

Назарова София Александровна

Организация поселений
Macoma balthica (Linnaeus, 1758)
в осушной зоне Белого и Баренцева морей

Специальность 03.02.10 — «Гидробиология»

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург — 2015

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Научный руководитель: доктор биологических наук, доцент
Максимович Николай Владимирович

Официальные оппоненты:

Ведущая организация:

Защита состоится DD mmmmmmmm YYYY г. в XX часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1., факс (812) 328-29-41

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического института РАН: www.zin.ru.

Автореферат разослан «DD» mmmmmmmm YYYY года.

Ученый секретарь
диссертационного совета
Д 002.223.02,
доктор биологических наук

Сиделева Валентина Григорьевна

2. Назарова С.А. и др. О флуктуациях численности *Macoma balthica* L. В популяциях ктовой части Кандакшского залива (Белое море)/ **С.А. Назарова**, А.В. Полоскин// Тезисы докладов VI научной сессии Морской биологической станции СПбГУ (8 февраля 2005 г.). – СПб, 2005. – С.51-52.
3. Генельт-Яновский Е.А. и др. Закономерности в распределении некоторых видов макробентоса литорали Мурманского побережья Баренцева моря: агрегации или градиенты?/ Е.А. Генельт-Яновский, **С.А. Назарова**, Д.С. Кобылков//Тезисы докладов IX научной сессии Морской биологической станции СПбГУ (8 февраля 2008 г.). – СПб, 2008. – С. 45-46.
4. Назарова С.А. и др. Структура поселений *Macoma balthica* L. в осушной зоне Кольского залива и Восточного Мурмана/ **С.А. Назарова**, Е.А. Генельт-Яновский// X научная сессия МБС СПбГУ. Тезисы докладов. – СПб. – 2009. – С. 25-27.
5. Назарова С.А. И др. Линейный рост *Macoma balthica* на Мурмане: географическая или биотопическая неоднородность?/**С.А. Назарова**, Н.В. Максимович, Е.А. Генельт-Яновский// XI научная сессия МБС СПбГУ. Тезисы докладов. – СПб. – 2010. – С. 21.
6. Nazarova S.A. et al. Linear growth of *Macoma balthica* (North Atlantic and Arctic oceans)/ **S.A. Nazarova**, N.V. Maximovich// 46th European Marine biology symposium. Rovinj. Croatia. Abstracts. – Rovinj. – 2011. – Pp. 46.
7. Nazarova S.A. et al. Abundance and spatial distribution of two infaunal bivalves, *Macoma balthica* and *Cerastoderma edule*, in the Barents sea intertidal zone./ **S.A Nazarova**, K.V. Shunkina, E.A. Genelt-Yanovskiy // 49 European Marine Biology Symposium, St-Petersburg. – 2014. – Pp. 53
8. Poloskin A.V. No rules for *Macoma*? On the long-term temporal and spatial variation of the baltic tellins populations at the Kandalaksha bay of the White sea./ A.V. Poloskin, **S. A. Nazarova**, D.A. Aristov, V.M. Khaitov, A.D. Naumov.// 49 European Marine Biology Symposium, St-Petersburg. – Pp. 54
9. Nazarova S.A. *Macoma balthica* population recruitment is affected by seasonal temperature variation in the White Sea/ **S.A. Nazarova**, D.A. Aristov, A.V. Poloskin, E.A. Genelt-Yanovsky, V.M. Khaitov // 50 European Marine Biology Symposium. – Pp. 60.

особи (обычно длиной до 5 мм), а второй модальный класс состоит из взрослых особей (в Белом море длиной 9–12 мм, в Баренцевом море — 10–17 мм). Как относительно редкое событие наблюдается мономодальная структура поселений с ежегодным преобладанием молоди.

5. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря демонстрирует элементы синхронности в поселениях, расположенных на расстоянии от 1 до 100 км, что происходит на фоне резкой межгодовой неравномерности пополнения поселений молодью.

Публикации автора по теме диссертации

В изданиях из перечня ВАК:

1. Назарова С.А. и др. Линейный рост *Macoma balthica* в осушной зоне Мурманского побережья Баренцева моря/ **С.А. Назарова**, Е.А. Генельт-Яновский, Н.В. Максимович // Вестник СПбГУ, сер.3, вып.4 – СПб. – 2010. – С. 35-43.
2. Nazarova S. et al. Abundance distribution patterns of intertidal bivalves *Macoma balthica* and *Cerastoderma edule* at the Murman coast tidal flats (the Barents Sea)./ **S. Nazarova**, E. Genelt-Yanovsky, K. Shunkina // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom., v. 95 (8) – 2015. — Pp. 1613-1620.

В прочих изданиях:

1. Генельт-Яновский Е.А. и др. Фаунистические комплексы, ассоциированные с поселениями инфузорных двустворчатых моллюсков на литорали Мурманского побережья Баренцева моря/ Е.А.Генельт-Яновский, **С.А.Назарова**// Материалы VI всероссийской школы по морской биологии "Биоразнообразие сообществ морских и пресноводных экосистем России"(Мурманск, 1-2 ноября 2007 года). – Мурманск, 2007. – С.45-46.
2. Назарова С.А. и др. Структурно-функциональные характеристики поселений *Macoma balthica* L. в осушной зоне Мурманского побережья Баренцева моря/ **С.А. Назарова**, Е.А. Генельт-Яновский//Материалы научной конференции, посвященной 70-летию ББС им. Перцова 9-10 августа 2008 года. – М., 2008. – С. 81-85
3. Генельт-Яновский Е.А. и др. Сообщества илисто-песчаной литорали губы Дальне-Зеленецкая (Восточный Мурман) в 2002-2007 гг/ Е.А. Генельт-Яновский, **С.А. Назарова**//Материалы X научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина». –СПб. – 2008. – С. 16-28.

Тезисы докладов:

1. Назарова С.А. Анализ многолетней динамики структуры поселений *Macoma balthica* (L., 1758) в районе Лувеньгских шхер (Кандалакшский залив Белого моря)/ **С.А. Назарова**// Аничковский вестник. Материалы XIII открытой научно-практической конференции Аничкова лицея. Математическая физика, биология, психология. – 2003. – №34. – С. 55-61.

Общая характеристика работы

Актуальность темы и степень ее разработанности. Двустворчатый моллюск *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) — один из излюбленных модельных объектов в морских гидробиологических исследованиях. Вид относят к амфибореальным формам. Это обычная литоральная форма в Белом море, у берегов Мурмана и далее на запад, вдоль атлантических берегов Европы — до Франции. По Атлантическому побережью Северной Америки макомы распространены от Лабрадора до штата Джорджия. В северной части Тихого океана — от Берингова моря до Японского, а по американскому побережью — до Калифорнии. В юго-восточной части Баренцева моря и в прилегающей части Карского моря они обитают не на литорали, а на глубине нескольких метров. Моллюски заселяют всю основную часть Балтийского моря, далеко заходя во все заливы, где живут до глубины более 100 метров (Зацепин, Филатова, 1968).

В настоящее время вид *Macoma balthica* по результатам аллозимного анализа разделяют на два подвида: *M. b. balthica*, обитающий в северной части Тихоокеанского региона, и *M. b. rubra* из Северо-Восточной Атлантики. Однако в морях, связанных с Атлантикой, существуют очаги распространения тихоокеанской формы. Так, в Балтийском и Баренцевом море Атлантическая и Тихоокеанская формы сосуществуют и образуют гибриды (Väinölä, 2003). В Белом море встречается в основном *M. b. balthica*, и лишь в устье р. Онеги было обнаружено два экземпляра *M. b. rubra* (Nikula, Strelkov, Väinölä, 2007). К настоящему моменту нет прямых данных о влиянии данных генетических особенностей на экологические характеристики особей, поэтому в данной работе рассматривается вид *Macoma balthica sensu lato*.

Macoma balthica — хорошо изученный вид в центральной части ареала (Segerstråle, 1960; Lavoie, 1970; Gilbert, 1978; Vincent, Joly, Brassard, 1989; Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002; Hiddink, ter Hofstede, Wolff, 2002; Beukema, Dekker, Jansen, 2009, и др.). Из морей Северного Ледовитого океана в настоящий момент поселения маком относительно хорошо изучены лишь в Белом море.

В Белом море макомы относятся к наиболее многочисленным обитателям илисто-песчаных пляжей. Эти моллюски являются одним из основных пищевых объектов для многих видов рыб и птиц Белого моря (Азаров, 1963; Перцов, 1963; Гольцев, Полозов, Полоскин, 1997; Бианки, Бойко, Хайтов, 2003). Поэтому на территории Кандалакшского государственного природного заповедника *Macoma balthica* входит в список отслеживаемых видов кормовых беспозвоночных, и является объектом мониторинга с 1992 года (Назарова, 2003).

Массовость и доступность для изучения также позволяет использовать данный вид как удобную модель при анализе закономерностей развития поселений

двустворчатых моллюсков. Именно поэтому локальные скопления маком Белого моря широко используются как объекты мониторинговых исследований, которые проводились и проводятся на всех крупных биологических стационарах на Белом море. В результате к настоящему моменту получены многолетние ряды данных, характеризующих популяционные показатели маком на Белом море. При этом была отмечена существенность различий в организации локальных поселений маком (Семенова, 1974; Максимович, Кунина, 1982; Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Полоскин, 1996; Николаева, 1998; Назарова, 2003; Назарова, Полоскин, 2005).

Информации о поселениях маком в Баренцевом море значительно меньше. Детальные гидробиологические исследования сообществ мягких грунтов, в том числе поселений *Macoma balthica*, на Мурмане относятся к 1970-м годам, однако основным полигоном для исследований стала лишь одна станция на литорали Дальнего пляжа губы Дальне-Зеленецкой (Агарова [и др.], 1976). В 2002 году на Дальнем пляже была повторена количественная съемка бентоса и начат мониторинг сообществ (Генельт-Яновский, Назарова, 2008).

Таким образом, к настоящему моменту данные по Баренцеву морю фрагментарны, а количественные представления о поселениях маком на Мурмане не сформированы. Информации о поселениях маком в Белом море значительно больше, однако до сих пор совершенно не изучен вопрос о факторах, влияющих на динамику поселений *Macoma balthica* в северной части ареала. Данный вопрос подробно разобран для Ваттового моря (Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002; Hiddink, ter Hofstede, Wolff, 2002; Beukema, Dekker, Jansen, 2009), однако прямой перенос полученных результатов представляется невозможным из-за климатических различий между регионами.

Цели и задачи. Целью данной работы является изучение организации поселений *Macoma balthica* в условиях осушной зоны Белого и Баренцева морей.

Для достижения данной цели в задачи вошло изучение:

1. структурных характеристик поселений *M. balthica* (показатели обилия, размерная структура);
2. многолетней динамики поселений *M. balthica*;
3. биотического и абиотического фона биотопов;
4. скорости линейного роста моллюсков;
5. режима формирования спата.

Методология и методы исследования. Для достижения поставленной цели в акватории Белого моря были использованы мониторинговые наблюдения за шестью

Уотсона: $1,71$; $p = 0,27$), нормальности распределения остатков (критерий Шапиро-Уилка: $W = 0,99$; $p = 0,86$) и гомогенности дисперсий (критерий Бройша-Пагана: $BP = 5,25$; $p - value = 0,15$).

Полученные данные о влиянии зимней температуры противоречат нашей исходной гипотезе о том, что холодные зимы в Белом море критичны для маком. Результаты моделирования позволяют говорить о том, что обилие маком увеличивается после более холодных зим и уменьшается после относительно теплых. Данный результат хорошо согласуется с результатами полученными Бьёкема с соавторами (Beukema, Honkoop, Dekker, 1998; Beukema, Dekker, Jansen, 2009) для Ваттового моря, где температура влияла не напрямую на моллюсков, а на обилие беспозвоночных хищников, которые в свою очередь контролируют пополнение поселений молодью. Однако считается, что роль хищников снижается в более полярных сообществах (Pianka, 1966; Freestone [et al.], 2011). По-видимому, в Белом море уменьшение обилия маком после теплых зим связано с тем, что при более теплых зимах ледостав менее стабилен, и литораль во время отлива оказывается напрямую подвержена воздействию отрицательных температур воздуха, в то время как в холодные зимы стабильный ледовый покров создает изолирующий слой, и колебания температуры подо льдом оказываются значительно ниже (Кузнецов, 1960).

Выводы

1. В Кольском заливе Баренцева моря и Кандалакшском заливе Белого моря значения биомассы (до 200 г/м^2) поселений *Macoma balthica* сопоставимы с аналогичным показателем в европейской части ареала, а плотность поселений нередко оказывается выше (до 8 тыс. экз./м^2). Для литорали восточной части Мурманского побережья Баренцева моря типичны поселения *M. balthica* с численностью менее 100 экз./м^2
2. Плотность поселений спата *Macoma balthica* в Белом море может варьировать на порядок в пределах незначительной акватории, и достигать десятков тысяч экз./м².
3. Беломорские и баренцевоморские поселения *M. balthica* не различаются по средней скорости роста моллюсков, и отличаются по этому показателю минимальными характеристиками в пределах европейской части ареала вида.
4. Динамика размерной структуры поселений *Macoma balthica* в Белом и Баренцевом представлена двумя типами. Наболее обычный вариант — чередование бимодального и мономодального распределений особей по размерам. При этом первый пик формируют молодые

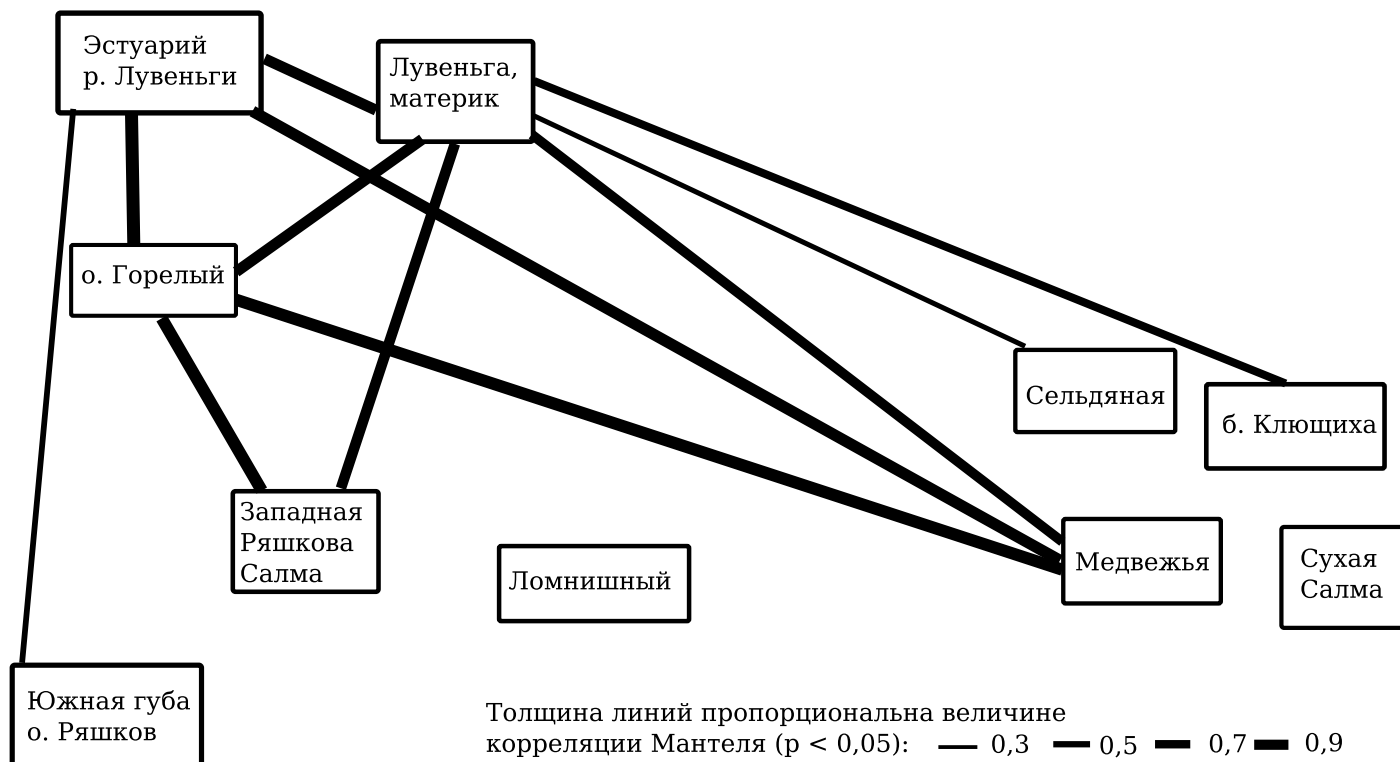


Рис. 6. Синхронность поселения *Macoma balthica* в Белом море

Для оценки пространственных масштабов синхронности поселений было проведено сравнение характера динамики плотности поселений маком в вершине Кандалакшского залива (авторские данные) и в районе губы Чупа (Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Gerasimova, Maximovich, 2013; Varfolomeeva, Naumov, 2013) методом корреляционного анализа Мантеля. Синхронность динамики обилия демонстрировали большинство поселений (рис. ??). Расстояние между поселениями варьировало от 1 до 100 км. Таким образом, можно предположить, что динамика обилия маком подвержена влиянию глобальных абиотических факторов, первым из которых может быть температурный режим акватории. Для проверки влияния температуры на динамику обилия *M. balthica* было проведено моделирование с использованием линейных моделей. Полная модель включала в себя независимую переменную логарифм средней плотности поселения маком в данный год ($\log(N_{t1})$) и независимые факторы: логарифм средней плотности поселения маком в предыдущий год ($\log(N_t)$), среднелетнюю температуру в предыдущий год (T_{st}) как отражение условий созревания гонад и формирования спата и среднелетнюю температуру в текущий год (T_{wt1}) как отражение критических условий первой зимы для сеголетков. В дальнейшем модель была редуцирована (полная и минимальная модели, ANOVA: $F = 0,43$; $p = 0,79$) и в минимальную модель в качестве факторов входили $\log(N_t)$ и T_{wt1} : $\ln(N_{t1}) = 1,96 + 0,60 \times \ln(N_t) - 0,09 \times T_{wt1}$ ($F = 37,04$; $p < 0,0001$. $R^2 = 0,6$) Построенная модель удовлетворяла условиям применимости линейных моделей: отсутствия автокорреляций (критерий Дарбина-

поселениями в Кандалакшском заливе. В Баренцевом море были проведены масштабные количественные описания поселений *M. balthica*, всего 12 поселений. Полевые сборы проводили общепринятыми гидробиологическими методами (Eleftheriou, 2013) при помощи литоральных рамок (площадью от 1/30 до 1/10 м²). Для обработки данных использовали как традиционные методы статистического анализа (Tukey, Smith, Griffin, 1977; Mardia, Kent, Bibby, 1979; Chambers, Hastie, 1991; P. Legendre, L. Legendre, 2012; Hollander, Wolfe, Chicken, 2013) так и относительно новые методы анализа многомерных данных (Clarke, Somerfield, Gorley, 2008) и моделирования (Berryman, Turchin, 2001).

Научная новизна. В рамках данной работы впервые проведены масштабные количественные исследования поселений *M. balthica* на литорали Мурманского побережья Баренцева моря и получены характеристики их обилия и данные по изменчивости линейного роста маком в пределах Мурмана. Впервые описана многолетняя динамика обилия поселений *M. balthica* в вершине Кандалакшского залива и показана синхронность пополнения поселений молодью. Моделирование показало, что колебания плотности поселений маком зависят от зимней температуры.

Теоретическая и практическая значимости работы. В работе получены фундаментальные данные, описывающие поселения *M. balthica* в Белом и Баренцевом морях, при этом впервые дано количественное описание типичных поселений данного вида в Баренцевом море. Полученные данные могут быть использованы при оценке запасов кормовых беспозвоночных для хозяйственно-ценных видов рыб и птиц. Проведено моделирование динамики плотности поселений *M. balthica* и показано влияние температуры на данный показатель, что может быть использовано для прогнозирования обилия маком. Проведенный анализ широтных изменений численности *M. balthica* показал, что распределение маком по данному показателю не соответствует широко-распространенной «гипотезе об обилии в центре» («abundant-centre hypothesis», Sagarin, Gaines, Gaylord, 2006), и может быть использован в критике данных представлений в биогеографических обзорах. Результаты исследования могут быть использованы также в курсах лекций по гидробиологии, популяционной биологии, репродуктивной экологии морского бентоса и биогеографии в ВУЗах.

Положения, выносимые на защиту. Основные черты организации поселений *M. balthica* в осушной зоне Белого и Баренцева морей можно описать следующим образом.

1. На литорали Кандалакшского залива Белого моря и в Баренцевом море (Западный Мурман и Кольский залив) *Macoma balthica* формирует поселения, в которых плотность значительно варьирует во времени и может достигать

нескольких тысяч экз./м², но наиболее типичны поселения маком с плотностью в несколько сотен экз./м². На литорали Восточного Мурмана Баренцева моря вид не формирует плотных поселений, и значения данного показателя редко превышает 100 экз./м².

2. Организация поселений *Macoma balthica* в условиях осушной зоны Белого и Баренцева морей не имеет принципиальных различий:

- в типичном случае в многолетней динамике поселений сменяются мономодальный (преобладание молоди) и бимодальный (добавление второго модального класса - группы особей старшего возраста) типы размерной структуры;
- как относительно редкое событие наблюдаются мономодальная структура поселений с ежегодным преобладанием молоди;

3. Характер динамики плотности поселений *Macoma balthica* определяется, в основном, неравномерностью уровня ежегодного пополнения их молодью. Беломорские поселения демонстрируют элементы синхронности процессов пополнения, что связано с влиянием температуры на выживаемость маком в первый год жизни (численность однолетних особей после холодных зим с устойчивым ледоставом оказывается относительно выше) и спецификой условий в локальном местообитании.

4. Скорость роста особей *Macoma balthica* в Белом и Баренцевом морях достоверно ниже, чем в других акваториях европейской части ареала. По характеру вариации средней скорости роста маком поселения Баренцева моря и Белого моря различий не имеют.

Апробация результатов. Полученные результаты были апробированы в ходе докладов на 46-м (Ровинь, 2011), 49-м (Санкт-Петербург, 2014) и 50-м (Хельголанд, 2015) Европейских морских биологических симпозиумах (European marine biology symposium); VI всероссийской школе по морской биологии «Биоразнообразие сообществ морских и пресноводных экосистем России» (Мурманск, 2007); научных сессиях Беломорской биологической станции МГУ (Пояконда, 2004, 2008); научных сессиях Морской биологической станции СПбГУ (Санкт-Петербург, 2004, 2008, 2009, 2010); X научном семинаре «Чтения памяти К.М. Дерюгина» (Санкт-Петербург, 2008), а также на семинарах кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ (Санкт-Петербург, 2003 – 2015).

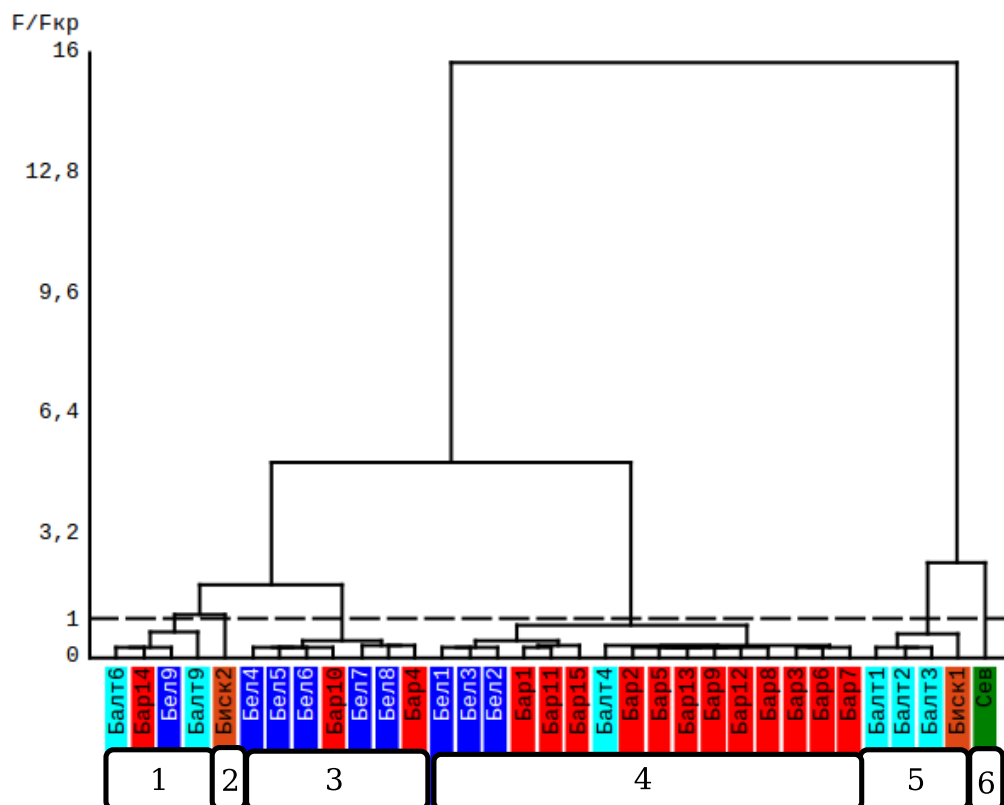


Рис. 5. Классификация поселений маком в европейской части ареала по моделям линейного роста. Примечание: Дендрограмма сходства 33 рядов, аппроксимированных уравнением Берталанффи. Способ объединения рядов в кластеры — усреднение значений переменной Y , соответствующих одному значению X . Мера сходства — $F/F_{кр}$ (уровень значимости $\alpha = 0,05$)

Моря: Балт — Балтийское, Бар — Баренцево, Бел — Белое, Биск — Бискайский залив, Сев — Северное.

селений (Семенова, 1970) и одно поселение в Балтийском море (Bergh, 1974). Часть исследованных поселений в Баренцевом море отличалась более высокой скоростью роста, и попала в группы 3 («Беломорский» кластер) и 1 (Беломорские, Балтийские и Баренцевоморские поселения). Интересно отметить, что более южные поселения (входящие в состав групп 2 и 5 — «Балтийский» кластер), в Бискайском заливе (Bachelet, 1980), характеризуются более низкой скоростью роста, чем в центральной части ареала). Данный результат хорошо согласуется с «гипотезой об обилии в центре» («abundant-centre hypothesis», Sagarin, Gaines, Gaylord, 2006) и ранее проведенными исследованиями (Beukema, Meehan, 1985; Hummel [et al.], 1998).

Долговременные тренды в поселениях *Macoma balthica*

Изучение плотностнозависимых процессов методом частных корреляций показало, что подобные процессы второго порядка характерны только для поселений в Южной губе о. Ряшкова и на материковой литорали в Лувеньге (достоверные значений $PRCF[2]$, причем в Южной губе $PRCF[2] > PRCF[1]$). Предположительно, это может быть воздействие хищников.

мономодальным. Такой тип динамики отмечен нами для всех поселений в районе Лувеньгских шхер, в Западной Ряшковой салме и на Дальнем пляже губы Дальне-Зеленецкая. Подобная картина была ранее описана для Сухой салмы в губе Чупа Белого моря (Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991). В Балтийском море описан аналогичный тип динамики (Segerstråle, 1969).

Другой вариант динамики размерной структуры, по-видимому, менее распространен. Он выглядит как ежегодное повторение мономодальной размерной структуры в течение нескольких лет. Такой вариант наблюдается в поселениях *M. balthica* в Южной губе о. Ряшкова и на о. Ломнишном. Интересно отметить, что оба поселения находились под влиянием хищной улитки *Amauropsis islandica* (Аристов, Гранович, 2011). Однако для того, чтобы аргументированно говорить о влиянии хищников, необходимы специальные исследования. Сходный тип динамики был описан для поселения в бухте Ключиха губы Чупа Белого моря (Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Gerasimova, Maximovich, 2013). Все участки, на которых описан подобный тип развития поселения, сходны по топическим условиям — песчаный пляж с минимальным заилением. Это подтверждает предположение, высказанное ранее (Gerasimova, Maximovich, 2013), что возможность формирования такого типа динамики может быть связана с расхождением по типу питания у молодых и взрослых маком в поселениях на песчаном грунте: молодь питается как собирающий детритофаг, в то время как взрослые особи переходят к фильтрации (О. Герасимова, 1988; Olafsson, 1989).

Скорость роста *Macoma balthica* как отражение условий обитания

Анализ широтных изменений параметра ω подтвердил гипотезу о снижении скорости роста в северных частях ареала маком (*Spearman* $\rho = -0,60$, $p < 0,0001$). Однако, в Балтийском море присутствуют поселения со скоростью роста, сравнимыми с характеристиками для арктических морей — Белого и Баренцева. По-видимому, это связано с влиянием низкой солености на скорость роста (Segerstråle, 1960; Kube, Peters, Powilleit, 1996).

Для учета варьирования реальных ростовых характеристик мы сравнили имеющиеся в литературе данные и полученные нами данные с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели. Всего было использовано 33 описания с 23 географических точек на Европейском побережье Северной Атлантики. Мы использовали данные о первых 6 годах роста особей, для унификации длины сравниваемых рядов. Было выделено 6 групп моллюсков, различающихся по ростовым характеристикам (рис. ??). Максимальная скорость роста была отмечена для группы 6 — поселение в Северном море (Vogel, 1959). Группа 4, в которую вошло большинство изученных нами поселений в Баренцевом море, характеризуется минимальной скоростью роста. Также в эту группу вошла часть Беломорских по-

Публикации. Основные результаты по теме диссертации изложены в 14 печатных изданиях, из них 2 статьи в журналах, рекомендованных ВАК, 3 статьи в сборниках, 9 — в тезисах докладов.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 11 глав, заключения, выводов и приложения. Полный объем диссертации 190 страниц текста с 42 рисунками и 35 таблицами. Список литературы содержит 174 наименования.

Благодарности. Я благодарна администрации Кандалакшского заповедника и лично А. С. Корякину и администрации СПбГУ за поддержку наших экспедиций на Белом и Баренцевом морях. Я благодарна всем участникам Беломорских экспедиций ГИПС ЛЭМБ, Студенческих Баренцевоморских экспедиций СПбГУ, Беломорских экспедиций кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ, и помогавшим нам коллегам: М. В. Макарову и С. В. Малавенде и С. С. Малавенде, О. С. Тюкиной и И. П. Прокопчук. Я благодарю А. В. Полоскина, Д. А. Аристову, Е. А. Генельт-Яновского, К. В. Шунькину, А. В. Герасимову, А. Д. Наумова за предоставленные материалы. Постоянные обсуждения с Ю. Ю. Тамберг и В. М. Хайтовым значительно улучшили мои навыки в статистической обработке материала и помогли мне в работе. На этапе обработки данных неоценимую помощь идеями и разъяснениями мне оказали В. М. Хайтов, Д. А. Аристов и Е. А. Генельт-Яновский. Я благодарна П. П. Стрелкову за активизацию процесса подготовки диссертации и конструктивные замечания. Кроме того, я чрезвычайно признательна руководителям Лаборатории экологии морского бентоса И. А. Коршуновой, А. В. Полоскина, Е. А. Нинбурга и В. М. Хайтову, которые 13 лет назад убедили меня, что морская биология очень интересна, и вложили много сил в мое обучение и воспитание. Я благодарна своему научному руководителю Н. В. Максимовичу за конструктивную помощь на всех этапах работы, жесткие споры и долгие беседы, ехидные комментарии и неизменно доброе отношение.

Данная работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов Санкт-Петербургского государственного университета (1. 0. 134. 2010, 1. 42. 527. 2011, 1. 42. 282. 2012, 1. 38. 253. 2014) и Российского фонда фундаментальных исследований (12-04-01507, 13-04-10131 К).

Содержание работы

Глава 1. Обзор литературы.

На основании литературных источников дается физико-географическое описание районов исследования. Описаны климатические характеристики региона, термо-галинный режим и ледовые условия Белого и Баренцева морей, и особенности районов исследованных акваторий. Также дана экологическая характеристика вида *M. balthica* как эврибионтного и эвритопного. В отдельных разделах дан обзор структурных показателей поселений данного вида в разных частях ареала, данные о динамике и определяющих ее факторах, продолжительности жизни и росте макром.

Глава 2. Материал и методика

Материал для работы был собран в Кандалакшском заливе Белого моря и на Мурманском побережье Баренцева моря.

В вершине Кандалакшского залива наблюдения проводили на шести мониторинговых участках в рамках работы экспедиций Группы исследований прибрежных сообществ Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ. Были исследованы три поселения в районе Лувеньгских шхер (1992 – 2012 — эстуарий реки Лувеньги и Илистая губа острова Горелого, 1992 – 2002 — участок материковой литорали в 800 метрах западнее поселка Лувеньга) и три поселения на островах Северного архипелага: в Западной Ряшковой Салме (1994 – 2012) и Южной губе (2001 – 2012) о. Ряшков и на о. Большой Ломнишный (2007 – 2012). Данные по последним двум участкам предоставлены Д. А. Аристовым. В районе губы Чупа исследования проводили на четырех участках в ходе экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ: в Сухой Салме и бухте Ключиха острова Кереть, на материковой литорали пролива Подпахта и в бухте Лисьей (2006).

Материал в акватории Баренцева моря был собран в ходе Студенческих Баренцевоморских экспедиций СПбГУ в 2007 – 2008 годах. Всего было исследовано 12 участков. На Восточном Мурмане исследованные участки литорали были расположены в губах Гавриловская, Ярнышная, Дальнезеленецкая, Шельпинская, Порчница и Ивановская. В Кольском заливе исследования проводили в районе Абрам-мыса и в Пала-губе (в районе города Полярный). Также в работе использованы данные К. В. Шунькиной и Е. А. Генельт-Яновского (2005) по обилию маком в губе Печенга и Ура-губе (Западный Мурман) и в районе Северного Нагорного и Ретинского (Кольский залив).

Для каждого участка проводили физиономическое описание литорали, на ряде участков были отобраны пробы грунта для анализа гранулометрического состава и содержания органических веществ. Описание термического режима исследованных акваторий проводили по данным о динамике среднемесячных температур в исследованный период (*Летопись природы Кандалакшского заповедника*, 1991–2000; *Архив погоды в Кандалакше*, 2014; *Разрез «Кольский меридиан»*, 2014). Для всех исследованных поселений проводили описание качественного состава сопутствующей фауны.

Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью $1/30 \text{ м}^2$, из которой изымали грунт до глубины 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 ячеей 1 мм или 0,5 мм. После промывки из проб выбирали всех особей *M. balthica*.

Для описания структуры поселений использовали данные всех доступных сборов. В пробах подсчитывали количество особей, которое затем пересчитыва-

Beukema, 1976; K. Jensen, J. Jensen, 1985; J. Jensen, Nøst, Stokland, 1985; Madsen, K. Jensen, 1987; Beukema, 1979; Zwarts, Wanink, 1993; Reise, Herre, Sturm, 1994).

Плотность поселений в сублиторали Восточного Мурмана (Ивановская губа) была выше, чем плотность поселений моллюсков на литорали. В верхней сублиторали Печерского моря (восточная часть Баренцева моря, Denisenko [et al.], 2003) плотность поселений маком была в два раза ниже, чем отмеченная нами, однако также была значительно выше обилия данного вида на литорали Восточного Мурмана. Более высокие плотности поселений маком в верхней сублиторали относительно литорали отмечены для некоторых участков в Белом море (Семенова, 1974), хотя чаще отмечается обратный эффект (Семенова, 1974; Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991).

Максимальная средняя плотность поселения маком на квадратный метр монотонно увеличивается с широтой. Таким образом, распределение обилия вида *M. balthica* в европейской части ареала может быть описано как увеличивающееся к северу («ramped north») (Sagarin, Gaines, 2002).

Биомасса. Максимальная биомасса *M. balthica* была отмечена в поселениях центральной части ареала — в Северном и Балтийском морях (рис. ??, Б). На южном краю ареала биомасса ожидаемо снижается, в то время как в северной части ареала биомасса сравнима со средними значениями в центральной части ареала, хотя и не достигает максимальных. Таким образом, распределение поселений с различной биомассой в целом соответствует гипотезе об обилии в центре (Sagarin, Gaines, 2002).

Размерная структура. В исследованных нами поселениях размерная структура *M. balthica* значительно варьирует по форме распределения. Однако при достаточно высокой плотности поселения моллюсков мы наблюдаем две наиболее характерные ситуации: мономодальное распределение особей по размерам (чаще всего с преобладанием молодых особей) и бимодальное распределение.

Рассматривая динамику размерной структуры, можно говорить о двух ситуациях, которые наблюдались в исследованных поселениях. Наиболее распространена ситуация, в которой происходит смена типа структуры со временем. Сначала в поселении формируется мономодальная структура с преобладанием относительно молодых особей, и дальнейшее смещение модального класса по оси размеров. Через несколько лет происходит следующее успешное пополнение поселения молодью, и формируется бимодальное распределение. Со временем происходит элиминация старших особей. При этом, в зависимости от промежутка времени, через который происходит следующее успешное пополнение поселения молодью, мы либо продолжаем наблюдать бимодальное распределение, либо оно вновь становится

А

Б

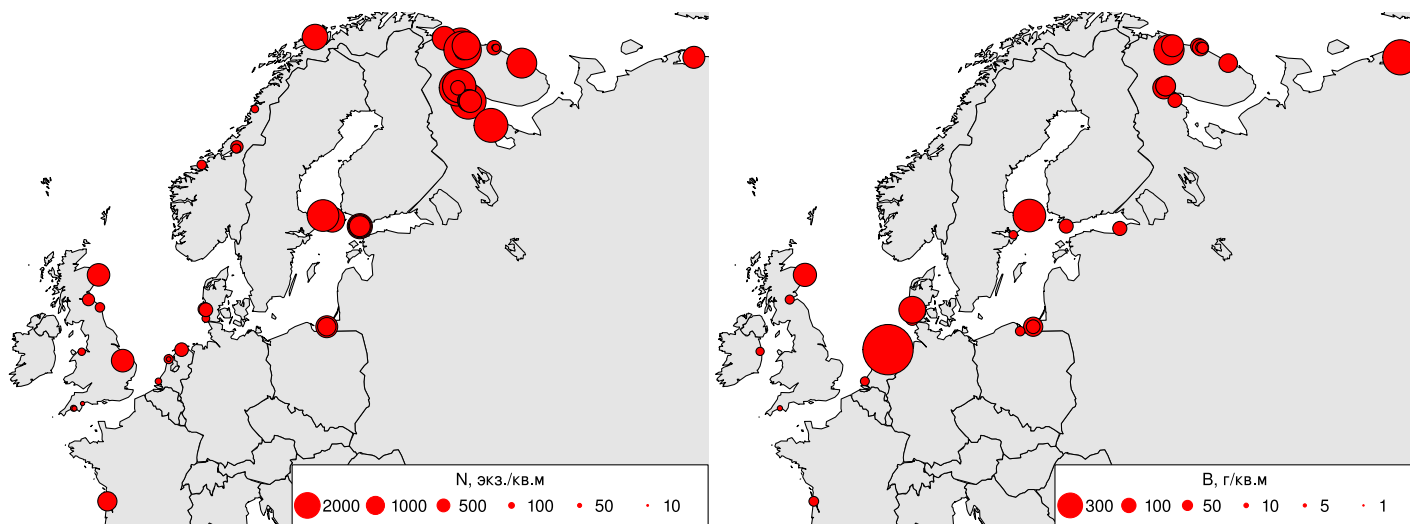


Рис. 4. Средние плотность поселений (А) и биомасса (Б) *Macoma balthica* в европейской части ареала

Глава 11. Обсуждение результатов

Исследованные участки биотопически разнородны и относительно полно характеризуют разнообразие биотопов илисто-песчаной литорали в исследованных акваториях, а отмеченные сопутствующие виды являются характерным окружением для *M. balthica* (Дерюгин, 1915; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1928; Гурьянова, Ушаков, 1929; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930; Бабков, Голиков, 1984; В. Наумов А. Ф., 1993; Чертопруд [и др.], 2004; А. Наумов, 2006; А. Герасимова [и др.], 2010; Деревенчиков, Кравец, 2010; Столяров, 2010). Таким образом, мы имеем дело с типичными для данного региона биосистемами.

Структура поселений *Macoma balthica*

Плотность поселений. Полученные для Белого и Баренцева морей данные об обилии *M. balthica* хорошо согласуются с литературными данными об этих регионах. Для сравнения наших данных по Белому и Баренцеву морям с данными по обилию маком в других регионах европейской части ареала была собрана опубликованная информация о среднем обилии особей *M. balthica* в различных акваториях (рис. ??, А). Плотность поселений *M. balthica* на Западном Мурмане и в Кольском заливе была сравнима с аналогичными показателями моллюсков в Белом море, Балтийском море и северной части Норвежского моря (Семенова, 1974; Aschan, 1988; Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Bonsdorff, Norkko, Boström, 1995; Boström, Bonsdorff, 2000; Oug, 2001; Laine [et al.], 2003; Хайтов [и др.], 2007; Varfolomeeva, Naumov, 2013). Плотность поселений маком, сходная по величине с отмеченными на Восточном Мурмане, характерна для Норвежского и Северного морей (включая Ваттово море) (Brady, 1943; Sneli, 1968; Strömgren, Lande, Engen, 1973;

ли в плотность поселения моллюсков. Биомассу определяли путем взвешивания на весах с точностью 10 мг либо, для части участков на Белом море, расчетным методом с использованием формулы зависимости массы макомы от ее длины $W = 0,00016 \times L^{2,96}$, полученной для губы Чупа (Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1993). Для изучения размерной структуры поселений маком у всех моллюсков в пробах измеряли под биноклем максимальный линейный размер (длину) с точностью 0,1 мм. По полученным данным строили размерно-частотное распределение с шагом 1 мм. Сравнение обилия проводили с помощью непараметрического теста Краскела-Уоллеса. Для выявления связи величин обилия с гранулометрическим составом грунта использовали непараметрическую корреляцию Спирмена (Hollander, Wolfe, Chicken, 2013). Классификацию размерных структур проводили с помощью анализа главных компонент (Mardia, Kent, Bibby, 1979).

На шести мониторинговых участках в Белом море и одном мониторинговом участке в Баренцевом море проводили наблюдения за динамикой обилия. Сравнение средних проводили с помощью критериев Вилкоксона и Краскела-Уоллеса (Hollander, Wolfe, Chicken, 2013). При анализе трендов в динамике поселений использовали корреляционный анализ Мантеля (P. Legendre, L. Legendre, 2012) для удаления тренда из рядов. Также этот метод использовали для оценки синхронности динамик обилия моллюсков в разных поселениях. Для выявления плотностнозависимых процессов были использованы частные автокорреляции (Partial rate correlation function) (Berryman, Turchin, 2001). Для изучения влияния температуры на динамику обилия *M. balthica* использовали линейные модели (Chambers, Hastie, 1991). Оценку корректности построенной модели проверяли с помощью критериев Дарбина-Уотсона (отсутствие автокорреляций), Шапиро-Уилка (нормальное распределение остатков) и Бройше-Пагана (гомогенность дисперсий).

Рост особей *M. balthica* изучали по материалам, полученным в августе 2007 – 2008 гг. для семи участков в Баренцевом море: Абрам-мыс, Пала-губа, губы Гавриловская, Ярнышная, Дальнезеленецкая, Шельпино, Порчниха. У всех особей измеряли длину раковины и (по меткам роста) ее значения в период каждой зимней остановки роста с точностью 0,1 мм. Возрастные ряды аппроксимировали при помощи линейной модификации уравнения Берталанфи: $L_t = L_{max} \times (1 - e^{(-k(t-t_0))})$, где L_{max} , k , t_0 — параметры, а L_t — длина раковины моллюска в возрасте t . Сравнительный анализ кривых роста произведен по методике, описанной Н.В. Максимовичем (1989). Расчеты проводили при помощи оригинального макроса к MS Excel, выполненного Т.С. Ивановой. При сравнении авторских данных с литературными источниками использовали как указанную методику, так и метод сравнение параметра $\omega = L_{max} \times k$ (где L_{max} и k — коэффициенты уравнения роста Берталанфи), который считается более адекватным для задач сравнения ростовых характеристик, чем сравнение параметров L_{max} и k напрямую (Appeldoorn, 1983; Beukema,

Meehan, 1985). Структуру вариации величин группового годового прироста анализировали при помощи двухфакторного дисперсионного анализа (Chambers, Hastie, 1991).

Для описания количественных характеристик формирования спата в июле и в конце августа 2006 года были проведены наблюдения в губе Чупа. В июле на среднем горизонте литорали было отобрано по пять проб на каждом участке для учета маком старше 1 года и сопутствующего макрозообентоса. В конце августа на этих же участках были отобраны пробы с учетной площади 0,01 кв. м, которые фиксировали, а затем без промывки разбирали под биноклем. Из данных проб выбирали всех особей *M. balthica*, осевших в этом году, т.е. не имевших кольца остановки роста. Для выявления связи плотности поселения спата с обилием маком и с обилием макрозообентоса использовался ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Для оценки влияния плотности поселения взрослых маком на размеры пополнения был проведен иерархический дисперсионный анализ.

Для изучения динамики пополнения поселения количество годовалых особей в каждый год была восстановлена по данным размерной структуры. Для выявления связи между обилием однолетних особей с различными параметрами использовали коэффициент корреляции Спирмена (Hollander, Wolfe, Chicken, 2013). Гипотезу о синхронности пополнения поселений в акватории проверяли при помощи корреляции Мантеля (P. Legendre, L. Legendre, 2012).

Все расчеты проводили в программах Statistica for Windows, PaSt (Hammer, Harper, Ryan, 2001) и в статистической среде R (R Core Team, 2014). Все карты созданы с использованием данных OpenStreetMap (www.openstreetmap.org).

Глава 3. Описание исследованных акваторий

В данной главе для каждого исследованного участка дано описание ширины литорали, наличия берегового стока, камней и валунов, зарослей фукоидов и взморника *Zostera marina*.

По гранулометрическому составу грунта на всех исследованных участках преобладают песчаные фракции. Массовая доля гравия не превышает трети. Участки в Белом и Баренцевом море различаются по содержанию алевритов и пелитов. В Белом море большинство участков содержат значительное количество частиц размером менее 0,1 мм, в то время как в Баренцевом их массовая доля на большинстве участков невелика.

Температурный режим исследованных акваторий значительно различается. Так, в прибрежной части Кандалакшского залива Белого моря он характеризуется более значительными сезонными колебаниями. В пределах каждого сезона межгодовые изменения в Белом море также выше, чем в Баренцевом. Кроме то-

годах. Однако только увеличение плотности поселений моллюсков в 1999 – 2000 привело к формированию стабильных поселений маком с высокой плотностью, в остальных случаях локальное повышение плотности поселений нивелировалось за следующий год.

Единственное поселение в Баренцевом море, где были проведены многолетние наблюдения (в губе Дальне-Зеленецкой), характеризовалось низкой плотностью особей (десятки особей) и относительной стабильностью динамики.

Глава 9. Количественные характеристики формирования спата в поселениях *Macoma balthica* на литорали губы Чупа (Белое море)

Оседание спата широко варьирует в пределах локальных акваторий. На исследованных участках плотность поселения спата варьировала от 4 до 10 тыс. экз./м². По результатам дисперсионного анализа показано, что как плотность поселения взрослых особей ($F = 8,0; p = 0,01$), так и уникальный набор условий каждого участка ($F = 9,93; p = 0,002$) достоверно влияют на количество маком, осевших в поселении, причем вариабельность от участка к участку выше, чем вариабельность, обусловленная высокой или низкой плотностью поселений взрослых особей в поселении.

Глава 10. Динамика пополнения поселений *Macoma balthica* в Белом море

Плотность поселений годовалых особей значительно варьирует год от года: от 0 до 5500 экз./м². При этом именно флуктуации плотности поселений годовалых особей во многом определяют изменения обилия маком (*Spearman* $\rho = 0,83, p < 0,0001$).

Поскольку при размножении формируется общий личиночный пул, а в дальнейшем на выживаемость влияют зимние условия, можно предположить, что географически близкие поселения должны пополняться синхронно. По результатам корреляционного анализа Мантеля в поселении на о. Горелом успешные пополнения происходили синхронно с поселениями на материковой литорали в Лувеньге (*Mantel* $r = 0,96, p = 0,009$) и двумя участками литорали на о. Ряшкове (Южная губа (*Mantel* $r = 0,52, p = 0,004$) и Западная Ряшкова салма (*Mantel* $r = 0,99, p = 0,001$)). Также был синхронным характер динамики поселений в Южной губе о. Ряшкова с участком в эстуарии р. Лувеньги (*Mantel* $r = 0,79, p = 0,001$), и участка в Западной Ряшковой Салме с Лувеньгой (*Mantel* $r = 0,97, p = 0,002$).

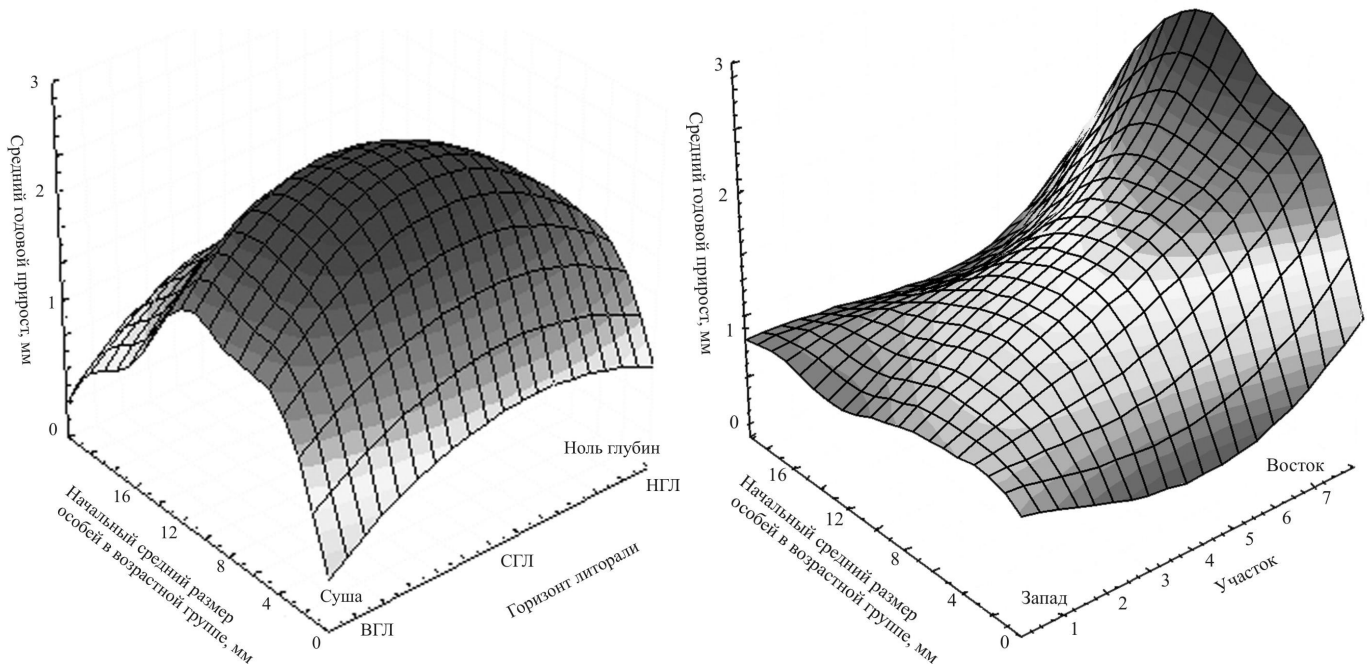


Рис. 3. Характер изменений средней величины годового прироста особей *Macoma balthica* в зависимости от начальной средней длины их раковин, мареографического уровня обитания (А) и условного смещения участка по побережью Мурмана на восток (Б)

Примечания: Участки: 1 — Абрам-мыс, 2 — Пала-губа, 3 — Гаврилово, 4 — Ярнышная, 5 — Дальнезеленецкая, 6 — Шельпино, 7 — Порчниха

ВГЛ — верхний, СГЛ — средний, НГЛ — нижний горизонты литорали

среднего годового прироста в различных размерных группах макром показало, что в более восточных поселениях данный показатель достоверно выше, чем в более западных (рис. ??). Также было показано, что в среднем горизонте литорали средний годовой прирост особей *M. balthica* оказывается выше, чем в верхнем и нижнем. Данные закономерности были выражены в разной степени у особей, различающихся по длине раковины. Во всех случаях наибольший средний годовой прирост наблюдали у особей с длиной раковины 6 — 9 мм.

Глава 8. Динамика обилия *Macoma balthica* в литоральных поселениях

На основании долговременных наблюдений (от 7 до 20 лет) была описана динамика обилия поселений *M. balthica* в вершине Кандалакшского залива Белого моря и в губе Дальне-Зеленецкой Баренцева моря.

На протяжении 20 лет во всех исследованных Беломорских поселениях *M. balthica* были отмечены колебания плотности с амплитудой, достигающей двух порядков (от десятков до десяти тысяч особей). При менее длительных наблюдениях динамика обилия макром в поселениях может быть относительно стабильной (например, в течение 7 лет на литорали о. Ломнишний). Локальные повышения плотности поселений *M. balthica* были отмечены в 1999 — 2000, 2004 — 2005 и 2008

го, различается сезонность хода температур. В Белом море лето является наиболее теплым сезоном (средняя многолетняя температура — $+11,29^{\circ}\text{C}$), а зима — наиболее холодным (средняя многолетняя температура — $+0,22^{\circ}\text{C}$). Для Баренцева моря гидрологическая сезонность сдвинута относительно календарной: самый теплый сезон — осень (средняя многолетняя температура — $+7,49^{\circ}\text{C}$), а самый холодный — весна (средняя многолетняя температура — $+3,32^{\circ}\text{C}$).

Глава 4. Биотический фон в сообществах *Macoma balthica*

В данной главе приводятся списки сопутствующих таксонов макробентоса в поселениях *M. balthica*. Всего в Белом море было обнаружено 57 таксонов беспозвоночных, в Баренцевом — 48 таксонов. На всех участках по количеству таксонов преобладали представители Polychaeta.

Кластерный анализ показал, что в Баренцевом море все литоральные участки сходны по составу сообществ, и только сублиторальный участок в губе Ивановская достоверно отличается. В Белом море состав сообщества был более разнообразным, однако нельзя говорить о явной географической или мареографической приуроченности выделенных групп.

Глава 5. Обилие *Macoma balthica*

Средняя плотность поселения *M. balthica* в Белом море варьировала от 10 экз./м² (о. Горелый) до 8500 экз./м² (Западная Ряшкова салма)(рис. ??, А).

Наиболее часто встречаются поселения со средней плотностью 700 — 800 экз./м². Отдельные районы Кандалакшского залива Белого моря не отличались по средней плотности поселения маком (*Kruskal — Wallis* $\chi^2 = 5,6$, $p = 0,2$). Средняя биомасса варьировала от 1,1 г/м² (б. Ключиха, 2006 год) до 177,9 г/м² (о. Горелый, 2004 год).

В Баренцевом море минимальная средняя плотность поселения составляла 30 экз./м² (г. Дальне-Зеленецкая), что сравнимо с аналогичными показателями для Белого моря. Максимальная средняя плотность поселения была значительно меньше, чем беломорская — 3350 экз./м² (Абрам-мыс) (рис ??, Б). Среди исследованных наиболее часто встречались поселения со средним обилием менее 100 экз./м². Для Мурманского побережья Баренцева моря на качественном материале показано, что Западный, Восточный Мурман и Кольский залив значительно различаются по условиям обитания и формирующимся сообществам (Гурьянова, Ушаков, 1929; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930). Наши данные подтверждают эти различия на количественном уровне: размах варьирования средней плотности поселения в пределах районов достоверно различается (*Kruskal — Wallis* $\chi^2 = 17,6$, $p = 0,00015$). Сред-

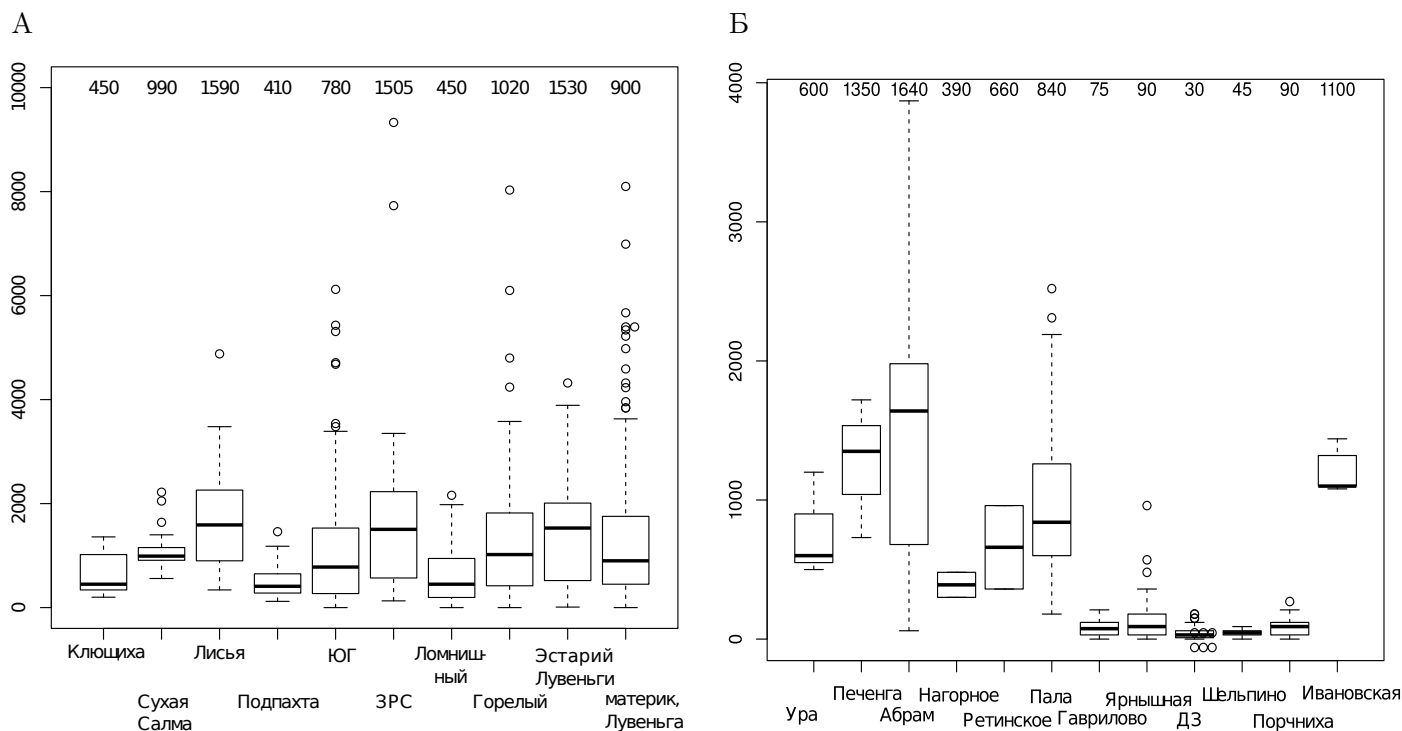


Рис. 1. Варьирование средней плотности поселений *Macoma balthica* в поселениях Кандалакшского залива Белого моря (А) и Мурманского побережья Баренцева моря (Б)

Примечание: По оси абсцисс — плотность поселения *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. Числа в верхней части графика — медианное значение плотности поселения *M. balthica*, экз./м².

ЮГ — Южная губа о. Ряшков, ЗРС — Западная Ряшкова Салма, ДЗ — Дальне-Зеленецкая губа

ная биомасса маком в Баренцевом море варьировала от 13,0 г/м² (Гаврилово) до 216,5 г/м² (Абрам-мыс). Средняя биомасса в Кольском заливе была выше, чем на Восточном Мурмане (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 6,8$; $p = 0,009$).

Глава 6. Размерная структура поселений *Macoma balthica*

В Белом море среди вариантов динамики размерной структуры в поселениях *M. balthica* распространено чередование бимодальной и мономодальной размерных структур. Мономодальная структура обычно формируется на фоне практически полной элиминации крупных особей при пополнении поселения новой генерацией маком. В дальнейшем, если новое пополнение происходит быстрее, чем предыдущая генерация элиминируется, то формируется бимодальная размерная структура. Среди шести мониторинговых участков в Кандалакшском заливе Белого моря лишь для двух из них — в Южной губе острова Ряшков и на о. Ломнишный — динамика размерной структуры принципиально иная, и мы ежегодно видим мономодальное распределение особей по размерам с доминированием мелких особей.

В Баренцевом море на исследованных участках были представлены все возможные варианты размерной структуры: мономодальная (участки: Абрам-мыс

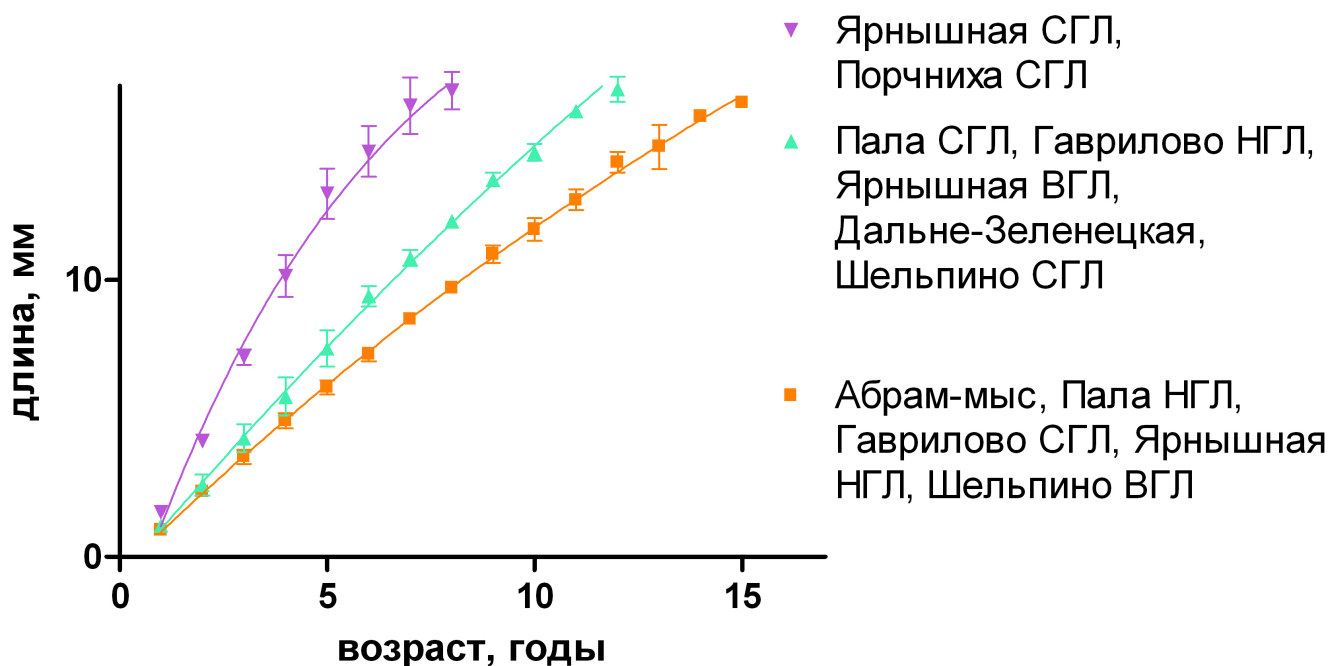


Рис. 2. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в изученных местообитаниях

Примечания: ВГЛ — верхний, СГЛ — средний, НГЛ — нижний горизонты литорали

СГЛ, Пала-губа СГЛ, губа Гаврилово СГЛ), бимодальная (участки: Абрам-мыс НГЛ, Пала-губа НГЛ, губа Ярнышная, губа Дальне-Зеленецкая СГЛ, губа Порчниха СГЛ) и практически равномерная (участки: губа Гаврилово НГЛ, губа Дальне-Зеленецкая ВГЛ и НГЛ, губа Шельпино ВГЛ и СГЛ, губа Ивановская ВСЛ)¹. Мономодальное распределение особей по размерам наблюдается либо при доминировании мелких особей длиной 3 — 5 мм, либо при доминировании крупных — 12 — 18 мм. При бимодальном распределении обычно первую моду формировали мелкие макомы длиной 2 — 5 мм, а вторую — моллюски длиной более 10 мм.

Глава 7. Линейный рост *Macoma balthica*

На литорали Баренцева моря особи *M. balthica* гетерогенны по скорости роста. По итогам классификации было выделено три группы маком, отличающиеся по характеру роста (рис. ??). Первая группа — особи с наименьшей скоростью роста, которые достигали средней длины 16,4 мм за 14 лет. Макомы с промежуточной скоростью роста вырастали за 13 лет в среднем до 19,3 мм. Особи с максимальной скоростью роста за 9 лет достигали средней длины 18 мм.

При сравнении кривых роста не было отмечено сходства по скорости роста особей из одного поселения или с одного уровня осушки. Однако анализ величин

¹Здесь и далее: ВГЛ — верхний горизонт литорали, СГЛ — средний горизонт литорали, НГЛ — нижний горизонт литорали, ВСЛ — верхняя сублитораль.