

РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА ЭСТУАРИЕВ БЕЛОГО МОРЯ

© 2004 г. М. В. Чертопруд¹, А. А. Удалов¹, А. П. Столяров¹, Р. Р. Борисов²

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

²Всероссийский Научно-Исследовательский Институт Рыбного Хозяйства и Океанографии

Поступила в редакцию 13.02.2003 г., после доработки 25.11.2003 г.

На материале по 11 эстуариям рек и ручьев Кандалакшского залива Белого моря описано разнообразие мелководных сообществ макрозообентоса. Методами Браун-Бланке и кластер-анализа выделены девять типов сообществ этих эстуариев, связанных с изменениями размера эстуария, солёности, типа грунта и течения, глубины. В более крупных эстуариях наблюдается зональность распределения бентоса, связанная с пространственным градиентом солёности. Эта зональность подробно описана для наиболее изученного эстуария реки Черной. В полипойкилогалинных условиях малых эстуариев зональность не выражена, доминирует единый маловидовой комплекс солоноватоводных бокоплавов рода *Gammarus*. Показана большая роль пресноводных видов речного и озёрного происхождения (в основном личинок двукрылых и ручейников) в формировании фауны малых эстуариев. Напротив, по обилию в большинстве эстуарных сообществ преобладают солоноватоводные и морские виды, а роль пресноводных видов невелика.

Принято считать, что фауна устьевых участков и эстуариев рек при характерной солёности 2–10‰ (миксогалинных зон) сильно обеднена по сравнению с прилегающими морскими и пресноводными участками, и представлена в основном морскими эвригалинными видами. Зоной наибольшего обеднения фауны считается диапазон солёности 5–8‰ – так называемая “критическая солёность биологических процессов” [16], к которой не способно адаптироваться подавляющее большинство как морских, так и пресноводных видов. Именно в этой (хорогалинной) зоне находится стык морской и пресноводной фауны в различных регионах и морских бассейнах [16]. Бедность хорогалинной фауны подтверждена многочисленными работами [2, 5, 15, 22], в том числе в эстуарии р. Черной на Карельском побережье Белого моря [3, 11]. Однако, эти работы основаны на количественных данных по мягким грунтам, хотя большая часть речных пресноводных видов (которые могли бы выноситься реками в эстуарий и заселять его) приурочена к плотным субстратам и водным растениям.

Помимо этого, в подавляющем большинстве работ по изучению эстуарных сообществ явно или скрыто недоучитываются виды пресноводного происхождения. Подход типа “личинки Chironomidae и других насекомых не определялись” [5] либо прямо звучит в описании методики, либо умалчивается и становится очевидным при анализе представляемых результатов [15, 21, 23]. Между тем, как показано в немногих работах, специально посвященных эстуарным насекомым, эта группа составляет в эстуариях от 17 до 54% видов

макробентоса [25]. В эстуарные устья рек насекомые в большом количестве выносятся реками [19] и, имея способность к осморегуляции, по определению должны присутствовать в составе эстуарного бентоса. Игнорируя эту группу, нельзя корректно оценить состав эстуарного сообщества и сопоставить его с пресноводным и морским. В настоящей работе мы попытались восполнить этот пробел, уделяя особое внимание учету и определению мелких представителей эстуарного макробентоса – в основном личинок двукрылых и олигохет.

При обсуждении факта обеднения сообществ бентоса в солоноватых водах от внимания исследователей часто ускользает огромное разнообразие этих сообществ, наблюдаемое как при сравнении различных солоноватоводных бассейнов, так и устьевых участков различных рек в пределах одного моря, и даже в пределах одного эстуария. Это связано, в основном, со сложной и многообразной организацией градиента солёности в устьевых участках водотоков [17]. Возможны по меньшей мере следующие варианты: увеличение солёности от реки к морю; от литорали к сублиторали; в пределах сублиторали – с возрастанием глубины; в пределах приливно-отливного цикла – от малой воды к полной; в течение сезона – от весны к лету, с уменьшением опресняющего стока с суши. Кроме того, солёность может резко возрастать в шторма при затоплении устьевых участков высокими волнами. Во всех этих случаях пересекается зона критической солёности. Само положение и протяжение хорогалинной зоны в эстуариях определяется именно сочетанием

конфигурации берегов и гидрологических условий [17]. При этом соленость – не единственный фактор, определяющий состав фауны солоноватых водоемов и даже – соотношение обилия морских и солоноватоводных видов [10]. Сравнительный анализ эстуарных систем провозглашен приоритетным направлением в экологии эстуариев [20], но ограничен пока немногими локальными построениями [24, 26].

Практически обойдены вниманием гидробиологов устьевые зоны впадающих в море ручьев шириной до 2–3 м. Обычно эти зоны имеют небольшую (до 100 м) протяженность, но именно здесь проблема освоения животными хорогалинной зоны встает с наибольшей остротой, поскольку соленость регулярно меняется с максимальным размахом – вместе с фазой прилива в приливных морях, и даже с каждой набегающей прибойной волной – в бесприливных. Стабильной хорогалинной зоны в таких эстуариях нет, ее замещает полипойкилогалинная (с постоянно сменяющейся соленостью) зона [17]. Пространственный градиент солености в явном виде также не выражен, и при зонировании эстуария измеряют не соленость, а время воздействия морской воды на каждый участок [26]. Это – крайний случай динамики солености в эстуариях (другую крайность представляют собой гигантские опресненные бассейны, как Балтийское море, где зоны с различной соленостью велики и практически неизменны во времени).

В настоящей работе мы попытались провести анализ сообществ макрозообентоса эстуариев Белого моря в зонах критической солености и близ нее (примерно от 1 до 15‰), и причин их различий. Мы обследовали эстуарии типичной конфигурации (расположенные вдоль оси русла водотока и имеющие проточный характер), не рассматривая лиманы, лагуны и литоральные лужи. Основное внимание уделено устьевым зонам ручьев и малых рек (шириной до 10–15 м).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Общие условия местообитаний бентоса в изученных эстуариях определяются особенностями географии и гидрологии Белого моря. Высота прилива составляет около двух метров, вследствие чего распределение солености в эстуариях во многом определяется фазой прилива. Прибой в большинстве участков ослаблен вследствие сложной береговой линии, образующей полузакрытые бухты и заливы. Динамика солености в основном связана с приливно-отливными циклами. Соленость в море 24–25‰, минерализация в водотоках предельно низка (0.01–0.04‰). В водотоках преобладает литореофильный биотоп и соответствующая фауна. Длина изученных эстуарных зон варьировала

от 30–50 м до 1–2 км при ширине впадающих в них водотоков от 0.5–1 до 8–15 м.

Основным полигоном изучения сообществ макробентоса в зоне критической солености послужил эстуарий реки Черной (Кандалакшский залив Белого моря). За нижнюю границу эстуария принят уровень средней солености 14–15‰, по которому проходит проведенная ранее [3] граница между морской и солоноватоводной зонами. Мы используем съемки эстуария р. Черной, проведенные вдоль градиента солености в июле 1995 г. (одна съемка) и в июне-августе 2000 г. (три съемки). Для классификации типов сообществ использовалась наиболее полная съемка июля 2000 г. В общей сложности использовано 40 качественных и 122 количественных пробы макробентоса на 14 створах эстуария. Для сравнения привлечены также данные по фауне макробентоса реки Черной и морской части Чернореченской губы Белого моря. Качественные пробы отобраны со всех характерных для каждого створа донных субстратов (ил, заиленный песок, промытый песок, детрит, камни, макрофиты) на нижней литорали и верхней sublиторали (до глубины 0.5 м в отлив). Количественные пробы (по четыре пробы размером 12 × 12 см на каждой станции на глубину 10–15 см) отбирали на мягких грунтах каждого створа, также на нижней литорали и около нуля глубин. Нужно отметить, что в верхней части эстуария, при слабой выраженности литоральной зоны, эти горизонты слабо различимы.

Для изучения разнообразия устьевых солоноватоводных сообществ привлечены серии проб в устьях и эстуариях ряда других водотоков бассейна Белого моря. Это реки Лувеньга, Песчаная и пять безымянных ручьев на северном (Кандалакшском) побережье Кандалакшского залива, а также река Ковда и два ручья на Карельском побережье (рис. 1). Съемки выполнены в июле 1990 г. (эстуарий р. Ковды), в июле 2000 г. (ручьи Карельского берега) и в июне 2002 г. (водотоки Кандалакшского берега). Во всех этих точках собраны качественные данные (без оценки плотности организмов на грунте) путем сплошной выборки организмов из пробы (с оценкой их количественного соотношения). Таким образом, при рассмотрении разнообразия эстуарных сообществ мы будем оперировать их видовой структурой, не касаясь суммарной биомассы и продукции. Промывка проб с мягких грунтов проводилась через сита с ячейей 0.5 мм, качественных проб с камней – с ячейей 1 мм. Число проб на эстуарий варьировало от двух до девяти в зависимости от его протяженности.

Мы не использовали данных по эстуарным системам большой протяженности, данных по sublиторали на глубинах более 0.5 м, а также по верхнему и среднему горизонтам литорали. Та-

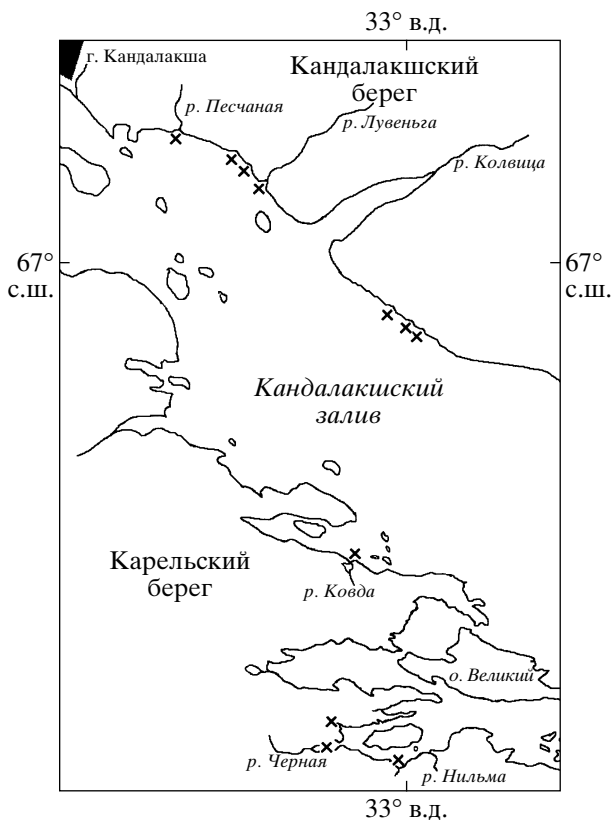


Рис. 1. Схема расположения изученных эстуариев в Кандалакшском заливе Белого моря. Крестами обозначены места расположения эстуариев.

ким образом, фактор мареографического уровня и глубины практически исключен из анализа.

В качестве меры обилия видов использовали величину интенсивности метаболизма, более адекватно отражающую вклад вида в жизнедеятельность сообщества, чем численность или биомасса [6]. Для классификации сообществ изученных эстуарных систем использовали метод Браун-Бланке [8] и кластер-анализ методом среднего присоединения, реализованный в программе SYSTAT (в качестве меры сходства использовался коэффициент корреляции Пирсона по долям обилия видов в сообществе).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Классификация и типы эстуарных сообществ бентоса

Для классификации сообществ используются разнообразные методы, из которых мы применили два – метод Браун-Бланке, допускающий значительный творческий элемент исполнителя, и полностью формализованный метод кластерного анализа.

Метод Браун-Бланке. Мы использовали этот метод в наиболее современном описании [8]. Он довольно широко применяется для классификации сообществ в геоботанике, где показал свою эффективность, но непопулярен в гидробиологии, несмотря на наличие соответствующих задач. В качестве таблицы исходных данных мы использовали таблицу долей обилия видов в сообществе по метаболизму, считая этот показатель наиболее удобным и адекватным. Вместо дифференциации видов по постоянству мы отобрали для анализа 20 видов, доля которых по обилию хотя бы в одной из проб превысила 15%. Далее процедура анализа проводилась согласно [8] (хотя в компьютерной форме): диагонализация таблицы исходных данных, выделение активной части таблицы (дифференцирующих видов), переупорядочивание столбцов проб и выделение типов биоценозов. Итог классификации (парциальная синтетическая таблица) приведен в таблице. Выделено девять типов биоценозов, отчетливо соотносимых с характерными комбинациями факторов среды. В каждом из биоценозов выделяется свой вид, доминирующий по обилию, либо набор из двух-трех доминантов. Для именования биоценозов мы будем использовать эти виды-доминанты, следуя методике В.П. Воробьева [7].

1. Биоценоз Chironomidae – *Chrysops caecutiens*. Мягкие (ил и заиленный песок с большим содержанием детрита) грунты крупного эстуария в пресноводно-олигогалинной зоне (средняя соленость 0–2‰). Биоценоз найден только в эстуарии р. Черной. Всего, не считая единичных находок, обнаружено 18 видов макробентоса. Доминируют личинки двукрылых: *Stictochironomus* sp. 1 (средняя доля по метаболизму в сообществе 21.4%), *Ch. caecutiens* (21.1), *Micropsectra recurvata* (14.5); характерны также олигохеты *Nais elinquis* (5.6), *Paranais* gr. *simplex* (7.0), *Paranais litoralis* (2.1), хирономиды *Chironomus salinarius* (9.3), *Ablabesmyia* sp. (3.7), *Procladius* (Holotanypus) sp. (3.2), *Cladotanytarsus* gr. *mancus* (3.0), *Stictochironomus* sp. 2 (0.7), *Tanytarsus* sp. (0.3), бокоплав *Gammarus zaddachi* (4.8), *Pontoporeia affinis* (3.2), ручейник *Limnephilus nigriceps* (2.2), а также *Bezzia nobilis* (0.7) и двукрылые *Palpomyia rufipes* (0.3) (сем. Ceratopogonidae), *Aphrosylus* sp. (2.1) (сем. Dolichopodidae). Этот биоценоз (как и следующий) в большой степени подвержен сезонной динамике, в ходе которой отдельные виды хирономид сменяют друг друга.

2. Биоценоз *Pontoporeia affinis*. Мягкие (заиленный песок) грунты крупного эстуария в олигогалинной зоне (средняя соленость 2–5‰). Найдено 20 видов, доминирует солоноватоводный бокоплав *P. affinis* (54% метаболизма сообщества), характерны *M. balthica* (10.1), *Ch. salinarius* (6.7). Второстепенные виды: бокоплав *Gammarus duebeni* (6.0), ручейник *L. nigriceps* (4.8), двукрылые

Выделение типов биоценозов эстуариев Белого моря методом Браун–Бланке. Приведены средние доли видов в сообществе по метаболизму

Номер биоценоза	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Число станций	4	3	6	5	7	3	3	13	4
Разброс солености, ‰	0–5	0–7	3–15	5–17	0–24	5–16	3–15	0–24	0–24
Характер грунта	ил	ил	ил, песок	ил, песок	ил, песок, камни	камни	ил, песок, флора	камни	камни, песок, ил
Насекомые									
<i>Glossosoma</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	3	4
<i>Apatania stigmatella</i>	1	0	0	0	0	0	0	10	3
<i>Limnephilus nigriceps</i>	2	5	2	0	3	0	9	5	16
<i>Chironomus salinarius</i>	9	7	8	1	0	0	0	1	1
<i>Stictochironomus</i> sp.	21	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Micropectra recurvata</i>	14	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chrysops caecutiens</i>	21	4	7	1	2	0	0	3	0
Ракообразные									
<i>Gammarus oceanicus</i>	0	0	8	0	34	11	0	2	0
<i>Gammarus setosus</i>	0	0	0	0	7	3	12	0	0
<i>Gammarus zaddachi</i>	5	0	0	0	5	0	0	61	5
<i>Gammarus duebeni</i>	0	6	0	0	2	0	0	6	68
<i>Pontoporeia affinis</i>	3	54	5	3	3	0	10	1	1
<i>Jaera ischiosetosa</i>	0	0	1	0	7	1	0	1	0
<i>Mysis relicta</i>	0	0	0	0	0	0	52	0	0
Брюхоногие моллюски									
<i>Hydrobia ulvae</i>	0	1	11	52	8	0	0	2	0
<i>Littorina saxatilis</i>	0	0	0	0	13	9	0	0	0
Двустворчатые моллюски									
<i>Mytilus edulis</i>	0	0	0	0	0	72	0	0	0
<i>Macoma balthica</i>	0	10	44	21	7	0	1	1	0
<i>Mya arenaria</i>	0	0	3	2	2	0	15	0	0
Олигохеты									
<i>Paranais simplex</i>	7	0	0	0	0	0	0	0	0

Ch. caecutiens (4.7) Pr. (*Holotanypus*) sp. (1.3), *Cl. gr. mancus* (2.0, в начале лета 14–20%), *Orthocladius* gr. *saxicola* (0.2), *Paracladopelma camptolabis* (0.1), *Ephydridae* sp. (0.1), полихета *Marezellaria viridis* (3.3), олигохеты *Tubifex costatus* (3.0), *P. litoralis* (1.2), личинка жука *Haemonia mutica* (1.7), брюхоногий моллюск *Hydrobia ulvae* (0.7). В съёмке июня 2000 г. найдены также хирономиды *Paratendipes* gr. *albimanus*, *Polypedilum scalaenum*, *Cricotopus maritimus*, мокрец *Ceratopogon* sp.

3. Биоценоз *Macoma balthica*. Мягкие грунты крупного эстуария в хорогалинной зоне (средняя соленость 5–10‰). Найдено 17 видов, доминирует морской эвригалинный моллюск *M. balthica* (43.7% суммарного метаболизма), характерны *H. ulvae* (11.1), *Ch. salinarius* (8.2), *G. oceanicus* (8.1),

Ch. caecutiens (7.3), Второстепенные виды: бокоплав *P. affinis* (5.5), *Gammaracanthus loricatus* (0.5), олигохеты *P. litoralis* (5.4), *Tubifex costatus* (3.0), *Enchytraeidae* (0.7), полихета *Marenzelleria arctica* (2.5), хирономиды *Pr. (Holotanypus)* sp. (2.2), *Cl. gr. mancus* (0.8), *Cricotopus maritimus* (0.3), личинка жука *Haemonia mutica* (0.9), изопода *Jaera ischiosetosa* (0.8), моллюск *Mya arenaria* (0.3).

4. Биоценоз *Hydrobia ulvae*. Мягкие грунты крупного эстуария в солоноватоводной зоне (средняя соленость 8–13‰). Найдено 23 вида, доминирует морской эвригалинный моллюск *H. ulvae* (52.4% суммарного метаболизма), субдоминант *M. balthica* (21.1). Второстепенные виды: олигохеты *T. costatus* (5.8), *P. litoralis* (3.6), *Enchytraeidae* (0.6), *Tubificoides benedeni* (0.2), бокоплав *P. affinis*

(3.5), *Monoculodes borealis* (0.3), полихеты *Nereis virens* (2.6), *M. arctia* (1.8), *Arenicola marina* (0.7), *Eteone longa* (0.5), *Spio filicornis* (0.3), *Pygospio elegans* (0.3), *Fabricia sabella* (0.3), *Scoloplos armiger* (0.2), моллюск *M. arenaria* (1.7), двукрылые *Satchelliella* sp. (1.4), *Aphrosylus* sp. (1.2), *Ch. salinarius* (1.2), *Cricotopus vitripennis* (0.7), *Ch. caecutiens* (0.6). Этот биоценоз весьма сходен с литоральным сообществом заиленного песка самого Кандакшского залива (при солености 20–25‰), отличающийся от него шлейфом второстепенных солоноватоводных видов и очень низким обилием ряда характерных морских.

5. Биоценоз *Gammarus oceanicus*. Смешанные (каменисто-илистые) грунты в хорогалинной зоне, часто с большим размахом солености. Найдено 16 видов, наиболее характерны *G. oceanicus* (34.2% суммарного метаболизма), *G. setosus* (6.8), *L. saxatilis* (12.6), *H. ulvae* (8.3), *J. ischiosetosa* (7.2), *M. balthica* (7.1), без стабильного доминирования одного из видов. Второстепенные виды: бокоплав *G. zaddachi* (4.7), *G. loricatus* (3.5), *G. duebeni* (2.3), *P. affinis* (3.0), ручейник *L. nigriceps* (2.6), двукрылые *Ch. caecutiens* (2.1), моллюски *M. arenaria* (2.4), *Mytilus edulis* (1.0), *Littorina littorea* (0.2), полихета *N. virens* (2.1).

6. Биоценоз *Mytilus edulis*. Каменистые грунты в солоноватоводной зоне на быстром течении (мидиевые банки). Найдено 8 видов, резко доминирует *M. edulis*, часто имея огромную плотность (72.3% суммарного метаболизма). Характерны также. Второстепенные виды: бокоплав *G. oceanicus* (10.7), *G. setosus* (3.0), *G. loricatus* (0.3), моллюски *L. saxatilis* (9.3), *L. littorea* (2.8), изоподы *J. ischiosetosa* (1.0), *J. albifrons* (0.3).

7. Биоценоз *Mysis relicta*. Песчаные грунты крупных озеровидных расширений в хорогалинной зоне. Найдено 12 видов, доминирует мизиды *M. relicta* (52.3), характерны *M. arenaria* (14.6), *P. affinis* (14.2), *L. nigriceps* (9.3). Второстепенные виды: хирономида *Cl. gr. mancus* (3.0), *G. setosus* (2.3), *G. loricatus* (1.7), *G. oceanicus* (0.3), моллюски *M. balthica* (1.0), *Lymnaea auricularia* (0.7), *Lymnaea stagnalis* (0.3), ручейник *Oecetis ochracea* (0.7). Сообщества этого типа найдены нами только в эстуарии р. Ковда.

8. Биоценоз *Gammarus zaddachi*. Каменистые грунты различных (малых и крупных) эстуариев в полипойкилогалинной зоне (соленость колеблется от 0 до 24‰) и олигогалинной зоне. Найдено 20 видов, доминирует бокоплав *G. zaddachi* (61.2% суммарного метаболизма). На верхней стороне камней обитают пресноводные литореофильные виды ручейников: и *Apatania stigmatella* (10.1), *L. nigriceps* (4.8), *Glossosoma* sp. (3.0), *Hydroptila* sp. (1.2). Под камнями встречаются виды различного происхождения: бокоплав *G. duebeni* (6.0), *G. loricatus* (2.3), *G. oceanicus* (2.1), *P. affinis*

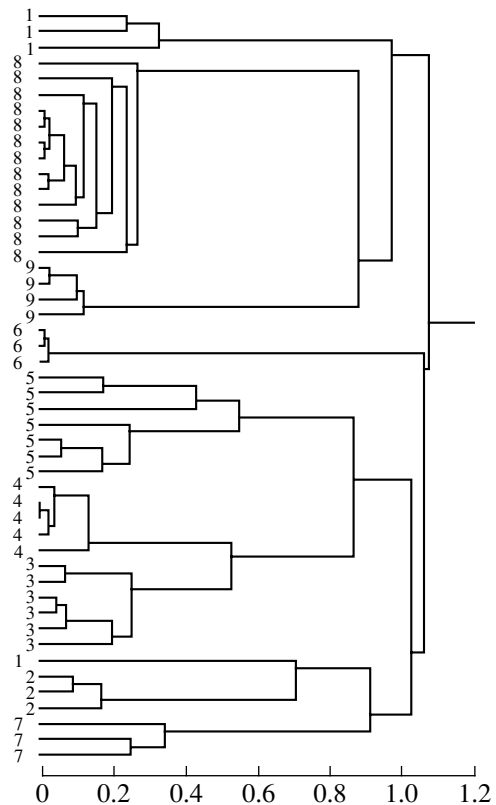


Рис. 2. Дендрограмма сходства 48 станций по 20 видам макробентоса. Цифрами обозначены типы биоценозов, выделенные методом Браун-Бланке.

(0.9), двукрылые *Ch. caecutiens* (3.2), *P. (Holotanypus) sp.* (1.3), *Ch. salinarius* (0.6), *Micropsectra recurvata* (0.3), моллюски *H. ulvae* (2.0), *M. balthica* (0.9), *L. saxatilis* (0.3), изопода *J. ischiosetosa* (1.2), поденки *Heptagenia sulphurea* (0.4), *Baetis rhodani* (0.3), *Ephemerella ignita* (0.3).

9. Биоценоз *Gammarus duebeni*. Смешанные грунты малого эстуария в полипойкилогалинной зоне (соленость также варьирует от 0 до 24‰). Найдено 9 видов, доминируют *G. duebeni* (67.6) и *L. nigriceps* (15.6). Второстепенные виды: бокоплав *G. zaddachi* (5.2), *P. affinis* (0.6), ручейники *A. stigmatella* (3.2), *Glossosoma* sp. (3.7), хирономида *Cl. gr. mancus* (1.7), *Ch. salinarius* (1.3), полихета *M. viridis* (1.0).

Кроме видов, вошедших в описанные сообщества, ряд видов был найден только в качественных пробах, в небольшом числе, на плотных субстратах в олигогалинной зоне эстуария р. Черной. Это ручейники *Polycentropus flavomaculatus*, *Lepidostoma hirtum*, *Grammotaulius atomarius*, *Potamophyllax stellatus*, *Limnephilus politus*, *Oxyethira* sp., личинки жуков *Coelambus* sp., *Elmis maugetii*, *Oulimnius tuberculatus*, хирономида *Rheotanytarsus* sp., изопода *Asellus aquaticus*, легочный моллюск *Anisus draparnaldi*.

Кластер-анализ. Результаты кластер-анализа (рис. 2) обнаружили выделение на уровне сходства 0.5–0.6 тех же основных групп сообществ, которые были выделены методом Браун-Бланке. Лишь одна станция из биоценоза 1 на кластере отделилась в собственный комплекс. Кроме того, кластерограмма демонстрирует различный уровень внутренней цельности группировок: пробы биоценозов 4, 6, 8, 9 очень сходны между собой (вследствие резкого доминирования одного вида); напротив, биоценозы 1, 5 и 7 довольно разнородны по структуре (здесь в роли первого доминанта могут фигурировать 2–3 различных вида).

Разумеется, в каждом конкретном эстуарии набор биоценозов, как правило, включает лишь часть из девяти описанных типов. Изученные нами эстуарии включали от семи типов биоценозов (эстуарий реки Черной) до одного (ряд эстуариев ручьев).

ЗОНАЛЬНОСТЬ И РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ В ОТДЕЛЬНЫХ ЭСТУАРИЯХ

Река Черная (Карельский берег). Ширина реки 7–10 м, эстуарная зона имеет длину около 2.5 км, образуя два длинных плеса шириной до 500–600 м, и три сужения шириной 30–100 м. На плесах течение практически не выражено, а дно сильно заилено; в сужениях обычно наблюдается заметное течение, а дно сложено камнями и песком. Устье реки Черной представлено высоким порогом, однозначно прерывающим приливное продвижение морской воды. В эстуарии найдены семь типов биоценозов макробентоса из описанных выше девяти, причем наиболее развиты биоценозы № 1, 2, 3 и 4, последовательно сменяющие друг друга на мягких грунтах вдоль градиента средней солености. Эти биоценозы, соответствующие определенным градиентам солености, выделены и описаны ранее [11, 12], но наши данные позволяют внести в их описание существенные коррективы.

Пресноводная (устьевая) зона эстуария (до 400 м от устья реки) в основном занята биоценозом *Chironomidae* – *Chrysops caecutiens*. Постоянное слабое течение из реки, прерываемое в полную воду отголоском приливной волны. Соленость, как правило, не превышает 2‰. Характерно повышенное видовое разнообразие за счет пресноводных видов, выносимых из реки и оседающих, в основном, на камнях и макрофитах на стрежне (хотя по сравнению с рекой пресноводное сообщество резко обеднено).

В олигогалинной зоне (следующие 500 м от устья) также преобладают заиленные грунты и биоценоз *P. affinis*. Эстуарий имеет характерную ширину 50–120 м, при которой сохраняется слабое, но постоянное течение. Соленость колеблется от 0 до 7‰, в среднем около 2‰. Общее видо-

вое разнообразие падает за счет элиминации большинства реофильных видов.

Хорогалинная зона (следующие 1000–1200 м) занята биоценозом *M. balthica*. Соленость возрастает в среднем до 5–7‰, при этом колеблется от 0 до 16‰. Сочетаются солоноватоводные (*M. arctica*, *T. costatus*, *J. ischiosetosa*) и морские эвригалинные виды (*H. ulvae*, *M. balthica*, *M. arenaria*), большинство хирономид исчезает. Этот участок заканчивается сужением эстуария, где преобладают каменистые грунты и сообщество *G. oceanicus*, и в последний раз встречаются литофильные виды пресноводного происхождения – ручейник *L. nigriceps*, хирономида *Orthocladus* gr. *saxicola*, причем появляются типично морские литофильные виды *L. saxatilis* и *M. edulis*. Ниже этой границы пресноводная фауна не проникает.

Солоноватоводная зона, длиной 700–800 м, представлена широким мелководным плесом с заиленным дном и сообществом *H. ulvae* (№ 4). Средняя соленость возрастает до 11.5‰, колебания ее составляют от 2.5 до 19‰. Сообщество, при сохранении небольшого видового богатства, резко увеличит биомассу, главным образом за счет моллюсков – *H. ulvae*, *M. balthica*. Участок эстуария заканчивается довольно резким порогом с литореофильными условиями, где развито сообщество *M. edulis*. Ниже этого порога соленость составляет в среднем 14.6‰, и не опускается ниже 8.3‰, и на мягких грунтах литорали также формируется типичное для Кандалакшского залива сообщество с преобладанием *H. ulvae*, *M. arenaria*, *M. balthica*, *A. marina*, *T. benedeni* [18].

Интересно проследить изменение некоторых интегральных характеристик пелофильного сообщества вдоль соленостного градиента в эстуарии. Общая численность бентоса, изменяясь в пределах от 6000 до 15000 особей на 1 м², практически не подвержена направленным изменениям вдоль эстуария, хотя в отдельных съемках и могут наблюдаться тенденции как к увеличению ее вниз по эстуарию [13], так и к уменьшению [14]. В основном эти тенденции носят сезонный характер и связаны с особенностями размножения (и оседания личинок) морских видов и вылетом насекомых (см. ниже). Напротив, суммарная биомасса непрерывно, без сильных флуктуаций возрастает от устья реки к морю: в среднем 5.5 г/м² на пресноводном участке, 6–9 г/м² – на олигогалинном, от 15 до 40 г/м² – на хорогалинном и от 51 до 96 г/м² – на солоноватоводном участке (и в среднем 115–160, местами до 600 г/м² – в морской части Чернореченской губы). Сходным образом изменяется суммарный метаболизм сообщества. Связано это с возрастанием доли в сообществе более крупных видов – в первую очередь моллюсков *H. ulvae* (средняя масса тела 4.5 мг) и *M. balthica* (24.5 мг). Они замещают значительно более

мелких хирономид и олигохет с характерной массой тела от 0,2 до 1,2 мг. Средняя масса тела вниз по эстуарию практически линейно возрастает с расстоянием от устья от 0,55 до 7,40 мг.

Всего в эстуарии р. Черной (выше границы средней солености 14–16‰), без учета единичных находок в приустьевом участке, обнаружено 67 видов макробентоса (реальное число видов несколько больше, так как некоторых *Chironomidae* и *Oligochaeta* определить до вида не удалось). Наиболее разнообразно представлены личинки двукрылых (22 вида, в основном из *Chironomidae*). С учетом более ранних работ, в том числе по сублиторали на глубинах до 12 м [11, 12], список видов макробентоса исследуемого участка составил 91 вид. Это несколько меньше, чем обнаружено в самой реке Черной (около 120 видов), но превышает число видов, известных для морской части Чернореченской губы (примерно 80). Весьма обильны в эстуарии также три вида рыб: колюшки *P. pungitius* и *G. aculeatus*, камбала *Liopsetta glacialis*, причем мальки колюшки настолько многочисленны, что постоянно попадали в бентосные пробы.

Видовое богатство макробентоса мягких грунтов не обнаруживает направленного изменения вдоль по эстуарию, варьируя в пределах от 14 до 20 видов на створе. Интересно, что в более ранних работах по этому же эстуарию [3, 11], в которых не определялись же вида хирономиды и олигохеты, отмечалось резкое снижение видового богатства от мористой части эстуария к опресненной. Такая же тенденция характерна и для большинства работ по другим эстуариям [5, 15, 23] не учитывающих разнообразие личинок насекомых и олигохет.

Наши данные, в целом, подтверждают выявленные ранее закономерности изменения суммарных показателей сообщества бентоса в изученном эстуарии [1], за одним исключением. Резких колебаний показателей суммарного обилия, описанных [1] на экотонах между выделенными участками эстуария, по нашим данным не обнаружено. Эти колебания интерпретировались как отражение экотонных (пограничных) условий между отдельными типами сообществ. В нашей съемке заметен только один синдром экотона – между хорогалинной и солоноватоводной зонами, связанный с резким падением плотности *M. balthica* и, как следствие – пониженными суммарной биомассой, метаболизмом, средним весом особи и доминированием. Но утверждать, что это проявляется именно эффект экотона, по материалу одного створа нельзя.

Сезонный градиент солености и сезонные изменения эстуарного сообщества. Вследствие уменьшения в течение лета речного стока в эстуарии средняя соленость в нем существенно возрастает от июля в августе. Как показано ранее [12], макробен-

тос реагирует на этот процесс последовательным проникновением морских и солоноватоводных видов вглубь эстуария. При этом границы между отдельными зонами по градиенту солености отчасти размываются. Однако, наши данные выявляют еще некоторые аспекты сезонного изменения сообщества.

Наиболее изменчивой в течение лета группой организмов оказались личинки двукрылых, особенно *Chironomidae*, доминирующие в более опресненных участках эстуария. В июне (во время наибольшего опреснения) в олиго- и хорогалинном участках преобладают пресноводные виды *Cl. gr. mancus*, *Paratendipes gr. albimanus*, *Polypedilum scalaenum*. Все эти виды уже в июне окукливаются и вылетают из водоема. На смену им в июле приходит (возможно, мигрируя из сублиторали) другой вид хирономид – эвригалинный *Ch. salinaris*, личинки которого остаются на литорали все лето. Видимо, жизненные циклы пресноводных видов в эстуарии адаптированы таким образом, что быстрый рост личинок приходится на сезон наибольшего опреснения (конец весны-начало лета), а на период повышенной солености приходятся стадии имаго и яиц, не зависящие от солености в водоеме. Аналогичным образом в июне вылетают из эстуария ручейники (в том числе *L. nigriceps*, населяющий всю хорогалинную зону).

Тип грунта и граница “критической солености”. Как видно, фауна эстуария р. Черной (особенно в верхней части) весьма богата видами пресноводного происхождения – как реофильными, занесенными из реки, так и многофильными (в общей сложности 30 пресноводных видов против 37 морских и солоноватоводных). При этом преобладание морской или пресноводной группировок явно зависит от типа грунта. На мягких грунтах (занимающих большую часть площади дна) морские виды проникают ближе к устью реки, а пресноводные – исчезают относительно быстро, явно не проходя границу “критической солености”. Напротив, на участках каменистого грунта на протяжении большей части эстуария преобладают виды пресноводного происхождения, доходя до средней солености 7,6 (то есть преодолевая “критическую соленость”). Морские виды на плотных субстратах распространены меньше, также доходя до солености 7,6. Возможно, это связано с тем, что реальная соленость в толще грунта на илах, в силу удержания солей илистыми частицами, может быть заметно выше и более постоянной, чем на хорошо промываемой поверхности камней.

С другой стороны, видовое разнообразие литофильных эстуарных сообществ низко и на всех участках (кроме самого верхнего, приустьевого) уступает таковому пелофильных сообществ. Кроме того, в расширенных и сильно заиленных эстуарных плесах участки плотных грунтов вообще встреча-

ются редко, и по численности пелофилы резко преобладают над лито- и фитофилами.

Река Ковда (Карельский берег). Ширина реки 7–15 м, эстуарная зона имеет длину около 1.2 км и включает озеро шириной около 1.5 км, глубиной до 5–8 м, без существенного течения и постоянным вертикальным градиентом солености (0–5‰ у поверхности и 3–18‰ в придонных слоях), и сильнопроточный участок ниже него. На литорали и речном участке развиты каменистые грунты, в сублиторали и заливах озера – илистые. Эстуарий обследован на девяти станциях, найдено четыре типа сообществ макробентоса. Большая часть озерных мелководий относится к олигогалинной зоне и занята сообществом *P. affinis* с заметной долей пресноводных (*Limnephilus nigriceps*, *Lymnaea auricularia*) видов. На глубине около 0.5 м доминируют солоноватоводные виды (сообщество *M. relictus*). В сильнопроточном участке реки ниже озера развита полипойкилогалинная зона с сообществом *G. zaddachi*, а еще ниже – сообщество *M. edulis*.

Река Лувеньга (Кандалакшский берег). Ширина реки 7–10 м, эстуарная зона имеет длину около 300 м, без существенных расширений, с быстрым течением и каменистым грунтом на всем протяжении. В эстуарии в малую воду наблюдается полное опреснение на всем протяжении, в прилив соленость в целом высока, но распределение ее крайне сложно (пресная вода наслаивается на наступающую вдоль дна морскую). В целом эстуарий является полипойкилогалинной зоной с резко выраженным приливно-отливным и гораздо более слабым пространственным градиентами солености. Эстуарная зона изучена на пяти створах, всего найдено 19 видов и два типа сообществ макробентоса. В верхнем и среднем участках развит биоценоз *G. zaddachi*, причем в верхнем участке обогащенный литореофильными личинками ручейников (*Apatania stigmatella*, *Glossosoma* sp., *Silo pallipes*, *Rhyacophila fasciata*, *Hydroptila* sp.), а в средней части эстуария беднеющий до трех видов – *G. zaddachi* (доминирует), *A. stigmatella*, *J. ischiosetosa*. В нижней части развито сообщество *G. oceanicus*, разнообразие увеличивается за счет эвригалинных бокоплавов *G. oceanicus*, *G. setosus*, *P. affinis*.

Река Песчаная (Кольский берег). Ширина речки 4–6 м, эстуарная зона длиной около 100 м, без расширений, с быстрым течением и каменистым грунтом, также является полипойкилогалинной. В эстуарии найдено девять видов макробентоса (5 пресноводных, 3 – солоноватоводных, 1 – морской) и два типа биоценозов. В верхнем и среднем участках эстуария преобладает *G. zaddachi*, причем для верхнего участка характерны пресноводные личинки насекомых (*A. stigmatella*, *Baetis rhodani*, *Simuliidae* spp.), а для среднего – солоно-

ватоводные *G. duebeni*, *J. ischiosetosa*. В нижнем участке доминируют *L. saxatilis* и *G. oceanicus*.

Ручьи. Изучены устья пяти ручьев Кандалакшского и двух – Карельского побережья шириной от 0.5 до 1.5 м. Все они имеют полипойкилогалинный характер: соленость в отлив близка к 0‰ (сток пресной воды при отсутствии морской), а в прилив – к нормальной морской солености 24–25‰ (приток морской воды подавляет сток ручья). Найдены два типа биоценозов, причем везде доминируют солоноватоводные бокоплавывы: *G. zaddachi* (чаще, в более проточных условиях на каменистых грунтах) или *G. duebeni* (в участках с более заиленными грунтами). Пресноводные и морские виды играют небольшую роль; часто сообщество представлено только видами рода *Gammarus*. Кроме того, в местах с замедленным течением постоянно встречаются колюшки *Pungitius pungitius* и *Gasterosteus aculeatus*.

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЭСТУАРНЫХ СООБЩЕСТВ

Разнообразие изученных нами эстуарных сообществ макробентоса в основном описывается четырьмя факторами: размер самой эстуарной системы, проточность и тип донного грунта, глубина, соленость.

Размер эстуария. Достаточно редко упоминается как фактор, определяющий состав сообщества бентоса [26]. Между тем, по нашим результатам, является ключевым фактором. Из девяти выделенных нами биоценозов один (с доминированием *G. duebeni*) развит только в самых малых эстуариях, длиной до 50–100 м, образованных ручьями шириной 0.3–2 м. Семь биоценозов принадлежат более крупным эстуариям водотоков шириной от 3–5 до 10–12 м. Наконец, один тип (*G. zaddachi*) встречен в эстуариях всех размеров. В целом, в эстуариях ручьев резко доминируют солоноватоводные бокоплавывы рода *Gammarus* (*G. zaddachi* или *G. duebeni*, обычно один и тот же вид на протяжении всего эстуария); в более крупных эстуариях эти виды играют второстепенные роли. Видимо, главная причина специфичности малых эстуариев – полипойкилогалинные условия, элиминирующие все виды, кроме приспособленных к быстрому изменению солености в максимальном диапазоне. Интересно, что таковые не нашлись среди морских эвригалинных видов, которые, по мнению В.В. Хлебовича [17], должны доминировать в полипойкилогалинных условиях. В нашем случае здесь преобладают виды бокоплавов, не характерные для полносоленых вод, хотя и морского происхождения.

Видовое богатство макробентоса с увеличением размера эстуария быстро возрастает от 6–9 ви-

дов в эстуариях ручьев до 67 – в эстуарии р. Черной. При этом число морских и пресноводных (то есть относительно стеногаалинных) видов растет быстрее, чем солоноватоводных (приспособленных к быстрой смене солёности).

Течение и тип грунта. Эти факторы, тесно связанные между собой, традиционно принято считать ведущими при классификации пресноводных донных биоценозов [4]. Ключевую роль они играют и в распределении эстуарного бентоса. Из выделенных нами девяти биоценозов (таблица) пять относятся к илисто-песчаным участкам при отсутствии течения; два (биоценозы *G. oceanicus* и *G. duebeni*) распространены на смешанных грунтах с сочетанием камней, песка и ила при заметном течении; два (биоценозы *M. edulis* и *G. zaddachi*) развиты на каменистых грунтах в местах с быстрым (хотя и не постоянным) течением.

Механизм влияния типа грунта на эстуарную фауну многообразен. Во-первых, тип грунта влияет прямо: большинство доминирующих видов бентоса явно приспособлены к одному из типов субстрата (обычно каменистому или песчано-илистому грунту). Лишь немногие виды (как бокоплавы рода *Gammarus*) имеют приспособления для обитания на различных грунтах. Во-вторых, режим течения и характер грунта в эстуарии закономерно связаны с режимом солёности в нем. Дело в том, что оба этих показателя, в свою очередь, зависят от геометрии самого водоема (в основном – соотношения сечения эстуария и впадающего в него водотока). В сильно-проточных (узких и мелких, в интенсивном водообмене) эстуариях в отлив наблюдается полное опреснение на всем протяжении. Морские виды в таких системах практически отсутствуют; преобладают солоноватоводные виды (особенно *G. zaddachi*), и на большом протяжении эстуария характерны некоторые пресноводные формы (ручейники *A. stigmatella*, *Glossosoma* sp.). Чем меньше проточность и более распространены мягкие грунты, тем устойчивее режим солёности и более выражена продольная зональность бентоса.

Глубина. В массиве использованных нами данных варьировала слабо (от нижней литорали до глубины 0.5 м). Собственно по глубине отличается от остальных только биоценоз *M. relictus* (начинается с глубины 0.3–0.5 м и глубже); прочие биоценозы характерны для нуля глубин и прилегающих к нему горизонтов. Отметим лишь, что виды инфауны, доминирующие на мягких грунтах (*M. balthica*, *H. ulvae* и др.), в основном с равным успехом заселяют нижнюю литораль и верхнюю сублитораль; тогда как доминирующие на каменистом грунте представители эпифауны (*M. edulis*, виды *Gammarus*), явно тяготеют к сублиторали и резко снижают обилие выше нуля глубин.

В целом глубина как экологический фактор в эстуариях выступает в первую очередь косвенно,

определяя наличие вертикального градиента солёности. Во многих относительно крупных эстуарных системах известно расслоение водных масс по солёности и описывалась вертикальная зональность бентосных сообществ, при которой верхние горизонты занимали пресноводные и солоноватоводные виды, а нижние – морские виды [9]. Среди изученных нами участков такая ситуация выявлена в эстуарии Ковды.

Солёность. Наиболее очевидный фактор распределения бентоса в эстуариях, специальному исследованию которого посвящено множество работ [2, 3, 9, 16]. Обычно в изученных эстуариях описывается продольная зональность, включающая от трех до пяти типов бентосных сообществ (от устья реки к морю последовательно сменяют друг друга пресноводные, солоноватоводные и морские комплексы видов).

В изученных нами участках солёность является ключевым фактором распределения бентоса в более крупных эстуарных системах на мягких грунтах, где формируется более или менее устойчивый продольный градиент солёности. Здесь образуется ряд последовательно сменяющихся с увеличением солёности биоценозов с доминированием Chironomidae – *Ch. caecutiens*, *P. affinis*, *M. balthica*, *H. ulvae*. На каменистых и смешанных грунтах эта зональность прослеживается слабее и включает смену биоценозов *G. zaddachi* (в олигогалинной зоне) на *M. edulis* и *G. oceanicus* (в солоноватоводной зоне).

В самых малых эстуариях солёность практически во всех точках сильно варьирует во времени и не является основным фактором распределения бентоса, так как все обитающие здесь бентосные организмы вынуждены приспособляться к максимальному размаху солёности воды. Продольная зональность здесь ограничена выносом в верхнюю часть эстуарной зоны пресноводных видов. Эти виды не приспособлены к повышению солёности и в прилив, вероятно, элиминируются.

СООТНОШЕНИЕ СОЛОНОВАТОВОДНОГО, МОРСКОГО И ПРЕСНОВОДНОГО КОМПЛЕКСОВ ВИДОВ В ЭСТУАРИЯХ

При характеристике видов мы считаем пресноводными виды, распространенные в пресных водах региона; морскими – виды, характерные для мелководий открытых и слабо опресненных берегов Кандалакшского залива; солоноватоводными – виды, характерные только для эстуариев. Среди последних будем различать виды морского (талассогенного) и пресноводного (лимногенного) происхождения. Из 76 найденных нами в эстуариях видов морские эвригалинные виды составляют 23 (30%), солоноватоводные – 16 (21%), пресноводные – 37 (49%). Из солоноватоводных

видов шесть имеют морское происхождение (в основном бокоплав), а 10 – пресноводное (олигохеты и различные личинки двукрылых). Таким образом, доля пресноводных видов в формируемой фауне эстуариев Белого моря превышает таковую морских и солоноватоводных. Более того, в формировании комплекса собственно эстуарных видов ведущую роль также играют виды пресноводного происхождения.

Пресноводные виды мы условно разделяем на речные, характерные для впадающего в эстуарий водотока, и озерные, населяющие окрестные стоячие водоемы. Из найденных в эстуариях 37 видов речные (в основном личинки ручейников), составляют примерно половину (19 видов), и почти столько же (18 видов) – озерные (личинки двукрылых, ручейников и легочные моллюски). Таким образом, пресноводный комплекс видов в эстуариях формируется не только за счет выноса животных из впадающих водотоков, но и путем активного заселения ими эстуариев. Доля озерных видов велика в более крупных слабопроточных эстуариях (например, реки Черной), по условиям сходных с озерами и прудами. Напротив, в сильнопроточных эстуариях рек Лувеньги и Песчаной с литореофильными условиями виды озерного происхождения отсутствуют.

При рассмотрении обилия видов наблюдается совершенно иная картина. Лишь в одном типе биоценоза (*Chironomidae* – *Ch. caecutiens*) пресноводные (причем озерные) виды доминируют. Из остальных восьми типов биоценозов в четырех доминируют солоноватоводные и в четырех – морские виды. В целом солоноватоводные виды доминируют в полипойкилогалинной и олигогалинной зонах, а уже в хорогалинной и, тем более, в солоноватоводной зоне их вытесняют морские вселенцы. Интересно, что все пресноводные доминанты в эстуариях – личинки двукрылых (*Stictochironomus* sp., *Micropsectra recurvata*), почти все солоноватоводные – ракообразные (*G. zaddachi*, *G. duebeni*, *P. affinis*, *M. relicta*), и почти все морские – моллюски (*H. ulvae*, *M. balthica*, *M. edulis*).

Наши данные противоречат известному мнению о том, что основную часть разнообразия эстуарного бентоса составляют морские эвригалинные виды; менее разнообразны (но часто более обильны) солоноватоводные виды, а роль пресноводных по разнообразию и по обилию невелика [5, 10, 15]. Возможно, это мнение является следствием прямого недоучета мелких организмов пресноводного происхождения (в основном личинок насекомых и олигохет). В более ранних исследованиях бентоса реки Черной [3, 11], в которых не определялись хирономиды и олигохеты, роль пресноводных видов также сильно занижена. Недоучет личинок мелких насекомых в эстуариях – следствие сложности их идентификации, а

также сезонной изменчивости их обилия и видового состава. В настоящей работе нам также удалось определить до вида не всех насекомых, и их наблюдаемое разнообразие ниже, чем в специальных работах в эстуариях на эту тему [26]. Но в целом по нашим данным доля насекомых составляет 53% эстуарного макробентоса (40 видов), что близко к результатам по эстуариям Великобритании и Канады в работах Вильямса с соавт. [25, 26].

Собственно в хорогалинной зоне с характерной соленостью 5–8‰ (биоценозы *M. balthica*, *G. oceanicus*, *M. relicta*) найдено 32 вида макробентоса, из которых 10 – морские, 13 – эстуарные и 9 – пресноводные (из них 8 озерных и только один – речной). Таким образом, и здесь резкого обеднения видового богатства сообщества не наблюдается, а вклады морского, солоноватоводного и пресноводного комплексов видов в формирование фауны примерно одинаковы. Однако, по обилию во всех хорогалинных биоценозах доминируют морские и эстуарные виды, а все пресноводные вселенцы занимают второстепенное положение.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты №№ 00–04–48013, 02–04–06059).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азовский А.И., Обридко С.В., Бурковский И.В., Столяров А.П. Структура населения переходных зон в условиях сложных средовых градиентов (на примере макробентоса эстуария реки Черной, Кандакшский залив, Белое море) // Океанология. 1998. Т. 38. № 3. С. 412–420.
2. Аладин Н.В. Критический характер биологического действия каспийской воды соленостью 7–11‰ и аральской воды соленостью 8–13‰ // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. 1989. Т. 196. С. 12–21.
3. Бурковский И.В., Столяров А.П. Особенности структурной организации макробентоса в биотопе с выраженным градиентом солености // Зоол. журн. 1995. Т. 74. № 2. С. 32–46.
4. Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1940. Т. 5. Вып. 3–4. С. 519–919.
5. Комендантов А.Ю. Макрозообентос эстуария реки Гладкой (залив Посьета Японского моря) // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. 1986. Т. 141. С. 114–126.
6. Кучерук Н.В. Сублиторальный бентос североперуанского апвеллинга. В кн.: Экология фауны и флоры прибрежных зон океана. М.: ИО АН СССР, 1985. С. 14–31.
7. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.
8. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломец А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 263 с.
9. Погребов В.Б., Горянина О.О. Литораль полузамкнутой акватории Белого моря в условиях рас-

- преснения. I. Ведущие экологические факторы, состав и пространственная структура поселений гидробионтов // Вестн. Ленингр. ун-та. 1988. Сер. 3. Вып. 1. С. 17–23.
10. Старобогатов Я.И., Хлебович В.В. Проблемы типологии солоноватых вод // Гидробиол. Журнал. 1978. Т. 14, № 6. С. 3–6.
 11. Столяров А.П. Зональный характер распределения макробентоса эстуария р.Черной (Кандалакшский залив, Белое море) // Зоол. журн. 1994. Т. 73. № 4. С. 65–71.
 12. Столяров А.П., Бурковский И.В. Сезонные изменения в структуре макробентоса беломорского эстуария (при выраженном градиенте солености) // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57. № 2. С. 95–111.
 13. 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. биол. 2002. № 12 (в печати).
 14. Удалов А.А., Бурковский И.В., Мокиевский В.О., Столяров А.П., Мазей Ю.А., Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С., Сабурова М.А., Ильинский В.В., Колобов М.Ю., Пономарев С.А. Изменение основных характеристик микро-, мейо- и макробентоса по градиенту солености в эстуарии Белого моря // Океанология. 2004. Т. 44 (в печати).
 15. Ушаков П.В. Фауна беспозвоночных Амурского лимана и соседних опресненных участков Сахалинского залива. В сб. "Памяти акад. С.А. Зернова". М.-Л.: АН СССР, 1948. С. 175–191.
 16. Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 235 с.
 17. Хлебович В.В. К биологической типологии эстуариев Советского Союза // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 141. С. 5–16.
 18. Чертопруд М.В., Азовский А.И. Размещение макробентоса беломорской литорали в различных масштабах пространства // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. № 1. С. 47–63.
 19. Brittain J.E., Eikland T.J. Invertebrate drift – a review // Hydrobiologia. 1988. V. 166. P. 77–93.
 20. Ducrotoy J.-P., Elliott M. The need for spatial and temporal comparisons of estuaries and coasts. In.: Estuaries and coasts: spatial and temporal comparisons. Int. Symp. Ser. Fredensborg: Olsen & Olsen. 1991. P. 1–4.
 21. Jones K.K., Simenstad C.A., Hygley D.L., Bottom D.L. Community structure, distribution, and standing stock of benthos, epibenthos and plankton in the Columbia River estuary // Progr. Oceanogr. 1990. V. 25. № 1–4. P. 211–241.
 22. McLusky D.S. The estuarine ecosystem. Glasgow, London: Blackie. 1981. P. 1–150.
 23. McLusky D.S. Intertidal habitats and benthic macrofauna of the Forth estuary, Scotland // Proceedings of the Royal Soc. Of Edinburgh. 93B. 1987. P. 389–399.
 24. Mees J., Fockedey N., Hamerlynck O. Comparative study of the hyperbenthos of three European estuaries // Hydrobiologia. 1995. V. 311. P. 153–174.
 25. Williams D.D., Williams N. Aquatic insects in an estuarine environment: densities, distribution and salinity tolerance // Freshwater Biol. 1998. V. 39. № 3. P. 411–421.
 26. Williams D.D., Hamm T. Insect community organisation in estuaries: the role of the physical environment // Ecology. 2002. V. 25. № 3. P. 372–384.

Diversity of Macrobenthic Communities in the White Sea Estuaries

M. V. Chertoproud, A. A. Udalov, A. P. Stoljarov, R. R. Borisov

Diversity of intertidal and upper-subtidal macrozoobenthic communities was described on the base of 11 estuaries of small rivers and streams in the Kandalaksha Bay of the White Sea. Using the Braun-Blanke and cluster-analysis technique, the nine types of macrobenthic communities were classified. Community type mostly depends on an estuary size, salinity, substrate type, water velocity and depth. A zonation of macrobenthic communities along a main estuarine axis exists in large estuaries with a pronounced salinity gradient only and is described in detail within the Chernaya River estuary. Such zonation is fully absent in small stream estuaries with polyoikilogalinic conditions, where the poor-species assemblage of brakish-water amphipods *Gammarus zaddachi* and *G. duebeni* prevails. The freshwater species of river and lake origin (especially Diptera and Trichoptera larva) are the dominant group in the small-estuarine fauna. On the contrary, the importance of freshwater species in the density and biomass of estuarine assemblages is insignificant.