

Санкт-Петербургский Государственный университет

Биологический факультет

Кафедра ихтиологии и гидробиологии

Фисак Елена Максимовна

Сезонная динамика сообщества *Zostera marina* в Белом море

Выпускная квалификационная работа магистра

(магистерская диссертация)

Работа выполнена на кафедре
ихтиологии и гидробиологии

Научный руководитель:

доцент,

к.б.н. Иванов Михаил Валерьевич

Санкт-Петербург

2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	5
1.1 Характеристика района исследования.....	5
1.2 Биология <i>Zostera marina</i> L.....	7
1.3 Макрозообентос, ассоциированный с <i>Zostera marina</i> L.....	10
Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	20
Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	23
3.1 Физико-химические характеристики донных осадков.....	23
3.2 Общие показатели сообщества макрозообентоса	25
3.3 Временная и пространственная гетерогенность сообщества макрозообентоса.....	29
3.4 Трофическая структура макрозообентоса	33
Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ.....	35
4.1 Связь зарослей zostеры и физико-химических характеристик донных осадков	35
4.2 Сезонная динамика и пространственное распределение общих показателей сообщества макрозообентоса.....	37
4.3 Соотношение пространственной и временной компонент в распределении литорального макрозообентоса.....	38
4.4 Сезонная динамика и пространственное распределение трофической структуры макрозообентоса.....	39
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	42
ВЫВОДЫ	43
Список литературы	45

ВВЕДЕНИЕ

Зостера – многолетнее цветковое растение семейства взморниковые, которое играет важную роль в морских экосистемах, занимая прогреваемые илисто-песчаные литорали в кутовых частях губ и заливов (Möller et al., 2014). Виды данного семейства можно рассматривать в качестве аутогенных инженеров экосистемы, так как они формируют жизненное пространство для других видов, оказывая влияние на гидродинамические силы, циклы питательных веществ, осаждение взвесей и определяя общий вид и структуру прибрежных местообитаний (Moore et al., 2014).

Заросли зостеры могут охватывать обширные зоны и считаются высокопродуктивными местами обитания которые включают в себя разнообразные трофические цепи (Díaz, 2016). Многие виды беспозвоночных и рыб, в том числе и промысловые, используют луга морской травы как места нагула. В экосистеме Белого моря заросли зостеры являются местом нереста и нагула трехиглой колюшки, беломорской сельди, нескольких видов камбал, молоди трески и наваги (Шкляревич, 2014; Ivanova et al., 2016). Отмирающие части растений образуют значительное количество детрита, поступающего на дно моря и используемого в пищу многими бентосными животным (Herkül & Kotta, 2009).

Вблизи биостанции СПбГУ сообщество зостеры изучено относительно хорошо. В работах Мартыновой, Иванова, Пожиловой описаны структура сообщества макрозообентоса, многолетняя динамика обилия зостеры, выявлен ряд её особенностей в Белом море, оценено влияние на донные осадки. Продуктивность зостеры и её морфофизиологические параметры в различных условиях произрастания были освещены в работе Стародубцевой, также стоит упомянуть основоположника изучения зостеры – Владимира Николаевича Вехова, который в своей книге “Зостера морская Белого моря” изложил результаты многолетних наблюдений и исследований морской травы, произрастающей в районе ББС МГУ. Исследования сообществ зостеры в окрестностях биостанции СПбГУ проводились в основном в летний сезон, так что сезонные изменения в этом сообществе фактически не изучены и то, как разные представители бентоса ассоциированного с зарослями зостеры переживают зиму и отмирание надземных частей растений остается не совсем понятным.

В параллельной работе на тех же станциях, где проводились наши наблюдения, Марией Мольковой была показана выраженная сезонная динамика показателей зарослей

зостеры (Молькова, 2018). Исходя из наличия таких данных, основная проверяемая гипотеза нашей работы может быть сформулирована следующим образом - сезонные изменения вида-эдификатора *Zostera marina* L. должны вызывать сезонные изменения макробентосного сообщества.

Для проверки данной гипотезы были сформулированы цель и задачи исследования:

Целью данной работы является описание сезонных изменений сообщества макрозообентоса ассоциированного с зарослями *Zostera marina* в Белом море.

Задачи:

1. Оценить сезонную динамику основных характеристик донных осадков (гранулометрический состав, содержание органических веществ)
2. Оценить сезонную динамику видового обилия, численности и биомассы, таксономической и трофической структуры макрозообентоса.
3. Описать основные факторы определяющие динамику сообщества.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Характеристика района исследования

Белое море расположено на севере европейской части России на широте Полярного круга (от 63°48' до 68°40' с.ш.). Соединяется с Баренцевым морем (Марфенин, 2006). Глубоко врежется в материк, с этим связывают континентальность климата: лето относительно теплое, зима продолжительная и суровая (Назарова, 2015). Зимой температура воздуха может опускаться до $-20 - -30^{\circ}\text{C}$, а летом подниматься до $+30^{\circ}\text{C}$, хотя обычно не превышает $15-20^{\circ}\text{C}$ (Бабков, Голиков, 1984). Биологическая весна наступает в июне, когда вода прогревается до $+3-5^{\circ}\text{C}$, а десятиградусной отметки достигает обычно в 20-х числах июня. Примерно к этому же времени происходит размножение многих видов, а в зоопланктоне можно найти массу пелагических личинок (Марфенин, 2006). Летом в вершинных частях заливов и на мелководье вода может прогреваться до $20-24^{\circ}\text{C}$ (Бабков, Голиков, 1984). В течение июля происходит размножение всех теплолюбивых видов (Марфенин, 2006). Зимой температура воды отрицательная, порядка $-1,5^{\circ}\text{C}$ (Бабков, Голиков, 1984). Поскольку литораль находится в зоне влияния поверхностной водной массы, то зимой обитатели подвергаются воздействию отрицательных температур ($-1,5^{\circ}\text{C}$), в то время как летом вода на литорали прогревается до $+19,3^{\circ}\text{C}$ (Бабков, 1982).

Существенной особенностью беломорских вод служит их значительно пониженная солёность воды (Кузнецов, 1960). В Белом море среднегодовая солёность поверхностных вод составляет 23–25 ‰. По данным А.И. Бабкова и А.Н.Голикова (1984) в районе Кандалакши солёность может изменяться от 7 до 26 ‰. Кроме общего понижения солёности, здесь характерны и её резкие сезонные колебания. Например, годовая амплитуда средних месячных солёностей на Мурмане составляет лишь 2,96 ‰, а в различных участках Белого моря она изменяется от 4,19 до 10,34 ‰. По мере увеличения глубины солёность вод Белого моря заметно возрастает (до 30 ‰, начиная с глубины 150-200 м), а амплитуда её колебаний уменьшается.

Пониженные солёности вод Белого моря обусловлены влиянием обширного материкового стока (Кузнецов, 1960), а резкие сезонные колебания этих солёностей –

материковым стоком, частично осадками и, главным образом, весенним таянием льдов (Назарова, 2015). Белое море ежегодно принимает в себя, за вычетом испарения, около 140-150 км³ пресной воды (материковый сток и атмосферные осадки). Таким образом, для всей массы вод Белого моря характерно значительно пониженное содержание растворенных солей. Верхний слой воды, в котором, как уже сказано, и создается главная масса биологической продукции этого водоема, отличается наиболее низкими соленостями, подверженными частым и резким колебаниям (Кузнецов, 1960).

Что касается кислорода, то наиболее резко сезонные и суточные колебания количества растворенного в воде кислорода в прибрежной зоне Белого моря, богатой зарослями макрофитов и отложениями органических остатков в грунтах. Эти колебания обусловлены главным образом наличием большого количества растворенного в воде органического вещества и интенсивно идущим процессом фотосинтеза (Кузнецов, 1960).

В Белом море наблюдаются правильные и мелководные полусуточные приливы. Приливная волна входит в Белое море и выходит из него через Горло. Так, в результате этого, уровень воды в Кандалакшском и Онежском заливах поднимается в среднем на 1,5-2 м дважды в сутки. Литораль во время отлива обсыхает, и некоторые представители инфауны выдерживают отсутствие воды максимально до 16 часов в сутки, например полихета *Arenicola marina*, и даже до 20 часов в сутки, например двустворчатый моллюск *Macoma balthica*. Фауна литорали не так богата видами, как сублиторали (ниже уровня максимального отлива), где вода всегда присутствует, но количественно – более обильна. Обитатели литорали широко адаптированы к переживанию времени отсутствия воды и обуславливаемого им комплекса резко колеблющихся факторов окружающей среды (Шкляревич, 2013).

Весьма характерной чертой Белого моря служит ежегодное образование ледяного припая у берегов и плавающих льдов в открытых частях Бассейна и заливов. Западная часть Кандалакшского залива и южные части Онежского и Двинского заливов ежегодно покрываются сплошным льдом, имеющим значительную толщину (Кузнецов, 1960).

В Белом море лёд, который лежит на каменистой литорали, может защищать донных организмов от мороза во время отлива. То же явление можно наблюдать и в других морях. С другой стороны, на песчаных и илистых приливных зонах, ледяной покров может контактировать с осадком, содержащим животных, водоросли и растения во время отлива.

Это может привести к их вмержанию в нижнюю поверхность льда, что приводит к возможной гибели или отрыву при приливе или вызванном ветром движении льда во время его таяния. Оба явления и их влияние на динамику сообществ остается слабо изученным, но очевидно, что такие явления могут приводить к изменению или даже полному разрушению литоральных сообществ макрозообентоса. Такие события иногда происходят в Белом море во время сильного ветра и таяния льда (Наумов, 2013).

С образованием ледяного покрова фотосинтез прекращается, а возможность обогащения воды кислородом за счет поступления его из атмосферы практически сводится к нулю. Вместе с этим отрицательные температуры сводят к минимуму процессы биологического и биохимического потребления кислорода грунтами и растворенными в воде органическими веществами, эти обстоятельства ставят предел возможности полного обеднения кислородом водной толщи. В предвесенний период благодаря более интенсивной солнечной инсоляции и увеличению прозрачности льда, а также за счет поступления более теплых вод с материка и из Баренцева моря температуры воды подо льдом несколько повышается, и это усиливает потребление кислорода организмами и органическим веществом в грунтах и в воде, тогда как поступление его в водную толщу в это время года весьма ограничено. В результате именно в это время может создаваться наиболее напряженное положение в кислородном режиме обитателей прибрежных вод Белого моря (Кузнецов, 1960).

1.2 Биология *Zostera marina* L.

Zostera marina L., или взморник морской, - вторично-водное высшее сосудистое растение (Стародубцева, 2010), принадлежащее к классу Liliopsida (Monocotyledones), порядку Najadales, семейству Zosteraceae (Марковская с соавт., 2011). Зостера образует длинный стебель с зелёными листьями, которые могут достигать 1,2 см в ширину и более 1 м в длину. Корневище растёт горизонтально, закрепляя растение в донных отложениях (Raven, 2006) (рис.1).

Взморниковые принадлежат к группе морских адаптированных покрытосеменных растений, которые являются уникальными макрофитами в морской среде (Tress, 2011). Взморник морской распространен от Северной Америки и Европы до прибрежных вод Японии и Кореи (рис.2) (Moore et al., 2014). Это многолетние растения, которые иногда



Рис. 1. Морфология *Z. marina* L.
 Источник: <http://texasseagrass.org>

образуют однолетние формы (Марковская с соавт., 2011). Растут исключительно на мягких илистых грунтах затишных участков нижней литорали и сублиторали. Взморниковые получают примерно половину необходимых питательных веществ из донных отложений с помощью системы ветвистых корневищ, а другую половину – через ткани листа (Тресс, 2011). Значительно преобладает перекрестное опыление, пыльца переносится водой. Эффективно и вегетативное размножение с помощью корневищ, вследствие чего взморниковые обычно растут большими группами (Тахтаджян, 1982).

Температурный диапазон существования zostеры морской довольно широк – от -1,5 до 30 °С. Оптимальная температура для роста составляет около 15,3 °С, для фотосинтеза - 23,3 °С (Lee с соавт., 2007). Высокие температуры могут негативно

сказываться на темпах роста и выживании zostеры морской. L. Nejrup и M. Pedersen (2008) установили, что уровень смертности zostеры, произрастающей в умеренных водах, увеличивается в 12 раз в диапазоне температур 25-30°C по сравнению с 10-20°C.

Зостера также обитает в широком диапазоне солености воды и является облигатным галофитом. По данным Т. Meyer и С. Nehring (2006) в Балтийском море zostера может произрастать при солености от 3 до 30‰, по данным А. Alemzadeh et al. (2006) в Японском море и других южных морях от 5 до 42‰.

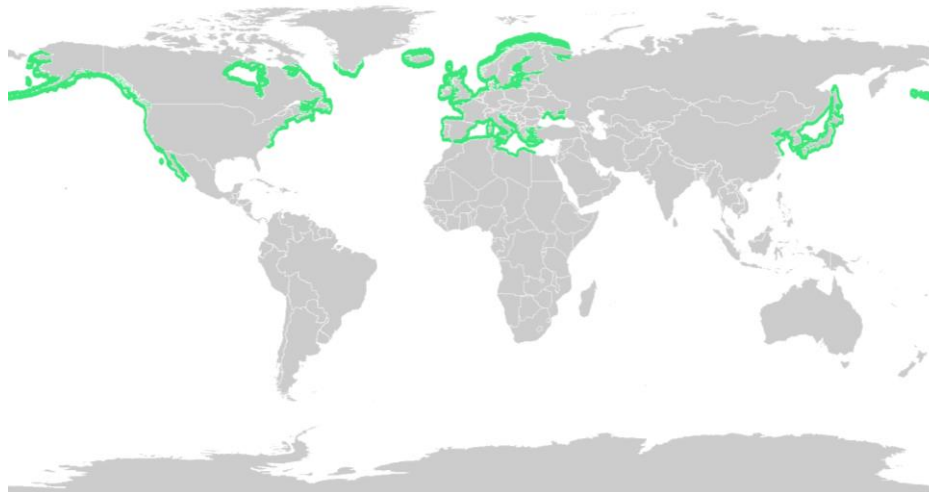


Рис. 2 Географическое распространение *Z. marina* L. Источник:
<https://www.eurekalert.org/multimedia/pub/107398.php>

Зостера формирует заросли с высокой биомассой и плотностью и вносит огромный вклад в прибрежную первичную продукцию (Ibarra-Obando et al., 1997; Yoshida et al., 2015). Уровень продукции морских трав довольно высок. В оптимальных условиях освещенности и донных отложений взморниковые могут расти очень быстро, до 1300 г сухой массы на м² в год (Tress, 2011).

В акватории Белого моря обитает один вид – *Zostera marina* L., который проявляет широкую морфологическую пластичность в зависимости от различных факторов окружающей среды: глубина произрастания, условия освещенности, характер грунта, термогалинный режим, продолжительность обсыхания во время отлива (Шкляревич, 2014). В Белом море заросли зостеры располагаются южнее Горла, главным образом у Карельского и Поморского берегов, где сосредоточено от 66 до 97% всех запасов зостеры Белого моря. Зостера занимает всю нижнюю часть пляжей илисто-песчаной литорали и опускается в сублитораль до глубины 5-6 м.; отдельные растения могут встречаться на глубине до 15 м (Бергер, 2011).

В умеренном климате *Z. marina* обычно прорастает осенью, с середины октября по ноябрь, а генеративные побеги зреют в конце весны - начале лета. Заросли достигают максимальной плотности в середине лета, к концу лета начинается их деградация и зимой они образуют довольно разреженный покров (Hansen, Reidenbach, 2013).

На Белом море семена у зостеры созревают в августе-сентябре. Начинают прорастать они лишь в конце мая, когда на мелководье температура воды прогревается до 12 ° С (Вехов, 1992). Так, например, сезонная динамика *Z. marina* в Сельдяной бухте выражена достаточно четко и ее сезонные колебания достигают 140 г/м², причем трава за первые летние месяцы достигает максимального развития, после чего начинается постепенная деградация. В основном это происходит за счет отмирания листьев. Зимой зеленые части растений в Сельдяной бухте во время отливов нередко вмораживаются в лед и отрываются от корневищ приливами, что, по-видимому, играет немаловажную роль в уменьшении биомассы морской травы в зимнее время (Наумов, 2007).

Zostera marina играет важную роль в мелководной части морских экосистем и биоэнергетике Мирового океана в целом. Во-первых, она является продуцентом живой фитомассы, обильной некротомассы, превращающейся в детрит, кислорода, углекислого газа и раствора органических веществ; во-вторых – аккумулирует мягкие фракции грунта и удерживает их, предотвращая их размывание волновыми потоками, тем самым обеспечивая стабильность взморниковых лугов во времени и пространстве, а также устойчивое, позитивное развитие их экосистем. *Zostera marina* – вид-эдификатор или фито- и зооценообразователь, вокруг которого образуются специфические и наиболее продуктивные сообщества. Взморниковые луга являются излюбленным местом нереста сельди *Clupea harengus*, местообитанием молоди ряда пелагических и донных рыб, а также многих видов беспозвоночных животных (Шкляревич, 2014).

1.3 Макрозообентос, ассоциированный с *Zostera marina* L.

Морские травы играют важную роль в прибрежных экосистемах по всему миру. Ряд исследований показал, что участки дна с растительностью поддерживают более высокое обилие и разнообразие бентосных организмов, чем близлежащие участки, на которых растительности нет (Pranovi et al., 2000; Fredriksen et al., 2010; Silberberger et al., 2016). Отчасти это объясняется тем, что пространственная сложность надземной части зарослей уменьшает скорость движения воды и увеличивает скорость осаждения мелких частиц и детрита, регулируя, таким образом, доступность ресурсов для других видов (Włodarska-Kowalczyk, 2014). Надземная часть подводных лугов предоставляет многочисленные ниши и

субстрат для свободноживущих животных, эпифитных животных и водорослей (Heck et al. 2003). Кроме того, подземная сеть корневищ стабилизирует осадок, создавая благоприятные условия, включая укрытие от хищников, для множества представителей инфауны (Fredriksen et al., 2010). Также морские травы и ассоциированные с ними водоросли, особенно эпифиты, могут быть прямым источником пищи и поддерживать ряд беспозвоночных-фитофагов, таким образом, они формируют круговорот углерода в пищевых цепях мелководий (Włodarska-Kowalczyk, 2014).

Сообщество инфауны является основным компонентом экосистемы морских трав. Инфаунные организмы перемещаются в донных отложениях, заглатывают и экскретируют частицы, способствуют обогащению грунта кислородом, как бы прогоняя через него воду, содержащую кислород (биотурбация). Оксигенация грунта создает благоприятные условия для жизни других видов, включая сами растения. Биотурбация также меняет потоки питательных веществ между водной толщей и дном. Таким образом, инфауна может оказывать влияние на всю экосистему морских трав. Заросли морских трав поддерживают большее обилие и разнообразие инфауны, чем участки дна без растительности. В свою очередь, обилие и видовое разнообразие инфауны зависят от физических и химических характеристик зарослей. Через листья растения транспортируют кислород к корням и корневищам, что позволяет избежать аноксии и образования серных отложений. Кроме того, корни и корневища создают сложную взаимосвязанную структуру, которая представляет собой укрытие от хищничества (Sømme, 2012). Побеги морских трав также важны в структурировании сообщества инфауны. С увеличением плотности побегов может увеличиваться подземная биомасса, которая усложняет среду обитания и предоставляет больше субстрата для организмов. Физические характеристики растительного покрова влияют на способность зарослей "захватывать" плавающие водоросли. Водоросли в дальнейшем разлагаются и полученные органические вещества могут повысить продукцию инфаунного сообщества либо создать в донных отложениях бескислородные условия, влекущие за собой гибель организмов инфауны (Moksnes et al., 2008).

Ряд авторов отмечает тесную взаимосвязь параметров зарослей с донной фауной (Moksnes et al., 2008; Fredriksen et al., 2010; Sømme, 2012). В то же время M. Silberberger с соавторами (2016) провел эксперимент по удалению взморника с участка в районе естественного его произрастания, однако сильного влияния на сообщество инфауны

зафиксировано не было. Увеличение показателей обилия брюхоногого моллюска *Peringia ulvae* в 7,5 раз было единственным наблюдаемым изменением в макрофауне. Предлагаемое объяснение увеличения *P. ulvae* было сочетанием снижения давления хищничества и повышения доступности пищи с удалением взморника (Silberberger et al., 2016).

Большинство беспозвоночных, найденных в зарослях zostеры, имеют пелагическую личинку и показывают широкую изменчивость в плане пополнения молодью, которое может способствовать крупномасштабным пространственным вариациям вдоль географического диапазона какого-либо определенного вида, обитающего в зарослях zostеры (Möller et al., 2014). Так, личинки двустворчатых моллюсков могут оседать в бóльших количествах в зарослях морских трав, чем на участках дна без растительности (Bologna et al., 2000). На плотность и распределение оседания личинок двустворчатых моллюсков могут влиять относительный размер и форма данного участка с морской травой, а также вторичные структуры, связанные с эпифитами zostеры. Листья zostеры часто покрыты бактериальной/микроводорослевой плёнкой а также прямостоячими нитчатыми водорослями. Эпифиты увеличивают микроструктуру на листьях zostеры и могут влиять на оседание путем увеличения адгезивности поверхности, влияя на течение на микроуровне или с помощью увеличения «шероховатости» поверхности и, как следствие, пассивной аккумуляции личинок. И, наконец, некоторые виды двустворчатых используют данные растения как места основного оседания (Bologna et al., 2000). Кроме того, как было отмечено выше, морские травы могут дополнительно стабилизировать донные отложения и аккумулировать органический материал, позволяя увеличивать интенсивность оседания личинок и роста инфавны (Möller et al., 2014). Заросли морских трав также предотвращает размывание током воды молодых и взрослых особей и перенесение их течением в другое место (Möller et al., 2014). Проводилось изучение влияния штормов на динамику мелководных бентосных сообществ. В исследовании Rees с соавторами (1977) волны вымывали большую часть фауны из илистых песков, а также перераспределяли её, влияя на распределение бентосного сообщества, или разрушая его (Maurer et al., 1979).

Доказано, что содержание органических веществ в донных отложениях выше в пределах зарослей zostеры по сравнению с открытым субстратом (De Falco et al., 2000; Bowden et al., 2001; Kennedy et al., 2010), однако в местах с сильной гидродинамикой разреженные или небольшие по протяженности заросли не будут оказывать сильного

влияния на осаждение взвесей, в том числе и органического вещества (van Katwijk et al. 2010). Растительный детрит служит пищей для многих бентосных организмов. К примеру, в работе Н. Sømme (2012), проведенной в Осло-фьорде (Норвегия) в зарослях zostеры наблюдалось доминирование личинок *Chironomus sp.*, питающихся растительным детритом. В отличие от зарослей взморника, на песчаном дне преобладали инфаунные виды, такие как полихеты и гастроподы (Sømme, 2012). Органические вещества донных отложений также являются сильным предиктором структуры эпифаунного сообщества. Увеличение их концентрации в осадке, как известно, увеличивает доступность питательных веществ для растений, улучшая, таким образом, вкусовые качества (поедаемость), которые могут влиять на плотность и распределение ассоциированных организмов (Carr et al., 2011).

Наряду с благоприятными условиями для жизни бентосных организмов, свойство морских трав образовывать сложную структуру может способствовать гипоксии в донных отложениях. Растительный покров изменяет движение воды и улавливает мелкодисперсные отложения и плавающие водоросли. Экосистемы морских трав производят больше углерода, чем нужно сообществу. Это ключевые факторы, лежащие в основе высокого фаунистического разнообразия в зарослях zostеры по сравнению с песчаным дном. Однако, непрерывное осаждение частиц вызывает накопление органических веществ и расходование кислорода. Таким образом, на огороженных участках со слабым движением воды в донных отложениях часто формируются аноксические условия, что также влияет на распределение и обилие донных беспозвоночных. Данная теория, к примеру, подтверждается в работе Н. Sømme (2012) закономерностями распространения *Peringia ulvae*. Данный моллюск крайне чувствителен к низким уровням кислорода в отложениях, поэтому он чаще присутствовал на песчаном грунте.

Таким образом, *Zostera marina* – экосистемный инженер, который создает и модифицирует различные параметры среды. Прибрежные экосистемы морских трав являются высокопродуктивными и сложными местообитаниями, поддерживающими большое обилие и разнообразие бентосных беспозвоночных, являясь местами нагула коммерчески важных видов и ключевыми участками оседания личинок и пополнения молодь для других видов.

Сезонная изменчивость сообществ морских трав

Различия структуры и состава морских бентических сообществ возникают в различных пространственных и временных масштабах. Крупномасштабные изменения, вероятно, вызваны физическими факторами, такими как топография, течения и ветры. Различия более мелкого масштаба могут быть вызваны неоднородностью окружающей среды или биотическими взаимодействиями, однако процессы, формирующие их, в некоторых случаях могут влиять и на закономерности более крупного масштаба. Наиболее широко обсуждаются межгодовая и сезонная изменчивость. Некоторые характеристики бентосных сообществ варьируют даже в более короткие периоды времени - месяцы, недели, дни. Изменения крупного масштаба, особенно сезонные, обычно происходят под влиянием климатических факторов, однако заметные межгодовые изменения часто происходят также в результате биотических взаимодействий (Varfolomeeva, Naumov, 2013).

От сезона могут зависеть продолжительность и сила воздействия макрофитного покрова на зообентос и эффективность осаднения зарослями zostеры взвесей. Известно, что плотность и биомасса зарослей варьируют сезонно в умеренном и арктическом климате (Cabello-Pasini et al., 2003; Kivelä, 2014). Так, например, в условиях Белого моря, зимой зеленые части zostеры полностью разрушаются, а первые ростки, идущие от старой корневой системы, появляются сразу же после вскрытия ледяного покрова, в мае или даже в конце апреля. Максимальное же развитие зарослей наблюдается в июле (Кузнецов, 1960).

Значительное положительное влияние морской травы на численность и биомассу беспозвоночных было зарегистрировано в июне, июле и октябре в Юго-западной части Гданьского залива в Балтийском море, месяцы, когда заросли морских трав сравнительно хорошо развиты. Сильнейшие контрасты между сообществами макрофауны участков дна с растительностью и без неё наблюдались в июле и совпадали с максимальными значениями всех количественных характеристик макрофитов – биомассы, плотности побегов, а также биомассы и разнообразия ассоциированных макрофитов. Воздействие растительности на видовое богатство фауны, её разнообразие и состав сохранялось в течение года, но сила этого влияния варьировала сезонно параллельно с картиной сезонного развития макрофитного покрова (Włodarska-Kowalczyk M. et al., 2014).

Сезонные различия в воздействии морской травы на фауну предложены также F. Pranovi с соавторами (2000), которые сравнили плотность, биомассу и разнообразие фауны

дна без растительности с участком с экспериментально пересаженной *Cymodocea nodosa* в Венецианской лагуне. Они не обнаружили существенной разницы между данными участками в марте, однако в сентябре были обнаружены значительно более высокие показатели обилия и разнообразия фауны на участке с растительностью, когда плотность зарослей была в два раза, а биомасса в семь раз выше, чем ранней весной.

Несколько исследований, проведенных в естественных местах произрастания морских трав, также показали, что сезонные изменения количественных характеристик фауны, населяющей заросли, отражают сезонную изменчивость параметров самой растительности (Maurer et al., 1979; Rueda, Salas, 2003; Urra et al., 2013). Например, максимальные значения обилия и видового богатства моллюсков в средиземноморских зарослях *Posidonia oceanica* были отмечены в летние месяцы и совпали с пиками плотности зарослей и длины листа (Urra et al., 2013), похожие наблюдения были отмечены для сообществ моллюсков, населяющих зелёные водоросли *Caulerpa prolifera* (Rueda, Salas, 2003).

Влияние сезонного фактора на динамику сообществ морских трав варьирует в зависимости от географического положения. Так, например, J. Vonk с соавторами (2010) показывает, что в тропических зарослях морских трав, где биомасса растений не варьирует сезонно, сезонная изменчивость фауны относительно небольшая, гораздо менее выраженная, чем пространственная изменчивость, связанная с биометрическими различиями в пределах зарослей.

Сезонные изменения в структуре и обилии сообществ макрозообентоса зарослей zostеры изучены довольно слабо. Скорее всего, сила сезонного воздействия макрофитного покрова на макрозообентос зависит от структуры и состава ассоциированных с ним бентосных организмов и от трофических связей между zostерой и данными животными.

Биотические взаимодействия и трофическая структура сообществ *Z. marina*

Большой интерес представляют внутри- и межвидовые взаимодействия и их значение для структуры донных сообществ мягких грунтов. Любое взаимодействие зависит от влияния одного организма на другой и наоборот, то есть взаимодействия основаны на определенных особенностях жизненного цикла или поведения животных. Среди механизмов, которые вызывают положительное или отрицательное влияние одного животного на другое -

предоставление защиты, хищничество, территориализм, захват пространства, возмущающее воздействие (Brey, 1991).

Трофические взаимоотношения обеспечивают фундаментальные связи между видами, определяющие структуру морских сообществ. Сложные трофические отношения, существующие в разнообразных природных сообществах, можно анализировать, группируя таксономически или функционально схожие организмы. Это помогает облегчить экологический анализ структуры сообщества. Тем не менее, довольно сложно присвоить какую-либо функциональную группу организмам, которые выполняют более одной функциональной роли в сообществе, так как некоторые виды являются довольно гибкими в плане пищевых стратегий (Andrade Diaz, 2016). Так, например, виды родов двустворчатых моллюсков *Macoma* и *Tellina* питаются как детритофаги, а также взвесью из толщи воды, в зависимости от гидрографических и седиментационных условий. Кроме того, обозначения некоторых трофических групп часто основываются на присутствии или отсутствии твердых ротовых частей. Исходя из этого полихеты семейства *Orbiniidae* охарактеризованы, как детритофаги, а *Lumbrineridae* и *Nereidae* - как плотоядные. Однако, есть свидетельство того, что некоторые nereиды являются всеядными, а некоторые люмбринереиды и орбинииды - всеядные и собирающие детритофаги. Из-за частой смены типа и доступности пищевых ресурсов детритофаги прибрежных морских экосистем не получали бы выгоды, становясь слишком специализированными по типу питания (Mauger, 1979).

Кроме того, понимание пищевых цепей требует осмысления динамики сообществ и факторов, регулирующих их структуру (Andrade Diaz, 2016). Например, рядом авторов указывается, что изменения в трофической структуре бентосных сообществ были связаны с биотическими факторами, такими как конкуренция и хищничество (Brey, 1991; Frid, James, 1998; Bologna, 2007), а также абиотическими факторами, такими как стабильность и тип донных отложений, интенсивность течений и доступность пищевых ресурсов (Bowden, 2001; Ysebaert, 2002; Tress, 2011).

Тип донных отложений считается одним из главных абиотических факторов, влияющих на структуру макрозообентосных сообществ. Уже давно признано соответствие между типами отложений и основными бентическими сообществами (Probert, 1984).

В исследовании D. Mauger с соавторами (1979) (в эстуарии реки Делавер, восток США) участки морского дна с илистым песком в целом характеризовались большой долей

детритофагов от общей биомассы. Средняя их плотность была чрезвычайно изменчива от одного сезона к другому и варьировала от 224 г/м² (в феврале) до 12175 г/м² (в августе). В дальнейшем данными исследователями также было показано, что детритофаги достаточно распространены и на песчаном грунте, но только в местах, где поверхность субстрата стабилизированна – нестабилизированные донные отложения препятствуют развитию на их поверхности одноклеточных водорослей, входящих в спектр питания детритофагов.

Важным фактором, влияющим на распределение трофических групп являются биотические взаимоотношения между ними (Rees et al., 1976). Так, донная фауна и флора могут существенно изменять свойства донных отложений (Probert, 1984). Интенсивная переработка поверхностного слоя илистого дна инфаунными детритофагами может способствовать его преобразованию в неуплотненную зернистую поверхность, состоящую из фекальных гранул и переработанных скоплений полускрепленного ила. Rhoads и Young (1970) предположили, что такие изменения являются неблагоприятными для сестонофагов-фильтраторов, так как их фильтрующие и дыхательные структуры могут закупориваться. Также, результатом данных преобразований донных отложений является их подверженность к взмучиванию, что отрицательно сказывается вновь осевших личинках сестонофагов-фильтраторов. Таким образом, даже не будучи ограниченными в питании, сестонофаги-фильтраторы могут отсутствовать на мягких илистых шельфовых отложениях в результате активности детритофагов.

В некоторых других работах также были показаны примеры негативного влияния разных трофических групп друг на друга. К примеру, в Ливерпульском заливе безвыборочные детритофаги создавали среду, непригодную для оседания спата и молоди, в то время как фильтраторы или собирающие детритофаги не препятствовали пополнению сообщества молодью и последующему увеличению разнообразия донной фауны (Rees et al., 1976). Ещё один пример – фильтрационная активность *Macoma balthica*, которая может быть основным источником негативного воздействия на оседание и рост собственных личинок и личинок других видов, либо посредством конкурирования за пищевые ресурсы, либо в результате поглощения и последующего отторжения личинок (большинство из которых находятся в пределах размеров частиц, которые поглощает *M. balthica*) с их последующей гибелью. Быстрый рост может являться для личинок одной из таких стратегий, позволяющей избежать поглощения данными моллюсками (T. Brey (1991)).

Присутствие хищников в трофических цепях напрямую влияет на обилие их жертв (через поедание). Также хищные организмы косвенно влияют на виды более низких трофических уровней, вызывая увеличение их обилия (Bologna, 2007).

Сестонофаги-фильтраторы могут образовывать плотные скопления в мягких донных отложениях (Bologna et al., 2005), важным представителем данной трофической группы в Белом море являются двустворчатые моллюски *Mytilus edulis* (Стрелков, 2003). Биссусные нити, выделяемые мидиями, стабилизируют мягкие илистые грунты, делая их пригодными для обитания самих мидий и заселения данных участков, к примеру, представителями инфауны. *M. edulis* могут быть важным экологическим звеном между пелагическими и бентосными сообществами мягких грунтов (Bologna et al., 2005). J. Valentine и K. Heck (1993) продемонстрировали, что мидии (*Modiolus americanus*) увеличивали вторичную продукцию в сообществах морских трав, предположительно за счёт увеличения структурной сложности местообитания и усиления бенто-пелагической связи. Кроме того, B. Peterson и K. Heck (1999) показали, что мидии положительно влияют на рост морских трав.

Так как двустворчатые моллюски не только фильтруют воду, но и изменяют гидродинамику, они влияют на скорость осаждения частиц и биоосаждение фекалий и псевдофекалий. Присутствие двустворчатых моллюсков с высокой плотностью в зарослях морских трав связано с увеличенной первичной и вторичной продукцией. J. Valentine и K. Heck (1993) обнаружили, что биомасса макробеспозвоночных в среде обитания, сформированной взморником и мидиями, была примерно в два раза больше, чем в других местообитаниях в пределах сообщества. Они предположили, что мидии создают благоприятные условия другим представителям макрофауны посредством повышения доступности пищи и предоставления им укрытия.

Помимо представителей инфауны, большую роль в функционировании донных сообществ мягких грунтов и, в том числе, зарослей взморника играют эпифаунные виды беспозвоночных, такие как изоподы и амфиподы, Мезогрейзеры, мобильные эпифаунные беспозвоночные, - важный компонент сообществ zostеры, служащий звеном в цепи питания между продуцентами и консументами более высокого порядка. Кроме того, поедая эпифитные водоросли, которые конкурируют с морскими травами за свет, мезогрейзеры могут ускорять их рост до 200%. Эпифаунные виды обычно подвержены большим сезонным колебаниям в плане структуры сообществ и относительной численности, которая

коррелирует с сезонными изменениями высоты и плотности побегов. Было показано, что важными факторами, влияющими на численность мезогрейзеров, являются доступность пищи и убежища от хищников. Так, цветущие побеги zostеры имеют значительно более высокую биомассу эпифитных микроводорослей, чем вегетативные побеги, а эпифиты известны как важный источник пищи мезогрейзеров (Carr, 2011).

Таким образом, важным фактором, структурирующим сообщества макрозообентоса, являются биотические взаимоотношения между донными организмами. Главными представителями сообществ мягких грунтов и взморниковых местообитаний являются сестонофаги-фильтраторы и детритофаги.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа основана на материале, собранном в проливе Сухая Салма неподалеку от Учебно-научной базы СПбГУ «Беломорская» в 2016-2017 годах – в сентябре 2016 года и январе, марте, июне, июле, августе и сентябре 2017 года.



Рис. 3. Карта района исследований. Красными кружками отмечены станции, на которых осуществлялся пробоотбор.

Сбор материала для исследования осуществлялся на трех станциях, расположенных вблизи друг от друга (до 200 м), рис. 3. Для станции 2 характерны густые заросли zostеры, для станции 1 – разреженные, на станции 0 zostеры нет. Станция без zostеры взята в качестве контроля, для того, чтобы оценить сезонные изменения, не связанные с эдифицирующим воздействием zostеры.

Отбор проб

Пробы брали в нижнем горизонте литорали, в малую воду, на глубине примерно 20-30 см от уреза воды.

Для оценки параметров сообщества относительно крупных форм макрозообентоса и параметров самой zostеры пробы брали зубчатым водолазным дночерпателем площадью

1/20 м² в трёх и пяти повторностях соответственно, для оценки мелких и массовых форм – грунтовой трубкой диаметром 1/182 м² в пяти повторностях. Также производили отбор проб грунта в пяти повторностях для определения его гранулометрического состава и содержания в нём органических веществ.

Обработка проб

Пробы грунта высушивали при 105°С до полного обезвоживания. Гранулометрический состав был определён просеиванием сухого грунта через систему сит с последовательным уменьшением диаметра ячеек. (10; 5; 2; 1; 0,5 и 0,25 мм). Грунт, оставшийся на каждом сите, был взвешен отдельно. Мелкие фракции грунта, прошедшие через сито с диаметром ячеек 0,25 мм, анализировали с помощью лазерного анализатора частиц «ЛАСКА-Т». Было рассчитано процентное содержание размерных фракций.

Содержание органического вещества в грунте определяли по стандартной методике: как потерю веса при сжигании навесок грунта в муфельной печи при температуре 485°С в течение 10 часов, пробы с одной станции впоследствии усредняли.

Пробы макрозообентоса, взятые дночерпателем и бентосным цилиндром, промывали водой над ситом с ячейкой 1 мм и 0,5 мм соответственно. Оставшуюся на сите массу грунта и макрозообентоса фиксировали 4% формалином для дальнейшей обработки.

Макрозообентос отделили от грунта и определили по возможности до вида или таксона минимально возможного ранга. Все латинские названия таксонов даны по базе World Register of Marine Species (WoRMS) (май, 2018 год). Оценили количество организмов каждого вида в пробе прямым счётом, отдельно по видам организмы взвесили (сырая масса, без капельной влаги) и пересчитали на единицу площади, получив численность (экз. на м²) и биомассу (г на м²).

Видовое разнообразие (H) и выравненность (E_H) оценивали с помощью индекса Шеннона:

$$H = - \sum p_i \ln p_i ,$$

где p_i – доля особей i -го вида ($p_i = n_i/N$);

$$E_H = \frac{H}{H_{max}} = H/\ln S,$$

где S – общее количество видов в сообществе (на данной станции в данный месяц).

Статистическая обработка данных

Статистическая обработка данных проводилась в программах Microsoft Excel 2010, PAST 3.10, STATISTICA.

Однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) использовали для оценивания влияния факторов «Дата» и «Станция» на динамику общих численности и биомассы макрозообентоса (трансформированные корнем четвертой степени), числа видов, а также доли органических веществ в грунте.

Двухфакторный многомерный дисперсионный анализ (PERMANOVA) применили для изучения влияния факторов «Дата» и «Станция» на гранулометрический состав грунта. В качестве показателей использовали доли отдельных размерных фракций грунта.

Метод главных компонент (PCA) – применили для оценки сходства станций по характеристикам макрозообентоса (использовали биомассы таксонов трансформированные корнем четвертой степени).

С помощью анализа ANOSIM исследовали влияние факторов «Дата» и «Станция» на биомассу, численность и видовой состав макрозообентоса. Видовой состав изучали по присутствию/отсутствию видов.

Анализ SIMPER использовали для выявления ключевых видов, определяющих различия между станциями.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1 Физико-химические характеристики донных осадков

На исследованных станциях оценивали содержание органических веществ и гранулометрический состав донных осадков.

Содержание органических веществ в осадках на исследованных станциях изменялось от 3,5 до 12,5% (рис. 4).

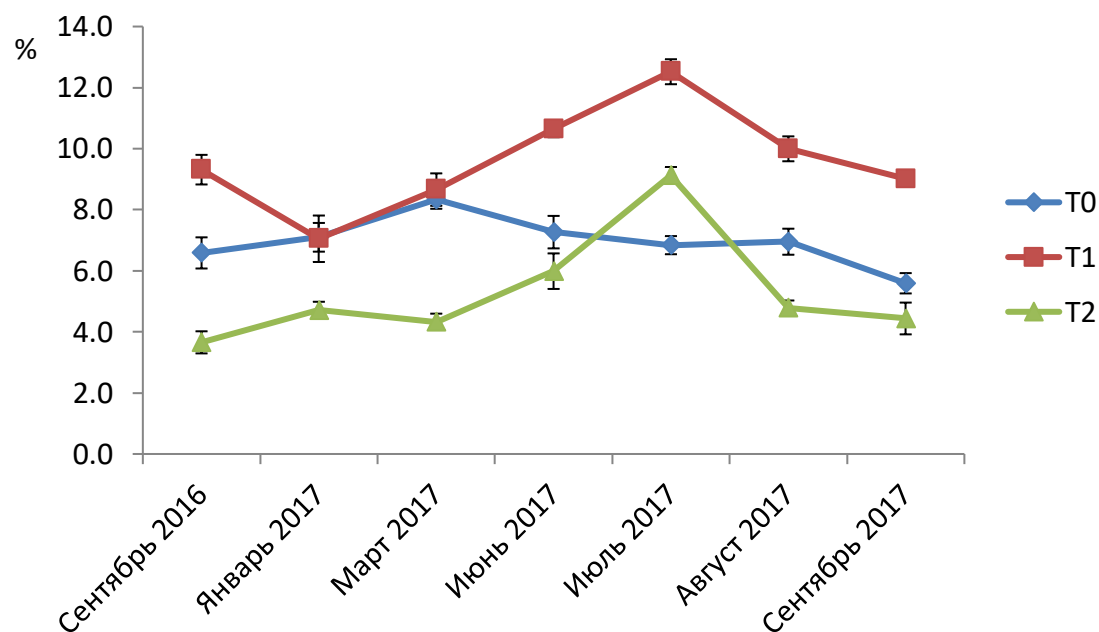


Рис.4. Сезонная динамика содержания органических веществ в грунте, %. Здесь и далее Т0 – станция без зарослей, Т1 – станция с разреженными зарослями, Т2 – станция с густыми зарослями

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа выявлено, что на динамику содержания органических веществ в грунте достоверно влияют как фактор «Станция», так и фактор «Дата» (табл.1). Более высокое содержание органических веществ в среднем характерно для станции 1, где заросли zostеры разреженные, самое низкое – на станции 2 с густыми зарослями. Промежуточное содержание органических веществ отмечено на станции 0, где zostеры нет. Интересно отметить, что сезонная динамика на станции 0 выражена слабее

– сезонная разница составляет 2,7% , тогда как на станциях 1 и 2, где присутствует zostера, она довольно заметна – наблюдаются относительно низкие уровни органических веществ в грунте в зимнее и осеннее время и пик в июле, причем сезонная разница достигает 5,5% (рис.4).

Табл.1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа содержания органических веществ в грунте

Фактор	F	p
«Дата»	21.5	3.83E-15
«Станция»	181.1	3.46E-31

Донные отложения на всех исследованных станциях характеризуются доминированием мелких фракций (алевритов и пелитов) с частицами размером от 1 до 30 мкм, их доля составляет более 80% (рис.5).

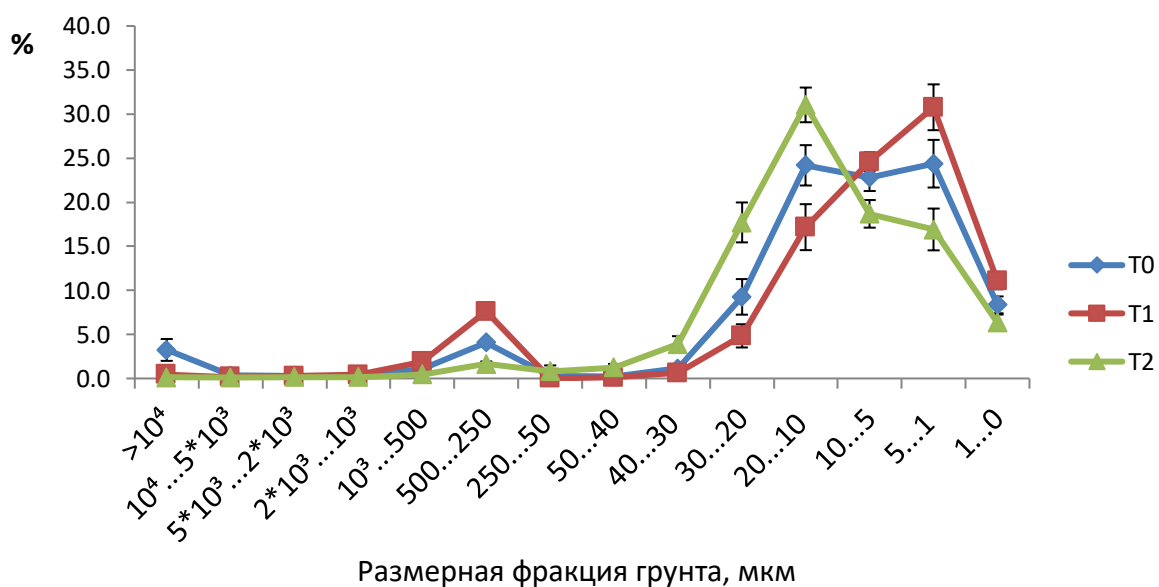


Рис. 5. Гранулометрический состав грунта в среднем по станциям, %

Двухфакторный многомерный дисперсионный анализ (PERMANOVA; факторы «Станция», «Дата») показал, что на гранулометрический состав грунта достоверно влияет только фактор «Станция» (табл. 2).

Табл. 2. Результаты двухфакторного многомерного дисперсионного анализа (PERMANOVA) гранулометрического состава грунта

Фактор	F	p
«Дата»	1,4	0,18
«Станция»	8,6	0,0002

Так как не удалось показать достоверного влияния фактора «Дата», мы сочли возможным объединить данные по гранулометрическому анализу в разные месяцы на отдельных станциях (рис.5). Видно, что на станции 1 (с разреженными зарослями) преобладают более мелкие фракции – 1...5 мкм, чем на станции 2 – 10...20 мкм (с густыми зарослями). Станция 0 занимает промежуточное положение, на ней нет выраженного пика и доли содержания частиц размерами от 1 до 20 мкм примерно равны.

3.2 Общие показатели сообщества макрозообентоса

Всего на исследуемых станциях было обнаружено 42 таксона бентосных беспозвоночных. Из них к Polychaeta отнесли 14 видов, к Amphipoda – 7, Gastropoda – 6, Bivalvia – 3, Priapulida и Chironomidae – по 2 таксона, Isopoda, Oligochaeta, Echinodermata и Decapoda – по 1 виду, представители Mysida, Nemertini и Nematoda не были определены до вида.

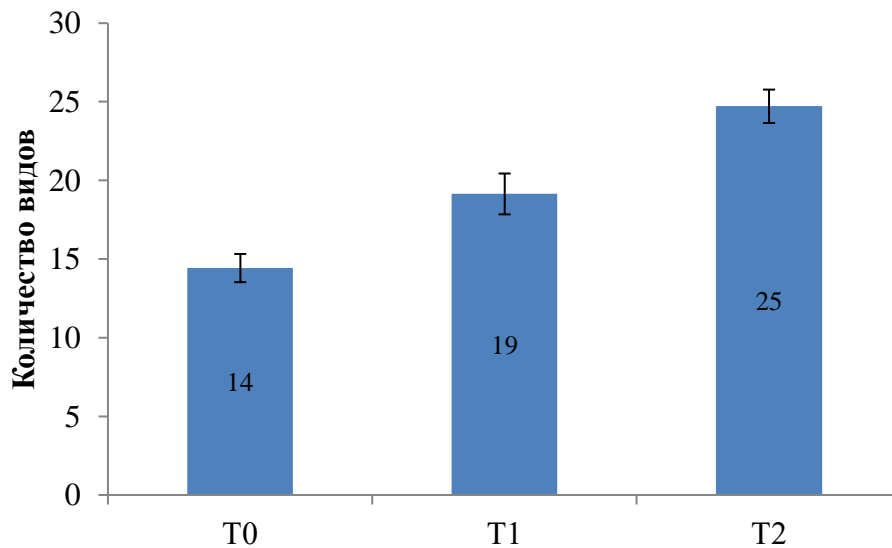


Рис. 6. Среднее количество видов на изученных станциях

Для выявления влияния факторов «Дата» и «Станция» на видовое богатство применили двухфакторный дисперсионный анализ. Действие обоих факторов оказалось достоверно (табл.3).

Табл. 3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа количества видов

Фактор	F	p
«Дата»	3,54	0,03
«Станция»	40,6	0,000005

В среднем на станции без zostеры было найдено 14 видов беспозвоночных, на станции с разреженной zostерой – 19, а на станции с густыми зарослями – 25 видов. Для изучения видового разнообразия макрозообентоса на исследованных участках рассчитали индекс Шеннона, через который в последствии вычислили индекс выравненности сообщества.

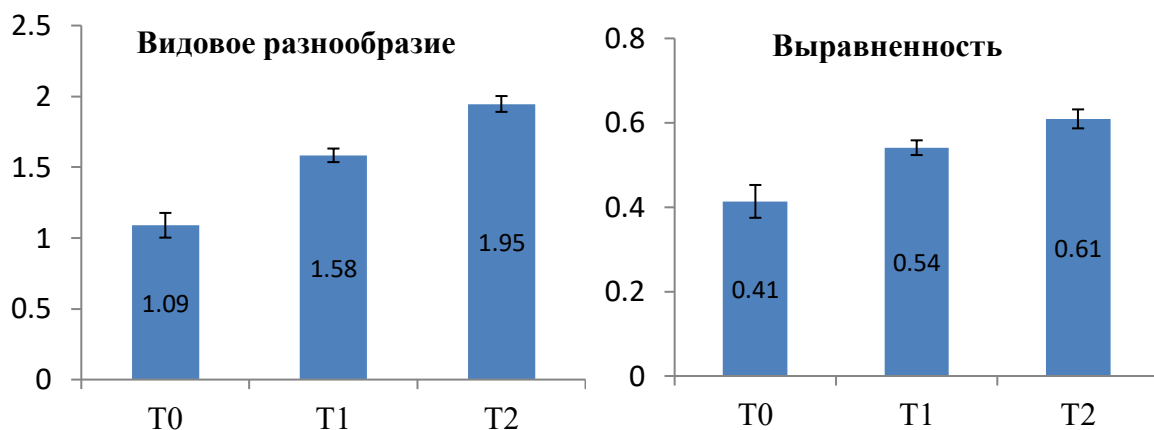


Рис.7. Значения индекса видового разнообразия Шеннона и индекса выравненности

Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что на различия в видовом разнообразии достоверно влияет фактор «Станция», в то время как влияние фактора «Дата» оказалось недостоверно (табл.4). Станция с густыми зарослями зостеры характеризуется самым высоким видовым разнообразием ($H=1,95$), наименьшее биоразнообразие характерно для станции без зостеры ($H=1,09$). Значения выравненности (относительного обилия) видов макрозообентоса также были самые большие на станции с густыми зарослями - 0,61, наименьшие на станции без зарослей – 0,41.

Табл. 4. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа индекса видового разнообразия

Фактор	F	p
«Дата»	1,9	0,17
«Станция»	54,8	0,000001

Для сезонной динамики в основном характерно снижение числа видов весной и в начале лета и увеличение их числа к началу осени – сентябрю (рис.8).

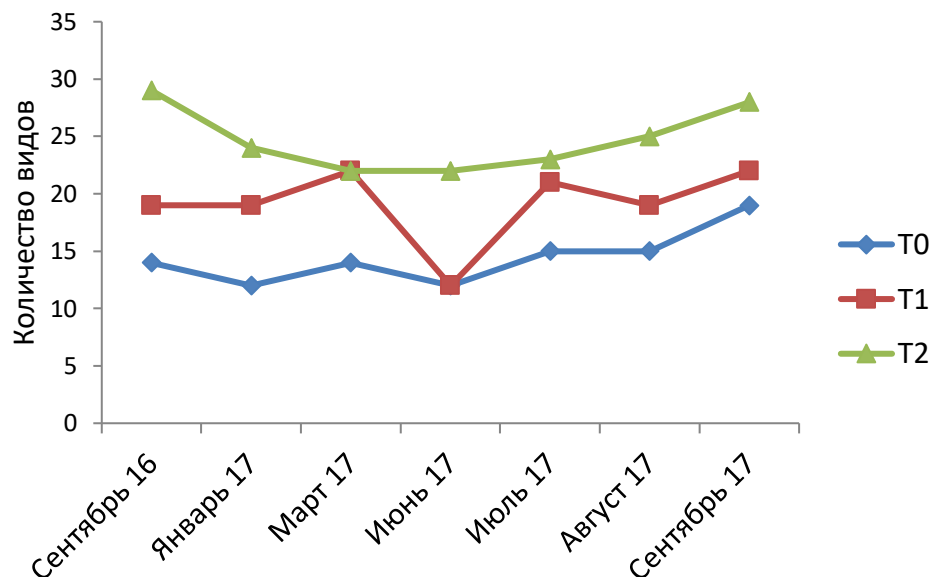


Рис. 8. Сезонная динамика числа видов

Двухфакторный дисперсионный анализ общих показателей обилия макрозообентоса не выявил какой-либо зависимости численности и биомассы от факторов «Дата» и «Станция» (табл.5). Таким образом, несмотря на сезонную динамику количества видов и различия в видовом богатстве между станциями, общая численность и биомасса макрозообентоса не подвержены ни пространственной, ни сезонной изменчивости на всех трех исследованных станциях.

Табл.5. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа общих показателей обилия

Фактор	Общая В, г/м ²	Общая N, экз./м ²
«Дата»	F=1,57; p=0,24	F=0,74; p=0,63
«Станция»	F=0,81; p=0,46	F=1,91; p=0,19

3.3 Временная и пространственная гетерогенность сообщества макрозообентоса

Для оценки сходства станций по характеристикам макрозообентоса на станциях с учетом вклада отдельных видов мы провели компонентный анализ по биомассам. Для выравнивания значений биомасс из данных был взят корень четвертой степени.

Три изученные станции разделились вдоль оси первой компоненты, которая объяснила 25,9% дисперсии (рис.9). Станция 2 (с густыми зарослями) сильно обособлена от станций 0 (без zostеры) и 1 (с разреженными зарослями). В данном случае различия обусловлены видами, тяготеющими к станциям с zostерой и видами, обильными на станции без zostеры. В таблице 6 приведены корреляции основных видов макрозообентоса с первой компонентой. Видно, что к станциям с zostерой больше всего тяготеют такие виды, как *Pygospio elegans*, *Chironomus sp.*, *Halocladius sp.* и *Tubificoides benedii*, а участкам без растительности отдают предпочтение *Alitta virens* и *Peringia ulvae*.

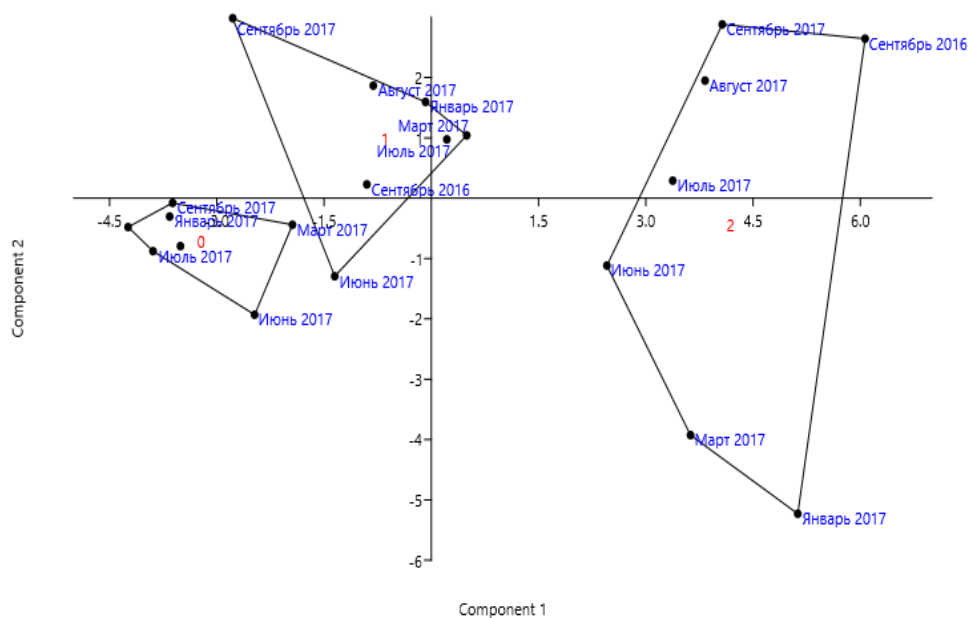


Рис. 9. Результаты компонентного анализа станций по биомассам, г/м² (1 и 2 компоненты), трансформация данных – корень четвертой степени

Табл. 6. Корреляции видов макрозообентоса с компонентами. Показаны виды с коэффициентом корреляции Пирсона более 0,5 и менее -0,5

Вид	Нагрузка
PC1	
<i>Pygospio elegans</i>	0,88
<i>Chironomus sp.</i>	0,86
<i>Halocladus sp.</i>	0,85
<i>Tubificoides benedii</i>	0,79
<i>Alitta virens</i>	-0,80
<i>Peringia ulvae</i>	-0,81
PC2	
<i>Littorina littorea</i>	0,60
<i>Micronephtys minuta</i>	0,55
<i>Heteromastus filiformis</i>	0,51
Tabanidae	-0,67
PC3	
<i>Jaera albifrons</i>	0,65
Mysidae	0,60
<i>Onisimus sp.</i>	0,58
<i>Monoculodes sp.</i>	0,52
<i>Pholoe assimilis</i>	-0,50

Помимо компонентного анализа, для того, чтобы оценить какие из массовых видов в основном определяют различия между станциями по количественным показателям, провели анализ сходства (SIMPER) по биомассам бентосных организмов (табл.7). Первые 5 видов объясняют более 80% различий в биомассе между станциями, а первые 10 – 95%. По результатам анализа сходств видно, что существуют виды, тяготеющие к густым зарослям zostеры: *Macoma balthica*, *Asterias rubens*, *Terebellides stroemi*, немертины, *Tubificoides benedii*. Хотя и в меньшем количестве, но есть виды, явно более обильные на открытом грунте: *Mytilus edulis*, *Peringia ulvae*, *Mya arenaria*.

Табл. 7. Результаты анализа процента сходств

Вид	Contrib. %	Cumulative %	T0	T1	T2
<i>Mytilus edulis</i>	25.3	25.3	82.1	17.1	0.7
<i>Littorina littorea</i>	22.5	47.8	15.2	69.0	43.0
<i>Peringia ulvae</i>	15.2	62.9	44.3	12.5	1.9
<i>Macoma balthica</i>	13.1	76.1	12.1	29.6	45.5
<i>Alitta virens</i>	8.1	84.2	20.0	21.1	3.9
<i>Asterias rubens</i>	3.4	87.6	0	1.8	8.2
<i>Mya arenaria</i>	2.4	89.9	5.7	0.8	1.6
<i>Terebellides stroemii</i>	2.0	91.9	0.007	3.6	2.7
Nemertini	1.8	93.7	0.01	0.7	4.2
<i>Tubificoides benedii</i>	1.0	94.8	0.7	1.5	3.4

Вторая компонента (10,4% дисперсии) (рис.9) в основном образована сезонными различиями биомасс тех или иных видов (табл.6), главным образом на станции с густыми зарослями. Наибольший вклад в общую дисперсию биомасс внесли такие виды, как *Littorina littorea*, *Micronephrys minuta*, и *Heteromastus filiformis* (часто встречались осенью) и личинки Tabanidae (более обильные в зимнее время).

Третья компонента (9,2% дисперсии), по-видимому, образована видами, встречающимися в обилии в летние месяцы на станции с редкими зарослями (*Pholoe assimilis*) и осенью на станциях с редкими зарослями и без зарослей (*Jaera albifrons*, Mysidae, *Onisimus sp.* и *Monoculodes sp.*).

С помощью двухфакторного анализа группового сходства (ANOSIM) также исследовали влияние факторов «Станция» и «Дата» на биомассу, численность и видовой состав (который изучали по присутствию/отсутствию видов). На динамику показателей обилия достоверно влияет фактор «Станция», а на видовой состав – фактор «Дата» (табл.8). Поскольку количественные показатели макрозообентоса не имеют достоверной сезонной динамики, то по-видимому, сезонную динамику видового состава создают редкие и малочисленные виды, появляющиеся в макробентосе в определенные сезоны. Эти виды

имеют низкие биомассу и численность и поэтому статистические анализы, основанные на величинах обилия, не выделяют фактор «Дата» как значимый.

Табл. 8. Результаты двухфакторного анализа группового сходства численности, биомассы и видового состава

Фактор	В, г/м ²	N, экз./м ²	Видовой состав
«Дата»	R=0,19; p=0,11	R=0,003; p=0,47	R=0,31; p=0,02
«Станция»	R=0,48; p=0,02	R=0,71; p=0,004	R=0,04; p=0,47

Мы попробовали выделить несколько групп таких видов:

- Виды не встреченные в конце лета и осенью: *Tabanidae*, *Pholoe assimilis*;
- виды встреченные практически только в зимних пробах: *Pectinaria hyperborea*;
- виды, встречающиеся практически только осенью: *Testudinalia tessellata*, *Littorina obtusata*, *Halicriptus spinulosis*, *Heteromastus filiformis*;
- виды, не встреченные летом: *Onisimus sp.*, *Polynoidae*.

Как уже говорилось, это зачастую редкие и малочисленные виды, корректный учет обилия которых весьма затруднен. Поэтому к результатам, полученным на основе их присутствия/отсутствия на станциях мы относимся как к предварительным, требующим дальнейшего уточнения. С другой стороны отметим, что показанная сезонная динамика видового состава практически единственный результат демонстрирующий сезонную динамику сообщества макрозообентоса в зарослях zostеры.

В противоположность отметим виды, которые присутствовали в течение всего года и на всех станциях, и составляли основу численности и биомассы сообщества: *Alitta virens*, *Peringia ulvae*, *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *Macoma balthica*, *Pygospio elegans*, *Tubificoides benedii*.

3.4 Трофическая структура макрозообентоса

Для определения трофической структуры сообщества макрозообентоса на каждой станции была вычислена доля каждой трофической группы от общей биомассы. По результатам многомерного анализа группового сходства выявлено достоверное влияние на трофические группы фактора «Станция», влияние фактора «Дата» доказать не удалось (табл.9).

Табл. 9. Результаты двухфакторного анализа ANOSIM на основе распределения долей трофических групп

Фактор	R	p
«Дата»	0,06	0,33
«Станция»	0,33	0,05

Серия однофакторных дисперсионных анализов показала, что фактор «Станция» достоверно влияет на такие трофические группы, как безвыборочные детритофаги, собирающие детритофаги, всеядные организмы и сестонофаги-фильтраторы, однако хищники и фитофаги не подвержены его влиянию (табл.10).

Табл.10. Результаты серии однофакторных дисперсионных анализов долей трофических групп для фактора «Станция»

Трофическая группа	F	p
Безвыборочные детритофаги	8.14	0.003
Всеядные	8.92	0.002
Сестонофаги-фильтраторы	4.83	0.02
Собирающие детритофаги	12.40	0.0004
Фитофаги	2.14	0.15
Хищники	3.36	0.06

Сообщество макрозообентоса нижней литорали на исследованных станциях характеризуется разным соотношением трофических групп (рис.10).

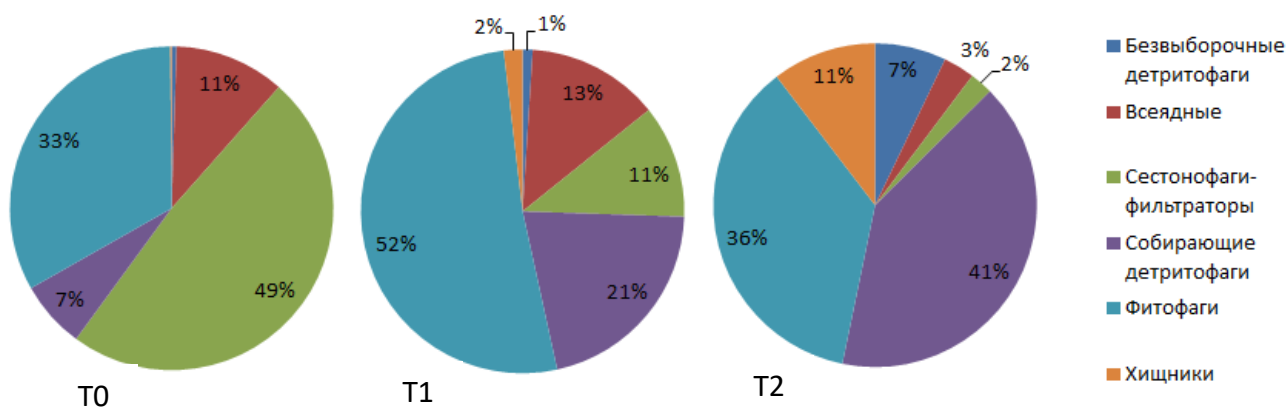


Рис. 10. Доли трофических групп, в % от общей биомассы (г/м²)

Доля сестонофагов-фильтратров уменьшается с увеличением обилия zostеры, наибольшая доля данной трофической группы характерна для станции без zostеры, где она составляет почти половину от общей биомассы.

Доля детритофагов (собирающих и безвыборочных), напротив, увеличиваются от станции без zostеры к станциям с zostерой, при этом собирающие детритофаги преобладают над безвыборочными. На станции с густыми зарослями собирающие детритофаги являются доминирующей группой (41% от общей биомассы).

Также следует отметить относительное обилие на исследованных станциях фитофагов, которые являются субдоминирующей группой на станциях без zostеры (33%) и с густыми зарослями (36%) и доминирующей – на станции с разреженной растительностью, где они составляют более половины всех организмов. Однако отметим, что на станции без растительности фитофаги представляют собой в основном гастропод *Peringia ulvae*, а на станциях с zostерой это главным образом гастроподы *Littorina littorea*.

Среди хищников на станциях с zostерой преобладают в основном морские звёзды *Asterias rubens*, за исключением июня и июля, когда были обильны немертины, а на станции без zostеры – хищные полихеты, например *Micronephtys minuta*, *Polynoidae sp.*

Среди хищников на станциях с zostерой преобладают в основном морские звёзды *Asterias rubens*, за исключением июня и июля, когда были обильны немертины, а на станции без zostеры – хищные полихеты, например *Micronephtys minuta*, *Polynoidae sp.*

Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ

4.1 Связь зарослей зостеры и физико-химических характеристик донных осадков

Содержание органических веществ в донных отложениях на исследованных участках характеризуется как сезонной динамикой, так и различиями между станциями (табл. 1).

Многие модельные исследования делают предположения, что степень влияния зарослей зостеры на окружающую среду, включая осаждение органических частиц, положительно коррелирует с плотностью растительности (Peterson et al., 2004; Backhaus and Verduin, 2008; Hendriks et al., 2008; Peralta et al., 2008; Widdows et al., 2008). Однако в нашей работе на станции с густыми зарослями в течение всего периода исследования в целом отмечались более низкие концентрации органических веществ по сравнению со станциями с редкой растительностью и без неё, а станция с редкими зарослями, напротив, характеризовалась повышенным содержанием органических веществ в грунте. Различия между станциями с густыми и редкими зарослями, по-видимому, связаны с различиями в гидрологическом режиме между ними. Станция с густыми зарослями расположена на участке, соседствующем с небольшой бухтой, которая дважды в день во время прилива заполняется водой, а во время отлива осушается. Как следствие, интенсивность водотока здесь сильнее, чем на станции с разреженными зарослями, которая расположена ближе к центру пролива. В других работах так же было показано, что выраженного влияния зарослей зостеры на донные отложения не происходит, если сила и скорость водотока слишком велика, а размер частиц крупный (Walker et al., 1996; van Keulen & Borowitzka, 2003). Таким образом в случае различий между станцией с густыми зарослями и станцией с разреженными зарослями решающим фактором в нашем исследовании является не плотность растительности, а гидродинамический режим. В то же время, более высокое содержание доли органических веществ на станции с разреженными зарослями по сравнению со станцией без зостеры (рис.4), которые находятся рядом друг с другом в одинаковых гидродинамических условиях, определяет, как кажется, именно наличие зостеры.

Как было указано выше, эффективность осаждения зарослями зостеры взвесей также может зависеть от биомассы и плотности растительного покрова. Известно, что данные

показатели варьируют сезонно в умеренном и арктическом климате (Cabello-Pasini et al., 2003; Kivelä, 2014). Так, например, в условиях Белого моря, зимой зеленые части zostеры полностью разрушаются, а первые ростки, идущие от старой корневой системы, появляются сразу же после вскрытия ледяного покрова, в мае или даже в конце апреля. Максимальное же развитие зарослей наблюдается в июле (Кузнецов, 1960). Кроме того, большой вклад в обогащение донных осадков органическими веществами делает подземная биомасса растения (Kenworthy and Thayer, 1984). По результатам работы М. Мольковой (2018) zostера на исследованных станциях характеризовалась относительно высокой плотностью зарослей в июле. По нашим наблюдениям, повышенное содержание органических веществ в грунте наблюдалось в летние месяцы, с пиком в июле, минимальное – в осенние и зимние месяцы (рис.4). Таким образом, высокое содержание органических веществ в грунте на станциях с zostерой в июле может быть обусловлено повышением улавливающей способности зарослей с увеличением их плотности.

Содержание органических веществ в грунте на участке без zostеры подвержено сезонной динамике в меньшей степени, чем на участках с растительностью (рис.4). По-видимому, это связано с тем, что поступление растительного детрита на данную станцию более выравнено и не зависит от сезонных изменений биомассы и плотности zostеры.

Во многих работах отмечается эффект экосистемного инжиниринга макрофитной растительности, который связан с модификацией придонного течения, что приводит к усиленной аккумуляции мелких минеральных частиц на поверхности дна (Walker et al., 1996; van Keulen and Borowitzka, 2003; Hendriks et al., 2008; Widdows et al., 2008; Herkul and Kotta, 2009; van Katwijk et al., 2010). Однако в нашем исследовании на участке с густыми зарослями доминировал более крупный размер частиц, чем на участке с разреженными зарослями, что мы так же связываем с различиями в гидродинамическом режиме между данными станциями. По-видимому, более интенсивный водоток в районе станции с густыми зарослями вымывает самые мелкие частицы из данного участка. Результаты исследований van Katwijk et al. (2010) так же подтверждают, что степень влияния зарослей на осаждение мелких частиц зависит не только от параметров растительного покрова, но и от интенсивности водного потока.

На станции без zostеры нет выраженного пика какой-либо одной мелкофракционной фракции, поскольку с одной стороны нет улавливающего действия листьев zostеры, а с другой нет и выраженного течения.

4.2 Сезонная динамика и пространственное распределение общих показателей сообщества макрозообентоса

Вопреки исследованиям, которые показали, что заросли zostеры поддерживают большее обилие бентосных беспозвоночных по сравнению с открытыми участками (Boström & Bonsdorff, 1997; Herkül & Kotta, 2009; Fredriksen et al., 2009; Tress, 2011; Silberberger et al., 2016), нами не была выявлена зависимость общей численности или биомассы макрозообентоса от наличия zostеры (табл.5). Не удалось доказать и наличие сезонной динамики общих показателей обилия. Всё это может косвенно свидетельствовать о некоей достаточности кормовых условий для поддержания данного обилия макрозообентоса на всей изученной акватории. Вероятно, детрит растительного происхождения, который является здесь основой трофической сети, распределяется достаточно равномерно и расходуется постепенно.

Видовое богатство и разнообразие напротив различались между станциями кроме того, видовое богатство также варьировало сезонно (табл.3, табл.4).

Ранее многими авторами отмечалось большее видовое разнообразие на станциях с растительностью по сравнению с открытым грунтом (Boström & Bonsdorff, 1997; Reed & Novel, 2006; Herkül & Kotta, 2009; Fredriksen et al., 2009; Sømme, 2012), и в нашем исследовании наблюдается та же закономерность (рис.7). Заросли zostеры формируют сложное трехмерное местообитание, предоставляя множество экологических ниш и укрытий от хищников (Duffy, 2006), являются субстратом для микроводорослей-эпифитов, которые служат пищей для многих растительноядных организмов, обогащают донные отложения растительным детритом, обеспечивая пищей детритофагов (Thorngar et al., 2016), а развитая система корневищ стабилизирует грунт, что благоприятствует развитию в нём обильной инфауны (Fredriksen et al., 2009).

Кроме того, количество видов в нашем исследовании подвержено сезонной динамике. Увеличение числа видов к осени, вероятно, может быть связано с оседанием планктонных личинок (к примеру, мидий), которыми питаются многие бентосные организмы (Bologna et al., 2000). К тому же, по данным М. Мольковой (2018), осенью заросли zostеры характеризовались сравнительно большой плотностью и биомассой надземных частей, увеличивая таким образом площадь свободной поверхности для заселения её бентосными организмами. Снижение числа видов к весне, по-видимому, результат того, что некоторые

виды зимой спускаются глубже, чтобы переждать низкие температуры, либо погибают (Ysebaert & Herman, 2002; Kivelä, 2014). Кроме того, в январе и марте биомасса надземных частей zostеры на исследованных нами станциях была сравнительно низка по сравнению с другими месяцами, также наблюдалась относительно низкая плотность зарослей, что могло послужить причиной снижения видового богатства в указанный период времени. Так, в экспериментальной работе К. Herkul и J. Kotta (2009) по удалению участков зарослей zostеры, было показано, что растительность существенно способствовала увеличению видового богатства донной макрофауны, и снижение данных показателей после удаления zostеры было связано с уменьшением сложности местообитания и обилия пищевых ресурсов.

4.3 Соотношение пространственной и временной компонент в распределении литорального макрозообентоса

В ряде исследований отмечаются значительные различия в распределении биомасс и плотностей донных организмов в пространственном масштабе, в то время как сезонные изменения менее выражены (Janowska et al., 2014; Наумов, Варфоломеева, 2013). Так, в работе А.Д. Наумова и М.А. Варфоломеевой (2013) относительный вклад пространственных компонент в общую дисперсию биомассы и плотности макробентоса был выше по сравнению с долей дисперсии, связанной исключительно с временными компонентами. В нашем исследовании вклад временных компонент в сравнении с пространственной был также меньше.

По результатам компонентного анализа три изученные станции разделились вдоль оси первой компоненты (рис.9), которая, в основном, отражает густоту зарослей zostеры. Станция с густыми зарослями сильно обособлена от станций с разреженной растительностью и без zostеры. Таким образом, наличие зарослей zostеры и их плотность являются важным фактором формирования макрозообентосного сообщества, то есть и в нашем исследовании zostера подтверждает свою роль «экосистемного инженера», который существенно изменяет среду обитания (Duffy, 2006; Janowska et al., 2014). В нашей работе вклад некоторых видов в различия между станциями был особенно большой: так, *Chironomus sp.*, *Halocladus sp.*, *Tubificoides benedii* и *Pygospio elegans* были в основном характерны для станции с густыми зарослями, а *Alitta virens*, *Mytilus edulis* и *Peringia ulvae* – для станции без растительности.

Дополнительно мы провели анализ SIMPER, который также выделил массовые виды, определяющие различия между станциями, но не всегда имеющие выраженный градиент. Первые пять видов объясняют более 80% различий, к ним принадлежат *Mytilus edulis*, *Peringia ulvae*, *Alitta virens*, *Littorina littorea* и *Macoma balthica* (табл.7).

Анализ группового сходства также подтвердил, что количественные характеристики достоверно различаются между станциями и не меняются сезонно, в то время как видовой состав подвержен сезонной динамике. Мы предполагаем, что сезонная динамика видового состава связана в основном с редкими видами, малозначимыми в обилии, однако эта гипотеза нуждается в подтверждении, так как вероятность корректного учета данных видов невысока

Сезонные колебания в распределении макрозообентоса, ассоциированного с zostерой, редко отмечаются исследователями. В работе R. Orth (1973) различия в распределении донных беспозвоночных связаны с обилием тех или иных видов ранней весной или в середине лета на станциях с густыми зарослями zostеры, однако сезонные колебания фактически отсутствовали на станциях с редкой растительностью. В нашем исследовании сезонные изменения в случае второй компоненты были связаны с появлением некоторых видов в позднелетне-осеннее время и зимой, данные различия так же проявились в основном на станции с густыми зарослями (рис.9). Так, личинки Tabanidae, найденные главным образом в зимнее время, отсутствовали осенью, что, по-видимому, связано с особенностями их жизненного цикла. В осеннее же время были обильны полихеты *Heteromastus filiformis* и *Micronephtys minuta*, а также гастроподы *Littorina littorea*. Это подвижные бентосные беспозвоночные, и, вероятно, заросли zostеры привлекли их осенью в плане доступности и обилия пищи. Дополнительно мы выделили третью компоненту и также связали её с сезонными различиями, однако они проявились главным образом на станциях с редкими зарослями и без растительности.

4.4 Сезонная динамика и пространственное распределение трофической структуры макрозообентоса

Установить влияние сезона на динамику трофической структуры не удалось, вероятно, доля разных трофических групп макрозообентоса не меняется сезонно, так как

обнаруженные животные макрозообентоса в основном имеют продолжительность жизни больше года (Жирков, 2010).

Исходя из наших результатов, определяющим фактором в формировании трофической структуры сообщества макрозообентоса является наличие zostеры и её обилие (табл.9). Эти данные хорошо вписываются в известные факты, что в большинстве прибрежных зон луга морских трав представляют собой интегрированную и важную часть мелководной трофической сети. Как экосистемные инженеры с высокой первичной продукцией, большой площадью поверхности надземных частей (листьев, стеблей) и хорошо развитой подземной системой корневищ, морские травы обеспечивают функционирование экосистем, включая связывание углерода, питательных веществ и стабилизацию прибрежных донных отложений (Thormar et al., 2016).

На станции без zostеры доминирует группа сестонофагов-фильтраторов, их обилие существенно снижается на станциях с зарослями (рис.10). Сестонофаги-фильтраторы питаются взвешенными в воде частицами детрита с содержащимися в них микроорганизмами и мелким планктоном (Жирков, 2010). Для этого им необходим непрерывный ток воды, который в зарослях zostеры замедляется. С другой стороны, в работе Vinther et al. (2012) указывается, что заросли морских трав являются подходящим местом обитания для *Mytilus edulis*, основного представителя сестонофагов-фильтраторов в нашем исследовании. Заросли zostеры предоставляют мидиям укрытие от хищников, способствуют осаждению органических частиц, и, наконец, являются субстратом для оседания молоди (Vinther et al., 2012). В нашем исследовании высокая плотность молоди мидий действительно наблюдалась на станции с густыми зарослями осенью 2016 года, однако в остальную часть периода исследования мидии были характерны в основном для станции без растительности. Мидии на илисто-песчаной литорали нередко образуют друзы, и, по-видимому, в зарослях zostеры им сложнее прикрепляться к твердому субстрату, и к друг другу, и образовывать большие скопления. Кроме того, исходя из наших результатов, в зарослях возрастает пресс хищников. В нашем исследовании значительную долю хищников на станции с зарослями zostеры составляли морские звезды *Asterias rubens*, для которых мидии, как известно, являются одной из излюбленных добыч (Saier, 2001).

Доля детритофагов (как собирающих, так и безвыборочных) увеличивается от станции без zostеры к станциям с зарослями. На станции с густой растительностью

собирающие детритофаги являются доминирующей группой (рис.10). Хотя и было показано, что органических веществ в целом больше на станции с редкими зарослями (рис.4), возможно, в данном случае наличие большого числа экологических ниш играет бóльшую роль, чем содержание органических веществ. Кроме того, надземные части zostеры являются субстратом для микрофитобентоса, который входит в спектр питания детритофагов (Lebretona et al., 2011).

Всеядные организмы, представленные исключительно полихетой *Alitta virens*, присутствовали в большом обилии на станциях без zostеры и с разреженными зарослями (рис.10). Нереис считается видом-оппортунистом, известным как индикатор повышенных концентраций органических веществ (Cullain et al., 2017). На данных станциях наблюдалось более высокое содержание органических веществ в донных отложениях (рис.4). Кроме того, по данным В.В. Хлебовича (1963) *Alitta virens* хорошо поедает гастропод *Peringia ulvae*, которые в обилии были встречены как раз на этих станциях (0 и 1).

Хотя дисперсионный анализ и не показал достоверного влияния фактора «Станция» на хищников на 5% уровне значимости принятом нами в работе, уже на 6% уровне это влияние оказывается достоверным. Таким образом, с некоей долей осторожности, можно говорить что прослеживается преобладание данной группы на станции с густыми зарослями (рис.10). Возможно, это связано с наличием на этом участке большего количества жертв-детритофагов.

Что касается фитофагов, многочисленных на всех исследованных станциях, то в их распределении не прослеживалось заметного влияния наличия/отсутствия zostеры. Однако следует отметить, что на станции без зарослей большую часть данной группы составляли *Peringia ulvae* (72%), в то время, как на станциях с zostерой преобладали *Littorina littorea* (82% на станции с редкими зарослями и 92% на станции с густыми зарослями). И те и другие являются соскребателями и питаются микрофитобентосом (Frid & James, 1988). Однако, как было показано, основной предпочитаемой нишей *P. ulvae* является открытый субстрат с мелким размером частиц и большим содержанием органических веществ (Araújo et al., 2015), тогда как *L. littorea* предпочитают более крупный размер частиц (Frid & James, 1988). В нашем исследовании станция с густыми зарослями характеризовалась более крупным размером частиц и относительно низким содержанием органических веществ, что могло являться причиной отсутствия на ней больших скоплений *P. ulvae*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, основная проверяемая гипотеза данного исследования, – сезонные изменения вида-эдификатора *Zostera marina* L. должны вызывать сезонные изменения макрозообентосного сообщества, – по большей части не подтвердилась.

- Мы не смогли показать достоверных сезонных изменений ни количественных показателей макрозообентоса, ни его трофической структуры.
- Основные различия проявились в пространственном масштабе и были связаны с обилием зостеры.

По-видимому, слабая связь сезонной динамики зостеры и ассоциированного с ней сообщества макрозообентоса обусловлена:

1) С одной стороны, достаточно большой продолжительностью жизни большинства организмов (больше года);

2) С другой стороны, отсутствием фитофагов-грейзеров. Листья зостеры сразу включаются в детритную цепь и как источник пищи расходуются постепенно.

ВЫВОДЫ

1. Для содержания органических веществ в донных осадках характерны как сезонные колебания, так и различия между станциями с растительностью и без неё. Динамика на станциях с zostерой выражена сильнее и характеризуется пиком в середине лета в период максимального развития зарослей zostеры. Гранулометрический состав в течение года стабилен.

2. Сообщества макрозообентоса в зарослях zostеры и на соседних участках без растительности, а также его трофическая структура мало подвержены сезонным изменениям. Основной вклад в сезонные различия видового состава вносят малозначимые в обилии виды, появляющиеся в определенные сезоны.

3. Наличие зарослей zostеры и их густота являются важным фактором, определяющим облик сообщества нижней литорали. В градиенте увеличения обилия zostеры увеличивается видовое богатство макрозообентоса, меняются ключевые виды и трофические группировки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю признательность и благодарность моему научному руководителю Михаилу Валерьевичу Иванову за постоянную помощь в работе, ценные советы и поддержку на протяжении всех этапов выполнения исследования и написания магистерской диссертации.

Также крайне признательна и благодарна Татьяне Сослановне Ивановой за помощь со статистической обработкой данных;

искренняя благодарность Екатерине Анатольевне Мовчан, Александре Владимировне Герасимовой, Надежде Андреевне Филипповой и Анне Сергеевне Демчук за помощь с определением видов бентосных беспозвоночных;

особая благодарность Марии Евгеньевне Мольковой за помощь со сбором материала, его обработкой, а также дружескую поддержку;

очень признательна Наталье Николаевне Шунатовой, Дарье Владимировне Никишиной и студентам кафедры ихтиологии и гидробиологии за огромную помощь в сборе материала исследования, особенно в зимний период;

крайняя признательность руководству Учебно-научной базы «Беломорская» за предоставленную возможность прохождения полевой практики и сбора материала для магистерской диссертации.

Список литературы

1. Бабков А. Краткая гидрологическая характеристика губы Чула Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. — Л, 1982. — Гл. Краткая гидрологическая характеристика губы Чула Белого моря. С. 3—16.
2. Бабков А., Голиков А. Гидробиокомплексы Белого моря. — 5. Л.: Изд. Зоол. ин-та РАН, 1984. — С. 104.
3. Бергер В. Я. О продукции zostеры *Zostera marina* Linnaeus, 1753 в Белом море // Биология моря. — 2011. — Т. 37. — №. 5. — С. 362-366.
4. Вехов В. Н. Зостера морская (*Zostera marina* L.) Белого моря. — Изд-во МГУ, 1992.
5. Жирков И. А. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. — 2010.
6. Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. — 1960.
7. Марковская Е. Ф. и др. К вопросу о морфологической изменчивости *Zostera marina* L. на побережьях Белого моря // Материалы Всероссийской конференции «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды» (с международным участием) 14-18 июля. — 2011. — С. 179.
8. Марфенин Н. Н., Белорусцева С. А. Иллюстрированный атлас беспозвоночных Белого моря. — Товарищество науч. изд. КМК, 2006.
9. Молькова М.Е. Сезонная динамика зарослей *Zostera marina* в Белом море // Диссертация на соискание ученой степени бакалавра биологии. Санкт-Петербург, 2018. — 63 с.
10. Назарова С. А. Организация поселений *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) в осушной зоне Белого и Баренцева морей : дис. — СПб: 1– 23, 2016.
11. Наумов А. Д. Многолетние исследования литорального бентоса Белого моря в губе Чула (Кандалакшский залив): сезонная и многолетняя динамика биомассы взморника *Zostera marina* // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-европейского бассейна. Вып. 2. Апатиты: Кольский научный центр РАН. — 2007. — С. 493.

12. Стародубцева А. А. Экология, физиология и продуктивность zostеры морской *Zostera marina* L. на Белом море //Автореферат дисс. на соискание ученой степени к. б. – 2011. – 159 с.
13. Стрелков П. П. Популяционная структура *Mytilus edulis* и *Macoma balthica* (Mollusca: Bivalvia) Белого и Баренцева морей : дис. – СПб. : С.-Петерб. гос. ун-т, 2003.
14. Тахтаджян А. Л. Жизнь растений. В 6-ти томах. – Рипол Классик, 1974.
15. Шкляревич Г. А. Восстановление зарослей *Zostera marina* L. в Кандалакшском заливе Белого моря //Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2014. – №. 4 (141).
16. Шкляревич Г. А. Таксономическая и биогеографическая структура литоральных беспозвоночных Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря //Принципы экологии. – 2013. – №. 4 (8).
17. Alemzadeh A. et al. ZMVHA-B1, the gene for subunit B of vacuolar H⁺-ATPase from the eelgrass *Zostera marina* L. Is able to replace vma2 in a yeast null mutant //Journal of bioscience and bioengineering. – 2006. – Т. 102. – №. 5. – С. 390-395.
18. Andrade Diaz C. Trophic structures and flows in marine benthic communities of the Magellan Region, Southern Chile : дис. – University Bremen, 2016.
19. Araújo C. V. M. et al. Feeding niche preference of the mudsnail *Peringia ulvae* //Marine and Freshwater Research. – 2015. – Т. 66. – №. 7. – С. 573-581.
20. Backhaus J. O., Verduin J. J. Simulating the interaction of seagrasses with their ambient flow //Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2008. – Т. 80. – №. 4. – С. 563-572.
21. Bologna P. A. X. et al. Assessing the potential benthic–pelagic coupling in episodic blue mussel (*Mytilus edulis*) settlement events within eelgrass (*Zostera marina*) communities //Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2005. – Т. 316. – №. 2. – С. 117-131.
22. Bologna P. A. X. Impact of differential predation potential on eelgrass (*Zostera marina*) faunal community structure //Aquatic ecology. – 2007. – Т. 41. – №. 2. – С. 221-229.
23. Bologna P. A. X., Heck K. L. Impacts of seagrass habitat architecture on bivalve settlement //Estuaries. – 2000. – Т. 23. – №. 4. – С. 449-457.

24. Boström C., Bonsdorff E. Community structure and spatial variation of benthic invertebrates associated with *Zostera marina* (L.) beds in the northern Baltic Sea //Journal of Sea Research. – 1997. – T. 37. – №. 1-2. – C. 153-166.
25. Bowden D. A., Rowden A. A., Attrill M. J. Effect of patch size and in-patch location on the infaunal macroinvertebrate assemblages of *Zostera marina* seagrass beds //Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2001. – T. 259. – №. 2. – C. 133-154.
26. Brey T. Interactions in soft bottom benthic communities: quantitative aspects of behaviour in the surface deposit feeders *Pygospio elegans* (Polychaeta) and *Macoma balthica* (Bivalvia) //Helgoländer Meeresuntersuchungen. – 1991. – T. 45. – №. 3. – C. 301.
27. Carr L. A., Boyer K. E., Brooks A. J. Spatial patterns of epifaunal communities in San Francisco Bay eelgrass (*Zostera marina*) beds //Marine Ecology. – 2011. – T. 32. – №. 1. – C. 88-103.
28. Cullain N. et al. Spatial Variation of Macroinfaunal Communities Associated with *Zostera marina* Beds Across Three Biogeographic Regions in Atlantic Canada //Estuaries and Coasts. – 2017. – C. 1-16.
29. De Falco G. et al. Relationship between sediment distribution and *Posidonia oceanica* seagrass //Geo-Marine Letters. – 2000. – T. 20. – №. 1. – C. 50-57.
30. Duffy J. E. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems //Marine Ecology Progress Series. – 2006. – T. 311. – C. 233-250.
31. Fredriksen S. et al. Infauna from *Zostera marina* L. meadows in Norway. Differences in vegetated and unvegetated areas //Marine biology research. – 2010. – T. 6. – №. 2. – C. 189-200.
32. Frid C. L. J., James R. Interactions between two species of saltmarsh gastropod, *Hydrobia ulvae* and *Littorina littorea* //Marine Ecology Progress Series. – 1988. – C. 173-179.
33. Hendriks I. E. et al. Experimental assessment and modeling evaluation of the effects of the seagrass *Posidonia oceanica* on flow and particle trapping //Marine Ecology Progress Series. – 2008. – T. 356. – C. 163-173.
34. Herkül K., Kotta J. Effects of eelgrass (*Zostera marina*) canopy removal and sediment addition on sediment characteristics and benthic communities in the Northern Baltic Sea //Marine Ecology. – 2009. – T. 30. – №. s1. – C. 74-82.

35. Ibarra-Obando S. E., Boudouresque C. F., Roux M. Leaf dynamics and production of a *Zostera marina* bed near its southern distributional limit //Aquatic Botany. – 1997. – T. 58. – №. 2. – C. 99-112.
36. Ivanova T.S., Ivanov M.V., Golovin P.V., Polyakova N.V., Lajus D.L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, and abundance // Evolutionary Ecology Research. 2016 Vol. 3 P. 301–315.
37. Jankowska E. et al. Seasonality in vegetation biometrics and its effects on sediment characteristics and meiofauna in Baltic seagrass meadows //Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2014. – T. 139. – C. 159-170.
38. Kennedy H. et al. Seagrass sediments as a global carbon sink: Isotopic constraints //Global Biogeochemical Cycles. – 2010. – T. 24. – №. 4.
39. Kenworthy J. W., Thayer G. W. Production and decomposition of the roots and rhizomes of seagrasses, *Zostera marina* and *Thalassia testudinum*, in temperate and subtropical marine ecosystems //Bulletin of Marine Science. – 1984. – T. 35. – №. 3. – C. 364-379.
40. Kivelä S. Detecting Seasonal Changes in Benthic Fauna Composition Between Hanko and Tammisaari in the Baltic Sea. – 2014.
41. Lebreton B. et al. Trophic importance of diatoms in an intertidal *Zostera noltii* seagrass bed: Evidence from stable isotope and fatty acid analyses //Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2011. – T. 92. – №. 1. – C. 140-153.
42. Lee K. S., Park S. R., Kim Y. K. Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: a review //Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2007. – T. 350. – №. 1-2. – C. 144-175.
43. Maurer D. et al. Seasonal changes in feeding types of estuarine benthic invertebrates from Delaware Bay //Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1979. – T. 36. – №. 2. – C. 125-155
44. Meyer T., Nehring S. Plantation of seagrass beds (*Zostera marina* L.) as internal measure for restoration of the Baltic Sea //Rostocker Meeresbiologische Beiträge. – 2006. – T. 15. – C. 105-119.
45. Moksnes P. O. et al. Trophic cascades in a temperate seagrass community //Oikos. – 2008. – T. 117. – №. 5. – C. 763-777.

46. Möller T., Kotta J., Martin G. Spatiotemporal variability in the eelgrass *Zostera marina* L. in the north-eastern Baltic Sea: canopy structure and associated macrophyte and invertebrate communities //Estonian Journal of Ecology. – 2014. – T. 63. – №. 2. – C. 90-108.
47. Moore K. A., Shields E. C., Parrish D. B. Impacts of varying estuarine temperature and light conditions on *Zostera marina* (eelgrass) and its interactions with *Ruppia maritima* (widgeongrass) //Estuaries and coasts. – 2014. – T. 37. – №. 1. – C. 20-30.
48. Nejrup L. B., Pedersen M. F. Effects of salinity and water temperature on the ecological performance of *Zostera marina* //Aquatic Botany. – 2008. – T. 88. – №. 3. – C. 239-246.
49. Orth R. J. Benthic infauna of eelgrass, *Zostera marina*, beds //Chesapeake Science. – 1973. – T. 14. – №. 4. – C. 258-269.
50. Peralta G. et al. Consequences of shoot density and stiffness for ecosystem engineering by benthic macrophytes in flow dominated areas: a hydrodynamic flume study //Marine Ecology Progress Series. – 2008. – T. 368. – C. 103-115.
51. Peterson B. J., Heck Jr K. L. The potential for suspension feeding bivalves to increase seagrass productivity //Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1999. – T. 240. – №. 1. – C. 37-52.
52. Pranovi F. et al. Variations of the macrobenthic community in a seagrass transplanted area of the Lagoon of Venice //Scientia Marina. – 2000. – T. 64. – №. 3. – C. 303-310.
53. Probert P. K. Disturbance, sediment stability, and trophic structure of soft-bottom communities //Journal of Marine research. – 1984. – T. 42. – №. 4. – C. 893-921.
54. Yoshida G. et al. Production of *Zostera marina* with different shoot size and stand structures in the Seto Inland Sea, Japan // Biosphere Sci. – 2015. – T. 54. – №. 4. – C. 120-141.
55. Raven J. A. Seagrasses: biology, ecology and conservation //Phycologia. – 2006. – T. 45. – №. 5. – C. 602.
56. Rees E. I. S., Eagle R. A., Walker A. J. M. Trophic and other influences on macrobenthos population fluctuations in Liverpool Bay. – 1976.
57. Rhoads D. C. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community structure //J. mar. Res. – 1970. – T. 28. – C. 150-178.
58. Rueda J. L., Salas C. Seasonal variation of a molluscan assemblage living in a *Caulerpa prolifera* meadow within the inner Bay of Cádiz (SW Spain) //Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2003. – T. 57. – №. 5-6. – C. 909-918.

59. Saier B. Direct and indirect effects of seastars *Asterias rubens* on mussel beds (*Mytilus edulis*) in the Wadden Sea //Journal of Sea research. – 2001. – Т. 46. – №. 1. – С. 29-42.
60. Silberberger M. J., Thormar J., Fredriksen S. Small-scale removal of seagrass (*Zostera marina* L.): effects on the infaunal community //Marine Biology Research. – 2016. – Т. 12. – №. 9. – С. 993-1002.
61. Sømme H. O. The effect of marinas on the infaunal communities in *Zostera marina* meadows and in unvegetated sediments : дис. – 2012.
62. Tress R. Benthic community structure within Eelgrass (*Zostera marina*) beds in southern Nova Scotia. – 2011.
63. Urra J. et al. Highly diverse molluscan assemblages of *Posidonia oceanica* meadows in northwestern Alboran Sea (W Mediterranean): seasonal dynamics and environmental drivers //Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2013. – Т. 117. – С. 136-147.
64. Valentine J. F., Heck Jr K. L. Mussels in seagrass meadows: their influence on macroinvertebrate abundance and secondary production in the northern Gulf of Mexico //Marine Ecology Progress Series. – 1993. – С. 63-74.
65. van Katwijk M. M. et al. Sediment modification by seagrass beds: Muddification and sandification induced by plant cover and environmental conditions //Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2010. – Т. 89. – №. 2. – С. 175-181.
66. van Keulen M., Borowitzka M. A. Seasonal variability in sediment distribution along an exposure gradient in a seagrass meadow in Shoalwater Bay, Western Australia //Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2003. – Т. 57. – №. 4. – С. 587-592.
67. Varfolomeeva M., Naumov A. Long-term temporal and spatial variation of macrobenthos in the intertidal soft-bottom flats of two small bights (Chupa Inlet, Kandalaksha Bay, White Sea) //Hydrobiologia. – 2013. – Т. 706. – №. 1. – С. 175-189.
68. Vinther H. F. et al. Effects of coexistence between the blue mussel and eelgrass on sediment biogeochemistry and plant performance //Marine Ecology Progress Series. – 2012. – Т. 447. – С. 139-149.
69. Vonk J. A., Christianen M. J. A., Stapel J. Abundance, edge effect, and seasonality of fauna in mixed-species seagrass meadows in southwest Sulawesi, Indonesia //Marine Biology Research. – 2010. – Т. 6. – №. 3. – С. 282-291.

70. Walker D. I. et al. Experimental manipulation of canopy density in a temperate seagrass [*Amphibolis griffithii* (Black) den Hartog] meadow: effects on sediments //Seagrass Biology. Proceedings of an International Workshop, Faculty of Sciences. – 1996. – C. 117-122.
71. Widdows J. et al. Effects of seagrass beds (*Zostera noltii* and *Z. marina*) on near-bed hydrodynamics and sediment resuspension //Marine Ecology Progress Series. – 2008. – T. 358. – C. 125-136.
72. Włodarska-Kowalczyk M. et al. Evidence of season-dependency in vegetation effects on macrofauna in temperate seagrass meadows (Baltic Sea) //PloS one. – 2014. – T. 9. – №. 7. – C. 12-20
73. Yoshida G. et al. Production of *Zostera marina* with different shoot size and stand structures in the Seto Inland Sea, Japan // Biosphere Sci. – 2015. – T. 54. – № 4. – C. 120-141.
74. Ysebaert T., Herman P. M. J. Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationships with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment //Marine Ecology Progress Series. – 2002. – T. 244. – C. 105-124.