

Оригинальная статья

УДК 574.5(282.05+289)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2026-2-235-251>

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОЙ, ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ МАКРОБЕНТОСА В ЛАГУННОЙ ЭКОСИСТЕМЕ КУТОВОЙ ОБЛАСТИ ГУБЫ КИСЛАЯ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

А. П. Столяров

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

Поступила в редакцию 10.04.2025 г., после доработки 15.01.2026 г., принята 17.01.2026 г., опубликована 30.07.2026 г.

Аннотация. Изучены особенности видовой, пространственной и трофической структуры макробентосных сообществ в лагунной экосистеме, расположенной в ктовой области губы Кислая (Кандалакшский залив, Белое море). В исследованной лагуне было обнаружено 35 видов бентосных беспозвоночных животных, а также 9 видов морских трав и водорослей. В лагуне наблюдается хорошо выраженный вертикальный градиент структуры сообщества макробентоса (от верхней литорали к средней, нижней и сублиторали) и менее выраженный продольный – от ктовых более заиленных и опресненных местообитаний к мористым. Проведенный статистический анализ позволяет выделить сублиторальный макробентос (доминируют моллюски *Macoma balthica* и полихеты *Terebellides stroemi*, *Nereimyra punctata*, *Pontoporeia femorata*, *Scoloplos armiger*, *Phyllodoce maculata*), сообщество макробентоса нижней и средней литорали при доминировании *Macoma balthica*, *Mya arenaria* (больше в средней литорали), *Arenicola marina*, *Littorina littorea*, *Mytilus edulis* (больше в нижней литорали) и сообщество макробентоса верхней литорали вместе со средней ктовой области, где преобладают мелкие эвритопные виды *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii* и *Littorina saxatilis*. В лагуне вследствие ее мелководности, отгороженности от моря, преобладания илисто-песчаных осадков и некоторой опресненности преобладают в основном собирающие детритофаги, их процент снижается в средней и нижней литорали и возрастает в сторону сублиторали и верхней литорали.

Ключевые слова: лагунные экосистемы, макробентос, видовое разнообразие, пространственное распределение, трофическая структура, Белое море

Соблюдение этических норм. Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Столяров А. П. Особенности видовой, пространственной и трофической структуры макробентоса в лагунной экосистеме ктовой области губы Кислая (Кандалакшский залив, Белое море) // Поволжский экологический журнал. 2026. № 2. С. 235 – 251. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2026-2-235-251>

✉ Для корреспонденции. Кафедра общей экологии и гидробиологии биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова.

ORCID и e-mail адрес: Столяров Андрей Павлович: <https://orcid.org/0000-0002-4850-2929>, macrobenthos@mail.ru

ВВЕДЕНИЕ

Мелководные (около 5 м) прибрежные лагунные экосистемы в большинстве случаев представляют собой полузамкнутые, продуктивные и весьма динамичные системы, что отражается на своеобразии бентосных сообществ, которые играют важную роль в местной пищевой сети и круговороте питательных веществ в донных отложениях (Kennish et al., 2010; Lefrere et al., 2015; Stolyarov, 2017; Magni et al., 2023). Донная фауна мелководных приливных лагун, небольших заливов и эстуариев постоянно подвергается значительным изменениям климатических условий, гидрологического и солевого режимов водоема, скорости осадконакопления, таяния льда (в высоких широтах), различного рода штормовым явлениям, а также воздействию антропогенных факторов (Комплексные исследования..., 2016; Лабай и др., 2024; Conlan et al., 1998; Khlebovich, 2015; Harris et al., 2017; Boudaya et al., 2019; Gravina et al., 2020; Magni et al., 2023; Stolyarov, 2023).

Лагунные экосистемы относятся к переходным зонам между наземными, пресноводными и морскими экосистемами, поэтому многие ученые отмечают их неустойчивость и уязвимость под влиянием различных факторов (Kennish et al., 2010; Khlebovich, 2015; Stolyarov, 2017; Sy et al., 2018; Magni et al., 2023). Макробентос часто рассматривается в качестве индикатора возможных изменений в экосистеме (Лабай и др., 2024; Berthelsen et al., 2018; Boudaya et al., 2019; Magni et al., 2023; Stolyarov, 2023).

Цель настоящей работы состоит в изучении особенностей видового состава, разнообразия, пространственной и трофической структуры макробентоса в одной из мелководных лагун Белого моря. Данное исследование является важным и актуальным с точки зрения биомониторинга и лучшего понимания процессов формирования и устойчивости этих уникальных объектов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование макробентоса было проведено в лагунной экосистеме, расположенной в кутовой области губы Кислая в июле 2022, 2023 гг. (рис. 1). Пробы макробентоса отбирали на 5 постоянных разрезах, расположенных последовательно вдоль лагуны в направлении от кутового района к морю (см. рис. 1). Отбор велся на 22 станциях, из которых 15 расположены в литоральных местообитаниях, а 7 – в сублиторали.

Каждый разрез представлял собой 3 станции, соответствующие трем горизонтам литорали: нижнему, среднему и верхнему. В сублиторали 7 проб были взяты напротив литоральных разрезов: 1 и 2 – напротив первого разреза, 3 и 4 – напротив второго, 5, 6 и 7 – напротив третьего, четвертого и пятого.

На литорали на каждой станции брали два вида проб – рамками 12.5×12.5 см и 25×25 см. Мелкие организмы, такие как *Peringia ulvae*, мелкие полихеты и олигохеты, собирали на участке 12.5 на 12.5 см общей площадью 1/64 м² до глубины 8 – 10 см. Организмы средних размеров учитывали под рамкой 25 на 25 см общей площадью 1/16 м² до глубины залегания плотной безжизненной глины (20 – 30 см). Крупных беспозвоночных, глубоко зарывающихся в грунт (*Arenicola marina* и *Mya arenaria*), учитывали по норкам на площади 1 м² и путем выкапыва-

ния пробных экземпляров. К стандартному пробоотбору добавлялся отбор в скоплениях *Mytilus edulis*. Дополнительно определяли проективное покрытие пляжа скоплениями мидии. Грунт, взятый с площади 1/64 и 1/16 м², аккуратно промывался на сите с ячейей 0.5 и 1 мм соответственно.

Сублиторальный макробентос отбирали с помощью дночерпателя Экмана – Берджи с площадью захвата 0.025 м². Грунт промывали на сите с ячейей 1 мм.

Промытые пробы просматривались прижизненно в лаборатории. Для расчета биомассы определяли сырой вес организмов.

Параллельно со сбором гидробиологического материала измеряли важнейшие параметры среды: соленость (с помощью кондуктометра) на малой (конец отлива – начало прилива) и полной воде в придонном слое (конец прилива – начало отлива), характер грунта (просеиванием через ряд сит или визуально на четыре категории: ил, песчаный ил, илистый песок, песок), а также глубину в сублиторали лотом.

Для каждой станции были получены показатели плотности и биомассы видовых популяций, а также посчитаны индексы видового разнообразия Шеннона (Shannon, 1948).

Для оценки сходства сообществ, формирующихся на разных станциях, проводили кластерный анализ методом среднего присоединения, построенный на основе матриц сходства Сьеренсена (Sørensen, 1948):

$$K = 2c / (a + b),$$

где c – число общих видов для сообществ X и Y , a и b – число видов, обнаруженных в сообществе X и Y соответственно.

Для выбора приемлемой степени дробности полученных кластеров учитывался критерий «значимого сходства», который рассчитывается как верхняя 95% доверительная граница среднего сходства.

Статистический анализ данных был проведен с помощью пакетов прикладных программ PAST ver. 3.24 (Hammer et al., 2001) и MS Excel 2010 (Microsoft Corp., США).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Абиотические условия и характеристика района исследования. Лагунная экосистема кутовой области губы Кислая расположена в 2.5 км от Беломорской био-

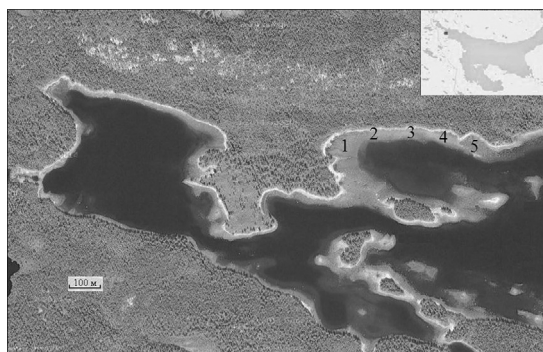


Рис. 1. Карта-схема района исследования и расположение разрезов (1 – 5). На каждом разрезе брались пробы на трех станциях: в нижней, средней, верхней литорали и в сублиторали

Fig. 1. Schematic map of the studied area and location of the sections (1 – 5). At each section, samples were taken at three stations, namely: in the lower, middle, upper littoral and in the sublittoral

логической станции имени Н. А. Перцова Московского государственного университета (ББС МГУ) (Кандалакшский залив, Белое море) и защищена от морских волн и течений небольшими порогами, лудами, косами (см. рис. 1). Исследованная экосистема была небольшого размера (500 м) и характеризовалась небольшими глубинами (3 – 5 м). Лагуна находится на начальной стадии формирования и имеет относительно хорошее сообщение с морем по сравнению с рядом расположенными лагунными экосистемами.

Литораль лагуны характеризуется мелкозернистыми илистыми песками, поросшими в верхней части солончаковыми растениями (табл. 1). Сублитораль лагуны была представлена в основном песчанистыми илами и илами. Соленость воды в период взятия проб была относительно высокой (23 – 25‰). Надо отметить меньшие глубины кутового района лагуны (см. табл. 1).

Таблица 1. Параметры среды в лагуне на выходе из кутового района губы Кислой
Table 1. Environmental parameters in the lagoon at the exit from the apex of the Kislaya Bay

Разрез / Section	Станция / Station	Абиотические факторы / Abiotic factors								
		Фракции грунта, % / Sediment fractions, %					pH	Eh	Соленость, ‰ / Salinity, ‰	Глубина, м / Depth, m
		>1 мм / mm	1–0.5 мм / mm	0.5–0.25 мм / mm	0.25–0.1 мм / mm	<0.1 мм / mm	В поверхностном слое грунта / In the surface layer of sediment	У уреза воды или в придонном слое воды / At the water's edge or in the bottom layer of water		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Литораль / Littoral										
1	Н.л. / L.I.	2	4	2	57	35	7.8	-50	23–24	–
	Ср.л. / M.I.	2	4	5	66	23	7.9	-50		–
	В.л. / U.I.	19	19	13	43	6	7.4	+70		–
2	Н.л. / L.I.	1	2	2	63	32	7.8	-20	23–24	–
	Ср.л. / M.I.	2	1	5	67	25	7.75	-20		–
	В.л. / U.I.	8	7	15	60	10	7.6	+50		–
3	Н.л. / L.I.	8	10	11	31	40	7.8	-50	23–25	–
	Ср.л. / M.I.	11	12	12	31	35	7.7	-40		–
	В.л. / U.I.	9	9	9	48	24	7.3	+90		–
4	Н.л. / L.I.	8	9	9	32	42	7.8	-40	23–25	–
	Ср.л. / M.I.	8	8	9	31	44	7.6	-20		–
	В.л. / U.I.	12	12	13	32	31	7.3	+100		–
5	Н.л. / L.I.	9	10	11	50	20	7.9	+20	23–25	–
	Ср.л. / M.I.	11	11	13	40	25	7.8	+30		–
	В.л. / U.I.	15	12	22	36	16	7.2	+50		–
Сублитораль / Sublittoral										
1	1	1	2	4	40	52	7.3	-40	24–25	1.5
2	2	1	2	9	42	44	7.5	-50	24–25	1.7
3	3	0	1	2	39	58	7.5	-20	25	1.8
4	4	16	4	10	25	45	7.4	-80	25	2.0
5	5	2	4	4	28	62	7.5	-70	25	4.5

Окончание табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
6	1	1	1	3	40	54	7.5	-50	25	5.0
7	7	1	2	6	4	87	7.5	-40	25	4.0

Примечание. Н.л. – нижняя литораль, Ср.л. – средняя литораль, В.л. – верхняя литораль.

Note. L.l. – lower littoral, M.l. – middle littoral, U.l. – upper littoral.

Показатели Eh поверхностного слоя осадка были выше в верхних горизонтах литорали, контактирующей с кислородом воздуха значительно большее время (см. табл. 1).

Значения pH грунта варьировали в зависимости от локальных условий литоральной зоны и все же в целом были немного ниже в верхних горизонтах осушной полосы (см. табл. 1).

Видовой состав и общие показатели структуры сообщества. Всего в лагуне было встречено 35 видов бентосных беспозвоночных животных и 6 видов морских трав и водорослей (табл. 2). В составе зообентоса преобладали полихеты (11 видов), моллюски (5 видов брюхоногих моллюсков и 4 вида двустворчатых) и ракообразные (8 видов), меньше было встречено иглокожих (1 вид). Заметную роль в сообществе макрозообентоса играли солоноватоводные олигохеты (2 вида) и хирономиды (1 вид), что свидетельствует о некотором опреснении этого водоема, особенно ранней весной во время снеготаяния или летом и осенью во время сильных дождей и т.д.).

Таблица 2. Список видов макробентоса, встреченных в лагунной экосистеме, расположенной на выходе из кутовой области Кислой губы

Table 2. List of the macrobenthos species found in the lagoon ecosystem located at the outlet of the apex of Kislaya Bay

Макробентос / Macrobenthos		Район исследования / Research area				Тип питания / Trophic type
		1	2	3	4	
1	2	3	4	5	6	7
Зообентос / Zoobenthos						
Кл. / Cl. Polychaeta						
1	<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	+	-	-	-	X / P
2	<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus)	+	+	-	-	X / P
3	<i>Nereimyra punctata</i> (Müller, 1788)	+	-	-	-	X / P
4	<i>Micronephthys minuta</i> (Theel)	+	-	-	-	X / P
5	<i>Pygospio elegans</i> Claparede, 1863	-	+	+	+	Д / D
6	<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	+	-	Г / SD
7	<i>Arenicola marina</i> (Linnaeus)	-	+	+	-	Г / SD
8	<i>Terebellides stroemi</i> Sars	+	+	-	-	Д / D
9	<i>Pholoe assimilis</i> Örsted	+	-	-	-	X / P
10	<i>Ampharete acutifrons</i> (Grube)	+	-	-	-	Д / D
11	<i>Ophelia limacina</i> (Rathke, 1843)	-	+	-	-	Г / SD
Кл. / Cl. Enteropneusta						
12	<i>Saccoglossus mereschkowskii</i> (Wagner)	-	-	+	-	Г / SD

Окончание табл. 2
Table 2. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
Кл. / Cl. Oligochaeta						
13	<i>Paranais litoralis</i> (Müller, 1780)	-	-	-	+	Д / D
14	<i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem, 1855)	+	+	+	+	Д / D
Кл. / Cl. Gastropoda						
15	<i>Littorina littorea</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	С, О / S, E
16	<i>Littorina saxatilis</i> (Olivi, 1792)	-	-	+	+	С, О / S, E
17	<i>Littorina obtusata</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	+	-	С, О / S, E
18	<i>Peringia ulvae</i> (Pennant, 1777)	-	+	+	+	Д / D
19	<i>Lacuna vincta</i> (Montagu)	+	-	-	-	С, О / S, E
Кл. / Cl. Bivalvia						
20	<i>Mytilus edulis</i> Linnaeus, 1758	-	+	+	-	НС / SS
21	<i>Macoma balthica</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	Д / D
22	<i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	-	+	+	-	ПС / MS
23	<i>Musculus discors</i> (Linnaeus)	+	-	-	-	ПС / MS
Кл. / Cl. Crustacea						
24	<i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg, 1852	+	+	+	-	П / О
25	<i>Jaera albifrons</i> Leach	+	+	-	-	Д / D
26	<i>Pontoporeia femorata</i> Krøyer	+	-	-	-	Д / D
27	<i>Atylus carinatus</i> (Fabricius)	+	-	-	-	П / О
28	<i>Diastylis scorpioides</i> (Lepechin)	+	-	-	-	Д / D
29	<i>Crassikorophium bonellii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	+	+	-	-	ПС / MS
30	<i>Caprella linearis</i> (Linnaeus, 1767)	+	-	-	-	Х / P
31	<i>Anonyx nugax</i> (Phipps, 1774)	-	+	-	-	Х / P
Кл. / Cl. Asteroidea						
32	<i>Asterias rubens</i> Linnaeus	+	+	-	-	Х / P
Кл. / Cl. Insecta						
33	<i>Chironomus salinarius</i> Kieffer, 1915	-	-	+	-	Д / D
Тип / phylum Nemertini						
34	<i>Amphiporus lactifloreus</i> (Johnston, 1828)	+	+	+	-	Х / P
35	<i>Lineus gesserensis</i> (O. F. Müller)	+	+	-	-	Х / P
Макрофиты (морские травы и водоросли) / Macrophytes (seaweed and algae)						
1	<i>Zostera marina</i> Linnaeus, 1753	+	+	-	-	
2	<i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kützing, 1843	-	+	-	-	
3	<i>Fucus vesiculosus</i> Linnaeus, 1753	-	+	-	-	
4	<i>Aster tripolium</i> Linnaeus, 1753	-	-	-	+	
5	<i>Juncus atrofuscus</i> Rupr. (1845)	-	-	-	+	
6	<i>Triglochin maritimum</i> Linnaeus, 1753	-	-	-	+	
7	<i>Ruppia maritima</i> Linnaeus, 1753	-	-	+	-	

Примечание. «+» – наличие вида, «-» – вид не найден. 1 – сублитораль, 2 – нижняя литораль, 3 – средняя литораль, 4 – верхняя литораль. С, О – скоблильщики, обгрызатели, НС – неподвижные сестонофаги, ПС – подвижные сестонофаги, Д – собирающие детритофаги (поверхностные детритофаги), Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги. Указан преобладающий тип питания.

Note. “+” Indicates the presence of the species, “-”, the species was not registered. 1 – sublittoral 2 – lower littoral, 3 – middle littoral, 4 – upper littoral. S, E, scrapers, ectophagous species; SS, stationary seston feeders; MS, mobile seston feeders; D, surface deposit feeders; SD, subsurface deposit feeders (nonselective); P, predators; O, omnivorous species. The main trophic type is indicated.

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОЙ, ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

Морские травы (за исключением zostеры) были приурочены главным образом к верхней литорали и соленому маршу (в основном кустового и центрального районов), а морские водоросли (*Fucus vesiculosus*, *Cladophora sericea*) – к нижней литорали (фукусы тяготеют к мористой области, а кладофора распространена по всей лагуне). Морская трава *Zostera marina* в основном приурочена к нижней литорали, частично встречаясь в сублиторали (см. табл. 2).

Интегральные показатели макрозообентосного сообщества (видовое разнообразие, общая плотность и биомасса) в лагунной экосистеме, расположенной на выходе из губы Кислая, преимущественно увеличивались от верхней литорали к средней и нижней и снижались к сублиторали (табл. 3). При этом в нижнем и среднем горизонтах литорали преобладали популяции *Arenicola marina*, *Mya arenaria*, *Macoma balthica*, *Scoloplos armiger*, *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *Peringia*

Таблица 3. Общие показатели структуры сообщества макрозообентоса лагунной экосистемы, расположенной на выходе из кустовой области Кислой губы

Table 3. General indices of the structure of the macrozoobenthos community of the lagoon ecosystem located at the exit from the apex of the Kislaya Bay

Интегральный показатель / Integral indice	Район исследования (разрезы) / Study area (sections)					
	1 п-з (Кут) / 1 section (head)	2 п-з / 2 section	3 п-з / 3 section	4 п-з / 4 section	5 п-з (море) / 5 section (sea)	Среднее / Average
Верхняя литораль / Upper littoral						
<i>S</i>	4	2	4	3	4	3.4±0.4
<i>N</i> , экз./м ²	8064	4352	4992	4800	10112	6464±1124
<i>B</i> , г/м ²	72.2	35.1	20.2	16.6	55.0	39.8±10.5
<i>H_N</i>	0.60	0.32	1.40	1.10	1.53	1.0±0.2
<i>H_B</i>	0.91	0.92	0.98	0.33	1.47	0.9±0.2
Средняя литораль / Middle littoral						
<i>S</i>	4	9	6	5	10	6.8±1.2
<i>N</i> , экз./м ²	22752	13692	12825	5844	10933	13221±2744
<i>B</i> , г/м ²	167.1	276.0	267.1	328.0	191.9	242.2±26.8
<i>H_N</i>	0.54	1.56	1.41	0.65	1.22	1.1±0.2
<i>H_B</i>	1.10	1.97	1.61	1.53	2.04	1.7±0.2
Нижняя литораль / Lower littoral						
<i>S</i>	6	10	9	6	11	8.4±1.0
<i>N</i> , экз./м ²	14787	7188	13316	8403	4506	9640±1922
<i>B</i> , г/м ²	137.2	72.5	417.6	591.7	78.8	260.0±104.7
<i>H_N</i>	0.76	1.17	1.46	0.57	1.15	1.1±0.2
<i>H_B</i>	1.80	2.57	1.79	1.27	2.52	2.0±0.2
Сублитораль / Sublittoral						
<i>S</i>	3(4)	6(11)	7	8	9	6.8±1.1
<i>N</i> , экз./м ²	840(1480)	560(1800)	2120	1440	2240	1497±236
<i>B</i> , г/м ²	326(82.9)	3.2(116)	182.0	87.4	30.5	118.2±40.9
<i>H_N</i>	1.11(1.71)	2.21(2.66)	2.28	2.16	2.36	2.1±0.2
<i>H_B</i>	0.08(1.09)	2.37(1.77)	1.23	1.10	1.88	1.4±0.3

Примечание. *S* – число видов, *N* – общая плотность, *B* – общая биомасса, *H_N*, *H_B* – индекс Шеннона по плотности или биомассе популяций. ± – стандартная ошибка.

Note. *S* – number of species, *N* – total density, *B* – total biomass, *H_N*, *H_B* – Shannon index for the population density or biomass, “±” – standard error.

ulvae, *Tubificoides benedii* при доминировании *Mya arenaria*, *Macoma balthica* (больше в средней литорали), *Arenicola marina*, *Littorina littorea* и *Mytilus edulis* (больше в нижней литорали). В верхней литорали доминировали популяции мелких видов брюхоногих моллюсков *Peringia ulvae* и олигохет *Tubificoides benedii*.

Снижение общих показателей структуры сообщества в сублиторали по сравнению с нижней и средней литоралью вызвано значительным заилением сублиторали (преобладают илистые осадки), что приводит к уменьшению плотности популяций или отсутствию видов, характерных для этих горизонтов литорали, при доминировании менее многочисленных и в основном менее эвригалинных видов (*Macoma balthica*, *Terebellides stroemi*, *Nereimyra punctatata*, *Pontoporeia femorata*, *Scoloplos armiger*, *Caprella linearis*, *Phyllodoce maculata*) (см. табл. 3).

Сообщества верхней литорали из-за экстремальных условий жизни для большинства беспозвоночных животных в этом биотопе (значительное осушение и опреснение, воздействие прямых солнечных лучей и т.д.) были представлены весьма бедно и в основном мелкими эвритопными видами – моллюсками *Peringia ulvae*, олигохетами *Tubificoides benedii*, в меньшей степени *Littorina saxatilis* (см. табл. 2, 3).

В продольном направлении – от кутовых районов лагуны к морю в средней и нижней литорали наблюдалось повышение видового разнообразия и общей биомассы сообщества макробентоса при уменьшении общей плотности популяций (см. табл. 3). Это связано с преобладанием в куту мелких эвригалинных видов зообентоса (*Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii*), а в мористом районе – менее многочисленных и менее эвригалинных видов беспозвоночных животных с более высокой индивидуальной массой (*Arenicola marina*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*). Исключением является 5-й разрез мористой области лагуны, где биомасса сообщества немного снижалась (особенно в нижней литорали), что можно объяснить уменьшением плотности *Macoma balthica*, *Mya arenaria* и увеличением численности более мелких видов полихет *Scoloplos armiger*, *Pygospio elegans*, *Ophelia limacina*, *Phyllodoce maculata*. В верхней литорали показатели общей плотности и биомассы сильно варьировали при низком видовом разнообразии сообщества и доминировании мелких форм макрозообентоса – *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii* (см. табл. 3). В сублиторали мы наблюдаем некоторое увеличение видового разнообразия и общей плотности популяций беспозвоночных в сторону моря при уменьшении общей биомассы сообщества (см. табл. 3). Снижение показателей общей биомассы видовых популяций в сублиторали мористой области объясняется преобладанием на выходе из лагуны более мелких полихет *Micronephthys minuta*, *Nereimyra punctatata*, *Phyllodoce maculata*, *Harmothoe imbricata*, *Scoloplos armiger*, тогда как в кутовой части лагуны преобладали популяции двустворчатых моллюсков *Macoma balthica* с более высокой индивидуальной массой организмов.

Таким образом, наиболее значительные изменения в продольном направлении от кутовых районов к мористой области наблюдались в средней и нижней литорали, что обусловлено большим заилением и опреснением литорали кутовой области лагуны и развитием там сообщества мелких детритофагов *Peringia ulvae* и *Tubifi-*

coides benedii. В мористом районе, подверженном более сильному воздействию морских волн и течений, преобладали менее эвригалинные виды зообентоса с более высокой индивидуальной массой (*Arenicola marina*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*).

В целом наиболее значительные изменения видовой структуры сообщества в лагуне, расположенной на выходе из губы Кислой, происходят в вертикальном направлении – от верхней литорали к средней, нижней и сублиторали. В продольном направлении градиент структуры сообщества был менее выражен.

Пространственная структура сообщества (сходство станций). Среднее сходство станций по качественному составу или по плотности видовых популяций макробентоса или по биомассе в экосистеме кутовой области губы Кислой было относительно низким (около 0.3 – 0.4). Это свидетельствует о неоднородности видовой структуры макробентосного сообщества в данной лагуне.

Кластер-анализ, выполненный по качественному составу макробентоса, на уровне значимого сходства позволяет выделить в лагуне 2 группы станций (рис. 2). Первая группа (ст. 1 – 6) расположена в сублиторали, а вторая (8 – 19) – в приливно-отливной зоне (нижняя, средняя и верхняя литораль) (см. рис. 2). Во второй группе станций хорошо выделяется подгруппа станций нижней и средней литорали (ст. 8 – 17), которые отличались преимущественно от станций верхней литорали (18 – 19, 13 – 21). Станция 13 средней литорали кутового района имела значительное сходство со станциями верхней литорали, т.е. в основном группировка станций идет относительно приливного уровня. Хорошо отличаются сублиторальные сообщества макробентоса (доминируют моллюски *Macoma balthica* и полихеты *Terebellides stroemi*, *Nereimyra punctatata*, *Pontoporeia femorata*, *Scoloplos armiger*, *Phyllodoce maculata*) от литоральных, где преобладают *Arenicola marina*, *Mya arenaria*, *Macoma balthica*, *Scoloplos armiger*, *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *Pe-*

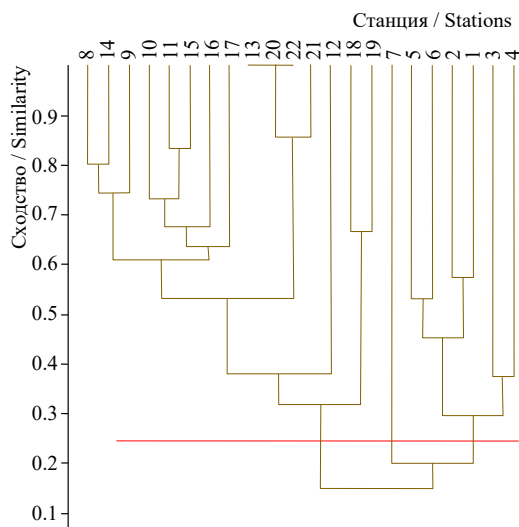


Рис. 2. Дендрограмма сходства сообществ (станций) по качественному составу макробентоса в лагунной экосистеме, расположенной на выходе из кутовой области Кислой губы: 1–7 – сублитораль, 8–12 – нижняя литораль, 13–17 – средняя литораль, 18–22 – верхняя литораль; — уровень значимого сходства

Fig. 2. Dendrogram of similarity of the communities (stations) by the qualitative composition of macrobenthos in the lagoon ecosystem located at the outlet of the apex of the Kislaya Bay: 1–7 – sublittoral, 8–12 – lower littoral, 13–17 – middle littoral, 18–22 – upper littoral; — indicates the level of significant similarity

ringia ulvae и *Tubificoides benedii*. Также можно выделить сообщества макробентоса нижней и средней литорали, которые были менее сходны с макробентосом верхней литорали (преобладают мелкие эвритошные виды *Peringia ulvae* и *Tubificoides benedii*). Надо отметить, что сублиторальное сообщество станции 7, расположенной на выходе из лагуны, несколько отличалось от остальных сублиторальных сообществ макробентоса (преобладали морские полихеты *Nereimyra punctata*, *Scoloplos armiger*, *Harmothoe imbricate*, *Phyllodoce maculata* и моллюски *Musculus discors*, меньше *Macoma balthica*).

Таким образом, сублиторальные сообщества можно разделить на комплексы видов, распространенные внутри лагуны при доминировании *Macoma balthica*, *Terebellides stroemi*, *Asterias rubens*, *Nereimyra punctatata*, *Pontoporeia femorata*, *Scoloplos armiger*, *Phyllodoce maculata*, и комплексы видов, распространенные на выходе из нее с высоким видовым разнообразием и доминированием морских полихет *Nereimyra punctata*, *Scoloplos armiger*, *Harmothoe imbricata*, *Phyllodoce maculata*. Литоральные сообщества, в свою очередь, подразделяются на сообщество макробентоса нижней и средней литорали (доминируют *Arenicola marina*, *Mya arenaria*, *Macoma balthica*, *Scoloplos armiger*, *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *Peringia ulvae*) и на сообщество верхней литорали вместе со средней кутовой лагуны (преобладают *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Littorina saxatilis*, *Macoma balthica*).

Проведенный анализ свидетельствует о неоднородности видовой структуры макробентосного сообщества в лагуне, что связано с различными абиотическими условиями в верхней, средней, нижней литорали и в сублиторали, а также в кутовом районе (более мелководном и опресненном) и на выходе из лагуны (более морские условия).

Трофическая структура сообщества. Изменения трофической структуры сообщества макробентоса лагунной экосистемы, расположенной на выходе из губы Кислой, происходили в основном в вертикальном направлении – от верхней литорали к средней, нижней литорали и сублиторали (табл. 4).

На верхней литорали преобладали собирающие детритофаги (*Peringia ulvae*, *Macoma balthica*, *Tubificoides benedii*) и скобильщики (*Littorina saxatilis*). В средней литорали доминировали собирающие детритофаги (*Macoma balthica*), малоподвижные сестонофаги (*Mya arenaria*) и грунтоеды (*Arenicola marina*), в нижней литорали – собирающие детритофаги (*Macoma balthica*), грунтоеды (*Arenicola marina*, *Scoloplos armiger*), малоподвижные (*Mya arenaria*) и неподвижные сестонофаги (*Mytilus edulis*). В сублиторали преобладали собирающие детритофаги (*Macoma balthica*, *Terebellides stroemi*, *Ampharete acutifrons*, *Pontoporeia femorata*), грунтоеды (*Scoloplos armiger*) и хищники (в основном полихеты *Phyllodoce maculata*, *Nereimyra punctata*, *Micronephthys minuta*, *Harmothoe imbricata*).

Таким образом, изменения трофической структуры в лагунной экосистеме от верхней литорали к средней и нижней литорали связаны с уменьшением доминирующих в верхней литорали собирающих детритофагов (*Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii*) и скобильщиков (*Littorina saxatilis*) и постепенным увеличением в средней и нижней литорали малоподвижных (*Mya arenaria*) и неподвижных

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОЙ, ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

ных (*Mytilus edulis*) сестонофагов и грунтоедов (*Arenicola marina*) при превалировании собирающих детритофагов (*Macoma balthica*). В сублиторали доминировали в основном собирающие детритофаги, в меньшей степени грунтоеды и хищники при практически полном отсутствии сестонофагов.

Таблица 4. Трофическая структура сообщества макрозообентоса лагунной экосистемы, расположенной на выходе из кутовой области Кислой губы (Кандалакшский залив, Белое море), %

Table 4. Trophic structure of the macrozoobenthos community of the lagoon ecosystem located at the exit from the apex of the Kislaya Bay (Kandalaksha Gulf, White Sea), %

Трофические группы / Trophic groups	Район исследования / Research area			
	Сублитораль / Sublittoral	Нижняя литораль / Lower littoral	Средняя литораль / Middle littoral	Верхняя литораль / Upper littoral
Скобильщики, обгрызатели / Scrapers, ectophagous species	7.2	1.4	0.1	12.6
Неподвижные сестонофаги / Stationary seston feeders	0	6.4	0.9	0
Подвижные сестонофаги / Mobile seston feeders	0.9	21.9	37.2	0
Собирающие детритофаги / Surface deposit feeders	67.5	44.6	49.3	87.4
Грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт) / Subsurface deposit feeders (nonselective)	6.4	23.6	12.4	0
Хищники / Predators	14.5	2.0	0.1	0
Полифаги / Omnivorous species	3.5	0	0	0

Надо отметить преобладание в куту лагуны (на литорали и в сублиторали) собирающих детритофагов *Peringia ulvae*, *Macoma balthica*, *Tubificoides benedii*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследованной лагуне было обнаружено 35 видов бентосных беспозвоночных животных, а также 9 видов морских трав и водорослей. Наибольшего видового разнообразия достигали полихеты (11 видов), моллюски (5 видов брюхоногих моллюсков и 4 вида двусторчатых) и ракообразные (8 видов). Заметную роль в сообществе макрозообентоса играли солоноватоводные олигохеты (2 вида) и хирономиды (1 вид), что характерно для прибрежных водоемов, испытывающих некоторое опреснение. В лагуне наблюдается хорошо выраженный вертикальный градиент структуры сообщества макробентоса (от верхней литорали к средней, нижней и сублиторали) и менее выраженный продольный – от кутовых более затененных и опресненных местообитаний к мористым. При этом общие показатели структуры сообщества макрозообентоса (видовое разнообразие, общая плотность, общая биомасса) в лагунной экосистеме преимущественно увеличивались от верхней литорали к средней и нижней и немного снижались к сублиторали. В продольном направлении заметные изменения структуры сообщества макробентоса наблюдались в основном в средней и нижней литорали (повышение видового раз-

нообразия и общей биомассы сообщества), что обусловлено заилением и опреснением литорали кутовой области лагуны и развитием там сообщества мелких детритофагов *Peringia ulvae* и *Tubificoides benedii*. В мористом же районе, подверженном более сильному воздействию морских волн и течений, преобладали менее эвригалинные виды зообентоса с более высокой индивидуальной массой организмов (*Arenicola marina*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*). Проведенный статистический анализ свидетельствует о неоднородности видовой структуры макробентоса в лагуне кутовой области губы Кислой, что связано с различными абиотическими условиями в верхней, средней, нижней литорали и в сублиторали, а также в кутовом районе (более мелководном и опресненном) и на выходе из лагуны (более морские условия). В основном группировка станций идет относительно положения ноля глубин (приливно-отливной уровень). Выделяется сублиторальный макробентос (доминируют моллюски *Macoma balthica* и полихеты *Terebellides stroemi*, *Nereimyra punctatata*, *Pontoporeia femorata*, *Scoloplos armiger*, *Phyllodoce maculata*), который отличался от литорального бентоса. Литоральные сообщества можно разделить на сообщество макробентоса нижней и средней литорали при доминировании *Mya arenaria*, *Macoma balthica* (больше в средней литорали), *Arenicola marina*, *Littorina littorea* и *Mytilus edulis* (больше в нижней литорали) и сообщество макробентоса верхней литорали вместе со средней кутового района, где преобладают мелкие эвритопные виды *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii* и *Littorina saxatilis*. Также можно выделить комплексы сублиторальных видов морских полихет *Nereimyra punctata*, *Scoloplos armiger*, *Harmothoe imbricata*, *Phyllodoce maculata*, распространенных на выходе из лагуны. Надо отметить, что в силу большей открытости исследуемой лагуны к основному бассейну по сравнению с рядом расположенными лагунными экосистемами здесь обнаружено больше морских менее эвригалинных видов макробентоса, особенно в сублиторали и нижней литорали (Мардашова и др., 2020; Столяров, Мардашова, 2020; Stolyarov, 2017, 2023). Эта лагуна по своим абиотическим условиям (по характеру грунта, режиму солености и открытости к морскому бассейну) близка к эстуарной экосистеме губы Грязной, которая расположена недалеко от эстуария реки Черной и где основной градиент структуры сообщества также направлен от верхней литорали в сторону средней и нижней литорали (Бурковский, 2006; Столяров, 2015). При сравнении исследованной лагуны с губой Грязной, расположенной мористее и менее опресненной, наблюдается заселение всех горизонтов литорали (особенно нижней и средней) и сублиторали более морскими менее эвригалинными формами беспозвоночных животных.

В лагуне вследствие ее мелководности, отгороженности от моря, преобладания илисто-песчаных осадков и некоторой опресненности преобладают в основном собирающие детритофаги, их процент снижается в средней и нижней литорали, где наблюдается развитие малоподвижных (*Mya arenaria*) и неподвижных сестонофагов (*Mytilus edulis*), а также грунтоедов (*Arenicola marina*) и возрастает в сторону сублиторали и верхней литорали. Периодическое опреснение лагуны во время сильных дождей, а также весной при таянии льда и снега, большое количество доступного детрита в осадках способствуют развитию в данной экоси-

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОЙ, ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

стеме преимущественно комплекса видов детритофагов-собирателей устойчивых к заилению, дефициту кислорода и снижению солености воды.

Дальнейшее состояние данной экосистемы будет зависеть от глобальных климатических и геоморфологических факторов, связанных с продолжающимся подъемом берегов Белого моря, а также потеплением климата. Поэтому продолжение исследований пространственной и трофической структуры макробентоса, а также межгодовой динамики в лагунных экосистемах открывает перспективы к оценке возможных долгосрочных изменений и устойчивости таких образований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бурковский И. В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 285 с.

Комплексные исследования Бабыего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов // Труды Беломорской биостанции МГУ / под общ. ред. В. О. Мокиевского, А. И. Исаченко, П. Ю. Дребуадзе, А. Б. Цетлина. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. Т. 12. 243 с.

Лабай В. С., Корнеев Е. С., Абрамова Е. В., Березова О. Н., Водопьянова А. И., Костюченко К. М., Шарлай О. Б., Шпилюк Т. С. Макрозообентос эстуария реки Сусуя (остров Сахалин): I. Гидрологическая характеристика эстуария, видовой состав и распределение макрозообентоса // Морской биологический журнал. 2024. Т. 9, № 4. С. 64 – 80. <https://doi.org/10.21072/mbj.2024.09.4.05>

Мардашова М. В., Воронов Д. А., Краснова Е. Д. Бентосные сообщества прибрежных водоемов на разных стадиях изоляции от моря в окрестностях беломорской биостанции МГУ (Кандалакшский залив Белого моря) // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 7. С. 819 – 837. <https://doi.org/10.31857/S0044513420070077>

Столяров А. П. Макробентос эстуарной экосистемы губы Грязной (Кандалакшский залив, Белое море): пространственная структура и разнообразие // Зоологический журнал. 2015. Т. 94, № 6. С. 623 – 633. <https://doi.org/10.7868/S0044513415060161>

Столяров А. П., Мардашова М. В. Особенности видовой и пространственной структуры макробентоса в лагуне на Зеленом мысу (Кандалакшский залив, Белое море) // Поволжский экологический журнал. 2020. № 2. С. 228 – 240. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-228-240>

Berthelsen A., Atalaha J., Clark D., Goodwin E., Patterson M., Sinner J. Relationships between biotic indices, multiple stressors and natural variability in New Zealand estuaries // Ecological Indicators. 2018. Vol. 85. P. 634–643. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.10.060>

Boudaya L., Mosbahi N., Dauvin J., Neifar L. Structure of the benthic macrofauna of an anthropogenic influenced area: Skhira Bay (Gulf of Gabès, central Mediterranean Sea) // Environmental Science and Pollution Research. 2019. Vol. 26. P. 13522–13538. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-04809-8>

Conlan K. E., Lenihan H. S., Kvitek R. G., Oliver J. S. Ice scour disturbance to benthic communities in the Canadian High Arctic // Marine Ecology Progress Series. 1998. Vol. 166. P. 1–16. <https://doi.org/10.3354/meps166001>

Gravina M. F., Cabiddu S., Como S., Floris A., Padedda B. M., Pusceddu A., Magni P. Disentangling heterogeneity and commonalities in nanotidal Mediterranean lagoons through environmental features and macrozoobenthic assemblages // Estuarine Coastal Shelf Science. 2020. Vol. 237. Art. 106688. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020>

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. 2001. Vol. 4, № 1. P. 1–9.

Harris C. M., McClelland J. W., Connelly T. L., Crump B. C., Dunton K. H. Salinity and temperature regimes in eastern Alaskan Beaufort Sea lagoons in relation to source water contributions // *Estuaries and Coasts*. 2017. Vol. 40, iss. 1. P. 50–62. <https://doi.org/10.1007/s12237-016-0123-z>

Kennish M. J., Paerl H. W. Coastal lagoons: Critical habitats of environmental change // *Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change* / eds. M. J. Kennish, H. W. Paerl. Boca Raton: CRC Press, 2010. P. 1–16. <https://doi.org/10.1201/EBK1420088304>

Khlebovich V. V. Applied aspects of the concept of critical salinity // *Biology Bulletin Reviews*. 2015. Vol. 5, iss. 6. P. 562–567.

Lefrere L., Ouassas M., Guillois B., Gillet P., Moukrim A. Macrobenthic community structure of soft-bottom sediments in the Khnifiss lagoon, South of Morocco // *Journal of Materials and Environmental Science*. 2015. Vol. 6, no. 11. P. 3226–3235.

Magni P., Vesal S. E., Giampaolletti J., Como S., Gravina M. F. Joint use of biological traits, diversity and biotic indices to assess the ecological quality status of a Mediterranean transitional system // *Ecological Indicators*. 2023. Vol. 147. Art. 109939. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.109939>

Shannon C. E. The mathematical theory of communication // *Bell System Technical Journal*. 1948. Vol. 27, № 3. P. 379–423.

Sørensen T. A. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of a species content and its application to analysis of the vegetation on Danish Commons // *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter*. 1948. Vol. 5, № 4. P. 1–34.

Stolyarov A. P. Peculiarities of the structure of and trends in the macrobenthos community of the Ermolinskaya Bay lagoon ecosystem, Kandalaksha Bay, White Sea // *Biology Bulletin*. 2017. Vol. 44, iss. 9. P. 1019–1034. <https://doi.org/10.1134/S106235901709014X>

Stolyarov A. P. Characteristics of the specific, spatial, and trophic structure of macrobenthos in the lagoon ecosystem of Nikol'skaya Bay (Kandalaksha Gulf, White Sea) // *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. 2023. Vol. 78, № 1. P. 31–38. <https://doi.org/10.3103/S0096392523010054>

Sy M. M., Rey-Valette H., Simier M., Pasqualini V., Figuières Ch., De Wit R. Identifying consensus on coastal lagoons ecosystem services and conservation priorities for an effective decision making: A Q approach // *Ecological Economics*. 2018. Vol. 154. P. 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2018.07.018>

**Features of the specific, spatial, and trophic structure
of macrobenthos communities in the lagoon ecosystem
of the inner area of the Kislaya Bay (Kandalaksha Gulf, White Sea)**

A. P. Stolyarov

*Moscow Lomonosov State University
1–12 Leninskie Gory, Moscow 119234, Russia*

Received: April 10, 2025 / revised: January 15, 2026 / accepted: January 17, 2026 / published: July 30, 2026

Abstract: Features of the specific, spatial and trophic structure of macrobenthos communities in a lagoon ecosystem located at the outlet of the inner area of the Kislaya Bay (Kandalaksha Gulf, White Sea) were studied. 35 species of benthic invertebrates, as well as 9 ones of seagrasses and algae, were found in the lagoon. In it, there is a well-marked vertical gradient in the macrobenthos community structure (from the upper littoral to the middle, lower, and sublittoral) and a less pronounced longitudinal one, from more silty and desalinated coastal habitats to marine ones. Our statistical analysis made it possible to identify a sublittoral macrobenthos (dominated by *Macoma balthica* mollusks and polychaetes *Terebellides stroemi*, *Nereimyra punctatata*, *Pontoporeia femorata*, *Scoloplos armiger*, *Phyllodoce maculata*), a community of macrobenthos of the lower and middle littoral, dominated by *Macoma balthica*, *Mya arenaria* (more in the middle littoral), *Arenicola marina*, *Littorina littorea* and *Mytilus edulis* (more in the lower littoral) and the macrobenthos community of the upper littoral, together with the inner district middle littoral, dominated by small eurytopic species *Peringia ulvae*, *Tubificoides benedii* and *Littorina saxatilis*. In the lagoon, due to its shallow waters, isolation from the sea, predominance of silt-sand sediments and some freshening, mainly detritophages predominate; their percentage decreases in the middle and lower littoral and increases towards the sublittoral and upper littoral.

Keywords: lagoon ecosystems, macrobenthos, species diversity, spatial distribution, trophic structure, White Sea

Ethics approval and consent to participate: All applicable international, national, and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed.

Competing interests: The author of this work declares that he has no conflicts of interest.

For citation: Stolyarov A. P. Features of the specific, spatial, and trophic structure of macrobenthos communities in the lagoon ecosystem of the inner area of the Kislaya Bay (Kandalaksha Gulf, White Sea). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2026, no. 2, pp. 235–251 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2026-2-235-251>

REFERENCES

Burkovsky I. V. *Morskaya biogeotsenologiya. Organizatsiya soobshchestv i ekosistem* [Marine Biogeocenology. The Organization of Communities and Ecosystems]. Moscow, KMK Scientific Press, 2006. 285 p. (in Russian).

✉ *Corresponding author:* Department of Hydrobiology, School of Biology, Moscow Lomonosov State University, Russia.

ORCID and e-mail address: Andrey P. Stolyarov: <https://orcid.org/0000-0002-4850-2929>, macrobenthos@mail.ru

Mokievsky V. O., Isachenko A. I., Dgebuadze P. Yu., Tsetlin A. B., eds. Comprehensive Studies of the Babye Sea, a Semi-Isolated Lagoon in the White Sea: Geology, Hydrology, and Biota – Changes Against the Background of Coastal Transgression. *Proceedings of the White Sea Biological Station of Moscow State University*. Moscow, KMK Scientific Press, 2016, vol. 12. 243 p. (in Russian).

Labay V. S., Korneev E. S., Abramova E. V., Berezova O. N., Vodop'janova A. I., Kost-yuchenko K. M., Sharlay O. B., Shpilko T. S. Macrozoobenthos of the Susuya river estuary (Sakhlin island): I. Hydrological characteristics of the estuary, species composition and distribution of macrozoobenthos. *Marine Biological Journal*, 2024, vol. 9, no. 4, pp. 64–80 (in Russian). <https://doi.org/10.21072/mbj.2024.09.4.05>

Mardashova M. V., Voronov D. A., Krasnova E. D. Benthic communities of coastal reservoirs at different stages of isolation from the sea in the vicinity of the white sea Biological Station of the Moscow State University, Kandalaksha bay, White sea. *Zoologicheskii zhurnal*, 2020, vol. 99, no. 7, pp. 819–837 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0044513420070077>

Stolyarov A. P. Macrozoobenthos of a Gryaznaya Bay estuary ecosystem (Kandalaksha Gulf, the White Sea): Spatial structure and diversity. *Zoologicheskii zhurnal*, 2015, vol. 94, no. 6, pp. 623–633 (in Russian). <https://doi.org/10.7868/S0044513415060161>

Stolyarov A. P., Mardashova M. V. Features of the species and spatial structure of macrobenthos in the green cape lagoon (Kandalaksha Bay, White Sea). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 2, pp. 228–240 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-228-240> (in Russian).

Berthelsen A., Atalaha J., Clark D., Goodwin E., Patterson M., Sinner J. Relationships between biotic indices, multiple stressors and natural variability in New Zealand estuaries. *Ecological Indicators*, 2018, vol. 85, pp. 634–643. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.10.060>

Boudaya L., Mosbahi N., Dauvin J., Neifar L. Structure of the benthic macrofauna of an anthropogenic influenced area: Skhira Bay (Gulf of Gabès, central Mediterranean Sea). *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, vol. 26, pp. 13522–13538. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-04809-8>

Conlan K. E., Lenihan H. S., Kvitek R. G., Oliver J. S. Ice scour disturbance to benthic communities in the Canadian High Arctic. *Marine Ecology Progress Series*. 1998, vol. 166, pp. 1–16. <https://doi.org/10.3354/meps166001>

Gravina M. F., Cabiddu S., Como S., Floris A., Padedda B. M., Pusceddu A., Magni P. Disentangling heterogeneity and commonalities in nanotidal Mediterranean lagoons through environmental features and macrozoobenthic assemblages. *Estuarine Coastal Shelf Science*, 2020, vol. 237, art. 106688. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020>

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1, pp. 1–9.

Harris C. M., McClelland J. W., Connelly T. L., Crump B. C., Dunton K. H. Salinity and temperature regimes in eastern Alaskan Beaufort Sea lagoons in relation to source water contributions. *Estuaries and Coasts*, 2017, vol. 40, iss. 1, pp. 50–62. <https://doi.org/10.1007/s12237-016-0123-z>

Kennish M. J., Paerl H. W. Coastal lagoons: Critical habitats of environmental change. In: Kennish M. J., Paerl H. W., eds. *Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change*. Boca Raton, CRC Press, 2010, pp. 1–16. <https://doi.org/10.1201/EBK1420088304>

Khlebovich V. V. Applied aspects of the concept of critical salinity. *Biology Bulletin Reviews*, 2015, vol. 5, iss. 6, pp. 562–567.

Lefrere L., Ouassas M., Guillois B., Gillet P., Moukrim A. Macrobenthic community structure of soft-bottom sediments in the Khnifiss lagoon, South of Morocco. *Journal of Materials and Environmental Science*, 2015, vol. 6, no. 11, pp. 3226–3235.

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОЙ, ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

Magni P., Vesal S. E., Giampaolletti J., Como S., Gravina M. F. Joint use of biological traits, diversity and biotic indices to assess the ecological quality status of a Mediterranean transitional system. *Ecological Indicators*, 2023, vol. 147, art. 109939. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.109939>

Shannon C. E. The mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 1948, vol. 27, no. 3, pp. 379–423.

Sørensen T. A. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of a species content and its application to analysis of the vegetation on Danish Commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter*, 1948, vol. 5, no. 4, pp. 1–34.

Stolyarov A. P. Peculiarities of the structure of and trends in the macrobenthos community of the Ermolinskaya Bay lagoon ecosystem, Kandalaksha Bay, White Sea. *Biology Bulletin*, 2017, vol. 44, iss. 9, pp. 1019–1034. <https://doi.org/10.1134/S106235901709014X>

Stolyarov A. P. Characteristics of the specific, spatial, and trophic structure of macrobenthos in the lagoon ecosystem of Nikol'skaya Bay (Kandalaksha Gulf, White Sea). *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 2023, vol. 78, no. 1, pp. 31–38. <https://doi.org/10.3103/S0096392523010054>

Sy M. M., Rey-Valette H., Simier M., Pasqualini V., Figuières Ch., De Wit R. Identifying consensus on coastal lagoons ecosystem services and conservation priorities for an effective decision making: A Q approach. *Ecological Economics*, 2018, vol. 154, pp. 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2018.07.018>