

УДК 574.587

О. В. Човган, С. С. Малавенда

Роль макрофитов как субстрата в формировании литоральных эпибиоценозов Белого моря

Работа посвящена исследованию прибрежных зообентосных сообществ, где в роли субстрата представлен литоральный фитобентос. По сравнению с инертным субстратом-грунтом макрофиты подвержены изменениям во времени и являются частью трофической структуры морских сообществ. Комплексное изучение литоральных биоценозов позволяет выявить взаимосвязь бентосных организмов с растительным субстратом, на котором они обитают. Цель работы – исследование структуры и особенностей распределения эпибентосных сообществ на литоральных макрофитах бухт Круглая, Левая и Сельдяная губы Чупа Белого моря. Исследования проводились на базе Беломорской биологической станции "Картеш" Зоологического института РАН в летний период в течение трех лет (2013–2015 гг.). Отбор проб осуществляли методом вертикальных трансект при помощи учетной рамки площадью 0,25 м² в трехкратной повторности. При обработке проб оценивали видовой состав водорослей и эпибионтов, рассчитывали биомассу и численность организмов. В ходе работы выявлено, что водоросли рода *Fucus* создают благоприятную базу для обитания эпибионтов, в том числе вагильных животных. Наличие различных водорослевых субстратов отражается на показателях биомассы эпибионтов в сторону увеличения, за исключением разрезов, где преобладает *Ascophyllum nodosum*. *Pelvetia caniculata* и *A. nodosum* не являются благоприятными растительными субстратами для большинства эпибентосных организмов и служат местообитанием преимущественно седентарным беспозвоночным в связи с морфологией таллома. Во всех сообществах, где субстратом являются фукусовые водоросли, доминирующими эпибионтами представлены моллюски *Mytilus edulis*. Нитчатые водоросли *Cladophora sericea* способствуют обилию моллюсков *Hydrobia ulvae*, являясь для них предпочтительным субстратом.

Ключевые слова: литораль, Белое море, эпибентос, литоральные водоросли.

Введение

Литоральные сообщества – продуктивные морские экосистемы, которые обладают сложной структурой, что делает изучение механизмов видového распределения внутри прибрежных сообществ актуальным в морской биологии [1]. Основой любого экологического исследования, в том числе эпибиоценозов, являются сведения о видовом составе. Именно понимание экологических аспектов, способствующих дифференциации видов в составе морских сообществ, – начальное звено для качественной работы с биологическим материалом на различных уровнях организации жизни [2].

Амфибиотичность прибрежной зоны, приводящая к крайней гетерогенности среды и в то же время пространственной упорядоченности литорали, вызывает особый интерес к исследованию литоральных сообществ беспозвоночных. Жесткая стратификация условий существования в пределах границ прибрежной зоны оказывает влияние на популяционную организацию обитающих видов [3].

Актуальность при изучении бентосных групп представляют эпифаунные сообщества вследствие сложности макрофитов как субстрата по сравнению с субстратом-грунтом. Макрофиты являются компонентом живого сообщества, подверженные изменениям во времени, в то время как грунт – инертный субстрат. При этом макрофиты составляют часть трофической структуры биоценоза [1; 4].

Донные беспозвоночные и образуемые ими сообщества – это чувствительные индикаторы экологического состояния водных объектов [5]. В силу доступности и информативности бентосные сообщества животных являются объектами исследования в целях мониторинга, что обусловлено их относительной стабильностью во временном пространстве и возможностью ретроспективного отображения экосистемных изменений [1].

Однако на сегодняшний день в должной мере не уделено внимание эпифаунной группе бентоса в отношении его взаимосвязи с растительным субстратом за исключением работ, посвященных исследованиям на примере конкретных бентосных организмов. Таким образом, необходимо комплексное изучение экологических аспектов формирования эпифаунных сообществ литоральных фитоценозов Белого моря.

Цель работы – исследование структуры и особенностей распределения эпибентосных сообществ на литоральных макрофитах бухт Круглая, Левая и Сельдяная губы Чупа Белого моря.

Материалы и методы

Исследования проводились на базе Беломорской биологической станции (ББС) "Картеш" Зоологического института РАН в летний период (июнь – июль) в течение 2013–2015 гг. В качестве районов исследования были выбраны бухты Левая, Круглая и Сельдяная губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря (рис. 1).

Выбор бухт был продиктован характером грунта, являющимся одним из решающих факторов в формировании фитоценозов [6] – субстратов рассматриваемых сообществ эпибентоса. Литораль бухты Круглая представлена илесто-песчаной фракцией, бухта Левая обладает скалистым грунтом и мощным каменно-валунным поясом, бухта Сельдяная в большей мере характеризуется илистой литоралью.

Отбор проб беспозвоночных и макрофитов осуществлялся методом вертикальных трансект с применением металлической рамки ($S_{\text{рамки}} = 0,25 \times 0,25 \text{ м}^2$) в трехкратной повторности. В ходе камеральной обработки измеряли массу зообентоса и макрофитов (погрешность 0,001 г), а также определяли видовой состав. Под бинокуляром осуществлялась окончательная видовая идентификация организмов согласно определителям [7–10]. Затем рассчитывали биомассу и численность организмов.



Рис. 1. Карта района исследования
Fig. 1. Map of investigation area

Обработку данных проводили методами описательной статистики с помощью программы Microsoft Excel 2010.

Результаты и обсуждение

I. Литоральный фитобентос исследуемых районов

Бухта Круглая. Видовое распределение макрофитов в фитообществах илисто-песчаной литорали бухты Круглая характеризуется доминантным положением водорослей рода *Fucus* – *F. vesiculosus* и *F. distichus*, а также обильным произрастанием *Ascophyllum nodosum* – типичными представителями беломорской литорали согласно исследованиям В. Б. Возжинской [11], Е. А. Блиновой [12], С. С. Малавенды и Д. Г. Комраковой [13], и др. [1; 4; 14].

Максимальные показатели биомассы в пределах бухты (1,6–1,9 кг/м²) *A. nodosum* формирует в средней части. Фитоценоз кутовой части среди бурых водорослей порядка Fucales представлен растениями рода *Fucus* (2,8–3,4 кг/м²) (рис. 2).

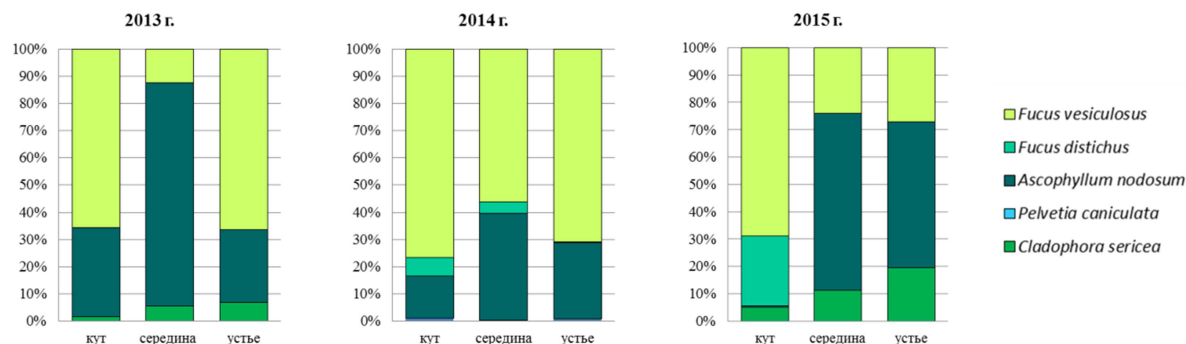


Рис. 2. Видовой состав литорального фитобентоса б. Круглая.

По оси ординат – доля биомассы макрофита в общем составе фитобентоса

Fig. 2. The species composition of littoral phytobenthos in the Kruglaya bay.

The vertical axis – percentage of macrophyte biomass in the overall composition of phytobenthos

Низкая прибойность бухты – IV балла по шкале Гурьяновой согласно данным С. С. Малавенды, Д. Г. Комраковой [13] – способствует развитию нитчатых водорослей *Cladophora sericea*. Снижение в составе фитобентоса доли зеленых водорослей в 2014 г. по сравнению с предыдущим годом может быть обусловлено более холодными погодными условиями в весенний и летний периоды (по устному сообщению Н. В. Усова), что, вероятно, привело к смещению жизненного цикла нитчаток. Повышение температуры отмечается В. В. Возжинской [11] и другими авторами как решающий фактор в обильном развитии нитчатых водорослей Белого моря [12; 14].

Бухта Левая. Доминантами среди литоральных макрофитов скалистой бухты Левая являются бурые водоросли *F. vesiculosus*, субдоминантом выступает *A. nodosum*, что обусловлено каменистым грунтом литорали, благоприятным для закрепления бурых водорослей [11–15]. Данный тип литорали способствует

и наличию в составе фитобентоса бурой водоросли *Pelvetia caniculata* (рис. 3), предпочитающей расщелины камней и скал [11].

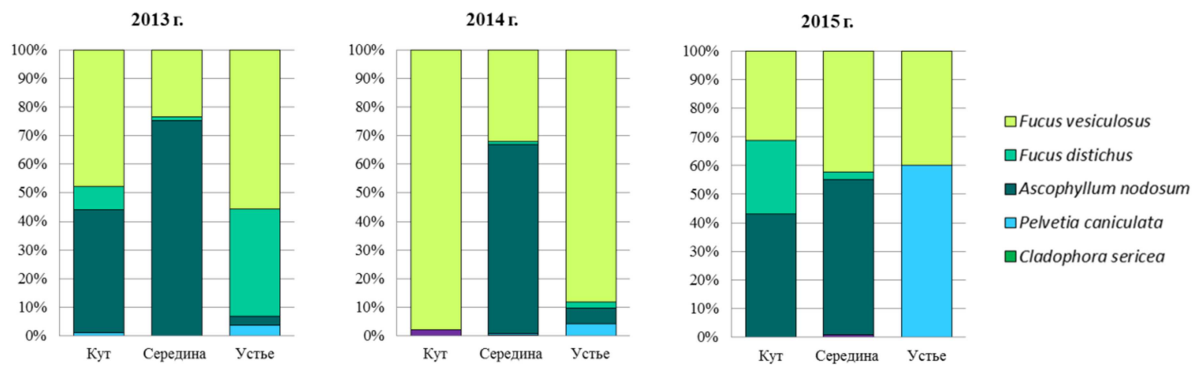


Рис. 3. Видовой состав литорального фитобентоса б. Левая.

По оси ординат – доля биомассы макрофита в общем составе фитобентоса

Fig. 3. The species composition of littoral phyto-benthos in the Levaya bay.

The vertical axis – percentage of macrophyte biomass in the overall composition of phyto-benthos

В 2015 г. в кутовой части бухты более 60 % фитобентоса литорали представлено *P. caniculata*. Данный представитель фитобентоса в предыдущие годы исследований (2013–2014 гг.) характеризуется меньшими значениями биомассы по отношению к другим видам альгофлоры [16]. Вероятно, причиной выступает ледовый припай, который проявляет истирающее действие на бентос литоральной зоны, что отмечают ряд исследователей, таких как В. В. Кузнецов [14], И. А. Жирков [4] и др. [17; 18]. Сход льдов, ведущий к уничтожению донных организмов литорали, особенно проявляется на верхнем горизонте, где, как указывает Е. А. Блинова, произрастает *P. caniculata* [11; 12]. Однако во время отлива ледовая корка также способствует защите литорального бентоса от холодов. В период 2013–2015 гг. наблюдалась общая тенденция к падению средней температуры согласно устному сообщению Н. В. Усова, следовательно, можно предположить, что именно понижение температуры способствовало утолщению ледового припая. Вероятно, это привело к снижению негативного воздействия холодных температур на фитобентос, в частности, на пельветию, что подтверждается исследованиями В. В. Возжинской, описывающей водоросли *P. caniculata* как растения, приуроченные к прогреваемым и защищенным участкам [11].

Бухта Сельдяная. Кутовая часть бухты представлена илестым типом литорали, непригодным для произрастания макрофитов [13]. Среди макрофитов литорали средней части и устья бухты Сельдяная, помимо фукоидов, отмечены нитчатые водоросли *Cladophora sericea*, а также *Zostera marina*, доля которой в биомассе фитобентоса в средней части бухты достигает 40 % (рис. 4). Данные представители фитобентоса характерны литорали мягких грунтов, подверженных опреснению, к которым относится бухта Сельдяная [4; 11; 14; 19]. *Zostera marina* образует заросли на мелководных участках литоральной зоны, которым характерна защищенность от прилива, на илестых или илесто-песчаных грунтах [18].

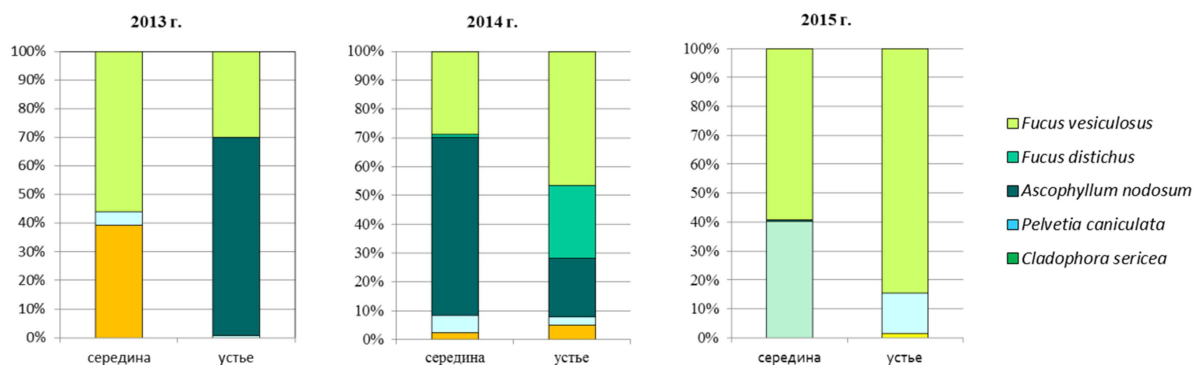


Рис. 4. Видовой состав литорального фитобентоса б. Сельдяная.

По оси ординат – доля биомассы макрофита в общем составе фитобентоса

Fig. 4. The species composition of littoral phyto-benthos in the Sel'dyanaya bay.

The vertical axis – percentage of macrophyte biomass in the overall composition of phyto-benthos

В отношении *C. sericea*, по утверждению Е. А. Блиновой, формирование фитобентоса мелкими водорослями с нитчатой структурой таллома характерно для песчано-илестых грунтов, которые составляют середину бухты Сельдяная. Снижение доли биомассы *C. sericea* в устье может быть обусловлено каменной

грядой, способствующей закреплению фукоидов. Каменистый грунт среднего горизонта в середине и на всем вертикальном протяжении литорали устья способствует развитию представителей родов *Fucus* и *Ascophyllum* [4; 11; 14; 15; 17].

II. Показатели обилия эпифауны

Бухта Круглая. В среднем разрезе бухты Круглая биомасса эпибионтов обладает низкими значениями (рис. 5), при этом именно в данной части *A. nodosum* формирует высокую долю в биомассе фитобентоса (рис. 2). Известно, что флоротаннины фукоидов способствуют ингибированию поселения на поверхности таллома беспозвоночных, в особенности фитофагов [3; 17]. В исследованиях С. О. Сергиевского с коллегами показано, что подвижные моллюски рода *Littorina obtusata* – одна из массовых форм Белого моря [4; 14; 17; 18] – связаны с водорослевым субстратом как трофически, так и топически и населяют *A. nodosum* в значительно меньшей мере по сравнению с фукусовыми водорослями [3; 20]. Вероятно, причиной этого могут выступать полифенолы *A. nodosum*. Однако в работе М. П. Клиндух и Е. Д. Облущинской отмечено, что содержание полифенолов в талломе водоросли *F. vesiculosus* превышает таковое значение в талломе *A. nodosum* [21]. Таким образом, можно предположить, что физиологические механизмы защиты макроводорослей от выедания фитофагами не являются ведущей причиной при расселении травоядных эпибионтов на водорослевом субстрате.

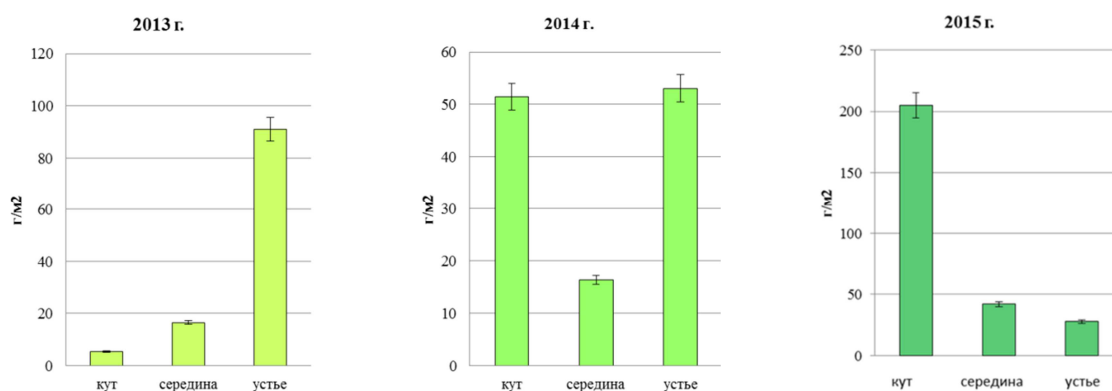


Рис. 5. Биомасса эпибионтов б. Круглая
Fig. 5. Epibiont biomass in the Kruglaya bay

При этом доминантное положение в эпизооценозе во всех частях бухты принадлежит седентарному моллюску *Mytilus edulis* (рис. 6). Как установлено В. Д. Брайко [22], мидии – мощные преобразователи среды, в результате жизнедеятельности которых возникают неблагоприятные условия для сопутствующей фауны. Однако в исследованиях В. М. Хайтова с коллегами [23] показано, что мидии как средообразующие организмы могут оказывать положительное влияние на жизнедеятельность некоторых беспозвоночных, в том числе родов *Littorina* и *Gammarus* и некоторых водорослей (*Ectocarpus*, *Cladophora*, *Pylaiella*) [24].

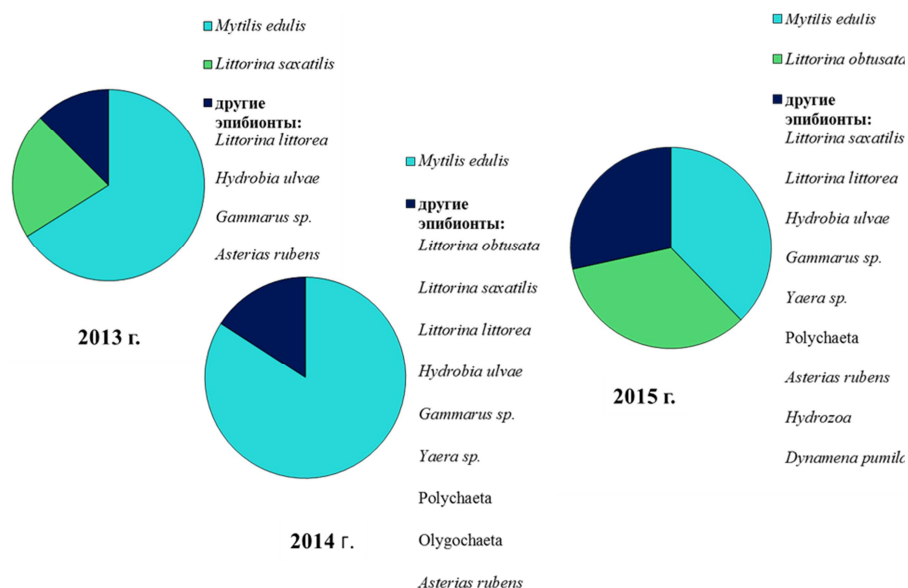


Рис. 6. Доля доминантных бентических животных в биомассе эпизооценоза б. Круглая
Fig. 6. The proportion of dominant epibenthic animals in biomass community in the Kruglaya bay

Также некоторые исследователи рассматривают одну из причин при распределении эпибионтов на базифите – морфологию таллома водоросли [25]. Таким образом, можно предположить, что в связи с морфологией таллома *A. nodosum* является доступным субстратом только для седентарных моллюсков: мидии способны удерживаться на скользком и гладком талломе биссусными нитями в отличие от вагильных организмов *Littorina spp.*, аналогичная закономерность показана в исследовании С. О. Сергиевского и др. [3].

Фитоценоз кутовой части представлен исключительно фукоидами и характеризуется наибольшими показателями биомассы эпибионтов на литорали бухты Круглая – 206 г/м² в 2015 г. (рис. 7). Согласно исследованиям [26] у водорослей при различной волновой прибойной активности меняется скорость накопления биомассы в связи с различной интенсивностью обмена их слоевищ со средой, однако низкая прибойность бухты Круглая способствует снижению механического воздействия волн на фитобентос и положительно сказывается на показателях биомассы.

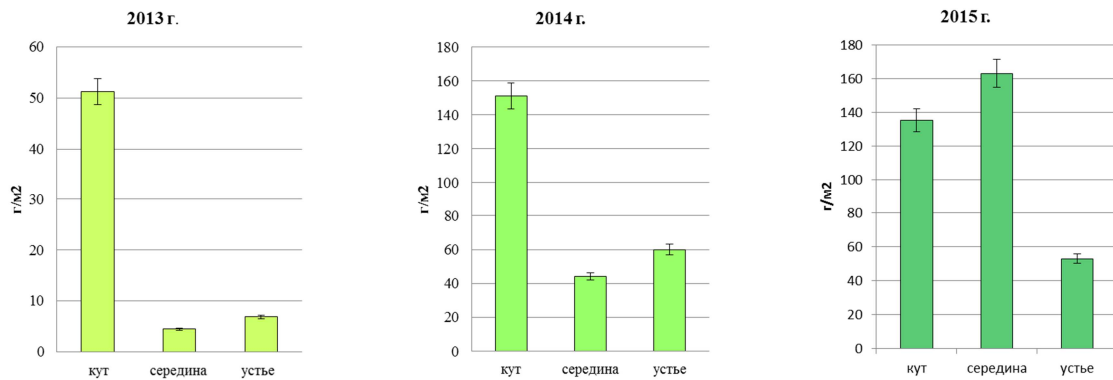


Рис. 7. Биомасса эпибионтов б. Левая
Fig. 7. Epibiont biomass in the Levaya bay

Также при наибольшей биомассе макрофитов среди исследуемых бухт в данном районе отмечено снижение доминантной роли мидий в эпизооценозе, где в качестве доминанта выступают вагильные моллюски рода *Littorina* (рис. 6), что согласуется с литературными данными [18]. Вероятно, широкий и разветвленный таллом бурых водорослей *F. vesiculosus* и *F. distichus* благоприятен для вагильных организмов, которыми является большинство литоральных видов беспозвоночных. Также разветвленные и широкие "ветви" таллома водорослей рода *Fucus* способствуют обильному созданию затемненных участков, благоприятных эпибионтам, что отмечено В. В. Халаманом и другими авторами [27].

Бухта Левая. Наибольшие показатели биомассы эпибионтов в бухте Левая (151–162 г/м²) сформированы в куте и середине бухты (рис. 7), где обильно произрастает *A. nodosum* (рис. 5). Эпизооценоз в этом случае почти полностью представлен седентарными организмами – моллюсками *Mytilus edulis* (рис. 8), доминирующими в литоральных сообществах и вытесняющими другие виды беспозвоночных [18; 19], как уже отмечалось выше.

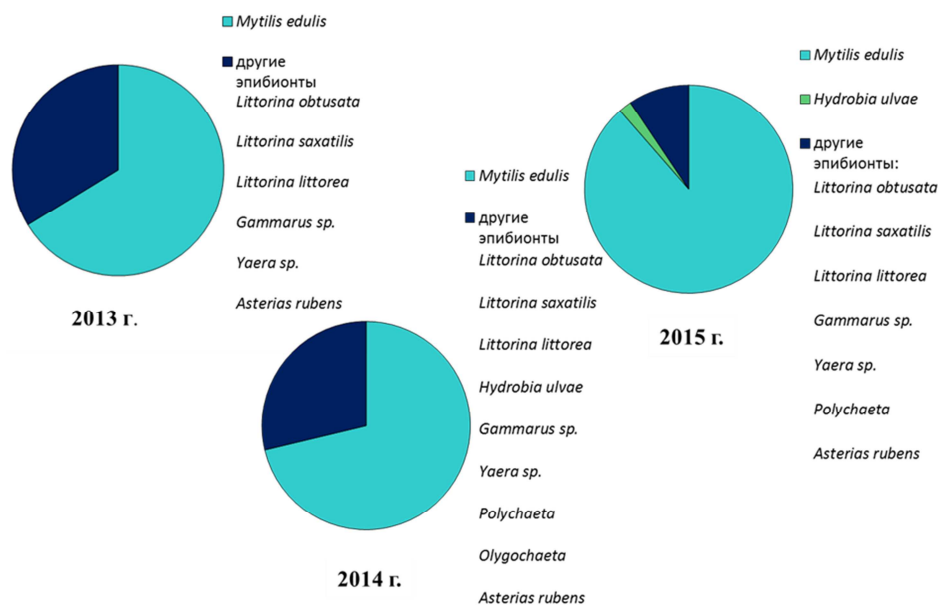


Рис. 8. Доля доминантных бентических животных в биомассе эпизооценоза б. Левая
Fig. 8. The proportion of dominant epibenthic animals in biomass community in the Levaya bay

Снижение биомассы эпибионтов на литоральной флоре к устью (рис. 9) может быть обусловлено обильным произрастанием в данном разрезе пельвеции (рис. 5), которая в силу своей морфологии не может обеспечить организмы достаточным количеством влаги во время отлива.

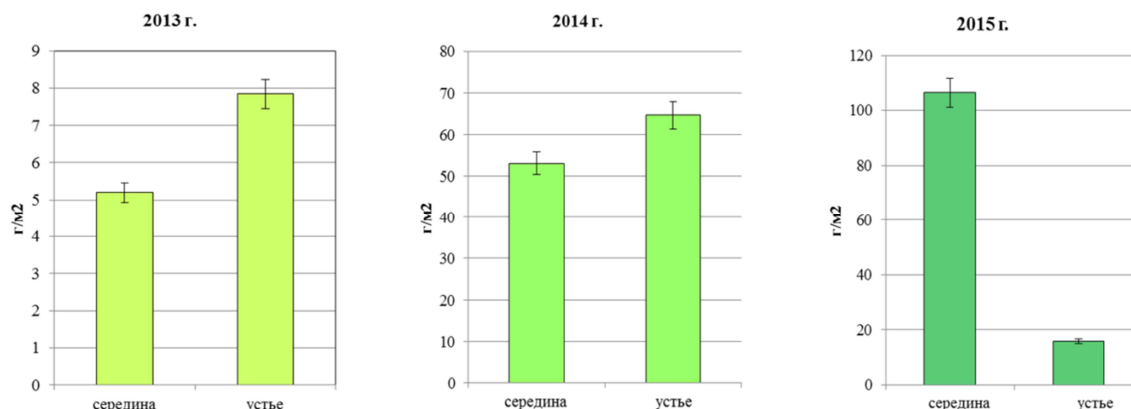


Рис. 9. Биомасса эпибионтов б. Сельдяная
Fig. 9. Epibiont biomass in the Sel'dyanaya bay

Бухта Сельдяная. Наличие различных водорослевых субстратов в бухте Сельдяная отражается на биомассе эпибионтов в сторону роста (рис. 9), за исключением разрезов, где преобладает *A. nodosum* (рис. 6), причины подобной закономерности раскрыты выше и согласуются с литературными данными [3; 18].

Высокая доля моллюсков *Hydrobia ulvae* в биомассе эпизооценоза бухты (рис. 10) обусловлена наличием в илстой бухте нитчатых водорослей, которые способны аккумулировать детрит за счет строения таллома, являясь для данных эпибионтов предпочтительным субстратом [4; 11; 14; 19; 27]. Обилие гастропод *Hydrobia ulvae* в матах нитчатых водорослей – известное явление, которое прослеживается в отечественных и зарубежных исследованиях [14; 28; 29].

Произрастание *Zostera marina*, которая является кормовым субстратом для фитофагов, отражается на высоких значениях доли биомассы моллюсков *Littorina obtusata* (24 %) в эпизооценозе. Данная закономерность согласуется с литературными данными [4; 11].

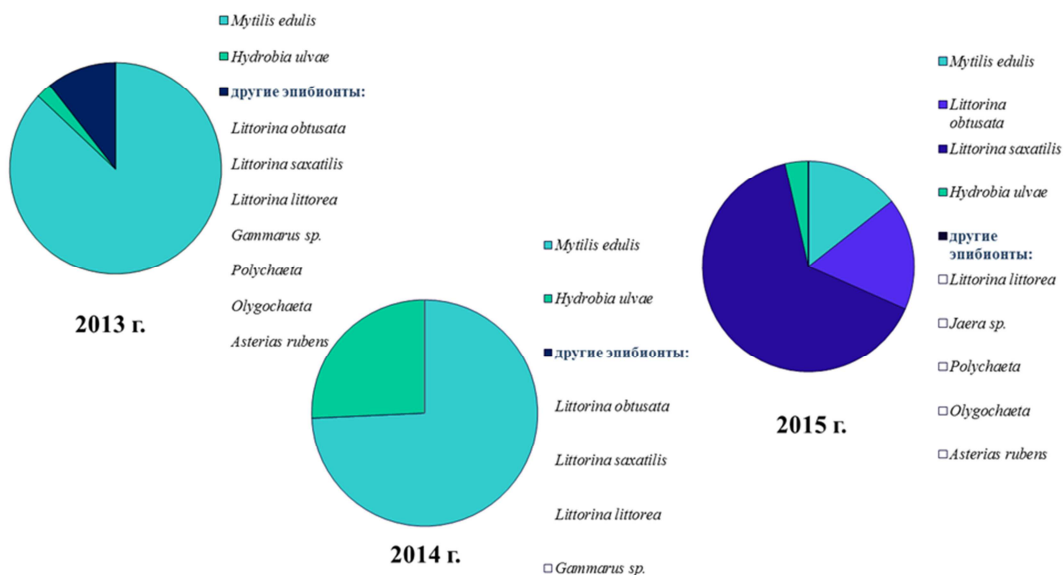


Рис. 10. Доля доминантных бентических животных в биомассе эпизооценоза б. Сельдяная
Fig. 10. The proportion of dominant epibenthic animals in biomass community in the Sel'dyanaya bay

III. Распределение эпифаунных сообществ на литоральных базифитах

В соответствии с рис. 11 можно отметить уже выявленные ранее тенденции. Бурые водоросли *F. vesiculosus* и *F. dictichus* – как базифит – оказываются предпочтительным субстратом для бентических

сообществ, что предположительно объясняется морфологией его таллома – широко разветвленного, подходящего вагильным животным, например моллюскам рода *Littorina* [1; 4; 11; 14].

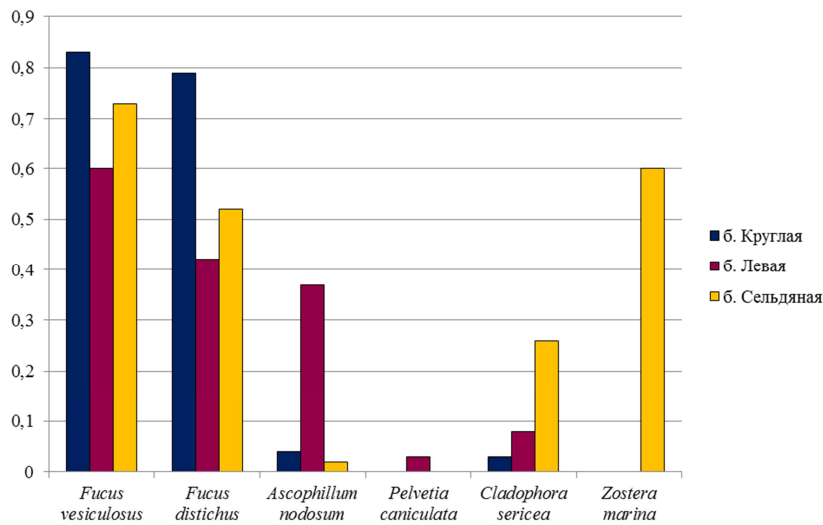


Рис. 11. Соотношение биомассы эпибионтов к базифиту
Fig. 11. The ratio of epibiont biomass to alga biomass

Примечательно, что в случае обильного населения эпибионтами субстрата *A. nodosum* водоросли рода *Fucus* характеризуются более низкими показателями плотности бентических животных, населяющих таллом. Вероятно, это связано с высокой плотностью в составе эпифаунных сообществ моллюсков *Mytilus edulis*. Учитывая скалистый субстрат, предпочитаемый массовыми моллюсками Белого моря рода *Littorina* – *L. saxatilis* [3; 4; 14; 19], можно предположить обильное наличие данного моллюска наравне с фитофагом *L. obtusata* по сравнению с илесто-песчаными бухтами. По некоторым исследованиям мидиевые сообщества создают благоприятную среду для существования гастропод рода *Littorina* [23].

Предпочтительным субстратом для эпибионтов также является *Zostera marina*, распространенная в распресненной устьевой части бухты Сельдяная. Как отмечает ряд исследователей, моллюски рода *Littorina* используют базифит в качестве кормовой базы [3; 4; 11].

Среди фукоидов наименее привлекательный субстрат представляет *P. caniculata*. Это может быть связано с морфологией тонкого и мелкого таллома, не способного обеспечить организмы влагой во время отливов, а также стоит учитывать обитание пельвеции на верхних, хорошо прогреваемых, горизонтах [4; 11; 12].

Закключение

1. Водоросли рода *Fucus* создают благоприятную базу для обитания беспозвоночных, в том числе вагильных животных таких родов, как *Littorina*, *Gammarus* и *Yaera*. Одним из факторов, влияющих на выбор растительного субстрата эпибионтами, является морфология фитобентоса.

2. Бурые водоросли *Ascophyllum nodosum* и *Pelvetia caniculata* не являются субстратом, создающим комфортные условия существования, для большинства эпибиентосных организмов; *A. nodosum* подходит для обитания преимущественно седентарным беспозвоночным, способным к закреплению на специфичном талломе, например моллюскам *Mytilus edulis*.

3. Нитчатые водоросли *Cladophora sericea* способствуют обилию гастропод *Hydrobia ulvae*, а *Zostera marina* – обилию моллюсков рода *Littorina*.

Благодарности

Авторы благодарят А. С. Исаеву (магистранта кафедры биологии МГТУ) за предоставление научных данных в летний период 2013 г., включенных в настоящую работу. Также авторы выражают благодарность руководству Беломорской биологической станции Зоологического института РАН "Картеш" за предоставление оптимальных условий лабораторного анализа на начальных этапах исследования.

Библиографический список

1. Бурковский И. В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М. : Т-во научных изданий КМК, 2006. 285 с.
2. Колобов М. Ю., Днестровская Н. Ю. Производственная практика "Морской макробентос" на кафедре гидробиологии биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносов. М. : Науч.-инф. изд. центр "Институт стратегических исследований", 2015. 90 с.

3. Сергиевский С. О., Гранович А. И., Михайлова Н. А. Возрастная структура популяций брюхоногих моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* в Белом море // Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. Труды Зоологического института АН СССР, 1991. Т. 233. С. 79–126.
4. Жирков И. А. Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса. М. : Т-во научных изданий КМК, 2010. 404 с.
5. Безматерных Д. М. Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири / Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния Рос. акад. наук, Ин-т вод. и экол. проблем. Новосибирск, 2007. 87 с.
6. Малавенда С. С., Зуев Ю. А., Кравец П. П. Бентосные сообщества Кольского залива. Сто лет назад, вчера, сегодня, завтра? // Рыбное хозяйство. 2008. № 2. С. 66–68.
7. Сабиров Р. М., Голиков А. В. Морфология, систематика и экология морских беспозвоночных. Казань : Казан. федеральный ун-т, 2013. 102 с.
8. Виноградова К. Л. Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР. Л. : Наука, 1974. 166 с.
9. Зинова А. Д. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. М. ; Л. : Изд. АН СССР, 1953. 225 с.
10. Зинова А. Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. М. ; Л. : Изд. АН СССР, 1955. 220 с.
11. Возжинская В. Б. Донные макрофиты Белого моря / отв. ред. М. В. Горленко; АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова. М. : Наука, 1986. 195 с.
12. Блинова Е. И. Водоросли-макрофиты и травы морей европейской части России. М. : Изд-во ВНИРО, 2007. 132 с.
13. Малавенда С. С., Комракова Д. Г. Литоральные фитоценозы Кандалакшского залива Белого моря // Вестник Удмуртского университета. 2015. Т. 25, вып. 4. С. 63–68.
14. Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. 322 с.
15. Афончева С. А., Малавенда С. С., Кравец П. П. Изменения бентосных литоральных сообществ Кольского залива Баренцева моря в летне-осенний период // Успехи современного естествознания. 2010. № 9. С. 94–95.
16. Човган О. В., Малавенда С. С. Роль макрофитов как субстрата в формировании эпибентосных сообществ литорали губы Чупа Белого моря // Тезисы IX Всерос. науч.-практ. конф. молодых ученых Pontus Euxinus по проблемам водных экосистем, посвященной 100-летию со дня рождения В. Н. Грезе. М. : Аналитика Родис, 2015. С. 192–193.
17. Наумов А. Д., Федяков В. В. Вечно живое Белое море. СПб. : СПбГДТЮ, 1993. 336 с.
18. Шкляревич Г. А. Методовая динамика массовых видов бентоса на литорали островов Кандалакшского залива Белого моря // Биология моря. 1980. № 5. С. 26–32.
19. Бурковский И. В. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. М. : Изд-во МГУ, 1992. С. 19.
20. Van Alstyne K. L. Herbivore grazing increases polyphenolic defenses in the intertidal brown alga *Fucus distichus* // Ecology. 1988. V. 69, N 3. P. 655–663.
21. Клиндух М. П., Облучинская Е. Д. Химический состав и антиоксидантная активность настоек фукусовых водорослей // Фармация. 2015. № 3. С. 8–11.
22. Брайко В. Д. Метаболиты мидий и роль их в модификации микроусловий ценоза обрастаний // Биология моря. 1976. Вып. 48. С. 9–15.
23. Хайтов В. М., Артемьева А. В., Горных А. Е., Жижова О. Г., Яковис Е. Л. Роль мидиевых друз в структурировании сообществ илисто-песчаных пляжей // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. 2007. Вып. 4. С. 3.
24. Михайлова Т. А., Малавенда С. С., Халаман В. В. Видовой состав водорослей на коллекторах для выращивания мидий в Белом море // Вестник МГТУ. 2014. Т. 17, № 1. С. 157–164.
25. Woodin S. A., Jackson J. B. C. Interphyletic competition among marine benthos // American Zoology. 1979. N 4. P. 1029–1043.
26. Малавенда С. С. Морфофизиологические особенности бурой водоросли *Fucus distichus* L. в экосистемах Баренцева моря : дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 152 с.
27. Khalaman V. V., Komendantov A. Y., Malavenda S. S., Mikhaylova T. A. Algae versus animals in early fouling communities of the White Sea // Marine Ecology. 2016. V. 553. P. 13–32.
28. Федяков В. В., Шереметевский А. М. Характеристика биоценозов илисто-песчаной литорали губы Чупа Белого моря // Бентос Белого моря. Труды зоологического института. 1991. Т. 233. С. 148–157.
29. Salovius S., Krauvelin P. Filamentous green alga *Cladophora glomerata* as a habitat for littoral macrofauna in the Northern Baltic Sea // Ophelia. 2004. V. 58 (2). P. 1–14.

References

1. Burkovskiy I. V. Morskaya biogeotsenologiya. Organizatsiya soobshchestv i ekosistem [Marine biogeocenology. Organization of communities and ecosystems]. M. : T-vo nauchnykh izdaniy KMK. 2006. 285 p.
2. Kolobov M. Yu., Dnestrovskaya N. Yu. Proizvodstvennaya praktika "Morskoy makrobentos" na kafedre gidrobiologii biologicheskogo fakulteta MGU im. M. V. Lomonosov [Production practice "Marine macrobenthos" at the Department of Hydrobiology, Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University]. M. : Nauch.-inf. izd. tsentr "Institut strategicheskikh issledovaniy". 2015. 90 p.
3. Sergiyevskiy C. O., Granovich A. I., Mikhaylova H. A. Vozrastnaya struktura populyatsiy bryukhonogikh mollyuskov *Littorina saxatilis* i *L. obtusata* v Belom more [Age structure of the populations of gastropods *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* in the White Sea] // Bentos Belogo morya. Populyatsii, biotsenozy, fauna. Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. 1991. V. 233. P. 79–126.
4. Zhirkov I. A. Zhizn na dne. Biogeografiya i bioekologiya bentosa [Life at the bottom. Biogeography and bioecology of benthos]. M. : T-vo nauchnykh izdaniy KMK. 2010. 404 p.
5. Bezmaternykh D. M. Zoobentos kak indikator ekologicheskogo sostoyaniya vodnykh ekosistem Zapadnoy Sibiri [Zoobentos as an indicator of the ecological state of aquatic ecosystems in Western Siberia] / Gos. publ. nauch.-tekhn. b-ka Sib. otd-niya Ros. akad. nauk, In-t vod. i ekol. problem. Novosibirsk. 2007. 87 p.
6. Malavenda S. S., Zuyev Yu. A., Kravets P. P. Bentosnye soobshchestva Kolskogo zaliva. Sto let nazad, vchera, segodnya, zavtra? [Benthic communities of the Kola Bay. A hundred years ago, yesterday, today, tomorrow?] // Rybnoye khozyaystvo. 2008. N 2. P. 66–68.
7. Sabirov R. M., Golikov A. V. Morfologiya, sistematika i ekologiya morskikh bespozvonochnykh [Morphology, taxonomy and ecology of marine invertebrates]. Kazan : Kazan. federalnyi un-t. 2013. 102 p.
8. Vinogradova K. L. Ulvovye vodorosli (Chlorophyta) morey SSSR [The algae (Chlorophyta) of the seas of the USSR]. L. : Nauka. 1974. 166 p.
9. Zinova A. D. Opredelitel burykh vodorosley severnykh morey SSSR [The determinant of brown seaweed of the northern seas of the USSR]. M. ; L. : Izd. AN SSSR. 1953. 225 p.
10. Zinova A. D. Opredelitel krasnykh vodorosley severnykh morey SSSR [The determinant of red algae of the northern seas of the USSR]. M. ; L. : Izd. AN SSSR. 1955. 220 p.
11. Vozzhinskaya V. B. Donnye makrofity Belogo morya [Bottom macrophytes of the White Sea] / otv. red. M. V. Gorlenko; AN SSSR, In-t okeanologii im. P. P. Shirshova. M. : Nauka. 1986. 195 p.
12. Blinova E. I. Vodorosli-makrofity i travy morey evropeyskoy chasti Rossii [Algae-macrophytes and herbs of the seas of the European part of Russia]. M. : Izd-vo VNIRO. 2007. 132 p.
13. Malavenda S. S., Komrakova D. G. Litoralnye fitotsenozy Kandalakshskogo zaliva Belogo morya [Littoral phytocenoses of the Kandalaksha Gulf of the White Sea] // Vestnik Udmurtskogo universiteta. 2015. V. 25, vyp. 4. P. 63–68.
14. Kuznetsov V. V. Belaye more i biologicheskiye osobennosti ego flory i fauny [The White Sea and the biological features of its flora and fauna]. M. ; L. : Izd-vo AN SSSR. 1960. 322 p.
15. Afoncheva S. A., Malavenda S. S., Kravets P. P. Izmeneniya bentosnykh litoralnykh soobshchestv Kolskogo zaliva Barentseva morya v letne-osennyi period [Changes in benthic littoral communities of the Kola Bay of the Barents Sea in the summer-autumn period] // Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya. 2010. N 9. P. 94–95.
16. Chovgan O. V., Malavenda S. S. Rol' makrofитov rfr substrata v formirovanii epibentosnykh soobshchestv litorali guby Chupa Belogo moray [The role of macrophytes as a substrate in the formation of epibenthic communities of the littoral of the Chupa bay of the White Sea] // Tezisy IX Vseros. nauch.-prakt. konf. molodykh uchenykh Pontus Euxinus po problemam vodnykh ekosistem, posvyashchennoy 100-letiyu so dnya rozhdeniya V. N. Greze. M. : Analitika Rodis. 2015. P. 192–193.
17. Naumov A. D., Fedyakov V. V. Vечно живое Белое море [The ever-living White Sea]. SPb. : SPbGDTYu. 1993. 336 p.
18. Shklyarevich G. A. Metodovaya dinamika massovykh vidov bentosa na litorali ostrovov Kandalakshskogo zaliva Belogo morya [Methodic dynamics of mass benthos species on the littoral of the islands of the Kandalaksha Gulf of the White Sea] // Biologiya morya. 1980. N 5. P. 26–32.
19. Burkovskiy I. V. Strukturno-funktsionalnaya organizatsiya i ustoychivost morskikh donnykh soobshchestv [Structurally functional organization and stability of marine bottom communities]. M. : Izd-vo MGU. 1992. P. 19.
20. Van Alstyne K. L. Herbivore grazing increases polyphenolic defenses in the intertidal brown alga *Fucus distichus* // Ecology. 1988. V. 69, N 3. P. 655–663.
21. Klindukh M. P., Obluchinskaya E. D. Khimicheskii sostav i antioksidantnaya aktivnost nastoyek fukusovykh vodorosley [Chemical composition and antioxidant activity of tinctures of fucus algae] // Farmatsiya. 2015. N 3. P. 8–11.

22. Brayko V. D. Metabolity midiy i rol ikh v modifikatsii mikrousloviy tsenoza obrastaniy [Metabolites of mussels and their role in the modification of microconditions of overgrowth cenosis] // *Biologiya morya*. 1976. Vyp. 48. P. 9–15.

23. Khaytov V. M., Artemyeva A. V., Gornyx A. E., Zhizhova O. G., Yakovis E. L. Rol midiyevykh druž v strukturirovanii soobshchestv ilisto-peschanykh plyazhey [The role of the mussel druses in structuring communities of silt-sandy beaches] // *Vestnik Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2007. Vyp. 4. P. 3.

24. Mikhaylova T. A., Malavenda S. S., Khalaman V. V. Vidovoy sostav vodorosley na kollektorakh dlya vyrashchivaniya midiy v Belom more [Species composition of algae on the reservoirs for growing mussels in the White Sea] // *Vestnik MGTU*. 2014. V. 17, N 1. P. 157–164.

25. Woodin S. A., Jackson J. B. C. Interphyletic competition among marine benthos // *American Zoology*. 1979. N 4. P. 1029–1043.

26. Malavenda S. S. Morfofiziologicheskiye osobennosti buroy vodorosli *Fucus distichus* L. v ekosistemakh Barentseva morya [Morphological and physiological features of brown alga *Fucus distichus* L. in the ecosystems of the Barents Sea]: dis. ... kand. biol. nauk. M., 2009. 152 p.

27. Khalaman V. V., Komendantov A. Y., Malavenda S. S., Mikhaylova T. A. Algae versus animals in early fouling communities of the White Sea // *Marine Ecology*. 2016. V. 553. P. 13–32.

28. Fedyakov V. V., Sheremetevskiy A. M. Kharakteristika biotsenozov ilisto-peschanoy litorali guby Chupa Belogo morya [Characterization of biocenoses of the silt-sandy littoral of the Chupa Inlet of the White Sea] // *Bentos Belogo morya. Trudy zoologicheskogo instituta*. 1991. V. 233. P. 148–157.

29. Salovius S., Krauvelin P. Filamentous green alga *Cladophora glomerata* as a habitat for littoral macrofauna in the Northern Baltic Sea // *Ophelia*. 2004. V. 58 (2). P. 1–14.

Сведения об авторах

Човган Ольга Васильевна – ул. Спортивная, 13, г. Мурманск, Россия, 183010; Мурманский государственный технический университет, магистрант

Chovgan O. V. – 13, Sportivnaya Str., Murmansk, Russia, 183010; Murmansk State Technical University, Undergraduate Student

Малавенда Сергей Сергеевич – ул. Спортивная, 13, г. Мурманск, Россия, 183010; Мурманский государственный технический университет, канд. биол. наук, доцент; e-mail: msergmstu@yandex.ru

Malavenda S. S. – 13, Sportivnaya Str., Murmansk, Russia, 183010; Murmansk State Technical University, Cand. of Biol. Sci., Associate Professor; e-mail: msergmstu@yandex.ru

O. V. Chovgan, S. S. Malavenda

The value of algae as a substrate for intertidal invertebrates in the White Sea

The paper is devoted to researching zoobenthos communities of the intertidal zone, where the role of the substrate is represented by littoral phytobenthos. Macrophytes are subject to changes in time and are part of the trophic structure of marine communities as comparing with an inert ground substrate. The comprehensive study of littoral biocenoses allows reveal interrelation of benthic organisms with the vegetable substrate where they inhabit. The aim of the work is the investigation of structure and distribution features of epibenthic communities on the littoral macrophytes of the Chupa inlet (the White Sea). The investigations were conducted at The White Sea Biological Station "Kartesh" (WSBS) during the summer period of three years (2012–2015). The material was being collected on the intertidal zone of the Levaya bay, Kruglaya bay, and Sel'dyanaya bay of the Chupa inlet by the method of vertical transects using the accounting frame (0.25 m²) in the three-fold repetition. In the processing of samples, the abundance of algae and epibionts has been defined; the biomass and number of macrophytes and invertebrates have been measured. In the course of the work, it has been revealed that *Fucus* algae create a favorable habitat for epibenthos including moving animals. A variety of seaweed substrates contributes to increase of invertebrates' biomass. The only exceptions are parts of the bays, where seaweed *Ascophyllum nodosum* and *Pelvetia canaliculata* are abundant. These algae are not favourable substrate for most of epibenthic organisms and serve as habitat mainly of sedentary invertebrates due to the morphology of the thallus. Mussels *Mytilus edulis* are dominant invertebrates in the communities, where *Fucus* is the substrate. Filamentous algae contribute to active development of *Hydrobia ulvae* communities.

Key words: littoral, White Sea, epibenthos, intertidal algae.