

УДК 591.524.11:268.46

СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СУБЛИТОРАЛЬНОГО ЗООБЕНТОСА
В КЕМСКОЙ ГУБЕ БЕЛОГО МОРЯ

© 2009 г. Н. В. Денисенко

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

e-mail: ndenisenko@zin.ru

Поступила в редакцию 13.09.2007 г., после доработки 15.09.2008 г.

Представлены данные о распределении зообентоса в Кемской губе Белого моря, подверженной сильному речному стоку. Количество видов на станциях изменялось от 4 до 65. Плотность поселений и биомасса зообентоса варьировали от 342 ± 68 до 4293 ± 96 инд/м² и от 0.418 ± 0.081 до 1975.22 ± 494.36 г/м² соответственно. Индекс Шеннона изменялся от 1.19 до 4.7 бит/особь. В вершине залива доминировали детритофаги, а центральной части и на выходе из него преобладали сестонофаги. Прослежено изменение характеристик зообентоса вдоль градиента солености и их взаимосвязь еще с 7 параметрами среды. Установлено, что только видовой состав, биоразнообразие и трофическая структура зообентоса достоверно коррелируют с некоторыми из них. Использование множественного регрессионного анализа, оценивающего совокупное воздействие факторов среды, выявило параметры, которые являются определяющими для распределения зообентоса в Кемской губе. Для видового состава это – глубина, цветность воды и количество в ней общей взвеси; для численности – содержание пелита и $S_{орг}$ в донных осадках. Биомасса зависит от солености, цветности воды и $S_{орг}$ в осадках и во взвеси. Индекс Шеннона зависит от цветности воды, $S_{орг}$ во взвеси и в осадках и от содержания пелита. Расчеты индекса экологического стресса выявили в губе две зоны с нестабильным состоянием зообентоса.

Исследования эстуариев и прилегающих к ним участков моря были и остаются достаточно интенсивными и разноплановыми во всем мире [11, 14, 15, 25, 28, 30]. В последние десятилетия появился ряд публикаций, касающихся изучения эстуариев морей российской Арктики [10, 13, 18, 23, 24, 27]. Однако, данных об особенностях распределения донных животных в зонах влияния речного стока для этого региона пока немного. На настоящий момент наиболее исследованными в этом отношении являются эстуарные зоны Карского моря [8, 21, 22, 23, 31], в меньшей степени эстуарии морей Лаптевых [4] и Баренцева [21]. В указанных исследованиях описано распределение сублиторального зообентоса в заливах, подверженных влиянию стока крупных рек, таких как Обь, Енисей, Лена и Печора. В Белом море также было выполнено несколько подобных работ, но они касались изучения влияния стока малых рек, и в них рассматривались [18, 2, 12, 17] особенности распределения макрозообентоса на литорали и в самом верхнем горизонте сублиторали до глубины 0.5 м. До настоящего момента остается невыясненной реакция зообентоса сублиторальной зоны на вариабельность факторов среды в эстуарных заливах макро-приливных морей, если оценивать их влияние в совокупности, что представляется наиболее важным при оценке биоты в переходных частях системы река–море [27]. Кроме того, в литературе отсутствуют какие-либо сведения о зообентосе Кемской губы, его видовой структуре и количественных характеристиках. Все это послужило поводом для организации исследований и подготовки данной публикации. Целью выполненной рабо-

ты было показать пространственное изменение структурно-функциональных характеристик зообентоса в эстуарии субарктического макро-приливного моря при условии интенсивного речного стока, а также выяснить какие факторы среды имеют определяющие значение при распределении донной фауны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для статьи послужили данные, полученные в результате отбора проб зообентоса во время комплексной экспедиции на НИС “Эколог”, выполнявшейся в июле 2001 г. (12 станций) в Кемской губе Онежского залива, подверженной интенсивному стоку реки Кемь. Станции располагались на глубинах от 0.5 до 10.9 м вдоль оси, продолжающей речное русло (рис. 1). Для получения дополнительной информации и уточнения границы переходной зоны в августе 2004 г. был собран материал еще на двух станциях, расположенных вдоль той же оси. В приглубой части залива пробы собирали в трехкратной повторности дночерпателем Ван-Вина с площадью захвата 0.1 м². На мелководье работали со шлюпки дночерпателем Экмана-Берджи с площадью захвата 0.02 м². Всего проанализировано 42 пробы зообентоса (табл. 1). Из дночерпателя пробу вместе с осадками смывали морской водой в округло-коническое капроновое сито с размером ячеек 1 мм. После отмыва мелких фракций остаток осадка вместе с животными фиксировали 4% формалином, нейтрализованным гексамином. В лабо-

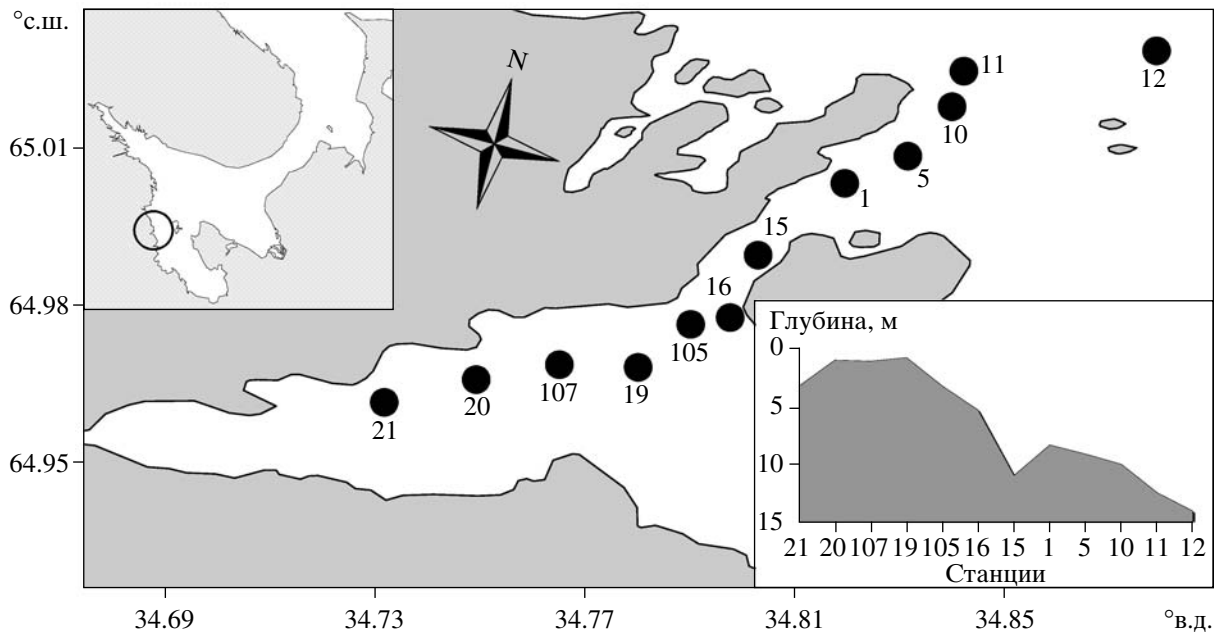


Рис. 1. Карта района исследований.

ратории животных сортировали по основным систематическим группам с применением биноклярного микроскопа МБС-10, затем повторно фиксировали 70% этанолом. В ходе видовых определений подсчитывали количество особей каждого вида в пробе и взвешивали с точностью до 0.001 г. Информационное разнообразие видов оценивали по индексу Шеннона [33]:

$$H' = -\sum p_i \log_2(p_i),$$

где p_i – доля i -го вида (или трофической группы) от общего количества особей (или биомассы) в пробе. Постанционные индексы вычисляли как среднее арифметическое индексов для проб.

Соотношение изменений параметров зообентоса с изменением факторов среды оценивали путем расчета парной корреляции Пирсона и методом множественного регрессионного анализа. Все статистические расчеты проводились с использованием программы – Systat-9 и Microsoft: Excell-4. Особое внимание в выполненных исследованиях было уделено оценке стратегий выживания видов зообентоса.

Общеизвестно, что видовые ассоциации макрозообентоса могут быть охарактеризованы как “ r ” или “ k ” преобладающими стратегиями выживания. Для их оценки был использован недавно предложенный индекс экологического стресса [5, 6]:

$$D_E = [H'(SpB) - H'(SpA)] / \log(N),$$

где $H'(SpB)$ – индекс разнообразия видов (Шеннона) по биомассе, $H'(SpA)$ – индекс разнообразия видов (Шеннона) по количеству особей, N – количество

видов в выборке. Несмотря на то, что уже более 20 лет при оценке стресса, испытываемого морскими сообществами, используется метод кумулятивных кривых АВС [35], предпочтение было отдано приведенному выше индексу. АВС-метод обладает хорошей разрешающей способностью, но его количественная оценка затруднена. В связи с этим рядом авторов было предложено проводить интегральную оценку взаиморасположения кривых численности и биомассы [19, 20, 29]. Однако эта величина варьирует в неограниченных пределах, что препятствует ее употреблению при выполнении графических построений. При использовании индекса экологического стресса Денисенко эта оценка изменяется от -1 до 1 , т.е. имеет четко ограниченный интервал. Кроме того, данная формула основана на вычислении значений индекса Шеннона, который широко применяется при экологических исследованиях и оценке состояния экосистем. Анализ трофической структуры зообентоса проведен с учетом доли отдельных трофических групп в общей биомассе зообентоса.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Общая характеристика района. Кемская губа расположена в Онежском заливе и сообщается с ним несколькими проливами. Один из них имеет глубины до 15 м, остальные – достаточно мелководны – с глубинами не более 2–3 м (рис. 1). Гряда островов защищает залив от сильного волнового воздействия и нагонных явлений. Влияние реки Кемь, одной из наиболее крупных на Карельском берегу (годовой сток составляет около 8.5 км³), на гидрологические

Таблица 1. Характеристика станций¹ и изменение основных количественных показателей зообентоса в сублиторали Кемской губы

Дата сбора материала	№ станции	Глубина, м	Тип дночерпателя/Облаваемая площадь, м ²	Кол-во проб на станции	Солёность в придонном слое	Температура воды в придонном слое	Содержание общей взвеси (в числителе) и $S_{орг}$ (в знаменателе) в придонном слое воды, мг/л	Плотность воды, град	Число видов на станции	Средняя плотность поселений и ошибка средней, экз/м ²	Средняя биомасса и ошибка средней, г/м ²	Индекс видового разнообразия по Шеннону, $H' \text{ Log Base 2}$
06.07.2001	21	3.0	Экмана-Берджи/0.02	3	0.17	17.72	3.65/3.00	91	4	342 ± 68	0.418 ± 0.081	1.479
06.07.2001	20	0.7	»	3	6.35	16.29	8.31/6.04	51	7	5695 ± 1491	2.01 ± 0.36	2.319
09.08.2004	107	0.8	»	3	4.03	18.7	5.60/-	31	8	2649 ± 386	1.15 ± 0.31	2.389
06.07.2001	19	0.5	»	3	11.00	16.71	4.78/2.68	36	7	5066 ± 767	4.77 ± 0.82	2.059
09.08.2004	105	3.0	»	3	22.4	14.9	5.3/-	42	16	2783 ± 1237	488.19 ± 246.03	2.782
06.07.2001	16	5.1	Ван-Вина/0.1	3	18.64	11.7	7.55/5.41	68	15	2915 ± 255	1975.22 ± 494.36	1.199
05.07.2001	15	10.9	»	3	22.65	9.59	3.92/2.15	42	45	4293 ± 96	177.1 ± 108.2	2.625
05.07.2001	1	8.2	»	3	24.57	9.86	4.60/4.45	28	31	2293 ± 292	18.91 ± 3.30	2.861
05.07.2001	5	9.0	»	3	24.74	9.52	8.15/2.85	23	43	2243 ± 243	27.58 ± 69.05	3.394
04.07.2001	10	9.9	»	3	25.71	9.07	5.60/-	-	65	1523 ± 242	105.62 ± 44.16	4.607
04.07.2001	11	12.4	»	3	24.74	9.52	5.3/-	15	55	1060 ± 185	230.81 ± 85.00	4.698
04.07.2001	12	14.0	»	3	24.78	10.05	4.45/2.90	-	37	770 ± 210	62.35 ± 16.31	3.573

¹ Данные о параметрах среды на станциях приводятся на основании материалов совместной публикации с. Дологовым [24] и опубликованных данных Шевченко [34].

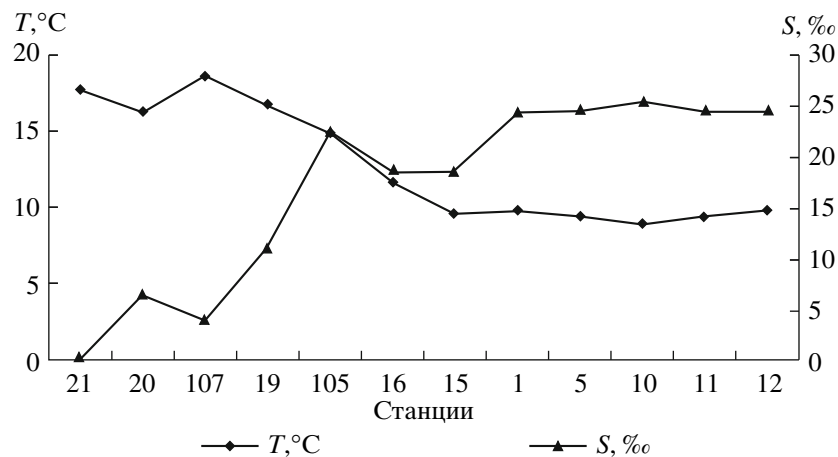


Рис. 2. Изменение придонной температуры (Т) и солености (S) в районе исследования.

характеристики вод губы велико [3]. По результатам комплексных исследований 2001–2004 годов вершина залива, с глубинами от 1 до 5 м, характеризуется как типичный эстуарий, центральная часть залива с глубинами 5–10 м принадлежит к переходной зоне, а его внешняя часть с глубинами более 10 м является морской [7, 24]. Антропогенное воздействие в районе исследования ничтожно [7, 24], но здесь наблюдаются процессы интенсивного осаждения взвешенного вещества, как неорганической природы, так и органического происхождения [34]. При повышении солености и переходе к морским условиям отмечается флокуляция растворенного органического вещества и мелкодисперсных частиц неорганической природы [34], что является характерным проявлением действия маргинального фильтра [27].

Донные осадки. Согласно ранее опубликованным сведениям [9] донные осадки Кемской губы большей частью грубозернистые, состоящие преимущественно из песка, гравия, гальки, ракушки и алевритов. Структура осадков не зависит от глубины, а определяется рельефом дна и гидродинамикой [9], которая, в свою очередь, напрямую взаимосвязана с интенсивностью речного стока и мощностью приливо-отливных течений [7, 34].

В зоне наибольшего влияния реки (станции 19–21, 107) осадки плотные, состоящие из смеси серой глины и мелкозернистого песка с небольшим наилком. В небольших впадинах дна (ст. 105, 16) переходной зоны, в результате осаждения взвеси и сброса ракушечного материала, осадки илесто-песчаные с большим включением ракушки. На обилие органики здесь указывает темный цвет подповерхностного слоя, но запах сероводорода отсутствует, что свидетельствует о достаточно хорошей вентиляции придонного слоя воды. В проливе между материком и островом расположена зона размыва, где происходит смыв верхних, рыхлых слоев. Здесь дно сложено из грубообломочного материала (ст. 15). Ближе

к выходу из залива, уже за пределами Кемской салмы, вновь отмечены смешенные осадки, в основном илесто-глинистые, но с включениями гравия и ракушки. Доля органического углерода, в илесто-песчаных осадках переходной зоны, на участках расположенных ближе к устьевой части реки, была невелика и составляла 0.13%. В мористой части переходного района, непосредственно в зоне работы маргинального фильтра, содержание $C_{орг}$ в осадках постепенно увеличивалось от станции к станции, изменяясь от 0.54 до 2.04% [34].

Гидрологический режим. Особенности гидрологического режима района исследования описаны в литературе довольно подробно [7, 24]. По литературным данным в летний период температура в районе исследования в придонных слоях меняется от 8.7 до 11.6°C (рис. 2) [24]. Однако согласно инструментальным измерениям в 2001 и в 2004 гг. размах варьирования температуры был более значительным и зависел от месяца выполнения наблюдений (табл. 1).

В эстуарных заливах обычно регистрируют три основных зоны – олигогалинную (0 до 8‰), мезогалинную (8–20‰) и поли- или эугалинную, каждая из которых характеризуется своеобразием соленостного режима. В пределах мезогалинной зоны выделяется зона с критической соленостью (или хорогалинная зона) 5–8‰, которую не могут преодолеть пресноводные организмы [14, 32]. Наиболее четко границы этих зон фиксируются в безприливных морях [11]. В Белом море, где высота прилива может достигать 6 м, положение границ между указанными зонами неустойчиво и зависит от интенсивности приливо-отливной волны [24]. При этом наиболее существенные колебания солености имеют место в поверхностном слое воды, а величина отклонения от среднего значения солености зависит от фазы приливо-отливного цикла. Однако и этого достаточно, чтобы в районе исследования не наблюдалось устойчивого положения полей с критической

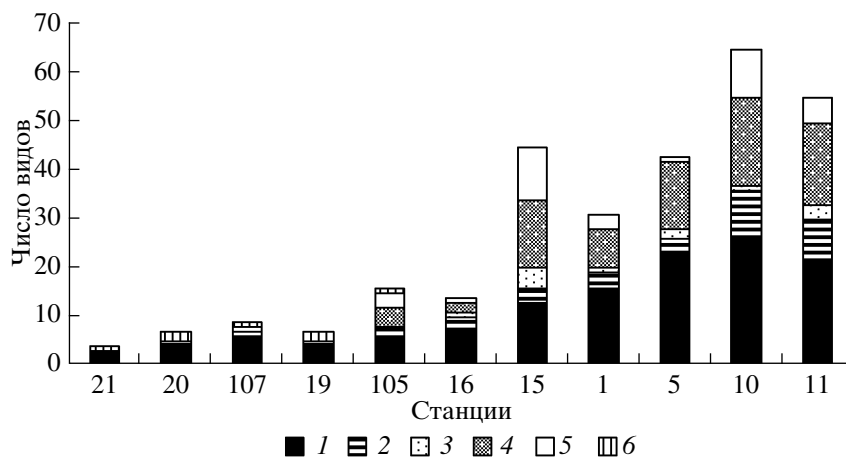


Рис. 3. Изменение общего количества видов зообентоса и отдельных систематических групп в районе исследования. 1 – полихеты и олигохеты, 2 – ракообразные, 3 – иглокожие; 4 – моллюски, 5 – прочие, 6 – хирономиды.

солёностью [13]. В отличие от поверхностного слоя величина солёности у дна была более стабильна, хотя и зависит от сезона года, в связи этим в Кемской губе условно можно разделить на три участка. К олигогалинной зоне относятся станции 21, 20, 107, 19 (рис. 1, табл. 1). Мезогалинная (или переходная) зона занимает центральную часть залива (станции 105, 16). Его внешняя часть залива принадлежит к полигалинной (морской) зоне (станции 15, 1, 5, 10, 11, 12). Граница между переходной и морской зонами, соответствует солёности около 20‰ и расположена между станциями 16 и 15 [34].

Взвесь и цветность воды. В районе исследования концентрация взвеси в придонном слое была достаточно высокой (табл. 1) [24, 33]. В приустьевых участках эстуария она варьировала от 3 до 6 мг/л, в районе аккумуляции ее величина уже достигала 7–8 мг/л (ст. 16, 5), а в зоне размыва (ст. 15) падала до 3.99 мг/л [24, 34]. Если содержание и размер минеральных частиц во взвеси в целом по заливу уменьшался по мере продвижения к морским участкам, то относительная величина органической компоненты, напротив, увеличивалась с 19 до 52% с одновременным возрастанием содержания автохтонной органики и уменьшением органики аллохтонного происхождения [7, 34]. Согласно нашим расчетам корреляционная связь между содержанием органической компоненты и общим количеством взвешенного вещества в придонном слое отсутствует, хотя имеется довольно сильная взаимосвязь содержания взвешенной органики с глубиной расположения станции ($R = 0.67$), температурой воды в придонном слое ($R = -0.83$).

Показатель цветности воды в районе исследования варьировал от 17 до 91 град (табл. 1) [7], что означает влияние речного стока на океанографические характеристики водной массы залива [13], хотя оно оказалось весьма слабым ($R < -0.6$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Видовая структура. В районе исследования было обнаружено 147 таксонов донных беспозвоночных, среди которых по числу видов доминировали две систематические группы: полихеты (56 видов) и моллюски (36 видов). Ракообразных было отмечено более 20 видов, мшанок – 11 видов, иглокожих – 6 видов, гидроидов – 4 вида, представители других групп были определены до ранга семейства (сем. Chironomidae), или типа (Nematoda, Nemertini, Porifera).

Пространственное распределение фауны неоднородно. В олигогалинной зоне, (станции 19, 20, 21, 107), в пробах найдено всего 12 видов (табл. 1). В основном это были мелкогабаритные формы, среди которых наиболее широко были представлены хирономиды и олигохеты. На станциях 107 и 19, расположенных ближе к внешней границе с переходной зоной, встречаются эврибионтные виды полихет – *Capitella capitata*, *Micronephthys minuta*, несколько представителей сем. Spionidae и эстуарный вид амфипод – *Pontoporeia affinis*.

Мезогалинная зона в целом характеризуется более богатой фауной (35 видов). Несмотря на то, что она по-прежнему бедна видами на границе с олигогалинной зоной (ст. 105), и массовыми видами являются типичные обитатели эстуариев – амфипода *P. affinis* и двустворчатый моллюск *Macoma balthica*, количество в целом эврибионтных морских видов увеличивается и, помимо уже указанных выше таксонов, отмечены единичные находки полихет *Scoloplos armiger* и *Terebellides stroemi*. В ядре переходной зоны, несмотря на достаточно низкую солёность (ст. 16) (рис. 3, табл. 1), количество видов зообентоса продолжает расти (около 30 видов), а поселения маккомы сменяются скоплениями мидии (*Mytilus edulis*). При переходе к морским условиям общее количество видов макрозообентоса в пробах приближается к 100. Если на границе мезогалинной и полигалин-

Таблица 2. Значения коэффициентов парной корреляции видового богатства, численности, биомассы, информационного разнообразия с параметрами среды²

Характеристика зообентоса	Факторы среды							
	глубина	соленость	температура	общее содержание взвеси в воде	орг. взвесь в воде	$C_{\text{орг}}$ в осадках	цветность воды	содержание пелита (<50 мкм) в осадках
Количество видов	0.87	0.79	-0.88	0.12	-0.78	-0.37	-0.62	0.39
Численность	0.24	0.15	-0.37	0.14	-0.19	-0.13	-0.17	-0.37
Биомасса	-0.01	0.12	-0.18	0.07	0.20	-0.18	0.36	-0.10
Индекс Шеннона	0.69	0.68	-0.63	0.11	-0.58	-0.16	-0.81	0.48
Доля детритофагов в общей биомассе зообентоса	-0.46	-0.56	0.57	-0.37	0.27	0.01	0.20	-0.21

² Значимые значения выделены полужирным шрифтом.

Таблица 3. Параметры стандартной множественной регрессии со свободным членом (или константой) для зависимости количества видов зообентоса от абиотических факторов среды ($R^2 = 0.99$)

Коэффициенты регрессии	β	Ошибка, β	B	Ошибка, B	$t(5)$	Уровень значимости фактора (p -level)
Свободный член			8.349	2.704	8	0.027
Параметры среды						
Глубина	0.840	0.042	3.543	0.179	19.811	0.000006
Цветность воды	-0.229	0.042	-0.191	0.035	-5.463	0.003
Общее содержание взвеси в воде	0.099	0.038	1.380	0.537	2.570	0.05

ной зон донная фауна представлена в основном эврибионтными морскими формами (ст. 16), то за пределами переходной зоны (ст. 15) в пробах присутствуют стеногалинные виды. Это – иглокожие *Ophiura robusta*, *Thyonidium pellucidum*, *Psolus phantapus*, мшанки *Flustra foliacea*, *Electra crustulenta* var. *catenulariasimilis*, *Dendrobeatia fruticosa* и асцидия *Styella rustica* (рис. 3).

Корреляционный анализ показал тесную связь изменения видового состава с вариациями глубины, температуры и содержания органики в придонном слое воды. В меньшей степени количество видов зависит от показателя цветности воды (табл. 2). Результаты множественного регрессионного анализа, в процессе которого оценивается комплексное влияние абиотических факторов и выявляются наиболее значимые регрессоры, указывают на зависимость видового состава зообентоса Кемской губы от глубины, цветности воды и концентрации взвешенного вещества (табл. 3).

Численность и биомасса зообентоса. Численность организмов зообентоса в Кемской губе была наиболее высока в ядре олигогалинной зоны (станции 20, 107), где она варьировала от 2500 до 6000 экз/м² (рис. 4). Второй пик численности отмечен при переходе к морской зоне, в условиях силь-

ного течения в Кемской салме (ст. 15), где ее величина превышала 4000 экз/м². В олигогалинной зоне самыми массовыми по численности были олигохеты, в переходной – мидии, в морской – двусторчатый моллюск *Modiolus modiolus* и усонгий рачок *Verruca stroemi*.

Расчет парных корреляций не обнаружил достоверной связи изменений численности зообентоса с параметрами среды (табл. 2). Вместе с тем, множественный регрессионный анализ обозначил значимые факторы, определяющие плотность поселений зообентоса. Ими являются структура донного осадка и содержание в нем органического углерода (табл. 4).

Биомасса зообентоса в районе исследования варьировала также значительно, как и численность, но, в отличие от нее, более высокие биомассы были зарегистрированы не в вершине, а ближе к внешней части залива (рис. 5). Скачек биомассы (до 2000 г/м²) наблюдался в центральной части залива после повышения солености до 12–18‰ (ст. 16) за счет массового развития сублиторальных поселений мидий. В проливе Кемская салма, уже в морской зоне, величина биомассы снизилась до 177 г/м² (ст. 15), и основная ее доля была сформирована модиолусами (*M. modiolus*) и усонгими рачками (*V. stroemi*). За

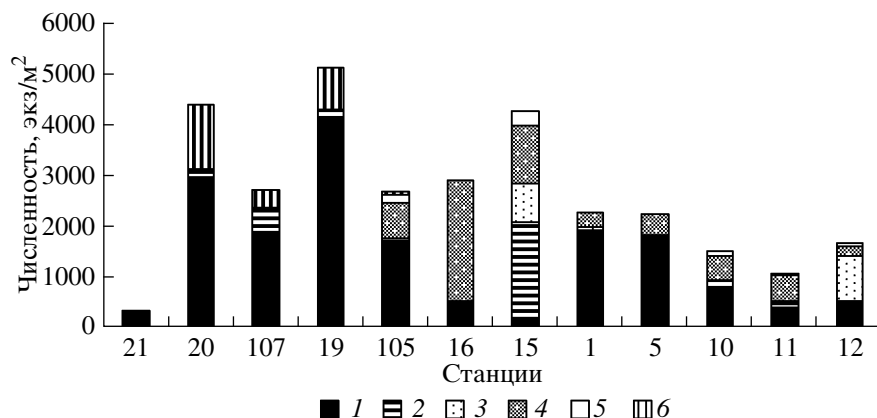


Рис. 4. Изменение общей численности зообентоса и численности отдельных систематических групп в районе исследования. Обозначения см. на рис. 3.

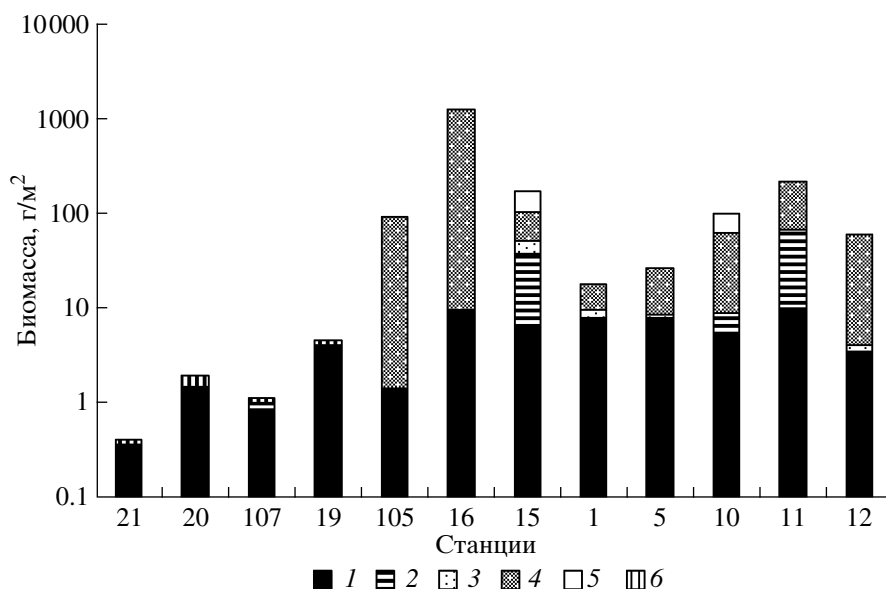


Рис. 5. Изменение общей биомассы зообентоса и биомассы отдельных систематических групп в районе исследования. Обозначения см. на рис. 3.

пределами пролива (станции 1, 5), отмечалось дальнейшее снижение биомассы до 20 г/м², хотя и при переходе к морским условиям (станции 10, 11, 12) вновь наблюдалась тенденция постепенного увели-

чения биомассы, но ее величина не превышала 230 г/м² (рис. 5, табл. 1). Наиболее массовой группой в морской зоне были двустворчатые моллюски (*Astarte elliptica*, *A. montagui* (ст. 5); *Arctica islandica* *Cilia-*

Таблица 4. Параметры стандартной множественного регрессии со свободным членом (или константой) для зависимости общей численности зообентоса от абиотических факторов среды ($R^2 = 0.72$)

Коэффициенты регрессии	β	Ошибка, β	B	Ошибка, B	$t(5)$	Уровень значимости фактора (p -level)
Свободный член			7030.09	1529.691	4.596	0.006
Параметры среды						
Содержание пелита в осадках	-0.930	0.327	-192.96	67.764	-2.847	0.036
Органический углерод в осадках	-0.855	0.360	-1272.30	536.043	-2.373	0.064

Таблица 5. Параметры стандартной множественной регрессии со свободным членом (или константой) для зависимости общей биомассы зообентоса от абиотических факторов среды ($R^2 = 0.90$)

Коэффициенты регрессии	β	Ошибка, β	B	Ошибка, B	$t(4)$	Уровень значимости фактора (p -level)
Свободный член			-2099.41	624.437	-3.362	0.028
Параметры среды						
Соленость	1.116	0.224	72.72	14.596	4.982	0.008
Содержание органической взвеси в воде	1.046	0.238	416.63	94.894	4.390	0.012
Цветность воды	0.559	0.209	15.10	5.649	2.673	0.056
Органический углерод в осадках	-1.196	0.296	-821.31	202.958	-4.047	0.016

Таблица 6. Доля трофических групп в биомассе макрозообентоса в сублиторали Кемской губы (%)

Трофическая группа	Станции											
	21	20	107	19	105	16	15	1	5	10	11	12
Собирающие детритофаги	62.50	0.00	46.05	88.33	8.28	1.79	24.48	43.76	0.07	1.72	0.24	26.41
Детритофаги-грунтоеды	37.50	82.11	18.86	11.03	0.03	0.00	5.38	11.96	0.03	0.49	0.19	0.12
Фильтраторы и соскребатели	–	7.37	32.89	0.64	91.40	97.91	0.00	9.77	99.67	96.15	98.80	72.88
Хищники	–	10.53	2.19		0.29	0.30	70.14	34.51	0.23	1.64	0.78	0.59

tocardium ciliatum, *Serripes groenlandicus* (станции 10, 11 и 12 соответственно). Простой корреляционный анализ не выявил какой-либо зависимости биомассы от изменений каждого из факторов среды, взятого в отдельности (табл. 2). В то же время применение множественного регрессионного анализа показало ее обусловленность от солености, содержания органики в воде и донных осадках и цветности воды (табл. 5).

Трофическая структура. Вклад различных трофических групп, также как и отдельных систематических групп, в формирование общей биомассы зообентоса, если рассматривать ее изменение вдоль градиента солености, весьма неоднозначен. Явное доминирование детритофагов наблюдается только в вершине залива, которая находится под наиболее сильным влиянием реки Кемь, а в переходной и мористой частях залива отмечено превалирование сестонофагов (табл. 6). В ядре эстуария среди детритофагов преобладали детритофаги-собиратели. В мезогалинной зоне и на ее границе с морской зоной, доминировали неподвижные сестонофаги, среди которых своим обилием выделялись мидии (станции 105, 16) и модиолусы (ст. 15). На большинстве станций морской зоны по биомассе превалировали сестонофаги (табл. 6), но в основном это были подвижные формы: астарты *A. elliptica* и *A. montagui* (ст. 5), исландский гребешок *Ch. islandica*, сердцевидка *C. ciliatum* и серрипес *S. groenlandicus* (станции 10–12), хотя прикрепленные сестонофаги были также нередки. Это – модиолус (станция 11), мшанка *F. foliacea* и асцидия *S. rustica* (ст. 10). На тех

участках морской зоны, где детритофагов было больше (станция 1), в массе были представлены иглокожие (офиуры *O. robusta* и *S. nodosa*). Расчеты коэффициентов парной корреляции Пирсона показали, что соотношение трофических групп на станциях в определенной степени зависит от величины солености и температуры ($R = -0.56$ и $R = 0.57$ соответственно) (табл. 2). Однако оценка комплексного воздействия факторов среды на трофическую структуру зообентоса методом пошаговой множественной регрессии не выявила ни одного значимого регрессора.

Видовое разнообразие. Индекс Шеннона [33] в Кемской губе изменялся от 1.19 до 4.7 бит/особь. Низкие значения были зарегистрированы в эстуарной зоне (ст. 21) и на границе мезогалинной зоны с морской (станция 16). Второй минимум совпадает с местоположением фронтальной зоны (рис. 2). Корреляционный анализ указывает на сильную взаимосвязь индекса видового разнообразия с большинством рассмотренных параметров среды (табл. 2). Множественный регрессионный анализ показал, что из всех анализируемых факторов определяющее значение для биоразнообразия имеет содержание органического углерода, как во взвеси, так и в осадках, а также цветность воды и структура осадков (табл. 7).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изменения в бентофауне вдоль градиента солености описаны достаточно детально для водоемов

Таблица 7. Параметры стандартной множественной регрессии со свободным членом (или константой) для зависимости коэффициента биоразнообразия Шеннона от абиотических факторов среды ($R^2 = 0.95$)

Коэффициенты регрессии	β	Ошибка, β	B	Ошибка, B	$t(5)$	Уровень значимости фактора (p -level)
Свободный член			3.909	0.330	11.83174	0.000076
Параметры среды						
Органический углерод в осадках	0.522	0.128	0.580	0.142	4.075	0.009
Содержание органической взвеси в воде	-0.537	0.096	-0.346	0.062	-5.602	0.002
Цветность воды	-0.573	0.086	-0.025	0.004	-6.650	0.001
Содержание пелита в осадках	0.522	0.128	0.579	0.142	4.075	0.009

разных географических регионов [16, 28], но в основном информация касается морей умеренных широт, где зачастую приливно-отливные явления либо отсутствуют, либо высота прилива не столь несущественна, как в арктическом регионе. В эстуарных заливах арктических и субарктических морей многоплановых исследований было проведено пока немного. В связи этим статистически достоверных сведений о значении различных факторов среды в формировании поселений зообентоса эстуариев также недостаточно. Результаты комплексных исследований, выполненных в Кемской губе, относительно изменения видового богатства в олигогалинной и мезогалинной зонах сублиторали, показали наличие существенной зависимости видового состава донной фауны от соленосного режима, и не противоречат выводам о причинах бедности видового состава макрозообентоса в эстуарных зонах заливов [12, 21]. В ходе выполненных исследований выяснилось, что в сублиторали Кемской губы видовой состав зообентоса и его распределение, обусловлены не только изменениями солености, но и изменениями глубины, температурного режима, содержания органической взвеси в воде и цветностью воды, а структура донных осадков и содержание в них органики, как это отмечалось ранее для мелководий [12, 21, 22, 25], не играют существенной роли (табл. 2). Множественный регрессионный анализ, одновременно оценивающий влияние всех параметров среды, сократил число значимых факторов до трех (табл. 3). Среди значимых регрессоров оказались только глубина и цветность воды, к которым добавилось содержание общей взвеси в воде. Это позволяет предположить, что глубина маскирует влияние температуры и солености, а цветность воды – влияние органической взвеси.

Основным отличием распределения зообентоса в сублиторали Кемской губы от распределения бентофауны в сублиторали эстуарных заливов Карского моря, таких как Обская губа и Енисейский залив, где морская фауна преобладает только в их устье [22], можно считать обнаружение морских видов уже в центральной части залива. Этот факт можно объяснить значительно меньшим объемом стока реки

Кеми по отношению к площади залива, по сравнению с заливами Карского моря, однако немаловажное значение имеет и их геоморфология. Выполненные исследования в Кемской губе подтвердили высказанное ранее предположение о взаимосвязи локализации и простираения солоновато-водного комплекса видов на акватории арктических эстуарных заливов с морфологией их дна [21, 22]. В нашем случае исчезновение солоновато-водных видов сопряжено с расширением залива в центральной части (рис. 1), где происходит выклинивание и растекание пресной воды по поверхности водного зеркала достаточно тонким слоем. С другой стороны, выживанию морских эврибионтных форм зообентоса в мезогалинной зоне способствует расчлененность рельефа дна, которая обеспечивает задержку соленых, более плотных вод в ямах и углублениях дна во время фазы отлива. Возможно, по этой причине при рассмотрении совокупного воздействия всех рассмотренных нами факторов наибольшее значение для видовой структуры зообентоса имела не соленость, а глубина (табл. 3). Опосредованное влияние речного стока демонстрирует зависимость изменений видового состава от концентрации взвеси и цветности воды.

Высокая численность зообентоса в ядре эстуарной зоны в Кемской губе не противоречит данным исследований в других районах Мирового океана [8, 12, 21, 28]. Однако, в отличие от заливов с сложными формами рельефа дна, таких как Обская губа [21], в Кемской губе наблюдается второй пик численности, который зарегистрирован при переходе к типично морским условиям. В узкой салме, где скорость течения возрастает, происходит ре-суспензия органики из донного осадка в водную толщу. Это приводит к увеличению плотности поселений прикрепленных моллюсков и усоногих ракообразных, тогда как в эстуарной зоне пик численности формируется в основном за счет полихет или олигохет (рис. 3). Аналогичные скачкообразные изменения численности зообентоса имели место и в Енисейском заливе Карского моря [22]. Во всех перечисленных случаях первый пик повышения численности совпадал с ядром эстуария. Вто-

рой скачек численности зообентоса в Кемской губе приходился на узость пролива, характеризовавшуюся жесткими грунтами, в Енисейском заливе он был приурочен к котловине между порогами с мягкими донными осадками. Поскольку увеличение численности в каждом заливе было сопряжено с разными геоморфологическими формами, характеризующимися разным типом осадков, оно происходило за счет разных систематических групп, разной трофической принадлежности, но в обоих случаях оно совпадало с увеличением пищевого ресурса. Скорее всего, именно сложность рельефа Кемской губы нивелирует силу воздействия изменений глубины, солености и температуры на численность зообентоса, если рассматривать влияние этих факторов одновременно в совокупности с другими параметрами среды и на всей акватории залива, а не только в его эстуарной части. В этом случае на первый план по силе воздействия выходят сортированность осадков и содержание в них органического углерода (табл. 4).

Характер изменений биомассы макрозообентоса в исследованном районе Кемской губы хорошо согласуется со сведениями, имеющимися для других арктических эстуарных заливов, где также отмечалось ее увеличение с возрастанием солености [8, 12, 22]. Однако в Кемской губе нарастание биомассы идет не плавно, как, например, в Обской губе и эстуарии реки Черной [12, 21, 22; 23], а здесь присутствует резкое повышение и ее значений. Основной причиной неравномерного увеличения биомассы в Кемской губе является не только сильное изменение условий обитания от вершины залива к его устью, но и неравномерность этих изменений, поскольку скачек биомассы сопряжен с тем участками дна, где наблюдаются резкие изменения параметров среды в пределах двух соседних станций. Как правило, это соотносится с переходной зоной маргинального фильтра [34]. В Кемской губе всплеск биомассы за счет массового развития поселений мидий отмечался в мезогалинных условиях (при солености $>18\text{‰}$), после того, как уже произошло осаждение из взвеси основной массы минеральных частиц, но относительная доля частиц биогенного характера была в ней еще весьма высока ($>50\%$) [34]. Далее, после зоны размыва (ст. 15) и вторичного оседания взвеси (ст. 1), увеличение биомассы зообентоса связано с возрастанием концентрации автохтонного фитопланктона в придонном слое воды с одновременным увеличением концентрации морского микрофитобентоса в осадках [34]. Неоднозначность воздействия факторов среды на биомассу подтверждается результатами множественного регрессионного анализа, согласно данным которого, наиболее значимыми регрессорами для распределения биомассы являются соленость и содержание органики во взвеси и в осадках (табл. 5). Два последних фактора характеризуют состояние пищевых ресурсов для зообентоса.

Неоднородность условий обитания сказывается и на величине вклада разных трофических и систематических групп в общую биомассу зообентоса на различных станциях (рис. 5). Но в целом в Кемской губе основной биомассообразующей группой являются моллюски.

Рассматривая изменения индекса видового разнообразия по Шеннону, можно говорить о более существенных его колебаниях в Кемской губе по сравнению с теми эстуарными заливами, на акватории которых градиент солености не так велик [12, 21]. В то же время, размах варьирования индекса в Кемской губе был гораздо шире, чем это отмечалось ранее для заливов Белого моря с типично морскими условиями обитания, где значения индекса в целом выше [1]. Вполне возможно, что информационное биоразнообразие эстуарной зоны Кемской губы могло быть больше, если бы представители семейства хирономид были определены до ранга вида, число которых может составлять до 40% от общего количества видов зообентоса мезогалинной зоны [17]. Зарегистрированное в Кемской губе резкое понижение коэффициента Шеннона совпадает с положением гидрологического фронта (рис. 2), провоцирующего осаждение минеральной органики из взвеси, а обилие взвешенной органики ведет к развитию практически монобиоценоза мидий. Эта взаимосвязь подтверждена статистическими расчетами, согласно которым содержание взвеси, и связанная с ней цветность воды, являются одним из наиболее значимых факторов среды для этого информационного разнообразия зообентоса (табл. 7).

Несмотря на то, что в прибрежных эстуарных системах макрофиты могут составлять до 80% всей биомассы сообществ [1, 2], особенностью рассматриваемого участка верхней сублиторали Кемской губы было отсутствие растительности в пробах. В результате этого наблюдалось явное доминирование детритофагов на мелководье в вершине залива, где влияние пресного стока было наиболее велико. Появление детритофагов в качестве доминирующей группы на одной из станций морского участка (ст. 1), расположенной после зоны размыва, есть результат вторичного осаждения взмученных минеральных частиц. Участки с преобладанием сестонофагов в Кемской губе соответствуют переходу от мезогалинной к морской зоне, с участком интенсивного размыва осадков и с морскими станциями, приуроченными к внешней части залива (табл. 6). В первом случае локальное увеличение доли сестонофагов происходит за счет интенсивного процесса осаждения аллохтонного фитопланктона и фитодетрита, привносимого из эстуария [34]. Возрастание скорости течения в проливе Кемская салма вызывает взмучивание детрита и обогащение биогенами, которые образуются после его разложения в придонных слоях водной толщи. Это ведет к интенсификации продуцирования автохтонного фитопланктона. В конечном итоге оба эти

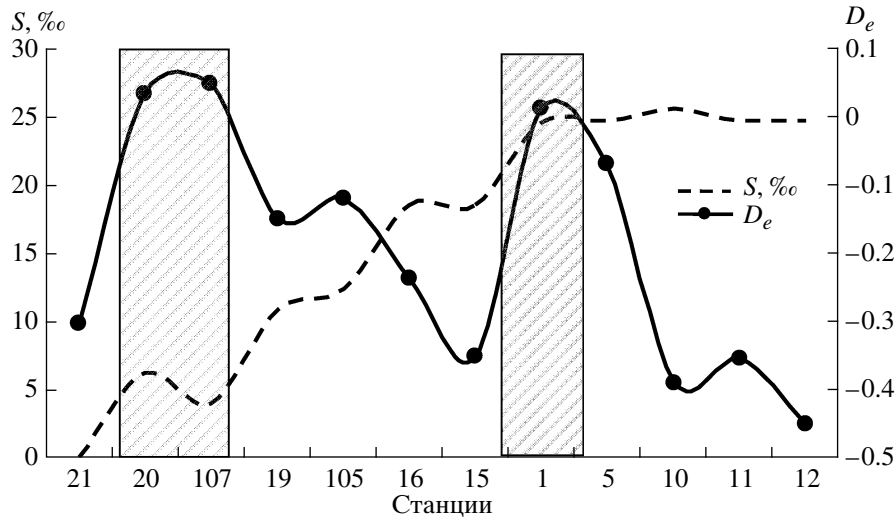


Рис. 6. Местоположение зон с неблагоприятным состоянием зообентоса ($D_e > 0$) в Кемской губе Белого моря (Денисенко [5, 6]). D_e – индекс экологического стресса, S – соленость.

процесса способствуют массовому развитию сестонофагов (ст. 15). В Кемской губе отсутствует плавный переход от сообщества детритофагов к сообществам фильтраторов, хотя это часто встречается в эстуариях вне зависимости от высоты приливов [12, 26, 28, 29]. Мозаичность доминирования и сестонофагов, и детритофагов в поселениях зообентоса определяет слабую корреляцию этой характеристики зообентоса с изменениями параметров среды (табл. 2).

Как известно, нестабильность условий обитания отражается на жизненной стратегии донного населения [19, 20, 29]. Неблагоприятные условия ингибируют развитие организмов с длительным жизненным циклом, поэтому в вершине залива преобладают виды с r -стратегией, характеризующиеся короткими жизненными циклами, которые способны быстро реагировать на изменения условий среды. В мористой части залива, где условия обитания достаточно стабильны, превалируют животные с k -стратегией, т.е. долгоживущие виды, способные переносить довольно значительные колебания факторов среды. При достижении критических значений последних, в их поселениях происходит резкая смена видов-доминант [6]. Зоны с неблагоприятным состоянием зообентоса (с преобладанием r -стратегии) хорошо идентифицирует индекс экологического стресса [5, 6]. Он оказался чувствительным и к критическим градиентам солености в диапазонах 6–9 и 19–24‰, в пределах которых он демонстрирует угнетение зообентоса. Обе указанные зоны стрессового состояния зообентоса были отмечены [6] в Кемской губе (рис. 6).

Таким образом, по результатам анализа особенностей распределения зообентоса в Кемской губе – эстуарном заливе макроприливно-морского моря, можно утверждать, что также как и в морях мало прилив-

ного типа, положение мезогалинной зоны достаточно стабильно. Этот факт обусловлен изрезанностью рельефа залива и изменением гидрологических параметров в течение приливного цикла, главным образом, в поверхностных слоях водной толщи [13]. Неровности рельефа дна способствуют сохранению морских условий среды в его понижениях даже во время максимальных отливов. А система приспособлений у эврибионтных видов к выживанию в неблагоприятных условиях помогает им переносить сезонные изменения объема речного стока. Выполненные исследования показали, что в Кемской губе происходит постепенное замещение эстуарных форм на морские: сначала появляются эврибионтные (они замещают эстуарные формы), к которым в дальнейшем присоединяются стенобионтные морские виды. Повышение солености сопровождается заменой мелкокороткоживущих организмов на долгоживущие формы. Пространственное распространение видов, их количественные характеристики зависят от ширины простирающейся каждой зоны, которая в свою очередь определяется рельефом дна и геоморфологией залива, а также мощностью речного стока.

Величины индекса видового разнообразия и индекса Денисенко [5, 6] свидетельствуют об угнетении фауны в ядре хорогалинной зоны. Причем второй индекс оказался более чувствительным при оценке стабильности в поселениях зообентоса, поскольку он выявил состояние стресса в сообществах зообентоса также при переходе от мезогалинной к морской зоне. В обоих случаях наблюдалось явное доминирование какой-то одной трофической группировки, либо детритофагов, либо сестонофагов. При более стабильном состоянии фауны соотношение трофических групп в поселениях зообентоса более сбалансировано. Указанные изменения в тро-

фической организации зообентоса также определяются не только изменениями соленостного режима, но и зависят от рельефа дна и морфометрии залива.

Автор благодарит руководителя проекта члена-корреспондента РАН Ю.С. Долотова, к.б.н. В.Н. Коваленко за всестороннюю поддержку при выполнении экспедиционных работ, к.г.-м.н. В.П. Шевченко и А.А. Навигатского за предоставленные материалы по гранулометрическому анализу осадков и содержанию взвеси в воде, к.г.н. А.В. Толстикова и А.А. Платонова за информацию о температурно-соленостном режиме и цветности воды.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 00-05-64070, № 00-05-9063 и № 03-05-64079).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бабков А.И., Голиков А.Н. Гидробиокомплексы Белого моря. Л.: Изд. ЗИН АН СССР, 1984. 103 с.
2. Бурковский И.В., Столяров А.П., Колобов М.Ю. Пространственная организация и функционирование морской (эстуарной), прибрежной экосистемы // Успехи совр. биологии. 2002. Т. 122. № 4. С. 316–325.
3. Водогрецкий О.И. (Ред.) Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 2. Карелия и северо-запад. Ч. 1. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 327 с.
4. Гуков А.Ю. Гидробиология устьевой области реки Лены. М.: Научный мир, 2001. 288 с.
5. Денисенко С.Г. Новые возможности информационных показателей биоразнообразия зообентоса при оценке экологического благополучия морских экосистем // Материалы 8-й международной конференции "Aquatera- 2005". СПб.: 2005. С. 304–309.
6. Денисенко С.Г. Информационная мера Шеннона и ее применение в оценках биоразнообразия (на примере морского зообентоса) // Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. Исслед. фауны морей. СПб.: ЗИН РАН, 2006. Т. 56(64). С. 35–46.
7. Долотов Ю.С., Филатов Н.Н., Шевченко В.П. и др. Мониторинг приливно-отливных обстановок в эстуариях Карельского побережья Белого моря // Водные ресурсы. 2005. Т. 32. № 6. С. 670–688.
8. Кузикова В.Б. Донные сообщества Обской губы // Тр. ГосНИОРХ. 1984. Т. 305. С. 66–73.
9. Невесский Е.Н., Медведев В.С., Калинин В.В. Белое море. Седиментогенез и история развития в голоцене. М.: Наука, 1977. 236 с.
10. Романкевич Е.А., Ветров А.А. Цикл углерода в арктических морях России. М.: Наука, 2001. 300 с.
11. Сафьянов Г.А. Эстуарии. М.: Мысль, 1987. 187 с.
12. Удалов А.А., Бурковский И.В., Мокиевский В.О. и др. Изменение основных характеристик микро-, мейо- и макробентоса по градиенту солености в эстуарии Белого моря // Океанология. 2004. Т. 44. № 6. С. 549–560.
13. Филатов Н.Н., Здоровеннов Р.Э., Петров М.П. и др. Комплексные океанологические исследования Онежского залива Белого моря // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна, Вып. 1. Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН, 2004. С. 111–128.
14. Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. М.: Наука, 1974. 230 с.
15. Хлебович В.В. (Ред.) Гидробиологические исследования эстуариев // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 141 Л.: ЗИН АН СССР, 1986. 138 с.
16. Хлебович В.В. К биологической типологии эстуариев Советского Союза // Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 141. С. 5–16.
17. Чертопруд М.В., Удалов А.А., Столяров А.П., Борисов Р.Р. Разнообразие сообществ макрозообентоса эстуариев Белого моря // Океанология. 2004. Т. 44. № 6. С. 901–911.
18. Berger V., Dahle S., Galaktionov K. et al. White Sea. Ecology and Environment. St.-Petersburg-Tromso: Derzaverets Publishers, 2001. 157 p.
19. Beukema J.J. An evolution of ABC-method (abundance-biomass comparison) as applied to macrobenthic communities living in tidal flats in the Dutch Wadden Sea // Mar. Biol. 1988. V. 99. P. 425–433.
20. Clarke K.R. Comparison of dominance curves // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1990. V. 138. P. 143–157.
21. Denisenko S., Sandler H., Denisenko N., Rachor E. 1999. Current state in two estuarine bays of the Barents and Kara Seas // J. Mar. Science. V. 56. P. 187–193.
22. Denisenko N.V., Rachor E., Denisenko S.G. Benthic fauna of the southern Kara Sea // Siberian River Runoff in the Kara Sea: Characterization, quantification variability and environmental significance / Eds R. Stain et al. Proceedings in marine science. Elsevier: Amsterdam, 2003. V. 6. P. 213–236.
23. Deubel H., Engel M., Fetzer I. et al. The southern Kara Sea ecosystem: phytoplankton, zooplankton and benthos communities influenced by river run-off // Siberian River Runoff in the Kara Sea: Characterization, quantification variability and environmental significance / Eds R. Stain et al. Proceedings in marine science. Elsevier: Amsterdam, 2003. V. 6. P. 237–264.
24. Dolotov Yu.S., Filatov N.N., Nemova N.N. et al. Studies of the water and Suspended matter dynamics, anthropogenic pollution and ecosystem living conditions in the estuaries (from example of the Karelian coast of the White Seas) // Oceanology. 2002. V. 42. Suppl. 1. P. 5135–5147. 2001. 302 с.
25. Hyland J.L., Balthis W.L., Rosey M. et al. The soft bottom macrobenthos of North Carolina Estuaris // Estuaries. 2004. V. 27. № 3. P. 501–514.
26. Gaston G.R., Nasci J.C. Trophic structure of macrobenthic communities in the Calcasieu Estuary, Louisiana // Estuaries. 1988. V. 11. P. 201–211.
27. Lisitsin A.P. The maginal filter of the ocean // Oceanology. 1995. V. 34. № 5. P. 671–682.
28. McLusky D.S., Elliott M. The estuarine ecosystems. Ecology, threats and management. Oxford University Press, Oxford, 2004. 204 p.
29. McManus J.W., Pauly D. Measuring ecological stress: variations on a theme by R.M. Warwick // Mar. Biol. 1990. V. 106. P. 305–308.

30. *Meire P.M., Seys J.J., Ysebaert T.J., Goosen J.* A comparison of the macrobenthic distribution and community structure between two estuaries in SW Netherlands // Eds. Elliot M., Ducrotoy J.P. *Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparison*. Fredensborg: Olsen and Olsen, 1991. P. 221–230.
31. *Poltermann M., Deubel H., Klages M., Rachor E.* Benthos communities: Composition, diversity patterns and biomass distribution as first indicators for utilization and transformation processes of organic matter (Kara Sea). *Ber. Polarforsch.* 1999. V. 300. P. 51–58.
32. *Remane A., Schlieper C.* *Biology of brackish water*. 2nd edition. Die Binnengewässer, 1971. 372 p.
33. *Shannon C.E.* *The mathematical theory of communication*. Urbana: University of Illinois Press, 1948. 117 p.
34. *Shevchenko V.P., Dolotov Yu.S., Filatov N.N. et al.* Biogeochemistry of the Kem' Rivar estuary, White Sea (Russia) // *Hydrology and Earth Syst. Sciences*. 2005. V. 9. P. 57–66.
35. *Warwick R.M.* A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthos communities // *Mar. biol.* 1986. V. 92. P. 557–562

Structure and Distribution of Sublittoral Zoobenthos in the Kemsкая Bay of the White Sea

N. V. Denisenko

Data about zoobenthos distribution are presented for the Kemsкая Bay (the White Sea) strongly influenced by river discharge. The number of species at the stations changed from 4 up to 65. Zoobenthos abundance and biomass changed from 342 ± 68 up to 4293 ± 96 ind/m² and from 0.418 ± 0.081 up to 1975.22 ± 494.36 g/m² correspondingly. Shannon diversity varied from 1.19 up to 4.7 bits. At the top of the bay detritivorous predominated and suspension filtrate feeding species was a dominant feeding group in the central part and closer to the entrance of the bay. Changes of zoobenthos characteristics along salinity gradient and their interrelation with 7 factors of environment are observed. It was established, that only the species composition, biodiversity and trophic structure have valid correlations with some of environmental factors. At the same time using multiple discriminant analysis, estimating cumulative effects of environmental factors has revealed parameters, which determined zoobenthos distribution in the Kemsкая Bay. For species composition it is depth, water chromaticity and content of suspension matter in water column; for abundance – content of pelit and C_{org} in bottom sediments. Biomass depends on salinity, chromaticity of water and C_{org} in suspension matter and in sediments. Shannon Index depends on chromaticity of water, C_{org} in suspension matter and in sediments and pelit contents in sediments. Calculation of the index of ecological stress revealed the presence of two zones with an unstable state of zoobenthos.