

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 Дальний пляж губы Дальнезеленецкая . . . . .	60
<b>10 Количествоные характеристики формирования спата в поселениях <i>Macoma balthica</i> на лitorали губы Чупа (Белое море)</b>	<b>65</b>
<b>11 Динамика пополнения поселений <i>Macoma balthica</i> в Белом море</b>	<b>70</b>
11.1 Размер моллюсков <i>M. balthica</i> в возрасте 1 года . . . . .	70
<b>12 Обсуждение результатов.</b>	<b>79</b>
12.1 Физико-географическая характеристика Белого и Баренцева морей . . . . .	79
12.2 <i>Macoma balthica</i> как массовый элемент в сообществах лitorали северных морей . . . . .	90
12.3 Обилие <i>Macoma balthica</i> в европейской части ареала . . . . .	90
12.4 Скорость роста <i>Macoma balthica</i> как отражение условий обитания . . . . .	94
12.5 Долговременные тренды в поселениях <i>Macoma balthica</i> . . . . .	97
<b>13 Выводы</b>	<b>110</b>
<b>Список литературы</b>	<b>113</b>
<b>A Характеристики пробоотбора и среднее обилие <i>Macoma balthica</i> на исследованных участках</b>	<b>120</b>
<b>B Таксономический состав сообществ макробентоса на исследованных участках</b>	<b>127</b>
<b>C Приложение. Распределение особей <i>Macoma balthica</i> разного возраста на нижнем горизонте лitorали Пала-губы (Кольский заливы, Баренцево море)</b>	<b>134</b>
<b>D Размерная структура <i>Macoma balthica</i> в исследованных поселениях Кандалакшского залива Белого моря</b>	<b>139</b>
<b>E Размерная структура <i>Macoma balthica</i> в исследованных поселениях Баренцева моря</b>	<b>157</b>
<b>F Ростовые характеристики <i>Macoma balthica</i> на Мурманском побережье Баренцева моря</b>	<b>160</b>
<b>G Обилие <i>Macoma balthica</i> в европейской части ареала</b>	<b>175</b>
<b>H Ростовые характеристики <i>Macoma balthica</i> в европейской части ареала</b>	<b>179</b>
<b>I Источники данных о росте <i>Macoma balthica</i> в европейской части ареала</b>	<b>181</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: S.  
<sup>23</sup> Segerstråle, 1960; Lavoie, 1970; M. Gilbert, 1978; Vincent, Joly, Brassard, 1989; Hiddink, Mar-  
<sup>24</sup> ijnissen, [et al.], 2002; Hiddink, ter Hofstede, Wolff, 2002; J. Beukema, Dekker, J. Jansen,  
<sup>25</sup> 2009). Из арктических морей в настоящий момент поселения маком относительно хорошо  
<sup>26</sup> изучены 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; Перцов, 1963; Гольцев, Полозов, По-  
<sup>30</sup> лоскин, 1997; Бианки, Бойко, В. Хайтов, 2003). Поэтому на территории Кандалакшского  
<sup>31</sup> государственного природного заповедника *Macoma balthica* входит в список отслеживае-  
<sup>32</sup> мых 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 (Семенова, 1974; Н. В. Максимович, Кунина, 1982; Н. В. Мак-

41 симович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Полоскин, 1996; Николаева, 1998; Назарова, 2003;  
42 Назарова, Полоскин, 2005).

43 Информации о поселениях маком в Баренцевом море значительно меньше. Деталь-  
44 ные 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 (Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002; Hiddink, ter Hofstede, Wolff, 2002; J. Beukema,  
56 Dekker, J. Jansen, 2009), 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

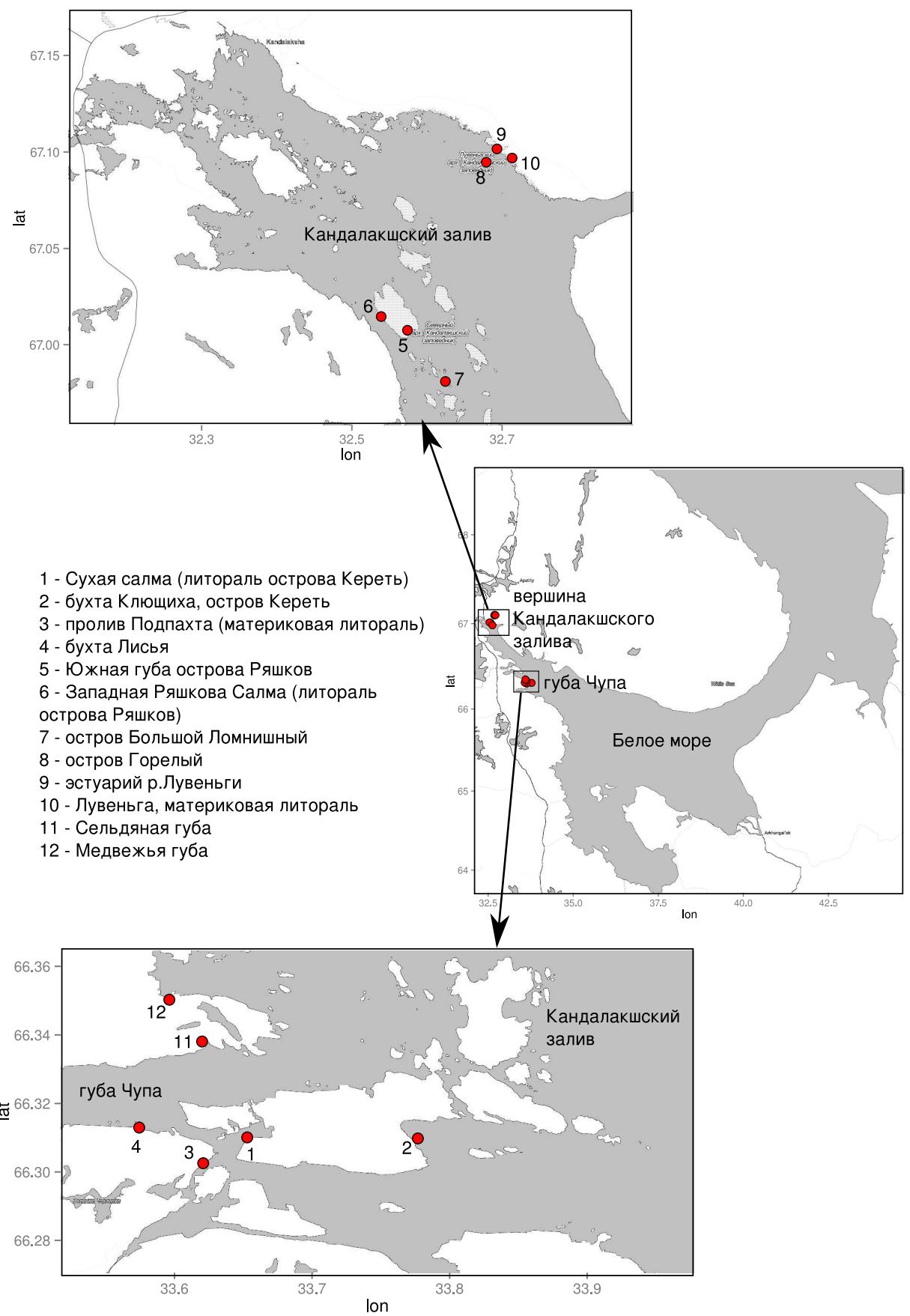


Рис. 1. Исследованные участки в Кандалакшском заливе Белого моря

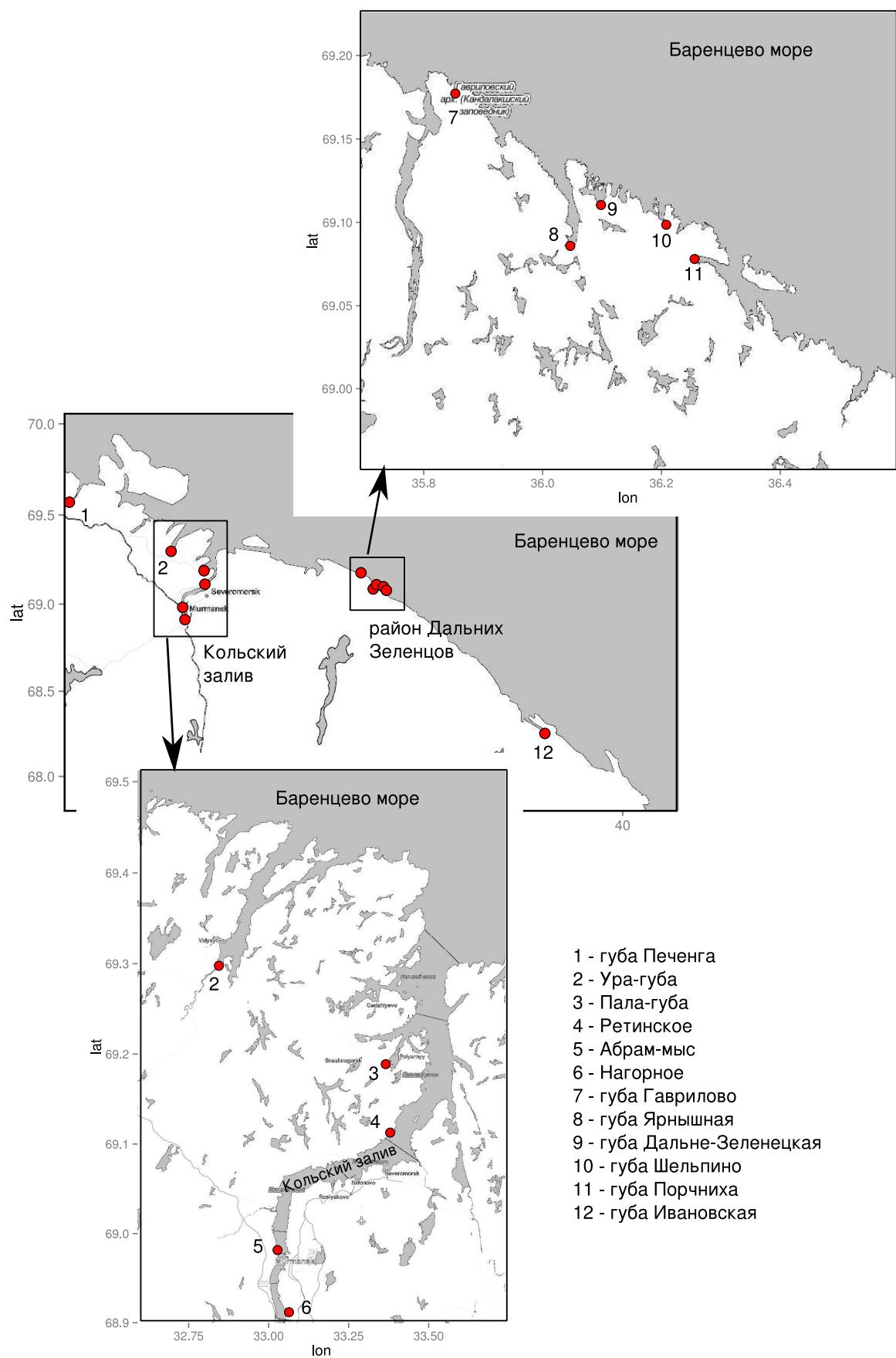


Рис. 2. Исследованные участки вдоль Мурманского побережья Баренцева моря

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 дли-  
187 ны  $W = 0,00016 \times L^{2,96}$ , полученную для губы Чупа (Н. В. Максимович, А. Герасимова,  
188 Кунина, 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 усещность пополне-  
 218 нения поселений молодью в первую очередь зависит от выживаемости спата зимой (Н. В.  
 219 Максимович, А. В. 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 (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина,  
 226 1991; Gerasimova, Maximovich, 2013) (рис. ??). Также в работе использованы многолетие  
 227 данные ББС «Картеш» ЗИН РАН по обилию маком в губах Медвежья и Сельдянная (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 (Стрельцов, Агарова, Петухов,  
252 1974; Агарова [и др.], 1976), поскольку в тот год была проведена основная количественная  
253 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,  $t$  – воз-  
272 раст, а  $L_t$  – длина раковины моллюска в возрасте  $t$ . Сравнительный анализ кривых роста

Таблица 3. Пример треугольной матрицы с данными по росту моллюсков

<i>t</i>	N	<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

273 произведен с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели.  
 274 В качестве меры расстояния использовали отношение величины статистики *F* (частное  
 275 от деления остаточной вариансы относительно кривой роста на сумму остаточных вари-  
 276 анс относительно частных моделей роста) к 5%-ному квантилю *F*-распределения (Н. В.  
 277 Максимович, 1989). При сравнении авторских данных с литературными источниками ис-  
 278 пользовали как вышеописанную методику, так и сравнение параметра  $\omega = L_{\infty} \times k$  (где  $L_{\infty}$   
 279 и *k* — коэффициенты уравнения роста Берталанффи), который считается более адекват-  
 280 ным для задач сравнения ростовых характеристик, чем сравнение параметров уравнения  
 281 Берталанффи напрямую (Appeldoorn, 1983; J. Beukema, Meehan, 1985).

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

### **287 3 Характеристика района исследования**

#### **288 3.1 Географическое и физиономическое описание**

##### **289 3.1.1 Белое море**

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

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

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

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

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

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

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

325ются редкие вкрапления фукоидов (на границе среднего и нижнего горизонтов литорали)  
326и увеличивается количество мелких камней, но все же этот участок можно характеризо-  
327вать как илисто-песчаный пляж. Плотность поселения *Arenicola marina* заметно увели-  
328чивается по сравнению со средним горизонтом. На уровне 17 – 21 метров от штормовых  
329выбросов располагается валунная гряда с плотными поселениями фукоидов (нижний го-  
330ризонт литорали). В данной зоне пробы отбирались на участках, не закрытых талломами  
331водорослей. В районе нуля глубин на данном участке также характерен илисто-песчаный  
332грунт с плотным поселением *Arenicola marina*.

333**Участок в эстуарии реки Лувеньги.** На данном участке ширина литорали состав-  
334ляет 500 метров. На всем протяжении это практически горизонтальный илисто-песчаный  
335пляж с плотным поселением пескожилов. Так как этот участок расположен в эстуарии  
336реки, то он характеризуется пониженной соленостью. В данном районе пробы брались на  
337расстоянии 350 метров от линии штормовых выбросов на нижнем горизонте литорали.

### 338 3.1.2 Баренцево море

339**Северное Нагорное** Данный участок расположен в третьем колене Кольского залива,  
340на южном его берегу в пределах одноименного района г. Мурманск. Собственно литораль  
341начинается за жилым массивом, в месте расположения опор моста через Кольский залив.  
342Место сбора находилось в 600 м севернее моста. Ширина литорали на данном участке  
343составляет 100 м. Верхний горизонт литорали представлен небольшими валунами и рос-  
344сыпью гравия. Средний и нижний горизонты литорали представляют собой достаточно  
345пологий илисто-песчаный склон с редкими валунами. Грунт достаточно сильно эвтро-  
346фицирован, очень вязкий. Между валунами встречаются поселения пескожила *Arenicola*  
347*marina*.

348**Абрам-мыс** Участок в районе Абрам-мыса находится в третьем колене Кольского за-  
349лива, максимально удаленном от моря. Абрам-мыс — район города Мурманск, располо-  
350женный на противоположной стороне от основного городского массива, напротив порта.  
351Исследованный участок литорали находился в 1,5 км к выходу из залива от причала, ку-  
352да приходит пассажирский катер. Ширина литорали на данном участке составляет 45 м.  
353Верхний горизонт литорали представлен каменисто-галичной россыпью. В среднем гори-  
354зонте литорали на поверхности илисто-песчаного грунта располагаются валуны, покрытые  
355фукоидами (*Fucus vesiculosus*), которые формируют практически сплошной покров с от-  
356дельными «окнами» грунта (проективное покрытие фукоидов 90 %). При приближении к  
357нижнему горизонту литорали количество валунов уменьшается, и проективное покрытие  
358фукоидов составляет здесь не более 10 %.

359**Ретинское** Ретинское находится на западном берегу Кольского залива, напротив г. Се-  
360вероморск. В береговую линию вдается небольшая, овальной формы губа. Ширина лито-

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

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

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

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

399 **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-песчанным 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.

410 **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-песчанным пляжем с зарослями бурых (*Fucus vesiculosus*, *Fucus serratus*) и красных (*Palmaria palmata*) водорослей на камнях.

433 **Губа Шельпино** Шельпино представляет собой большую губу с широким горлом, в котором расположен один крупный и несколько мелких островов. В юго-восточной части губа продолжается длинным (около 400 м) узким отрогом, полностью обнажающимся в отлив. Именно в этом отроге и происходил пробоотбор. По 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.

432 **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-песчанным

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

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

## 452 3.2 Характеристики грунта

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

### 457 3.2.1 Белое море

458 тут надо осенью сделать анализ грунтов по заповеднику

### 459 3.2.2 Баренцево море

460 Анализ грунта проводили на 8 участках из исследованных в Баренцевом море. По  
461 соотношению частиц различного размера в грунте на всех участках преобладает (более  
462 50 %) песчаная фракция (табл. 5).

463 Гравий присутствует на всех участках, кроме Пала-губы. Доля гравия может дости-  
464 гать 30 %. Интересно, что участки со значительным ( $> 10\%?$ ) содержанием гравия — наи-  
465 более восточные из всех изученных. Доля илистых фракций обычно невелика, лишь на  
466 литорали Абрам-мыса и в сублиторали губы Ивановская она превышает 10 %. Из всех ис-  
467 следованных участков только Абрам-мыс представляет собой типичную илисто-песчаную  
468 отмель, поскольку доля песка и алевритов и пелитов практически одинаковая и близка к  
469 50 %. Более детальное рассмотрение гранулометрического состава грунта показало, что  
470 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, %

471      Содержание органических веществ в грунте было невелико, и на всех участках не пре-  
 472      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>473</sup> 4 Биотический фон в сообществах *Macoma balthica*

### <sup>474</sup> 4.1 Белое море

<sup>475</sup> Описание сообществ макробентоса проводили на 6 мониторинговых участках в Кан-  
<sup>476</sup> далакшском заливе отдельно на каждом мареографическом уровне. Таким образом, всего  
<sup>477</sup> было получено 12 таксономических списков. Всего на исследованных участках было обна-  
<sup>478</sup> ружено 57 таксонов беспозвоночных (приложение B, таблица III). Из них только непосред-  
<sup>479</sup> ственно *Macoma balthica* встречена во всех 12 описаниях. 18 таксонов из 57 были представ-  
<sup>480</sup> лены только в одном описании. Количество таксонов в одном описании колебалось от 5 в  
<sup>481</sup> верхнем горизонте материковой литорали в Лувенъге до 42 у нуля глубин в Южной губе  
<sup>482</sup> о. Ряшкова. По количеству таксонов преобладали представители Polychaeta (22 таксона).

<sup>483</sup> Классификация участков по видовому составу была проведена при помощи кластери-  
<sup>484</sup> зации методом ближайшего соседа по коэффициенту Жаккара. Достоверность кластеров  
<sup>485</sup> оценивали с помощью анализа сходства профилей (SIMPROF) (Clarke, Somerfield, Gorley,  
<sup>486</sup> 2008).

<sup>487</sup> При анализе фаун с выделением горизонтов было выделено 6 групп участков ( $p < 0,05$ )  
<sup>488</sup> (рис. 3). Группировка станций по кластерам неоднородна. Три кластера демонстрируют  
<sup>489</sup> сходство по географическому признаку (голубой, синий и, отчасти, фиолетовый на рис. 3),  
<sup>490</sup> три по мареографическому признаку (красный, синий и голубой кластер на рис. 3), осталь-  
<sup>491</sup> ные не показывают явной приуроченности.

<sup>492</sup> При анализе фаун отдельных участков было выделено три группы (рис. 4.) Первый  
<sup>493</sup> кластер образуют сообщества в Южной губе о. Ряшкова и на о. Ломнишний, которые  
<sup>494</sup> близки как географически, так и мареографически (исследованы сообщества у нуля глу-  
<sup>495</sup> бин). В отдельный кластер попадает материковая литораль в районе Лувенъги, что свя-  
<sup>496</sup> зано, по-видимому, с максимальным биотическим разнообразием на данном участке,  
<sup>497</sup> поскольку здесь в пределах ограниченного участка представлены как илисто-песчаные  
<sup>498</sup> пляжи верхней и нижней литорали, так и заросли фукоидов и взморника. Участки на  
<sup>499</sup> о. Горелый, в эстуарии р. Лувенъги и на островной литорали Западной Ряшковой сал-  
<sup>500</sup> мы формируют третий кластер. От выделяется характеризуется наименьшим внутренним  
<sup>501</sup> сходством, однако участки, где исследовали только средний горизонт литорали (Западная  
<sup>502</sup> Ряшкова салма и эстуарий р. Лувенъги) более сходны между собой, чем попадающий в  
<sup>503</sup> тот же кластер о. Горелый.

### <sup>504</sup> 4.2 Баренцево море

<sup>505</sup> Всего на исследованных участках нами было обнаружено 48 таксонов беспозвоночных  
<sup>506</sup> (приложение B, таблица IV). При этом в пределах каждого из горизонтов литорали были  
<sup>507</sup> встречены все таксоны. Более трети таксонов (17 из 48) - это редкие виды (встречены в  
<sup>508</sup> одном описании), и лишь *Macoma balthica* встречается во всех описаниях. Количество так-  
<sup>509</sup> сонов на участке колебалось от 6 (верхняя сублитораль губы Ивановская) до 22 (средний

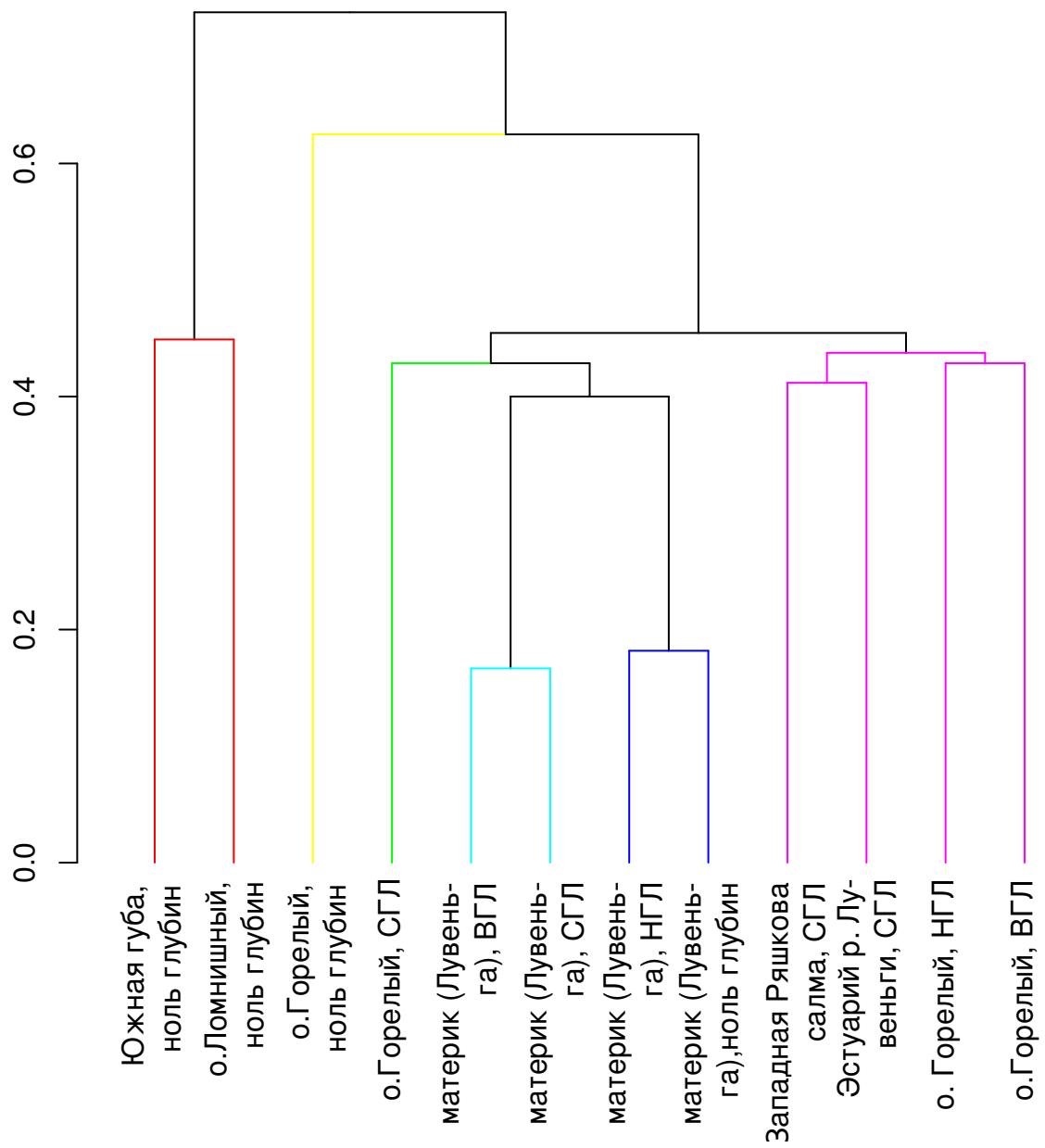


Рис. 3. Классификация отдельных горизонтов литорали по видовому составу  
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

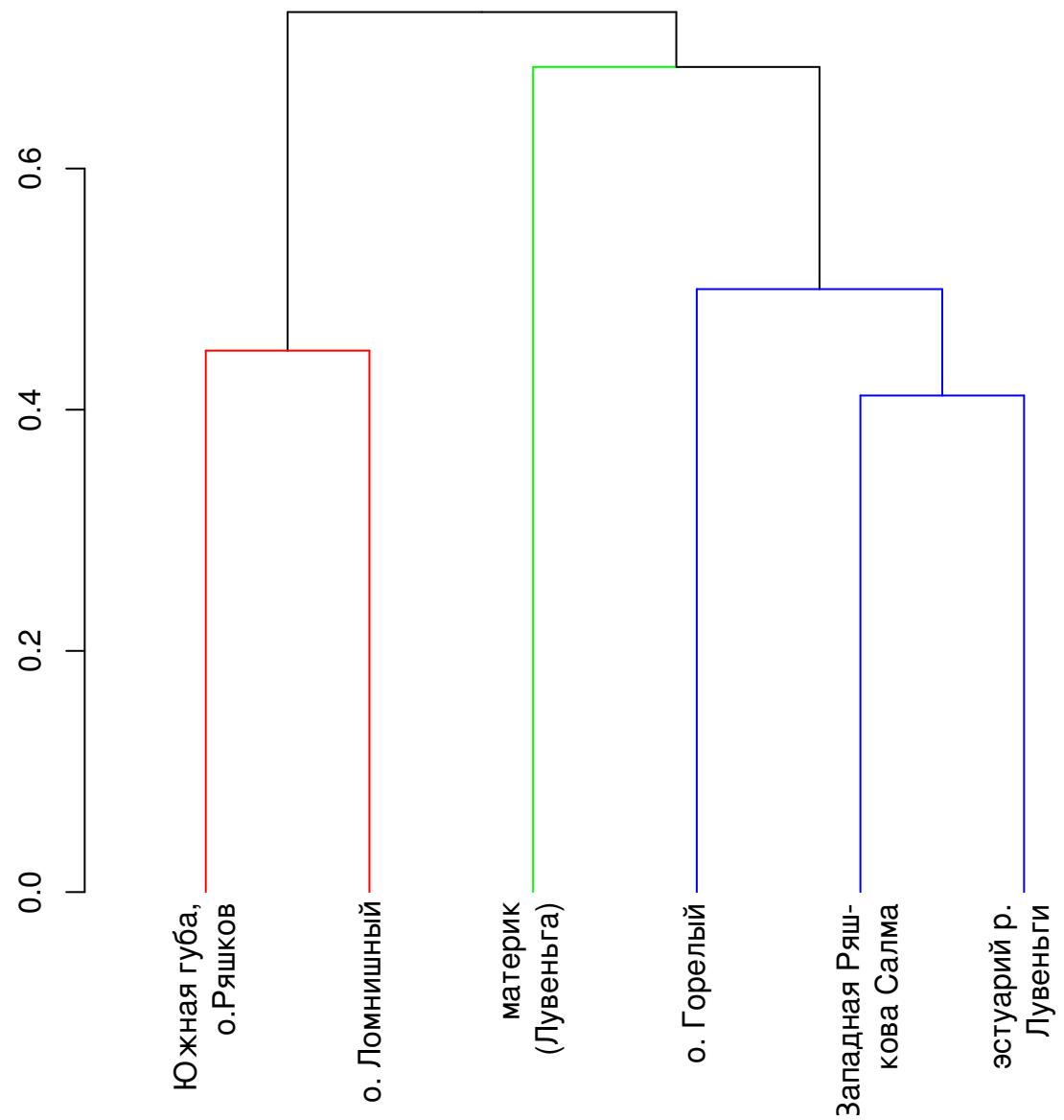


Рис. 4. Классификация участков по видовому составу  
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

510 горизонт литорали губы Дальнезеленецкая). По соотношению таксонов на всех участках  
511 преобладали Polychaeta.

512 Классификация участков по видовому составу была проведена при помощи кластери-  
513 зации методом ближайшего соседа по коэффициенту Жаккара. Достоверность кластеров  
514 оценивали с помощью анализа сходства профилей (SIMPROF) (Clarke, Somerfield, Gorley,  
515 2008).

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

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

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

526 Таким образом, таксономический состав сообществ на исследованных участках до-  
527 статочно вариабелен, и по-видимому, сходство определяется географической близостью  
528 участков.

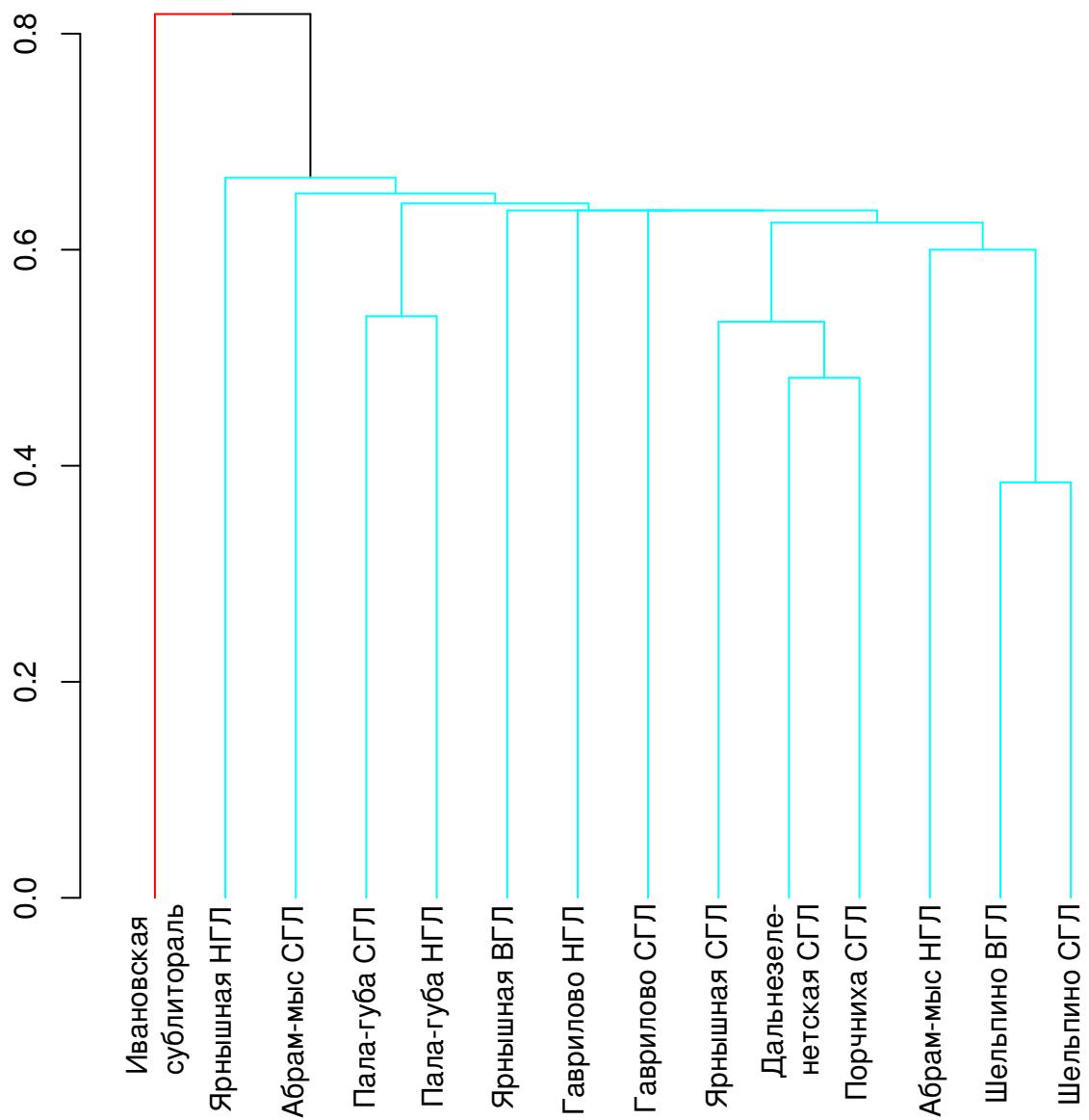


Рис. 5. Классификация отдельных горизонтов литорали по видовому составу  
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

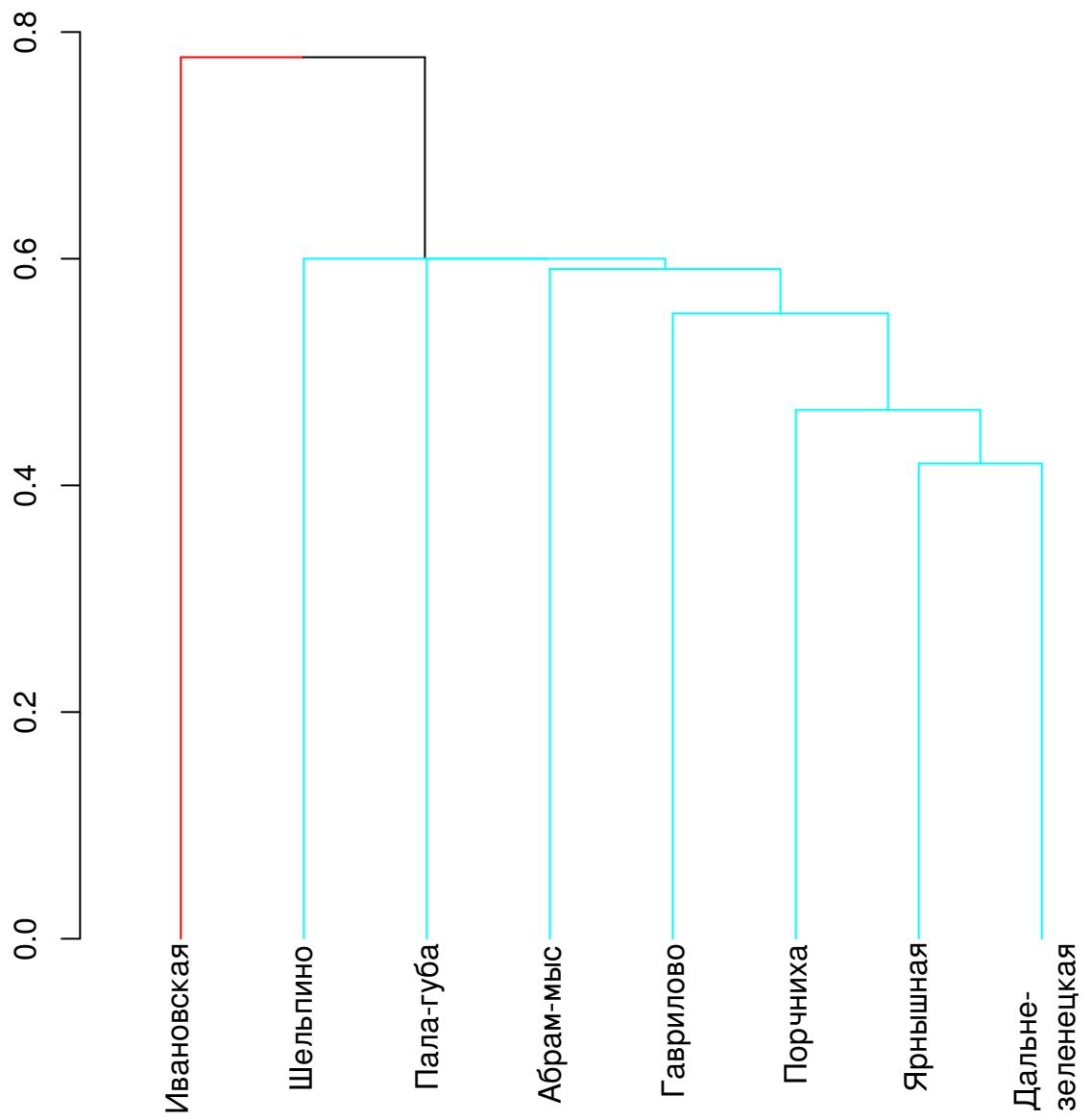


Рис. 6. Классификация участков по видовому составу

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

## 529 5 Микрораспределение *Macoma balthica*

530 Описание микрораспределения макробентоса проводили при помощи метода простран-  
531 ственных автокорреляций с использованием индекса Морана (Thrush, Hewitt, Pridmore,  
532 1989).

### 533 5.1 Восточный Мурман

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

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

### 545 5.2 Кольский залив

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

555 Поскольку на данном участке обилие маком было достаточно высокое (рис. 11), мы  
556 отдельно рассмотрели распределение особей разных возрастов. Коррелограммы Мора-  
557 на и пузырьковые диаграммы, описывающие реальное распределение особей, представ-  
558 лены в приложении С. Было показано, что горизонтальный градиент общего обилия свя-  
559 зан в первую очередь с таким распределением особей возрастом 2, 3 и 5 лет (табл. 8).  
560 Предположения о градиентном распределении особей данных возрастов, полученных в  
561 ходе анализа пространственных автокорреляций Морана подтвердились при корреляци-  
562 онном анализе Кендалла (табл. 8). Однако в нескольких случаях, где коррелограммы  
563 Морана не показывают градиентного распределения, анализ Кендалла показывает досто-  
564 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

565 связи (коэффициент корреляции 0,2).

566 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.

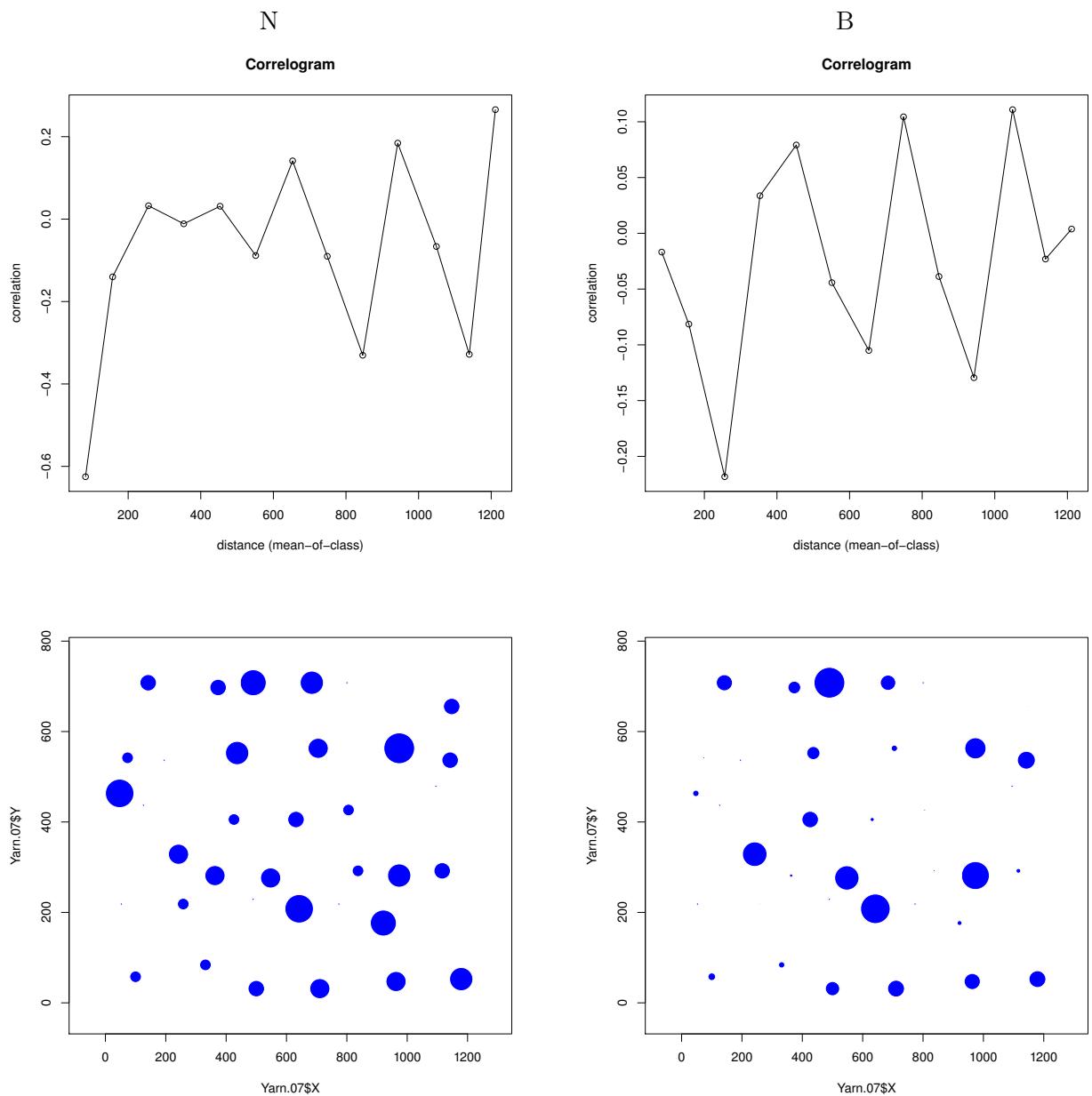


Рис. 7. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Ярнышная  
 Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.  
 Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана. lag – расстояние,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

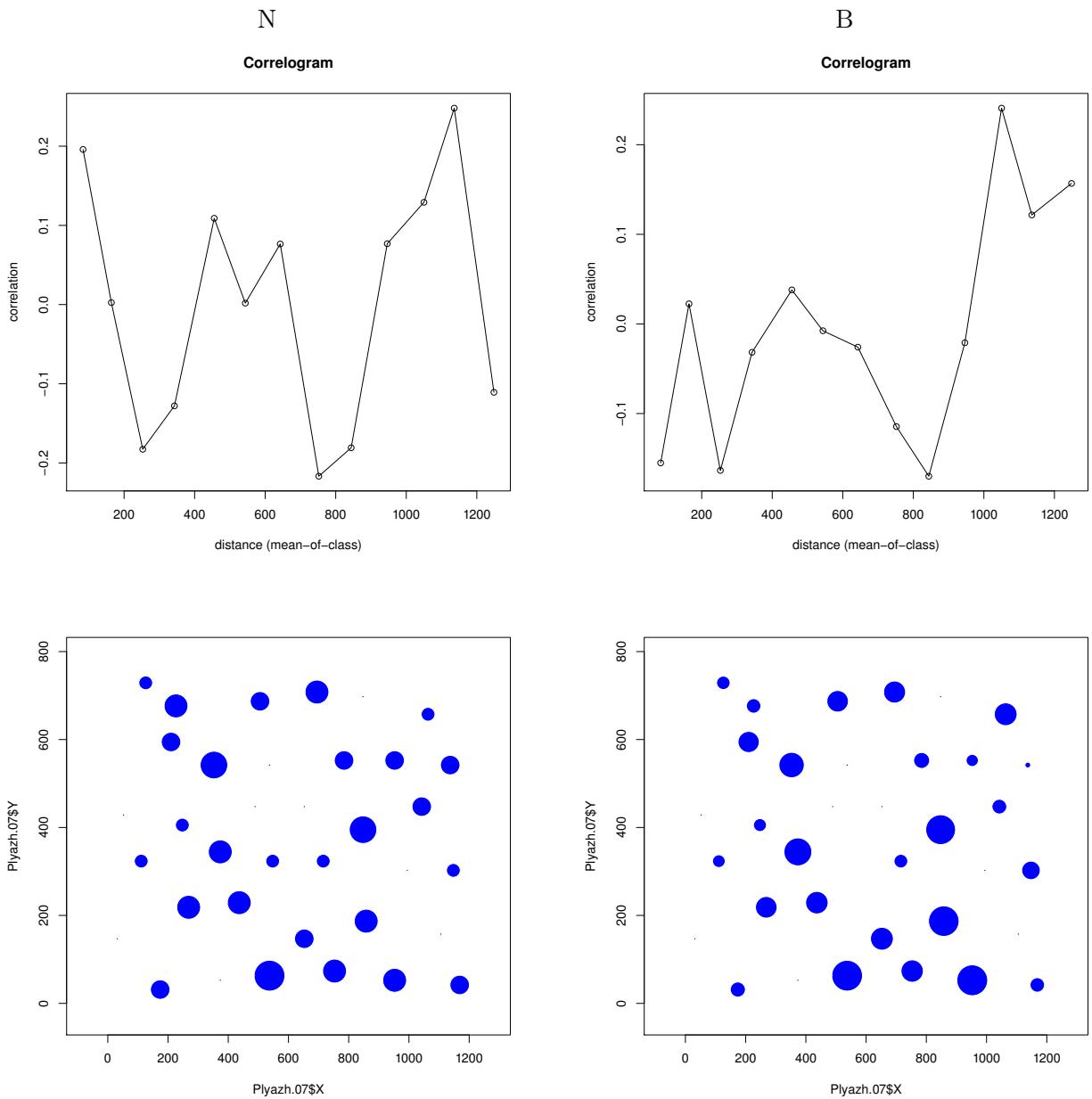


Рис. 8. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Дальнезеленецкая в 2007 году  
 Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.  
 Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции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

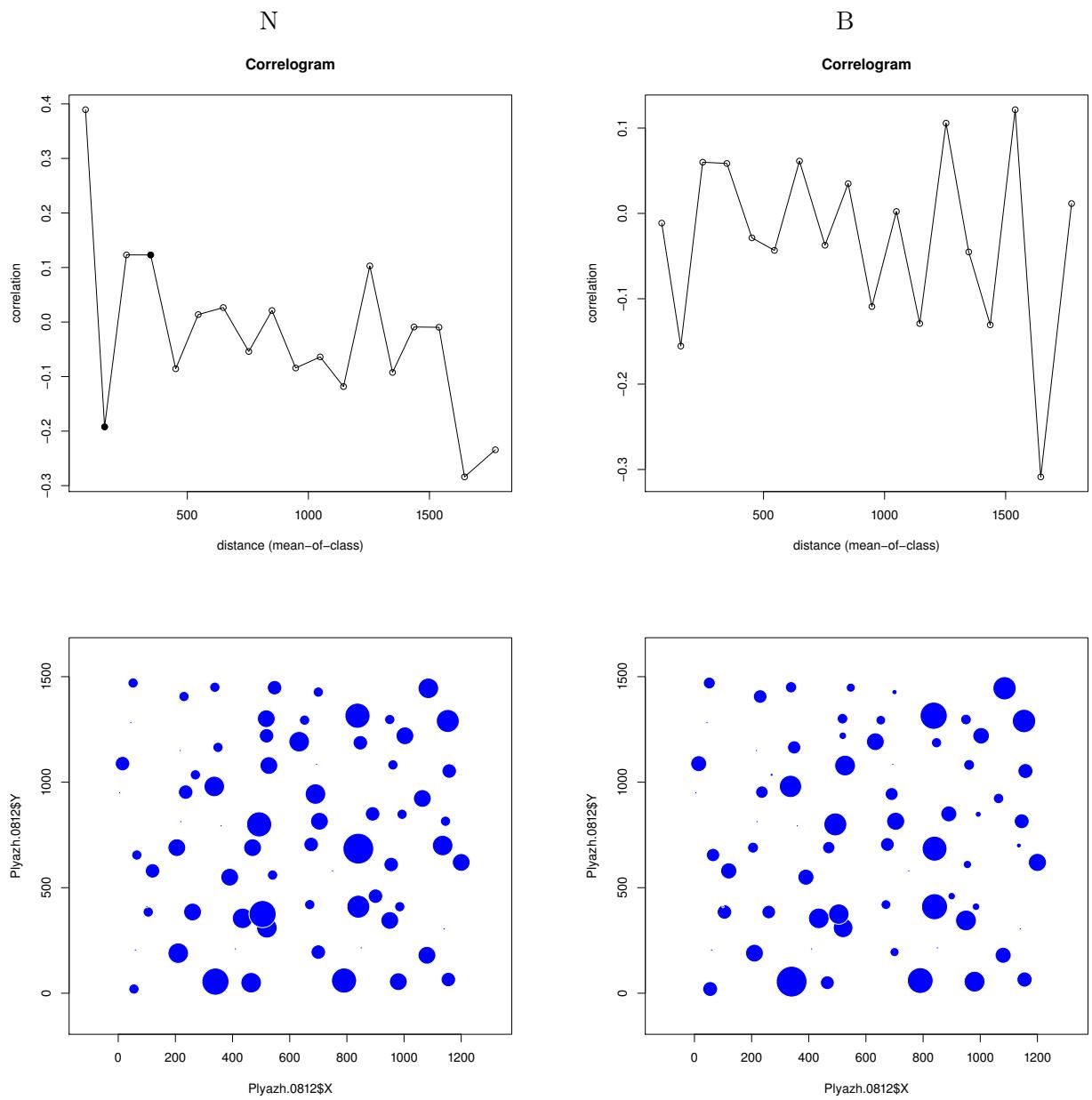


Рис. 9. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Дальнезеленецкая в 2008 году  
Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.  
Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции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

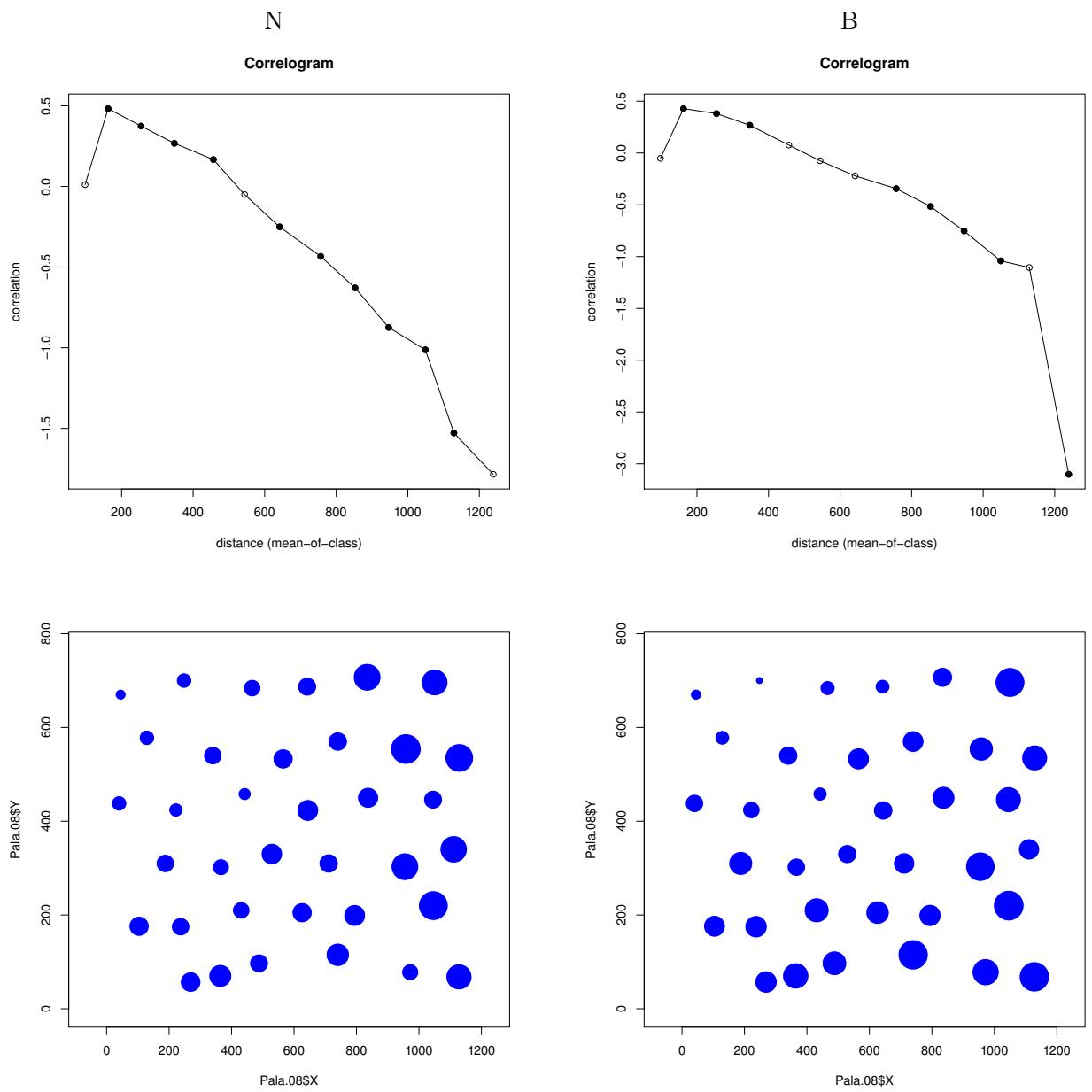


Рис. 10. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали Пала-губы

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.

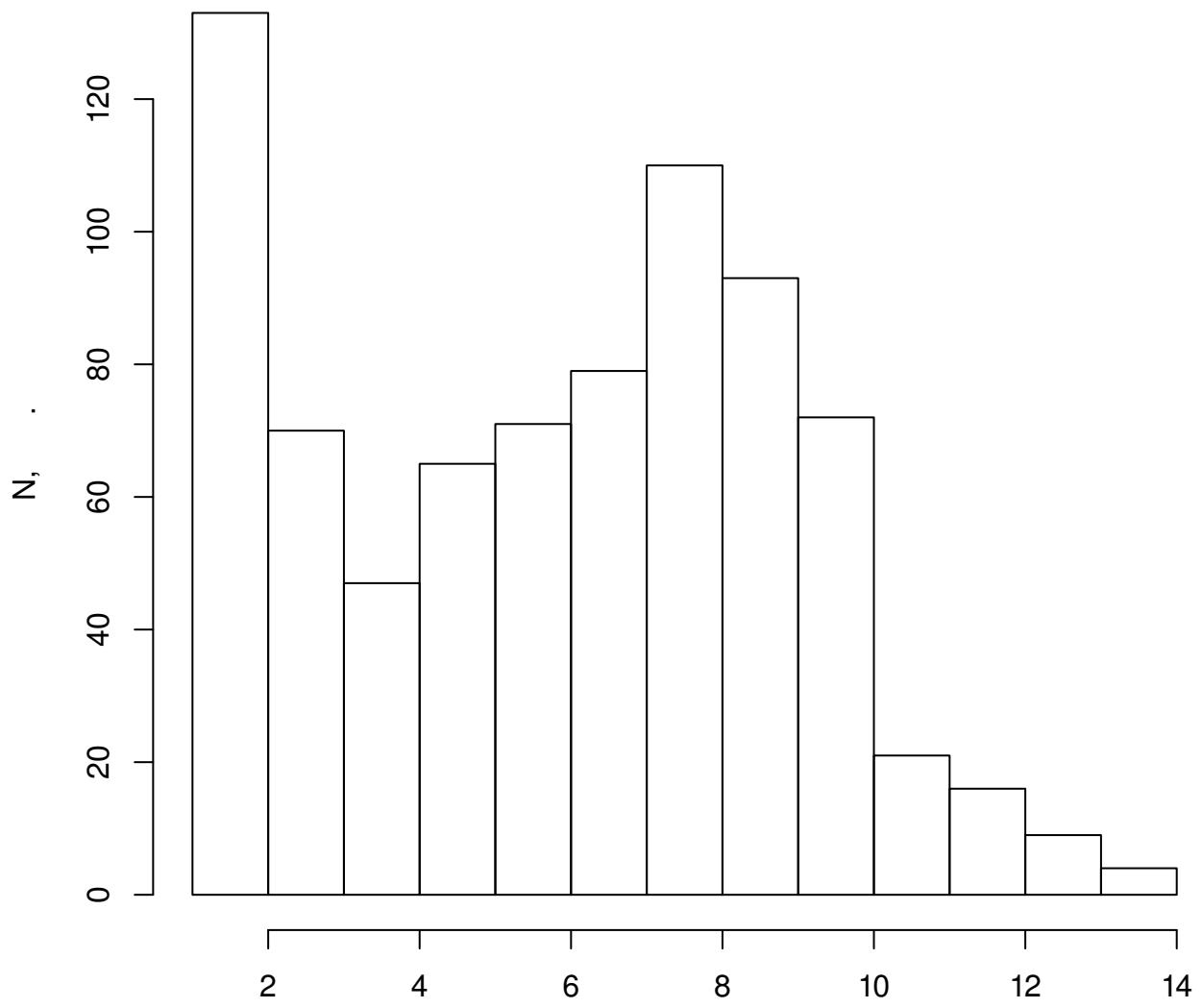


Рис. 11. Распределение по возрастам особей *Macoma balthica* в пробах на литорали Палагубы

## 570 6 Обилие *Macoma balthica*

### 571 6.1 Белое море

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

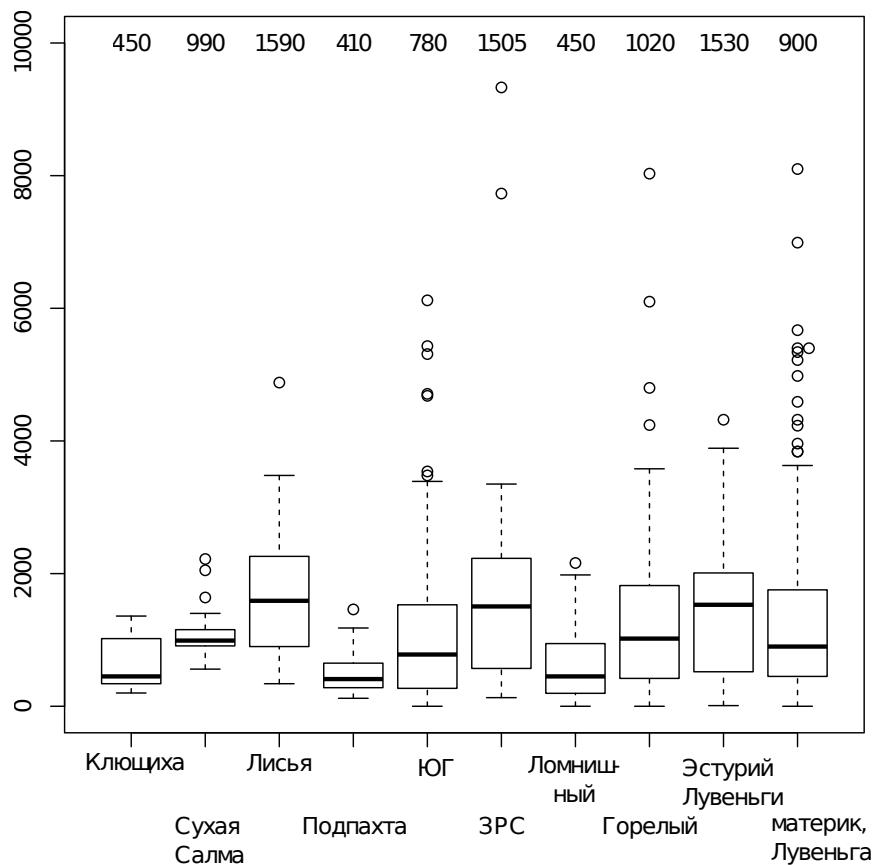


Рис. 12. Варьирование средней численности *Macoma balthica* на различных участках Кандалакшского залива Белого моря

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

573

574 чисность особей *M. balthica* была представлена в диапазоне от 10 (о. Горелый) до 8500 экз./м<sup>2</sup>  
575 (Западная Ряшкова салма) (табл. I, Приложение А).

576 Однако экстремально высокие численности — более 2800 экз./м<sup>2</sup> — встречаются единично, всего 8 наблюдений из 140 (рис. 13). Наиболее часто встречаются поселения со средней численностью 700 — 800 экз./м<sup>2</sup>. 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

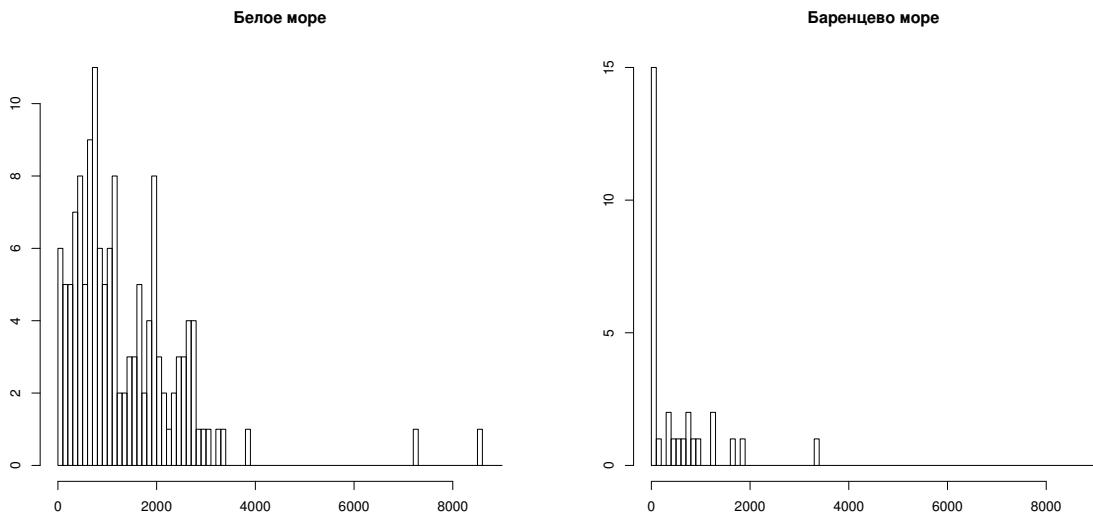


Рис. 13. Частота встречаемости поселений с различным обилием *Macoma balthica*  
Примечание: по оси X — средняя численность *Macoma balthica*, экз./м<sup>2</sup> (шаг — 100 экз./м<sup>2</sup>), по оси Y — частота встречаемости

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

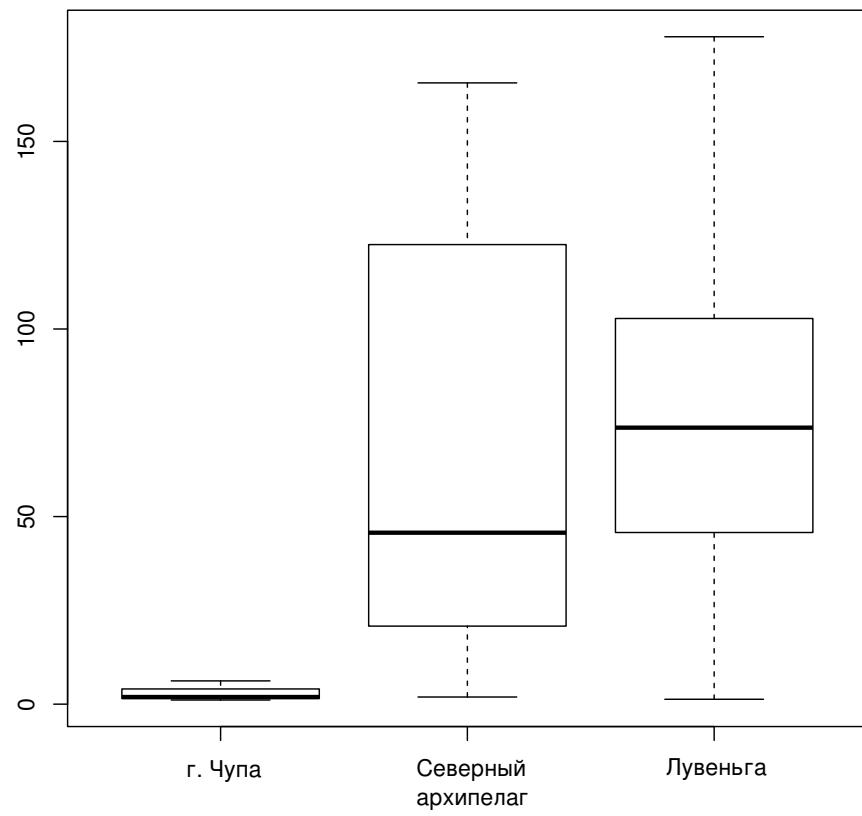


Рис. 14. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Кандалакшского залива Белого моря

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

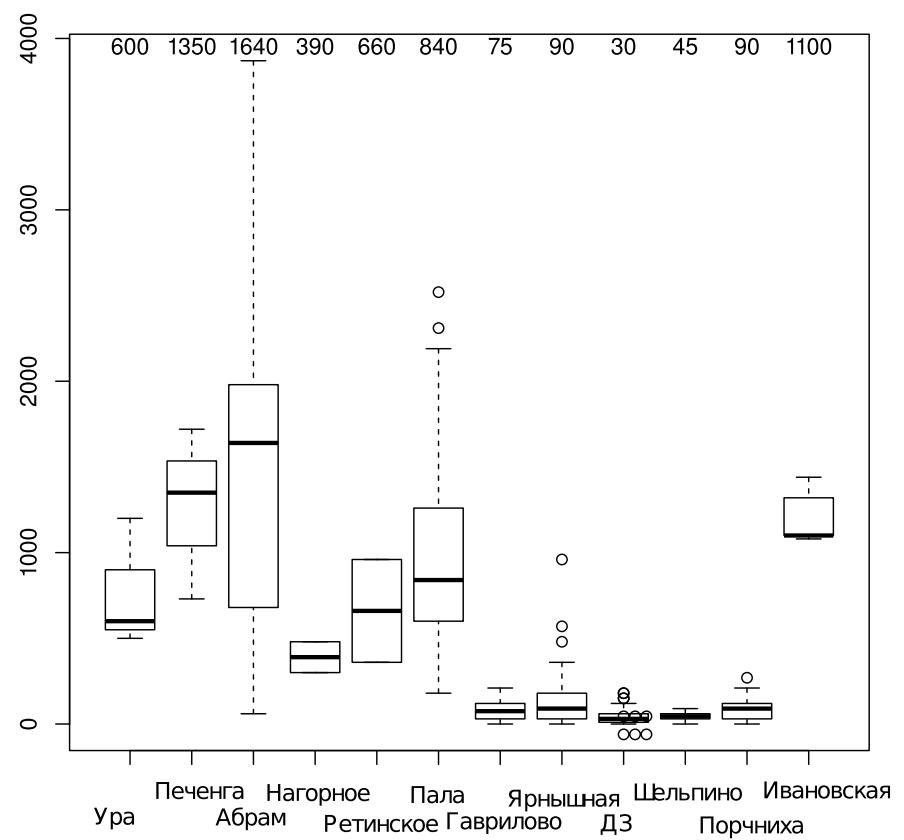


Рис. 15. Варьирование средней численности *Macoma balthica* на различных участках Мурманского побережья Баренцева моря

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

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

604 Важно отметить, что для Мурманского побережья Баренцева моря показаны разли-  
 605 чия между отдельными районами: Западным, Восточным Мурманом и Кольским зали-  
 606 вом (Гурьянова, Ушаков, 1929; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930). Это подтверждается на-  
 607 шими 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

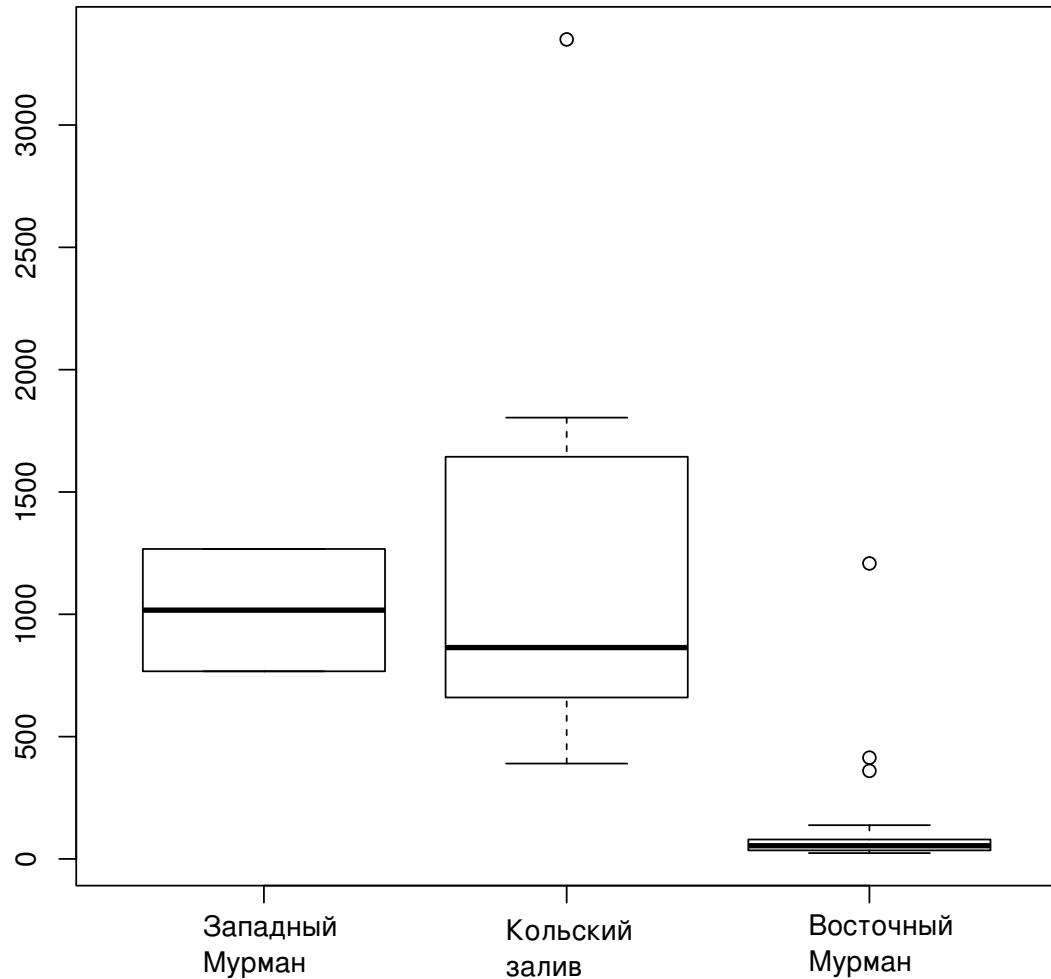


Рис. 16. Варьирование средней численности *Macoma balthica* в разных районах Мурманского побережья Баренцева моря

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

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./ $\text{м}^2$

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

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

618 При сравнении численности маком на различных метеографических уровнях различия  
619 между горизонтами литорали были показаны для губ Гаврилово и Ярнышная (табл. 11).  
620 В Гаврилово средняя численность *M. balthica* в среднем горизонте литорали превышала  
621 аналогичные значения для нижнего горизонта на порядок (138 (15) и 24 (47) экз./м<sup>2</sup>,  
622 соответственно). В губе Ярнышная численность маком в верхнем и нижнем горизонтах  
623 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 \*\*\* —  $p < 0,001$ ; \*\* —  $p < 0,05$ ; \* —  $p < 0,1$ .

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

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

### 631 6.3 Влияние состава грунта на численность *Macoma balthica*

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

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

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

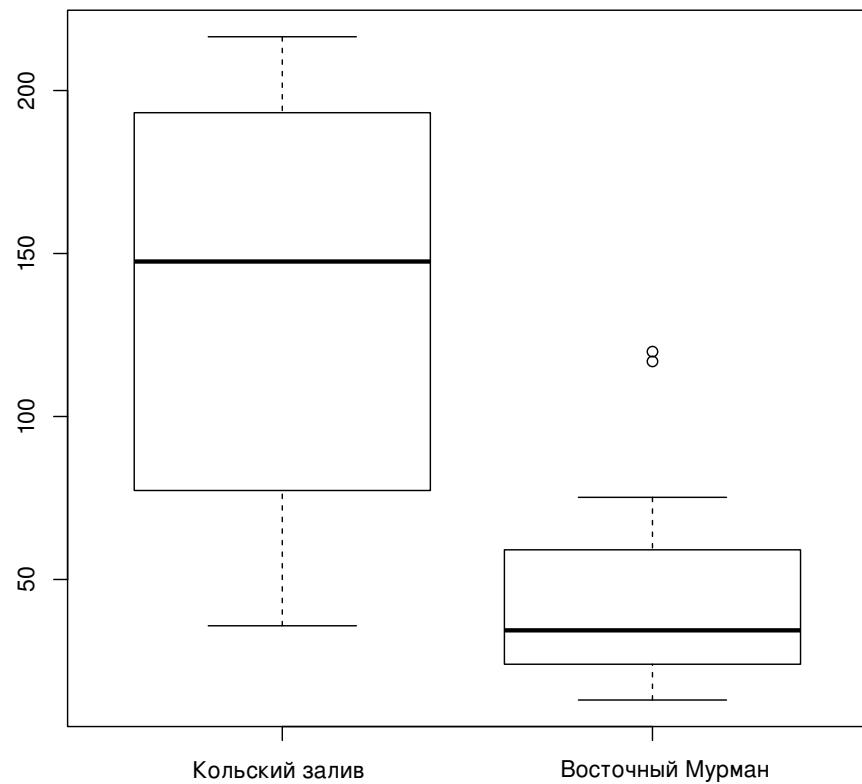


Рис. 17. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Баренцева моря

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

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

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

## 641 7 Размерная структура *Macoma balthica*

### 642 7.1 Белое море

#### 643 7.1.1 Эстуарий реки Лувеньги

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

647 Характер размерно-частотного распределения особей неоднократно менялся на про-  
648 тяжении периода наблюдений (приложение D, рис. I). С 1993 до 1997 года в размерной  
649 структуре поселения выделялось три модальных класса, причем за все 5 лет один из них  
650 попадал на особей до 4 мм, второй на 7 – 9 мм и третий – это особи длиной более 10 мм. В  
651 1998 году размерная структура поселения стала мономодальной, так как практически не  
652 осталось крупных особей, но появилось много моллюсков длиной 1 – 2 мм. В дальнейшем  
653 до 2002 года оставалось мономодальное распределение особей по размерам, и происходило  
654 смещение модального класса – в 2002 году это были особи размером 6 – 7 мм.

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

#### 663 7.1.2 Остров Горелый

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

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

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

678 размерная структура (приложение D, рис. ??) (модальные классы – моллюски длиной  
679 1 – 4 мм и 6 – 13 мм). В 1997 году распределение было практически равномерное при общей  
680 низкой численности. В 1998 году появилось значительное количество моллюсков длиной  
681 до 1 мм. Наблюдалось смещение модального класса до 2003 года. До 2001 года размерная  
682 структура поселения оставалась одномодальной, но в 2002 – 03 годах появился еще один  
683 модальный класс – моллюски длиной до 2 мм. Таким образом, после 2002 года в поселении  
684 вновь восстановилась бимодальная размерная структура, которая сохраняется вплоть до  
685 2007 года. В 2008 году распределение особей по размерам становится мономодальным за  
686 счет элиминирования особей ркунных размеров. В 2011 – 2012 году восстанавливается  
687 бимодальное распределение.

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

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

## 707 Материковая литораль в районе поселка Лувенъга

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

711 В зоне верхнего пляжа размерная структура поселения (приложение D, рис. VI) в  
712 1993 году была мономодальная, но с 1994 по 1997 годы стала бимодальной с модальными  
713 классами 2 – 5 и 6 – 10 мм. В 1998 году появилось значительное число особей размером  
714 менее 1 мм, после чего до 2002 года прослеживалось смещение модального класса. В 2002  
715 году в поселении восстановилась бимодальная структура (модальные классы – 1 – 2 мм и  
716 5 – 6 мм).

717 В поясе фукоидов Размерная структура поселения (приложение D, рис. VII) в 1992 –  
718 1997 году характеризовалась наличием двух модальных классов: 1 – 6 и 7 – 12 мм. С 1998  
719 по 2000 года размерная структура поселения была одномодальной, причем все 3 года пик  
720 формировали особи длиной 1 – 2 мм. В 2002 году вновь выделялось два модальных класса:  
721 1 – 2 и 7 – 8 мм.

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

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

### 730 7.1.3 Южная губа о. Ряшкова

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

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

### 737 7.1.4 Западная Ряшкова салма

738 На литорали о. Ряшкова в Западной Ряшковой салме наблюдения проводили с 1994 по  
739 2012 год (18 лет). Наблюдения проводили в среднем горизонте литорали. Максимальный  
740 размер моллюсков, отмеченный в поселении составил 20 мм.

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

### 746 7.1.5 о. Ломнишный

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

749 Размерная структура на данном участке в течение всего периода наблюдений была  
750 мономодальной (приложение D, рис. XII). В основном доминировали особи длиной 1 –  
751 3 мм, за исключением 2009 – 2010 годов, когда доминировали особи длиной 5 и 7 мм,  
752 соответственно.

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

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

## 763 7.2 Баренцево море

### 764 7.2.1 Губы Кольского залива

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

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

### 774 7.2.2 Губы побережья Восточного Мурмана

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

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

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

785 В губе Порчниха (рис. XIII) были представлены особи длиной от 4 до 21 мм. Распреде-  
786 ление особей по размерам было полимодальным. Выделяется по крайней мере три моды:  
787 4 – 7 мм, 9 – 12 мм и 18 – 20 мм. Несущественное превышение численности отмечено для  
788 особей длиной 13 – 15 мм.

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

793 **7.2.3 Дальний пляж губы Дальнезеленецкой (Восточный Мурман)**

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

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

808 Мономодальное распределение особей по размерам наблюдается либо при доминирова-  
809 нии мелких особей длиной 3 – 5 мм, либо при доминировании крупных – 12 – 18 мм. При  
810 бимодальном распределении обычно первую моду формировали мелкие макомы длиной  
811 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).

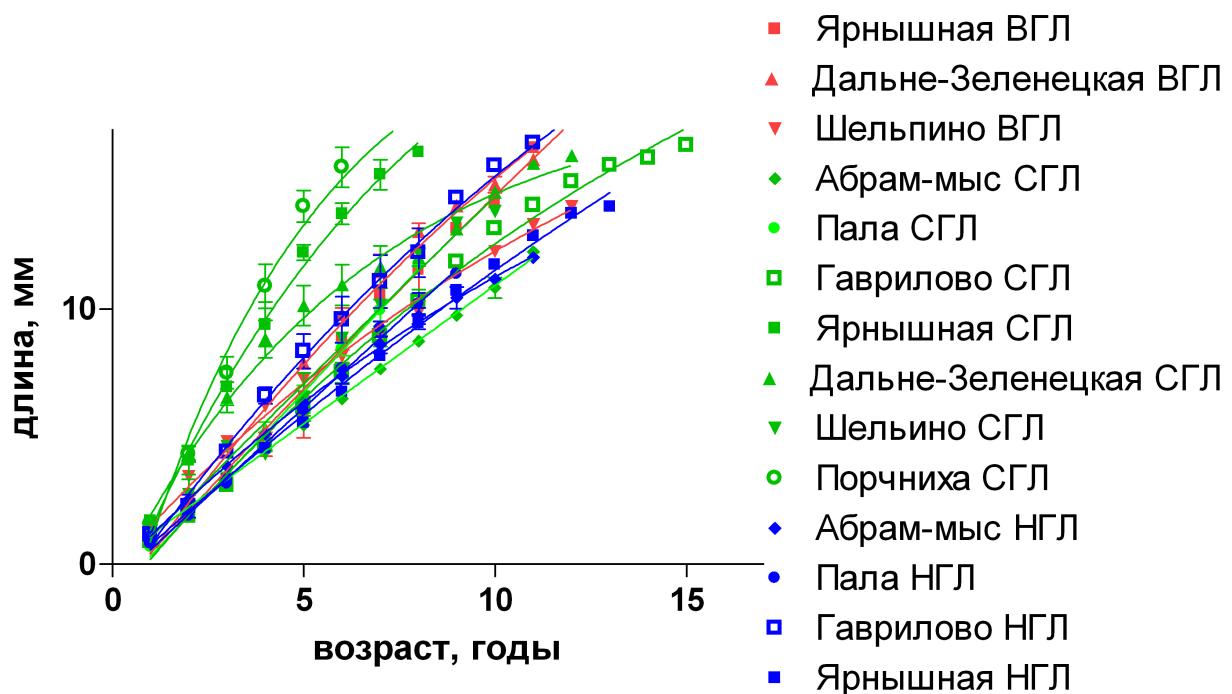


Рис. 18. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций в изученных поселениях маком

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).

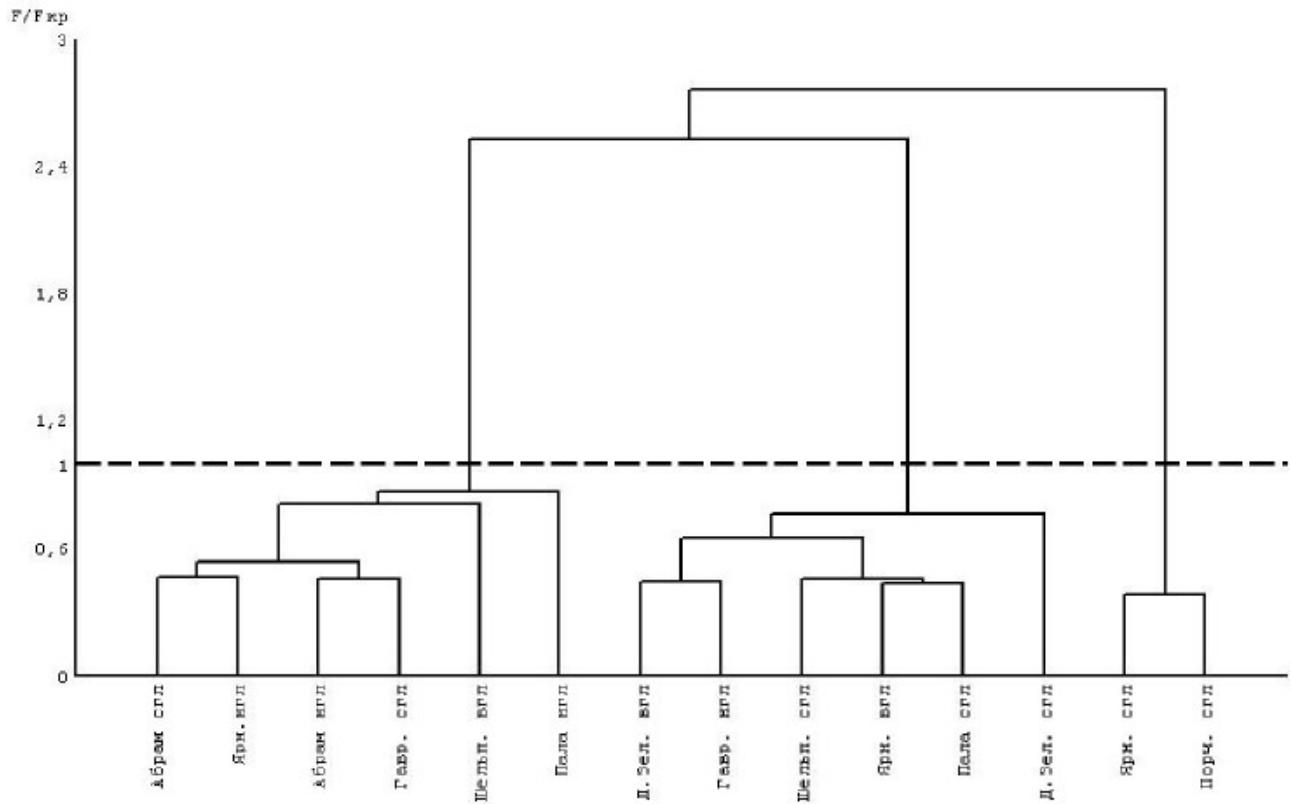


Рис. 19. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций

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

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

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

853 между кластерами 2 и 3 (2,76).

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

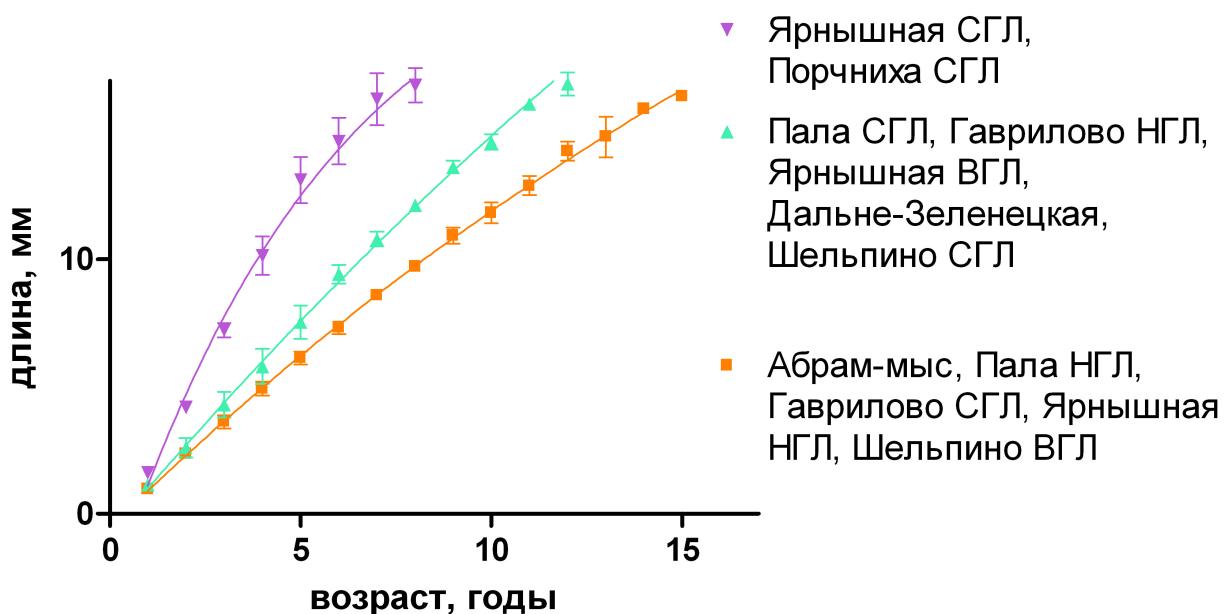


Рис. 20. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в изученных местообитаниях

855  
856 длины 16,4 мм за 14 лет, обитавшие на относительно более низком уровне осушки. Мако-  
857 мы с промежуточной скоростью роста вырастали за 13 лет 19,3 мм. Особи с максимальной  
858 скоростью роста за 9 лет достигали длины 18 мм.

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

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

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

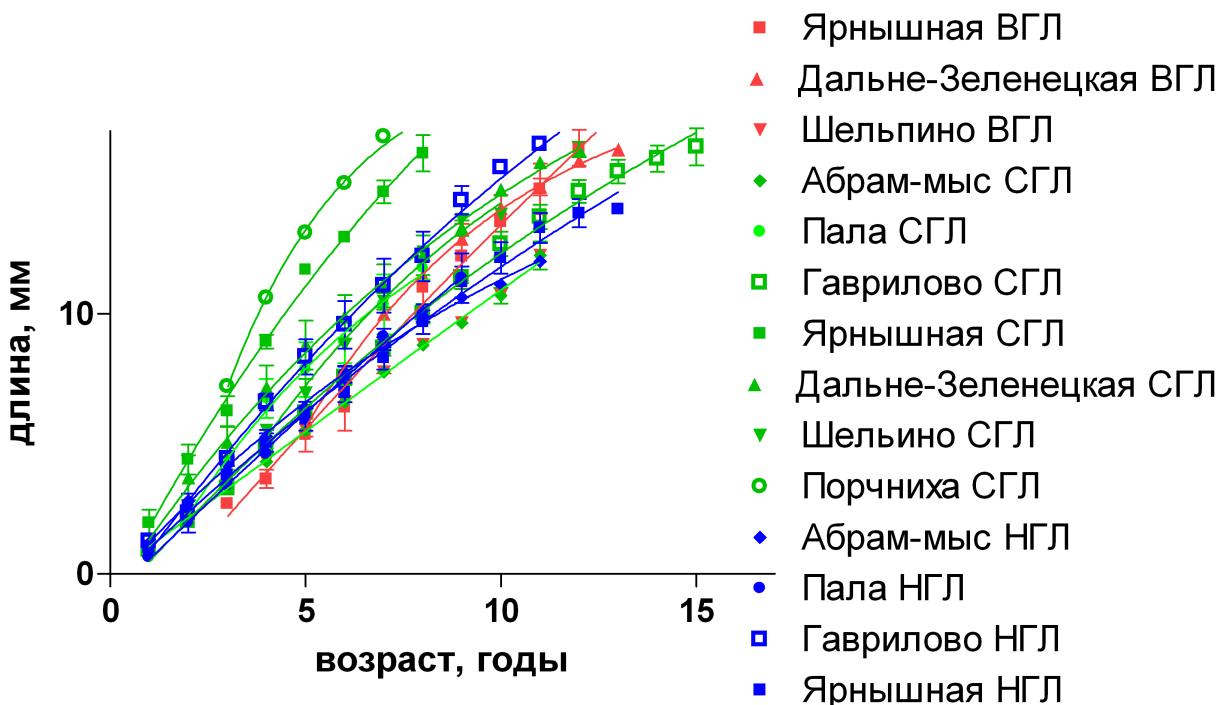


Рис. 21. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

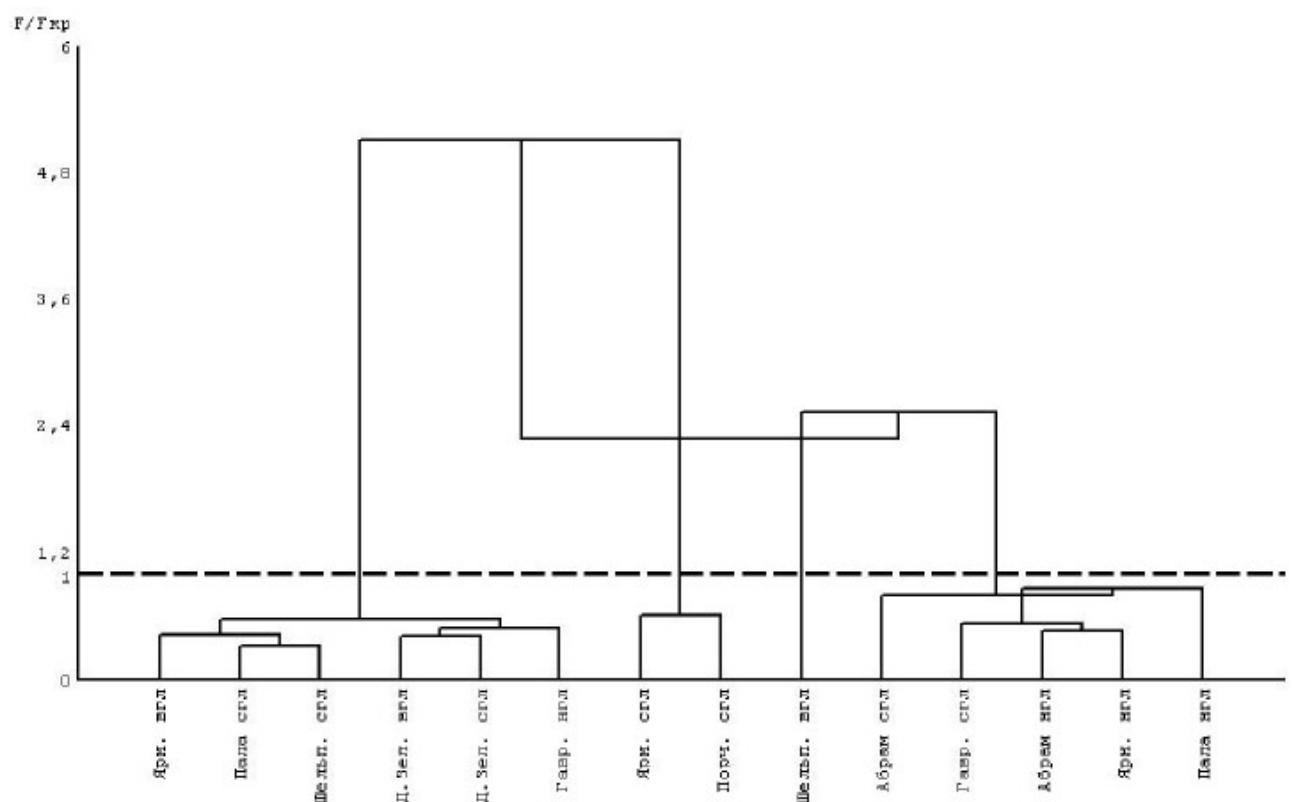


Рис. 22. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

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

885 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

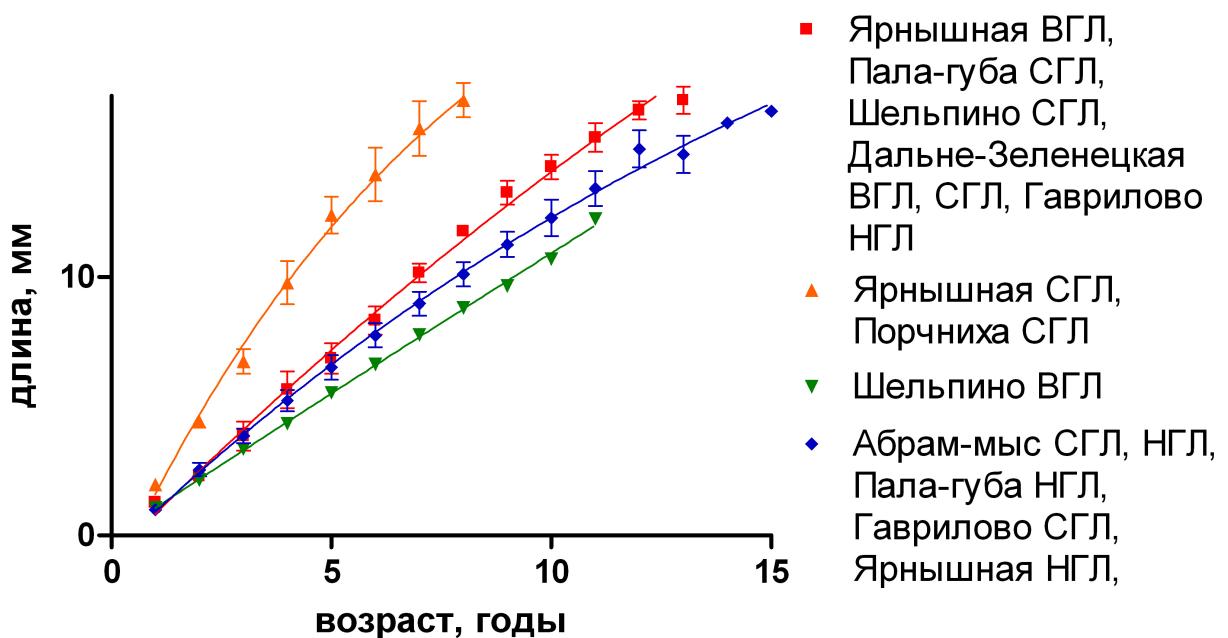


Рис. 23. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком старше 8 лет в изученных местообитаниях

886 в верхнем горизонте литорали губы Шельпино. Среди групп с промежуточной скоростью  
887 роста более низкой скоростью роста (16,4 мм за 14 лет) обладали моллюски, обитавшие  
888 на относительно более низком уровне осушки. Особи с максимальной скоростью роста за  
889 9 лет достигали длины 18 мм.

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

898 В таблицах приложения F приведены усредненные для каждой возрастной группы  
899 результаты измерений расстояния от верхушки раковины до каждой метки зимней оста-  
900 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

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

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

914 На первом этапе анализа (факторы «горизонт литорали», «начальный средний размер  
915 особей в возрастной группе») установлено (табл. 14), что каждая из назначенных при-  
916 чин вариации достоверно определяет величину годового прироста. Весьма примечательно,  
917 что при этом наибольшая доля вариации величин годового прироста определяется не на-  
918 чальным размером маком ( $SS = 4,74$ ), а мариографическим уровнем положения станции  
919 ( $SS = 11,98$ ). При анализе структуры вариансы исходного комплекса в градиентах началь-  
920 ного среднего размера особей в возрастной группе и географии местообитаний выяснилось,  
921 что достоверное влияние на величину среднего годового прироста маком оказывают также  
922 оба фактора (табл. 15). Причем и в этом случае наибольшая доля вариации обусловле-  
923 на не начальным размером раковины, а фактором «участок» ( $SS = 14,44$ ). Общим для  
924 проведенных вариантов двухфакторного дисперсионного анализа оказалось, что в обоих  
925 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.

926 Это говорит о том, что основной причиной вариации величины годового прироста маком  
 927 в изученных акваториях является крайняя степень разнокачественности особей в место-  
 928 обитаниях. В качестве рабочей гипотезы можно предположить, что в краевой части ареала  
 929 резкой дифференциации особей *M. balthica* по скорости роста могут способствовать любые  
 930 проявления микрорельефной гетеротопности локальных местообитаний. Полученные по-  
 931 ложительные итоги дисперсионного анализа интересно визуализировать для выявления  
 932 характера метеографического и географического трендов в изменении величины годово-  
 933 го прироста маком. Для этого представим итоги двухфакторных дисперсионных анализов  
 934 в виде соответствующих поверхностей отклика. Весьма показательно, что величины го-  
 935 дового прироста маком по мере роста начального среднего размера особей в возрастных  
 группах меняются куполообразно (рис. 24). Во всех исследованных поселениях макси-

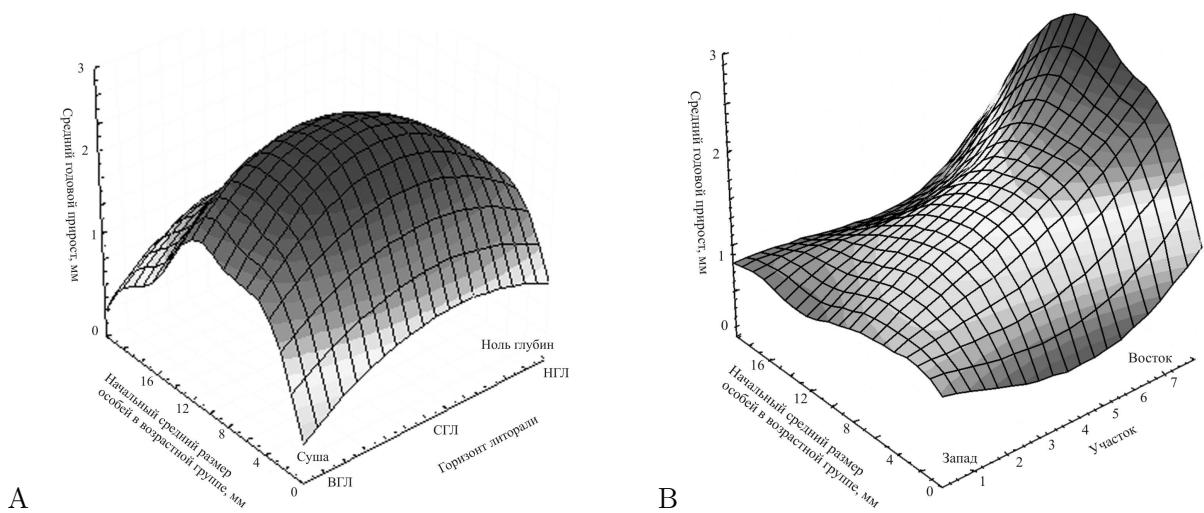


Рис. 24. Характер изменений средней величины годового прироста особей *Macoma balthica* возрастной группы в зависимости от начальной средней длины их раковин, метеографического уровня обитания и условного смещения участка по побережью Мурмана на восток  
 Примечания: Участки: 1 — Абрам-мыс, 2 — Пала-губа,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

936 малый прирост наблюдается у особей размерного класса 6 – 9 мм. Таким образом, в  
 937 изученных поселениях максимальную скорость роста следует ожидать у маком среднего  
 938 возраста (размера). Совершенно неожиданным для нас было явление максимальной ско-  
 939 рости роста маком не в нижнем, а в среднем горизонте осушки (см. рис. 24, А).  
 940 По-видимому, в условиях Мурмана фактор осушки начинает оказывать заметное влияние  
 941 на скорость роста маком только в верхнем горизонте литорали. Причины снижения ско-  
 942 рости роста маком в условиях нижнего горизонта литорали на данном этапе исследований  
 943 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.

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

## 977 9.2 Илистая губа острова Горелый.

978 **посчитать и вписать относительные ошибки** На данном участке рассматривали отдель-  
 979 но 4 зоны, различающиеся по осушке и биотическим условиям. Максимальная численность  
 980 маком на всех горизонтах литорали была отмечена в 1998 году (рис. 25). Более чем на  
 981 75% такая высокая численность была связана с обилием особей длиной менее 1 мм. Маки-  
 982 мальная численность моллюсков наблюдалась на границе среднего и нижнего горизонта  
 983 в зарослях фукоидов, здесь она составляла более 44 тысяч экз./м<sup>2</sup>.

984 При исключении из анализа особей размером менее 1 мм, численность особей *M. balthica*  
 985 стала максимальной в 1999 году для всех горизонтов, кроме среднего, на котором мак-  
 986 симальная численность отмечена в 2000 году (рис. 26). Самая низкая численность за весь  
 987 период исследований была отмечена в начале интервала наблюдений (1992 – 1993 года)  
 988 – менее 100 экз./м<sup>2</sup>. С 1994 по 1996 год происходило некоторое увеличение численности  
 989 маком, однако она на всех горизонтах не превышала 500 экз./м<sup>2</sup>. В 1997 году произошло  
 990 локальное снижение численности, и с 1998 года происходил ее рост. В 1999 году числен-  
 991 ность маком составляла 900, 2000 и 1050 экз./м<sup>2</sup> на среднем горизонте, в поясе фукоидов  
 992 и у нуля глубин, соответственно. В 2000 году на верхнем горизонте литорали численность  
 993 особей достиглаа максимума за весь период наблюдений и составила 1500 экз./м<sup>2</sup>, в то  
 994 время как на остальных горизонтах литорали произошло снижение численности. В даль-  
 995 нейшем были отмечены менее значительные колебания, и, как показывают данные в 2004,  
 996 2006 – 2008 и 2011 годах (когда на станциях брали индивидуальные пробы, а не интегри-  
 997 рованные) эти колебания недостоверны (табл. 18).

## 998 9.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга

999 На материковой литорали в районе поселка Лувеньга отдельно рассматривали дина-  
 1000 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.

1022 от года к году (табл. 20).

## 1023 9.5 Южная губа острова Ряшкова

1024 Поскольку на литорали Южной губы о. Ряшкова использовали для промывки сито  
1025 с диаметром ячей 1 мм, то доля моллюсков размером менее 1 мм не превышала 1,2 %  
1026 и их исключение из анализа не изменило общей картины. На данном участке с 2001 по  
1027 2010 год численность *Macoma balthica* была относительно стабильна, все флюктуации были  
1028 недостоверны (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 12,07, p – value = 0,21$ ). Средняя численность за  
1029 данный период составила 1239 (7,9) экз./м<sup>2</sup>. Однако намечается некоторая тенденция к  
1030 увеличению численности в 2003 – 2004 и 2007 – 2008 году. После 2008 года численность  
1031 постепенно снижается и в 2012 году она составила 142 (27,5) экз./м<sup>2</sup>.

## 1032 9.6 Остров Ломнишный

1033 На литорали о. Ломнишный для промывки также использовали сито с диаметром ячей  
1034 1 мм, моллюски длиной менее 1 мм в пробах отсутствовали. На данном участке числен-  
1035 ность маком оставалась относительно стабильной в течении всего периода исследований  
1036 (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 9,9, p – value = 0,077$ ) и в среднем составляла 638 (12) экз./м<sup>2</sup>.  
1037 Некоторое увеличение численности было отмечено в 2008 году (численность составляла  
1038 1530 (19) экз./м<sup>2</sup>).

## 1039 9.7 Дальний пляж губы Дальнезеленецкая

1040 На данном участке использовали для промывки сито с диаметром ячей 1 мм и особи  
1041 длиной менее 1 мм в пробах отмечены не были. В течении всего периода времени плот-  
1042ность поселения *Macoma balthica* не превышала 100 экз./м<sup>2</sup> (рис. 27). В 2003 году про-  
1043изошло уменьшение обилия маком (с 52 (13) до 34 (20) экз./м<sup>2</sup>, критерий Манна-Уитни  
1044  $W = 854, p – value = 0,001$ ), после чего численность в 2003 – 2006 оставалась относи-  
1045тельно стабильной (в среднем 33 (0,8) экз./м<sup>2</sup>, критерий Краскела-Уоллиса *Kruskal –*  
1046 *Wallis*  $\chi^2 = 4,03, p = 0,26$ ). В 2007 году численность еще увеличилась относительно преды-  
1047дущего периода ( $W = 1155, p – value = 8,7 \times 10^{-8}$ ) и оставалась стабильной к 2008 году  
1048 ( $W = 516,5, p – value = 0,76$ ) при этом достигла уровня, максимального для всего периода

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.

1049 (72 (0,9) экз./м<sup>2</sup>).

1050 В качестве точки сравнения использовали количественные данные из статьи Агарова  
1051 [и др.], 1976 (рис. 27). Плотность поселения *Macoma balthica* на Дальнем пляже в 1973 году  
1052 была сравнима с таковой в 2002 – 2006 годах (21).

годы сравнения	<i>W</i>	<i>p – value</i>	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 21. Сравнение численности *Macoma balthica* на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкой в 1973 году и 2002 – 2008.

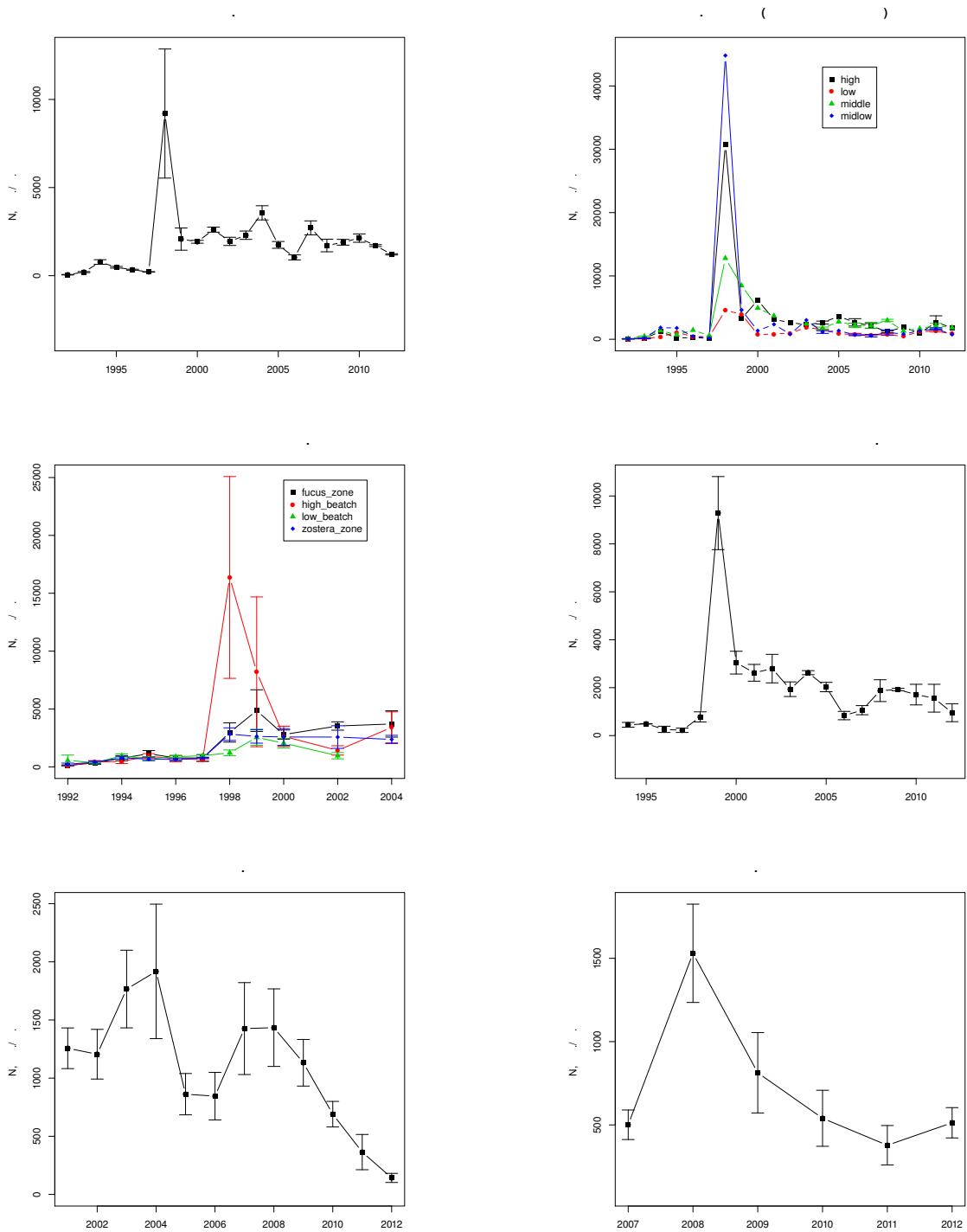


Рис. 25. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива.

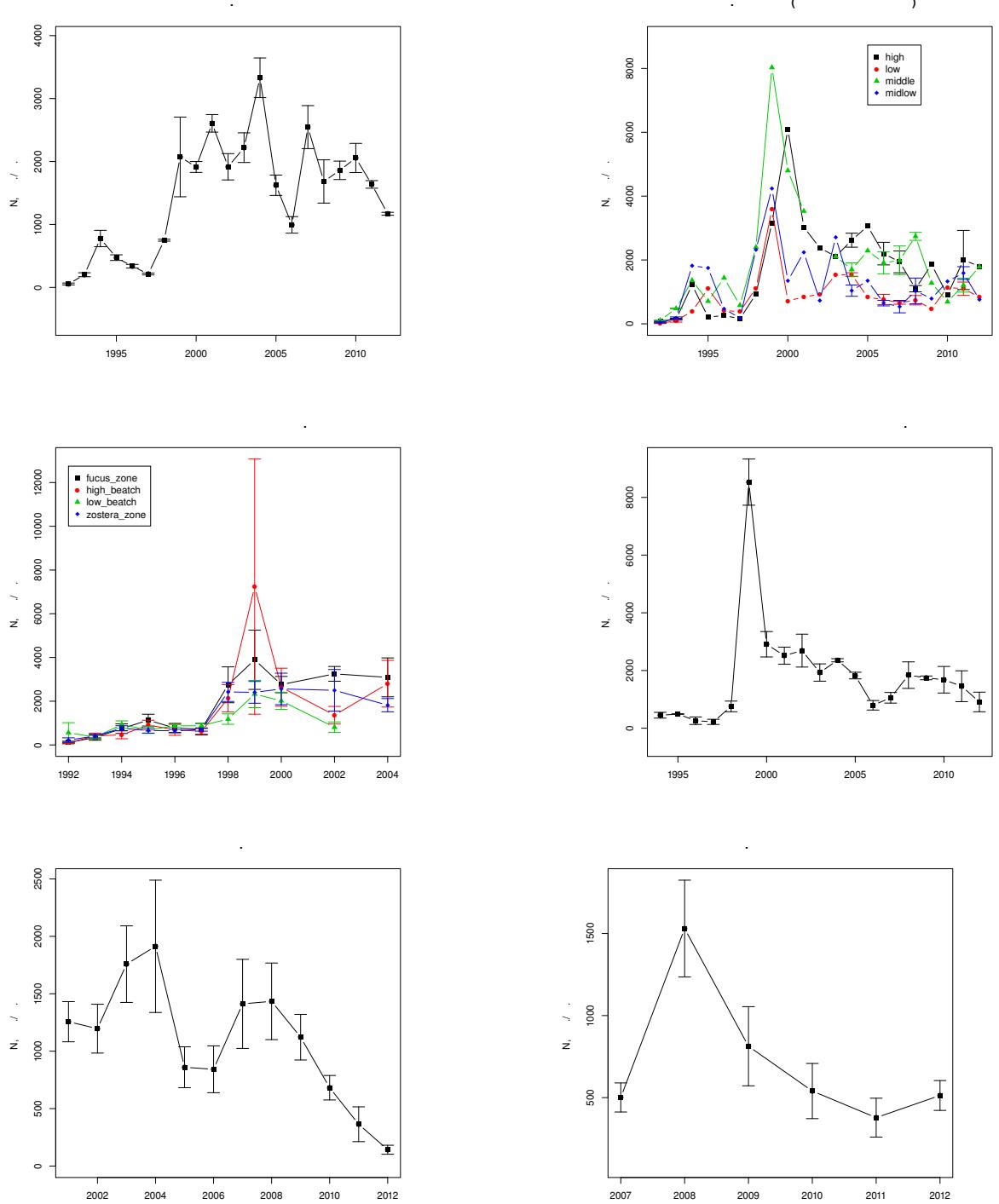


Рис. 26. Динамика численности *Macoma balthica* с длиной раковины более 1 мм в поселениях вершины Кандалакшского залива

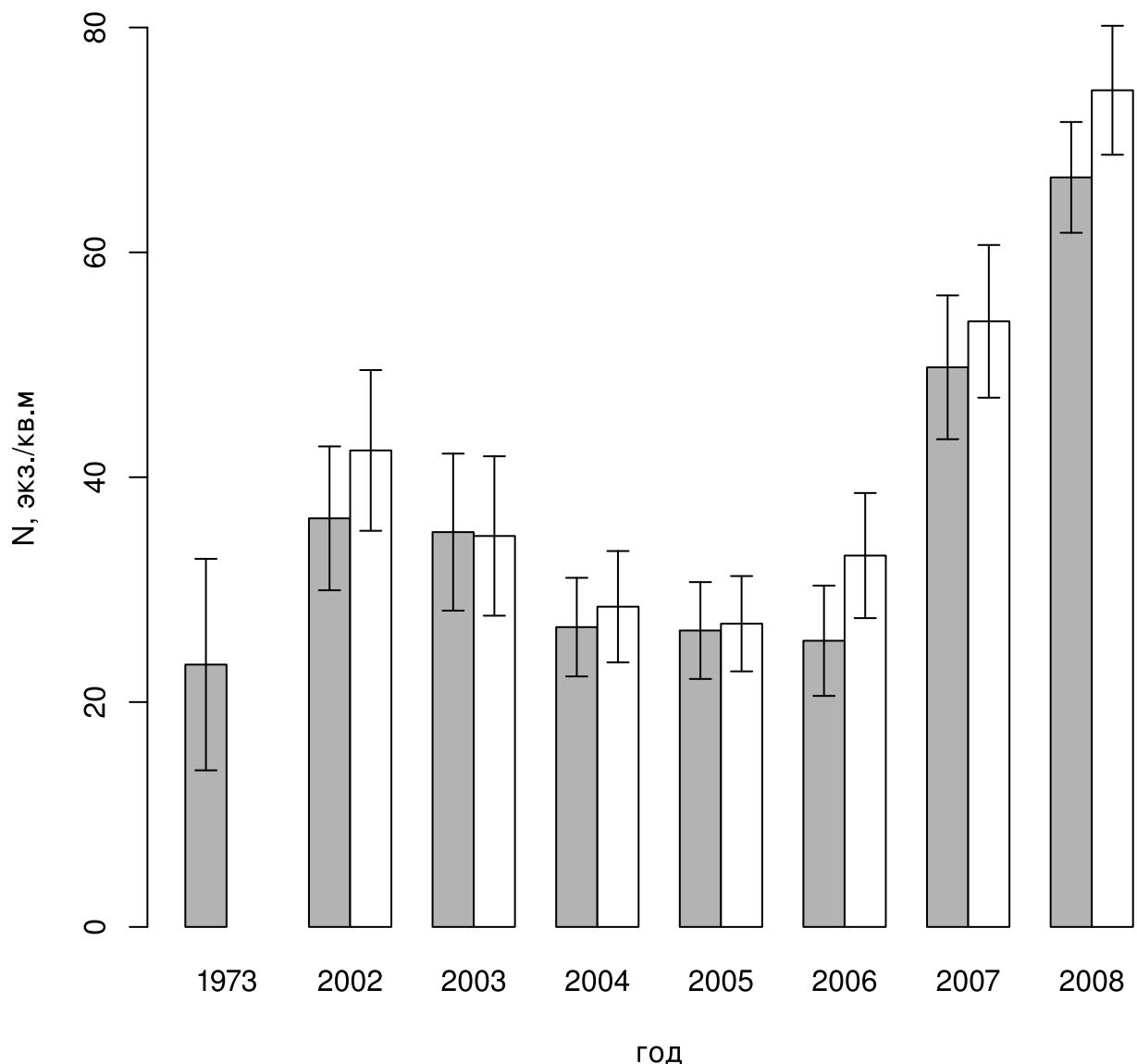


Рис. 27. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* на литорали Дальнего пляжа г. Дальнегорск (Баренцево море)

Примечание: по оси X — годы наблюдений, по оси Y — средняя плотность поселения, экз./м<sup>2</sup>.

Светлые столбцы — общая численность, темные столбцы — численность моллюсков крупнее 5 мм. Данные 1973 года взяты из статьи Агарова [и др.], 1976

## 1053 10 Количественные характеристики формирования спа- 1054 та в поселениях *Macoma balthica* на литорали губы Чу- 1055 па (Белое море)

1056 Для получения прямой информации о формировании спата в 2006 году были проведены  
1057 ограниченные наблюдения за поселениями в губе Чупа. Было обследовано 2 участка на  
1058 о. Кереть: в Сухой салме и в бухте Ключиха, и 2 материковых участка: в бухте Лисья и  
1059 в проливе Подпахта.

1060 Обилие *Macoma balthica* на исследованных участках варьировало в значительных пре-  
1061 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. 22).

Таблица 22. 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.

1062  
1063 Численность взрослых особей *M. balthica* на участке в Сухой салме составляла  $1230 \pm$   
1064  $207$  экз./м<sup>2</sup>, а биомасса —  $6,2 \pm 1,17$  г/м<sup>2</sup>. На участке были представлены моллюски с ра-  
1065 ковиной длиной от 1,1 до 15,7 мм. Размерная структура в Сухой салме характеризовалась  
1066 бимодальностью с модальными классами 1,1–2,0 мм и 6,1–8,0 мм (рис. 28). Численность  
1067 спата составляла  $4980 \pm 618$  экз./м<sup>2</sup>. Размерная структура спата на данном участке была  
1068 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,6 мм (рис. 28).

1069 Численность взрослых моллюсков в Лисьей бухте составляла  $1200 \pm 199$  экз./м<sup>2</sup>, а био-  
1070 масса —  $1,9 \pm 0,76$  г/м<sup>2</sup>. На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от  
1071 1,0 до 14,3 мм. Размерная структура в Лисьей бухте характеризовалась бимодальностью  
1072 с модальными классами 1,1–3,0 мм и 8,1–10,0 мм (рис. 28). Численность спата со-  
1073 ставляла  $4040 \pm 832$  экз./м<sup>2</sup> (рис. 5). Размерная структура спата на данном участке была  
1074 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. 28).

1075 Численность взрослых маком на участке в бухте Ключиха составляла  $476 \pm 291$  экз./м<sup>2</sup>  
1076 , а биомасса —  $1,1 \pm 0,27$  г/м<sup>2</sup>. На участке были представлены моллюски с раковиной дли-  
1077 ной от 1,3 до 11,5 мм. Размерная структура в бухте Ключиха характеризовалась бимо-  
1078 дальностью с модальными классами 1,1–2,0 мм и 6,1–8,0 мм (рис. 28). Численность  
1079 спата составляла  $4240 \pm 441$  экз./м<sup>2</sup>. Размерная структура спата на данном участке была  
1080 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,75 мм (рис. 28).

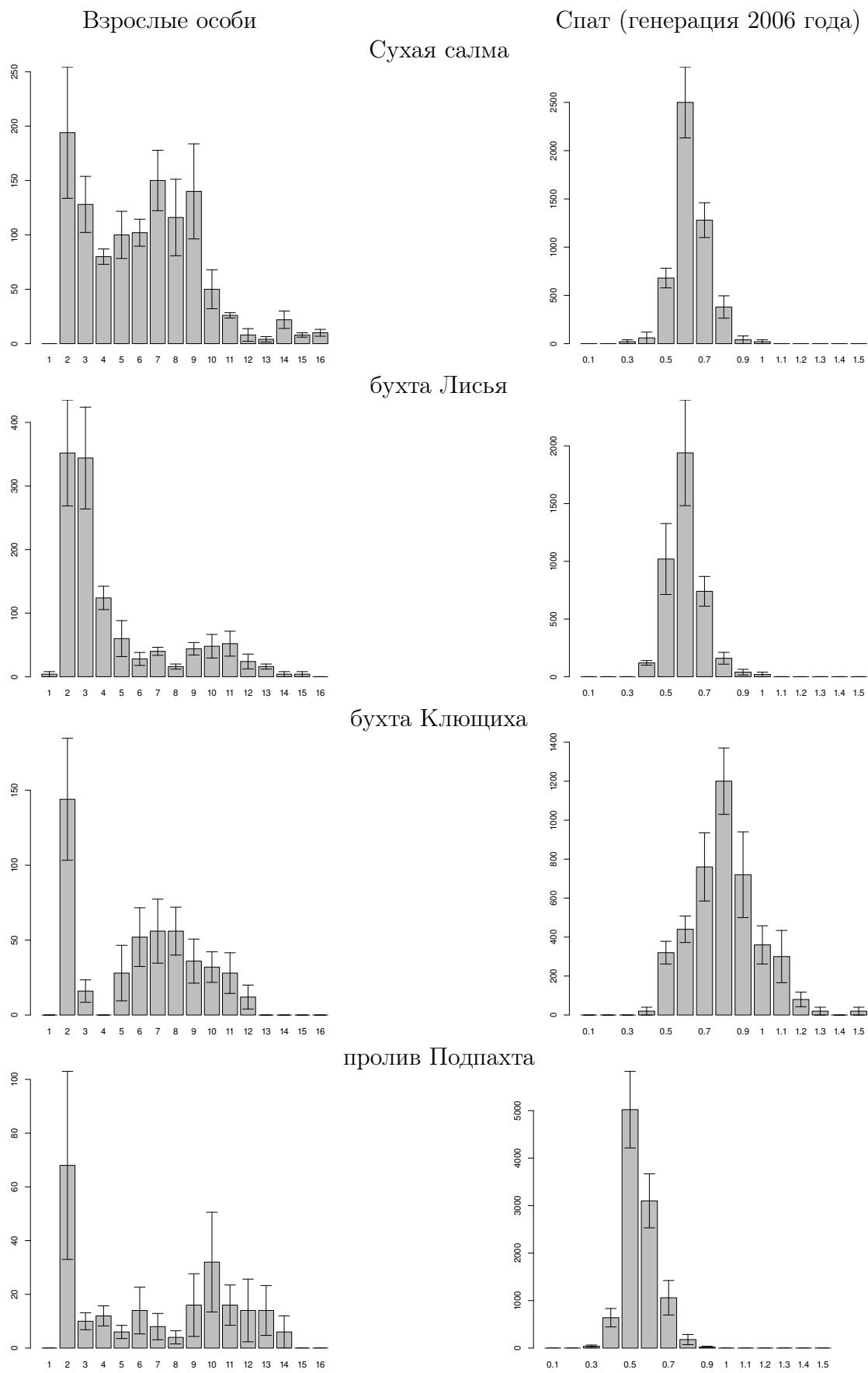


Рис. 28. Размерная структура поселений *Macoma balthica* на участках в губе Чупа в 2006 году и спата, осевшего в данных поселениях

1081 Численность *M. balthica* в проливе Подпахта составляла  $228 \pm 69$  экз./м<sup>2</sup>, а биомасса —  
 1082  $1,9 \pm 1,21$  г/м<sup>2</sup>. На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от 1,1 до  
 1083 13,5 мм. Размерная структура на участке в проливе Подпахта характеризовалась бимо-  
 1084 дальностью с модальными классами 1,1 — 2,0 мм и 9,1 — 10,0 мм (рис. 28). Численность  
 1085 спата составляла  $10060 \pm 1493$  экз./м<sup>2</sup>. Размерная структура спата на данном участке была  
 1086 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. 28).

1087 Для выявления связи численности спата с обилием (численностью и биомассой) взрос-  
 лых маком был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. 23). Достоверная

Таблица 23. 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.

1088  
 1089 корреляция ( $r_S = -0,46$ ) была показана между численностью спата и средней численно-  
 1090 стью взрослых маком в поселении, в то время как корреляция количества спата со средней  
 1091 биомассой взрослых особей оказалась недостоверной.

1092 Также был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена для обилия спата  
 1093 и средней численности отдельных размерных групп взрослых маком. Для этого были  
 выделены размерные группы с шагом 3 мм (рис. 29, А). Достоверный отрицательный

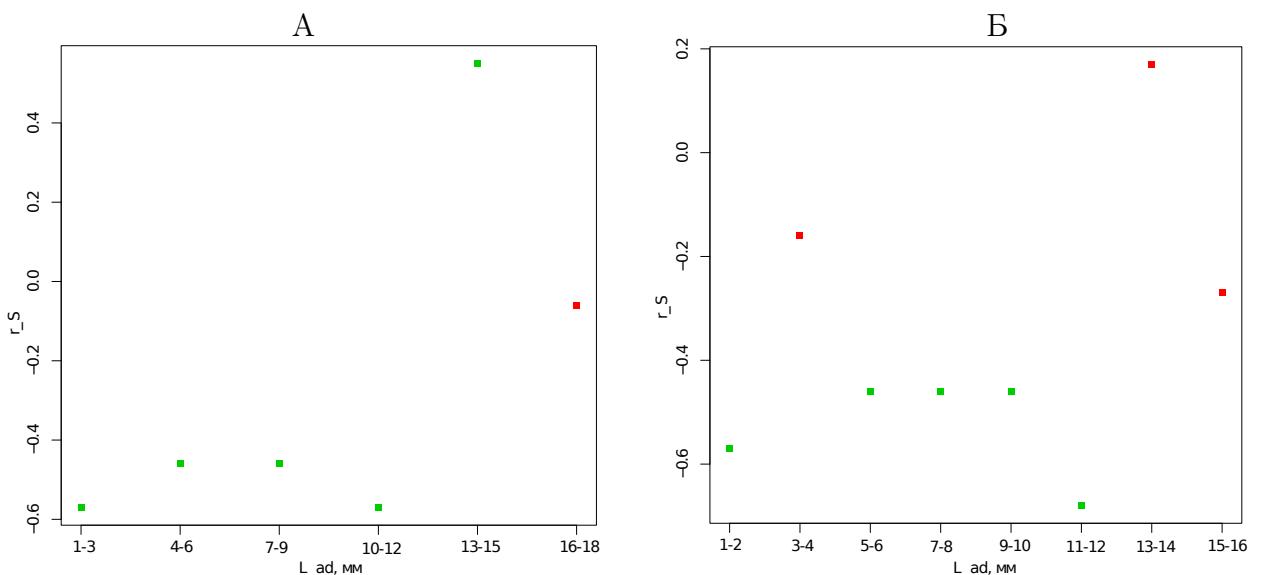


Рис. 29. Изменение силы и характера корреляции численности спата с численностью взрос-  
 лых особей в поселениях, с учетом размерной характеристики последних

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

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

1094

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. 29, 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. 24). По результатам дисперсионного анализа оба фактора достоверно влияют на количество

Таблица 24. 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. 25). Наименьшее обилие макрообентоса было отмечено на участке в бухте Клю-

Таблица 25. 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

1113 в Сухой Салме ( $N = 9381 \pm 2678$  экз./ $m^2$ ) и проливе Подпахта ( $N = 7169 \pm 4545$  экз./ $m^2$ ),  
1114 но различия между этими участками недостоверное. Однако по биомассе макрозообентоса  
1115 участок в Сухой Салме на порядок отличается от пролива Подпахта ( $B = 147,1 \pm 17,3$  г/ $m^2$   
1116 и  $46,6 \pm 9,0$  г/ $m^2$ , соответственно). Максимальное обилие макробентоса отмечено на участ-  
1117 ке в бухте Лисьей, где численность ( $42544 \pm 4753,4$ ) достоверно отличается от всех других  
1118 участков, а биомасса достоверно больше, чем в проливе Подпахта и бухте Ключица, но  
1119 не отличается от аналогичного показателя в Сухой Салме.

1120 Для выявления связи численности и биомассы макрозообентоса на численность спа-  
1121 та *M. balthica* был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. 26).  
Достоверной корреляции между численностью спата макомы с суммарными численно-

Таблица 26. 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.

1122  
1123 стью и биомассой макрозообентоса обнаружено не было.

## 1124 11 Динамика пополнения поселений *Macoma balthica* в Бе- 1125 лом море

1126 При изучении динамики поселений бентосных организмов с планктонной личинкой  
1127 важную роль играет пополнение поселений молодью. Оседание *M. balthica* в Белом море  
1128 происходит с июля по сентябрь (Семенова, 1980; Н. В. Максимович, 1985), поэтому данные,  
1129 собранные в июле, не описывают величину оседания в текущем году. Однако мы можем  
1130 оценить пополнение предыдущего года по обилию особей возрастом 1+. Для Северного  
1131 моря показано, что в пополнении поселений молодью выживаемость спата в первую зиму  
1132 не менее важна, чем непоследственно количество осевших особей (J. Beukema, Honkoop,  
1133 Dekker, 1998; Strasser, Günther, 2001). Подобные данные известны и для Белого моря (Н. В.  
1134 Максимович, А. В. Герасимова, 2004). Поэтому, на наш взгляд, с точки зрения существова-  
1135 ния поселения, оценка пополнения поселения как численности особей, переживших первую  
1136 зиму, более информативна.

### 1137 11.1 Размер моллюсков *M. balthica* в возрасте 1 года

1138 Поскольку в мониторинговых исследованиях в вершине Кандалакшского залива фик-  
1139 сировалась только длина раковины без определения возраста, то в 2012 – 2013 году были  
1140 проведены измерения длин колец зимней остановки роста у особей длиной менее 3 мм  
1141 (рис. 30, А). Данные получены для участков на о. Горелый, в эстуарии р. Лувенъги и в  
1142 Западной Ряшковой салме. Распределение измеренных особей по возрастам представлено  
1143 на рис. 30, В.

1144 Особи возрастом 1+ с различных горизонтов литорали острова Горелый не разли-  
1145 чаются по размеру (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 3,12, p = 0,37$ ), поэтому в дальнейшем мы  
1146 рассматриваем их как одну выборку (рис. 31).

1147 По результатам теста Краскел-Уоллиса годовалые моллюски с разных участков раз-  
1148 личались по длине (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 17,6, p = 0,00015$ ) (32, поэтому было проведено  
1149 попарное сравнение участков (табл. 27). Размер годовалых особей не различался на участ-  
1150 ках, расположенных в районе Лувенъгских шхер (о. Горелый и эстуарий р. Лувенъги), и  
1151 отличался от особей из Западной Ряшковой салмы.

1152 Для определения границ размерно-возрастных классов *Macoma balthica* возрастом 0+,  
1153 1+ и 2+ были рассчитаны средние размеры особей каждого возраста (табл 28). Пограничный  
1154 размер между двумя когортами рассчитывали как середину между средними размерами  
1155 особей в когорте. Таким образом, в дальнейшем для участков, расположенных в акватории  
1156 Лувенъгских шхер, маком длиной менее 1,2 мм рассматривали как спат, а длиной от 1,2  
1157 до 1,8 мм – как особей возрастом 1+. Для участков на о. Ряшков пограничные значения  
1158 составили 1,3 и 1,9, мм соответственно. Для участка на о.Ломнишном мы использовали  
1159 данные, полученные для о. Ряшкова.

1160 Таким образом были получены данные по динамике численности годовалых маком на

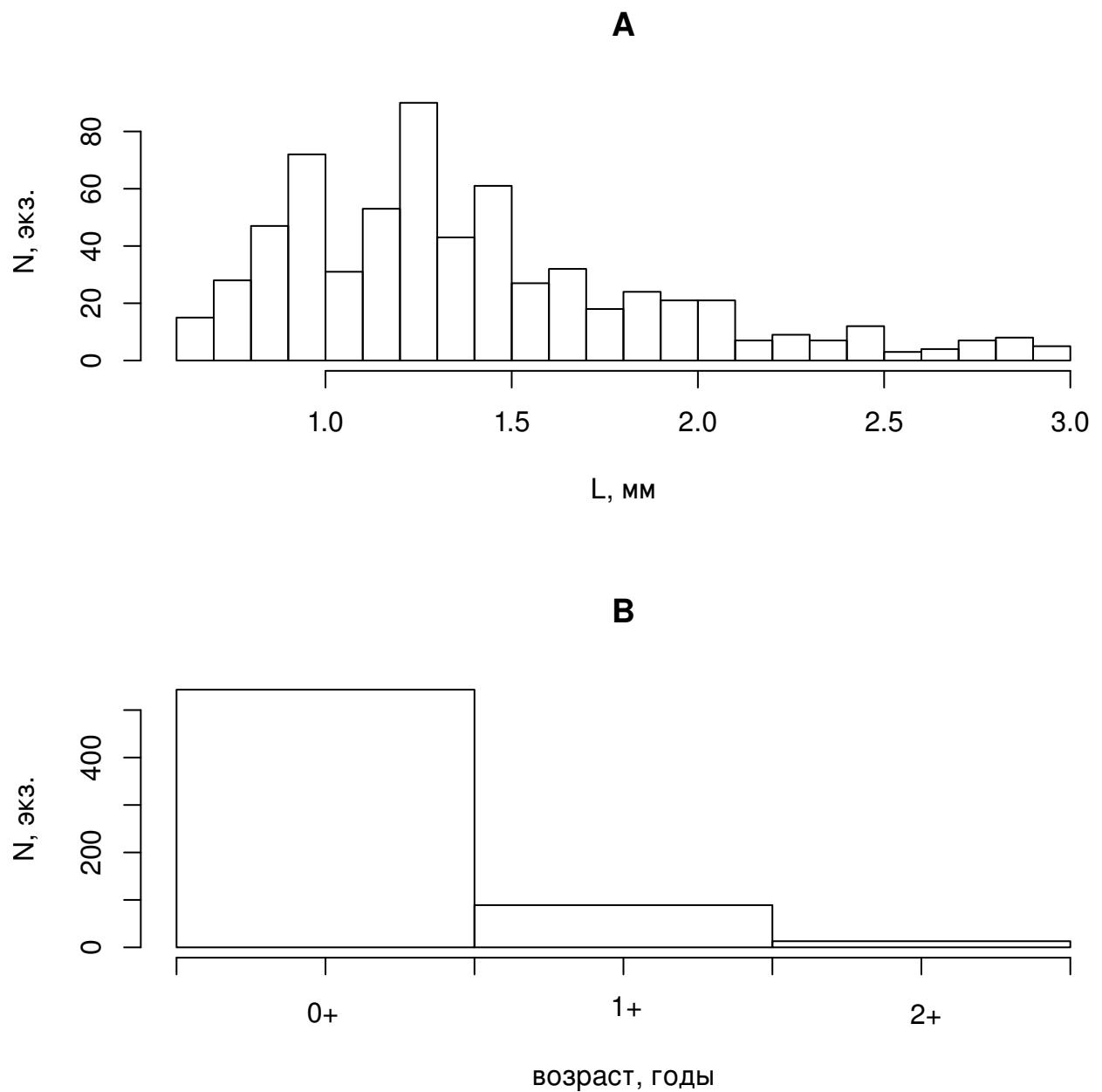


Рис. 30. Распределение моллюсков *M. balthica* длиной менее 3 см по размеру (A) и возрасту (B)

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

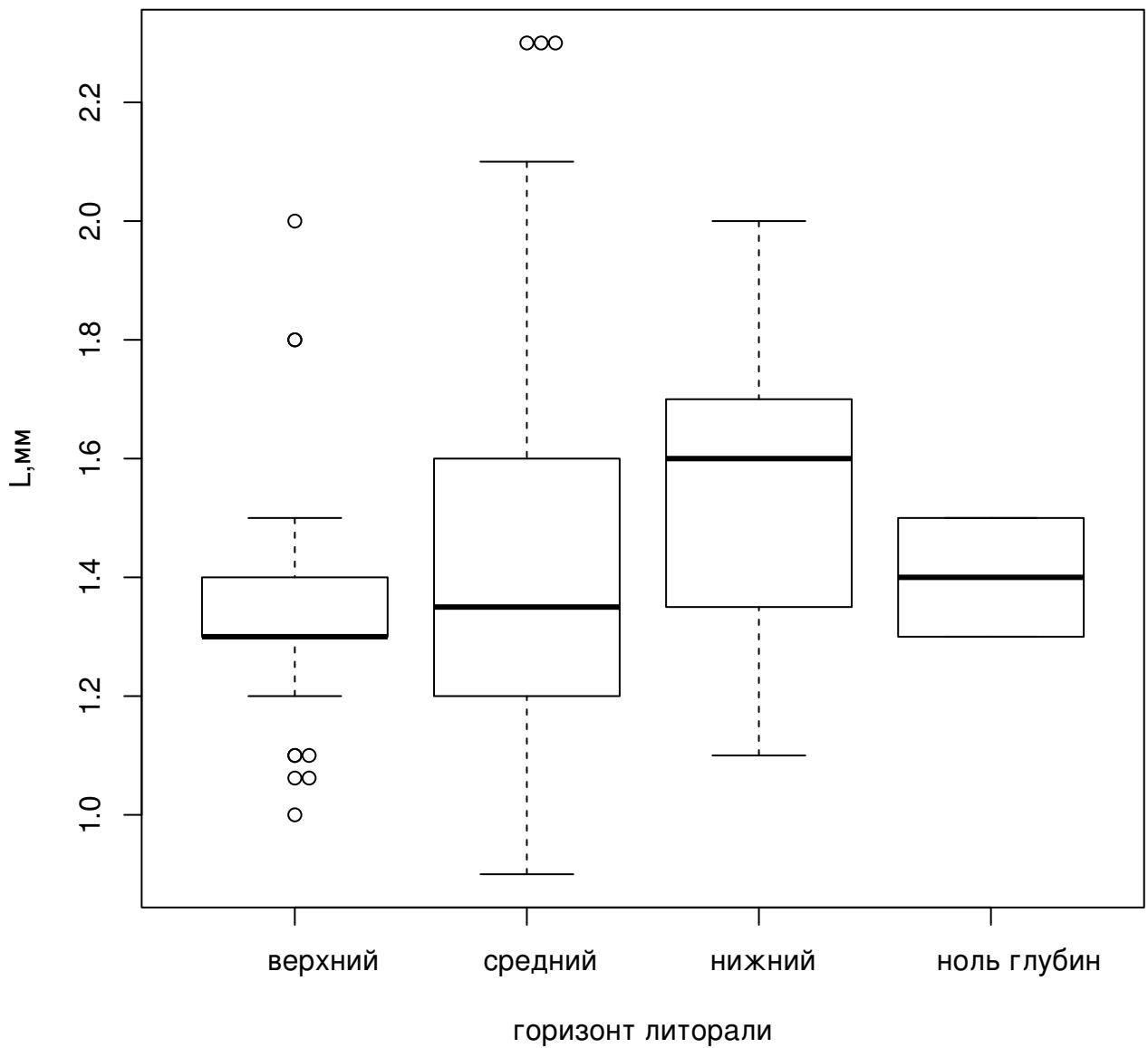


Рис. 31. Размеры годовалых моллюсков *M. balthica* на разных горизонтах литорали о. Горелый

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

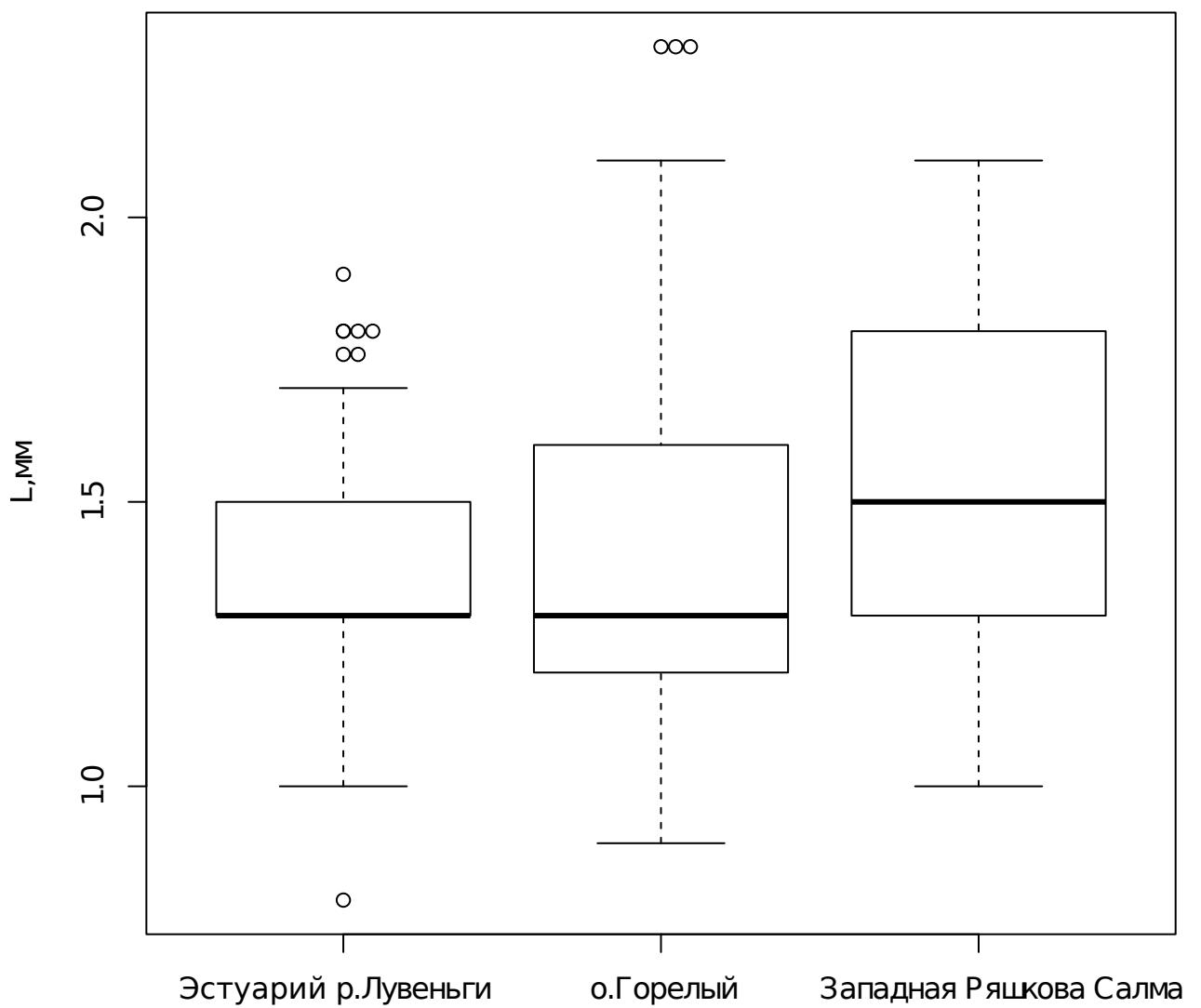


Рис. 32. Размеры годовых моллюсков *M. balthica* на разных участках литорали  
Примечание: L, мм —длина раковины. «Ящик» на графике соответствует 1 и 3 квартилю, жирная горизонтальная линия —медиана, «усы» —1,5 межквартильных размаха

1161 6 мониторинговых участок (рис. 33). Численность годовалых особей значительно варьи-  
1162 рует год от года. В некоторые годы макомы возрастом 1+ отсутствуют в поселениях.  
1163 Максимальные численности годовалых особей варьировали между участками от 600 на  
1164 Ломнишном до 5500 на верхнем горизонте материковой литорали в Лувеньге.

1165 Важно отметить, что именно флюктуации численности годовалых особей во-многом  
1166 определяют изменения общего обилия маком (рис. 34). Корреляция между данными па-  
1167 раметрами показывает сильную связь (*Spearman*  $\rho = 0,83, p < 0,0001$ ).

1168 В работах предполагается что пополнение локальных поселений массовых бентос-  
1169 ных организмов с планктонной личинкой не зависит от количества половозрелых особей  
1170 в нем, поскольку единый личиночный пул в планктоне формируется за счет всех полу-  
1171 возрелых особей в гидрологически-замкнутой акватории. Мы попробовали на имеющихся  
1172 материалах проверить данную гипотезу. Поскольку для маком в Белом море показано  
1173 (Семенова, 1980; Н. В. Максимович, 1985), что ключевым фактором для возможности по-  
1174 ловозрелости является именно размер, а не возраст животного, и этот размер для макомы  
1175 составляет 8 мм, мы оценивали корреляцию численности годовалых особей в поселении с  
1176 численностью особей длиной более 8 мм в предыдущий год (т.е. в год оседания) (рис. 35).  
1177 Коэффициент коллеряции Спирмена между указанными параметрами был достоверный,  
1178 но низкий (*Spearman*  $\rho = 0,39, p < 0,0001$ ).

1179 Если предположить, что при размножении формируется общий личиночный пул, а в  
1180 дальнейшем на выживаемость влияют зимние условия, можно предположить, что гео-  
1181 графически близкие поселения должны пополняться синхронно. Мы проверили гипоте-  
1182 зу о синхронности пополнения поселений при помощи корреляции Мантеля (табл. 29).  
1183 Синхронность в пополнении была показана для ряда участков. В поселении на о. Горелом  
1184 успешные пополнения происходили синхронно с поселениями на материковой литорали в  
1185 Лувеньге и двумя участками литорали на о. Ряшкове (Южная губа и Западная Ряшко-  
1186 ва салма). Также элементы синхронности были отмечены для поселений на о. Ряшкове с  
1187 участком в эстуарии р. Лувеньги.

1188 Также было проведено сравнение степени синхронности динамики пополнения посе-  
1189 лений (в качестве меры синхронности использовали значение коэффициента корреляции  
1190 Мантеля) и расстояния между участками. Не было показано достоверной связи между  
1191 указанными параметрами (*Mantel*  $r = -0,08, p = 0,67$  ).

Таблица 27. 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 28. 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 29. 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.

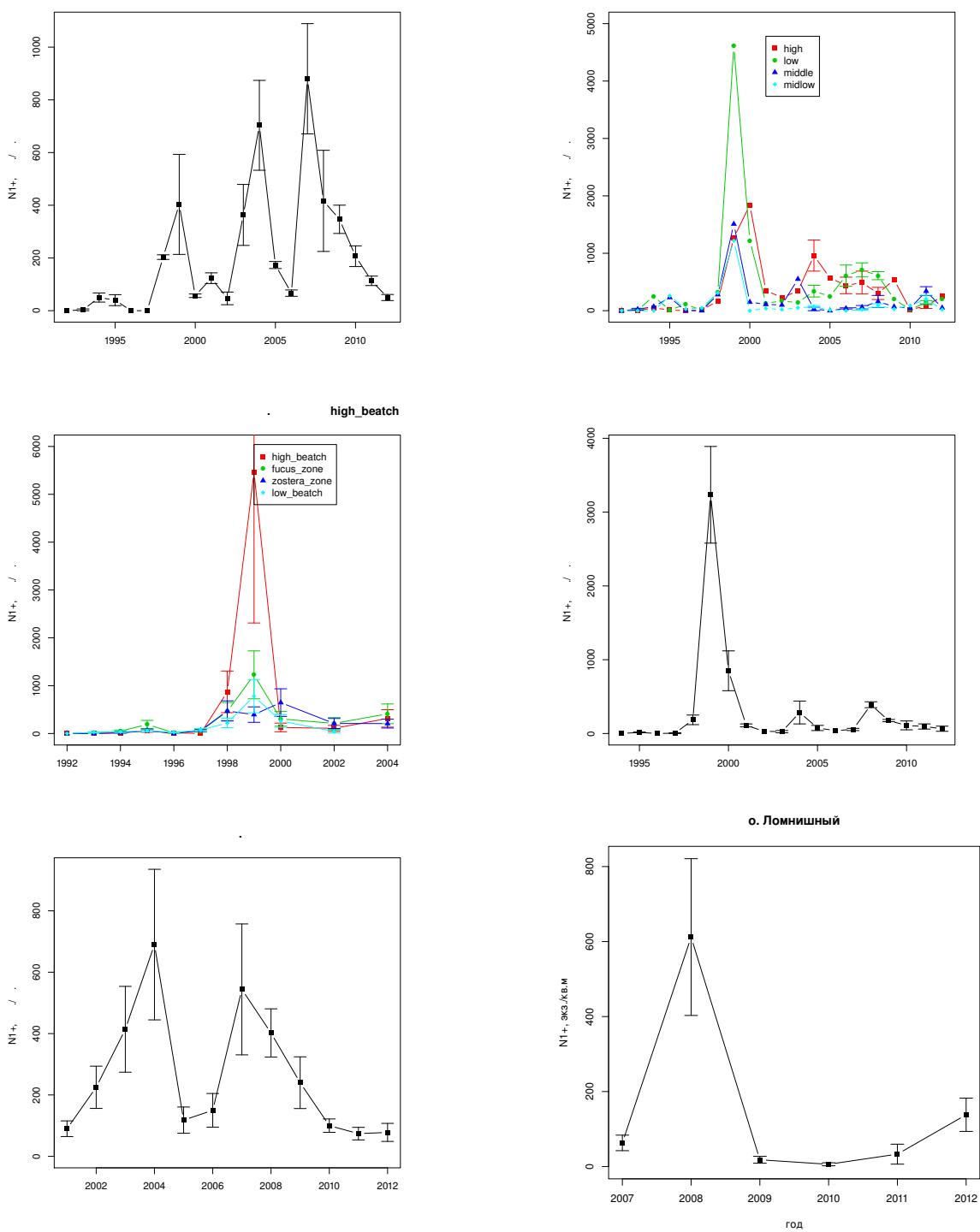


Рис. 33. Динамика численности годовых *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива

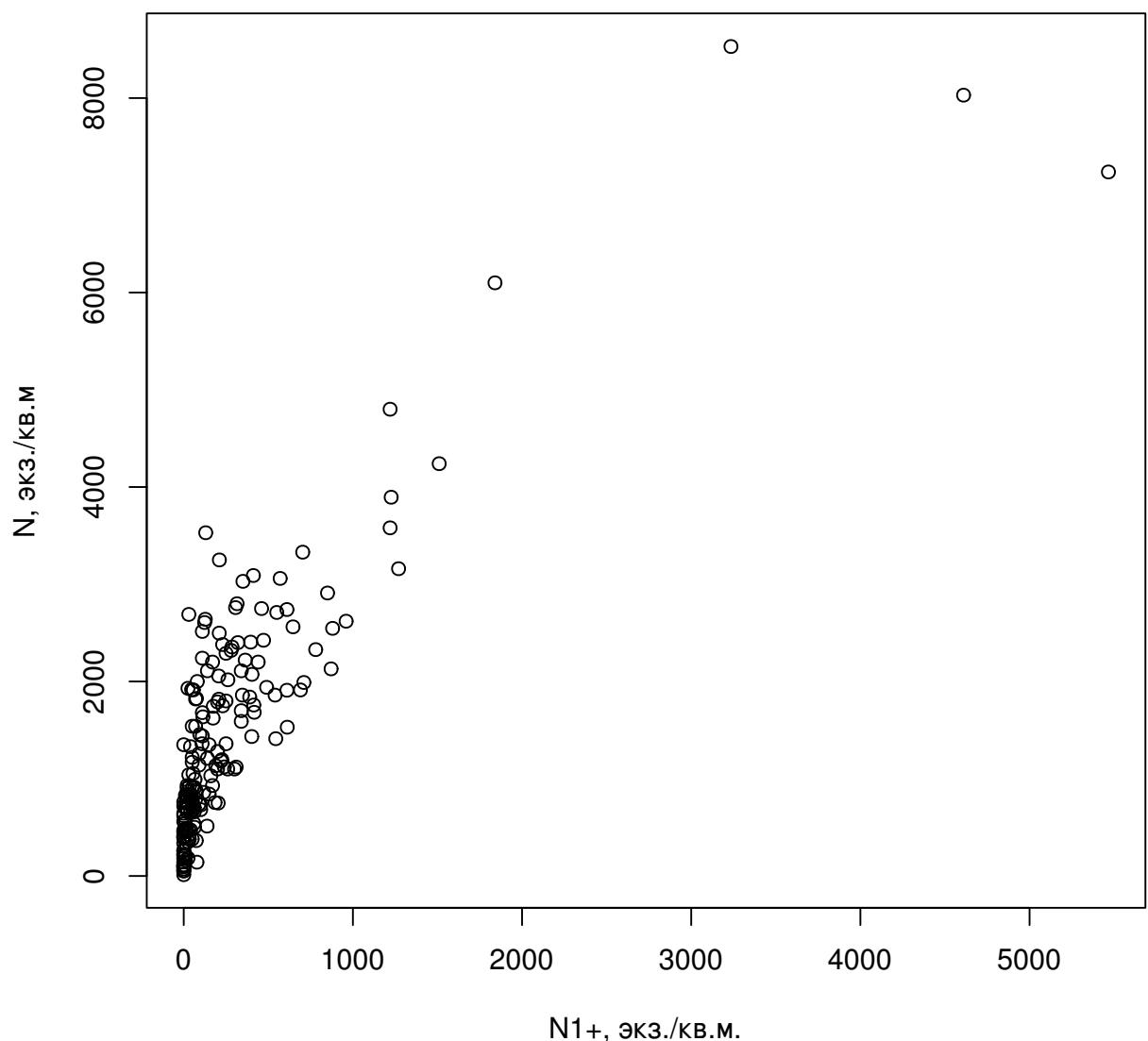


Рис. 34. Соотношение общей численности *Macoma balthica* и численности особей возрастом 1+  
Примечание: N1+ — численность маком возрастом 1 год, экз./м<sup>2</sup>. N — общая численность маком в поселении, экз./м<sup>2</sup>.

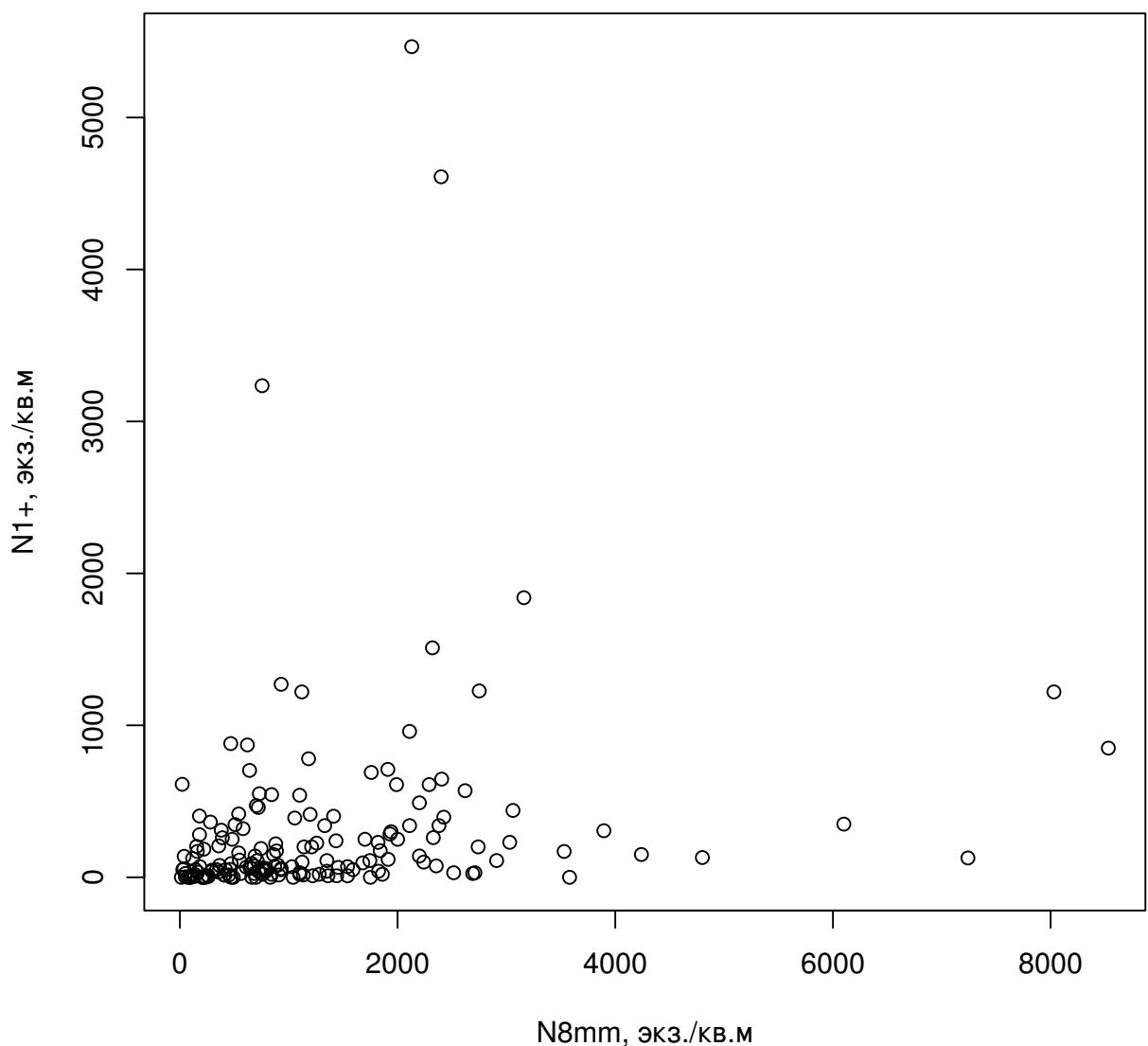


Рис. 35. Связь численность годовалых особей *Macoma balthica* и количества половозрелых особей в год их оседания

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>.

## 1192 12 Обсуждение результатов.

### 1193 12.1 Физико-географическая характеристика Белого и Баренцева 1194 морей

1195 Белое и Баренцево моря — арктические моря, однако литоральная фауна во многом  
1196 сформирована бореальными видами (Зенкевич, 1963). Однако условия обитания гидро-  
1197 бионтов в них значительно отличаются.

#### 1198 12.1.1 Белое море

1199 Белое море глубоко врезается в материк, и с этим связывают континентальность кли-  
1200 мата: лето относительно теплое, зима продолжительная и суровая. Зимой температура  
1201 воздуха может опускаться до  $-20 - -30^{\circ} C$ , а летом подниматься до  $+30^{\circ} C$ , хотя обычно  
1202 не превышает  $15 - 20^{\circ} C$ . В северных районах Белого моря температура воздуха в среднем  
1203 ниже, чем в южных (Бабков, Голиков, 1984). Для губы Чупа минимальная температура  
1204 воздуха наблюдается в январе (в среднем  $-11^{\circ} C$ ), а максимальная в июле (в среднем  
1205  $+14,7^{\circ} C$ ) (Бабков, 1982).

1206 Летом в вершинных частях заливов и на мелководье вода может прогреваться до  
1207  $20 - 24^{\circ} C$ . Зимой температура воды отрицательная, порядка  $-1,5^{\circ} C$  (Бабков, Голиков,  
1208 1984). Кандалакшский залив является наиболее прогреваемым участком. В западной его  
1209 части среднегодовая температура воды составляет  $4^{\circ} C$  (при разбросе от  $3,2$  до  $5,1^{\circ} C$ ),  
1210 а амплитуда межsezонных колебаний составляет в среднем  $14,8^{\circ} C$  (от  $13,0$  до  $16,5^{\circ} C$ )  
1211 (Кузнецов, 1960). В губе Чупа среднегодовая температура всей толщи воды составляет  
1212 менее  $2^{\circ} C$ . Поскольку литораль находится в зоне влияния поверхностной водной массы,  
1213 то зимой обитатели подвергаются воздействию отрицательных температур ( $-1,5^{\circ} C$ ), в то  
1214 время как летом вода на литорали прогревается до  $+19,3^{\circ} C$  (Бабков, 1982).

1215 Другим важным для гидробионтов фактором является соленость воды. В Белом море  
1216 среднегодовая соленость поверхностных вод составляет  $23 - 25 \text{ \%}$ . По данным А.И.Бабкова  
1217 и А.Н.Голикова (1984) в районе Кандалакши соленость может изменяться от  $7$  до  $26 \text{ \%}$ .  
1218 Такие колебания связаны с обширным материковым стоком, частично с осадками и, в  
1219 первую очередь, с весенним таянием льдов (Наумов, Федяков, 1993). Вода в губе Чупа  
1220 значительно распреснена, в первую очередь за счет стока рек Пулонга и Кереть, но также  
1221 за счет ручьев. В верхнем 10 метровом слое, то есть в слое, омывающем литораль, отме-  
1222 чены сезонные колебания солености более  $10 \text{ \%}$  (от  $15$  до  $26 \text{ \%}$ ), при этом максимальная  
1223 соленость достигается в ноябре, а минимальная — в апреле (Бабков, 1982).

1224 В зимнее время для Белого моря характерен ледовый покров. При подвижках припая  
1225 возможно истирание выступающих над поверхностью структур, в том числе живых орга-  
1226 низмов. Кроме того, возможен перенос организмов, вмерзших в лед или находящихся на  
1227 примерзших водорослях. Время ледостава в разных районах Белого моря отличается. В  
1228 губах Кандалакшского залива лед появляется в первой половине сентября и держится до

1229 второй половины мая. В губе Чупа формирование льда начинается в устьях рек и ручьев,  
1230 а также в небольших закрытых губах, где на формирование льда мало оказывает влияние  
1231 ветрового волнения. Неподвижный лед обычно формируется в первой половине декабря.  
1232 Продолжительность ледостава в среднем составляет 5 месяцев, но в суровые годы может  
1233 доходить до 7 месяцев.

1234 Исследованные нами участки были расположены в основном вершине Кандалакшско-  
1235 го залива, кроме того, мы располагаем данными о поселениях маком в губе Чупа. Пред-  
1236 ставленные в исследовании участки были достаточно разнообразны в географическом и  
1237 абиотическом плане. Представлены поселения, расположенные как на материковой ли-  
1238 торали (бухта Лисья, пролив Подпахта, Лувеньга), так и на островах (два участка на  
1239 о. Кереть, два участка на о. Ряшков, о. Ломнишний, о. Горелый Лувенъгских шхер). Два  
1240 участка (эстуарий р. Лувенъги, Сухая салма) расположены в области влияния эстуариев  
1241 рек (Лувенъга и Кереть, соответственно) и характеризуются пониженной соленостью по  
1242 сравнению с остальными. Разнообразна и степень прибойности: от прибойной литорали  
1243 в б. Ключиха до затишных губ (участки в Сухой салме, в Южной губе о. Ряшкова, на  
1244 о. Горелом).

1245 Таким образом, участки биотопически разнородны и относительно полно характери-  
1246 зуют разнообразие илисто-песчаных литоралей в Кандалакшском заливе.

1247 **Динамика температур** Для Кандалакшского залива доступны данные о среднемесяч-  
1248 ной температуре воздуха в Кандалакше (*Летопись природы Кандалакшского заповедника,*  
1249 1991–2000; *Архив погоды в Кандалакше*, 2014) и данные по температуре воды на декад-  
1250 ной станции в губе Чупа (Berger [et al.], 2003). Динамика среднегодовых температур в  
1251 Кандалакшском заливе показана на рисунке 36.

1252 Среднегодовая температура воздуха и температура воды достоверно коррелированы  
1253 (корреляция Спирмена для температуры поверхности воды:  $\rho = 0,3, p = 0,0035$ , для тем-  
1254 пературы верхнего 50-метрового слоя:  $\rho = 0,7, p = 0,0008$ ).

1255 Использование среднегодовых значений температуры скрывает сезонное варьирование,  
1256 которое может быть принципиально важно для поселений маком (например: J. Beukema,  
1257 Honkoop, Dekker, 1998; J. Beukema, Dekker, 2003; J. Beukema, Dekker, J. Jansen, 2009). Кор-  
1258 реляция среднесезонных температуры воздуха и поверхности воды выше, чем среднего-  
1259 довых значений (корреляция Спирмена для температуры поверхности воды:  $\rho = 0,92, p <$   
1260 0,0001 (рис. 37). Динамика средней температуры воды в разные сезоны представлена на  
1261 рисунке 38.

1262 Очевидно, что локальные условия могут значительно варьировать в зависимости, на-  
1263 пример, от закрытости акватории. Однако для оценки глобальных климатических воздей-  
1264 ствий мы считаем возможным использовать данные по Чупе для сравнения температур-  
1265 ного режима в разные годы для всех участков в Кандалакшском заливе.

1266 Динамика среднегодовых температур в Белом море характеризуется значительными  
1267 флюктуациями. При рассмотрении сезонных данных оказывается, что средневесенняя тем-

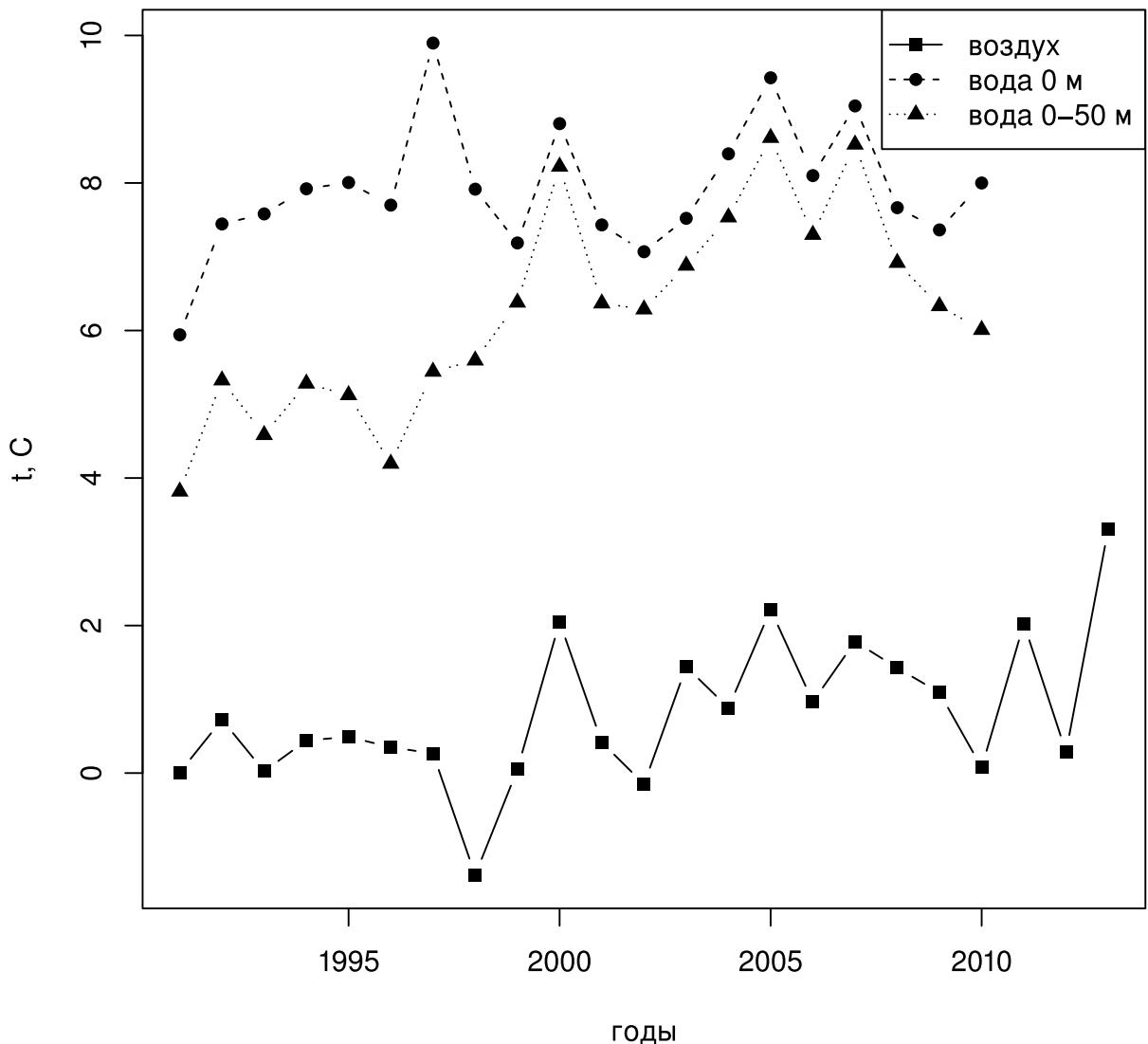


Рис. 36. Динамика среднегодовых температур воды и воздуха в Кандалакшском заливе Белого моря

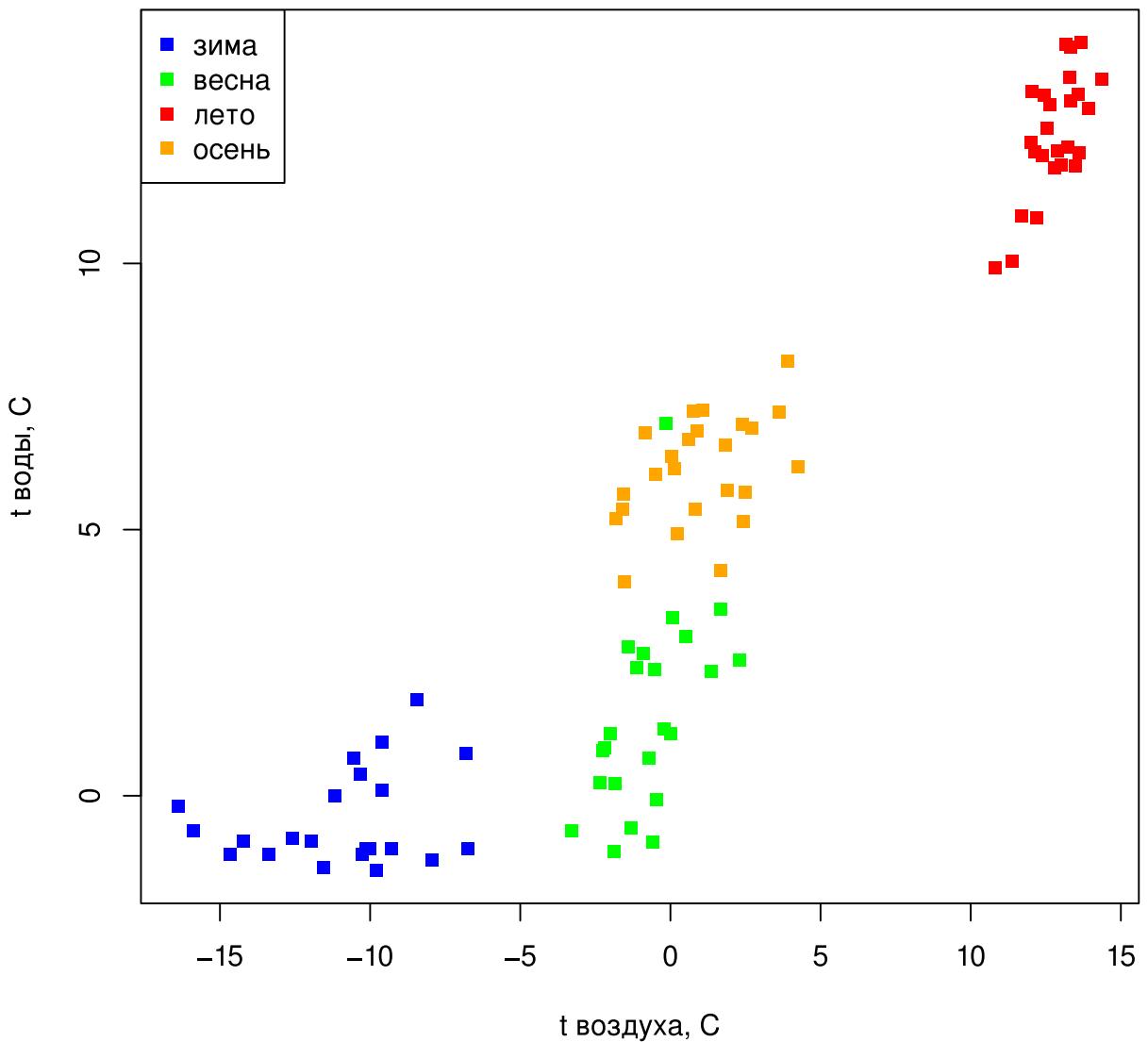


Рис. 37. Соответствие среднесезонных температур воды и воздуха в Кандалакшском заливе Белого моря

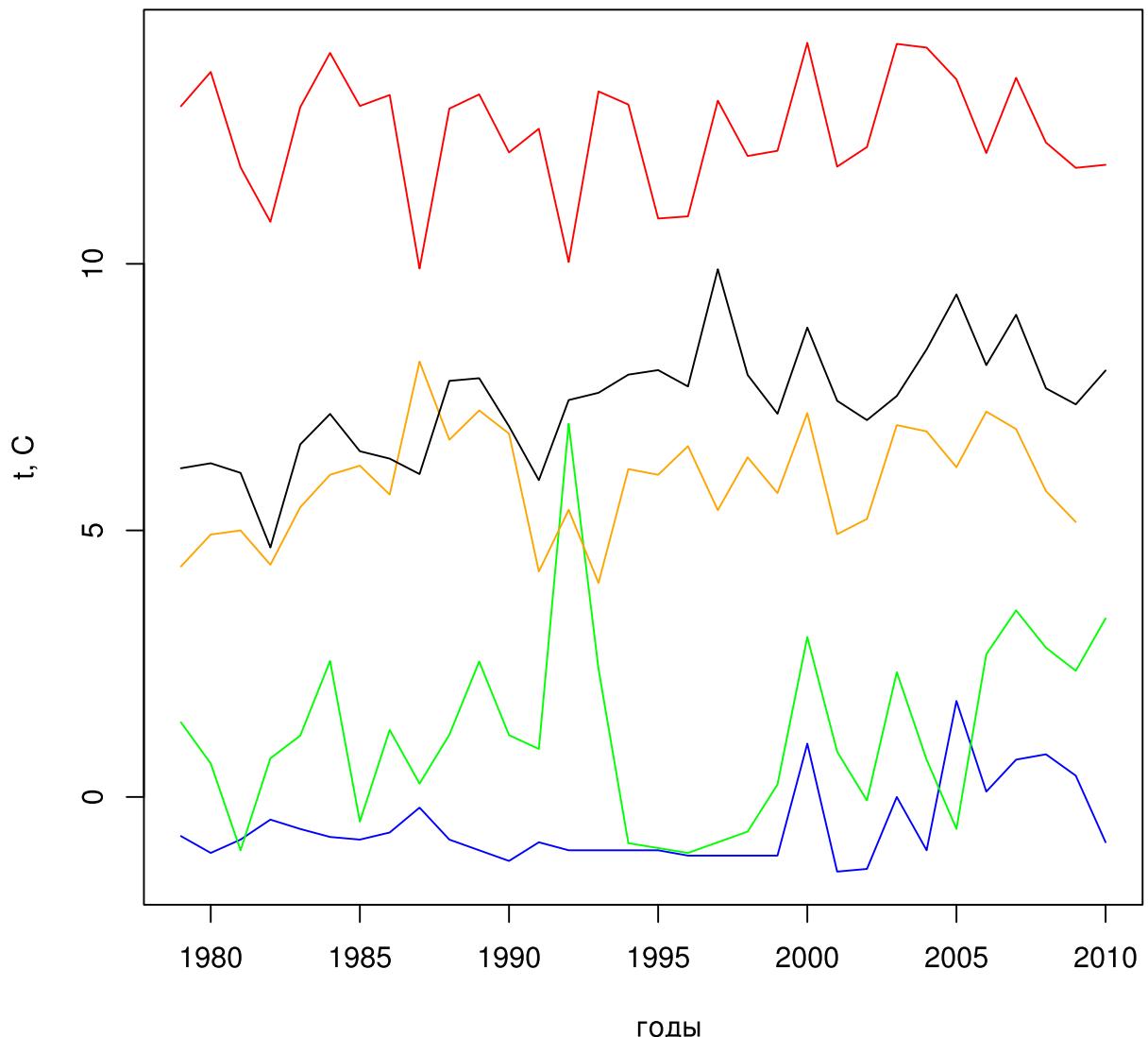


Рис. 38. Динамика среднесезонной температуры воды в губе Чупа(Кандалакшский залив Белого моря) (Berger [et al.], 2003)

Примечание:  $t$ ,  $^{\circ}\text{C}$  — температура поверхности воды: синий — зимняя, зеленый — весенняя, красный — летняя, оранжевый — осенняя, черный — среднегодовая.

1268 пература наиболее вариабельна, в то время как среднезимняя до 1999 года была относи-  
1269 тельно стабильна, а в дальнейшем также значительно варьировалась из года в год (рис. 38).

### 1270 12.1.2 Баренцево море

1271 Баренцево море — окраинное море, характерной особенностью гидрологического режи-  
1272 ма Баренцева моря является наличие двух водных масс — арктической (полярные воды,  
1273 большую часть года покрытых плавучими льдами) и субарктической (субполярных вод,  
1274 свободных от плавучих льдов) (Адрев, 1992).

1275 Постоянный подток теплых атлантических вод препятствует образованию льда вдоль  
1276 Мурманского побережья, и он встречается главным образом во внутренних частях губ и  
1277 заливов. Несколько большее количество льда образуется ежегодно в юго-восточном районе  
1278 Мурмана, в то время как по Западному Мурману, как правило, не образуется сплошного  
1279 припая. В основном, исключая некоторые опресненные закрытые бухты и заливы, влияние  
1280 морского льда на распределение животных невелико, гораздо большее значение зимой  
1281 играет сильное промораживание литорали во время отлива (Пропп, 1971).

1282 Приливы на Мурмане являются правильными полусуточными и образуются единой  
1283 атлантической приливной волной. Далее она распространяется вдоль Мурмана на восток  
1284 до Новой Земли. Высота приливной волны составляет 3 метра.

1285 В среднем, соленость вод у Мурманского побережья составляет 33,2 – 33,6 %. Только  
1286 весной во время сезона увеличения берегового стока наблюдается краткое распреснение  
1287 поверхностных слоев до 28–30 %, однако толщина опресненного слоя не превышает 2–3 м.

1288 Кольский залив — самый крупный из заливов Мурманского побережья Баренцева мо-  
1289 ря, лежит на границе Восточного и Западного Мурмана. Географически в Кольском за-  
1290 ливе выделяются три части, называемые коленами залива.

1291 Первое, северное или нижнее колено простирается от входа в Кольский залив до линии,  
1292 соединяющей устье губы Средней и мыс Лас. Эта часть залива наиболее глубоководная  
1293 (более 400 м). Береговая линия северного колена Кольского залива чрезвычайно изрезана,  
1294 и здесь находятся самые крупные губы, в том числе Пала-губа, ставшая объектом наших  
1295 наблюдений (Дерюгин, 1915).

1296 Среднее колено (глубины до 200 м) изогнуто в направлении к северо-западу и простира-  
1297 ется на юг до мысов Пинагория и Мишукова. Второй участок наблюдений был расположен  
1298 в районе границы северного и среднего колена Кольского залива (Ретинское).

1299 Южная или верхняя часть наиболее мелкая (глубина около 50 м), имеет направление с  
1300 севера на юг, как и нижняя. В кут Кольского залива впадает две крупные реки — Тулома  
1301 и Кола, и одна более мелкая — Лавна (там же). В районе самого узкого участка Кольского  
1302 залива (Абрам-мыс) был расположен третий участок исследования в данном районе. По-  
1303 следний участок, исследованный в Кольском заливе был расположен на западном берегу  
1304 залива в черте города Мурманск (Северное Нагорное) в 3 км от устья реку Туломы.

1305 Воды Кольского залива неоднородны по своим свойствам. Это связано с несколькими  
1306 причинами: большая протяженность залива, наличие глубоко вдающихся в побережье губ,

1307 влияние стока рек и ручьев. Гидрологическое лето начинается в поверхностных слоях воды  
1308 в начале июля и продолжается до конца августа. Летом вода прогревается до  $+8 - +18^{\circ} C$   
1309 в различных частях залива.

1310 В северном колене залива летом поверхностный слой значительно распреснен и со-  
1311 леность может достигать 8 %, причем толщина распресненного слоя может достигать  
1312 3 – 4 метров. Глубже соленость не опускается ниже 30 % и у дна достигает 34 %. Зимой  
1313 соленость поверхностного слоя также составляет 30 – 34 %.

1314 В южном колене в районе Абрам-мыса колебания солености на поверхности еще бо-  
1315 лее заметны. Здесь сказывается не только сезонность стока, но и значительное влияние  
1316 оказывает приливно-отливные течения. Летом во время прилива поверхностный слой тол-  
1317 щиной до 3 метров обладает соленостью от 2 до 16 %, в то время как на глубине 3 метра  
1318 соленость колеблется в пределах от 28 до 31 %. В отлив мощность опресненного слоя уве-  
1319 личивается до 8 метров, а поверхностная вода становится практически пресной (Дерюгин,  
1320 1915).

1321 Таким образом, исследованные нами участки в Кольском заливе расположены в кон-  
1322 трастных по географическим условиям его частях и позволяют относительно полно судить  
1323 о данной акватории.

1324 Фауна литораль Западного Мурмана наиболее богата по сравнению с остальным Мур-  
1325 манским побережьем. Традиционно, это связывают с более высокой среднегодовой темпе-  
1326 ратурой (температура воздуха в губах Западного Мурмана может быть на  $0,4^{\circ} C$  выше по  
1327 сравнению с Восточным Мурманом) и соленостью (выше 31 % в поверхностном слое) и за-  
1328 крытости губ Западного Мурмана от основной акватории моря (Гурьянова, Закс, Ушаков,  
1329 1930). К сожалению, данный регион оказался для нас малодоступен при исследованиях,  
1330 и мы располагаем лишь данными об обилии маком в губах Ура и Печенга. Однако дан-  
1331 ные губы расположены в разных частях Западного Мурмана, что позволяет нам делать  
1332 предварительные выводы о данном регионе.

1333 Береговая линия Восточного Мурмана менее изрезана, чем Западного Мурмана. По-  
1334 бережье большинства небольших заливов и губ не защищено от прибойного воздействия  
1335 (Гурьянова, Ушаков, 1929). Таким образом, Восточный Мурман на большем его протяже-  
1336 нии не является благоприятным для развития литоральных инфаунных сообществ, однако  
1337 существуют глубоко вдающиеся в побережье бухты, в которых обнаруживается меньшее  
1338 волновое воздействие. Именно на литорали таких губ и заливов и формируются наиболее  
1339 богатые инфаунные сообщества данного региона, включающие *M. balthica*.

1340 Наши исследования охватывают Восточный Мурман на значительном его протяжении:  
1341 6 участков от губы Гаврилово до губы Ивановская (длина береговой линии более 150 кило-  
1342 метров). Обследованные бухты варьируют по длине, степени изолированности и наличию  
1343 в них ручьев и небольших рек, влияющих на локальное опреснение.

1344 География исследований охватывает в том числе Дальний пляж губы Дальне-Зеленецкой  
1345 — исторически наиболее обследованной бухты на Мурмане. Губа Дальне-Зеленецкая вклю-  
1346 чает в себя две бухты — бухта Оскара и бухта, в кутовой части которой располагается

1347 литоральная отмель Дальнего Пляжа. Важной характеристикой губы является изолиро-  
1348 ванность ее от интенсивного волнового воздействия за счет наличия островов на входе.

1349 При максимальных отливах протяженность литорали Дальнего пляжа с северо-запада  
1350 на юго-восток составляет около 460 м, а с юго-запада на северо-восток – около 400 м.

1351 В южной части отмели располагается дельта небольшого Зеленецкого ручья, вызы-  
1352 вающего незначительное опреснение. Так, грунтовая вода, взятая у самого ручья, имеет  
1353 соленость 32,9 ‰, а взятая на два метра в стороне от ручья – 34,07 ‰(Пригородский,  
1354 1948). Гидрологический режим характеризуется тем, что в бухту заходят воды из более  
1355 глубоких и холодных слоев открытого моря, что вызывает уменьшение температуры и  
1356 повышение солености (Воронков, Уралов, Черновская, 1948).

1357 Волновая активность в губе не превышает 1,5 – 2 балла (Алексеев, 1976). Наиболее  
1358 сильному волновому воздействию подвержена южная и юго-восточная части отмели, где  
1359 на галечно-валунном пляже располагается зона штормовых выбросов. Придонная ско-  
1360 рость течений, вызванных приливной волной, составляет 0,8 м/сек. при глубине 0,3-0,5  
1361 метров и 0,06 м/сек. при глубине более 2 метров.

1362 Для песчаных отмелей характерна только одна граница — уровень высачивания, кото-  
1363 рый делит пляж на две части, отличающиеся по условиям увлажненности донного осадка  
1364 во время отлива (Стрельцов, Агарова, 1978). Обширный, располагающийся ниже уровня  
1365 высачивания и увлажненный во время отлива «ватт» простирается от отметок 1,25 до 2,1  
1366 м. над нулем глубин, сменяясь выше уровня высачивания узким 30-метровым пляжем,  
1367 где вода, занимавшая во время прилива интерстициальное пространство, вместе с грун-  
1368 товыми водами вытекает на поверхность донного осадка. В западной части пляжа, самые  
1369 верхние горизонты заняты валунной грядой (Агарова [и др.], 1976).

1370 Грунты отмели однообразны почти на всем ее протяжении. Мощность верхнего слоя  
1371 ничтожна, и составляет 5 – 8 см (Пригородский, 1948). Для отмели процессы размыва пре-  
1372 обладают над накоплением. Даже в зоне относительно высокой аккумуляции, в «языках»  
1373 дельты ручья, мощность голоценовых отложений составляет всего 15 – 30 см.

1374 Максимальная концентрация песков (более 90% по массе) отмечена в юго-восточной  
1375 оконечности у подножья террасы, сложенной древними морскими песками. Еще одной  
1376 особенностью пляжа является повышенное содержание алевропелитов (Павлова, 1976).  
1377 Их локализация на пляже обусловлена эрозивной волноприбойной деятельностью, доми-  
1378 нирующей при среднем уровне малой воды (Алексеев, 1976).

1379 Органическое вещество представлено гумусовыми соединениями и битумоидами мест-  
1380 ного и континентального происхождения (Гуревич, Яковлева, 1976). Наши мониторинго-  
1381 вые работы в губе Дальне-Зеленецкая продолжают череду количественных гидробиоло-  
1382 гических исследований данного района (Пригородский, 1948; Матвеева, Никитина, Е.Н.,  
1383 1955; Стрельцов, Агарова, Петухов, 1974; Агарова [и др.], 1976; Жуков, 1984).

1384 Таким образом, выбранные участки достаточно разнообразны по своей географической  
1385 приуроченности и связанных с ней абиотических градиентов (температура и соленость).

1386 **Динамика температур** Для Баренцева моря доступны данные по динамике темпера-  
1387 тур на разрезе Кольский меридиан (*Разрез «Кольский меридиан»*, 2014). Наиболее адек-  
1388 ватными данными для оценки динамики лitorальных температурных условий представ-  
1389 ляются данные о средней температуре в верхнем 50-метровом слое воды на прибрежных  
1390 станциях (рис. 39).

1391 В Баренцевом море за исследованное время (2002 – –2008) можно говорить об относи-  
1392 тельно более теплом периоде – с 2004 по 2007 год. При этом данное потепление охватыва-  
1393 ло все сезоны (рис. 39). Если рассматривать среднезимние температуры, то относительно  
1394 теплый период захватывает также 2008 год.

1395 Таким образом, условия обитания маком в Белом и Баренцевом море различаются  
1396 по многим параметрам. Температурный режим прибрежной части Кандалакшского за-  
1397 лива Белого характеризует более значительные сезонные колебания(рис. 40). В пределах  
1398 каждого сезона межгодовые изменения в Белом море также выше, чем в Баренцевом.  
1399 Кроме того, различается сезонность хода температур. В Белом море лето является наибо-  
1400 лее теплым сезоном, а зима — наиболее холодным. Для Баренцева моря гидрологическая  
1401 сезонность сдвинута относительно календарной: самый теплый сезон это осень, а самый  
1402 холодный — весна.

1403 Данные о солености в масштабах крупных акваторий не очень показательны для бен-  
1404 тосных организмов, поскольку локальные условия, например, наличие берегового стока в  
1405 данном месте, значительно меняют данный показатель. Кроме того, соленостная толерант-  
1406 ность *M. balthica* достаточно высока (\*\*\*) , хотя данный вид считается эстуарным (\*\*\*) .  
1407 Однако для беспозвоночных с планктонной личинкой, как у макомы, общая соленость в  
1408 акватории может играть роль. В целом, исследованный район в Баренцевом море характе-  
1409 ризуется соленостью близкой к океанической. Характерно, что все поселения на Западном  
1410 и Восточном Мурмане расположены в губах, в которые впадают небольшие реки или ру-  
1411 чьи, то есть находятся в распресненных условиях. Соленость в Кольском заливе ниже оке-  
1412 анической за счет впадения в кут залива крупных рек Колы и Туломы, и таким образом  
1413 участки, расположенные вне губ с локальным стоком, тоже находились в распресненных  
1414 условиях. Тем не менее, невозможно утверждать, что распределение маком на Мурмане  
1415 находится под влиянием солености, так как невозможно изолировать несколько важных  
1416 абиотических факторов: соленость, характер грунта и степень прибойности/закрытости ак-  
1417 ватории. Поскольку для Мурманского побережья характерно наличие берегового стока в  
1418 закрытых губах (Гурьянова, Ушаков, 1929; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930). Белое море  
1419 в целом характеризуется пониженней соленостью и среднегодовая не превышает 25 %.  
1420 В данной акватории нельзя говорить о приуроченности поселений маком в локальному  
1421 береговому стоку, и среди исследованных участков были как участки, находящиеся под  
1422 влиянием рек и ручьев, так и вне зоны влияния оных.

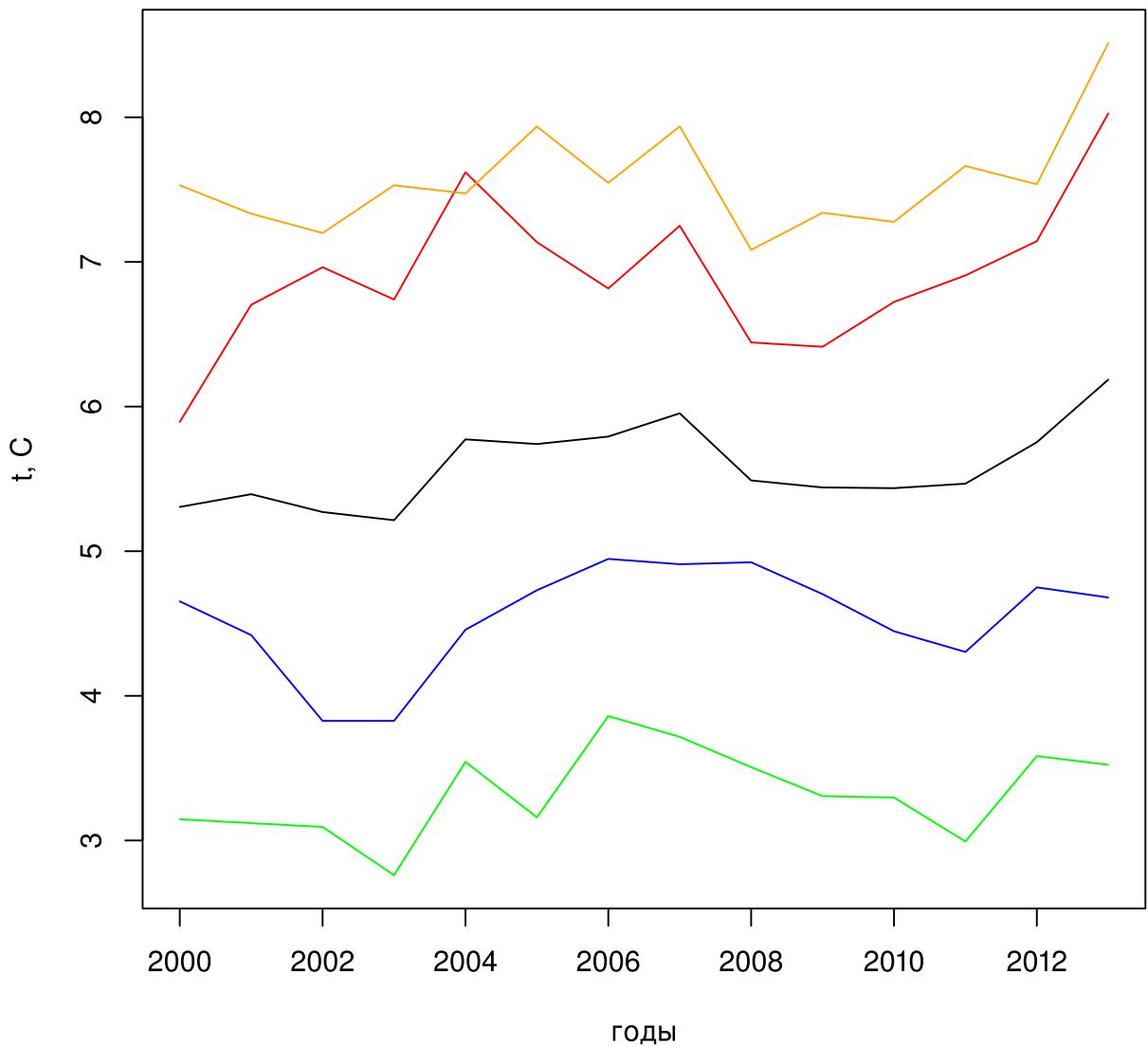


Рис. 39. Динамика температуры воды верхнего 50-метрового слоя на разрезе Кольский меридиан(станции 1-3) (*Разрез «Кольский меридиан»*, 2014)  
 Примечание: t, С — температура поверхности воды: синий — зимняя, зеленый — весенняя, красный — летняя, оранжевый — осенняя, черный — среднегодовая.

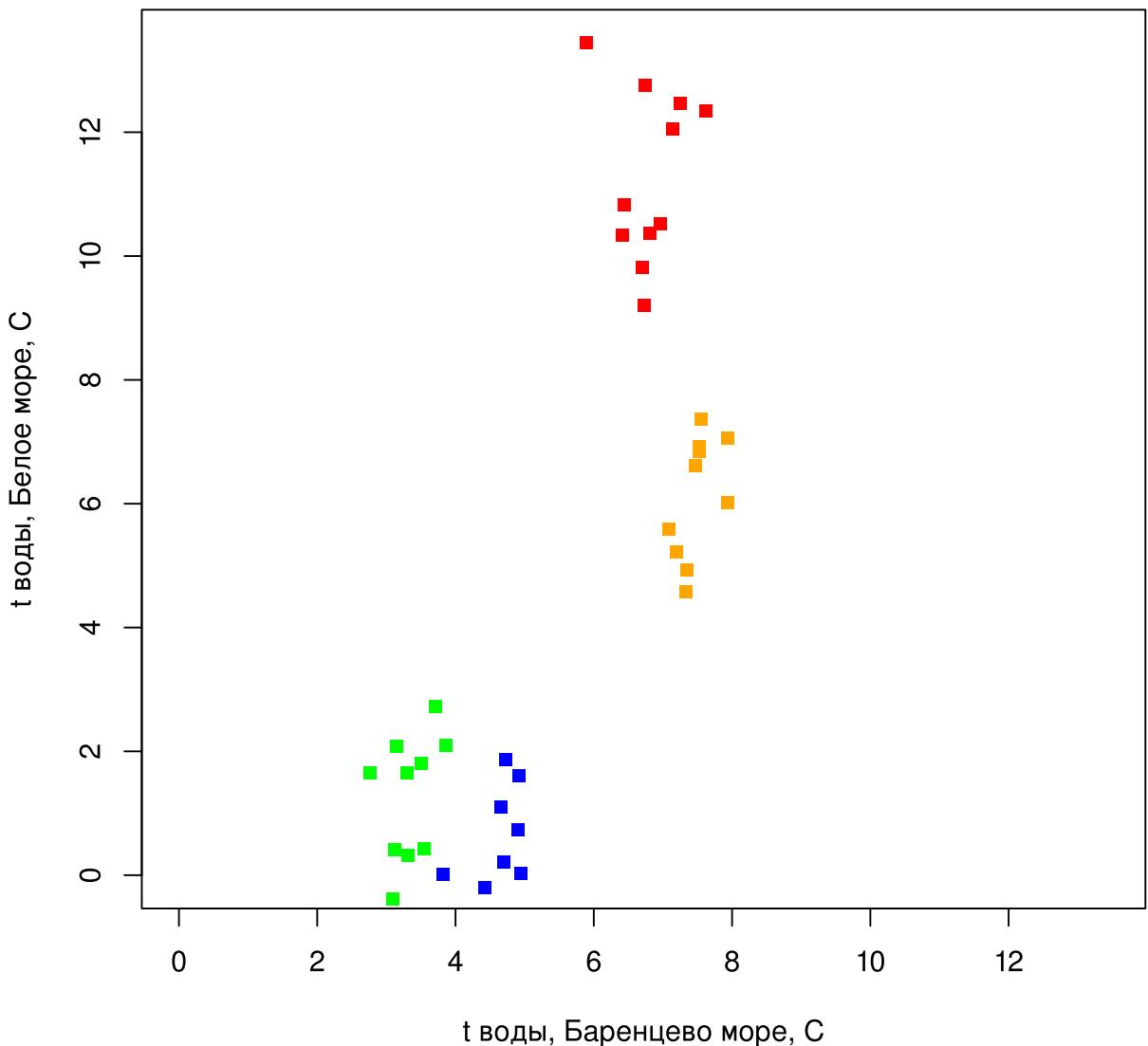


Рис. 40. Соотношение среднесезонных температур в верхнем 50-метровом слоях воды в Белом и Баренцевом морях

Примечание: t, С — температура поверхности воды: синий — зимняя, зеленый — весенняя, красный — летняя, оранжевый — осенняя

1424 **12.2 *Macoma balthica* как массовый элемент в сообществах литорали**  
 1425 **северных морей**

1426 Моллюски *M. balthica* — амфибoreальный вид. По Американскому побережью Атлан-  
 1427 тики вид распространен на север до Лабрадора. В Европеской части ареала *M. balthica*  
 1428 заходит в арктические моря, и встречается в Норвежском, Баренцевом, Белом и Карском  
 1429 морях. Наиболее северной точкой считается Шпицберген (Зацепин, Филатова, 1968).

1430 В Баренцевом море макомы вместе с другими представителями бореальной и бореально-  
 1431 арктической фауны заселяют пляжи осушной зоны и верхней сублиторали. По данным  
 1432 Е. Ф. Гурьяновой, И. Г. Закса и П. В. Ушакова (Гурьянова, Закс, Ушаков, 1928; Гурья-  
 1433 нова, Ушаков, 1929; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930, макома повсеместно встречается на  
 1434 мягких грунтах в бухтах Кольского залива и Мурманского побережья.

1435 Состав макробентоса в изученных местообитаниях позволяет говорить, что мы имели  
 1436 дело с типичными для Баренцева моря биосистемами. Все отмеченные нами виды харак-  
 1437 терны для литорали Кольского залива и Восточного Мурмана (Дерюгин, 1915; Гурьянова,  
 1438 Ушаков, 1929).

1439 В Белом море *Macoma balthica* входит в литоральный комплекс двустворчатых мол-  
 1440 люсков (Наумов, 2006).

1441 **12.3 Обилие *Macoma balthica* в европейской части ареала**

1442 Полученные для Белого и Баренцева данные хорошо согласуются с литературными  
 1443 данными об этих регионах. Так, по нашим данным, на литорали Кольского залива числен-  
 1444ность *M. balthica* составляла около 1000 экз./м<sup>2</sup>, что хорошо соотносится с результатами,  
 1445 полученными ранее для других областей данной акватории. Л. Басова, обладая данны-  
 1446ми по большему количеству участков, приводит средние показатели плотности поселения  
 1447 маком 802 ± 273 экз./м<sup>2</sup> при максимальной численности 2900 экз./м<sup>2</sup> (Басова, 2004). На  
 1448 Восточном Мурмане численность *M. balthica* в основном не превышала 100 экз./м<sup>2</sup>, лишь  
 1449 на одном участке достигая 500 экз./м<sup>2</sup>. И. Я. Агарова с соавторами (Агарова [и др.], 1976)  
 1450 даёт оценку численности *M. balthica* крупнее 5 мм для разных сообществ Дальнего пляжа  
 1451 губы Дальне-Зеленецкой в 1973 году от 12 до 42 экз./м<sup>2</sup>.

1452 Для Белого моря максимальные численности по нашим данным сравнимы с приво-  
 1453 димыми в работе А.Д. Наумова (Наумов, 2006) максимальными значениями для Белого  
 1454 моря (4581 экз./м<sup>2</sup> в Оленьей салме в куту Кандалакшского залива). Размах варьирова-  
 1455ния численности маком по данным других мониторинговых программ в Кандалакшском  
 1456 заливе Белого моря аналогичен нашим наблюдениям — от нескольких десятков особей до  
 1457 1–3 тысяч особей на квадратный метр (Семенова, 1974; Н. В. Максимович, А. Герасимова,  
 1458 Кунина, 1991; Varfolomeeva, Naumov, 2013).

Для сравнения наших данных по Белому и Баренцеву морям с данными по обилию маком в других частях европейской части ареала была собрана опубликованная информация о среднем обилии особей *M. balthica* в различных акваториях (прил. G). Из анализа исключали данные об обилии сеголетков, и учитывали только информацию об обилии особей старше 1 года. Полученные данные визуализировали на карте (рис. 41). Численность *M. balthica* на Западном Мурмане и в Кольском заливе была сравнима с численностями моллюсков в Белом море, Балтийском море и северной части Норвежского моря (Семенова, 1974; Aschan, 1988; Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Bonsdorff, Norkko, Boström, 1995; Boström, Bonsdorff, 2000; Oug, 2001; Laine [et al.], 2003; В. М. Хайтов [и др.], 2007; Varfolomeeva, Naumov, 2013). Численности маком, сходные по величине с отмеченными на Восточном Мурмане, характерны для Норвежского и Северного морей (включая Ваттво море) (Brady, 1943; Sneli, 1968; Strömgren, Lande, Engen, 1973; J. J. Beukema, 1976; K. T. Jensen, J. N. Jensen, 1985; J. W. Jensen, Nøst, Stokland, 1985; Madsen, K. Jensen, 1987; J. J. Beukema, 1979; Zwarts, Wanink, 1993; Reise, Herre, Sturm, 1994) (рис. 41).

Численность в сублиторали Восточного Мурмана (Ивановская губа) была выше, чем численность моллюсков на литорали (рис. 15). В верхней сублиторали Печерского моря (восточная часть Баренцева моря, Denisenko [et al.], 2003) численность маком была в два раза ниже, чем отмеченная нами, однако также была значительно выше обилия данного вида на литорали Восточного Мурмана (рис. G). Более высокие численности маком в верхней сублиторали относительно литорали отмечены для некоторых участков в Белом море (Семенова, 1974), хотя чаще отмечается обратный эффект (Семенова, 1974; Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991).

При описании распределения обилия видов в ареале часто используют т. н. гипотезу об обилии в центре «abundant centre hypothesis», постулирующую, что максимальное обилие вида характерно для центральной части ареала, но снижается по направлению к границам ареала (Sagarin, Gaines, Gaylord, 2006). Корреляция между географической широтой и средним обилием маком оказалась слабой, но достоверной (коэффициент Спирмена:  $r_s = 0,38, p = 0,003$ ). Слабость данной связи определяется большим размахом вариирования численности моллюсков не только в пределах одного региона, но и для одного поселения в разные периоды времени (рис. 42). Возможно, более показательно рассматривать максимальные средние значения, поскольку они показывают, какого максимального значения может достигать обилие в данном регионе. По данным, представленным на рисунке 42, видно, что максимальная средняя численность маком монотонно увеличивается с широтой. Таким образом, распределение вида *M. balthica* в европейской части ареала может быть описано как увеличивающееся к северу («gamped north») (Sagarin, Gaines, 2002).

Максимальные средние численности маком в пределах европейской части ареала отмечены для Белого и Балтийского морей (рис. G). Интересно, что оба этих водоема характеризуются пониженней соленостью (Добровольский, Залогин, 1982). Возможно, в условиях пониженней солености конкуренция оказывается ниже, за счет исчезновения более стено-

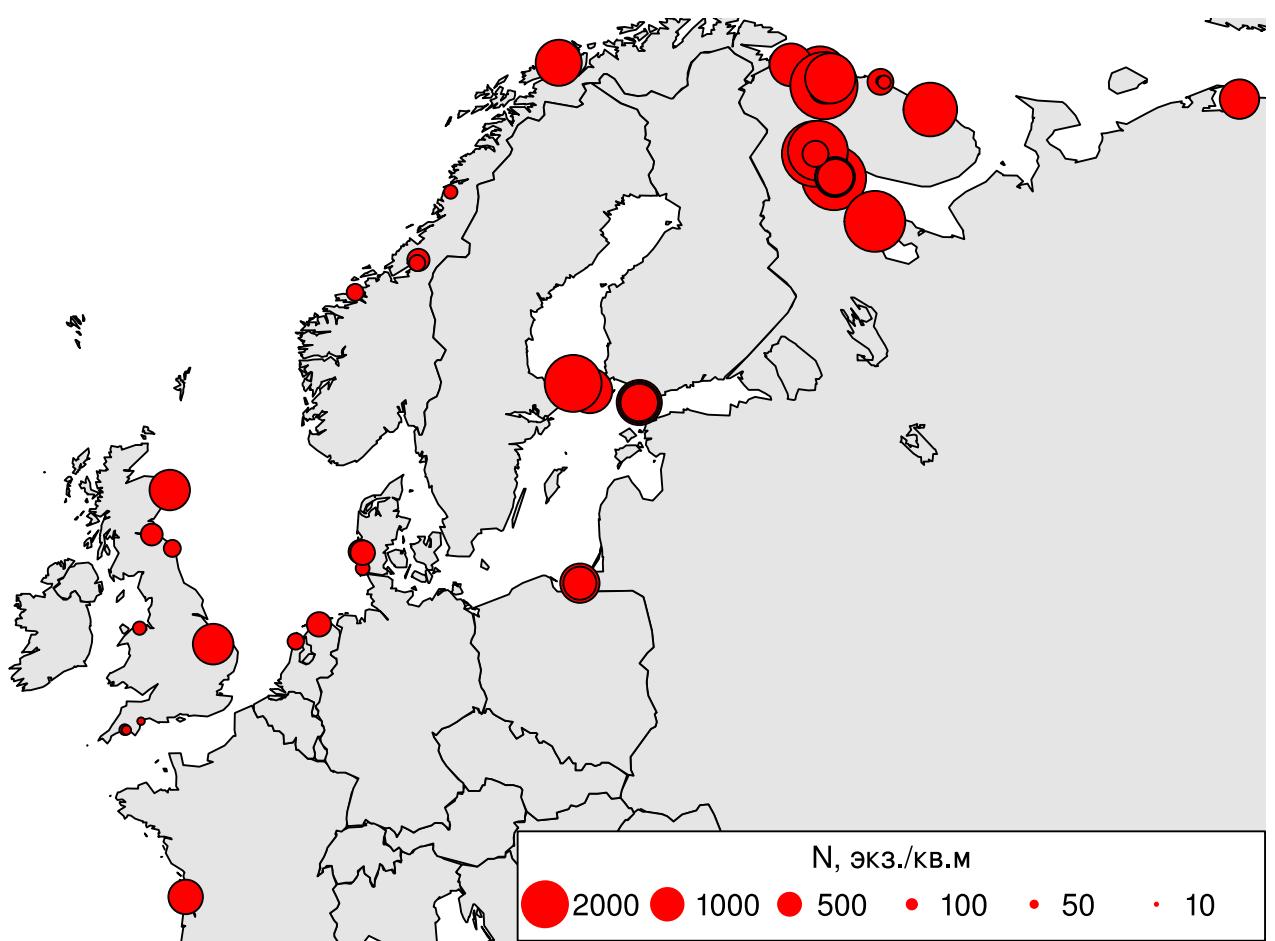


Рис. 41. Численность *Macoma balthica* в европейской части ареала (прил. G)  
Примечание: Площадь кругов пропорциональна средней численности ( $N$ ) моллюсков, экз./ $\text{м}^2$

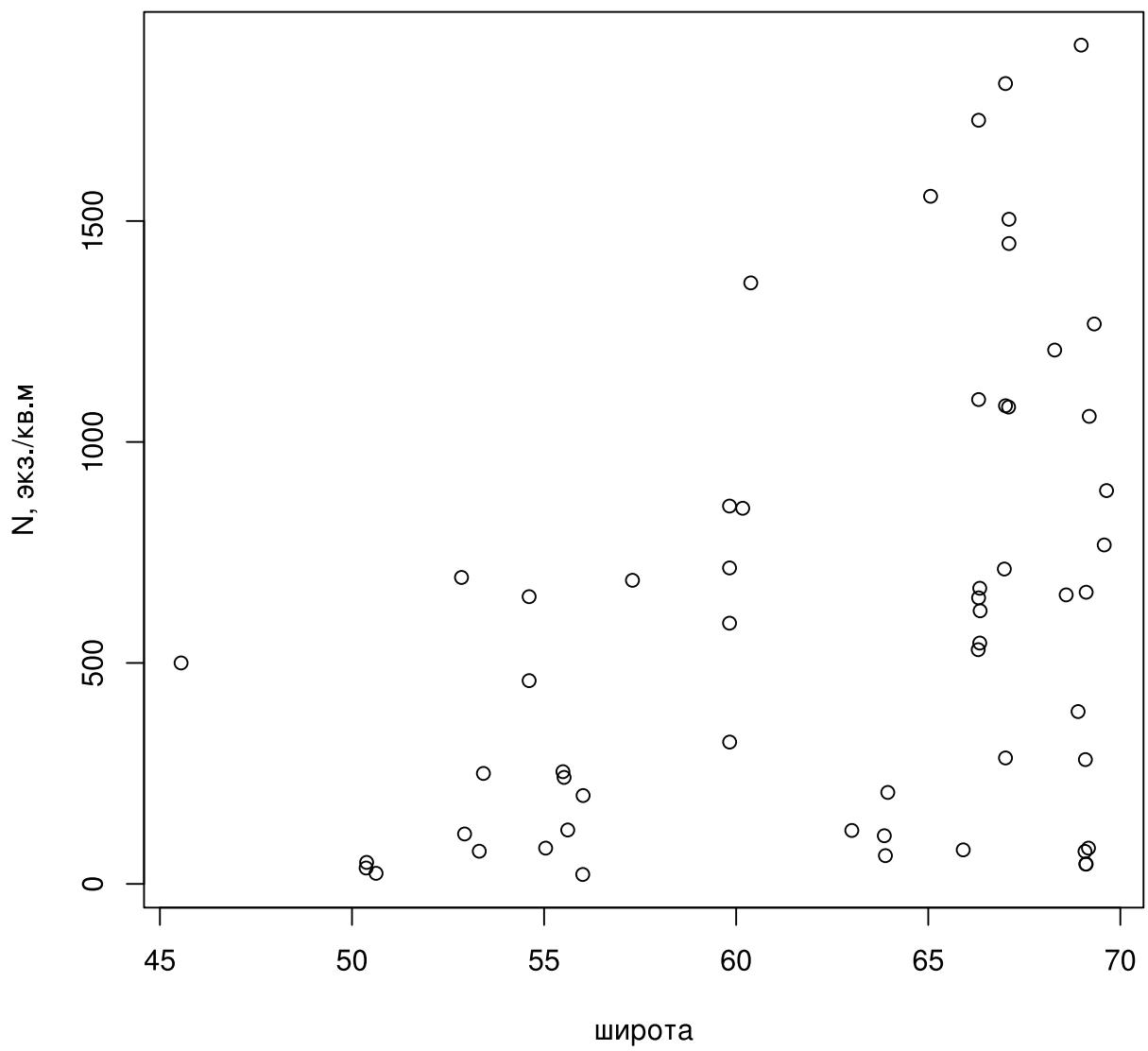


Рис. 42. Изменение численности *Macoma balthica* с географической широтой  
Примечание: N — средняя численность *M. balthica*, экз./м<sup>2</sup>

1499 галинных видов (**КАКИХ?**), и макома может достигать большего обилия. Также на обилие  
1500 может влиять доступность пищевых ресурсов. Такой эффект известен при сравнении усло-  
1501 вий обитания в отдельных поселениях. Л. Басовой для Кольского залива была показана  
1502 достоверная положительная корреляция между численностью *M. balthica* и содержанием  
1503 органических веществ в грунте (Басова, 2004). Мы не обнаружили подобной закономер-  
1504 ности, в то же время, по нашим данным, численность маком достоверно коррелировала с  
1505 долей песчаный фракций. Была показана прямая связь с мелким песком и обратная — с  
1506 крупным (табл. 12). Обычно предполагается, что предпочтение особями более мелкодис-  
1507 персных грунтов связано с более высокой концентрацией органических веществ в таком  
1508 грунте. Хотя часто концентрация органических веществ положительно коррелирует с до-  
1509 лей мелкого песка и алевро-пеллита (Бубнова, 1972; Басова, 2004), для исследованных  
1510 частков на статистическом уровне этого не показано, хотя и наблюдается тенденция к  
1511 этому. Показано (Olafsson, 1989), что на песчаном грунте *M. balthica* начинают питаться  
1512 не как собирающие детритофаги, а как фильтраторы. Таким образом, основную роль на-  
1513 чинают играть не органические вещества в осадках, растворенные в воде. В таком случае  
1514 наличие в Кольском заливе поселков и городов, в которых есть бытовые стоки, может  
1515 объяснять более высокое обилие маком именно в данной акватории.

## 1516 12.4 Скорость роста *Macoma balthica* как отражение условий обита- 1517 ния

1518 Рост рассматривается как комплексный отклик организма на совокупность условий в  
1519 локальном местообитании. Однако не менее интересной представляется попытка разло-  
1520 жить всю совокупность условий на отдельные факторы, влияющие на ростовые характе-  
1521 ристики.

1522 Одним из главных, определяющих рост факторов, является температура (M. A. Gilbert,  
1523 1973; Wilde, 1975; Bachelet, 1980). При повышении температуры происходит увеличение  
1524 скорости метаболических процессов, в том числе темпов роста моллюсков в толерантных  
1525 пределах. Для *M. balthica* показано, что оптимальные условия роста — температура 0 —  
1526 10°C, а когда температура превышает 15°C рост прекращается (Wilde, 1975). Ограничение  
1527 роста при высоких температурах было отмечено и другими авторами, хотя на южной  
1528 границе ареала (по-видимому, за счет физиологической адаптации) рост происходил и  
1529 при более высоких температурах (Bachelet, 1980).

1530 Другим фактором, влияющим на процесс роста, является обилие пищи. Наблюдается  
1531 достоверная связь между содержанием хлорофилла А на поверхности грунта, концен-  
1532 трацией фитопланктона и скоростью роста особей *M. balthica* (J. J. Beukema, Cadee, J. J. M.  
1533 Jansen, 1977; Kube, Peters, Powilleit, 1996). С обилием пищи тесно связано влияние на  
1534 рост моллюсков гранулометрического состава грунта и содержание в нем органических  
1535 веществ. Чем меньше диаметр частиц грунта, тем больше площадь их поверхности и тем  
1536 больше на них бактерий, соответственно более мелкодисперсный грунт оказывается для

1537 маком «питательнее». Показано, что скорость роста особей на песчаном грунте ниже, чем  
1538 на илистом (Wenne, Klusek, 1985; Н. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1992). Выявлена  
1539 достоверная связь скорости роста моллюсков с долей мелкой фракции грунта и содержа-  
1540 нием в нем органических веществ (Kube, Peters, Powilleit, 1996).

1541 Соленость также оказывает влияние на рост моллюсков, хотя данные о характере этого  
1542 влияния различны. Некоторые авторы утверждают, что скорость роста и размеры мол-  
1543 люсков имеют тенденцию уменьшаться с уменьшением солености (S. Segerstråle, 1960;  
1544 Kube, Peters, Powilleit, 1996), другие авторы отрицают влияние солености на скорость  
1545 роста (Bachelet, 1980).

1546 Литературные данные о скорости роста моллюсков на различном мореографическом  
1547 уровне противоречивы. Башле (*ibid.*) обнаружил, что в эстуарии р. Жиронда (южной  
1548 границе ареала макомы в Европе) скорость роста моллюсков на верхней литорали значи-  
1549тельно выше, чем на нижней. На верхней литорали моллюски достигают большего размера  
1550 и дольше живут. Обратная связь найдена Грином (Green, 1973) и Харвеем и Винсентом  
1551 (Harvey, Vincent, 1990) для канадских популяций *M. balthica*. В качестве причины таких  
1552 различий авторы предполагают большее время питания на нижней литорали и негатив-  
1553 ное влияние высоких температур, ограничивающих рост, на верхней. Бьёкема и соавторы  
1554 (J. J. Beukema, Cadee, J. J. M. Jansen, 1977) показали, что наибольшие скорости роста  
1555 имеют моллюски со средней литорали, поскольку на верхней литорали скорость роста  
1556 ограничивается временем питания, а на нижней — количеством пищи. В Белом море при  
1557 сравнении темпов роста моллюсков из литоральных и сублиторального поселений, макси-  
1558 мальный темп роста обнаружен в сублиторали. Однако различий в скорости роста между  
1559 горизонтами литорали отмечено не было (Н. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1992).  
1560 В Гданьском заливе скорость роста возрастила с глубиной — более высокая скорость роста  
1561 обнаружена у моллюсков на глубине 35 — 75 м, по сравнению с особями из мелководной  
1562 (5 — 6 м) части залива (Wenne, Klusek, 1985). Обратная ситуация наблюдается в других ча-  
1563 стях Балтийского моря — минимальную скорость роста имеют моллюски с глубины 35 м,  
1564 максимальную с глубины 3 м (S. Segerstråle, 1960).

1565 Таким образом, по-видимому сама по себе глубина обитания не оказывает влияние  
1566 на темпы роста моллюсков. Кроме того, значительная подвижность маком затрудняет  
1567 интерпретацию результатов. Скорость роста моллюсков определяются в первую очередь  
1568 температурой и обилием пищи, а возникающая в ряде случаев зависимость от глубины  
1569 может появляться за счет комбинирования этих параметров.

1570 Поскольку время питания зависит от осушки, для Баренцева моря было проведено  
1571 сравнение ростовых характеристик по горизонтам литорали. Однако выделяющиеся груп-  
1572 пы не были связаны с мореографическим уровнем. Межгодовые различия в условиях  
1573 обитания (например, масштабные температурные и соленостные колебания, характерные  
1574 для Баренцева моря (Терещенко, 1997) могут вносить значительный шум в наблюдалемую  
1575 картину сравнений темпов роста. Для того, чтобы снять их влияние, необходимо про-  
1576 анализировать рост особей из одной или максимально близких генераций. Однако, при

1577 анализе особей старше 8 лет наблюдалася картина не отличалась от сравнения тотальных  
1578 выборок.

1579 Для ряда видов *Bivalvia* отмечалось определяющее влияние стартовых (ко второму се-  
1580 зону роста) средних размеров моллюсков на темп их роста впоследствии (в течение всего  
1581 жизненного цикла). Так, это было показано для *Macoma incongrua* в Японском море (Н. В.  
1582 Максимович, Лысенко, 1986), *Mytilus trossulus septentrionalis* в Чаунской губе Восточно-  
1583 Сибирского моря (Гагаев [и др.], 1994) и *Mytilus edulis* в Кандалакшском заливе (Н. В.  
1584 Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1993). Для *M. balthica* аналогичная зависимость бы-  
1585 ло показана на поселениях в заливе Сан-Франциско (Cloern, Nichols, 1978). По нашим дан-  
1586 ным, стартовый размер особи оказывал достоверное влияние на годовой прирост, однако  
1587 с увеличением стартового размера годовой прирост изменялся немонотонно — максимум  
1588 приходился на стартовый размер 6–9 мм. Таким образом, можно говорить об *S*-образном  
1589 характере роста *M. balthica*, что характерно для живых организмов. Более высокие значе-  
1590 ния годового прироста на нижнем горизонте литорали скорее всего связаны с условиями  
1591 питания: при меньшей осушке время питания увеличивается. Поскольку географический  
1592 градиент запад-восток оказался связан с увеличением размера частиц грунта, возможно,  
1593 что именно гранулометрический состав грунта влияет на годовой прирост.

1594 Изучение широтных измерений характера роста *M. balthica* интересовали многих ис-  
1595 следователей (M. A. Gilbert, 1973; Bachelet, 1980; J. Beukema, Meehan, 1985; Wenne, Klusek,  
1596 1985; Hummel [et al.], 1998). Для сравнения использовали различные параметры: среднюю  
1597 скорость роста роста моллюсков (отношение максимальной длины к возрасту особей), ко-  
1598 эффициент  $k$  уравнения Берталанфи, параметр  $\omega$  (произведение коэффициентов  $L_\infty$  и  $k$   
1599 из уравнения роста Берталанфи), годовой прирост.

1600 Бьёкма и Меган (J. Beukema, Meehan, 1985) показали, что ростовые характеристики  
1601 *M. balthica* имеют выраженный широтный градиент. В качестве параметра сравнения в  
1602 этой работе был использован параметр  $\omega$ , который считается более адекватным для задач  
1603 сравнения ростовых характеристик, чем сравнение параметров уравнения Берталанфи  
1604 напрямую (Appeldoorn, 1983). Не смотря на широкое варьирование данного параметра,  
1605 наблюдается уменьшение скорости роста в более северных популяциях маком. В данной  
1606 работе данные по российской части ареала *M. balthica* ограничены работой Н. Л. Семёно-  
1607 вой (1970).

1608 Хюммель с соавторами (Hummel [et al.], 1998) расширили географию исследования  
1609 роста маком в северных морях, проанализировав годовой прирост моллюсков из Нор-  
1610 вежского, Печорского, Баренцева и Карского морей. Было показано, что группировки,  
1611 генетически различные по результатам аллозимного анализа, отличались по величинам  
1612 годового прироста. Макомы в популяциях с южной границы ареала росли медленнее, чем  
1613 в центральной части ареала, а размах варьирования прироста в Белом море был сравним с  
1614 таковым в европейских популяциях. Печорские макомы, значительно отличающиеся гене-  
1615 тически, также характеризовались более низкими годовыми приростами, однако дотягивали  
1616 при этом наибольших размеров.

1617 В рамках анализа полученных нами данных по росту маком в Баренцевом море, мы  
1618 провели анализ широтных изменений параметра  $\omega$  с использованием доступных литера-  
1619 турных источников, добавив работы по российской части Балтийского моря и данные по  
1620 Белому морю (рис. 43). Наши данные подтверждают гипотезу о снижении скорости роста  
1621 в северных частях ареала маком (корреляция Спирмена:  $r_s = -0,60, p < 0,0001$ ).

1622 Однако, в Балтийском море присутствуют поселения со скоростью роста, сравнимыми с  
1623 характеристиками для арктических морей — Белого и Баренцева (рис. 43). По-видимому,  
1624 это связано с влиянием низкой солености на скорость роста (S. Segerstråle, 1960; Kube,  
1625 Peters, Powilleit, 1996). Данные по Балтийскому морю наиболее разнородны: параметр  $\omega$   
1626 варьирует от 1,7 до 8,6 (приложение H), при этом даже оценки для одного района, данные  
1627 разными исследователями, могут значительно отличаться.

1628 Для учета варьирования реальных ростовых характеристик мы сравнили имеющиеся  
1629 в литературе данные и полученные нами данные с учетом разброса эмпирических данных  
1630 относительно регрессионной модели. Всего было использовано 33 описания с 23 геогра-  
1631 фических точек на Европейском побережье Северной Атлантики (приложение I). Мы ис-  
1632 пользовали данные о первых 6 годах роста особей, для унификации длины сравниваемых  
1633 рядов. Было выделено 6 групп моллюсков, различающихся по ростовым характеристикам  
1634 (рис. 44).

1635 Максимальная скорость роста была отмечена для группы 6 (рис. 45) — поселение в  
1636 Северном море (Vogel, 1959). Группа 4, в которую вошло большинство изученных на-  
1637 ми поселений в Баренцевом море, характеризуется минимальной скоростью роста. Также  
1638 в эту группу вошла часть Беломорских поселений (Семенова, 1970) и одно поселение в  
1639 Балтийском море (Bergh, 1974). Часть исследованных поселений в Баренцевом море от-  
1640 личалась более высокой скоростью роста, и попала в группы 3 («Беломорский» кластер)  
1641 и 1 (Беломорские, Балтийские и Бренцевоморские поселения). Интересно отметить, что  
1642 более южные поселения (входящие в состав групп 2 и 5 — «Балтийский» кластер), в Бис-  
1643 кайском заливе (Bachelet, 1980), характеризуются более низкой скоростью роста, чем в  
1644 центральной части ареала (рис. 45). Данный результат хорошо согласуется с «гипотезой  
1645 об обилии в центре» («abundant-centre hypothesis», Sagarin, Gaines, Gaylord, 2006) и ранее  
1646 проведенными исследованиями (J. Beukema, Meehan, 1985; Hummel [et al.], 1998).

## 1647 12.5 Долговременные тренды в поселениях *Macoma balthica*

### 1648 12.5.1 Анализ динамики численности *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе 1649 Белого моря

1650 При изучении динамики численности можно анализировать несколько компонентов.  
1651 Первый компонент — наличие или отсутствие тренда как направленного изменения чис-  
1652 ленности. При убывании тренда остается компонент динамики, для которого двумя край-  
1653 ими случаями будет: стабильная численность, которая поддерживается за счет плотност-  
1654 нозависимых процессов как систем обратной связи и неконтролируемый рост численности

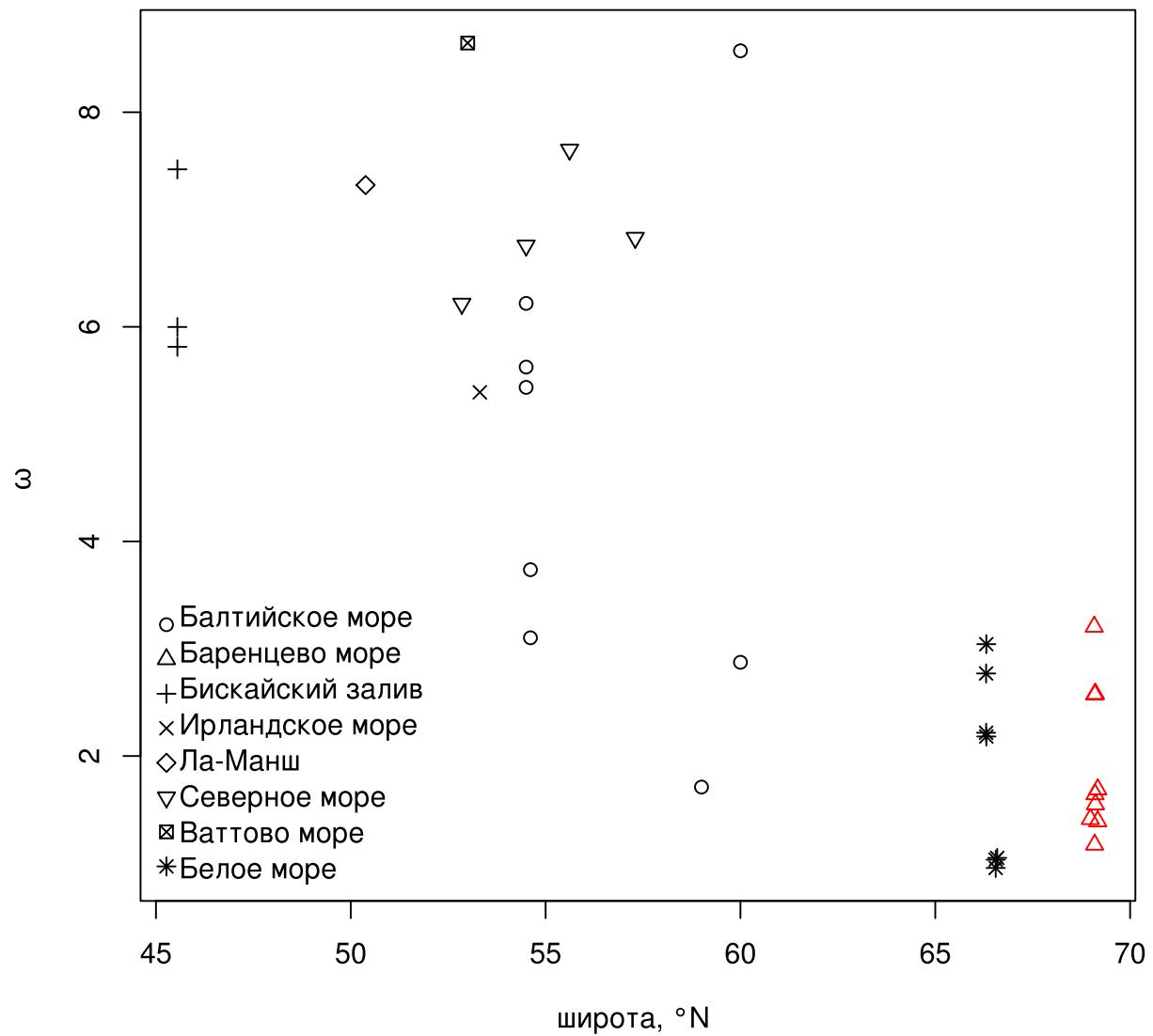


Рис. 43. Широтное изменение ростовых характеристик *M. balthica* в европейской части ареала

Примечание:  $\omega = L_\infty \times k$ , где  $L_\infty$  и  $k$  — коэффициенты уравнения роста Берталанфи.  
Источники см. в приложении [H](#)

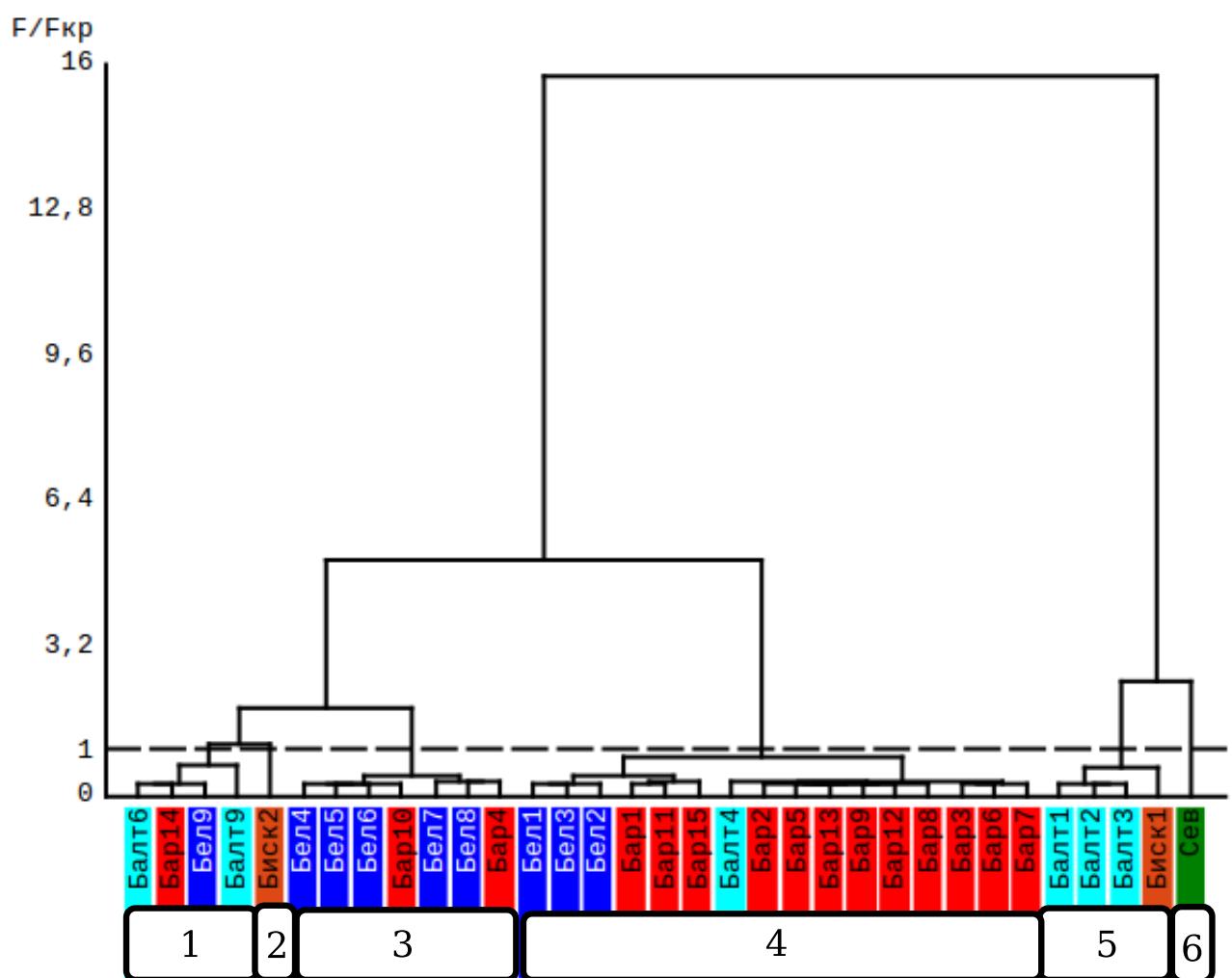


Рис. 44. Классификация поселений маком на Европейском побережье в Северной Атлантике по моделям линейного роста

Примечание: Дендрограмма сходства 33 рядов, аппроксимированных уравнением Берталанффи. Способ объединения рядов в кластеры — усреднение значений переменной  $Y$ , соответствующих одному значению  $X$ . Мера сходства —  $F/F_{kp}$  (уровень значимости  $\alpha = 0,05$ )

Обозначения поселений указаны в приложении I

Цвета: Красный — Баренцево море, синий — Белое море, голубой — Балтийское море, зеленый — Северное море, оранжевый — Бискайский залив

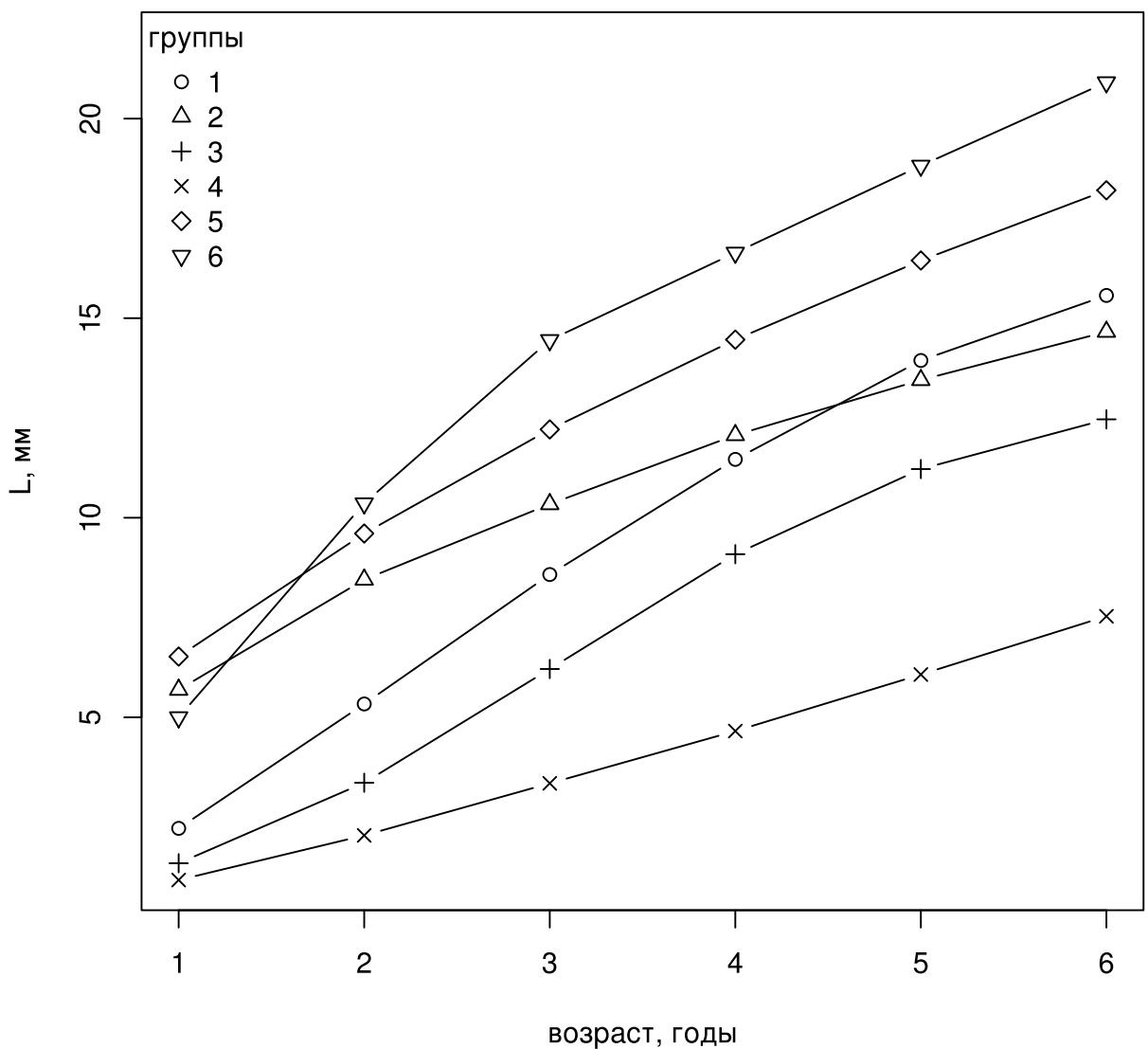


Рис. 45. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в Европейской части ареала  
Примечание: L, мм — длина раковины. Номера групп в легенде соответствуют рис. 44)

1655 популяции по экспоненте.

1656 Мы проанализировали динамику численности *M. balthica* на каждом участке на наличие тренда при помощи теста Мантеля (табл. 30).

Таблица 30. 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
Ломнишний	-0,0999	0,47	нет
г. Медвежья	0,0154	0,385	нет
г. Сельдянская	0,2524	0,003	есть

1657

1658 Было показано наличие тренда на 4 участках: эстуарий р. Лувеньга, материковая ли-  
1659 тораль в районе пос. Лувеньга, Южная губа о. Ряшкова, г. Сельдянская. Для удаления  
1660 тренда из исходных значений были вычтены предсказанные значения из регрессионной  
1661 модели  $N = a + b * T$ , где  $N$  — численность, экз./м<sup>2</sup>,  $T$  — годы. По детрендированному  
1662 ряду были рассчитаны частные автокорреляции (*PRCF* - partial rate correlation function).  
1663 Коррелограммы представлены на рисунке 46.

1664 Для большинства временных рядов значение максимального значения достигает *PRCF*  
1665 с лагом 1, что характерно для динамики в отсутствие тренда. Достоверность частных ав-  
1666 токорреляций оценивалась пермутационным методом. Для участков в Южной губе о. Ряш-  
1667 кова и на материковой литорали в Лувеньге были показаны достоверные значений *PRCF*[2],  
1668 причем в Южной губе *PRCF*[2] > *PRCF*[1]. Это показывает наличие в поселении плот-  
1669 ностнозависимых процессов второго порядка. Предположительно, это может быть воздей-  
1670 ствие хищников. Мы надеемся проверить эту гипотезу в ходе дальнейших наблюдений.  
1671 Биологическая интерпретация *PRCF* с большим лагом на настоящий момент представ-  
1672 ляется нам сомнительной.

### 1673 12.5.2 Синхронность динамики численности *Macoma balthica* в Кандалакшском 1674 заливе Белого моря

1675 Для изучения синхронности колебаний численности маком мы использовали тест Ман-  
1676 теля. Для включения большего количества рядов в анализ, он был проведен по двум на-  
1677 борам данных. Первый набор данных включал участки, где при отборе проб промывка  
1678 была на сите с диаметром ячей 0,5 мм. Сюда вошли участки в эстуарии р. Лувеньги, на  
1679 материковой литорали в районе Лувеньги, на о. Горелый, в Западной Ряшковой салме и

1680 в губах Медвежья и Сельдяная (данные по последним двум губам взяты из работы Var-  
1681 folomeeva, Naumov, 2013). Результаты корреляционного анализа представлены в таблице  
31. Три участка в районе Лувенъгских шхер (эстуарий р. Лувенъги, о. Горелый, материко-

Таблица 31. 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] материко-вай литораль (Лувенъга)	0,781	0,784	0,704		0,044	0,123
[5] г. Сельдяная	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.

1682  
1683 вая литораль) демонстрировали синхронную динамику поселений. С данными участками  
1684 была синхронна динамика поселения маком в г. Медвежья. Низкая, хотя и достоверная  
1685 корреляция была показана между динамикой на материковой литорали в районе Лувенъги  
1686 и в г. Сельдяной (0,36).

1687 Второй набор данных включал участки, где при отборе проб промывку проводили на  
1688 сите с диаметром ячей 1 мм. Также сюда вошли те участки из предыдущего набора данных,  
1689 где была известна размерная структура моллюсков — из общей численности были  
1690 вычтены численность особей длиной менее 1 мм для возможности сравнения. Всего в дан-  
1691 ный анализ вошло 8 рядов данных: эстуарий р. Лувенъги, материковая литораль в районе  
1692 Лувенъги, о. Горелый, Западная Ряшкова салма, Южная губа о. Ряшкова, о. Ломнишный,  
1693 б. Ключиха и Сухая салма (данные по последним двум участкам взяты из работ Н. В.  
1694 Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Н. В. Максимович, А. В. Герасимова, 2004;  
1695 Gerasimova, Maximovich, 2013) (табл. 32). Интересно отметить, что при редукции данных  
1696 до численности особей длиной более 1 мм картина меняется. Без изменения остается син-  
1697 хронность динамик поселений маком на материковой литорали в Лувенъге с о. Горелый  
1698 и эстуарием р. Лувенъги. Также сохраняется синхронность динамик численности в по-  
1699 селениях в эстуарии р. Лувенъга и Южной губе о. Ряшкова. В то же время поселение в  
1700 Западной Ряшковой салме, который в предыдущем анализе показывало асинхронность по  
1701 сравнению с остальными участками, в данном случае демонстрирует синхронность с посе-  
1702 лениями на о. Горелый и материковой литорали в Лувенъге. Также показана синхронность  
1703 динамик поселений на материковой литорали в Лувенъге и в бухте Ключиха.

1704 Мы использовали значение теста Мантеля как меру сходства рядов данных для тести-  
1705 рования гипотезы, что на более близкорасположенных участках динамика численности  
1706 *Macoma balthica* более сходна. Для этого по координатам участков была рассчитана мат-  
1707 рица расстояний между участками (табл. 33).

Таблица 32. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*.

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

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

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

1708 Для обоих наборов данных тест Мантелля показал отсутствие зависимости сходства  
 1709 динамики численности маком от расстояния ( $Mantel r = -0,058(p_{perm} = 0,746)$  и  
 1710  $Mantel r = -0,105(p_{perm} = 0,638)$  для первого и второго набора данных, соответственно).

### 1711 12.5.3 Влияние температуры на обилие *Macoma balthica*

1712 *M. balthica* — вид, обладающий планктонной личинкой, при этом в условиях Бело-  
 1713 го моря от стадии велигера до метаморфоза и оседания проходит около месяца (25 – 30  
 1714 суток) (Флячинская, 1999). Известно, что общий личиночный пул формируется для до-  
 1715 статочно крупных акваторий (Н. В. Максимович, Шилин, 2012). Поэтому расположенные  
 1716 на расстоянии около километра исследованные поселения, скорее всего, пополняются за  
 1717 счет общего личиночного пула, что влияет на синхронизацию динамики поселений. Одна-  
 1718 ко данные по другим акваториям (Varfolomeeva, Naumov, 2013; А.В. Герасимова, личное  
 1719 сообщение) показывают, что по крайней мере в 1998 – 1999 году увеличение численности  
 1720 наблюдалось в разных районах Кандалакшского залива. Это дает основание предполагать  
 1721 влияние глобальных абиотических факторов, первым из которых может быть температу-  
 1722 ра.

1723 Для проверки влияния температуры на динамику обилия *M. balthica* было проведено  
 1724 моделирование и использованием линейных моделей. Были использованы данные о темпе-  
 1725 ратуре воздуха в Кандалакше. Полная модель включала в себя независимую переменную  
 1726 среднюю численность маком в данный год ( $N_{t1}$ ) и независимые факторы: численность  
 1727 маком в предыдущий год ( $N_t$ ), среднелетнюю температуру в предыдущий год ( $T_{st}$ ) как  
 1728 отражение условий созревание гонад и формирования спата и среднезимнюю температу-  
 1729 ру в текущий год ( $T_{wt1}$ ) как отражение критических условий первой зимы для сеголетков.

Таблица 33. Расстояние между исследованными участками лitorали.

	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]	[9]	[10]
[1] материковая лitorаль (Лувенъга)	0,0									
[2] о. Горелый	1,5	0,0								
[3]эстуарий р. Лувенъги	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 сал- ма	11,9	10,8	11,8	1,7	5,3	0,0				
[7] г. Сельдянная	93,6	94,0	94,5	87,8	84,1	89,3	0,0			
[8] г. Медвежья	91,9	92,4	92,8	86,1	82,4	87,6	1,7	0,0		
[9] Сухая салма	97,1	97,5	97,9	91,2	87,6	92,7	3,5	5,1	0,0	
[10] б. Ключиха	100,1	100,6	101,0	94,8	91,1	96,3	8,1	9,7	5,8	0,0

Примечание:Расстояние дано в километрах.

Для выполнения условия о линейности зависимости, а также уменьшения воздействия влиятельных наблюдений в модели были использованы логарифмированные значения численности. В дальнейшем модель была редуцирована (полная и минимальная модели, ANOVA:  $F = 0,43; p = 0,79$ ) и в минимальную модель в качестве факторов были включены  $N_t$  и  $T_{wt1}$ . Характеристики полученной модели приведены в таблице 34. Построенная модель удовлетворяла условиям применимости линейных моделей: отсутствия автокорреляций (критерий Дарбина-Уотсона: 1,71;  $p = 0,27$ ), нормальности распределения остатков (критерий Шапиро-Уилка:  $W = 0,99; p = 0,86$ ) и гомогенности дисперсий (критерий Брайша-Пагана:  $BP = 5,25; p - value = 0,15$ ). Таким образом, связь между обилием маком в текущий и в предыдущий год и зимней температурой описывается моделью вида:  $\ln(N_{t1}) = 1,96 + 0,60 \times \ln(N_t) - 0,09 \times T_{wt1}$  ( $F = 37,04; p < 0,0001. R^2 = 0,6$ ) (рис. 47).

Полученные данные о влиянии зимней температуры противоречат нашей исходной гипотезе о том, что холодные зимы в Белом море критичны для маком. Результаты моделирования позволяют говорить о том, что обилие маком увеличивается после более холодных зим и уменьшается после относительно теплых (рис. 47). Данный результат хорошо согласуется с результатами полученными Бьёкема с соавторами (J. Beukema, Honkoop, Dekker, 1998; J. Beukema, Dekker, J. Jansen, 2009) для Ваттowego моря.

Таблица 34. Характеристики модели зависимости обилия маком от их обилия в предыдущий год и зимней температуры.

факторы	Оценки ко- эффициентов модели	Стандартная ошибка ко- эффициентов модели	$t$	$P$
Свободный член	1,96	0,664	2,96	0,005
$\ln(N_t)$	0,60	0,071	8,44	< 0,0001
$T_{wt1}$	-0,09	0,036	-2,50	0,016

1747 Для данной акватории было показано, что одним из ключевых факторов, влияющих  
1748 на пополнение поселений *M. balthica*, является температура в зимний период. Пополнение  
1749 после суворых зим было больше, чем после мягких. Было предложено два механизма, за-  
1750 висимые от зимней температуры: 1. количество яиц маком, выметанных в апреле больше  
1751 после холодной зимы, поскольку при низкой температуре меньше уровень обмена, а, зна-  
1752 чит, меньше потери веса за зиму, и больше энергии остается на продукцию. 2. Биомасса  
1753 *Crangon crangon*, одного из важных хищников для маком, была значительно выше после  
1754 холодных зим. При проверке обеих гипотез, было показано, что второй механизм влия-  
1755 ет значительно сильнее (J. Beukema, Honkoop, Dekker, 1998; J. J. Beukema, Dekker, 2014;  
1756 Dekker, J. J. Beukema, 2014).

1757 В ряде других работ было показано влияние различных хищников на численность и  
1758 распределение молоди маком. Так, для Ваттового моря именно обилием хищников объ-  
1759 ясняется формирование временных скоплений молоди маком на верхней литорали. При  
1760 изучении факторов, обуславливающих такое распределение для *M. balthica* было показа-  
1761 но, что обилие бентосных хищников больше на нижней литорали, и лишь молодь краба  
1762 *Carcinus taenias* в значительных количествах встречается на верхней литорали. В поле-  
1763 вых и лабораторных экспериментах было показано, что присутствие хищников значитель-  
1764 но снижает численность спата, в то время как влияния на крупных особей обнаружено не  
1765 было. По-видимому, за первый год макомы выходят из-под контроля бентосными хищни-  
1766 ками за счет увеличения размеров тела (Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002).

1767 Также при анализе динамики личинок различных беспозвоночных в планктоне было  
1768 показано, что после суворых зим численность личинок краба *Carcinus taenias* значительно  
1769 снижалась, и они появлялись в планктоне на 6 – 8 недель позже, чем после мягких зим.  
1770 По-видимому, с этим временным несоответствием связано большее пополнение поселений  
1771 маком после суворых зим (Strasser, Günther, 2001).

1772 В более поздних исследованиях на Ваттовом море было показано, что влияние суво-  
1773 рых зим на пополнение *M. balthica* не столь широкомасштабно, как предполагалось ранее,  
1774 и, по-видимому, существуют другие факторы, определяющие более локальные вариации в  
1775 пополнении поселений (Strasser, Dekker, [et al.], 2003; Flach, 2003). Пресс хищников не объяс-  
1776 нил эти различия, изменения сообществ и поступления биогенных элементов не объяс-  
1777 нили картину, поскольку действовали лишь на отдельных участках. Наиболее вероятным  
1778 фактором, по мнению данных авторов, является топографическая разница между двумя  
1779 акваториями, где располагались исследованные участки.

1780 В настоящее время у нас нет прямых данных, позволяющих говорить о механизмах  
1781 влияния температуры на *M. balthica* в Белом море. Проведение аналогий с Ваттовым  
1782 морем затруднено, поскольку считается, что роль хищников снижается в более полярных  
1783 сообществах (Pianka, 1966; Freestone [et al.], 2011). Возможно, уменьшение обилия маком  
1784 после теплых зим связано с тем, что при более теплых зимах ледостав менее стабилен, и  
1785 литораль во время отлива оказывается напрямую подвержена воздействию отрицательных  
1786 температур воздуха, в то время как в холодные зимы стабильный ледовый покров создает

<sup>1787</sup> изолирующий слой, и колебания температуры подо льдом оказываются значительно ниже  
<sup>1788</sup> (Кузнецов, 1960).

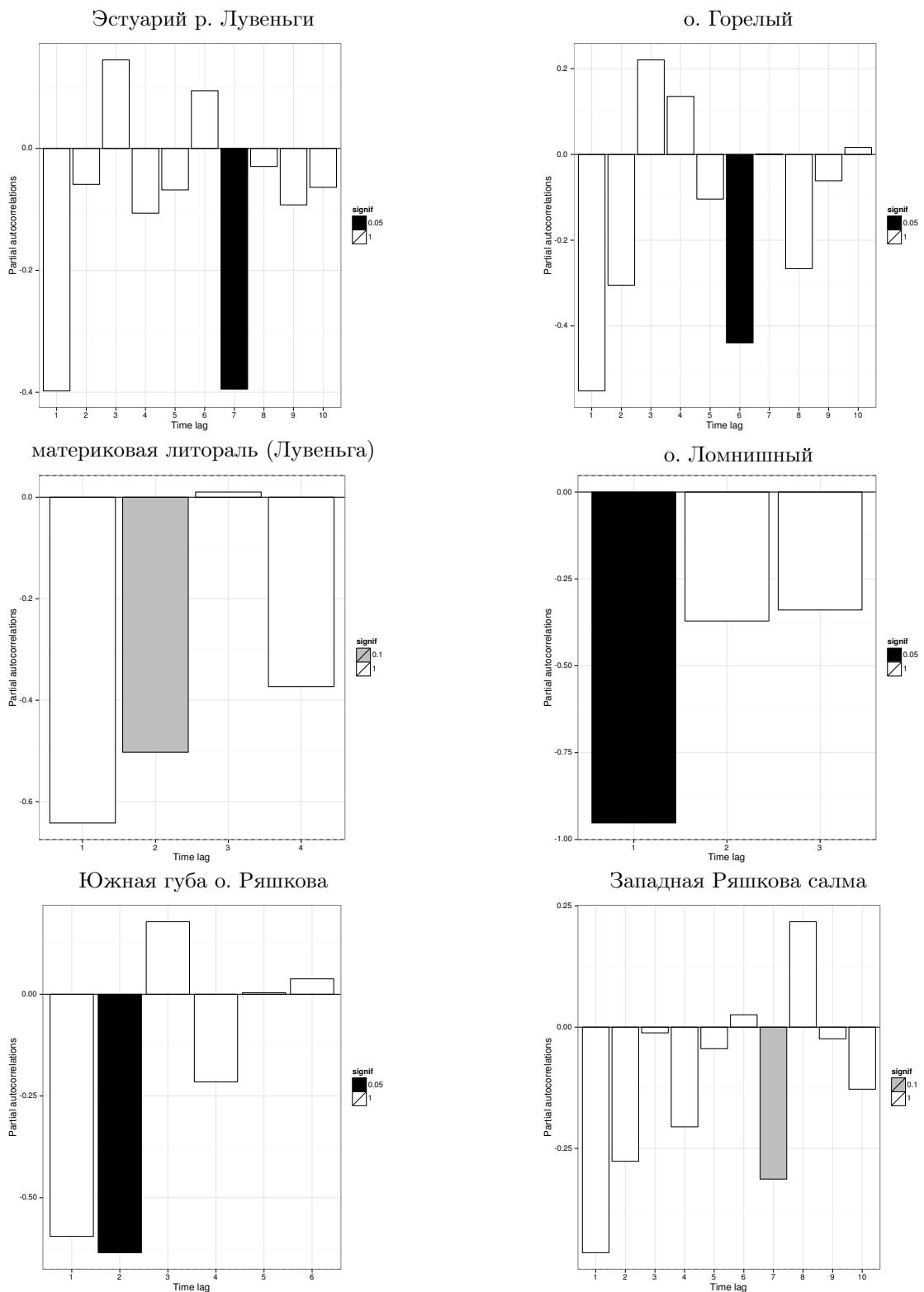


Рис. 46. Частные корреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детрендированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

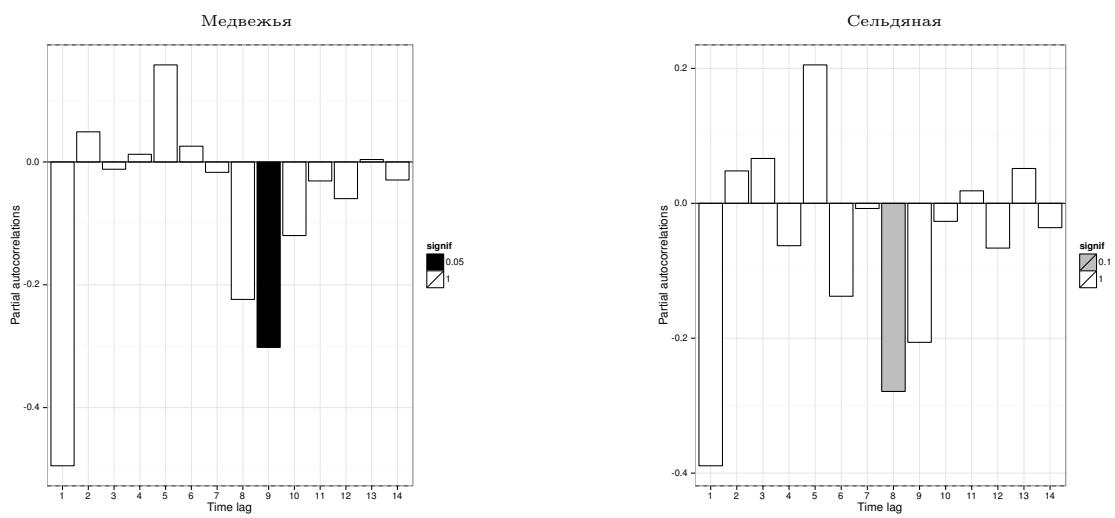


Рисунок 46, продолжение. Частные автокорреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детреднированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

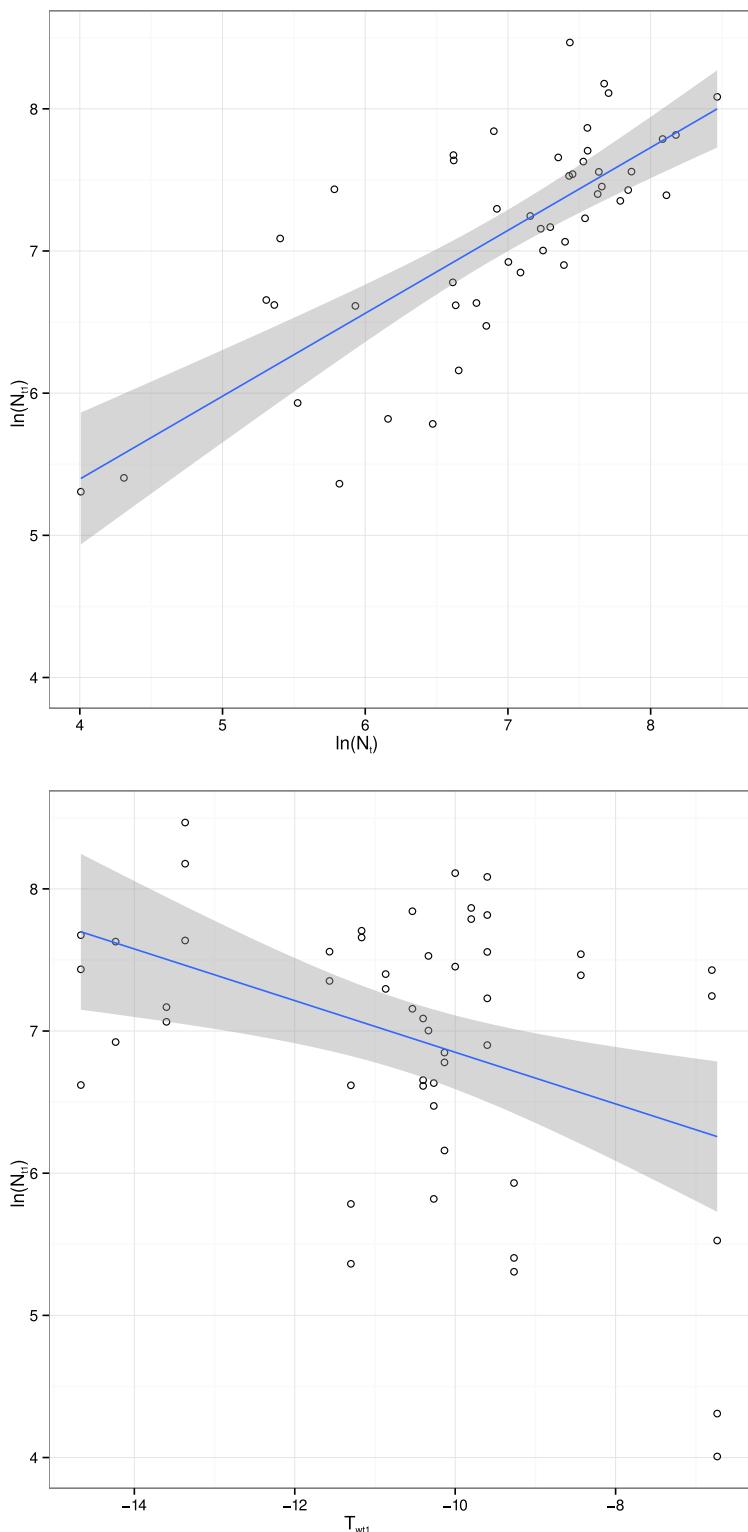


Рис. 47. Зависимость численности *Macoma balthica* ( $\ln(N_{t1})$ ) от численности в предыдущий год ( $\ln(N_t)$ ) и зимней температуры ( $T_{wt1}$ ).  
Показаны линейная модель (синяя линия) и ее 95% доверительный интервал (серая область).

## <sup>1789</sup> 13 Выводы

- 1790 1. Для Белого моря типичны поселения *Macoma balthica* с численностью 700 – 800 экз./м<sup>2</sup>  
1791 (при варьировании от 10 до 8500 экз./м<sup>2</sup>). Варьирование обилия связано в первую  
1792 очередь с численностью годовалых особей.
- 1793 2. Для литорали восточной части Мурманского побережья баренцева моря типичны  
1794 поселения *Macoma balthica* с численностью менее 100 экз./м<sup>2</sup> (при варьировании от  
1795 30 до 3350 экз./м<sup>2</sup>).
- 1796 3. Отдельные районы Кандалакшского залива Белого моря не различаются по средней  
1797 численности особей *Macoma balthica*.
- 1798 4. Численность особей *Macoma balthica* в Баренцевом море на Восточном Мурмане ни-  
1799 же, чем на Западном и в Кольском заливе.
- 1800 5. Среднее обилие *Macoma balthica* в поселениях Белого моря и Кольского залива Ба-  
1801 ренцева моря выше, чем в других частях ареала.
- 1802 6. Макомы в Баренцевом море гетерогенны по скорости роста: Максимальный годовой  
1803 прирост отмечен у особей среднего размера (возраста) — 6–9 мм в среднем горизонте  
1804 литорали.
- 1805 7. В пределах Восточного Мурмана средний годовой прирост особей *Macoma balthica*  
1806 увеличивается в более восточных районах по сравнению с западными.
- 1807 8. Численность спата *Macoma balthica* в Белом море может варьировать на порядок в  
1808 пределах незначительной акватории (4000 – 10000 экз./м<sup>2</sup>).
- 1809 9. Динамика численности годовалых особей *Macoma balthica* позволяет говорить о нее-  
1810 жегодном успехе пополнения поселений в Белом море.
- 1811 10. Динамика численности *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря де-  
1812 monstrирует элементы синхронности в поселениях, расположенных на расстоянии от  
1813 1 до 100 км, однако напрямую расстояние между участками не коррелирует со сте-  
1814 пенью синхронности динамики поселений.
- 1815 11. Динамика размерной структуры поселений *Macoma balthica* в Белом и Баренцевом  
1816 представлена двумя типами.  
Более распространенный вариант: чередование бимодального и мономодального рас-  
1817пределение особей по размерам. При этом первый пик формируют молодые особи  
1818 (обычно длиной до 5 мм), а в случае бимодальной добавляется второй модальный  
1819 класс из взрослых особей (в Белом море длиной 9 – 12 мм, в Баренцевом 10 – 17 мм).  
1820 Такой тип динамики связан с различной успешностью ежегодного пополнения по-  
1821 селений молодью и наличием внутривидовой конкуренции между взрослыми и мо-  
1822 лодыми особями. В некоторых условиях формируется более редкий тип динамики с  
1823

1824 ежегодным повторением мономодальной размерной структуры. Возможно, это свя-  
1825 зано со специфическими условиями гидродинамики, в которых происходит разделение  
1826 молодых и старых особей по способу питания и, таким образом, снижение внутриви-  
1827 довой конкуренции и возможность большего успеха ежегодного пополнения поселе-  
1828 ния молодью. Другое возможное объяснение — формирование такого типа динамики  
1829 в поселениях, находящихся под прессом хищников, которые уменьшают численность  
1830 взрослых особей.

1831 **Благодарности**

1832 В заключение я хочу поблагодарить администрацию Кандалакшского заповедника и  
1833 лично А. С. Корякина за поддержку наших экспедиций на Белом и Баренцевом морях.  
1834 Я благодарна администрации СПбГУ, биологического факультета и кафедры ихтиологии  
1835 и гидробиологии за возможность работы на Морской биологической станции СПбГУ.

1836 На Баренцевом море мы работали вместе с сотрудниками Мурманского морского био-  
1837 логического института, Мурманского государственного технического университета и По-  
1838 лярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океаногра-  
1839 фии: М.В. Макаров, С.В Малавенда, С. С. Малавенда, О. Тюкина, И. П. Прокопчук, ко-  
1840 торые оказывали нам всяческую поддержку.

1841 Эта работа не могла бы состояться без моих коллег по экспедициям: Беломорской экс-  
1842 педиции ГИПС ЛЭМБ, студенческой Баренцевоморской экспедиции СПбГУ, Беломорской  
1843 экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Отдельное спасибо руководи-  
1844 телям экспедиций: А. В. Полоскину, И. А. Коршуновой, Д. А. Аристову, Е. А. Генельт-  
1845 Яновскому, М.В. Иванову за возможность работы в экспедиционных командах и помошь  
1846 в сборе материала.

1847 Я благодарю А. В. Полоскина, Д. А. Аристова, К. В. Шунькину, А. В. Герасимову (ка-  
1848 федра ихтиологии и гидробиологии СПбГУ), А. Д. Наумова (ББС ЗИН РАН) за предо-  
1849 ставленные материалы.

1850 Постоянные обсуждения с Ю. Ю. Тамберг и В. М. Хайтовым значительно улучшили  
1851 мои навыки в статистической обработке материала и помогло мне в работе. На этапе об-  
1852 работки данных неоценимую помошь идеями и разъяснениями мне оказали В. М. Хайтов  
1853 и Д. А. Аристов.

1854 Кроме того, я не могу не поблагодарить руководителей Лаборатории экологии морско-  
1855 го бентоса И. А. Коршуновой, А. В. Полоскину, Е. А. Нинбургу и В. М. Хайтову, которые  
1856 13 лет назад убедили меня, что морская биология это очень интересно и вложили много  
1857 сил в мое обучение и воспитание. Без них меня бы тут просто не было.

1858 И мой низкий поклон моему научному руководителю Н. В. Максимовичу за конструк-  
1859 тивную помошь на всех этапах работы, жесткие споры и долгие беседы, ехидные коммен-  
1860 тарии и неизменно доброе отношение.

1861 Данная работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов Санкт-Петер-  
1862 бургского государственного университета (1. 0. 134. 2010, 1. 42. 527. 2011, 1. 42. 282. 2012,  
1863 1. 38. 253. 2014) и Российского фонда фундаментальных исследований (12-04-01507, 13-04-  
1864 10131 К).

1865 Список литературы

- 1866 Appeldoorn R. S. Variation in the growth rate of *Mya arenaria* and its relationship to the  
1867 environment as analyzed through principal components analysis and the omega parameter  
1868 of the von Bertalanffy equation [Soft shell clam populations]. // Fishery bulletin United  
1869 States, National Marine Fisheries Service. — 1983.
- 1870 Aschan M. Soft bottom macrobenthos in a Baltic archipelago: Spatial variation and optimal  
1871 sampling strategy. // Annales Zoologici Fennici. Vol. 25. — 1988. — Pp. 153–164.
- 1872 Bachelet G. Growth and recruitment of the tellinid bivalve *Macoma balthica* at the southern  
1873 limit of its geographical distribution, the Gironde estuary (SW France) // Marine biology. —  
1874 1980. — Vol. 59. — Pp. 105–117.
- 1875 Bachelet G. Recruitment and year-to-year variability in a population of *Macoma balthica* (L.) //  
1876 Hydrobiologia. — 1986. — Vol. 142, no. 1. — Pp. 233–248.
- 1877 Berger V. J. [et al.] 36-year time series (1963–1998) of zooplankton, temperature, and salinity  
1878 in the White Sea // International Ocean Atlas and Information Series. — 2003. — Vol. 7. —  
1879 P. 362.
- 1880 Bergh G. Production of *Macoma balthica* (L.) (Lamellibranchiata) and notes on other ecologi-  
1881 cally important animals in Tvaren Bay in the Baltic // Zoon. — 1974. — Vol. 2. — Pp. 143–  
1882 152.
- 1883 Beukema J. J. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal  
1884 flats of the Dutch Wadden Sea // Netherlands Journal of Sea Research. — 1976. — Vol. 10,  
1885 no. 2. — Pp. 236–261.
- 1886 Beukema J. J. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat  
1887 area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter // Netherlands Journal of Sea  
1888 Research. — 1979. — Vol. 13, no. 2. — Pp. 203–223.
- 1889 Beukema J. J., Cadee G. C., Jansen J. J. M. Variability of growth rate of *Macoma balthica*  
1890 (L.) in the Wadden Sea in relation to availability of food // Biology of benthic organisms,  
1891 11th Eur. Mar. Biol. Symp. 69 – 77. — 1977.
- 1892 Beukema J. J., Dekker R. Variability in predator abundance links winter temperatures and  
1893 bivalve recruitment: correlative evidence from long-term data in a tidal flat // Mar Ecol  
1894 Prog Ser. — 2014. — T. 513. — C. 1–15.
- 1895 Beukema J., Dekker R., Jansen J. Some like it cold: populations of the tellinid bivalve *Macoma*  
1896 *balthica* (L.) suffer in various ways from a warming climate // Marine Ecology Progress Series  
1897 — 2009. — Vol. 384. — Pp. 135–145.
- 1898 Beukema J., Dekker R. Redistribution of spat-sized *Macoma balthica* in the Wadden Sea in cold  
1899 and mild winters // Marine ecology Progress series. — 2003. — Vol. 265. — Pp. 117–122.
- 1900 Beukema J., Honkoop P., Dekker R. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold  
1901 winters and its possible control by egg production and shrimp predation // Recruitment,  
1902 Colonization and Physical-Chemical Forcing in Marine Biological Systems. — Springer,  
1903 1998. — Pp. 23–34.

- 1904 Beukema J., Meehan B. Latitudinal variation in linear growth and other shell characteristics  
1905 of *Macoma balthica* // *Marine Biology*. — 1985. — Vol. 90, no. 1. — Pp. 27–33.
- 1906 Bjornstad O. N. ncf: spatial nonparametric covariance functions. — 2013.
- 1907 Bonsdorff E., Norkko A., Boström C. Recruitment and population maintenance of the bivalve  
1908 *Macoma balthica* (L.)—factors affecting settling success and early survival on shallow sandy  
1909 bottoms // *Biology and ecology of shallow coastal waters*. Olsen & Olsen, Fredensborg. —  
1910 1995. — Pp. 253–260.
- 1911 Boström C., Bonsdorff E. Zoobenthic community establishment and habitat complexity—the  
1912 importance of seagrass shoot-density, morphology and physical disturbance for faunal re-  
1913 cruitment // *Marine Ecology Progress Series*. — 2000. — Vol. 205. — Pp. 123–138.
- 1914 Brady F. The distribution of the fauna of some intertidal sands and muds on the Northumber-  
1915 land coast // *The Journal of Animal Ecology*. — 1943. — Pp. 27–41.
- 1916 Chambers M. R., Milne H. The production of *Macoma balthica* (L.) in the Ythan Estuary //  
1917 *Estuarine and Coastal Marine Science*. — 1975. — Vol. 3, no. 4. — Pp. 443–455.
- 1918 Clarke K. R., Somerfield P. J., Gorley R. N. Testing of null hypotheses in exploratory commu-  
1919 nity analyses: similarity profiles and biota-environment linkage // *Journal of Experimental*  
1920 *Marine Biology and Ecology*. — 2008. — Vol. 366, no. 1. — Pp. 56–69.
- 1921 Cloern J. E., Nichols F. H. A von Bertalanffy growth model with a seasonally varying coefficient //  
1922 *Journal of the Fisheries Board of Canada*. — 1978. — T. 35, № 11. — C. 1479–1482.
- 1923 Dekker R., Beukema J. J. Phenology of abundance of bivalve spat and of their epibenthic  
1924 predators: limited evidence for mismatches after cold winters // *MARINE ECOLOGY*  
1925 *PROGRESS SERIES*. — 2014. — T. 513. — C. 17–27.
- 1926 Denisenko S. G. [et al.] Macrozoobenthos of the Pechora Sea (SE Barents Sea): community  
1927 structure and spatial distribution in relation to environmental conditions // *Marine Ecology*  
1928 *Progress Series*. — 2003. — Vol. 258. — Pp. 109–123.
- 1929 Flach E. C. The separate and combined effects of epibenthic predation and presence of macro-  
1930 infauna on the recruitment success of bivalves in shallow soft-bottom areas on the Swedish  
1931 west coast // *Journal of Sea Research*. — 2003. — Vol. 49, no. 1. — Pp. 59–67. — ISSN  
1932 1385-1101.
- 1933 Freestone A. L. [et al.] Stronger predation in the tropics shapes species richness patterns in  
1934 marine communities // *Ecology*. — 2011. — Vol. 92, no. 4. — Pp. 983–993.
- 1935 Gerasimova A. V., Maximovich N. V. Age-size structure of common bivalve mollusc popula-  
1936 tions in the White Sea: the causes of instability // *Hydrobiologia*. — 2013. — Vol. 706,  
1937 no. 1. — Pp. 119–137.
- 1938 Gilbert M. Growth rate, longevity and aspects of reproductive cycle in *Macoma balthica* (Bi-  
1939 valvia) // *Nautilus*. — 1978. — Vol. 92. — Pp. 21–24.
- 1940 Gilbert M. A. Growth rate, longevity and maximum size of *Macoma balthica* (L.) // *Biological*  
1941 *bulletin*. — 1973. — Vol. 145, no. 1. — Pp. 119–126.
- 1942 Green R. H. Growth and mortality in an arctic intertidal population of *Macoma balthica*  
1943 (Pelecypoda, Tellinidae) // *J. Fish. Res.Bd Can.* — 1973. — Vol. 30. — Pp. 1345–1348.

- 1944 Gusev A. A., Jurgens-Markina E. M. Growth and production of the bivalve *Macoma balthica*  
1945 (Linnaeus, 1758)(Cardiida: Tellinidae) in the southeastern part of the Baltic Sea // Russian  
1946 Journal of Marine Biology. — 2012. — Vol. 38, no. 1. — Pp. 56–63.
- 1947 Hammer Ö., Harper D., Ryan P. PAS: Palaeontological Statistical package for education and  
1948 data analysis // Palaeontologia Electronica. — 2001. — T. 4, № 9. — C. 9.
- 1949 Harvey M., Vincent B. Density, size distribution, energy allocation and seasonal variations in  
1950 shell and soft tissue growth at two tidal levels of a< i> Macoma balthica(L.) population //  
1951 Journal of experimental marine biology and ecology. — 1990. — Vol. 142, no. 3. — Pp. 151–  
1952 168.
- 1953 Hiddink J., Marijnissen S., [et al.] Predation on 0-group and older year classes of the bi-  
1954 valve *Macoma balthica*: interaction of size selection and intertidal distribution of epibenthic  
1955 predators // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. — 2002. — Vol. 269,  
1956 no. 2. — Pp. 223–248. — ISSN 0022-0981.
- 1957 Hiddink J., ter Hofstede R., Wolff W. Predation of intertidal infauna on juveniles of the bivalve  
1958 *Macoma balthica* // Journal of Sea Research. — 2002. — Vol. 47, no. 2. — Pp. 141–159. —  
1959 ISSN 1385-1101.
- 1960 Hummel H. [et al.] Growth in the bivalve *Macoma balthica* from its northern to its south-  
1961 ern distribution limit: a discontinuity in North Europe because of genetic adaptations in  
1962 Arctic populations? // Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular &  
1963 Integrative Physiology. — 1998. — Vol. 120, no. 1. — Pp. 131–141.
- 1964 Jensen J. W., Nøst T., Stokland Ø. The invertebrate fauna of a small fjord subject to wide  
1965 ranges of salinity and oxygen content // Sarsia. — 1985. — T. 70, № 1. — C. 33–43.
- 1966 Jensen K. T., Jensen J. N. The importance of some epibenthic predators on the density of  
1967 juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden sea // Journal of Experimental Marine  
1968 Biology and Ecology. — 1985. — Vol. 89. — Pp. 157–174.
- 1969 Kube J., Peters C., Powilleit M. Spatial variation in growth of *Macoma balthica* and *Mya are-*  
1970 *naria*(Mollusca, Bivalvia) in relation to environmental gradients in the Pomeranian Bay(Southern  
1971 Baltic Sea) // Archive of fishery and marine research/Archiv fuer Fischerei- und Meeres-  
1972 forschung. — 1996. — Vol. 44, no. 1. — Pp. 81–93.
- 1973 Laine A. O. [et al.] A comparison between 1928 and 2000 indicates major changes in the  
1974 macrozoobenthos species composition and abundance on the SW coast of Finland (Baltic  
1975 Sea) // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. — 2003. — Vol. 52. — Pp. 3–16.
- 1976 Lammens J. J. Growth and reproduction in a tidal flat population of *Macoma balthica* (L.) //  
1977 Netherlands Journal of Sea Research. — 1967. — T. 3, № 3. — C. 315–382.
- 1978 Lavoie R. E. Contribution à la biologie et à l'écologie de *Macoma balthica* L. de l'estuaire du  
1979 Saint-Laurent: PhD thesis / Lavoie René E. — Université Laval, Québec, 1970.
- 1980 Madsen P. B., Jensen K. Population dynamics of *Macoma balthica* in the Danish Wadden Sea  
1981 in an organically enriched area // Ophelia. — 1987. — Vol. 27, no. 3. — Pp. 197–208.

- 1982 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.
- 1985 Olafsson E. Contrasting influences of suspension-feeding and deposit-feeding populations of *Macoma balthica* on infaunal recruitment. // Marine ecology progress series. — 1989. — Vol. 55, no. 2. — Pp. 171–179.
- 1988 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.
- 1990 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.
- 1992 Pianka E. R. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts // American Naturalist. — 1966. — C. 33—46. — JSTOR: [2459377](#).
- 1994 R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Foundation for Statistical Computing. — Vienna, Austria, 2014.
- 1996 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.
- 1998 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.
- 2001 Sagarin R. D., Gaines S. D. The ‘abundant centre’ distribution: to what extent is it a biogeographical rule? // Ecology letters. — 2002. — Vol. 5, no. 1. — Pp. 137–147.
- 2003 Sagarin R. D., Gaines S. D., Gaylord B. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species // Trends in Ecology & Evolution. — 2006. — Vol. 21, no. 9. — Pp. 524–530.
- 2006 Segerstråle S. Investigation on baltic populations of the bivalve *Macoma balthica* (L.) // Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol. — 1960. — Vol. 23, no. 2. — Pp. 3–72.
- 2008 Segerstråle S. G. Biological fluctuations in the Baltic Sea // Progress in Oceanography. — 1969. — Vol. 5. — Pp. 169–184.
- 2010 Sneli J.-A. The intertidal distribution of polychaetes and molluscs on a muddy shore in Nord-Møre, Norway // Sarsia. — 1968. — Vol. 31, no. 1. — Pp. 63–68.
- 2012 Stephen A. C. Notes on the biology of certain lamellibranchs on the Scottish coast // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom (New Series). — 1931. — Vol. 17, no. 02. — Pp. 277–300.
- 2015 Strasser M., Dekker R., [et al.] How predictable is high bivalve recruitment in the Wadden Sea after a severe winter? // Journal of Sea Research. — 2003. — Vol. 49, no. 1. — Pp. 47–57.
- 2017 Strasser M., Günther C.-P. Larval supply of predator and prey: temporal mismatch between crabs and bivalves after a severe winter in the Wadden Sea // Journal of Sea Research. — 2001. — Vol. 46, no. 1. — Pp. 57–67.
- 2020 Strömgren T., Lande R., Engen S. Intertidal distribution of the fauna on muddy beaches in the Borgenfjord area // Sarsia. — 1973. — Vol. 53. — Pp. 49–70.

- 2022 Thrush S., Hewitt J., Pridmore R. Patterns in the spatial arrangements of polychaetes and  
2023 bivalves in intertidal sandflats // Marine biology. — 1989. — Vol. 102, no. 4. — Pp. 529–  
2024 535.
- 2025 Väinölä R. Repeated trans-Arctic invasions in littoral bivalves: molecular zoogeography of the  
2026 *Macoma balthica* complex // Marine Biology. — 2003. — Vol. 143, no. 5. — Pp. 935–946.
- 2027 Varfolomeeva M., Naumov A. Long-term temporal and spatial variation of macrobenthos in  
2028 the intertidal soft-bottom flats of two small bights (Chupa Inlet, Kandalaksha Bay, White  
2029 Sea) // Hydrobiologia. — 2013. — Vol. 706, no. 1. — Pp. 175–189. — ISSN 0018-8158.
- 2030 Vincent B., Joly D., Brassard C. Effets de la densité sur la croissance du bivalve *Macoma*  
2031 *balthica* (L.) en zone intertidale // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. —  
2032 1989. — T. 126. — C. 145–162.
- 2033 Vogel K. Wachstumsunterbrechungen bei Lamellibranchiaten und Brachiopoden // N.Jb.Geol.Palaeon.  
2034 1959. — Vol. 109. — Pp. 109–129.
- 2035 Warwick R. M., Price R. Macrofauna production in an estuarine mud-flat // Journal of the  
2036 Marine Biological Association of the United Kingdom. — 1975. — Vol. 55, no. 01. — Pp. 1–  
2037 18.
- 2038 Wenne R., Klusek Z. Longevity, growth and parasites of *Macoma balthica* L. in Gdańsk Bay  
2039 (South Baltic) // Polish archives of hydrobiology. — 1985. — Vol. 32, no. 1. — Pp. 31–45.
- 2040 Wilde P. de Influence of temperature on behaviour, energy metabolism and growth of Ma-  
2041 coma balthica(L.) // Proceedingd of 9th European Marine Biology Symposium. — 1975. —  
2042 Pp. 239–256.
- 2043 WoRMS Editorial Board World Register of Marine Species. — Oct. 2014. — URL: <http://www.marinespecies.org/>.
- 2044 Zwarts L., Wanink J. H. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends  
2045 on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of  
2046 tidal-flat invertebrates // Netherlands Journal of Sea Research. — 1993. — Vol. 31, no. 4. —  
2047 Pp. 441–476.
- 2048 Агарова И. [и др.] Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Даль-  
2049 него Пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. —  
2050 С. 95–186.
- 2051 Адроб Н. Два аспекта для формирования благоприятных для первичного продуцирова-  
2052 ния условий в водных массах полярных районов океана // Теоретические подходы к  
2053 изучению экосистем морей Арктики и Субарктики. — Апатиты, 1992. — С. 9–18.
- 2054 Азаров В. Питание рыб на литорали островов Ряжкова и Лодейного в Белом море (Кан-  
2055 далакшский залив) // Труды ББС МГУ — Труды Кандалакшского государственного  
2056 заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЗ. Воронеж, 1963. — С. 35–53.
- 2057 Алексеев В. Приливно-отливное и волновое воздействие на отложения литоральной отме-  
2058 ли Дальнего пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты,  
2059 1976. — С. 26–29.

- 2061 Архив погоды в Кандалакше / ООО "Расписание Погоды". — Февр. 2014. — URL: <http://rp5.ru>.
- 2062
- 2063 *Бабков А.* Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. — Л,
- 2064
- 2065 1982. — Гл. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря. С. 3—16.
- 2066
- 2067 *Бабков А., Голиков А.* Гидробиокомплексы Белого моря. — 5. Л.: Изд. Зоол. ин-та РАН,
- 2068 1984. — С. 104.
- 2069 *Басова Л.* Экологическая изменчивость *Macoma balthica* (L.) (Bivalvia, Tellinidae) Белого
- 2070 и Баренцева морей: магистерская диссертация. — СПб, 2004.
- 2071 *Безруков П., Лисицын А.* Классификация осадков современных морских водоемов // Тр.
- 2072 ИО АН СССР. — 1960. — Т. 32. — С. 3—14.
- 2073 *Бианки В., Бойко Н., Хайтова В.* Питание гоголей *Vicephala clangula* в Кандалакшском
- 2074 заливе // Русский орнитологический журнал. — 2003. — Т. 12, № 225. — С. 615—629.
- 2075 *Бубнова Н.* Питание детритоядных моллюсков *Macoma balthica* (L.) и *Portlandia arctica*
- 2076 (Gray.) и их влияние на донные осадки // Океанология. — 1972. — Т. 12, № 6. — С. 1084—1090.
- 2077
- 2078 *Воронков П., Уралов Н., Черновская Е.* Основные черты гидрохимического режима прибрежной зоны Баренцева моря в районе Центрального Мурмана // Труды Мурманского морского биол. ин-та АН СССР. — 1948. — Т. 1. — С. 39—101.
- 2079
- 2080
- 2081 *Гагаев С.* [и др.] Экология и распределение мидии *Mytilus trossulus septentrionalis* Clessin, 1889 в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря // Экосистемы, флора и фауны Чаунской губы Восточно-Сибирского моря. Ч. I. — СПб, 1994. — С. 254—263.
- 2082
- 2083
- 2084 *Генельт-Яновский Е. А., Назарова С. А.* Сообщества илисто-песчаной литорали губы Дальне-Зеленецкая (Восточный Мурман) в 2002-2007 гг // Материалы X научного семинара "Чтения памяти К.М. Дерюгина". — 2008. — С. 16—28.
- 2085
- 2086
- 2087 *Гольцов Н., Полозов Ю., Полоскин А. В.* К вопросу об избирательности питания речной камбалы *Pleuronectes flessus* на литорали Кандалакшского залива Белого моря // Аничковский вестник. — 1997. — Т. 1. — С. 9—22.
- 2088
- 2089
- 2090 *Гуревич В., Яковлева Т.* К изучению геохимических параметров биогеоценозов илисто-песчаной литорали Дальнего пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. — С. 40—54.
- 2091
- 2092
- 2093 *Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В.* Литораль Кольского залива // Тр. Ленинград. о-ва естествоиспыт. — 1928. — Т. 60, № 2. — С. 17—107.
- 2094
- 2095 *Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В.* Литораль Западного Мурмана // Исслед. морей СССР. — 1930. — Т. 11. — С. 47—162.
- 2096
- 2097 *Гурьянова Е. Ф., Ушаков П. В.* Литораль Восточного Мурмана // Исслед. морей СССР. — 1929. — Т. 10. — С. 5—40.
- 2098

- 2099 Гусев А. А. Влияние факторов среды на распределение *Macoma balthica* (L, 1758) и *Mytilus*  
2100 *edulis* (L, 1758) в Юго-Восточной части Балтийского моря // Вестник Российского  
2101 государственного университета им. И. Канта. — 2010. — Т. 7. — С. 34—39.
- 2102 Дерюгин К. Фауна Кольского залива и условия ее существования // Зап. Имп. Акад. наук.  
2103 Сер. — 1915. — Т. 8. — С. 1—929.
- 2104 Добровольский А. Д., Залогин Б. С. Моря СССР // М.: изд-во МГУ. — 1982.
- 2105 Жуков Е. Материалы по экологии *Arenicola marina* L. на литорали Дальнего пляжа //  
2106 Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. — Апатиты :  
2107 изд-во КФ АН СССР, 1984. — С. 87—92.
- 2108 Зацепин В., Филатова З. Жизнь животных //. — М., 1968. — Гл. Класс двустворчатые  
2109 (Bivalvia). С. 95—155.
- 2110 Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. — Изд-во Академии наук СССР, 1963.
- 2111 Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. — М. - Л. :  
2112 издательство АН СССР, 1960. — С. 322.
- 2113 Летопись природы Кандалакшского заповедника / под ред. А. Корякин. — Кандалакша,  
2114 1991—2000.
- 2115 Максимов А. А. Изменения в донных сообществах восточной части Финского залива по-  
2116 сле вселения полихеты *Marenzelleria neglecta* // Российский Журнал Биологических  
2117 Инвазий. — 2009. — Т. 2. — С. 14—22.
- 2118 Максимович Н. В., Герасимова А. В. Долговременный мониторинг литоральных поселе-  
2119 ний двустворчатых моллюсков (Mollusca, Bivalvia) в губе Чупа (Белое море) // Морские  
2120 и пресноводные биосистемы севера Карелии. Труды БиНИИ. Т. 51 / под ред. А. Раил-  
2121 кин. — СПбГУ. Издательство СПбГУ, 2004. — С. 95—120.
- 2122 Максимович Н. В., Шилин М. Б. Пространственно-временное распределение планктон-  
2123 ных личинок двустворчатых моллюсков в полуизолированных акваториях (на примере  
2124 губы Чупа Белого моря) // Биосфера. — 2012. — Т. 4, № 2. — С. 293—306.
- 2125 Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т. Продукционные свойства поселения *Macoma*  
2126 *balthica* L. в губе Чупа (Белое море). I. Линейный рост. // Вестник СПбГУ. Серия 3.  
2127 Биология. — 1992. — 4 (24). — С. 12—19.
- 2128 Максимович Н., Лысенко В. Рост и продукция двустворчатого моллюска *Macoma incongrua*  
2129 в зарослях зостеры бухты Витязь Японского моря // Биология моря. — 1986. — Т. 1. —  
2130 С. 25—30.
- 2131 Максимович Н. В. Особенности экологии и репродуктивный цикл *Macoma balthica* L. в губе  
2132 Чупа // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Исследования  
2133 фауны морей. 31 (39). — Л, 1985. — С. 230—243.
- 2134 Максимович Н. В. Статистическое сравнение кривых роста // Вестник Ленинградского  
2135 университета. — 1989. — Т. 4. — С. 18—25.
- 2136 Максимович Н. В., Герасимова А., Кунина Т. Динамика структурных характеристик ли-  
2137 торальных поселений *Macoma balthica* L. в губе Чупа (Белое море) // Вестник ЛГУ. —  
2138 1991. — Т. вып. 2, № 10. — С. 23—31.

- 2139 Максимович Н. В., Герасимова А., Кунина Т. Продукционные свойства поселений *Macoma*  
2140 *balthica* L. в губе Чупа (Белое море). II. Продукция // Вестник СПбГУ. — 1993. — Т. 1,  
2141 № 3. — С. 3—10.
- 2142 Максимович Н. В., Кунина Т. Биология шельфовых зон мирового океана, тезисы докла-  
2143 дов //. — Владивосток : Владивосток, 1982. — Гл. Структура поселений и рост *Macoma*  
2144 *balthica* на литорали губы Чупа (Белое море). С. 148—150.
- 2145 Матвеева Т., Никитина Н., Е.Н. Ч. Причины и следствия неравномерности распреде-  
2146 ления червей *Fabricia sabella* Ehr. и *Arenicola marina* L. на литорали // Доклады АН  
2147 СССР. — 1955. — Т. 105, № 2.
- 2148 Назарова С. А. Анализ многолетней динамики структуры поселений *Macoma balthica* (L.,  
2149 1758) в районе Лувенъгских шхер (Кандалакшский залив Белого моря) // Аничков-  
2150 ский Вестник. Материалы XIII открытой научно-практической конференции Аничкова  
2151 лицея. Математическая физика, биология, психология. — 2003. — Т. 34. — С. 55—61.
- 2152 Назарова С. А., Генельт-Яновский Е. А., Максимович Н. В. Линейный рост *Macoma*  
2153 *balthica* в осушной зоне Мурманского побережья Баренцева моря // Вестник Санкт-  
2154 Петербургского государственного университета. Серия 3. Биология. — 2010. — Т. 4. —  
2155 С. 35—43.
- 2156 Назарова С. А., Полоскин А. В. О флюктуациях численности *Macoma balthica* L. В попу-  
2157 ляциях кутовой части Кандалакшского залива (Белое море) // Тезисы докладов VI  
2158 научной сессии Морской биологической станции СПбГУ (8 февраля 2005 г.) — 2005. —  
2159 С. 51—52.
- 2160 Наумов А. Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического ана-  
2161 лиза. СПб., 2006. 58(67). — СПб : ЗИН, 2006. — 367 с. — (Исследования фауны морей).
- 2162 Наумов А. Д., Федяков В. В. Вечно живое Белое море. — Изд-во Санкт-Петербургского  
2163 гор. дворца творчества юных, 1993.
- 2164 Николаева Д. Структура поселения двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) на ли-  
2165 торали и в сублиторали Илистой губы острова Горелого (Лувенъгский архипелаг, Кан-  
2166 далакшский залив, Белое море). Тех. отч. / Лаборатория экологии морского бентоса  
2167 (гидробиологии) СПбГДТЮ. — 1998.
- 2168 Павлова Л. Физико-химические параметры и их динамика в осадках литоральной отме-  
2169 ли // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. — С. 30—  
2170 39.
- 2171 Перцов Н. Некоторые данные о питании птиц, населяющих острова Северного архипелага  
2172 Кандалакшского заповедника // Труды ББС МГУ – Труды Кандалакшского государ-  
2173 ственного заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЗ. Воронеж, 1963. — С. 29—34.
- 2174 Полоскин А. В. Макробентос литорали Лувенъгских шхер Кандалакшского залива Белого  
2175 моря и некоторые аспекты его динамики: дис. . . . маг. / Полоскин Алексей Валерье-  
2176 вич. — ЛГУ, 1996.
- 2177 Пригородовский Б. Фауна мягких грунтов литорали губы Дальне-Зеленецкой // Труды Мур-  
2178 манской биологической станции АН СССР. — 1948. — Т. 1. — С. 146—154.

- 2179 Пропп М. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева  
2180 моря. По материалам водолазных гидробиологических работ. — Л. : Наука, 1971. —  
2181 С. 128.
- 2182 Разрез «Кольский меридиан» / Полярный научно-исследовательский институт морского  
2183 рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М.Книповича. — Февр. 2014. — URL: <http://www.pinro.ru>.
- 2185 Семенова Н. Особенности размножения беломорской *Macoma balthica* (L.) (Mollusca, Lamellibranchia)  
2186 позволяющие ей жить в сезонном биотопе // Биология Белого моря. Труды ББС МГУ.  
2187 Т. 5. — ББС МГУ. Издательство МГУ, 1980. — С. 115—123.
- 2188 Семенова Н. Линейный рост *Macoma balthica* (L.) в Кандалакшском заливе Белого моря // . — 1970.
- 2190 Семенова Н. Распределение двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) в некоторых  
2191 губах Кандалакшского залива Белого моря // Труды ББС МГУ. — 1974. — С. 87—102.
- 2192 Стрельцов В., Агарова И. Потоки биогенных веществ в зоне развития литоральных донных  
2193 сообществ с преобладанием детритофагов (Баренцево море) // Океанология. —  
2194 1978. — Т. 18, № 5. — С. 918—925.
- 2195 Стрельцов В., Агарова И., Петухов В. Зообентос и оценка органического вещества в  
2196 морских донных осадках песчаной литорали Дальнего Пляжа (Баренцево море) //  
2197 Донные отложения и биогеоценозы Баренцева и Белого морей. — Апатиты, 1974. —  
2198 С. 129—141.
- 2199 Флячинская Л. Особенности эмбрионального и личиночного развития и формирования  
2200 общеорганизменных регуляторных систем в онтогенезе беломорских двустворчатых  
2201 моллюсков: *Mytilus edulis* L., *Mya arenaria* L., *Hiatella arctica* L., *Macoma balthica* L.  
2202 (Mollusca, Bivalvia): Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата  
2203 биологических наук / Флячинская Л.П. — СПб : ЗИН РАН, 1999. — 23 с.
- 2204 Хайтов В. М. [и др.] Роль мидиевых друз в структурировании сообществ илесто-песчаных  
2205 пляжей. II. Формирование сообщества в эксперименте // Вестник Санкт-Петербургского  
2206 университета. Серия 3: Биология. — 2007. — № 4. — С. 13—26.

<sup>2207</sup> А Характеристики пробоотбора и среднее обилие *Macoma balthica* на исследованных участках

<sup>2208</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 литораль, Лувенъга	1992	верхний пляж	7	1/30	94	35,5	12,4	3,73
		1992	пояс фуко- идов	5	1/30	114	55,6	23,9	10,73
		1992	пояс зосте- ры	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 фуко- идов	5	1/30	336	120,9	25,6	11,27
		1993	пояс зосте- ры	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 фуко- идов	6	1/30	745	220,6	66,9	16,81
		1994	пояс зосте- ры	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.

2209

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.

<sup>2211</sup> В Таксономический состав сообществ макробентоса на  
<sup>2212</sup> исследованных участках

<sup>2213</sup> Примечание: горизонты литорали: В — верхний, С — средний, Н — нижний, ноль —  
<sup>2214</sup> 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

продолжение таблицы III							
участок	Запад- ная Ряш- кова салма	о. Горелый	Эстуа- рий р. Лу- венъги	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							
<i>Chironomidae</i> larvae		++	+	+	+		
<i>Dolichopodidae</i> larvae		+		+			
Gastropoda							
<i>Cylichna alba</i>				+	+		
<i>Cylichna</i> <i>occulta</i>				+	+		
<i>Epheria</i> <i>vincta</i>				+			
<i>Hydrobia</i> <i>ulvae</i>	+	++ ++ +	+	+	+		
<i>Limapponlia</i> <i>cocksii</i>		+					
<i>Littorina</i> <i>littorea</i>				+	+		

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

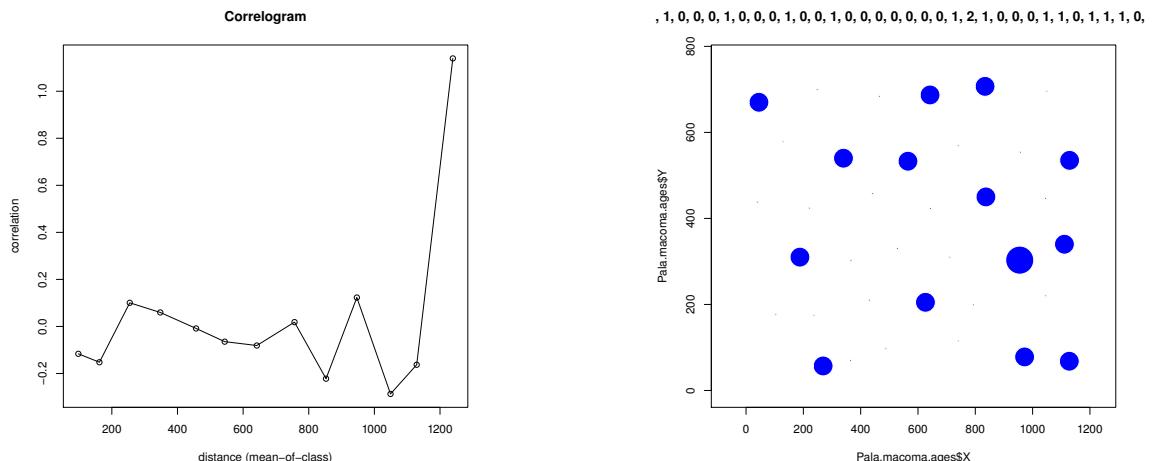
участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне-зеле-нец-кая	Шельпино	Порч-ниха	Ива-нов-ская
горизонт ли-торали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ
<i>Sabellidae varia</i>		+	+					
<i>Scalibregma infundibulum</i>				+				
<i>Scoloplos armiger</i>	+		+	+	+		+	
<i>Spio sp.</i>								+
<i>Travisia forbesii</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

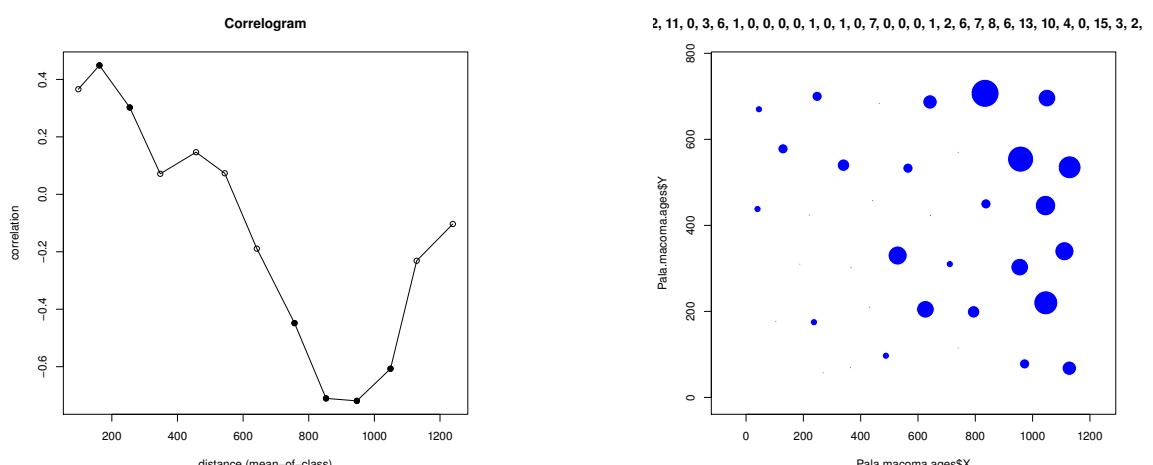
участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне-зеле-нец-кая	Шельпино	Порч-ниха	Ива-нов-ская
горизонт ли-торали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ
<hr/>								
<i>Cerastoderma edule</i>		++		+	+		+	
<i>Macoma balthica</i>	++	++	++	+++	+	++	+	+
<i>Mya arenaria</i>				++	+		+	+
<i>Mytilus edulis</i>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

2215 С Приложение. Распределение особей *Macoma balthica* раз-  
2216 ного возраста на нижнем горизонте литорали Пала-  
2217 губы (Кольский заливы, Баренцево море)

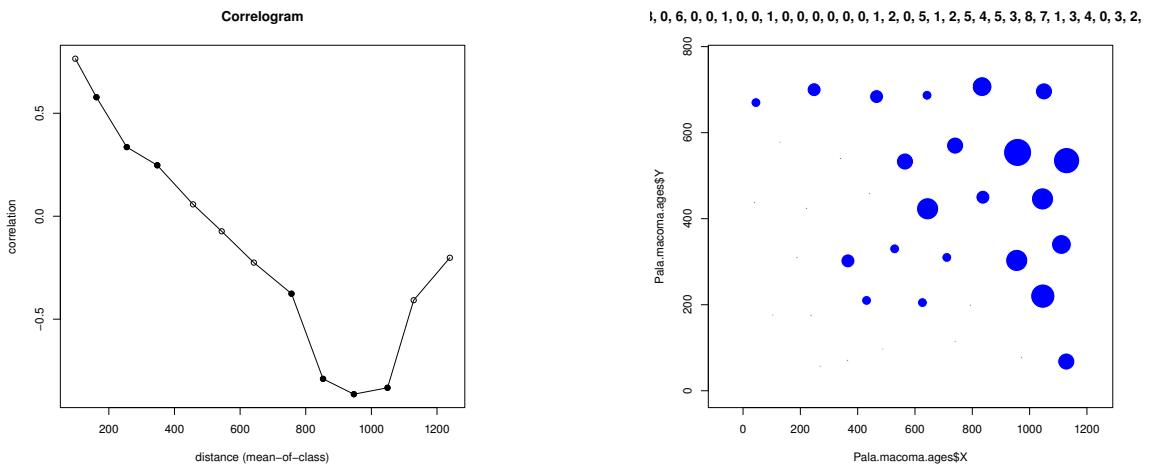
Моллюски возрастом 1+



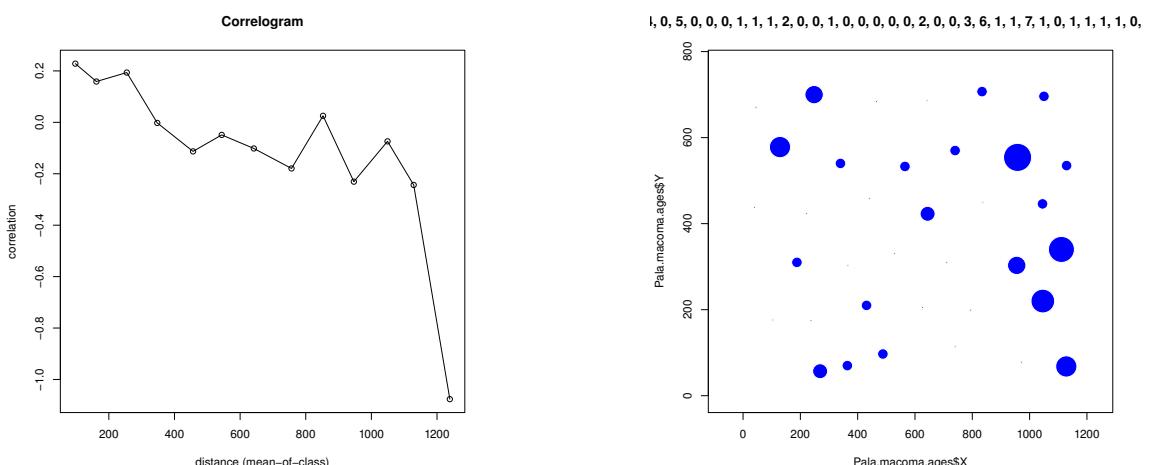
Моллюски возрастом 2+



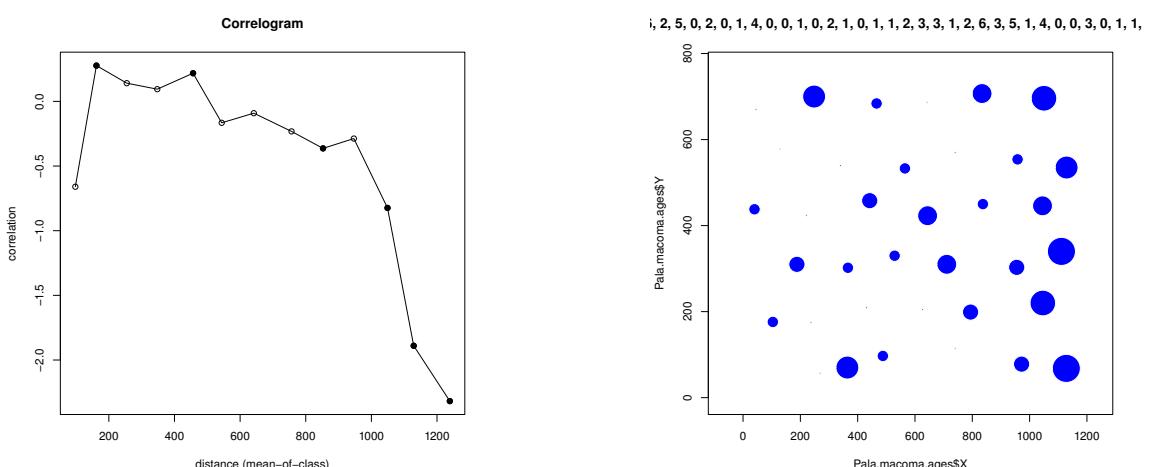
### Моллюски возрастом 3+



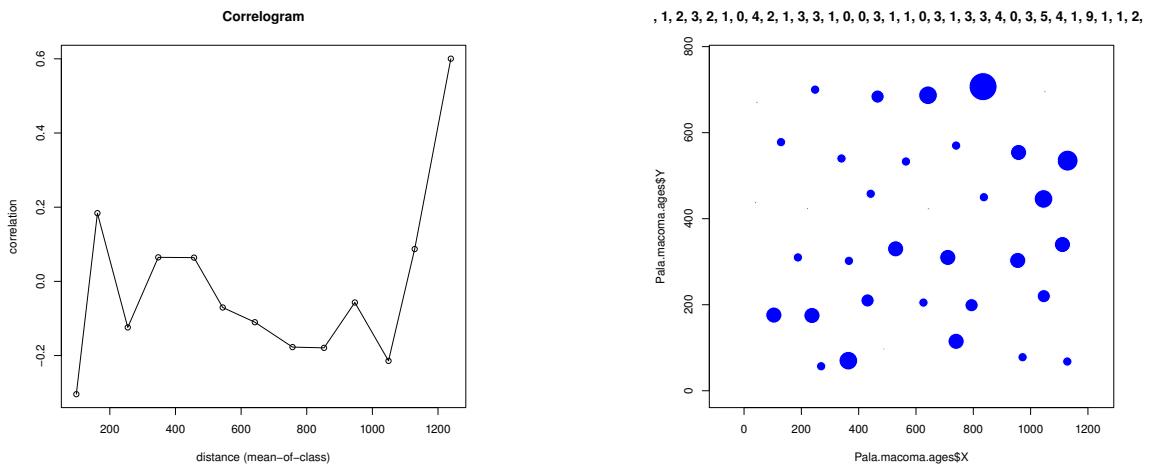
### Моллюски возрастом 4+



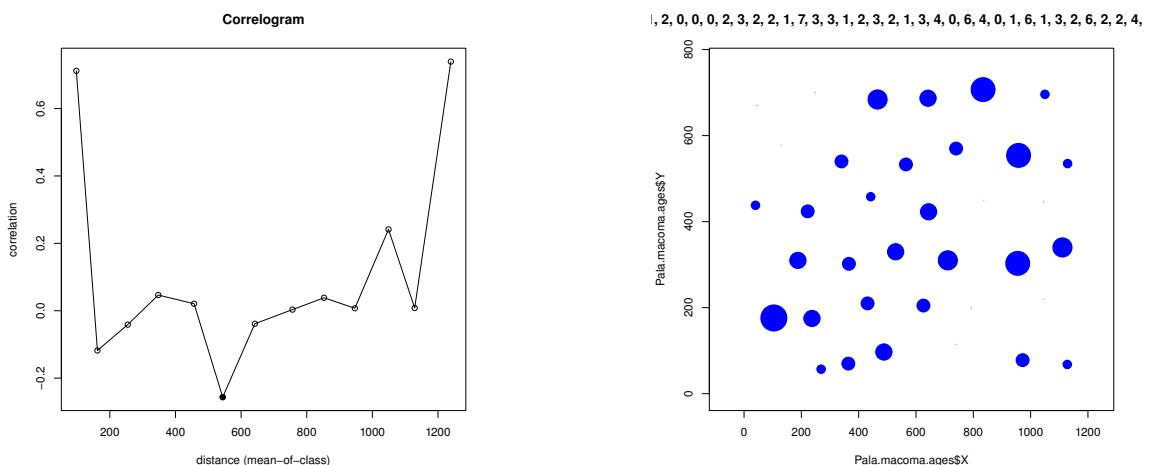
### Моллюски возрастом 5+



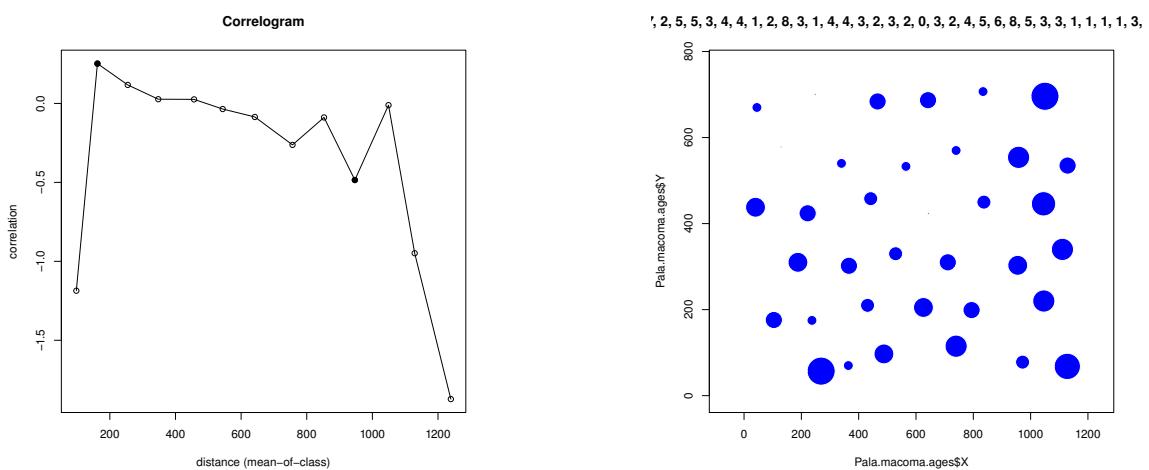
### Моллюски возрастом 6+



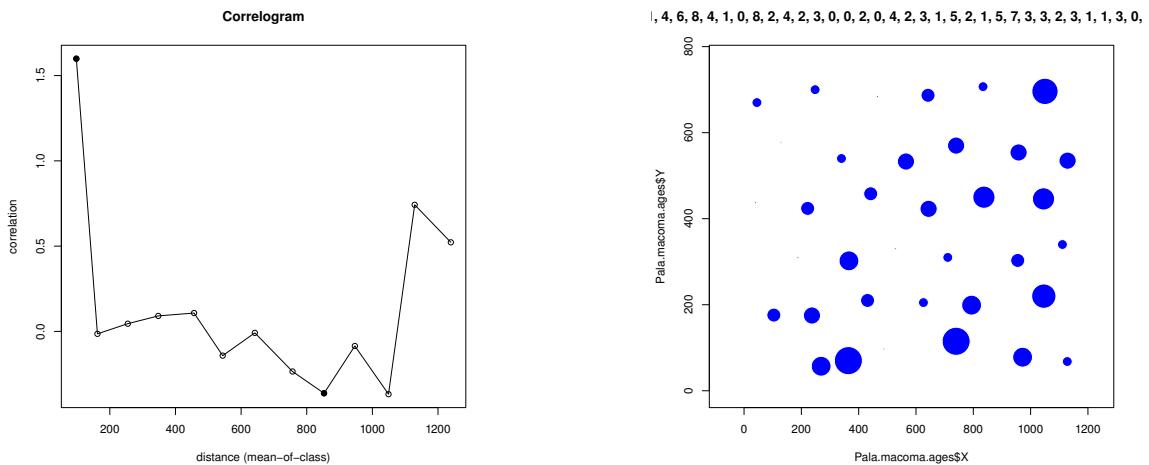
### Моллюски возрастом 7+



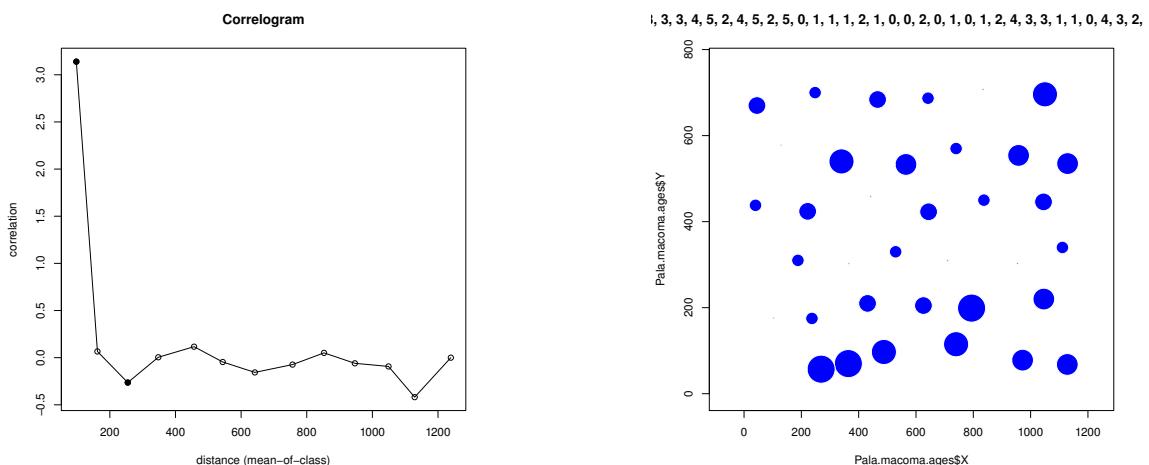
### Моллюски возрастом 8+



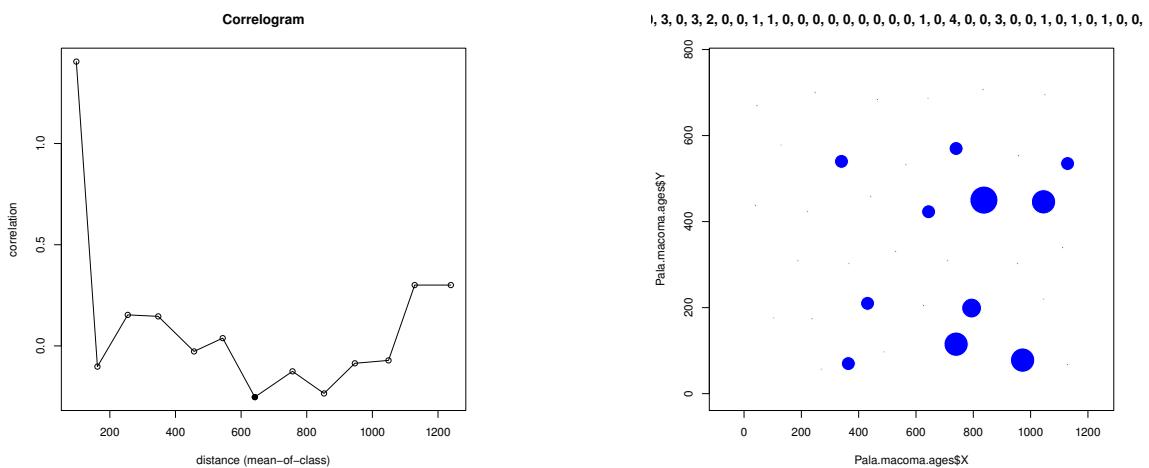
### Моллюски возрастом 9+



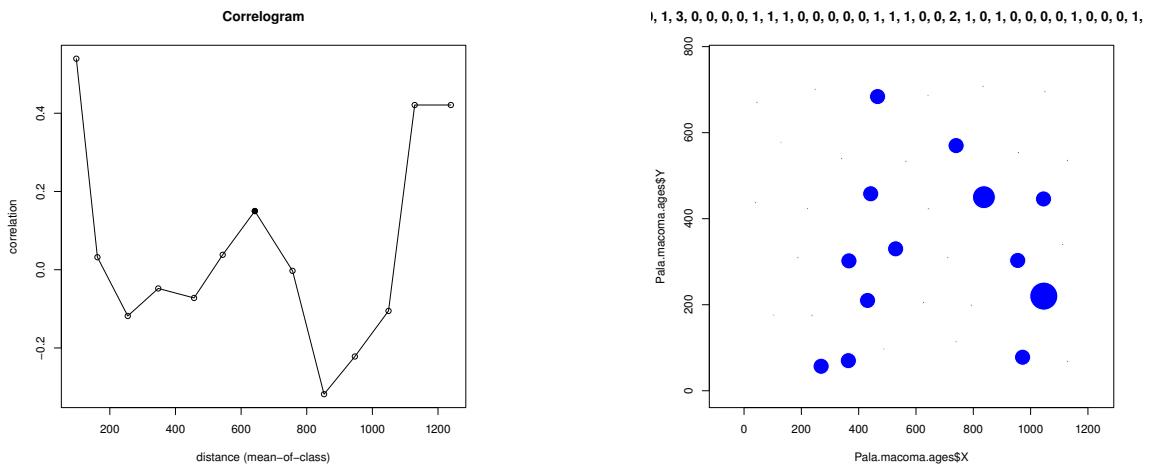
### Моллюски возрастом 10+



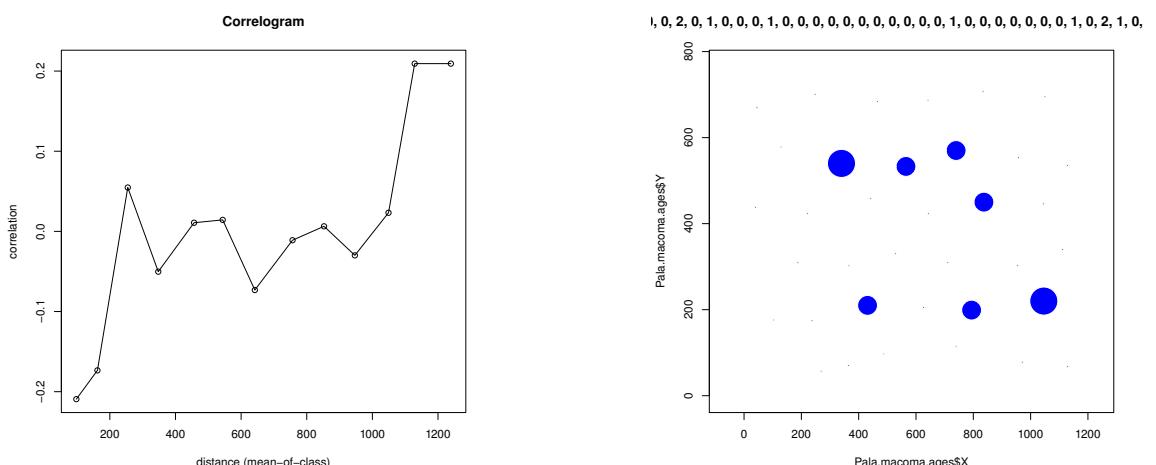
### Моллюски возрастом 11+



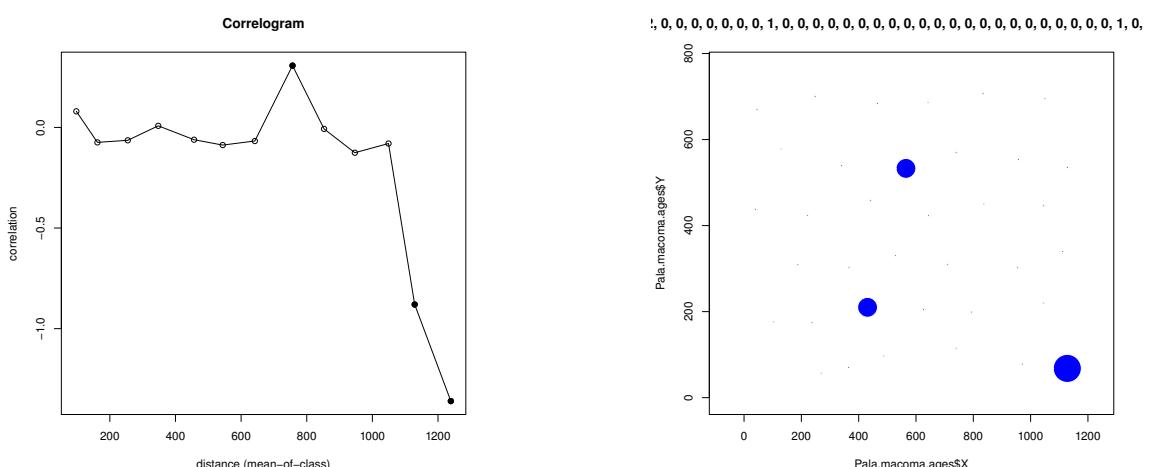
### Моллюски возрастом 12+



### Моллюски возрастом 13+



### Моллюски возрастом 14+



2218 **D Размерная структура *Macoma balthica* в исследованных**  
 2219 **поселениях Кандалакшского залива Белого моря**

2220 На всех графиках абсцисса — длина раковины, мм; ордината — численность особей,  
 2221 экз./м<sup>2</sup>. Указано средняя численность особей определенного размера ± ошибка средней.

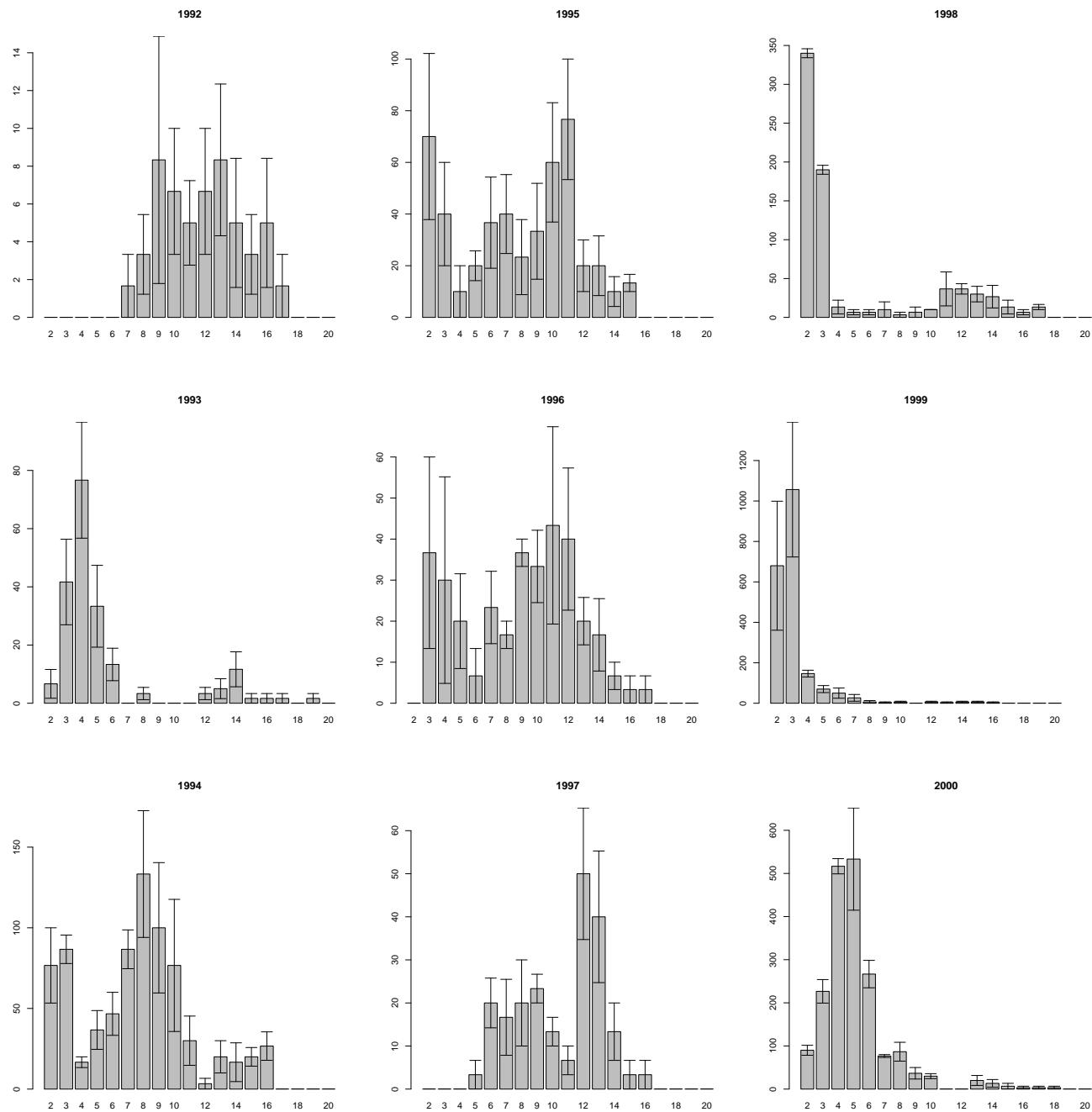


Рис. I. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Луовенъги

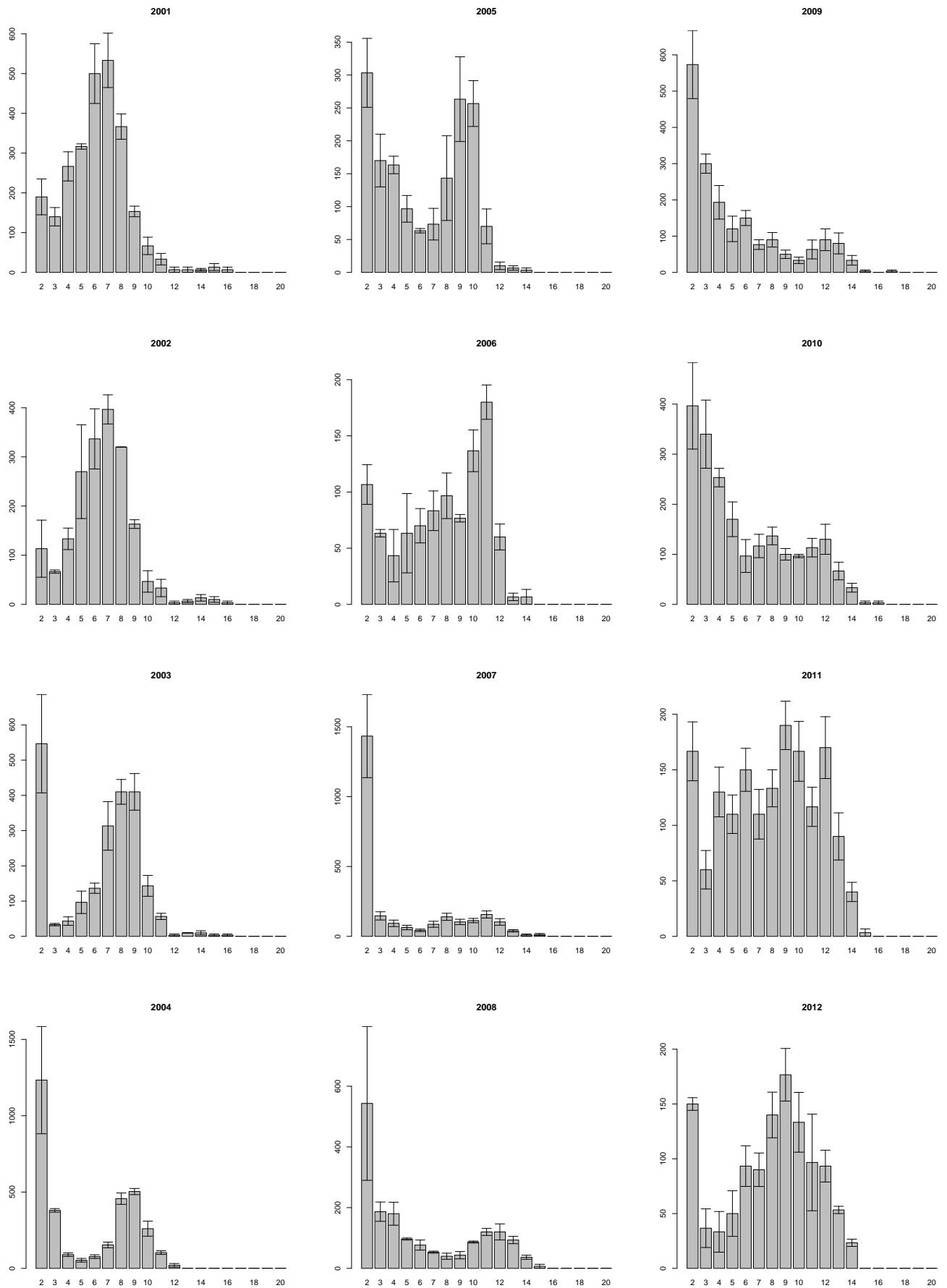


Рис. I (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Лувенъги

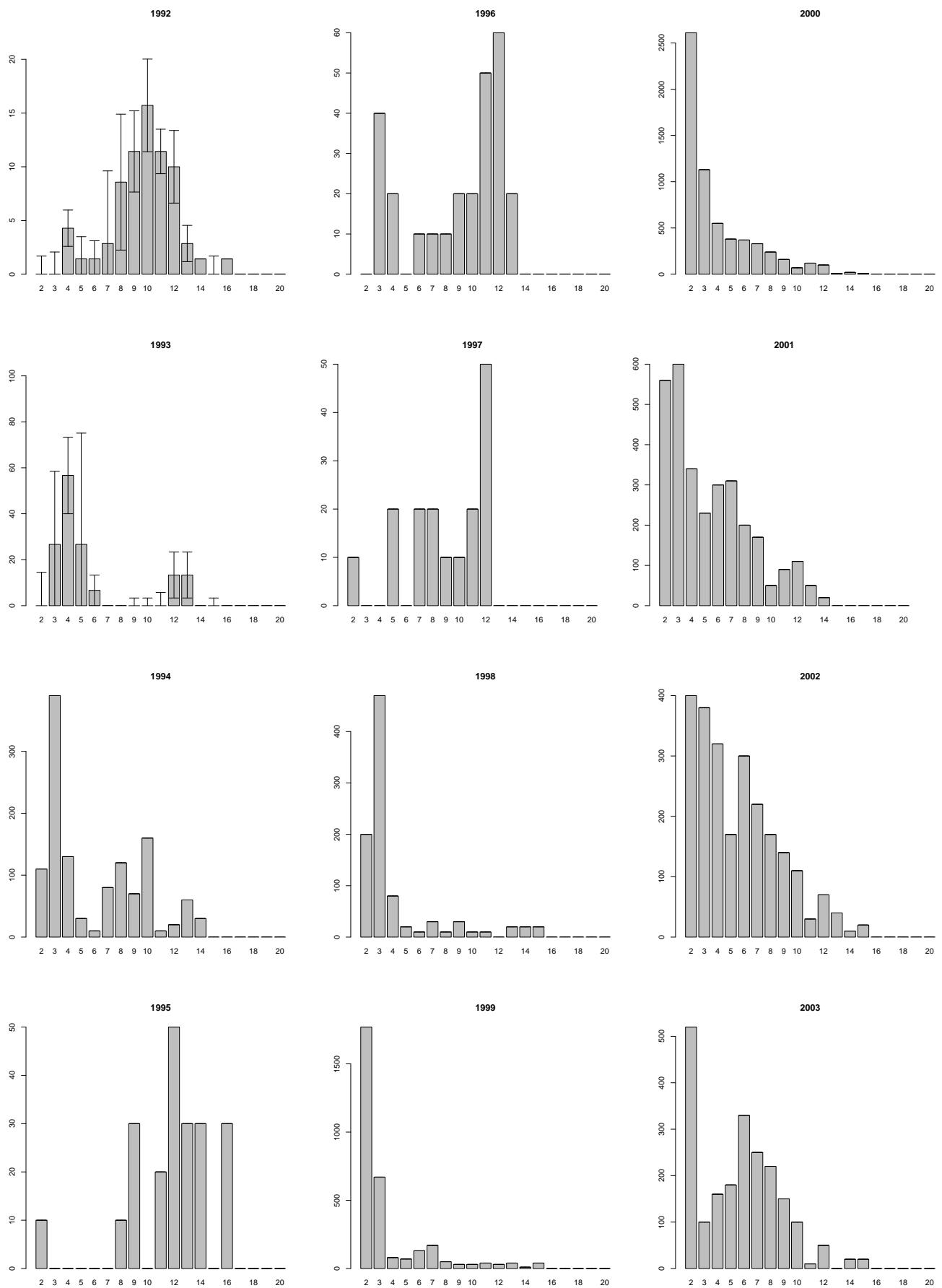


Рис. II. Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

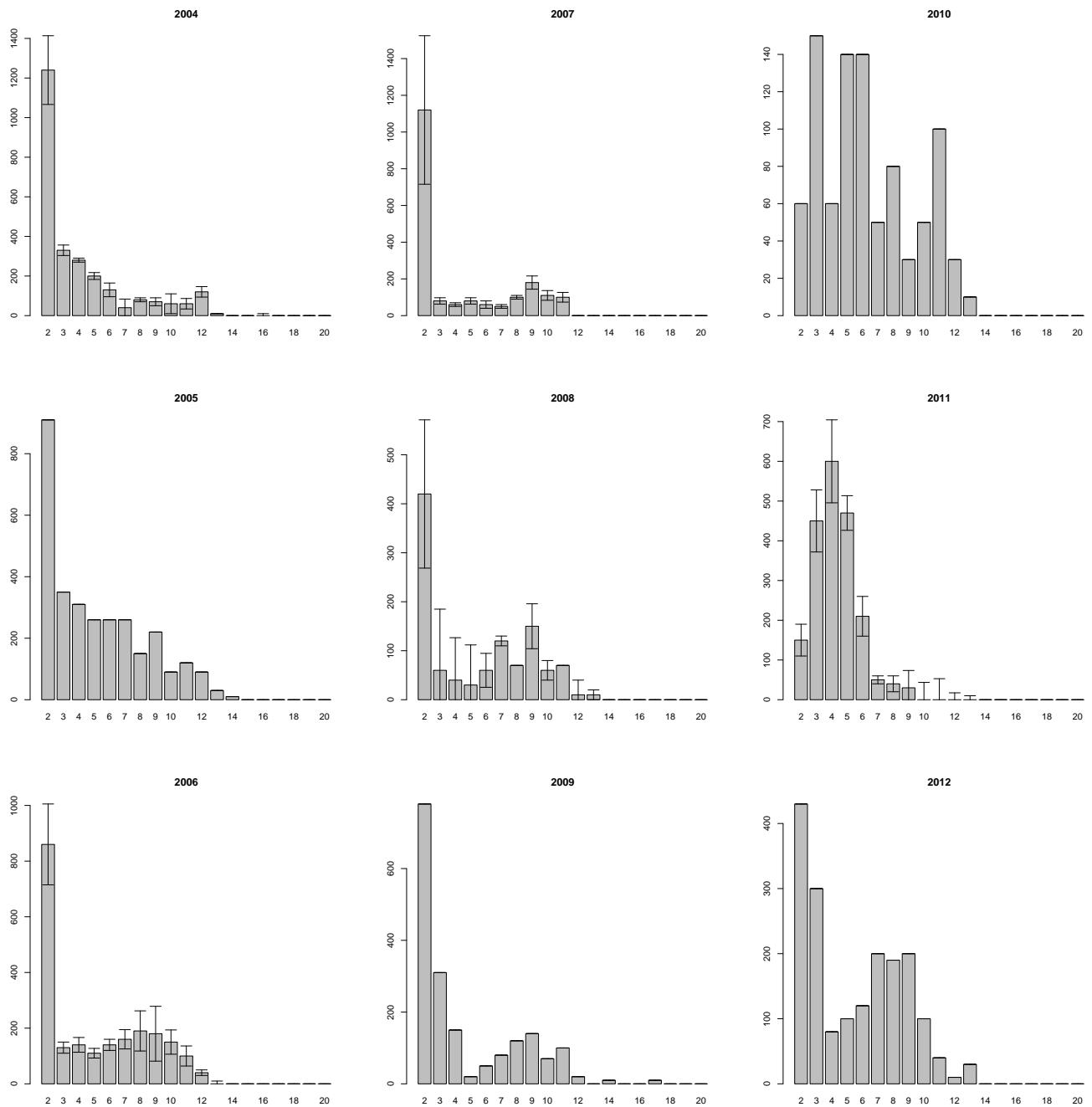


Рис. II (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

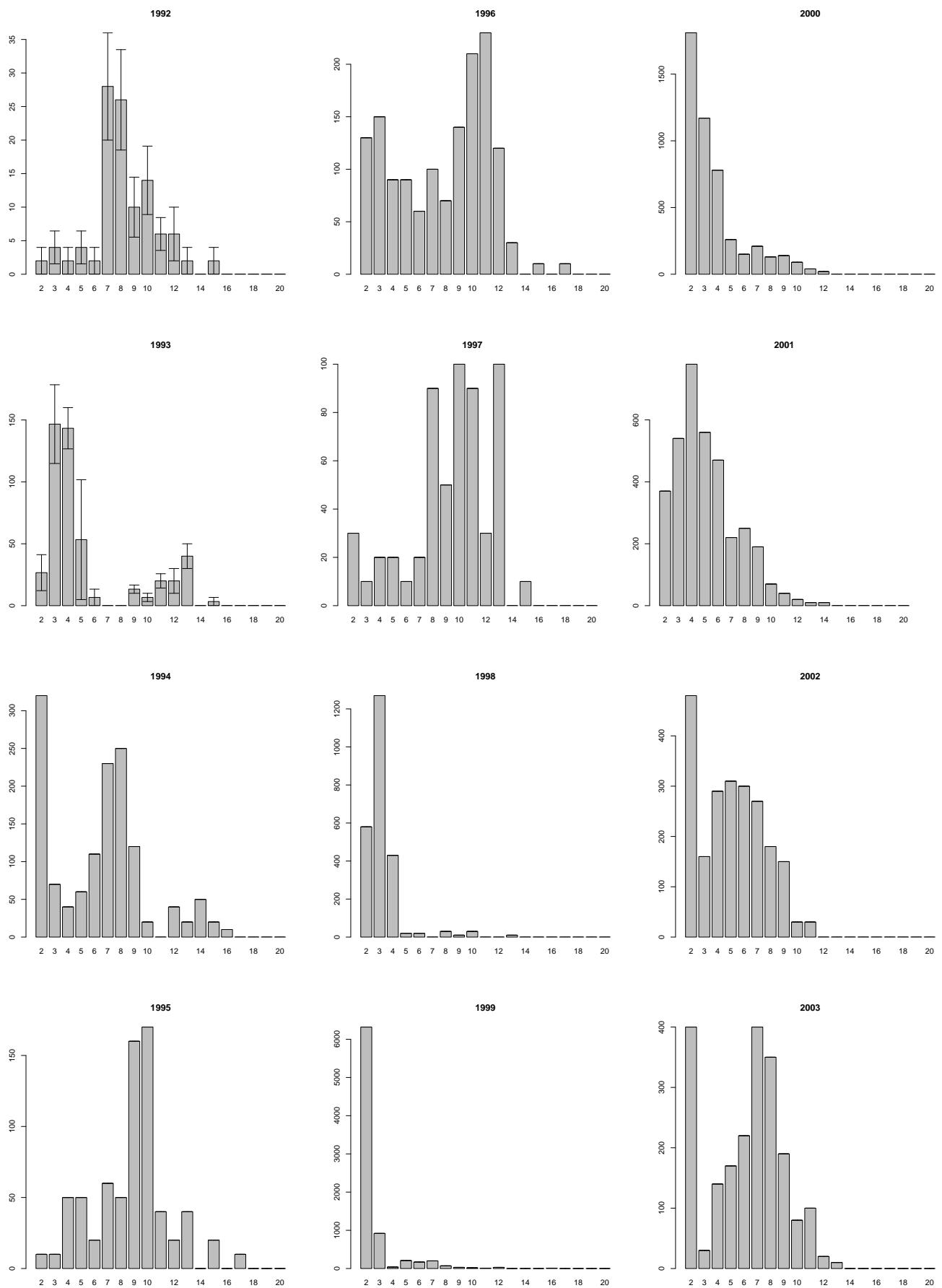


Рис. III. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

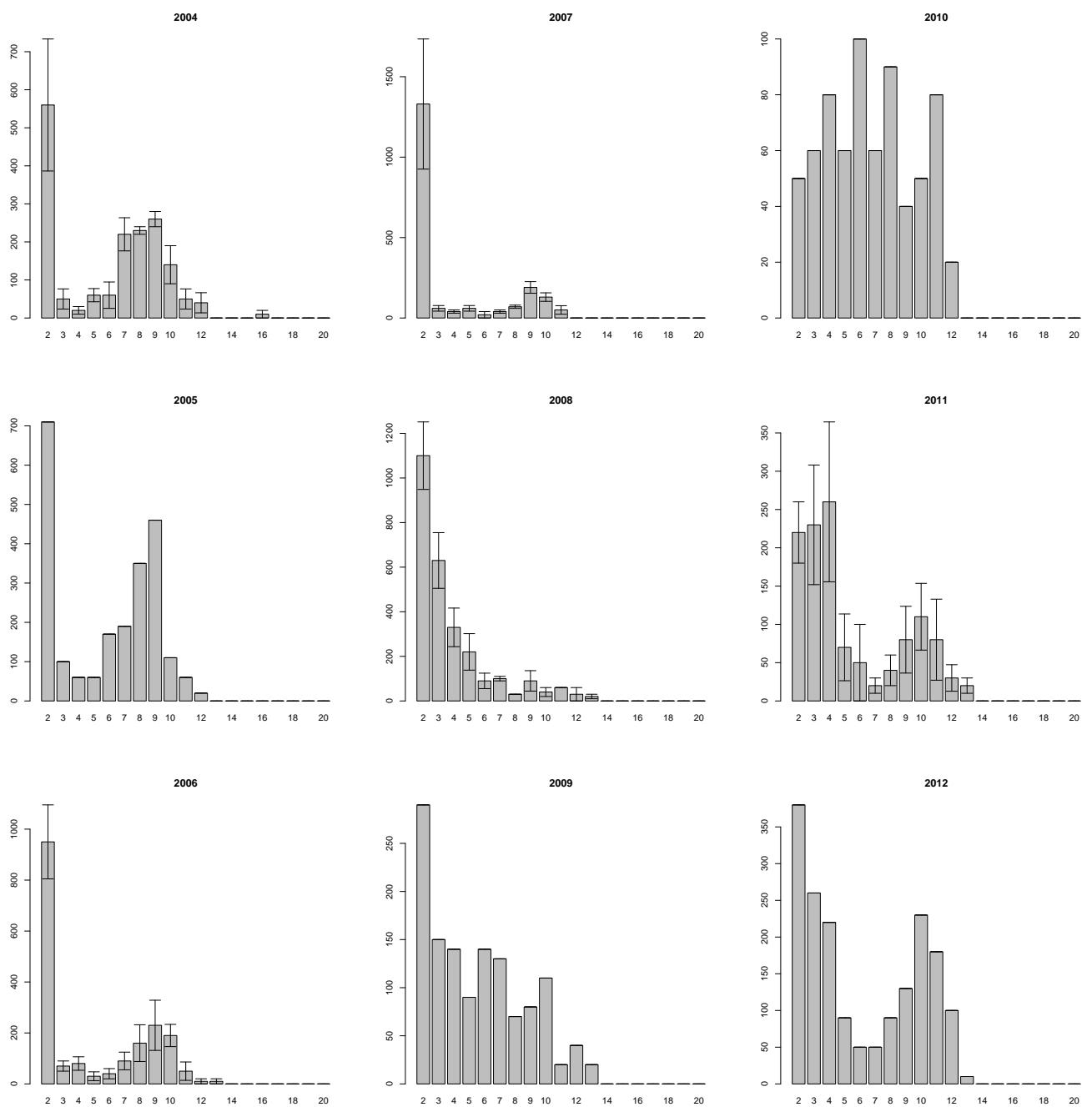


Рис. III (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

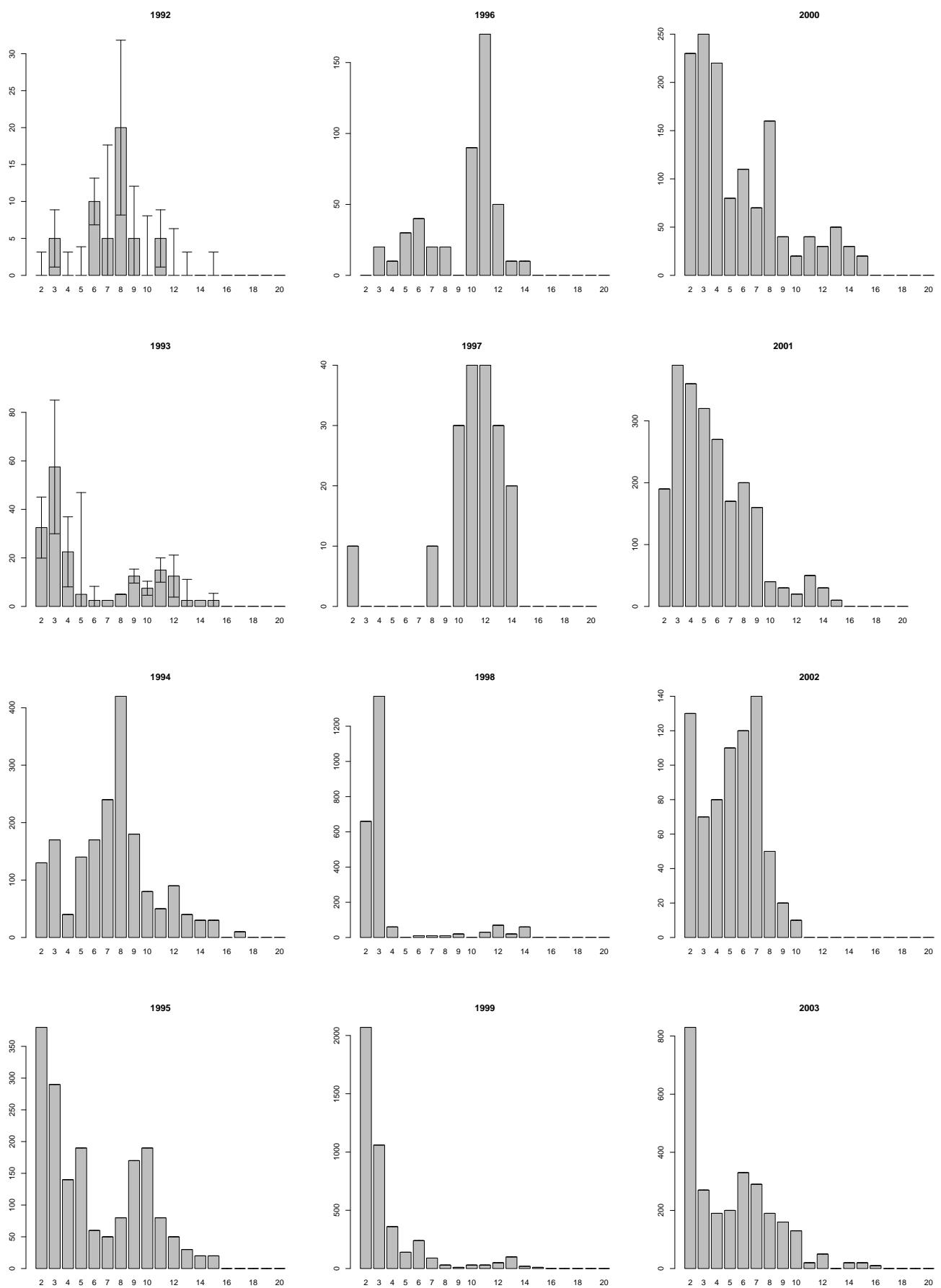


Рис. IV. Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

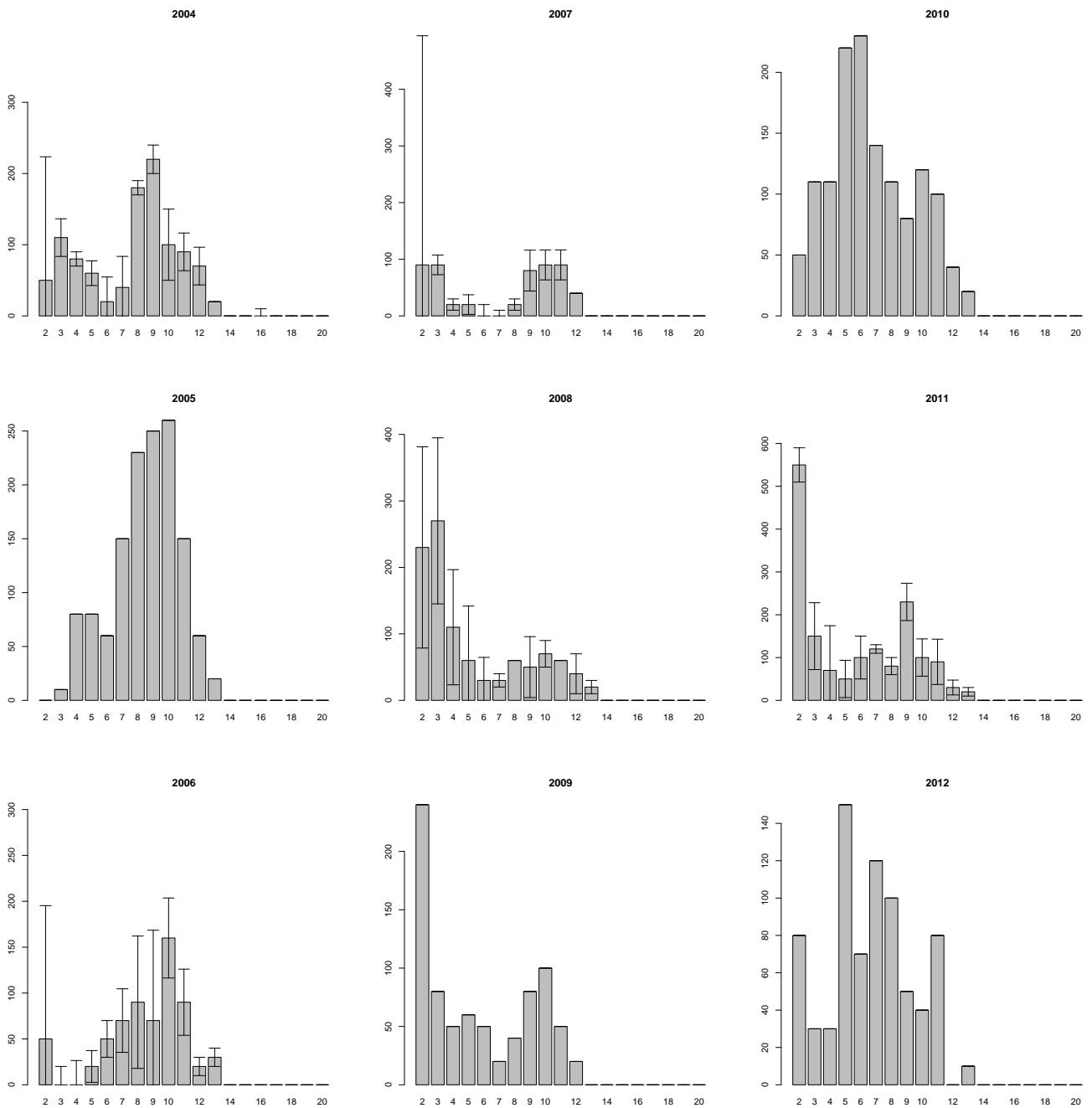


Рис. IV (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

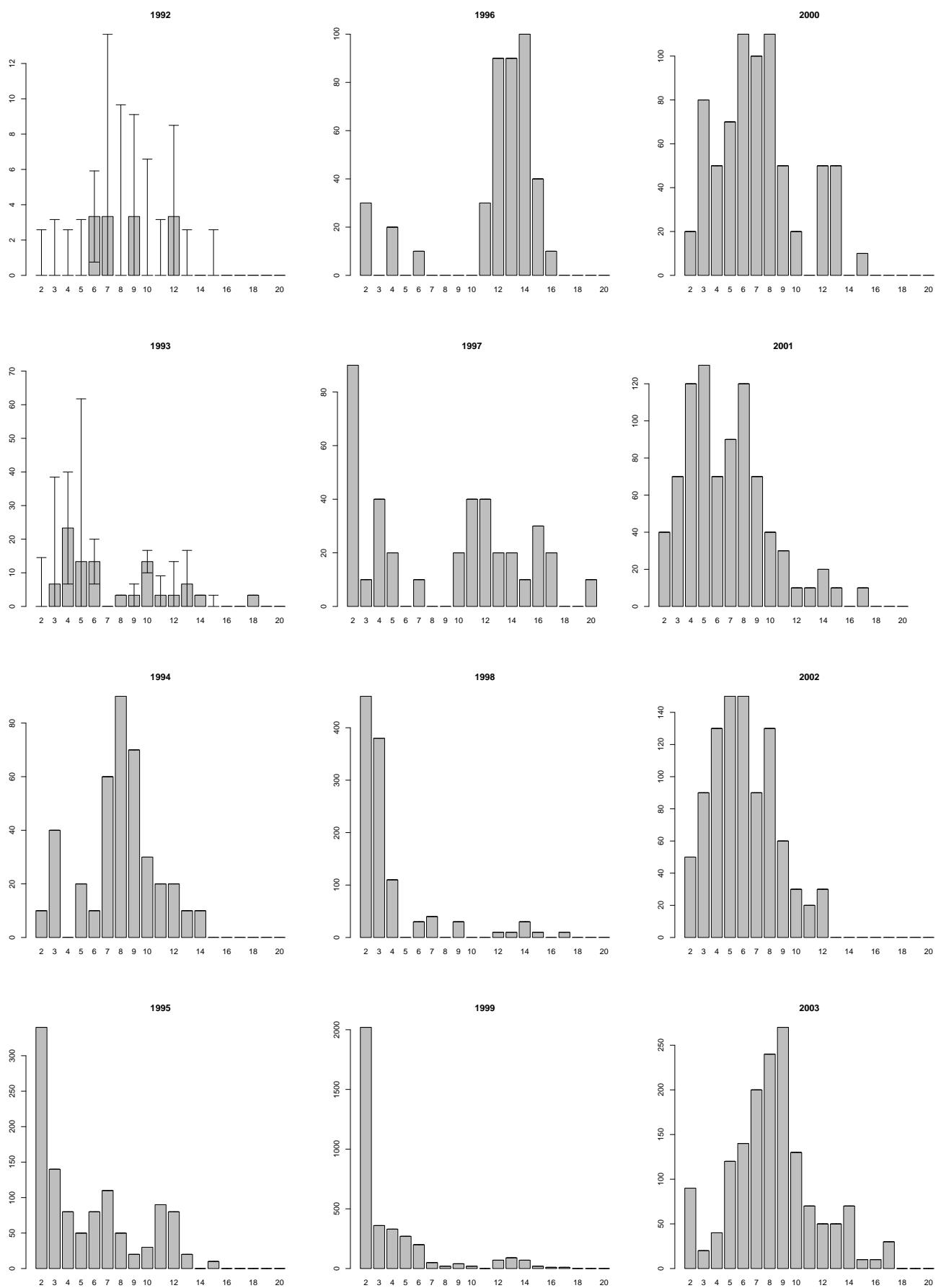


Рис. V. Размерная структура *Macoma balthica* в районе нуля глубин о. Горелого

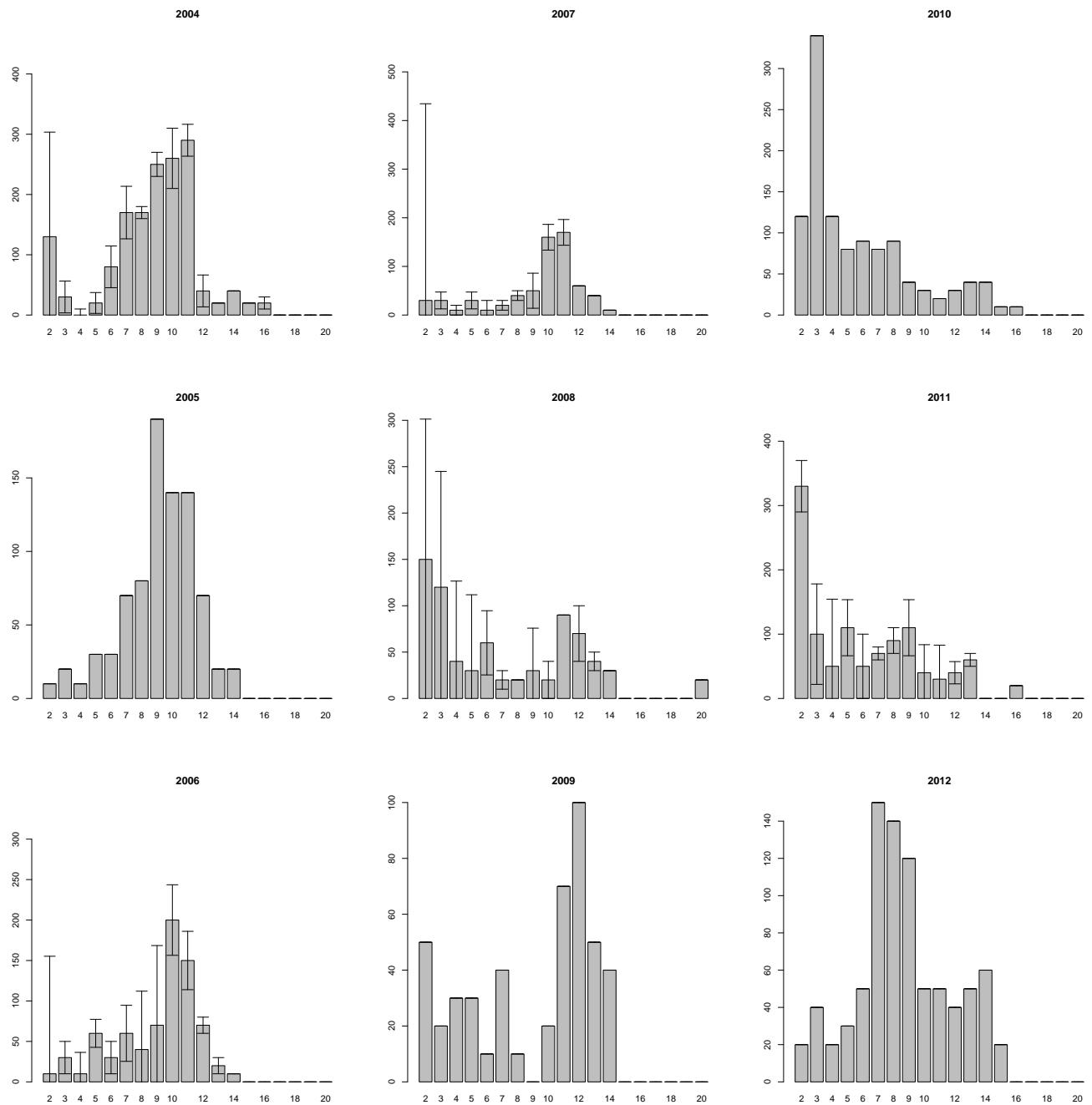


Рис. V (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин о. Горелого

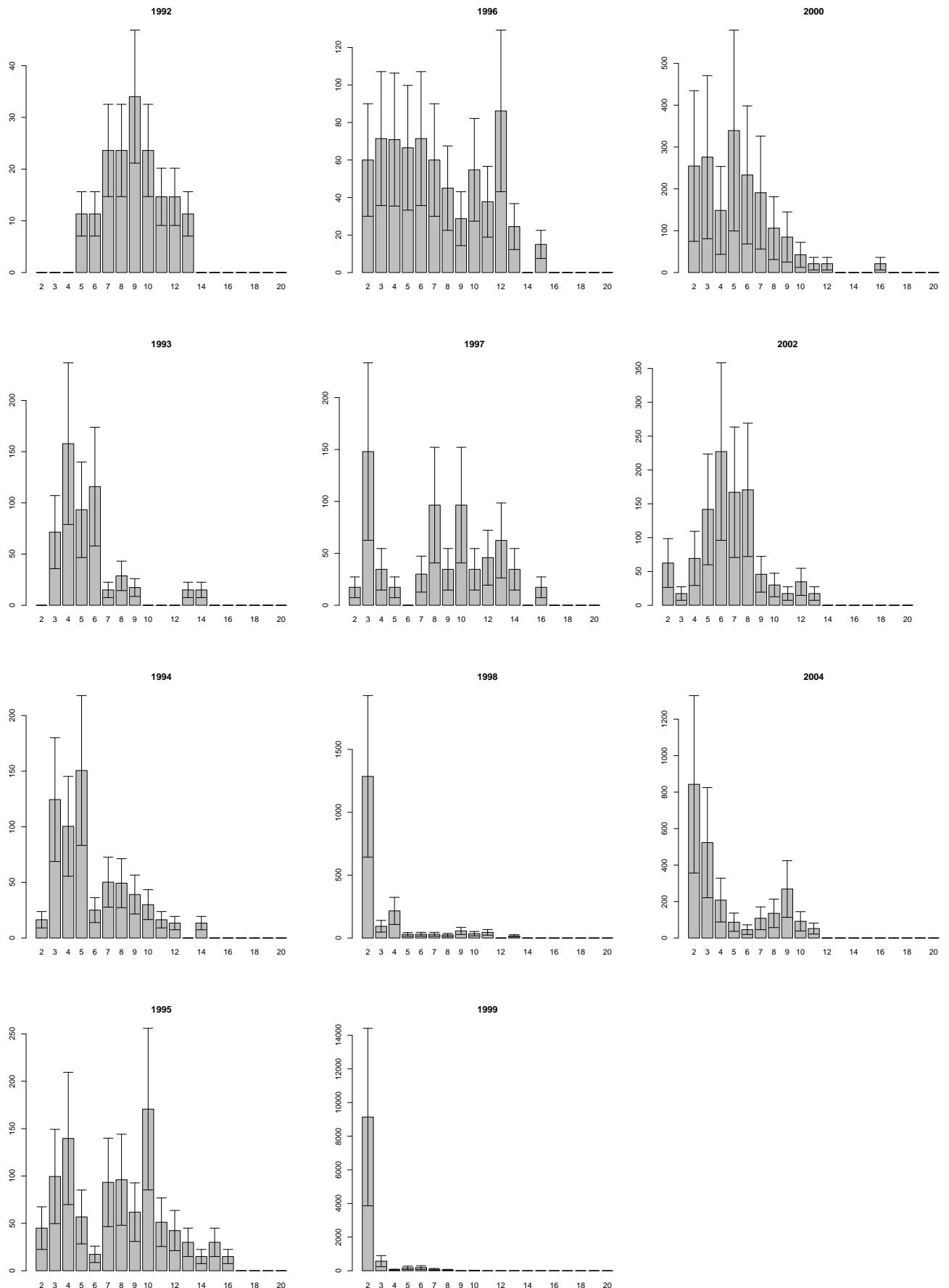


Рис. VI. Размерная структура *Macoma balthica* на верхнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувеньга

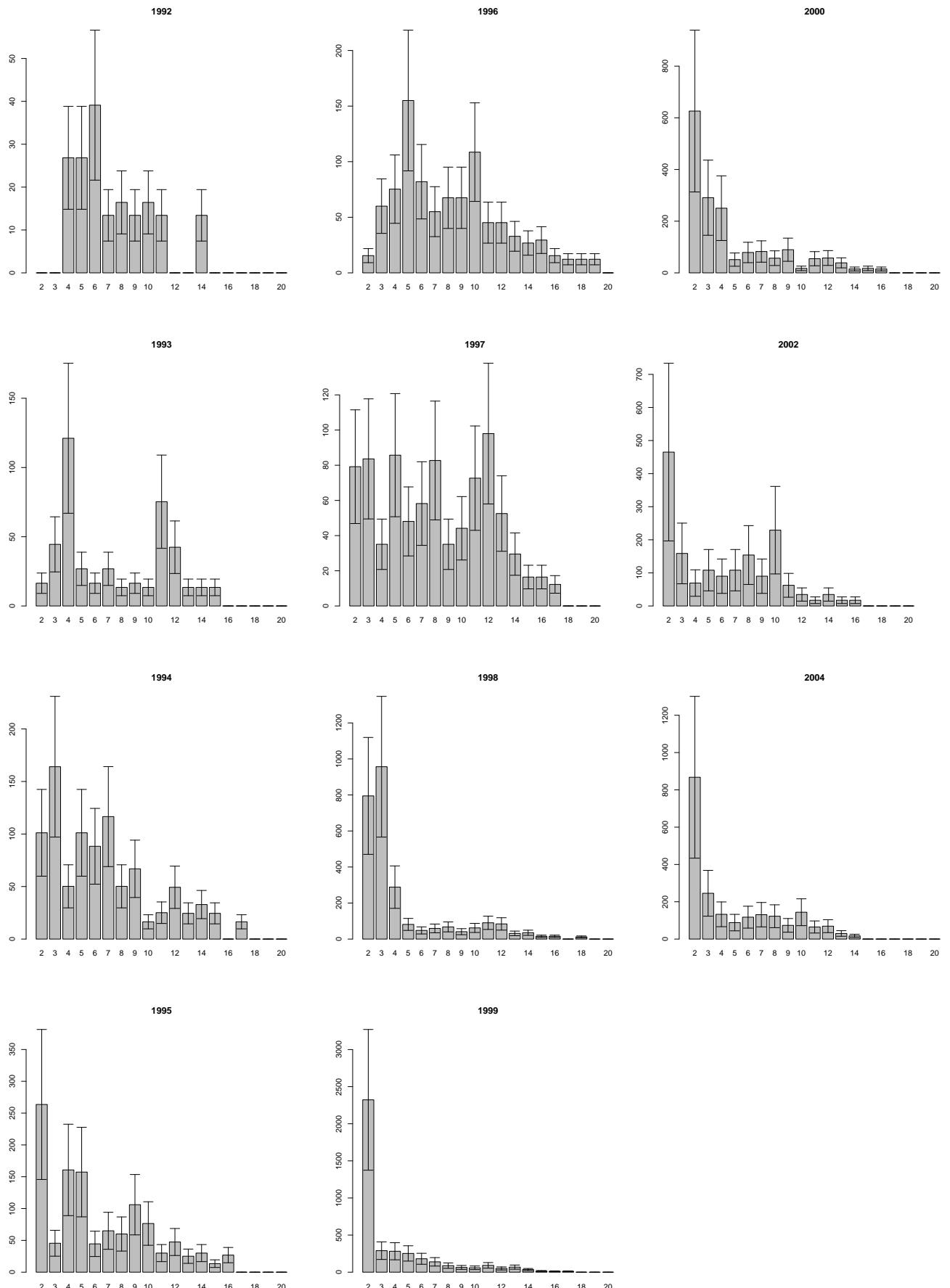


Рис. VII. Размерная структура *Macoma balthica* в поясе фукоидов материковой литорали в районе пос. Лувенъга

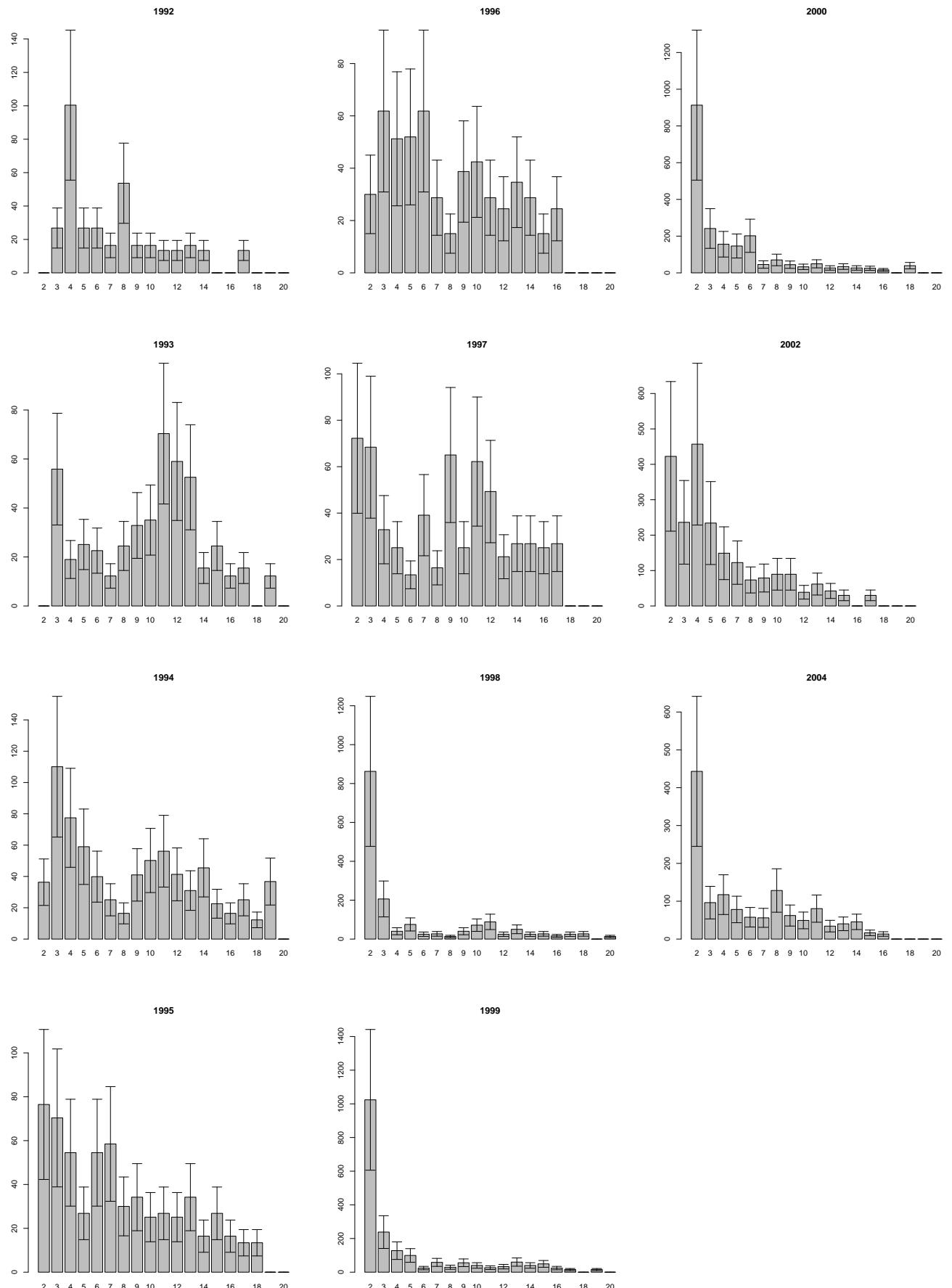


Рис. VIII. Размерная структура *Macoma balthica* в поясе взморника *Zostera marina* материковой лitorали в районе пос. Лувенъга

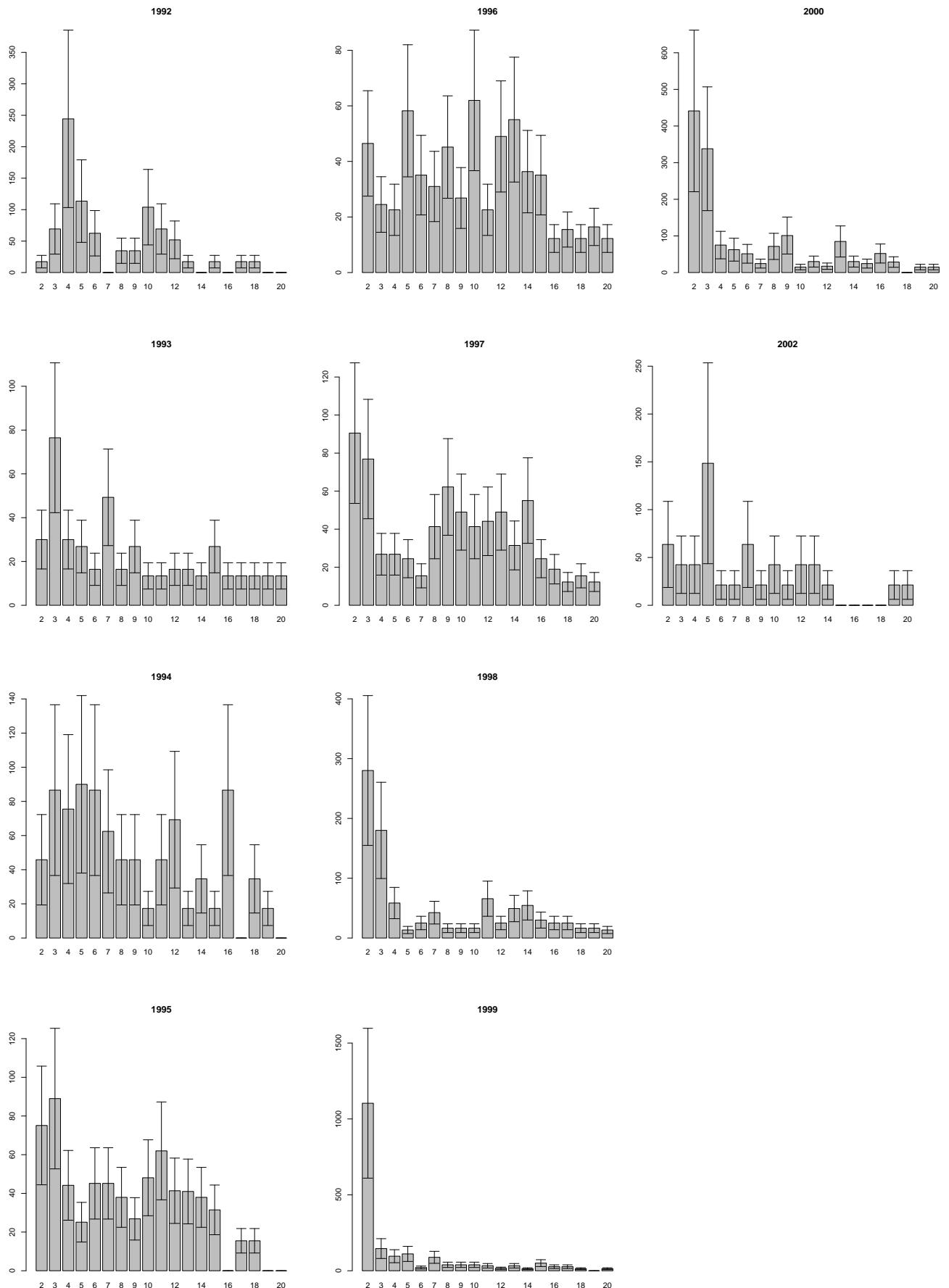


Рис. IX. Размерная структура *Macoma balthica* на нижнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувенъга

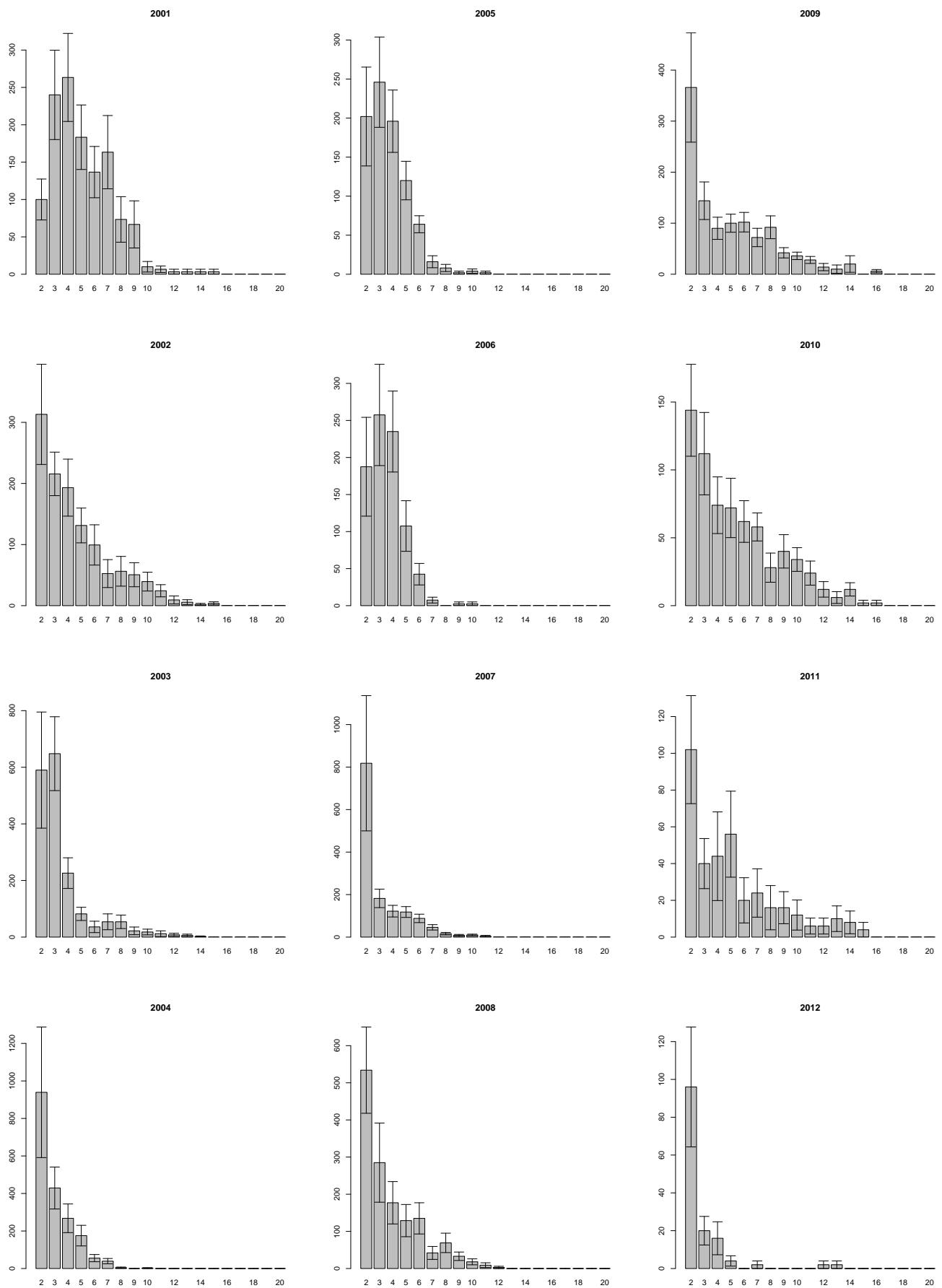


Рис. X. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин в Южной губе о. Ряшкова

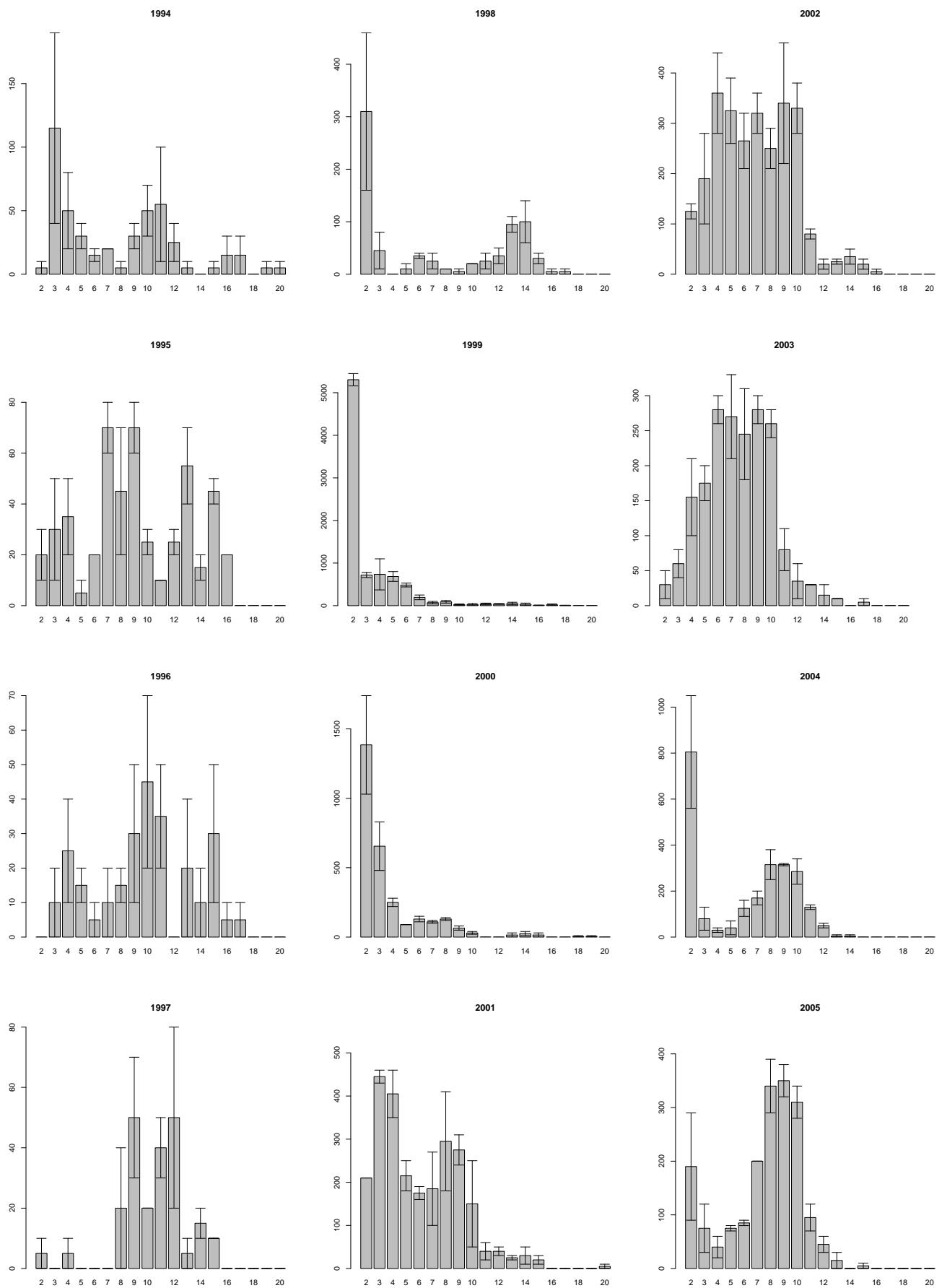


Рис. XI. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Ряшковой салмы

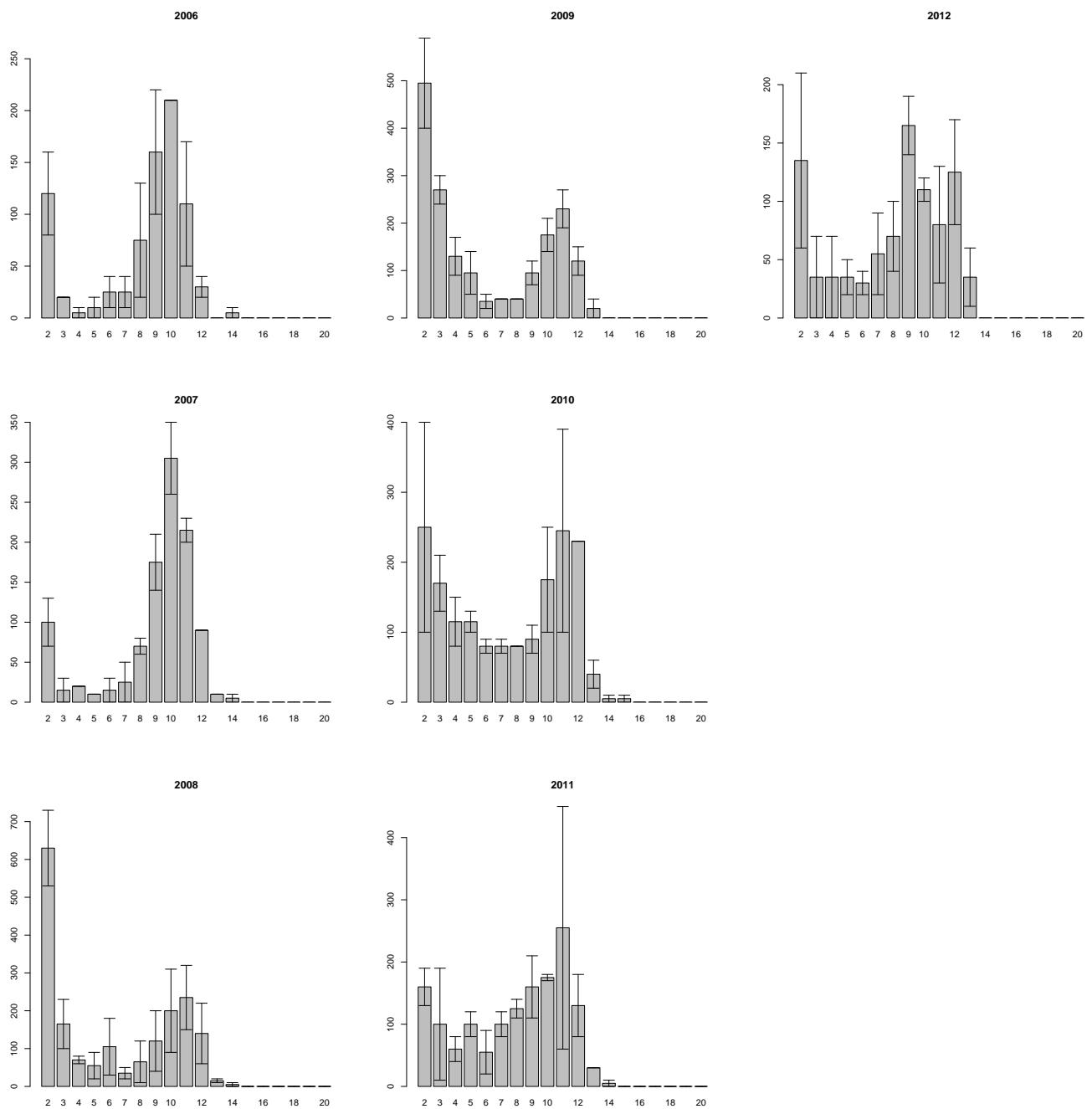


Рис. XI (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Ряшковой салмы

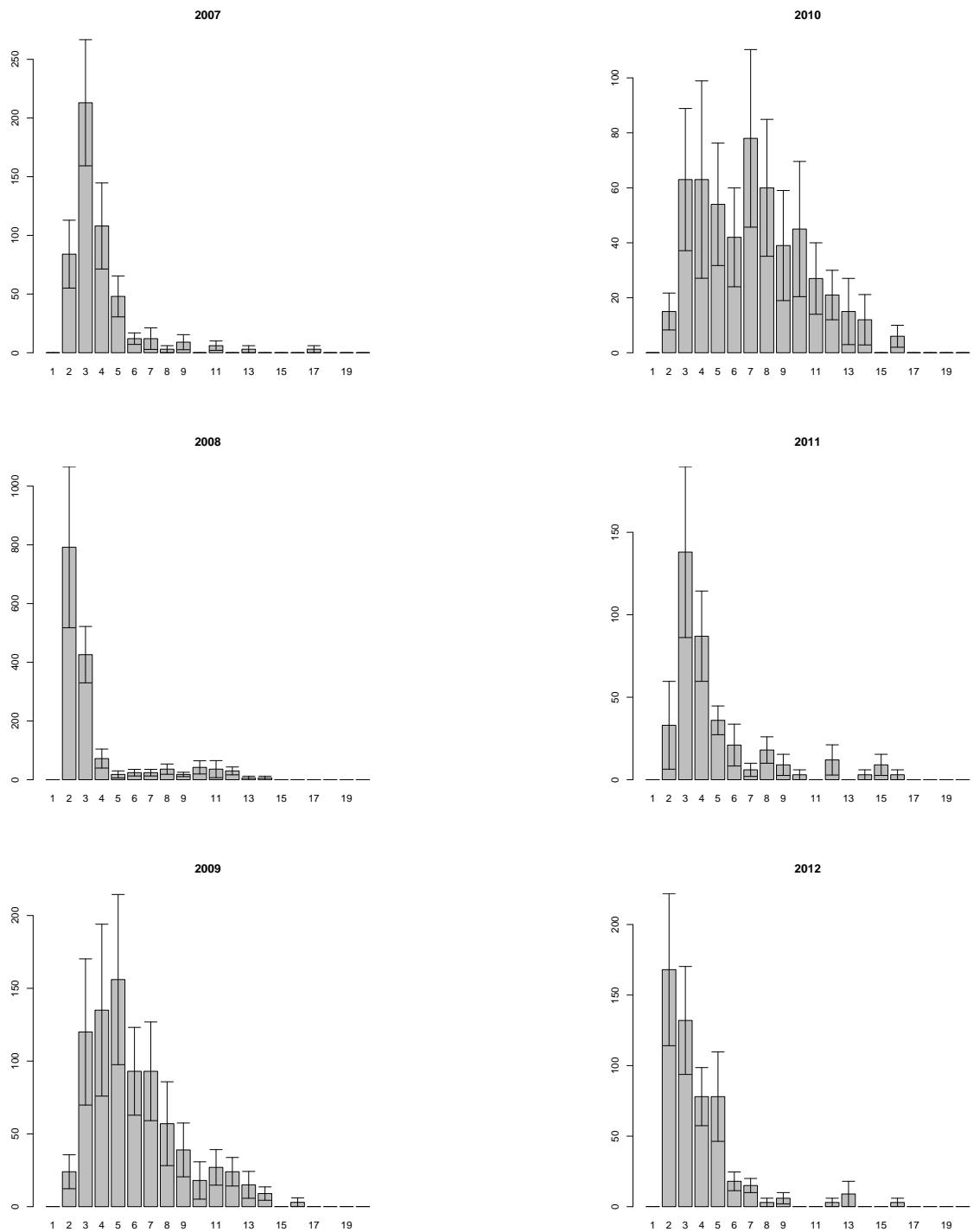


Рис. XII. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин литорали о.Ломнишний

2222 Е Размерная структура *Macoma balthica* в исследованных  
 2223 поселениях Баренцева моря

2224 На всех графиках абсцисса — длина раковины, мм; ордината — численность особей,  
 2225 экз./м<sup>2</sup>. Указано средняя численность особей определенного размера ± ошибка средней.

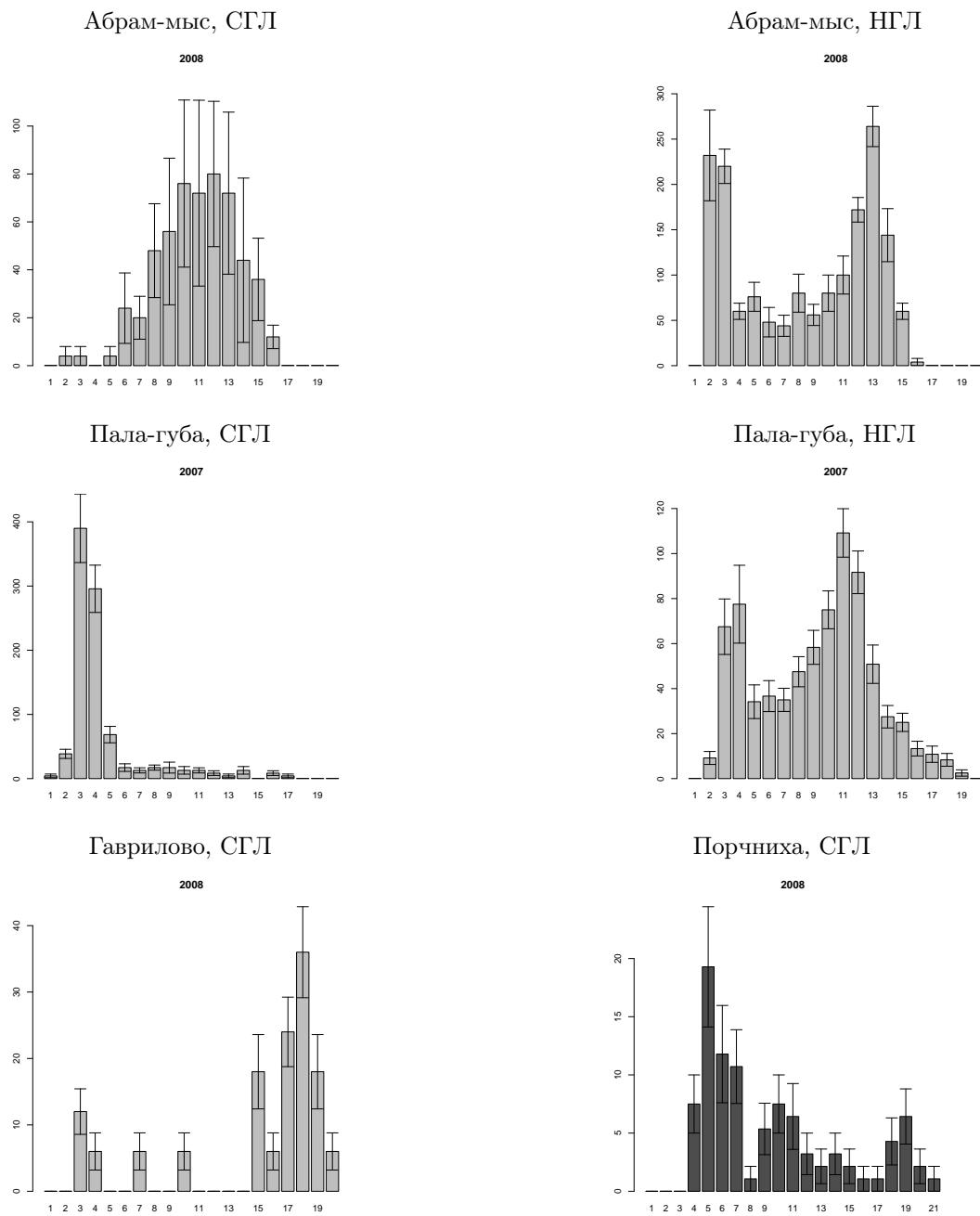
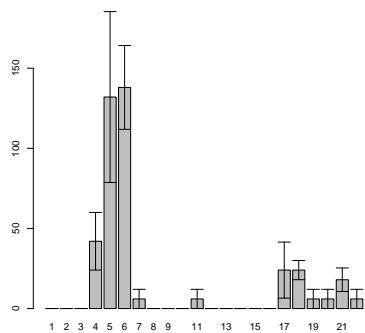


Рис. XIII. Размерная структура *Macoma balthica* в поселениях Мурманского побережья Баренцева моря

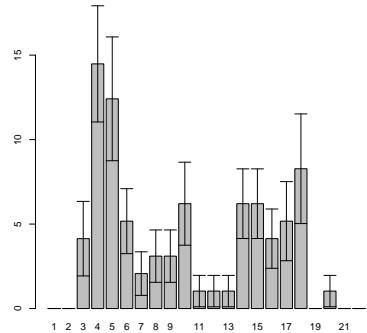
Ярнышная, ВГЛ

2008



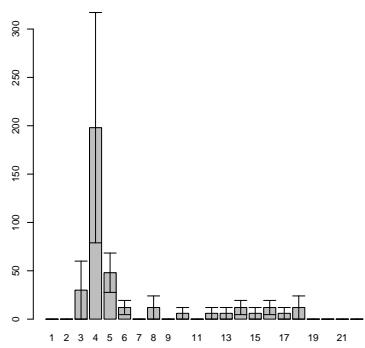
Ярнышная, СГЛ

2007



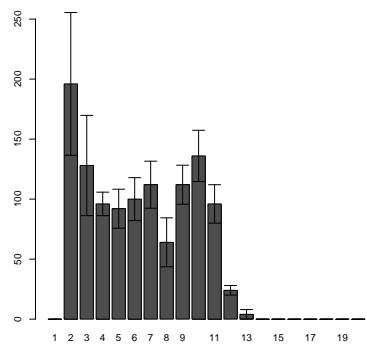
Ярнышная, НГЛ

2008



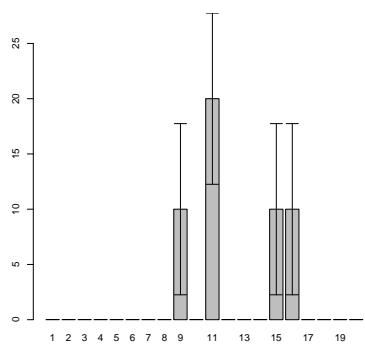
Ивановская, ВСЛ

2008



Шельпино, ВГЛ

2008



Шельпино, СГЛ

2008

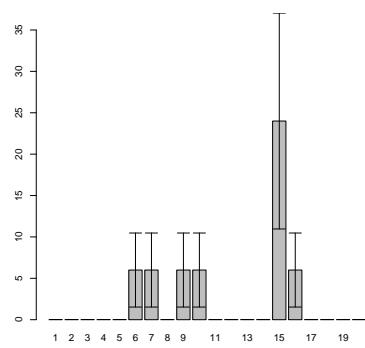


Рис. XIII (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в поселениях Мурманского побережья Баренцева моря

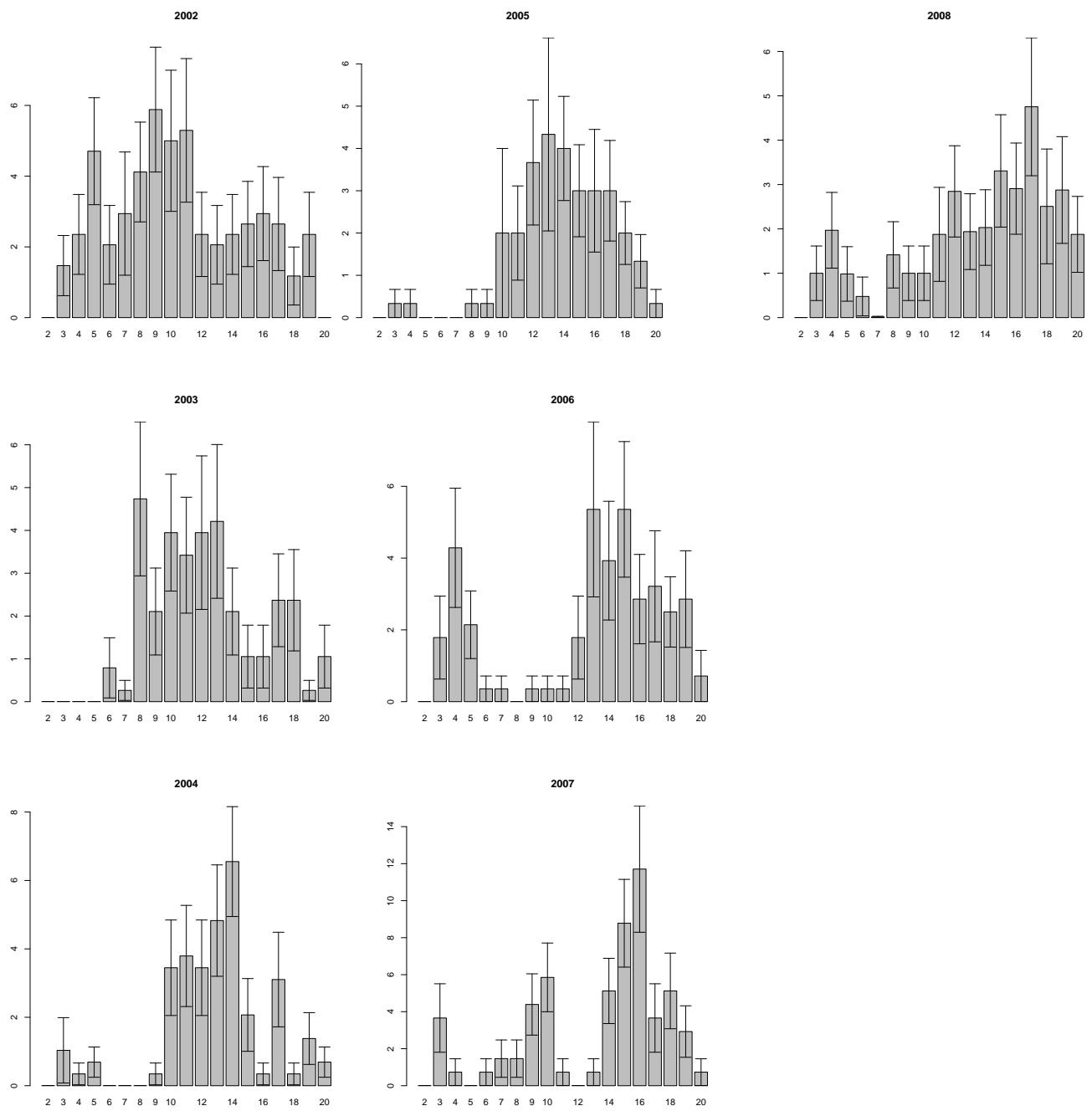


Рис. XIV. Размерная структура *Macoma balthica* на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкая

2226 F Ростовые характеристики *Macoma balthica* на Мурман-

2227 ском побережье Баренцева моря

2228 В таблицах данного приложения приведены средние длины колец остановки роста у

2229 моллюсков разных возрастов.

2230 Обозначения во таблицах:

- 2231  $N$  — количество особей данного возраста, экз.;
- 2232  $L_{min}$  — минимальная длина особей данного возраста, мм;
- 2233  $L_{max}$  — максимальная длина особей данного возраста, мм;
- 2234  $L_{aver}$  — средняя длина моллюсков данного возраста, мм;
- 2235  $m_L$  — ошибка средней,
- 2236 1к – 13к — длина колец остановки роста;
- 2237  $L_{kaver}$  — средняя длина данного кольца остановки роста, мм;
- 2238  $m_{L_k}$  — ошибка средней;
- 2239  $L_{kmin}$  — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм;
- 2240  $L_{kmax}$  — максимальная длина данного кольца остановки роста.

2241

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	0,1	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 лitorали 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 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	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>k</sub>aver</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>k</sub>min</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>k</sub>max</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		

<sup>2242</sup> 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		Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991
Сухая Салма (о. Кереть)	Белое	66,31	33,65	992	1165	1096	6,2	authors data

продолжение таблицы XIX на следующей странице

продолжение таблицы XIX								
участок	акватория	широта	долгота	$N_{min}$	$N_{max}$	$N_{mean}$	$B_{mean}$	источник
Сухая Салма (о. Кереть)	Белое	66,31	33,65	22	1114	410		там же
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 Ряшкова 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 Порчиха	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

продолжение таблицы XIX на следующей странице

продолжение таблицы XIX

участок	акватория	широта	долгота	$N_{min}$	$N_{max}$	$N_{mean}$	$B_{mean}$	источник
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
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

<sup>2244</sup> Н Ростовые характеристики *Macoma balthica* в европейской части ареала

<sup>2245</sup>

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

место	море	широта	$L_\infty$	$k$	$\omega$	источник
Gironde Estuary	Бискайский залив	45,55	17,15	0,4354	7,47	Bachelet, 1980
Gironde Estuary	Бискайский залив	45,55	15,95	0,3644	5,81	ibid.
Gironde Estuary	Бискайский залив	45,55	15,92	0,3769	6,00	ibid.
Lynher estuary	Ла-Манш	50,38	14,33	0,5109	7,32	Warwick, Price, 1975
Wash	Северное море	52,85	18,03	0,3447	6,22	Reading, 1979
Der Helder	Ваттово море	53	25,56	0,3382	8,65	Lammens, 1967
Clwyd	Ирландское море	53,3	42,37	0,1272	5,39	Parsons, Thomas, 1979
Гданьский залив	Балтийское море	54,5	21,80	0,2852	6,22	Wenne, Klusek, 1985
Гданьский залив	Балтийское море	54,5	28,69	0,1895	5,44	ibid.
Гданьский залив	Балтийское море	54,5	27,45	0,2049	5,63	ibid.
List, Sylt, Norderney	Северное море	54,5	25,66	0,2634	6,76	Vogel, 1959
Калининградский залив	Балтийское море	54,61	23,99	0,1293	3,10	Gusev, Jurgens- Markina, 2012
Калининградский залив	Балтийское море	54,61	20,61	0,1813	3,74	ibid.
Budle Bay	Северное море	55,62	27,18	0,2815	7,65	Brady, 1943
Ythan estuary	Северное море	57,3	15,62	0,4372	6,83	Chambers, Milne, 1975
Tvaren Bay	Балтийское море	59	32,92	0,0520	1,71	Bergh, 1974
Tvarminne	Балтийское море	60	64,38	0,0446	2,87	S. Segerstråle, 1960
Tvarminne	Балтийское море	60	9,72	0,8819	8,57	Vogel, 1959

продолжение таблицы XX на следующей странице

продолжение таблицы XX						
место	море	широта	$L_{infty}$	$k$	$\omega$	источник
б. Клоощиха	Белое море	66,31	45,24	0,0490	2,22	Н. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1992
б. Клоощиха	Белое море	66,31	475,00	0,0058	2,77	там же
Сухая салма	Белое море	66,31	22,22	0,1369	3,04	там же
Сухая салма	Белое море	66,31	351,00	0,0062	2,18	там же
Ермолинская губа	Белое море	66,55	18,61	0,0556	1,03	Семенова, 1970
ББС МГУ	Белое море	66,55	22,57	0,0424	0,96	там же
Пеккелинская губа	Белое море	66,59	22,20	0,0473	1,05	там же
Абрам-мыс	Баренцево море	68,98	30,17	0,0468	1,41	наши данные
Порчниха	Баренцево море	69,08	33,03	0,0970	3,21	наши данные
Ярнышная	Баренцево море	69,09	193,00	0,0061	1,17	наши данные
Ярнышная	Баренцево море	69,09	49,50	0,0520	2,57	наши данные
Шельпино	Баренцево море	69,1	26,55	0,0619	1,64	наши данные
Дальне-Зеленецкая	Баренцево море	69,11	352,89	0,0044	1,55	наши данные
Дальне-Зеленецкая	Баренцево море	69,11	20,09	0,1284	2,58	наши данные
Гаврилово	Баренцево море	69,17	75,80	0,0223	1,69	наши данные
Гаврилово	Баренцево море	69,17	55,27	0,0252	1,39	наши данные

<sup>2247</sup> I Источники данных о росте *Macoma balthica* в европейской части ареала

<sup>2248</sup>

код	участок	акватория	источник
Балт1	IPB	Балтийское море	Wenne, Klusek, 1985
Балт2	GN	Балтийское море	ibid.
Балт3	H75	Балтийское море	ibid.
Балт4	Tvaren Bay	Балтийское море	Bergh, 1974
Балт6	Finland Gulf 6m	Балтийское море	S. Segerstråle, 1960
Балт9	Tvarminne area	Балтийское море	Vogel, 1959
Бар1	Абрам-мыс СГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар2	Абрам-мыс НГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар3	Дальнезеленецкая ВГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар4	Дальнезеленецкая СГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар5	Гаврилово СГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар6	Гаврилово НГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар7	Шельпино ВГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар8	Шельпино СГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар9	Ярнышная ВГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар10	Ярнышная СГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар11	Ярнышня НГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар12	Пала-губа СГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар13	Пала-губа НГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар14	Порчиха СГЛ	Баренцево море	авторские данные
Бар15	Ивановская ВСЛ	Баренцево море	авторские данные
Бел1	Пеккелинская губа	Белое море	Семенова, 1970
Бел2	ББС МГУ	Белое море	там же
Бел3	Ермолинская губа	Белое море	там же
Бел4	Сухая салма СГЛ	Белое море	Н. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1992
Бел5	Сухая салма НГЛ	Белое море	там же
Бел6	Сухая салма Zostera	Белое море	там же
Бел7	Ключиха СГЛ	Белое море	там же
Бел8	Ключиха НГЛ	Белое море	там же
Бел9	Ключиха Zostera	Белое море	там же
Сев	List, Sylt, Norderney	Северное море	Vogel, 1959
Биск1	Le Verdon high	Жиронда, Бискайский залив	Bachelet, 1980
Биск2	Phare de Richard	Жиронда, Бискайский залив	ibid.