

НАЗВАНИЕ УЧРЕЖДЕНИЯ, В КОТОРОМ ВЫПОЛНЯЛАСЬ
ДАННАЯ ДИССЕРТАЦИОННАЯ РАБОТА

На правах рукописи
УДК xxx.xxx

Назарова София Александровна

НАЗВАНИЕ ДИССЕРТАЦИОННОЙ РАБОТЫ

Специальность XX.XX.XX —
«Гидробиология»

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н., доцент
Максимович Н.В.

Санкт-Петербург – 2014

Содержание

1	Материал и методика	3
1.1	География исследований	3
1.1.1	Белое море	3
1.1.2	Баренцево море	3
1.2	Описание сообществ, включающих <i>Macoma balthica</i>	3
1.3	Изучение микрораспределения <i>Macoma balthica</i>	5
1.4	Изучение структуры поселений <i>Macoma balthica</i>	5
1.5	Изучение динамики поселений <i>Macoma balthica</i>	6
1.5.1	Белое море	6
1.6	Баренцево море	7
1.7	Изучение линейного роста <i>Macoma balthica</i>	8
2	Характеристика района исследования	8
2.1	Географическое и физиономическое описание	8
2.1.1	Баренцево море	8
2.2	Характеристики грунта	10
2.2.1	Баренцево море	10
3	Микрораспределение	12
3.1	Пала-губа	12
3.2	Дальнезеленецкая	13
3.3	Ярнышная	13
4	Численность <i>Macoma balthica</i>	14
4.1	Белое море	14
4.2	Баренцево море	19
4.3	Влияние состава грунта на численность <i>Macoma balthica</i>	21
5	Размер моллюсков <i>M. balthica</i> в возрасте 1 года	22
6	Динамика обилия <i>M. balthica</i>.	23
6.1	Эстуарий реки Лувеньги.	23
6.2	Илистая губа острова Горелый.	24
6.3	Материковая литораль в районе пос. Лувеньга	25
6.4	Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова.	26
6.5	Южная губа острова Ряшкова	26
6.6	Остров Ломнишный	26
6.7	Анализ динамики численности <i>Macoma balthica</i> в Кандалакшском заливе Белого моря	27
6.8	Синхронность динамики численности <i>Macoma balthica</i> в Кандалакшском заливе Белого моря	28
6.9	Дальний пляж губы Дальнезеленецкая	30

1 Материал и методика

1.1 География исследований

1.1.1 Белое море

В вершине Кандалакшского залива наблюдения проводили на 6 участках в рамках работы экспедиций Группы исследований прибрежных сообществ Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ (рис. 1). Три участка расположены в районе Лувеньгских шхер: эстуарий реки Лувеньги, Илистая губа острова Горелого и участок материковой литорали в 800 метрах западнее поселка Лувеньга. Один участок был расположен на литорали острова Ряшков в Западной Ряшковой салме (Северный архипелаг). В работе использованы данные Д. А. Аристова из Южной губы о. Ряшков и с о. Ломнишний (Северный архипелаг) (рис. 1).

В районе губы Чупа исследования проводили на 4 участках (рис. 2) в ходе экспедиций кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Два участка были расположены на литорали острова Кереть — в Сухой салме и бухте Ключиха. Один участок был расположен на материковой литорали пролива Подпахта и один — в бухте Лисьей.

Также в работе использованы данные ББС «Картеш» ЗИН РАН по обилию маком в губах Медвежья и Сельдяная (Varfolomeev_aNaumov_2013) (рис. 2).

1.1.2 Баренцево море

Материал в акватории Баренцева моря был собран в ходе студенческой баренцевоморской экспедиции СПбГУ. Всего было исследовано 8 участков — 2 в Кольском заливе (рис. ??) и 6 в прибрежной зоне Восточного Мурмана (рис. ??). Участки в Кольском заливе были расположены на побережье в районе Абрам-мыса и в Пала-губе, в районе города Полярный. Участки осушной зоны на Восточном Мурмане были расположены в губах Гавриловская, Ярнышная, Дальнезеленецкая, Шельпинская, Порчниха и Ивановская.

Также в работе использованы неопубликованные данные года К. В. Шунькиной и Е. А. Генельт-Яновского по обилию маком в губе Печенга (Западный Мурман) (рис. ??), и в районе Северного Нагорного и Ретинского (Кольский залив) (рис. ??).

1.2 Описание сообществ, включающих *Macoma balthica*

А что тут про Беломорских?..

На каждом участке в акватории Баренцева моря исследовали все горизонты литорали, представленные мягкими грунтами. На каждом горизонте отбирали от 5 до 87 проб (табл. ??). Таким образом, всего было составлено 16 описаний.

Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью $1/30 \text{ м}^2$, из которой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата $1/20 \text{ м}^2$. Отобранные пробы промывали на сите с диаметром ячеек 1 мм.

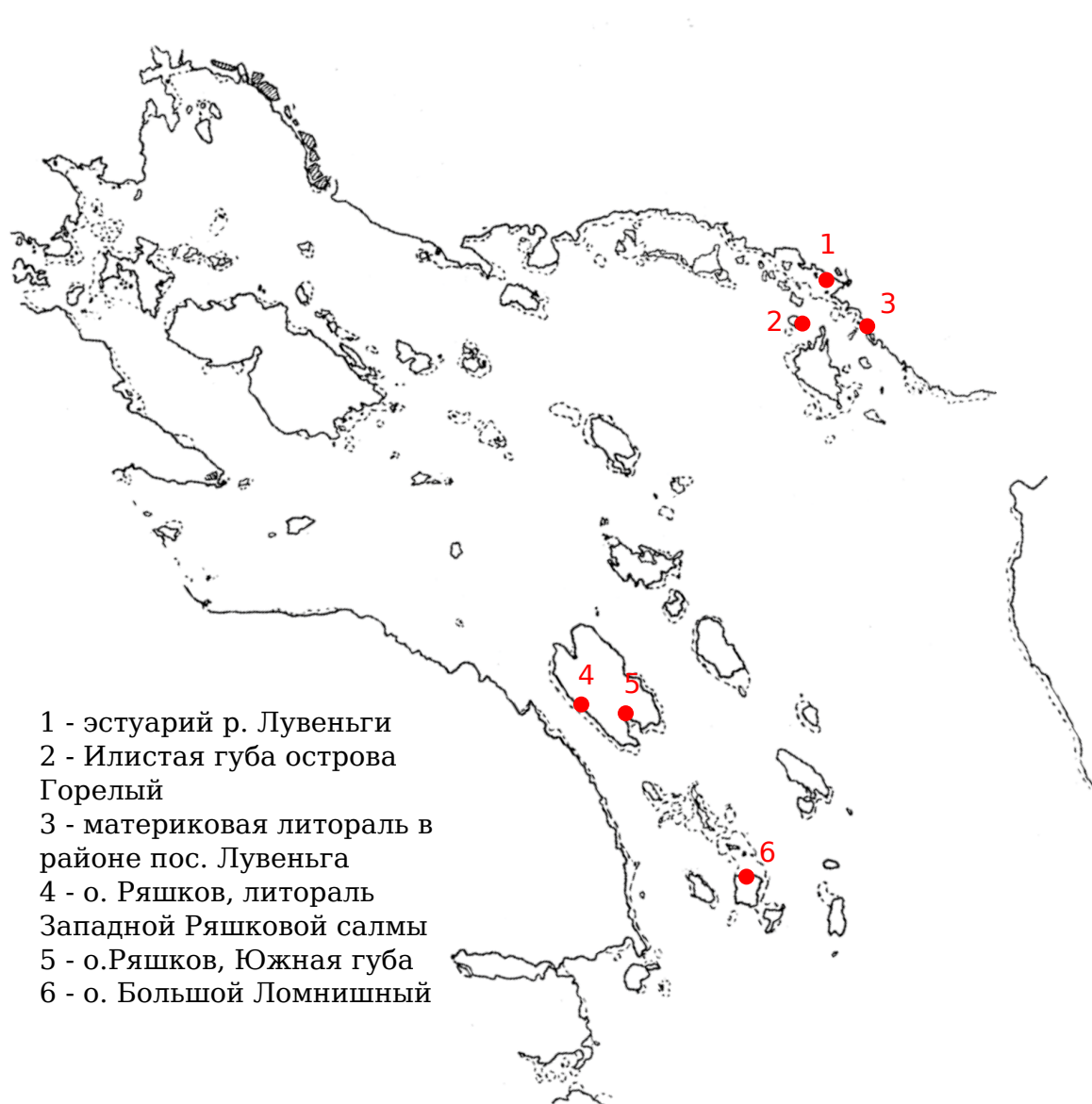


Рис. 1: Исследованные участки в вершине Кандалакшского залива Белого моря



Рис. 2: Исследованные участки в районе губы Чуна Белого моря

После промывки из проб выбирали всех особей *Macoma balthica* и представителей сопутствующего макрозообентоса для определения состава сообщества. Представителей сопутствующего макрозообентоса определяли до минимально возможного таксона.

1.3 Изучение микрораспределения *Macoma balthica*

квадраты на Белом

квадраты на Баренцевом

схема Траша на Баренцевом

Вторая схема изучения распределения особей *Macoma baltica* была проведена по методике, описанной Трашем **Thrush et al 1989** с изменением масштаба. Исследования были проведены в августе 2007 г. на илисто-песчаной литорали куттовых участков губ Восточного Мурмана — Ярнышной и Дальнезеленецкой, и в октябре 2007 г. на литорали Пала-губы (Кольский залив). Для Дальнезеленецкой губы съемка была повторена в августе 2008 года двукратно.

В каждой точке отбиралось по 36 проб площадью $1/30 \text{ м}^2$, расположенных в пределах участка размером $7,5 \times 12 \text{ м}$. Координаты каждой пробы были определены в декартовой системе координат в метрах, один из углов участка служил точкой отсчета. В дальнейшем пробы промывали на сите с диаметром ячеи 1 мм. В лаборатории были выбраны и подсчитаны все моллюски, ракообразные и припулиды.

При дальнейшей обработке данных для каждого участка подсчитывали индекс структурности (отношение дисперсии к средней арифметической). Для анализа размеров агрегаций были построены коррелограммы, основанные на коэффициенте пространственной автокорреляции Морана. Наличие градиентов определяли с использованием корреляционного анализа Кенделла между координатами проб и обилием вида в каждой пробе. Все статистические анализы проводили с 95% доверительной вероятностью ($P < 0,05$).

1.4 Изучение структуры поселений *Macoma balthica*

Изучение размерной структуры поселений маком проводили на всех участках. Для этого у всех моллюсков в пробах под бинокуляром измеряли максимальный линейный размер (длину) с точностью 0,1 мм.

На каждом участке в акватории Баренцева моря исследовали все горизонты литорали, представленные мягкими грунтами. На каждом горизонте отбирали от 5 до 87 проб (табл. ??). Всего было составлено 16 описаний.

Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью $1/30 \text{ м}^2$, из которой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата $1/20 \text{ м}^2$. Отобранные пробы промывали на сите с диаметром ячеи 1 мм. После промывки из проб выбирали всех особей *Macoma balthica*.

Маком измеряли с точностью 0,1 мм и взвешивали с точностью 10 мг. У всех особей измеряли максимальный линейный размер (длину). В дальнейшем по этим данным строили графики размерной структуры поселений.

участок	годы наблюдения	обследованные горизонты литорали	количество проб в однократной съемке	площадь пробоотборника
о. Горелый Лувеньгских шхер	1992 – 2012	ВГЛ, СГЛ, НГЛ	1-3	1/30, 1/10
Материковая литораль в районе пос. Лувеньга	1992-2000, 2002, 2004	ВГЛ, СГЛ, НГЛ	12-20	1/30
Эстуарий р. Лувеньги	1992 – 2012	СГЛ	3	1/10
Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова	1994 – 2012	СГЛ	2	1/10
Южная губа о. Ряшкова	2001 – 2012	НГЛ	9-16	1/30
о. Ломнишный	2007 – 2012	НГЛ	5-10	1/30

Таблица 1: Структура материала по динамике поселений *Macoma balthica* вершины Кандалакшского залива

Кроме того, у моллюсков подсчитывали количество меток зимней остановки роста, которое принимали как возраст моллюсков — число прожитых зим (например, 4+ это особи возрастом от 4 до 5 лет). Таким образом были получены оценки возрастной структуры поселений *M. balthica*.

1.5 Изучение динамики поселений *Macoma balthica*

1.5.1 Белое море

В Белом море динамику поселений *Macoma balthica* исследовали на 6 участках в районе вершины Кандалакшского залива.

Сборы проводили с 1992 по 2012 год ежегодно в июле-августе. Автор принимала участие в полевых сборах с 1999 по 2007 год. Данные за другие годы взяты из архива ГИПС ЛЭМБ.

Структура материала представлена в таблице 1.

На каждом исследованном участке отбирали 3 – 25 проб площадью 1/30 – 1/10 м², которые затем промывали на сите с диаметром ячеек 0,5 – 1 мм. В пробах учитывали всех особей *Macoma balthica*, у которых в дальнейшем измеряли максимальный линейный размер (длину) с точностью 0,1 мм.

Для определения биомассы моллюсков взвешивали на электронных весах с точностью до 1 мг. Для серий проб, где не проводили взвешивание моллюсков, биомассу определяли расчетным методом с использованием аллометрической зависимости сырой массы маком от длины их раковины Н. В. Максимович, А.В., Кунина, 1993.

В дальнейшем рассчитывали показатели средней численности маком на квадратный метр (плотность поселения) и размерно-частотное распределение особей. Для построения размерно-частотного распределения шаг размерного класса составлял 1 мм.

В дальнейшем при анализе мы работали с особями с длиной раковины более 1,0 мм по двум причинам. Во-первых, для того чтобы сделать сравнимыми результаты с разных участков, где пробы промывались на ситах с разным диаметром ячеек. Во-вторых, пробы отбирали в середине лета, то есть к этому моменту молодь этого года частично осела, то есть оценка численности данной группы будет некорректна. Мы считаем корректной такую редукцию материала, поскольку для Белого моря показано, что усешность пополнения поселений молодью в первую очередь зависит от выживаемости спата зимой ([тут ссылка на каких-то Максимовича-Герасимову. 2004 - БиНИИ? или 2012 - Hydrobiology](#)).

Для анализа динамики пополнения поселений молодью в 2012 – 2013 годах у особей длиной менее 3 мм были измерены длины колец зимней остановки роста. После определения размеров годовальных особей, по размерной было рассчитано их обилие в каждом году мониторингового наблюдения. Всего было промерено [проверить, сколько промерено](#) 496 особей.

В работе использованы мониторинговые данные кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ по обоим участкам на острове Кереть (Gerasimova, Maximovich, 2013; Н. Максимович, Герасимова, Кунина, 1991) (рис. 2). Также в работе использованы многолетние данные ББС «Картеш» ЗИН РАН по обилию маком в губах Медвежья и Сельдяная (Varfolomeeva, Naumov, 2013) (рис. 2).

1.6 Баренцево море

В Баренцевом море динамику поселений маком исследовали на модельном участке — литоральной отмели Дальний пляж губы Дальнезеленецкой. В работе использованы материалы экспедиции по мониторингу Дальнего пляжа губы Дальнезеленецкой с 2002 года, любезно предоставленные Е. А. Генельт-Яновским. Автор принимал участие в полевых сборах в 2006 – 2008 гг.

Материал был собран в июле-августе 2002 – 2008 гг. в пределах от верхнего горизонта песчаной литорали (+2,0 м) до +0,7 м над нулем глубин.

В 2002 году была заложена сетка из 8 станций (рис. ??). В пределах каждой станции отбирали 3 пирамиды рамок $1/245 + 1/30 \text{ м}^2$. Пробы площадью $1/245 \text{ м}^2$ промывали на сите с диаметром ячеек 0,5 мм, внешние пробы площадью $1/30 \text{ м}^2$ — на сите с диаметром ячеек 1 мм. Для проб площадью $1/245 \text{ м}^2$ проводили полную количественную разборку с последующей таксономической идентификацией особей и их подсчетом. В пробах площадью $1/30 \text{ м}^2$ учитывали крупные виды Polychaeta и всех Bivalvia. Также в районе каждой станции отбирали по 3 – 5 проб площадью $1/10 \text{ м}^2$, которые также промывали на сите с диаметром ячеек 1 мм, для учета двустворчатых моллюсков. У всех двустворчатых моллюсков измеряли длину раковины с точностью 0,1 мм. На каждой станции в 5 рамках площадью $1/4 \text{ м}^2$ проводился визуальный учет *Arenicola marina*.

В 2003 году съемка была повторена в полном объеме и введена 9 станция, на которой отбирали только пробы для учета моллюсков (рис. ??). В последующие

годы отбирали пробы на трех станциях из 8 (№1–3, рис. ??). В 2008 году отбирали пробы только для исследования двустворчатых моллюсков.

В качестве точки сравнения нами был выбран 1973 год (Streltsov _et _el _1974; Агарова [и др.], 1976), поскольку в тот год была проведена основная количественная съемка на Дальнем пляже.

1.7 Изучение линейного роста *Macoma balthica*

Кроме того, у моллюсков измеряли расстояние от вершины до каждой ростовой метки для последующей реконструкции линейного роста.

2 Характеристика района исследования

2.1 Географическое и физиономическое описание

2.1.1 Баренцево море

Северное Нагорное

Абрам-мыс Участок в районе Абрам-мыса находится в третьем колене Кольского залива, максимально удаленном от моря. Абрам-мыс — район города Мурманск, расположенный на противоположной стороне от основного городского массива, напротив порта. Исследованный участок литорали находился в 1,5 км к выходу из залива от причала, куда приходит пассажирский катер. Ширина литорали на данном участке составляет 45 м. Верхний горизонт литорали представлен каменисто-галичной россышью. В среднем горизонте литорали на поверхности илисто-песчаного грунта располагаются валуны, покрытые фукоидами (*Fucus vesiculosus*), которые формируют практически сплошной покров с отдельными «окнами» грунта (проективное покрытие фукоидов 90 %). При приближении к нижнему горизонту литорали количество валунов уменьшается, и проективное покрытие фукоидов составляет здесь не более 10 %.

Ретинское

Пала-губа Пала-губа представляет собой глубоко вдающуюся в берег губу длинным узким «горлом», за которым следует расширение, формирующее несколько губ второго порядка. В «горле» расположен остров Шалим, и, таким образом, губа соединяется с Кольским заливом узкими проливами. В основной части Пала-губы расположено несколько более мелких островков. Исследованный участок располагался в длинной узкой губе (бухта Дровяная), закрытой на выходе островом Зеленый. В кут губы впадает крупный ручей, формирующийся на литорали во время отлива оформленное русло, положение которого за два года наблюдений не изменилось. Ширина литорали на данном участке составляет 130 м. Верхний горизонт литорали представлен каменисто-валунной россышью, которая на границе со средним горизонтом становится более разреженной, и покрыта зарослями фукоидов (*Fucus vesiculosus*). Средний и нижний горизонты представлены двумя

илисто-песчаными пляжами, разделенными каменисто-валунной грядой на месте резкого локального увеличения угла уклона свала. На нижней литорали грунт более заилен, и на поверхности располагаются агрегации *Mytilus edulis* («мидиевые щетки»).

Печенга

Губа Гаврилово Гаврилово – наиболее западная губа из исследованных нами участков на Восточном Мурмане. Эта губа с достаточно широким входом, свободно открывающаяся в Баренцево море. Восточную ее часть несколько закрывает от прибоя мыс, формирующий «горло», несколько суженное относительно основной части. В восточной части кута губа формирует узкий отрог длиной около 200 м, по которому течет ручей, распадающийся в центральной части губы в среднем горизонте литорали на два рукава, и сливающиеся ниже обратно в единое русло. Ширина литорали в данной губе составляет 500 м (без учета отрога, дно которого полностью обнажается в отлив) Верхний горизонт литорали на данном участке представлен каменисто-галечной россыпью. Средний горизонт литорали представляет собой обширную илисто-песчаную отмель с отдельными камнями и валунами. В основном камни и валуны сконцентрированы вдоль русла ручья. Нижний горизонт литорали представлен песчаным пляжем.

Губа Ярнышная Губа Ярнышная представляет собой одну из крупнейших губ Восточного Мурмана, ее длина составляет около 5 км. Вход в губу свободно открыт в Баренцево море. Берега губы сильно изрезаны. В кут губы Ярнышной впадает два крупных ручья — Ярнышный и Бобровый. По мере продвижения в кут губы, скальная и каменистая литораль переходит в каменисто-песчаную и илисто-песчаную. Исследованный участок расположен в юго-восточной части кута губы в районе впадения ручья Ярнышный. На участке исследования средний горизонт литорали представлен илисто-песчаным пляжем с отдельными валунами, поросшими фукоидами (*Fucus vesiculosus*). В среднем и нижнем горизонте литорали вдоль русла ручья были остатки умершего плотного поселения *Mytilus edulis* («мидиевая банка»), поэтому в период исследования в данном биотопе грунт был черный с запахом сероводорода.

Губа Дальнезеленецкая Исследованный участок был расположен на литоральной отмели Дальний Пляж, поскольку именно он был в 1970х годах выбран как модель для описания литоральной фауны мягких грунтов на Баренцевом море. **Физико-географическое описание участка по литературным данным представлено в главе «литературный обзор».** На границе верхней литорали расположен валунно-галечный пляж, нижняя часть которого заросла фукоидами (*Fucus vesiculosus*). Ниже по литорали в юго-восточной части пляжа тянется узкая (около 10 – 15 м шириной) полоса крупного песка, в которой представители макробентоса практически отсутствуют. Средний горизонт литорали — это обширный илисто-песчаный пляж, в пределах которого визуально выделяется три зоны: с преобладанием пескожилов *Arenicola marina*, с преобладанием мелких полихет-трубкостроителей (в первую очередь, *Fabricia sabella*) и переходная зона между

этими сообществами. Нижняя литораль представлена каменисто-песчаным пляжем с зарослями бурых (*Fucus vesiculosus*, *Fucus serratus*) и красных (*Palmaria palmata*) водорослей на камнях.

Губа Шельпино Шельпино представляет собой большую губу с широким горлом, в котором расположен один крупный и несколько мелких островов. В юго-восточной части губа продолжается длинным (около 400 м) узким отрогом, полностью обнажающимся в отлив. Именно в этом отроге и происходил пробоотбор. По литорали отрога протекает небольшой ручей, не формирующий четкого русла. Летом вдоль ручья развиваются массовые скопления зеленой водоросли рода *Enteromorpha*. Верхняя и средняя литораль представляют собой песчаный пляж с отдельными камнями и валунами. В среднем горизонте на камнях появляются водоросли. Нижний горизонт литорали оккупирован плотным поселением мидий *Mytilus edulis* на грунте.

Губа Порчниха Порчниха — крупная губа, закрытая от моря островом Большой Олений. Кутовая часть разделена скальным мысом на две части. Одна из них направлена на юг, вторая на запад. Наши исследования проводились в западной части губы. В эту часть губы впадает полноводный ручей, имеющий на литорали оформленное русло. Верхний горизонт литорали представлен гравийной россыпью. Средний горизонт — илисто-песчаным пляжем с отдельными лежащими на поверхности камнями, поросшими бурыми водорослями *Fucus vesiculosus*. При этом в грунте также присутствует гравий и крупная галька, полностью погруженная в песок. Нижний горизонт литорали представлен плотным поселением *Fucus vesiculosus*.

Губа Ивановская Губа Ивановская с 2009 года является памятником природы областного значения. Это сама восточная из исследованных нами акваторий в Баренцевом море. Длина губы составляет около 20 км. Вход в губу закрывает остров Нокуев. В связи с закрытостью губы и ее размерами приливно-отливная волна распространяется в губе медленно и задержка приливов и отливов в куту губы относительно прилегающей морской акватории достигает нескольких часов. Губа разделена поперечными рядами на три части, называемых «ковшами». Исследования проводили во втором ковше на северном берегу. Исследованный участок представлял собой верхнюю сублитораль (глубина 0,8 м) с небольшим уклоном свала. Физиономически участок представлял собой илисто-песчаный «пляж» с отдельными камнями, лишенными растительности. Ниже исследованного участка начинался пояс взморника *Zostera sp.*

2.2 Характеристики грунта

2.2.1 Баренцево море

Анализ гранулометрического состава грунта позволяет косвенно оценивать интенсивность гидродинамики и, следовательно, условия питания моллюсков на исследованных участках. Кроме того, наличие доступного детрита можно оценивать

с помощью определения концентрации органических веществ в грунте. По соотношению частиц различного размера в грунте на всех участках преобладает (более 50 %) песчаная фракция (табл. 2).

Таблица 2: Соотношение основных включений в грунте на участках

Участок	гравий	песок	алевриты и пелиты
Абрам-мыс	1,13	52,41	44,16
Пала-губа	0	99,00	1,0
Гаврилово	0,04	98,41	0,74
Ярнышная	3,09	95,02	0,99
Дальнезеленецкая	0,31	98,27	0,82
Шельпино	30,10	67,62	1,60
Порчниха	25,63	74,78	1,68
Ивановская	17,22	70,50	11,09

Примечание: указана доля частиц, %

Гравий присутствует на всех участках, кроме Пала-губы. Доля гравия может достигать 30 %. Интересно, что участки со значительным (> 10%?) содержанием гравия — наиболее восточные из всех изученных. Доля илистых фракций обычно невелика, лишь на литорали Абрам-мыса и в сублиторали губы Ивановская она превышает 10 %. Из всех исследованных участков только Абрам-мыс представляет собой типичную илисто-песчаную отмель, поскольку доля песка и алевритов и пелитов практически одинаковая и близка к 50 %. Более детальное рассмотрение гранулометрического состава грунта показало, что по соотношению различных песков участки неоднородны (табл. 4).

Таблица 3: Гранулометрический состав грунта на исследованных участках в Баренцевом море

Участок	крупный и средний гравий > 10	мелкий гравий 10 – 5	очень мелкий гравий 5 – 3	очень крупный песок 3 – 1	крупный песок 1 – 0,5	средний песок 0,5 – 0,25	мелкий песок 0,25 – 0,1	алевриты и пелиты < 0,1
Абрам-мыс	0	0,77	0,35	2,84	6,82	6,74	36,01	44,16
Пала-губа	0	0	0	24,45	13,91	26,00	34,63	1,00
Гаврилово	0	0	0,04	4,58	23,80	58,42	11,61	0,74
Ярнышная	0,20	0,17	2,72	32,03	29,66	19,02	14,31	0,99
Дальнезеленецкая	0,08	0,22	7,81	36,20	38,26	16,00	0,82	
Шельпино	16,06	10,28	3,77	7,96	22,76	22,45	14,46	1,60
Порчниха	7,48	11,62	6,54	26,17	16,84	12,74	19,03	1,68
Ивановская	6,06	7,10	4,06	16,70	9,27	8,88	35,65	11,09

Примечание: указана доля частиц, %

Содержание органических веществ в грунте было невелико, и на всех участках не превышало 2 % (табл. ??).

Таблица 4: Содержание органических веществ в грунте на исследованных участках в Баренцевом море

участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальнее	Ильичин	Порчница	Ивановская
	1,58	0,12	0,50	0,65	0,39	0,82	0,70	1,38

Примечание: указано содержание органических веществ в грунте, %

3 Микрораспределение

3.1 Пала-губа

Описание микрораспределения макробентоса проводили при помощи метода пространственных автокорреляций с использованием индекса Морана (***) . На литорали Пала-губы достоверные пятна агрегации были обнаружены для *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule* и *Priapulus caudatus*.

M. balthica формирует скопления размером около 2 – 4 м (рис. 3). Наличие серии достоверно отрицательных значений индекса автокорреляции Морана для больших расстояний свидетельствует о наличии либо градиентного изменения численности, либо крупной агрегации с нечеткими краями. Наличие градиентного изменения обилия в направлении к руслу ручья было показано с использованием коэффициента корреляции Кендалла ($\tau = 0,55$; $p = 3,48 \times 10^{-6}$). Распределение макр по биомассе соответствует распределению по численности. Также корреляционный анализ Кендалла показал градиентное уменьшение биомассы в направлении от моря ($\tau = -0,4$; $p = 0,0005$).

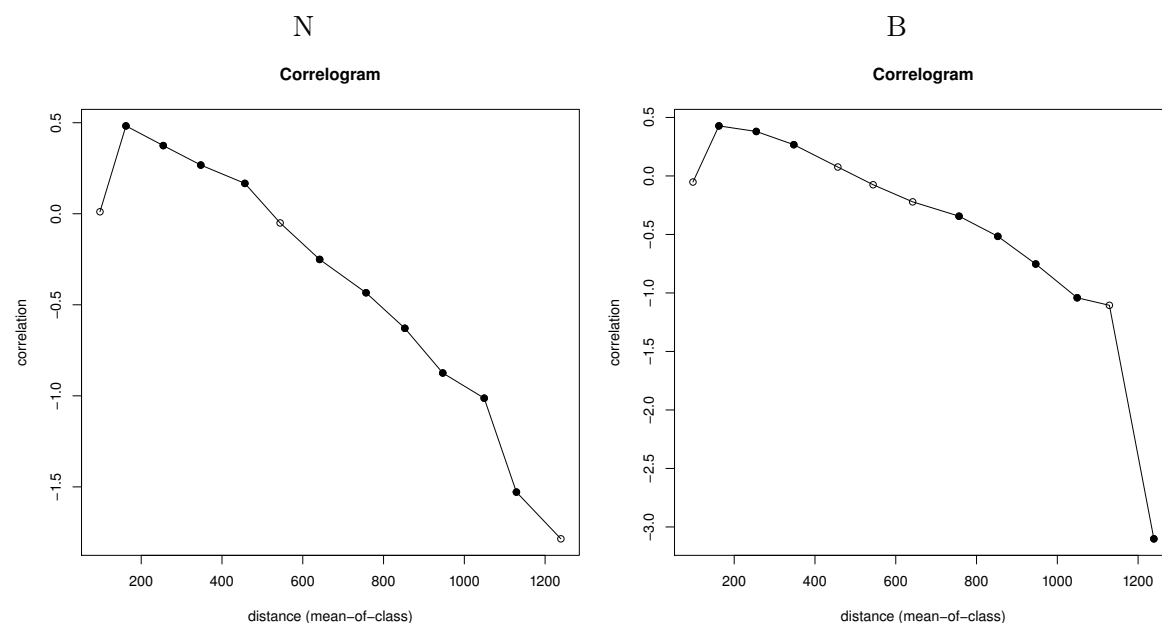


Рис. 3: Микрораспределение *Macoma balthica* на литорали Пала-губы

С *C. edule* непонятно что (рис. 4). По биомассе - агрегация около 4 м. А численность - при тех же 4 м - отрицательная автокорреляция. Я было решила что

это значит что они сидят по штучке на расстоянии 4м? но кажется это фигня. И такие же картинки для Макомы, Церастодермы и Гаммаруса в Дальнезеленецкой (рис. 5).

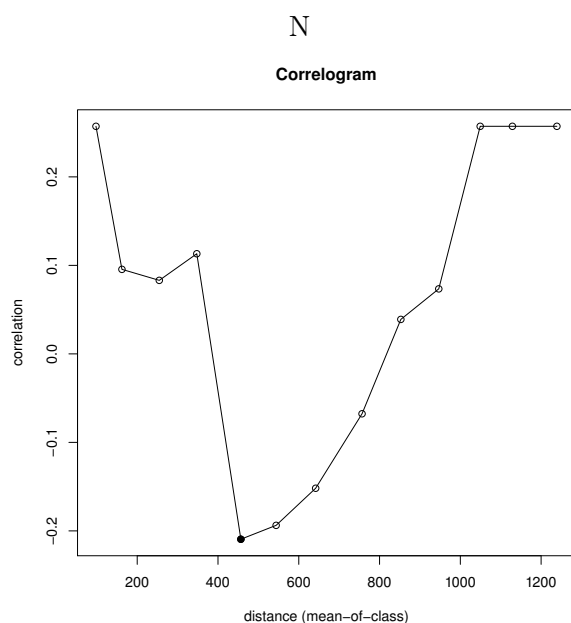


Рис. 4: Микрораспределение *Cerastoderma edule* на литорали Пала-губы

P. caudatus на литорали Пала-губы формирует агрегации размером 2 и 4 м (рис. 6). Наличие градиента численности, предполагаемого по значениям индекса Морана было подтверждено коэффициентом Кендалла ($\tau = -0,4; p = 0,001$) — градиент был направлен от ручья.

3.2 Дальнезеленецкая

По данным 2007 – 2008 годов на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкая достоверные пятка агрегации были обнаружены для следующих видов: *Mya arenaria* (2007, 2008 годы), *Mytilus edulis* (2008), *Pseudalibrotus littoralis* (2008).

Mya arenaria формирует устойчивые скопления размером 1,5 – 2,5 м (рис. 7). Кроме того, встречаются пятна размером около 9 метров.

Mytilus edulis формирует пятна агрегации размером около 10 м (рис. 8). Интересно, что для мидий коррелограммы, полученные по данным о численности и о биомассе, не совпадают. По данным о биомассе мидий, скопления данных моллюсков размером около 1 метра на литорали располагаются на расстоянии около 7 метров.

P. littoralis формирует скопления размером около 3 метров (рис. 9).

3.3 Ярнышная

В губе Ярнышная агрегированное распределение было отмечено только для *Mytilus edulis* (рис. 10), размер пятен составлял 1 – 5 метров. Наличие серии

достоверно отрицательных значений индекса автокорреляции Морана для больших расстояний свидетельствует о наличии либо градиентного изменения численности, либо крупной агрегации с нечеткими краями. Градиент в направлении к ручью был подтвержден в ходе корреляционного анализа методом Кендалла ($\tau = 0,49; p = 3,24 \times 10^{-5}$).

4 Численность *Macoma balthica*

4.1 Белое море

Данные по обилию маком в Кандалакшском заливе Белого моря получены для 10 участков, всего 140 пространственно-временных точек оценки. Средняя численность *M. balthica* была представлена в диапазоне от 10 (о. Горелый) до 8500 экз./м² (Западная Ряшкова салма) (табл. 5).

Таблица 5: Средняя численность *Macoma balthica* на различных участках Белого моря

Район	Участок	год	маре-ографи-ческий уровень	число повтор-ностей	площадь учета	N , экз./м ²	S_x	D , %
г. Чупа	б. Ключиха	2006	СГЛ	10	1/20	444	53,7	12
		2006	НГЛ	10	1/20	362	26,4	7
		2006	ВСЛ	10	1/20	1136	55,4	5
	Сухая салма	2006	СГЛ	10 и	2/20	1165	169,3	15
		2006	НГЛ	5	1/20	1132	82,6	7
		2006	НГЛ, пояс зостеры	5	1/20	992	174,4	18
	б. Лисья	2006	СГЛ	10	1/20	1346	209,8	16
		2006	НГЛ	10	1/20	2832	277,8	10
		2006	ВСЛ	10	1/20	1006	159,8	16
	пр. Подпахта	2006	СГЛ	10	1/20	688	145,2	21
		2006	НГЛ	10	1/20	372	57,9	16
Лувеньга	материковая лито-раль, Лувеньга	1992	верхний пляж	7	1/30	94	35,5	38
			пояс фукои-дов	5	1/30	114	55,6	49
			пояс зосте-ры	5	1/30	222	103,3	47
			нижний пляж	3	1/30	560	457,1	82
		1993	верхний пляж	4	1/30	413	127,5	31
			пояс фукои-дов	5	1/30	336	120,9	36
			пояс зосте-ры	6	1/30	405	80,0	20
			нижний пляж	5	1/30	354	77,3	22
		1994	верхний пляж	5	1/30	462	179,1	39
продолжение таблицы 5 на следующей странице								

продолжение таблицы 5								
Район	Участок	год	маре-ографи-ческий уровень	число повтор-ностей	площадь учета	N , экз./м ²	S_x	D , %
			пояс фукои-дов	6	1/30	745	220,6	30
			пояс зосте-ры	6	1/30	765	112,7	15
			нижний пляж	3	1/30	930	170,6	18
		1995	верхний пляж	4	1/30	908	222,3	24
			пояс фукои-дов	5	1/30	1134	269,7	24
			пояс зосте-ры	5	1/30	660	117,7	18
			нижний пляж	6	1/30	685	154,8	23
		1996	верхний пляж	4	1/30	698	257,0	37
			пояс фукои-дов	6	1/30	770	214,9	28
			пояс зосте-ры	4	1/30	645	71,9	11
			нижний пляж	6	1/30	870	68,8	8
		1997	верхний пляж	3	1/30	620	130,0	21
			пояс фукои-дов	6	1/30	720	265,6	37
			пояс зосте-ры	5	1/30	702	70,7	10
			нижний пляж	6	1/30	880	97,0	11
		1998	верхний пляж	4	1/30	2130	623,9	29
			пояс фукои-дов	6	1/30	2750	820,0	30
			пояс зосте-ры	5	1/30	2424	437,1	18
			нижний пляж	5	1/30	1182	239,0	20
		1999	верхний пляж	3	1/30	7240	5833,7	81
			пояс фукои-дов	6	1/30	3895	1354,6	35
			пояс зосте-ры	6	1/30	2405	498,8	21
			нижний пляж	5	1/30	2328	623,8	27
		2000	верхний пляж	2	1/30	2640	870,0	33
			пояс фукои-дов	4	1/30	2760	373,1	14
продолжение таблицы 5 на следующей странице								

продолжение таблицы 5									
Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число повтор- ностей	площадь N , экз./м ² учета	S_x	D , %		
			пояс зосте- ры	5	1/30	2562	721,0	28	
			нижний пляж	4	1/30	2018	394,3	20	
		2002	верхний пляж	3	1/30	1360	401,5	30	
			пояс фукои- дов	3	1/30	3250	337,8	10	
			пояс зосте- ры	4	1/30	2498	952,6	38	
			нижний пляж	2	1/30	810	240,0	30	
		2004	верхний пляж	3	1/30	2800	1066,6	38	
			пояс фукои- дов	4	1/30	3090	889,0	29	
			пояс зосте- ры	5	1/30	1818	302,6	17	
		о. Горелый	1992	ВГЛ	7	1/30	73	23,7	32
				СГЛ	5	1/30	108	9,7	9
				НГЛ	2	1/30	50	20,0	40
	ноль глубин			3	1/30	13	3,3	25	
	1993		ВГЛ	3	1/30	143	29,1	20	
			СГЛ	3	1/30	480	11,5	2	
			НГЛ	4	1/30	183	34,5	19	
			ноль глубин	3	1/30	97	43,7	45	
	2004		ВГЛ	3	1/30	2620	219,3	8	
			СГЛ	3	1/30	1700	208,8	12	
			НГЛ	3	1/30	1040	176,9	17	
			ноль глубин	3	1/30	1540	60,8	4	
	2006		ВГЛ	3	1/30	2200	353,4	16	
			СГЛ	3	1/30	1910	342,2	18	
			НГЛ	3	1/30	650	87,2	13	
			ноль глубин	3	1/30	760	160,9	21	
	2007		ВГЛ	3	1/30	1940	341,8	18	
			СГЛ	3	1/30	1990	449,8	23	
			НГЛ	3	1/30	540	195,2	36	
			ноль глубин	3	1/30	660	45,8	7	
	2008		ВГЛ	3	1/30	1100	98,5	9	
			СГЛ	3	1/30	2740	125,3	5	
			НГЛ	3	1/30	1030	404,5	39	
			ноль глубин	3	1/30	740	147,3	20	
	2011		ВГЛ	3	1/30	2000	926,0	46	
			СГЛ	3	1/30	1210	216,6	18	
			НГЛ	3	1/30	1590	199,7	13	
			ноль глубин	3	1/30	1100	208,8	19	
	Эстуарий р. Лувеньги		1992	НГЛ	6	1/30	55	14,8	27
			1993	НГЛ	6	1/30	202	31,3	16
			1994	НГЛ	3 и	3/30	777	129,9	17
продолжение таблицы 5 на следующей странице									

продолжение таблицы 5								
Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число повтор- ностей	площадь учета	N , экз./м ²	S_x	D , %
		1995	НГЛ	3 и	3/30	473	44,8	9
		1996	НГЛ	3 и	3/30	337	29,1	9
		1997	НГЛ	3 и	3/30	213	14,5	7
		1998	НГЛ	3 и	3/30	750	15,3	2
		1999	НГЛ	3 и	3/30	2073	633,3	31
		2000	НГЛ	3 и	3/30	1913	86,5	5
		2001	НГЛ	3 и	3/30	2607	139,6	5
		2002	НГЛ	3 и	3/30	1917	209,0	11
		2003	НГЛ	3 и	3/30	2220	235,4	11
		2004	НГЛ	3 и	3/30	3330	315,0	9
		2005	НГЛ	3 и	3/30	1623	161,8	10
		2006	НГЛ	3 и	3/30	993	131,3	13
		2007	НГЛ	9	1/30	2547	341,8	13
		2008	НГЛ	3 и	3/30	1683	343,5	20
		2009	НГЛ	3 и	3/30	1860	146,4	8
		2010	НГЛ	3 и	3/30	2057	231,5	11
		2011	НГЛ	9	1/30	1637	60,2	4
		2012	НГЛ	3 и	3/30	1170	23,1	2
Северный архипелаг	Западная Ряшко- ва салма	1994	СГЛ	2 и	3/30	450	100,0	22
		1995	СГЛ	2 и	3/30	490	10,0	2
		1996	СГЛ	2 и	3/30	260	130,0	50
		1997	СГЛ	2 и	3/30	220	90,0	41
		1998	СГЛ	2 и	3/30	755	185,0	25
		1999	СГЛ	2 и	3/30	8530	800,0	9
		2000	СГЛ	2 и	3/30	2910	440,0	15
		2001	СГЛ	2 и	3/30	2515	295,0	12
		2002	СГЛ	2 и	3/30	2690	570,0	21
		2003	СГЛ	2 и	3/30	1930	300,0	16
		2004	СГЛ	2 и	3/30	2355	55,0	2
		2005	СГЛ	2 и	3/30	1825	115,0	6
		2006	СГЛ	2 и	3/30	795	165,0	21
		2007	СГЛ	2 и	3/30	1055	185,0	18
		2008	СГЛ	2 и	3/30	1840	460,0	25
		2009	СГЛ	2 и	3/30	1745	65,0	4
		2010	СГЛ	2 и	3/30	1680	460,0	27
		2011	СГЛ	2 и	3/30	1455	535,0	37
	2012	СГЛ	2 и	3/30	910	340,0	37	
	Южная губа о. Ряшкова	2001	ноль глубин	9	1/30	1257	174,8	14
		2002	ноль глубин	16	1/30	1196	212,5	18
		2003	ноль глубин	15	1/30	1758	333,3	19
		2004	ноль глубин	13	1/30	1913	576,0	30
		2005	ноль глубин	15	1/30	860	178,0	21
		2006	ноль глубин	12	1/30	843	203,9	24
		2007	ноль глубин	15	1/30	1412	387,8	27
		2008	ноль глубин	10	1/30	1434	333,4	23
		2009	ноль глубин	15	1/30	1122	198,5	18
		2010	ноль глубин	15	1/30	682	106,5	16
		2011	ноль глубин	15	1/30	364	151,5	42
продолжение таблицы 5 на следующей странице								

продолжение таблицы 5								
Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число повтор- ностей	площадь учета	N , экз./м ²	S_x	D , %
	о. Ломнишный	2012	ноль глубин	15	1/30	142	39,1	28
		2007	ноль глубин	10	1/30	501	88,7	18
		2008	ноль глубин	5	1/30	1530	295,0	19
		2009	ноль глубин	10	1/30	813	241,1	30
		2010	ноль глубин	10	1/30	540	168,1	31
		2011	ноль глубин	10	1/30	378	118,4	31
		2012	ноль глубин	10	1/30	513	90,9	18

Примечания: градации мареографического уровня: ВГЛ — верхний горизонт литорали, СГЛ — средний горизонт литорали, НГЛ — нижний горизонт литорали, ВСЛ — верхняя сублитораль. N , экз./м² — средняя численность *M. balthica*. S_x — ошибка среднего. D , % — точность учета. В обозначении числа повторностей индекс "и" означает интегральную пробу, в этом случае в графе площадь учета указано сколько проб какой площади объединялись в одну.

Однако экстремально высокие численности — более 2800 экз./м² — встречаются единично, всего 8 наблюдений из 140 (рис. 11). Наиболее часто встречаются поселения со средней численностью 700 — 800 экз./м². Отдельные районы Кандалакшского залива Белого моря не отличались по средней численности маком (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 5,6$, $p = 0,2$). При сравнении средних обилий маком на разных участках в пределах одного горизонта не показало достоверных отличий (табл. 6). Сравнение средних численностей на разных горизонтах в пределах одно-

Таблица 6: Сравнение среднего обилия *M. balthica* в пределах одного мареографического уровня в Белом море

мареографи- ческий уровень	<i>Kruskal</i> <i>Wallis</i> χ^2	— <i>df</i>	<i>p</i>
СГЛ	2,7	5	0,7
НГЛ	5,8	4	0,2
ноль глубин	0,16	1	0,7
ВСЛ	1	1	0,3

Примечания: градации мареографического уровня: ВГЛ — верхний горизонт литорали, СГЛ — средний горизонт литорали, НГЛ — нижний горизонт литорали, ВСЛ — верхняя сублитораль

го участка показало различные результаты (табл. 7). Для участков в Сухой салме, проливе Подпахта, материковой литорали в Лувеньге варьирование численности между пробами перекрывало варьирование между горизонтами литорали. При этом для участков в бухтах Ключиха и Лисья и на о. Горелом Лувеньгских шхер было показано достоверное влияние мареографического уровня на обилие маком. Интересно отметить, что в бухте Ключиха численность маком на нижнем и среднем горизонтах литорали не отличается (403 (7) экз./м²), но в сублиторали она значительно выше (1136 (5) экз./м²). В бухте Лисья ситуация отличается, обилие маком на нижнем горизонте достоверно выше (2832 (10) экз./м²), чем в среднем и в сублиторали (1346 (16) и 1006 (16) экз./м², соответственно).

Таблица 7: Сравнение обилия *M. balthica* в поселениях на разном мареографическом уровне в Белом море

участок	<i>Kruskal</i> – <i>Wallis</i> χ^2	<i>df</i>	<i>p</i>	
Ключиха	19,7	2	$5,2 \times 10^{-05}$	***
Ключиха (только литораль)	1,1	1	0,31	
Сухая	0,0057	1	0,94	
Лисья	17,5	2	0,00016	***
Лисья (только литораль)	11,06	1	0,00088	***
Подпахта	2,3	1	0,13	
Горелый	10,2	3	0,01658	**
материк, Лувеньга	2,4	3	0,50	

Примечание: достоверность различий *** – $p < 0,001$; ** – $p < 0,05$; * – $p < 0,1$.

4.2 Баренцево море

В Баренцевом море данные по обилию маком были получены для 12 участков Мурманского побережья. Минимальная средняя численность составляла 30 экз./м² (г. Дальнезеленецкая), что сравнимо с показателями для Белого моря. Максимальная средняя численность была значительно меньше, чем беломорская — 3350 экз./м² (Абрам-мыс) (табл. 8).

Таблица 8: Средняя численность *Macoma balthica* на различных участках Баренцева моря

Район	Участок	год	мареографический уровень	число повторностей	площадь учета	N , экз./м ²	S_x	D , %
Западный Мурман	Ура-губа	2005	СГЛ	3	1/30	1267	288,8	23
	Печенга	2005	СГЛ	3	1/30	767	218,6	29
Кольский Залив	Северное Нагорное	2005	СГЛ	2	1/30	390	90,0	23
		2005	СГЛ	2	1/30	3350	520,0	16
	Абрам-мыс	2008	СГЛ	5	1/20	540	208,5	39
			НГЛ	5	1/20	1804	78,6	4
	Ретинское	2005	СГЛ	2	1/30	660	300,0	45
	Пала-губа	2007	СГЛ	16	1/30	936	76,4	8
		2007 осень	НГЛ	36	1/30	790	61,7	8
		2008 зима	НГЛ	11	1/20	864	154,4	18
		2008	НГЛ	10	1/30	1644	192,5	12
Восточный Мурман	Гаврилово	2008	СГЛ	5	1/30	138	20,3	15
		2008	НГЛ	5	1/30	24	11,2	47
	Ярнышная	2007	СГЛ	36	1/30	70	9,6	14
		2008	ВГЛ	5	1/30	414	47,8	12

продолжение таблицы 8 на следующей странице

продолжение таблицы 8								
Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число повтор- ностей	площадь учета	N , экз./м ²	S_x	D , %
	Дальнезеленецкая		НГЛ	5	1/30	387	109,1	28
		2002	СГЛ	43	1/30	52	7,0	13
		2003	СГЛ	48	1/30	34	6,6	20
		2004	СГЛ	44	1/30	32	5,3	16
		2005	СГЛ	30	1/30	30	4,5	15
		2006	СГЛ	28	1/30	39	6,0	16
		2007	СГЛ	33	1/30	72	6,6	9
		2008	СГЛ	72	1/30	72	5,5	8
			ВГЛ	10	1/30	30	8,9	30
			НГЛ	5	1/30	42	7,3	17
	Шельпино	2008	СГЛ	5	1/30	54	11,2	21
			ВГЛ	5	1/30	36	17,5	49
	Порчниха	2007	СГЛ	32	1/30	87	10,8	12
		2008	СГЛ	5	1/30	60	13,4	22
	Ивановская	2008	ВСЛ	5	1/20	1208	72,8	6

Примечания: градации мареографического уровня: ВГЛ — верхний горизонт литорали, СГЛ — средний горизонт литорали, НГЛ — нижний горизонт литорали, ВСЛ — верхняя сублитораль. N , экз./м² — средняя численность *M. balthica*. S_x — ошибка среднего. D , % — точность учета. В обозначении числа повторностей индекс "и" означает интегральную пробу, в этом случае в графе площадь учета указано сколько проб какой площади объединялись в одну.

Среди исследованных, наиболее часто встречались поселения со средним обилием менее 100 экз./м² (рис. 12).

Важно отметить, что для Мурманского побережья Баренцева моря показаны различия между отдельными районами: Западным, Восточным Мурманом и Кольским заливом (?? Гурьянова и ко?). Это подтверждается нашими данными (рис. 12) по размаху варьирования среднего обилия в пределах районов (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 17,6$, $p = 0,00015$). На литорали Восточного Мурмана численность *M. balthica* в основном не превышала 100 экз./м². Единственное исключение — литораль губы Ярнышная, где численность маком достигала 410 (12) экз./м². Между тем, на единственном участке, где были учеты в сублиторали, в губе Ивановской, численность на порядок выше, чем ее значения на литорали Восточного мурмана, и составляет 1200 экз./м². В Кольском заливе минимальные значения обилия были отмечены на литорали в районе Северного Нагорного (390 (23) экз./м²). Максимальных значений численности как для региона, так и для всей исследованной части Мурманского побережья, достигали поселения маком на учатске в районе Абрам-мысса (3350 (16) экз./м²). На Западном Мурмане обилие флуктуировало вокруг 1000 экз./м².

При сравнении численности маком на различных мареографических уровнях различия между горизонтами литорали были показаны для губ Гаврилово и Ярнышная (табл. 9). В Гаврилово средняя численность *M. balthica* в среднем горизонте литорали превышала аналогичные значения для нижнего горизонта на порядок (138 (15) и 24 (47) экз./м², соответственно). В губе Ярнышная численность маком в верхнем и нижнем горизонтах не различалась (414 (12) и 360 (43) экз./м², соответственно), в то время как в среднем горизонте литорали она была значительно ниже (70 (14) экз./м²).

Таблица 9: Сравнение обилия *Macoma balthica* в поселениях на разном мареографическом уровне в Баренцевом море

участок	<i>Kruskal</i> – <i>Wallis</i> χ^2	<i>df</i>	<i>p</i>	
Абрам-мыс	1,5	1	0,224	
Пала-губа	0,4	1	0,54	
Гаврилово	6,9	1	0,0084	***
Ярнышная	19,4	2	$6,09 \times 10^{-5}$	***
Дальнезеленецкая	1,6	2	0,45	
Шельпино	0,7	1	0,39	

Примечание: достоверность различий *** — $p < 0,001$; ** — $p < 0,05$; * — $p < 0,1$.

4.3 Влияние состава грунта на численность *Macoma balthica*

Нет сомнений, что основной параметр, определяющий обилие маком — это доступные пищевые ресурсы. Косвенным показателем наличия пищевых ресурсов служит гранулометрический состав грунта и общее содержание органических веществ. Поэтому по полученным для участков на Баренцевом море данным мы провели корреляционный анализ связи среднего обилия маком на участке с характеристиками грунта. В результате оказалось, что соотношение песчаных фракций различного размера влияет на обилие *M. balthica* (табл. 10). При этом наблюдает-

Таблица 10: Сравнение обилия *Macoma balthica* в поселениях на разном мареографическом уровне в Баренцевом море

фракция	R_s	$p - value$	
> 10 мм	−0,2	0,36	
10 – 5 мм	−0,01	0,98	
5 – 3 мм	0,07	0,87	
3 – 1 мм	0,12	0,78	
1 – 0,5 мм	−0,74	0,04	**
0,5 – 0,25 мм	−0,67	0,07	*
0,25 – 0,1 мм	0,71	0,04	**
< 0,1 мм	0,6	0,12	
доля органических веществ	0,36	0,38	

Примечание: R_s — корреляция Спирмена.

достоверность различий *** — $p < 0,001$; ** — $p < 0,05$; * — $p < 0,1$.

ся достоверная отрицательная корреляция численности маком с долей крупного песка и положительная — с долей мелкого.

участки	различия сред- них	p-value	достоверность различий
о. Горелый — эс- туарий р. Лу- веньги	0,053	0,2	
о. Горелый — Западная Ряш- кова салма	0,11	0,005	**
эстуарий р. Лу- веньги — Запад- ная Ряшкова салма	0,17	0.00002	***

Примечание: достоверность различий *** — $p < 0,001$; ** — $p < 0,05$; * — $p < 0,1$.

Таблица 11: Результаты множественного сравнения длины годовалых *Macoma balthica* на различных участках методом Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference').

5 Размер моллюсков *M. balthica* в возрасте 1 года

При изучении динамики поселений бентосных организмов с планктонной личинкой важную роль играет пополнение поселений молодью. Оседание *M. balthica* в Белом море происходит с июля по сентябрь (здесь бы ссылку видимо на Максимовича и м.б. на Семенову?), поэтому данные, собранные в июле, не описывают величину оседания в текущем году. Однако мы можем оценить пополнение предыдущего года по обилию особей возрастом 1+. Для Северного моря показано, что в пополнении поселений молодью выживаемость спата в первую зиму не менее важна, чем непосредственно количество осевших особей ((здесь бы ссылку не помню на кого. На Букму? вроде в Белом про это есть - Максимовича-Герасимову. 2004 - БиНИИ? или 2012 - Hydrobiology), поэтому, на наш взгляд, с точки зрения существования поселения оценка пополнения поселения как численности особей, переживших первую зиму, более информативна.

Поскольку в мониторинговых исследованиях в вершине Кандалакшского залива фиксировалась только длина раковины без определения возраста, то в 2012 — 2013 году были проведены измерения длин колец зимней остановки роста у особей длиной менее 3 мм (рис. 13, А). Данные получены для участков на о. Горелый, в эстуарии р. Лувеньги и в Западной Ряшковой салме. Распределение измеренных особей по возрастам представлено на рис. 13, В.

Особь возрастом 1+ с различных горизонтов литорали острова Горелый не различаются по размеру ($Kruskal - Wallis \chi^2 = 3,12, p = 0,37$), поэтому в дальнейшем мы рассматриваем их как одну выборку (рис. 14).

По результатам теста Краскел-Уоллиса годовалые моллюски с разных участков различались по длине ($Kruskal - Wallis \chi^2 = 17,6, p = 0,00015$) (15, поэтому было проведено попарное сравнение участков (табл. 11). Размер годовалых особей не различался на участках, расположенных в районе Лувеньгских шхер (о. Горелый и эстуарий р. Лувеньги), и отличался от особей из Западной Ряшковой салмы.

возраст	0+	1+	2+
о. Горелый	$1,0 \pm 0,001$	$1,4 \pm 0,002$	$2,2 \pm 0,008$
эстуарий р. Лувеньги	$1,0 \pm 0,004$	$1,4 \pm 0,002$	$2,2 \pm 0,02$
Западная Ряшкова салма	$1,1 \pm 0,04$	$1,5 \pm 0,003$	$2,3 \pm 0,02$

Примечание: В ячейках указано среднее арифметическое с ошибкой.

Таблица 12: Средний размер *Macoma balthica* в возрасте до 2 лет на различных участках.

Для определения границ размерно-возрастных классов *Macoma balthica* возрастом 0+, 1+ и 2+ были рассчитаны средние размеры особей каждого возраста (табл. 12). Пограничный размер между двумя когортами рассчитывали как середину между средними размерами особей в когорте. Таким образом, в дальнейшем для участков, расположенных в акватории Лувеньгских шхер, маком длиной менее 1,2 мм рассматривали как спат, а длиной от 1,2 до 1,8 мм — как особей возрастом 1+. Для участков на о. Ряшков пограничные значения составили 1,3 и 1,9, мм соответственно. Для участка на о. Ломнишном мы использовали данные, полученные для о. Ряшкова.

6 Динамика обилия *M. balthica*.

6.1 Эстуарий реки Лувеньги.

На литорали в эстуарии р. Лувеньги средняя плотность поселений маком за период с 1992 по 2012 год колебалась от 55 (26,8) в 1992 до 9200 (39,8) экз./м² в 1998 году (рис. 16). При этом столь высокая численность в 1998 году была связана с особями длиной менее 1 мм (рис. 17) — средняя численность моллюсков крупнее 1 мм составляла всего 750 (2,03) экз./м².

Для анализа динамики обилия, на наш взгляд, более информативно рассматривать численность без учета вновь осевших особей. **ОБЪЯСНЯТЬ ПРО ПОПОЛНЕНИЕ ПОСЕЛЕНИЯ ТУТ ИЛИ ГДЕ?** Поскольку материал собирали в конце июля — начале августа, то мы считаем спатом всех особей длиной менее 1 мм. **сюда бы ссылку на размер спата в белом? Зубаха, Полоскин, Гольцев? Флячинская?** В этом случае можно говорить по крайней мере о двух периодах: с 1992 по 1998 год — период относительно низкой численности (менее 800 экз./м²) моллюсков, и с 1999 по 2012 год — относительно высокой (более 1000 экз./м²) (достоверные различия по критерию Манна-Уитни, $W = 6, p - value = 4,5 \times 10^{-13}$) (рис. 17).

В период с 1992 по 1998 год численность *M. balthica* достоверно изменялась ($Kruskal - Wallis \chi^2 = 24,1, p - value = 0,00049$). Результаты попарного сравнения представлены в таблице 13.

Численность моллюсков в эстуарии р. Лувеньги в 1992 – 1993 годах оставалась стабильной ($\bar{N} = 128 (21,5)$ экз./м²), затем произошло ее увеличение в 1994 году, после чего снова произошло некоторое ее снижение и в 1995 – 1997 годах она стабилизировалась на более высоком уровне ($\bar{N} = 341 (9,3)$ экз./м²) по сравнению с 1992 – 93 гг. В 1998 году вновь происходит увеличение численности *M. balthica* до уровня 1994 года (около 750 – 800 экз./м²), после чего в 1999 году средняя числен-

годы	различия сред- них	p-value	достоверность различий
1993 – 1992	147	0,11	
1994 – 1993	575	$2,47 \times 10^{-7}$	***
1995 – 1994	–303	0,0069	**
1996 – 1995	–137	0,51	
1997 – 1996	–123	0,62	
1998 – 1997	537	$6,73 \times 10^{-6}$	***

Примечание: достоверность различий *** – $p < 0,001$; ** – $p < 0,05$; * – $p < 0,1$.

Таблица 13: Результаты множественного сравнения средних численностей *Macoma balthica* методом Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference') в эстуарии реки Лувеньги в 1992 – 1998 годах.

годы	различия сред- них	p-value	достоверность различий
2005 – 2004	–1707	0,09	*
2006 – 2005	–630	0,78	
2007 – 2006	1553	0,05	**

Примечание: достоверность различий *** – $p < 0,001$; ** – $p < 0,05$; * – $p < 0,1$.

Таблица 14: Результаты множественного сравнения средних численностей *Macoma balthica* методом Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference') в эстуарии реки Лувеньги в 2004 – 2007 годах.

ность возросла ещё в три раза. С 1999 по 2003 год численность оставалась относительно стабильной ($Kruskal - Wallis \chi^2 = 5,0, p - value = 0,28$) и в среднем составляла 2146 (5,5) экз./м². В 2004 году обилие маком увеличилось в полтора раза и достигло максимума для данного участка за весь период наблюдений. С 2004 по 2006 год численность моллюсков последовательно снижалась (табл. 14). В 2006 году она достигла локального минимума и составляла 993 (13,2) экз./м². В 2007 году произошло достоверное увеличение численности *Macoma balthica* (табл. 14). К 2008 году численность моллюсков снова снижается, после чего до 2012 года были отмечены недостоверные флуктуации ($Kruskal - Wallis \chi^2 = 6,8429, p - value = 0,14$).

6.2 Илистая губа острова Горелый.

посчитать и вписать относительные ошибки На данном участке рассматривали отдельно 4 зоны, различающиеся по осушке и биотическим условиям. Максимальная численность маком на всех горизонтах литорали была отмечена в 1998 году (рис. 16). Более чем на 75% такая высокая численность была связана с обилием особей длиной менее 1 мм. Максимальная численность моллюсков наблюдалась на границе среднего и нижнего горизонта в зарослях фукоидов, здесь она составляла более 44 тысяч экз./м².

При исключении из анализа особей размером менее 1 мм, численность особей *M. balthica* стала максимальной в 1999 году для всех горизонтов, кроме среднего, на котором максимальная численность отмечена в 2000 году (рис. 17). Самая низ-

горизонт литорали	<i>Kruskal – Wallis</i> χ^2	<i>p – value</i>	\bar{N} (<i>D</i>)
верхний	0,91	0,92	1972 (11,4)
средний	1,37	0,85	1910 (9,0)
пояс фукоидов	2,13	0,71	970 (13,7)
нижний	3,45	0,49	960 (10,6)

Примечание: *Kruskal-Wallis* χ^2 — значения критерия Краскелл-Уоллиса; \bar{N} — средняя численность *M. balthica*, экз./м²; *D* — относительная ошибка средней, %.

Таблица 15: Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на литорали о. Горелый по данным 2004, 2006 – 2008 и 2011 годов.

зона	<i>Kruskal – Wallis</i> χ^2	<i>p – value</i>	\bar{N} (<i>D</i>)
верхний пляж	3,57	0,61	477 (16,6)
пояс фукоидов	12,8	0,02	
пояс zostеры	2,13	0,71	970 (13,7)
нижний пляж	3,45	0,49	960 (10,6)

Примечание: *Kruskal-Wallis* χ^2 — значения критерия Краскелл-Уоллиса; \bar{N} — средняя численность *M. balthica*, экз./м²; *D* — относительная ошибка средней, %.

Таблица 16: Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на материковой литорали в районе поселка Лувеньга с 1992 по 1998 год.

кая численность за весь период исследований была отмечена в начале интервала наблюдений (1992 – 1993 года) — менее 100 экз./м². С 1994 по 1996 год происходило некоторое увеличение численности маком, однако она на всех горизонтах не превышала 500 экз./м². В 1997 году произошло локальное снижение численности, и с 1998 года происходил ее рост. В 1999 году численность маком составляла 900, 2000 и 1050 экз./м² на среднем горизонте, в поясе фукоидов и у нуля глубин, соответственно. В 2000 году на верхнем горизонте литорали численность особей достигла максимума за весь период наблюдений и составила 1500 экз./м², в то время как на остальных горизонтах литорали произошло снижение численности. В дальнейшем были отмечены менее значительные колебания, и, как показывают данные в 2004, 2006 – 2008 и 2011 годах (когда на станциях брали индивидуальные пробы, а не интегрированные) эти колебания недостоверны (табл. 15).

6.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга

На материковой литорали в районе поселка Лувеньга отдельно рассматривали динамику поселений *M. balthica* в четырех зонах, отличающихся по осушке и биотическим условиям. За весь период наблюдений максимальные флуктуации численности маком были отмечены для зоны верхнего пляжа: от 94 (38 %) экз./м² в 1992 до 16365 (53 %) экз./м² в 1998 году (16). Доля спата в большинстве выборок составляет менее 20 %, исключение составляет зона верхнего пляжа в 1998, где доля спата была 87 %. В дальнейшем мы рассматриваем динамику обилия без учета спата (рис. 17).

В начале периода наблюдения численность на всех трех участках не превышала 1000 экз./м² и колебания носили случайный характер (табл. 16).

годы наблюдения	<i>Kruskal – Wallis</i> χ^2	<i>p – value</i>	\bar{N} (<i>D</i>)
1994 – 1998	7,2	0,12	435 (17,2)
2000 – 2006	9,8	0,13	2146 (9,5)
2007 – 2012	4,9	0,43	1448 (10,8)

Примечание: *Kruskal-Wallis* χ^2 – значения критерия Краскелл-Уоллиса; \bar{N} – средняя численность *M. balthica*, экз./м²; *D* – относительная ошибка средних, %.

Таблица 17: Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на литорали Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова в разные годы.

6.4 Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова.

На данном участке литорали средняя плотность поселений *M. balthica* за период с 1994 по 2012 год колебалась от 220 (40,9) экз./м² в 1997 до 9285 (16,4) экз./м² в 1999 году (рис. 16). При исключение из рассмотрения особей длиной менее 1 мм минимальная средняя численность не изменилась, а максимальная в 1999 составила 8530 (9,4) экз./м² (рис. 17). Однако столь высокая численность не сохранилась дольше одного года, и в период с 2000 по 2012 колебалась в пределах 1–2,5 тысяч экз./м², в среднем составляя 1823 (8,0) экз./м². Тем не менее, после 1999 года средняя численность маком достоверно больше ($W = 4,5, p\text{-value} = 1,007 \times 10^{-5}$), чем до — 2145 (4,5) и 435 (17,2), соответственно.

Минимальная численность в период после 2000 года была отмечена в 2006 году и составляла 795 (20,8) экз./м². Периоды с 2000 по 2006 и с 2007 по 2012 годы достоверно различаются ($W = 131,5, p\text{-value} = 0,016$) по средней численности маком (2146 (9,5) и 1448 (10,8), соответственно).

Внутри каждого периода времени численность *M. balthica* не различается достоверно от года к году (табл. 17).

6.5 Южная губа острова Ряшкова

Поскольку на литорали Южной губы о. Ряшкова использовали для промывки сито с диаметром ячеей 1 мм, то доля моллюсков размером менее 1 мм не превышала 1,2 % и их исключение из анализа не изменило общей картины. На данном участке с 2001 по 2010 год численность *Macoma balthica* была относительно стабильна, все флуктуации были недостоверны (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 12,07, p\text{-value} = 0,21$). Средняя численность за данный период составила 1239 (7,9) экз./м². Однако намечается некоторая тенденция к увеличению численности в 2003 – 2004 и 2007 – 2008 году. После 2008 года численность постепенно снижается и в 2012 году она составила 142 (27,5) экз./м².

6.6 Остров Ломнишный

На литорали о. Ломнишный для промывки также использовали сито с диаметром ячеей 1 мм, моллюски длиной менее 1 мм в пробах отсутствовали. На данном участке численность маком оставалась относительно стабильной в течении всего периода исследований (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 9,9, p\text{-value} = 0,077$) и в среднем

составляла 638 (12) экз./м². Некоторое увеличение численности было отмечено в 2008 году (численность составляла 1530 (19) экз./м²).

6.7 Анализ динамики численности *Macoma balthica* в Канда-лакшском заливе Белого моря

При изучении динамики численности можно анализировать несколько компонентов. Первый компонент — наличие или отсутствие тренда как направленного изменения численности. При убирании тренда остается компонент динамики, для которого двумя крайними случаями будет: стабильная численность, которая поддерживается за счет плотностнозависимых процессов как систем обраной связи и неконтролируемый рост численности популяции по экспоненте.

Мы проанализировали динамику численности *M. balthica* на каждом участке на наличие тренда при помощи теста Мантеля (табл. 18).

Таблица 18: Выявление трендов в динамике численности *Macoma balthica* на различных участках Белого моря.

Участок	<i>Mantel</i>	<i>p</i>	наличие тренда
Эстуарий р. Лувеньга	0,3168	0,003	есть
о. Горелый	0,0269	0,368	нет
материковая литораль (Лувеньга)	0,6103	0,001	есть
Южная губа о. Ряш-ков	0,3687	0,015	есть
Западная Рясков-салма	0,0108	0,404	нет
Ломнишный	-0,0999	0,47	нет
г. Медвежья	0,0154	0,385	нет
г. Сельдяная	0,2524	0,003	есть

Было показано наличие тренда на 4 участках: эстуарий р. Лувеньга, материковая литораль в районе пос. Лувеньга, Южная губа о. Рясков, г. Сельдяная. Для удаления тренда из исходных значений были вычтены предсказанные значения из регрессионной модели $N = a + b * T$, где N — численность, экз./м², T — годы. По детрендрованному ряду были рассчитаны частные автокорреляции (*PRCF* - partial rate correlation function). Коррелограммы представлены на рисунке 18.

Для большинства временных рядов значение максимального значения достигает *PRCF* с лагом 1, что характерно для динамики в отсутствие тренда. Достоверность частных автокорреляций оценивалась пермутационным методом. Для участков в Южной губе о. Рясков и на материковой литорали в Лувеньге были показаны достоверные значения *PRCF*[2], причем в Южной губе *PRCF*[2] > *PRCF*[1]. Это показывает наличие в поселении плотностнозависимых процессов второго порядка. Предположительно, это может быть воздействие хищников. Мы надеемся проверить эту гипотезу в ходе дальнейших наблюдений. Биологическая интерпре-

тация *PRCF* с большим лагом на настоящий момент представляется нам сомнительной.

6.8 Синхронность динамики численности *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря

Для изучения синхронности колебаний численности маком мы использовали тест Мантеля. Для включения большего количества рядов в анализ, он был проведен по двум наборам данных. Первый набор данных включал участки, где при отборе проб промывка была на сите с диаметром ячеек 0,5 мм. Сюда вошли участки в эстуарии р. Лувеньги, на материковой литорали в районе Лувеньги, на о. Горелый, в Западной Ряшковой салме и в губах Медвежья и Сельдяная. Результаты корреляционного анализа представлены в таблице 19. Три участка в рай-

Таблица 19: Синхронность динамики численности *Macoma balthica*.

<i>Mantelr \ p_{perm}</i>	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]
[1] эстуарий р. Лувеньги		0,002	0,989	0,009	0,001	0,264	0,018	0,441
[2] о. Горелый	0,929		0,393	0,014	0,001	0,388	0,992	0,089
[3] о. Ломниш- ный	-0,439	-0,067		0,208	NA	0,79	0,082	0,399
[4] г. Медвежья	0,821	0,86	-0,028		0,001	0,184	0,932	0,441
[5] материко- вая литораль (Лувеньга)	0,781	0,784	NA	0,704		0,044	NA	0,123
[6] г. Сельдяная	0,089	-0,009	-0,303	0,087	0,364		0,763	0,818
[7] Южная губа о. Ряшкова	0,427	-0,309	0,333	-0,213	NA	-0,127		0,585
[7] Западная Ряшкова салма	-0,045	0,057	0	-0,05	0,284	-0,141	-0,038	

Примечание: Нижняя половина таблицы — значение теста Мантеля, верхняя половина — уровень значимости, определенный пермутационным методом.

Желтым выделены значения с уровнем значимости $< 0,1$.

NA — ряды не пересекаются во времени.

оне Лувеньгских шхер (эстуарий р. Лувеньги, о. Горелый, материковая литораль) демонстрировали синхронную динамику поселений. С данными участками была синхронна динамика поселения маком в г. Медвежья. Низкая, хотя и достоверная корреляция была показана между динамикой на материковой литорали в районе Лувеньги и в г. Сельдяной (0,36) и между эстуарием р. Лувеньги и Южной губой о. Ряшкова (0,43).

Второй набор данных включал участки, где при отборе проб промывку проводили на сите с диаметром ячеек 1 мм. Также сюда вошли те участки из предыдущего набора данных, где была известна размерная структура моллюсков — из общей численности были вычтены особи длиной менее 1 мм для возможности сравнения. Всего в данный анализ вошло 8 рядов данных: эстуарий

р. Лувеньги, материковая литораль в районе Лувеньги, о. Горелый, Западная Ряшкова салма, Южная губа о. Ряшкова, о. Ломнишний, б. Ключиха и Сухая салма (табл. 20). Интересно отметить, что при редукции данных до численности осо-

Таблица 20: Синхронность динамики численности *Macoma balthica*.

<i>Mantelr</i> \ p_{perm}	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]
[1] эстуарий р. Лувеньги		0,082	0,646	0,995	0,029	0,482	0,013	0,19
[2] о. Горелый	0,176		0,067	0,73	0,001	0,261	0,986	0,001
[3] б. Ключиха	-0,046	0,52		0,673	0,034	0,213	0,062	0,065
[4] о. Ломнишний	-0,451	-0,181	-0,22		NA	1	0,088	0,341
[5] материковая литораль (Лувеньга)	0,32	0,862	0,577	NA		0,117	NA	0,006
[6] Сухая салма	-0,019	0,067	0,085	-1	0,443		0,688	0,314
[7] Южная губа о. Ряшкова	0,419	-0,332	0,434	0,333	NA	-0,243		0,605
[8] Западная Ряшкова салма	0,114	0,86	0,72	0,093	0,755	0,088	-0,048	

Примечание: Нижняя половина таблицы — значение теста Мантеля, верхняя половина — уровень значимости, определенный пермутационным методом.

Желтым выделены значения с уровнем значимости $< 0,05$.

NA — ряды не пересекаются во времени.

бей длиной более 1 мм картина меняется. Без изменения остается синхронность динамик поселений маком на материковой литорали в Лувеньге с о. Горелый и эстуарием р. Лувеньги. Также сохраняется синхронность динамик численности в поселениях в эстуарии р. Лувеньга и Южной губе о. Ряшкова. В то же время поселение в Западной Ряшковой салме, который в предыдущем анализе показывало асинхронность по сравнению с остальными участками, в данном случае демонстрирует синхронность с поселениями на о. Горелый и материковой литорали в Лувеньге. Также показана синхронность динамик поселений на материковой литорали в Лувеньге и в бухте Ключиха.

Мы использовали значение теста Мантеля как меру сходства рядов данных для тестирования гипотезы, что на более близкорасположенных участках динамика численности *Macoma balthica* более сходна. Для этого по координатам участков была рассчитана матрица расстояний между участками (табл. 21).

Для обоих наборов данных тест Мантеля показал отсутствие зависимости сходства динамики численности маком от расстояния ($Mantelr = -0,058(p_{perm} = 0,746)$ и $Mantelr = -0,105(p_{perm} = 0,638)$ для первого и второго набора данных, соответственно).

Таблица 21: Расстояние между исследованными участками литорали.

	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]	[9]	[10]
[1] материковая литораль (Лувеньга)	0,0									
[2] о. Горелый	1,5	0,0								
[3] эстуарий р. Лувеньги	1,0	1,0	0,0							
[4] Южная губа о. Ряшкова	11,7	10,7	11,7	0,0						
[5] о. Ломнишный	13,5	12,9	13,8	3,7	0,0					
[6] Западная Ряшкова салма	11,9	10,8	11,8	1,7	5,3	0,0				
[7] г. Сельдяная	93,6	94,0	94,5	87,8	84,1	89,3	0,0			
[8] г. Медвежья	91,9	92,4	92,8	86,1	82,4	87,6	1,7	0,0		
[9] Сухая салма	97,1	97,5	97,9	91,2	87,6	92,7	3,5	5,1	0,0	
[10] б. Ключиха	100,1	100,6	101,0	94,8	91,1	96,3	8,1	9,7	5,8	0,0

Примечание: Расстояние дано в километрах.

годы сравнения	W	$p - value$	достоверность различий
1973 – 2002	31,5	0,08	*
1973 – 2003	80,5	0,86	
1973 – 2004 : 2006	214	0,44	
1973 – 2007 : 2008	22 0,0048	**	

Примечание: W - значение критерия Вилкоксона, достоверность различий *** — $p < 0,001$; ** — $p < 0,05$; * — $p < 0,1$.

Таблица 22: Сравнение численности *Macoma balthica* на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкой в 1973 году и 2002 – 2008.

6.9 Дальний пляж губы Дальнезеленецкая

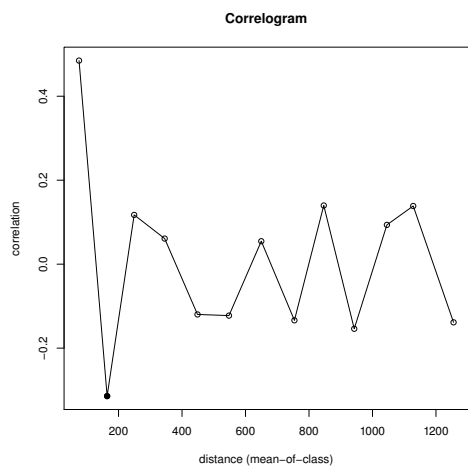
На данном участке использовали для промывки сито с диаметром ячеей 1 мм и особи длиной менее 1 мм в пробах отмечены не были. В течении всего периода времени плотность поселения *Macoma balthica* не превышала 100 экз./м² (19). В 2003 году произошло уменьшение обилия маком (с 52 (13) до 34 (20) экз./м², критерий Манна-Уитни $W = 854, p - value = 0,001$), после чего численность в 2003 – 2006 оставалась относительно стабильной (в среднем 33 (0,8) экз./м², критерий Краскела-Уоллиса $Kruskal - Wallis \chi^2 = 4,03, p = 0,26$). В 2007 году численность еще увеличилась относительно предыдущего периода ($W = 1155, p - value = 8,7 \times 10^{-8}$) и оставалась стабильной к 2008 году ($W = 516,5, p - value = 0,76$) при этом достигла уровня, максимального для всего периода (72 (0,9) экз./м²).

В качестве точки сравнения использовали количественные данные из статьи ?? (19). Плотность поселения *Macoma balthica* на Дальнем пляже в 1973 году была сравнима с таковой в 2002 – 2006 годах (22).

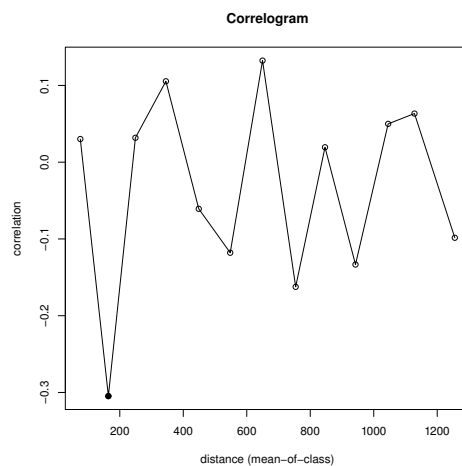
Список литературы

- Gerasimova A. V., Maximovich N. V.* Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability // *Hydrobiologia*. — 2013. — Т. 706, № 1. — С. 119—137.
- Varfolomeeva M., Naumov A.* Long-term temporal and spatial variation of macrobenthos in the intertidal soft-bottom flats of two small bights (Chupa Inlet, Kandalaksha Bay, White Sea) // *Hydrobiologia*. — 2013. — Т. 706, № 1. — С. 175—189. — ISSN 0018-8158.
- Агарова И.* [и др.] Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Дальнего Пляжа // *Экологические исследования песчаной литорали*. — Апатиты, 1976. — С. 95—186.
- Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т.* Динамика структурных характеристик литоральных поселений *Macoma balthica* L. в губе Чупа (Белое море) // *Вестник ЛГУ*. — 1991. — Т. вып. 2, № 10. — С. 23—31.
- Максимович Н. В., А.В. Г., Кунина Т.* Продукционные свойства поселений *Macoma balthica* L. в губе Чупа (Белое море). II. Продукция // *Вестник СПбГУ*. — 1993. — Т. 1, № 3. — С. 3—10.

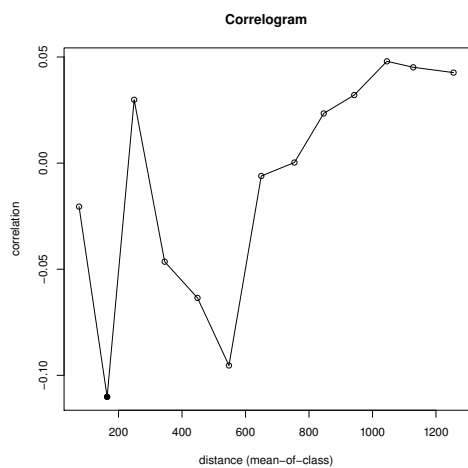
N *Macoma balthica* Квадарт 1, 2008



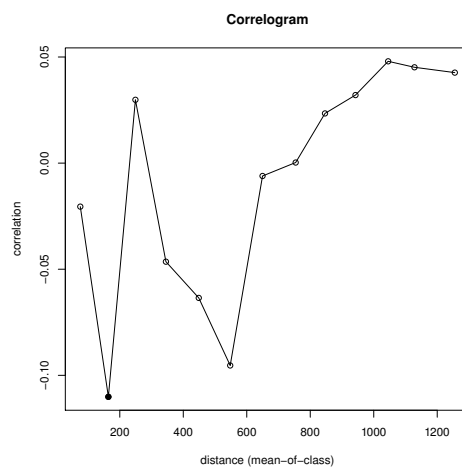
B *Macoma balthica* Квадарт 1, 2008



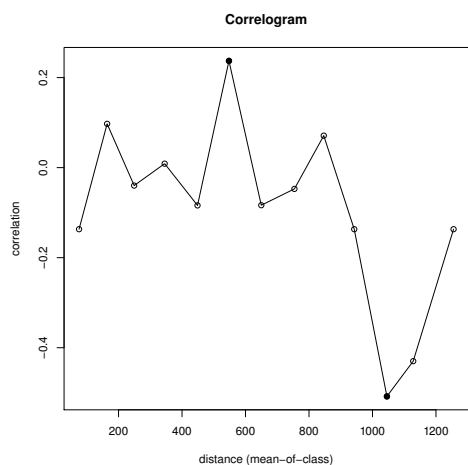
N *Cerastoderma edule* Квадарт 1, 2008



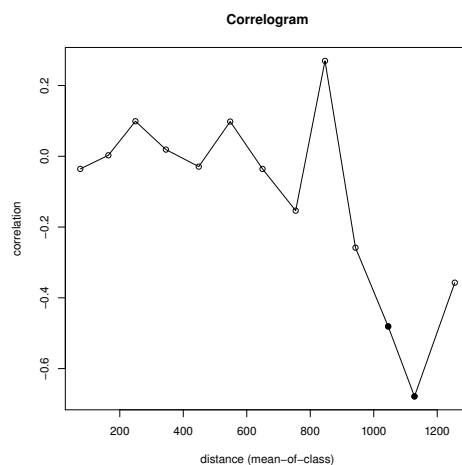
B *Cerastoderma edule* Квадарт 1, 2008



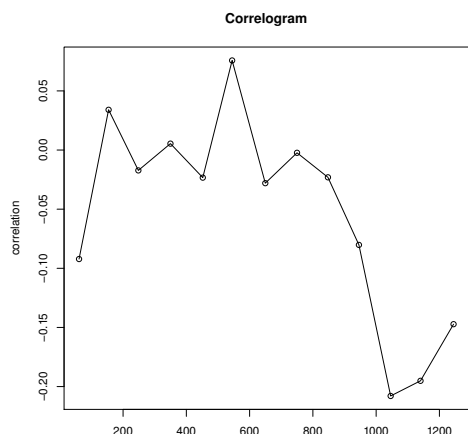
N *Gammarus sp.* Квадарт 1, 2008



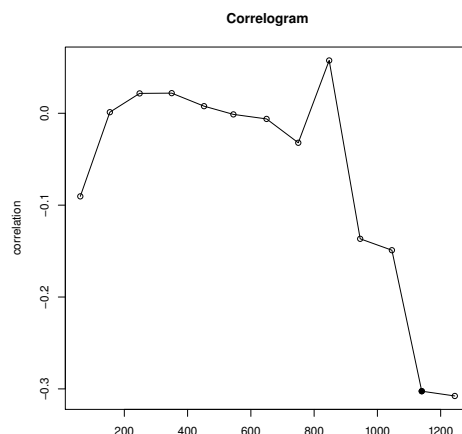
B *Gammarus sp.* Квадарт 1, 2008



N *Gammarus sp.* 1+2 квадрат, 2008



B *Gammarus sp.* 1+2 квадрат, 2008



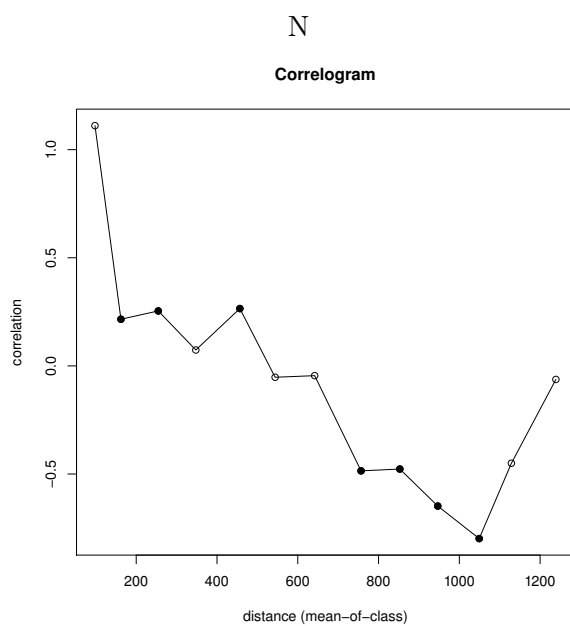


Рис. 6: Микрораспределение *Priapulus caudatus* на литорали Пала-губы

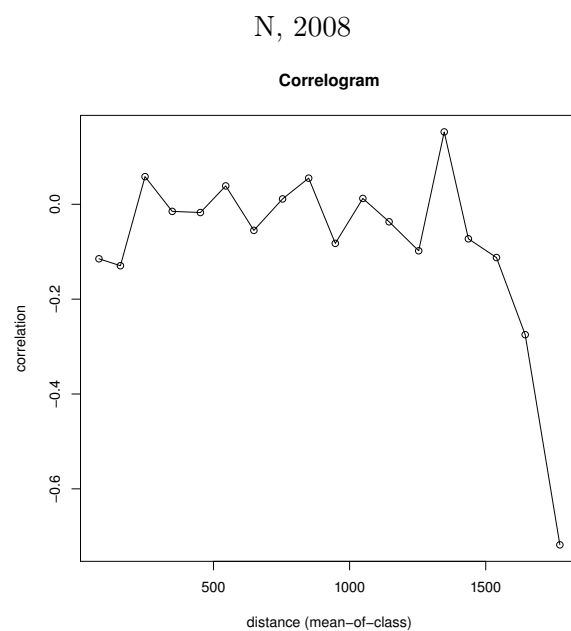
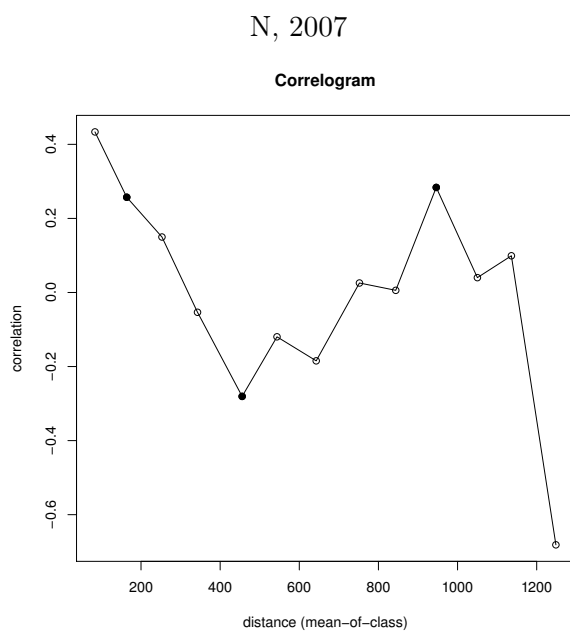


Рис. 7: Микрораспределение *Mya arenaria* на литорали губы Дальнезеленецкая

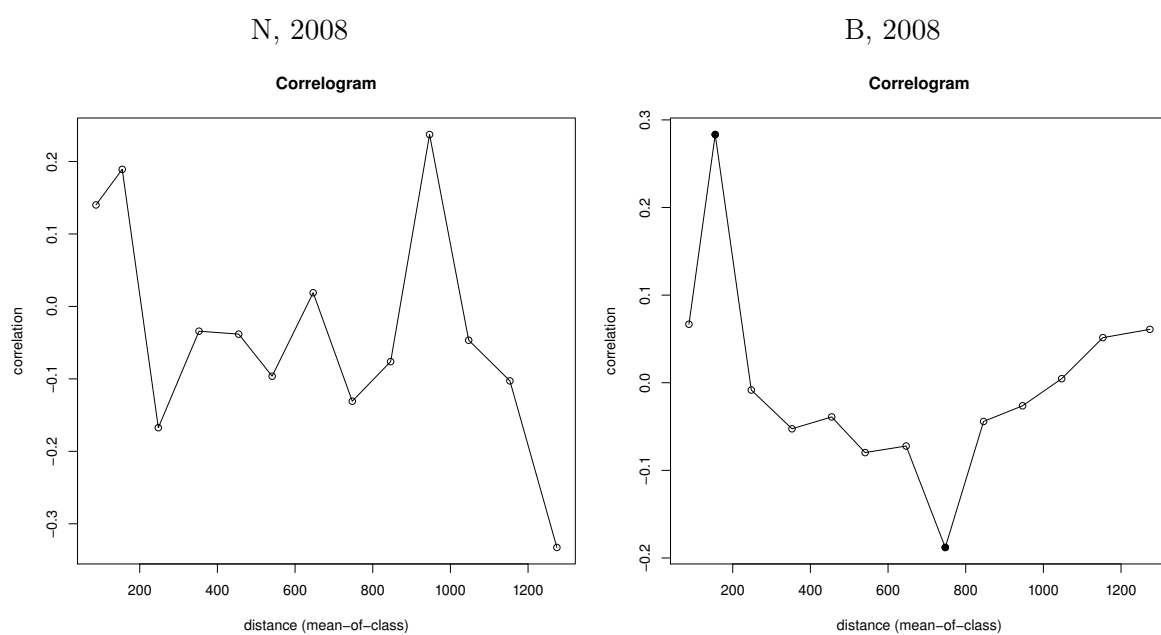


Рис. 8: Микрораспределение *Mytilus edulis* на литорали губы Дальнезеленецкая

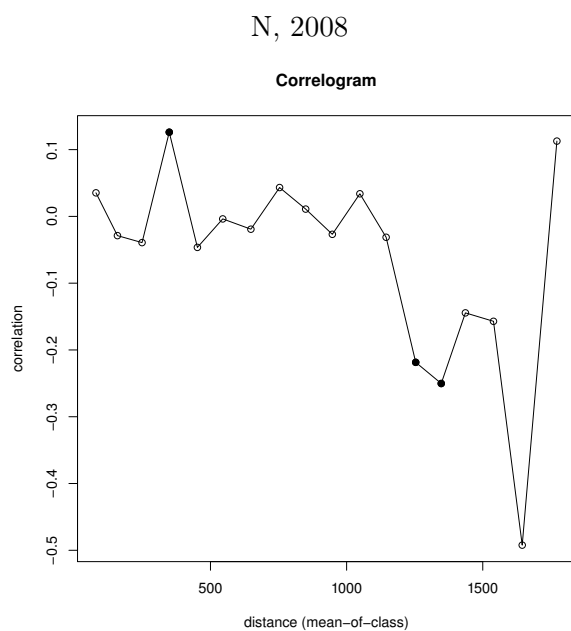


Рис. 9: Микрораспределение *Pseudalibrotus littoralis* на литорали губы Дальнезеленецкая

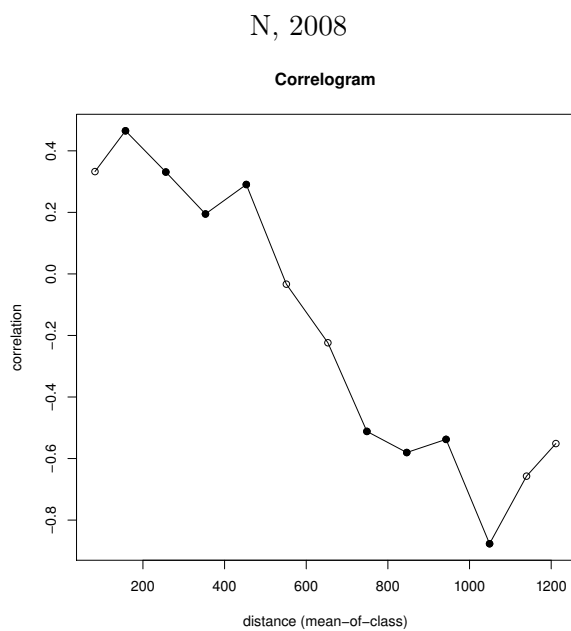


Рис. 10: Микрораспределение *Mytilus edulis* на литорали губы Ярнышная

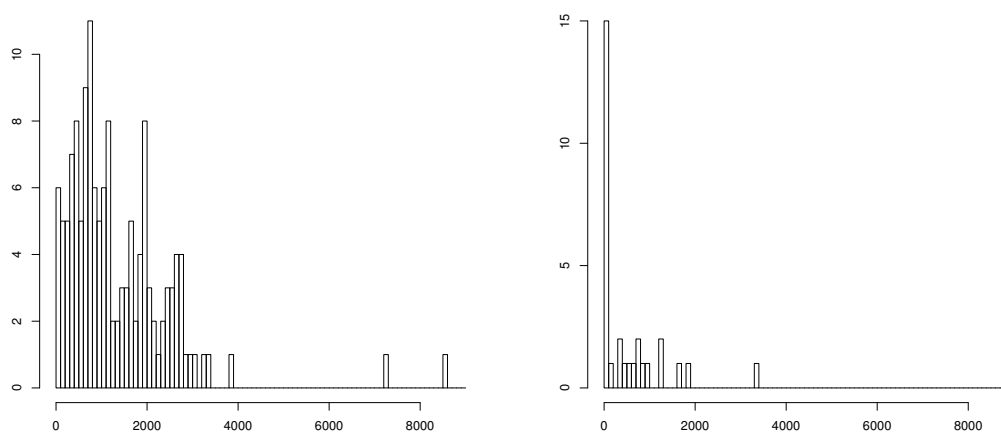


Рис. 11: Частота встречаемости поселений с различным обилием *Macoma balthica*
 Примечание: по оси X — средняя численность *Macoma balthica*, экз./м² (шаг — 100 экз./м²), по оси Y — частота встречаемости

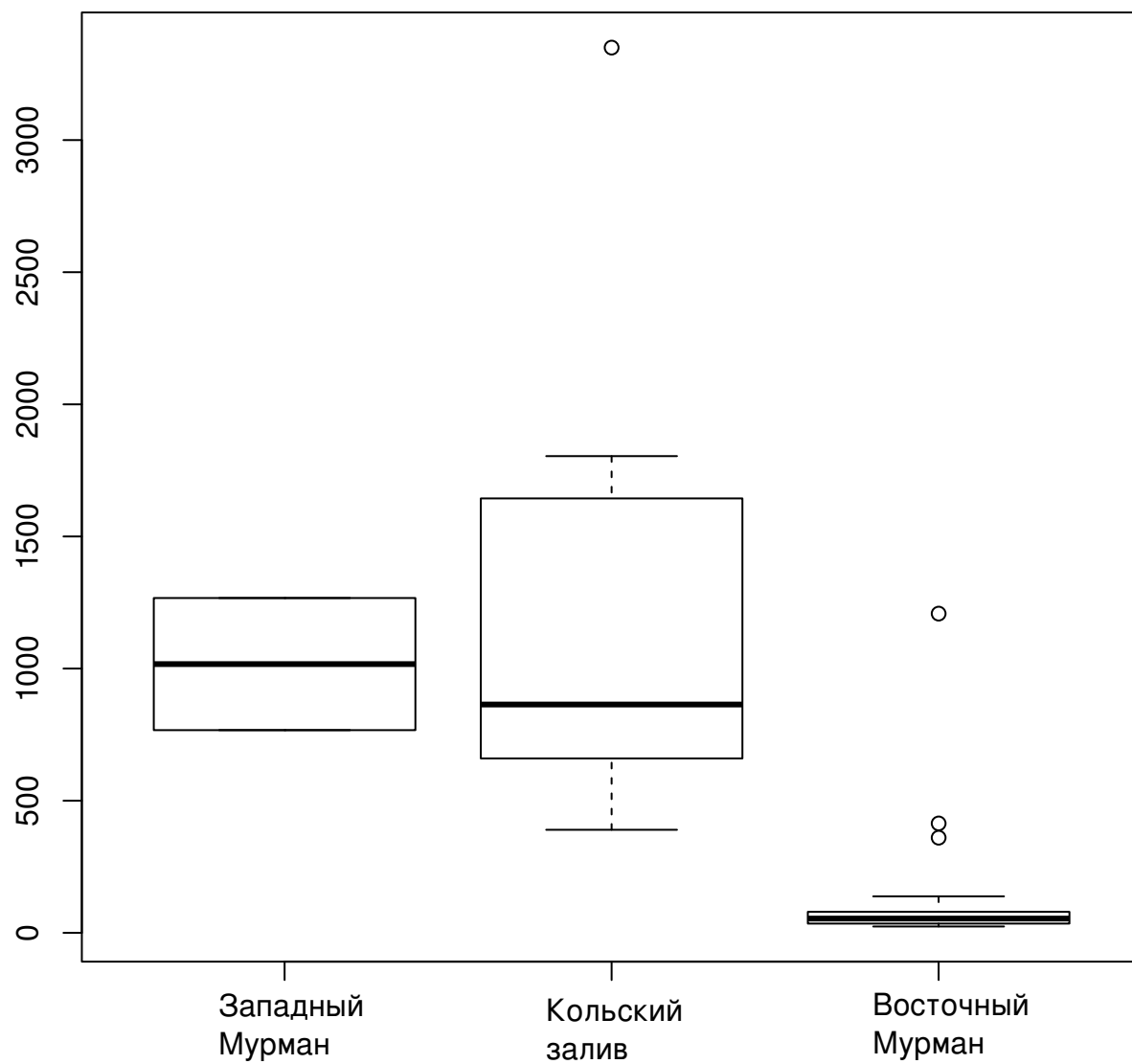


Рис. 12: Варьирование среднего обилия *Macoma balthica* в разных районах Мурманского побережья Баренцева моря

Примечание: По оси абсцисс — численность *M. balthica*, экз./м².

На графике: жирная горизонтальная линия — медиана, границы "ящика" — 1 и 3 квартили, "усы" — 1,5 интерквартильного расстояния, точки - значения выпадающие за 1,5 интерквартильных расстояния

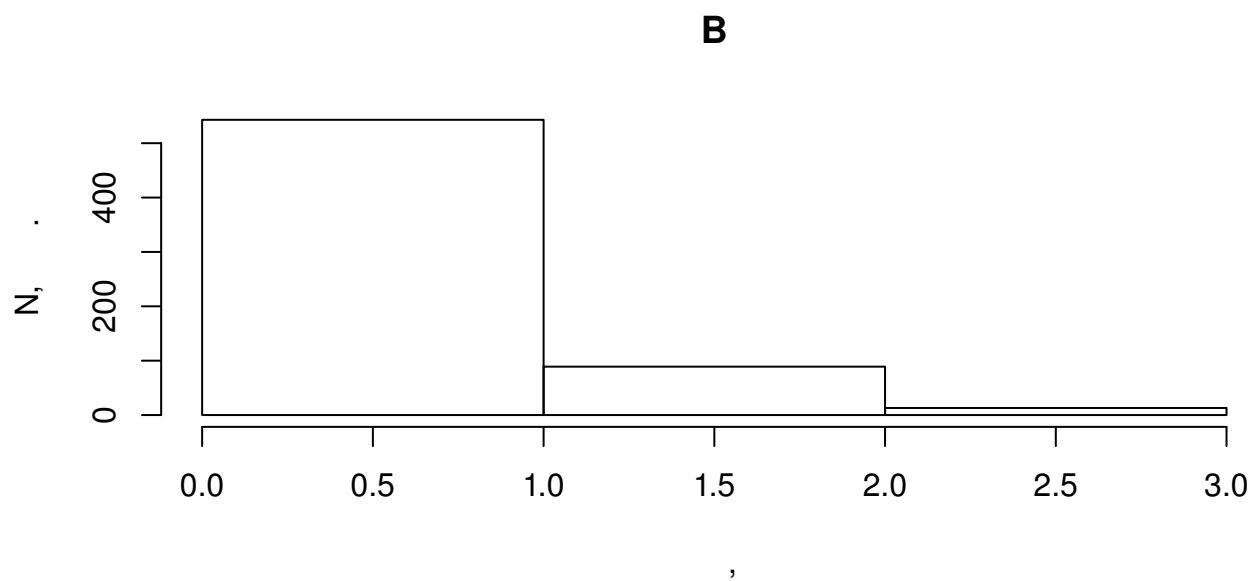
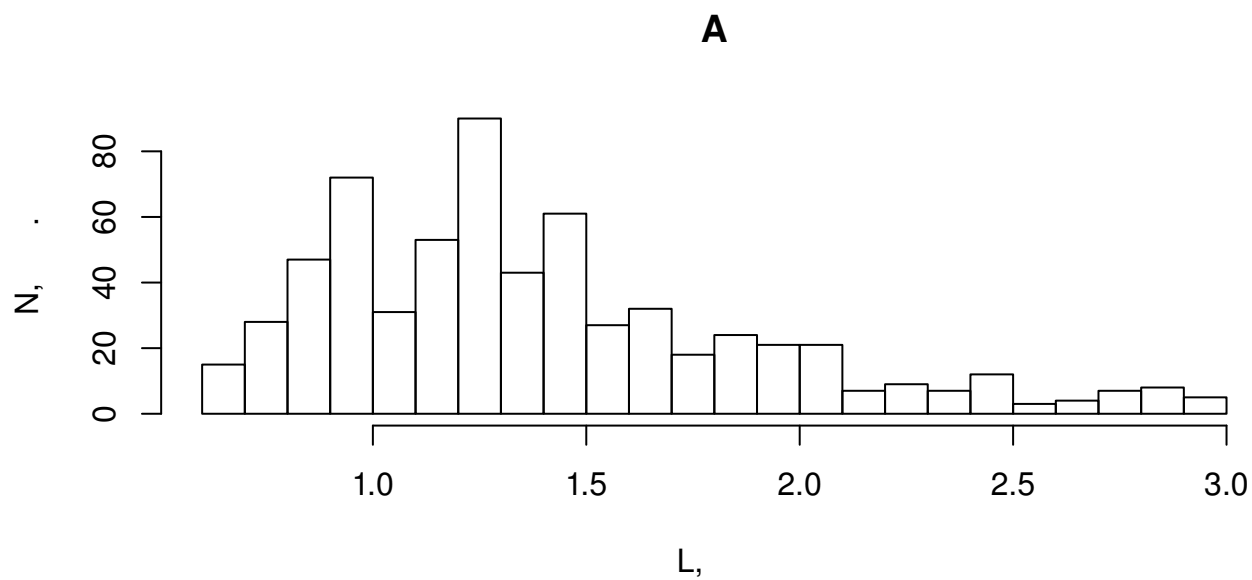


Рис. 13: Распределение моллюсков *M. balthica* длиной менее 3 см по размеру (A) и возрасту (B)
 Примечание: N, экз. — количество особей, L, мм — длина раковины

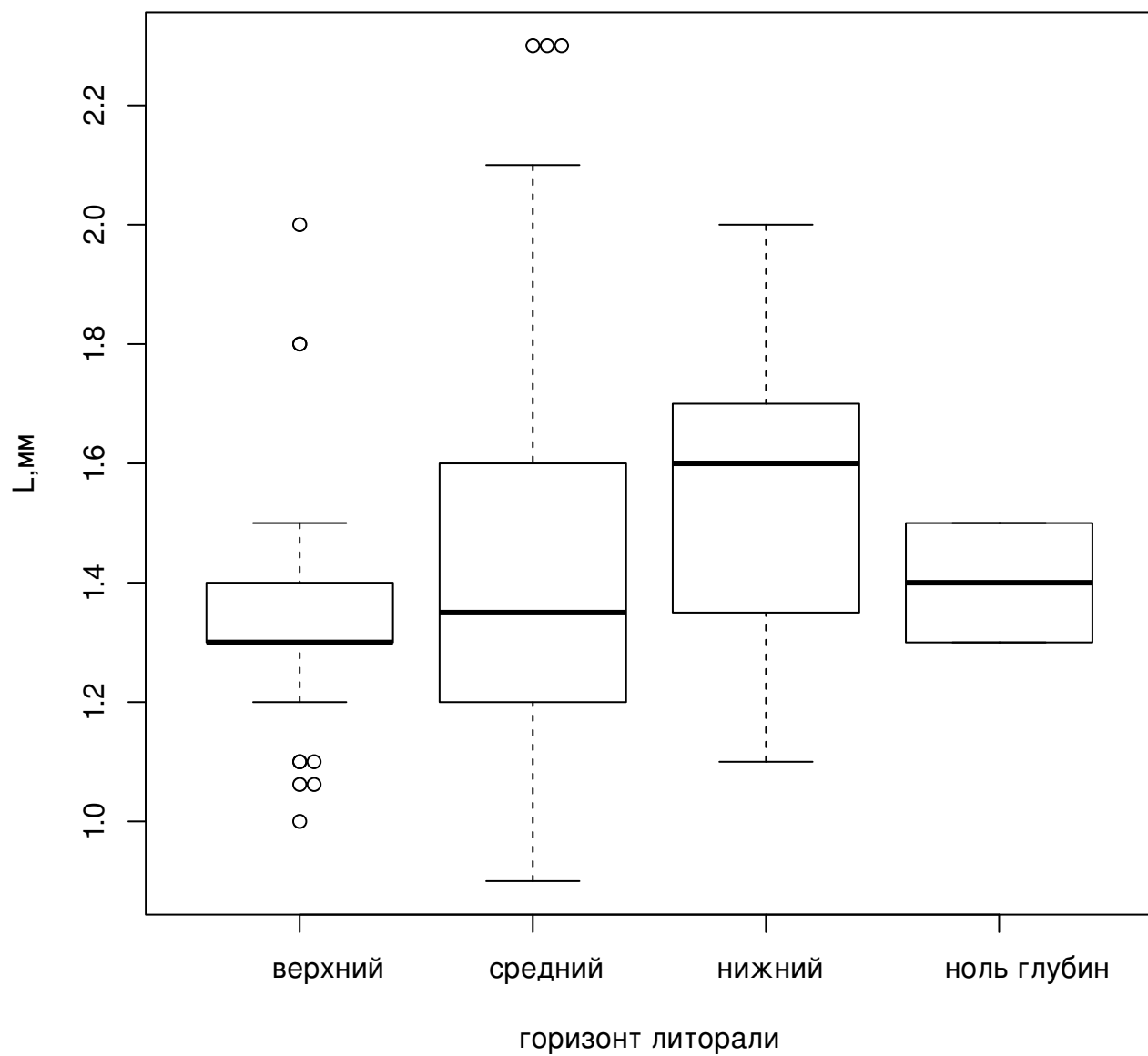


Рис. 14: Размеры годовалых моллюсков *M. balthica* на разных горизонтах литорали о. Горелый

Примечание: L, мм — длина раковины. "Ящик" на графике соответствует 1 и 3 квартилю, жирная горизонтальная линия — медиана, "усы"—1,5 межквартильных размаха

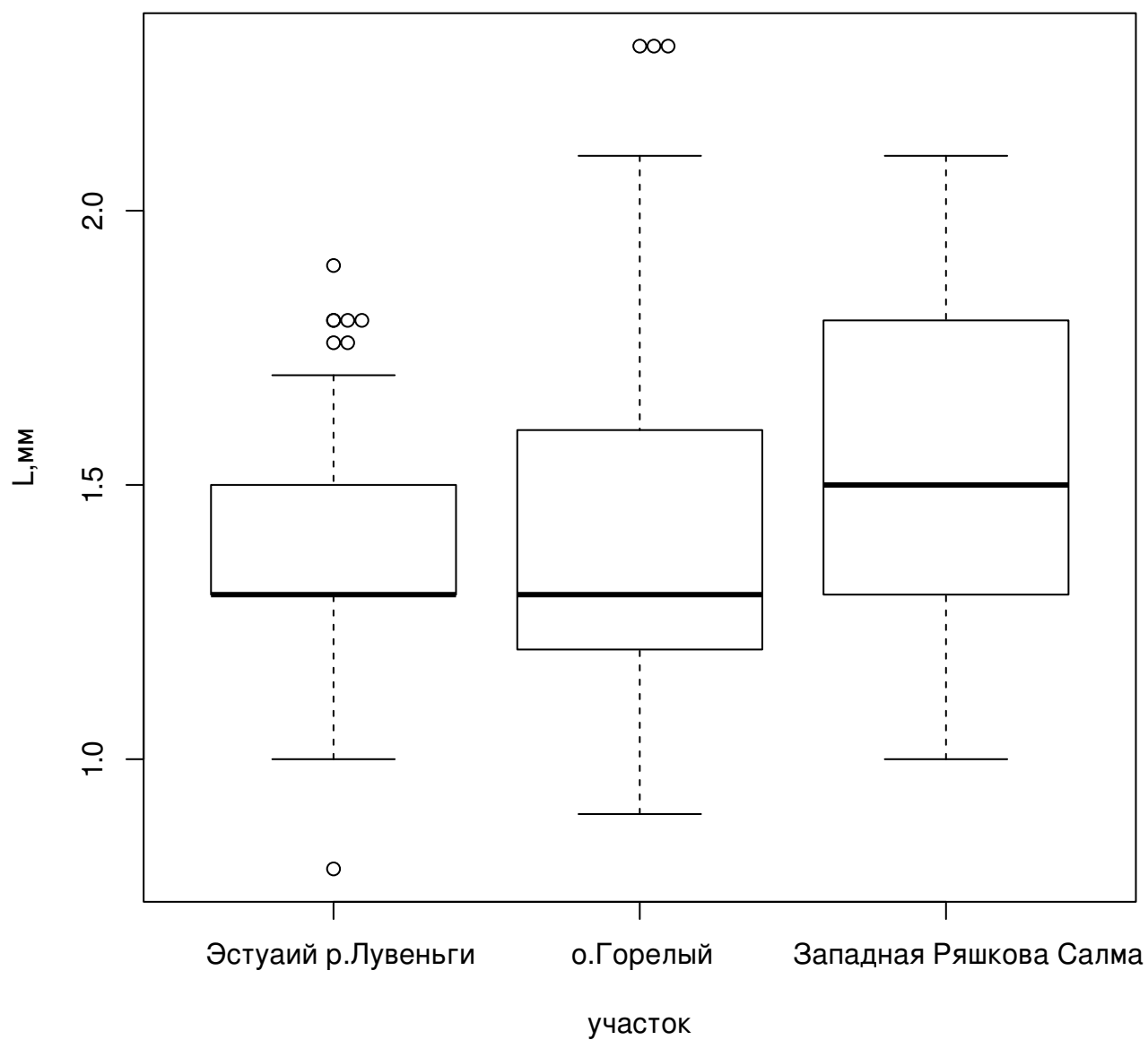


Рис. 15: Размеры годовалых моллюсков *M. balthica* на разных участках литорали
 Примечание: L , мм — длина раковины. "Ящик" на графике соответствует 1 и 3 квартилю, жирная горизонтальная линия — медиана, "усы"—1,5 межквартильных размаха

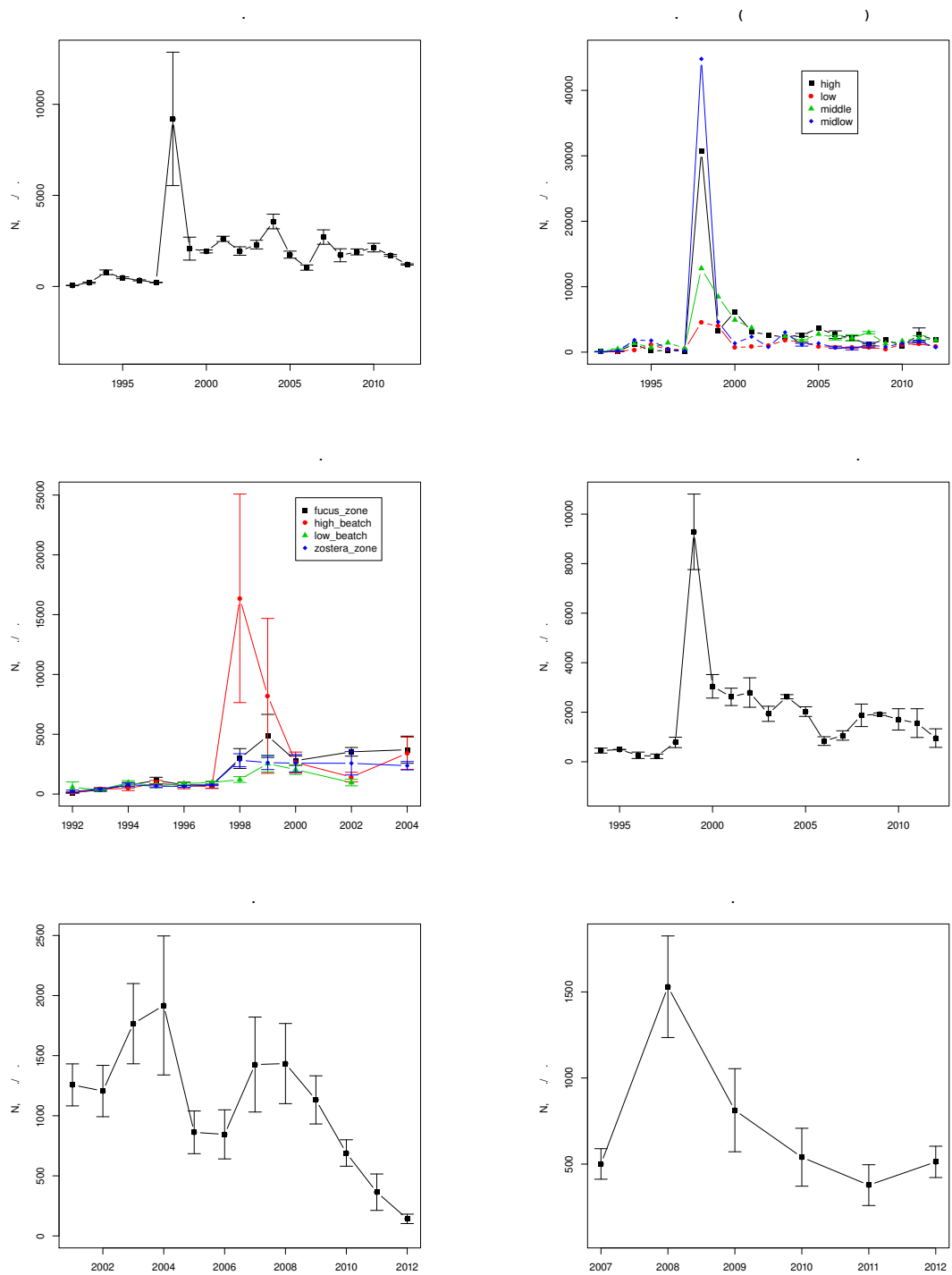


Рис. 16: Динамика плотности поселений *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива

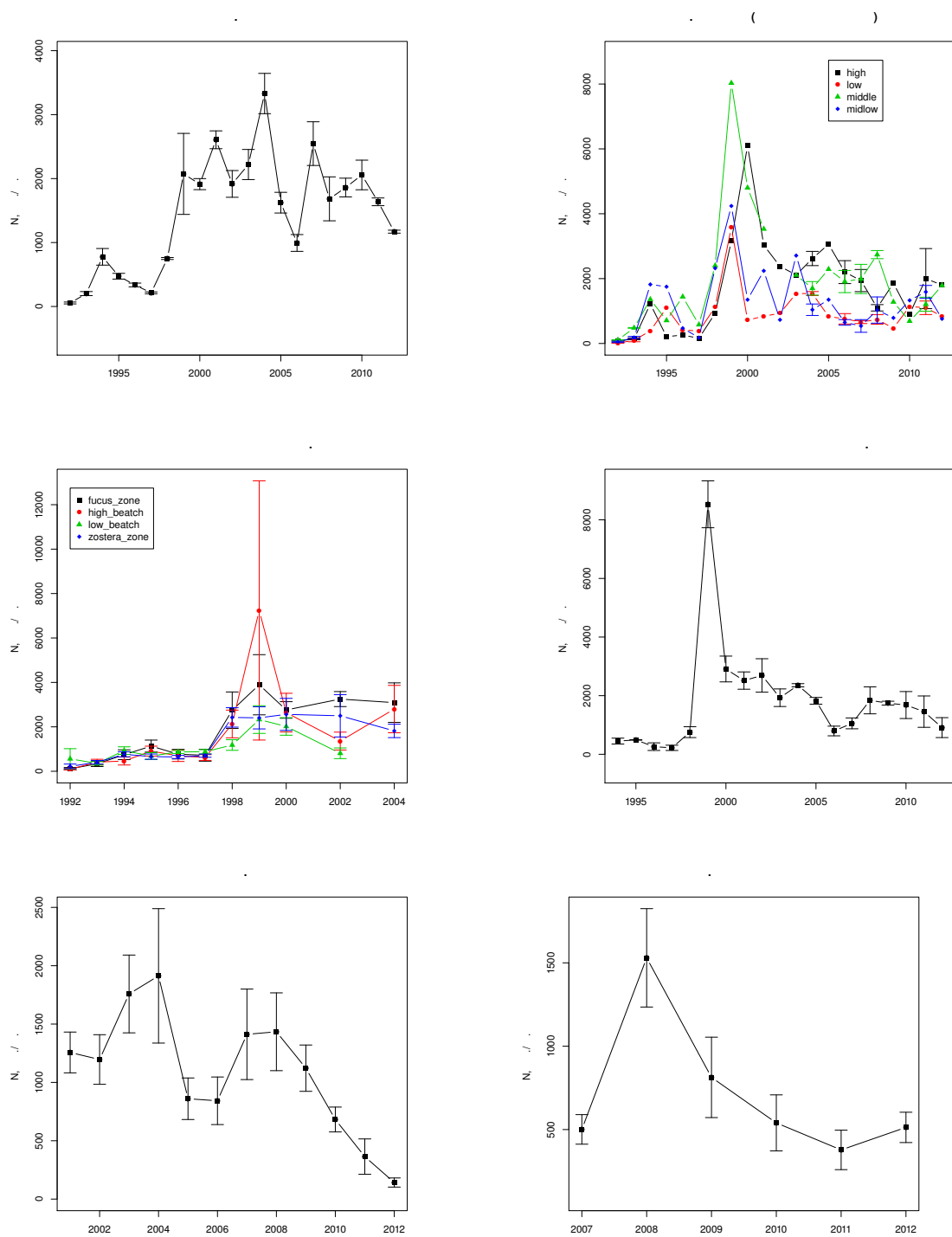


Рис. 17: Динамика численности *Macoma balthica* с длиной раковины более 1 мм в поселениях вершины Кандаклавского залива

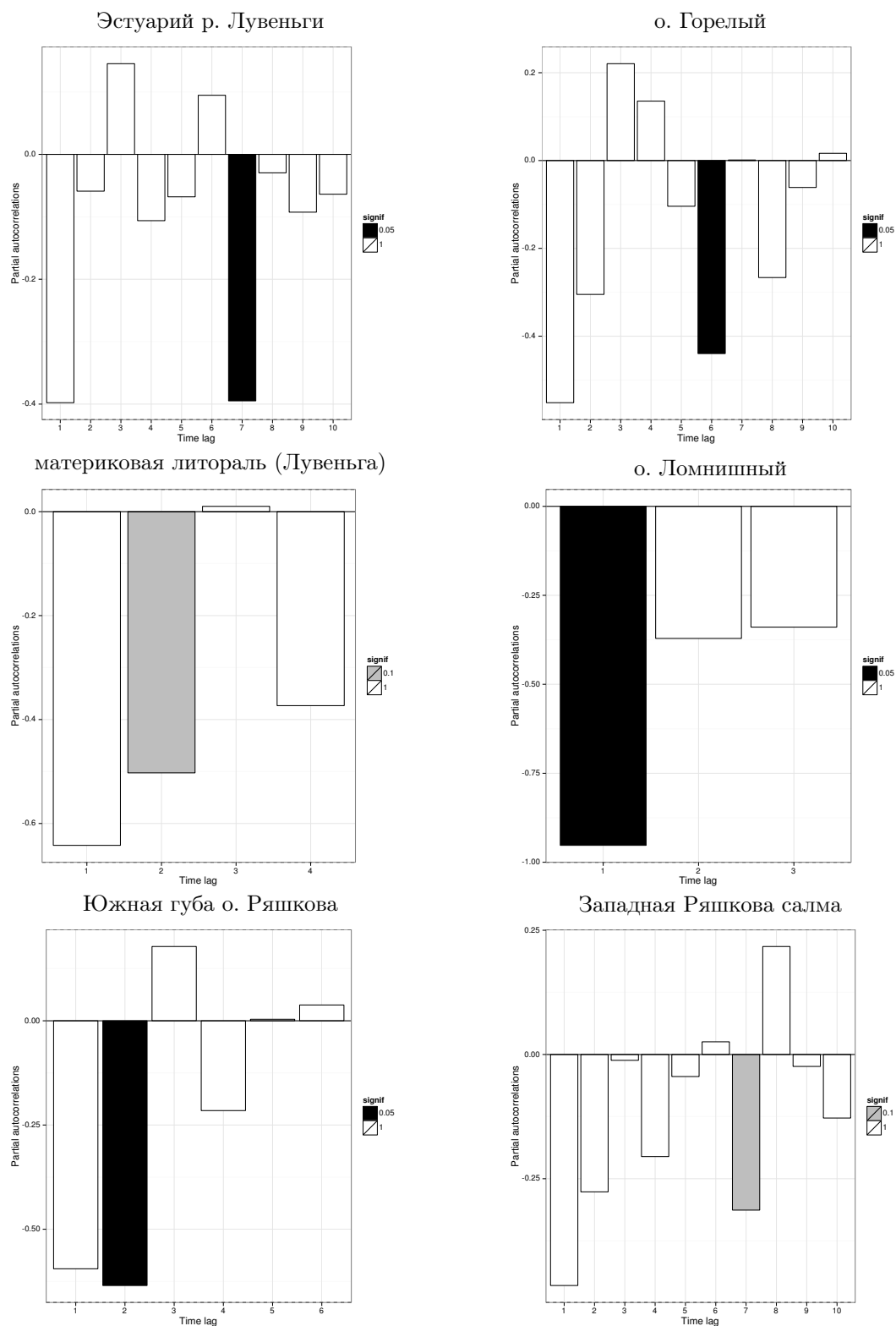


Рис. 18: Частные корреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детрендированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

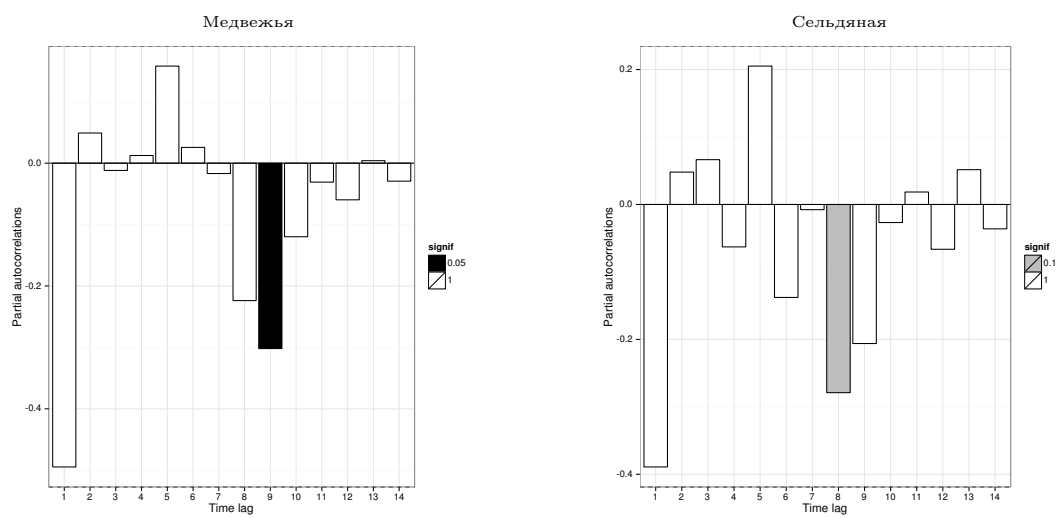


Рисунок 18, продолжение. Частные автокорреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детрендированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

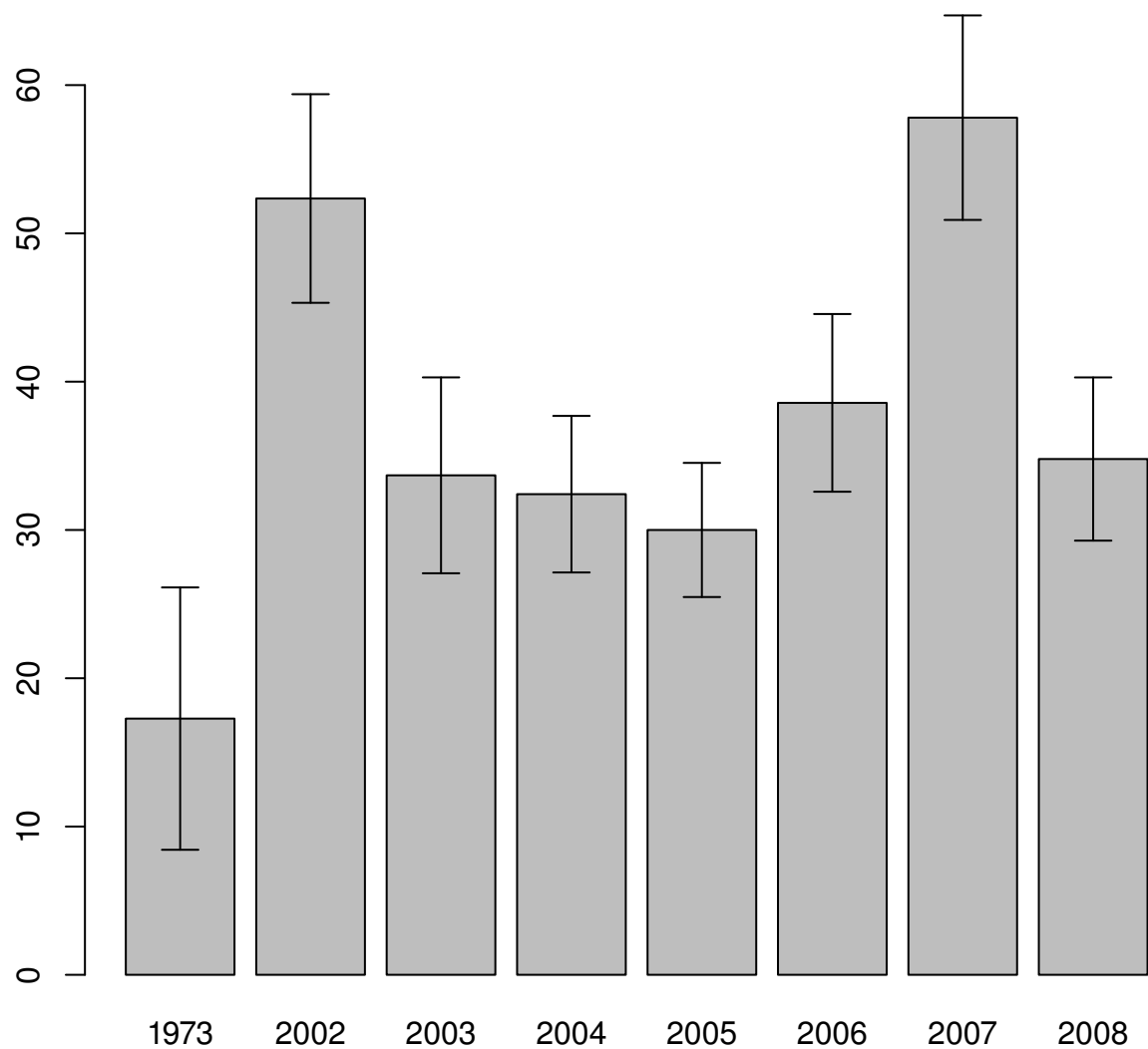


Рис. 19: Динамика плотности поселений *Macoma balthica* на литорали Дальнего пляжа г. Дальнезеленецкой (Баренцево море)

Примечание: по оси X — годы наблюдений, по оси Y — средняя плотность поселения, экз./м².
Данные 1973 года взяты из статьи ??