

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

НАЗАРОВА  
София Александровна

ОРГАНИЗАЦИЯ ПОСЕЛЕНИЙ *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758)  
В ГРАДИЕНТАХ КЛЮЧЕВЫХ ПЕРЕМЕННЫХ СРЕДЫ  
ОСУШНОЙ ЗОНЫ БЕЛОГО И БАРЕНЦЕВА МОРЕЙ

Специальность 03.02.10 —  
«Гидробиология»

Диссертация на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

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

Санкт-Петербург – 2014

# Содержание

<b>1 Введение</b>	<b>4</b>
1.1 Цели и задачи . . . . .	5
<b>2 Материал и методика</b>	<b>6</b>
2.1 География исследований . . . . .	6
2.2 Характеристика местообитаний . . . . .	6
2.3 Описание сообществ, включающих <i>Macoma balthica</i> . . . . .	9
2.4 Изучение микрораспределения <i>Macoma balthica</i> . . . . .	10
2.5 Изучение структуры поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .	10
2.6 Изучение динамики поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .	11
2.7 Изучение линейного роста <i>Macoma balthica</i> . . . . .	13
<b>3 Характеристика района исследования</b>	<b>15</b>
3.1 Географическое и физиономическое описание . . . . .	15
3.2 Характеристики грунта . . . . .	19
<b>4 Биотический фон в сообществах <i>Macoma balthica</i></b>	<b>22</b>
4.1 Белое море . . . . .	22
4.2 Баренцево море . . . . .	22
<b>5 Микрораспределение <i>Macoma balthica</i></b>	<b>28</b>
5.1 Восточный Мурман . . . . .	28
5.2 Кольский залив . . . . .	28
<b>6 Обилие <i>Macoma balthica</i></b>	<b>35</b>
6.1 Белое море . . . . .	35
6.2 Баренцево море . . . . .	36
6.3 Влияние состава грунта на численность <i>Macoma balthica</i> . . . . .	41
<b>7 Размерная структура <i>Macoma balthica</i></b>	<b>44</b>
7.1 Белое море . . . . .	44
7.2 Баренцево море . . . . .	47
<b>8 Линейный рост <i>Macoma balthica</i></b>	<b>49</b>
<b>9 Динамика обилия <i>M. balthica</i>.</b>	<b>57</b>
9.1 Эстуарий реки Лувеньги. . . . .	57
9.2 Илистая губа острова Горелый. . . . .	58
9.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга . . . . .	58
9.4 Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова. . . . .	59
9.5 Южная губа острова Ряшкова . . . . .	60

9.6	Остров Ломнишный . . . . .	60
9.7	Анализ динамики численности <i>Macoma balthica</i> в Кандалакшском заливе Белого моря . . . . .	60
9.8	Синхронность динамики численности <i>Macoma balthica</i> в Кандалакшском заливе Белого моря . . . . .	61
9.9	Дальний пляж губы Дальнезеленецкая . . . . .	63
<b>10</b>	<b>Количественные характеристики формирования спата в поселениях <i>Macoma balthica</i> на лitorали губы Чупа (Белое море)</b>	<b>70</b>
<b>11</b>	<b>Динамика пополнения поселений <i>Macoma balthica</i> в Белом море</b>	<b>75</b>
11.1	Размер моллюсков <i>M. balthica</i> в возрасте 1 года . . . . .	75
<b>12</b>	<b>Выводы</b>	<b>84</b>
	<b>Список литературы</b>	<b>87</b>
<b>A</b>	<b>Характеристики пробоотбора и среднее обилие <i>Macoma balthica</i> на исследованных участках</b>	<b>92</b>
<b>B</b>	<b>Таксономический состав сообществ макробентоса на исследованных участках</b>	<b>99</b>
<b>C</b>	<b>Приложение. Распределение особей <i>Macoma balthica</i> разного возраста на нижнем горизонте лitorали Пала-губы (Кольский заливы, Баренцево море)</b>	<b>106</b>
<b>D</b>	<b>Размерная структура <i>Macoma balthica</i> в исследованных поселениях Кандалакшского залива Белого моря</b>	<b>111</b>
<b>E</b>	<b>Размерная структура <i>Macoma balthica</i> в исследованных поселениях Баренцева моря</b>	<b>129</b>
<b>F</b>	<b>Ростовые характеристики <i>Macoma balthica</i> на Мурманском побережье Баренцева моря</b>	<b>132</b>
<b>G</b>	<b>Обилие <i>Macoma balthica</i> в европейской части ареала</b>	<b>147</b>

# <sup>1</sup> 1 Введение

<sup>2</sup> Двустворчатый моллюск *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) — один из излюбленных мо-  
<sup>3</sup> дельных объектов в морских гидробиологических исследованиях. В классической биогео-  
<sup>4</sup> графии вид относят к амфибореальным. Это обычная литоральная форма в Белом море,  
<sup>5</sup> у берегов Мурмана и далее на запад, вдоль атлантических берегов Европы — до Франции.  
<sup>6</sup> По Атлантическому побережью Северной Америки макомы распространены от Лабрадора  
<sup>7</sup> до штата Джорджия. В северной части Тихого океана — от Берингова моря до Японско-  
<sup>8</sup> го, а по американскому побережью — до Калифорнии. В юго-восточной части Баренцева  
<sup>9</sup> моря и в прилегающей части Карского моря они обитают не на литорали, а на глубине  
<sup>10</sup> нескольких метров. Моллюски заселяют всю основную часть Балтийского моря, далеко  
<sup>11</sup> заходя во все заливы, где живет до глубины более 100 метров (Зацепин, Филатова, 1968).

<sup>12</sup> В настоящее время вид *Macoma balthica* по результатам аллозимного анализа предлага-  
<sup>13</sup> ют разделять на два подвида: *M. b. balthica*, обитающий в северной части Тихоокеанского  
<sup>14</sup> региона, и *M. b. rubra* из Северо-Восточной Атлантики. Однако в морях, связанных с Ат-  
<sup>15</sup> лантикой, существуют очаги распространения тихоокеанской формы. Так, в Балтийском  
<sup>16</sup> и Баренцевом море Атлантическая и Тихоокеанская формы сосуществуют и образуют ги-  
<sup>17</sup> бриды (Väinölä, 2003). В Белом море встречается в основном *M. b. balthica*, и лишь в устье  
<sup>18</sup> Онеги было обнаружено два экземпляра *M. b. rubra* (Nikula, Strelkov, Väinölä, 2007). К  
<sup>19</sup> настоящему моменту нет прямых данных о влиянии данных генетических особенностей  
<sup>20</sup> на экологические характеристики особей, поэтому в данной работе рассматривается вид  
<sup>21</sup> *Macoma balthica* sensu lato.

<sup>22</sup> *Macoma balthica* — хорошо изученный вид в других частях ареала (см. например: J.  
<sup>23</sup> Beukema, Dekker, Jansen, 2009; Gilbert, 1978; Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002; Hiddink,  
<sup>24</sup> ter Hofstede, Wolff, 2002; Lavoie, 1970; S. Segerstråle, 1960; Vincent, Joly, Brassard, 1989). Из  
<sup>25</sup> арктических морей в настоящий момент поселения маком относительно хорошо изучены  
<sup>26</sup> лишь в Белом море.

<sup>27</sup> В Белом море макомы относятся к наиболее многочисленным обитателям илисто-  
<sup>28</sup> песчаных пляжей. Эти моллюски являются одним из основных пищевых объектов для  
<sup>29</sup> многих видов рыб и птиц Белого моря (Азаров, 1963; Бианки, Бойко, В. Хайтов, 2003;  
<sup>30</sup> Гольцов, Полозов, Полоскин, 1997; Перцов, 1963). Поэтому на территории Кандалакшско-  
<sup>31</sup> го государственного природного заповедника *Macoma balthica* входит в список отслежива-  
<sup>32</sup> емых видов кормовых беспозвоночных (Назарова, 2003).

<sup>33</sup> Также массовость и доступность для изучения позволяет использовать данный вид  
<sup>34</sup> как удобную модель при анализе закономерностей развития поселений двустворчатых  
<sup>35</sup> моллюсков. Именно поэтому локальные скопления маком Белого моря широко использу-  
<sup>36</sup> ются как объекты мониторинговых исследований, которые проводились и проводятся на  
<sup>37</sup> всех крупных биологических стационарах на Белом море. В результате к настоящему мо-  
<sup>38</sup> менту получены многолетние ряды данных, характеризующих популяционные показатели  
<sup>39</sup> маком на Белом море. При этом была отмечена существенность различий в организации  
<sup>40</sup> локальных поселений маком (Н. Максимович, Герасимова, Кунина, 1991; Н. Максимович,

41 Кунина, 1982; Назарова, 2003; Назарова, Полоскин, 2005; Николаева, 1998; Полоскин, 1996;  
42 Семенова, 1974).

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

49 Таким образом, к настоящему моменту данные по Баренцеву морю фрагментарны и  
50 не сформированы количественные представления о поселениях маком на Мурмане. По  
51 Белому морю информации значительно больше, но она относится к описанию отдельных  
52 локальных поселений, которые, на первый взгляд, весьма разнородны. Кроме того, до  
53 сих пор совершенно не изучен вопрос о факторах, влияющих на динамику поселений  
54 *Macoma balthica* в арктических морях. Данный вопрос подробно разобран для Ваттowego  
55 моря (J. Beukema, Dekker, Jansen, 2009; Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002; Hiddink, ter  
56 Hofstede, Wolff, 2002), однако прямой перенос полученных результатов представляется  
57 невозможным из-за климатических различий между регионами.

## 58 1.1 Цели и задачи

59 Целью данной работы стало изучение гетерогенности поселений *Macoma balthica* в усло-  
60 виях арктических морей.

61 Для достижения данной цели мы поставили следующие задачи.

- 62 1. Изучение размерной структуры в различных местообитаниях для описания эфек-  
63 тов внутрипопуляционной гетерогенности маком;
- 64 2. изучение многолетней динамики поселений маком;
- 65 3. изучение структуры сообществ макробентоса в изучаемых биотопах для выявления  
66 биотических взаимодействий видов;
- 67 4. изучение показателей линейного роста маком для шкалирования изученных поселе-  
68 ний по степени оптимальности условий обитания;
- 69 5. изучение микрораспределения маком в местообитаниях для изучения хорологиче-  
70 ских аспектов формирования поселений маком;
- 71 6. изучение численности спата для изучения механизмов, определяющих пополнение  
72 локальных поселений.

73 Тут должно быть что-то про: актуальность темы степень ее разработанности цели и  
74 задачи научная новизна теоретическая и практическая значимости работы методология и  
75 методы исследования положения, выносимые на защиту степень достоверности и апроба-  
76 цию результатов

## **77 2 Материал и методика**

### **78 2.1 География исследований**

#### **79 2.1.1 Белое море**

80 В вершине Кандалакшского залива наблюдения проводили на 6 участках в рамках  
81 работы экспедиций Группы исследований прибрежных сообществ Лаборатории экологии  
82 морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ (рис. 1). Три участка расположены в рай-  
83 оне Лувеньгских шхер: эстуарий реки Лувеньги, Илистая губа острова Горелого и участок  
84 материковой лitorали в 800 метрах западнее поселка Лувеньга (участки 9, 8 и 10). Один  
85 участок был расположен на лitorали острова Ряшков в Западной Ряшковой салме (Се-  
86 верный архипелаг) (участок 6). В работе использованы данные Д. А. Аристова из Южной  
87 губы о. Ряшков и с.о. Большой Ломнишный (Северный архипелаг) (рис. 1, участки 5 и 7).

88 В районе губы Чупа исследования проводили на 4 участках (рис. 1) в ходе экспедиций  
89 кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ.

90 Два участка были расположены на лitorали острова Кереть — в Сухой салме и бух-  
91 те Ключиха (участки 1 и 2). Один участок был расположен на материковой лitorали  
92 пролива Подпахта и один — в бухте Лисьей (участки 3 и 4).

93 Также в работе использованы данные ББС «Картеш» ЗИН РАН по обилию маком в  
94 губах Медвежья и Сельдяная (Varfolomeeva, Naumov, 2013) (рис. 1, участки 11 и 12).

#### **95 2.1.2 Баренцево море**

96 Материал в акватории Баренцева моря был собран в ходе студенческой баренцево-  
97 морской экспедиции СПбГУ. Всего было исследовано 8 участков — 2 в Кольском заливе  
98 (рис. 2) и 6 в прибрежной зоне Восточного Мурмана (рис. 2). Участки лitorали в Коль-  
99 ском заливе были расположены на побережье в районе Абрам-мыса и в Пала-губе, в районе  
100 города Полярный. На Восточном Мурмане исследованные участки лitorали были распо-  
101 ложены в губах Гавриловская, Ярнышная, Дальнезеленецкая, Шельгинская, Порчиха и  
102 Ивановская.

103 Также в работе использованы данные К. В. Шунькиной и Е. А. Генельт-Яновского по  
104 обилию маком в губе Печенга и Ура-губе (Западный Мурман) (рис. 2, участки 1 и 2), и в  
105 районе Северного Нагорного и Ретинского (Кольский залив) (рис. 2, участки 4 и 6).

## **106 2.2 Характеристика местообитаний**

107 Для всех участков было составлено физиономическое описание.

108 Удобной комплексной оценкой гидродинамики региона и условий питания детритофаг-  
109 гов служат показатели состава грунта. Поэтому на ряде исследованных участков были  
110 отобраны образцы грунта. В экспедиции после отбора из грунта выбирали крупных жи-  
111 вотных (червей, раков, моллюсков, приапулид), образцы высушивали и упаковывали для  
112 отправки в город. В городе образцы досушивали в термостате при температуре 105°C до

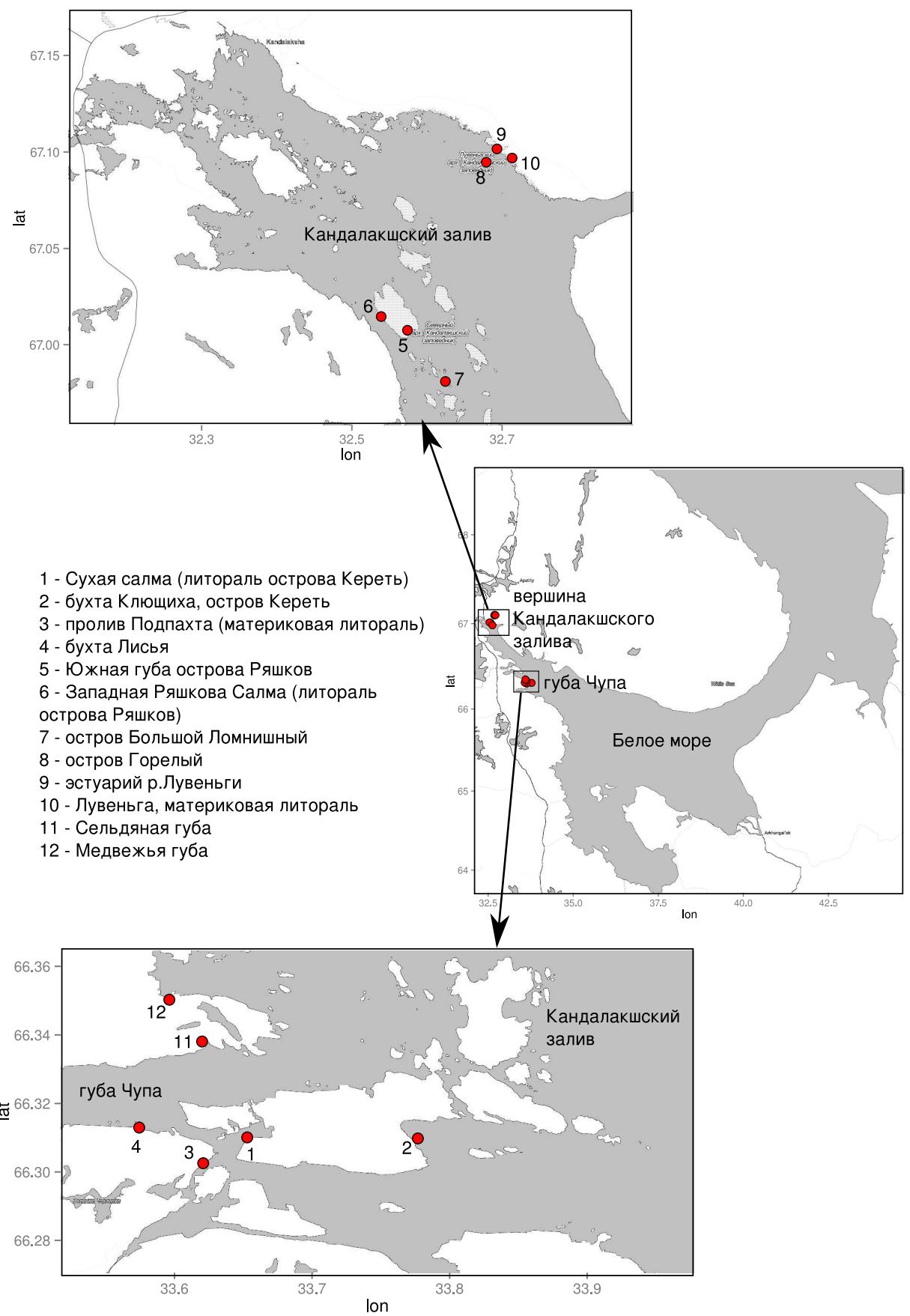


Рис. 1. Исследованные участки в Кандалакшском заливе Белого моря

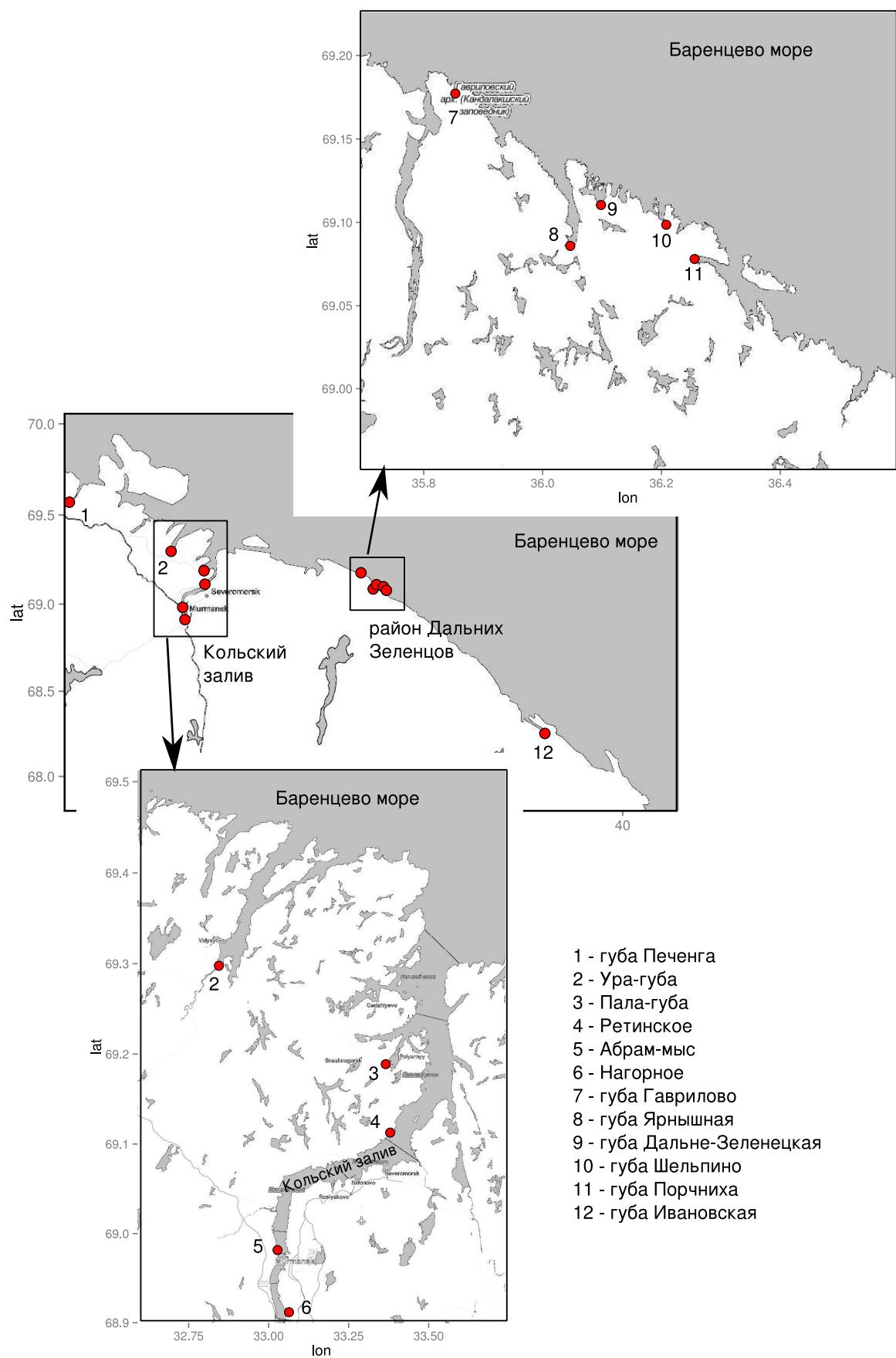


Рис. 2. Исследованные участки вдоль Мурманского побережья Баренцева моря

113 момента, когда масса образца переставала изменяться. Из каждого образца брали по три  
114 навески грунта для определения содержания органических веществ. Навески помещали  
115 в муфельную печь с температурой 450°C на 8 часов. После сжигания навески повторно  
116 взвешивали, и по разнице масс определяли массовую долю органических веществ в грунте.  
117 По трем навескам рассчитывали среднюю массовую долю для каждого образца.

118 Оставшийся грунт использовали для определения гранулометрического состава. Для  
119 этого грунт взвешивали, после чего просеивали в сухом состоянии через колонку сит (диа-  
120 метр ячеи: 10 – 5 – 3 – 1 – 0,5 – 0,25 мм). Частицы размером менее 0,25 мм просеивали  
121 через сито с диаметром ячеи 0,1 мм с использованием струи воды, после чего оставшиеся  
122 на сите — высушивали при температуре 105°C. Каждую фракцию частиц взвешивали, и  
123 определяли их массовую долю. Поскольку доля частиц размером менее 0,1 мм составила  
124 менее 5% во всех образцах, то дальнейшее разделение этой фракции по размеру не про-  
125 водили. При описании гранулометрического состава грунта использовали классификацию  
126 И. Л. Безрукова и А. Н., Лисицына для морских водоемов (таблица 1, Безруков, Лисицын,  
1960).

Таблица 1. Классификация фракций грунта по размеру частиц (Безруков, Лисицын, 1960)

Размер фракции, мм	Название фракции
> 10	Крупный и средний гравий
10 – 5	Мелкий гравий
5 – 3	Очень мелкий гравий
3 – 1	Очень крупный песок
1 – 0,5	Крупный песок
0,5 – 0,25	Средний песок
0,25 – 0,1	Мелкий песок
0,1 – 0,05	Крупный алеврит
0,05 – 0,01	Средний алеврит
0,01 – 0,005	Мелкий алеврит
< 0,005	Пелит

127

## 128 2.3 Описание сообществ, включающих *Macoma balthica*

129 На 6 мониторинговых участках в Кандалакшском заливе Белого моря проводили каче-  
130 ственное описание фауны в пределах обследованных горизонтов литорали. Таким образом,  
131 всего составлено 12 описаний. Для пробоотбора использовали литоральную рамку площа-  
132 дью 1/30 м<sup>2</sup>, из которой изымали грунт на глубину 5 см. Отобранные пробы промывали  
133 на сите с диаметром ячеи 1 мм.

134 На каждом участке в акватории Баренцева моря исследовали все горизонты литорали,  
135 представленные мягкими грунтами. Таким образом, всего было составлено 16 описаний.  
136 Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью 1/30 м<sup>2</sup>, из кото-  
137 рой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-под  
138 воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата 1/20 м<sup>2</sup>. От-

139 банные пробы промывали на сите с диаметром ячей 1 мм.

140 После промывки из проб выбирали всех особей *Macoma balthica* и представителей сопут-  
141 ствующего макрозообентоса для определения состава сообщества. Представителей сопут-  
142 ствующего макрозообентоса определяли до минимально возможного таксона. Таксономию  
143 и номенклатуру сверяли по Всемирному регистру морских видов (WoRMS Editorial Board,  
144 2014).

145 Для сравнения видового состава сообщества использовали коэффициент Жаккара. Ре-  
146 зультаты визуализировали при помощи кластерного анализа методом ближайшего соседа.  
147 Достоверность кластеров оценивали с помощью анализа сходства профилей (SIMPROF)  
148 (Clarke, Somerfield, Gorley, 2008). Для оценки влияния факторов использовали многомер-  
149 ное шкалирование MDS в сочетании с анализом сходства ANOSIM. Анализы проводили в  
150 программе PaSt (Hammer, Harper, Ryan, 2001) и R(R Core Team, 2014).

## 151 2.4 Изучение микрораспределения *Macoma balthica*

152 Изучение распределения особей *Macoma baltica* было проведено в Баренцевом море по  
153 методике, описанной Трашем (Thrush, Hewitt, Pridmore, 1989) с изменением масштаба.  
154 Исследования были проведены в августе 2007 г. на илисто-песчаной литорали кутовых  
155 участков губ Восточного Мурмана — Ярнышной и Дальнезеленецкой, и в октябре 2007 г.  
156 на литорали Пала-губы (Кольский залив). Для Дальнезеленецкой губы съемка была по-  
157 вторена в августе 2008 года на полигоне двойного размера.

158 В каждой точке отбиралось по 36 проб площадью 1/30 м<sup>2</sup>, расположенных в пределах  
159 участка размером 7,5 × 12 м. Координаты каждой пробы были определены в декартовой  
160 системе координат в метрах, один из углов участка служил точкой отсчета. В дальней-  
161 шем пробы промывали на сите с диаметром ячей 1 мм. В лаборатории были выбраны и  
162 подсчитаны все макомы.

163 Для анализа размеров агрегаций были построены коррелограммы, основанные на ко-  
164 эффициенте пространственной автокорреляции Морана (Bjornstad, 2013). Достоверность  
165 коэффициентов определяли пермутационным методом. Наличие градиентов проверяли с  
166 использованием корреляционного анализа Кендалла между координатами проб и обилием  
167 вида в каждой пробе. Все статистические анализы проводили в статистической среде R  
168 (R Core Team, 2014) с 95% доверительной вероятностью ( $P < 0,05$ ). Для интерпретации  
169 результатов корреляционного анализа были использовали пузырьковые диаграммы.

## 170 2.5 Изучение структуры поселений *Macoma balthica*

171 Для описания структуры поселений использовали данные всех доступных сборов.

172 В Белом море всего было обследовано 10 участков в акватории Кандалакшского зали-  
173 ва. На шести из них наблюдения проводили на всех горизонтах литорали, представленных  
174 мягкими грунтами. На четырех других были обследованы отдельные горизонты.

175 Для Баренцева моря данные по обилию с 12 участков. На каждом участке в акватории  
176 Баренцева моря исследовали все горизонты литорали, представленные мягкими грунтами.

177 Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью  $1/30\text{ m}^2$ , из  
178 которой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-  
179 под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата  $1/20\text{ m}^2$ .  
180 Отобранные пробы промывали на сите с диаметром ячей 1 мм или 0,5 (на трех монито-  
181 ринговых участках в районе Лувенъги и в Западной Ряшковой салме). После промывки  
182 из проб выбирали всех особей *Macoma balthica*. Подробная информация о количестве проб  
183 и размере учетных площадок для каждого участка представлены в приложении А.

184 В дальнейшем подсчитывали количество особей в пробах. Биомассу определяли путь  
185 тем взвешивания на весах с точностью 10 мг, либо, для части участков на Белом море,  
186 расчетным методом. Мы использовали формулу зависимости массы макомы от ее длины  
187  $W = 0,00016 \times L^{2,96}$ , полученную для губы Чупа (Н. Максимович, Герасимова, Кунина,  
188 1993).

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

192 Сравнение обилия проводили с помощью непараметрического теста Краскел-Уоллиса.

## 193 2.6 Изучение динамики поселений *Macoma balthica*

### 194 2.6.1 Белое море

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

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

200 Структура материала представлена в таблице 2.

201 На каждом исследованном участке отбирали 3 – 25 проб площадью  $1/30 – 1/10\text{ m}^2$ ,  
202 которые затем промывали на сите с диаметром ячей 0,5 – 1 мм. В пробах учитывали  
203 всех особей *Macoma balthica*, у которых в дальнейшем измеряли максимальный линейный  
204 размер (длину) с точностью 0,1 мм.

205 Для определения биомассы моллюсков взвешивали на электронных весах с точностью  
206 до 1 мг. Для серий проб, где не проводили взвешивание моллюсков, биомассу определяли  
207 расчетным методом с использованием аллометрической зависимости сырой массы маком  
208 от длины их раковины (там же).

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

212 В дальнейшем при анализе мы работали с особями с длиной раковины более 1,0 мм

Таблица 2. Структура материала по динамике поселений *Macoma balthica* вершины Кандалакшского залива

участок	годы наблюдения	обследованные горизонты лitorали	количество проб в однократной съемке	площадь пробоотборника
о. Горелый Лувенъгских шхер	1992 – 2012	ВГЛ, СГЛ, НГЛ	1-3	1/30, 1/10
Материковая лitorаль в районе пос. Лувенъга	1992-2000, 2002, 2004	ВГЛ, СГЛ, НГЛ	12-20	1/30
Эстуарий р. Лувенъги	1992 – 2012	СГЛ	3	1/10
Лitorаль 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

213 по двум причинам. Во-первых, для того чтобы сделать сравнимыми результаты с разных  
 214 участков, где пробы промывались на ситах с разным диаметром ячеи. Во-вторых, пробы  
 215 отбирали в середине лета, то есть к этому моменту молодь этого года частично осела,  
 216 то есть оценка численности данной группы будет некорректна. Мы считаем корректной  
 217 такую редукцию материала, поскольку для Белого моря показано, что усешность попол-  
 218 нения поселений молодью в первую очередь зависит от выживаемости спата зимой (Н.  
 219 Максимович, Герасимова, 2004).

220 Для анализа динамики пополнения поселений молодью в 2012 – 2013 годах у особей  
 221 длиной менее 3 мм были измерены длины колец зимней остановки роста. После определе-  
 222 ния размеров годовых особей, по размерной было рассчитано их обилие в каждом году  
 223 мониторингового наблюдения. Всего было промерено 496 особей.

224 В работе использованы мониторинговые данные кафедры ихтиологии и гидробиологии  
 225 СПбГУ по обоим участкам на острове Кереть (Gerasimova, Maximovich, 2013; Н. Макси-  
 226 мович, Герасимова, Кунина, 1991) (рис. ??). Также в работе использованы многолетие  
 227 данные ББС «Картеш» ЗИН РАН по обилию маком в губах Медвежья и Сельдянская (Var-  
 228 folomeeva, Naumov, 2013) (рис. ??).

## 229 2.6.2 Баренцево море

230 В Баренцевом море динамику поселений маком исследовали на модельном участке —  
 231 лitorальной отмели Дальний пляж губы Дальнезеленецкой. В работе использованы мате-  
 232 риалы экспедиции по мониторингу Дальнего пляжа губы Дальнезеленецкой с 2002 года,  
 233 любезно предоставленные Е. А. Генельт-Яновским. Автор принимал участие в полевых

234 сборах в 2006 – 2008 гг.

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

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

247 В 2003 году съемка была повторена в полном объеме и введена 9 станция, на которой  
248 отбирали только пробы для учета моллюсков (рис. ??). В последующие годы отбирали  
249 пробы на трех станциях из 8 (№1 – 3, рис. ??). В 2008 году отбирали пробы только для  
250 исследования двустворчатых моллюсков.

251 В качестве точки сравнения нами был выбран 1973 год (Агарова [и др.], 1976; Стрель-  
252 цов, Агарова, Петухов, 1974), поскольку в тот год была проведена основная количествен-  
253 ная съемка на Дальнем пляже.

## 254 2.7 Изучение линейного роста *Macoma balthica*

255 Рост изучали по материалам, полученным в августе 2007 – 2008 гг. для 7 участков  
256 в Баренцевом море: Абрам-мыс, Пала-губа, губы Гавриловская, Ярнышная, Дальнезе-  
257 ленецкая, Шельпино, Порчниха). Станции для отбора проб располагали по горизонтам  
258 литорали.

259 У всех особей *Macoma balthica* в пробах ( $1/30$  или  $1/20 \text{ м}^2$ , промывка на сите с диамет-  
260 ром ячей 1 мм) измеряли длину (наибольший линейный размер) раковины и (по меткам  
261 роста) ее значения в период каждой зимней остановки роста с точностью 0,1 мм. Получен-  
262 ные для каждой станции измерения особей были сведены в описание возрастной структу-  
263 ры по схеме, представленной в табл. 3. Таким образом, всего было получено 14 описаний,  
264 условно характеризующих отдельные поселения маком. Как видно из данных табл. 3, каж-  
265 дое из описаний содержало результаты реконструкции динамики средней длины раковины  
266 маком в генерациях. Эти данные мы использовали для сравнительного анализа характера  
267 линейного роста моллюсков в поселениях и расчета величин группового годового прироста  
268 особей в генерации (как разность средних длин раковин моллюсков в последовательные  
269 моменты зимней остановки роста).

270 Возрастные ряды аппроксимировали при помощи линейной модификации уравнения  
271 Берталанфи:  $L_t = L_{max} \times (1 - e^{-(k(t-t_0))})$ , где  $L_{max}$  ,  $k$ ,  $t_0$  – коэффициенты,  $t$  – возраст, а  
272  $L_t$  – длина раковины моллюска в возрасте  $t$ . Сравнительный анализ кривых роста про-

Таблица 3. Пример треугольной матрицы с данными по росту моллюсков

<i>t</i>	<i>N</i>	<i>L</i>			<i>L<sub>k</sub></i>									
		<i>min</i>	<i>max</i>	<i>aver</i>	<i>m<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9к
0+	0													
1+	9	1,8	2,5	2,2	0,1	1,1								
2+	76	1,6	7,9	3,1	0,1	0,7	2,0							
3+	40	2,1	5,8	3,8	0,1	0,7	1,8	2,9						
4+	34	2,1	8,5	5,4	0,2	0,7	1,8	3,1	4,6					
5+	37	3,5	9,8	6,8	0,2	0,8	1,9	3,1	4,6	6,2				
6+	44	4,6	11,5	8,2	0,2	0,8	1,8	2,9	4,1	5,5	7,3			
7+	48	7,4	12	9,9	0,2	0,9	2,1	3,3	4,6	6,0	7,7	9,1		
8+	61	8	13,7	10,6	0,1	0,7	2,0	3,4	4,6	6,1	7,5	8,9	9,9	
9+	44	8,6	14,2	11,1	0,2	-	-	3,4	4,7	6,5	8,2	9,7	10,5	11,4
				<i>L<sub>kaver</sub></i>		0,8	1,9	3,1	4,5	6,0	7,7	9,2	10,2	11,4
				<i>m<sub>L</sub></i>		0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,4	
				<i>L<sub>kmin</sub></i>		0,7	1,8	2,9	4,1	5,5	7,3	8,9	9,9	
				<i>L<sub>kmax</sub></i>		1,1	2,1	3,4	4,7	6,5	8,2	9,7	10,5	

Примечания: *t* — возраст моллюска; *N* — количество особей данного возраста, экз.; *Lmin* — минимальная длина особей данного возраста, мм; *Lmax* — максимальная длина особей данного возраста, мм; *Laver* — средняя длина моллюсков данного возраста, мм; *m<sub>L</sub>* — ошибка средней; *L<sub>k</sub>* 1к – 13к — длина колец остановки роста; *L<sub>kaver</sub>* — средняя длина данного кольца остановки роста, мм; *m<sub>L<sub>k</sub></sub>* — ошибка средней; *L<sub>kmin</sub>* — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм; *L<sub>kmax</sub>* — максимальная длина данного кольца остановки роста. В таблице приведены средние длины данного кольца у моллюсков определенного возраста.

Выделения: синий — средневзвешенный возрастной ряд для маком в данном поселении; красный — возрастной ряд отдельной генерации маком; желтый — средний годовой прирост моллюсков в определенном возрасте

изведен с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели. В качестве меры расстояния использовали отношение величины статистики *F* (частное от деления остаточной вариансы относительно кривой роста на сумму остаточных варианс относительно частных моделей роста) к 5%-ному квантилю *F*-распределения (Н. Максимович, 1989).

Структуру вариансы величин группового годового прироста анализировали при помощи двухфакторного дисперсионного анализа. Как факторы влияния рассматривали начальную для данного интервала среднюю длину раковины, местообитания (участок) и метеографический уровень положения станции (горизонт литорали). В статистических расчетах ориентировались на уровень значимости критерия  $\alpha < 0,05$ .

### **283 3 Характеристика района исследования**

#### **284 3.1 Географическое и физиономическое описание**

##### **285 3.1.1 Белое море**

**286 Участок материковой литорали, расположенный в 800 м к югу от поселка Лу-**  
**287 венъга.** Данный разрез имеет вид прямоугольника, длина которого ограничена 10 мет-  
288 рами, а ширина равна ширине литорали в максимальный сизигийный отлив (72 метра).  
289 На данном участке пробы брались равномерно на протяжении всей ширины литорали.  
290 Описание разреза дано по работе А. Полоскина (1996).

**291** Верхняя часть литорали на разрезе представляет гравийно-мелкокаменистую осыпь  
292 со значительным наклоном дна, нижняя граница которой расположена в 10 метрах от  
293 штормовых выбросов.

**294** Ниже на литорали располагается пологий пляж с илистым песком с заметными вкрап-  
295 лениями крупного песка. Во время отлива здесь могут оставаться небольшие лужицы.  
296 В данном биотопе отмечены отдельные выбросы пескожилов *Arenicola marina* и кое-где  
297 тонкий мат зеленых нитчаток. В дальнейшем эта зона будет называться «верхний пляж».  
298 На расстоянии 19 метров от штормовых выбросов верхний пляж ограничивает валунная  
299 гряда.

**300** За валунной грядой следует валунная россыпь с плотными поселениями фукоидов. По-  
301 степенно россыпь разреживается и между валунами появляются окна илисто-песчаного  
302 грунта. Плотность пояса фукоидов также постепенно уменьшается, и к 37 метру от штор-  
303 мовых выбросов фукоиды и валуны практически полностью исчезают. В дальнейшем этот  
304 биотоп будет называться «пояс фукоидов».

**305** Ниже располагается следующий хорошо различимый биотоп — пояс взморника *Zostera*  
306 *marina* (данное название сохранится за ним и далее). Плотное, почти со стопроцентным  
307 проективным покрытием, поселение этих растений на илисто-песчаном грунте простира-  
308 ется до 59 метра от штормовых выбросов. Помимо взморника, в данном биотопе отмечено  
309 большое количество нитчатых водорослей с прикрепленных на них молодью мидий *Mytilus*  
310 *edulis*.

**311** От 59 до 72 метра расположен участок, осушающийся только в сизигийный отлив на  
312 два с небольшим часа. Илисто-песчаный пляж данного биотопа служит местом обитания  
313 для поселений пескожила и большого количества мидиевых щеток. Данный биотоп будет  
314 именоваться «нижний пляж».

**315 Участок в Илистой губе острова Горелого.** Ширина литорали на данном участке  
316 составляет 24 метра. Так как верхняя литораль характеризуется каменистым грунтом, то  
317 пробы брались только в среднем и нижнем горизонте литорали. Верхняя часть литорали  
318 представляет собой гравийную россыпь, выходящую на приморский луг. Ниже (в среднем  
319 горизонте) следует илисто-песчаный пляж с редкими некрупными камнями и отдельными  
320 выбросами пескожилов. На расстоянии 15 метров от линии штормовых выбросов появля-

321ются редкие вкрапления фукоидов (на границе среднего и нижнего горизонтов литорали)  
322и увеличивается количество мелких камней, но все же этот участок можно характеризо-  
323вать как илисто-песчаный пляж. Плотность поселения *Arenicola marina* заметно увели-  
324чивается по сравнению со средним горизонтом. На уровне 17 – 21 метров от штормовых  
325выбросов располагается валунная гряда с плотными поселениями фукоидов (нижний го-  
326ризонт литорали). В данной зоне пробы отбирались на участках, не закрытых талломами  
327водорослей. В районе нуля глубин на данном участке также характерен илисто-песчаный  
328грунт с плотным поселением *Arenicola marina*.

329**Участок в эстуарии реки Лувеньги.** На данном участке ширина литорали состав-  
330ляет 500 метров. На всем протяжении это практически горизонтальный илисто-песчаный  
331пляж с плотным поселением пескожилов. Так как этот участок расположен в эстуарии  
332реки, то он характеризуется пониженной соленостью. В данном районе пробы брались на  
333расстоянии 350 метров от линии штормовых выбросов на нижнем горизонте литорали.

### 334 **3.1.2 Баренцево море**

335**Северное Нагорное** Данный участок расположен в третьем колене Кольского залива,  
336на южном его берегу в пределах одноименного района г. Мурманск. Собственно литораль  
337начинается за жилым массивом, в месте расположения опор моста через Кольский залив.  
338Место сбора находилось в 600 м севернее моста. Ширина литорали на данном участке  
339составляет 100 м. Верхний горизонт литорали представлен небольшими валунами и рос-  
340сыпью гравия. Средний и нижний горизонты литорали представляют собой достаточно  
341пологий илисто-песчаный склон с редкими валунами. Грунт достаточно сильно эвтро-  
342фицирован, очень вязкий. Между валунами встречаются поселения пескожила *Arenicola*  
343*marina*.

344**Абрам-мыс** Участок в районе Абрам-мыса находится в третьем колене Кольского за-  
345лива, максимально удаленном от моря. Абрам-мыс — район города Мурманск, располо-  
346женный на противоположной стороне от основного городского массива, напротив порта.  
347Исследованный участок литорали находился в 1,5 км к выходу из залива от причала, ку-  
348да приходит пассажирский катер. Ширина литорали на данном участке составляет 45 м.  
349Верхний горизонт литорали представлен каменисто-галичной россыпью. В среднем гори-  
350зонте литорали на поверхности илисто-песчаного грунта располагаются валуны, покрытые  
351фукоидами (*Fucus vesiculosus*), которые формируют практически сплошной покров с от-  
352дельными «окнами» грунта (проективное покрытие фукоидов 90 %). При приближении к  
353нижнему горизонту литорали количество валунов уменьшается, и проективное покрытие  
354фукоидов составляет здесь не более 10 %.

355**Ретинское** Ретинское находится на западном берегу Кольского залива, напротив г. Се-  
356вероморск. В береговую линию вдается небольшая, овальной формы губа. Ширина лито-

357 рали составляет около 60 м. Дно каменистое, между камнями — илисто-песчаный грунт,  
358 достаточно промытый. На верхнем горизонте литорали располагаются крупные валуны,  
359 покрытые фукусами и балянусами, чуть ниже находятся крупные камни полностью по-  
360 крытые фукоидами. Средний и нижний горизонты литорали представлены среднего раз-  
361 мера камнями, примерно половина из которых покрыта фукоидами.

362 **Пала-губа** Пала-губа представляет собой глубоко вдающуюся в берег губу длинным  
363 узким «горлом», за которым следует расширение, формирующее несколько губ второ-  
364 го порядка. В «горле» расположен остров Шалим, и, таким образом, губа соединяется с  
365 Кольским заливом узкими проливами. В основной части Пала-губы расположено несколь-  
366 ко более мелких островков. Исследованный участок располагался в длинной узкой губе  
367 (бухта Дровяная), закрытой на выходе островом Зеленый. В кут губы впадает крупный  
368 ручей, формирующийся на литорали во время отлива оформленное русло, положение ко-  
369 торого за два года наблюдений не изменилось. Ширина литорали на данном участке со-  
370 ставляет 130 м. Верхний горизонт литорали представлен каменисто-валунной россыпью,  
371 которая на границе со средним горизонтом становится более разреженной, и покрыта за-  
372 рослями фукоидов (*Fucus vesiculosus*). Средний и нижний горизонты представлены двумя  
373 илисто-песчаными пляжами, разделенными каменисто-валунной грядой на месте резкого  
374 локального увеличения угла уклона свала. На нижней литорали грунт более засыпан, и на  
375 поверхности располагаются агрегации *Mytilus edulis* («мидиевые щетки»).

376 **Печенга** Печенга расположена на Западном Мурмане, в 150 км от границы с Норвегией.  
377 Собственно поселок находится на берегу сильно вдающейся в полуостров губы Печенга.  
378 Сбора материала производился в средней части этой губы, на удалении 1,5 км от кута гу-  
379 бы. Литораль на этом участке достигает ширины 50 м. Верхний горизонт литорали пред-  
380 ставлен среднего размера валунами. На среднем горизонте валуны расположены более  
381 редко, а между ними находится россыпь достаточно крупного гравия. Нижний горизонт  
382 литорали илисто-песчаный.

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

395 **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 лitorаль 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 лitorали представлен илисто-песчаным пляжем с отдельными валунами, поросшими фукоидами (*Fucus vesiculosus*). В среднем и нижнем горизонте лitorали 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.

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

419 **Губа Шельцино** Шельцино 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 лitorали отрога протекает небольшой ручей, не формирующий четкого русла. Летом вдоль ручья развиваются мас совые скопления зеленой водоросли рода *Enteromorpha*. Верхняя и средняя лitorаль представляют собой песчаный пляж с отдельными камнями и валунами. В среднем горизонте на камнях появляются водоросли. Нижний горизонт лitorали оккупирован плотным поселением мидий *Mytilus edulis* на грунте.

428 **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 лitorали оформленное русло. Верхний горизонт лitorали представлен гравийной россыпью. Средний горизонт — илисто-песчаным

433 пляжем с отдельными лежащими на поверхности камнями, поросшими бурыми водорос-  
434 лями *Fucus vesiculosus*. При этом в грунте также присутствует гравий и крупная галька,  
435 полностью погруженная в песок. Нижний горизонт литорали представлен плотным посе-  
436 лением *Fucus vesiculosus*.

437 **Губа Ивановская** Губа Ивановская с 2009 года является памятником природы област-  
438 ного значения. Это сама восточная из исследованных нами акваторий в Баренцевом мо-  
439 ре. Длина губы составляет около 20 км. Вход в губу закрывает остров Нокуев. В связи  
440 с закрытостью губы и ее размерами приливно-отливная волна распространяется в губе  
441 медленно и задержка приливов и отливов в куту губы относительно прилегающей мор-  
442 ской акватории достигает нескольких часов. Губа разделена поперечными рядами на три  
443 части, называемых «ковшами». Исследования проводили во втором ковше на северном бе-  
444 регу. Исследованный участок представлял собой верхнюю сублитораль (глубина 0,8 м) с  
445 небольшим уклоном свала. Физиономически участок представлял собой илисто-песчаный  
446 «пляж» с отдельными камнями, лишенными растительности. Ниже исследованного участ-  
447 ка начинался пояс взморника *Zostera sp.*

## 448 3.2 Характеристики грунта

449 Анализ гранулометрического состава грунта позволяет косвенно оценивать интенсив-  
450ность гидродинамики и, следовательно, условия питания моллюсков на исследованных  
451 участках. Кроме того, наличие доступного дегрита можно оценивать с помощью опреде-  
452ления концентрации органических веществ в грунте.

### 453 3.2.1 Белое море

454 тут надо осенью сделать анализ грунтов по заповеднику

### 455 3.2.2 Баренцево море

456 Анализ грунта проводили на 8 участках из исследованных в Баренцевом море. По  
457 соотношению частиц различного размера в грунте на всех участках преобладает (более  
458 50 %) песчаная фракция (табл. 5).

459 Гравий присутствует на всех участках, кроме Пала-губы. Доля гравия может дости-  
460гать 30 %. Интересно, что участки со значительным ( $> 10\%?$ ) содержанием гравия — наи-  
461 более восточные из всех изученных. Доля илистых фракций обычно невелика, лишь на  
462 литорали Абрам-мыса и в сублиторали губы Ивановская она превышает 10 %. Из всех ис-  
463 следованных участков только Абрам-мыс представляет собой типичную илисто-песчаную  
464 отмель, поскольку доля песка и алевритов и пелитов практически одинаковая и близка к  
465 50 %. Более детальное рассмотрение гранулометрического состава грунта показало, что  
466 по соотношению различных песков участки неоднородны (табл. 7).

Таблица 4. Гранулометрический состав грунта на исследованных участках в Баренцевом море

	Галечники >10	Гравий 10-1	Псаммиты грубые 1-0,5	Псаммиты средние 0,5-0,25	Псаммиты мелкие 0,25-0,1	Алевриты и пелиты <0,1
Эстуарий р. Лувенъги						
о. Горелый						
материковая лitorаль, Лувенъга						
Западная Ряшкова Салма						
Южная губа, о. Ряшков						
о. Ломнишный						
Сухая Салма	0,41	0,8	0,87	3,57	61,5	32,85
бухта Ключиха	0,1	0,1	0,3	9,9	89,6	0

Примечание: указана доля частиц, %

Таблица 5. Соотношение основных включений в грунте на участках лitorали Баренцева моря

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
Порчиха	25,63	74,78	1,68
Ивановская	17,22	70,50	11,09

Примечание: указана доля частиц, %

467      Содержание органических веществ в грунте было невелико, и на всех участках не пре-  
 468      вышало 2 % (табл. 7).

Таблица 6. 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	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, %

Таблица 7. Содержание органических веществ в грунте на исследованных участках в Баренцевом море

участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальнезеленецкая	Шельпино	Порчниха	Ивановская
	1,58	0,12	0,50	0,65	0,39	0,82	0,70	1,38

Примечание: указано содержание органических веществ в грунте, %

## <sup>469</sup> 4 Биотический фон в сообществах *Macoma balthica*

### <sup>470</sup> 4.1 Белое море

<sup>471</sup> Описание сообществ макробентоса проводили на 6 мониторинговых участках в Кан-  
<sup>472</sup> далакшском заливе отдельно на каждом мареографическом уровне. Таким образом, всего  
<sup>473</sup> было получено 12 таксономических списков. Всего на исследованных участках было обна-  
<sup>474</sup> ружено 57 таксонов беспозвоночных (приложение B, таблица III). Из них только непосред-  
<sup>475</sup> ственно *Macoma balthica* встречена во всех 12 описаниях. 18 таксонов из 57 были представ-  
<sup>476</sup> лены только в одном описании. Количество таксонов в одном описании колебалось от 5 в  
<sup>477</sup> верхнем горизонте материковой литорали в Лувенъге до 42 у нуля глубин в Южной губе  
<sup>478</sup> о. Ряшкова. По количеству таксонов преобладали представители Polychaeta (22 таксона).

<sup>479</sup> Классификация участков по видовому составу была проведена при помощи кластери-  
<sup>480</sup> зации методом ближайшего соседа по коэффициенту Жаккара. Достоверность кластеров  
<sup>481</sup> оценивали с помощью анализа сходства профилей (SIMPROF) (Clarke, Somerfield, Gorley,  
<sup>482</sup> 2008).

<sup>483</sup> При анализе фаун с выделением горизонтов было выделено 6 групп участков ( $p < 0,05$ )  
<sup>484</sup> (рис. 3). Группировка станций по кластерам неоднородна. Три кластера демонстрируют  
<sup>485</sup> сходство по географическому признаку (голубой, синий и, отчасти, фиолетовый на рис. 3),  
<sup>486</sup> три по мареографическому признаку (красный, синий и голубой кластер на рис. 3), осталь-  
<sup>487</sup> ные не показывают явной приуроченности.

<sup>488</sup> При анализе фаун отдельных участков было выделено три группы (рис. 4.) Первый  
<sup>489</sup> кластер образуют сообщества в Южной губе о. Ряшкова и на о. Ломнишний, которые  
<sup>490</sup> близки как географически, так и мареографически (исследованы сообщества у нуля глу-  
<sup>491</sup> бин). В отдельный кластер попадает материковая литораль в районе Лувенъги, что свя-  
<sup>492</sup> зано, по-видимому, с максимальным биотическим разнообразием на данном участке,  
<sup>493</sup> поскольку здесь в пределах ограниченного участка представлены как илисто-песчаные  
<sup>494</sup> пляжи верхней и нижней литорали, так и заросли фукоидов и взморника. Участки на  
<sup>495</sup> о. Горелый, в эстуарии р. Лувенъги и на островной литорали Западной Ряшковой сал-  
<sup>496</sup> мы формируют третий кластер. От выделяется характеризуется наименьшим внутренним  
<sup>497</sup> сходством, однако участки, где исследовали только средний горизонт литорали (Западная  
<sup>498</sup> Ряшкова салма и эстуарий р. Лувенъги) более сходны между собой, чем попадающий в  
<sup>499</sup> тот же кластер о. Горелый.

### <sup>500</sup> 4.2 Баренцево море

<sup>501</sup> Всего на исследованных участках нами было обнаружено 48 таксонов беспозвоночных  
<sup>502</sup> (приложение B, таблица IV). При этом в пределах каждого из горизонтов литорали были  
<sup>503</sup> встречены все таксоны. Более трети таксонов (17 из 48) - это редкие виды (встречены в  
<sup>504</sup> одном описании), и лишь *Macoma balthica* встречается во всех описаниях. Количество так-  
<sup>505</sup> сонов на участке колебалось от 6 (верхняя сублитораль губы Ивановская) до 22 (средний

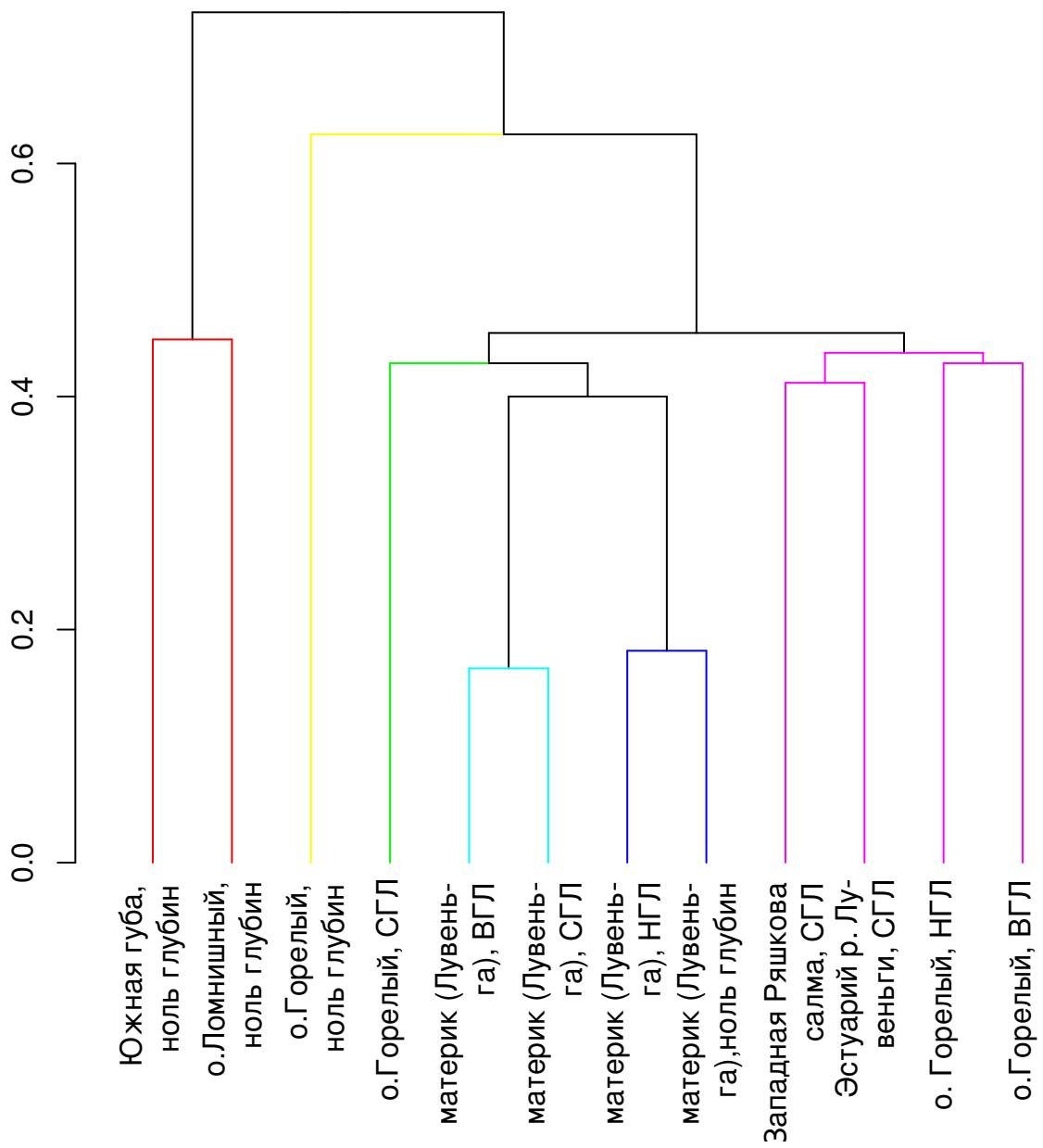


Рис. 3. Классификация отдельных горизонтов литорали по видовому составу  
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

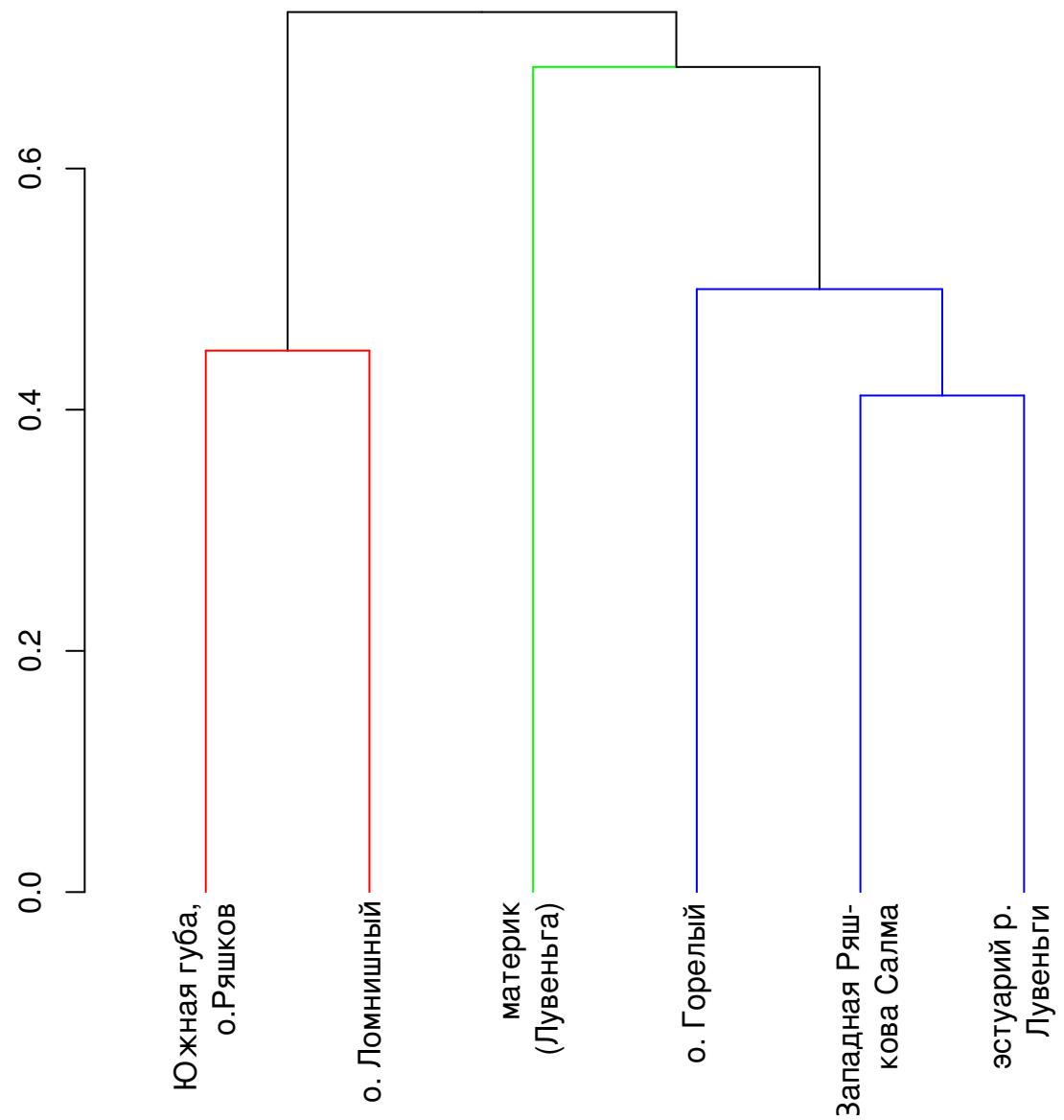


Рис. 4. Классификация участков по видовому составу  
 Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

506 горизонт литорали губы Дальнезеленецкая). По соотношению таксонов на всех участках  
507 преобладали Polychaeta.

508 Классификация участков по видовому составу была проведена при помощи кластери-  
509 зации методом ближайшего соседа по коэффициенту Жаккара. Достоверность кластеров  
510 оценивали с помощью анализа сходства профилей (SIMPROF) (Clarke, Somerfield, Gorley,  
511 2008).

512 При анализе отдельных горизонтов литорали было выделено два кластера: сублито-  
513 раль губы Ивановская и литораль всех остальных участков (рис. 5).

514 Возможно, что была выбрана слишком дробная единица анализа, и посмотрим как рас-  
515 пределяются полные описания сообществ по изученных участкам литорали (рис. 6. Результат  
516 аналогичен, достоверно отличается только фауна губы Ивановская.

517 Влияние фактора гранулометрического состава грунта на состав сообщества было оце-  
518 нено с помощью анализа сходства ANOSIM. Градации фактора были заданы как илисто-  
519 песчаная, песчаная и гравийно-песчаная литораль, а в качестве меры сходства исполь-  
520 зовали коэффициент Жаккара. В результате не было обнаружено достоверного влияния  
521 данного показателя на видовой состав сообщества ( $R = 0,053, p = 0,36$ ).

522 Таким образом, таксономический состав сообществ на исследованных участках до-  
523 статочно вариабелен, и по-видимому, сходство определяется географической близостью  
524 участков.

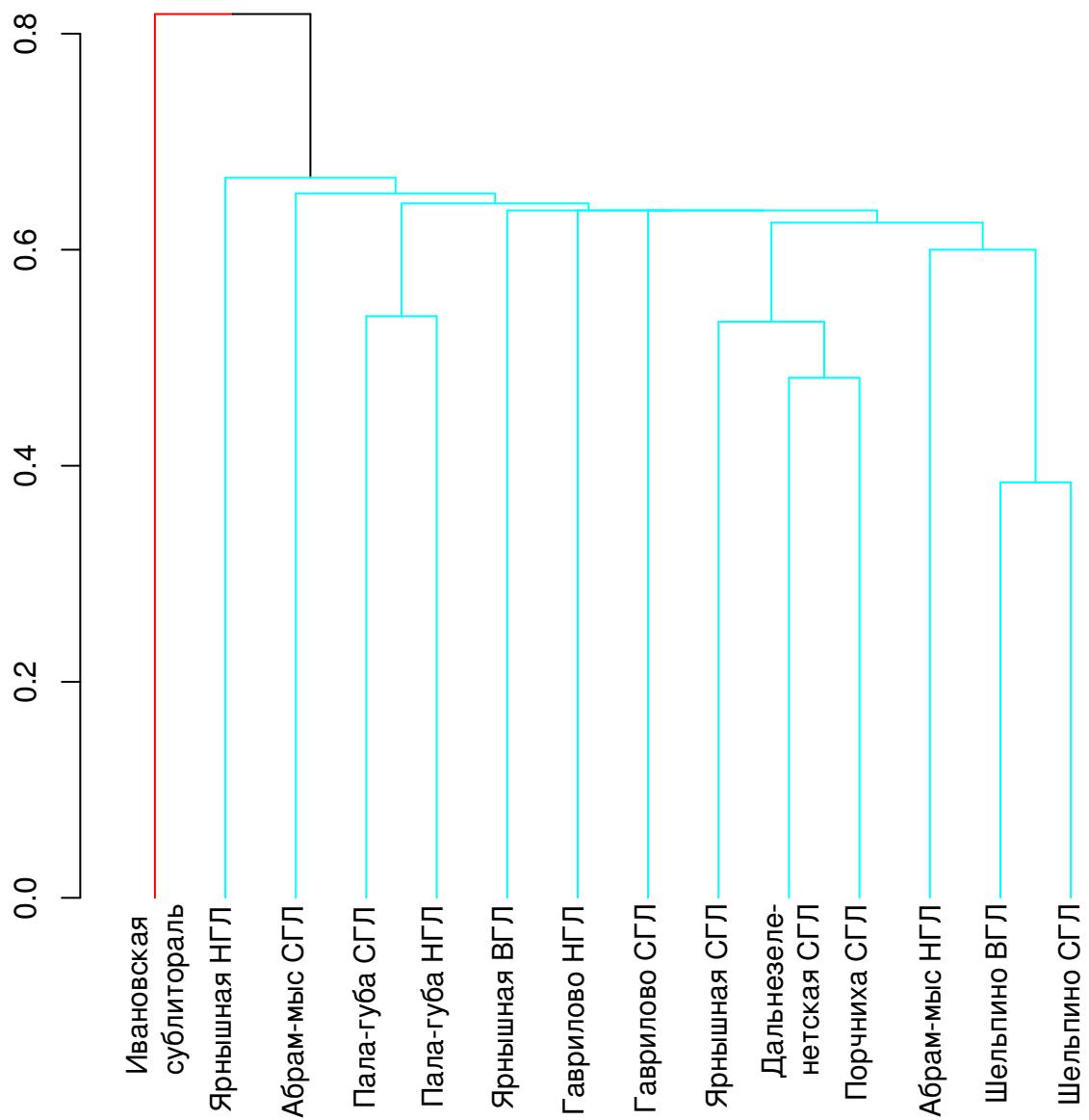


Рис. 5. Классификация отдельных горизонтов литорали по видовому составу  
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

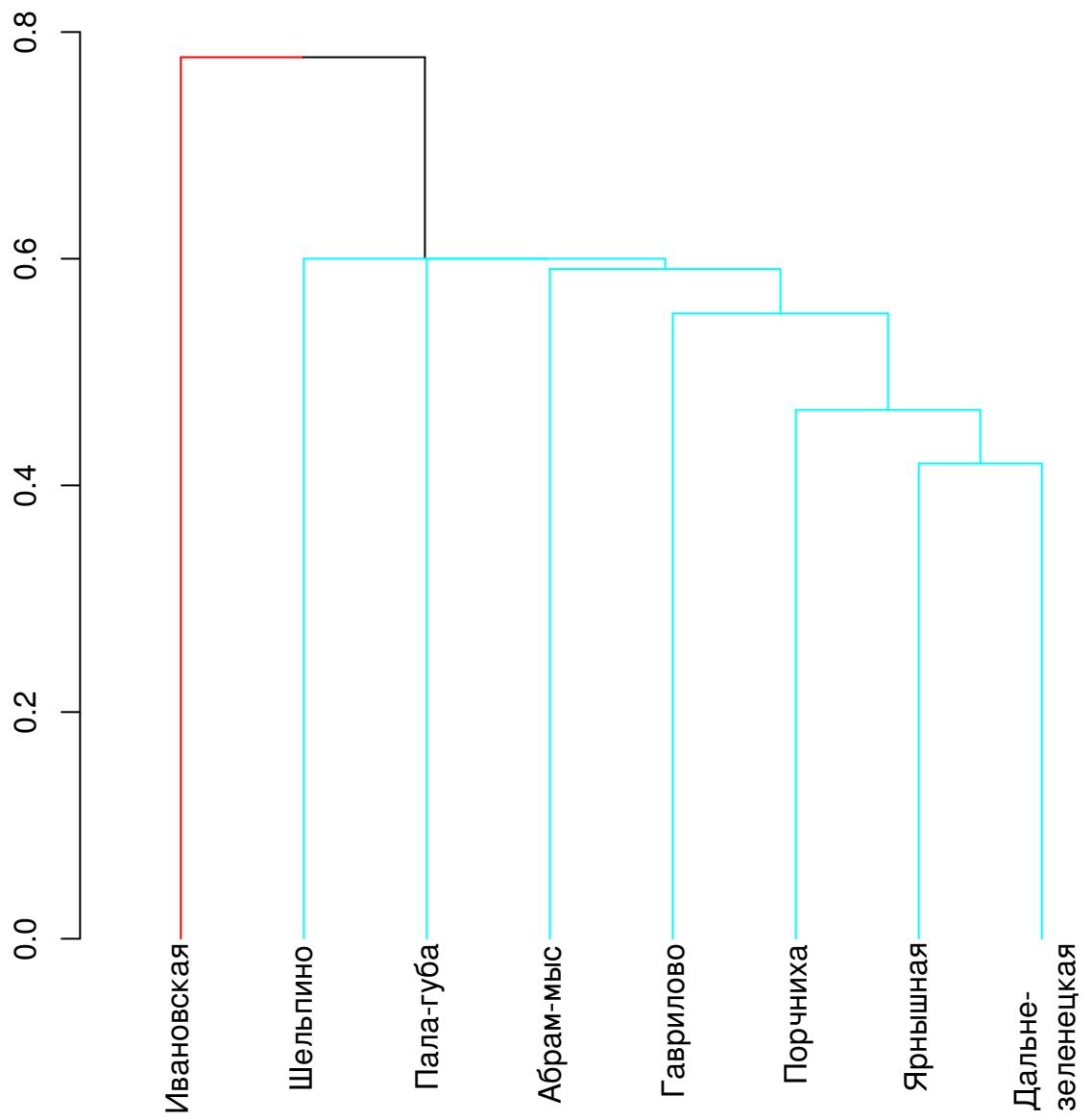


Рис. 6. Классификация участков по видовому составу

Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

## 525 5 Микрораспределение *Macoma balthica*

526 Описание микрораспределения макробентоса проводили при помощи метода простран-  
527 ственных автокорреляций с использованием индекса Морана (Thrush, Hewitt, Pridmore,  
528 1989).

### 529 5.1 Восточный Мурман

530 На Восточном Мурмане в 2007 году были проведены исследования микрораспреде-  
531 ления маком на двух участках — в куту губы Ярнышная (рис. 7) и на Дальнем пляже  
532 губы Дальнезеленецкой (рис. 8). На обоих участках не было обнаружено пятен агрегации,  
533 связанных с распределением моллюсков по численности или биомассе.

534 Мы предположили, что размер учетного полигона слишком маленький для выявления  
535 особенностей распределения, и в 2008 году повторили съемку, увеличив размер полигона  
536 и количество проб в два раза. Достоверные значения коэффициента пространственной  
537 корреляции Морана были показаны для расстояний около 1,5 – 2 м (отрицательный) и на  
538 расстоянии около 4 м (положительный) (рис. 9). Это позволяет предположить сложную  
539 структуру пространственного распределения особей: локальные агрегации, сравнимые по  
540 размеру с размером учетной рамки ( $1/30 \text{ м}^2$ ), организованные в более крупные скопления.

### 541 5.2 Кольский залив

542 На литорали Пала-губы особи *M. balthica* формируют скопления размером около 2–4 м  
543 (рис. 10). Наличие серии достоверно отрицательных значений индекса автокорреляции  
544 Морана для больших расстояний свидетельствует о наличии либо градиентного измене-  
545 ния численности, либо крупной агрегации с нечеткими краями. Наличие градиентного  
546 изменения обилия в направлении к руслу ручья было показано с использованием коэф-  
547 ффициента корреляции Кендалла ( $\tau = 0,55; p = 3,48 \times 10^{-6}$ ). Распределение маком по  
548 биомассе соответствует распределению по численности (рис. 10). Также корреляцион-  
549 ный анализ Кендалла показал градиентное уменьшение биомассы в направлении от моря  
550 ( $\tau = -0,4; p = 0,0005$ ).

551 Поскольку на данном участке обилие маком было достаточно высокое (рис. 11), мы  
552 отдельно рассмотрели распределение особей разных возрастов. Коррелограммы Мора-  
553 на и пузырьковые диаграммы, описывающие реальное распределение особей, представ-  
554 лены в приложении С. Было показано, что горизонтальный градиент общего обилия свя-  
555 зан в первую очередь с таким распределением особей возрастом 2, 3 и 5 лет (табл. 8).  
556 Предположения о градиентном распределении особей данных возрастов, полученных в  
557 ходе анализа пространственных автокорреляций Морана подтвердились при корреляци-  
558 онном анализе Кендалла (табл. 8). Однако в нескольких случаях, где коррелограммы  
559 Морана не показывают градиентного распределения, анализ Кендалла показывает досто-  
560 верную корреляцию обилия с координатами. Однако во всех случаях речь идет о слабой

Таблица 8. Пространственное распределение особей *Macoma balthica* разного возраста

возраст	распределение по результатам пространственной корреляции	градиент горизонтальный		градиент вертикальный	
		Kendall $\tau$	p – value	Kendall $\tau$	p – value
1+	случайное	0,2	0,17	0,02	0,9
2+	градиент	0,45	0,0003 ***	0,2	0,07 **
3+	градиент	0,5	$2,4 \times 10^{-5}$ ***	0,3	0,002 ***
4+	случайное	0,2	0,07 **	0,06	0,6
5+	градиент	0,43	0,0005 ***	-0,02	0,9
6+	случайное	0,2	0,03 ***	-0,03	0,8
7+	одно большое пятно	0,02	0,9	-0,02	0,9
8+	одно большое пятно	0,3	0,01 ***	-0,2	0,04 ***
9+	одно большое пятно	0,3	0,01 ***	-0,2	0,1
10+	агрегации размером 1 и 3 метра	0,2	0,1	-0,2	0,08 **
11+	одно большое пятно	0,26	0,053 **	-0,1	0,3
12+	агрегации размером 6 метров	0,1	0,3	-0,2	0,2
13+	случайное	0,1	0,4	0,04	0,7
14+	случайное	0,09	0,5	-0,15	0,3

561 связи (коэффициент корреляции 0,2).

562 Резюмируя полученные данные, можно говорить о большем влиянии ручья на более моллусков. Особи старших возрастов формируют агрегации размером в несколько метров. Наиболее старые моллюски остаются в количестве единичных особей и распределены случайно.

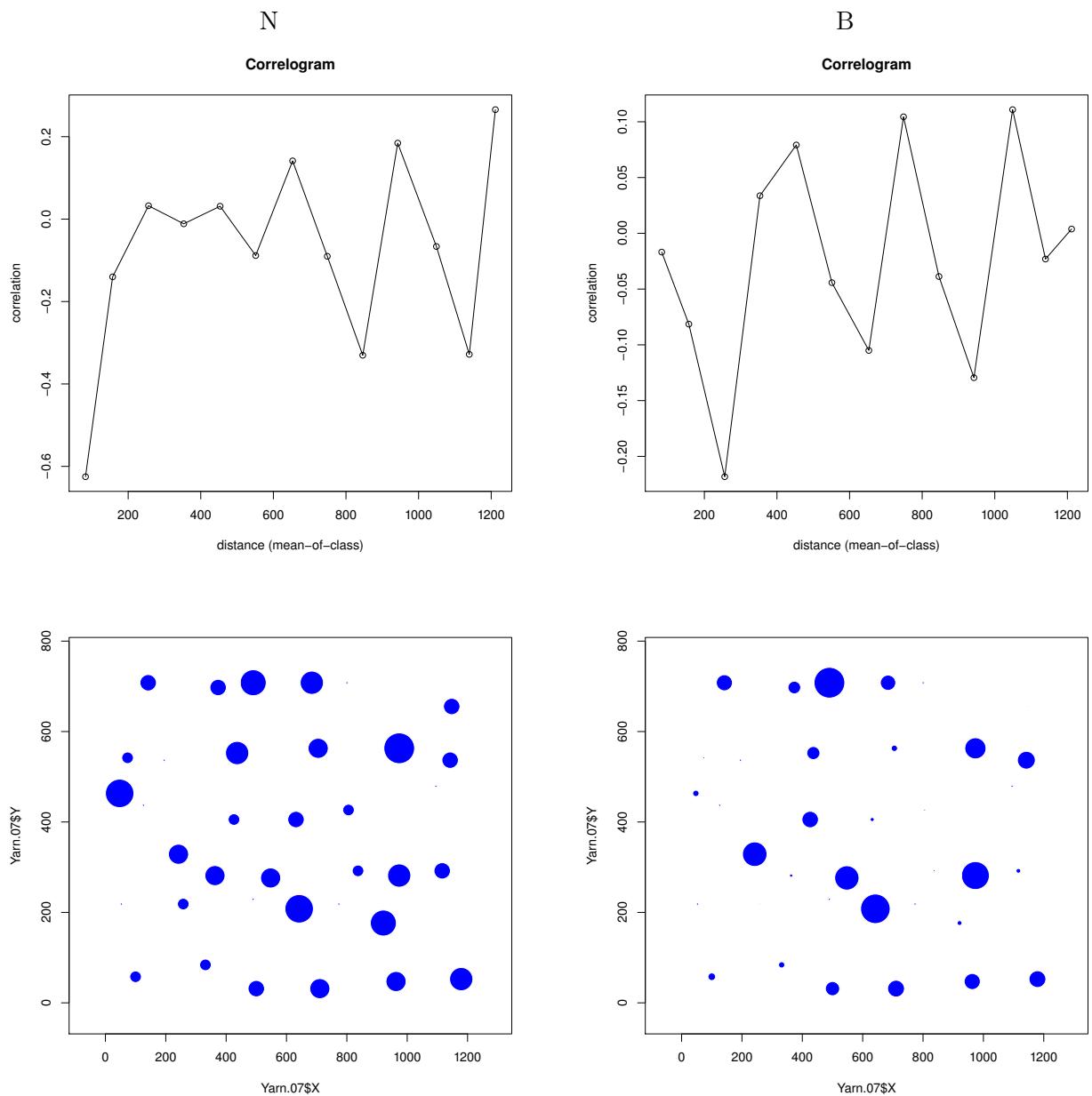


Рис. 7. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Ярнышная  
 Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.  
 Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана. lag – расстояние, см. Закрашенные точки соответствуют достоверным значениям коэффициента корреляции ( $p \leq 0,05$ ).  
 На пузырьковых диаграммах площадь кругов пропорциональна обилию маком.

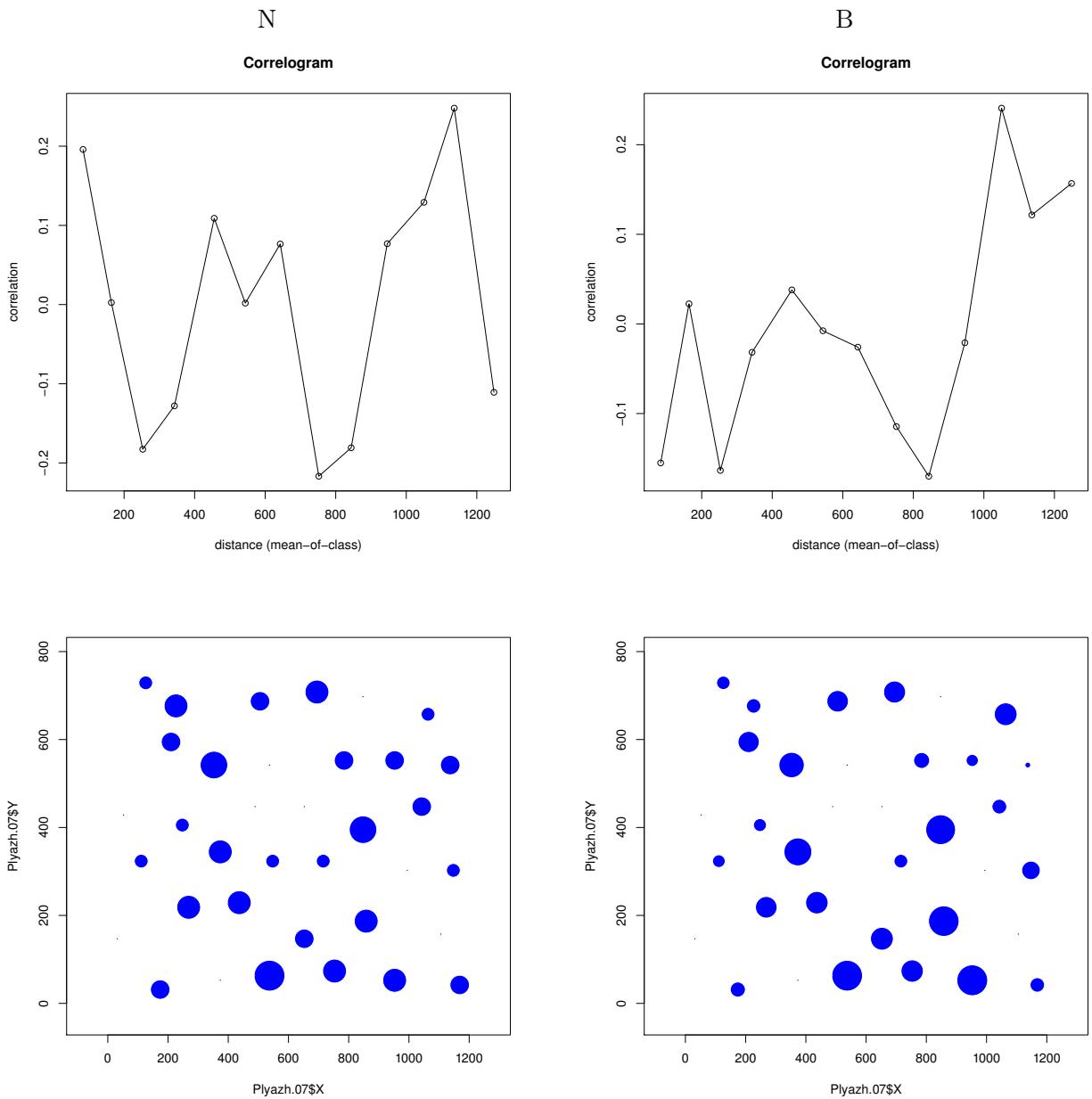


Рис. 8. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Дальнезеленецкая в 2007 году  
 Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.  
 Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана. lag – расстояние, см. Закрашенные точки соответствуют достоверным значениям коэффициента корреляции ( $p \leq 0,05$ ).  
 На пузырьковых диаграммах площадь кругов пропорциональна обилию маком.

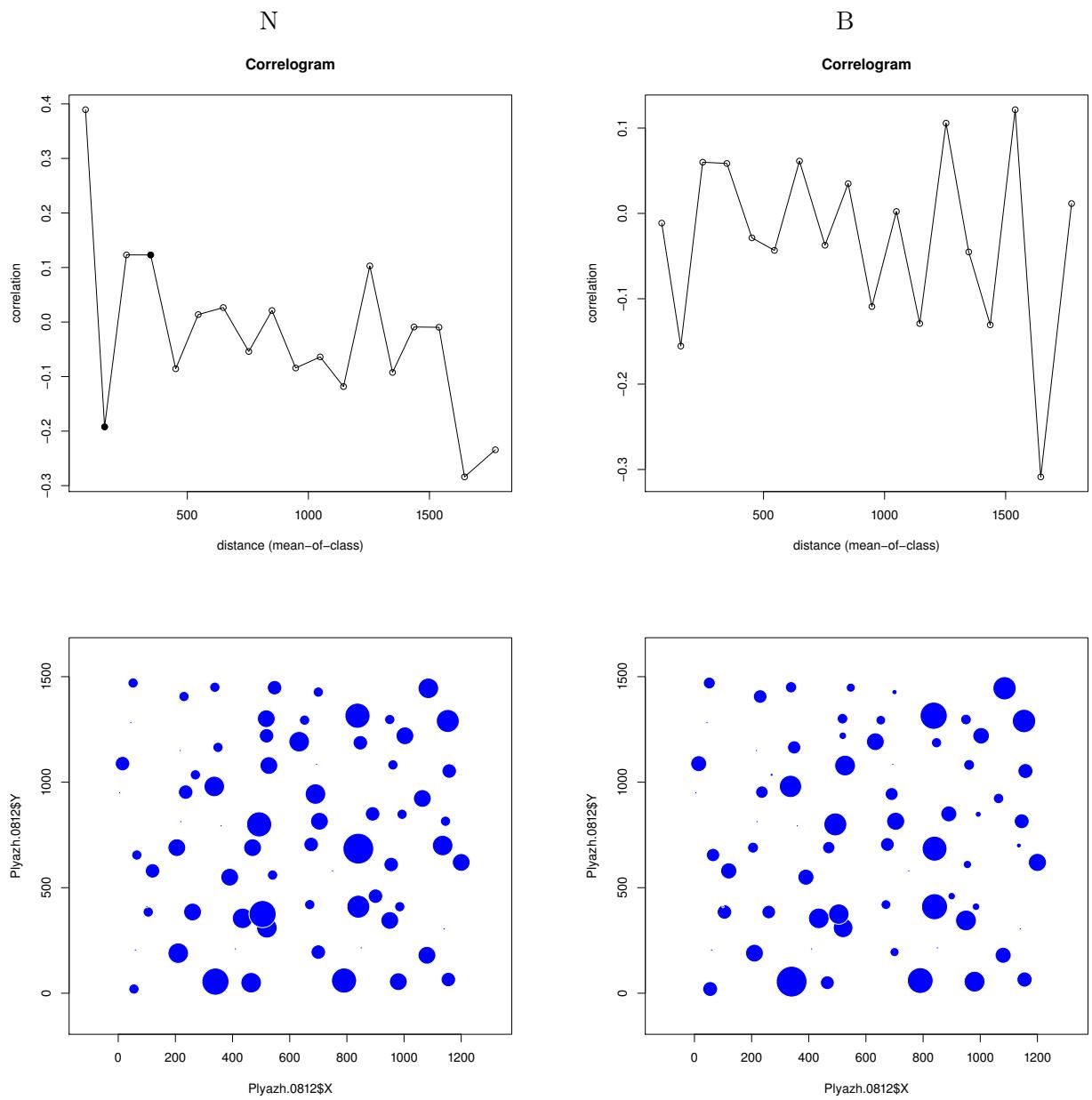


Рис. 9. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Дальнезеленецкая в 2008 году  
Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.  
Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана. lag – расстояние, см. Закрашенные точки соответствуют достоверным значениям коэффициента корреляции ( $p \leq 0,05$ ).  
На пузырьковых диаграммах площадь кругов пропорциональна обилию маком.

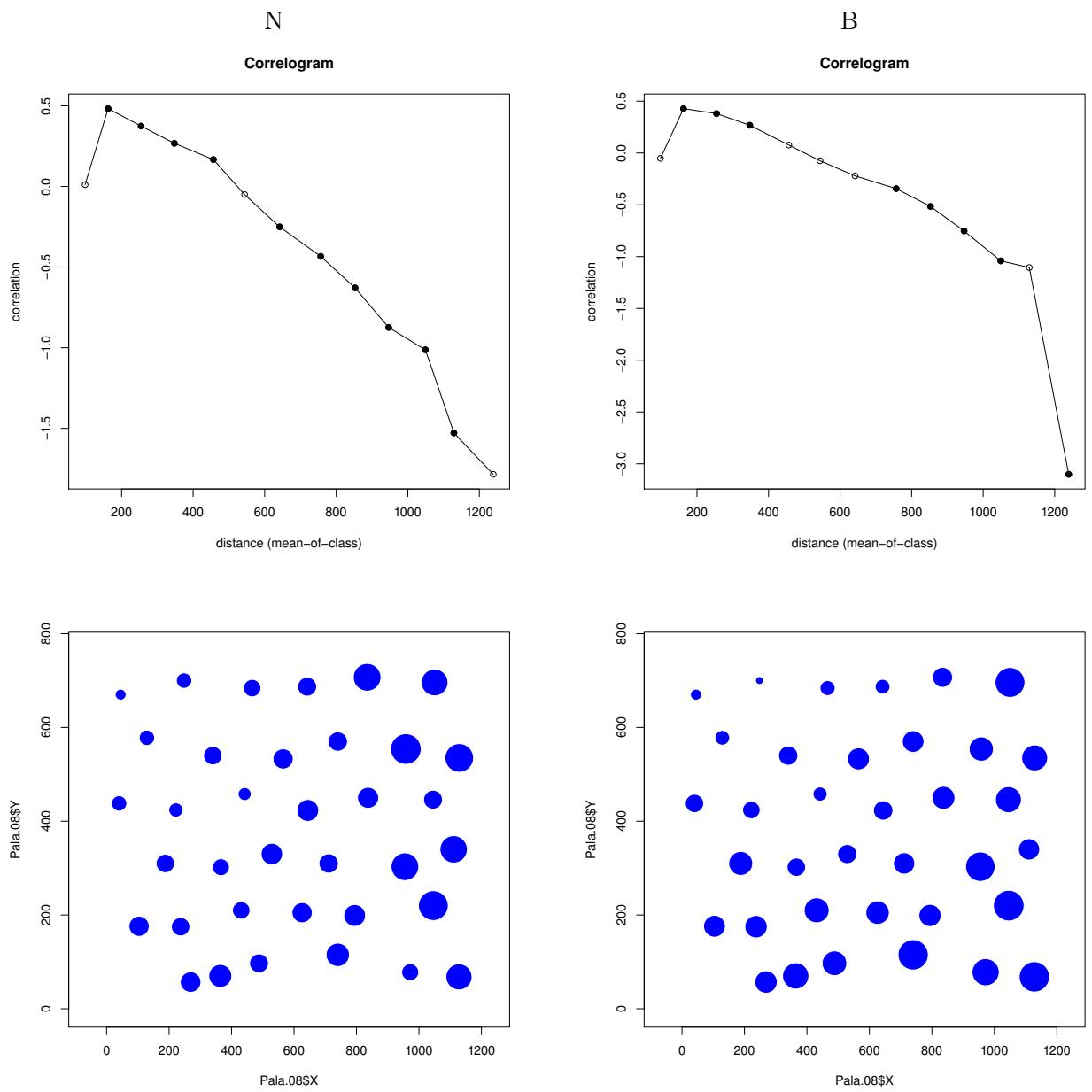


Рис. 10. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали Пала-губы

Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе. Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана. lag – расстояние, см. Закрашенные точки соответствуют достоверным значениям коэффициента корреляции ( $p \leq 0,05$ ). На пузырьковых диаграммах площадь кругов пропорциональна обилию маком.

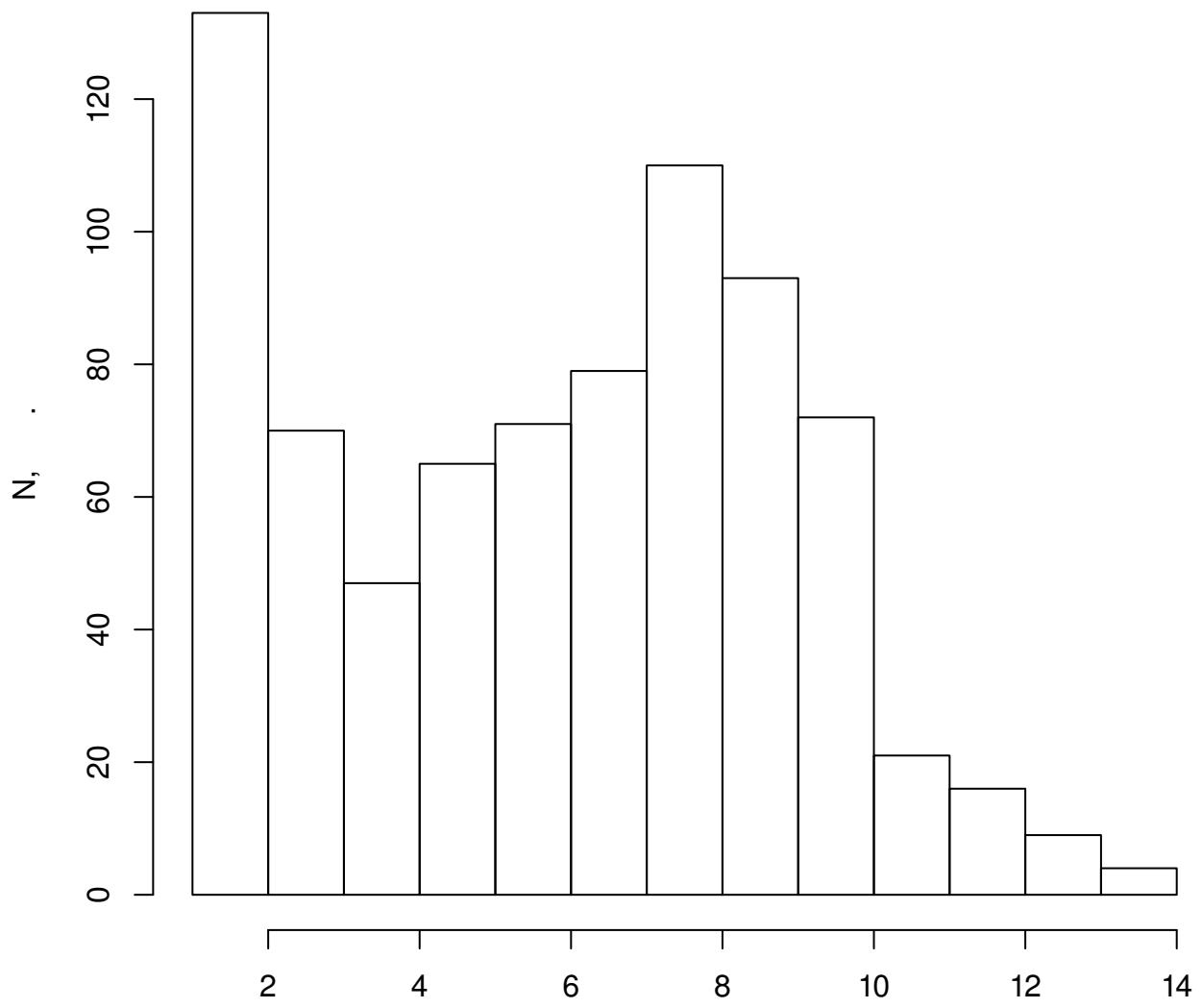


Рис. 11. Распределение по возрастам особей *Macoma balthica* в пробах на литорали Палагубы

## 566 6 Обилие *Macoma balthica*

### 567 6.1 Белое море

568 Данные по численности маком в Кандалакшском заливе Белого моря получены для 10 участков (рис. 12), всего 140 пространственно-временных точек оценки. Средняя числен-

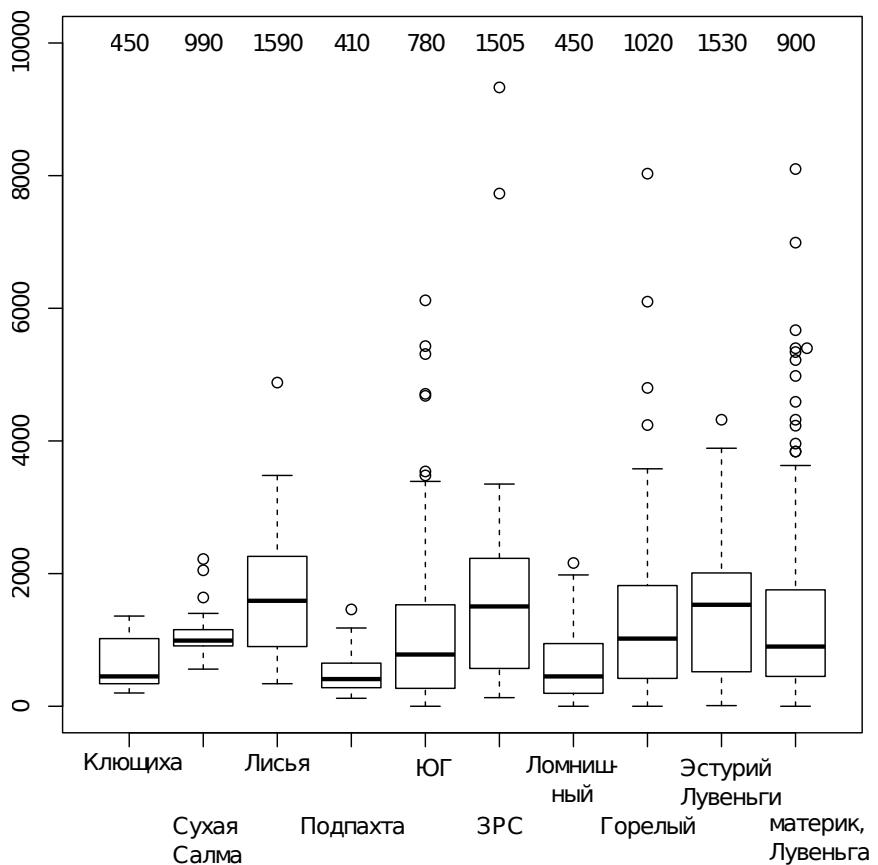


Рис. 12. Варьирование средней численности *Macoma balthica* на различных участках Кандалакшского залива Белого моря

Примечание: По оси абсцисс — численность *M. balthica*, экз./ $\text{м}^2$ .

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 численности *M. balthica*, экз./ $\text{м}^2$

569

570 ность особей *M. balthica* была представлена в диапазоне от 10 (о. Горельский) до 8500 экз./ $\text{м}^2$   
571 (Западная Ряшкова салма) (табл. I, Приложение А).

572 Однако экстремально высокие численности — более 2800 экз./ $\text{м}^2$  — встречаются единично, всего 8 наблюдений из 140 (рис. 13). Наиболее часто встречаются поселения со средней численностью 700 — 800 экз./ $\text{м}^2$ . 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. 9). Сравнение средних численностей на

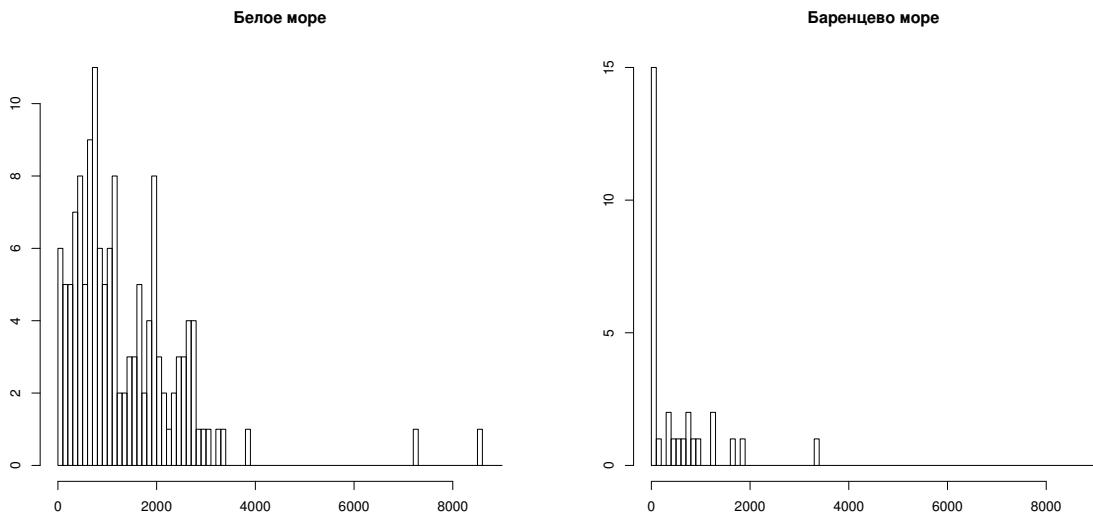


Рис. 13. Частота встречаемости поселений с различным обилием *Macoma balthica*  
Примечание: по оси X — средняя численность *Macoma balthica*, экз./м<sup>2</sup> (шаг — 100 экз./м<sup>2</sup>), по оси Y — частота встречаемости

разных горизонтах в пределах одного участка показало различные результаты (табл. 10). 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 мореографического уровня на обилие маком. Интересно отметить, что в бухте Ключиха численность маком на нижнем и среднем горизонтах литорали не отличается (403 (7) экз./м<sup>2</sup>), но в сублиторали она значительно выше (1136 (5) экз./м<sup>2</sup>). В бухте Лисья ситуация отличается, обилие маком на нижнем горизонте достоверно выше (2832 (10) экз./м<sup>2</sup>), чем в среднем и в сублиторали (1346 (16) и 1006 (16) экз./м<sup>2</sup>, соответственно).

Данные по биомассе *M. balthica* были получены для 10 участков, всего 133 пространственно-временных среза. Размах варьирования средней биомассы был от 1,1 (25) г/м<sup>2</sup> (б. Ключиха, 2006 год) до 177,9 (9) г/м<sup>2</sup> (о. Горелый, 2004 год) (табл. I, Приложение А).

Средняя биомасса маком на участках в губе Чупа по нашим данным была ниже, чем в остальных двух районах (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 12,5$ ;  $p = 0,002$ ) (рис. 14).

## 6.2 Баренцево море

В Баренцевом море данные по обилию маком были получены для 12 участков Мурманского побережья (рис 15). Минимальная средняя численность составляла 30 экз./м<sup>2</sup> (г. Дальнезеленецкая), что сравнимо с показателями для Белого моря. Максимальная средняя численность была значительно меньше, чем беломорская — 3350 экз./м<sup>2</sup> (Абраммыс) (табл. II, Приложение А). Среди исследованных, наиболее часто встречались поселения со средним обилием менее 100 экз./м<sup>2</sup> (рис. 16).

Таблица 9. Сравнение средней численности *M. balthica* в пределах одного мореографического уровня в Белом море

мореографический уровень	<i>Kruskal – Wallis</i> $\chi^2$	<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 мореографического уровня: ВГЛ — верхний горизонт литорали, СГЛ — средний горизонт литорали, НГЛ — нижний горизонт литорали, ВСЛ — верхняя сублитораль

Таблица 10. Сравнение численности *M. balthica* в поселениях на разном мореографическом уровне в Белом море

участок	<i>Kruskal – Wallis</i> $\chi^2$	<i>df</i>	<i>p</i>	
Ключиха	19,7	2	$5,2 \times 10^{-5}$	***
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, Лувенъга	2,4	3	0,50	

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

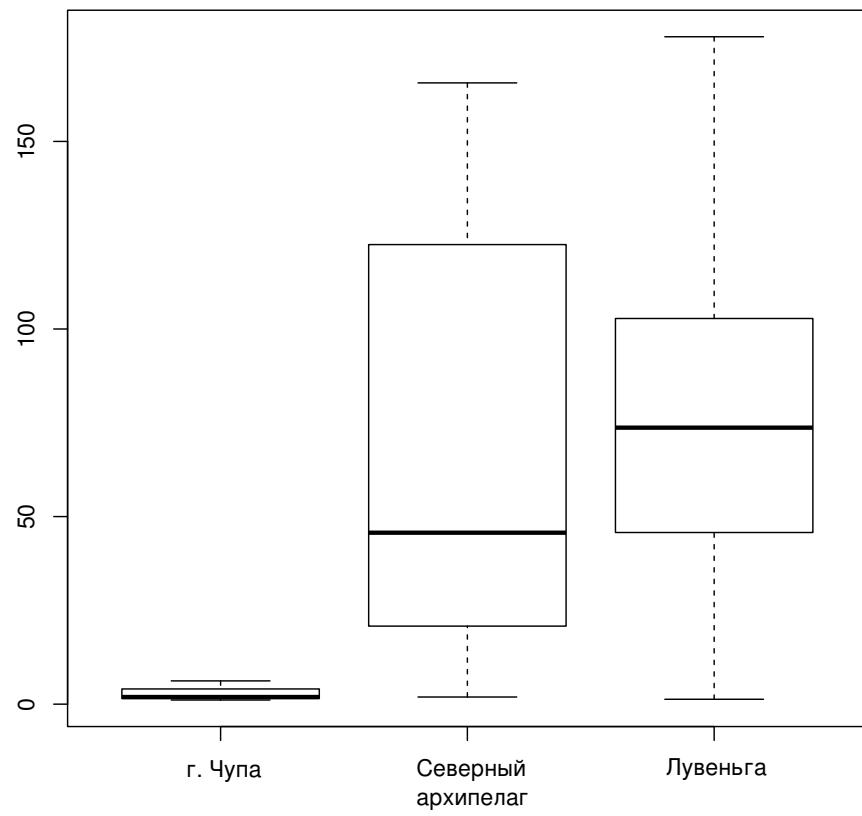


Рис. 14. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Кандалакшского залива Белого моря

Примечание: По оси абсцисс — биомасса *M. balthica*,  $\text{g}/\text{m}^2$ .

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

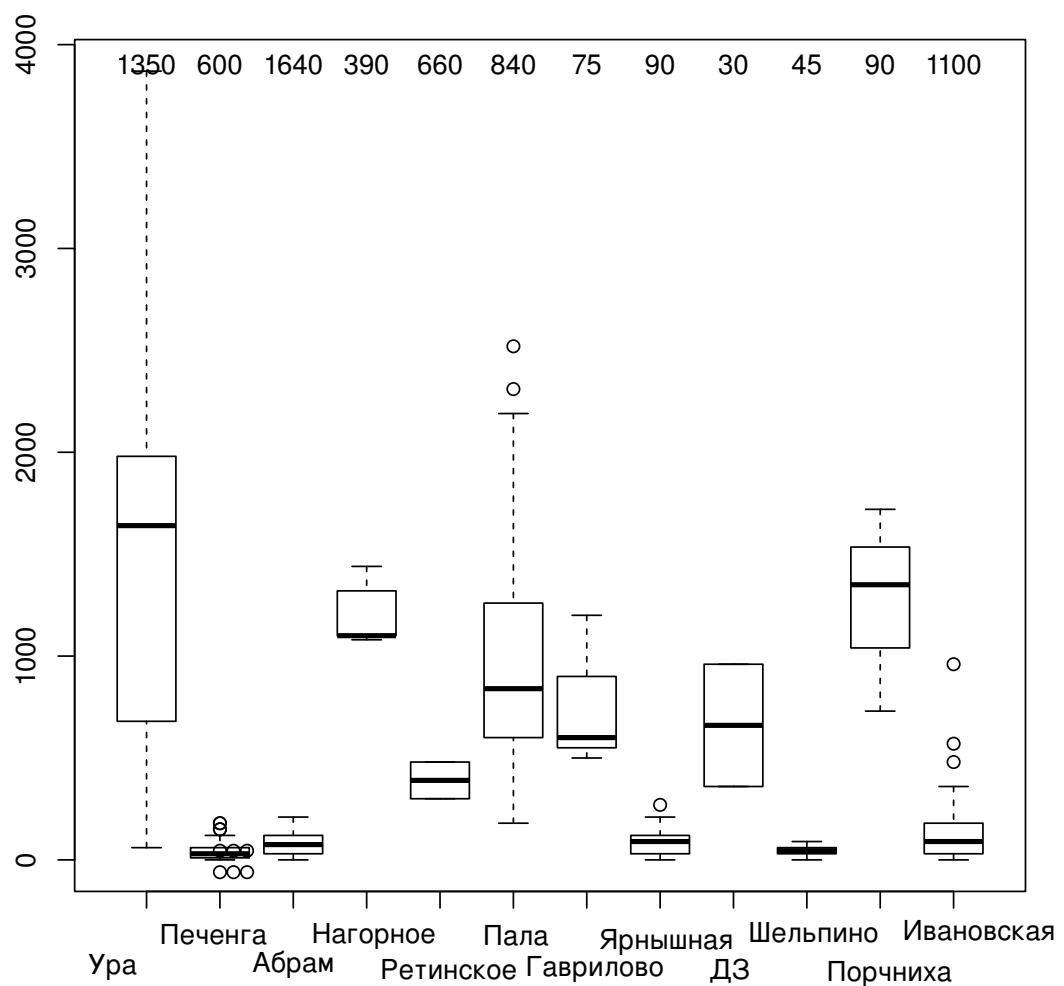


Рис. 15. Варьирование средней численности *Macoma balthica* на различных участках Мурманского побережья Баренцева моря

Примечание: По оси абсцисс — численность *M. balthica*, экз./ $m^2$ .

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

600 Важно отметить, что для Мурманского побережья Баренцева моря показаны различия между отдельными районами: Западным, Восточным Мурманом и Кольским заливом (Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930; Гурьянова, Ушаков, 1929). Это подтверждается нашими данными (рис. 16) по размаху варьирования среднего обилия в пределах районов (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 17,6$ ,  $p = 0,00015$ ). На литорали Восточного Мурмана численность

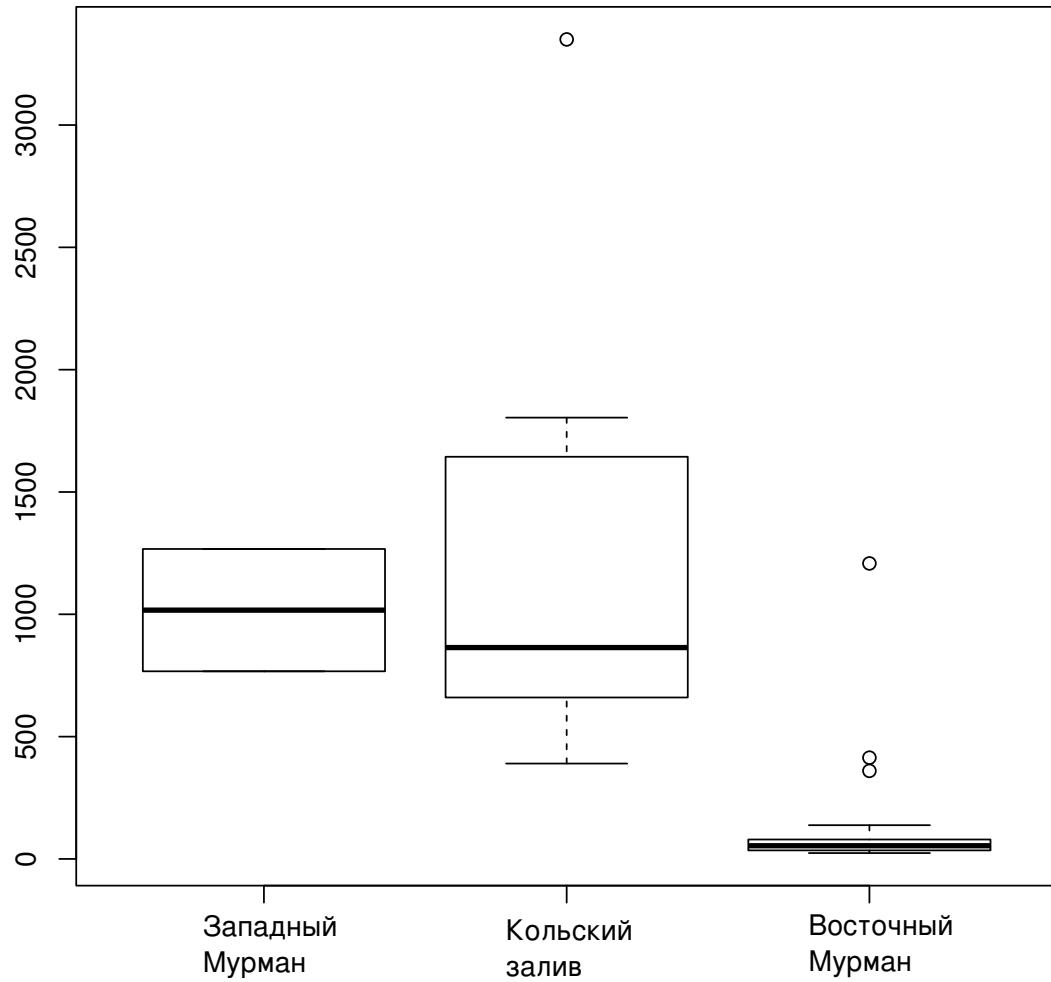


Рис. 16. Варьирование средней численности *Macoma balthica* в разных районах Мурманского побережья Баренцева моря

Примечание: По оси абсцисс — численность *M. balthica*, экз./м<sup>2</sup>.

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 численности *M. balthica*, экз./м<sup>2</sup>

604  
605 *M. balthica* в основном не превышала 100 экз./м<sup>2</sup>. Единственное исключение — литораль  
606 губы Ярнышная, где численность маком достигала 410 (12) экз./м<sup>2</sup>. Между тем, на един-  
607 ственном участке, где были учеты в сублиторали, в губе Ивановской, численность на по-  
608 рядок выше, чем ее значения на литорали Восточного мурмана, и составляет 1200 экз./м<sup>2</sup>.  
609 В Кольском заливе минимальные значения обилия были отмечены на литорали в районе  
610 Северного Нагорного (390 (23) экз./м<sup>2</sup>). Максимальных значений численности как для  
611 региона, так и для всей исследованной части Мурманского побережья, достигали поселе-  
612 ния маком на участке в районе Абрам-мысса (3350 (16) экз./м<sup>2</sup>). На Западном Мурмане

613 обилие флюктуировало вокруг 1000 экз./м<sup>2</sup>.

614 При сравнении численности маком на различных метеографических уровнях различия  
615 между горизонтами литорали были показаны для губ Гаврилово и Ярнышная (табл. 11).  
616 В Гаврилово средняя численность *M. balthica* в среднем горизонте литорали превышала  
617 аналогичные значения для нижнего горизонта на порядок (138 (15) и 24 (47) экз./м<sup>2</sup>,  
618 соответственно). В губе Ярнышная численность маком в верхнем и нижнем горизонтах  
619 не различалась (414 (12) и 360 (43) экз./м<sup>2</sup>, соответственно), в то время как в среднем  
горизонте литорали она была значительно ниже (70 (14) экз./м<sup>2</sup>).

Таблица 11. Сравнение численности *Macoma balthica* в поселениях на разном метеографическом уровне в Баренцевом море

участок	<i>Kruskal – Wallis</i> $\chi^2$	<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 \*\*\* —  $p < 0,001$ ; \*\* —  $p < 0,05$ ; \* —  $p < 0,1$ .

620  
621 Для Баренцева моря биомасса была получена только для 2 участков в Кольском за-  
622 ливе и 6 участков на Восточном Мурмане, всего 17 пространственно-временных срезов.  
623 Средняя биомасса маком в Баренцевом море варьировала от 13,0 (53) г/м<sup>2</sup> (Гаврилово)  
624 до 216,5 (25) г/м<sup>2</sup> (Абрам-мыс) (табл. II, Приложение А).

625 Средняя биомасса в Кольском заливе была выше, чем на Восточном Мурмане (*Kruskal –*  
626 *Wallis*  $\chi^2 = 6,8$ ;  $p = 0,009$ ) (рис. 17).

### 627 6.3 Влияние состава грунта на численность *Macoma balthica*

628 Нет сомнений, что основной параметр, определяющий обилие маком — это доступные  
629 пищевые ресурсы. Косвенным показателем наличия пищевых ресурсов служит грануло-  
630 метрический состав грунта и общее содержание органических веществ.

631 **Тут сделать аналогичный анализ когда появятся данные по Белому**

632 Поэтому по полученными для участков на Баренцевом море данным мы провели корре-  
633 ляционный анализ связи среднего обилия маком на участке с характеристиками грунта.  
634 В результате оказалось, что соотношение песчаных фракций различного размера влияет  
635 на обилие *M. balthica* (табл. 12). При этом наблюдается достоверная отрицательная кор-  
636 реляция численности маком с долей крупного песка и положительная — с долей мелкого.

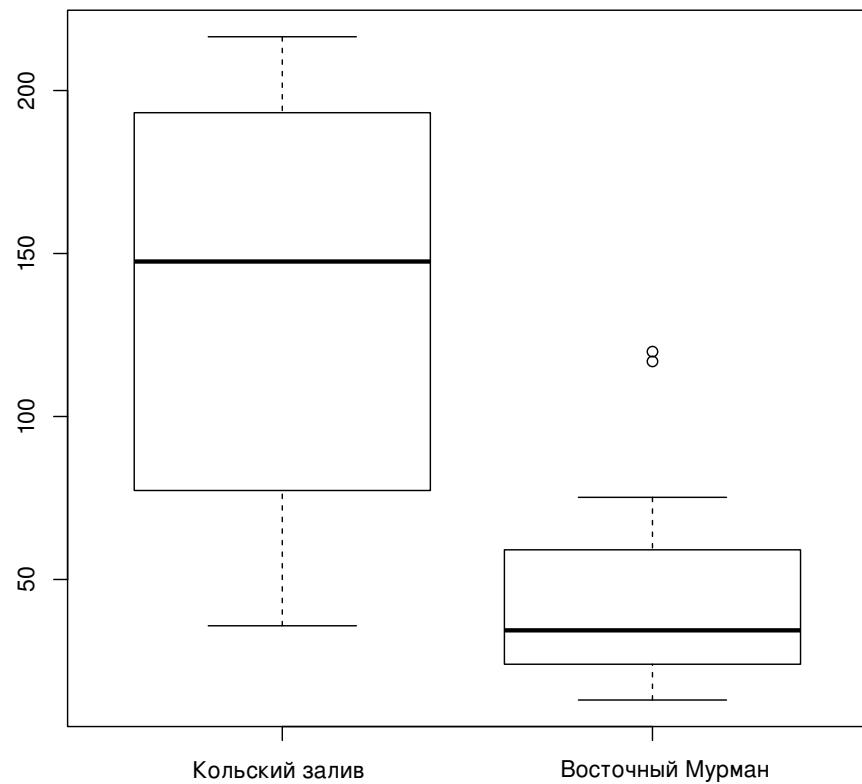


Рис. 17. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Баренцева моря

Примечание: По оси абсцисс — биомасса *M. balthica*, г/м<sup>2</sup>.

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

Таблица 12. Сравнение численности *Macoma balthica* в поселениях на разном метеографическом 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 \*\*\* —  $p < 0,001$ ; \*\* —  $p < 0,05$ ; \* —  $p < 0,1$ .

## 637 7 Размерная структура *Macoma balthica*

### 638 7.1 Белое море

#### 639 7.1.1 Эстуарий реки Лувеньги

640 На данном участке размерную структуру поселения маком в среднем горизонте лито-  
641 рали (СГЛ) отслеживали на протяжении 20 лет (1992 – 2012). За все время наблюдения  
642 максимальная длина особи, отмеченная в поселении составляла 18 мм.

643 Характер размерно-частотного распределения особей неоднократно менялся на про-  
644 тяжении периода наблюдений (приложение D, рис. I). С 1993 до 1997 года в размерной  
645 структуре поселения выделялось три модальных класса, причем за все 5 лет один из них  
646 попадал на особей до 4 мм, второй на 7 – 9 мм и третий – это особи длиной более 10 мм. В  
647 1998 году размерная структура поселения стала мономодальной, так как практически не  
648 осталось крупных особей, но появилось много моллюсков длиной 1 – 2 мм. В дальнейшем  
649 до 2002 года оставалось мономодальное распределение особей по размерам, и происходило  
650 смещение модального класса – в 2002 году это были особи размером 6 – 7 мм.

651 В 2003 году можно было выделить два пика: моллюски длиной 1 – 2 мм и 7 – 9 мм, то  
652 есть размерная структура поселения вновь стала бимодальной. В дальнейшем до 2012 года  
653 размерная структура маком в данном поселении остается бимодальной. Первый модаль-  
654 ный класс сохраняется – особи длиной 1 – 2 мм, а второй модальный класс варьирует, его  
655 составляют в разные годы особи длиной от 9 до 12 мм. Количественное соотношение осо-  
656 бей двух модальных классов менялось. Чаще (2004, 2007 – 2010 года) преобладали мелкие  
657 моллюски, но в отдельные годы (2006, 2012) доля крупных была выше, либо представи-  
658 тельство крупных и мелких доминирующих классов было сравнимым (2005, 2011 годы).

#### 659 7.1.2 Остров Горелый

660 На данном участке размерную структуру поселения маком отслеживали на протяже-  
661 нии 20 лет (1992 – 2012) в пределах трех горизонтов литорали и у нуля глубин. За все  
662 время наблюдения максимальная длина особи, отмеченная в поселении составляла 20 мм.

663 В верхнем горизонте литорали (ВГЛ) размерная структура поселения до 1997 года  
664 (приложение D, рис. II) представляла собой бимодальное распределение с модальными  
665 классами 2 – 5 мм и 7 – 13 мм. В 1998 году появилось значительное количество особей  
666 длиной менее 1 – 4 мм. В дальнейшем можно было наблюдать смещение по оси размеров  
667 данного модального класса. В 2001 году в поселении вновь сформировалась бимодальная  
668 размерная структура (модальные классы 1 – 3 и 5 – 6 мм, и в дальнейшем такое распре-  
669 деление сохранялось до 2007 года. В 2008 – 2009 годах распределение мономодальное с  
670 модальным классом 1 – 2 мм. Интересно отметить, что с 2002 по 2009 год доминирующими  
671 размерным классом в поселении были особи длиной 1 – 2 мм. В 2011 – 2012 году восста-  
672 новилась бимодальная размерная структура с модальными классами 1 – 4 и 9 – 11 мм.

673 В среднем горизонте литорали (СГЛ) до 1996 года в этой зоне выделялась бимодальная

674 размерная структура (приложение D, рис. ??) (модальные классы – моллюски длиной  
675 1 – 4 мм и 6 – 13 мм). В 1997 году распределение было практически равномерное при общей  
676 низкой численности. В 1998 году появилось значительное количество моллюсков длиной  
677 до 1 мм. Наблюдалось смещение модального класса до 2003 года. До 2001 года размерная  
678 структура поселения оставалась одномодальной, но в 2002 – 03 годах появился еще один  
679 модальный класс – моллюски длиной до 2 мм. Таким образом, после 2002 года в поселении  
680 вновь восстановилась бимодальная размерная структура, которая сохраняется вплоть до  
681 2007 года. В 2008 году распределение особей по размерам становится мономодальным за  
682 счет элиминирования особей ркунных размеров. В 2011 – 2012 году восстанавливается  
683 бимодальное распределение.

684 В нижнем горизонте литорали (НГЛ) в 1992 году в связи с малой численностью мол-  
685 ллюсков сложно говорить о характерной размерной структуре поселения (приложение D,  
686 рис. IV). В 1993 году фактически можно выделить только один пик (2 – 3 мм), хотя и  
687 было очень незначительное повышение при длине 9 – 10 мм. Но с 1994 по 1996 год было  
688 представлено бимодальное распределение с модальными классами 1 – 3 мм и 9 – 11 мм.  
689 В 1997 году моллюсков опять практически не осталось и распределение по размерам бы-  
690 ло практически равномерное. В 1998 – 1999 году в значительных количествах появились  
691 особи длиной 2 – 3 мм и можно было наблюдать смещение модального класса по оси раз-  
692 меров вплоть до 2003 года, когда его значение становится 5 – 6 мм. Кроме того, с 2002  
693 года можно было выделить еще один модальный класс – особи длиной 1 – 2 мм, то есть  
694 размерная структура поселения вновь стала бимодальной, каковой и оставалась до конца  
695 периода наблюдений.

696 У нуля глубин в 1992 году моллюсков практически не было (приложение D, рис. IV),  
697 но в 1993 году можно говорить о бимодальной размерной структуре поселения, которая  
698 сохранялась до 1997 года. В 1998 – 1999 году произошло элиминирование крупных особей  
699 на фоне появления значительного количества особей длиной 1 – 2 мм. В 2001 – 2003  
700 годах в поселении восстановилась бимодальная структура и в 2003 году модальные классы  
701 образовывали особи длиной до 1 мм и 8.1 – 9.0 мм. С 2003 до 2007 года преобладали особи  
702 длиной 9 – 12 мм, а с 2008 появляется второй модальный пик – особи размером 1 – 3 мм.

### 703 Материковая литораль в районе поселка Лувенъга

704 На данном участке размерную структуру поселения маком отслеживали на протяже-  
705 нии 10 лет (1992 – 2004) в пределах четырех биотопов. За все время наблюдения макси-  
706 мальная длина особи, отмеченная в поселении составляла 24 мм.

707 В зоне верхнего пляжа размерная структура поселения (приложение D, рис. VI) в  
708 1993 году была мономодальная, но с 1994 по 1997 годы стала бимодальной с модальными  
709 классами 2 – 5 и 6 – 10 мм. В 1998 году появилось значительное число особей размером  
710 менее 1 мм, после чего до 2002 года прослеживалось смещение модального класса. В 2002  
711 году в поселении восстановилась бимодальная структура (модальные классы – 1 – 2 мм и  
712 5 – 6 мм).

713 В поясе фукоидов Размерная структура поселения (приложение D, рис. VII) в 1992 –  
714 1997 году характеризовалась наличием двух модальных классов: 1 – 6 и 7 – 12 мм. С 1998  
715 по 2000 года размерная структура поселения была одномодальной, причем все 3 года пик  
716 формировали особи длиной 1 – 2 мм. В 2002 году вновь выделялось два модальных класса:  
717 1 – 2 и 7 – 8 мм.

718 В поясе зостеры до 1998 года в размерной структуре поселения пояса зостеры выде-  
719 лялись незначительные пики и можно говорить о равномерном распределении моллюс-  
720 ков (приложение D, рис. VIII). После 1998 года она стала мономодальной, причем пик  
721 формировали моллюски длиной 1 – 2 мм.

722 В зоне нижнего пляжа до 1999 года размерная структура поселения была полимодаль-  
723 ная, хотя эти пики нельзя было четко выделить (приложение D, рис. IX). В 1999 – 2000  
724 годах практически не осталось крупных особей, но появилось значительное число мол-  
725 люсков размером 1 – 2 мм.

### 726 7.1.3 Южная губа о. Ряшкова

727 На данном участке наблюдения проводили с 2001 года, размерную структуру поселения  
728 у нуля глубин отслеживали в течение 12 лет. Максимальный размер маком в данном  
729 поселении составил 23 мм в 2003 году, однако в другие годы максимальный размер не  
730 превышал 16 мм.

731 В Южной губе на протяжении всего периода наблюдений размерная структура (прило-  
732 жение D, рис. X) поселения была мономодальной с преобладанием особей длиной 1 – 3 мм.

### 733 7.1.4 Западная Ряшкова салма

734 На литорали о. Ряшкова в Западной Ряшковой салме наблюдения проводили с 1994 по  
735 2012 год (18 лет). Наблюдения проводили в среднем горизонте литорали. Максимальный  
736 размер моллюсков, отмеченный в поселении составил 20 мм.

737 На данном участке до 1998 года размерная структура была полимодальной (приложение D,  
738 рис. XI). В 1999 году крупные особи в основном элиминировали, и размерная структура  
739 стала мономодальной с доминированием моллюсков длиной 1 – 2 мм. В дальнейшем 2001  
740 года до конца наблюдений размерная структура была бимодальной с модальными класса-  
741 ми 1 – 3 и 9 – 11 мм.

### 742 7.1.5 о. Ломнишный

743 На литорали острова Ломнишный наблюдения проводили с 2007 года в течение 6 лет  
744 у нуля глубин. Максимальный размер особи, отмеченный в поселении составлял 17 мм.

745 Размерная структура на данном участке в течение всего периода наблюдений была  
746 мономодальной (приложение D, рис. XII). В основном доминировали особи длиной 1 –  
747 3 мм, за исключением 2009 – 2010 годов, когда доминировали особи длиной 5 и 7 мм,  
748 соответственно.

749 Таким образом, наиболее распространенный вариант динамики размерной структуры  
750 в поселениях *M. balthica* в Белом море это чередование бимодальной и мономодальной раз-  
751 мерных структур. Мономодальная структура обычно формируется на фоне практически  
752 полной элиминации крупных особей при пополнении поселения новой генерацией маком.  
753 В дальнейшем, если новое пополнение происходит быстрее, чем предыдущая генерация  
754 элиминирует, то формируется бимодальная размерная структура.

755 Среди 6 мониторинговых участков в Кандалакшском заливе Белого моря для двух из  
756 них — в Южной губе острова Ряшков и на о. Ломнишный — динамика размерной струк-  
757 туры принципиально отличалась, и мы ежегодно видим мономодальное распределение  
758 особей по размерам с доминированием молоди.

## 759 7.2 Баренцево море

### 760 7.2.1 Губы Кольского залива

761 На участке Абрам-мыс (рис. XIII) были представлены особи длиной от 2 до 16 мм. В  
762 среднем горизонте литорали характер распределения был мономодальный с преоблада-  
763 нием моллюсков длиной 10 – 13 мм. В нижнем горизонте литорали к аналогичному пику  
764 (особи длиной 12 – 14 мм) добавляется второй — моллюски длиной 2 – 3 мм.

765 На участке в Пала-губе (рис. XIII) также в среднем горизонте распределение особей  
766 по размерам было мономодальным, а на нижнем — бимодальным. Однако при этом на-  
767 блюдалась обратная ситуация: в среднем горизонте литорали доминировали особи самой  
768 мелкой размерной группы — 3 – 4 мм, в то время как в нижнем горизонте кроме таких  
769 особей хорошо представлена размерная группа 10 – 12 мм.

### 770 7.2.2 Губы побережья Восточного Мурмана

771 В губе Гаврилово (рис. XIII) распределение особей практически равномерное. В сред-  
772 нем горизонте литорали несколько преобладают особи длиной 15 – 20 мм. В нижнем го-  
773 ризонте литорали представлены лишь единичные особи различных возрастов.

774 Во всех горизонтах губы Ярнышной (рис. XIII) доминировали особи длиной 4 – 6 мм.  
775 На всех участках можно отметить присутствие относительно крупных моллюсков (особи  
776 длиной более 14 мм), однако их представленность на порядок варьирует в разных гори-  
777 зонтах.

778 В губе Шельпино (рис. XIII) представлены единичные особи длиной от 6 до 16 мм.  
779 В среднем горизонте литорали некоторое превышение формируют особи длиной 15 мм,  
780 однако и они остаются немногочисленны.

781 В губе Порчниха (рис. XIII) были представлены особи длиной от 4 до 21 мм. Распре-  
782 ление особей по размерам было полимодальным. Выделяется по крайней мере три моды:  
783 4 – 7 мм, 9 – 12 мм и 18 – 20 мм. Несущественное превышение численности отмечено для  
784 особей длиной 13 – 15 мм.

785 В губе Ивановская (рис. XIII) были обнаружены макомы длиной от 2 до 13 мм. Ко-  
786 личество особей в каждой размерной группе колебалось от 20 до 30 экземпляров, лишь  
787 моллюсков длиной 2 мм было отмечено около 50. Распределение особей по размерам было  
788 практически равномерным при некотором превышении доли особей длиной 2 и 10 мм.

789 **7.2.3 Дальний пляж губы Дальнезеленецкой (Восточный Мурман)**

790 На данном участке ни в один год в пробах не было отмечено особей *M. balthica* с  
791 длиной раковины менее 2 мм (рис. XIV). Максимальный размер моллюсков в разные годы  
792 колебался от 18 до 20 мм. Особи размером 2–3 мм встречаются ежегодно. В данном районе  
793 такой размер характерен для маком возрастом 1+ (Назарова, Генельт-Яновский, Н. В.  
794 Максимович, 2010), таким образом, можно говорить о регулярном пополнении поселений  
795 молодью. Однако эффективность пополнения различается год от года. Наиболее успешные  
796 пополнения поселения молодью, по-видимому, происходили в 2005 – 2007 годах, что и  
797 обусловило увеличение численности маком в 2006 – 2008 годах на данном участке.

798 Таким образом, на исследованных участках был представлены все возможные вари-  
799 анты рамерной структуры: мономодальное (участки: Арабм-мыс СГЛ, Пала-губа СГЛ,  
800 губа Гаврилово СГЛ), бимодальное (участки: Абрам-мыс НГЛ, Пала-губа НГЛ, губа Яр-  
801 нышная, губа Дальне-Зеленецкая СГЛ, губа Порчиха СГЛ) и практически равномерное  
802 (участки: губа Гаврилово НГЛ, губа Дальне-Зеленецкая ВГЛ и НГЛ, губа Шельпино ВГЛ  
803 и СГЛ, губа Ивановская ВСЛ) распределение особей по размерам.

804 Мономодальное распределение особей по размерам наблюдается либо при доминирова-  
805 нии мелких особей длиной 3 – 5 мм, либо при доминировании крупных – 12 – 18 мм. При  
806 бимодальном распределении обычно первую моду формировали мелкие макомы длиной  
807 2 – 5 мм, а вторую — моллюски длиной более 10 мм.

## 8 Линейный рост *Macoma balthica*

Рост особей рассматривается как отклик особей на совокупность условий обитания. Анализ роста проводили по усредненным возрастным рядам. Для их получения по каждому описанию были построены треугольные матрицы (табл. V – XVIII, Приложение F), полностью описывающие рост особей в поселении.

В первую очередь анализ был проведен по усредненным возрастным рядам, построенным как взвешенная оценка (с учетом числа особей) характера роста всех генераций по результатам измерений размеров моллюсков в периоды зимней остановки роста. Такая кумулятивная характеристика должна в наибольшей мере отражать особенности условий роста маком в каждом местообитании. Наиболее длинный возрастной ряд удалось получить для среднего горизонта литорали губы Гаврилово — 15 лет при длине 17,9 мм (табл. IX, Приложение F). Однако максимальный размер особей был отмечен в верхнем горизонте литорали губы Ярнышная — 20,1 мм при возрасте 13 лет (табл. XII, Приложение F)).

Полученные возрастные ряды были аппроксимированы с помощью уравнения Берталанфи (рис. 18).

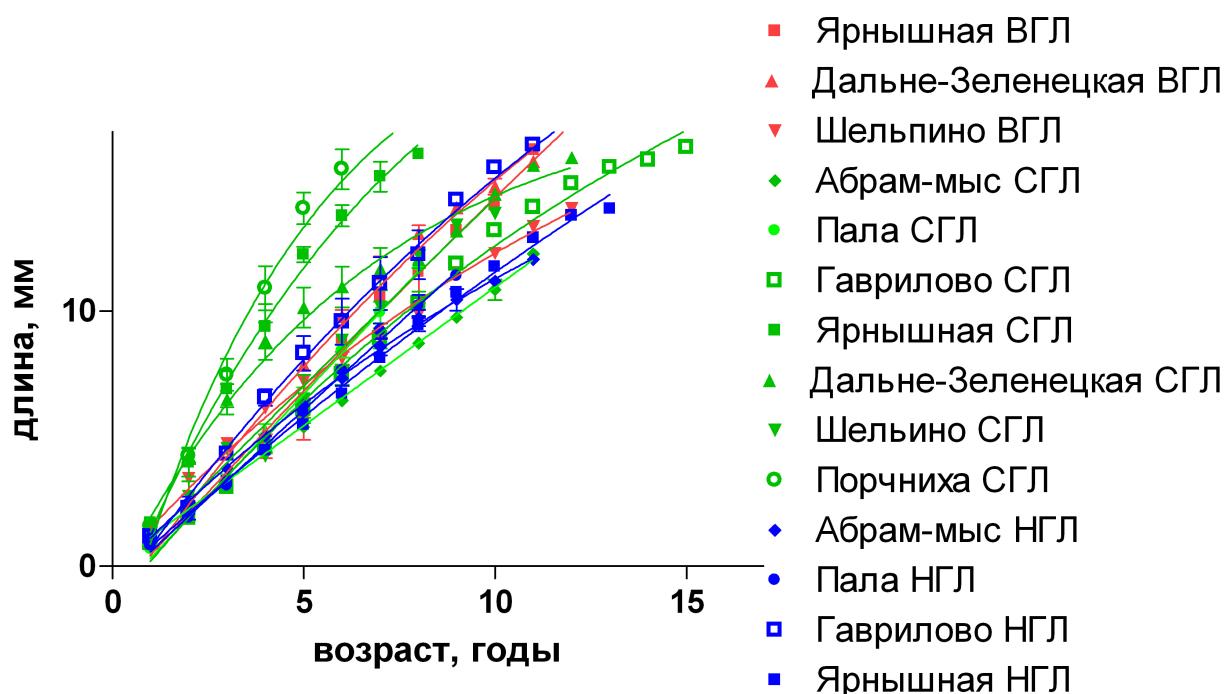


Рис. 18. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций в изученных поселениях маком

Быстрее всего росли макомы в среднем горизонте литорали губы Порчниха, достигая длины 19,4 мм за 9 лет и в среднем горизонте литорали губы Ярнышная — 16,7 мм за 8 лет. Остальные кривые не распадаются на очевидные группы, и некоторые пересекают друг друга. Поэтому была использована формальная процедура сравнения полученных кривых роста с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели (рис.

19).

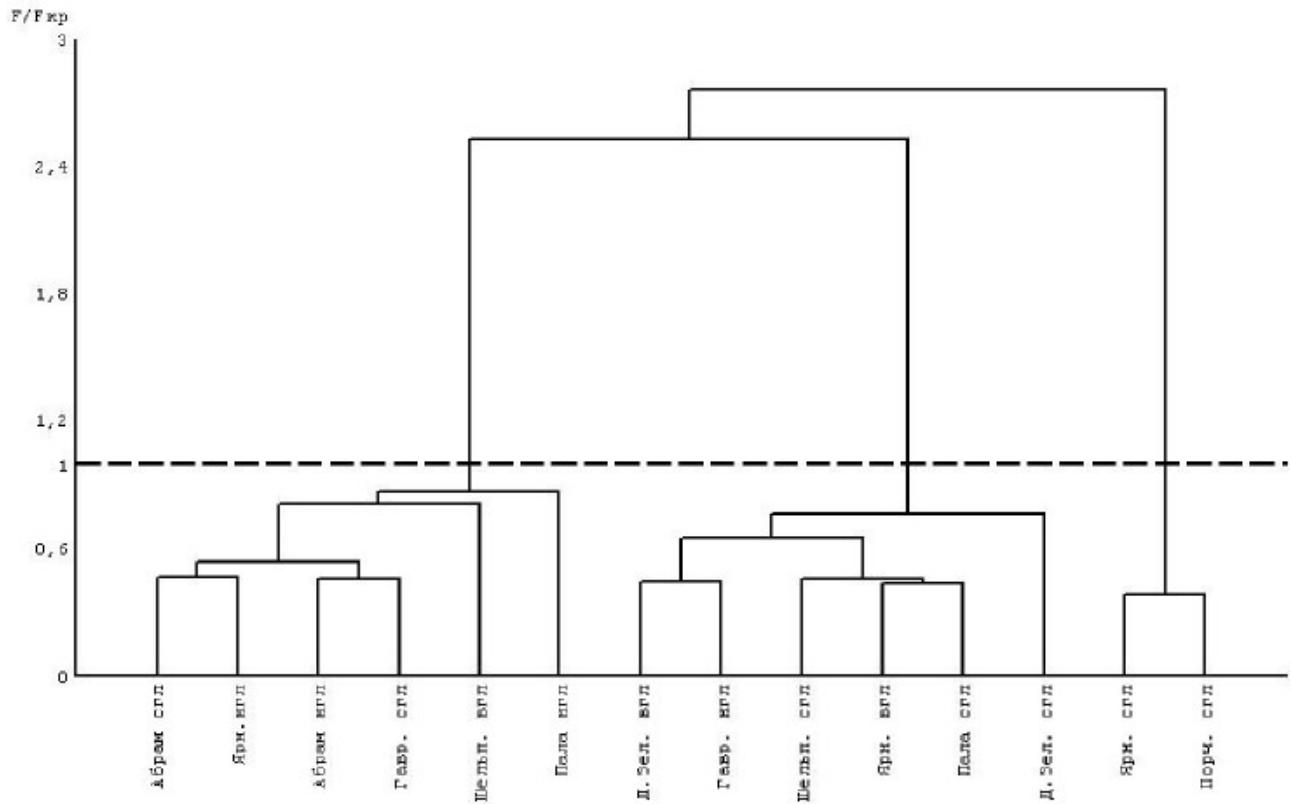


Рис. 19. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций

829  
830        В ходе классификации было выделено три кластера. В первый вошли следующие опи-  
831 сания (уровень различий внутри кластера менее 0,87): Абрам-мыс, Пала-губа НГЛ, губа  
832 Гаврилово СГЛ, губа Ярнышная НГЛ, Шельпино ВГЛ. Второй кластер (уровень разли-  
833 чий внутри кластера менее 0,76) составили участки Пала-губа СГЛ, губа Гаврилово НГЛ,  
834 губа Дальнезеленецкая, губа Ярнышная ВГЛ, Шельпино СГЛ. В последний кластер (уро-  
835 вень различий внутри кластера менее 0,38) вошли участки губа Ярнышная СГЛ и губа  
836 Порчиха СГЛ. На участках Абрам-мыс и губа Дальнезеленецкая характер роста был  
837 одинаковый на всех горизонтах литорали.

838        Однако в распределении остальных описаний нет географической приуроченности. Как  
839 и ожидалось, поселения из средних горизонтов литорали губы Ярнышной и губы Порч-  
840 ниха выделились в отдельный кластер. Низкий уровень различий (0,38) говорит о боль-  
841 шом разбросе наблюдаемых значений относительно модели роста. Это могло бы свиде-  
842 тельствовать об относительно грубом описании соответствующих возрастных рядов, хотя  
843 значительный объем выборки (76 и 65 особей, соответственно) позволяет говорить о зна-  
844 чительном варьировании роста маком в пределах каждого участка.

845        Интересно, что при незначительном расхождении кривых роста, уровень различий  
846 между первым и вторым кластером оказался очень высоким (2,52). Не было отмечено  
847 явного разделения участков по мореографическому уровню, хотя во второй кластер попа-  
848 ли больше описаний с более высоких горизонтов литорали. Максимальное различие было

849 между кластерами 2 и 3 (2,76).

850 По итогам классификации было выделено три группы маком, отличающиеся по характеру роста (рис. 20). Первая группа — особи с наименьшей скоростью роста достигали

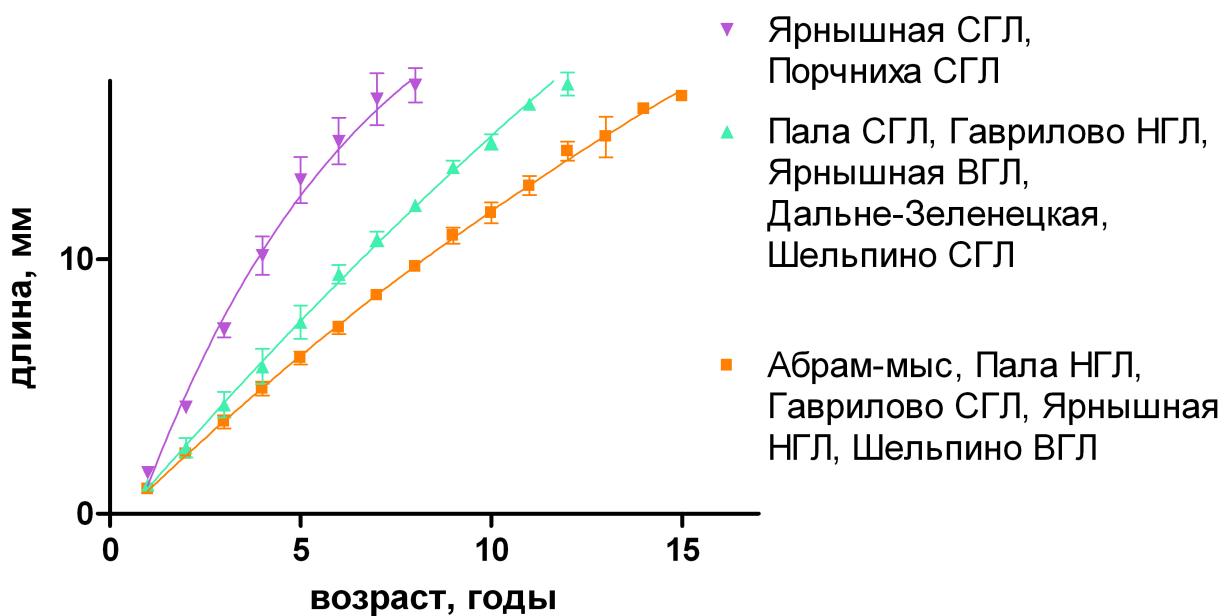


Рис. 20. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в изученных местообитаниях

851  
852 длины 16,4 мм за 14 лет, обитавшие на относительно более низком уровне осушки. Мако-  
853 мы с промежуточной скоростью роста вырастили за 13 лет 19,3 мм. Особи с максимальной  
854 скоростью роста за 9 лет достигали длины 18 мм.

855 Таким образом, не удалось выделить ни географической, ни метеорологической при-  
856 уроченности особей с одинаковой скоростью роста. Возможно, это связано с тем, что во  
857 взвешенных оценках возрастных рядов могут сильнее проявиться черты нехарактерных,  
858 но сильно представленных в поселении сегодня генераций, и, следовательно, в каждом  
859 возрастном ряду получается разная представленность межгодовой составляющей условий  
860 роста маком.

861 Для того, чтобы снять эти влияния, следующий анализ проводили с купированием ис-  
862 ходных данных до объединения нескольких описаний возрастных рядов только старших  
863 (>8+) генераций (рис. 21). Полученная картина аналогична полученной по интегральным  
864 описаниям: быстрее всего росли макомы в среднем горизонте литорали губы Порчниха и в  
865 среднем горизонте литорали губы Ярнышная, в то время как остальные кривые не распа-  
866 даются на очевидные группы, и некоторые пересекают друг друга. Однако при сравнении  
867 полученных кривых роста с учетом разброса эмпирических данных относительно регрес-  
868 сионной модели было выделено 4 кластера (рис. 22).

869 В первый кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,86) вошли следующие  
870 описания: Абрам-мыс, Пала-губа НГЛ, губа Гаврилово СГЛ, губа Ярнышная НГЛ. Вто-  
871 рой кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,57) составили участки Пала-губа

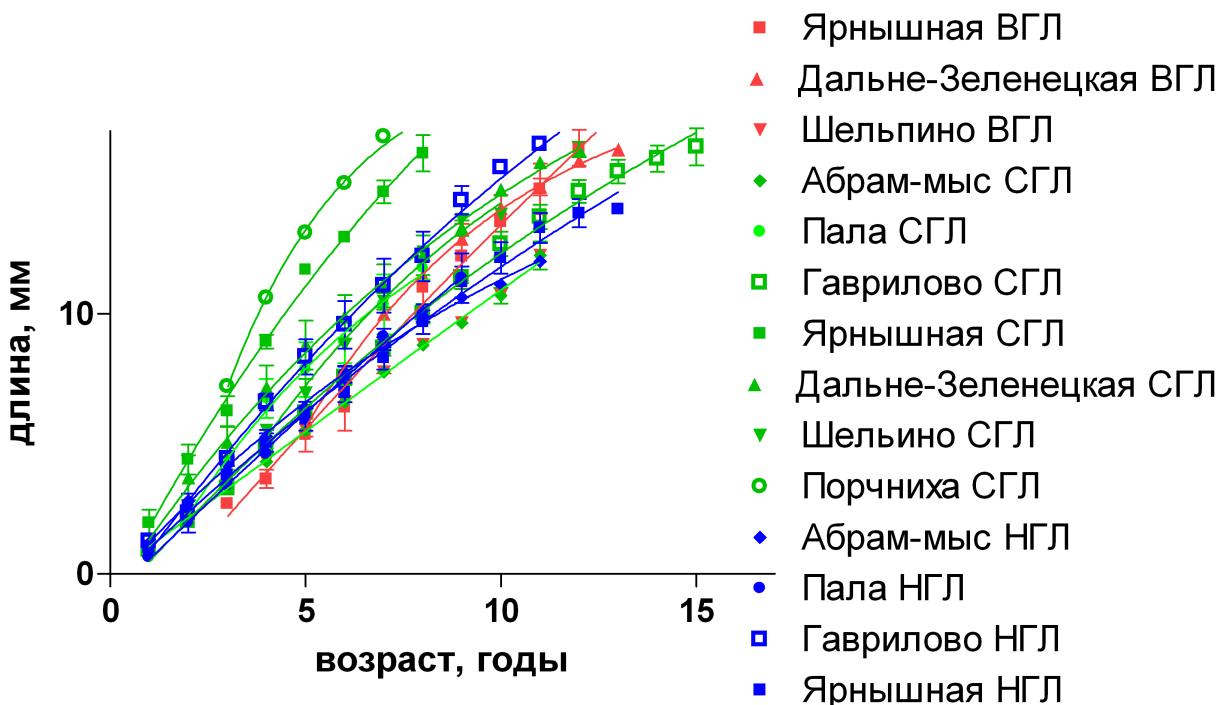


Рис. 21. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

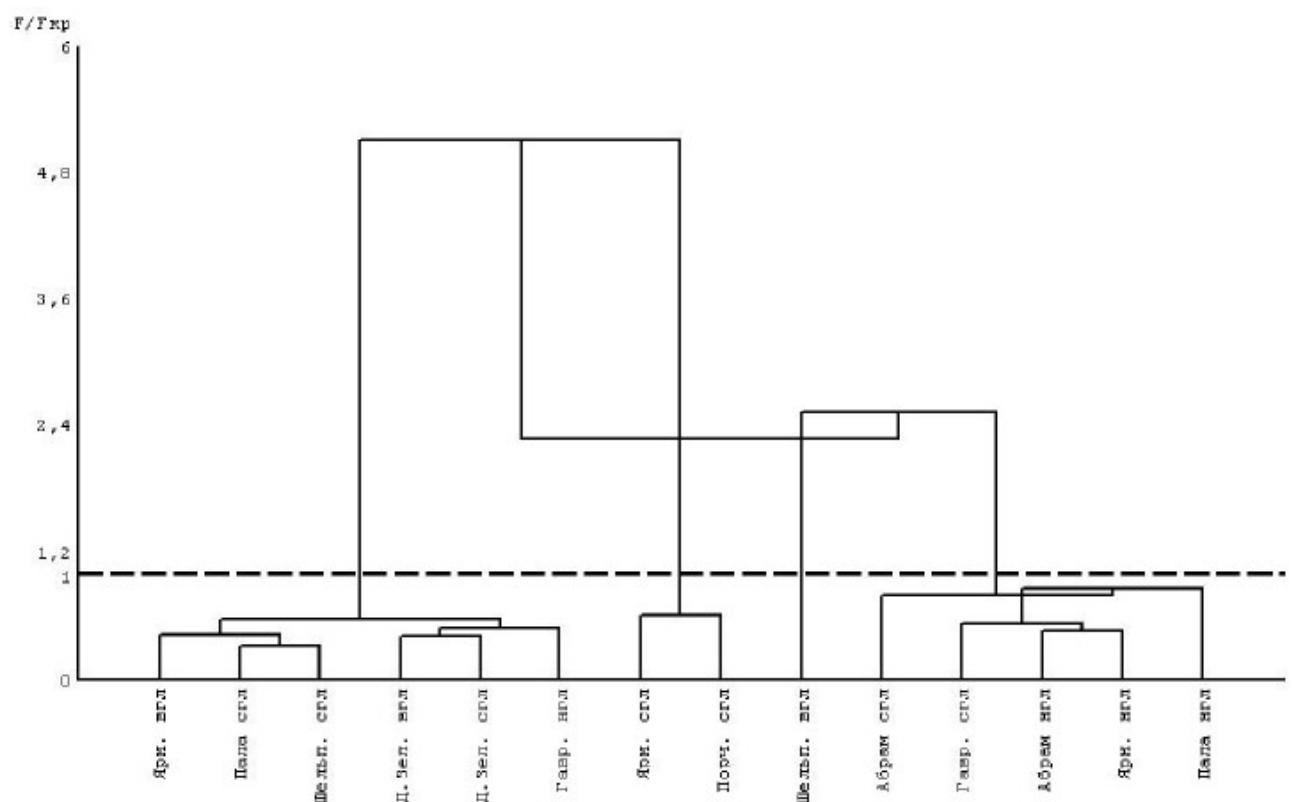


Рис. 22. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

872 СГЛ, губа Гаврилово НГЛ, губа Дальнезеленецкая, губа Ярнышная ВГЛ, Шельпино СГЛ.  
873 В третий кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,61) вошли участки губа Яр-  
874 нышная СГЛ и губа Порчиха СГЛ. В отдельный кластер попал участок губа Шельпино  
875 ВГЛ (минимальное различие 2,53 — с кластером 1). Таким образом, единственное каче-  
876 ственное изменение относительно результатов, полученных при сравнении усредненных  
877 кривых роста — это выделение верхнего горизонта литорали губы Шельпино в отдель-  
878 ный кластер. Однако, коэффициенты различия значительно изменились. В два раза уве-  
879 личилось различие между описаниями внутри кластера 3, различие внутри кластера 2  
880 уменьшилось. Максимальное различие было отмечено между кластерами два и три (5,1).

881 По итогам классификации было выделено четыре группы маком, отличающиеся по  
характеру роста (рис. 23). Особи с минимальной скоростью роста (14 мм за 12 лет) обитали

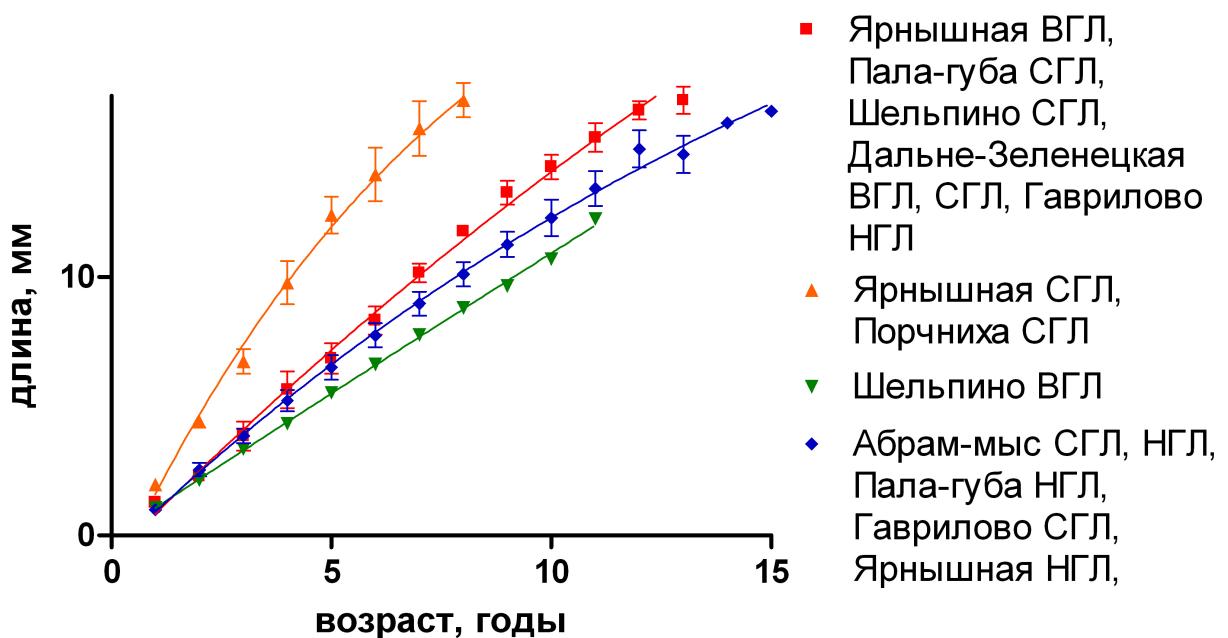


Рис. 23. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линей-  
ного роста маком старше 8 лет в изученных местообитаниях

882 в верхнем горизонте литорали губы Шельпино. Среди групп с промежуточной скоростью  
883 роста более низкой скоростью роста (16,4 мм за 14 лет) обладали моллюски, обитавшие  
884 на относительно более низком уровне осушки. Особи с максимальной скоростью роста за  
885 9 лет достигали длины 18 мм.

886 Использование интегральных моделей роста маком вполне отвечает задаче сравни-  
887 тельного анализа их поселений. Однако скорость роста моллюсков зависит не только от  
888 внешних, общих для всего поселения, факторов, но и от локальных микроусловий. Мате-  
889 риалы настоящей работы не позволяют нам провести анализ вариации индивидуальных  
890 особенностей роста маком как отклика на условия их роста. Для этого нужны специальные  
891 экспериментальные исследования. Однако можно попытаться выделить групповые эфек-  
892 ты. Речь идет о снижении уровня рассматриваемой биосистемы до возрастной группы.

894 В таблицах приложения F приведены усредненные для каждой возрастной группы  
895 результаты измерений расстояния от верхушки раковины до каждой метки зимней оста-  
896 новки роста. Используем их для анализа характера вариации средних величин годового  
прироста. Величины годового прироста варьировали от 0,05 до 3,58 мм (табл. 13).

Таблица 13. Размах варьирования годового прироста *Macoma balthica* в зависимости от участка, горизонта литорали и начального размера особи

Участок	начальный размер								
	< 3 мм		3 – 6 мм		6 – 9 мм		> 9 мм		
годовой прирост	мин	макс	мин	макс	мин	макс	мин	макс	
Абрам-мыс	сгл	0,69	1,68	0,69	1,31	0,73	1,57	1,00	1,23
	нгл	0,90	1,77	0,88	1,48	0,80	1,73	0,67	1,50
Пала-губа	сгл	0,77	2,15	1,20	2,90	1,05	1,68	1,40	1,40
	нгл	1,01	1,43	1,01	1,86	0,83	1,73	0,85	0,85
губа Гаврилово	сгл	0,70	2,10	0,93	2,40	0,80	2,10	0,70	1,75
	нгл	0,60	2,30	1,00	2,20	0,80	2,10	0,60	1,90
губа Ярнышная	сгл	1,08	3,30	1,80	3,58	2,60	2,75	1,22	2,52
	нгл	0,80	1,60	0,80	1,50	0,95	1,56	0,05	1,72

897  
898 В качестве переменных воздействия в контексте данной работы логично обратиться  
899 к таким причинам вариации скорости маком как география положения местообитаний,  
900 мариография положения станций наблюдений. Кроме того, нельзя не учесть очевидную  
901 связь величины годового прироста маком с их возрастом.

902 В проведенном выше сравнительном анализе интегральных кривых роста мы вырав-  
903 нивали эмпирические возрастные ряды с помощью линейной модификации уравнения ро-  
904 ста Берталанфи. При этом очевидным образом снижается объективность представлений о  
905 межгодовых различиях годовых приростов особей в возрастных группах. Попробуем отой-  
906 ти от возраста как от условия, организующего скорость роста маком, и в качестве одного  
907 из предикторов величины годового прироста возьмём начальный (к данному годовому  
908 интервалу) средний размер особей возрастной группы. Такой анализ логично провести с  
909 помощью дисперсионного анализа.

910 На первом этапе анализа (факторы «горизонт литорали», «начальный средний размер  
911 особей в возрастной группе») установлено (табл. 14), что каждая из назначенных при-  
912 чин вариации достоверно определяет величину годового прироста. Весьма примечательно,  
913 что при этом наибольшая доля вариации величин годового прироста определяется не на-  
914 чальным размером маком ( $SS = 4,74$ ), а мариографическим уровнем положения станции  
915 ( $SS = 11,98$ ). При анализе структуры вариансы исходного комплекса в градиентах началь-  
916 ного среднего размера особей в возрастной группе и географии местообитаний выяснилось,  
917 что достоверное влияние на величину среднего годового прироста маком оказывают также  
918 оба фактора (табл. 15). Причем и в этом случае наибольшая доля вариации обусловле-  
919 на не начальным размером раковины, а фактором «участок» ( $SS = 14,44$ ). Общим для  
920 проведенных вариантов двухфакторного дисперсионного анализа оказалось, что в обоих  
921 случаях внутригрупповая вариация на порядок превышает факторную составляющую.

Таблица 14. Структура вариансы средних величин годового прироста *M. balthica* в возрастных группах в градиентах величины начального среднего размера особей в возрастной группе и метеографического уровня положения станций наблюдения

Источник вариации	<i>SS</i>	$\nu$	$M_S$	<i>F</i>	$\alpha$
A	4,74	3	1,58	4,2	0,006
B	11,98	2	5,99	15,92	0
AB	2,75	6	0,46	1,22	0,295
W	193,82	515	0,38		

Источники вариации: A — величины начального среднего размера особей в возрастной группе (4 градации размерных классов),

B — метеографический уровень положения станций наблюдения (три градации)

W — внутригрупповая вариация.

*SS* — общий квадрат,  $\nu$  — степень свободы,  $M_S$  — средний квадрат (варианса), *F* — значение статистики Фишера,  $\alpha$  — уровень значимости критерия.

Таблица 15. Структура вариансы средних величин годового прироста *M. balthica* в возрастных группах в градиентах величины начального среднего размера особей в возрастной группе и географического положения участка наблюдений

Источник вариации	<i>SS</i>	$\nu$	$M_S$	<i>F</i>	$\alpha$
A	8,23	2	4,12	13,14	0,000003
C	14,44	5	2,89	9,22	0
AC	14,16	17	0,83	2,66	0,000351
W	156,62	500	0,31		

Источники вариации: A — величины начального среднего размера особей в возрастной группе (4 градации размерных классов),

C — географическое положение участка наблюдений (шесть градаций))

W — внутригрупповая вариация.

*SS* — общий квадрат,  $\nu$  — степень свободы,  $M_S$  — средний квадрат (варианса), *F* — значение статистики Фишера,  $\alpha$  — уровень значимости критерия.

922 Это говорит о том, что основной причиной вариации величины годового прироста маком  
 923 в изученных акваториях является крайняя степень разнокачественности особей в место-  
 924 обитаниях. В качестве рабочей гипотезы можно предположить, что в краевой части ареала  
 925 резкой дифференциации особей *M. balthica* по скорости роста могут способствовать любые  
 926 проявления микрорельефной гетеротопности локальных местообитаний. Полученные по-  
 927 ложительные итоги дисперсионного анализа интересно визуализировать для выявления  
 928 характера метеографического и географического трендов в изменении величины годово-  
 929 го прироста маком. Для этого представим итоги двухфакторных дисперсионных анализов  
 930 в виде соответствующих поверхностей отклика. Весьма показательно, что величины го-  
 931 дового прироста маком по мере роста начального среднего размера особей в возрастных  
 группах меняются куполообразно (рис. ??). Во всех исследованных поселениях макси-

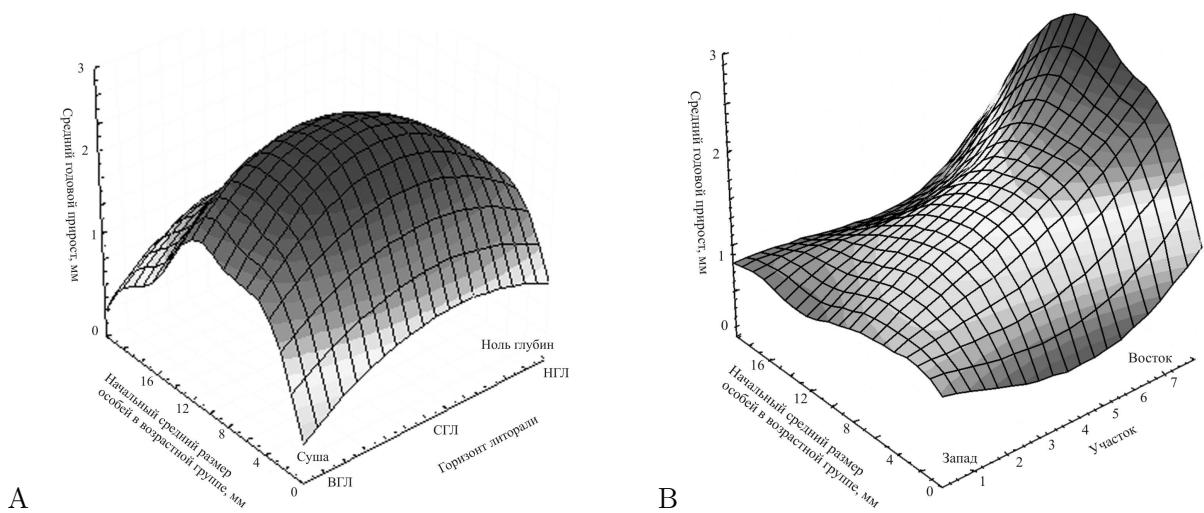


Рис. 24. Характер изменений средней величины годового прироста особей *Macoma balthica* возрастной группы в зависимости от начальной средней длины их раковин, метеографического уровня обитания и условного смещения участка по побережью Мурмана на восток  
 Примечания: Участки: 1 — Абрам-мыс, 2 — Пала-губа, 3 — Гаврилово, 4 — Ярнышная, 5 — Дальнезеленецкая, 6 — Шельпино, 7 — Порчиха  
 ВГЛ — верхний горизонт литорали, СГЛ — средний горизонт литорали, НГЛ — нижний горизонт литорали

932 малый прирост наблюдается у особей размерного класса 6 – 9 мм. Таким образом, в  
 933 изученных поселениях максимальную скорость роста следует ожидать у маком среднего  
 935 возраста (размера). Совершенно неожиданным для нас было явление максимальной ско-  
 936 рости роста маком не в нижнем, а в среднем горизонте осушки (см. рис. 24, А).  
 937 По-видимому, в условиях Мурмана фактор осушки начинает оказывать заметное влияние  
 938 на скорость роста маком только в верхнем горизонте литорали. Причины снижения ско-  
 939 рости роста маком в условиях нижнего горизонта литорали на данном этапе исследований  
 940 нам не ясны.

## 9 Динамика обилия *M. balthica*.

### 9.1 Эстуарий реки Лувенъги.

На лitorали в эстуарии р. Лувенъги средняя плотность поселений маком за период с 1992 по 2012 год колебалась от 55 (26,8) в 1992 до 9200 (39,8) экз./м<sup>2</sup> в 1998 году (рис. 25). При этом столь высокая численность в 1998 году была связана с особями длиной менее 1 мм (рис. 26) — средняя численность моллюсков крупнее 1 мм составляла всего 750 (2,03) экз./м<sup>2</sup>.

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./м<sup>2</sup>) моллюсков, и с 1999 по 2012 год — относительно высокой (более 1000 экз./м<sup>2</sup>) (достоверные различия по критерию Манна-Уитни,  $W = 6, p-value = 4,5 \times 10^{-13}$ ) (рис. 26).

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 16.

Численность моллюсков в эстуарии р. Лувенъги в 1992–1993 годах оставалась стабильной ( $\bar{N} = 128$  (21,5) экз./м<sup>2</sup>), 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./м<sup>2</sup>) по сравнению с 1992–93 гг. В 1998 году вновь происходит увеличение численности *M. balthica* до уровня 1994 года (около 750–800 экз./м<sup>2</sup>), после чего в 1999 году средняя численность 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./м<sup>2</sup>. 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. 17). В 2006 году она

годы	различия средних	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 16. Результаты множественного сравнения средних численностей *Macoma balthica* методом Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference') в эстуарии реки Лувенъги в 1992–1998 годах.

годы	различия средних	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 17. Результаты множественного сравнения средних численностей *Macoma balthica* методом Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference') в эстуарии реки Лувеньги в 2004 – 2007 годах.

969 достигла локального минимума и составляла 993 (13,2) экз./м<sup>2</sup>). В 2007 году произошло  
970 достоверное увеличение численности *Macoma balthica* (табл. 17). К 2008 году численность  
971 моллюсков снова снижается, после чего до 2012 года были отмечены недостоверные флука-  
972 туции (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 6,8429$ , *p – value* = 0,14).

## 973 9.2 Илистая губа острова Горелый.

974 **посчитать и вписать относительные ошибки** На данном участке рассматривали отдель-  
975 но 4 зоны, различающиеся по осушке и биотическим условиям. Максимальная численность  
976 маком на всех горизонтах литорали была отмечена в 1998 году (рис. 25). Более чем на  
977 75% такая высокая численность была связана с обилием особей длиной менее 1 мм. Маки-  
978 мальная численность моллюсков наблюдалась на границе среднего и нижнего горизонта  
979 в зарослях фукоидов, здесь она составляла более 44 тысяч экз./м<sup>2</sup>.

980 При исключении из анализа особей размером менее 1 мм, численность особей *M. balthica*  
981 стала максимальной в 1999 году для всех горизонтов, кроме среднего, на котором мак-  
982 симальная численность отмечена в 2000 году (рис. 26). Самая низкая численность за весь  
983 период исследований была отмечена в начале интервала наблюдений (1992 – 1993 года)  
984 – менее 100 экз./м<sup>2</sup>. С 1994 по 1996 год происходило некоторое увеличение численности  
985 маком, однако она на всех горизонтах не превышала 500 экз./м<sup>2</sup>. В 1997 году произошло  
986 локальное снижение численности, и с 1998 года происходил ее рост. В 1999 году числен-  
987 ность маком составляла 900, 2000 и 1050 экз./м<sup>2</sup> на среднем горизонте, в поясе фукоидов  
988 и у нуля глубин, соответственно. В 2000 году на верхнем горизонте литорали численность  
989 особей достиглаа максимума за весь период наблюдений и составила 1500 экз./м<sup>2</sup>, в то  
990 время как на остальных горизонтах литорали произошло снижение численности. В даль-  
991 нейшем были отмечены менее значительные колебания, и, как показывают данные в 2004,  
992 2006 – 2008 и 2011 годах (когда на станциях брали индивидуальные пробы, а не интегри-  
993 рованные) эти колебания недостоверны (табл. 18).

## 994 9.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга

995 На материковой литорали в районе поселка Лувеньга отдельно рассматривали дина-  
996 мику поселений *M. balthica* в четырех зонах, отличающихся по осушке и биотическим

горизонт литорали	<i>Kruskal – Wallis</i> $\chi^2$	<i>p – value</i>	$\bar{N}$ ( $D$ )
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  $\chi^2$  — значения критерия Краскелл-Уоллиса;  $\bar{N}$  — средняя численность *M. balthica*, экз./м<sup>2</sup>;  $D$  — относительная ошибка средней, %.

Таблица 18. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на литорали о. Горелый по данным 2004, 2006 – 2008 и 2011 годов.

условиям. За весь период наблюдений максимальные флюктуации численности маком были отмечены для зоны верхнего пляжа: от 94 (38 %) экз./м<sup>2</sup> в 1992 до 16365 (53 %) экз./м<sup>2</sup> в 1998 году (25). 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. 26).

В начале периода наблюдения численность на всех трех участках не превышала 1000 экз./м<sup>2</sup> и колебания носили случайный характер (табл. 19).

#### 9.4 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./м<sup>2</sup> в 1997 до 9285 (16,4) экз./м<sup>2</sup> в 1999 году (рис. 25). При исключение из рассмотрения особей длиной менее 1 мм минимальная средняя численность не изменилась, а максимальная в 1999 составила 8530 (9,4) экз./м<sup>2</sup> (рис. 26). Однако столь высокая численность не сохранилась дольше одного года, и в период с 2000 по 2012 колебалась в пределах 1–2,5 тысяч экз./м<sup>2</sup>, в среднем составляя 1823 (8,0) экз./м<sup>2</sup>. Тем не менее, после 1999 года средняя численность маком достоверно больше ( $W = 4,5, p – value = 1,007 \times 10^{-5}$ ), 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./м<sup>2</sup>. Периоды с 2000 по 2006 и с 2007 по 2012 годы достоверно различаются ( $W = 131,5, p – value = 0,016$ ) по средней численности маком (2146 (9,5) и 1448 (10,8), соответственно).

Внутри каждого периода времени численность *M. balthica* не различается достоверно

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

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

Таблица 19. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на материковой литорали в районе поселка Лувеньга с 1992 по 1998 год.

1018 от года к году (табл. 20).

## 1019 9.5 Южная губа острова Ряшкова

1020 Поскольку на литорали Южной губы о. Ряшкова использовали для промывки сито  
1021 с диаметром ячей 1 мм, то доля моллюсков размером менее 1 мм не превышала 1,2 %  
1022 и их исключение из анализа не изменило общей картины. На данном участке с 2001 по  
1023 2010 год численность *Macoma balthica* была относительно стабильна, все флуктуации были  
1024 недостоверны (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 12,07, p – value = 0,21$ ). Средняя численность за  
1025 данный период составила 1239 (7,9) экз./м<sup>2</sup>. Однако намечается некоторая тенденция к  
1026 увеличению численности в 2003 – 2004 и 2007 – 2008 году. После 2008 года численность  
1027 постепенно снижается и в 2012 году она составила 142 (27,5) экз./м<sup>2</sup>.

## 1028 9.6 Остров Ломнишный

1029 На литорали о. Ломнишный для промывки также использовали сито с диаметром ячей  
1030 1 мм, моллюски длиной менее 1 мм в пробах отсутствовали. На данном участке числен-  
1031 ность маком оставалась относительно стабильной в течении всего периода исследований  
1032 (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 9,9, p – value = 0,077$ ) и в среднем составляла 638 (12) экз./м<sup>2</sup>.  
1033 Некоторое увеличение численности было отмечено в 2008 году (численность составляла  
1034 1530 (19) экз./м<sup>2</sup>).

## 1035 9.7 Анализ динамики численности *Macoma balthica* в Кандалакш- 1036 ском заливе Белого моря

1037 При изучении динамики численности можно анализировать несколько компонентов.  
1038 Первый компонент — наличие или отсутствие тренда как направленного изменения чис-  
1039 ленности. При убирации тренда остается компонент динамики, для которого двумя край-  
1040 ими случаями будет: стабильная численность, которая поддерживается за счет плотност-  
1041 нозависимых процессов как систем обраной связи и неконтролируемый рост численности  
1042 популяции по экспоненте.

1043 Мы проанализировали динамику численности *M. balthica* на каждом участке на нали-  
1044 чие тренда при помощи теста Мантеля (табл. 21).

годы наблюдения	<i>Kruskal – Wallis</i> $\chi^2$	<i>p – value</i>	$\bar{N}$ (D)
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  $\chi^2$  — значения критерия Краскелл-Уоллиса;  $\bar{N}$  — средняя численность *M. balthica*, экз./м<sup>2</sup>; D — относительная ошибка средней, %.

Таблица 20. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на литорали Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова в разные годы.

Таблица 21. 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. Ряшков	0,3687	0,015	есть
Западная Ряшкова салма	0,0108	0,404	нет
Ломнишный	-0,0999	0,47	нет
г. Медвежья	0,0154	0,385	нет
г. Сельдянная	0,2524	0,003	есть

1045 Было показано наличие тренда на 4 участках: эстуарий р. Лувеньга, материковая ли-  
 1046 тораль в районе пос. Лувеньга, Южная губа о. Ряшкова, г. Сельдянная. Для удаления  
 1047 тренда из исходных значений были вычтены предсказанные значения из регрессионной  
 1048 модели  $N = a + b * T$ , где  $N$  — численность, экз./м<sup>2</sup>,  $T$  — годы. По детрендированному  
 1049 ряду были рассчитаны частные автокорреляции (*PRCF* - partial rate correlation function).  
 1050 Коррелограммы представлены на рисунке 27.

1051 Для большинства временных рядов значение максимального значения достигает *PRCF*  
 1052 с лагом 1, что характерно для динамики в отсутствие тренда. Достоверность частных ав-  
 1053 токорреляций оценивалась пермутационным методом. Для участков в Южной губе о. Ряш-  
 1054 кова и на материковой литорали в Лувеньге были показаны достоверные значений *PRCF*[2],  
 1055 причем в Южной губе *PRCF*[2] > *PRCF*[1]. Это показывает наличие в поселении плот-  
 1056 ностнозависимых процессов второго порядка. Предположительно, это может быть воздей-  
 1057 ствие хищников. Мы надеемся проверить эту гипотезу в ходе дальнейших наблюдений.  
 1058 Биологическая интерпретация *PRCF* с большим лагом на настоящий момент представ-  
 1059 ляется нам сомнительной.

## 1060 9.8 Синхронность динамики численности *Macoma balthica* в Канда- 1061 лакшском заливе Белого моря

1062 Для изучения синхронности колебаний численности маком мы использовали тест Ман-  
 1063 теля. Для включения большего количества рядов в анализ, он был проведен по двум на-  
 1064 борам данных. Первый набор данных включал участки, где при отборе проб промывка  
 1065 была на сите с диаметром ячей 0,5 мм. Сюда вошли участки в эстуарии р. Лувеньги, на  
 1066 материковой литорали в районе Лувеньги, на о. Горелый, в Западной Ряшковой салме  
 1067 и в губах Медвежья и Сельдянная. Результаты корреляционного анализа представлены в  
 1068 таблице 22. Три участка в районе Лувеньгских шхер (эстуарий р. Лувеньги, о. Горелый,  
 1069 материковая литораль) демонстрировали синхронную динамику поселений. С данными

Таблица 22. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*

<i>Mantel r \ p<sub>perm</sub></i>	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]
[1] эстуарий р. Лувенъги		0,002	0,009	0,001	0,264	0,441
[2] о. Горелый	0,929		0,014	0,001	0,388	0,089
[3] г. Медвежья	0,821	0,86		0,001	0,184	0,441
[4] материковая литораль (Лувенъга)	0,781	0,784	0,704		0,044	0,123
[5] г. Сельдянская	0,089	-0,009	0,087	0,364		0,818

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.

1070 участками была синхронна динамика поселения маком в г. Медвежья. Низкая, хотя и  
 1071 достоверная корреляция была показана между динамикой на материковой литорали в  
 1072 районе Лувенъги и в г. Сельдянской (0,36).

1073 Второй набор данных включал участки, где при отборе проб промывку проводили на  
 1074 сите с диаметром ячей 1 мм. Также сюда вошли те участки из предыдущего набора дан-  
 1075 ных, где была известна размерная структура моллюсков — из общей численности были  
 1076 вычтены численность особей длиной менее 1 мм для возможности сравнения. Всего в дан-  
 1077 ный анализ вошло 8 рядов данных: эстуарий р. Лувенъги, материковая литораль в районе  
 1078 Лувенъги, о. Горелый, Западная Ряшкова салма, Южная губа о. Ряшкова, о. Ломнишний,  
 б. Ключиха и Сухая салма (табл. 23). Интересно отметить, что при редукции данных до

Таблица 23. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*.

<i>Mantel r \ p<sub>perm</sub></i>	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]
[1] эстуарий р. Лувенъги		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		<i>NA</i>	1	0,088	0,341
[5] материковая литораль (Лувенъга)	0,32	0,862	0,577	<i>NA</i>		0,117	<i>NA</i>	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	<i>NA</i>	-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.

1079

1080 численности особей длиной более 1 мм картина меняется. Без изменения остается син-

хронность динамик поселений маком на материковой лitorали в Лувеньге с о. Горелый и эстуарием р. Лувеньги. Так же 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 лitorали в Лувеньге. Также показана синхронность динамик поселений на материковой лitorали в Лувеньге и в бухте Ключица.

Мы использовали значение теста Мантелля 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. 24).

Таблица 24. Расстояние между исследованными участками лitorали.

	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]	[9]	[10]
[1] материковая лitorаль (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. Ломнишний	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. Сельдянская	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. Ключица	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.

Для обоих наборов данных тест Мантелля 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).

## 9.9 Дальний пляж губы Дальнезеленецкая

На данном участке использовали для промывки сито с диаметром ячей 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./м<sup>2</sup> (рис. 28). В 2003 году произошло уменьшение обилия маком (с 52 (13) до 34 (20) экз./м<sup>2</sup>, критерий Манна-Уитни  $W = 854, p - value = 0,001$ ), после чего численность в 2003 – 2006 оставалась относительно стабильной (в среднем 33 (0,8) экз./м<sup>2</sup>, 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./м<sup>2</sup>).

1106 В качестве точки сравнения использовали количественные данные из статьи Агарова  
1107 [и др.], 1976 (рис. 28). Плотность поселения *Macoma balthica* на Дальнем пляже в 1973 году  
1108 была сравнима с таковой в 2002 – 2006 годах (25).

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

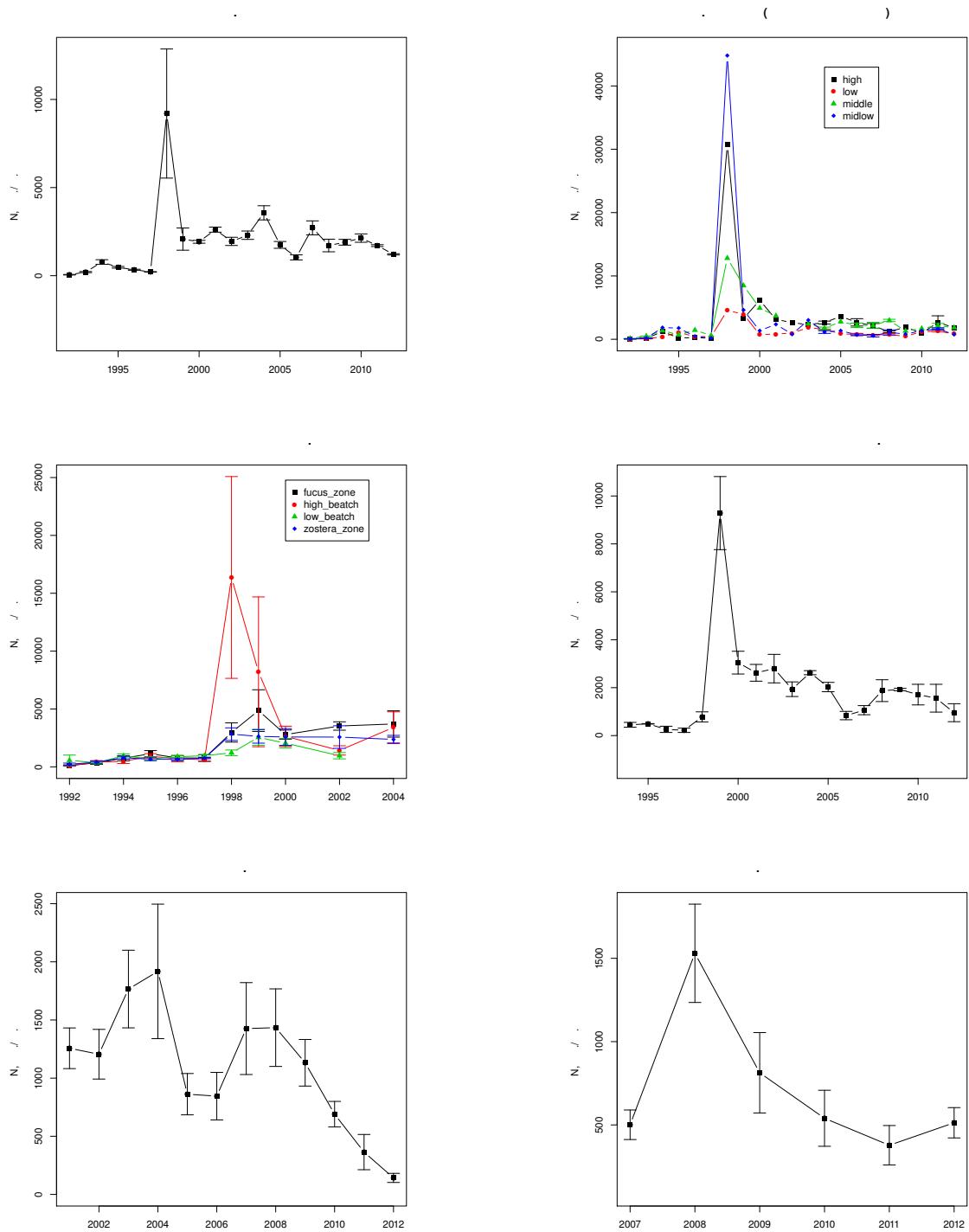


Рис. 25. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива.

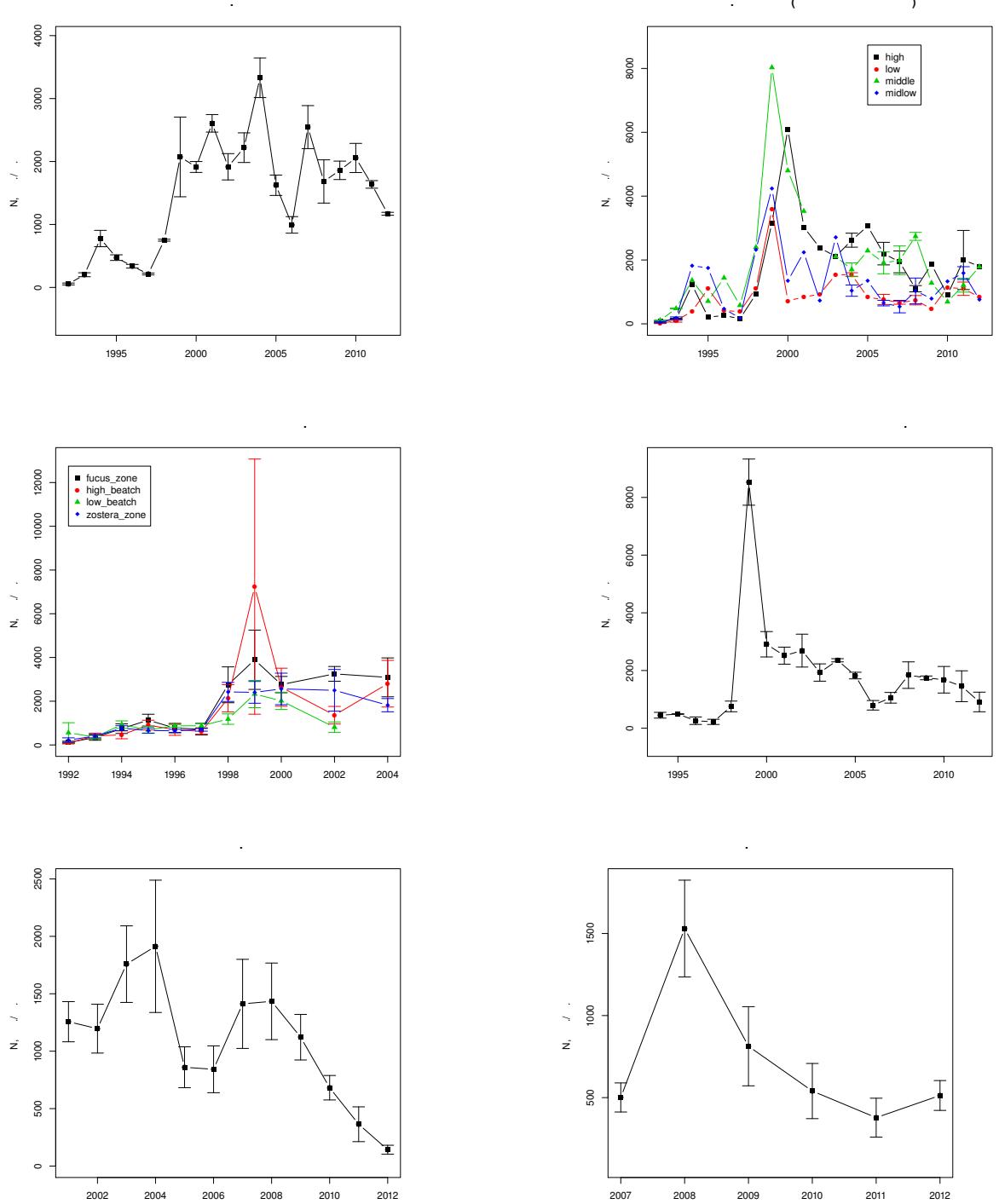


Рис. 26. Динамика численности *Macoma balthica* с длиной раковины более 1 мм в поселениях вершины Кандалакшского залива

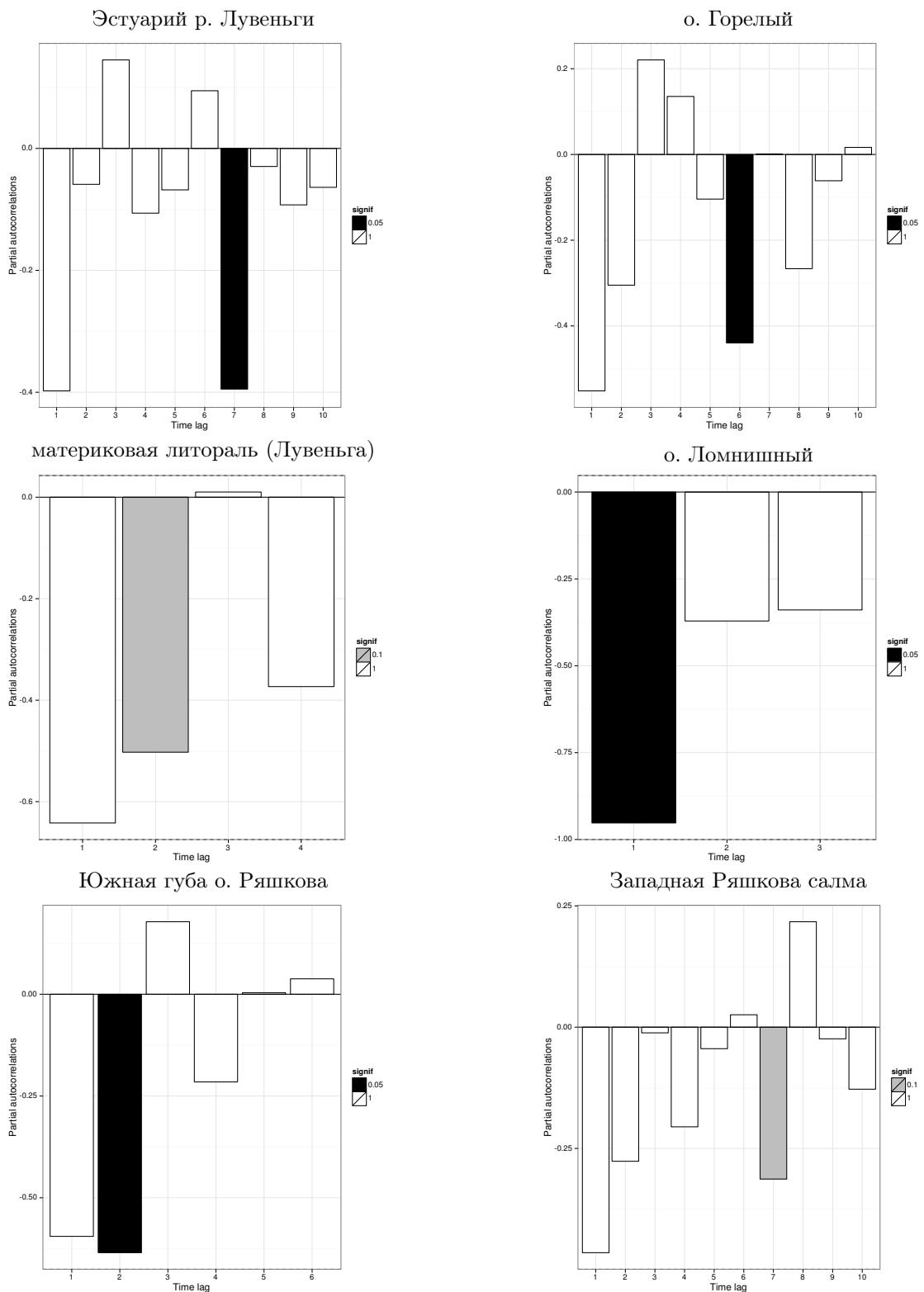


Рис. 27. Частные корреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детрендированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

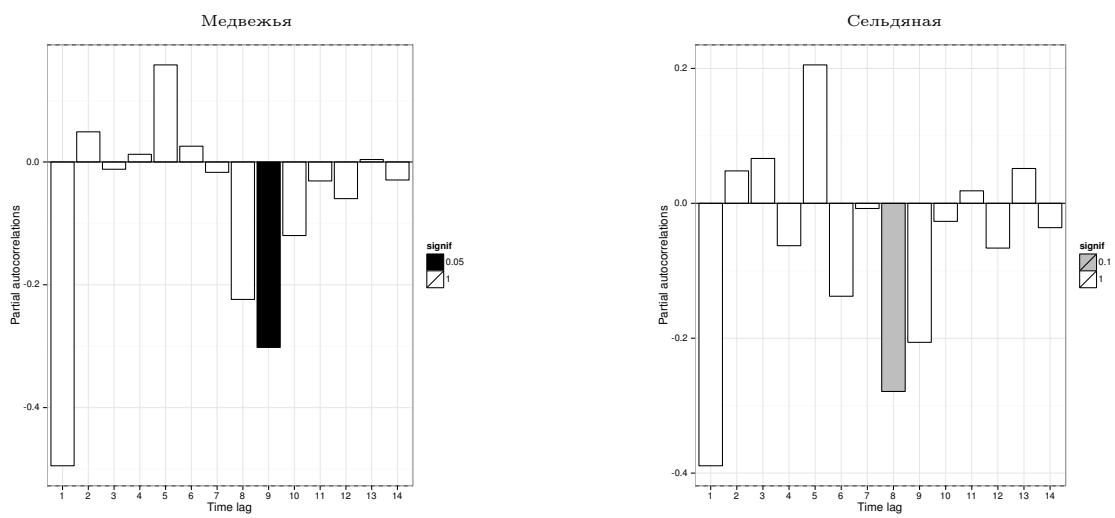


Рисунок 27, продолжение. Частные автокорреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детреднированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

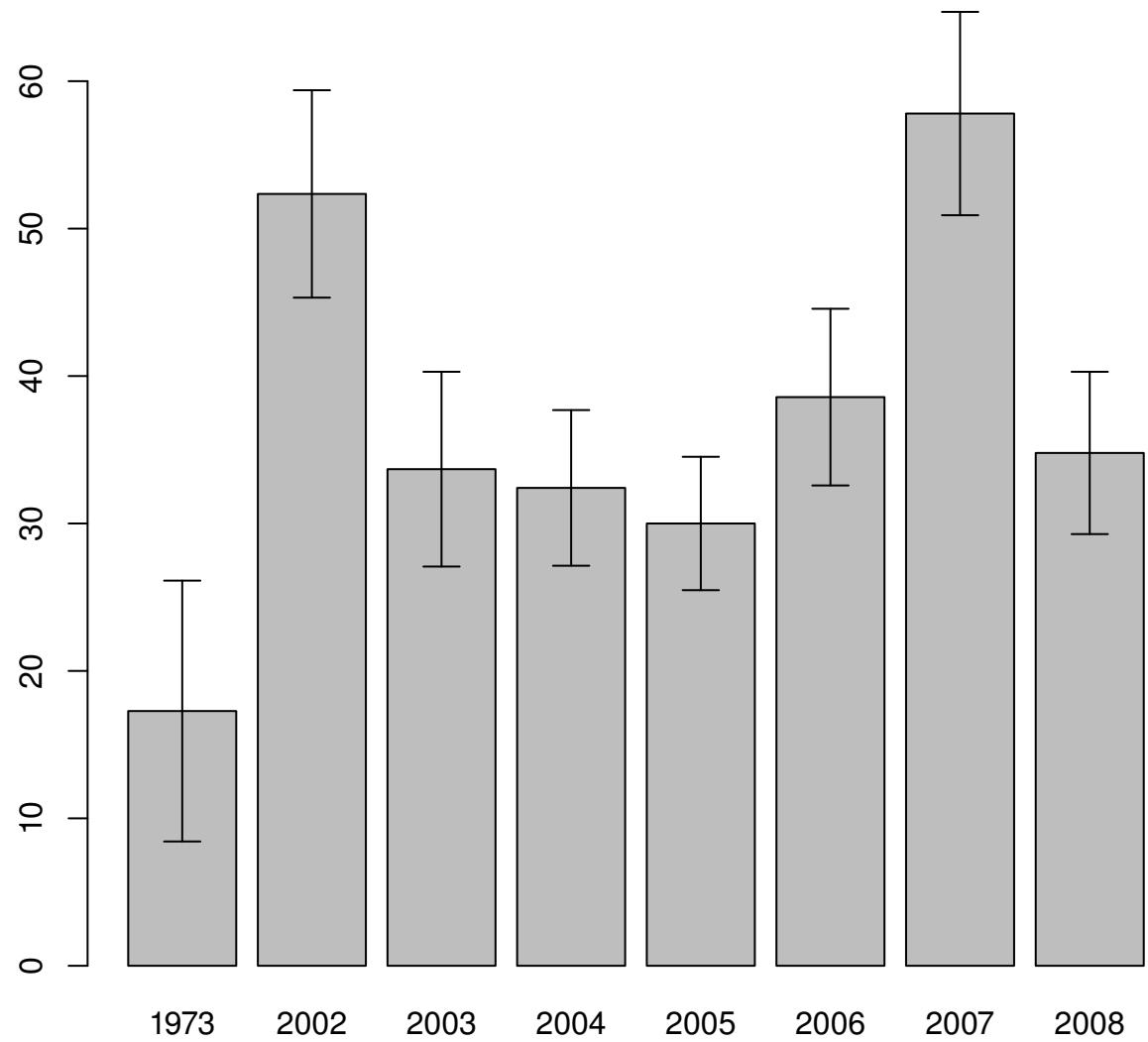


Рис. 28. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* на лitorали Дальнего пляжа г. Дальнегорск (Баренцево море)

Примечание: по оси X — годы наблюдений, по оси Y — средняя плотность поселения, экз./м<sup>2</sup>. Данные 1973 года взяты из статьи Агарова [и др.], 1976

## 1109 10 Количественные характеристики формирования спа- 1110 та в поселениях *Macoma balthica* на литорали губы Чу- 1111 па (Белое море)

1112 Для получения прямой информации о формировании спата в 2006 году были проведены  
1113 ограниченные наблюдения за поселениями в губе Чупа. Было обследовано 2 участка на  
1114 о. Кереть: в Сухой салме и в бухте Ключиха, и 2 материковых участка: в бухте Лисья и  
1115 в проливе Подпахта.

1116 Обилие *Macoma balthica* на исследованных участках варьировало в значительных пре-  
1117 делах. Так, численность на разных участках составляла от 228 до 1230 экз./м<sup>2</sup>, а биомасса  
от 1,1 до 6,2 г/м<sup>2</sup> (табл. 26).

Таблица 26. Характеристики обилия взрослых *Macoma balthica* и спата на участках в губе Чупа в 2006 году

Участок	$N_{ad}$	$B_{ad}$	$N_{juv}$
Сухая салма	1230 (17)	6,2 (19)	4980 (13)
Бухта Лисья	1200 (17)	1,9 (18)	4040 (21)
бухта Ключиха	476 (19)	1,1 (24)	4240 (10)
пролив Подпахта	228 (30)	1,8 (64)	10060 (15)

Примечание:  $N_{ad}$  — средняя численность взрослых маком в поселении, экз./м<sup>2</sup>;  $B_{ad}$  — средняя биомасса взрослых маком в поселении, г/м<sup>2</sup>;  $N_{juv}$  — средняя численность спата маком в поселении, экз./м<sup>2</sup>. В скобках приведена точность учета  $d$  в процентах.

1118  
1119 Численность взрослых особей *M. balthica* на участке в Сухой салме составляла  $1230 \pm$   
1120  $207$  экз./м<sup>2</sup>, а биомасса —  $6,2 \pm 1,17$  г/м<sup>2</sup>. На участке были представлены моллюски с ра-  
1121 ковиной длиной от 1,1 до 15,7 мм. Размерная структура в Сухой салме характеризовалась  
1122 бимодальностью с модальными классами 1,1–2,0 мм и 6,1–8,0 мм (рис. 29). Численность  
1123 спата составляла  $4980 \pm 618$  экз./м<sup>2</sup>. Размерная структура спата на данном участке была  
1124 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,6 мм (рис. 29).

1125 Численность взрослых моллюсков в Лисьей бухте составляла  $1200 \pm 199$  экз./м<sup>2</sup>, а био-  
1126 масса —  $1,9 \pm 0,76$  г/м<sup>2</sup>. На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от  
1127 1,0 до 14,3 мм. Размерная структура в Лисьей бухте характеризовалась бимодальностью  
1128 с модальными классами 1,1–3,0 мм и 8,1–10,0 мм (рис. 29). Численность спата со-  
1129 ставляла  $4040 \pm 832$  экз./м<sup>2</sup> (рис. 5). Размерная структура спата на данном участке была  
1130 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. 29).

1131 Численность взрослых маком на участке в бухте Ключиха составляла  $476 \pm 291$  экз./м<sup>2</sup>  
1132 , а биомасса —  $1,1 \pm 0,27$  г/м<sup>2</sup>. На участке были представлены моллюски с раковиной дли-  
1133 ной от 1,3 до 11,5 мм. Размерная структура в бухте Ключиха характеризовалась бимо-  
1134 дальностью с модальными классами 1,1–2,0 мм и 6,1–8,0 мм (рис. 29). Численность  
1135 спата составляла  $4240 \pm 441$  экз./м<sup>2</sup>. Размерная структура спата на данном участке была  
1136 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,75 мм (рис. 29).

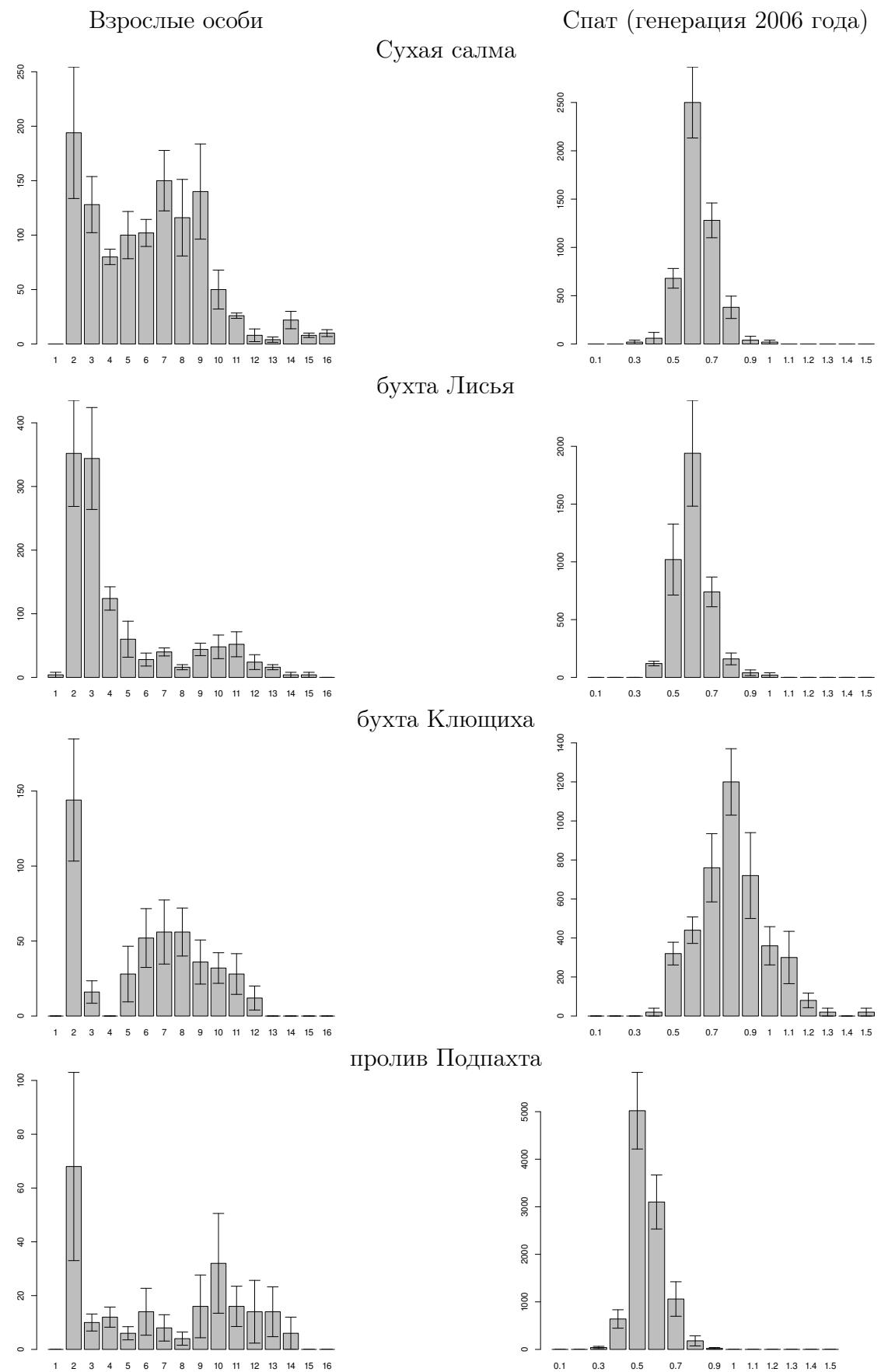


Рис. 29. Размерная структура поселений *Macoma balthica* на участках в губе Чупа в 2006 году и спата, осевшего в данных поселениях

1137 Численность *M. balthica* в проливе Подпахта составляла  $228 \pm 69$  экз./м<sup>2</sup>, а биомасса —  
 1138  $1,9 \pm 1,21$  г/м<sup>2</sup>. На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от 1,1 до  
 1139 13,5 мм. Размерная структура на участке в проливе Подпахта характеризовалась бимо-  
 1140 дальностью с модальными классами 1,1 — 2,0 мм и 9,1 — 10,0 мм (рис. 29). Численность  
 1141 спата составляла  $10060 \pm 1493$  экз./м<sup>2</sup>. Размерная структура спата на данном участке была  
 1142 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. 29).

1143 Для выявления связи численности спата с обилием (численностью и биомассой) взрос-  
 лых маком был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. 27). Достоверная

Таблица 27. Корреляция численности спата *M. balthica* с обилием взрослых маком в по-  
 селениях

	$r_S$	$t_{N-2}$	$p$
$N_{ad}$	-0,46	-2,209	0,04
$B_{ad}$	-0,05	-0,214	0,83

Примечание:  $N_{ad}$  — средняя численность взрослых маком в поселении;  $B_{ad}$  — средняя биомасса взрослых маком в поселении;  $r_S$  — значение рангового коэффициента корреляции Спирмена;  $t_{N-2}$  — критерий Стьюдента;  $p$  — уровень значимости нулевой гипотезы.

1144  
 1145 корреляция ( $r_S = -0,46$ ) была показана между численностью спата и средней численно-  
 1146 стью взрослых маком в поселении, в то время как корреляция количества спата со средней  
 1147 биомассой взрослых особей оказалась недостоверной.

1148 Также был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена для обилия спата  
 1149 и средней численности отдельных размерных групп взрослых маком. Для этого были  
 выделены размерные группы с шагом 3 мм (рис. 30, А). Достоверный отрицательный

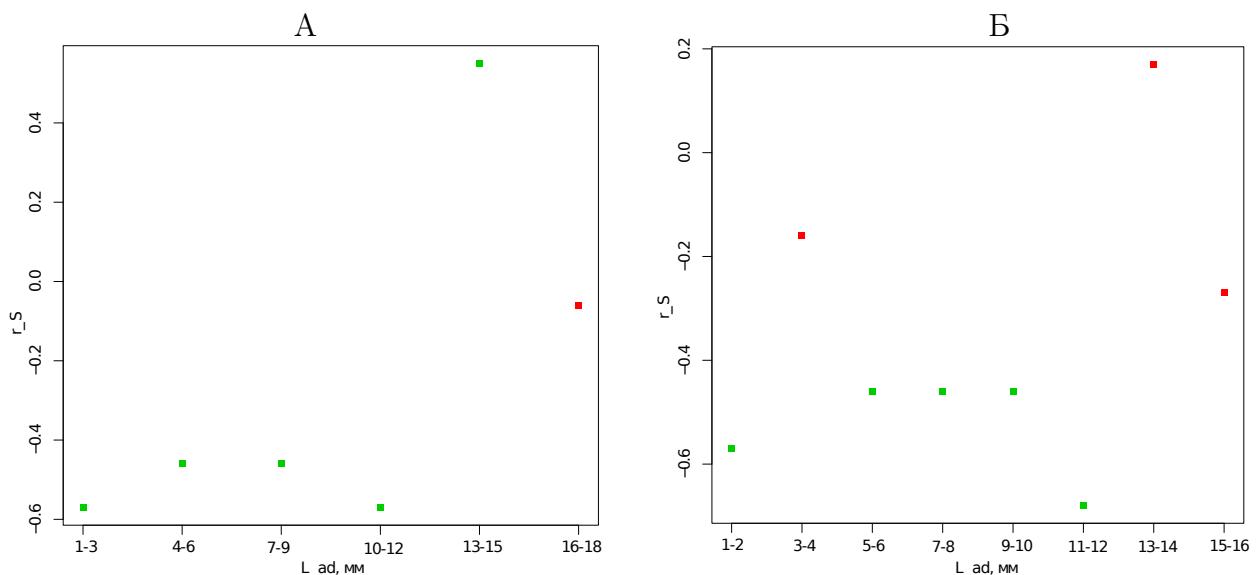


Рис. 30. Изменение силы и характера корреляции численности спата с численностью взрос-  
 лых особей в поселениях, с учетом размерной характеристики последних

Примечание:  $r_S$  — значение рангового коэффициента корреляции Спирмена;  $L_{ad}$  — длина взрослых осо-  
 бей, мм.

Зеленые точки — достоверные коэффициенты при  $p \leq 0,05$

1150

коэффициент корреляции ( $-0,46 - -0,57$ ) был показан для маком длиной до 12 мм, при этом максимальная корреляция ( $-0,57$ ) достигалась дважды: для групп 1 – 3 мм и 9 – 12 мм. Достоверная положительная корреляция ( $r_S = 0,55$ ) была показана между обилием спата маком и численностью взрослых особей длиной 12 – 15 мм.

Однако при расчете аналогичного показателя при разделении взрослых особей на классы с шагом 2 мм, если первая группа (особи длиной менее 12 мм) также достоверно коррелирует с численностью спата, то группа 12 – 14 мм, хотя и положительно коррелирует, но эта связь уже не достоверна (рис. 30, Б).

Поскольку объем выборки небольшой, то сила корреляционного анализа невелика. Поэтому для оценки влияния численности взрослых маком на размеры пополнения был проведен иерархический дисперсионный анализ и оценена сила влияния факторов (табл. 28). По результатам дисперсионного анализа оба фактора достоверно влияют на количество

Таблица 28. Анализ структуры вариансы (иерархический дисперсионный анализ) показателей численности спата маком в градиентах плотности взрослых маком в поселениях и местоположения участка

	<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	$\nu^2$	$m_{\nu^2}$	$F_{\nu^2}$	$F_{cr}$
site( $N_{ad}$ )	86890000	2	43445000	9,9326	0,0016	0,45	0,068	6,63	3,63
$N_{ad}$	34848000	1	34848000	7,9671	0,0123	0,18	0,051	3,55	4,49
error	69984000	16	4374000						

Примечание: Источник вариации:  $N_{ad}$  — фактор «численность взрослых особей», site ( $N_{ad}$ ) — фактор «участок» (вложен в фактор  $N_{ad}$ ), error — внутригрупповая вариация.

$SS$  — девиата,  $df$  — число степеней свободы,  $MS$  — варианса,  $F$  — значение критерия Фишера,  $p$  — уровень значимости,  $\nu^2$  — сила влияния фактора,  $m_{\nu^2}$  — ошибка силы влияния,  $F_{\nu^2}$  — значение критерия Фишера для силы влияния.

маком, осевших в поселении, причем вариабельность от участка к участку выше, чем вариабельность, обусловленная высокой или низкой численностью взрослых особей в поселении. Однако достоверно оценить силу влияния возможно только для фактора «участок».

Также исследованные участки отличались по суммарному обилию макрообентоса (табл. 29). Наименьшее обилие макрообентоса было отмечено на участке в бухте Клю-

Таблица 29. Характеристики общего обилия макрообентоса на участках в губе Чупа в 2006 году

	$N_f$ , экз./ $m^2$ (d, %)	$B_f$ г/ $m^2$ (d, %)
Сухая салма	9381 (12,7)	141,7 (12,3)
Лисья губа	42544 (11,2)	151,3 (11,3)
бухта Ключиха	1344 (19,1)	37,8 (34,2)
пролив Подпахта	7169 (28,4)	46,6 (19,4)

Примечание:  $N_f$  — средняя суммарная численность макробентоса в поселении, экз./ $m^2$ ;  $B_f$  — средняя суммарная биомасса макробентоса в поселении, г/ $m^2$ . В скобках приведена точность учета (в %)

щиха ( $N = 1344 \pm 256,2$  экз./ $m^2$ ;  $B = 37,8 \pm 12,9$  г/ $m^2$ ). Большие численности были отмечены

1169 в Сухой Салме ( $N = 9381 \pm 2678$  экз./ $m^2$ ) и проливе Подпахта ( $N = 7169 \pm 4545$  экз./ $m^2$ ),  
1170 но различия между этими участками недостоверное. Однако по биомассе макрозообентоса  
1171 участок в Сухой Салме на порядок отличается от пролива Подпахта ( $B = 147,1 \pm 17,3$  г/ $m^2$   
1172 и  $46,6 \pm 9,0$  г/ $m^2$ , соответственно). Максимальное обилие макробентоса отмечено на участ-  
1173 ке в бухте Лисьей, где численность ( $42544 \pm 4753,4$ ) достоверно отличается от всех других  
1174 участков, а биомасса достоверно больше, чем в проливе Подпахта и бухте Ключица, но  
1175 не отличается от аналогичного показателя в Сухой Салме.

1176 Для выявления связи численности и биомассы макрозообентоса на численность спа-  
1177 та *M. balthica* был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. 30).  
Достоверной корреляции между численностью спата макомы с суммарными численно-

Таблица 30. Корреляция численности спата *M. balthica* с обилием макробентоса в поселе-  
ниях

	$r_S$	$t_{N-2}$	$p$
$N_{fauna}$	-0,16	-0,68	0,50
$B_{fauna}$	-0,16	-0,68	0,50

Примечание:  $N_{fauna}$  — средняя численность взрослых маком в поселении;  $B_{fauna}$  — средняя биомасса взрослых маком в поселении;  $r_S$  — значение рангового коэффициента корреляции Спирмена;  $t_{N-2}$  — критерий Стьюдента;  $p$  — уровень значимости нулевой гипотезы.

1178  
1179 стью и биомассой макрозообентоса обнаружено не было.

## 1180 11 Динамика пополнения поселений *Macoma balthica* в Бе- 1181 лом море

1182 При изучении динамики поселений бентосных организмов с планктонной личинкой  
1183 важную роль играет пополнение поселений молодью. Оседание *M. balthica* в Белом море  
1184 происходит с июля по сентябрь (Н. Максимович, 1985; Семенова, 1980), поэтому данные,  
1185 собранные в июле, не описывают величину оседания в текущем году. Однако мы можем  
1186 оценить пополнение предыдущего года по обилию особей возрастом 1+. Для Северного  
1187 моря показано, что в пополнении поселений молодью выживаемость спата в первую зиму  
1188 не менее важна, чем непоследственно количество осевших особей (J. Beukema, Honkoop,  
1189 Dekker, 1998; Strasser, Günther, 2001). Подобные данные известны и для Белого моря (Н.  
1190 Максимович, Герасимова, 2004). Поэтому, на наш взгляд, с точки зрения существования  
1191 поселения, оценка пополнения поселения как численности особей, переживших первую  
1192 зиму, более информативна.

### 1193 11.1 Размер моллюсков *M. balthica* в возрасте 1 года

1194 Поскольку в мониторинговых исследованиях в вершине Кандалакшского залива фик-  
1195 сировалась только длина раковины без определения возраста, то в 2012 – 2013 году были  
1196 проведены измерения длин колец зимней остановки роста у особей длиной менее 3 мм  
1197 (рис. 31, А). Данные получены для участков на о. Горелый, в эстуарии р. Лувенъги и в  
1198 Западной Ряшковой салме. Распределение измеренных особей по возрастам представлено  
1199 на рис. 31, В.

1200 Особи возрастом 1+ с различных горизонтов литорали острова Горелый не разли-  
1201 чаются по размеру (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 3,12, p = 0,37$ ), поэтому в дальнейшем мы  
1202 рассматриваем их как одну выборку (рис. 32).

1203 По результатам теста Краскел-Уоллиса годовалые моллюски с разных участков раз-  
1204 личались по длине (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 17,6, p = 0,00015$ ) (33, поэтому было проведено  
1205 попарное сравнение участков (табл. 31). Размер годовалых особей не различался на участ-  
1206 ках, расположенных в районе Лувенъгских шхер (о. Горелый и эстуарий р. Лувенъги), и  
1207 отличался от особей из Западной Ряшковой салмы.

1208 Для определения границ размерно-возрастных классов *Macoma balthica* возрастом 0+,  
1209 1+ и 2+ были рассчитаны средние размеры особей каждого возраста (табл 32). Пограничный  
1210 размер между двумя когортами рассчитывали как середину между средними размерами  
1211 особей в когорте. Таким образом, в дальнейшем для участков, расположенных в акватории  
1212 Лувенъгских шхер, маком длиной менее 1,2 мм рассматривали как спат, а длиной от 1,2  
1213 до 1,8 мм – как особей возрастом 1+. Для участков на о. Ряшков пограничные значения  
1214 составили 1,3 и 1,9, мм соответственно. Для участка на о.Ломнишном мы использовали  
1215 данные, полученные для о. Ряшкова.

1216 Таким образом были получены данные по динамике численности годовалых маком на

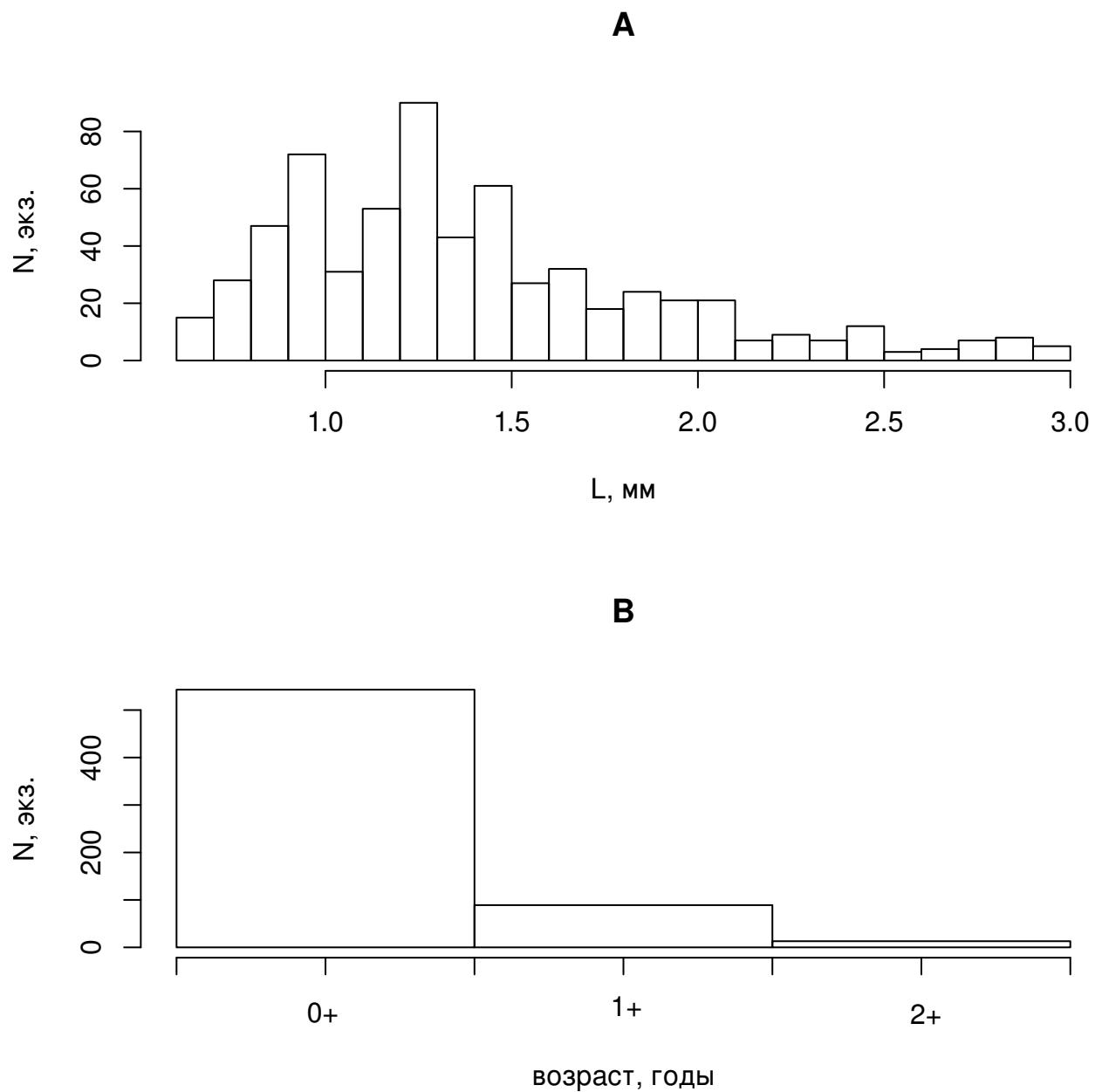


Рис. 31. Распределение моллюсков *M. balthica* длиной менее 3 см по размеру (A) и возрасту (B)

Примечание: N, экз. — количество особей, L, мм — длина раковины

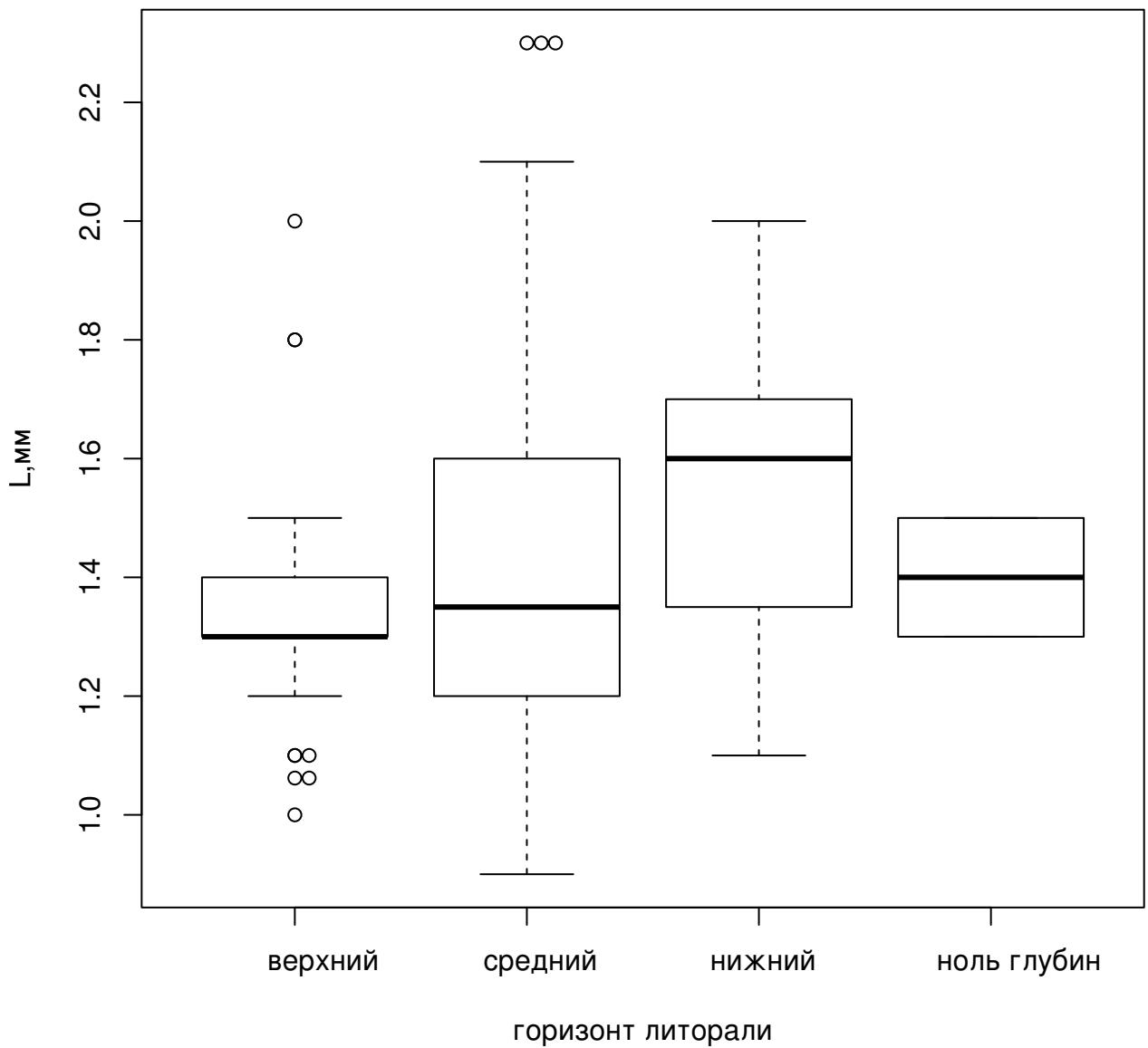


Рис. 32. Размеры годовалых моллюсков *M. balthica* на разных горизонтах литорали о. Горелый

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

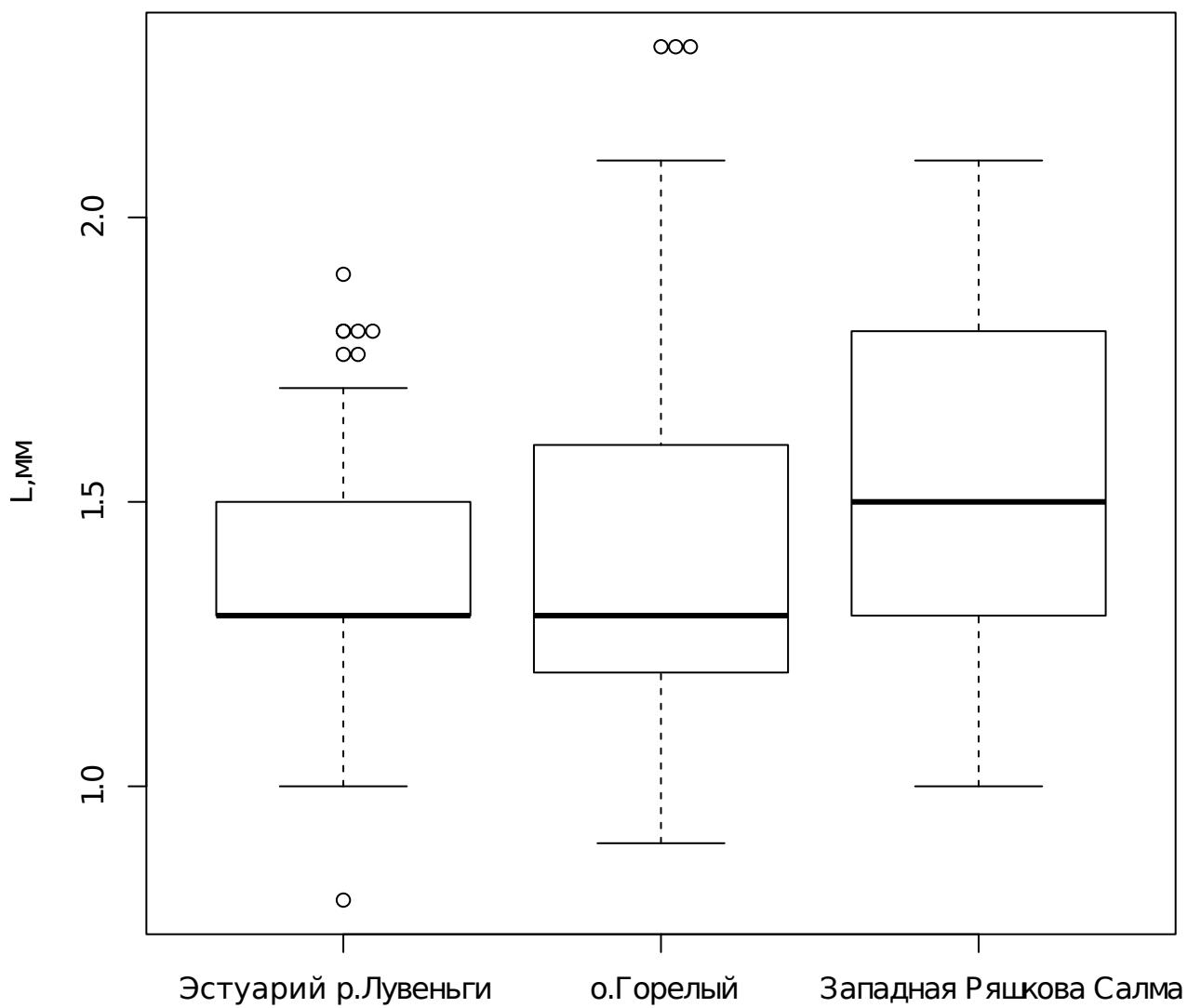


Рис. 33. Размеры годовых моллюсков *M. balthica* на разных участках литорали  
Примечание: L, мм —длина раковины. «Ящик» на графике соответствует 1 и 3 квартилю, жирная горизонтальная линия —медиана, «усы» —1,5 межквартильных размаха

1217 6 мониторинговых участок (рис. 34). Численность годовалых особей значительно варьи-  
1218 рует год от года. В некоторые годы макомы возрастом 1+ отсутствуют в поселениях.  
1219 Максимальные численности годовалых особей варьировали между участками от 600 на  
1220 Ломнишном до 5500 на верхнем горизонте материковой литорали в Лувеньге.

1221 Важно отметить, что именно флюктуации численности годовалых особей во-многом  
1222 определяют изменения общего обилия маком (рис. 35). Корреляция между данными па-  
1223 раметрами показывает сильную связь (*Spearman*  $\rho = 0,83, p < 0,0001$ ).

1224 В работах предполагается что пополнение локальных поселений массовых бентос-  
1225 ных организмов с планктонной личинкой не зависит от количества половозрелых особей  
1226 в нем, поскольку единый личиночный пул в планктоне формируется за счет всех полу-  
1227 возрелых особей в гидрологически-замкнутой акватории. Мы попробовали на имеющихся  
1228 материалах проверить данную гипотезу. Поскольку для маком в Белом море показано  
1229 (Н. Максимович, 1985; Семенова, 1980), что ключевым фактором для возможности полу-  
1230 возрелости является именно размер, а не возраст животного, и этот размер для макомы  
1231 составляет 8 мм, мы оценивали корреляцию численности годовалых особей в поселении с  
1232 численностью особей длиной более 8 мм в предыдущий год (т.е. в год оседания) (рис. 36).  
1233 Коэффициент коллеряции Спирмена между указанными параметрами был достоверный,  
1234 но низкий (*Spearman*  $\rho = 0,39, p < 0,0001$ ).

1235 Если предположить, что при размножении формируется общий личиночный пул, а в  
1236 дальнейшем на выживаемость влияют зимние условия, можно предположить, что гео-  
1237 графически близкие поселения должны пополняться синхронно. Мы проверили гипоте-  
1238 зу о синхронности пополнения поселений при помощи корреляции Мантеля (табл. 33).  
1239 Синхронность в пополнении была показана для ряда участков. В поселении на о. Горелом  
1240 успешные пополнения происходили синхронно с поселениями на материковой литорали в  
1241 Лувеньге и двумя участками литорали на о. Ряшкове (Южная губа и Западная Ряшко-  
1242 ва салма). Также элементы синхронности были отмечены для поселений на о. Ряшкове с  
1243 участком в эстуарии р. Лувеньги.

1244 Также было проведено сравнение степени синхронности динамики пополнения посе-  
1245 лений (в качестве меры синхронности использовали значение коэффициента корреляции  
1246 Мантеля) и расстояния между участками. Не было показано достоверной связи между  
1247 указанными параметрами (*Mantel*  $r = -0,08, p = 0,67$  ).

Таблица 31. Результаты множественного сравнения длины годовых *Macoma balthica* на различных участках методом Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference').

участки	различия средних	p-value	достоверность различий
о. Горелый — эстуарий р. Лувеньги	0,053	0,2	
о. Горелый — Западная Ряшкова салма	0,11	0,005	**
эстуарий р. Лувеньги — Западная Ряшкова салма	0,17	0,00002	***

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

Таблица 32. Средний размер *Macoma balthica* в возрасте до 2 лет на различных участках.

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

Примечание: В ячейках указано среднее арифметическое с ошибкой.

Таблица 33. Синхронность динамики пополнения поселений *Macoma balthica*

<i>Mantel r \ p<sub>perm</sub></i>	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]
[1] Эстуарий р. Лувеньги		0,13	0,793	0,118	0,001	0,176
[2] о. Горелый	0,089		0,413	0,009	0,004	0,001
[3] о. Ломнишный	-0,226	-0,003		NA	0,189	0,128
[4] материк (Лувеньга)	0,388	0,955	NA		NA	0,02
[5] Южная губа, о. Ряшков	0,793	0,515	0,212	NA		0,12
[6] Западная Ряшкова салма	0,029	0,986	0,914	0,965	0,276	

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

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

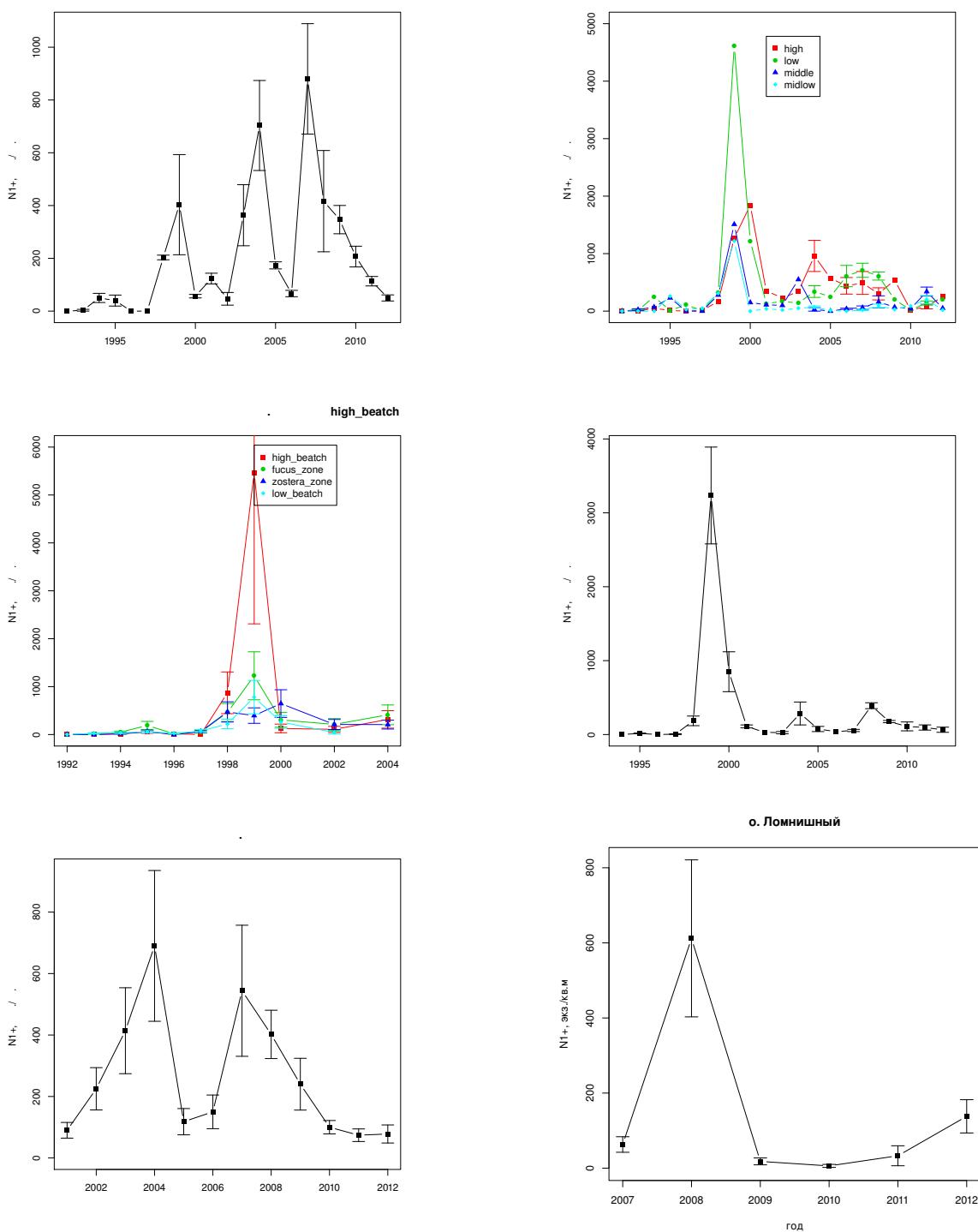


Рис. 34. Динамика численности годовых *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива

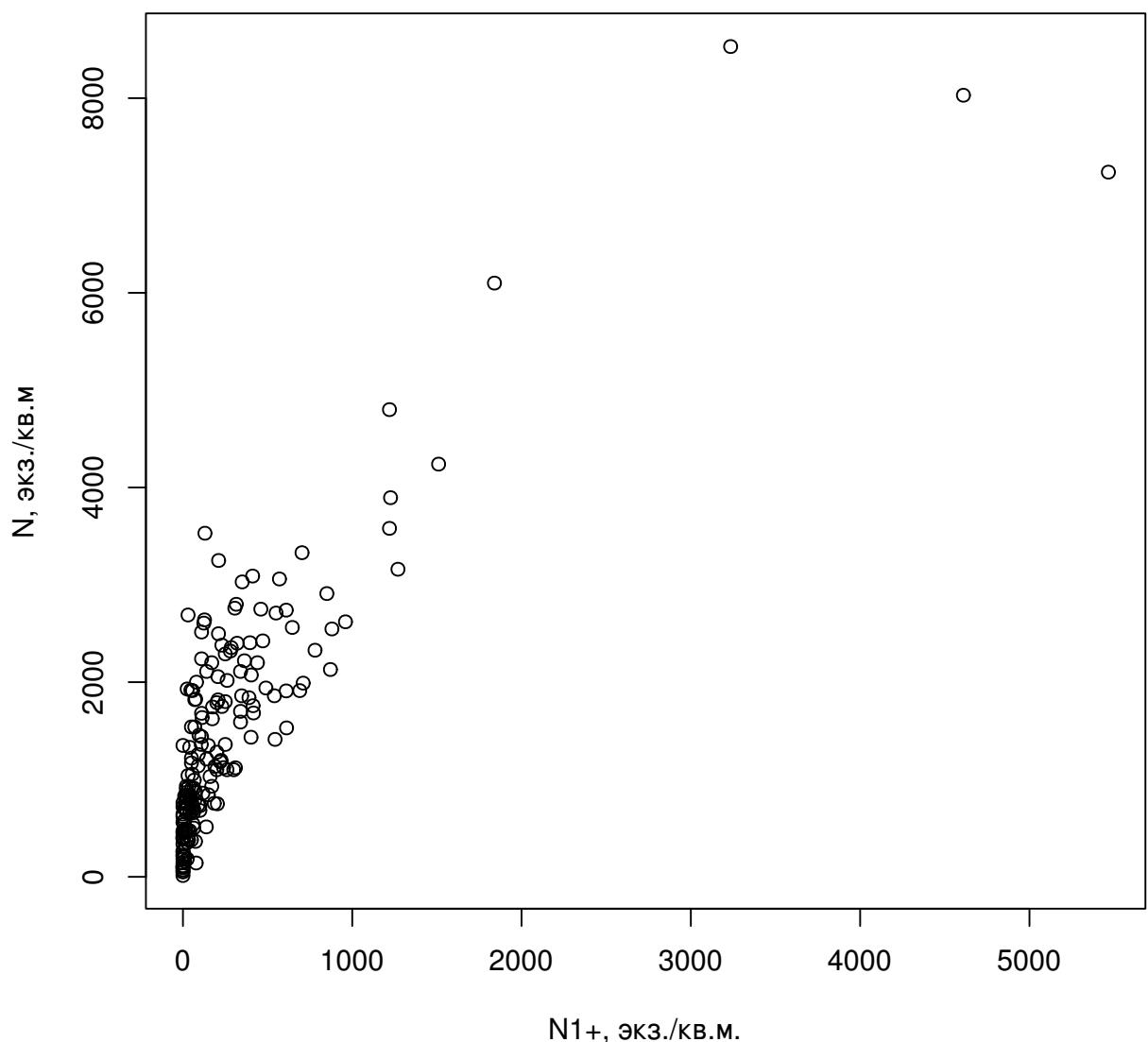


Рис. 35. Соотношение общей численности *Macoma balthica* и численности особей возрастом 1+  
Примечание: N1+ — численность маком возрастом 1 год, экз./м<sup>2</sup>. N — общая численность маком в посе-  
лении, экз./м<sup>2</sup>.

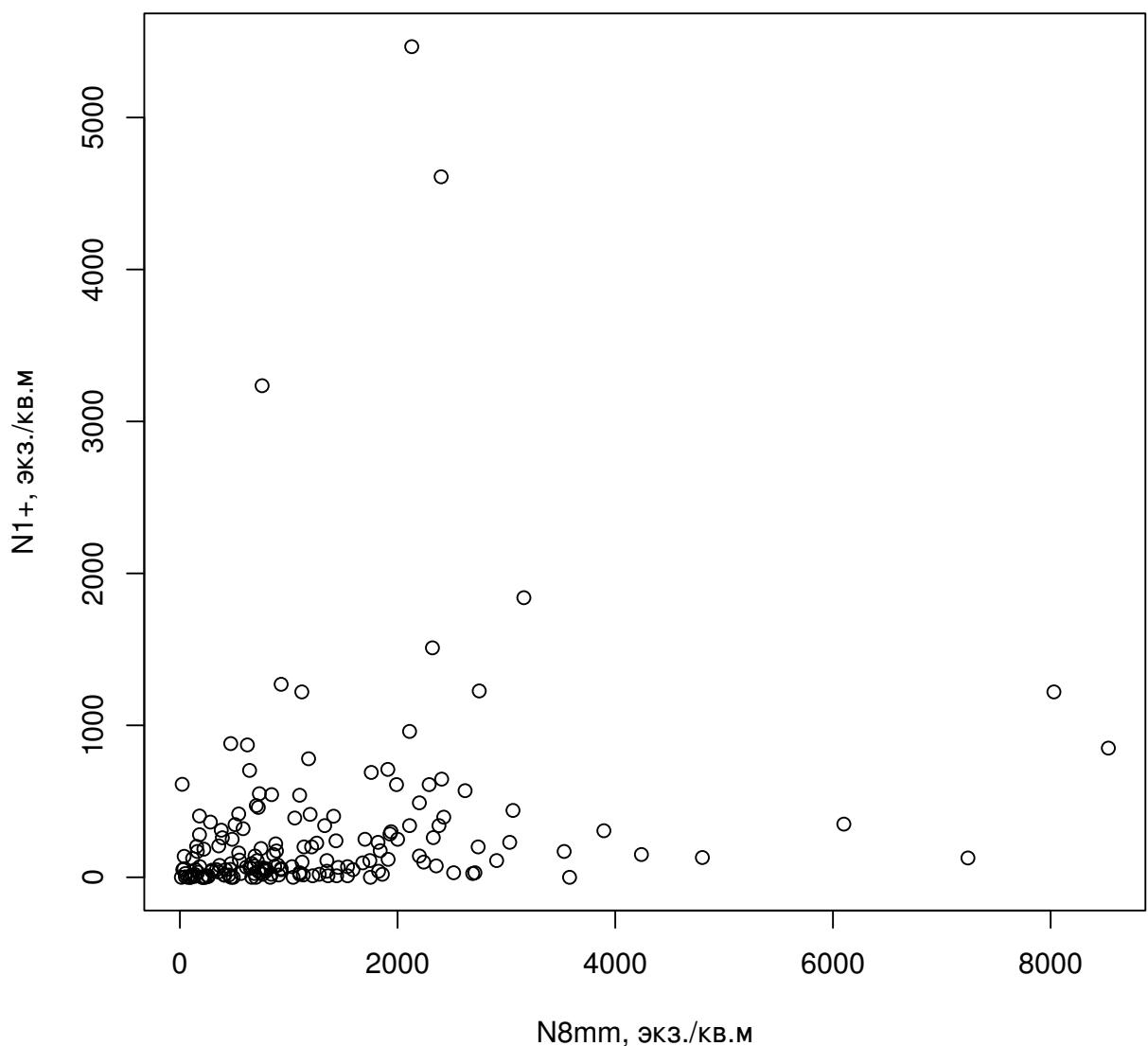


Рис. 36. Связь численность годовалых особей *Macoma balthica* и количества половозрелых особей в год их оседания

Примечание: N8mm — численность маком с длиной раковины больше 8 мм в поселении в год оседания, экз./м<sup>2</sup>. N1+ — численность годовалых маком через год после года оседания, экз./м<sup>2</sup>.

## 1248 12 Выводы

- 1249 1. Для Белого моря типичны поселения *Macoma balthica* с численностью 700 – 800 экз./м<sup>2</sup>  
1250 (при варьировании от 10 до 8500 экз./м<sup>2</sup>). Варьирование обилия связано в первую  
1251 очередь с численностью годовалых особей.
- 1252 2. Для литорали восточной части Мурманского побережья баренцева моря типичны  
1253 поселения *Macoma balthica* с численностью менее 100 экз./м<sup>2</sup> (при варьировании от  
1254 30 до 3350 экз./м<sup>2</sup>).
- 1255 3. Отдельные районы Кандалакшского залива Белого моря не различаются по средней  
1256 численности особей *Macoma balthica*.
- 1257 4. Численность особей *Macoma balthica* в Баренцевом море на Восточном Мурмане ни-  
1258 же, чем на Западном и в Кольском заливе.
- 1259 5. Среднее обилие *Macoma balthica* в поселениях Белого моря и Кольского залива Ба-  
1260 ренцева моря выше, чем в других частях ареала.
- 1261 6. Макомы в Баренцевом море гетерогенны по скорости роста: Максимальный годовой  
1262 прирост отмечен у особей среднего размера (возраста) — 6–9 мм в среднем горизонте  
1263 литорали.
- 1264 7. В пределах Восточного Мурмана средний годовой прирост особей *Macoma balthica*  
1265 увеличивается в более восточных районах по сравнению с западными.
- 1266 8. Численность спата *Macoma balthica* в Белом море может варьировать на порядок в  
1267 пределах незначительной акватории (4000 – 10000 экз./м<sup>2</sup>).
- 1268 9. Динамика численности годовалых особей *Macoma balthica* позволяет говорить о нее-  
1269 жегодном успехе пополнения поселений в Белом море.
- 1270 10. Динамика численности *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря де-  
1271 monstrирует элементы синхронности в поселениях, расположенных на расстоянии от  
1272 1 до 100 км, однако напрямую расстояние между участками не коррелирует со сте-  
1273 пенью синхронности динамики поселений.
- 1274 11. Динамика размерной структуры поселений *Macoma balthica* в Белом и Баренцевом  
1275 представлена двумя типами.  
Более распространенный вариант: чередование бимодального и мономодального рас-  
1276пределение особей по размерам. При этом первый пик формируют молодые особи  
1277 (обычно длиной до 5 мм), а в случае бимодальной добавляется второй модальный  
1278 класс из взрослых особей (в Белом море длиной 9 – 12 мм, в Баренцевом 10 – 17 мм).  
1279 Такой тип динамики связан с различной успешностью ежегодного пополнения по-  
1280 селений молодью и наличием внутривидовой конкуренции между взрослыми и мо-  
1281 лодыми особями. В некоторых условиях формируется более редкий тип динамики с  
1282

1283 ежегодным повторением мономодальной размерной структуры. Возможно, это свя-  
1284 зано со специфическими условиями гидродинамики, в которых происходит разделение  
1285 молодых и старых особей по способу питания и, таким образом, снижение внутриви-  
1286 довой конкуренции и возможность большего успеха ежегодного пополнения поселе-  
1287 ния молодью. Другое возможное объяснение — формирование такого типа динамики  
1288 в поселениях, находящихся под прессом хищников, которые уменьшают численность  
1289 взрослых особей.

1290 **Благодарности**

1291 В заключение я хочу поблагодарить администрацию Кандалакшского заповедника и  
1292 лично А. С. Корякина за поддержку наших экспедиций на Белом и Баренцевом морях.  
1293 Я благодарна администрации СПбГУ, биологического факультета и кафедры ихтиологии  
1294 и гидробиологии за возможность работы на Морской биологической станции СПбГУ.

1295 На Баренцевом море мы работали вместе с сотрудниками Мурманского морского био-  
1296 логического института, Мурманского государственного технического университета и По-  
1297 лярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океаногра-  
1298 фии: М.В. Макаров, С.В Малавенда, С. С. Малавенда, О. Тюкина, И. П. Прокопчук, ко-  
1299 торые оказывали нам всяческую поддержку.

1300 Эта работа не могла бы состояться без моих коллег по экспедициям: Беломорской экс-  
1301 педиции ГИПС ЛЭМБ, студенческой Баренцевоморской экспедиции СПбГУ, Беломорской  
1302 экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Отдельное спасибо руководи-  
1303 телям экспедиций: А. В. Полоскину, И. А. Коршуновой, Д. А. Аристову, Е. А. Генельт-  
1304 Яновскому, М.В. Иванову за возможность работы в экспедиционных командах и помошь  
1305 в сборе материала.

1306 Я благодарю А. В. Полоскина, Д. А. Аристова, К. В. Шунькину, А. В. Герасимову (ка-  
1307 федра ихтиологии и гидробиологии СПбГУ), А. Д. Наумова (ББС ЗИН РАН) за предо-  
1308 ставленные материалы.

1309 Постоянные обсуждения с Ю. Ю. Тамберг и В. М. Хайтовым значительно улучшили  
1310 мои навыки в статистической обработке материала и помогло мне в работе. На этапе об-  
1311 работки данных неоценимую помошь идеями и разъяснениями мне оказали В. М. Хайтов  
1312 и Д. А. Аристов.

1313 Кроме того, я не могу не поблагодарить руководителей Лаборатории экологии морско-  
1314 го бентоса И. А. Коршуновой, А. В. Полоскину, Е. А. Нинбургу и В. М. Хайтову, которые  
1315 13 лет назад убедили меня, что морская биология это очень интересно и вложили много  
1316 сил в мое обучение и воспитание. Без них меня бы тут просто не было.

1317 И мой низкий поклон моему научному руководителю Н. В. Максимовичу за конструк-  
1318 тивную помошь на всех этапах работы, жесткие споры и долгие беседы, ехидные коммен-  
1319 тарии и неизменно доброе отношение.

1320 Данная работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов Санкт-Петер-  
1321 бургского государственного университета (1. 0. 134. 2010, 1. 42. 527. 2011, 1. 42. 282. 2012,  
1322 1. 38. 253. 2014) и Российского фонда фундаментальных исследований (12-04-01507, 13-04-  
1323 10131 К).

1324 Список литературы

- 1325 1326 Aschan M. Soft bottom macrobenthos in a Baltic archipelago: Spatial variation and optimal sampling strategy. // Annales Zoologici Fennici. Vol. 25. — 1988. — Pp. 153–164.
- 1327 1328 Bachelet G. Recruitment and year-to-year variability in a population of *Macoma balthica* (L.) // Hydrobiologia. — 1986. — Vol. 142, no. 1. — Pp. 233–248.
- 1329 1330 Beukema J. J. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea // Netherlands Journal of Sea Research. — 1976. — Vol. 10, no. 2. — Pp. 236–261.
- 1331 1332 1333 Beukema J. J. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter // Netherlands Journal of Sea Research. — 1979. — Vol. 13, no. 2. — Pp. 203–223.
- 1334 1335 1336 Beukema J., Dekker R., Jansen J. Some like it cold: populations of the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) suffer in various ways from a warming climate // Marine Ecology Progress Series. — 2009. — Vol. 384. — Pp. 135–145.
- 1337 1338 1339 Beukema J., Honkoop P., Dekker R. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation // Recruitment, Colonization and Physical-Chemical Forcing in Marine Biological Systems. — Springer, 1998. — Pp. 23–34.
- 1340 1341 Bjornstad O. N. ncf: spatial nonparametric covariance functions. — 2013.
- 1342 1343 1344 Bonsdorff E., Norkko A., Boström C. Recruitment and population maintenance of the bivalve *Macoma balthica* (L.)—factors affecting settling success and early survival on shallow sandy bottoms // Biology and ecology of shallow coastal waters. Olsen & Olsen, Fredensborg. — 1995. — Pp. 253–260.
- 1345 1346 1347 1348 1349 Boström C., Bonsdorff E. Zoobenthic community establishment and habitat complexity—the importance of seagrass shoot-density, morphology and physical disturbance for faunal recruitment // Marine Ecology Progress Series. — 2000. — Vol. 205. — Pp. 123–138.
- 1350 1351 Brady F. The distribution of the fauna of some intertidal sands and muds on the Northumberland coast // The Journal of Animal Ecology. — 1943. — Pp. 27–41.
- 1352 1353 Chambers M. R., Milne H. The production of *Macoma balthica* (L.) in the Ythan Estuary // Estuarine and Coastal Marine Science. — 1975. — Vol. 3, no. 4. — Pp. 443–455.
- 1354 1355 1356 Clarke K. R., Somerfield P. J., Gorley R. N. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. — 2008. — Vol. 366, no. 1. — Pp. 56–69.
- 1357 1358 1359 Denisenko S. G. [et al.] Macrozoobenthos of the Pechora Sea (SE Barents Sea): community structure and spatial distribution in relation to environmental conditions // Marine Ecology Progress Series. — 2003. — Vol. 258. — Pp. 109–123.
- 1360 1361 1362 Gerasimova A. V., Maximovich N. V. Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability // Hydrobiologia. — 2013. — Vol. 706, no. 1. — Pp. 119–137.

- 1363 *Gilbert M.* Growth rate, longevity and aspects of reproductive cycle in *Macoma balthica* (Bivalvia) // *Nautilus*. — 1978. — Vol. 92. — Pp. 21–24.
- 1364
- 1365 *Gusev A. A., Jurgens-Markina E. M.* Growth and production of the bivalve *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758)(Cardiida: Tellinidae) in the southeastern part of the Baltic Sea // *Russian Journal of Marine Biology*. — 2012. — Vol. 38, no. 1. — Pp. 56–63.
- 1366
- 1367
- 1368 *Hammer Ö., Harper D., Ryan P.* PAS: Palaeontological Statistical package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. — 2001. — T. 4, № 9. — C. 9.
- 1369
- 1370 *Hiddink J., Marijnissen S., [et al.]* Predation on 0-group and older year classes of the bivalve *Macoma balthica*: interaction of size selection and intertidal distribution of epibenthic predators // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. — 2002. — Vol. 269, no. 2. — Pp. 223–248. — ISSN 0022-0981.
- 1371
- 1372
- 1373
- 1374 *Hiddink J., ter Hofstede R., Wolff W.* Predation of intertidal infauna on juveniles of the bivalve *Macoma balthica* // *Journal of Sea Research*. — 2002. — Vol. 47, no. 2. — Pp. 141–159. — ISSN 1385-1101.
- 1375
- 1376
- 1377 *Jensen J. W., Nøst T., Stokland Ø.* The invertebrate fauna of a small fjord subject to wide ranges of salinity and oxygen content // *Sarsia*. — 1985. — T. 70, № 1. — C. 33–43.
- 1378
- 1379 *Jensen K. T., Jensen J. N.* The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden sea // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. — 1985. — Vol. 89. — Pp. 157–174.
- 1380
- 1381
- 1382 *Laine A. O. [et al.]* A comparison between 1928 and 2000 indicates major changes in the macrozoobenthos species composition and abundance on the SW coast of Finland (Baltic Sea) // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* — 2003. — Vol. 52. — Pp. 3–16.
- 1383
- 1384
- 1385 *Lavoie R. E.* Contribution à la biologie et à l'écologie de *Macoma balthica* L. de l'estuaire du Saint-Laurent: PhD thesis / Lavoie René E. — Université Laval, Québec, 1970.
- 1386
- 1387 *Madsen P. B., Jensen K.* Population dynamics of *Macoma balthica* in the Danish Wadden Sea in an organically enriched area // *Ophelia*. — 1987. — Vol. 27, no. 3. — Pp. 197–208.
- 1388
- 1389 *Nikula R., Strelkov P., Väinölä R.* Diversity and Trans-Arctic Invasion History of Mitochondrial Lineages in the North Atlantic *Macoma balthica* Complex (Bivalvia: Tellinidae) // *Evolution*. — 2007. — Vol. 61, no. 4. — Pp. 928–941.
- 1390
- 1391
- 1392 *Oug E.* Polychaetes in intertidal rocky and sedimentary habitats in the region of Tromsø, northern Norway // *Sarsia*. — 2001. — Vol. 86, no. 1. — Pp. 75–83.
- 1393
- 1394 *Parsons N., Thomas M. P.* Notes on the ecology of the Clwyd estuary, north Wales // *Journal of Natural History*. — 1979. — Vol. 13, no. 6. — Pp. 725–734.
- 1395
- 1396 *R Core Team* R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Foundation for Statistical Computing. — Vienna, Austria, 2014.
- 1397
- 1398 *Reading C.* Changes in the downshore distribution of *Macoma balthica* (L.) in relation to shell length // *Estuarine and coastal marine science*. — 1979. — Vol. 8, no. 1. — Pp. 1–13.
- 1399
- 1400 *Reise K., Herre E., Sturm M.* Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea // *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. — 1994. — Vol. 48, 2-3. — Pp. 201–215.
- 1401
- 1402

- 1403 Segerstråle S. Investigation on baltic populations of the bivalve *Macoma balthica* (L.) // Soc.  
1404 Sci. Fenn. Comment. Biol. — 1960. — Vol. 23, no. 2. — Pp. 3–72.
- 1405 Segerstråle S. G. Biological fluctuations in the Baltic Sea // Progress in Oceanography. —  
1406 1969. — Vol. 5. — Pp. 169–184.
- 1407 Sneli J.-A. The intertidal distribution of polychaetes and molluscs on a muddy shore in Nord-  
1408 Møre, Norway // Sarsia. — 1968. — Vol. 31, no. 1. — Pp. 63–68.
- 1409 Stephen A. C. Notes on the biology of certain lamellibranchs on the Scottish coast // Journal of  
1410 the Marine Biological Association of the United Kingdom (New Series). — 1931. — Vol. 17,  
1411 no. 02. — Pp. 277–300.
- 1412 Strasser M., Günther C.-P. Larval supply of predator and prey: temporal mismatch between  
1413 crabs and bivalves after a severe winter in the Wadden Sea // Journal of Sea Research. —  
1414 2001. — Vol. 46, no. 1. — Pp. 57–67.
- 1415 Strömgren T., Lande R., Engen S. Intertidal distribution of the fauna on muddy beaches in  
1416 the Borgenfjord area // Sarsia. — 1973. — Vol. 53. — Pp. 49–70.
- 1417 Thrush S., Hewitt J., Pridmore R. Patterns in the spatial arrangements of polychaetes and  
1418 bivalves in intertidal sandflats // Marine biology. — 1989. — Vol. 102, no. 4. — Pp. 529–  
1419 535.
- 1420 Väinölä R. Repeated trans-Arctic invasions in littoral bivalves: molecular zoogeography of the  
1421 *Macoma balthica* complex // Marine Biology. — 2003. — Vol. 143, no. 5. — Pp. 935–946.
- 1422 Varfolomeeva M., Naumov A. Long-term temporal and spatial variation of macrobenthos in  
1423 the intertidal soft-bottom flats of two small bights (Chupa Inlet, Kandalaksha Bay, White  
1424 Sea) // Hydrobiologia. — 2013. — Vol. 706, no. 1. — Pp. 175–189. — ISSN 0018-8158.
- 1425 Vincent B., Joly D., Brassard C. Effets de la densité sur la croissance du bivalve *Macoma*  
1426 *balthica* (L.) en zone intertidale // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. —  
1427 1989. — T. 126. — C. 145–162.
- 1428 Warwick R. M., Price R. Macrofauna production in an estuarine mud-flat // Journal of the  
1429 Marine Biological Association of the United Kingdom. — 1975. — Vol. 55, no. 01. — Pp. 1–  
1430 18.
- 1431 WoRMS Editorial Board World Register of Marine Species. — Oct. 2014. — URL: <http://www.marinespecies.org/>.
- 1433 Zwarts L., Wanink J. H. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends  
1434 on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of  
1435 tidal-flat invertebrates // Netherlands Journal of Sea Research. — 1993. — Vol. 31, no. 4. —  
1436 Pp. 441–476.
- 1437 Агарова И. [и др.] Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Даль-  
1438 него Пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. —  
1439 С. 95–186.
- 1440 Азаров В. Питание рыб на литорали островов Ряжкова и Лодейного в Белом море (Кан-  
1441 далакшский залив) // Труды ББС МГУ — Труды Кандалакшского государственного  
1442 заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЗ. Воронеж, 1963. — С. 35–53.

- 1443 Безруков П., Лисицын А. Классификация осадков современных морских водоемов // Тр.  
1444 ИО АН СССР. — 1960. — Т. 32. — С. 3—14.
- 1445 Бианки В., Бойко Н., Хайтов В. Питание гоголей *Vicephala clangula* в Кандалакшском  
1446 заливе // Русский орнитологический журнал. — 2003. — Т. 12, № 225. — С. 615—629.
- 1447 Генельт-Яновский Е. А., Назарова С. А. Сообщества илисто-песчаной литорали губы  
1448 Дальне-Зеленецкая (Восточный Мурман) в 2002-2007 гг // Материалы X научного  
1449 семинара "Чтения памяти К.М. Дерюгина". — 2008. — С. 16—28.
- 1450 Гольцев Н., Полозов Ю., Полоскин А. В. К вопросу об избирательности питания реч-  
1451 ной камбалы *Pleuronectes flessus* на литорали Кандалакшского залива Белого моря //  
1452 Аничковский вестник. — 1997. — Т. 1. — С. 9—22.
- 1453 Гурьянова Е., Закс И., Ушаков П. Литораль Западного Мурмана // Исслед. морей СССР. —  
1454 1930. — Т. 11. — С. 47—162.
- 1455 Гурьянова Е., Ушаков П. Литораль Восточного Мурмана // Исслед. морей СССР. —  
1456 1929. — Т. 10. — С. 5—40.
- 1457 Гусев А. А. Влияние факторов среды на распределение *Macoma balthica* (L, 1758) и *Mytilus*  
1458 *edulis* (L, 1758) в Юго-Восточной части Балтийского моря // Вестник Российского  
1459 государственного университета им. И. Канта. — 2010. — Т. 7. — С. 34—39.
- 1460 Зацепин В., Филатова З. Жизнь животных //. — М., 1968. — Гл. Класс двустворчатые  
1461 (Bivalvia). С. 95—155.
- 1462 Максимов А. А. Изменения в донных сообществах восточной части Финского залива по-  
1463 сле вселения полихеты *Marenzelleria neglecta* // Российский Журнал Биологических  
1464 Инвазий. — 2009. — Т. 2. — С. 14—22.
- 1465 Максимович Н., Герасимова А. Долговременный мониторинг литоральных поселений дву-  
1466 створчатых моллюсков (Mollusca, Bivalvia) в губе Чупа (Белое море) // Морские и прес-  
1467 новодные биосистемы севера Карелии. Труды БиНИИ. Т. 51 / под ред. А. Раилкин. —  
1468 СПбГУ. Издательство СПбГУ, 2004. — С. 95—120.
- 1469 Максимович Н. Особенности экологии и репродуктивный цикл *Macoma balthica* L. в губе  
1470 Чупа // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Исследования  
1471 фауны морей. 31 (39). — Л, 1985. — С. 230—243.
- 1472 Максимович Н. Статистическое сравнение кривых роста // Вестник Ленинградского уни-  
1473 верситета. — 1989. — Т. 4. — С. 18—25.
- 1474 Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т. Динамика структурных характеристик лито-  
1475 ральных поселений *Macoma balthica* L. в губе Чупа (Белое море) // Вестник ЛГУ. —  
1476 1991. — Т. вып. 2, № 10. — С. 23—31.
- 1477 Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т. Продукционные свойства поселений *Macoma*  
1478 *balthica* L. в губе Чупа (Белое море). II. Продукция // Вестник СПбГУ. — 1993. — Т. 1,  
1479 № 3. — С. 3—10.
- 1480 Максимович Н., Кунина Т. Биология шельфовых зон мирового океана, тезисы докла-  
1481 дов //. — Владивосток : Владивосток, 1982. — Гл. Структура поселений и рост *Macoma*  
1482 *balthica* на литорали губы Чупа (Белое море). С. 148—150.

- 1483 Назарова С. А. Анализ многолетней динамики структуры поселений *Macoma balthica* (L.,  
1484 1758) в районе Лувенъгских шхер (Кандалакшский залив Белого моря) // Аничков-  
1485 ский Вестник. Материалы XIII открытой научно-практической конференции Аничкова  
1486 лицея. Математическая физика, биология, психология. — 2003. — Т. 34. — С. 55—61.
- 1487 Назарова С. А., Генельт-Яновский Е. А., Максимович Н. В. Линейный рост *Macoma*  
1488 *balthica* в осушной зоне Мурманского побережья Баренцева моря // Вестник Санкт-  
1489 Петербургского государственного университета. Серия 3. Биология. — 2010. — Т. 4. —  
1490 С. 35—43.
- 1491 Назарова С. А., Полоскин А. В. О флюктуациях численности *Macoma balthica* L. В по-  
1492 пуляциях кутовой части Кандалакшского залива (Белое море) // Тезисы докладов VI  
1493 научной сессии Морской биологической станции СПбГУ (8 февраля 2005 г.) — 2005. —  
1494 С. 51—52.
- 1495 Николаева Д. Структура поселения двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) на  
1496 литорали и в сублиторали Илистой губы острова Горелого (Лувенъгский архипелаг,  
1497 Кандалакшский залив, Белое море). Тех. отч. / Лаборатория экологии морского бен-  
1498 тоса (гидробиологии) СПбГДТЮ. — 1998.
- 1499 Перцов Н. Некоторые данные о питании птиц, населяющих острова Северного архипелага  
1500 Кандалакшского заповедника // Труды ББС МГУ – Труды Кандалакшского государ-  
1501 ственного заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЗ. Воронеж, 1963. — С. 29—34.
- 1502 Полоскин А. В. Макробентос литорали Лувенъгских шхер Кандалакшского залива Белого  
1503 моря и некоторые аспекты его динамики: дис. . . . маг. / Полоскин Алексей Валерье-  
1504 вич. — ЛГУ, 1996.
- 1505 Семенова Н. Особенности размножения беломорской *Macoma balthica* (L.) (Mollusca, Lamellibranchia)  
1506 позволяющие ей жить в сезонном биотопе // Биология Белого моря. Труды ББС МГУ.  
1507 Т. 5. — ББС МГУ. Издательство МГУ, 1980. — С. 115—123.
- 1508 Семенова Н. Распределение двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) в некоторых  
1509 губах Кандалакшского залива Белого моря // Труды ББС МГУ. — 1974. — С. 87—102.
- 1510 Стрельцов В., Агарова И., Петухов В. Заобентос и оценка органического вещества в  
1511 морских донных осадках песчаной литорали Дальнего Пляжа (Баренцево море) //  
1512 Донные отложения и биогеоценозы Баренцева и Белого морей. — Апатиты, 1974. —  
1513 С. 129—141.
- 1514 Хайтов В. М. [и др.] Роль мидиевых друз в структурировании сообществ илесто-песчаных  
1515 пляжей. II. Формирование сообщества в эксперименте // Вестник Санкт-Петербургского  
1516 университета. Серия 3: Биология. — 2007. — № 4. — С. 13—26.

<sup>1517</sup> А Характеристики пробоотбора и среднее обилие *Macoma balthica* на исследованных участках

<sup>1518</sup>

Таблица I: Среднее обилие *Macoma balthica* на различных участках Белого моря

Район	Участок	год	маре-ографи-ческий уровень	число по-втор-ностей	пло-щадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$
г. Чупа	б. Ключица	2006	СГЛ	10	1/20	444	53,7	1,1	0,27
		2006	НГЛ	10	1/20	362	26,4	—	—
		2006	ВСЛ	10	1/20	1136	55,4	—	—
	Сухая салма	2006	СГЛ	10 и 5	2/20	1165	169,3	6,2	1,17
		2006	НГЛ	5	1/20	1132	82,6	—	—
		2006	НГЛ, зостера	5	1/20	992	174,4	—	—
	б. Лисья	2006	СГЛ	10	1/20	1346	209,8	1,9	0,76
		2006	НГЛ	10	1/20	2832	277,8	—	—
		2006	ВСЛ	10	1/20	1006	159,8	—	—
	пр. Подпахта	2006	СГЛ	10	1/20	688	145,2	1,9	1,21
		2006	НГЛ	10	1/20	372	57,9	—	—
Лувенъга	материковая лitorаль, Лувенъга	1992	верхний пляж	7	1/30	94	35,5	12,4	3,73
		1992	пояс фукоидов	5	1/30	114	55,6	23,9	10,73
		1992	пояс зостеры	5	1/30	222	103,3	22,5	10,95
		1992	нижний пляж	3	1/30	560	457,1	52,0	34,64
		1993	верхний пляж	4	1/30	413	127,5	11,5	4,56
		1993	пояс фукоидов	5	1/30	336	120,9	25,6	11,27
		1993	пояс зостеры	6	1/30	405	80	73,7	12,88
		1993	нижний пляж	5	1/30	354	77,3	50,5	15,95
		1994	верхний пляж	5	1/30	462	179,1	24,6	2,06
		1994	пояс фукоидов	6	1/30	745	220,6	66,9	16,81
		1994	пояс зостеры	6	1/30	765	112,7	108,9	24,64
		1994	нижний пляж	3	1/30	930	170,6	121,1	2,89

продолжение таблицы I на следующей странице

продолжение таблицы I									
Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число по- втор- ностей	пло- щадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$
		1995	верхний пляж	4	1/30	908	222,3	68,8	9,20
		1995	пояс фуко- идов	5	1/30	1134	269,7	83,0	19,32
		1995	пояс зосте- ры	5	1/30	660	117,7	61,5	9,75
		1995	нижний пляж	6	1/30	685	154,8	113,7	4,21
		1996	верхний пляж	4	1/30	698	257	62,2	20,58
		1996	пояс фуко- идов	6	1/30	770	214,9	94,2	23,14
		1996	пояс зосте- ры	4	1/30	645	71,9	65,2	8,55
		1996	нижний пляж	6	1/30	870	68,8	153,0	19,42
		1997	верхний пляж	3	1/30	620	130	74,2	32,49
		1997	пояс фуко- идов	6	1/30	720	265,6	88,4	22,91
		1997	пояс зосте- ры	5	1/30	702	70,7	96,7	18,36
		1997	нижний пляж	6	1/30	880	97	160,6	21,58
		1998	верхний пляж	4	1/30	2130	623,9	25,6	8,52
		1998	пояс фуко- идов	6	1/30	2750	820	93,0	27,49
		1998	пояс зосте- ры	5	1/30	2424	437,1	136,8	22,56
		1998	нижний пляж	5	1/30	1182	239	174,8	17,02
		1999	верхний пляж	3	1/30	7240	5833,7	14,5	11,84
		1999	пояс фуко- идов	6	1/30	3895	1354,6	88,8	29,72
		1999	пояс зосте- ры	6	1/30	2405	498,8	95,7	12,27
		1999	нижний пляж	5	1/30	2328	623,8	140,1	19,60
		2000	верхний пляж	2	1/30	2640	870	71,3	6,22

продолжение таблицы I на следующей странице

продолжение таблицы I									
Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число по- втор- ностей	пло- щадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$
		2000	пояс фуко- идов	4	1/30	2760	373,1	91,8	20,69
		2000	пояс зосте- ры	5	1/30	2562	721	117,7	11,30
		2000	нижний пляж	4	1/30	2018	394,3	133,6	30,76
		2002	верхний пляж	3	1/30	1360	401,5	63,3	12,48
		2002	пояс фуко- идов	3	1/30	3250	337,8	150,0	36,88
		2002	пояс зосте- ры	4	1/30	2498	952,6	140,2	43,61
		2002	нижний пляж	2	1/30	810	240	76,7	27,47
		2004	верхний пляж	3	1/30	2800	1066,6	62,5	26,54
		2004	пояс фуко- идов	4	1/30	3090	889	151,9	23,16
		2004	пояс зосте- ры	5	1/30	1818	302,6	117,0	10,28
	о. Горелый	1992	ВГЛ	7	1/30	73	23,7	11,8	2,64
		1992	СГЛ	5	1/30	108	9,7	9,3	1,10
		1992	НГЛ	2	1/30	50	20	3,2	2,42
		1992	ноль глубин	3	1/30	13	3,3	1,3	0,58
		1993	ВГЛ	3	1/30	143	29,1	7,8	3,59
		1993	СГЛ	3	1/30	480	11,5	25,8	5,33
		1993	НГЛ	4	1/30	183	34,5	10,9	2,65
		1993	ноль глубин	3	1/30	97	43,7	9,8	5,04
		2004	ВГЛ	3	1/30	2620	219,3	70,4	11,71
		2004	СГЛ	3	1/30	1700	208,8	91,3	8,00
		2004	НГЛ	3	1/30	1040	176,9	85,5	3,09
		2004	ноль глубин	3	1/30	1540	60,8	177,9	16,77
		2006	ВГЛ	3	1/30	2200	353,4	86,7	23,82
		2006	СГЛ	3	1/30	1910	342,2	74,0	16,22
		2006	НГЛ	3	1/30	650	87,2	66,2	9,79
		2006	ноль глубин	3	1/30	760	160,9	88,2	18,32
		2007	ВГЛ	3	1/30	1940	341,8	61,0	6,55
		2007	СГЛ	3	1/30	1990	449,8	50,1	3,74

продолжение таблицы I на следующей странице

продолжение таблицы I

Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число по- втор- ностей	пло- щадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$
Северный архипелаг	НГЛ ноль глубин	2007	НГЛ	3	1/30	540	195,2	45,9	16,56
		2007	ноль глубин	3	1/30	660	45,8	85,9	4,57
		2008	ВГЛ	3	1/30	1100	98,5	50,2	6,27
		2008	СГЛ	3	1/30	2740	125,3	50,9	2,57
		2008	НГЛ	3	1/30	1030	404,5	45,6	15,77
		2008	ноль глубин	3	1/30	740	147,3	81,3	44,67
		2011	ВГЛ	3	1/30	2000	926	23,9	10,41
		2011	СГЛ	3	1/30	1210	216,6	54,6	21,70
		2011	НГЛ	3	1/30	1590	199,7	77,2	16,54
		2011	ноль глубин	3	1/30	1100	208,8	69,5	9,22
	Эстуарий р.Лувенъги	1992	НГЛ	6	1/30	55	14,8	13,7	3,33
		1993	НГЛ	6	1/30	202	31,3	12,2	2,98
		1994	НГЛ	3 и	3/30	777	129,9	73,7	13,23
		1995	НГЛ	3 и	3/30	473	44,8	47,7	7,62
		1996	НГЛ	3 и	3/30	337	29,1	45,1	5,10
		1997	НГЛ	3 и	3/30	213	14,5	38,1	8,15
		1998	НГЛ	3 и	3/30	750	15,3	54,6	5,50
		1999	НГЛ	3 и	3/30	2073	633,3	18,2	3,38
		2000	НГЛ	3 и	3/30	1913	86,5	54,1	4,83
		2001	НГЛ	3 и	3/30	2607	139,6	109,0	8,74
		2002	НГЛ	3 и	3/30	1917	209	90,6	11,61
		2003	НГЛ	3 и	3/30	2220	235,4	120,5	11,27
		2004	НГЛ	3 и	3/30	3330	315	141,4	7,73
		2005	НГЛ	3 и	3/30	1623	161,8	90,3	5,88
		2006	НГЛ	3 и	3/30	993	131,3	86,4	6,71
		2007	НГЛ	9	1/30	2547	341,8	111,0	13,18
		2008	НГЛ	3 и	3/30	1683	343,5	113,8	14,63
		2009	НГЛ	3 и	3/30	1860	146,4	95,1	26,69
		2010	НГЛ	3 и	3/30	2057	231,5	125,1	2,97
		2011	НГЛ	9	1/30	1637	60,2	159,5	8,50
		2012	НГЛ	3 и	3/30	1170	23,1	111,0	9,20
Северный архипелаг	Западная Ряпшкова салма	1994	СГЛ	2 и	3/30	450	100	58,3	5,38
		1995	СГЛ	2 и	3/30	490	10	74,1	6,42
		1996	СГЛ	2 и	3/30	260	130	45,7	14,62
		1997	СГЛ	2 и	3/30	220	90	37,1	15,07
		1998	СГЛ	2 и	3/30	755	185	101,7	13,83

продолжение таблицы I на следующей странице

продолжение таблицы I

Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число по- втор- ностей	пло- щадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$
		1999	СГЛ	2 и	3/30	8530	800	134,4	59,88
		2000	СГЛ	2 и	3/30	2910	440	58,8	28,01
		2001	СГЛ	2 и	3/30	2515	295	130,5	29,17
		2002	СГЛ	2 и	3/30	2690	570	165,6	24,94
		2003	СГЛ	2 и	3/30	1930	300	139,2	25,66
		2004	СГЛ	2 и	3/30	2355	55	133,0	16,36
		2005	СГЛ	2 и	3/30	1825	115	137,4	2,63
		2006	СГЛ	2 и	3/30	795	165	75,1	16,79
		2007	СГЛ	2 и	3/30	1055	185	122,7	12,00
		2008	СГЛ	2 и	3/30	1840	460	122,5	53,38
		2009	СГЛ	2 и	3/30	1745	65	110,5	13,99
	Южная губа о. Ряпкова	2010	СГЛ	2 и	3/30	1680	460	154,5	30,87
		2011	СГЛ	2 и	3/30	1455	535	136,5	55,75
		2012	СГЛ	2 и	3/30	910	340	88,8	28,64
		2001	ноль глубин	9	1/30	1257	174,8	33,0	7,53
		2002	ноль глубин	16	1/30	1196	212,5	37,0	10,80
		2003	ноль глубин	15	1/30	1758	333,3	26,7	9,10
		2004	ноль глубин	13	1/30	1913	576	9,4	2,35
		2005	ноль глубин	15	1/30	860	178	7,3	1,38
		2006	ноль глубин	12	1/30	843	203,9	5,6	1,32
		2007	ноль глубин	15	1/30	1412	387,8	11,3	2,49
		2008	ноль глубин	10	1/30	1434	333,4	20,8	3,77
		2009	ноль глубин	15	1/30	1122	198,5	42,7	10,79
		2010	ноль глубин	15	1/30	682	106,5	30,4	5,42
		2011	ноль глубин	15	1/30	364	151,5	19,1	10,56
		2012	ноль глубин	15	1/30	142	39,1	1,9	1,36
	о. Ломниш- ный	2007	ноль глубин	10	1/30	501	88,7	7,8	4,08
		2008	ноль глубин	5	1/30	1530	295	29,5	8,71

продолжение таблицы I на следующей странице

продолжение таблицы I									
Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число по- втор- ностей	пло- щадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$
		2009	ноль глубин	10	1/30	813	241,1	41,3	13,29
		2010	ноль глубин	10	1/30	540	168,1	49,2	13,93
		2011	ноль глубин	10	1/30	378	118,4	13,8	7,78
		2012	ноль глубин	10	1/30	513	90,9	8,7	5,39

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

$N$ , экз./м<sup>2</sup> — средняя численность *M. balthica*,  $SEM_N$  — ошибка среднего для численности,  $B$ , г/м<sup>2</sup> — средняя биомасса *M. balthica*,  $SEM_B$  — ошибка среднего для биомассы.

В обозначении числа повторностей индекс "и" означает интегральную пробу, в этом случае в графе площадь учета указано сколько проб какой площади объединялись в одну. Прочерк в ячейке — отсутствие данных.

1519

Таблица II: Среднее обилие *Macoma balthica* на различных участках Баренцева моря

Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число по- втор- ностей	пло- щадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$
Западный Мурман	Ура-губа	2005	СГЛ	3	1/30	1267	288,8	—	—
	Печенга	2005	СГЛ	3	1/30	767	218,6	—	—
Кольский Залив	Северное Нагорное	2005	СГЛ	2	1/30	390	90	—	—
	Абрам-мыс	2005	СГЛ	2	1/30	3350	520	—	—
		2008	СГЛ	5	1/20	540	208,5	123,1	41,12
		2008	НГЛ	5	1/20	1804	78,6	216,5	54,99
	Ретинское	2005	СГЛ	2	1/30	660	300	—	—
	Пала-губа	2007	СГЛ	16	1/30	936	76,4	35,8	4,02
		2007 осень	НГЛ	36	1/30	790	61,7	172	13,02
		2008 зима	СГЛ	11	1/20	864	154,4	77,3	13,09
		2008	НГЛ	10	1/30	1644	192,5	193,2	29,14
Восточный Мурман	Гаврилово	2008	СГЛ	5	1/30	99	24,5	119,9	33,26
		2008	НГЛ	5	1/30	74	26,3	13,02	6,89

продолжение таблицы II на следующей странице

продолжение таблицы II

Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число по- втор- ностей	пло- щадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$
Ярнышная	Ярнышная	2007	СГЛ	36	1/30	70	9,6	24,5	5,62
		2008	ВГЛ	5	1/30	219	97,6	116,9	20,92
		2008	НГЛ	5	1/30	387	109,1	41,1	21,99
	Дальнезеле- нецкая	2002	СГЛ	43	1/30	52	7	—	—
		2003	СГЛ	48	1/30	34	6,6	—	—
		2004	СГЛ	44	1/30	32	5,3	—	—
		2005	СГЛ	30	1/30	30	4,5	—	—
		2006	СГЛ	28	1/30	39	6	—	—
		2007	СГЛ	33	1/30	72	6,6	34,4	5,57
		2008	СГЛ	72	1/30	72	5,5	—	—
		2008	ВГЛ	10	1/30	30	8,9	—	—
		2008	НГЛ	5	1/30	42	7,3	43	4,93
	Шельпино	2008	ВГЛ	5	1/30	36	17,5	14,6	8,02
		2008	СГЛ	5	1/30	54	11,2	23,5	10,15
Порчиха	Порчиха	2007	СГЛ	32	1/30	87	10,8	26,8	5,57
		2008	СГЛ	5	1/30	48	15,7	—	—
Ивановская	Ивановская	2008	ВСЛ	5	1/20	1208	72,8	75,2	1,94

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

$N$ , экз./м<sup>2</sup> — средняя численность *M. balthica*,  $SEM_N$  — ошибка среднего для численности,  $B$ , г/м<sup>2</sup> — средняя биомасса *M. balthica*,  $SEM_B$  — ошибка среднего для биомассы.

В обозначении числа повторностей индекс "и" означает интегральную пробу, в этом случае в графике площадь учета указано сколько проб какой площади объединялись в одну. Прочерк в ячейке — отсутствие данных.

1521 **В Таксономический состав сообществ макробентоса на**  
 1522 **исследованных участках**

1523 Примечание: горизонты литорали: В — верхний, С — средний, Н — нижний, ноль —  
 1524 ноль глубин, ВСЛ — верхняя сублитораль.

Таблица III: Состав сообществ на исследованный участках литорали Белого моря

участок	Запад- ная Ряш- кова салма	о. Горелый	Эстуа- рий р. Лу- веньги	Южная губа о. Ряш- кова	Лом- ниш- ный	материк (Лувенъга)
горизонт ли- торали	C	B C H ноль	C	ноль	ноль	B C H ноль
Nemertini						
Nemertini indet.				+	+	
Priapulida						
<i>Halicryptus spinulosus</i>				+	+	
<i>Priapulus caudatus</i>					+	+ +
Oligochaeta						
<i>Clitellio arenarius</i>				+		
Enchytraeidae gen. sp.		+	+	+		
Oligochaeta varia				+		
<i>Paranais littoralis</i>	+		+		+	
<i>Tubifex costatus</i>	+			+	+	
Polychaeta						
<i>Alitte virens</i>						
<i>Arenicola marina</i>	+	+	+	+	+	
<i>Capitella capitata</i>				+		
<i>Eteone longa</i>		+++		+	+	+++
<i>Fabricia sabellae</i>	+	+++	+	+	+	+++
<i>Harmathoe imbricata</i>				+		
продолжение таблицы III на следующей странице						

продолжение таблицы III

участок	Запад- ная Ряш- кова салма	о. Горелый	Эстуа- рий р. Лу- веньги	Южная губа о. Ряш- кова	Лом- ниш- ный	материк (Лувенъга)
горизонт ли- торали	C	B C H ноль	C	ноль	ноль	B C H ноль
<i>Micronephthys minuta</i>						
<i>Microspio theli</i>	+			+	+	
<i>Nephthys sp.</i>				+		
<i>Ophelia limacina</i>				+	+	
<i>Pectinaria sp.</i>				+		
<i>Phyllodoce groenlandica</i>				+	+	
<i>Polydora quadrilobata</i>				+	+	+
<i>Pygospio elegans</i>	+		+	+	+	+++++
<i>Scalibregma inflatum</i>				+	+	
<i>Scoloplos armiger</i>				+	+	
<i>Spio filicornis</i>				+		
<i>Spionidae gen. sp.</i>				+		
<i>Travisia forbesii</i>				+	+	
<i>Tubificoides benedeni</i>	+		++	+	+	
<i>Nereimyra punctata</i>					+	
<i>Chaetozone setosa</i>					+	
Isopoda						
<i>Jaera sp.</i>		+				
Amphipoda						
<i>Atylus carinatus</i>				+	+	
<i>Classicorophium bonelli</i>				+	+	

продолжение таблицы III на следующей странице

продолжение таблицы III

участок	Запад- ная Ряш- кова салма	о. Горелый	Эстуа- рий р. Лу- веньги	Южная губа о. Ряш- кова	Лом- ниш- ный	материк (Лувенъга)
горизонт ли- торали	C	B C H ноль	C	ноль	ноль	B C H ноль
<i>Gammarus</i> <i>sp.</i>						
	+	++ +	+	+		++ ++ +
<i>Monoculodes</i> <i>sp.</i>			+	+	+	++
<i>Pontoporea</i> <i>affinis</i>			+			
<i>Pseudalibrotus</i> <i>littoralis</i>	+		+	+		++ +
<i>Priscillina</i> <i>armata</i>					+	
<i>Pontoporea</i> <i>femorata</i>						++
Cumacea						
<i>Diastylis</i> <i>sulcata</i>				+		
<i>Diastilus</i> <i>sulcata</i>						++
Decapoda						
<i>Crangon</i> <i>crangon</i>				+	+	
Diptera						
Chironomidae larvae		++	+	+	+	
Dolichopodidae larvae		+		+		
Gastropoda						
<i>Cylichna alba</i>				+	+	
<i>Cylichna</i> <i>occulta</i>				+	+	
<i>Epheria</i> <i>vincita</i>				+		
<i>Hydrobia</i> <i>ulvae</i>	+	++ ++ +	+	+	+	
<i>Limapona</i> <i>cocksii</i>		+				
<i>Littorina</i> <i>littorea</i>				+	+	

продолжение таблицы III на следующей странице

продолжение таблицы III							
участок	Запад- ная Ряш- кова салма	о. Горелый		Эстуа- рий р. Лу- веньги	Южная губа о. Ряш- кова	Лом- ниш- ный	материк (Лувенъга)
горизонт ли- торали	C	B	C	H	ноль	C	ноль
<i>Littorina gr.</i> <i>obtusata</i>					+	+	
<i>Littorina gr.</i> <i>saxatilis</i>	+	+	+	+	+	+	
<i>Skeneopsis</i> <i>planorbis</i>						+	
Bivalvia							
<i>Macoma</i> <i>balthica</i>	+	+	+	+	+	+	++
<i>Mya arenaria</i>				+			
<i>Mytilus edulis</i>	+	+	+	+			
<i>Serripes</i> <i>groenlandica</i>						+	

Таблица IV: Состав сообществ на исследованный участках литорали Баренцева моря

участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне- зеле- нец- кая	Шельпино	Порч- ниха	Ива- нов- ская
горизонт ли- торали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ
Turbellaria								
<i>Turbellaria</i> <i>varia</i>						++		
Nemertini								
<i>Amphiporus</i> <i>lactiflorens</i>				+				
<i>Lineus</i> <i>gesserensis</i>		+					+	
<i>Lineus ruber</i>							+	
<i>Nemertini</i> <i>varia</i>	+		++	++	+	+	+	
Priapulida								
<i>Priapulus</i> <i>caudatus</i>		+			+		+	
Oligochaeta								
продолжение таблицы IV на следующей странице								

## продолжение таблицы IV

участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне-зеле-нец-кая	Шельпино	Порч-ниха	Ива-нов-ская
горизонт ли-торали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ
<i>Capitella capitata</i>								
	+	++	+		+		+	
<i>Enchytraeidae varia</i>		+	++	++	+	+	+	
<i>Nais sp.</i>						++		
<i>Oligochaeta gen. sp.</i>					+			
<i>Paranaïs littoralis</i>				+	+			
<i>Tubifex costatus</i>	++	+	+	++	+			+
<i>Tubificidae varia</i>	+							
<i>Tubificoides benedeni</i>		++	+	+	+		+	+
Polychaeta								
<i>Alitta virens</i>	+							
<i>Arenicola marina</i>				+	+	++		
<i>Clitellio arenarius</i>	+		++	++	+	+	+	
<i>Eteone longa</i>		++						
<i>Fabricia sabella</i>	+	+	+	++	+	++		+
<i>Nainereis quadricuspida</i>					+			+
<i>Nereis pelagica</i>		+						
<i>Nereis sp.</i>		++						
<i>Pectinaria koreni</i>		+						
<i>Phyllodoce groenlandica</i>		+			+			
<i>Polydora quadrilobata</i>				+				
<i>Pygospio elegans</i>	+	++	++	+	+	++	+	

продолжение таблицы IV на следующей странице

## продолжение таблицы IV

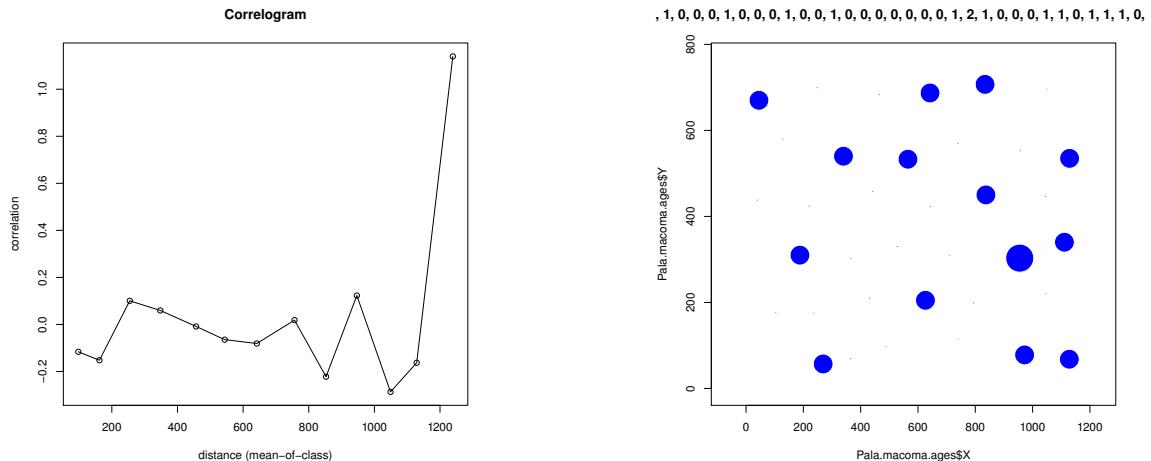
участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне-зеле-нейц-кая	Шельпино	Порч-ниха	Ива-нов-ская
горизонт ли-торали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ
<i>Sabellidae varia</i>		+	+					
<i>Scalibregma infundibulum</i>				+				
<i>Scoloplos armiger</i>	+		+	+	+		+	
<i>Spio sp.</i>								+
<i>Travisia forbesii</i>				+	+			
Isopoda								
<i>Jaera sp.</i>				+		+		
Amphipoda								
<i>Gammarus sp.</i>	+	+	+	+	+			
<i>Hyale prevosti</i>			+					
<i>Pseudolibrotus littoralis</i>					+			
Decapoda								
<i>Crangon crangon</i>			+					
Diptera								
<i>Chironomidae varia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Gastropoda								
<i>Epheria vincata</i>			+					
<i>Hydrobia ulvae</i>	+		+		+			+
<i>Littorina gr. obtusata</i>								
<i>Littorina gr. saxatilis</i>	+		+		+		+	
<i>Onoba aculeas</i>			+		+			
<i>Skineopsis planorbis</i>					+			
Bivalvia								
продолжение таблицы IV на следующей странице								

продолжение таблицы IV

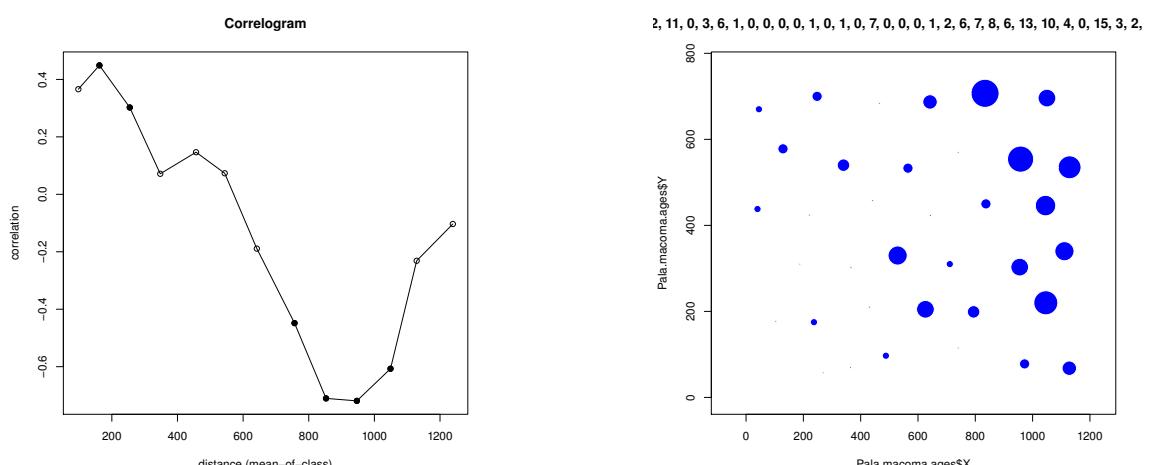
участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне-зеле-нец-кая	Шельпино	Порч-ниха	Ива-нов-ская
горизонт ли-торали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ
<hr/>								
<i>Cerastoderma edule</i>		++		+	+		+	
<i>Macoma balthica</i>	++	++	++	+++	+	++	+	+
<i>Mya arenaria</i>				++	+		+	+
<i>Mytilus edulis</i>	++	++	+	+++	+	++	+	
<i>Turtonia minuta</i>							+	

1525 С Приложение. Распределение особей *Macoma balthica* раз-  
1526 ного возраста на нижнем горизонте литорали Пала-  
1527 губы (Кольский заливы, Баренцево море)

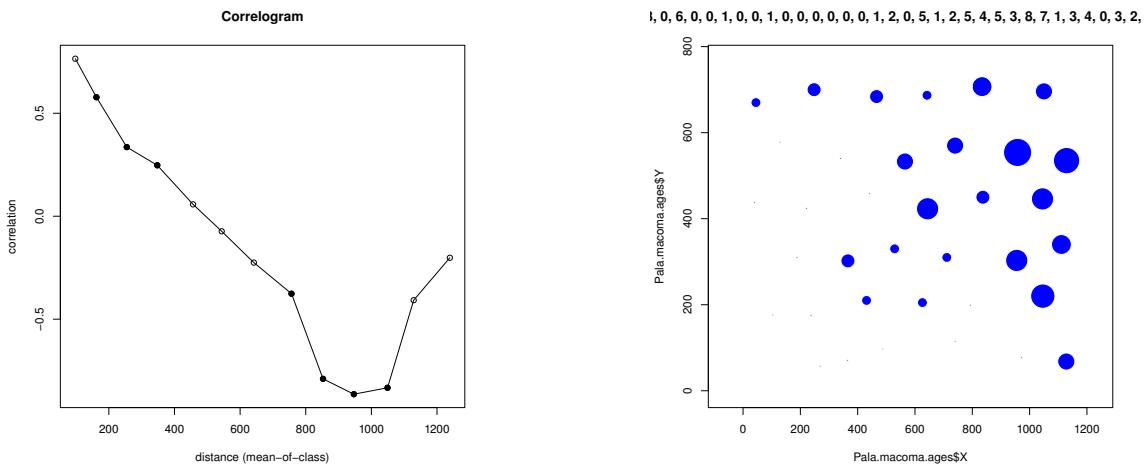
## Моллюски возрастом 1+



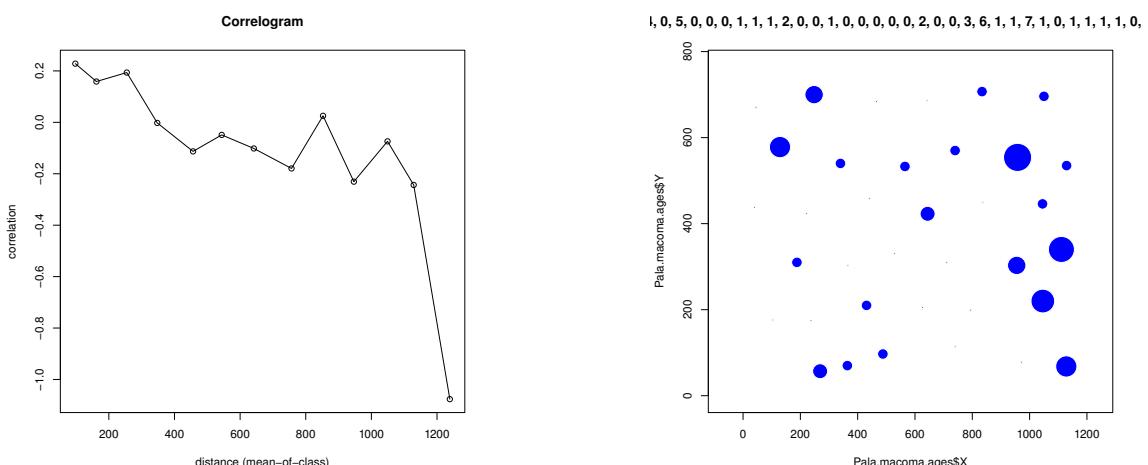
## Моллюски возрастом 2+



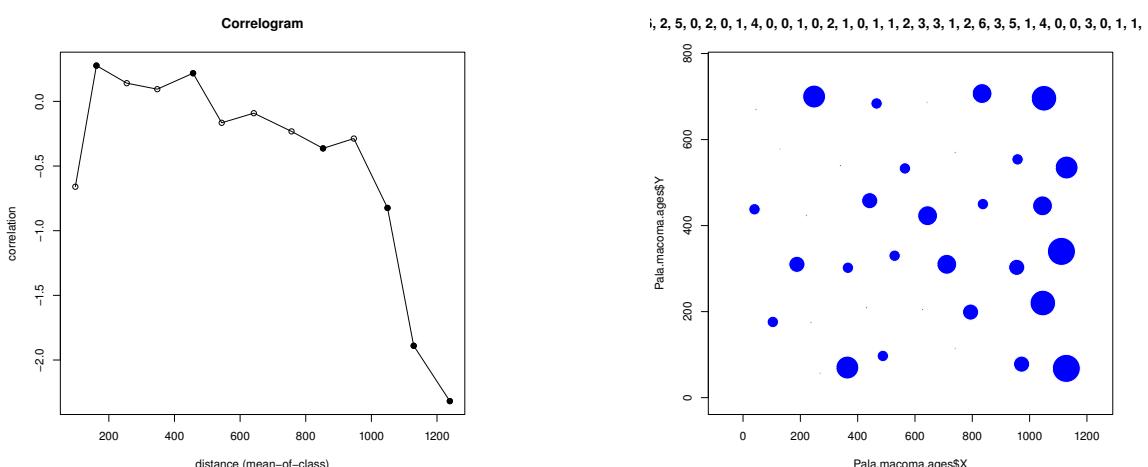
### Моллюски возрастом 3+



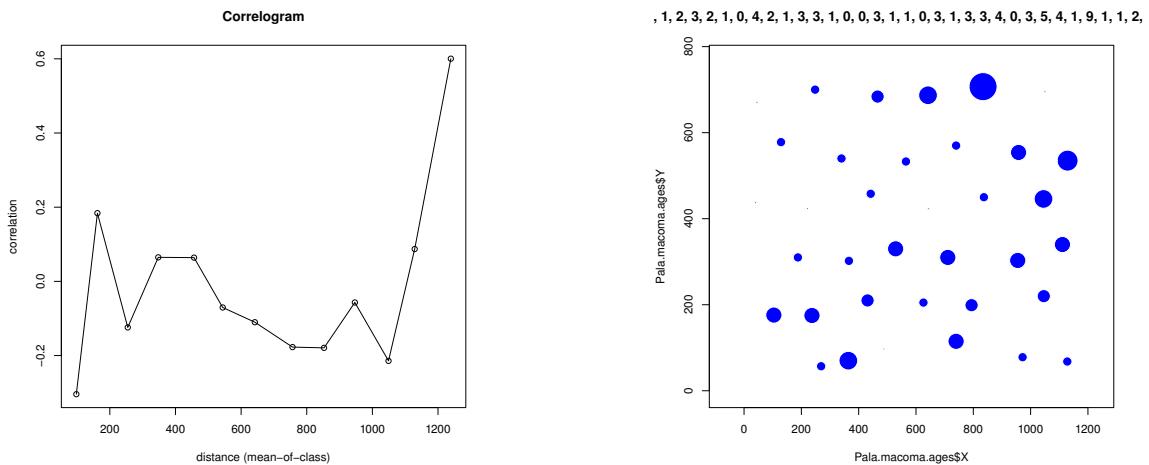
### Моллюски возрастом 4+



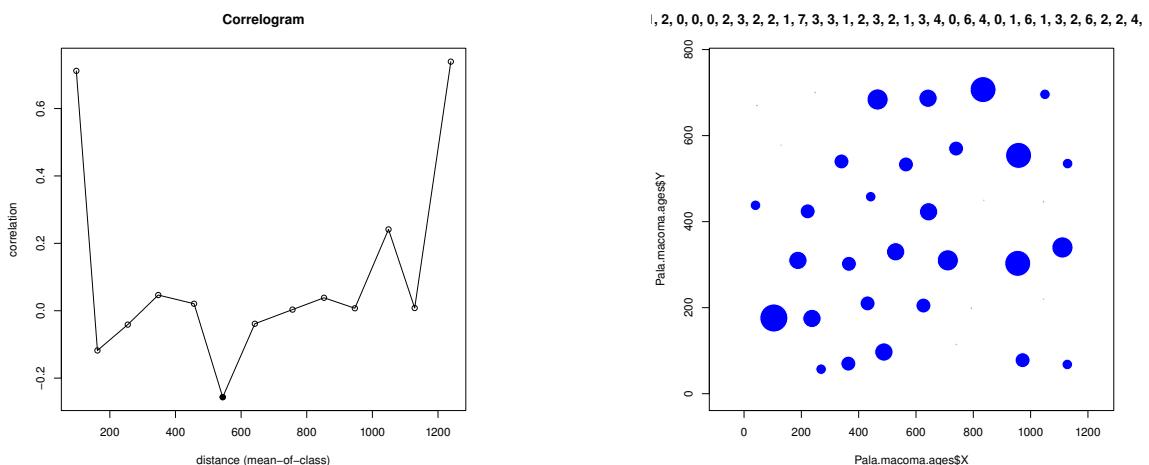
### Моллюски возрастом 5+



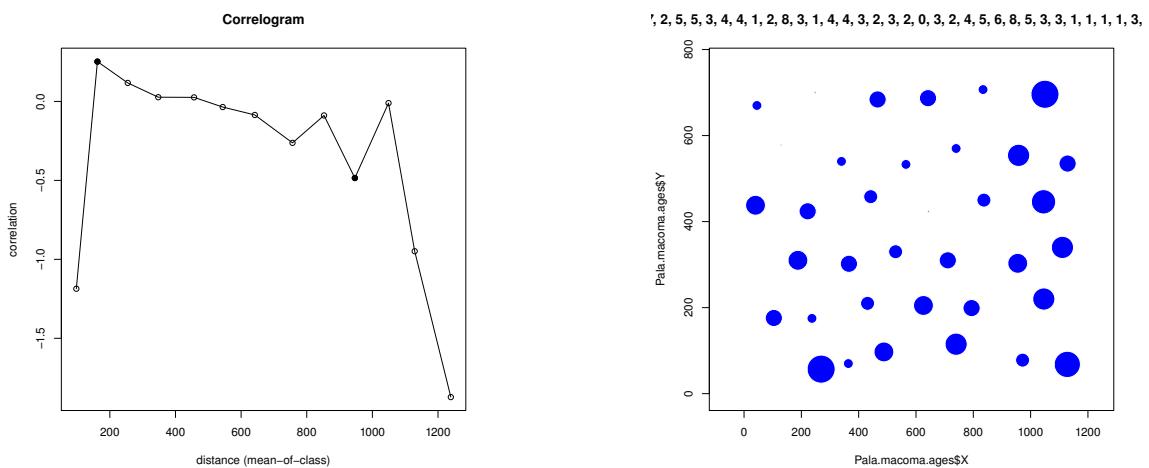
### Моллюски возрастом 6+



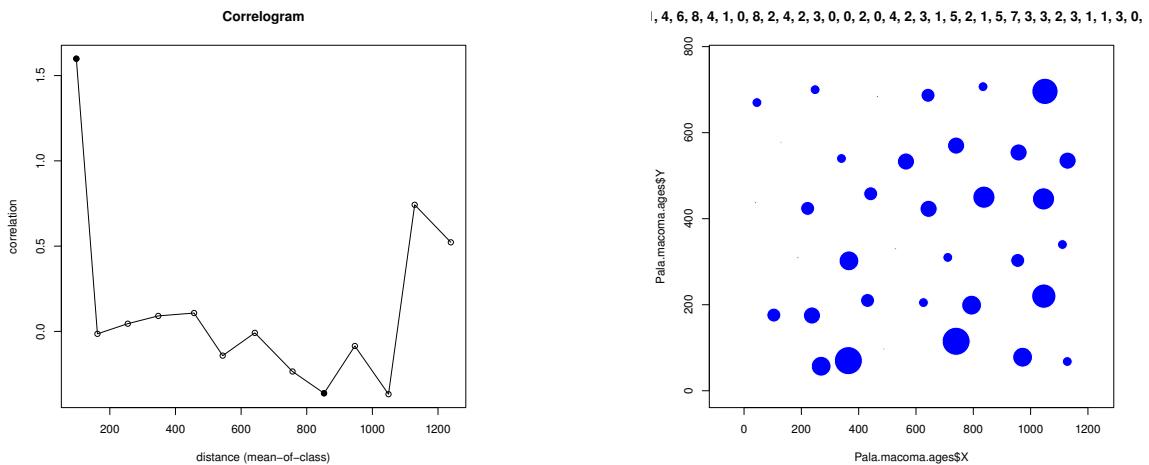
### Моллюски возрастом 7+



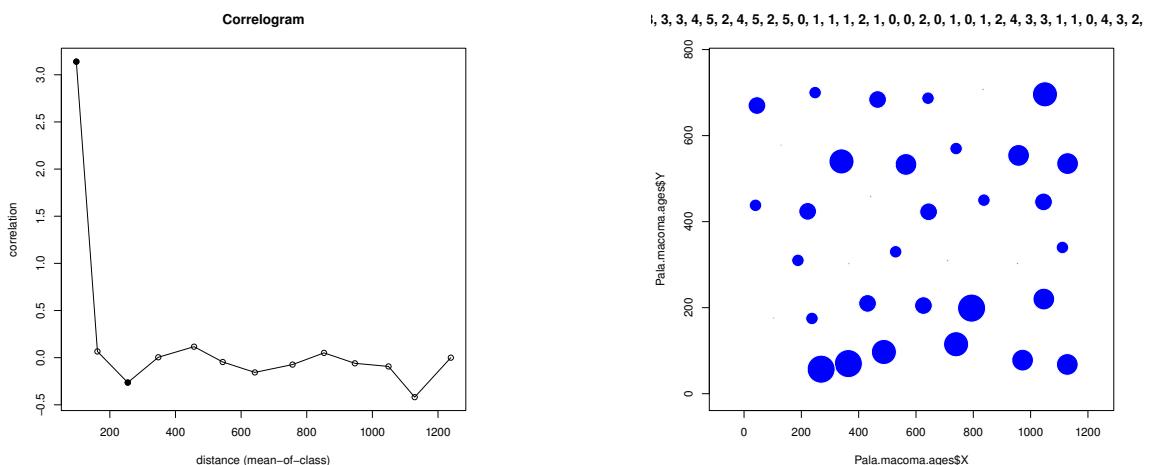
### Моллюски возрастом 8+



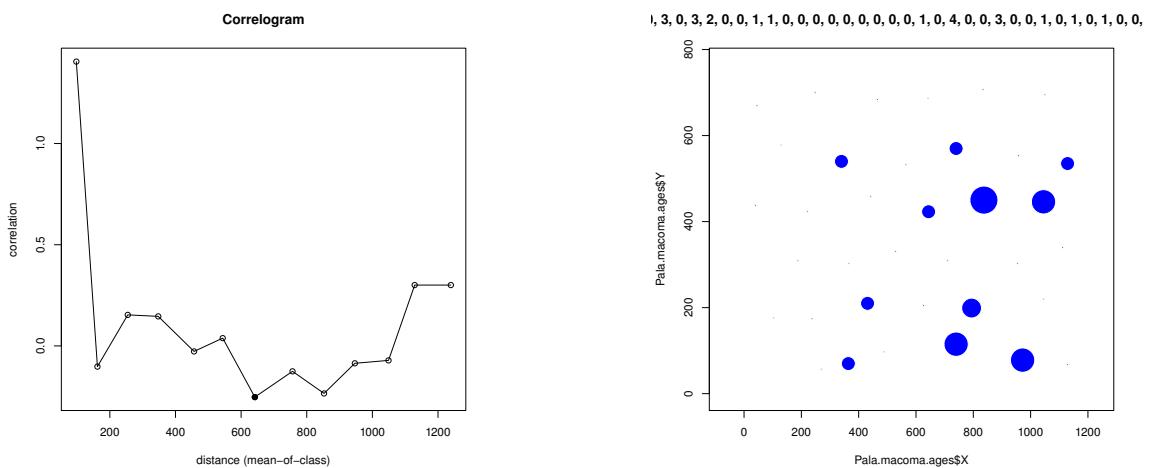
### Моллюски возрастом 9+



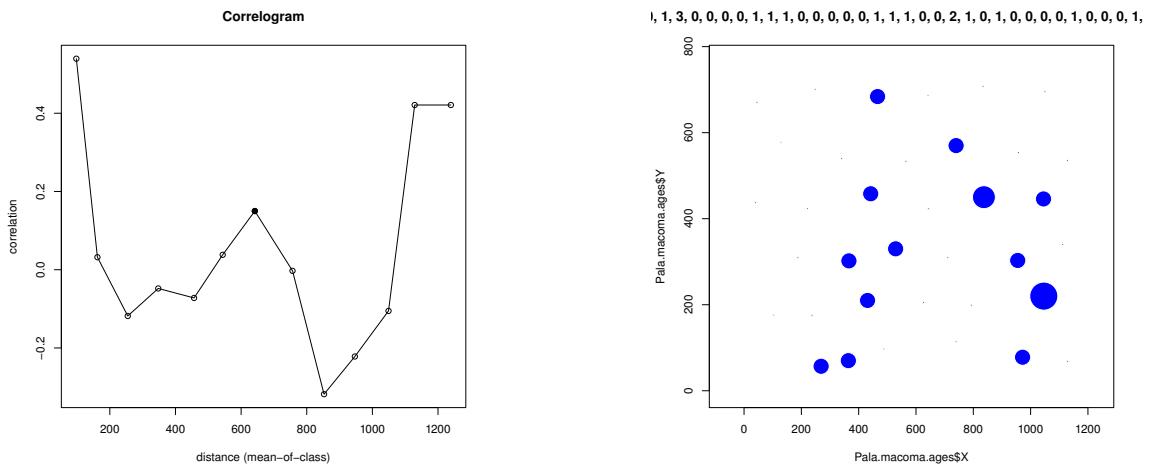
### Моллюски возрастом 10+



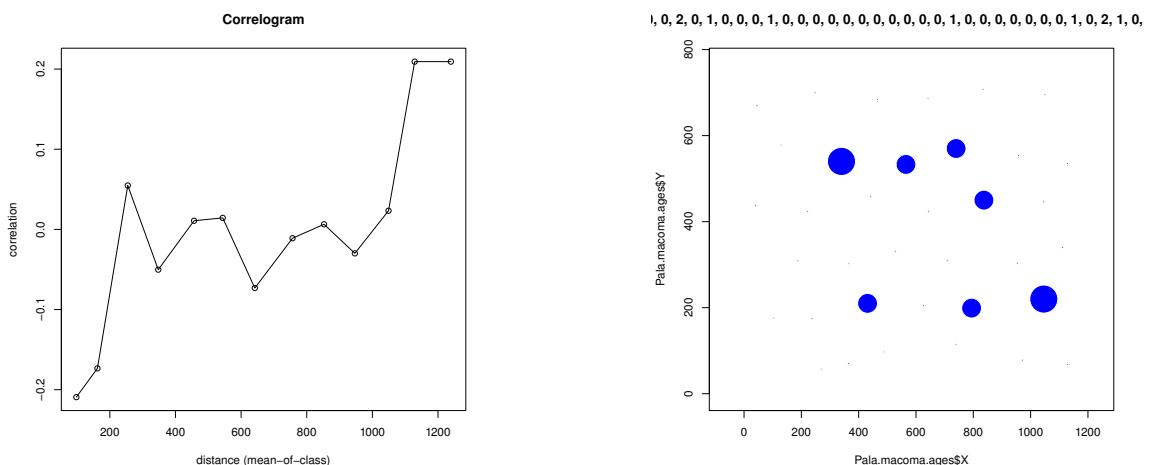
### Моллюски возрастом 11+



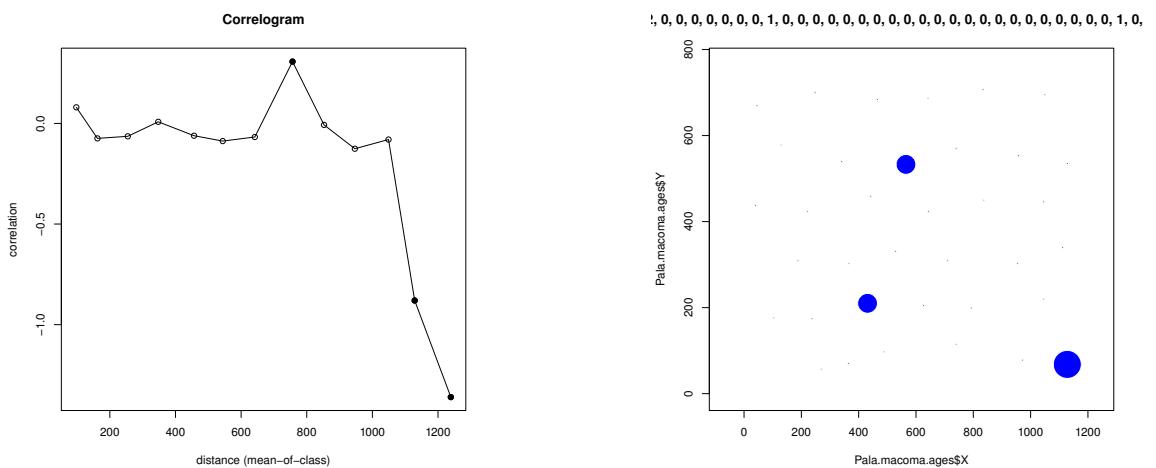
### Моллюски возрастом 12+



### Моллюски возрастом 13+



### Моллюски возрастом 14+



## D Размерная структура *Macoma balthica* в исследованных поселениях Кандалакшского залива Белого моря

На всех графиках абсцисса — длина раковины, мм; ордината — численность особей, экз./м<sup>2</sup>. Указано средняя численность особей определенного размера ± ошибка средней.

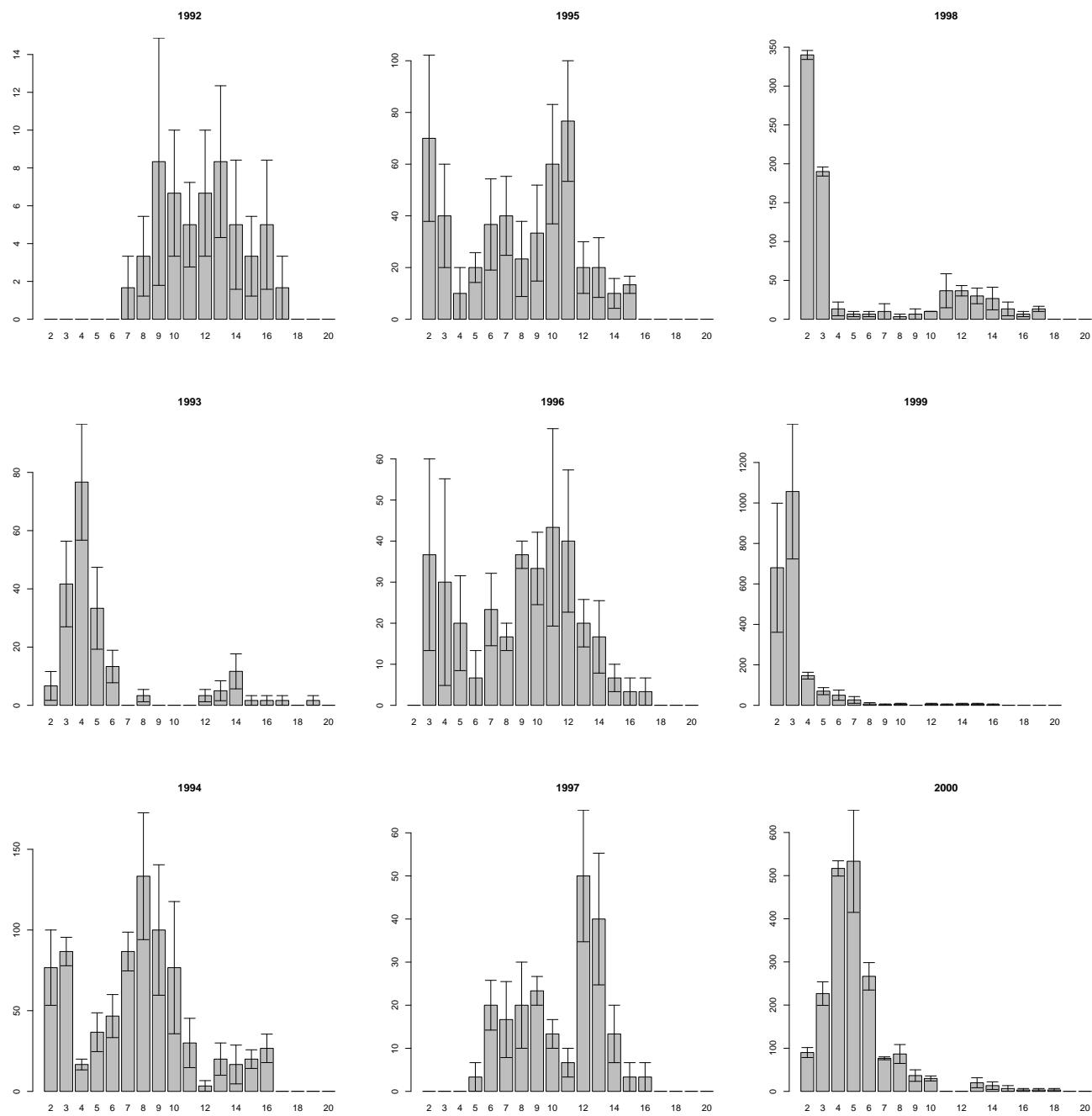


Рис. I. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Лувенъги

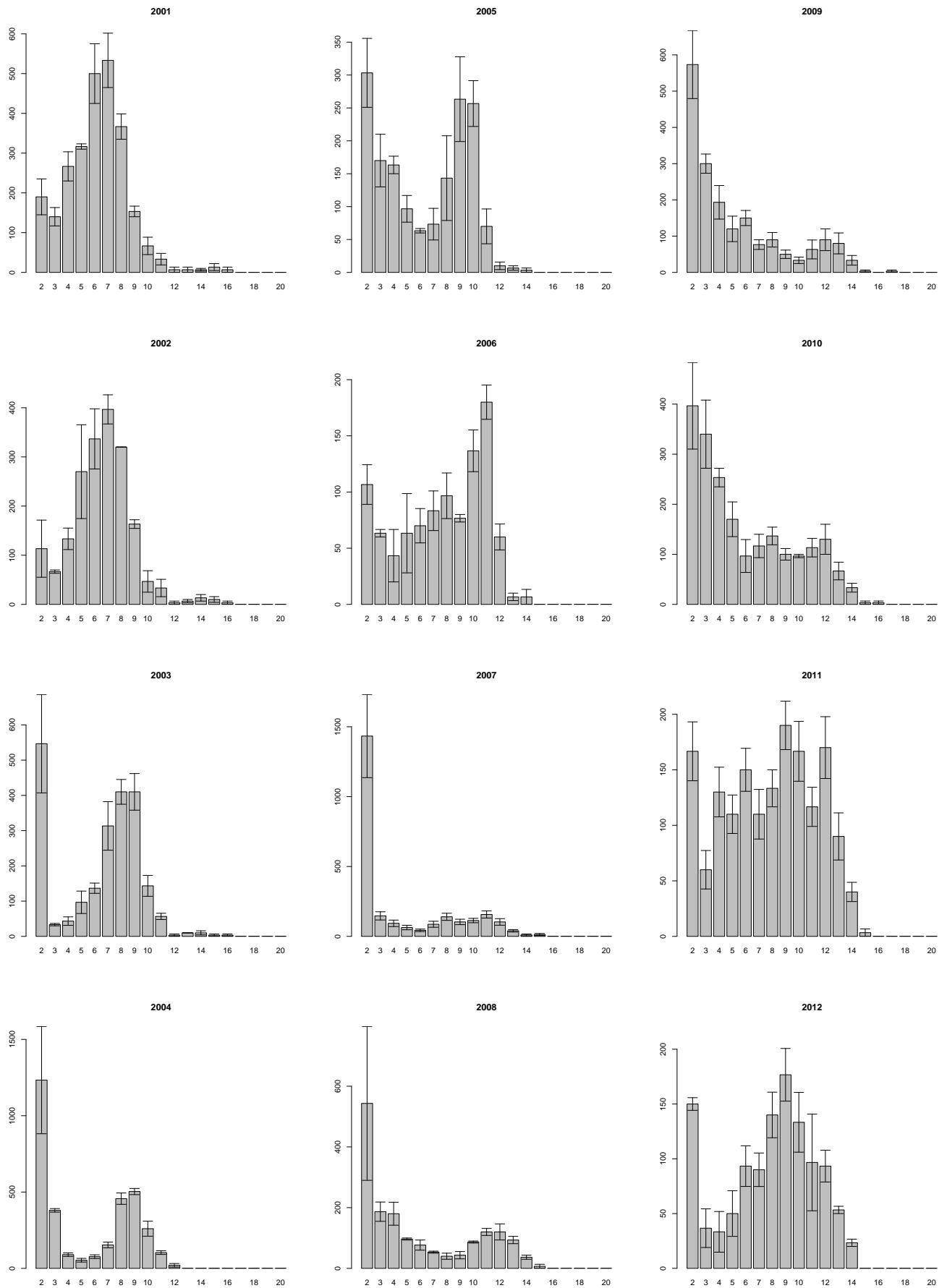


Рис. I (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Лувенъги

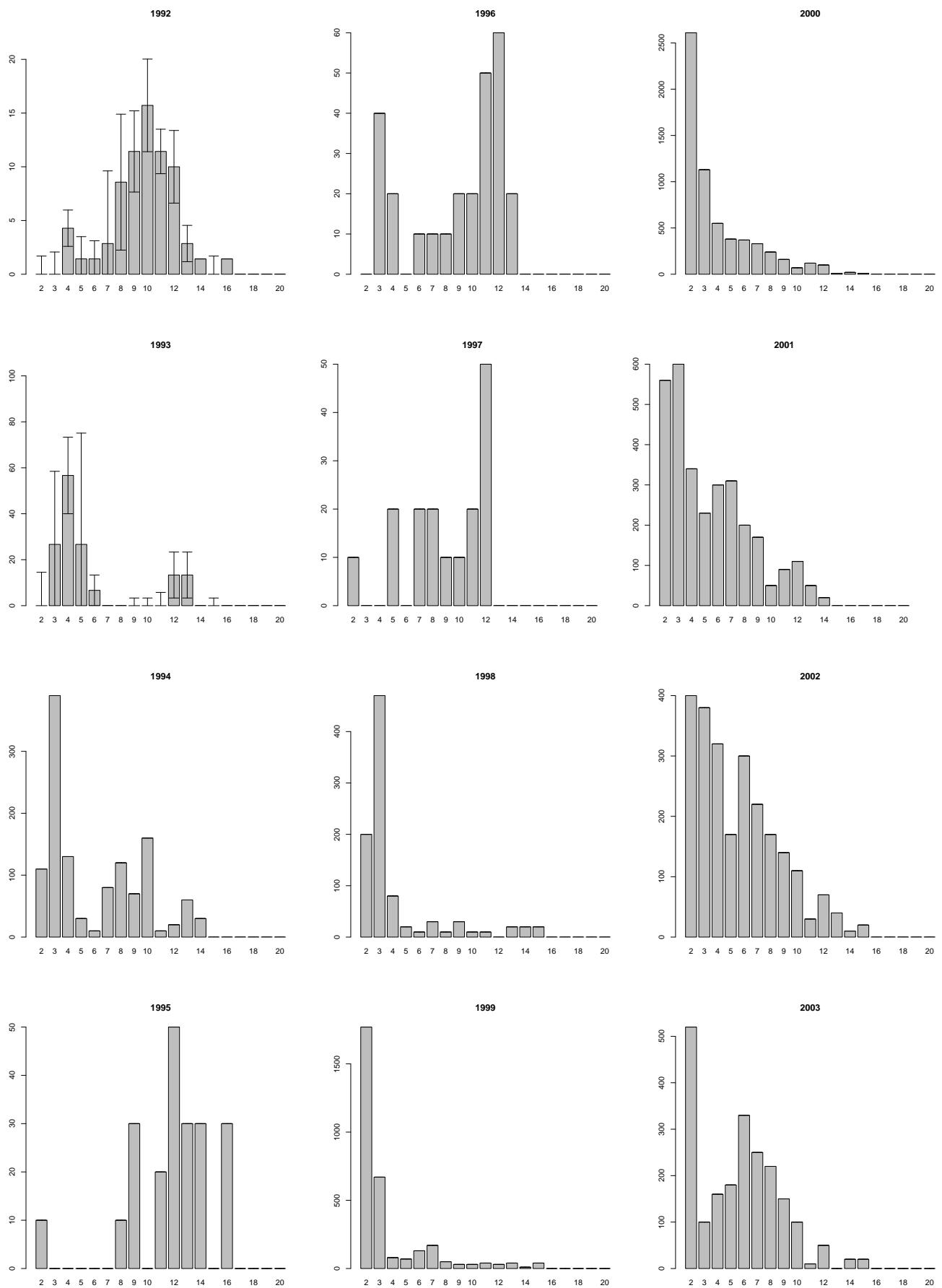


Рис. II. Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

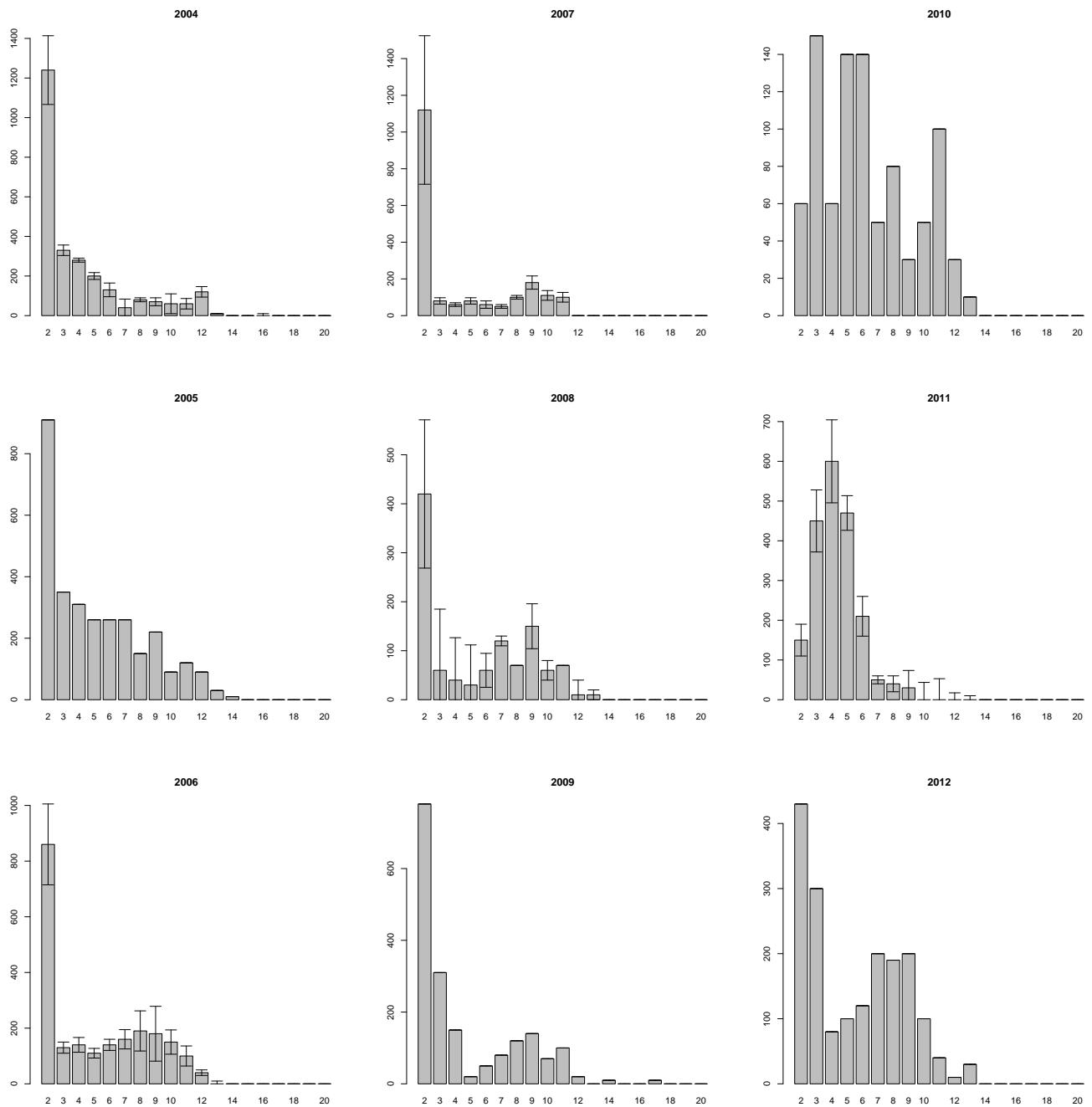


Рис. II (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

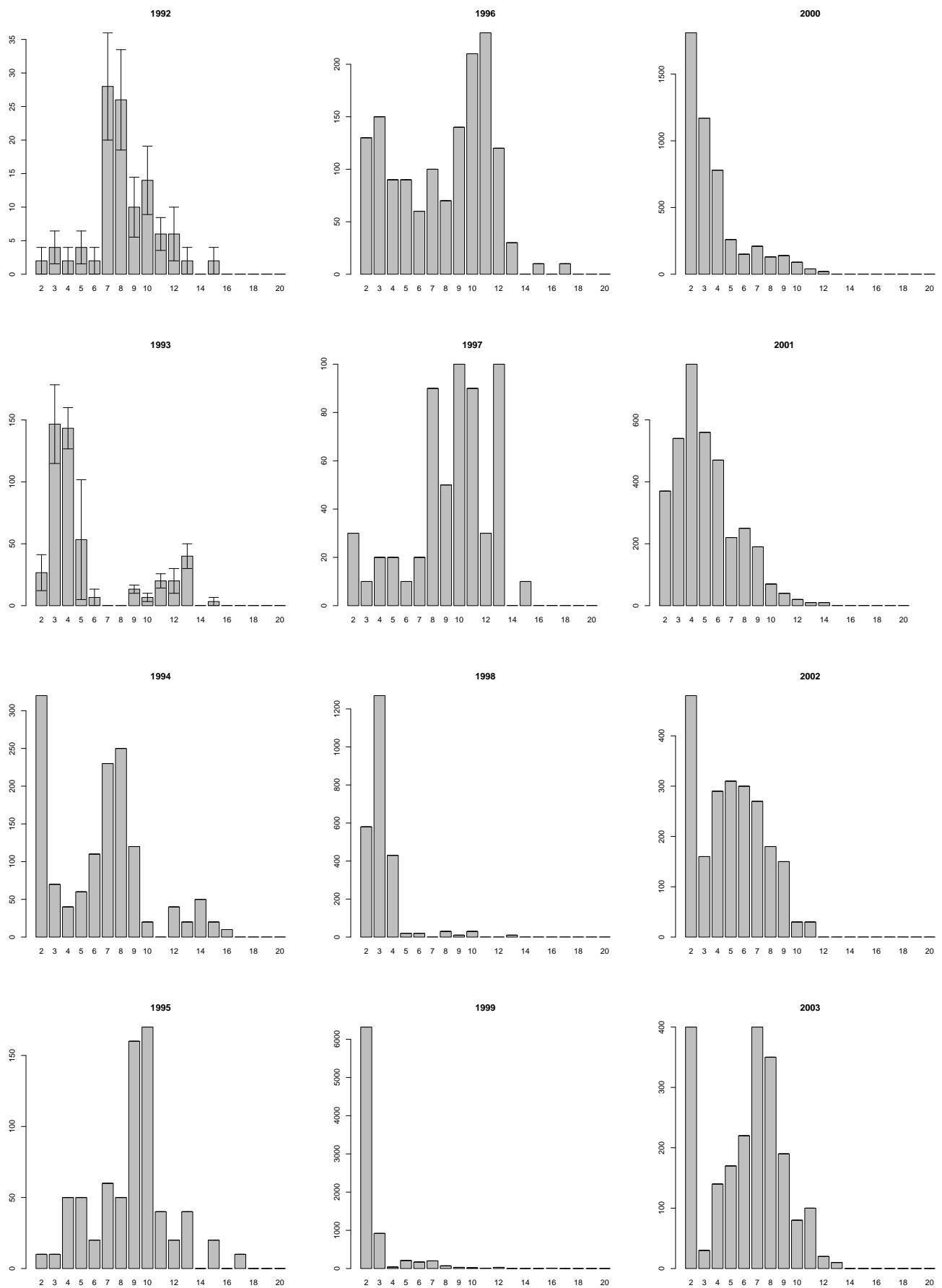


Рис. III. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

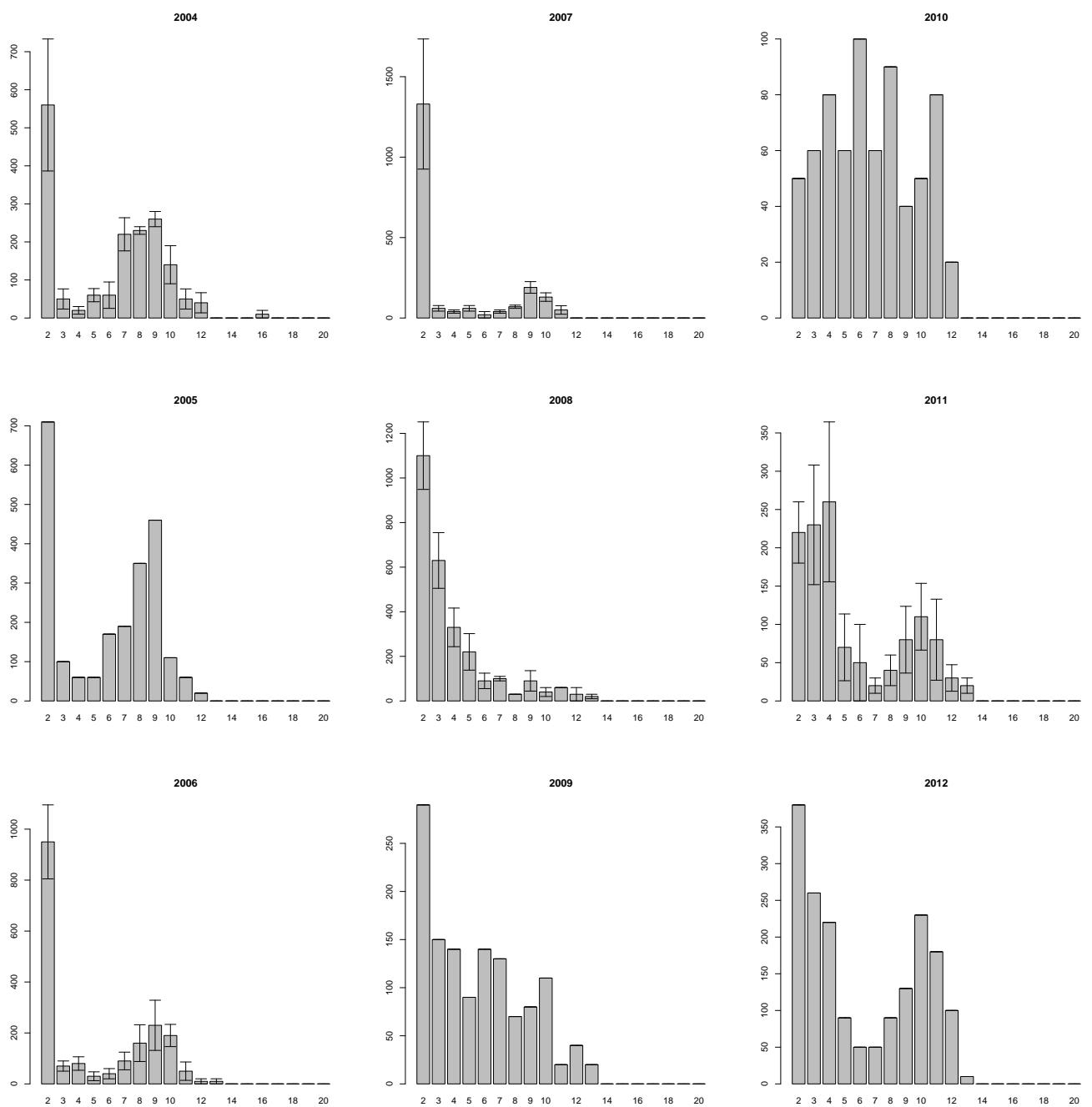


Рис. III (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

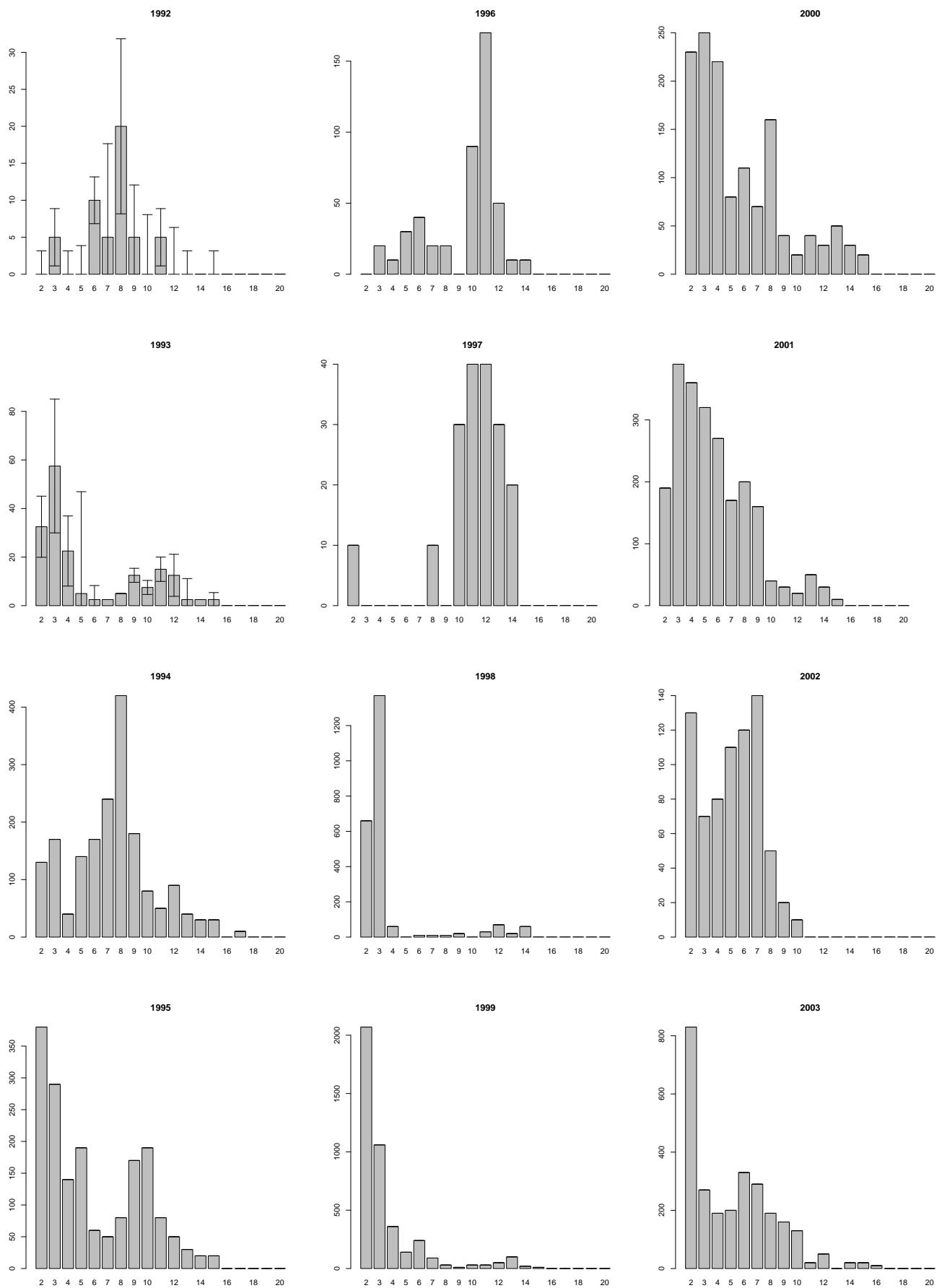


Рис. IV. Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

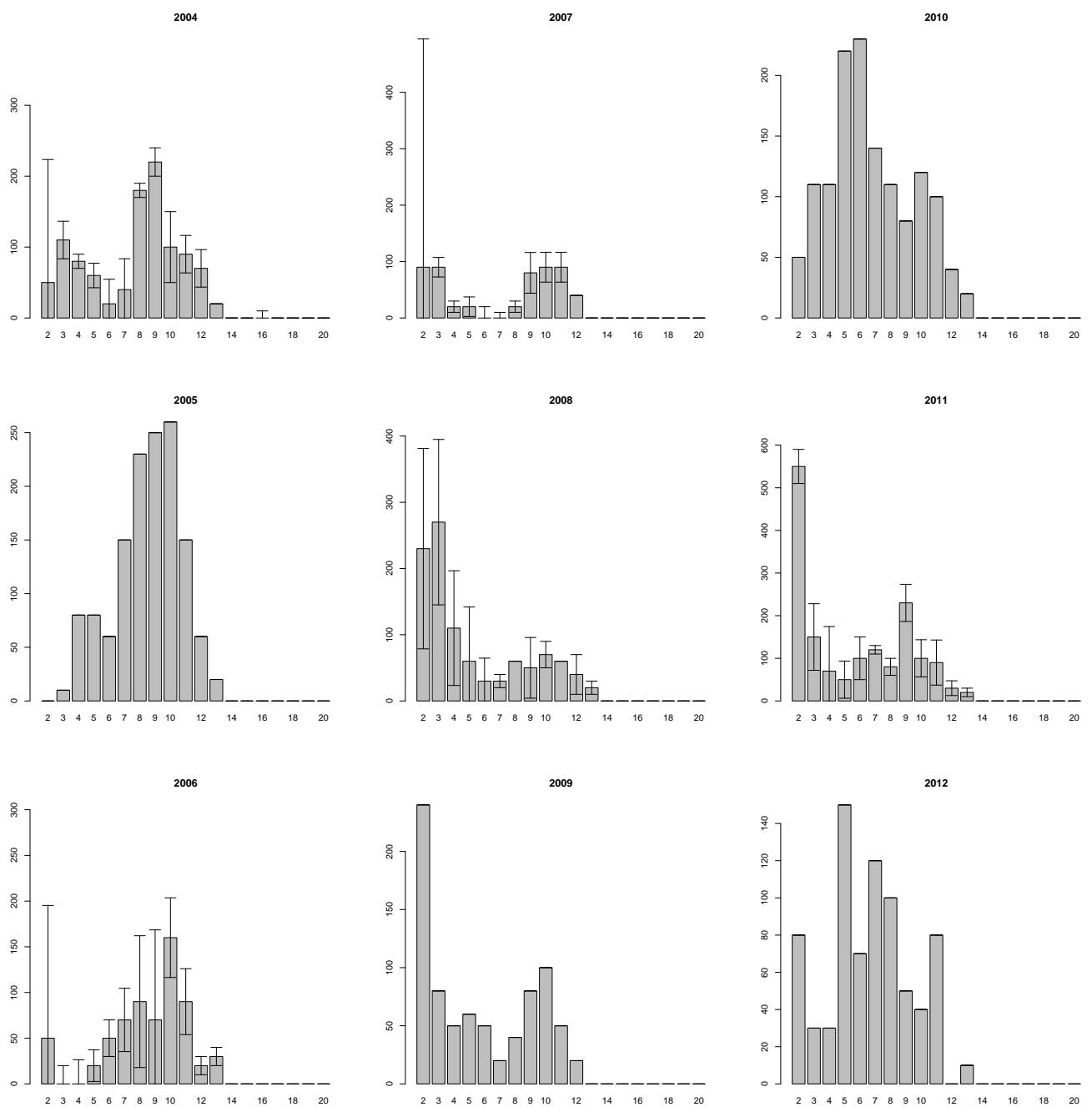


Рис. IV (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

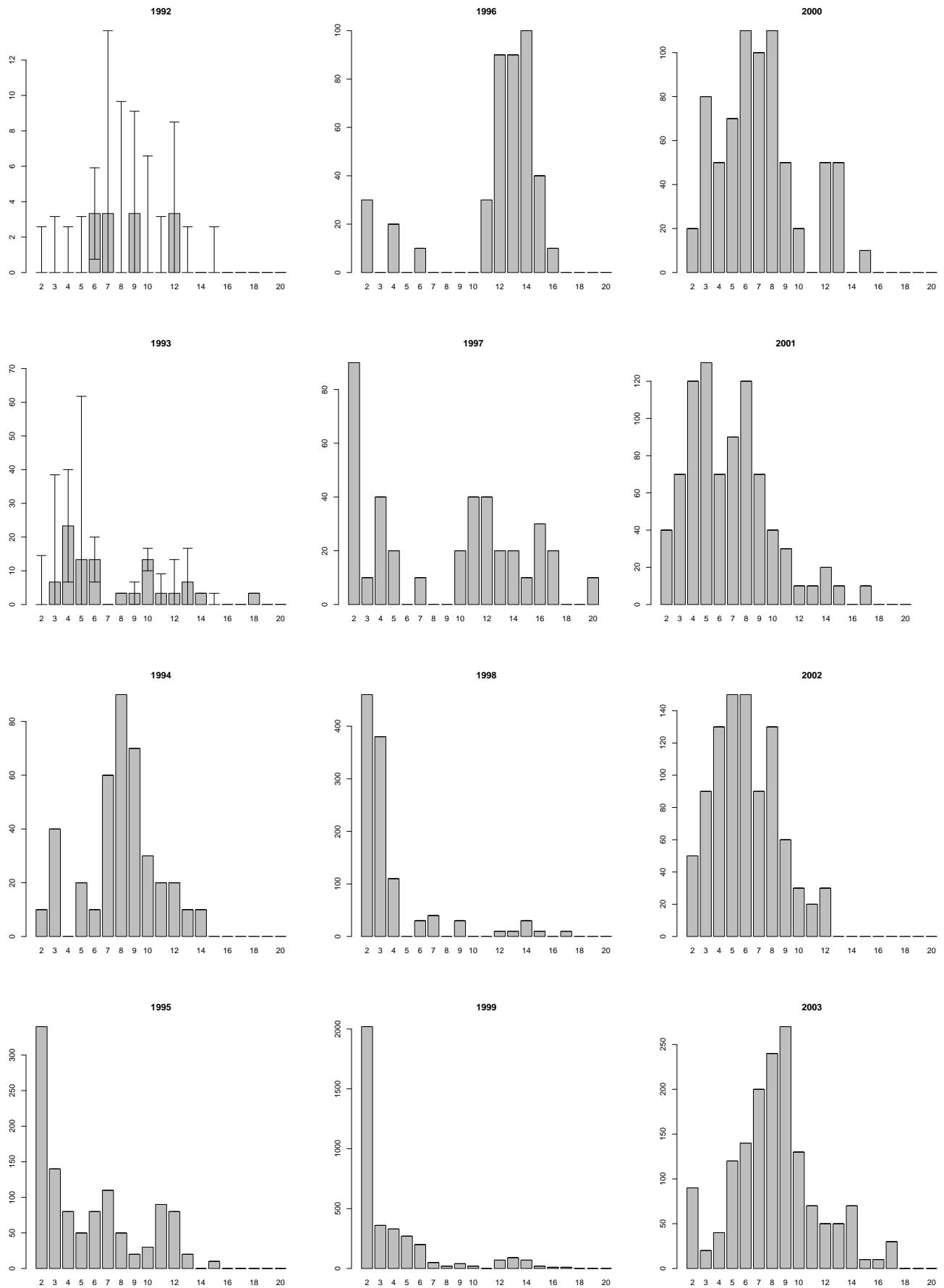


Рис. V. Размерная структура *Macoma balthica* в районе нуля глубин о. Горелого

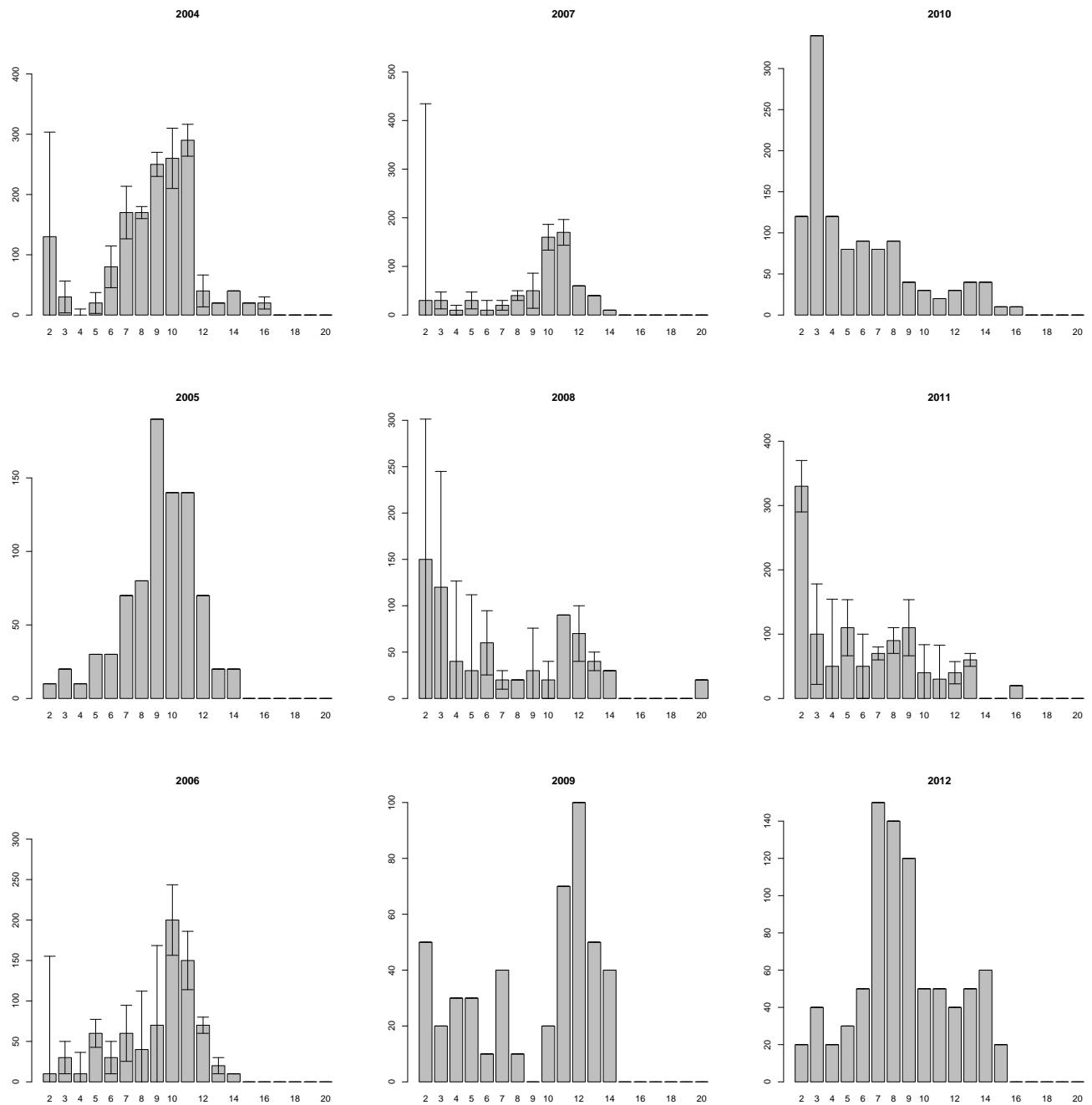


Рис. V (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин о. Горелого

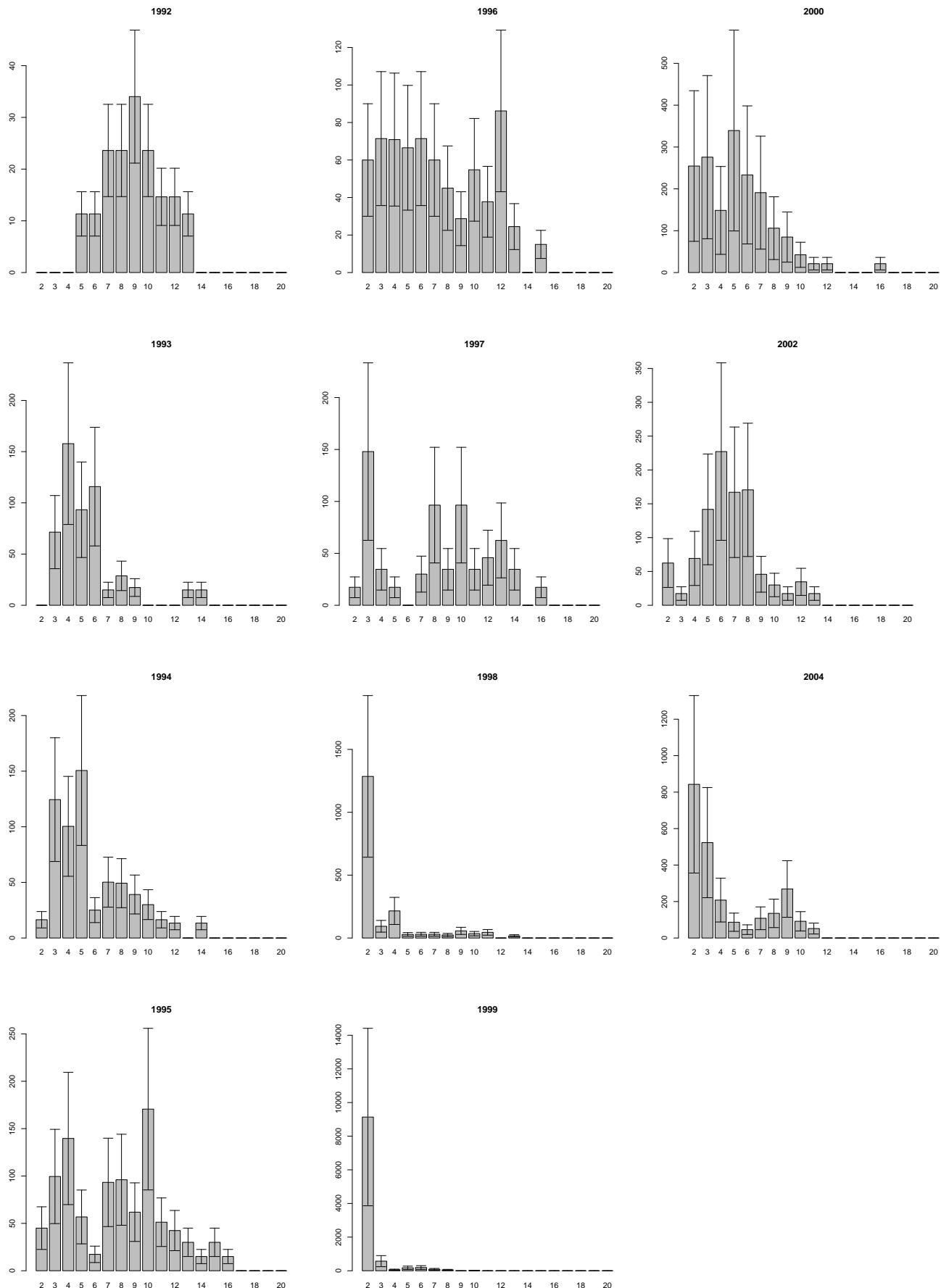


Рис. VI. Размерная структура *Macoma balthica* на верхнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувеньга

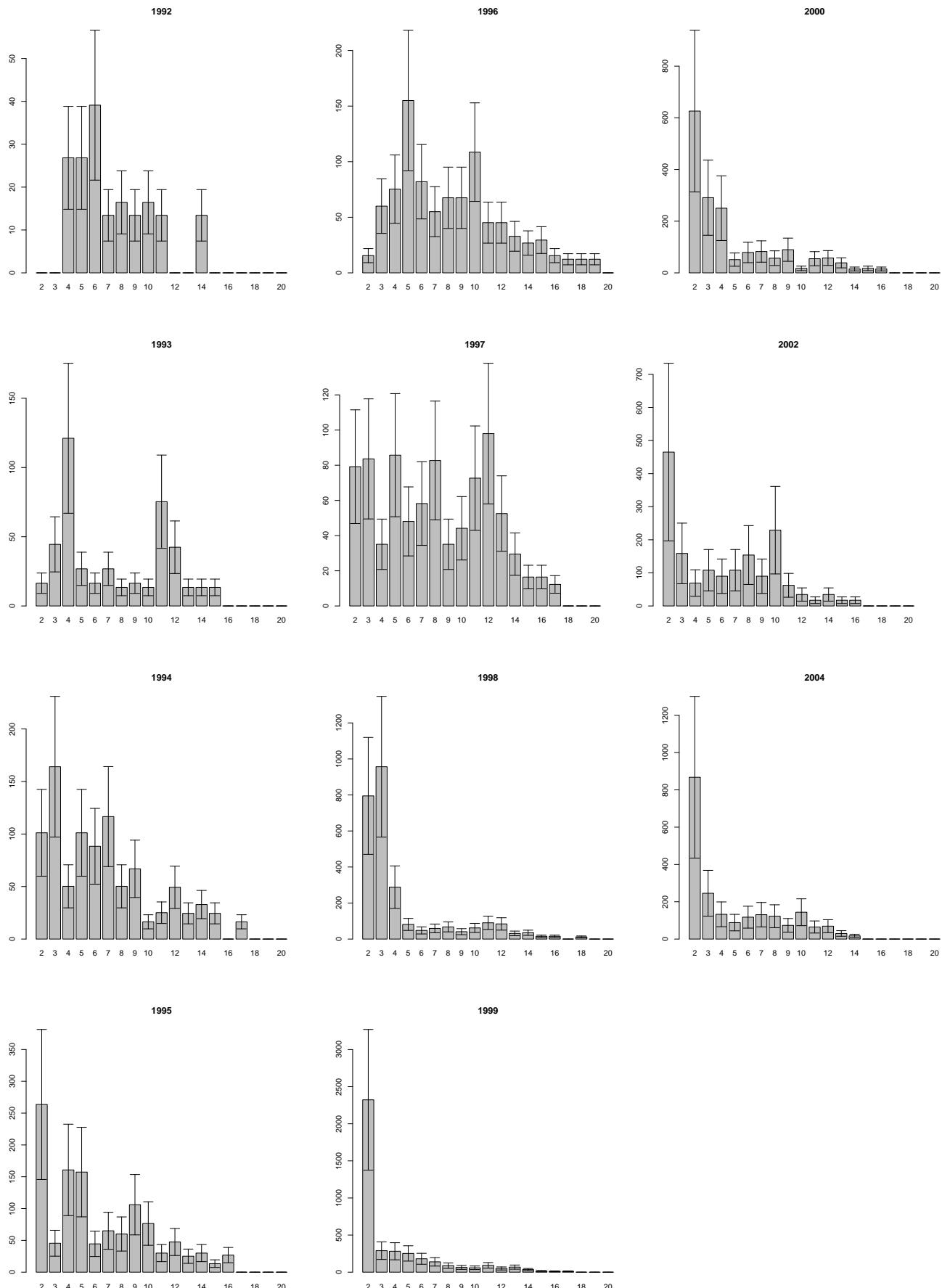


Рис. VII. Размерная структура *Macoma balthica* в пояссе фукоидов материковой литорали в районе пос. Лувеньга

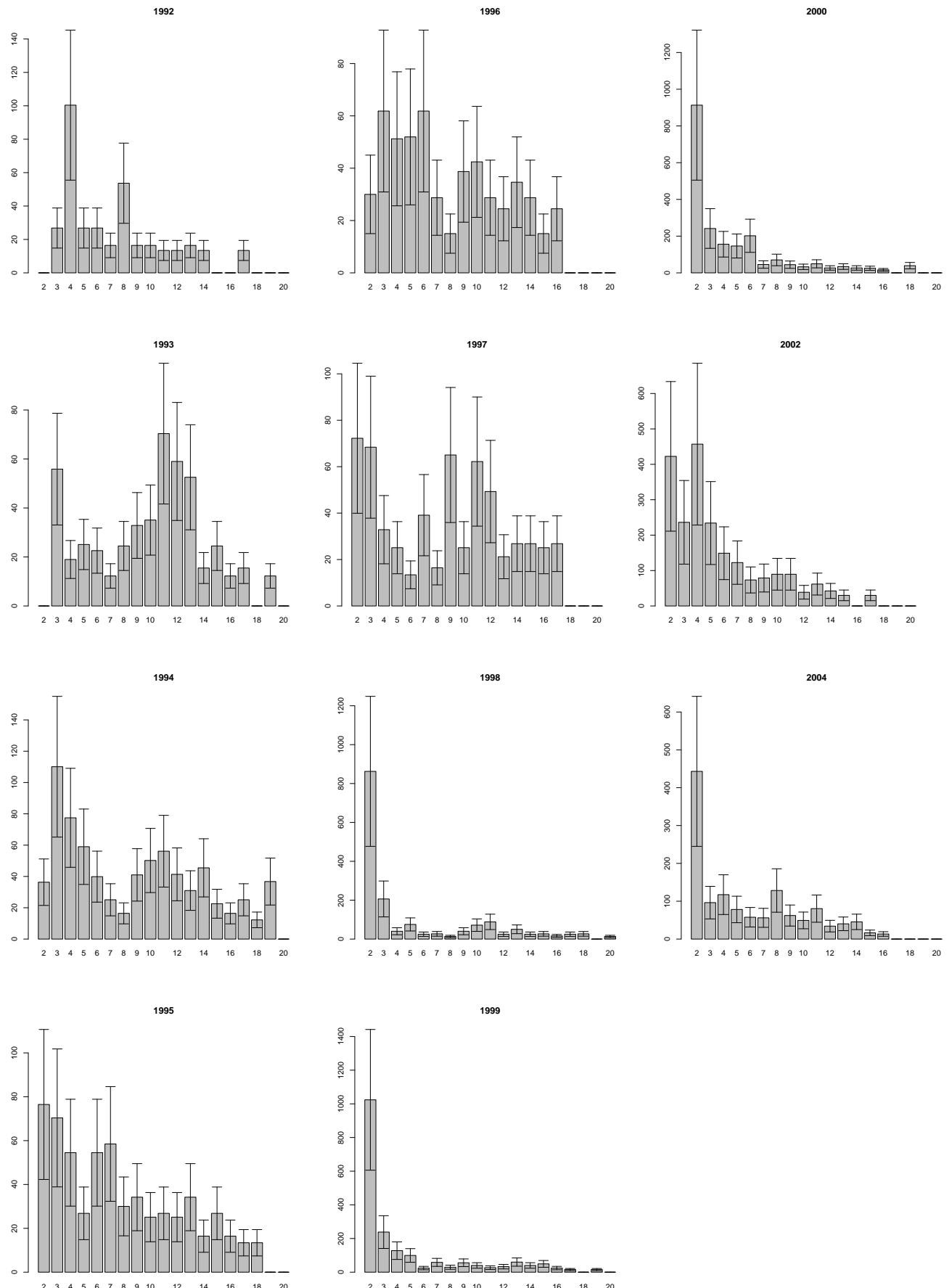


Рис. VIII. Размерная структура *Macoma balthica* в поясе взморника *Zostera marina* материковой лitorали в районе пос. Лувенъга

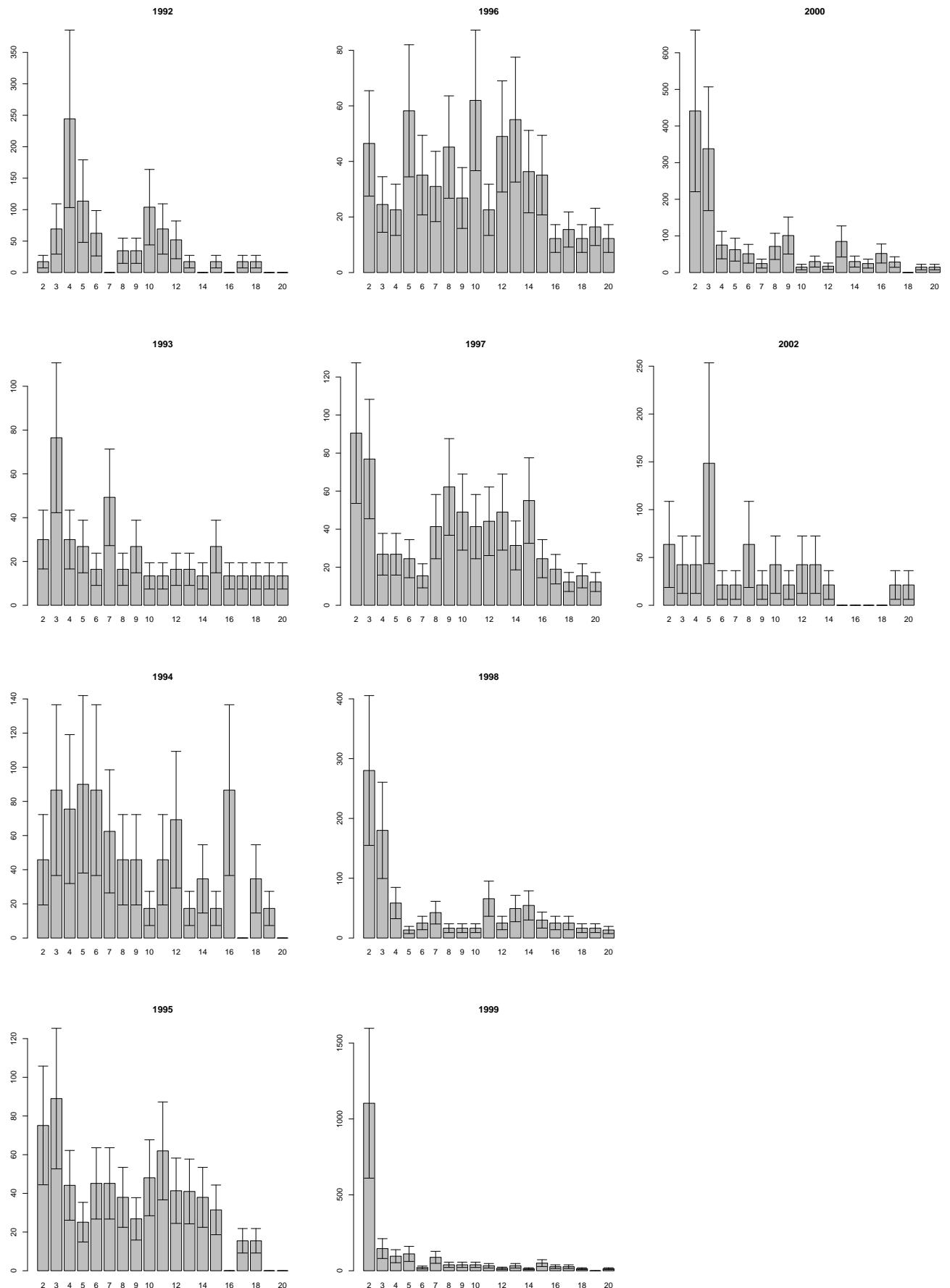


Рис. IX. Размерная структура *Macoma balthica* на нижнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувенъга

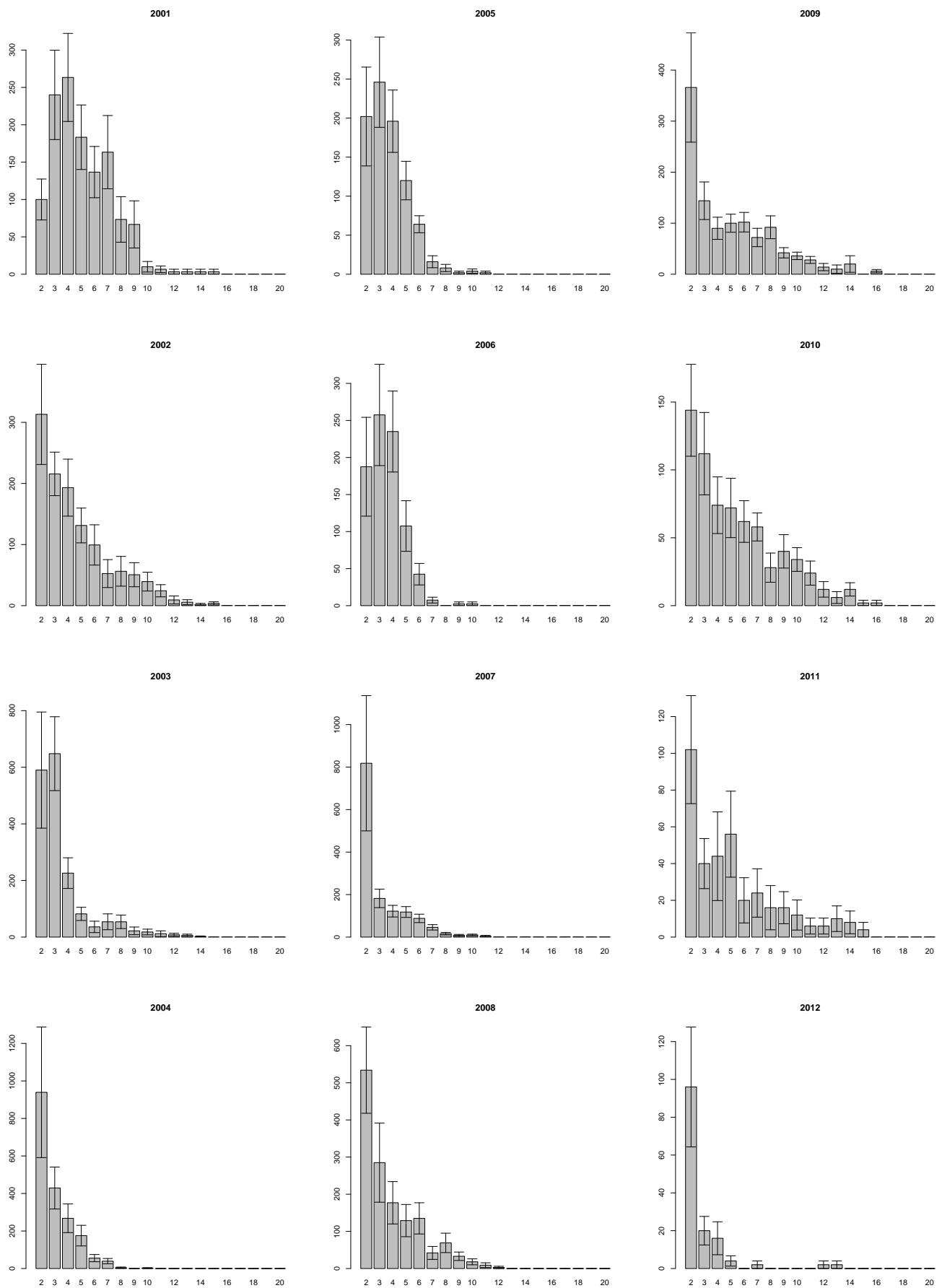


Рис. X. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин в Южной губе о. Ряшкова

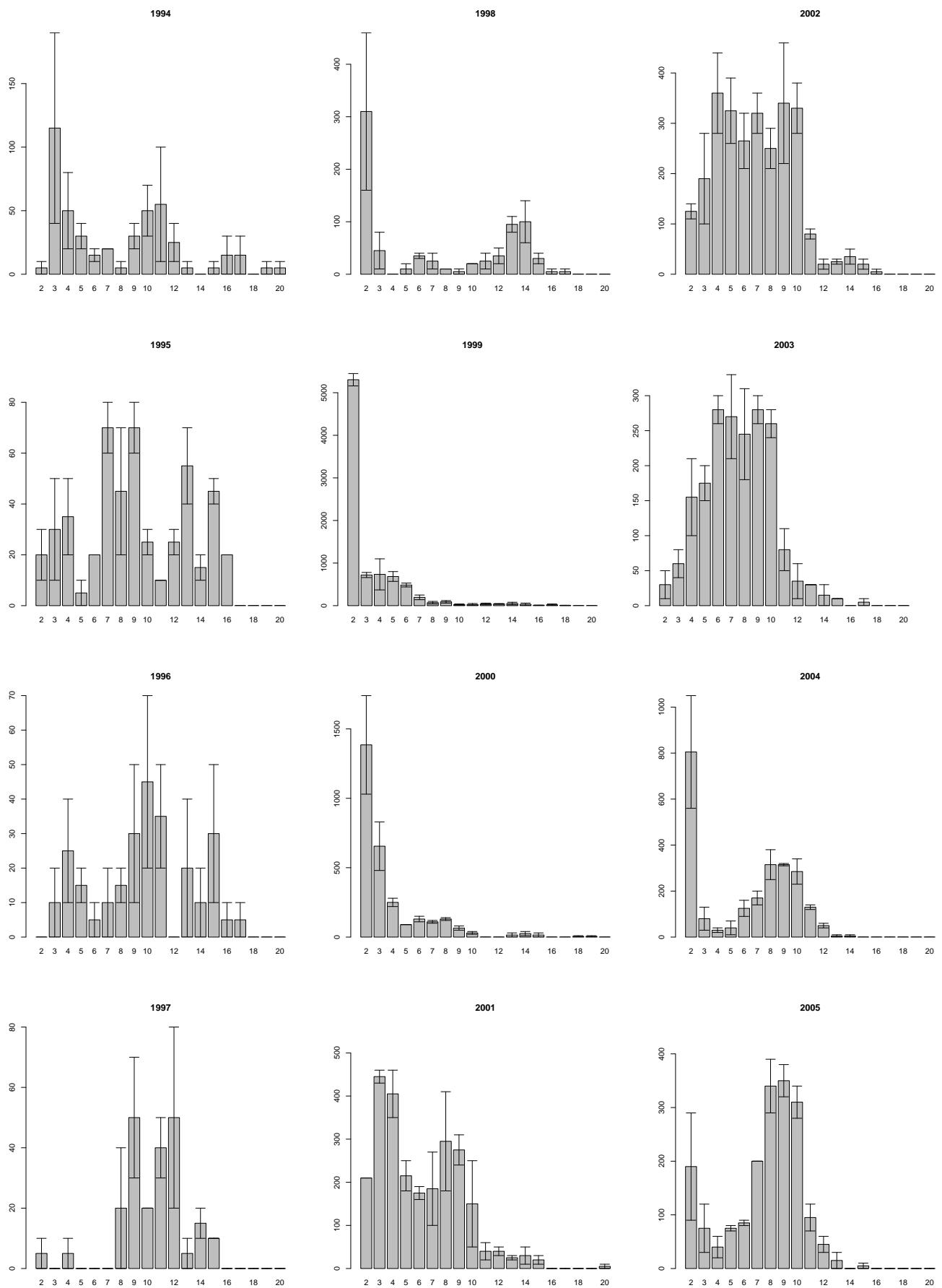


Рис. XI. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Ряшковой салмы

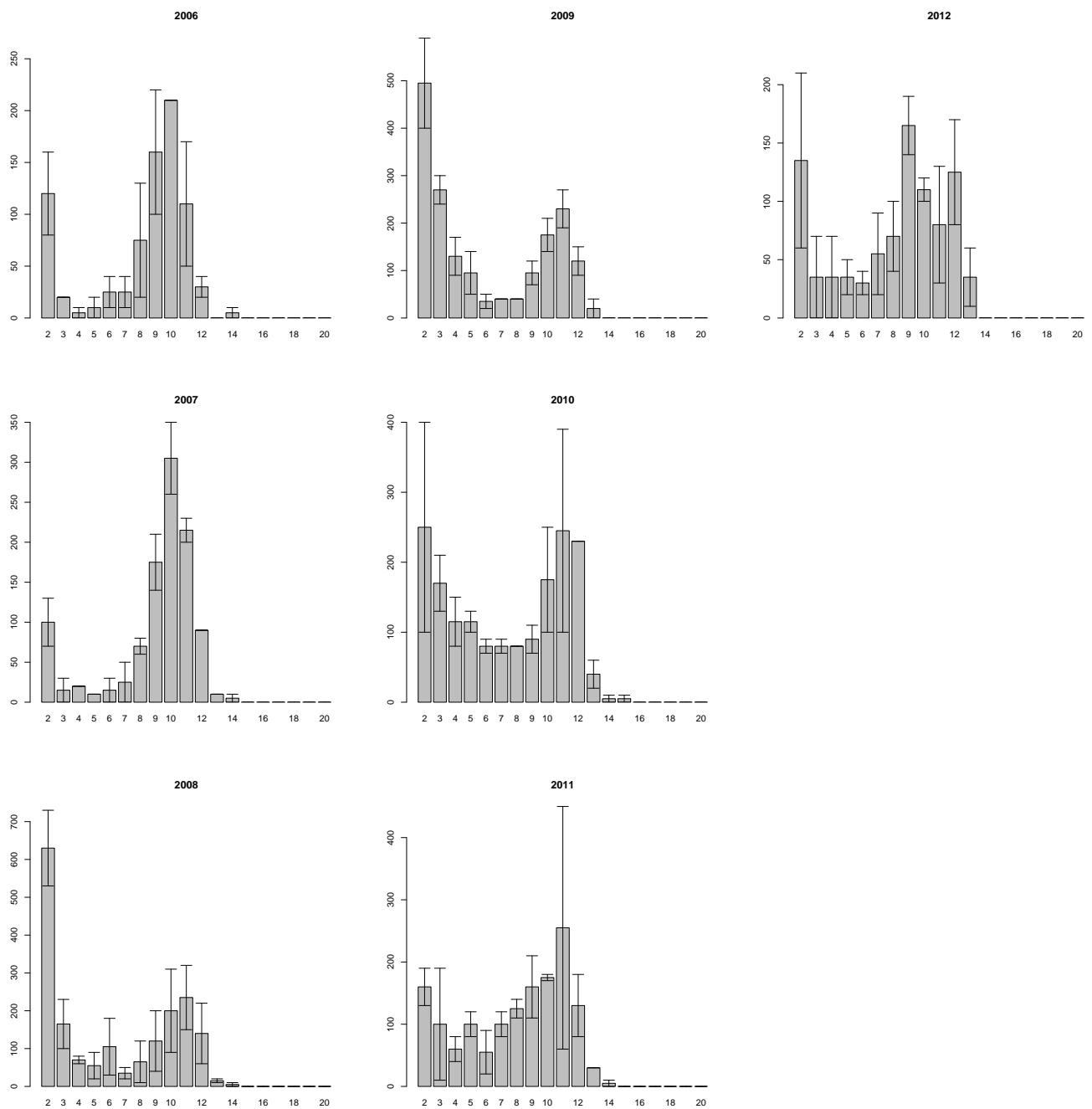


Рис. XI (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Ряшковой салмы

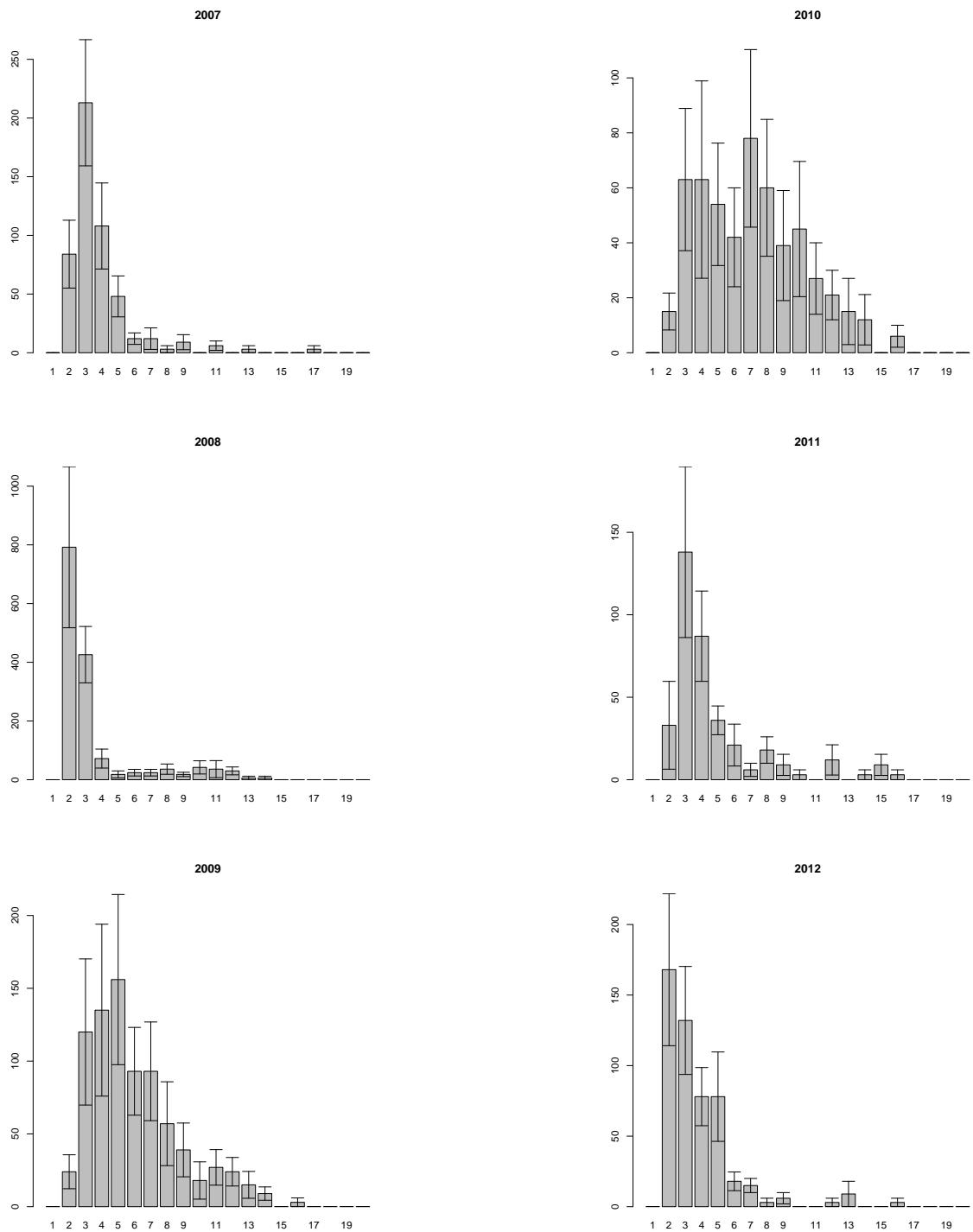


Рис. XII. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин литорали о.Ломнишний

1532 Е Размерная структура *Macoma balthica* в исследованных  
 1533 поселениях Баренцева моря

1534 На всех графиках абсцисса — длина раковины, мм; ордината — численность особей,  
 1535 экз./м<sup>2</sup>. Указано средняя численность особей определенного размера ± ошибка средней.

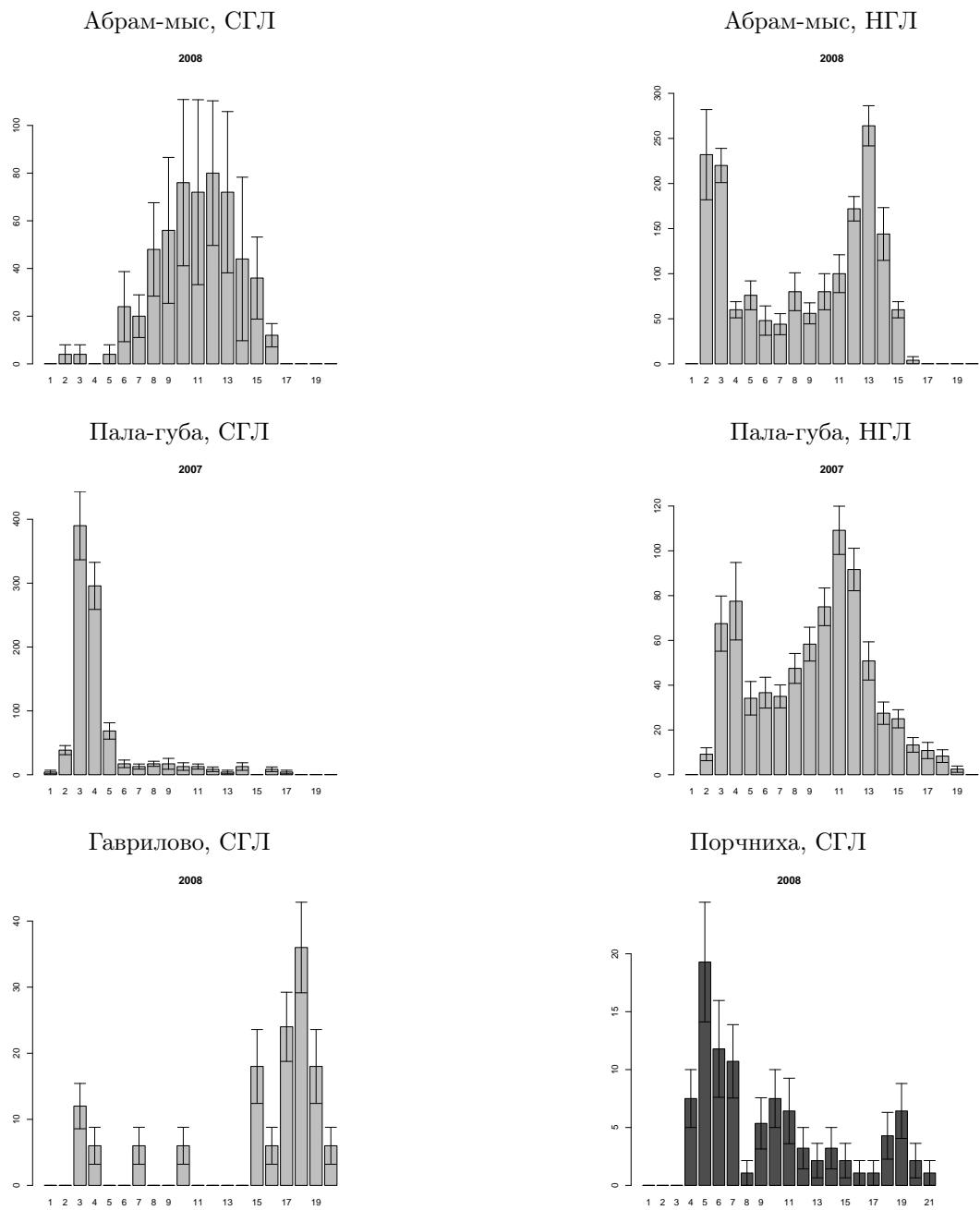
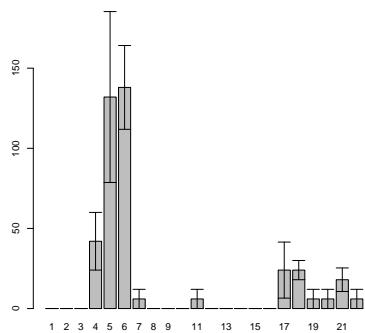


Рис. XIII. Размерная структура *Macoma balthica* в поселениях Мурманского побережья Баренцева моря

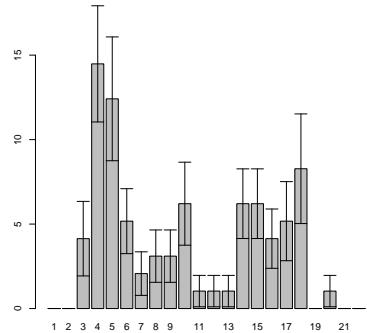
Ярнышная, ВГЛ

2008



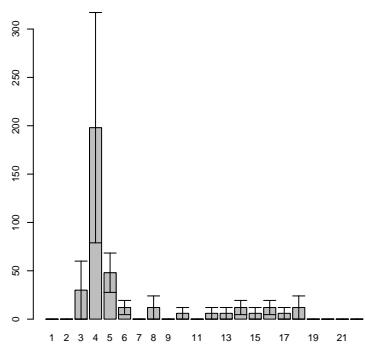
Ярнышная, СГЛ

2007



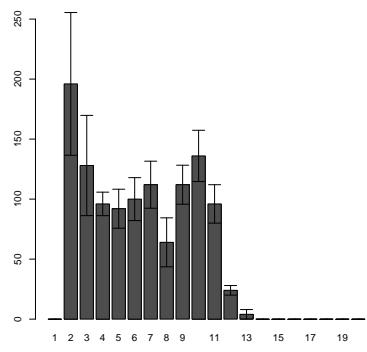
Ярнышная, НГЛ

2008



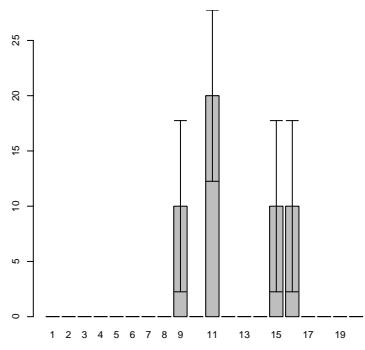
Ивановская, ВСЛ

2008



Шельпино, ВГЛ

2008



Шельпино, СГЛ

2008

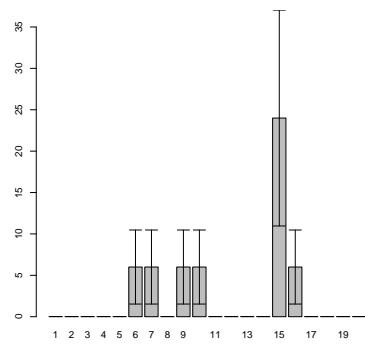


Рис. XIII (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в поселениях Мурманского побережья Баренцева моря

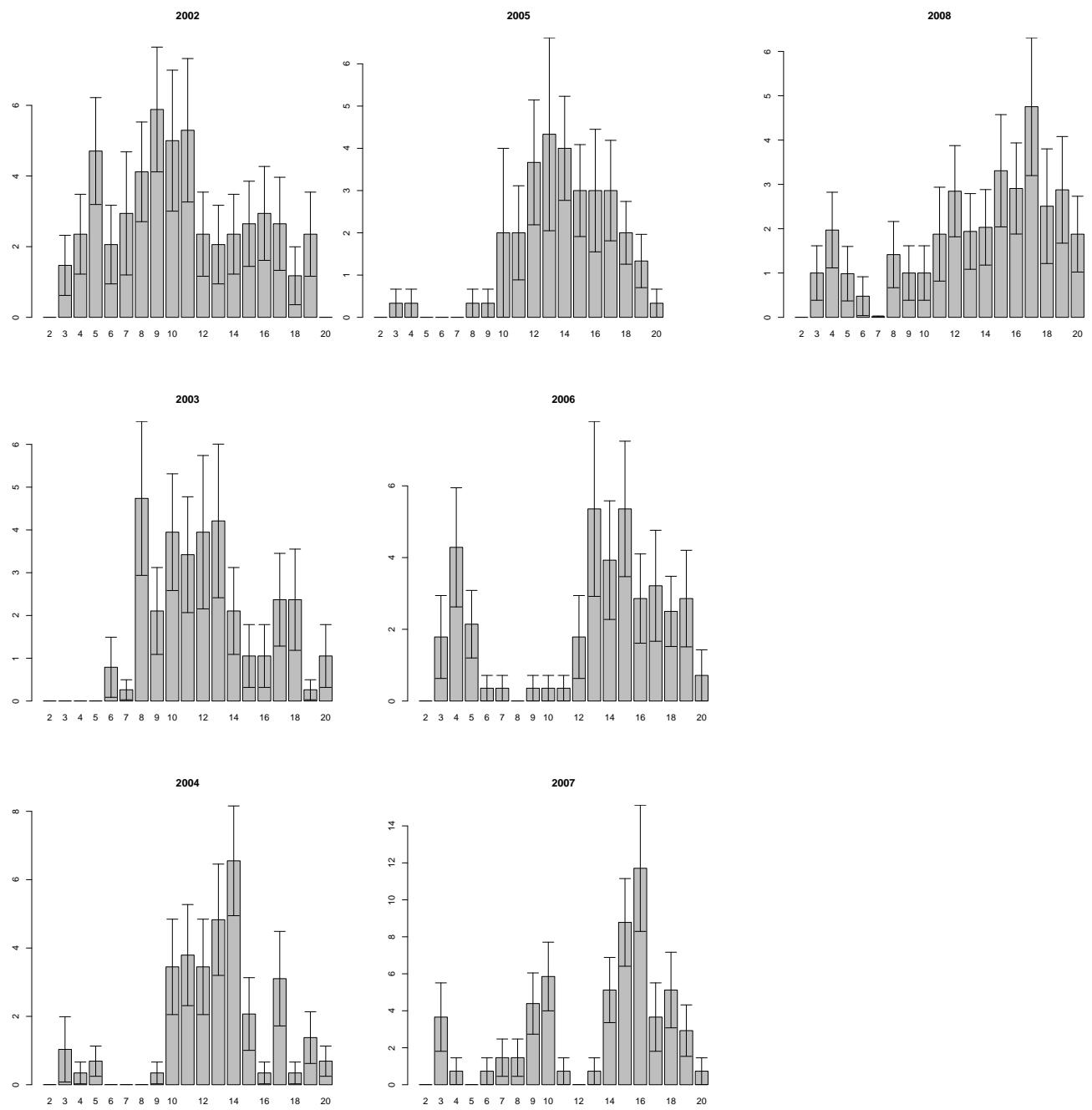


Рис. XIV. Размерная структура *Macoma balthica* на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкая

<sub>1536</sub> F Ростовые характеристики *Macoma balthica* на Мурман-  
<sub>1537</sub> ском побережье Баренцева моря

<sub>1538</sub> В таблицах данного приложения приведены средние длины колец остановки роста у  
<sub>1539</sub> моллюсков разных возрастов.

<sub>1540</sub> Обозначения во таблицах:

<sub>1541</sub>  $N$  — количество особей данного возраста, экз.;  
<sub>1542</sub>  $L_{min}$  — минимальная длина особей данного возраста, мм;  
<sub>1543</sub>  $L_{max}$  — максимальная длина особей данного возраста, мм;  
<sub>1544</sub>  $L_{aver}$  — средняя длина моллюсков данного возраста, мм;  
<sub>1545</sub>  $m_L$  — ошибка средней,  
<sub>1546</sub> 1к – 13к — длина колец остановки роста;  
<sub>1547</sub>  $L_{kaver}$  — средняя длина данного кольца остановки роста, мм;  
<sub>1548</sub>  $m_{L_k}$  — ошибка средней;  
<sub>1549</sub>  $L_{kmin}$  — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм;  
<sub>1550</sub>  $L_{kmax}$  — максимальная длина данного кольца остановки роста.

<sub>1551</sub>

Таблица V. Возрастная структура *M. balthica* в среднем горизонте литорали в районе Абрам-мыса

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m_L</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9к	10к	11к
0+	0															
1+	0															
2+	0															
3+	1	4,5	4,5	4,5		0,7	2,0	3,5								
4+	4	5,3	8,5	6,2	0,4	1,4	2,6	4,3	5,1							
5+	8	5,3	8,0	6,8	0,4	1,0	2,0	3,3	4,4	5,5						
6+	5	6,6	8,0	7,1	0,3	1,4	2,7	3,4	4,4	5,2	6,1					
7+	11	7,1	11,4	9,0	0,3	1,3	2,0	3,3	4,6	5,6	6,8	7,9				
8+	11	8,8	11,8	10,0	0,3	1,0	2,1	3,2	4,4	5,7	6,9	8,1	9,0			
9+	6	9,6	12,7	10,8	0,5	1,0	2,2	3,6	4,3	5,4	6,7	7,8	8,9	9,9		
10+	6	10,2	12,8	11,4	0,4	1,2	2,3	3,5	4,2	5,1	6,1	7,4	8,4	9,4	10,4	
11+	3	12,5	14,5	13,2	0,6			3,5	4,6	5,6	6,3	7,0	8,6	10,0	11,2	12,2
				<i>L<sub>k</sub>aver</i>		1,1	2,2	3,5	4,5	5,4	6,5	7,6	8,7	9,7	10,8	12,2
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,2	0,4		
				<i>L<sub>k</sub>min</i>		0,7	2,0	3,2	4,2	5,1	6,1	7,0	8,4	9,4	10,4	12,2
				<i>L<sub>k</sub>max</i>		1,4	2,7	4,3	5,1	5,7	6,9	8,1	9,0	10,0	11,2	12,2

Таблица VI. Возрастная структура *M. balthica* в нижнем горизонте литорали в районе Абрам-мыса

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9к	10к	11к
0+	0															
1+	12	1,5	2,3	1,9	0,1	0,9										
2+	1	3,4	3,4	3,4			1,3	2,4								
3+	7	3,9	5,1	4,6	0,2	1,4	2,6	3,6								
4+	6	5,2	6,5	5,8	0,2	1,0	1,9	3,2	4,5							
5+	6	7,1	8,0	7,6	0,2	1,1	2,9	4,0	5,4	6,4						
6+	5	7,3	8,5	8,0	0,2	1,4	2,3	3,3	4,8	5,9	6,9					
7+	4	8,7	11,5	9,7	0,6	1,0	2,6	4,2	5,1	6,4	7,5	8,5				
8+	4	9,8	12,3	11,3	0,6		2,9	4,4	5,4	6,6	8,0	9,3	10,3			
9+	3	11,7	12,2	12,0	0,1	1,2	2,4	4,0	5,4	6,2	8,0	9,1	10,2	11,2		
10+	4	11,2	12,6	11,9	0,3		3,0	4,1	5,2	6,3	7,7	8,6	9,5	10,4	11,1	
11+	1	13,0	13,0	13,0						6,1	7,5	8,9	9,7	11,2	12,0	
				<i>L<sub>kaver</sub></i>		1,2	2,5	3,8	5,1	6,3	7,4	8,6	9,7	10,4	11,2	12,0
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,3	0,3	0,3	0,4	0,0	
				<i>L<sub>kmin</sub></i>		0,9	1,9	3,2	4,5	5,9	6,1	7,5	8,9	9,7	11,1	12,0
				<i>L<sub>kmax</sub></i>		1,4	3,0	4,4	5,4	6,6	8,0	9,3	10,3	11,2	11,2	12,0

Таблица VII. Возрастная структура *M. balthica* в среднем горизонте литорали Пала-губы

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к
0+	0												
1+	22	1,0	2,5	1,7	0,1	0,6							
2+	346	1,7	15,0	3,0	0,0	0,6	1,7						
3+	70	3,1	7,3	4,4	0,1	0,6	1,6	2,8					
4+	15	4,6	9,2	7,3	0,4	0,7	1,7	3,2	5,3				
5+	3	7,2	9,2	8,2	0,6	0,8	1,6	3,4	4,6	6,4			
6+	1			9,7			1,5	2,6	3,5	5,5	8,4		
7+	5	9,4	11,5	10,1	0,4	0,7	2,4	3,6	4,9	6,3	8,0	9,5	
8+	3	12,7	13,9	13,3	0,6		2,2	4,4	6,8	7,9	8,9	10,4	11,8
				<i>L<sub>k</sub>aver</i>		0,7	1,8	3,3	5,0	6,5	8,4	9,9	11,8
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,0	0,1	0,3	0,5	0,5	0,3	0,4	
				<i>L<sub>k</sub>min</i>		0,6	1,5	2,6	3,5	5,5	8,0	9,5	11,8
				<i>L<sub>k</sub>max</i>		0,8	2,4	4,4	6,8	7,9	8,9	10,4	11,8

Таблица VIII. Возрастная структура *M. balthica* в нижнем горизонте литорали Пала-губы

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9к
0+	0													
1+	9	1,8	2,5	2,2	0,1	1,1								
2+	76	1,6	7,9	3,1	0,1	0,7	2,0							
3+	40	2,1	5,8	3,8	0,1	0,7	1,8	2,9						
4+	34	2,1	8,5	5,4	0,2	0,7	1,8	3,1	4,6					
5+	37	3,5	9,8	6,8	0,2	0,8	1,9	3,1	4,6	6,2				
6+	44	4,6	11,5	8,2	0,2	0,8	1,8	2,9	4,1	5,5	7,3			
7+	48	7,4	12	9,9	0,2	0,9	2,1	3,3	4,6	6,0	7,7	9,1		
8+	61	8	13,7	10,6	0,1	0,7	2,0	3,4	4,6	6,1	7,5	8,9	9,9	
9+	44	8,6	14,2	11,1	0,2			3,4	4,7	6,5	8,2	9,7	10,5	11,4
10+	39	10,3	15,3	12,6	0,2									
11+	7	12	15,2	13,2	0,5									
12+	5	14,4	18	16,1	0,6									
13+	3	13,9	16,8	15,4	0,8									
14+	1			17,8										
				<i>L<sub>kaver</sub></i>		0,8	1,9	3,1	4,5	6,0	7,7	9,2	10,2	11,4
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,4	
				<i>L<sub>kmin</sub></i>		0,7	1,8	2,9	4,1	5,5	7,3	8,9	9,9	
				<i>L<sub>kmax</sub></i>		1,1	2,1	3,4	4,7	6,5	8,2	9,7	10,5	

Таблица IX. Возрастная структура *M. balthica* в среднем горизонте литорали губы Гаврилово

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к	11 к	12 к	13 к	14к	15к
0+	0																			
1+	1	2,3	2,3	2,3																
2+	1	2,7	2,7	2,7																
3+	1	3,2	3,2	3,2																
4+	0																			
5+	0																			
6+	1	6,2	6,2	6,2																
7+	0																			
8+	1	10,0	10,0	10,0																
9+	0																			
10+	1	15,0	15,0	15,0																
11+	2	15,0	17,9	16,5	1,5															
12+	2	17,2	17,5	17,4	0,2															
13+	2	16,6	18,2	17,4	0,8															
14+	5	14,3	18,4	16,9	0,8															
15+	4	16,2	18,8	17,1	0,6															
					<i>L<sub>k</sub>aver</i>	0,9	1,9	3,1	4,7	6,2	7,5	8,9	10,3	11,8	13,1	14,1	15,0	15,6	15,9	16,4
					<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>	0,1	0,1		0,3	0,3	0,4	0,4	0,5							
					<i>L<sub>k</sub>min</i>	0,7	1,4	2,3	3,5	4,5	6,0	7,6	8,7	9,8	10,9	12,2	13,5	14,8	15,6	16,4
					<i>L<sub>k</sub>max</i>	1,3	2,6	3,7	5,8	7,3	9,4	10,4	12,1	13,5	14,7	15,9	16,7	16,5	16,3	16,4

Таблица X. Возрастная структура *M. balthica* в нижнем горизонте литорали губы Гаврилово

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к	11 к	12 к
0+	0																
1+	0																
2+	0																
3+	1	4,8	4,8	4,8		0,8	2,1	4,3									
4+	0																
5+	0																
6+	0																
7+	0																
8+	1	11,8	11,8	11,8		1,0	1,6	3,9	6,0	7,0	7,8	9,0	10,3				
9+	1	14,8	14,8	14,8		1,3	3,1	4,5	6,7	8,8	10,1	12,0	13,0	13,8			
10+	0																
11+	0																
12+	1	17,9	17,9	17,9		1,5		4,9	7,1	9,2	10,8	12,2	13,3	14,9	15,6	16,5	17,1
					<i>L<sub>k</sub>aver</i>	1,2	2,3	4,4	6,6	8,3	9,6	11,1	12,2	14,4	15,6	16,5	17,1
					<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>	0,2	0,4	0,3	0,7	0,9	1,0	1,0					
					<i>L<sub>k</sub>min</i>	0,8	1,6	3,9	6,0	7,0	7,8	9,0	10,3	13,8	15,6	16,5	17,1
					<i>L<sub>k</sub>max</i>	1,5	3,1	4,9	7,1	9,2	10,8	12,2	13,3	14,9	15,6	16,5	17,1

Таблица XI. Возрастная структура *M. balthica* в верхнем горизонте лitorали губы Ярнышная

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к	11 к	12 к	13 к
0+	0																	
1+	0																	
2+	2	3,1	3,3	3,2	0,1	1,3	2,5											
3+	17	3,4	5,5	4,4	0,1	1,1	2,3	3,4										
4+	33	4,2	6,1	5,2	0,1	1,2	2,2	3,3	4,2									
5+	1	5,6	5,6	5,6		0,7	1,5	2,7	3,9	4,5								
6+	0																	
7+	0																	
8+	0																	
9+	0																	
10+	2	10,3	16,1	13,2	2,9		3,3	4,7	5,5	6,7	7,3	7,9	9,0	9,9				
11+	1	16,4	16,4	16,4						10,7	12,5	13,5	14,0	14,8	15,5			
12+	4	16,4	20,2	17,9	0,9	2,7	4,0	6,0	7,3	9,2	11,7	13,2	14,2	15,1	15,9	16,6		
13+	2	19,8	20,3	20,1	0,3								15,4	16,7	17,5	18,5	19,3	
				<i>L<sub>k</sub>aver</i>		1,1	2,2	3,3	4,7	5,8	8,9	10,5	11,5	13,2	14,1	16,3	17,5	19,3
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,1	0,2	0,5	0,8	1,2	1,6	1,8						
				<i>L<sub>k</sub>min</i>		0,7	1,5	2,7	3,9	4,5	6,7	7,3	7,9	9,0	9,9	15,5	16,6	19,3
				<i>L<sub>k</sub>max</i>		1,3	2,7	4,0	6,0	7,3	10,7	12,5	13,5	15,4	16,7	17,5	18,5	19,3

Таблица XII. Возрастная структура *M. balthica* в среднем горизонте литорали губы Ярнышная

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к
0+													
1+	16	2,3	4,8	3,4	0,17	1,1							
2+	18	3,1	6,3	4,7	0,19	1,0	2,5						
3+	4	4,2	9,4	6,4	1,09	2,4	5,7	7,5					
4+	10	7,3	10,8	8,7	0,35	0,9	2,0	4,1	6,5				
5+	9	8,3	17,1	13,1	0,88	2,5	5,8	9,4	11,9	13,1			
6+	6	11,9	17,7	14,8	0,79	1,9	4,2	7,3	10,0	12,1	13,9		
7+	7	14,6	17,3	15,9	0,43	1,7	3,8	7,0	9,6	12,0	14,3	15,9	
8+	6	14,8	19,5	16,7	0,69	2,0	4,4	6,3	8,9	11,7	12,9	14,7	16,2
9+	1			16,8									
10+	3	17,7	18	17,8	0,09								
11+	1			17,6									
				<i>L<sub>kaver</sub></i>	1,7	4,1	6,9	9,4	12,2	13,7	15,3	16,2	
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>	0,22	0,55	0,70	0,87	0,31	0,41	0,59		
				<i>L<sub>kmin</sub></i>	0,9	2,0	4,1	6,5	11,7	12,9	14,7		
				<i>L<sub>kmax</sub></i>	2,5	5,8	9,4	11,9	13,1	14,3	15,9		

Таблица XIII. Возрастная структура *M. balthica* в нижнем горизонте литорали губы Ярнышная

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>ml</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к	11 к	12 к	13 к
0+	0																	
1+	0																	
2+	7	2,5	3,5	3,0	0,14	0,8	1,8											
3+	38	3,0	4,8	3,7	0,07	1,0	2,0	3,0										
4+	1	4,8	4,8	4,8		0,9	1,7	2,8	3,8									
5+	2	5,6	6,0	5,8	0,20	0,9	2,2	3,2	4,4	5,2								
6+	2	7,5	7,7	7,6	0,10	1,2	2,2	3,3	4,4	5,3	6,5							
7+	0																	
8+	2	9,7	11,2	10,5	0,75	1,0	2,6	3,9	5,0	6,1	7,1	8,4	9,6					
9+	0																	
10+	0																	
11+	3	12,5	18,0	14,8	1,64				5,5	6,5	7,7	8,9	10,3	11,1	12,0			
12+	5	13,5	17,6	15,7	0,68		2,5	3,8	5,1	6,2	7,2	8,5	10,1	11,8	12,7	13,9	14,0	
13+	1	14,4	14,4	14,4					5,0	6,5	8,0	9,3	10,1	11,4	12,7	13,5	14,0	
				<i>L<sub>k</sub>aver</i>		1,0	2,1	3,3	4,5	5,5	6,8	8,2	9,5	10,7	11,7	12,9	13,7	14,0
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,05	0,13		0,24	0,20	0,16	0,19	0,26					
				<i>L<sub>k</sub>min</i>		0,8	1,7	2,8	3,8	5,0	6,5	7,7	8,9	10,1	11,1	12,0	13,5	14,0
				<i>L<sub>k</sub>max</i>		1,2	2,6	3,9	5,1	6,2	7,2	8,5	10,1	11,8	12,7	13,9	14,0	14,0

Таблица XIV. Возрастная структура *M. balthica* в верхнем горизонте литорали Дальнего пляжа губа Дальнезеленецкая

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к	11 к	12 к
0+	0																
1+	2	2,2	3,5	2,9	0,65	1,1											
2+	1			4,0		1,1	1,8										
3+	1			5,8		1,5	2,5	3,5									
4+	0																
5+	0																
6+	0																
7+	0																
8+	0																
9+	1		14,9					5,1	7,7	10,0	11,6	13,0	14,3				
10+	1		15,1					5,5	8,3	9,9	11,5	13,3	14,0	14,5			
11+	1		16,2					7,5	10,0	11,7	13,2	14,5	15,5	16,0			
12+	1		16,6					8,0	9,3	11,0	12,6	13,4	14,6	15,7	16,3		
				<i>L<sub>k</sub>aver</i>		1,2	2,2	3,5	5,3	7,9	9,8	11,5	13,0	14,1	14,9	15,9	
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,13	0,35		0,20	0,18	0,17	0,16	0,15	0,24	0,32		
				<i>L<sub>k</sub>min</i>		1,1	1,8	3,5	5,1	7,5	9,3	11,0	12,6	13,4	14,5	15,7	
				<i>L<sub>k</sub>max</i>		1,5	2,5	3,5	5,5	8,3	10,0	11,7	13,3	14,5	15,5	16,0	

Таблица XV. Возрастная структура *M. balthica* в среднем горизонте литорали Дальнего пляжа губы Дальнезеленецкая

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9к	10к	11к	12к
0+	0																
1+	3	2,5	5,8	3,8	1,0	1,1											
2+	17	2,1	9,8	7,2	0,6	1,3	4,7										
3+	1	10,2	10,2	10,2		1,5	4,0	7,0									
4+	4	9,4	15,2	13,0	1,3	1,2	5,2	9,4	11,4								
5+	6	12,4	16,5	14,9	0,6		4,5	8,9	11,7	13,3							
6+	14	6,8	17,6	14,8	0,7	3,0	4,9	7,9	10,3	12,1	13,4						
7+	7	13,7	18,4	16,8	0,6	2,0	5,0	7,6	10,6	12,5	14,2	15,4					
8+	3	9,0	17,7	13,5	2,5	1,1	4,1	5,9	8,1	9,8	11,0	12,0	12,7				
9+	2	13,0	13,8	13,4	0,4			4,1	5,7	7,6	8,9	10,4	11,7	12,7			
10+	1	15,0	15,0	15,0		1,0	2,6	5,5	7,7	9,4	10,5	11,7	12,5	13,2	14,3		
11+	1	16,5	16,5	16,5				4,5	6,5	7,8	8,8	9,8	10,8	13,0	14,9	15,9	
12+	1	16,5	16,5	16,5				4,7	7,5	8,5	9,8	10,6	12,4	13,7	14,5	15,5	16,0
				<i>L<sub>kaver</sub></i>		1,5	4,4	6,5	8,8	10,1	10,9	11,6	12,0	13,1	14,6	15,7	
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,2	0,3	0,6	0,7	0,8	0,8	0,8	0,4	0,2	0,2		
				<i>L<sub>kmin</sub></i>		1,0	2,6	4,1	5,7	7,6	8,8	9,8	10,8	12,7	14,3	15,5	
				<i>L<sub>kmax</sub></i>		3,0	5,2	9,4	11,7	13,3	14,2	15,4	12,7	13,7	14,9	15,9	

Таблица XVI. Возрастная структура *M. balthica* в верхнем горизонте литорали губы Шельпино

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к	11 к	12 к	
0+	0																	
1+	0																	
2+	0																	
3+	0																	
4+	0																	
5+	1	8,2	8,2	8,2		0,7	4	5,1	6,4	7,3								
6+	0																	
7+	1	10,9	10,9	10,9		1,1	2,2	4,3	6,2	7,4	8,6	9,3						
8+	1	10,1	10,1	10,1			4,1	5,0	6,0	6,8	7,7	8,5	9,4					
9+	0																	
10+	0																	
11+	0																	
12+	2	14,9	15,4	15,2	0,25				7,5	8,1	9,0	10,3	11,5	12,3	13,3	14,0		
						<i>L<sub>k</sub>aver</i>	0,9	3,4	4,8	6,2	7,3	8,1	8,9	9,9	11,5	12,3	13,3	14,0
						<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>	0,20	0,62		0,12	0,16	0,26	0,23	0,45				
						<i>L<sub>k</sub>min</i>	0,7	2,2	4,3	6,0	6,8	7,7	8,5	9,4	11,5	12,3	13,3	14,0
						<i>L<sub>k</sub>max</i>	1,1	4,1	5,1	6,4	7,5	8,6	9,3	10,3	11,5	12,3	13,3	14,0

Таблица XVII. Возрастная структура *M. balthica* в среднем горизонте литорали губы Шельпино

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к
0+	0														
1+	0														
2+	1			5,8		1,8	3								
3+	1			8,6		1,2	3,6	6,7							
4+	0														
5+	1			7		0,7	1,6	2,5	4,3	5,6					
6+	0														
7+	0														
8+	0														
9+	1			14,6					8,9	10,1	12,0	13,5			
10+	1			14,3					7,5	8,8	10,2	12,3	13,2	13,8	
				<i>L<sub>k</sub>aver</i>		1,2	2,7	4,6	4,3	6,6	8,9	10,2	12,2	13,4	13,8
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,3	0,6			1,0	0,0	0,0	0,2		
				<i>L<sub>k</sub>min</i>		0,7	1,6	2,5	4,3	5,6	8,8	10,1	12,0	13,2	13,8
				<i>L<sub>k</sub>max</i>		1,8	3,6	6,7	4,3	7,5	8,9	10,2	12,3	13,5	13,8

Таблица XVIII. Возрастная структура *M. balthica* в среднем горизонте лitorали губы Порчиха

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9к
0+	0													
1+	2	3,4	3,6	3,5	0,10	1,5								
2+	24	3,2	6,9	4,7	0,21	1,1	3,2							
3+	29	4,5	13,3	7,5	0,48	1,4	3,8	5,8						
4+	12	5,4	15,1	9,3	0,80	1,4	3,9	5,7	7,9					
5+	10	6,8	18,9	14,5	1,19	1,9	4,6	8,0	10,8	12,8	13,6			
6+	6	16,8	20,5	18,5	0,57	2,1	4,8	8,9	13,0	15,3	17,2			
7+	1			18,5		5,5	9,4	12,2	14,8	16,4	17,8			
8+	0													
9+	1			19,4			7,2	10,6	13,1	15,0	16,8	17,5	18,0	
10+	1			19,0										
				<i>L<sub>kaver</sub></i>		1,6	4,3	7,5	10,9	14,0	15,5	17,3	17,5	18,0
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,14	0,34	0,63	0,87	0,62	0,79	0,50		
				<i>L<sub>kmin</sub></i>		1,1	3,2	5,7	7,9	12,8	13,6	16,8		
				<i>L<sub>kmax</sub></i>		2,1	5,5	9,4	13,0	15,3	17,2	17,8		

1552 G Обилие *Macoma balthica* в европейской части ареала

Таблица XIX: Обилие *Macoma balthica* в различных частях ареала по собственным и литературным данным

место	море	широта	долгота	$N_{min}$	$N_{max}$	$N_{mean}$	$B_{mean}$	источник
Gironde	Бискайский залив	45,55	-1,05		500			Bachelet, 1986
St John s Lake	Ла-Манш	50,37	-4,21	36	36			Warwick, Price, 1975
Lynher estuary	Ла-Манш	50,38	-4,30		48,7	0,337	ibid.	
river Exe	Ла-Манш	50,6251343,43			24			ibid.
Wash	Северное	52,85	0,42	48	1667	693		Reading, 1979
Balgzand	Ваттово море	52,93	4,83					J. Beukema, 1979
between Den Helder and Delfzijl	Ваттово море	52,93	4,83		113			J. Beukema, 1976
river Clwyd	Ирландское море	53,31	-3,51	2	184	74		Parsons, Thomas, 1979
Friesland	Ваттово море	53,42	6,07	300	250			Zwarts, Wanink, 1993
Калининградский залив	Балтийское	54,61	20,00		460	40,85		Gusev, Jurgens-Markina, 2012
Юго-Запад Балтийского моря	Балтийское	54,61	20,00	20	1000	650	80	Гусев, 2010
Königshafen of Sylt	Ваттово	55,04	8,40	5	265	81		Reise, Herre, Sturm, 1994
Ho Bay	Северное	55,49	8,40		254			Madsen, K. Jensen, 1987
Skallingen	Ваттово	55,52	8,29		241			K. T. Jensen, J. N. Jensen, 1985
Budle Bay	Северное	55,62	-1,76	2	554	122		Brady, 1943
Black Middens	Северное	56,01	-2,59	4	102	21,4		ibid.
Aberlady bay	Северное	56,01	-2,86		200			Stephen, 1931
Ythan river estuary	Северное	57,30	-1,90		687			Chambers, Milne, 1975
продолжение таблицы XIX на следующей странице								

продолжение таблицы XIX								
участок	акватория	широта	долгота	$N_{min}$	$N_{max}$	$N_{mean}$	$B_{mean}$	источник
Копорская и Лужская губа Финского залива	Балтийское	59,71	28,31				43,2	Максимов, 2009
Tvarminne	Балтийское	59,83	23,17		855			S. G. Segerstråle, 1969
Tvarminne	Балтийское	59,83	23,17	62	1084	321	42,2	Aschan, 1988
Tvarminne	Балтийское	59,83	23,17	353	1078	715		Laine [et al.], 2003
Tvarminne	Балтийское	59,83	23,17	190	990	590		ibid.
Aland Islands	Балтийское	60,17	20,53	600	1200	850		Boström, Bonsdorff, 2000
Aland Islands	Балтийское	60,38	19,64		1360		230	Bonsdorff, Norkko, Boström, 1995
Skjellvika, Oydegard	Норвежское	63,01	8,00		121			Sneli, 1968
Borgenfjord, Sund	Норвежское	63,86	11,31	8	270	109		Strömgren, Lande, Engen, 1973
Borgenfjord, Lorvikleiret	Норвежское	63,88	11,37	0	139	64		ibid.
Borgenfjord, Korsen	Норвежское	63,95	11,38	62	370	207		ibid.
Долгая губа, Соловки	Белое	65,06	35,75		1556			В. М. Хайтов [и др.], 2007
Lakselvvatn	Норвежское	65,91	13,1		142	77		J. W. Jensen, Nøst, Stokland, 1985
пролив Подпахта	Белое	66,30	33,62	372	688	530	1,8	authors data
бухта Клющиха (о. Кереть)	Белое	66,31	33,78	362	1136	647,3	1,1	authors data
бухта Клющиха (о. Кереть)	Белое	66,31	33,78	130	1607	678		Gerasimova, Maximovich, 2013
Сухая Салма (о. Кереть)	Белое	66,31	33,65	992	1165	1096	6,2	authors data
Сухая Салма (о. Кереть)	Белое	66,31	33,65	22	1114	410		Gerasimova, Maximovich, 2013
продолжение таблицы XIX на следующей странице								

продолжение таблицы XIX								
участок	акватория	широта	долгота	$N_{min}$	$N_{max}$	$N_{mean}$	$B_{mean}$	источник
Лисья губа	Белое	66,31	33,57	1006	2832	1728	1,9	authors data
губа Сельдяная	Белое	66,34	33,62	42	2089	669	20,25	Varfolomeeva, Naumov, 2013
Круглая губа, Картеш	Белое	66,34	33,64		545			В. М. Хайтов [и др.], 2007
Медвежья губа	Белое	66,35	33,60	53	3300	618	41,96	Varfolomeeva, Naumov, 2013
губа Подволовье	Белое	66,52	33,20	120	1240			Семенова, 1974
Ермолинская губа	Белое	66,55	33,05	75	400			там же
ББС МГУ	Белое	66,55	33,10	80	2760			там же
губа Лобаниха (о. Великий)	Белое	66,56	33,20	20	810			там же
Пеккелинская губа	Белое	66,59	32,96	43	980			там же
остров Ломнишний	Белое	66,98	32,62	378	1530	713	25,03	authors data
Южная губа о. Ряшкова	Белое	67,01	32,57	142	1913	1082	20,42	authors data
Фукусовая губа о. Ряшкова	Белое	67,01	32,58		285			В. М. Хайтов [и др.], 2007
Западная Ряшковая салма, о. Ряшков	Белое	67,01	32,54	220	8530	1811	106,67	authors data
о. Горелый, Лувенъга	Белое	67,09	32,68	13	2740	1079	68,83	authors data
материковая литораль, Лувенъга	Белое	67,10	32,71	94	7240	1504	85,13	authors data
эстуарий р. Лувенъги	Белое	67,10	32,69	55	3330	1449	81,49	authors data
губа Ивановская	Баренцево	68,29	38,71	1208	1208	1208	75	authors data
Печорская губа	Печорская губа	68,59	55,22		654	267,84		Denisenko [et al.], 2003
Северное Нагорное, Мурманск	Баренцево	68,9	33,06	390	390	390		authors data
Абрам-мыс	Баренцево	68,98	33,03	540	3350	1898	197	authors data
губа Порчниха	Баренцево	69,08	36,25	60	87	73,5	27	authors data
губа Ярнышная	Баренцево	69,09	36,05	70	414	281,3	57,7	authors data
губа Шельпино	Баренцево	69,10	36,21	36	54	45	19,5	authors data
Ретинское	Баренцево	69,11	33,38	660	660	660		authors data

продолжение таблицы XIX на следующей странице

продолжение таблицы XIX

участок	акватория	широта	долгота	$N_{min}$	$N_{max}$	$N_{mean}$	$B_{mean}$	источник
Дальне-Зеленецкая губа	Баренцево	69,11	36,10	30	72	44,78	24,6	authors data
губа Гаврилово	Баренцево	69,17	35,86	24	138	81	54,5	authors data
Пала-губа	Баренцево	69,19	33,37	790	1644	1058	104	authors data
Ура-губа	Баренцево	69,32	32,82	1267	1267	1267		authors data
Печенга	Баренцево	69,58	31,27	767	767	767		authors data
Tromso	Норвежское	69,64	18,87	10	3360	890		Oug, 2001