

**МАКРОМАСШТАБНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНТЕРСТИЦИАЛЬНОГО
МИКРОФИТОБЕНТОСА В ЭСТУАРИИ РЕКИ ЧЕРНОЙ
(КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)**

Макромасштабное распределение основных экологических групп микрофитобентоса изучено на илисто-песчаной литорали эстуария р. Черной (Кандалакшский залив, Белое море). Основное влияние на распределение микрофитобентоса оказывала продолжительность экспозиции осадков на отливе, степень их заиленности и соленость омывающей литораль воды. Различие в продолжительности экспозиции поверхности осадков на отливе формирует комплексы видов, ассоциированные с разными горизонтами литорали. Две экологические группы микрофитобентоса – прикрепленный к песчинкам эпипсаммон и передвигающийся в капиллярных пространствах эпипелон – демонстрируют разную чувствительность к действию изученных абиотических факторов.

Изучение влияния абиотических факторов на пространственное распределение микрофитобентоса часто основывается на данных о концентрации в грунте фотосинтетических пигментов [4, 8], что не дает полного представления о характере распределения отдельных видов и экологических групп микроводорослей. Вместе с тем, особый интерес представляет сравнение пространственной структуры сообществ, образующихся из единого пула видов, но в разных условиях обитания. Это позволяет оценить вклад различных факторов в формирование структуры природных сообществ. Такая возможность представляется при изучении экосистем эстуариев, характеризующихся последовательным изменением видовой структуры по градиенту солености [3]. Задача нашего исследования состояла в изучении распределения основных экологических групп микрофитобентоса в сильно различающихся местообитаниях и выявлении факторов, влияющих на их макромасштабное распределение.

Материал и методы. Материалом послужили 2 серии проб, отобранных на литорали эстуария р. Черной (Кандалакшский залив, Белое море, 66°32' с.ш., 33°48' в.д.). Пробы серии № 1 отбирали в августе 1989 г. по трансекте длиной 100 м, проложенной с нижнего на верхний горизонт литорали в мористой части эстуария (19 проб через каждые 5 м). Материал для серии № 2 отбирали в августе 2000 г. на 5 станциях, расположенных на средней литорали вдоль всей протяженности эстуария (2 км). Каждая проба состояла из 5 колонок осадка, отобранных поршневой трубкой с внутренним сечением 1 см² на глубину 4 см с площадки размером 10х10 см².

Выделение из грунта и количественный учет водорослей двух экологических групп микрофитобентоса (эпипелона и эпипсаммона) производили разными методами с учетом особенностей биологии каждой группы. Эпипелон (неприкрепленные диатомеи и перидиниевые водоросли) выделяли из грунта согласно методу Улига [10]. Микроводоросли учитывали прижизненно в чашках Петри методом случайных полей зрения при увеличении х48. Грунт для учета прикрепленных к песчинкам диатомей (эпипсаммона) фиксировали и одновременно окрашивали 50 % спиртовым раствором зозина желтого для дифференцирования мертвых створок и живых на момент фиксации клеток. Для отделения водорослей от частиц осадка пробы подвергали воздействию ультразвука (экспозиция 5 мин), затем водоросли отмучивали от грунта и концентрировали центрифугированием. Подсчет клеток производили в счетной камере объемом 7 мм³ при увеличении х500. Численность микроводорослей обеих групп приводили к количеству под 1 см².

Для оценки влияния среды обитания на пространственное распределение микрофитобентоса параллельно со сбором количественных проб микроводорослей измеряли время осушения осадков на отливе (Т, ч/сут), соленость омывающей литораль воды (‰) и гранулометрический состав грунта. При гранулометрическом анализе грунта выделяли 5 размерных фракций: <0,1; 0,1 - 0,25; 0,25 - 0,5; 0,5 - 1 и >1 мм. Помимо размерных фракций мы ввели интегральный показатель сортированности осадков, выраженный как стандартное отклонение по выборке размерных фракций (S).

Степень влияния различных абиотических факторов на пространственное распределение микрофитобентоса оценивали при помощи коэффициента линейной корреляции Пирсона (r). Для кластерного анализа в качестве меры сходства применяли r , используя метод среднего присоединения. Кластеры выделяли при условии сходства объектов внутри группы $r > 0,5$. Зоны оптимумов различных представителей микрофитобентоса по градиентам абиотических факторов выделяли при условии превышения средней численности по выборке более, чем в 2 раза. Статистический анализ результатов проводили с использованием пакета прикладных программ "Systat 5.0" (Systat Inc.).

Результаты и обсуждение. Микрофитобентос грунтов на всех изученных участках литорали эстуария р. Черной представлен в основном пennisными формами диатомей и перидиниевыми водорослями. Для анализа макромасштабного распределения микрофитобентоса использовали две экологические группы: эпипелон (11 видов неприкрепленных диатомей, наиболее обильные – *Entomoneis paludosa* (W. Sm) Reim., *Pleurosigma aestuarii* Breb., *Donkinia recta* Grun., *Plagiotropis lepidoptera* (Greg.) Reim., *Navicula humerosa* Breb., *Hantzschia virgata* (Roper) Grun., а также массовые виды перидиниевых водорослей (*Amphidinium britannicum* C.E. Herdman и *Gymnodinium* sp. (слегка овальные клетки 30 мкм в диаметре)); эпипсаммон (55 видов и разновидностей прикрепленных диатомей, наиболее обильные – *Achnanthes* spp. (группа мелких видов от 5 до 9 мкм), *Navicula salinarum* Grun., *Navicula perigrina* (Ehr.) Kütz., *Amphora coffeaeformis* (Ag.) Kütz., *Rhopalodia gibberula* (Ehr.) O.Müll., *Opephora martyi* Herib.).

Влияние абиотических факторов на распределение микрофитобентоса изучено недостаточно полно. Многие авторы отмечают зависимость обилия микроводорослей от типа осадков [1, 4, 6, 7]. Выявлено влияние на развитие микроводорослей температуры, солнечной радиации, времени экспозиции осадков на отливе [11].

Ширина литоральной зоны эстуария р. Черной постепенно увеличивается по направлению к морю, достигая более 150 м в его мористой части. Изучение сравнительного обилия микрофитобентоса на разных горизонтах литорали было предпринято именно в этой части эстуария. Распределение основных абиотических факторов на изучаемой литорали имеет двойкий характер: участки грунта с разной гранулометрической композицией распределены мозаично, формируя, однако, слабо выраженный градиент: с нижней на верхнюю литораль уменьшается содержание в грунте мельчайших алевропелитовых частиц и увеличивается доля крупных фракций. Время осушения осадков на отливе постепенно увеличивается с нижнего горизонта к верхнему. Наложение этих зависимостей формирует на литорали сложный узор, определяющий гетерогенность среды обитания микрофитобентоса. Распределение микроводорослей на разных горизонтах литорали в сопоставлении с абиотическими факторами приведены в табл. 1А. Эпипелический микрофитобентос ассоциирован со средним горизонтом литорали, достигая максимального обилия на пологих песчаных гребнях, сложенных мелко- и среднезернистым песком. Эпипсаммотические диатомовые за счет более высокого видового разнообразия вносят основной вклад в общую численность микрофитобентоса на всех горизонтах литорали, однако, максимального обилия достигают на верхней литорали.

В отличие от довольно сложного солевого режима литорали мористой части эстуария р. Черной, обусловленного влиянием приливо-отливных течений, речного стока и локальными выходами грунтовых вод, средняя соленость воды вдоль всего эстуария закономерно меняется от 2 до 16 ‰. Увеличение масштаба исследования позволило оценить влияние солености на распределение микроводорослей. Распределение эпипелического микрофитобентоса вдоль эстуария ограничивается снижением солености ниже 6,5 ‰. Эпипсаммотические диатомей населяют литораль эстуария на всем его протяжении, внося основной вклад в численность и видовое разнообразие сообщества микрофитобентоса. Зона оптимума этой группы приурочена к опресненной части эстуария (3,9 – 6,6 ‰) за счет большой доли эвригаллиных форм (табл. 1Б, рис. 1Н).

Статистический анализ показал, что влияние изученных абиотических факторов на пространственное распределение микрофитобентоса имеет сложный нелинейный характер. Сопоставление количественного распределения микрофитобентоса с градиента-

Таблица 1. Усредненная численность микроводорослей (экз./см²) в разных местообитаниях эстуария реки Черной

Table 1. Average abundance of microalgae (ind./cm²) from the different habitats of the Chernaya River Estuary

Представители микрофитобентоса; абиотические факторы	А. Трансекта через литораль, 100 м			Б. Трансекта вдоль эстуария, 2 км		
	Нижняя литораль	Средняя литораль	Верхняя литораль	Мористая часть	Солоноватоводная часть	Опресненная часть
МИКРОФИТОБЕНТОС:						
ЭПИПЕЛОН:						
<i>A. britannicum</i>	4.5	43.7	31.0	127.9	1.45	0
<i>Gymnodinium</i> sp.	288.8	903.0	13.5	720.5	636.5	11.0
Диатомей	63.75	204.0	55.1	364.5	111.5	0
ЭПИПСАММОН ($\cdot 10^3$)	112.9	63.2	189.6	370.0	650.0	580
АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ:						
Время осушения, ч/сут	0.5-7	7-11.5	11.5-14.7	8.4	7.1	6.2
Сортированность осадков, S	24.8	18.6	15.6	12.9	20.2	13.1
Соленость, ‰	Сильно варьирует (4.6-20.3)			13.1	6.6	2.03

ми абиотических факторов позволило выявить лимитирующее влияние среды на развитие водорослей. Мы также выделили на градиенте каждого из факторов зоны оптимумов для различных представителей микрофитобентоса, внутри которых численность водорослей превышала средние значения по выборке более, чем в 2 раза (рис. 1).

Время осушения осадков на отливе, зависящее от рельефа литорали, является важным фактором, регулирующим распределение микрофитобентоса. Непродолжительные отливы на нижней литорали (0,5 - 7 ч/сут) лимитируют развитие всех экологических групп микрофитобентоса в этой зоне. Средняя литораль (время осушения 7,5 - 11,5 ч/сут) является зоной оптимума для развития эпипелического микрофитобентоса. Продолжительная экспозиция осадков во время длительных отливов на верхней литорали (более 12 ч/сут) лимитируют развитие эпипелона, однако, эта зона является оптимальной для другой экологической группы микрофитобентоса - эпипсаммона (рис. 1А).

Приливно-отливный режим литорали является основным фактором, регулирующим световой и температурный режимы осадков. Во время экспозиции на отливе в светлое время суток солнечные лучи беспрепятственно достигают поверхности осадков, нагревая их и способствуя интенсивному фотосинтезу. С наступлением прилива интенсивность светового потока снижается, часто падает температура и изменяется ее профиль в толще осадка. Т.о., продолжительность осушения осадков на отливе является важным фактором, регулирующим количественное развитие литорального микрофитобентоса [5, 6, 7, 11]. Оптимальной зоной для развития эпипелического микрофитобентоса является средняя литораль. Продолжительность периода осушения - менее 7 и более 12 ч/сут - лимитирует развитие организмов этой экологической группы. Непродолжительные отливы, по-видимому, предоставляют литоральным водорослям в течение суток слишком короткие периоды для интенсивного фотосинтеза. При этом надо учитывать, что часть отливов может приходиться на темное время суток. Очень продолжительные отливы являются, очевидно, негативным фактором из-за сильного подсыхания осадков, возможного увеличения температуры выше оптимальной, а также повышения солености интерстициальной воды и прочих последствий инсоляции. Негативное влияние этих факторов ограничивает развитие эпипелона на верхней литорали. Эпипсаммон более толерантен к продолжительным отливам на верхних горизонтах литорали. Негативное действие инсоляции сказывается на организмах этой группы в меньшей степени в результате занятия ими иной экологической ниши. В отличие от свободно перемещающихся между песчинками обитателей капиллярных пространств эпипсаммотические диатомовые обитают на песчинках, прикрепляясь к различным неровностям их микро-рельефа. Разные виды диатомей, в зависимости от формы и размеров, предпочитают разные типы граней и выемок на песчинках (Ф.А. Сапожников, устн. сообщ.). Все эти

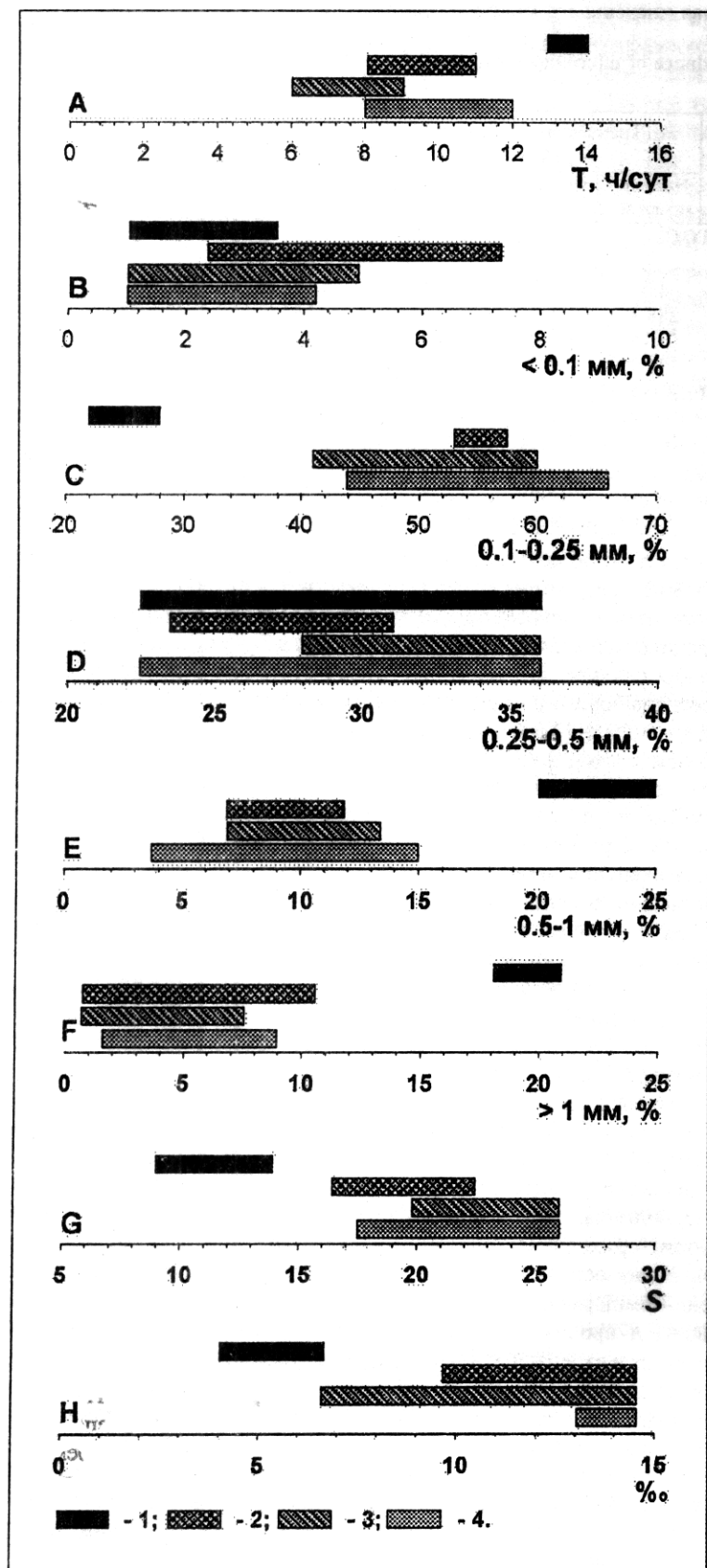


Рисунок 1. Распределение зон оптимумов микроводорослей вдоль градиентов абиотических факторов: А - продолжительность осушения осадков на отливе; В - F - размерные фракции осадка; G - сортированность осадков; H - солёность (1 - эпипсаммон; 2 - эпипелические диатомеи; 3 - *Gymnodinium* sp.; 4 - *A. britannicum*)

Figure 1. Distribution of optimum zones for microalgae along environmental factor gradients: A - time of tide exposure of sediments; B-F - sediment size fractions; G - sediment sorting; H - salinity (1 - epipsammon; 2 - epipelagic diatoms; 3 - *Gymnodinium* sp.; 4 - *A. britannicum*)

особенности позволяют эпипсаммотическим диатомеям развиваться в условиях верхней литорали, неблагоприятных для эпипсаммона, что, возможно, снижает конкурентное напряжение между этими двумя группами микрофитобентоса.

Другим важным фактором, определяющим пространственное распределение интерстициального микрофитобентоса, является размерный состав осадков. Соотношение размерных фракций, а также степень сортированности осадков варьировало от пробы к пробе. Наибольшее влияние на распределение микрофитобентоса оказывают самая мелкая алевропелитовая ($<0,1$ мм) и самая крупная (>1 мм) фракции песка. Высокие содержания алевропелита (более 5 %) лимитируют развитие всех групп микрофитобентоса, за исключением эпипелических диатомей, встречающихся в значительных количествах в пробах с более высоким содержанием мелкой фракции (до 8 %) (рис. 1В). Если негативному влиянию высоких концентраций алевропелита подвержены в той или иной степени все представители микрофитобентоса, то содержание самой крупной размерной фракции осадка влияет на разные группы микрофитобентоса неодинаково. Высокие концентрации крупного песка (более 10 %) лимитируют развитие эпипелона, однако, осадки такого гранулометрического состава являются оптимальной средой для массового развития эпипсаммона (рис. 1Е, F). Сходная картина расхождения зон оптимумов для двух экологических групп микрофитобентоса наблюдается при сопоставлении распределений микроводорослей с градиентом сортированности осадков. Эпипелический микрофитобентос приурочен к несортированным пескам, тогда как эпипсаммон лучше развивается на участках с хорошо сортированными крупными песками (рис. 1G).

Гранулометрический состав осадков определяет их физико-химические параметры (см. напр., [5]), и, следовательно, оказывает сильное влияние на обитающий в осадках микрофитобентос. Лимитирующее влияние высоких концентраций алевропелита на развитие микрофитобентоса объясняется тем, что эта фракция забивает капиллярные пространства, что затрудняет необходимые для эпипелических организмов перемещения в толще осадка [12], а также влияет на такие важные для микрофитобентоса параметры, как мощность фотической зоны, влажность осадка и физико-химические свойства грунтовой воды [5, 12]. Негативное влияние крупной фракции, а также высокой сортированности песков на развитие эпипелического микрофитобентоса связано, по нашему мнению, с тем, что организмы этой экологической группы предпочитают пески определенной плотности. Мелкозернистые слабозаиленные пески средней литорали способствуют созданию внутри них устойчивой капиллярной системы, оптимальной для обитания подвижного эпипелона, для которого характерны суточные вертикальные миграции в толще осадка [2]. Высокое содержание крупной фракции и сильная сортированность песков нарушает плотность упаковки частиц, делая осадки более рыхлыми и менее стабильными. Для эпипсаммона крупный сортированный песок, напротив, является благоприятным для развития субстратом в силу иной экологической ниши.

Кластерный анализ выборок из разных местообитаний позволил выделить группы сходных по характеру распределения видов эпипсаммотических диатомей в зависимости от приуроченности максимумов их обилия к разным горизонтам литорали: I - виды, максимальное обилие которых приурочено к нижней литорали (2 вида, средняя численность группы $N_{cp}=6,59 \cdot 10^3$ экз./см²); II - к средней (10 видов, $N_{cp}=11,8 \cdot 10^3); III - к верхней (14 видов, $N_{cp}=60,31 \cdot 10^3) и IV - не демонстрирующие предпочтения к определенному горизонту (3 вида, $N_{cp}=29,73 \cdot 10^3).$$$

Выделенные с помощью кластерного анализа группы видов эпипсаммотических диатомей, распределенных вдоль эстуария, можно условно подразделить на морские, солоноватоводные, солоновато-пресноводные и эвригалинные. Основная часть (35 из 55 учитываемых видов и разновидностей, $N_{cp}=500,4 \cdot 10^3$) принадлежит к эвригалинным формам, вторая по представительности группа - солоноватоводные виды (10 видов, $N_{cp}=2,9 \cdot 10^3$), а на долю морской и солоновато-пресноводной групп приходится по 6 и 4 вида, $N_{cp}=1,9$ и $24,2 \cdot 10^3$ экз./см², соответственно.

Заключение. Полученные данные свидетельствуют о том, что основное лимитирующее влияние на количественное развитие микрофитобентоса в целом оказывают продолжительность экспозиции осадков на отливе, степень их заиленности, а также со

леность омывающей литораль воды. Значительное влияние на структуру сообщества микрофитобентоса оказывает мареографический уровень рельефа, формируя ассоциации видов, приуроченные к разным горизонтам литорали. Структурные показатели сообщества по градиенту солености меняются слабо. Две экологические группы микрофитобентоса — эпипелон и эпипсаммон — демонстрируют разную чувствительность к действию основных абиотических факторов. Эпипсаммон, по-видимому, более толерантен к действию изученных факторов за счет более высокой приспособляемости этой экологической группы в целом, однако, его широкое распространение определяется подгруппами видов, существенно различающихся диапазонами экологических оптимумов. Группа эпипелического микрофитобентоса (неприкрепленные подвижные диатомовые и перидиниевые водоросли), несмотря на таксономические различия входящих в ее состав видов, в целом имеет более сходные требования к условиям среды обитания, нежели прикрепленный к песчинкам эпипсаммон, представленный только диатомовыми.

Авторы благодарят к.б.н. Л.Г. Сенечкину за ценные критические замечания. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ № 99-04-48035 и № 00-04-48013.

1. Бондарчук Л.Л. Диатомовые водоросли прибрежных грунтов Кандалакшского залива Белого моря // В кн.: Донная флора и продукция краевых морей СССР. - М.: Наука, 1980. - С. 63-73.
2. Сабурова М.А., Поликарпов И.Г. Изучение функционирования микрофитобентоса литоральных морских донных отложений // В сб.: Чтения памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского. - Севастополь: ИнБЮМ, 2000. - С. 190 - 215.
3. Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. - Л.: Наука, 1974. - 235 с.
4. Colijn F., Dijkema K.C. Species composition of benthic diatoms and distribution of chlorophyll *a* on an intertidal flat in the Dutch Wadden Sea // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 1981. - 4. - P. 9 - 21.
5. Fenchel T. The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa // Ophelia. - 1969. - 6. - P. 1 - 182.
6. Pinckney J., Zingmark R. Effect of tidal stage and sun angles on intertidal benthic microalgal productivity // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 1991. - 76. - P. 81 - 89.
7. Šaburova M.A., Polikarpov I.G., Burkovsky I.V. Spatial structure of an intertidal sandflat microphytobenthic community as related to different spatial scales // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 1995. - 129. - P. 214 - 232.
8. Sundbäck K., Miles A., Göransson E. Nitrogen fluxes, denitrification and the role of microphytobenthos in microtidal shallow-water sediments: an annual study // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 2000. - 200. - P. 59 - 76.
9. Taylor W.R. Light could photosynthesis in intertidal benthic diatoms // Helgol. Wiss. Meeresunt. - 1964. - 10. - P. 29 - 37.
10. Uhlig G. Quantitative methods in the study of interstitial fauna // Trans. Am. Microsc. Soc. - 1968. - 87. - P. 226 - 232.
11. Underwood A.J. The vertical distribution and seasonal abundance of intertidal microalgae on a rocky shore in New South Wales // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1984. - 78. - P. 199 - 220.
12. Williams R. The abundance and biomass of the interstitial fauna of a graded series of shellgravel in relation to the available space // J. Animal Ecol. - 1972. - 41. - P. 623 - 646.

* Институт биологии южных морей НАНУ,
г. Севастополь

** Московский государственный университет,
г. Москва

Получено 01.10.2001

M. A. SABUROVA, I. G. POLIKARPOV, I. V. BURKOVSKY, Y. A. MAZEY

MARCO SCALE DISTRIBUTION OF INTERSTITIAL MICROPHYTOBENTHOS IN THE CHERNAYA RIVER ESTUARY (KANDALAKSHA BAY, THE WHITE SEA)

Summary

The macroscale distribution of two ecological groups of microphytobenthos was investigated on an intertidal sandflat in the Chernaya River Estuary (Kandalaksha Bay, the White Sea). Duration of the tide exposure of the sediment surface, degree of sediment silting and salinity exert general influence on microphytobenthic distribution. The differences in continuance of low-tide periods forms complexes of species associated with different intertidal horizons. Two ecological groups of microphytobenthos (attached epipsammon and free living epipelon) demonstrate different sensitivity to influence of environmental factors.