

УДК 551.465

## ВЛИЯНИЕ ГРАДИЕНТА СОЛЕННОСТИ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЙОБЕНТОСА В ЭСТУАРИИ Р. ЧЕРНОЙ (БЕЛОЕ МОРЕ)

© 2005 г. А. А. Удалов<sup>1</sup>, В. О. Мокиевский<sup>1</sup>, Е. С. Чертопруд<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Поступила в редакцию 29.03.2004 г., после доработки 30.11.2004 г.

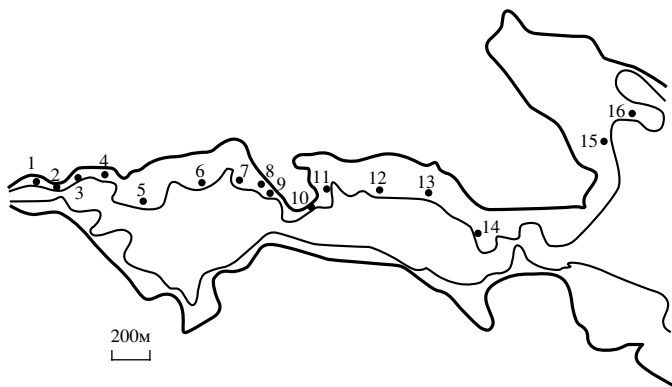
Количественное распределение мейобентоса изучено на 16 станциях в эстуарии реки Черная (Кандалакшский залив, Белое море) в диапазоне солёности от 0 до 20‰. Общая плотность мейобентоса варьирует от 167 до 2356 экз/10 см<sup>2</sup>. По мере опреснения происходит изменение таксономической структуры мейобентоса: в мористой части доминируют нематоды (в среднем 85% от общей численности мейобентоса); при солёности ниже 10‰ доля нематод снижается до 50%, параллельно возрастает доля остракод (до 45% численности и 76% биомассы мейобентоса). Показано, что для нематод ведущим фактором в распределении плотности является тип грунта. Их плотность выше на илистых грунтах, чем на песчаных; отрицательное влияние опреснения проявляется только при значениях солёности ниже 3‰. Плотность остракод достоверно отрицательно связана с солёностью и не зависит от других измеренных факторов. Плотность гарпактицид достоверно положительно связана с солёностью и содержанием илистой фракции. Сравнение с данными из ряда европейских эстуариев показывает общую картину распределения плотности основных групп мейобентоса. В диапазоне от 30 до 3–5–7‰ связь плотности нематод и гарпактицид с солёностью отсутствует, а распределение контролируется рядом других факторов, зависящих от конкретного эстуария. При дальнейшем понижении солёности плотность нематод и гарпактицид существенно падает. Обсуждаются возможные причины данного явления.

Несмотря на интенсивное изучение распределения мейобентоса в различных пространственных масштабах [5] и большое внимание, которое уделяется изучению различных аспектов функционирования эстуарных экосистем [24], данных по качественному и количественному составу мейобентоса эстуариев накоплено крайне мало. Среди достаточно полно изученных в этом отношении европейских эстуариев можно отметить эстуарии Эмса, Восточной Шельды, Эльбы, Жиронды [19; 32–35], Тэймара [18], Форты [29], Экса [36]. Что касается эстуариев северных рек, то здесь информация о мейобентосе практически отсутствует, за исключением фрагментарных описаний [25]. Это тем более печально, что часто мейобентос является ведущим компонентом в трансформации органического вещества и энергии опресненных экосистем [23], где доля организмов макробентоса в суммарной биомассе бентосного сообщества существенно снижена [21; 26].

Солёностный режим является одним из ключевых факторов, определяющих все важнейшие характеристики эстуарных сообществ. Если изменение видового состава закономерно следует градиенту солёности (смена морской фауны на пресноводную), то влияние солёности на изменение интегральных характеристик сообщества (плотность, биомассу, разнообразие и видовую структуру) менее очевидно, а каждая размерная группа

реагирует на изменения солёности в разных пространственно-временных масштабах. Высокая степень пространственной гетерогенности, характерная для мейобентоса, крайне затрудняет оценку влияния градиента солёности на фоне действия других факторов, среди которых основными являются гранулометрический состав и обилие органического вещества в грунте. В этих условиях выявление трендов, связанных с солёностью, требует либо существенного увеличения числа станций, либо как можно более высокого сходства изучаемых станций по всем параметрам (исключая солёность), что в условиях эстуариев (где уменьшению солёности могут сопутствовать определенные эвтрофикация и заиление) часто недостижимо. Однако, большинство исследований мейобентоса эстуариев проведено на малом числе станций, от трех до пяти [20; 33; 37], часто расположенных в узком диапазоне солёности: например, 27–31‰ для эстуария Блиса [20] и 25–29‰ для эстуария Соммы [33]. При этом сравниваемые участки нередко различались составом грунта и целым рядом других дополнительных параметров. [34; 36].

Большинство авторов, описывающих изменения характеристик мейобентоса по градиенту солёности, имеет дело с разнообразием и видовой структурой отдельных групп, чаще всего нематод [17; 19; 20; 22; 31; 36]. При этом анализ количественного распределения мейобентоса в перечисленных



**Рис. 1.** Схема расположения станций в эстуарии р. Черная.

работам отсутствует. Такая недостаточность и разнородность данных приводит к невозможности выявления ведущих факторов организации мейобентосного сообщества. Вероятно, именно поэтому во многих работах, выполненных на мейобентосе, показано отсутствие каких-либо направленных изменений интегральных характеристик сообщества, связанных с градиентом солености [18; 37].

Цель данной работы – изучение изменений интегральных характеристик, видовой и размерной структуры мейобентоса вдоль градиента солености (от 0 до 20‰) в эстуарии реки Черной (Белое море) и выявление ведущих факторов организации мейобентосного сообщества. В данной статье обсуждается количественное распределение мейобентоса в эстуарии и его зависимость от солености и типа грунта.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

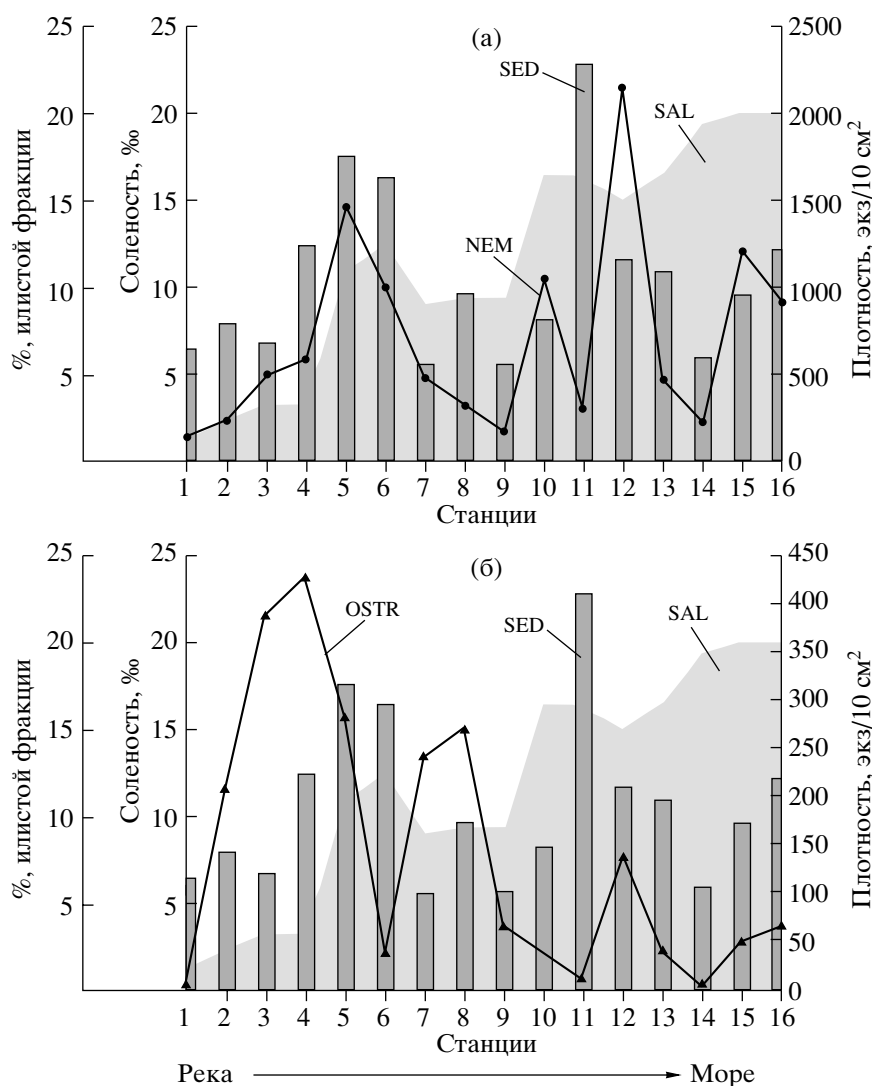
Исследование было проведено в середине июня 2000 года в эстуарии реки Черной (67° с. ш., 35° в. д.) в Кандалакшском заливе Белого моря (рис. 1). Это небольшой (около 3 км длиной) приливный эстуарий, представляющий собой систему трех сообщающихся водоемов с соленостью от 0 до 21‰. Несмотря на то, что соленость в каждой конкретной точке существенно меняется в зависимости от сезона и фазы приливо-отливного цикла, эти изменения из-за довольно простой морфометрии эстуария синхронны на всем его протяжении. Такая синхронность определяет наличие выраженного продольного градиента солености. С конца ноября по конец мая эстуарий покрыт льдом. В результате его таяния и увеличения речного стока в конце мая соленость опускается до минимальных значений 8–10‰ в мористой части (ст. 15–16) и 0–1‰ в опресненной части (ст. 1–10). Затем в течение лета соленость возрастает до 19–21‰ в мористой части (ст. 15–16) и до 5–7‰ в опресненной (ст. 4–5). Ширина литоральной зоны

меняется от нескольких сотен метров в мористой до 0.5 м в опресненной зоне эстуария. Другие факторы распределены более мозаично. Грунты крайне разнообразны: от крупного песка до вязких илов. Макро- и микробентос эстуария подробно описаны ранее [4; 8].

Мейобентос изучали на 16 станциях, расположенных на нижнем горизонте литорали. На каждой станции было отобрано 5 проб под площадью 2 см<sup>2</sup> на глубину 5 см. Материал фиксировался 4% формалином. Выделение организмов из грунта производили по стандартной методике с использованием сита 40 мкм. 100 особей каждой группы (либо все особи, если в пробе их было меньше) были измерены для определения индивидуальной биомассы. Биомассу мейобентоса пересчитывали исходя из объема с использованием показателя плотности равного 1.13 [38]. Объем гарпактицид и остракод определяли по номограммам с учетом длины и формы тела [13], объем нематод оценивали по формуле Андраши [15]. Фораминиферы в пробах не учитывались.

Параллельно со сбором материала измеряли соленость омывающей станцию воды на малой и полной воде, а также соленость поверхностного слоя грунта на малой воде с помощью портативных кондуктометров DIST 2 “Hanna Inst.” Помимо этого был проведен анализ содержания органического вещества в грунте и гранулометрического состава осадка.

С целью выявления ведущих факторов в распределении мейобентоса и его основных групп был использован регрессионный анализ. В качестве переменной, характеризующей соленость, для анализа была выбрана средняя суточная соленость (SAL), оцениваемая как средняя между соленостью грунта на отливе и соленостью воды над станцией на приливе. В качестве показателя, характеризующего тип грунта, мы пытались использовать как средний диаметр частиц, так и процентное содержание различных фракций, но в конечном итоге остановились на процентном содержании мелкой фракции с диаметром частиц 10–100 мкм (SED). Этот показатель оказался наиболее сильно связан с плотностью всех групп мейобентоса. Также в анализ было включено процентное содержание органического вещества в грунте (CORG). Таким образом, для анализа были выбраны три переменные, описывающие условия среды (SAL, SED и CORG) и 8 переменных, описывающих сообщества мейобентоса. Такими переменными являются общая плотность и суммарная биомасса мейобентоса (MEIO), а также плотность и биомасса основных групп мейобентоса: нематод (NEM), остракод (OSTR), гарпактицид (HARP).



**Рис. 2.** Изменение: (а) – плотности нематод; (б) – плотности остракод; (в) – плотности гарпактицид; (г) – общей биомассы мейобентоса на фоне изменения основных параметров среды – солености (SAL, заштрихованная область) и процента илистой фракции (SED, гистограмма) – по градиенту река-море в эстуарии р. Черная.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая плотность мейобентоса в эстуарии реки Черная варьирует от 167 до 2356 экз/10 см<sup>2</sup> (без фораминифер). Ведущей по плотности группой практически на всех станциях оказываются нематоды (139–2156 экз/10 см<sup>2</sup>, рис. 2а). В морской части и вплоть до зоны с соленостью около 10 ‰ они составляют от 69 до 92% (в среднем – 85%) численности мейобентоса. Далее, с уменьшением солености доля нематод снижается до 50–55%, параллельно возрастает доля остракод (40–45% численности). Плотность остракод (рис. 2б) наиболее сильно связана с градиентом солености. При солености 3–7 ‰ они начинают доминировать по биомассе, составляя в среднем 76% биомассы мейобентоса (при плотности 280–430 экз/10 см<sup>2</sup>). Гарпактикоидные копеподы (рис. 2в) более

обильны в морской части (18–113 экз/10 см<sup>2</sup>), чем в опресненной (10–31 экз/10 см<sup>2</sup>), и занимают третье место по обилию. Таким образом, по мере опреснения происходит изменение структуры мейобентоса на уровне основных групп с нематодной на остракодно-нематодную, причем граница между этими двумя типами проходит в районе 10 ‰.

Чтобы оценить влияние солености и типа грунта на плотность и биомассу мейобентоса и его основных групп, мы протестировали следующую модель:  $N = a + bSAL + cSED + dSED^2 + eCORG$ , где  $N$  – плотность (или биомасса) организмов и  $a$ – $e$  – коэффициенты регрессии. Включение в модель квадратичного члена позволило оценить возможную нелинейность влияния типа грунта на плотность мейобентоса.

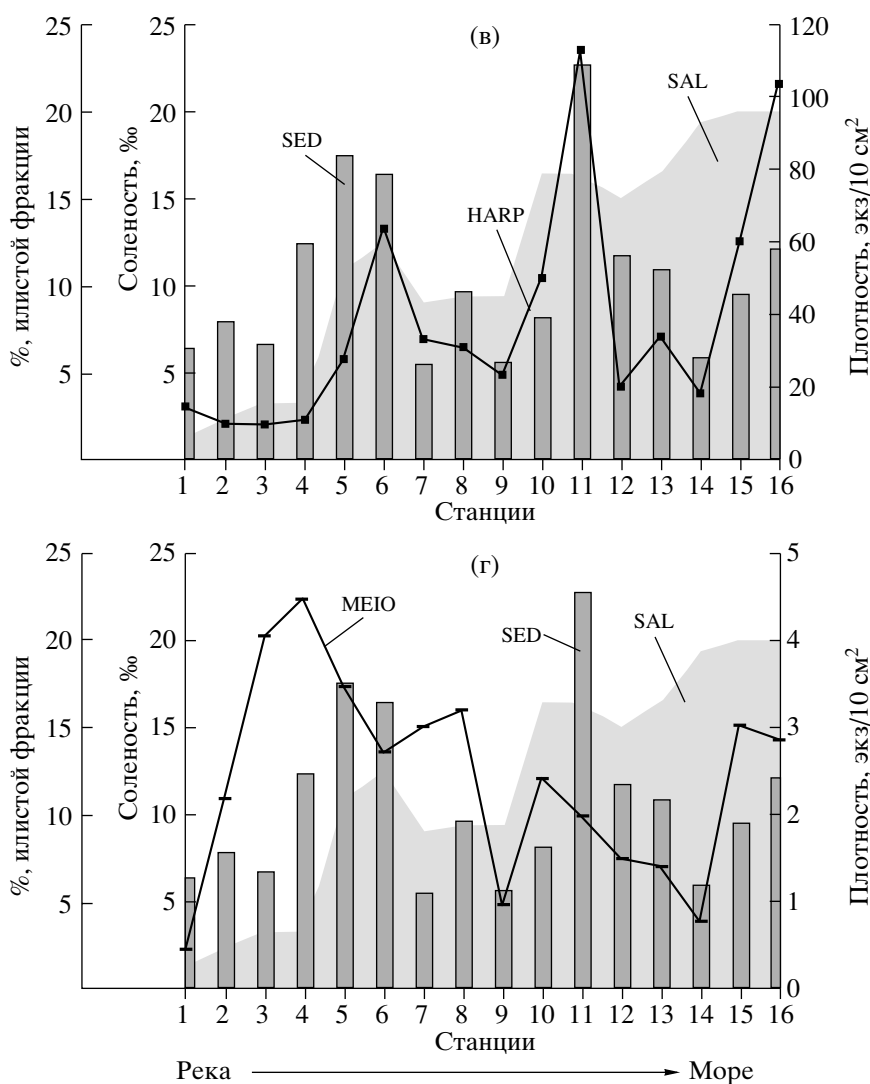
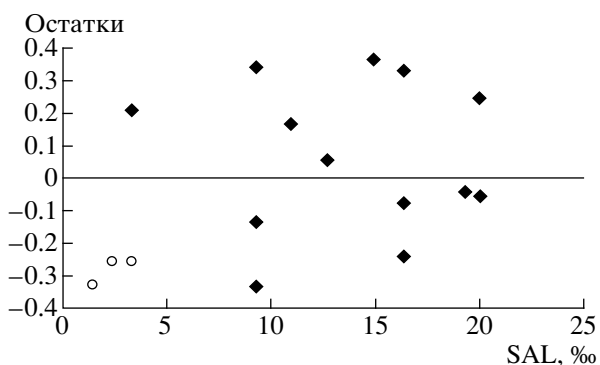


Рис. 2. (Окончание).

Для нематод ведущим фактором в распределении плотности является тип грунта (таблица). Плотность нематод наиболее высока на грунтах с высо-

Рис. 3. Зависимость регрессионных остатков  $\lg NEM$  (после удаления эффектов SED и CORG) от солености.

ким содержанием илистой фракции (10–100 мкм), нежели на песках, независимо от солености (рис. 2а). Тем не менее, после вычета эффектов типа грунта и содержания органического вещества, анализ остатков показал некоторое снижение плотности нематод в диапазоне от 3–5 до 0 ‰, при больших значениях солености ее влияние не обнаруживается (рис. 3).

Напротив, плотность остракод достоверно отрицательно связана с соленостью и практически не зависит от других измеренных факторов (таблица). Плотность гарпактикоидных копепод достоверно положительно связана с соленостью и содержанием мелкопесчаной фракции (таблица).

Поскольку общая плотность мейобентоса большей частью определяется обилием нематод, то зависимость ее от солености не выявляется. Общая биомасса мейобентоса не связана достоверно со всеми учтенными параметрами. Это про-

Результаты регрессионного анализа связей плотности основных групп мейобентоса с факторами среды

Переменные	Факторы	Коэфф	SE	p	R <sup>2</sup>
logNEM	SAL	0.017	0.012	0.175	0.530
	CORG	0.004	0.069	0.960	
	SED	0.224	0.076	0.013*	
	SED*SED	-0.008	0.003	0.018*	
OSTR	SAL	-16.49	4.87	0.006*	0.539
	CORG	-36.98	28.92	0.227	
	SED	61.54	32.07	0.081	
	SED*SED	2.097	1.160	0.098	
HARP	SAL	2.369	0.934	0.026*	0.657
	CORG	-1.956	5.340	0.721	
	SED	3.322	1.269	0.022*	

Примечание. SE – стандартная ошибка, p – уровень значимости.

\* Факторы, влияние которых достоверно.

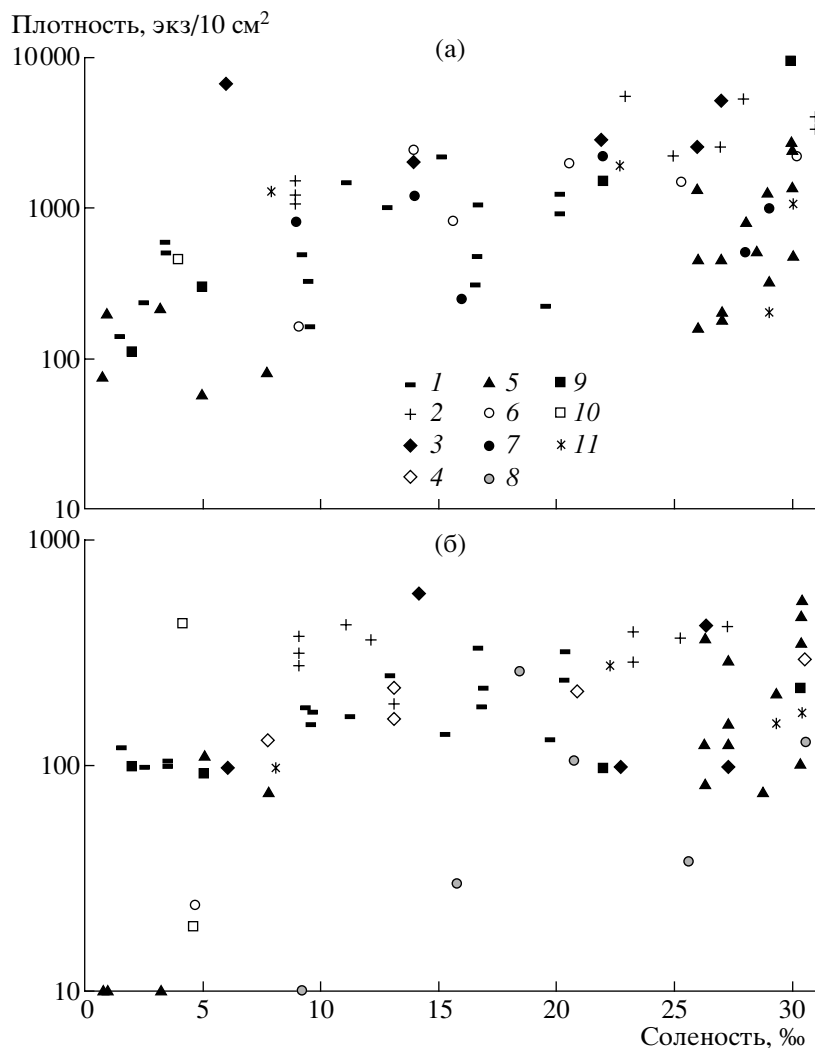
исходит из-за того, что в мористой и опресненной частях эстуария она определяется доминированием разных групп с различными средовыми предпочтениями. В среднем по эстуарию биомасса мейобентоса варьирует от 0.46 до 4.50 мг сырого веса/10 см<sup>2</sup>, при этом ее минимальные значения отмечаются на крупных песках в мористой части (определяется низкой биомассой нематод). В опресненной части снижение биомассы нематод компенсируется высокой биомассой остракод и общая биомасса мейобентоса снижается только на практически пресноводных станциях 1–2 (рис. 2г). Средняя индивидуальная биомасса особей как всего мейобентоса, так и его основных групп также не показывает достоверной связи с рассматриваемыми параметрами.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже говорилось выше, несмотря на большое количество работ, посвященных мейобентосу эстуариев, сведения о влиянии градиента солености на количественные показатели мейобентоса и его отдельных групп достаточно фрагментарны. Имеются указания как на существенное увеличение плотности и биомассы мейобентоса в опресненных водах [23], так и на противоположную тенденцию – уменьшение данных показателей вслед за уменьшением солености [33]. Формирование сообществ бентоса в приливных и бесприливных эстуариях существенно различается [16] – в последних существование морских организмов происходит при более низких значениях солености. Так, в Балтийском море *Macoma balthica* обитает при солености 3‰ [26] тогда как в приливном эстуарии р. Черной она обильна до 10‰, а в

эстуарии Темзы редко заходит дальше зоны с соленостью 20‰ [16]. В приливных эстуариях с меняющейся соленостью уровень стрессового воздействия на организмы оказывается существенно выше [21].

Фокусируя внимание на приливных эстуариях, выясняется, что работ, в которых подробно рассмотрено количественное распределение мейобентоса по градиенту солености, крайне мало. Из пяти эстуариев, описанных в работе Соетаерт с соавторами [33], только в эстуарии Жиронды изучена олигогалинная часть (1–5 ‰) и только для него показана картина уменьшения общей плотности мейобентоса с уменьшением солености (с 11000 экз/10 см<sup>2</sup> в океанической до 100–300 экз/10 см<sup>2</sup> в верхней олигогалинной части). Тем не менее, Сантос с соавторами [32] указывают для верхней части эстуария Жиронды среднегодовую плотность мейобентоса 1055 экз/10 см<sup>2</sup> (при размахе колебаний от 200 до 2400 экз/10 см<sup>2</sup>), что сопоставимо с данными Соетаерт [33] из средней части эстуария с соленостью 22 ‰. Для эстуариев Эмса, Тежу и Западной Шельды не наблюдается никакой связи общей плотности мейобентоса с соленостью в диапазоне от 6 до 30 ‰, в эстуарии же Соммы исследованный диапазон солености очень узок (25–30‰). Плотность нематод в указанных случаях ведет себя сходным образом (рис. 4а). Необходимо добавить, что количество станций (3–6 на эстуарий) крайне мало для достоверного анализа, тем более что все станции существенно различаются по типу грунта. Объединять же данные по всем эстуариям, как это делают отмеченные авторы, не корректно, поскольку все эти эстуарии значительно отличаются по размерам, гидро-



**Рис. 4.** Плотность нематод (а) и гарпактицид (б) при различных значениях солености в семи европейских эстуариях. Эстуарии: 1 – Черной [наши данные]; 2 – Тэймара [18]; 3 – Эмса [33]; 4 – Эмса [35]; 5 – Форта [29]; 6 – Западной Шельды [34]; 7 – Западной Шельды [33]; 8 – Западной Шельды [35]; 9 – Жиронды [33]; 10 – Жиронды [32]; 11 – Тежу [33].

динамическому режиму и величине речного стока. Это приводит к различиям в соленостном режиме, так как одинаковая средняя соленость не гарантирует одинаковый размах ее колебаний, время стрессового воздействия минимальных и максимальных значений и, соответственно, одинаковую реакцию организмов.

Существенно более интересны для нас другие две работы. Это исследования распределений мейобентоса эстуариев р. Тэймар [18] и Форта [29]. В этих работах изучен диапазон солености от практически пресных до морских вод (0.1–34 ‰), при этом количество станций достаточно репрезентативно для анализа (10 в эстуарии Тэймара и 21 в эстуарии Форта). В обоих случаях доминирующей группой мейобентоса являются нематоды. В эстуарии Тэймара плотность нематод несколько ниже на трех станциях в верхней части эстуа-

рия (изменения солености от 0.1 до 25.2 ‰ при средней 9 ‰), а в остальной его части выраженного тренда нет (рис. 4а). В эстуарии Форта плотность нематод также существенно ниже в опресненной части (при солености от 7.7 до 0.7 ‰), однако в этом диапазоне нет выраженного падения плотности с уменьшением солености (рис. 4а). Поскольку для эстуария Форта в работе приведены средний диаметр частиц грунта и процент илистой фракции (<63 мкм), мы смогли протестировать совместное влияние солености и типа грунта с помощью регрессионной модели подобно тому, как мы сделали это для эстуария р. Черной (см. выше). Регрессионный анализ в данном случае показал достоверное положительное влияние солености на плотность нематод (coeff = 0.025; SE = 0.010; p = 0.018; R<sup>2</sup> = 0.500) при отсутствии связи последнего показателя с описанными характери-

стиками грунта ( $p = 0,419$ ). Различия в поведении регрессионных моделей в этих двух случаях связано с различным положением станций на градиенте солености. В эстуарии Черной станции расположены непрерывно и на большем протяжении этого континуума связь солености с плотностью нематод отсутствует. В эстуарии же Форты станции расположены на концах градиента в зонах с соленостью 26–30 ‰ и 0,7–7,7 ‰, различия между которыми в плотности нематод достаточно велики (рис. 4а).

Гарпактикоидные копеподы, вторая по значению группа в морском мейобентосе, по отношению к солености ведут себя сходным образом. В диапазоне от 7–10 до 30 ‰ не наблюдается никаких связей с соленостью для большинства описанных эстуариев (рис. 4б). Падение численности с уменьшением солености показано помимо эстуария р. Черной для Западной Шельды [35] и Форты [29]. В остальных случаях выраженных трендов нет, хотя численность гарпактикоид в олигогалинной зоне обычно достаточно низка.

Данные по распределению других групп мейобентоса по эстуарным градиентам практически отсутствуют. Остракоды, играющие в нашем случае ведущую роль в опресненной части эстуария, в цитируемых работах не рассматриваются из-за крайне низкой численности. Помимо эстуария р. Черной доминирование остракод в мейобентосных сообществах наблюдается крайне редко: в Азовском море [2], на заиленном песке литорали и сублиторали (до 35 м) на побережье восточной Камчатки и в районе Новосибирского мелководья [14]. При этом данные сообщества находятся на разной глубине (от литорали до 35 м), при разных значениях солености (от практически пресной до океанической), на разных типах грунта. Возможно, на распределение этой группы оказывают влияние гидродинамика, условия питания и/или биотические связи.

Что же касается нематод и гарпактицид, практически для всех рассмотренных эстуариев наблюдается общая картина – в диапазоне от 30 до 3–5–7 ‰ связь их плотности с соленостью отсутствует, а распределение контролируется рядом других факторов, зависящих от конкретного эстуария. Так, в эстуарии р. Черной ведущим фактором является тип грунта, а в эстуарии Форты с более гомогенными грунтами таким фактором, вероятно, оказывается индустриальное загрязнение [29]. При дальнейшем понижении солености плотность нематод и гарпактицид падает, хотя характер этого падения для разных эстуариев различен и, вероятно, зависит как от режима солености, так и от сопутствующих факторов. Критические в данном случае значения солености 3–5–7 ‰ (т. н. альфа-хорогалинная зона по Хлебовичу [12]) оказываются достаточно четко связаны с

коренной сменой фауны. Она заключается в том, что группировка морских эвригалинных и солоноватоводных видов, обладающая крайне широким диапазоном толерантности к солености, исчезает и заменяется набором пресноводных и почвенных видов [30]. Действительно, в эстуарии Форты смена фаун нематод происходит при солености около 7 ‰ [29], а в эстуарии р. Черной смена видовых группировок происходит при солености около 3 ‰ [9]. В обоих случаях такая смена протекает на фоне понижения общей численности нематод. Различия в значениях солености, при которых происходит резкая перестройка сообщества, определяются как конкретными приливно-отливными и сезонными колебаниями солености, так и степенью общей минерализации воды. В эстуариях северных рек с низкой минерализацией морские виды распространены при более низкой солености и критическая соленость не превышает 5 ‰. При высокой же минерализации воды (Каспийское, Аральское моря) значения критической солености сдвигаются к 10–14 ‰ [1; 11].

Тем не менее, при солености около 20–25 ‰ (так называемая бета-хорогалинная зона [7; 12]) также происходит смена видовых группировок мейобентоса – замена стеногалинных океанических видов на солоноватоводные и эвригалинные. Хотя такая замена сопровождается существенным падением видового разнообразия [33], плотность организмов при этом остается достаточно высокой (рис. 4а, 4б). Неясно, почему виды, входящие в олигогалинную группировку, не могут также достичь высокой плотности.

Первое возможное объяснение низкой плотности видов этой группировки заключается в следующем. В приливных эстуариях олигогалинная зона достаточно часто подвержена воздействию критических значений солености (приливные, сезонные, погодные), которые по физиологическим причинам не могут преодолеть подавляющее большинство как морских, так и пресноводных видов, в связи с чем здесь практически невозможны соленостные акклимации, состояние сообщества крайне неустойчиво и высокие плотности тех или иных видов просто не успевают достигаться. В качестве примера подобной ситуации можно привести залив Сан-Антонио (Техас, США), где проводилось изучение сезонной динамики мейобентоса [28]. Сезонные падения солености с 6–9 до 1 ‰ вызывали соответствующее падение плотности мейобентоса с 1300–2200 до 300–400 экз/10 см<sup>2</sup>. Однако на наиболее опресненной станции со стабильной соленостью 0,3–0,5 ‰ плотность мейобентоса и нематод оставалась постоянной и существенно ниже (261 и 91 экз/10 см<sup>2</sup> соответственно). Низкую плотность нематод и копепод указывают также для олигогалинной части Балтики [25; 39], региона с достаточно постоянной соленостью. Более того, низкая плотность

нематод и других групп, играющих ведущую роль в морском мейобентосе, является общей особенностью пресноводных сообществ [3].

Как нам кажется, объяснение этому феномену лежит в коренных структурных различиях морских и пресноводных сообществ. Действительно, если в морских сообществах мейобентос представляет собой достаточно обособленную эволюционно древнюю размерно-трофическую группировку, то в пресноводных экосистемах мейобентос в классическом смысле этого слова отсутствует. Здесь возникает новая размерно-трофическая группировка, где ведущую роль как по численности, так и по биомассе начинает играть т.н. “мезобентос” – мелкие олигохеты, хирономиды и т.д. [10]. Обособленность мейобентоса пропадает. В морских сообществах размерный разрыв между мейо- и макробентосом обеспечивает наличие у последнего планктонных стадий развития и сходный размер оседающих стадий. В пресноводных же сообществах личиночные стадии макробентоса появляются и длительное время находятся в размерном диапазоне мейобентоса, что увеличивает конкурентную нагрузку внутри этой размерной группы. Понижение роли мейобентоса, возможно, связано так же с большей экологической (и, в первую очередь, трофической) пластичностью мезобентоса, организмы которого легко переключаются на питание разными объектами в зависимости от того, что имеется в наличии [6]. В отличие от мезобентоса, мейобентос идет скорее по пути узкой пищевой специализации, и адаптации к изменению трофических условий происходят у него через изменение численности тех или иных видов. В опресненных и особенно олигогалинных сообществах происходит слияние блоков мейо- и макробентоса, а размерная структура сообщества принимает вид, характерный для пресных вод [10]. При этом нематоды, гарпактициды и другие группы, определяющие облик морского мейобентоса, теряют свои лидирующие позиции.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03–04–48018, 04–05–64734, 04–05–64176).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аландин Н.В. Критический характер биологического действия каспийской воды соленостью 7–11 ‰ и аральской воды соленостью 8–13 ‰ // Биология солоноватых и гипергалинных вод. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 196. С. 12–21.
2. Воробьева Л.В. Мейобентос украинского шельфа Черного и Азовского морей // Киев: Наукова Думка, 1999. 300 с.
3. Гагарин В.Г. Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран: Фауна и пути ее формирования, экология, таксономия, филогения. М.: Наука, 2001. 170 с.
4. Мазей Ю.А. Организация сообщества микробентоса в зоне смешения речных и морских вод. Автореф. дис. ... канд. биол. наук М.: МГУ, 2002. 24 с.
5. Мокриевский В.О., Удалов А.А., Азовский А.И. О количественном распределении мейобентоса на шельфе Мирового Океана // Океанология. 2004. Т. 44. № 1. С. 110–120.
6. Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИЭМЭЖ РАН, 1998. 319 с.
7. Старобогатов Я.И., Хлебович В.В. Проблемы типологии солоноватых вод // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14. № 6. С. 3–6.
8. Столяров А.П., Бурковский И.В., Чертопруд М.В., Удалов А.А. Пространственно-временная структура литорального сообщества макробентоса в эстуарии (Кандалакшский залив, Белое море) // Успехи совр. биологии. 2002. Т. 122. № 6. С. 537–547.
9. Удалов А.А. Мейобентос эстуария реки Черной (Кандалакшский залив, Белое море) // Тезисы докладов Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н.М. Книповича. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2002. С. 200–201.
10. Удалов А.А., Бурковский И.В. Роль мезобентоса в размерной структуре литоральной экосистемы // Океанология. 2002. Т. 42. № 4. С. 527–536.
11. Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 235 с.
12. Хлебович В.В. Критическая соленость и хорогалиникум: современный анализ понятий // Биология солоноватых и гипергалинных вод. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 196. С. 5–11.
13. Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской мезобентос и планктон). Л.: Наука, 1968. 106 с.
14. Шереметевский А.М. Роль мейобентоса в биоценозах шельфа южного Сахалина, восточной Камчатки и Новосибирского мелководья // Исследования фауны морей. 1987. Т. 35 (43). 135 с.
15. Andrassy I. Die Rauminhalts- und Gewichtsbestimmung der Fadenwürmer (Nematoden) // Acta Zool. Hung. 1956. V. 2. P. 1–15.
16. Attrill M.J. The benthic macroinvertebrate communities of the Thames estuary // A rehabilitated estuarine ecosystem: the environment and ecology of the Thames estuary / Ed. Attrill M.J. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1998. P. 85–113.
17. Attrill M.J. A testable linear model for diversity trends in estuaries // J. Anim. Ecol. 2002. V. 71. P. 262–269.
18. Austen M.C., Warwick R.M. Comparison of univariate and multivariate aspects of estuarine meiobenthic community structure // Est. Coast. Shelf. Sci. 1989. V. 29. P. 23–42.
19. Bouwman L.A. A survey of nematodes from the Ems estuary. Part II: Species assemblages and associations // Zool. Jb. Syst. 1983. V. 110. P. 345–376.
20. Capstick C.K. The distribution of free-living nematodes in relation to salinity in the middle and upper reaches of



- the river Blyth estuary // *J. Anim. Ecol.* 1959. V. 28. P. 189–210.
21. *Carriker M.R.* Ecology of estuarine benthic invertebrates, a perspective // *Estuaries* / Ed. Lauff G.H., Washington, 1967. P. 442–487.
  22. *Gerlach S.A.* Die biozonotische gliederung der nematodenfauna an den Deutschen Kusten // *Z. Morph. Okol. Tiere.* 1953. Bd. 41. P. 411–512.
  23. *Gerlach S.A.* On the importance of marine meiofauna for benthos communities // *Oecologia* (Berlin). 1971. V. 6. P. 176–190.
  24. *Heip C., Goosen N., Herman P.M.J. et al.* Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1995. V. 33. P. 1–149.
  25. *Merilaeinen J. J.* Meiobenthos in relation to macrobenthic communities in a low saline, partly acidified estuary, Bothnian Bay, Finland // *Ann. Zool. Fennici.* 1988. V. 25. № 4. P. 277–292.
  26. *McLusky D.S.* The estuarine ecosystem. London: Blackie, 1981. 150 pp.
  27. *McLusky D.S.* Intertidal habitats and benthic macrofauna of the Forth estuary, Scotland // *Proc. Royal Soc. Edinburgh.* 1987. V. 93B. P. 389–399.
  28. *Montagna P., Yoon W.* The effect of freshwater inflow on meiofaunal consumption of sediment bacteria and microphytobenthos in San Antonio Bay, Texas, USA // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 1991. V. 33. P. 529–547.
  29. *Moore C.G.* Meiofauna of the industrialised estuary and Firth of Forth, Scotland // *Proc. Royal Soc. Edinburgh.* 1987. V. 93B. P. 415–430.
  30. *Remane A., Schlieper C.* Biology of brackish water // E. Schweizerbart, Stuttgart, 1971. 372 pp.
  31. *Riemann F.* Die interstitielle fauna im Elbe-Aestuar, verbreitung und systematik // *Arch. Hydrobiol.* 1966. Suppl. 31. P. 1–279.
  32. *Santos P.J.P., Castel J., Souza-Santos L.P.* Seasonal variability of meiofaunal abundance in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary, France // *Est. Coast. Shelf Sci.* 1996. V. 43. P. 549–563.
  33. *Soetaert K., Vincx M., Wittoeck J., Tulkens M.* Meiobenthic distribution and nematode community structure in 5 European Estuaries // *Hydrobiologia.* 1995. V. 311. № 1–3. P. 185–206.
  34. *Van Damme D., Herman R., Sharma Y. et al.* Benthic studies of the Southern Bight of the North Sea and its adjacent continental estuaries. Progress Report II: Fluctuations of the meiobenthic communities in the Westerschelde estuary // *ICES Report CM/L.* 1980. V. 23. P. 131–170.
  35. *Van Damme D., Heip C., Willems K.A.* Influence of pollution on the harpacticoid copepods of two North Sea estuaries // *Hydrobiologia.* 1984. V. 112. P. 143–160.
  36. *Warwick R.M.* Nematode associations in the Exe estuary // *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 1971. V. 51. P. 439–454.
  37. *Warwick R.M., Gee J.M.* Community structure of estuarine meiobenthos // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1984. V. 18. P. 97–111.
  38. *Wieser W.* Benthic studies in Buzzards Bay. II. The meiofauna // *Limnol. Oceanogr.* 1960. V. 5. P. 121–137.
  39. *Wulff F., Flygh C., Foberg M. et al.* Ekologiska undersokningar i Lulea skargard 1976 // Slutrapport till Statens Naturvardsverk, Kontrakt 5860401–8. 1977.

## Effect of the Salinity Gradient on the Distribution of Meiofauna in the Chernaya River Estuary (the White Sea)

A. A. Udalov, V. O. Mokievsky, E. S. Chertoprood

The distribution of meiofauna was studied at 16 stations along the salinity gradient (from 0 to 20 ‰) in the Chernaya River estuary (the Kandalaksha Bay in the White Sea). The total density of meiofauna ranged from 167 to 2356 ind<sup>-10</sup> cm<sup>-2</sup>. The changes in the taxonomic structure of meiofauna were found along the salinity gradient. Nematodes predominated in the marine part of the estuary (approximately 85% of the total density of meiofauna). The proportion of nematodes decreased to 50% at salinities below 10 ‰, but the proportion of ostracodes increased (up to 45% of abundance and 76% of the meiofaunal biomass). It was shown that the sediment type is the key factor responsible for the distribution of nematode density. The density of nematodes was significantly higher on muds than on sands. The negative effect of freshwater input was observed at salinities less than 3 ‰. The density of ostracodes decreased with salinity increase and was not affected by the other factors. The density of harpacticoids positively related with increase of salinity and muddy-silt fraction content. A comparison of our data with the data from several European estuaries demonstrates the common pattern of the distribution of density of the main groups of meiofauna. In the salinity range from 30 to 3–5–7 ‰ the effect of salinity on the density of nematodes and harpacticoids is not revealed, while the distribution of these groups is governed by other factors depending on the specific estuary. A further decrease in salinity causes a drop in the density of nematodes and harpacticoids. Possible causes of such phenomenon are discussed.