

## ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 574.5(282.05+289)

**Особенности видовой, пространственной и трофической структуры макробентоса в лагунной экосистеме Никольской губы (Кандалакшский залив, Белое море)****А.П. Столяров** *Кафедра гидробиологии, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12**e-mail: macrobenthos@mail.ru*

В статье рассматриваются видовой состав, а также особенности пространственной и трофической структуры макробентоса Никольской губы Белого моря. Никольская губа относится к сильно заиленным лагунным экосистемам, в ней доминирует трофическая группа собирающих детритофагов. Накопление большого количества органического вещества в осадках лагуны и ее опреснение в весенний период способствуют развитию преимущественно мелких видов детритофагов-собирателей, которые оказываются более устойчивыми к заилению и опреснению, а также к дефициту кислорода. Эти процессы особенно четко проявляются в кутовом районе губы. В лагуне было обнаружено 26 видов беспозвоночных животных и 9 видов морских трав и водорослей. Анализ полученных данных по видовому составу, разнообразию и структуре сообществ макробентоса свидетельствует о преимущественно эстуарном характере фауны лагунной экосистемы Никольской губы по сравнению с другими лагунами Белого моря, поскольку она хорошо защищена от морских волн и течений островами, лудами и коргами.

**Ключевые слова:** лагунная экосистема, макробентос, видовое разнообразие экосистемы, пространственное распределение видов, трофическая структура лагуны, Белое море

DOI: 10.55959/MSU0137-0952-16-78-1-5

Лагунные экосистемы, как правило, представляют собой неглубокие, полужамкнутые и динамичные системы [1, 2]. Небольшой объем воды на площадь поверхности бентали, наличие обширной литорали и мелководных зон сублиторали, приливно-отливные и ветровые явления способствуют усилению обмена веществ и энергии между водной толщей и донными отложениями. Прибрежные лагуны являются продуктивными экосистемами, имеющими своеобразный видовой состав живых организмов [2–7]. К характерным чертам лагунных экосистем можно отнести их неустойчивость и изменчивость под влиянием внешних факторов, таких как гидрологический и солевой режимы водоема, различные антропогенные факторы [8–12]. В течение относительно короткого промежутка времени такие экосистемы могут менять свою форму и размеры [1].

Макробентос является важным компонентом лагунных и морских экосистем, играющим заметную роль в круговороте питательных веществ, разложении детрита, а также в качестве источника пищи для более высоких трофических уровней. Кроме того, макрозообентос является весьма чувствительным индикатором изменений в экосистеме [5, 6, 11]. В связи с этим исследования макро-

бентоса актуальны и могут прояснить некоторые вопросы формирования лагунных экосистем, тенденции изменений и сохранения этих уникальных объектов.

Цель нашей работы заключалась в изучении особенностей видовой, пространственной и трофической структуры сообществ макробентоса в одной из мелководных лагунных экосистем Белого моря.

**Материалы и методы**

Исследование макробентоса было проведено в лагунной экосистеме губы Никольской в июле – начале августа 2019 и 2021 гг. (рис. 1). Ранее была изучена видовая и пространственная структура сублиторальных сообществ макробентоса [3]. В настоящей работе дополнительно были взяты пробы в нижней, средней и верхней литорали. Пробы были отобраны на 28 станциях, из которых 13 расположены в сублиторали, а 15 – в литоральных местообитаниях. Пять литоральных разрезов были взяты последовательно в направлении от кутового района в сторону мористой области. Каждый разрез представлял собой три станции, соответствующие трем горизонтам литорали: нижнему, среднему и верхнему. В сублиторали 8 проб были взяты

напротив литоральных разрезов, а 9–13 — на выходе из губы.

В приливно-отливной полосе на каждой станции брали два вида проб — рамками  $12,5 \times 12,5$  см и  $25 \times 25$  см. Мелкие организмы, такие как *Peringia ulvae*, мелкие полихеты и олигохеты, собирали на участке  $12,5 \times 12,5$  см ( $1/64$  м<sup>2</sup>) до глубины 8–10 см. Организмы средних размеров учитывали под рамкой  $25 \times 25$  см ( $1/16$  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>. На нижней литорали (а иногда и на средней) к стандартному пробоотбору добавлялся отбор в скоплениях *Mytilus edulis*. Дополнительно определяли проективное покрытие пляжа скоплениями мидии. Грунт, взятый с площади  $1/64$  и  $1/16$  м<sup>2</sup>, аккуратно промывался на сите с ячейей 0,5 мм и 1 мм соответственно.

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

Промытые пробы просматривались прижизненно в лаборатории. Для расчета биомассы определяли сырой вес организмов.

Параллельно со сбором гидробиологического материала измеряли важнейшие параметры среды: соленость (с помощью кондуктометра) на малой (конец отлива—начало прилива) и полной воде в придонном слое (конец прилива—начало отлива), характер грунта (просеиванием через ряд сит или визуально на четыре категории: ил, песчаный ил, илистый песок, песок), а также глубину в сублиторали лотом (конец отлива—начало прилива).

Для каждой станции были получены показатели плотности и биомассы видовых популяций, а также рассчитаны индексы видового разнообразия Шеннона [13].

Был проведен статистический анализ данных с помощью пакета прикладных программ PAST ver. 3.24 [14].

Для оценки сходства сообществ, формирующихся на разных станциях, проводили кластерный анализ по качественному составу макробентоса методом среднего присоединения на основе матриц сходства Соренсена [15]:

$$K_{X,Y} = \frac{2c}{a+b},$$

где  $c$  — число общих видов для сообществ  $X$  и  $Y$ ,  $a$  — число видов, обнаруженных в сообществе  $X$ ,  $b$  — число видов, обнаруженных в сообществе  $Y$ .

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

## Результаты

**Абиотические условия и характеристика районов исследования.** Никольская губа находится в Кандалакшском заливе Белого моря в 5,5 км от Беломорской биологической станции МГУ ( $66^{\circ}33'44''$  с.ш. и  $32^{\circ}57'40''$  в.д.) и хорошо защищена от морских волн и течений островами, косами и лудами (рис. 1). Она напоминает эстуарное русло небольшой речки и характеризуется сильной заиленностью, как и другие губы этого района, например, губа Ермолинская (рис. 1).

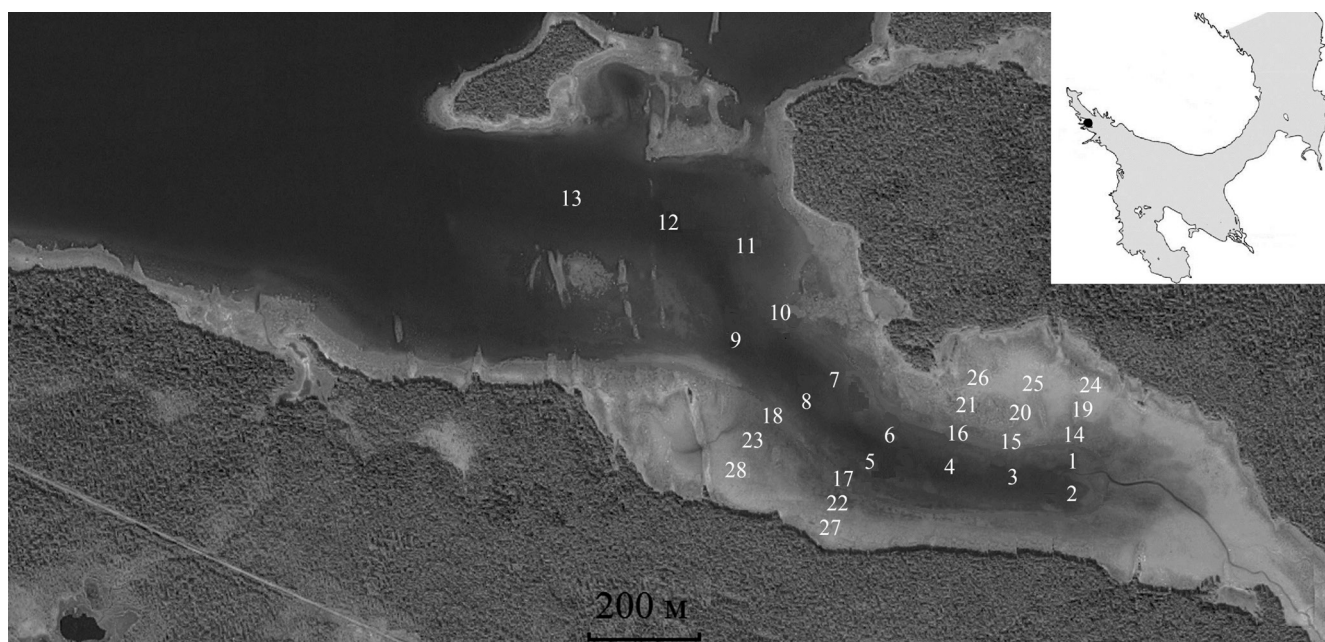


Рис. 1. Карта-схема района исследования лагунной экосистемы Никольской губы. Цифрами обозначены станции. 1–13 — сублитораль, 14–18 — нижняя литораль, 19–23 — средняя литораль, 24–28 — верхняя литораль.

Таблица 1

Список видов макробентоса, обнаруженных в лагунной экосистеме Никольской губы летом 2019 и 2021 гг.

Макробентос	Районы исследования			
	1	2	3	4
Зообентос: класс Polychaeta				
1. <i>Alitta virens</i> M. Sars, 1835	+	—	+	+
2. <i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	+	—
3. <i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	—	—
4. <i>Micronephthys minuta</i> (Theel, 1879)	+	—	—	—
5. <i>Nereimyra punctata</i> (Müller, 1788)	+	+	—	—
6. <i>Pectinaria koreni</i> (Malmgren, 1866)	+	—	—	—
7. <i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	—	—
8. <i>Pygospio elegans</i> Claparede, 1863	—	—	+	—
9. <i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	—	—
класс Oligochaeta				
10. <i>Paranais litoralis</i> (Müller, 1780)	—	—	+	—
11. <i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem, 1855)	+	+	+	+
кл. Gastropoda				
12. <i>Peringia ulvae</i> (Pennant, 1777)	+	+	+	+
13. <i>Littorina littorea</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	+	+
14. <i>Littorina saxatilis</i> (Olivier, 1792)	—	—	+	+
15. <i>Littorina obtusata</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	+	—
класс Bivalvia				
16. <i>Macoma balthica</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
17. <i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	—	+	+	—
18. <i>Mytilus edulis</i> Linnaeus, 1758	—	+	+	+
класс Crustacea				
19. <i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg, 1852	+	—	+	—
20. <i>Crassikorophium bonellii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	—	+	—	—
класс Insecta				
21. <i>Chironomus salinarius</i> Kieffer, 1915	—	+	+	—
22. <i>Dolichopus</i> sp. Latreille, 1796	—	—	+	—
тип Nemathelminthes				
23. <i>Halicryptus spinulosus</i> von Siebold, 1849	—	+	+	—
24. <i>Priapulius caudatus</i> Lamarck, 1816	+	—	—	—
тип Nemertini				
25. <i>Amphiporus lactifloreus</i> (Johnston, 1828)	+	+	+	—
26. <i>Lineus gesserensis</i> (O. F. Müller, 1774)	+	—	—	—
Макрофиты (морские травы и водоросли):				
1. <i>Chorda tomentosa</i> Lyngbye, 1819	—	—	+	—
2. <i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kützinger, 1843	—	+	+	+
3. <i>Fucus vesiculosus</i> Linnaeus, 1753	—	—	+	—
4. <i>Juncus atrofuscus</i> Rupr. (1845)	—	—	+	+
5. <i>Puccinellia maritima</i> (Hudson) Parl., 1850	—	—	—	+
6. <i>Ruppia maritima</i> Linnaeus, 1753	—	+	+	—
7. <i>Salicornia pojarkovae</i> N. Semenova, 1956	—	—	+	+
8. <i>Triglochin maritimum</i> Linnaeus, 1753	—	—	—	+
9. <i>Zostera marina</i> Linnaeus, 1753	+	+	—	—

Примечание: «+» — наличие вида, «—» — вид не найден.  
1 — сублитораль, 2 — нижняя литораль, 3 — средняя литораль, 4 — верхняя литораль.

Исследованная лагунная экосистема составляет около 1 км в длину и 200–400 м в ширину. Губа характеризуется небольшими глубинами (максимальные глубины 2,5–3 м на малой воде) и илисто-песчаными осадками. Надо отметить меньшие глубины кутового и центрального районов Никольской губы (1–2 м на малой воде).

В целом сублитораль лагуны представлена селами, на которых произрастает морская трава *Zostera marina*. В нижней и средней литорали преобладают илы и песчанистые илы, а в верхней — илистые пески. Соленость придонной воды в период взятия проб была относительно высокой (22–23‰). По мере приближения к куту лагуны соленость снижалась до 21–22‰. В самом куте соленость воды падала до 1–3 промилле. Резкое снижение солености в куте лагуны обусловлено впадением в него большого ручья. Следует уточнить, что поступление пресного стока в губу летом ограничено из-за того, что мелкие ручьи пересыхают, а большой ручей сильно мелеет.

Видовой состав и общие показатели структуры сообщества. Всего в губе Никольской было встречено 26 видов макробентосных животных и 9 видов морских трав и водорослей (см. табл. 1). В составе зообентоса преобладали полихеты (девять видов) и моллюски (четыре вида брюхоногих моллюсков и три вида двустворчатых), меньше было встречено ракообразных (два вида). Зато были обнаружены представители насекомых (два вида) и олигохет (два вида). Полученные данные по качественному составу макробентоса свидетельствуют о преимущественно эстуарном характере фауны этого полужамкнутого мелководного водоема. Это объясняется его некоторой опресненностью, особенно во время сильных дождей или весной в результате снеготаяния.

Морские травы (за исключением зоостеры) встречались главным образом в верхней литорали и соленом марше (в основном кутового и центрального районов), а морские водоросли (фукусы, *Cladophora sericea*) — в нижней и средней литорали (в основном центрального и мористого районов губы). Морская трава *Zostera marina* в основном обнаруживалась в нижней литорали и частично — в сублиторали.

Интегральные показатели макрозообентосного сообщества (видовое разнообразие, общая плотность и биомасса) в губе Никольская преимущественно увеличивались от верхней литорали к средней и нижней, а также немного снижались к сублиторали (табл. 2). Общие показатели структуры сообщества в сублиторали были снижены по сравнению с нижней и средней литоралью, что можно объяснить значительным заилением дна этого водоема. В сублиторали доминировали в основном менее эвригалинные и менее многочисленые виды полихет (*Macoma balthica*, *Nereimyra punctatata*, *Alitta virens*, *Pectinaria koreni*, *Phyllodoce*



*maculata*). Сообщества литорали были представлены в основном эвритопными видами. В нижней литорали доминировали *Mytilus edulis*, *Macoma balthica*, *Littorina littorea*, *Scoloplos armiger*, в средней — *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Littorina saxatilis*, *Mytilus edulis*, *Tubificoides benedii*, *Peringia ulvae* (табл. 1, 2). В верхней литорали из-за значительного осушения и опреснения в основном преобладали редкие популяции трех видов макробентоса — брюхоногих моллюсков *Peringia ulvae*, олигохет *Tubificoides benedii*, а также двустворчатых моллюсков *Littorina saxatilis* (табл. 1, 2).

В средней и нижней литорали по направлению от кутовых районов губы к морю наблюдалось в основном увеличение видового разнообразия, общей плотности и биомассы сообщества макробентоса. Особенно повышенной плотностью и биомассой характеризуется популяция *M. edulis* на выходе из губы (табл. 2). В верхней литорали происходило небольшое увеличение общей биомассы сообщества в сторону моря при снижении общей плотности, что связано с уменьшением плотности мелких форм зообентоса в этом направлении (в первую очередь, *Peringia ulvae* и *Tubificoides benedii*) (табл. 2). В сублиторали мы

наблюдаем некоторое увеличение общей биомассы сообщества в сторону моря при снижении общей плотности популяций беспозвоночных животных на выходе из губы (табл. 2). Это объясняется преобладанием в мористой части губы более крупных, но менее многочисленных моллюсков *Macoma balthica*, а также полихет *Nereimyra punctatata*, *Nereis virens*, *Scoloplos armiger*, *Micronephthys minuta*, *Pectinaria koreni*.

Таким образом, наиболее значительные изменения в продольном направлении от кутовых районов к мористой области наблюдались в средней и нижней литорали, обусловленные сменой гидрологических условий на выходе из губы (зона повышенной гидродинамики) и развитием там сообщества неподвижных сестонофагов *M. edulis*. Надо отметить, что поселения *M. edulis* встречались практически на всем протяжении губы (преимущественно в нижнем горизонте литорали), однако если на выходе из губы они образовывали плотные поселения, то в куте их плотность была невысокой. В основном здесь обитали единичные экземпляры молодых *M. edulis*, которые, по-видимому, вместе с кладофорой были занесены приливными течениями.

Таблица 2

Общие показатели структуры сообщества макрозообентоса губы Никольской

Общие показатели	Районы исследования (разрезы)					
	1 разрез (кут)	2 разрез	3 разрез	4 разрез	5 разрез (море)	Среднее
Верхняя литораль						
S	2	1	1	3	1	1,6±0,4
N, экз./м <sup>2</sup>	3072	320	2048	1984	1024	1690±471
B, г/м <sup>2</sup>	14,3	15,6	30,7	88,5	36,2	21,7±4,9
H <sub>N</sub>	0,8	0	0	1,2	0	0,45±0,30
Средняя литораль						
S	4	4	7	10	10	7,0±1,3
N, экз./м <sup>2</sup>	2560	352	5904	7811	22080	7741±3811
B, г/м <sup>2</sup>	44,8	9,2	62,5	208,8	978	260,6±182,5
H <sub>N</sub>	0,6	1,6	1,0	1,1	1,3	1,1±0,2
Нижняя литораль						
S	8	5	4	9	10	7,2±1,1
N, экз./м <sup>2</sup>	22112	5800	600	2520	18992	10005±4413
B, г/м <sup>2</sup>	279,3	101	4,1	41,2	1197	324,4±223,1
H <sub>N</sub>	0,7	0,7	1,5	2,5	1,4	1,3±0,3
Суб-литораль						
S	4 (2)	5	3	4 (5)	3 (9)	4,4±1,0
N, экз./м <sup>2</sup>	720 (640)	720	160	1000 (440)	240(1280)	650±167
B, г/м <sup>2</sup>	17,6 (3,5)	7,0	5,8	34,4 (19,4)	4,5 (29,2)	15,2±5,3
H <sub>N</sub>	1,1 (0,8)	1,9	1,5	1,0 (1,9)	1,6 (2,9)	1,6±0,3
Суб-литораль	6 разрез Выход из губы	7 разрез Выход из губы	8 разрез Выход из губы	9 разрез Выход из губы		
S	2(4)	2	2	3		2,6±0,4
N, экз./м <sup>2</sup>	720 (560)	80	320	320		400±110
B, г/м <sup>2</sup>	93,2 (50)	18,8	19,1	38,2		40±15,4
H <sub>N</sub>	0,5 (1,8)	1,0	0,5	1,4		1,0±0,25

Примечание: S — число видов, N — общая плотность, B — общая биомасса, H<sub>N</sub> — индекс Шеннона по плотности популяций. Данные представлены в виде среднего ± стандартная ошибка среднего; в скобках указаны значения для станций одного разреза.

В целом наиболее значительные изменения видовой структуры сообщества в губе Никольская происходят в вертикальном направлении — от верхней литорали к средней, нижней литорали и сублиторали. В продольном направлении градиент структуры сообщества был менее выраженным.

**Пространственная структура сообщества (сходство станций).** Среднее сходство сообществ по качественному составу или по плотности видовых популяций макробентоса или по биомассе в экосистеме губы Никольской было невысоким (около 0,3–0,4). Это свидетельствует о неоднородности видовой структуры макробентосного сообщества в этой лагуне.

Кластерный анализ качественного состава макробентоса на уровне значимого сходства дает возможность выделить в Никольской губе четыре группы станций (рис. 2). Первая группа (ст. 11, 12, 13) расположена в сублиторали на выходе из губы, вторая группа (6–9) — в сублиторали внутри губы (рис. 2). Третья группа (19–20) включает в основном станции верхней литорали (24–28) и станции кутового района средней литорали (19, 20) и сублиторали (1, 2, 5, 7). Четвертая группа (14–17) включает станции нижней литорали (14–18), а также станции средней литорали мористого района губы (21, 22, 23). Таким образом, в основном группировка станций идет относительно приливного уровня. Хорошо отличаются сублиторальные сообщества от литоральных, за исключением сублиторальных сообществ кутовой области (значи-

тельная плотность брюхоногих моллюсков *Peringia ulvae* и олигохет *Tubificoides benedii*), которые по видовой структуре были ближе к литоральным комплексам. Также различаются сообщества нижней литорали и среднего горизонта литорали мористого района от сообществ всей верхней литорали и средней литорали кутового района.

Таким образом, сублиторальные сообщества можно разделить на комплексы видов, распространенные в куте лагуны при доминировании *Macoma balthica*, *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii*, в центральной части при доминировании *Macoma balthica*, *Nereimyra punctata*, *Alitta virens*, *Scoloplos armiger*, *Micronephthya minuta*, *Pectinaria koreni* и комплексы видов, распространенные на выходе из нее с низким видовым разнообразием и доминированием полихет *Scoloplos armiger*, *Alitta virens*, *Micronephthys minuta*. Литоральные сообщества, в свою очередь, подразделяются на сообщество макробентоса нижней литорали вместе со средней мористого района (доминируют *Macoma balthica*, *Mytilus edulis*, *Peringia ulvae*, *Littorina litorea*, *Amphiporus lactifloreus*, *Mya arenaria*) и на сообщество верхней литорали вместе со средней кутового района лагуны (*Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Littorina saxatilis*).

**Трофическая структура сообщества.** Макробентосное сообщество лагунной экосистемы Никольской губы характеризуется преобладанием группы собирающих детритофагов (в среднем около 60% от общей биомассы сообщества) (табл. 3).

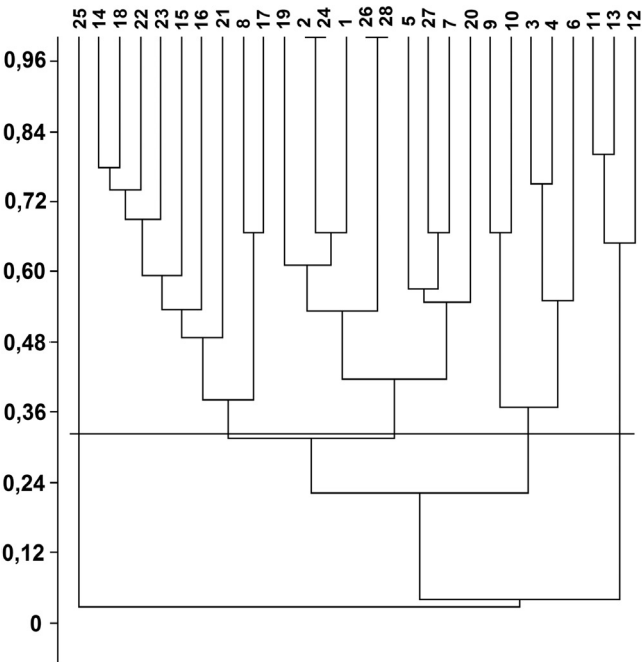


Рис. 2. Дендрограмма сходства сообществ (станций) по качественному составу макробентоса в губе Никольская (для литоральных и сублиторальных сообществ). Горизонтальной линией показан уровень значимого сходства. Нумерация станций согласно рис. 1.

Таблица 3

Трофическая структура сообщества макрозообентоса в лагунной экосистеме Никольской губы (Кандалакшский залив, Белое море)

Трофические группы	Районы исследования	
	Сублитораль	Нижняя литораль
Д (%)	63,6±11,6	61,5±11,8
Г (%)	1,8±1,5	1,6±1,2
НС (%)	0	24,4±13,7
ПС (%)	0	1,3±1,1
С, О (%)	0	5,4±3,0
Х (%)	31,8±11,3	5,2±2,9
П (%)	2,8±1,8	0,6±0,2
	Средняя литораль	Верхняя литораль
Д (%)	61,1±14,5	77,1±19,5
Г (%)	2,9±1,6	0
НС (%)	20,7±10,5	0
ПС (%)	12,4±6,6	0
С,О (%)	1,8±1,0	22,9±9,5
Х (%)	1,0±0,5	0
П (%)	0,1±0,05	0

Примечание: Д — собирающие детритофаги, Г — грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), НС — неподвижные сестонофаги, ПС — подвижные сестонофаги, С, О — скоблильщики, обгрызатели, Х — хищники, П — полифаги. % — % от общей биомассы сообщества.

Никольская губа хорошо защищена от морских волн и течений. Это сказывается в целом на повышенном содержании органического вещества в осадках лагуны и на доминировании в ней группы собирающих детритофагов. Но в то же время можно говорить об особенностях распределения трофических групп. Данные особенности проявляются при исследовании губы от верхней литорали к средней, нижней и сублиторали, а также в продольном направлении: кут губы и выход из нее также имеют свои отличия. На верхней литорали преобладали собирающие детритофаги (*Peringia ulvae* и *Tubificoides benedii*) и скоблильщики *Littorina saxatilis*. В средней литорали преобладали собирающие детритофаги (*Macoma balthica*, *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Paranais litoralis*, *Pygospio elegans*), за ними следовали неподвижные (*Mytilus edulis*) и малоподвижные сестонофаги (*Mya arenaria*), в нижней литорали — собирающие детритофаги (*Macoma balthica*), затем неподвижные сестонофаги (*Mytilus edulis*) и скоблильщики (*Littorina littorea*), а в сублиторали преобладали собирающие детритофаги (*Macoma balthica*) и хищники (в основном немертины *Lineus gessnerensis* и полихеты *Phyllodoce maculata*, *Micronephthys minuta*). В куте губы повсюду, т.е. на литорали и в сублиторали, преобладали собирающие детритофаги, а на выходе из губы в нижней и средней литорали в зоне активной гидродинамики доминировали неподвижные сестонофаги *Mytilus edulis*.

Таким образом, в вертикальном направлении изменения трофической структуры происходили в основном на уровне субдоминантных групп (в верхней литорали в качестве субдоминантной трофической группы преобладали скоблильщики, в средней — малоподвижные и неподвижные сестонофаги, в нижней — неподвижные сестонофаги и скоблильщики, в сублиторали — хищники) при доминировании группы собирающих детритофагов. В продольном направлении собирающие детритофаги, преобладающие внутри губы, замещались неподвижными сестонофагами *M. edulis* на выходе из губы в нижней и средней литорали при доминировании собирающих детритофагов в верхней литорали и в сублиторали.

### Обсуждение

Никольская губа относится к мелководным сильно заиленным водоемам лагунного типа с затрудненным водообменом с внешней акваторией. Губа хорошо защищена от морских волн и течений и характеризуется бедной специфической фауной и флорой. В лагуне Никольской губы наблюдается хорошо выраженный вертикальный градиент структуры сообщества макробентоса (от верхней литорали к средней, нижней и сублиторали) и менее выраженный продольный — от кутовых наиболее заиленных и опресненных местообитаний к мористым. При этом общие показатели

структуры сообщества макробоентоса (видовое разнообразие, общая плотность, общая биомасса) в губе преимущественно увеличивались от верхней литорали к средней и нижней и снижались к сублиторали. В продольном направлении заметные изменения структуры сообщества макробентоса наблюдались в основном в нижнем и среднем горизонтах литорали, обусловленные развитием на выходе из губы плотных поселений *Mytilus edulis*, отсутствующих или слабо представленных в основной внутренней части губы.

Значительное ослабление водообмена губы Никольская с внешней акваторией и ее сильное заиление (преобладают илы и песчанистые илы с запахом сероводорода) приводят к существенному уменьшению видового разнообразия и снижению общей плотности и особенно биомассы сообщества макробентоса по сравнению с внешней акваторией и более открытыми морскими лагунами [5, 9, 12, 16–18]. Надо отметить, что снижение видового разнообразия сообщества наблюдалось не только в сублиторали, но и в литоральных местообитаниях, особенно заметное в кутовой части лагуны, где доминировали мелкие эвритопные виды — *Peringia ulvae* и *Tubificoides benedii*.

Макробентосное сообщество лагунной экосистемы Никольской губы по сравнению с ранее изученными морскими лагунами [9, 12] характеризуется не только меньшим видовым разнообразием макробоентоса, но и преобладанием группы собирающих детритофагов практически во всех местообитаниях (в верхней, средней, нижней литорали и сублиторали). Собственно, по этим показателям лагуна приближается к опресненному району эстуария реки Черной, где также доминировали собирающие детритофаги во всей прибрежной зоне [19]. Однако сообщество макробентоса солоноватой зоны эстуария р. Черной в отличие от губы Никольской характеризовалось развитием бедной солоноватоводной и пресноводной фауны, что связано с влиянием пониженной (критической [4]) солености воды (3–8 промилле) в этом районе эстуария. В губе Никольская в отличие от эстуарных экосистем основным фактором, влияющим на уменьшение видового разнообразия, является не столько соленость воды (была относительно высокой за исключением самой кутовой области), сколько сильное заиление осадков с преобладанием мягких илов с запахом сероводорода, что способствуют развитию в губе мелких видов детритофагов, особенно в ее кутовой и центральной областях. Нельзя недооценивать влияние солености воды, особенно весной или во время сильных дождей, и все же характер грунта, повышенное содержание органического вещества и детрита в осадках, процессы сульфатредукции оказываются более значимыми факторами, определяющими разнообразие и структуру макробентосных сообществ лагунной экосистемы Никольской губы.

В целом, сообщество макробентоса Никольской губы было более однородное и, соответственно, менее гетерогенное по сравнению с другими более открытыми морскими лагунами [5, 8, 9, 12] и особенно эстуарными экосистемами [19–21], что связано с более стабильными абиотическими условиями (преобладание мягких грунтов, мелководность, относительное постоянство солености) в лагуне. В эстуариях вследствие значительных изменений солености воды образуется несколько зон, заселенных различными комплексами пресноводных, солоноватоводных и морских эвригаллиных видов [4, 19–21].

В заключение отметим, что дальнейшее ослабление водообмена и уменьшение связи лагуны с морем из-за продолжающегося подъема берегов Белого моря [22] в обозримой исторической перспективе (50–100 лет) может привести к еще большему заилению, опреснению и возможному со-

кращению площади лагуны (за счет кутового района), это будет способствовать развитию немногих мелких видов детритофагов-собирателей, устойчивых к опреснению, углеродной нагрузке и воздействию сероводорода, что характерно для более изолированного соленого озера Кисло-Сладкое, где доминируют мелкие эвритопные виды *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii* и *Chironomus salinaris* [23].

Работа выполнена в рамках программы развития междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды». Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Kjerfve B. Coastal lagoons // Coastal lagoon processes / Ed. Kjerfve B. Amsterdam: Elsevier, 1994. P. 1–8.
2. De Wit R., Leruste A., Le Fur I., Sy M.M., Bec B., Ouisse V., Derolez V., Rey-Valette H. A multidisciplinary approach for restoration ecology of shallow coastal lagoons, a case study in South France // Front. Ecol. Evol. 2020. Vol. 8: 108.
3. Stolyarov A.P. Some features of the species, spatial, and trophic structure of macrobenthos in the lagoon systems of the Ermolinskaya and Nikol'skaya inlets (Kandalaksha bay, the White sea) // Moscow Univ. Biol. Sci. Bull. 2019. Vol. 74. N 3. P. 176–182.
4. Khlebovich V.V. Applied aspects of the concept of critical salinity // Biol. Bull. Rev. 2015. Vol. 5. N 6. P. 562–567.
5. Комплексные исследования Бабьего моря, полу-изолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов (Труды Беломорской биостанции МГУ. Т. 12.) / Под общ. ред. В.О. Мокиевского, А.И. Исаченко, П.Ю. Дгебуадзе и А.Б. Цетлина. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2016. 243 с.
6. Ellis J.I., Clark D., Atalah J., Jiang W., Taiapa C., Patterson M., Sinner J., Hewitt J. Multiple stressor effects on marine infauna: Responses of estuarine taxa and functional traits to sedimentation, nutrient and metal loading // Sci. Rep. 2017. Vol. 7. P. 1–16.
7. Van der Linden P., Marchini A., Smith C.J., Dolbeth M., Simone L.R.L., Marques J.C., Molozzi J., Medeiros C.R., Patrício J. Functional changes in polychaete and mollusc communities in two tropical estuaries // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2017. Vol. 187. P. 62–73.
8. Labay V.S., Kurilova N.V., Shpilko T.S. Seasonal variability of macrozoobenthos in a lagoon having a periodic connection with the sea (Ptich'e Lake, southern Sakhalin) // Biol. Bull. 2016. Vol. 43. N 9. P. 988–1002.
9. Stolyarov A.P. Peculiarities of the structure of and trends in the macrobenthos community of the Ermolinskaya Bay lagoon ecosystem, Kandalaksha Bay, White Sea // Biol. Bull. 2017. Vol. 44. N 9. P. 1019–1034.
10. Sy M.M., Rey-Valette H., Simier M., Pasqualini V., Figuières Ch., De Wit R. Identifying consensus on coastal lagoons ecosystem services and conservation priorities for an effective decision making: A Q approach // Ecol. Econ. 2018. Vol. 154. P. 1–13.
11. Mosbahi N., Serbaji M.M., Pezy J.P., Neifar L., Dauvin J.C. Response of benthic macrofauna to multiple anthropogenic pressures in the shallow coastal zone south of Sfax (Tunisia, central Mediterranean Sea) // Environ. Pollut. 2019. Vol. 253. P. 474–487.
12. Stolyarov A.P. Species diversity and trophic structure of macrobenthos communities in lagoon ecosystems (Kandalaksha Bay, White Sea) // Biol. Bull. 2020. Vol. 47. N 8. P. 887–896.
13. Shannon C.E. The mathematical theory of communication // Bell Syst. Tech. J. 1948. Vol. 27. N 3. P. 379–423.
14. 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: 4.
15. Sørensen T.A. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons // Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 1948. Vol. 5. N 4. P. 1–34.
16. Броцкая В.А., Жданова Н.Н., Семенова Н.Л. Донная фауна Великой Салмы и прилежащих районов Кандакшского залива Белого моря // Труды Беломорской биологической станции МГУ. Т. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1963. С. 159–182.
17. Chikina M.V., Spiridonov V.A., Mardashova M.V. 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. 2014. Vol. 54. N 1. P. 54–65.
18. Артемьев С.Н., Новоселов А.П., Левицкий А.Л. Таксономическое и видовое разнообразие макрозоо-



бентоса в Двинском заливе Белого моря // *Arct. Environ. Res.* 2017. Т. 17. № 4. С. 308–320.

19. Столяров А.П. Видовое разнообразие и трофическая структура литоральных сообществ макробентоса эстуария реки Черной (Кандалакшский залив, Белое море) // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 2019. Т. 124. № 4. С. 19–28.

20. Лабай В.С., Корнеев Е.С., Абрамова Е.В., Ушаков А.А., Ахмадеева Е.С. Макробентос эстуария типичной «лососевой» реки острова Сахалин (на примере р. Мануй) // *Известия ТИНРО.* 2022. Т. 202. № 3. С. 640–660.

21. Chertoproud M.V., Udalov A.A., Stoljarov A.P., Borisov R.R. Diversity of macrobenthic communities in the White Sea estuaries // *Oceanology.* 2004. Vol. 44. N 6. P. 845–855.

22. Романенко Ф.А., Шилова О.С. Последлениковское поднятие Карельского берега Белого моря по данным радиоуглеродного и диатомового анализов озерно-болотных отложений полуострова Киндо // *Докл. Акад. наук.* 2012. Т. 442. № 4. С. 544–548.

23. Мардашова М.В., Воронов Д.А., Краснова Е.Д. Бентосные сообщества прибрежных водоемов на разных стадиях изоляции от моря в окрестностях беломорской биостанции МГУ (Кандалакшский залив Белого моря) // *Зоол. журн.* 2020. Т. 99. № 7. С. 819–837.

Поступила в редакцию 02.11.2022

После доработки 19.02.2023

Принята в печать 07.03.2023

## RESEARCH ARTICLE

# Features of the species, spatial and trophic structure of macrobenthos in the lagoon ecosystem of the Nikolskaya Bay (Kandalaksha Bay, White Sea)

A.P. Stolyarov 

*Department of Hydrobiology, School of Biology, Lomonosov Moscow State University,  
Leninskie gory 1–12, Moscow, 119234, Russia  
e-mail: macrobenthos@mail.ru*

The article considers the species composition, features of the spatial and trophic structure of the macrobenthos of the Nikolskaya Bay of the White Sea. Nikolskaya Bay belongs to heavily silty lagoonal ecosystems with a predominance of the trophic group of collecting the detritus feeders. The accumulation of a large amount of organic matter in the sediments of the lagoon and its desalination in the spring period contribute to the development of mainly small species of detritophagous, which are more resistant to siltation and desalination, as well as to oxygen deficiency. These processes are especially manifested in the apex region of the bay. 26 species of invertebrates and 9 species of seagrasses and algae were found in the lagoon. Analysis of the obtained data on the species composition, diversity and structure of macrobenthos communities indicate the predominantly estuarine nature of the fauna of the Nikolskaya Bay lagoon ecosystem compared to other lagoons of the White Sea, since it is well protected from sea waves and currents by islands, luds and corgi.

**Keywords:** *lagoonal ecosystems, macrobenthos, species diversity, spatial distribution, trophic structure, White Sea*

**Funding:** The work was carried out within the framework of the program for the development of the Interdisciplinary Scientific and Educational School of the Lomonosov Moscow State University “The future of the planet and global environmental changes.”

## Сведения об авторе

Столяров Андрей Павлович — докт. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-499-939-25-73; e-mail: macrobenthos@mail.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4850-2929>