammarus duebeni*), а в верхней – в основном мелкие виды собирающих детритофагов (олигохеты *Paranais litoralis*, *Tubificoides benedii*, *Propappus volki*).

Таким образом, в горизонтальном направлении происходят изменения трофической структуры сообщества от преимущественного развития собирающих детритофагов в опресненном солоноватом районе эстуария к доминированию подвижных и неподвижных сестонофагов в мористом районе (за исключением верхней литорали, где везде преобладают детритофаги). В вертикальном направлении в основном наблюдаются изменения трофической структуры от доминирования неподвижных и подвижных сестонофагов в нижней литорали к преобладанию собирающих детритофагов в средней и особенно верхней литорали, за исключением солоноватой опресненной зоны эстуария, где во всей приливно-отливной полосе (в верхней, средней и нижней литорали) преимущественное развитие получали собирающие детритофаги.

### Заключение

За исследованный период обнаружены 19 видов беспозвоночных животных и 10 видов морских трав и водорослей. Видовое разнообразие, общая плотность и биомасса сообщества макробентоса в основном увеличиваются от устья реки в сторону моря и от верхней литорали к средней и нижней. Макрофиты по сравнению с зообентосом более устойчивы к воздействию солёности, поэтому их видовой состав мало меняется вдоль продольной оси эстуария (от устья реки к морю). На них больше влияет время осушения или затопления прибрежного участка эстуария (положение относительно нуля глубин).

В эстуарии можно выделить три района, или зоны, различающиеся видовой и трофической структурой формирующихся здесь сообществ бентосных беспозвоночных и комплексом абиотических условий:

1) солоноватая зона, характеризующаяся низкими значениями солёности (от 0,1–1 до 12–14‰)

и доминированием мелких собирающих детритофагов – солоноватоводных хирономид, олигохет и морских эвригалинных брюхоногих моллюсков *Hydrobia ulvae*;

2) солоновато-морская, где соленость варьирует от 7–8 до 18–19‰, а сообщество представлено в основном комплексом морских эвригалинных видов подвижных сестонофагов *Mya arenaria*, собирающих детритофагов (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Marenzelleria arctica*) и в меньшей степени скоблильщиков *Littorina littorea*;

3) морская (в районе мидиевой банки) с преобладанием морских менее эвригалинных видов неподвижных сестонофагов *Mytilus edulis*, собирающих детритофагов (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedicii*), в меньшей степени грунтоедов (*Arenicola marina*) и скоблильщиков-обгрызателей *Littorina littorea*.

В последней зоне показатели солености воды наиболее высокие (от 13–14 до 19–20‰). При переходе от нижней литорали к средней и особенно к верхней наблюдается смена преимущественно неподвижных (*Mytilus edulis*) и подвижных (*Mya arenaria*) сестонофагов (в мористом и солоновато-морском районах эстуария) на собирающих

детритофагов (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedicii*). В солоноватом районе эстуария во всей литорали (верхней, средней и нижней) преимущественное развитие получили беспозвоночные с детритным типом питания.

Следует отметить меньшее видовое разнообразие беспозвоночных животных, встреченных в 2013 г. по сравнению с предыдущими июньскими съемками 2001 и 2002 гг., а также большее распространение подвижного сестонофага *Mya arenaria* в солоновато-морском районе эстуария и сокращение популяции неподвижных сестонофагов *Mytilus edulis* в районе мидиевой банки (особенно на средней литорали) (Столяров, Бурковский, 2006; Столяров, 2017). Все вместе это может свидетельствовать о заилении и опреснении эстуария, что, по-видимому, связано с продолжающимся подъемом берегов Кандалакшского залива Белого моря (4 мм в год в этом районе) (Романенко, Шилова, 2012). В заключение отметим уменьшение разнообразия трофических групп и повышение роли собирающих детритофагов при движении в сторону более опресненного и отгороженного от моря солоноватого района эстуария.

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М., 2006. 285 с. [Burkovskij I.V. Morskaya biotsenologiya. Organizatsiya soobshchestv i ekosistem. M., 2006. 285 s.]
- Бродский А.К., Панкова Е.С., Сафронова Д.В. Литоральные сообщества эстуария реки Невы: их структура и динамика в условиях антропогенного пресса // Биосфера. 2016. Т. 8. № 1. С. 16–27 [Brodskij I.V., Pankova E.S., Safronova D.V. Litoral'nye soobshchestva estuariya reki Nevy: ikh struktura i dinamika v usloviyakh antropogenogo pressa // Biosfera. 2016. T. 8. № 1. S. 16–27].
- Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов (Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т. 12). М., 2016. 243 с. [Kompleksnyye issledovaniya Bab'ego morya, poluizolirovannoj belomorskoj laguny: geologiya, gidrologiya, biota – izmeneniya na fone transgressii beregov (Tr. Belomorskoj biostantsii MGU. T. 12). M., 2016. 243 s.]
- Лабай В.С. Видовой состав макрозообентоса лагун о. Сахалин // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 183. С. 125–144 [Labaj V.S. Vidovoj sostav makrozoobentosa lagun o. Sakhalin // Izv. TINRO. 2015. T. 183. S. 125–144].
- Романенко Ф.А., Шилова О.С. Последнедикуновое поднятие Карельского берега Белого моря по данным радиоуглеродного и диатомового анализов озерно-болотных отложений п-ова Киндо // Докл. АН. 2012. Т. 442. № 4. С. 544–548 [Romanenko F.A., Shilova O.S. Poslelednikovoe podnyatie Karel'skogo berega Belogo morya po dannym radiouglerodnogo i diatomovogo analizov ozerno-bolotnykh otlozhenij p-ova Kindo // Dokl. AN. 2012. T. 442. № 4. S. 544–548].
- Сафьянов Г.А. Эстуарии. М., 1987. 190 с. [Saf'yanov G.A. Estuarii. M., 1987. 190 s.]
- Столяров А.П. Особенности структурной организации сообщества макробентоса в эстуарных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Усп. соврем. биол. 2013. Т. 133. № 2. С. 191–208 [Stolyarov A.P. Osobennosti strukturnoj organizatsii soobshchestva makrobentosa v estuarykh ekosistemakh (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Usp. sovrem. biol. 2013. T. 133. № 2. S. 191–208].
- Столяров А.П. Эстуарные экосистемы Белого моря.



- Владимир, 2017. 360 с. [Stolyarov A.P. Estuarne ekosistemy Belogo morya. Vladimir, 2017. 360 s.].
- Столяров А.П., Бурковский И.В. Особенности структурной организации экосистемы эстуария и функциональная взаимозависимость ее частей (Кандалакшский залив, Белое море) // Усп. соврем. биол. 2005. Т. 125. № 6. С. 579–592 [Stolyarov A.P., Burkovskij I.V. Osobennosti strukturnoj organizatsii ekosistemy estuariya i funktsional'naya vzaimozavisimost' ee chastej (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Usp. sovrem. biol. 2005. T. 125. № 6. S. 579–592].
- Столяров А.П., Бурковский И.В. Пространственная структура макробентосного сообщества и его продуктивность в районе мидиевой щетки эстуария реки Черной (Кандалакшский залив, Белое море) // Усп. соврем. биол. 2006. Т. 126. № 6. С. 569–586 [Stolyarov A.P., Burkovskij I.V. Prostranstvennaya struktura makrobentosnogo soobshchestva i ego produktivnost' v rajone midievoj shchetki estuariya reki Chernoj (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Usp. sovrem. biol. 2006. T. 126. № 6. S. 569–586].
- Столяров А.П., Бурковский И.В. Нарушение структуры бентосных сообществ в эстуарных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Вестн. Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2018. № 2. С. 88–102 [Stolyarov A.P., Burkovskij I.V. Narushenie struktury bentosnykh soobshchestv v estuarnykh ekosistemakh (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Vestn. Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya. 2018. № 2. S. 88–102].
- Столяров А.П., Мардашова М.В. Особенности структуры и разнообразие сообществ макробентоса в прибрежных лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2017. Т. 122. Вып. 3. С. 18–27 [Stolyarov A.P., Mardashova M.V. Osobennosti struktury i raznoobrazie soobshchestv makrobentosa v pribrezhnykh lagunnykh ekosistemakh (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Bul. MOIP. Otd, Biol. 2017. T. 122. Vyp. 3. S. 18–27].
- Хлебович В.В. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). СПб., 2012. 143 с. [Khlebovich V.V. Ekologiya osobi (ocherki fenotipicheskikh adaptatsij). SPb., 2012. 143 s.].
- Хлебович В.В. Прикладные аспекты концепции критической солёности // Усп. соврем. биол. 2015. Т. 135. № 3. С. 272–278 [Khlebovich V.V. Prikladnye aspekty kontseptsii kriticheskoy solenosti // Usp. sovrem. biol. 2015. T. 135. № 3. S. 272–278].
- Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С., Сараванакумар А., Тангараджу Т., Мазей Ю.А. Сообщества макробентоса эстуария Веллар (Бенгальский залив, Тамил-Наду, Южная Индия) // Океанология. 2013. Т. 53. № 2. С. 225–236 [Chertoprud M.V., Chertoprud E.S., Saravanakumar A., Tangaradzhu T., Mazej Yu.A. Soobshchestva makrobentosa estuariya Vellar (Bengal'skij zaliv, Tamil-Nadu, Yuzhnaya Indiya) // Okeanologiya. 2013. T. 53. № 2. S. 225–236].
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. N 1. 9 pp. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).
- Kromkamp J., Peene J. Possibility of net primary production in the turbid Shelde estuary (SW Netherlands) // Marine Ecology Progress Series. 1995. Vol. 121. P. 249–259.
- Montagna P.A., Palmer T.A., Pollack J.B. Hydrological Changes and Estuarine Dynamics // Springer Briefs in Environmental Science. 2013. Vol. 8. 94 p.
- Schlacher T.A., Wooldridge T.H. Axial zonation patterns of subtidal macrozoobenthos in the Gamtoos Estuary, South Africa // Estuaries. 1996. Vol. 19. Iss. 3. P. 680–696.
- Schlacher T.A., Wooldridge T.H. 1996. Axial zonation patterns of subtidal macrozoobenthos in the Gamtoos Estuary, South Africa. Estuaries. Vol. 19. P. 680–696.

Поступила в редакцию / Received 25.02.2019  
Принята к публикации / Accepted 25.05.2019

## SPECIES DIVERSITY AND TROPHIC STRUCTURE OF THE LITTORAL COMMUNITIES OF THE MACROBENTHOS OF THE ESTUARY OF THE BLACK RIVER (KANDALAKSHA BAY, WHITE SEA)

A.P. Stolyarov<sup>1</sup>

The species, spatial and trophic structure of littoral macrobenthos communities of the Black river estuary (Kandalaksha Bay, White Sea) has been studied. Summary indicators of community structure (species diversity, total density and biomass) mainly increased

<sup>1</sup> Stolyarov Andrej Pavlovich, Lomonosov Moscow State University (macrobenthos@mail.ru).

from the mouth of the river towards the sea and from the upper littoral to the middle and lower. Three regions or zones can be distinguished in an estuary: brackish, brackish-sea and marine, differing in species and trophic structure of communities of living organisms and a complex of abiotic conditions. In the brackish strongly desalinated area was dominated by small brackish-water species of the collecting detritus feeders – chironomides, oligochaetes, and gastropod mollusks *Hydrobia ulvae*, in the brackish-sea region, the community was represented mainly by a complex of marine euryhaline species of mobile sestonophages *Mya arenaria* and collecting detritus feeders *Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Marenzelleria arctica*, and, finally, in the marine zone (in the region of the mussel bank) was dominated by the marine euryhaline species of immobile sestonophagus *Mytilus edulis*, collecting detritophages (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Tubificoides benedictii*), subsurface detritophages *Arenicola marina* and fewer scrapers *Littorina littorea*. It should be noted that the species diversity of the macrobenthos community is less than in the previous years 2001, 2002, the greater distribution of the mobile sestonophage *Mya arenaria* in brackish-marine area of estuary and a decrease in the population of immobile sestonophages *Mytilus edulis* in the region of the mussel bank.

**Key words:** estuary ecosystems, macrobenthos, species diversity, trophic structure, White sea.

**Acknowledgements.** This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project No. 18-04-00206a).