А.П. Столяров

ЭСТУАРНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ БЕЛОГО МОРЯ

SCIENTIFIC PRESS Ltd
КМК

УДК [574.52:551.468.6](268.46)
ББК 28.082.05+28.082.21(912.2)
С81

Столяров, Андрей Павлович
С81 Эстуарные экосистемы Белого моря. Изд. 2-е, доп. / А. П. Столяров. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2025. – 345 с. – ISBN 978-5-908015-20-2.

В монографии обобщены и проанализированы многолетние данные по структурно-функциональной организации эстуарных сообществ и экосистем Белого моря с учетом основных размерных групп и жизненных форм организмов. Рассматриваются видовая, размерная, пространственная, временная и трофическая структуры эстуарных сообществ и факторы, обусловливающие их устойчивость и изменчивость. Охарактеризованы основные функциональные связи между гидробионтами в различных районах эстуария.
Для гидробиологов, экологов, а также биологов широкого профиля, занимающихся проблемами окружающей среды.

УДК [574.52:551.468.6](268.46)
ББК 28.082.05+28.082.21(912.2)

Рецензенты:
В.В. Хлебович, доктор биологических наук, профессор,
главный научный сотрудник Зоологического института РАН
Ю.Г. Симаков, доктор биологических наук, профессор кафедры биоэкологии
и ихтиологии Московского государственного университета технологий и управления
им. К.Г. Разумовского

ISBN 978-5-908015-20-2

© Столяров А.П., 2025
© ООО «КМК», издание, 2025

Глава 1. Общие представления о структурно-функциональной организации эстуарных экосистем

1.1. Понятие эстуария (эстуарной экосистемы)

В научной литературе наиболее распространенным определением эстуария является определение, сформулированное Притчардом: «Эстуарий – полузамкнутый прибрежный водоем, имеющий свободное сообщение с морем и в пределах которого морская вода в известной степени разбавлена пресной, поступающей вследствие дренажа суши (Pritchard, 1967, p.3), а в расширенной редакции Дэя: «Эстуарий – частично замкнутый прибрежный водоем, постоянно или частично сообщающийся с морем и в пределах которого существует заметное изменение солености воды, вызванное смешением морских и пресных вод, поступающих вследствие дренажа суши (Day et al., 1989). Эти определения в отличие от физико-географических определений: «Эстуарий – это воронкообразный суживающийся к вершине залив, образующийся в результате подтопления низовьев речной долины и преобразованный воздействием речного и приливного факторов» (Щукин, 1980, с.504) или «Эстуарий – это устье реки в виде воронкообразного залива, в котором нельзя отличить границу между рекой и морем» (Лаппо, 1940, с.13) придают первостепенное значение не геоморфологии этих образований, а взаимодействию пресных и морских вод, при котором возникает горизонтальный, а иногда и вертикальный градиент солености (Одум, 1986; Хлебович, 1974, 1986; Сафьянов, 1987, 1996; McLusky, Elliott, 2007; Montagna et al., 2013). Эстуарии в таком понимании могут занимать в зависимости от объема пресного стока, морфологии и степени изолированности бассейна пространство всего моря, или его залива, или только части этого залива. Это может быть открытая, прилегающая к устью реки акватория или полуизолированный внутренний бассейн (бухта, ковш, лагуна), сюда же можно отнести отсеченнную от основного бассейна зарегулированную акваторию. При широком масштабе рассмотрения под это определение подпадают такие моря, как Балтийское, Белое, Азовское, Каспийское, Аральское и т.д.

В пределах эстуарных экосистем, как правило, наблюдается значительный градиент факторов среды (в первую очередь, солености и прозрачности вод, а также характера грунтов и скорости осадконакопления, содержания органического вещества в осадках, pH и Eh среды и др.), обусловливающих соответствующие изменения видовой, пространственной, размерной структуры сообществ живых организмов, а также их функциональных характеристик.

Однако по-прежнему остаются открытыми вопросы о факторах формирования, степени их влияния и устойчивости структуры этих уникальных сообществ, а также выраженности и направленности изменений биоты в соответствующих пространственно-временных масштабах.

1.2. Факторы организации эстуарных сообществ и экосистем

Под сообществом чаще всего понимают группу совместно обитающих видов, приспособленных друг к другу в процессе совместного развития и связанных друг с другом разнообразными отношениями (Бурковский, 1992). В настоящее время сообщество можно понимать как совокупность видовых популяций, обитающих на определенной территории вне зависимости от того, какие факторы объединили виды в сообщество. При таком подходе можно выделять различные типы сообществ, различающиеся по вкладам разных факторов (абиотических и биотических) в формирование их структуры.

Каждое сообщество характеризуется собственным уровнем организованности, определяемым взаимодействием составляющих его элементов. Важнейшими факторами, поддерживающими структуру сообщества, а порой определяющими направление развития, являются разного рода биоценотические взаимоотношения. К основным биотическим факторам, организующим сообщество, относят межвидовые взаимодействия и в первую очередь конкуренцию, хищничество и мутуализм (Федоров, Гильманов, 1980). Конкуренция сильнее выражена у фитофагов и фильтраторов, в меньшей степени – у продуцентов и хищников и минимально – у детритофагов и грунтоедов (Gurevitch et al., 1992). При этом положительные связи могут иметь большее значение, чем конкуренция (Dodds, 1988). В то же время отношения между видами могут меняться на разных этапах формирования сообщества или под действием различных абиотических факторов, оказывающих влияние на исход взаимоотношений между видами, в частности определяя относительные преимущества конкурентов (Drake, 1991). Также большое значение могут иметь периодические (многолетние, сезонные, суточные и др.) и непериодические изменения среды, которые являются одной из причин цикличности в развитии сообществ и достижения ими относительно устойчивого состояния. В данном случае биотоп действует как матрица, на которой создаются сообщества живых организмов (Бурковский, 1992, 2006). Морские сообщества структурируют главным образом гидродинамические процессы и пища (Соколова, 1986; Rosenberg, 1995), а видовое богатство зависит от доступности ресурсов, площади биотопа, размера и зрелости пула видов, откуда идет иммиграция (Cairns, 1971; Southwood, 1996). В неустойчивой среде обитания формируется неустойчивое состояние структуры сообщества (квазиструктуры), где роль факторов среды в его организации повышается, а сила межвидовых взаимодействий снижается. Однако не вполне понятно, какие факторы или комплексы факторов определяют структуру таких образований и насколько такие структуры устойчивы во времени и пространстве.

1.2.1. Гидрологический и солевой режимы эстуарных экосистем, их влияние на структуру сообществ

Соленость – очень важный структурирующий фактор эстуарных сообществ, обуславливающий распределение видов и их комплексов по эстуарию и форми-

рующий соответствующие границы между ними. Поэтому приливные, сезонные, долговременные или непериодические изменения солености воды могут существенно влиять на состав и структуру сообществ эстуариев (Хлебович, 1974, 1989; Boesch, 1977; Marchand, Gascuel, 1988; Day et al., 1989; Долотов и др., 2005; Столяров, Бурковский, 2005, 2009; McLusky et al., 1994, 2007; De Wit, 2011; Bleich et al., 2011; Хлебович, 2012, 2015; Чертопруд и др., 2013; Montagna et al., 2013; Столяров, 2013, 2019; Лабай и др., 2022, 2024). В эстуариях, где перепады солености значительны, именно, соленость является главным фактором, определяющим структуру сообщества макробентоса (Хлебович, 1974, 1989; Grenon,1982; Merilainen, 1984; Jensen et. al., 1985; Мороз и др., 1985, 1986, 1988; Комендантов, 1986; Jones et. al., 1986; Bhat et. al., 1988; Воловник и др., 1990; Аполлов, 1992; De Francesco et al., 2003; Гуков, 2003; Harkantra, Rodrigues, 2004; Филиппенко, 2013; Столяров, 2013, 2019; Хлебович, 2015).

Разные виды живых организмов по-разному реагируют на изменения содержания солей в морской воде. В эстуарных экосистемах можно различать пресноводные виды, живущие в основном в пресной воде, но некоторые из которых могут выдерживать некоторое осолонение до 3–5‰, чисто эстуарные организмы, к которым относятся большинство животных, сходных с морскими, но предпочитающие центральные районы эстуариев (2–5‰ – 16–18‰), морские эвригалинные виды, которые составляют большинство организмов эстуариев и распространены от моря до центральных частей эстуариев, многие из которых исчезают при солености меньше 16–18‰, но некоторые переносят соленость ниже 5‰, стеногалинные морские организмы встречающиеся в мористых районах эстуариев при соленостях не ниже 25‰, в основном мигранты, которые проводят в эстуарии лишь часть своей жизни (Green, 1968; McLusky, 1981; Sconfietti, Marino, 1989; Наумов, Оленев, 1981; Хлебович, 1974, 1989, 2015).

Существует множество классификаций солоноватых водоемов, включающих различные комплексы видов (Remane, 1934; Зернов, 1949; Зенкевич, 1959, 1963, 1977; Мордухай-Болтовской, 1960; Аладин, 1988; Хлебович, 1989; Андреева, Андреев, 2003 и т.д.). Однако при их разработке и анализе фауны нередко обращают внимание на некоторое несоответствие результатов, получаемых при классификации на чисто гидрохимической основе и на основе фаунистического анализа (Старобогатов, Хлебович, 1978). В то время как гидрохимические данные позволяют предложить довольно четкую классификацию (например, Венецианскую, 1958), фауна водоемов с одним и тем же диапазоном солености в одних случаях мало отличается от морской, в других – весьма своеобразна и высоко эндемична. Поэтому классификация солоноватых вод по градациям солености без учета биологических показателей неизбежно будет носить формальный характер.

В большинстве исследований по пространственной структуре эстуарных сообществ указывается, что число видов, обитающих в эстуариях меньше числа видов в море или в пресной воде, взятых отдельно и что видовое разнообразие увеличивается в сторону моря (Hedgpeth, 1967; Kinne, 1971; Хлебович, 1974, 2015; Mc Lusky, 1981; Hansen et al., 1993; Montague et al., 1993 и др.).

В настоящее время наиболее важным барьером между пресноводной и морской фаунами в водах океанического состава считается соленость 5–8‰, где видовой состав фауны претерпевает резкие изменения, а число видов способных существовать по обе стороны границы резко ограничено (Khlebovich, 1968; Kinne, 1971; Хлебович, 1974, 2012, 2015). Именно в этом диапазоне (5–8‰) происходят качественные изменения направления и скорости различных процессов, в том числе осадконакопления, связанные со сменой знака заряда на поверхности взвешенных частиц. Хорогалинная зона (5–8‰) является непроходимым барьером для большинства морских и пресноводных организмов. Именно поэтому она характеризуется минимальным количеством видов (Хлебович, 1974, 2015).

Исследования Виноградова (1986), Хлебовича (1989) доказывают существование еще одного барьера 22-26‰ (на что указывал еще Книпович, 1938), где происходят значительные преобразования физико-химических свойств воды и растворов хлористого натрия, а температура наибольшей плотности становится равной температуре замерзания (24.69‰) (Федоров и др., 2006). Наличие двух универсальных барьерных соленостных зон (альфа (5–8‰) и бета (22–26‰)) позволяет провести деление эстуарных вод на олигогалинные (0.5–5‰), мезогалинные (8–22‰) и эугалинные (> 26‰) (Хлебович, 1989). И, соответственно, каждую водную массу населяет специфическая фауна и флора в соответствии с осморегуляторными возможностями, населяющих их видов. Действие солености может по-разному влиять на разные стадии беспозвоночных животных. Животные более чувствительны к действию критической солености на ранних стадиях своего развития, когда осморегуляторные механизмы недостаточно развиты. Кроме того, следует различать адаптации к умеренным и экстремальным изменениям солености. Первыми реакциями на изменение солености являются поведенческие. Активно плавающие организмы (в основном рыбы) могут покидать при неблагоприятных условиях соответствующий участок эстуария, прикрепленные и сидячие формы бентосных беспозвоночных (например, моллюски, морские желуди) могут прикрывать створки раковины, а роющие животные способны зарываться поглубже в грунт и на какое-то время сохранять постоянство внутренней среды. При этом многие виды обладают способностью к осморегуляции в широких диапазонах солености (Хлебович, 1974; Бергер, 1986; Андреева, Андреев, 2001, 2003). В зависимости от особенностей развития морфофизиологических адаптаций водных организмов к солености ими осваиваются соответствующие водные массы (олигогалинные, мезогалинные, эугалинные), а в некоторых случаях – несколько водных масс.

Несмотря на значительное число публикаций на эту тему полной ясности в этом вопросе не существует. Особенно это относится к приливным эстуарным системам, где соленость воды за приливно-отливной цикл может меняться в широких пределах, значительно превышающих диапазон критической солености. Резкое обеднение фауны в данном случае может быть вызвано не столько колебаниями солености воды, сколько временем воздействия критической солености. Поэтому представляется интересным рассмотреть изменения структу-

ры сообщества (видового состава, разнообразия, общей плотности и биомассы, размерной структуры) в приливных эстуарных системах в сублиторали и на разных участках литорали. Кроме того не до конца ясно, как меняется структура сообществ разных размерных и таксономических групп. Будут ли структурные характеристики сообществ микро-, мейо- и макроорганизмов меняться синхронно или асинхронно, будут ли такие изменения носить разнонаправленный или однонаправленный характер? Все эти вопросы также во многом остаются открытыми.

Данных по распределению микро- и мейобентосных организмов по эстуариям крайне мало, а сравнительного анализа распределений трех размерных групп от макро- до микроорганизмов практически нет. Так, например, для мейобентосных организмов в Экзе (Exe) эстуарии (Англия), было выявлено увеличение их видового разнообразия и плотности (нематод) с понижением солености воды и увеличением зернистости осадка, что было объяснено связью видового богатства организмов с комбинацией минерализации, зернистости, и водного содержания в грунте (Warwick, 1971). Разнообразие гарпактикоидных копепод в эстуариях более низкое, чем нематод, как в региональном, так и локальном масштабах (Van Damme et al., 1980), а их распределение в основном связано с определенными типами сред обитания (Noodt, 1957). Инфузории, населяющие эстуарные районы различаются своим распределением и толерантностью к солености воды. По мере увеличения солености возрастает роль морских эвригалинных и стеногалинных видов и снижается доля пресноводных эвригалинных и солоноватоводных инфузорий (Bick, 1968; Бурковский, 1976; Агамалиев, 1980; Мазей и др., 2001, 2002).

Ввиду отсутствия достаточных данных по структуре сообществ микро-, мейо- и макробентоса остаются открытыми многие аспекты их пространственно-временного распределения; в частности, не совсем ясно какими факторами определяется и регулируется (контролируется) структура и совместное размещение сообществ – кормовой базой, физико-химическими факторами, хищничеством, их комбинацией или другими факторами?

1.2.2. Донные осадки, осадконакопление, количество органического вещества в грунтах и их влияние на распределение гидробионтов

Однако не только соленость воды определяет состав и распределение донных беспозвоночных в эстуариях. Донные осадки (их состав) как биотоп (Junoy и Vietez, 1990) являются одним из важнейших факторов, влияющих на пространственную структуру бентосных животных эстуариев и морей. Как правило, на твердых субстратах преобладает эпифауна, прикрепляющаяся к грунту, а на мягких – инфауна, зарывающаяся в осадки. Выделяют также онфауну, передвигающихся по поверхности грунта. Надо отметить, что со сменой характера грунта меняется не только способ передвижения и обитания животного, но и тип питания: на твердых субстратах преобладают сесто-нофаги (потребители суспензий) и фитофаги (скоблильщики, обгрызатели), а на мягких – детритофаги и грун-

тоеды (Кузнецов, 1976, 1980; Константинов, 1986; Бигон и др., 1989). Чистых фитофагов в эстуариях немного, и практически все они в качестве дополнительного источника энергии используют детрит, а основными хищниками в эстуариях являются рыбы и птицы. Хищных беспозвоночных относительно немного (морские звезды, некоторые полихеты, ракообразные и т.д.). Неподвижные и подвижные сестонофаги улавливают пищевые частицы, взвешенные в тонком придонном и наддонном слое воды и приурочены в основном к жестким осадкам (скалистые, песчаные) в условиях активной или достаточно активной подвижности придонных вод, собирающие детритофаги питаются детритом и микрофлорой с поверхности дна и обычно поселяются в районах замедленных передвижений придонных вод преимущественно на мелкозернистых осадках (алевриты и алеврито – глинистые илы), содержащих намного больше органического вещества, чем в местах распространения предыдущих трофических групп, грунтоеды населяют толщу поверхностного слоя донных осадков и связаны в своем распространении с мелкозернистыми мягкими осадками (Зернов, 1949; Турпаева, 1954; Савилов, 1961; Зенкевич, 1963; Russell, Yonge, 1963; Морошкин, 1966; Нейман, 1969; Кузнецов, 1970 (а,б), 1976, 1980; Кузнецов, Нейман, 1977; Петров, 2004; Нейман,Карпинский, 2013). Пространственное разделение трофических групп бентоса, приуроченных к определенным грунтам и зонам эстуарных экосистем является одним из важнейших аспектов исследований многих зарубежных и отечественных ученых (Maurer et al., 1979; Gambi et al., 1982; Rao, Sarma, 1982; Jaramillo et al., 1984; Dauer et al., 1984; Lopez – Iamar, Mejuto, 1985; Gravina, Somaschini, 1986; Chardy, Clavier, 1988; Gaston et al., 1988, а, б; Фадеев, 1988; Андреева, Андреев, 1990; Brey, 1991; Lastra et al., 1991; Нейман,Карпинский, 2013). В то же время, многие авторы указывают на преобладание в эстуариях эвритопных видов с детритным типом питания (Jaramillo et al., 1984; Gaston, Nasci, 1988; Gaston et al., 1988) и на большую пищевую пластичность донных животных, способных переключаться с одного типа питания на другой (Caspers, 1940; Harley, 1950; Турпаева, 1954; Соколова, 1957; Dales, 1957; Jorgensen, 1966; Newell, 1970; Киселева, 1970; Бубнова, 1972, 1973; Maurer et al., 1979; Кузнецов, 1970, 1980; Gaston et al., 1988). Так Гастон и др. (Gaston et al., 1988) обнаружили, что в верхней части эстуария, где происходят наиболее сильные изменения солености и характера грунта преобладают всего несколько видов, тип питания которых может меняться в зависимости от изменения скорости течения, а Маурер с соавторами (Maurer et al., 1979) показали, что двустворчатые н/с Tellinacea в зависимости от условий могут быть как потребителями донного осадка, так и сестонофагами, а паразитические гастроподы в отсутствие хозяина могут питаться детритом.

В эстуариях отмечается большое разнообразие осадков и непостоянство их свойств и локализации, поэтому распределение организмов и их комплексов по дну эстуария часто носит мозаичный характер и к тому же может меняться во времени. В силу этого представляется особенно важным изучение пространственно-временной динамики эстуарных сообществ, а также распределения трофических групп по эстуарию.

Следует отметить, что многие авторы указывают на преобладание в эстуариях процессов аккумуляции осадочного материала (Сафьянов, 1987; Лисицын, 1974, 1994, 2008). Наивысшие концентрации взвешенных частиц достигаются в верхней части эстуария (иловая пробка) и они выше, чем в реке или в нижней, более мористой его части. Примерно здесь, на границе иловой пробки – немного мористее, располагается органо-минеральная пробка, образующаяся в результате флокуляции (слипания) фульво- и гуминовых кислот, а также диссоциированных солей, что способствует осаждению взвесей (Kulm, Byrne, 1966; Meade, 1972; Сафьянов, 1987; Скибинский, 2001, 2005; Лисицын, 1994, 2008). Постепенно по мере увеличения солености воды содержание тяжелых минеральных фракций в осадках увеличивается и на выходе из эстуария в зоне активной гидродинамики преобладают твердые грунты. Однако не всегда эстуарий заканчивается порогами с сильными течениями и твердыми грунтами, в некоторых случаях в низовьях эстуария образуется озеро или водоем с мягкими осадками и вместо преобладания там фильтраторов мы наблюдаем доминирование собирающих детритофагов. Так, например, описанная смена трофических группировок и изменений биомасс гидробионтов от низких значений в верхнем эстуарном районе с преобладанием детритофагов к более высоким в ее нижних частях с доминированием фильтраторов (мидий, устриц, губок, асцидий и т.д.) характерная для эстуариев Чесапикского залива (Dauer, 1993), Западной Шельды (Wester-schelde), Эмс (Ems), Эльбы (Meire et al., 1991), Джеймс (James) (Schaffner et al., 1987), большинства беломорских эстуариев – реки Черной, Кереть, Лов, Северной Двины, Мезень, Онеги (Бабков, Голиков, 1984; Голиков и др., 1988; Наумов, Федяков, 1993; Бурковский, Столяров, 1995; Столяров, 1994, 2013, 2019; Столяров, Бурковский, 1996, 1998, 2004, 2005; Долотов, Лукашин, 2001; Столяров и др., 2002; Долотов и др., 2005), эстуарии реки Невы (Алимов и др., 1996) и др. не является общим правилом. В эстуариях Васишта-Годавари (Индия), в Жиронде (Франция), в верхней части эстуария преобладали фильтраторы, которые постепенно сменялись детритофагами и грунтоедами по мере удаления от устья эстуария (Bachelet et.al., 1981; Rao et al., 1982). Гастон и Насци (Gaston, Nasci, 1988) показали, что в Калькасье эстуарии (Луизиана) потребители суспензий доминировали в середине эстуария, а поверхностные детритофаги – в нижней части. Причина этого кроется в особенностях гидрологических режимов этих эстуариев и, как следствие, различных распределений грунтов. В отличие от воронкообразных макроприливных эстуариев типа Шельда и Эмс (Schelde и Ems), более низкоприливный эстуарий Калькасье (Calcasieu) формирует озеро, с осадками, содержащими > 70% ила и глины, а, как известно, местообитания мягких осадков с относительно низкими скоростями течений неблагоприятны для жизнедеятельности организмов – сестонофагов (фильтраторов).

Таким образом, и в этом вопросе остаются белые пятна. Какие ассоциации и трофические группы организмов преобладают в эстуариях, в какой последовательности происходит их смена вдоль продольной (а также и поперечной: относительно мареографического уровня) оси эстуария и где преобладает та или

иная трофическая группировка? Все эти вопросы также в значительной степени остаются открытыми.

Другими факторами, способными повлиять на структуру эстуарного прибрежного сообщества являются высота приливов, осушение литорали, неоднородность местообитаний, как результат накапливающихся морских водорослей или воздействия водой, слабо насыщенной кислородом, перекапывание осадка крупными бентосными организмами (Trush, Townsend, 1986; Бурковский, 1992; Kristensen et al., 2012), различные эффекты гипоксии, влияющие на разные виды по-разному (Meire et al. 1991, Dauer et al., 1992), водорослевое покрытие, благоприятствующее подвижным фитофагам и уменьшающее плотность беспозвоночных животных, живущих глубоко в грунте (Everett, 1994), а также присутствие маршевой растительности, формирующей уникальную физическую среду обитания (Junoy, Vietez, 1990; Бурковский, Столяров, 2001; Сергиенко, 2011).

1.3. Пространственно-временная динамика эстуарных сообществ

Представления об организации сообщества не будут полными без описания динамических процессов. Важно учитывать, что наблюдаемые сообщества – это не окончательно сформированные неизменные структуры, а всего лишь варианты в процессе его развития. Сезонные и межгодовые (долговременные) изменения структуры сообщества в эстуариях связаны в основном с сезонными изменениями и межгодовыми колебаниями климата, циклами размножения массовых видов, а также с флуктуациями солености, концентрации кислорода, скорости течения, содержания органических веществ в грунте и некоторыми другими факторами (Мороз и др., 1985; Civils, Knight, 1978; Tourtellotte, Dauer, 1983; Holland, 1985; Holland et. al., 1987; Jaramillo et al., 1985; Franz, Harris, 1988; Marchand et al., 1988; Ambrogi et al., 1990; Guerao et al., 1992; Mees et al., 1993; Moreira et al., 1993; Столяров, Бурковский, 1996). Например, пространственно – временная структура сообщества макробентоса в эстуарии реки Потомак и в Чесапикском заливе определяется главным образом долговременными флуктуациями физико-химических факторов среды, в основном соленостью и концентрацией кислорода в воде; температура и характер грунта имели меньшее значение. Межгодовые различия в плотности популяций видов макробентоса существенны для видов с изменчивой скоростью пополнения популяции (Holland et al., 1987). Межгодовые циклы биоты реки Эбро (Испания) определяются главным образом, годовыми циклами физико-химических параметров среды. Сообщества кутовой части эстуария зависят преимущественно от речного стока, а сообщества устьевой части – от температуры (Guerao et al., 1992). Пространственно-временная структура бентосных сообществ вдоль эстуарного градиента в Западной Шельде оставалась стабильной во все сезоны. Наблюдаемые колебания структуры макробентоса сильно коррелировали с градиентами солености, концентрацией растворенного кислорода и мутностью. В каждый сезон солоноватоводный макробентос характеризуется лишь несколькими ви-

дами, развивающимися в очень большом количестве, а морской – многими видами с ограниченными плотностями (Mees et al., 1993). Причиной изменений структуры бентосного сообщества и колебаний плотности большинства видов в Чесапикском заливе является сезонный цикл пополнения. Виды с планктонной личинкой могли быстро вновь заселять участки эстуария, где плотность беспозвоночных снизилась, но виды, вынашивающие потомство в выводковых камерах, заселяли такие участки гораздо медленнее (Holland, 1985). Большинство видов отвечали на изменения солености, особенно в случаях ее резкого изменения, увеличением или снижением численности в предсказуемых пределах.

Таким образом, изменения пространственно-временной структуры сообщества эстуария зависит от многих факторов, как биотических, так и физико-химических. Однако какие факторы или комплексы факторов являются определяющими в этом процессе, какие изменения могут происходить в структуре сообществ и в каком направлении; как быстро виды способны реагировать на соответствующие изменения факторов также остаются не до конца выясненными.

1.4. Видовое разнообразие эстуарных сообществ

Эстуарии входят в разряд низкообразных экосистем (Sanders, 1969; Kinne, 1971; Grenon, 1982; Jaramillo et al., 1985; Nwadiaro, 1984; Heip, 1988; Хлебович, 1974, 2012, 2015) и представляют собой «физически контролируемые сообщества», где физические условия изменяются в широких пределах и точно непредсказуемы. Организмы при этом обычно испытывают физиологический стресс, что отражается на видовом составе, обилии и разнообразии существующих здесь животных (Sanders, 1969). Другое объяснение этому явлению – это то, что природная среда эстуарных экосистем имеет слишком краткую «историю», поэтому времени для развития большего разнообразия видов недостаточно (Одум, 1986; Сафьянов, 1987; Хлебович, 1974, 2015). В эстуарных экосистемах из-за нестабильности абиотических условий новые виды не имели возможности, а самое главное времени для адаптации к местным условиям. Так, например, в пяти прибрежных лагунах на побережье Тирренского моря вблизи Монте – Чирчео состав макрофауны в основном зависит от интенсивности связи с морем; чем сильнее эта связь, тем большим числом видов характеризуется лагуна (Gravina et al., 1988, 1989, 2020). Несмотря на то, что физические условия в эстуариях часто бывают напряженными, трофические условия здесь настолько благоприятны, что эстуарии характеризуются исключительно высокой плотностью жизни (Зенкевич, 1963; Сафьянов, 1987; Бурковский и др., 2002; Удалов и др., 2004; Столяров, Бурковский, 2005, 2008, 2009; Mees et al., 1993; Столяров, 2019; Лабай и др., 2024).

В то же время не совсем ясно как меняется видовое разнообразие, плотность и биомасса беспозвоночных животных и их комплексов вдоль продольной оси эстуария в литоральных (на верхней, средней и нижней литорали) и сублито-

ральных местообитаниях. Увеличивается ли разнообразие жизни и другие характеристики эстуарного сообщества в сторону моря или возможно это общее правило нарушается в разных горизонтах литорали и сублиторали?

1.5. Функциональная интеграция эстуарных сообществ

Эстуарные экосистемы из-за их относительной мелководности характеризуются интенсивным бенто-пелагическим сцеплением и взаимодействием. Поэтому трофические взаимодействия в пределах мелководной акватории (особенно бентоса) являются очень важными для понимания динамики и функционирования этих систем.

В бентосе можно выделить три основные размерные группы организмов: микро-, мейо- и макробентос, представленные соотвественно одноклеточными организмами (бактерии, микроводоросли и простейшие), мелкими беспозвоночными (нематоды, гарпактикоидными копеподы, остракодовые раки, турбелярии, гастротрихи, киноринхи, личинки крупных беспозвоночных) и более крупными животными (черви, моллюски, ракообразные, насекомые и т.д.). Бактерии и грибы в основном участвуют в процессах минерализации органического вещества (Newell, 1996), простейшие и мелкие беспозвоночные животные потребляют бактерий, прикрепленных к частицам детрита и сам мелкий детрит (Lopez et al., 1977), а крупные беспозвоночные – растительные ткани макрофитов и микроводорослей (планктонных и бентосных), а также детритные частицы разной размерности вместе с микроконсументами и редуцентами (Graca et al., 2000). Детрит рассматривается многими авторами как важнейший источник питания для планктонных и донных фильтраторов и сестонофагов (Petipa, 1978; Fenchel, 1970; Sorokin, 1978). Детритные частицы являются центрами прикрепления и активности микрогетеротрофов (Хайлов, 1971). Биомасса микрогетеротрофов может составлять до 3–5% общего органического вещества детрита и формирует основу его усвояемой части.

1.5.1. Первичные продуценты эстуариев

В эстуарных экосистемах чаще всего основными первичными продуцентами являются макроводоросли (Nienhuis, 1992), морские травы (Charpy-Robaud, Sournia, 1990; Schlesinger, 1991; Hemminga et al., 1991; Бурковский, Столяров, 2001) и микробентосные водоросли (Sullivan, Moncreiff, 1988; Sabbe, 1993), роль фитопланктона в эстуариях снижена из-за их мелководности, повышенной мутности воды, градиента солености, а также по причине смыва части популяции из эстуария в море (Boynton et al., 1982; Kromkamp, Peen, 1995).

Первичная продукция эстуарных экосистем частично потребляется немногочисленными фитофагами, но в большей степени накапливается в экосистеме, в дальнейшем подвергаясь бактериальному окислению и разложению с образованием детритных частиц и их комплексов, которые потребляются многочисленными детритофагами и сестонофагами.

1.5.2. Макробентосные сестонофаги и детритофаги

Макробентосные сестонофаги имеют относительно качественный источник пищи (главным образом фитопланктон, состоящий из планктонных и ресуспензированных бентосных микроводорослей, а также детрит и бактерии), разбавленный в воде (вместе с неорганическими суспендированными твердыми веществами), из которой они могут их сравнительно легко отфильтровать, так как предпочитают районы с достаточно активной гидродинамикой с высокой подвижностью водных масс. Бентосных сестонофагов принято делить на неподвижных и подвижных. К неподвижным сестонофагам относят донных животных, получающих пищу из придонных слоев воды путем фильтрации или пассивного ожидания, а к подвижным – в основном активно фильтрующих самый придонный слой воды и ведущих в различной мере подвижный образ жизни (Савилов, 1961; Кузнецов, 1980; Кусакин и др., 2001). Часть питательных веществ, извлеченных макробентосными сестонофагами из водного потока, включается в их биомассу, а избыточная часть (фекалии и псевдофекалии) оседает на дно, образуя биоосаждения (Кулаковский, 1987; Наумов, 2006). Таким образом, эти организмы принимают активное участие в биологической очистке воды и играют важную роль в осадконакоплении. На потенциальную роль потребителей суспензий в смягчении эффектов эвтрофикации указывают также исследования, проведенные в Чесапикском заливе (Ulanowicz, Tuttle, 1992). В работе Германа (Herman, 1993) была показана важная роль детрита в питании бентосных потребителей суспензий (сестонофагов). Даже если сестонофаги использовали в качестве пищи только небольшое количество доступного детрита это имело серьезные экологические последствия, связанные с устойчивостью их сообщества (Williams, 1982; Crosby et. al. 1989; Cranford, Grant, 1990). Для сестонофагов это было средством выживания в неблагоприятные периоды, позволяя им поддерживать свою биомассу до более благоприятного периода.

Основным источником питания поверхностных макродетритофагов в мелководных эстуарных системах являются детрит и живые микроводоросли поверхностных слоев осадка (Cammen, 1989). Пища детритофагов – обычно низкого качества и захоронена в осадках, которые состоят на 95% и выше из неорганического материала, который не может быть легко отделен от органической компоненты (Kemp, 1990). Органическое вещество захороняется в грунте в результате осаждения и диффузного перемещения (в основном связанного с активностью крупных беспозвоночных животных); оно доступно, в принципе, для всех конкурентов, включая других детритофагов и микробное сообщество. Кроме того, детритофаги живут в осадках с сильными химическими градиентами. В мелководных продуктивных системах, кислород обычно доступен только в верхних нескольких милиметрах осадка и присутствие сульфида в системе может вызвать серьезные физиологические ограничения. Часть недавно захороненного материала может быть использована в качестве прямого источника пищи. Райс и Родс свидетельствуют, что глубоконорные поглотители осадка (грунтоеды) в основном зависят от бактериальной биомассы (Rice, Rhoads, 1989). Однако

плотность бактерий в осадках является слишком низкой для удовлетворения их пищевых потребностей (Lopez, Levinton, 1987; Kemp, 1990). Из этого следует, что неживой детритный материал должен считаться первичным энергетическим источником потребителей осадка. С другой стороны, сама деятельность животных стимулирует процесс разложения трудноразлагаемого органического вещества. Отношения между животными и микробиотой в более глубоких слоях осадка могут быть конкурентными типа хищник-жертва (микробиота обеспечивает существенные пищевые потребности животных), синергическими (животные вентилируют осадок и стимулируют микробный рост и продукцию) и антагонистическими (микробная деятельность, приводящая к уменьшению редокс-потенциала в осадках и к накоплению таких веществ как H_2S, которые являются токсичными для животных) (Kristensen et al., 1992).

Между детритоофагами также могут возникать различные взаимодействия, как положительные, так и отрицательные. Например, прямая конкуренция за пищу. Это было описано для *Macoma balthica* (Kamermans et al., 1992). Среди отдельных групп инфауны, положительная корреляция (взаимное увеличение плотности) наблюдалась между глубоконорными и крупнотрубковыми строителями нор, а отрицательная – между крупнотрубковыми и мелкотрубковыми строителями. Последняя группа видов в основном состояла из «эвригалинных оппортунистов» (Boesch, 1977).

Качество пищи резко уменьшается с увеличением глубины осадка. Однако постоянная коцентрация пищевого источника гарантирует сообществу грунтоедов более выраженную временную устойчивость их структуры. Защита от хищничества в осадке уменьшает необходимость быстрого воспроизводства. Эти особенности способствуют развитию большего размера тела и формированию К-стратегии жизненных циклов (Bridges et al., 1994).

1.5.3. Мейобентос эстуариев

Принято, что мейобентос питается детритом, бактериями и диатомо-выми водорослями, или является хищником других мейобентосных животных (Coull, 1988). Питание в литоральных, сублиторальных или супралиторальных местообитаниях почти неизвестны. Монтагна и Юн (Montagna, Yoon, 1991) обнаружили, что в верхнем кутовом (доминирует речной режим) участке залива Сан Антонио (San Antonio) в 3.5 раза больше гарпактикоидов, пасущихся на бактериях, и в 2.5 раза пасущихся на микроводорослях, чем в более мористой области залива. Это подтверждает гипотезу, что приток нового материала с пресноводным стоком стимулирует скорость пастьбы. Кемп (Kemp, 1990) пришел к заключению, что мейобентосная пастьба может быть основным маршрутом утилизации бентосной бактериальной продукции, особенно когда мейобентос относительно обилен. Адмирал (Admiraal et al., 1983) обнаружил, что только небольшая часть продукции микрофитобентоса преобразовывается в мейбентосную, а Монтагна (Montagna et al., 1983) показал, что мейобентосная пастьба должна находится в равновесии (или около того) с микробной продукцией.

1.5.4. Микробентос эстуариев

Основной группой микробентоса являются инфузории и жгутиконосцы. Между отношением инфузорий к абиотическим факторам и характером питания существует определенная связь. Виды, обитающие преимущественно в слабоаэрированной среде, питаются в основном бактериями, оксифилы – водорослями (Nolland, 1925; Fenchel, 1969; Бурковский, 1984, 1992). Кроме того, в обоих типах сообщества развивается некоторое число хищников и гистофагов. Исследования разных типов сообществ показали, что в большинстве случаев удается выделить 4 основные трофические группы инфузорий – микрофаги (питаются бактериями и детритом), фитофаги, хищники и гистофаги, но, как правило преобладает только одна из двух первых (Faure-Fremie, 1961; Dragesco, 1962; Fenchel, 1969; Hartwig, 1973a; Бурковский и др., 1980; Бурковский, 1984, 1992). Бактериальный тип сообщества широко распространен там, где активно разлагается органическое вещество и развивается богатая микрофлора (в основном в мелководных эстуариях). Водорослевый тип сообщества характерен для пелагиали морских и пресных водоемов и открытых эстуариев, а также для некоторых биотопов, где в массовом количестве развиваются микрофитобентосные водоросли. Также можно наблюдать, что верхние слои грунта населены преимущественно фитофагами, тогда как нижние – бактериофагами (Fenchel, Rhiedle, 1970). Однако надо отметить, что в основе трофической структуры инфузорий лежит более тонкая пищевая специализация, ориентированная на имеющиеся ресурсы, а большинство видов способны переключаться с одного вида корма на другой.

Инфузории – гетеротрофные метатрофные организмы. В качестве источника энергии они используют органические соединения разной степени сложности: от низкомолекулярных жирных кислот до сахаров и более сложных углеводов. Все они могут быть использованы непосредственно инфузориями через клеточную мембрану путем пиноцитоза и фагоцитоза вместе с оформленным органическим веществом или мельчайшими органическими частицами, которые могут входить в состав взвешенного и растворенного органического вещества (Хайлов, 1971; Бурковский, 1992, 2006). Многие инфузории потребляют живые и мертвые ткани растений и животных и занимают промежуточное положение между поглощением РОВ, седиментацией (фильтрация), хищничеством и паразитизмом. Кроме того, все гистофаги охотно поедают простейших и водорослей (Бурковский, 1992).

Добычей охотников могут стать простейшие и диатомовые водоросли и даже грибы и бактерии, попадающими вместе с частицами детрита или с другой пищей. Седиментаторы наряду с бактериями и грибами отлавливают мелкие водоросли и зоомастигины. Однако большая часть всеядных и плотоядных инфузорий потребляют наряду с мелкими жгутиковыми более крупных инфузорий.

Таким образом, инфузории в основном питаются бактериями, детритом, растворенным органическим веществом, микроводорослями (в основном диатомовыми) и служат пищей для более крупных гетеротрофных организмов – мейо-

бентоса (в основном нематоды и гарпактикоиды) и некоторых представителей макробеноса (например, гидробии, молодь пескожила и др.).

Биология морских и пресноводных жгутиконосцев изучена существенно меньше (Fenchel, 1969; Тихоненков, Мазей, 2006 и др.)

Изучение функциональных связей между группами гидробионтов разных трофических уровней, а также разными частями эстуарной экосистемы (за счет поступления избыточной энергии от энергетически богатых районов с высокой первичной продукцией к энергетически бедным) по-прежнему остаются актуальными и во многом открытыми вопросами, требующими дальнейших исследований. Какие процессы преобладают в эстуариях – гетеротрофные или автотрофные, существует ли баланс между этими процессами, как меняется трофическая структура и функциональные связи между гидробионтами в различных районах эстуария, каково направление (или направления) потока (потоков) энергии в эстуарии (если он (они) есть)? Все эти вопросы по-прежнему являются актуальными и представляют серьезный научный интерес и будут рассмотрены в данной работе.

Глава 2. Объект, материалы и методы исследований

2.1. Объект исследования

В качестве объекта исследования были выбраны эстуарные экосистемы Белого моря с характерными сообществами трех основных размерно экологических групп: микро-, мейо- и макроорганизмов. Наибольшее внимание было сосредоточено на макробентосных сообществах, являющихся важным компонентом мелководных прибрежных эстуарных экосистем.

2.2. Исходные данные и районы исследования

2.2.1. Исходные данные

Исследования бентосных сообществ (микро-, мейо- и макробентос) проводились в основном в районе Чернореченской губы, расположенной в Кандалакшском заливе Белого моря. Чернореченская губа включает в себя значительное разнообразие эстуарных систем – от микроэстуариев мелких ручьев, небольших литоральных ванн до типичных макроэстуариев с значительным градиентом солености (0–24‰) и мезоэстуариев с менее сильными и резкими изменениями солености (5–8 – 22‰) и имеющих большую связь с основным бассейном Белого моря. Она вкючает в себя все основные структурно-функциональные единицы беломорских эстуарных экосистем – соленый марш с преобладающими макрофитами, мидиевую банку с доминированием фильтраторов *Mytilus edulis*, участки повышенных концентраций органических веществ – няши или накопители (аккумуляторы) органики, зоны с различными солевыми режимами (различной степени опресненности), сублиторальные и литоральные местообитания.

Эстуарий реки Черной – типичный эстуарий с значительным градиетом солености. Губа Грязная, Лапшагина губа, губа Ермолинская, губа Никольская, лагуны кутовой области губы Кислой и Зеленого мыса – пример мезоэстуариев с менее выраженным градиентом солености. Приливные ручьи, литоральные ванны подпадают под определение микроэстуариев и характеризуются неустойчивым солевым режимом.

Исследованные эстуарные экосистемы весьма детально изучены (35 лет исследований, начиная с 1985 г.) как в пространстве (эстуарий реки Черной, губа Грязная, Лапшагина губа, губа Ермолинская, губа Никольская, лагуны кутовой области Кислой губы, литоральные ручьи, крики и т.д.), так и во времени (в течение летних сезонов, начиная с мая и заканчивая сентябрем, а также – ряда лет). Общий объем использованного материала около 900 проб макробентоса, 250 мейобентоса и 100 микробентоса. В работе также использован материал, полученный автором совместно с И.В. Бурковским и А.А. Удаловым по личинкам беспозвоночных животных и мейобентосу (1994-1998 гг.), с И.В. Бурковским и

Содержание

Введение 3
Глава 1. Общие представления о структурно-функциональной организации эстуарных экосистем 5
1.1. Понятие эстуария (эстуарной экосистемы)....5
1.2. Факторы организации эстуарных сообществ и экосистем....6
1.2.1. Гидрологический и солевой режимы эстуарных экосистем, их влияние на структуру сообществ 6
1.2.2. Донные осадки, осадконакопление, количество органического вещества в грунтах и их влияние на распределение гидробионтов....9
1.3. Пространственно-временная динамика эстуарных сообществ....12
1.4. Видовое разнообразие эстуарных сообществ....13
1.5. Функциональная интеграция эстуарных сообществ....14
1.5.1. Первичные продуценты эстуариев....14
1.5.2. Макробентосные сестонофаги и детритофаги....15
1.5.3. Мейобентос эстуариев....16
1.5.4. Микробентос эстуариев....17
Глава 2. Объект, материалы и методы исследований 19
2.1. Объект исследования....19
2.2. Исходные данные и районы исследования 19
2.2.1. Исходные данные....19
2.2.2. Районы исследований....20
2.3. Методы сбора и анализа данных....28
2.3.1. Отбор проб и камеральная обработка....28
2.3.2. Математические методы нализа данных 33
Глава 3. Структурная организация эстуарных сообществ 37
3.1. Видовая и пространственная организация биоты....38
3.1.1. Уровень макробентоса....38
3.1.1.1. Видовой состав, разнообразие и пространственная структура сообщества 38
3.1.1.1.1. Сублиторальные сообщества....38
3.1.1.1.1.1. Интегральные показатели структуры сообщества (горизонтальная проекция)....38
3.1.1.1.1.2. Сходство и различие локальных сообществ (станций) 40
3.1.1.1.1.3. Интеграция видов в сообществе....41
3.1.1.1.2. Литоральные сообщества....44
3.1.1.1.2.1. Видовой состав и разнообразие сообщества литорали 45
3.1.1.1.2.2. Продольный градиент структуры сообщества (по мере увеличения солености воды)....45
3.1.1.1.2.3. Вертикальный градиент структуры сообщества (относительно мареографического уровня)....46
3.1.1.1.2.4. Сходство и различие локальных сообществ (станций) 48
3.1.1.1.2.5. Интеграция видов в сообществе 49
3.1.1.1.3. Сравнительный анализ структуры литорального и сублиторального сообществ 50
3.1.1.2. Размерная структура сообщества макрозообентоса 52
3.1.1.3. Отдельные относительно самостоятельные структуры эстуария....55
3.1.1.3.1. Мидиевые банки 55
3.1.1.3.1.1. Видовой состав, разнообразие и структура сообщества мидиевой банки....56
3.1.1.3.1.2. Сходство и различие локальных сообществ (станций) 58
3.1.1.3.1.3. Интеграция видов в сообществе 58
3.1.1.3.1.4. Особенности сообществ различных биотопов и их характерные черты 59
3.1.1.3.1.5. Размерная структура сообщества макробентоса мидиевой банки 61
3.1.1.3.2. Соленые марши....64
3.1.1.3.2.1. Видовой состав и разнообразие сообщества 66
3.1.1.3.2.2. Интегральные показатели структуры сообщества 66

3.1.1.3.2.3. Сходство и различие локальных сообществ (станций) 67
3.1.1.3.2.4. Интеграция видов в сообществе 68
3.1.1.3.2.5. Роль факторов среды в формировании структуры сообщества 69
3.1.2. Уровень мейобентоса 72
3.1.2.1. Видовой состав и разнообразие сообщества 72
3.1.2.2. Интегральные характеристики сообщества 74
3.1.2.3. Сходство и различие локальных сообществ (станций) 76
3.1.2.4. Интеграция видов в сообществе 76
3.1.2.5. Размерная структура сообщества мейобентоса 78
3.1.3. Уровень микробентоса 80
3.1.3.1. Краткая характеристика биотопа 80
3.1.3.2. Видовой состав и распределение сообщества инфузорий 81
3.1.3.3. Интегральные характеристики структуры сообщества 82
3.1.3.4. Сходство локальных сообществ (станций) 82
3.1.3.5. Интеграция видов в сообществе 83
3.1.3.6. Размерная структура сообщества 83
3.1.4. Сравнительный анализ структуры сообществ микро-, мейо-, и макробентоса 86
3.1.4.1. Мейо- и макробентос 86
3.1.4.2. Микро- и макробентос 89
3.1.4.3. Микрозоо- и микрофитобентос 89
3.1.4.4. Общее распределение микро-, мейо- и макробентоса 91
3.2. Пространственно-временные изменения структуры сообщества 93
3.2.1. Сезонные изменения структуры сообщества 93
3.2.1.1. Сублиторальные сообщества 93
3.2.1.1.1. Видовой состав и разнообразие сообщества 93
3.2.1.1.2. Интегральные показатели структуры сообщества 94
3.2.1.1.3. Сходство и различие локальных сообществ (станций) 95
3.2.1.1.4. Интеграция видов в сообществе 96
3.2.1.2. Литоральные сообщества. 98
3.2.1.2.1 Видовой состав, разнообразие и структура сообщества 98
3.2.1.2.2. Сходство и различие локальных сообществ (станций) 99
3.2.1.2.3. Интеграция видов в сообществе 100
3.2.2. Многолетние (межгодовые) изменения структуры сообщества 101
3.2.2.1. Межгодовые изменения видового разнообразия и струтуры сообщества 101
3.2.2.2. Межгодовые изменения пространственной структуры макробентоса 102
3.2.2.3. Многолетняя динамика интеграции видов в сообществе 103
3.2.2.4. Роль факторов среды в определении структуры сообщества 104
3.3. Жизненные циклы и стратегии, формирование структуры сообщества эстуария 106
3.3.1. Видовой состав и типы развития донных беспозвоночных 107
3.3.2. Нерест донных беспозвоночных 108
3.3.3. Время развития личинок 109
3.3.4. Размеры и рост личинок 110
3.3.5. Оседание планктонных личинок 110
3.3.6. Смертность личинок 112
3.3.7. Ассимиляция личинок во взрослое сообщество макрозообентоса 114
3.4. Функциональная организация эстуарных экосистем 117
3.4.1. Трофические группы и их распределение по эстуарию 117
3.4.1.1. Сублиторальное сообщество 118
3.4.1.2. Литоральное сообщество 119
3.4.2. Продукция и потоки энергии в экосистеме эстуария 122
3.4.3. Основные и зависимые (донорские и реципиентные) подсистемы эстуария 126
3.4.4. Типы питания и пищевые сети 129
3.4.5. Эксперименты по искусственному увеличению плотности *Macoma balthica* L. (пищевые ресурсы эстуарной экосистемы) 132
3.4.5.1. Изменение структуры популяции *M.balthica* при повышении ее плотности 132

3.4.5.2. Влияние повышенной плотности *Macoma balthica* на структуру сообщества макробентоса 136
3.4.6. Структура бентосного сообщества при разных условиях осадконакопления 138
3.4.6.1. Изменения ABC-индексов в эстуарии р. Черной 139
Общее заключение 140

Глава 4. Сравнительный анализ эстуарных экосистем, их разнообразие и значение 142
4.1. Классификация и типы эстуарных экосистем 142
4.2. Разнообразие и пространственная структура эстуарных экосистем 144
4.2.1. Эстуарий Лапшагиной губы 144
4.2.1.1. Абиотические факторы и краткая характеристика района исследования 144
4.2.1.2. Видовой состав и разнообразие сообщества макробентоса 145
4.2.1.3. Сходство и различие локальных сообществ (станций) 147
4.2.1.4. Интеграция видов в сообществе макробентоса 148
4.2.1.5. Размерная структура макрозообентоса 149
4.2.1.6. Структура сообщества мейобентоса 150
4.2.1.7. Анализ пространственной и размерной структуры мейобентоса 152
4.2.2. Губа Грязная 154
4.2.2.1. Абиотические условия 155
4.2.2.2. Видовой состав и разнообразие сообщества 155
4.2.2.3. Интегральные показатели структуры сообщества 156
4.2.2.4. Изменение пространственной структуры сообщества 157
4.2.2.5. Интеграция видов и размерная структура сообщества 158
4.2.2.6. Структура и распределение сообщества мейобентоса 159
4.2.2.7. Сходство локальных сообществ мейобентоса (станций) 159
4.2.2.8. Интеграция видов и размерная структура мейобентоса 160
4.2.3. Ручей губы Грязной 162
4.2.3.1. Абиотические условия 163
4.2.3.2. Видовой состав и распределение 163
4.2.3.3. Сходство станций 165
4.2.4. Ермолинская губа 167
4.2.4.1. Видовой состав, разнообразие и структура сообщества 167
4.2.4.2. Пространственная структура сообществ (сходство станций) 168
4.2.4.3. Трофическая структура сообщества макробентоса 169
4.2.4.4. Обсуждение и сравнение с предыдущими данными (1957, 1962 и 1965 гг.) 170
4.2.5. Лагуна кутовой области Кислой губы (на выходе) 174
4.2.5.1. Видовой состав, разнообразие и общие показатели структуры сообщества 175
4.2.5.2. Пространственная структура сообщества (сходство станций) 176
4.2.5.3. Трофическая структура сообщества 177
4.2.6. Никольская губа 179
4.2.6.1. Видовой состав и общие показатели структуры сообщества 180
4.2.6.2. Пространственная структура сообщества (сходство станций) 181
4.2.6.3. Трофическая структура сообщества 182
4.2.7. Лагуна Зеленого мыса 185
4.2.7.1. Видовой состав и общие показатели структуры сообщества *185*
4.2.7.2. Пространственная структура сообщества (сходство станций) 186
4.2.7.3. Трофическая структура сообщества 187
4.2.8. Особенности видовой, пространственной и трофической структуры макробентоса лагунных экосистем 188
4.2.8.1. Видовой состав и общие показатели структуры сообщества *189*
4.2.8.2. Пространственная структура сообществ макробентоса (сходство станций). 191
4.2.8.3. Интеграция видов в сообществе макробентоса 191
4.2.8.4. Трофическая структура сообщества 192

Список литературы 205

Приложения (таблицы, графики, схемы) 222