

УДК 574.5(282.05+289)

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛИТОРАЛЬНОГО МАКРОБЕНТОСА ГУБЫ ГРЯЗНАЯ И ЭСТУАРИЯ РЕКИ ЧЕРНАЯ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

*А.П. Столяров*<sup>1</sup>

Изучена и проанализирована видовая, пространственная и трофическая структуры макробентоса губы Грязная и эстуария р. Черная. Установлено, что основные изменения видовой и трофической структур сообщества макробентоса в губе Грязная и эстуарии р. Черная в силу их разной опресненности, заиленности, протяженности и открытости к морскому бассейну имеют разновыраженный и разнонаправленный характер. В губе Грязная наиболее выражен вертикальный градиент структуры (относительно мареографического уровня – от верхней литорали к средней и нижней), а в эстуарии – продольный (вдоль продольной оси эстуария – от устья реки к морю по мере увеличения солености воды). В губе Грязная общие показатели структуры макробентосных сообществ (видовое разнообразие, плотность и биомасса организмов) на исследованном участке литорали преимущественно увеличиваются от опресненных и заиленных местообитаний верхних горизонтов литорали к средним и нижним горизонтам, а в эстуарии р. Черная – от устья реки к морю по мере увеличения солености воды. Небольшая протяженность губы Грязная, имеющей относительно свободный водообмен с морскими водами (широкий вход в губу), меньшие изменения солености воды в пределах ее бассейна способствуют большей интеграции сообщества макробентоса по сравнению с эстуарием р. Черная, где образуются отдельные зоны (или районы) с характерными комплексами пресноводных, солоноватоводных и морских разной степени эвригалинности видов.

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

Осушная область, или литораль, подвержена постоянному воздействию ветровых и приливно-отливных течений. Это уникальная зона на границе раздела твердой, воздушной, морской и пресных сред (Кусакин, 1977; Бурковский, 2006; Бергер, 2007; Столяров, 2017; Junoy, Vietez, 1990; Montagna et al., 2013). Литораль эстуарных экосистем характеризуется нестабильностью и значительной изменчивостью абиотических условий (время осушения, соленость, свойства грунта, содержание в нем органического вещества, pH и Eh среды и др.), которые влияют на формирование видовой, пространственной и трофической структуры обитающих здесь сообществ живых организмов (Бурковский, 2006; Хлебович, 2012, 2015; Лабай, 2015; Комплексные исследования Бабьего моря..., 2016; Столяров, 2005, 2017; Meire et al., 2005; Stolyarov, 2013, 2017, 2019). Кроме абиотических факторов, заметное влияние на распределение и структуру

бентосных сообществ оказывают перекапывание осадка крупными бентосными организмами (Бурковский, 2006; Trush, Townsend, 1986; Kristensen et al., 2012), присутствие маршевой растительности или плотных поселений мидий, формирующих уникальные физические условия существования гидробионтов (Бурковский, Столяров, 2001; Столяров, Бурковский, 2006; Хайтов и др., 2007; Сергиенко, 2011; Junoy, Vietez, 1990).

Цель настоящего исследования состоит в изучении видовой, пространственной и трофической структуры литорального макробентоса губы Грязная и эстуария р. Черная, которые различаются отгороженностью от основного бассейна, опресненностью (градиентом солености), характером грунтов и некоторыми другими факторами, что отражается на структурной организации формирующихся здесь сообществ макробентоса. Кандалакшский залив Белого моря в силу изрезанности

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

своих берегов состоит из множества мелких губ, небольших заливов и эстуариев, поэтому такое исследование актуально и могло бы пролить свет на некоторые аспекты формирования и организации литоральных сообществ в таких экосистемах.

### Материал и методы исследования

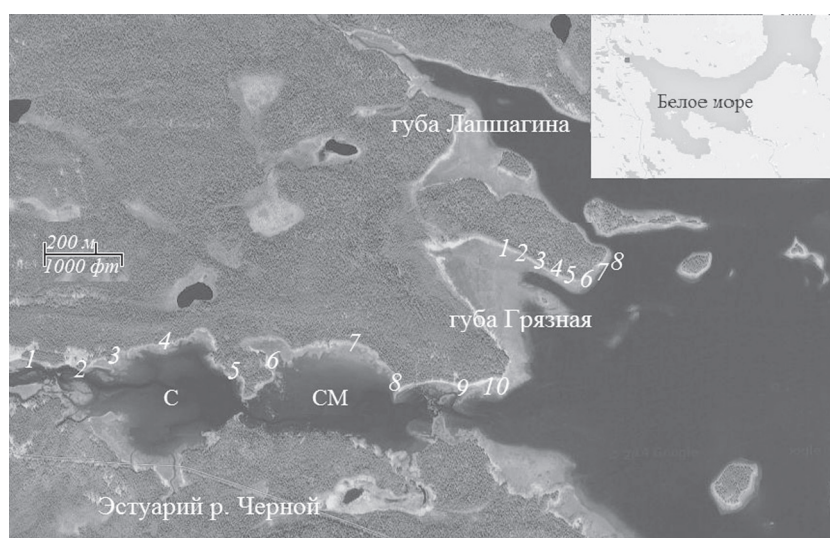
Исследование проводили летом в 2012–2013 гг. в губе Грязная (8 разрезов) и эстуарии р. Черная (10 разрезов) (рисунок). Восемь разрезов в губе Грязная (2012 г.) были взяты последовательно вдоль северо-восточного берега в направлении от кутового опресненного района в сторону мористой области. В эстуарии р. Черная в 2013 г. пробы макробентоса отбирали на 10 постоянных разрезах, расположенных последовательно вдоль продольной оси эстуария в направлении от реки к морю по мере увеличения солености воды.

Каждый разрез представлял собой 3 станции, соответствующие трем горизонтам литорали: нижнему, среднему и верхнему. На каждой станции брали по два вида проб, используя рамки  $12,5 \times 12,5$  и  $25 \times 25$  см. Мелкие организмы мелких полихет и олигохет, таких как *Hydrobia ulvae*, собирали на участке  $12,5 \times 12,5$  см общей площадью  $1/64$  м<sup>2</sup> до глубины 8–10 см. Организмы средних размеров учитывали под рамкой  $25 \times 25$  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 отбору проб добавляли 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 промывали на сите с ячейей 0,5 и 1,0 мм соответственно. Промытые пробы просматривали прижизненно в лаборатории. Для расчета биомассы определяли сырой вес организмов (моллюсков взвешивали вместе с раковиной). В некоторых случаях биомассу определяли по ранее полученным соотношениям между средними размерами животного и его биомассой. Так же определяли биомассу произрастающих здесь растений (сырой вес) с учетом их проективного покрытия.

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

Для каждой станции определяли плотность и биомассу видовых популяций, а также рассчитывали индексы видового разнообразия Шеннона (Shannon, 1948). Проведен статистический анализ данных с помощью пакетов прикладных программ PAST ver. 3.24 (Hammer et al., 2001) и MS Excel 2010.



Картосхема губы Грязная и эстуария р. Черная, а также расположение разрезов (для каждого разреза брали пробы в нижней, средней и верхней литорали)  
 О б о з н а ч е н и я: С – солоноватый район эстуария, СМ – солоновато-морской район эстуария

## Результаты и обсуждение

**Абиотические условия и характеристика районов исследования.** Исследуемый район осушной полосы губы Грязная, занимающий ее северо-восточную часть, хорошо защищен от морских волн и течений (рисунок). Кут губы на нижней и средней литорали, где скапливается большое количество различных органических веществ и детрита, сильно заилен. По мере движения от кутового участка губы в сторону мористой области илисто-песчаная литораль постепенно переходит в песчано-каменистую и уменьшается в размерах (от 300–500 до 50–70 м). Отметим относительную изолированность данного участка губы (защищена с одной стороны мысом Лапшагин, а с другой – небольшим островом), а также более сильное его заиление и опреснение (за счет большого ручья).

Эстуарий р. Черная расположен немного южнее губы Грязная и представляет собой систему двух сообщающихся водоемов, отграниченных от основного бассейна так называемыми нижними порогами, в районе которых находится обширная мидиевая банка (рисунок). Между двумя водоемами располагаются верхние пороги, что несколько затрудняет водообмен между ними и способствует формированию гидрологического и солевого режимов внутри каждого из них.

Подробное описание районов исследования было дано в предыдущих статьях (Бурковский, 2006; Столяров и др., 2005; Столяров, Бурковский, 2005; Столяров, 2015, 2017, 2019; Stolyarov, 2013). Отметим, что в губе Грязная преобладали илистые грунты с высокой долей алевропелита (30–50%) и мелкозернистого песка (30–40%). Исключение представляет участок нижней литорали мористого района, где преобладали среднезернистые пески (56%) с примесью камней. Все это свидетельствует о низкой гидродинамической активности водных масс в кутовом районе и умеренной в мористой области на выходе из губы. Надо отметить, что в кутовом районе губы Грязная наблюдается небольшое увеличение заиленности осадков в сторону нижней литорали и sublиторали (первые 5 разрезов), а в мористом (разрезы 6–8), наоборот, в сторону верхней литорали и солевого марша, что стало результатом уменьшения силы прилива и прибойности в кутовом районе губы. Соленость воды в период взятия проб варьировала на малой воде от 14–16‰ в куту

губы до 18–19‰ в мористом районе и оставалась достаточно стабильной и высокой на полной воде (21–22‰).

В эстуарии р. Черная грунты были представлены в основном илисто-песчаными фракциями за исключением районов верхних и особенно нижних порогов – зон активной гидродинамики, где преобладают пески разной зернистости. Соленость воды в эстуарии постепенно увеличивалась от 0–2 ‰ в устье реки до 19,6 ‰ в мористой области на выходе из эстуария (Столяров, 2017, 2019).

**Видовой состав и разнообразие сообщества макробентоса.** Всего в исследованных экосистемах было обнаружено 37 видов макробентосных организмов, из них 24 вида беспозвоночных животных и 13 видов морских трав и водорослей (табл. 1).

В губе Грязная летом 2012 г. было встречено 19 видов беспозвоночных животных и 12 видов растений. Наибольшего видового разнообразия достигали моллюски (4 вида брюхоногих и 3 вида двустворчатых) и 5 видов полихет. Немного меньше было встречено солоноватоводных олигохет (2 вида), насекомых (2 вида) и ракообразных (1 вид) (табл. 1). В эстуарии р. Черная было обнаружено примерно столько же видов зообентосных животных (19 видов) и макрофитов (10 видов). Однако было встречено больше солоноватоводных олигохет (3 вида) и насекомых (4 вида) при меньшем видовом разнообразии и распространении морских полихет, моллюсков и ракообразных, что свидетельствует о большем опреснении эстуария по сравнению с губой Грязная и большем распространении там солоноватоводной фауны (табл. 1).

Следует отметить меньшее видовое разнообразие беспозвоночных животных, встреченных в губе Грязная и в эстуарии р. Черная по сравнению со съемками 1998, 1999 гг. (23–24 вида в губе Грязная) и 2001, 2002 гг. (24–25 видов в эстуарии), что, вероятно, связано с большим заилением и опреснением этих экосистем в связи с продолжающимся поднятием берегов Кандакшского залива Белого моря (4 мм в год в этом районе) (Бурковский, 2006; Столяров, Бурковский, Удалов, 2005; Столяров, Бурковский, 2005; Столяров, 2017, 2019; Романенко, Шилова, 2012; Stolyarov, 2013, 2019).

Макрофиты (солончаковые растения) в губе Грязная и в эстуарии р. Черная были приурочены в основном к верхней литорали и соленому маршу кутовых опресненных районов этих экосистем

Т а б л и ц а 1

**Виды макробентоса, встреченные в губе Грязная и эстуарии р. Черная летом 2012 и 2013 гг.**

Макробентос	1	2	3	4	5	6	Тип питания
Зообентос							
Класс Polychaeta							
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linne)	+	-	-	-	-	-	Х
<i>Alitta virens</i> (M. Sars)	+	+	-	+	+	-	Х
<i>Pygospio elegans</i> Clapared	+	+	-	+	+	-	Д
<i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller)	+	+	-	-	-	-	Г
<i>Arenicola marina</i> (Linnaeus)	+	+	-	+	+	-	Г
<i>Marenzelleria arctica</i> (Chamberlin)	-	-	-	+	+	-	Д
Класс Oligochaeta							
<i>Paranais litoralis</i> (O.F. Müller)	+	+	+	-	-	+	Д
<i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem)	+	+	-	+	+	+	Д
<i>Propappus volki</i> Michaelsen	-	-	-	-	-	+	Д
Класс Gastropoda							
<i>Littorina saxatilis</i> (Olivi)	+	+	+	-	-	-	С,О
<i>Littorina obtusata</i> (Linnaeus)	+	+	+	-	+	-	С,О
<i>Littorina littorea</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	-	-	С,О
<i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant)	+	+	+	+	+	+	Д
Класс Bivalvia							
<i>Mytilus edulis</i> Linnaeus	+	+	-	+	+	-	НС
<i>Macoma balthica</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	+	+	Д
<i>Mya arenaria</i> Linnaeus	+	+	-	+	+	-	МПС
Класс Crustacea							
<i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg	+	+	-	+	+	+	П
<i>Jaera albifrons</i> Leach	-	-	-	+	+	-	Д
Класс Insecta							
<i>Chironomus salinarius</i> Kieffer	+	+	-	+	+	+	Д
<i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker	-	+	+	+	+	+	Д
<i>Bezzia nobilis</i> Winnertz	-	-	-	+	+	+	Д
<i>Chrysops caecutiens</i> (Linnaeus)	-	-	-	+	+	+	Д
Тип Nemertini							
<i>Amphiporus lactifloreus</i> (Johnston)	+	-	-	-	-	-	Х
<i>Lineus gesserensis</i> (O.F. Müller)	+	-	-	-	-	-	Х
Макрофиты (морские травы и водоросли):							
<i>Juncus atrofuscus</i> Rupr.	-	-	+	-	-	+	
<i>Plantago subpolaris</i> Andreev	-	-	+	-	-	+	

Окончание табл. 1

Макробентос	1	2	3	4	5	6	Тип питания
<i>Puccinellia maritima</i> (Hudson) Parl.	-	-	+				
<i>Triglochin maritima</i> Linnaeus	-	-	+	-	-	+	
<i>Glaux maritima</i> Linnaeus	-	-	+	-	-	+	
<i>Salicornia pojarkovae</i> N. Semenova	-	+	+	-	-	+	
<i>Aster tripolium</i> Linnaeus	-	-	+	-	+	+	
<i>Ruppia maritima</i> Linnaeus	+	+	-	+	+	+	
<i>Eleocharis uniglumis</i> (Link) Schult.	-	-	-	-	-	+	
<i>Zostera marina</i> Linnaeus	+	-	-	+	-	-	
<i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kützing	+	+	-	-	-	-	
<i>Fucus vesiculosus</i> Linnaeus	+	+	+	+	-	-	
<i>Ascophyllum nodosum</i> (Linnaeus) Le Jolis	+	-	-	-	-	-	

Обозначения: «+» – наличие вида, «-» – вид не найден. 1, 4 – нижняя литораль, 2, 5 – средняя литораль, 3, 6 – верхняя литораль губы Грязной (1, 2, 3) и эстуария р. Черная (4, 5, 6). С, О – скоблительщики, обгрызатели, НС – неподвижные сестонофаги, МПС – малоподвижные сестонофаги, Д – собирающие детритофаги, Г – грунтоеды (безвыборочно заглаживающие грунт), Х – хищники, П – полифаги (приведен преимущественный тип питания).

(табл. 1). Морские водоросли (*Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*) и морская трава *Zostera marina* преобладали в нижней и частично средней литорали мористых районов этих водоемов. Исключение представляет зеленая водоросль *Cladophora sericea*, которая предпочитает более спокойные участки этих экосистем (центральные районы эстуария р. Черная и кутовой район губы Грязная) (табл. 1).

Общая масса макрофитов (солончаковые растения и водоросли) в верхнем горизонте литорали губы Грязная и эстуария р. Черная значительно превосходила таковую в среднем и нижнем горизонтах, за исключением районов, расположенных на выходе из них, где она была максимальной в нижнем горизонте приливно-отливной полосы (преобладание фукусов).

Основные изменения общих показателей структуры сообщества макрозообентоса (число видов, видовое разнообразие, общая плотность и биомасса) происходили как в продольном (от кутовых опресненных районов к мористым с более постоянной и высокой соленостью воды), так и в вертикальном направлении (от верхних горизонтов литорали к средним и нижним).

Общие показатели структуры сообщества губы Грязная (число видов, показатели видового разнообразия, общая плотность и биомасса сообщества беспозвоночных животных) на исследуемом участке приливно-отливной полосы в основном

увеличивались от верхней литорали к средней и нижней, где популяции мелких эвригалинных моллюсков *Hydrobia ulvae*, олигохет *Paranais littoralis* и брюхоногих моллюсков *Littorina saxatilis*, преобладающих в верхней литорали, сменялись более крупными и менее эвригалинными формами (в основном *Mytilus edulis*, *Macoma balthica*, *Littorina littorea*, *Mya arenaria*, *Arenicola marina*), доминирующими в нижерасположенных горизонтах (табл. 2). При этом на средней литорали преобладали в основном моллюски *Mya arenaria*, *Macoma balthica* и в меньшей степени *Mytilus edulis*, а в нижней – *Mytilus edulis*, *Macoma balthica* и *Littorina littorea*. Надо отметить, что наиболее заметные (резкие) изменения показателей структуры сообщества наблюдались при переходе от нижнего и среднего горизонтов литорали к верхнему, что обусловлено неблагоприятными факторами среды обитания для большинства беспозвоночных животных в верхних горизонтах литорали (значительное осушение, опреснение и зарастание солончаковыми растениями).

В продольном направлении от кутовых районов к мористым общие показатели структуры сообщества менялись не так сильно: на нижней литорали наблюдалось в основном увеличение общей биомассы сообщества макрозообентоса при незначительном снижении видового разнообразия и общей плотности в мористом районе (в куту и центральном районе преобладали *H. ulvae*, *M. balthica* и

Т а б л и ц а 2

**Общие показатели структуры сообщества макрозообентоса губы Грязная и эстуария р. Черная летом 2012, 2013 гг.**

Интегральные показатели	Районы исследования (разрезы)								
	1	2	3	4	5	6	7	8 море	среднее
Губа Грязная									
Нижняя литораль									
<i>S</i>	10	11	10	8	11	6	12	5	9,1±1,0
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup>	4222	7368	14067	7587	4290	7072	8349	5900	7357±419
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup>	78,4	127,7	156,3	101,0	509,4	614,5	883,0	670,4	392±148
<i>H<sub>N</sub></i>	1,2	0,9	1,4	1,2	1,6	0,6	1,7	0,6	1,1±0,15
Средняя литораль									
<i>S</i>	5	10	7	8	8	9	8	7	7,7±0,5
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup>	16412	12875	6093	11659	7627	5854	9725	1280	8941±3783
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup>	126,9	880,3	990,2	120,5	135,5	258,1	145,8	25,4	335±25
<i>H<sub>N</sub></i>	0,02	0,6	0,7	0,2	0,2	1,8	1,1	2,0	0,8±0,5
Верхняя литораль									
<i>S</i>	2	1	2	4	5	1	3	2	2,5±0,1
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup>	3200	6080	5072	2078	5296	380	432	1216	2969±496
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup>	36,5	55,7	48,0	15,9	40,6	15,8	14,2	3,4	29±8
<i>H<sub>N</sub></i>	0,5	0,0	0,03	0,5	0,3	0,0	1,2	0,9	0,4±0,1
Эстуарий р. Черная									
	Солоноватая зона			Солоновато-морская зона			Мидиевая банка (нижние пороги)		
Нижняя литораль									
<i>S</i>	2,7±0,5			4,5±1,0			6,5±0,5		
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup>	558±175			2899±1124			6267±344		
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup>	5,5±2,3			57,4±4,3			964,6±306,9		
<i>H<sub>N</sub></i>	1,3±0,2			0,8±0,3			1,2±0,5		
Средняя литораль									
<i>S</i>	3,5±0,6			3,3±0,5			5,5±1,5		
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup>	1198±462			2272±1192			9668±3988		
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup>	12,9±6,5			16,0±7,6			137,6±71,7		
<i>H<sub>N</sub></i>	1,4±0,3			1,1±0,3			0,9±0,2		
Верхняя литораль									
<i>S</i>	1,5±0,6			2,8±0,5			2,5±0,5		
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup>	108±56			1632±688			3200±640		
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup>	1,3±1,1			6,6±3,5			8,3±3,9		
<i>H<sub>N</sub></i>	0,4±0,4			0,6±0,1			0,2±0,04		

Обозначения: *S* – число видов, *N* – общая плотность, *B* – общая биомасса, *H<sub>N</sub>* – индекс Шеннона по плотности популяций; «±» – стандартная ошибка.

*Mya arenaria*, а в мористом – сообщества *Mytilus edulis*), на средней литорали происходило снижение общей плотности и биомассы сообщества макробентоса при небольшом повышении видового разнообразия (в куту преобладали *Mya arenaria* и *H. ulvae*, а в мористом – *Mytilus edulis* и *M. balthica*); на верхней литорали наблюдалось снижение общей плотности и биомассы при общем низком видовом разнообразии сообщества (в куту преобладали в основном *H. ulvae*, *Paranais litoralis* и *L. saxatilis*, а в мористом районе – *L. saxatilis* и *H. ulvae*) (табл. 2). Более низкие значения общей плотности и биомассы сообщества макробентоса в средней и верхней литорали мористого участка губы (мыс Лапшагин) связаны с вредным воздействием приобя и преобладанием там немногочисленных моллюсков *Mytilus edulis*, *L. saxatilis* и *M. balthica*. В более спокойном заиленном и опресненном кутовом районе губы доминировал комплекс менее разнообразных, но более многочисленных и в основном мелких видов собирающих детритофагов (*H. ulvae*, *Paranais litoralis*, *M. balthica*).

Таким образом, основные изменения структуры макробентоса в губе Грязная на исследованном участке литорали происходят от опресненных верхних горизонтов литорали и заиленных местобитаний кутового района в сторону нижних горизонтов и мористой области (мыс Лапшагин), т.е. в двух направлениях – вертикальном (от верхней литорали к средней и нижней) и продольном (от кутовых районов к мористым). Однако в продольном направлении эти изменения были выражены слабее (не так резко, как в вертикальном).

В эстуарии р. Черная общие показатели структуры сообщества (показатели общей плотности, биомассы и видового разнообразия макрозообентоса) в основном увеличивались вдоль продольной оси эстуария – от реки к морю и закономерно падали от нижних горизонтов литорали к средним и верхним (табл. 2). 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 порогов (верхних и нижних), которые отделяют солоноватый, солоновато-морской и мористый районы эстуария друг от друга, благодаря чему формируются соответствующие зоны с разными гидрологическим и солевым режимами водоема, заселенные пресноводными, солоноватоводными и морскими разной степени эвригалинности комплексами видов.

При сравнении макробентоса губы Грязная с эстуарием р. Черная обнаружено, что основные изменения структуры сообщества в губе Грязная происходят в основном в вертикальном направлении (относительно мареографического уровня), а в эстуарии р. Черная – вдоль продольной оси эстуария по мере увеличения солености воды. Специфика эстуарной экосистемы губы Грязная заключается в небольшой ее протяженности и относительно свободном водообмене с внешней акваторией. Поэтому соленость воды в пределах ее бассейна меняется не так сильно и внутри нее не образуются отдельные протяженные зоны с характерными для полноценного эстуария комплексами пресноводных, солоноватоводных и морских разной степени эвригалинности видов (Хлебович, 1974, 2012, 2015).

Отметим также, что сообщества макробентоса кутового района верхней литорали и соленого марша губы Грязная в значительной степени, хотя и в обедненном варианте, соответствуют сообществам солоноватого сильно опресненного района эстуария р. Черная. Однако если в эстуарии это вызвано в основном изменениями солености воды, то в губе Грязная – совместным действием пониженной солености, существенным заилением кутового района и значительным по времени осушением верхнего горизонта литорали.

**Трофическая структура сообщества.** Из табл. 3 видно, что в губе Грязная в вертикальном направлении (от верхней литорали к средней и нижней) наблюдается изменение трофической структуры сообщества макробентоса от преобладания группировок собирающих детритофагов (*Hydrobia ulvae*, *Paranais litoralis*) и скоблильщиков (меньше) (*Littorina saxatilis*) на верхней литорали к преимущественному распространению детритофагов (*Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica*), малоподвижных и неподвижных сестонофагов (*Mya arenaria* и в меньшей степени *Mytilus edulis*) в средней литорали, а также к доминированию в основном неподвижных сестонофагов (*Mytilus edulis*), собирающих детритофагов (*Macoma balthica* и *H. ulvae*) и (в меньшей степени) скоблильщиков (*Littorina littorea*) на нижней литорали.

В продольном направлении (от кутового опресненного и заиленного участка губы к области, расположенной на выходе из губы, в зоне активной гидродинамики, характеризующейся более высокой соленостью воды и твердыми песчаными осадками) трофическая структура

Т а б л и ц а 3

**Трофическая структура сообществ макрозообентоса губы Грязная и эстуария р. Черная летом 2012 и 2013 гг.**

Трофические группы	Районы исследования (разрезы)								
	1	2	3	4	5	6	7	8 море	среднее для сообщества
Губа Грязная									
Нижняя литораль									
С,О (%)	3,12	12,15	9,12	6,56	0,28	0	0,59	0,88	4,2±0,6
НС (%)	9,18	30,26	28,21	23,36	86,18	21,02	91,09	99,07	48,5±22,5
ПС	35,70	2,21	18,09	0	2,52	0	2,43	0	7,6±7,0
Д (%)	49,05	51,25	40,51	59,50	8,60	73,37	5,36	0,001	35,9±12,3
Г (%)	2,55	3,13	1,92	10,58	2,35	5,61	0,52	0	3,34±0,6
Х (%)	0,40	0,19	2,15	0	0,07	0	0,01	0	0,35±0,1
П (%)	0	0,81	0	0	0	0	0	0,049	0,11±0,01
Средняя литораль									
С,О (%)	1,34	4,80	0	1,41	0,008	10,01	0	30,21	5,97±7,2
НС (%)	0	3,99	0,02	1,08	1,57	54,36	27,37	37,76	15,8±9,4
ПС	38,84	18,92	42,83	50,74	45,96	0	0	12,58	26,2±6,5
Д (%)	59,52	65,28	50,41	43,17	49,58	33,10	72,27	19,45	49,1±10,0
Г (%)	0,30	0,47	6,74	3,32	2,88	0,32	0,36	0	1,80±0,07
Х (%)	0	6,54	0	0,28	0,002	0	0	0	0,85±0,01
П (%)	0	0	0	0	0	2,21	0	0	0,28±0
Верхняя литораль									
С,О (%)	60,5	0	1,0	3,6	29,9	100	97,7	0	36,6±15,1
НС (%)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ПС	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Д (%)	39,5	100	99,0	96,4	70,1	0	2,3	100	63,4±15,1
Г (%)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Х (%)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
П (%)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Эстуарий р. Черная									
	Солоноватая зона			Солоновато-морская зона			Мидиевая банка (нижние пороги)		
Нижняя литораль									
С,О (%)	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			26,14±8,2			2,2±0,7		



Окончание табл. 3

Трофические группы	Районы исследования (разрезы)		
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			
С,О (%)	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	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			
С,О (%)	0	0	0
НС (%)	0	0	0
ПС (%)	0	0	0
Д (%)	71±25	99,4±1,0	100
Г (%)	0	0	0
Х (%)	0	0	0
П (%)	29±25	0,6±0,4	0

Обозначения: С, О – скоблильщики, обгрызатели, НС – неподвижные сестонофаги, ПС – подвижные сестонофаги, Д – собирающие детритофаги, Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги, % – доля (%) от общей биомассы сообщества, «±» – стандартная ошибка.

сообщества макробентоса губы Грязная претерпела небольшие изменения. В нижней и средней литорали в куту и центральном районе было больше собирающих детритофагов (*Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica*), малоподвижных (*Mya arenaria*) и в меньшей степени неподвижных сестонофагов (*Mytilus edulis*), а на выходе из губы превалировала группировка неподвижных сестонофагов (*Mytilus edulis*) и в меньшей степени собирающих детритофагов (*Macoma balthica*) и скоблильщиков (*Littorina litorea*). В верхней литорали в куте и центральном районах в основном преобладали собирающие детритофаги (*H. ulvae*) и в меньшей степени скоблильщики-обгрызатели (*L. saxatilis*), а в мористом (на выходе из губы), наоборот, было больше скоблильщиков (*L. saxatilis*) и меньше детритофагов (*H. ulvae*).

Таким образом, основные изменения трофической структуры губы Грязная происходили в

вертикальном направлении – относительно макрографического уровня. В продольном направлении (от кутовых местообитаний к мористым) эти изменения были менее выражены и менее значительны.

В эстуарии р. Черная в горизонтальном направлении происходят изменения трофической структуры сообщества от преимущественного развития собирающих детритофагов (хирономиды, олигохеты, брюхоногие моллюски *Hydrobia ulvae*) в опресненном солоноватом районе эстуария к доминированию малоподвижных (*Mya arenaria*) и неподвижных сестонофагов (*Mytilus edulis*) в солоновато-морском и мористом районах, за исключением верхней литорали, где везде преобладали детритофаги (олигохеты *Paranais litoralis*, *Tubificoides benedii*, *Propappus volki*, хирономиды, *Hydrobia ulvae*) (табл. 3). В вертикальном направлении в основном наблюдались изменения трофиче-

ской структуры от доминирования неподвижных и малоподвижных сестонофагов в нижней литорали (*Mytilus edulis*, *Mya arenaria*) к преобладанию собирающих детритофагов (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, олигохеты, хирономиды) в средней и особенно верхней литорали, за исключением солоноватой опресненной зоны эстуария, где на всей приливно-отливной полосе (на верхней, средней и нижней литорали) преимущественное развитие получали собирающие детритофаги (олигохеты, хирономиды, гидробии) (табл. 3).

Следует отметить, что основные изменения трофической структуры сообщества в эстуарии р. Черная происходили, как и в губе Грязная, в двух направлениях, однако в данном случае более сильные изменения наблюдались в продольном направлении – от устья реки в сторону моря по мере увеличения солености воды. В вертикальном направлении эти изменения были менее выраженными, особенно в сильно опресненном кутовом районе эстуария, где везде преобладали собирающие детритофаги.

Таким образом, изменения видовой и трофической структуры сообществ макробентоса в губе Грязная и эстуарии р. Черная в силу их разной опресненности, заиленности, протяженности и открытости к морскому бассейну имеют разновыраженный и разнонаправленный характер – в губе Грязная наиболее выражен вертикальный градиент структуры (относительно мареографического уровня – от верхней литорали к средней и нижней), а в эстуарии – продольный (вдоль продольной оси эстуария – от устья реки к морю по мере увеличения солености воды).

### Заключение

Всего в исследованных экосистемах было обнаружено 37 видов макробентосных организмов – 24 вида беспозвоночных животных и 13 видов морских трав и водорослей. В губе Грязная было встречено 19 видов беспозвоночных животных и 12 видов растений. Наибольшего видового разнообразия достигали морские моллюски и полихеты, меньше было встречено солоноватоводных олигохет (2 вида) и насекомых (2 вида). В эстуарии реки Черная было обнаружено примерно столько же видов зообентосных животных (19 видов) и макрофитов (10 видов), однако было встречено больше солоноватоводных олигохет (3 вида) и насекомых (4 вида) при меньшем видовом разнообразии и распространении морских полихет и моллюсков, что сви-

детельствует о большем распреснении эстуария по сравнению с губой Грязная и, соответственно, большем распространении солоноватоводной фауны.

Основные изменения видовой и трофической структуры сообщества макробентоса в губе Грязная и эстуарии р. Черная в силу их разной опресненности, заиленности, протяженности и открытости к морскому бассейну имеют разновыраженный и разнонаправленный характер – в губе Грязная наиболее выражен вертикальный градиент структуры (относительно мареографического уровня – от верхней литорали к средней и нижней), а в эстуарии – продольный (вдоль продольной оси эстуария – от устья реки к морю, по мере увеличения солености воды).

В губе Грязная изменения видовой и трофической структуры макробентосных сообществ в вертикальном направлении (от верхней литорали к средней и нижней) происходят от преобладания группировок собирающих детритофагов (*Hydrobia ulvae*, *Paranais litoralis*) и скоблильщиков (меньше) (*Littorina saxatilis*) в верхней литорали к преобладанию детритофагов (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*) и малоподвижных и неподвижных сестонофагов (*Mya arenaria*, в меньшей степени *Mytilus edulis*) в средней и далее к доминированию в основном неподвижных сестонофагов (*Mytilus edulis*) и собирающих детритофагов (*Macoma balthica*) и в меньшей степени скоблильщиков (*Littorina littorea*) на нижней литорали. В продольном направлении трофическая структура немного менялась, особенно на выходе из губы в зоне активной гидродинамики, где преобладали неподвижные сестонофаги (*Mytilus edulis*) и скоблильщики (литорины).

В эстуарии р. Черная наиболее значительные изменения в видовой и трофической структурах сообществ наблюдаются в продольном направлении – от преимущественного развития собирающих детритофагов (хирономиды, олигохеты, брюхоногие моллюски *Hydrobia ulvae*) в опресненном солоноватом районе эстуария к доминированию малоподвижных (*Mya arenaria*) и неподвижных сестонофагов (*Mytilus edulis*) в солоновато-морском и мористом районах (за исключением верхней литорали, где везде преобладали детритофаги (олигохеты, хирономиды и *Hydrobia ulvae*).

В губе Грязная продольный градиент видовой и трофической структур сообщества макро-

бентоса менее выражен по сравнению с соответствующими изменениями в эстуарии р. Черная. Причина заключается в более мягком солевом режиме губы Грязная, меньшем влиянии этого фактора на распределение гидробионтов и, соответственно, меньшими изменениями структурных показателей в направлении от кутового заиленного и немного опресненного района экосистемы губы Грязная к мористому, располагающемуся на выходе из губы (большая прибойность, твердые осадки и более высокие показатели солености воды). Небольшая протяженность губы Грязная, ее относительно свободный водообмен с морскими водами (широкий вход в губу), меньшие изменения солености воды (размах колебаний, время воздействия) в пределах ее бассейна, способствуют большей интеграции сообщества макробентоса по сравнению с эстуарием р. Черная, где образуются отдельные зоны (или районы) с характерными для полноценного эстуария комплексами пресноводных, солоноватоводных и морских разной степени эвригалинности видов (Хлебович, 1974, 2012; Stolyarov, 2013; Khlebovich, 2015; Столяров, 2017, 2019).

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Бергер В.Я.* Продукционный потенциал Белого моря // Исследования фауны морей. Т. 60 (68). СПб., 2007. 292 с. [*Berger V.Ya.* Produktsionnyj potentsial Belogo morya // Issledovaniya fauny morej. T. 60 (68). SPb., 2007. 292 s.].
- Бурковский И.В.* Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М., 2006. 285 с. [*Burkovskij I.V.* Morskaya biogeotsenologiya. Organizatsiya soobshchestv i ekosistem. M., 2006. 285 s.].
- Бурковский И.В., Столяров А.П.* Пространственно-временная организация сообщества соленого марша в Белом море // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. 2001. Вып. 16. № 1. С. 34–41 [*Burkovskij I.V., Stolyarov A.P.* Prostranstvenno-vremennaya organizatsiya soobshchestva solenogo marsha v Belom more // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 16. Biol. 2001. Vyp. 16. N 1. S. 34–41].
- 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].
- Сергиенко Л.А.* Морские берега и приморская маршевая растительность // Атлас биологического разнообразия морей и побережий российской Арктики / Под ред. В.А. Спиридонов, М.В. Гаврило, Е.Д. Краснова, Н.Г. Николаева М., 2011. С. 40–43 [*Sergienko L.A.* Morskie berega i primorskaya marshevaya rastitel'nost' // Atlas biologicheskogo raznoobraziya morej i poberezhij rossijskoj Arktiki / Pod red. V.A. Spiridonov, M.V. Gavrilov, E.D. Krasnova, N.G. Nikolaeva. M., 2011. S. 40–43].
- Столяров А.П.* Макробентос эстуарной экосистемы губы Грязной (Кандалакшский залив, Белое море): пространственная структура и разнообразие // Зоол. журн. 2015. Т. 94. № 6. С. 623–633 [*Stolyarov A.P.* Makrobentos estuarnoj ekosistemy guby Gрязной (Kandalakshskij zaliv, Beloe more): prostranstvennaya struktura i raznoobrazie // Zoologicheskij zhurnal. 2015. T. 94. N 6. S. 623–633].
- Столяров А.П.* Эстуарные экосистемы Белого моря. Владимир, 2017. 360 с. [*Stolyarov A.P.* Estuarnye ekosistemy Belogo morya. Vladimir, 2017. 360 s.].
- Столяров А.П.* Видовое разнообразие и трофическая структура литоральных сообществ макробентоса эстуария реки Черной (Кандалакшский залив, Белое море) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2019.

- Т. 124. Вып. 4. С. 19–28 [Stolyarov A.P. Vidovoe raznoobrazie i troficheskaya struktura litoralnykh soobshchestv makrobentosa estuariya reki Chernoj (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Byul. MOIP. Otd. biol. 2019. T. 124. Vyp. 4. S. 19–28].
- Столяров А.П., Бурковский И.В., Удалов А.А. Пространственная структура и потоки биоэнергии в экосистеме песчано-илистой литорали Белого моря // Усп. соврем. биол. 2005. Т. 125. № 3. С. 274–290 [Stolyarov A.P., Burkovskij I.V., Udalov A.A. Prostranstvennaya struktura i potoki bioenergii v ekosisteme peschano-ilstoj litorali Belogo morya // Usp. sovrem. biol. 2005. T. 125. N 3. S. 274–290].
- Столяров А.П., Бурковский И.В. Особенности структурной организации экосистемы эстуария и функциональная взаимозависимость ее частей (Кандалакшский залив, Белое море) // Успехи соврем. биол. 2005. Т. 125. № 6. С. 579–592 [Stolyarov A.P., Burkovskij I.V. Osobennosti strukturnoj organizatsii ekosistemy estuariya i funktsional'naya vsaimozavisimost' ee chastej (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Usp. sovrem. biol. 2005. T. 125. N 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. N 6. S. 569–586].
- Хайтов В.М., Артемьева А.В., Горных А.Е., Жижина О.Г., Яковис Е.Л. Роль мидиевых друз в структурировании сообществ илисто-песчаных пляжей. II. Формирование сообщества в эксперименте // Вестн. Санкт-Петербургского университета. 2007. Сер. 3. Вып. 4. С. 13–26 [Khajtov V.M., Artem'eva A.V., Gornyx A.E., Zhizhina O.G., Yakovis E.L. Rol' midievykh друз v strukturirovanii soobshchestv ilisto-peschanykh plyazhej. II. Formirovanie soobshchestva v eksperimente // Vestn. Sankt-Peterburgskogo universiteta. 2007. Ser. 3. Vyp. 4. S. 13–26].
- Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л., 1974. 236 с. [Khlebovich V.V. Kriticheskaya solenost' biologicheskikh protsessov. L., 1974. 236 s.].
- Хлебович В.В. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). СПб., 2012. 143 с. [Khlebovich V.V. Ekologiya osobi (ocherki fenotipicheskikh adaptatsij zhivotnykh). SPb., 2012. 143 s.].
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. 2001. Vol. 4. N 1. P. 1–9.
- Junoy J., Vietez J.M. Macrozoobenthic community structure in the Ria de Foz, an intertidal estuary (Galicia, Northwest Spain) // Marine Biology. 1990. Vol. 107. P. 329–339.
- Khlebovich V.V. Applied aspects of the concept of critical salinity // Biology Bulletin Reviews. 2015. Vol. 5. N 6. P. 562–567.
- Kristensen E., Penha-Lopes G., Delefosse M., Valdemarsen T., Quintana C.O., Banta G.T. What is bio-turbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences // Marine Ecology Progress Series. 2012. Vol. 446. P. 285–302.
- Meire P., Ysebaert T., Van Damme S., Van den Bergh E., Maris T., Struyf E. The Scheldt estuary: a description of a changing ecosystem // Hydrobiologia. 2005. Vol. 540. P. 1–11.
- Montagna P.A., Palmer T.A., Pollack J.B. Hydrological changes and estuarine dynamics. SpringerBriefs in Environmental Science. Vol. 8. N.Y., 2013. 94 p.
- Shannon C.E. The mathematical theory of communication // Bell System Technical Journal. 1948. Vol. 27. P. 379–423, 623–656.
- Stolyarov A.P. Some features of the macrobenthos community structure in estuary ecosystems (Kandalaksha bay, the White Sea) // Biology Bulletin Reviews. 2013. Vol. 3. N 6. P. 505–521.
- Stolyarov A.P. Peculiarities of the structure of and trends in the macrobenthos community of the Ermolinskaya bay lagoon ecosystem, Kandalaksha bay, White Sea // Biology Bulletin. 2017. Vol. 44. N 9. P. 1019–1034.
- 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. New York, 2019. Vol. 74. N 3. P. 176–182.
- Trush S.F., Townsend C.R. The sublittoral macrobenthic community composition of Lough Hyne, Ireland // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 1986. Vol. 23. P. 551–574.

Поступила в редакцию / Received 16.09.2019

Принята к публикации / Accepted 30.01.2020

**SPATIAL AND TROPHIC STRUCTURE OF THE LITTORAL  
MACROBENTHOS OF THE GRYAZNAYA LIP AND THE BLACK  
RIVER ESTUARY (KANDALAKSHA BAY, WHITE SEA)**

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

The species, spatial and trophic structure of the macrobenthos of the Gryaznaya lip and the Black river estuary were studied and analyzed. It was found that the main changes in the species and trophic structure of the macrobenthos community in Gryaznaya lip and the Black river estuary due to their different desalination, siltation, extent and openness to the sea basin have a different and multidirectional character. The Gryaznaya lip is most pronounced vertical gradient structure of the community (with respect to mareographic level – from upper littoral to middle and lower), and in Black river estuary – longitudinal (along the longitudinal axis of the estuary from the river mouth to the sea with increasing salinity). In the Gryaznaya lip, the summary indicators of the structure of macrobenthos communities (species diversity, density and biomass of organisms) in the studied area of the littoral mainly increase from desalinated and silted habitats of the upper littoral to the middle and lower littoral, and in the estuary of the Black river – from the mouth of the river to the sea with increasing salinity. The small extent of the Gryaznaya lip with relatively free water exchange with sea waters (wide entrance to the lip), smaller changes in the salinity of the water within its basin contribute to greater integration of the macrobenthos community in comparison with the Black river estuary, where separate zones (or regions) are formed with characteristic complexes of freshwater, brackish and marine species of varying degrees of euryhaline.

**Key words:** estuarine ecosystems, littoral macrobenthos, spatial and trophic structure, species diversity, the White Sea.

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

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