

*На правах рукописи*

Звонарева Софья Сергеевна

**Разнообразие и структура фауны макробентосных беспозвоночных мангровых посадок и естественных мангровых ассоциаций центрального Вьетнама**

Специальность 03.02.10 – гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ**

на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
д.б.н., в.н.с. Кантор Ю.И.

Москва, 2017

Работа выполнена в лаборатории морфологии и экологии морских беспозвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН).

**Научный руководитель:** **Кантор Юрий Израилевич**  
доктор биологических наук  
ведущий научный сотрудник ФГБУН Института проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова

**Официальные оппоненты:** **Спиридонов Василий Альбертович**  
доктор биологических наук  
старший научный сотрудник ФГБУН Института океанологии имени П. П. Ширшова

**Алексеев Дмитрий Олегович**  
кандидат биологических наук  
заведующий лабораторией ФГБНУ Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии

**Ведущая организация:** ФГБУВПО Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится \_\_\_\_\_ на заседании Диссертационного совета Д 002.213.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, 33. Тел.: 8-495-952-35-84, факс: 8-495-952-35-84, <http://www.sevin.ru>, [zashita@sevin.ru](mailto:zashita@sevin.ru)

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект, 33, и на сайте ИПЭЭ РАН по адресу [www.sevin.ru](http://www.sevin.ru). Автореферат диссертации размещен на сайте ВАК Минобрнауки РФ по адресу [www.vak2.ed.gov.ru](http://www.vak2.ed.gov.ru)

Автореферат разослан « » \_\_\_\_\_ 2017 г.

Ученый секретарь  
Диссертационного совета  
Кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Мангровые заросли являются высокопродуктивной системой и имеют важное экологическое и экономическое значение. Они служат местообитанием богатой фауны беспозвоночных, рыб, рептилий и птиц, а также поддерживают продуктивность и других прибрежных сообществ, обеспечивая пищей и местом для роста личинок и молоди многих, в том числе промысловых, видов рыб и беспозвоночных. Они стабилизируют береговую линию и фильтруют пресные стоки. Доказано, что мангры значительно снижают ущерб от тайфунов и цунами. Кроме того, традиционное использование мангров веками играло важную социально-экономическую роль для жителей прибрежных районов тропических и экваториальных широт, в том числе и Вьетнама. Гербициды, распыленные в 1962-1971 гг., уничтожили около 105 тыс. га, то есть примерно 36% площади мангровых лесов Южного Вьетнама. Популяционный и экономический рост после войны, привели к еще более значительному сокращению площадей, занимаемых мангровыми лесами. Развитие креветочных и крабовых хозяйств, сельскохозяйственная деятельность, добыча дерева для изготовления топлива и загрязнение прибрежных вод нефтью приводят к тому, что мангровые ассоциации деградируют и превращаются в пустоши. В связи с этим, на государственном уровне пришло осознание необходимости сохранения и восстановления мангровых лесов. Вьетнамское правительство создало несколько национальных парков и охраняемых зон, а также искусственных мангровых посадок.

Сообщество животных мангровых лесов состоит как из видов распространенных в разных типах прибрежных сообществ, так и из видов, строго ассоциированных с манграми и не встречающихся в других экосистемах. Разнообразие и структура (структура в данном случае понимается как соотношение различных таксономических и экологических групп по их видовому богатству и количественным характеристикам) фауны беспозвоночных изменяются под влиянием нарушений, эксплуатации, менеджмента или восстановления мангровых зарослей. Таким образом, эти параметры могут отражать статус мангровой ассоциации и могут быть использованы как индикатор изменений, в естественных мангровых лесах и посадках.

В настоящий момент существует обширная литература, описывающая макробентосную фауну мангровых сообществ различных регионов. Однако большинство подобных работ сосредоточено на отдельных группах макробеспозвоночных, тогда как полные обзоры региональных фаун редки. Некоторые важные группы беспозвоночных остаются малоизученными даже с точки зрения таксономии (Dayrat, 2009; Lozouet, Plaziat, 2008), что затрудняет оценку видового разнообразия. Кроме того, мало кто из исследователей уделяет внимание количественным оценкам численности и населения мангровых сообществ. Большинство работ сконцентрировано на однократной съемке, тогда как для разработки успешных программ по восстановлению

мангровых лесов необходимы знания о динамике изменений в этих сообществах по мере их становления (Iftekhar, 2008). Если исследованию мангровой фауны беспозвоночных посвящено значительное число публикаций, то о формировании и структуре сообществ в искусственных посадках известно очень немного. Таким образом, мониторинг фауны макробентосных беспозвоночных в новых посадках, является актуальной задачей, поскольку позволяет оценить успех программ рефорекации и совершенствовать методику их осуществления.

**Цель и задачи исследования.** Цель диссертационной работы – исследование процесса формирования сообщества макробентосных беспозвоночных в молодых посадках мангровых деревьев на примере центрального Вьетнама (залив Ня Чанг). Для достижения этой цели были сформулированы следующие задачи:

1. Исследовать разнообразие фауны, обилие, распределение и количественные характеристики бентосных макробеспозвоночных в мангровых посадках в течение 10 лет и в естественных манграх.
2. Проанализировать многолетнюю динамику фауны беспозвоночных в мангровых посадках.
3. Провести сравнение качественных и количественных характеристик фауны беспозвоночных в мангровых посадках разного возраста с фауной в естественных мангровых ассоциациях.

**Научная новизна.** Впервые подробно изучена фауна ряда групп макробеспозвоночных естественных и искусственных мангровых зарослей центрального Вьетнама. Впервые зафиксированы все этапы становления сообщества макробентосных беспозвоночных в мангровых посадках с момента высадки саженцев в течение 10 лет, что не имеет аналогов в литературе.

**Теоретическая и практическая значимость.** Сведения, полученные в ходе работы, вносят вклад в изучение биологического разнообразия и функционирования мангровых экосистем, включая неизученную ранее область Индо-Восточной Пацифики. Наблюдение за этапами становления мангровой экосистемы вносят лепту в понимание общих закономерностей развития экосистем.

С практической точки зрения наше исследование может быть использовано при планировании программ восстановления мангровых лесов. Работа может стать теоретической базой для разработки систем биоиндикации и программ по экологической оценке, поскольку в ней выведены критерии, позволяющие охарактеризовать состояние мангровой экосистемы.

В работе приведен иллюстрированный список видов моллюсков, найденных в исследованных мангровых ассоциациях, который может использоваться при исследованиях мангровой фауны.

### **Положения, выносимые на защиту.**

1. С момента высадки мангровых деревьев фауна беспозвоночных претерпела значительные изменения. На всех этапах формирования сообщества беспозвоночных в мангровых посадках преобладали виды-оппортунисты и эврибионты, на более позднем этапе идет постепенное заселение посадок преимущественно мангровыми видами.

2. Хотя по своему составу и структуре фауна посадок постепенно приближается к фауне зрелой естественной ассоциации, однако и через 10 лет отличается более низким разнообразием преимущественно мангровых видов.

**Апробация работы.** Материалы диссертации представлены на международных конференциях Estuaries and coastal areas in times of intense change (2013, Шанхай, Китай), International Conference on Biodiversity, Ecology and Conservation of Marine Ecosystems (2015, Гонконг), на V и VI конференциях молодых сотрудников и аспирантов “Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых (V и VI конференции молодых сотрудников и аспирантов института) ИПЭЭ им. А.Н. Северцова. А так же на лабораторных коллоквиумах с 2013 по 2017 год.

**Публикации.** По материалам диссертационной работы опубликовано 2 статьи в журналах, рекомендованных ВАК и 4 тезисов конференций.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, четырех глав и выводов, списка цитируемой литературы (237 источников, из них 1 на русском языке) и четырех приложений. Общий объем диссертации – 264 страниц, из них 226 страниц – основной текст и 38 страниц – приложения. Текст работы содержит 1 таблицу и 50 рисунков, приложения содержат 11 рисунков и 36 таблиц.

**Благодарности.** Я глубоко благодарна своему научному руководителю Ю.И. Кантору, за чуткое руководство, внимание к работе и постоянную поддержку. За участие в сборе, первичной обработке материала я благодарна участникам Вьетнамских экспедиций 2005-2011 гг.: коллегам из лаборатории морфологии и экологии морских беспозвоночных А.Э. Федосову, П.Ю. Дгебуадзе, Е.С. Меховой, И.Н. Марину, Н.А. Зайцевой, А. В. Зыковой, сотрудникам биологического факультета МГУ Е.С. Чертопруд, А.Э. Жадан, Е.В. Ворцепневой, сотрудникам Института Океанологии РАН А.А. Удалову, В.А. Спиридонову, В.О. Мокиевскому, сотруднику Зоологического Института РАН Б.И. Сиренко. Я благодарна коллегам по лаборатории за фотографии, особенно Е.С. Меховой, которая провела значительную часть лабораторной и полевой фотосъемки. Я выражаю признательность всему коллективу Совместного Российско-Вьетнамского тропического центра за предоставление возможности для проведения данной работы. За помощь, поддержку и ценные советы на разных этапах работы я благодарю Т.А. Бритаева, А.В. Ржавского, И.Н. Марина, Т.А. Антохину, Ю.В. Деарта, Г.П. Салькову, О.А. Братову.

# СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

## 1. ВВЕДЕНИЕ

Во введении обоснована актуальность темы, сформулированы цели и задачи исследования, научная новизна, теоретическое и практическое значение и обозначены защищаемые положения.

## 2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

**История изучения мангровых экосистем.** Первые упоминания о манграх известны еще в античной литературе и записках путешественников (Bowman, 1917; Rollet, 1981). После того как Линней дал толчок развитию систематики и было обнаружено множество новых видов растений, со второй половины XVIII века появилось большое количество систематических работ о флоре и фауне мангров. В XX веке появляется очень много работ, посвященных различным аспектам функционирования мангровых зарослей; к изучению стал применяться системный подход и современные методы (Berry, 1963; Bouillon et al., 2008; Green et al., 1998; Kathiresan, Bingham, 2001; Macnae, 1967; Seto, Fragkias, 2007).

**Мангры, как среда обитания макробентосных беспозвоночных. Мозаичное и зональное распределение фауны.** Мангровые заросли образуют среду обитания множества беспозвоночных животных (Lozouet, Plaziat, 2008; Sasekumar, 1974; Printragoon, Wells, Chitramvong, 2008). По месту обитания их можно разделить на инфауну и эпифауну (Nagelkerkern и др., 2008; Printragoon et al. 2008). Макробентосные сообщества верхней и нижней литорали могут сильно различаться, поскольку существуют градиенты условий среды (Berry, 1963; Nagelkerkern и др., 2008).

**Разнообразие макробентоса.** В мангровых зарослях встречаются беспозвоночные из большого числа таксономических групп. Ключевыми группами в мангровой экосистеме являются брюхоногие и двустворчатые моллюски и крабы, они имеют высокое разнообразие, плотность поселения и дают значительную биомассу (Macintosh et al., 2002). Некоторые виды являются специфичными для мангров и практически не встречаются за пределами этой экосистемы. (Kathiresan, Bingham, 2001; Morton, 1976; Reid et al., 2008; Reid et al., 2010).

**Деградация и реабилитация мангров.** Нерациональное использование мангровых экосистем привело к тому, что огромные площади мангровых зарослей по всему миру были уничтожены (Iftekhar, 2008; Primavera, 2005). Постепенно пришло понимание необходимости сохранения и реабилитации мангровых лесов и на данный момент в большинстве тропических прибрежных стран существуют программы их охраны и восстановления, некоторые аспекты их использования регламентированы на законодательном уровне (Iftekhar, 2008). Часто реабилитация мангров заключается в посадке мангровых деревьев без адекватной оценки местности и после-

дующей оценки успеха (Field, 1998; Macintosh et al., 2002). Тем не менее, мало внимания уделялось экологической трансформации мангровых плантаций вне аспекта растительности (Hogarth, 1999). Многие исследователи отмечают, что мангровая фауна играет настолько большую роль в функционировании экосистемы, что по изменению разнообразия и структуры сообщества можно судить об изменениях во всех аспектах функционирования экосистемы, вышесказанное особенно относится к моллюскам и крабам (Ashton et al, 2003; Bosire et al., 2004; Ellison, 2008; Macintosh et al., 2002; Walton et al., 2007).

**Мангровые заросли Вьетнама.** По всему побережью Вьетнама распространены традиционные формы использования мангров. Ранее мангры Вьетнама занимали около 4000 км<sup>2</sup>, но гербициды и напалм, использованные во время войны (1962-1971 гг.), уничтожили около 1050 км<sup>2</sup> (Hong, San, 1993). Популяционный и экономический рост после Вьетнамской войны, также привели к значительному сокращению площадей, занимаемых мангровыми лесами. Побережье центрального Вьетнама из-за ряда особенностей испытывает на себе штормовые воздействия и подвержено эрозии, из-за чего почти на всем своем протяжении является неблагоприятным для развития больших мангровых ассоциаций (Hong, San, 1993). Фауна мангров Вьетнама остается очень плохо изученной (Hong, San, 1993).

### 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Весь материал собран сотрудниками лаборатории морфологии и экологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН. Начиная с осени 2012 года, автор работы лично участвовала в сборе материала.

**Характеристики районов.** Берег центрального Вьетнама, в котором располагается залив Ня Чанг и Ня Фу, находится в зоне атмосферной циркуляции, определяющей муссонный климат, для которого характерно чередование сухого (январь-август) и дождливого (сентябрь-декабрь) сезонов. Соленость прибрежных вод близка к нормальной океанической. Приливы в заливе Ня Чанг и прилегающих районах неправильные суточные и смешанные полусуточные (Lan et al. 2012). Акватория и побережье находятся под сильным антропогенным прессом и испытывают воздействие сточных вод, загрязнения, экстенсивного рыболовства, интенсивного туризма и судоходства. Здесь побережье часто испытывает штормовые воздействия, поэтому мангровые заросли располагаются только в хорошо защищенных бухтах и лагунах (Hong, San, 1993).

В кутовой части залива Дам Бай (Dam Bay) на острове Че (Hon Tre) в 2004 году располагался участок песчано-илистой литорали. В верхней части он был обрамлен узким в 2-3 дерева поясом мангровых деревьев *Rhizophora apiculata* Blume с примесью нескольких деревьев *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh. Здесь была заложена станция “ВГЛ” (верхний горизонт литорали). Ниже пояса взрослых мангров располагалась плавно понижающаяся илисто-песчаная ли-

тораль. В 2004 году на ней были высажены саженцы *R. apiculata*. Здесь в ходе экспедиции весной 2005 года была заложена станция “СГЛ” (средний горизонт литорали). Через 10 лет наблюдений саженцы достигают высоты 4,5 м. Ниже посадок 2004 года мангров находится пояс нижней литорали, который обнажается только во время сизигийных отливов. Здесь в 2007 году также были высажены саженцы ризофоры. Еще весной 2005 года в этой части литорали была заложена станция “НГЛ” (нижний горизонт литорали). Здесь рост саженцев угнетен, и их размер составляет не более 1,5 м. Таким образом, мангровые насаждения в этой бухте представляют собой довольно широкий пояс мангровых зарослей со сформировавшимися протоками от стекающих пресных ручьев.

Южнее расположена еще одна небольшая бухта с участком илистой литорали, также окаймленной узким поясом взрослых мангровых деревьев *R. apiculata* с включением нескольких деревьев *A. marina*. Здесь в экспедиции весной 2013 года была заложена станция “ДБе” (естественные мангры в заливе Дам Бай).

Станция “НФ” расположена в центральной части северо-восточного побережья залива Ня Фу, напротив острова Тхи, вдоль каналов ручья Orchid Stream. Несмотря на то, что эта территория подвержена очень сильному антропогенному воздействию – это самая крупная и наименее нарушенная мангровая ассоциация в окрестностях Ня Чанга. Мангровая ассоциация представлена несколькими видами деревьев в основном это *R. apiculata* с примесью *Avicennia* sp., *Lumnitzera racemosa* Willd., *Excoecaria agallocha* L., *Aegiceras* sp., и *Bruguiera gymnorhiza* (L.).

**Отбор проб.** С 2005 по 2015 год проведен мониторинг в районе мангровых посадок в заливе Дам Бай. В 2012 и 2014 году проведен сбор макробентоса в естественной мангровой ассоциации в заливе Ня Фу. С 2013 по 2015 гг. проведено исследование естественной мангровой ассоциации в заливе Дам Бай (ДБе).

Мы использовали стандартные методы количественных съемок. В первые годы работ забор проб проводили при помощи различных орудий: ручного дночерпателя Грузова (0,025 м<sup>2</sup>), трубки диаметром 5 см (19,6 см<sup>2</sup>) и рамок различной площади. Но позднее методика была стандартизирована и пробы для количественного учета брали с помощью рамок площадью 0,11 м<sup>2</sup>. Грунт из рамки вынимали на глубину 10 – 15 см, после чего грунт промывали на сите с ячейей диаметром 3 мм. Для учета полихет, олигохет и других мелких животных брали пробы рамкой 0,01 м<sup>2</sup> на глубину 10 см, грунт отмучивали и промывали на газе с ячейей диаметром 0,5 мм.

Помимо количественных сборов были проведены качественные сборы животных, не попадающих в рамки (обитатели стволов, корней и листьев мангровых деревьев, а также крупные и редко встречающиеся животные). При качественных сборах особое внимание было уделено наиболее полному охвату разнообразия макробеспозвоночных.



Всего отобрано 197 количественных проб. В лаборатории на базе Совместного Российско-Вьетнамского тропического центра проводили первичный разбор проб. Фиксацию осуществляли 70% раствором этанола (полихеты, олигохеты были зафиксированы в 4% формалине). Затем пробы были доставлены в лабораторию ИПЭЭ РАН в Москве для дальнейшего определения, подсчета и взвешивания животных.

**Анализ сборов.** В лаборатории пробы были разобраны по крупным таксономическим группам. Затем для большинства животных было проведено определение таксономической принадлежности до видового или родового уровня. Мы не определяли таксономическую принадлежность собранных полихет и олигохет в связи с трудностями в идентификации этой группы. Для всех остальных групп бентоса приведены аннотированные списки видов. Для количественных проб подсчитаны биомасса и плотность наиболее массовых видов бентосных организмов, также были рассчитаны средние биомасса и плотность для каждой станции в каждой съемке.

#### 4. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Общее разнообразие макробентосных беспозвоночных в исследованных мангровых ассоциациях.** В исследованных нами мангровых ассоциациях было найдено 139 видов макробеспозвоночных (исключая Annelida, определение которых оказалось практически невозможным). Ключевые, с точки зрения биомассы, численности, а также роли в функционировании мангровой экосистемы группы (брюхоногие и двустворчатые моллюски, крабы) представлены 125 видами.

##### **Таксономический состав и разнообразие макробентоса.**

Самое высокое разнообразие фауны макробентосных беспозвоночных было зарегистрировано в среднем горизонте литорали мангровых посадок (63 вида), за ним следует нижний горизонт (62 вида), верхний горизонт посадок (57 видов) и естественная мангровая ассоциация в заливе Дам Бай (56 видов). Наименьшее разнообразие фауны было зарегистрировано в естественной мангровой ассоциации в Ня Фу (55 видов).

На всех исследованных станциях по видовому богатству доминируют брюхоногие моллюски, кроме нижнего горизонта литорали. Разнообразие двустворчатых моллюсков несколько ниже, кроме нижнего горизонта посадок, где эта группа является доминирующей по числу видов, а также естественной мангровой ассоциации в Ня Фу, где разнообразие двустворок крайне низко (всего 3 вида).

За двустворчатыми моллюсками по видовому богатству следуют крабы, а остальные группы беспозвоночных (за исключением полихет, для которых оценки видового разнообразия не проводились) обладают наименьшим видовым богатством на всех станциях и максимальное их разнообразие (7 видов) достигается в нижнем горизонте литорали посадок.

Исследованные мангровые ассоциации залива Дам Бай, кроме нижнего горизонта, сходны по структуре фауны, тогда как таксономическая структура макробентоса в заливе Ня Фу отличается низким видовым богатством. Отличия нижнего горизонта литорали посадок могут объясняться серьезными отличиями абиотических факторов, в первую очередь частотой и длительностью осушения. В этой зоне основу фауны составляют эврибионтные виды нижней литорали и sublиторали. Этим влиянием можно объяснить также преобладание здесь двустворчатых моллюсков.

**Динамика общей плотности, биомассы и структуры макробентоса.** На рисунке 1 приведены графики динамики общей плотности и биомассы макробентосных беспозвоночных на всех исследованных станциях за весь период исследования (без Annelida).

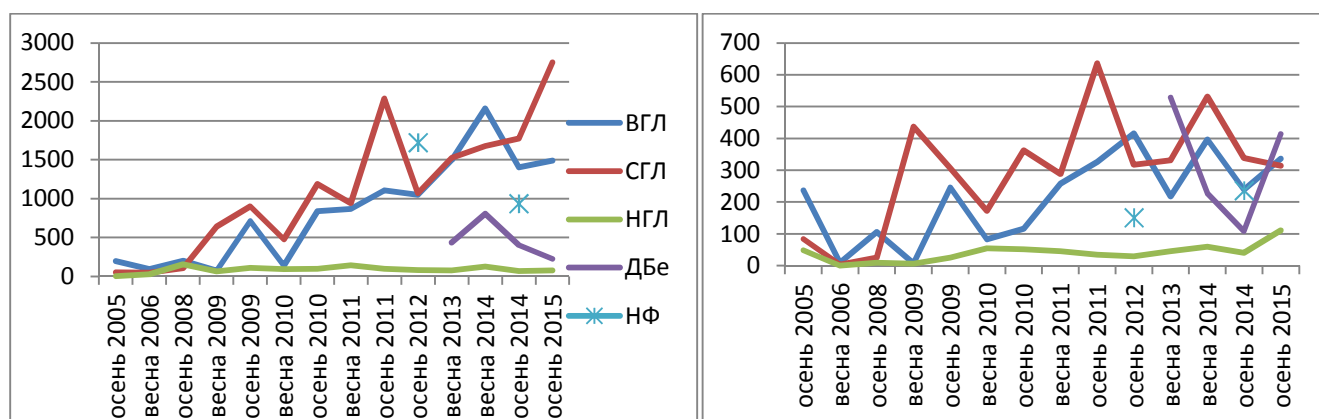


Рисунок 1. Графики динамики общей плотности (экз/м<sup>2</sup>, слева) и биомассы (г/м<sup>2</sup>, справа) макробентосных беспозвоночных на всех исследованных станциях за весь период исследования (без Annelida).

И в верхнем и в среднем горизонтах литорали в районе мангровых посадок в заливе Дам Бай прослеживается тенденция к росту плотности макробентоса с течением времени. По биомассе тенденция к росту менее выражена из-за сильных колебаний значений, но точно можно сказать, что в начальный период мониторинга и плотность и биомасса бентосных животных и в верхнем и в среднем горизонте была ниже, чем в более поздний период. Вероятно, высадка саженцев в среднем горизонте привела к росту численности и плотности макробентоса в среднем горизонте, а так же повлияла на верхний горизонт литорали, вызвав рост показателей и на этой станции. По соотношению плотности и биомассы основных групп макробентоса эти горизонты по большей части схожи на всем протяжении периода мониторинга. Для позднего этапа мониторинга характерно доминирование брюхоногих моллюсков, как по численности, так и по биомассе. Но структура сообщества обоих горизонтов на начальном этапе не была стабильна, и в первых четырех съемках доминировали разные группы макробентоса, кроме того на начальном этапе в некоторых съемках эти параметры были крайне низки. Это может быть связано с тем, что до высадки саженцев в среднем горизонте верхний горизонт литорали был открыт для при-

ливно-отливных течений, и значительная часть биогенов и органики вымывалась со стороны моря, и не было условий для достижения фауной высокой численности и биомассы.

Нижний горизонт был самым бедным по числу видов и обладал самой низкой биомассой, которая практически не изменяется на протяжении всего периода исследований. Кроме того он сильно отличается по структуре фауны: брюхоногие моллюски доминирующие по численности на всех других станциях здесь практически отсутствуют. Таким образом, это выделяет нижний горизонт литорали мангровых посадок из всех исследованных станций. Причина таких различий, вероятно, в том, что этот горизонт литорали проводит много времени в затопленном состоянии и потому не подходит для жизни большинства животных более высоких горизонтов, и даже рост мангровых саженцев здесь угнетен.

Фауна естественной мангровой ассоциации в заливе Дам Бай не обладала высокими значениями количественных характеристик. Структура фауны в целом сходна со структурой верхнего и среднего горизонта, здесь так же по плотности доминируют брюхоногие, но в некоторых съемках выражено доминирование двустворчатых моллюсков по биомассе. Это может быть связано с тем, что естественная мангровая ассоциация расположена на открытом берегу и не защищена дополнительным поясом деревьев. С одной стороны это создает благоприятные условия для жизни двустворчатых моллюсков, однако органика и биогены здесь не задерживаются, что не позволяет фауне иметь высокую численность и биомассу.

О динамике и количественных показателях в естественной мангровой ассоциации в заливе Ня Фу говорить сложно, поскольку у нас имеются данные только двух съемок, к тому же это очень большая и гетерогенная ассоциация и малый объем материала не позволяет делать обоснованных заключений.

Таким образом, из всех исследованных станций сильно выделяется нижний горизонт литорали мангровых посадок. Остальные станции на позднем этапе мониторинга во многом сходны по структуре фауны на высоком таксономическом уровне, но Ня Фу выделяется бедностью фауны двустворчатых моллюсков, а в остальных станциях отличаются только общей плотностью и биомассой макробентосных беспозвоночных.

**Разнообразие, структура и динамика различных групп макробентоса.** В полном тексте диссертации для каждой группы приведен аннотированный список найденных видов с основными характеристиками для каждого вида.

Брюхоногие моллюски. Всего было найдено 64 вида брюхоногих моллюсков относящихся к 24 семействам. Наиболее богатыми семействами были Neritidae (8 видов), Cerithiidae (7 видов), Potamididae (6 видов), Littorariidae (6 видов), Onchidiidae (6 видов) и Ellobiidae (5 видов). Такой состав типичен для мангровой фауны Индо-Вест-Пацифики и Юго-Восточной Азии. Всего два вида относятся к инфауне, а 17 относятся к преимущественно мангровым видам.

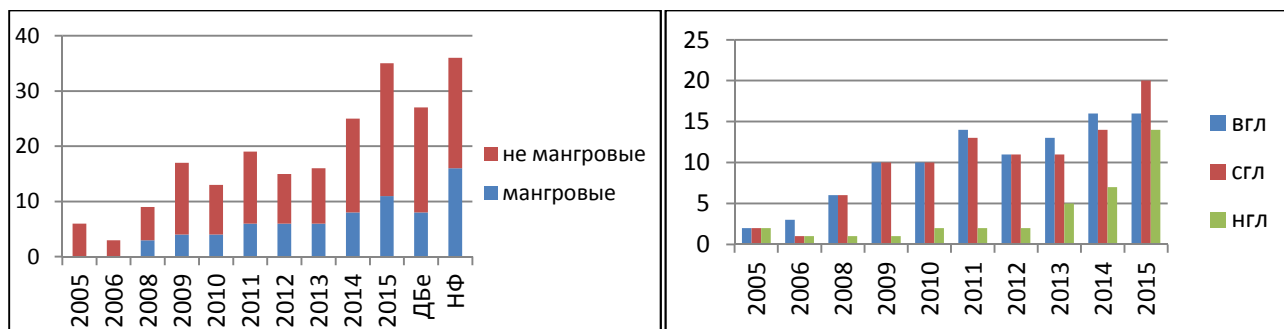


Рисунок 2. Слева: динамика общего количества видов брюхоногих моллюсков в трех горизонтах литорали в посадках и в естественных мангровых ассоциациях в заливах Дам Бай (ДБе) и в Ня Фу (НФ), и соотношение количества преимущественно мангровых видов брюхоногих моллюсков и видов-эврибионтов. Справа: динамика общего числа видов брюхоногих моллюсков за каждый год мониторинга мангровых посадок показанная для верхнего (ВГЛ), среднего (СГЛ) и нижнего (НГЛ) горизонтов литорали по-отдельности.

Из диаграммы (рис.2) видно, что доминируют во всех мангровых ассоциациях эврибионтные виды. Так в посадках мы обнаружили только 11 преимущественно мангровых видов. Верхний и средний горизонты литорали мангровых посадок мало отличаются по разнообразию и составу брюхоногих моллюсков (27 видов, из них 10 преимущественно мангровых и 28 видов с 11 преимущественно мангровыми видами). Здесь доминируют виды-эврибионты характерные для эпифауны мягких грунтов и твердых субстратов литорали. Следует отметить, что в последней съемке в среднем горизонте найдено два преимущественно мангровых вида (*Terebralia sulcata* (Born, 1778) и *Cassidula nucleus* (Gmelin, 1791)), которые до этого не встречались в посадках, но присутствовали во всех сборах из естественной мангровой ассоциации в Ня Фу.

Нижний горизонт отличается от верхнего и среднего не столько по числу видов (здесь отмечено 22 вида), сколько по составу. Здесь присутствует крайне мало видов из тех, что встречаются в верхнем и среднем горизонтах литорали мангровых посадок. Есть несколько общих видов с естественной мангровой ассоциацией залива Дам Бай – это виды характерные для фауны твердых субстратов. Но подавляющее большинство видов здесь – эврибионты, характерные для верхней части sublиторали, это например *Lataxiena blosvillei* (Deshayes, 1832), представители семейств Rannelidae, Сургаеidae и др. Из преимущественно мангрового компонента здесь встречаются только 3 вида *Littoraria* spp.

Общее число видов брюхоногих моллюсков в мангровых посадках значительно менялось, постепенно возрастая на протяжении периода мониторинга от шести видов в 2005 и трех видов в 2006 году до 35 видов в 2015 году. Преимущественно мангровые виды впервые появились в 2008 году (2 вида *Littoraria* spp.), а затем их разнообразие увеличивается до 11 видов в 2015 году (рис.2). Рост видового богатства происходит в каждом горизонте литорали.

В Ня Фу было найдено 35 видов, из них 16 относятся к преимущественно мангровым. Наибольшим разнообразием отличались семейства Littorinidae (5 видов), Ellobiidae (5 видов),

Onchidiidae (5 видов) и Potamididae (6 видов). В отличие от двух других мангровых ассоциаций значительная часть видов (16) – это преимущественно мангровые виды. Среди видов эврибионтов есть как характерные для мягких грунтов, так и характерные для каменистой литорали, а также для распреснённых мест обитания.

В естественной мангровой ассоциации в Дам Бае было найдено 27 видов, из них 8 преимущественно мангровых. Значительную доли встречающихся здесь эврибионтных видов составляли обитатели каменистой литорали (например, *Pictocolumbella ocellata* (Link, 1807), *Nerita undata* Linnaeus, 1758 и др). Здесь отсутствовали обычные для мангровых посадок виды эврибионты *Clithon oualaniensis* (Lesson, 1831) и *Pirenella cingulata* (Gmelin, 1791). Из преимущественно мангровой фауны присутствовали в основном моллюски рода *Littoraria*. Существующие различия можно объяснить тем, что в естественной мангровой ассоциации присутствует каменистый грунт в виде валунов между мангровых деревьев, и тем, что естественная ассоциация невелика по площади, и потому число образуемых ею микросред ниже, чем в посадках, соответственно и фауна беднее.

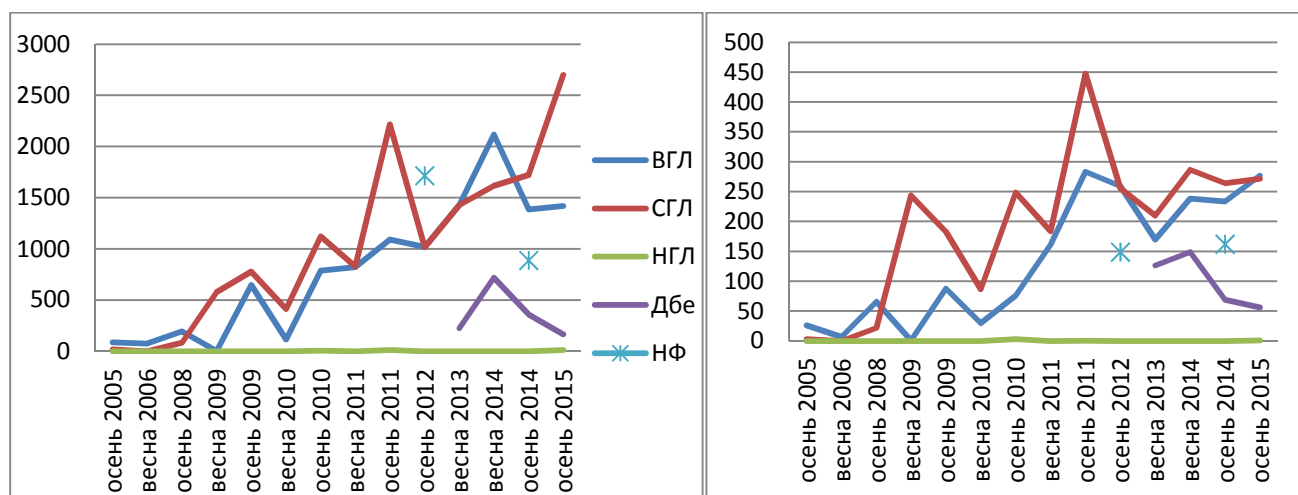


Рисунок 3. Средняя плотность (экз/м<sup>2</sup>, слева) и биомасса (г/м<sup>2</sup>, справа) брюхоногих моллюсков найденных в количественных пробах для трех горизонтов литорали в мангровых посадках и для естественной мангровой ассоциации в заливе Дам Бай (ВГЛ, СГЛ, НГЛ), а также в естественных мангровых ассоциациях (ДБе и НФ).

Плотность и биомасса брюхоногих моллюсков в верхнем и среднем горизонте литорали варьировали от года к году, но явно прослеживается общая тенденция к увеличению этих параметров (рис. 3). Вероятно, изменения также и в верхнем горизонте происходят под воздействием меняющихся условий в среднем горизонте литорали после высадки мангровых деревьев. В поздний период мониторинга рост биомассы и плотности брюхоногих моллюсков происходит за счет преимущественно двух видов *Batillaria* sp. и *Clithon oualaniensis*., также в позднем периоде значительно возрастает плотность и биомасса *P. cingulata*. Эти виды кроме мангровых

зарослей обычно встречаются в различных местах обитания, например в прудах для марикультуры, эстуариях, на песчаных и илистых литоралиях, иногда в больших количествах (Grüneberg, Nugaliyadde, 1976; Fujioka et al., 2007; Kamimura, Tsuchiya, 2004; Tan, Clements, 2008; Vohra, 1970). В мангровых посадках эти виды могут рассматриваться как виды-оппортунисты. Они заселяют средний горизонт литорали в заливе Дам Бай с появлением мангровой растительности, которая дает тень и обеспечивает обогащение детритом, создавая условия, подходящие для роста микроводорослей, которыми эти виды питаются (Kamimura, Tsuchiya, 2004; Vohra, 1970). Тот факт, что в мангровой плантации залива Дам Бай по обилию доминируют виды-оппортунисты, говорит, что эта экосистема не сбалансирована.

Плотность и биомасса брюхоногих моллюсков в нижнем горизонте литорали мангровых посадок были крайне малы на протяжении всего периода наблюдений и почти не менялись. Возможно, это связано с замедленным развитием мангровых саженцев, а также слишком частым и продолжительным затоплением грунта.

В естественной мангровой ассоциации в заливе Дам Бай плотность и биомасса брюхоногих моллюсков ниже, чем в посадках. Доминировал здесь тот же эврибионтный вид, что и в верхнем и среднем горизонтах в районе мангровых посадок - *Batillaria* sp. Виды *P. cingulata* и *C. oualaniensis*, доминирующие в посадках, здесь практически отсутствовали. Естественная ассоциация в Дам Бае по обилию брюхоногих моллюсков примерно соответствует верхнему горизонту литорали до высадки саженцев. Невысокая плотность видов-оппортунистов в естественной ассоциации подтверждает предположение, что высадка саженцев в среднем горизонте сильно повлияла на фауну верхнего горизонта литорали, вызвав там рост численности эврибионтов и видов оппортунистов.

Численность и биомасса брюхоногих моллюсков в мангровой ассоциации залива Ня Фу сходна с таковыми для верхнего и среднего горизонта мангровых посадок. Доминируют здесь опять же виды – оппортунисты: *P. cingulata* и *C. oualaniensis*. Это говорит о том, что, несмотря на видовое богатство брюхоногих моллюсков в этой ассоциации, она так же не сбалансирована. Одной из причин может быть эвтрофикация системы водоемов в этой ассоциации.

Двустворчатые моллюски. В трех исследованных мангровых ассоциациях было найдено 43 вида двустворчатых моллюсков относящихся к 18 семействам. Наиболее богатыми семействами были Veneridae (8 видов), Tellinidae (6 видов), Lucinidae (6 видов). Из них 6 видов относятся к эпифауне, остальные 37 к инфауне, и всего 2 к преимущественно мангровым видам. В мангровых посадках в заливе Дам Бай за весь период наблюдений было найдено 43 вида двустворчатых моллюсков. По сравнению с литературными данными для других районов Юго-Восточной Азии видовое богатство этой группы на исследованных станциях можно считать высоким.

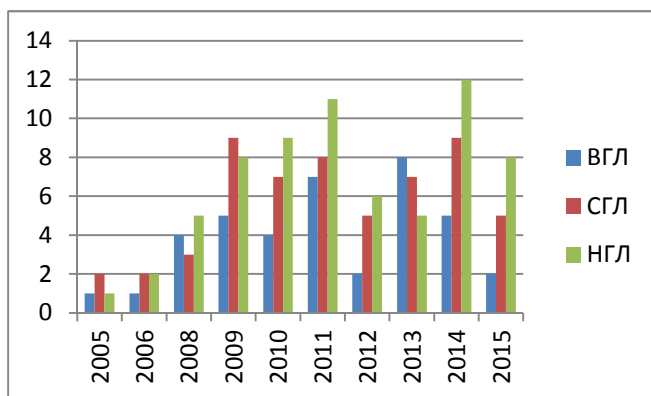


Рисунок 4. Динамика общего числа видов двустворчатых моллюсков за каждый год мониторинга мангровых посадок показанная для верхнего (ВГЛ), среднего (СГЛ) и нижнего (НГЛ) горизонтов литорали по-отдельности.

Наиболее богатым в видовом отношении из исследованных мангровых ассоциаций был нижний горизонт посадок (26 видов) (рис.4). Здесь были встречены два преимущественно мангровых вида, *Geloina erosa* (Lightfoot, 1786) - единожды в 2014 году, а *Pegophisema philippiana* (Reeve, 1850) обнаруживалась регулярно, начиная с 2009 года. Кроме того разнообразие фауны этой группы возрастает от 1-2 видов в начале наблюдений до 12 видов в 2014 году.

В среднем горизонте мангровых посадок было найден 21 вид. Из преимущественно мангровых видов здесь единственный раз (в 2011 году) был встречен вид *P. philippiana*. Видовое разнообразие также возрастает от 2 видов в 2005 году до 9 видов в 2014.

Самым бедным в мангровых посадках был верхний горизонт (15 видов). Из преимущественно мангровых видов здесь, начиная с 2010 года, регулярно встречается *P. philippiana*. Видовое разнообразие этой группы в данном горизонте возрастает от 1 вида в 2005 и 2006 годах до 8 видов в 2013 году, хотя в 2015 году было найдено всего два вида.

В естественной мангровой ассоциации в заливе Дам Бай видовое богатство примерно соответствовало богатству верхнего горизонта мангровых посадок (14 видов), и из преимущественно мангровых видов так же был найден только вид *P. philippiana*.

В естественной мангровой ассоциации в Ня Фу видовое богатство было самым низким, здесь было найдено всего 3 вида двустворчатых моллюсков, два из которых - преимущественно мангровые.

Мангровые заросли – не самая благоприятная среда для жизни двустворчатых моллюсков. Большинство двустворчатых моллюсков – фильтраторы, и для многих проблематично жить в условиях редкого затопления в верхних горизонтах, а в естественных условиях мангровые деревья способны заселить только верхнюю часть литоральной зоны (Morton, 1976). Кроме того известно, что в зрелом мангровом лесу грунт имеет кислую реакцию, и в нем способны жить двустворчатые моллюски только с очень толстой раковиной (Morton, 1976). Таким образом, в естественных манграх могут жить только двустворчатые моллюски, которые имеют определенные приспособления к этим сложным условиям, и зачастую эти приспособления приобретаются в ходе совместной с манграми эволюции. Так это происходит у видов рода *Geloina*, физиология

которых подстроена под жизнь в мангровой экосистеме – они имеют очень толстую раковину, они переносят очень длительное осушение (до 90 дней) и, попадая в воду, начинают питаться немедленно. Виды семейства Lucinidae перешли от питания при помощи фильтрации к питанию за счет симбиотических бактерий. Виды, не приспособленные к обитанию в манграх, живут здесь на пределе своей экологической пластичности (Morton, 1976). С другой стороны мангры дают твердый субстрат для обитания эпифауны.

Богатство фауны в нижнем горизонте по сравнению с фауной среднего и верхнего горизонта в районе мангровых посадок, а так же по сравнению с естественными мангровыми ассоциациями объясняется наиболее благоприятными условиями для жизни двустворчатых моллюсков, поскольку он часто подвергается затоплению. Многие виды здесь принадлежат к фауне сублиторали, и здесь проходит их верхняя граница глубин обитания. Рост разнообразия в нижнем горизонте может объясняться тем, что с появлением мангровых саженцев в среднем горизонте, а затем и в этом, здесь увеличилось количество взвешенной органики. А так же с появлением саженцев вклад в видовое богатство начала вносить эпифауна. Кроме естественных причин, роль в росте разнообразия мог сыграть и человеческий фактор, поскольку с каждым годом отбор качественных проб был более квалифицированным.

Сходное разнообразие двустворчатых моллюсков в верхнем горизонте литорали в районе мангровых посадок и естественной мангровой ассоциации в заливе Дам Бай может объясняться соответствием между верхним горизонтом и этой естественной ассоциацией по уровню приливов.

Низкое разнообразие двустворчатых моллюсков в Ня Фу может объясняться тем, что это наиболее развитая мангровая ассоциация из исследованных в данной работе, и для нее справедливо все что было сказано выше о суровых условиях для жизни двустворчатых моллюсков в манграх.

Таким образом, высокое видовое богатство двустворчатых моллюсков в верхних горизонтах мангровых посадок по сравнению с естественной мангровой ассоциацией в Ня Фу может указывать на незрелость посадок, и, вероятно, при дальнейшем наблюдении за посадками разнообразие двустворчатых моллюсков в них должно снизиться.



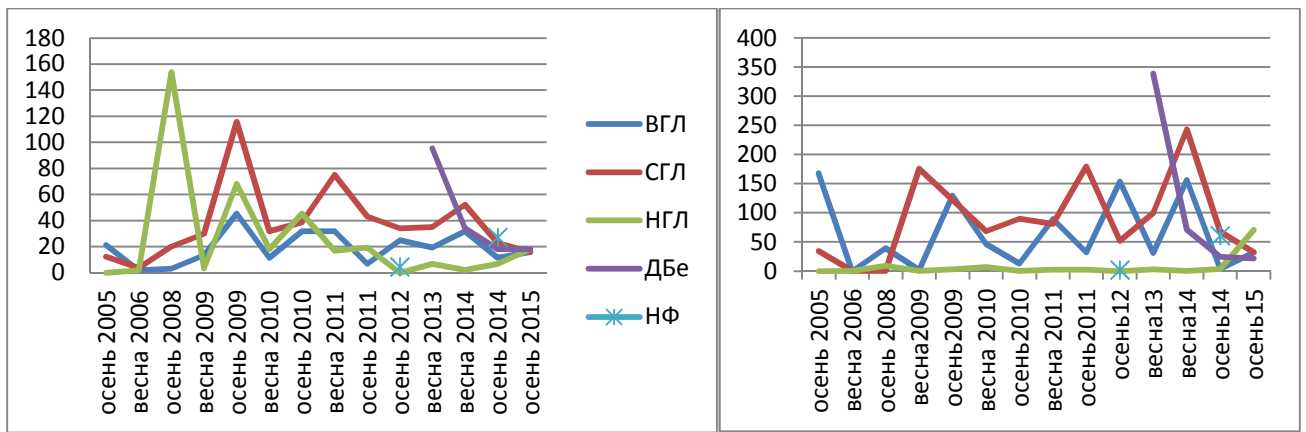


Рисунок 5. Графики средней плотности (экз/м<sup>2</sup>, слева) и биомассы (г/м<sup>2</sup>, справа) двустворчатых моллюсков найденных в количественных пробах для трех горизонтов литорали в мангровых посадках (верхний горизонт – ВГЛ, средний – СГЛ, нижний горизонт литорали - НГЛ) и для естественной мангровой ассоциации в (ДБе) за каждую съемку.

Из-за колебания биомассы и плотности двустворчатых моллюсков в верхнем и среднем горизонте сложно проследить динамику этих показателей (рис.5). Как и для брюхоногих моллюсков, высокие значения плотности и биомассы достигаются благодаря небольшому числу видов, среди двустворок - это виды эврибионты *Serratina capsoides* (Lamarck, 1818) и *Gafrarium pectinatum* (Linnaeus, 1758). Эти виды доминируют и в естественной мангровой ассоциации в Дам Бае. При этом в естественной ассоциации в Ня Фу биомасса и плотность двустворчатых моллюсков крайне низка, а названные выше виды вообще в ней не встречаются.

**Крабы.** За весь период исследований обнаружено 18 видов крабов из 10 семейств. Два вида относятся к н/сем. Grapsoidea, 10 видов относятся к н/сем. Ocypodoidea. Самым разнообразным было семейство Ocypodidae, оно содержит семь видов, Xantidae и Portunidae по два вида, а остальные по одному виду. По мнению Макинтоша (Macintosh et al. 2002) преобладание в видовом составе надсемейства Ocypodoidea является характерной особенностью молодых и нарушенных мангровых ассоциаций, а высокое разнообразие и численность видов н/сем. Grapsoidea характерно для зрелых мангровых ассоциаций в хорошем состоянии. На основе состава фауны можно сказать, что мангровые ассоциации в заливе Дам Бай далеки от зрелых мангровых ассоциаций. Но находка вида из семейства Sesamidae (н/сем Grapsoidea) в среднем горизонте литорали мангровых посадок в последней съемке показывает положительную тенденцию, и позволяет предположить, что в будущем фауна мангровых посадок по своей структуре станет более схожей с фауной зрелых ассоциаций других районов. Отсутствие представителей семейства Sesamidae и доминирование представителей Ocypodoidea и в естественной мангровой ассоциации в Ня Фу говорит о том, что фауна крабов здесь так же неполноценна, возможно это связано с высокой антропогенной нагрузкой на эту ассоциацию, о подобном эффекте антропогенного воздействия сообщается в литературе (Ashton et al. 2003; Macintosh et al., 2002). Из надсемейств

ва Grapsoidea, в исследованных ассоциациях было обнаружено лишь два вида – *Metopograpsus latifrons* (White, 1847) и *Sesarmidae* gen. sp.

В верхнем горизонте литорали было обнаружено 11 видов крабов. В начальный период мониторинга разнообразие крабов здесь было очень низким, в 2005 и 2006 годах здесь было найдено по одному виду (рис. 6). В поздний период мониторинга видовое богатство растет и достигает максимального значения в этом горизонте (6 видов) в 2009 и 2014 годах. Регулярно здесь встречались представители рода *Uca*, *Mictyris brevidactylus* Stimpson, 1858 и *Metopograpsus latifrons*.

В среднем горизонте мангровых посадок было обнаружено 14 видов крабов. В начальный период мониторинга фауна была бедной, затем произошел рост видового богатства, и в 2013 году здесь было зарегистрировано максимальное среди всех станций видовое богатство крабов - 7 видов. Наибольшее разнообразие на этой станции приходится на долю рода *Uca*, но именно здесь осенью 2015 года был найден единственный представитель сем. *Sesarmidae*.

В нижнем горизонте литорали было найдено 8 видов. Как и на двух других станциях в мангровых посадках видовое богатство в поздний период мониторинга превышает таковое в начальный период. Этот горизонт наиболее сильно выделяется среди других станций по своему видовому составу. Регулярно здесь встречаются *Macrophthalmus miloti* Crosnier, 1965 и *Metopograpsus latifrons*, но так же присутствуют виды, вероятно принадлежащие фауне сублиторали (представители семейства *Xantidae*).

Самыми бедными в видовом отношении были естественные мангровые ассоциации, и в заливе Дам Бай и в Ня Фу разнообразие в обоих случаях было представлено шестью видами. В естественной ассоциации в заливе Дам Бай были найдены виды присутствовавшие во всех трех горизонтах литорали мангровых посадок, а в Ня Фу виды в большей степени характерные для верхнего и среднего горизонта мангровых посадок.

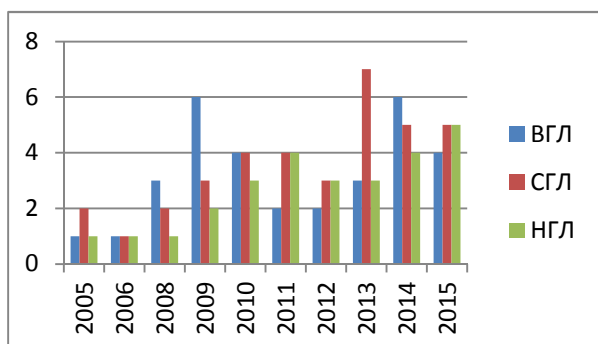


Рисунок 6. Диаграмма динамики числа видов за каждый год мониторинга мангровых посадок показанная для верхнего (ВГЛ), среднего (СГЛ) и нижнего (НГЛ) горизонтов литорали по-отдельности.

Крабы, особенно крупные особи, являются подвижными животными и плохо учитываются при помощи рамок, потому в наших пробах присутствуют только небольшие экземпляры. Кроме того, в рамки попадали только крабы, живущие в открытом грунте, а такие виды как *M.*

*latifrons* и представители сем. Sesarmidae не попадают в рамки, поскольку много времени проводят на деревьях и их корнях. Таким образом, количественный учет не полностью отражает реальную картину обилия крабов.

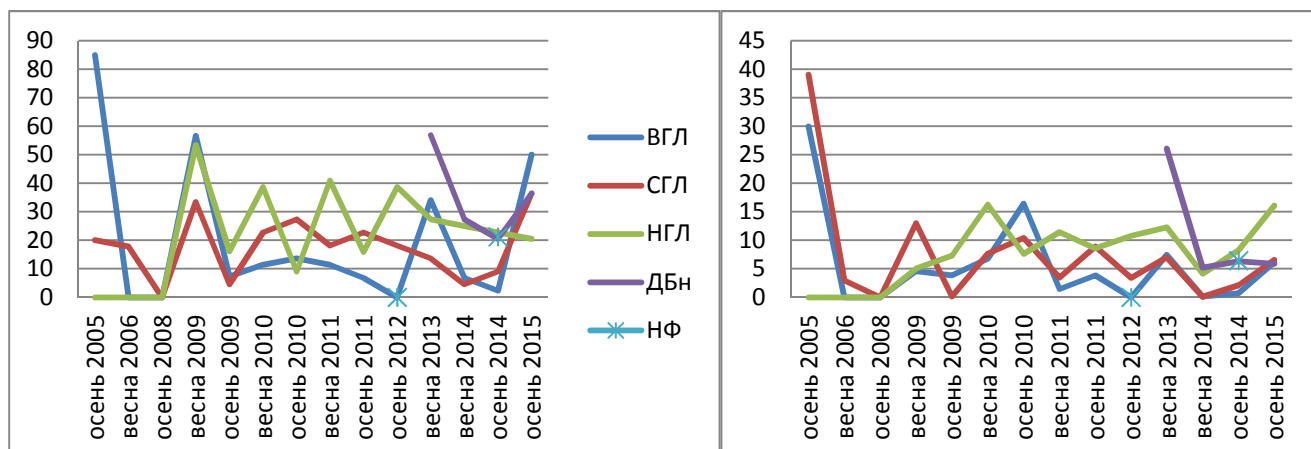


Рисунок 7. График средней плотности ( $m^{-2}$ , слева) и биомассы ( $г/м^2$ , справа) крабов найденных в количественных пробах для трех горизонтов литорали в мангровых посадках и для естественных мангровых ассоциаций в Дам Бае и Ня Фу за каждую съемку. ВГЛ – верхний горизонт, СГЛ – средний горизонт, НГЛ – нижний горизонт, ДБн – естественная ассоциация в заливе Дам Бай, НФ – мангровая ассоциация в Ня Фу.

Сложно что-либо сказать о динамике плотности и биомассы, поскольку видимых тенденций к увеличению или их уменьшению нет (рис. 7). Во многих съемках нижний горизонт превосходил остальные горизонты в районе посадок, это можно объяснить тем, что доминирующий в нижнем горизонте вид крабов *Macrophthalmus miloti* менее подвижен, чем доминирующие в верхних горизонтах *Uca* spp. В естественной мангровой ассоциации в заливе Дам Бай были отмечены высокая плотность и биомасса крабов, вероятно, это связано с тем, что на этой станции встречаются и *Uca* spp., и *Mictyris brevidactilus*, и *M. miloti*, суммарно они и дают эти высокие количественные показатели, тогда как в районе посадок эти крабы имеют более четкое пространственное распределение: *Uca* spp. характерны для верхнего и среднего горизонта, *Mictyris brevidactilus* в основном встречается в верхнем горизонте, а *M. miloti* в нижнем. Плохо выраженная пространственная структура сообщества крабов в естественной мангровой ассоциации, по всей видимости, возникает из-за небольшой ширины мангрового пояса. Сложно сказать что-либо про естественную мангровую ассоциацию в Ня Фу поскольку из нее получено только два значения плотности и биомассы.

Annelidae. Биомассу полихет и олигохет автор регистрировал каждую съемку, а плотность была зарегистрирована только для последней съемки.

Эта группа очень сложна для видовой идентификации, поскольку требует больших затрат и высокой квалификации. Но она обладает очень высоким разнообразием. Кроме анне-

лид в грунте, которые попадают в количественные пробы, автором были обнаружены полихеты, ползающие по влажным мангровым корням и стволам.

Наиболее густонаселен аннелидами нижний горизонт литорали мангровых посадок (в 2015 г зарегистрирована плотность 12300 экз/м<sup>2</sup>), затем следует средний и верхний горизонт мангровых посадок, ниже всего плотность в естественной мангровой ассоциации в заливе Дам Бай (500 экз/м<sup>2</sup>). Причем биомасса в нижнем горизонте не всегда выше, чем на других станциях, это вероятно связано с тем, что аннелиды в основном довольно мелкие и легкие животные, и попадание даже единственной крупной полихеты в рамку может внести значительный вклад в общую среднюю биомассу. С большой долей вероятности можно предполагать, что основу фауны полихет составляют виды, характерные для илистой литорали, однако в среднем и верхнем горизонте могут присутствовать и специализированные виды. Однако полноценный анализ можно сделать только после детального определения видового списка.

Другие группы беспозвоночных. Кроме трех ключевых групп беспозвоночных и аннелид в исследованных мангровых ассоциациях были обнаружены немногочисленные представители других таксономических групп. Всего было обнаружено 13 видов: *Cassiopea* sp., роющая актиния, хитон, 3 вида раков-отшельников, 2 вида креветок, 2 вида сипункулид, брахиопода *Lingula anatina* Lamarck, 1801 и один представитель кишечнодышащих. Перечисленные группы беспозвоночных не обладают значительной плотностью и биомассой, и, вероятно, не играют важной роли в мангровом сообществе, но, тем не менее, вместе они вносят вклад в биоразнообразие мангровых ассоциаций.

## 5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на интерес к изучению мангровых экосистем и большой объем усилий по их восстановлению и сохранению, о формировании и структуре фауны сообществ искусственных посадок известно очень немного.

По итогам обработки и анализа материала 10-летнего мониторинга трех горизонтов литорали в районе мангровых посадок в заливе Дам Бай, а также сборов в естественных ассоциациях в заливе Дам Бай и Ня Фу, была проанализирована колонизация мангровых посадок макро-беспозвоночными и изучена динамика состава и структуры бентосной фауны в ходе взросления мангровых посадок, соотнесено состояние посадок с исследованными естественными ассоциациями, что позволило сделать заключение о возможных причинах изменений в структуре и составе макробентосной фауны.

До высадки саженцев в среднем горизонте литорали мангры представляли собой очень узкий пояс *Rhizophora apiculata* в верхнем горизонте с включением нескольких деревьев *Avicennia marina*. Эта мангровая ассоциация была бедна фауной из-за своего небольшого размера и про-

стоты организации растительности. Высадка в 2004 году монокультуры *R. apiculata* в среднем горизонте привела к целому каскаду изменений, как на этой станции, так и в верхнем горизонте. В среднем горизонте саженцы хорошо прижились и росли довольно быстро, в связи с чем появилось большое количество свободной органики в среднем горизонте напрямую от саженцев в виде опада, а также из-за опосредованного влияния растущих деревьев: из-за появления затененных манграми участков появились благоприятные условия для развития микроводорослей и макрофитов. Появление в экосистеме дополнительной органики вызвало резкий рост разнообразия и численности видов оппортунистов и неспециализированных видов моллюсков и крабов, привлечению которых также способствовало появление нового твердого субстрата; кроме того, увеличение плотности животных способствовало появлению неспециализированных к манграм хищников и падальщиков. Поскольку саженцы в среднем горизонте препятствуют вымыванию органики из верхнего горизонта, там так же произошел рост численности видов оппортунистов и неспециализированных видов. С течением времени среди монокультуры *R. apiculata* в среднем горизонте начинают естественным образом появляться деревья других видов. Таким образом, теперь мангры занимают значительную площадь, и структура растительности усложняется. Вследствие этого в фауне начинают появляться преимущественно мангровые виды. По литературным данным, и как подтверждают наши наблюдения, площадь мангровой ассоциации и разнообразие ее растительности являются главными факторами, влияющими на разнообразие мангровой фауны.

Фауна нижнего горизонта литорали даже через 8 лет после высадки саженцев резко отличалась по всем показателям от верхнего и среднего горизонтов в районе мангровых посадок, а также от обеих естественных мангровых ассоциаций. Рост саженцев там угнетен, а фауна больше похожа на фауну илистой литорали и верхней сублиторали, нежели на фауну мангров, однако здесь наблюдается рост видового разнообразия при сохранении достаточно низких значений обилия. Тем не менее, хотя рост саженцев и угнетен, большая их часть остается живыми и, хоть и медленно, но продолжает расти. Поскольку мангровые деревья имеют свойство усиливать осадконакопление, замедляя приливно-отливные течения своими корнями, можно ожидать, что медленно приподнимая грунт под собой, растения создадут более благоприятные для себя условия и со временем станут полноценными деревьями, включатся в экосистему верхнего и среднего горизонта литорали, и образуют единый мангровый лес.

На момент последней съемки можно заключить, что после 10 лет развития нового сообщества структура и состав фауны все еще сильно отличается от фауны мангровой ассоциации в Ня Фу, которая имеет сложную пространственную структуру, большую площадь и разнообразную растительность. Но в то же время фауна верхнего и среднего горизонта мангровых посадок уже больше похожа на фауну зрелых мангров, чем фауна естественной ассоциации в заливе

Дам Бай, которая характеризуется небольшой площадью, простотой пространственной структуры и низким разнообразием растительности.

Фауна естественной мангровой ассоциации в заливе Ня Фу, хоть и была наиболее развитой, по некоторым характеристикам неполноценна, что объясняется антропогенным прессом, а также тем, что в центральном Вьетнаме в целом, ассоциации отличаются своей простотой по сравнению с другими районами Вьетнама и Юго-Восточной Азии.

По итогу работы можно выделить несколько критериев, позволяющих оценить состояние посадок и естественных ассоциаций. Критериями хорошо развитой ассоциации являются: 1. наличие большого числа преимущественно мангровых видов брюхоногих моллюсков и в то же время умеренное обилие оппортунистов. 2. Наличие крабов надсемейства Grapsoidea и, в особенности, семейства Sesamidae, и в то же время умеренная плотность и разнообразие крабов надсемейства Ocypodoidea. 3. Наличие преимущественно мангровых двустворчатых моллюсков и при этом низкое разнообразие и численность эврибионтных видов и видов-оппортунистов относящихся к инфауне.

## 6. ВЫВОДЫ

1. В мангровых посадках залива Дам Бэй наблюдается высокое видовое разнообразие макробентосных беспозвоночных в сравнении с другими изученными мангровыми ассоциациями, как во Вьетнаме, так и в других районах Индо-Пацифики. Самыми разнообразными группами макрозообентоса являются брюхоногие и двустворчатые моллюски и крабы.

2. Во всех исследованных ассоциациях по количественным показателям доминируют виды-оппортунисты, эврибионты и виды, характерные (по литературным данным) для незрелых мангровых ассоциаций, а преимущественно мангровые виды составляют небольшую часть фауны. Естественная мангровая ассоциация в Ня Фу выделяется среди изученных более высоким разнообразием преимущественно мангровых видов брюхоногих и крайне бедной фауной двустворчатых моллюсков.

3. Видовой состав и структура сообщества макробентосных беспозвоночных мангровых посадок в заливе Дам Бай претерпели сильные изменения за годы мониторинга. Отмечен рост разнообразия всех ключевых групп макробентоса во всех горизонтах, наблюдается постепенное заселение верхнего и среднего горизонта преимущественно мангровой фауной. Выражена тенденция к росту обилия и биомассы видов-оппортунистов.

4. В мангровых посадках фауна беспозвоночных имеет выраженное пространственное деление, нижний горизонт резко отличается от верхнего и среднего горизонтов литорали, имеющих сходный состав и структуру. Фауна нижнего горизонта мангровых посадок имеет мало общего с фауной остальных горизонтов посадок и естественных ассоциаций вследствие неблагоприятных условий, как для роста саженцев, так и для развития фауны.

5. Критериями зрелости мангровой ассоциации можно считать высокое видовое богатство преимущественно мангровых брюхоногих моллюсков и крабов н/сем. *Grapsoidea*, а также наличие преимущественно мангровых видов двустворчатых моллюсков при невысоком общем разнообразии и обилии двустворок.

6. Фауна верхнего и среднего горизонта на данный момент уже более развита, чем фауна естественной ассоциации в Дам Бае, но еще существенно отличается от фауны зрелой мангровой ассоциации в Ня Фу.

7. Для успеха программ по восстановлению мангровых сообществ можно рекомендовать правильный выбор места высадки растений, посадку нескольких видов деревьев (а не монокультуры), высадка их большим массивом. Для дальнейшей оценки успеха развития посадок наряду с мониторингом растительного компонента следует наблюдать за структурой фауны ключевых групп макрозообентоса, и, в особенности, обращать внимание на появление специализированных мангровых видов.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ

### Статьи в рецензируемых научных журналах из списка ВАК

1. Zvonareva S., Kantor Yu., Li X., Britayev T. *Long-term monitoring of Gastropoda (Mollusca) fauna in planted mangroves in central Vietnam // Zoological Studies.* – 2015. – V. 54. – №. 1. – P. 1–16.
2. Zvonareva S., Kantor Yu. *Check-list of gastropod molluscs in mangroves of Khanh Hoa province, Vietnam // Zootaxa.* – 2016. – V. 4186. – №. 3. – P. 401–437.

### Тезисы и материалы конференций

1. Звонарева С.С., Кантор Ю.И. Многолетняя динамика изменения видового состава и распределения брюхоногих моллюсков в мангровых посадках в заливе Ня Чанг/ Звонарева С.С., Кантор Ю.И.// Материалы V конференции молодых сотрудников и аспирантов института. Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых, Москва. – 2012. – С. 20.
2. Звонарева С.С., Кантор Ю.И. Мониторинг состояния фауны брюхоногих моллюсков в мангровых посадках центрального Вьетнама / Звонарева С.С., Кантор Ю.И.// Материалы VI конференции молодых сотрудников и аспирантов института. Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых, Москва. – 2014. – С. 76.
3. Zvonareva S.S., Britayev T.A., Kantor Yu.I. Long-term monitoring of gastropod molluscs assemblage in planted mangroves, central Vietnam/ Zvonareva S.S., Britayev T.A., Kantor Yu.I. //Abstracts of ECSA 53: Estuaries and coastal areas in times of intense change Estuaries and coastal areas in times of intense change 2013, Shanghai, China. – 2013.
4. Zvonareva S.S., Britayev T.A. Macroinvertebrates Assemblage in Mangrove Associations of Hainan Island/ Zvonareva S.S., Britayev T.A.// Programme & Abstract Book of International Conference on Biodiversity, Ecology and Conservation 2015, Hong Kong. – 2015. – P. 184.