

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
КАФЕДРА ИХТИОЛОГИИ И ГИДРОБИОЛОГИИ

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

1 Введение	4
1.1 Цели и задачи	5
2 Материал и методика	6
2.1 География исследований	6
2.2 Характеристика местообитаний	6
2.3 Описание сообществ, включающих <i>Macoma balthica</i>	8
2.4 Изучение микрораспределения <i>Macoma balthica</i>	9
2.5 Изучение структуры поселений <i>Macoma balthica</i>	9
2.6 Изучение динамики поселений <i>Macoma balthica</i>	10
2.7 Изучение линейного роста <i>Macoma balthica</i>	12
3 Характеристика района исследования	14
3.1 Географическое и физиономическое описание	14
3.2 Характеристики грунта	18
4 Биотический фон в сообществах <i>Macoma balthica</i>	21
4.1 Белое море	21
4.2 Баренцево море	21
5 Микрораспределение <i>Macoma balthica</i>	27
5.1 Восточный Мурман	27
5.2 Кольский залив	27
6 Обилие <i>Macoma balthica</i>	34
6.1 Белое море	34
6.2 Баренцево море	35
6.3 Влияние состава грунта на численность <i>Macoma balthica</i>	40
7 Размерная структура <i>Macoma balthica</i>	43
7.1 Белое море	43
7.2 Баренцево море	46
8 Линейный рост <i>Macoma balthica</i>	48
9 Динамика обилия <i>M. balthica</i>.	56
9.1 Эстуарий реки Лувеньги.	56
9.2 Илистая губа острова Горелый.	57
9.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга	57
9.4 Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова.	58
9.5 Южная губа острова Ряшкова	59

9.6	Остров Ломнишный	59
9.7	Анализ динамики численности <i>Macoma balthica</i> в Кандалакшском заливе Белого моря	59
9.8	Синхронность динамики численности <i>Macoma balthica</i> в Кандалакшском заливе Белого моря	60
9.9	Дальний пляж губы Дальнезеленецкая	62
10	Количественные характеристики формирования спата в поселениях <i>Macoma balthica</i> на лitorали губы Чупа (Белое море)	69
11	Динамика пополнения поселений <i>Macoma balthica</i> в Белом море	74
11.1	Размер моллюсков <i>M. balthica</i> в возрасте 1 года	74
12	Обсуждение результатов.	83
12.1	Физико-географическая характеристика Белого и Баренцева морей	83
12.2	<i>Macoma balthica</i> как массовый элемент в сообществах лitorали северных морей	87
13	Выводы	88
Список литературы		91
A	Характеристики пробоотбора и среднее обилие <i>Macoma balthica</i> на исследованных участках	95
B	Таксономический состав сообществ макробентоса на исследованных участках	102
C	Приложение. Распределение особей <i>Macoma balthica</i> разного возраста на нижнем горизонте лitorали Пала-губы (Кольский заливы, Баренцево море)	109
D	Размерная структура <i>Macoma balthica</i> в исследованных поселениях Кандалакшского залива Белого моря	114
E	Размерная структура <i>Macoma balthica</i> в исследованных поселениях Баренцева моря	132
F	Ростовые характеристики <i>Macoma balthica</i> на Мурманском побережье Баренцева моря	135

¹ 1 Введение

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

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

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

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

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

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

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

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

58 1.1 Цели и задачи

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

61 Для достижения данной цели мы поставили следующие задачи.

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

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

77 2 Материал и методика

78 2.1 География исследований

79 2.1.1 Белое море

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

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

92 Также в работе использованы данные ББС «Картеш» ЗИН РАН по обилию маком в
93 губах Медвежья и Сельдянная (Varfolomeeva, Naumov, 2013) (рис. 2).

94 2.1.2 Баренцево море

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

102 Также в работе использованы данные К. В. Щунькиной и Е. А. Генельт-Яновского по
103 обилию маком в губе Печенга (Западный Мурман) (рис. ??), и в районе Северного Нагор-
104 ного и Ретинского (Кольский залив) (рис. ??).

105 2.2 Характеристика местообитаний

106 Для всех участков было составлено физиономическое описание.

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

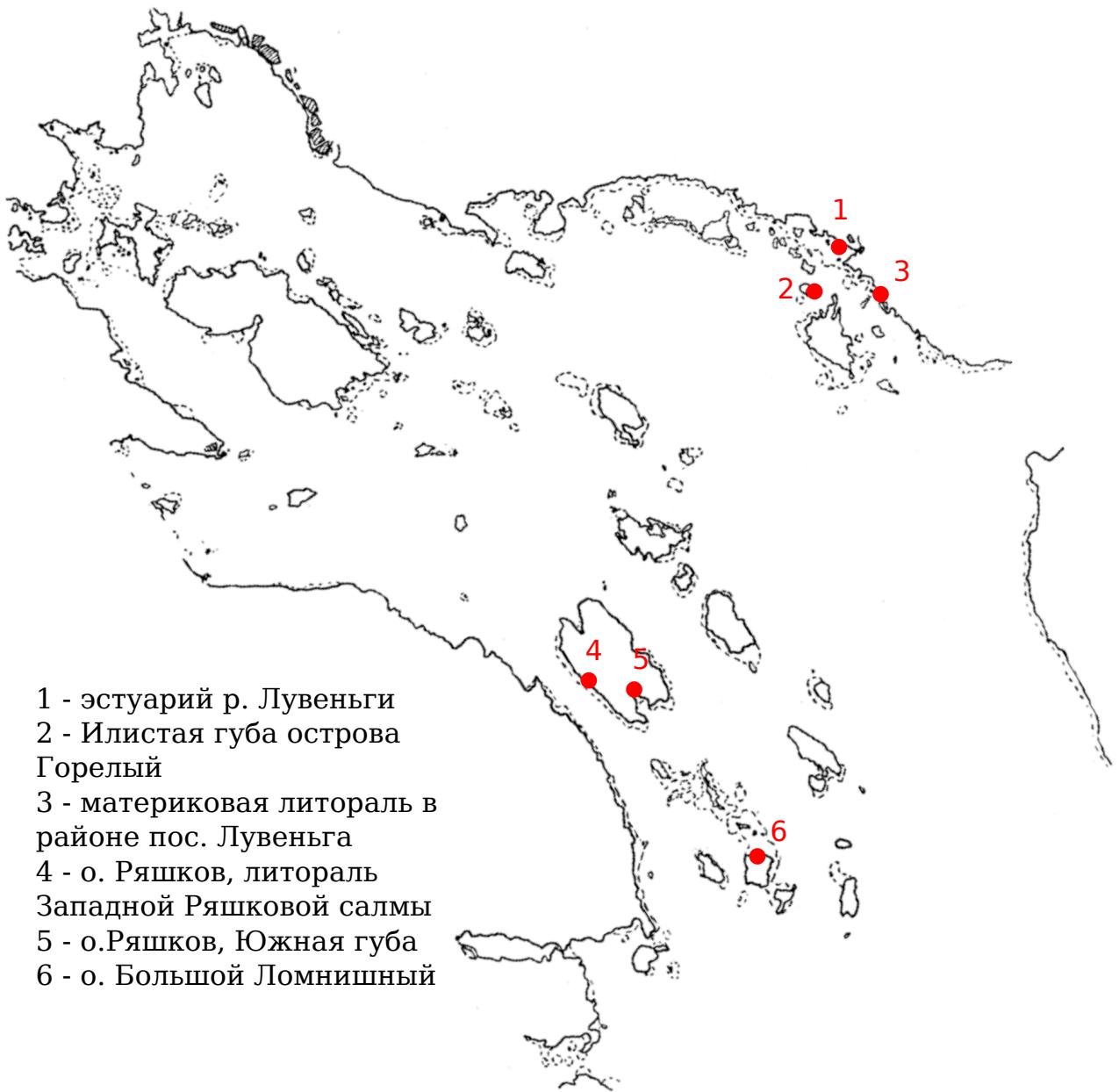


Рис. 1. Исследованные участки в вершине Кандалакшского залива Белого моря



Рис. 2. Исследованные участки в районе губы Чупа Белого моря

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

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

126

127 2.3 Описание сообществ, включающих *Macoma balthica*

128 На 6 мониторинговых участках в Кандалакшском заливе Белого моря проводили каче-
129 ственное описание фауны в пределах обследованных горизонтов литорали. Таким образом,
130 всего составлено 12 описаний. Для пробоотбора использовали литоральную рамку площа-
131 дью 1/30 м², из которой изымали грунт на глубину 5 см. Отобранные пробы промывали
132 на сите с диаметром ячеи 1 мм.

133 На каждом участке в акватории Баренцева моря исследовали все горизонты литорали,
134 представленные мягкими грунтами. Таким образом, всего было составлено 16 описаний.
135 Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью 1/30 м², из кото-
136 рой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-под
137 воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата 1/20 м². Отоб-
138 бранные пробы промывали на сите с диаметром ячеи 1 мм.

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

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

150 2.4 Изучение микрораспределения *Macoma balthica*

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

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

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

169 2.5 Изучение структуры поселений *Macoma balthica*

170 Для описания структуры поселений использовали данные всех доступных сборов.

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

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

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

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

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

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

192 2.6 Изучение динамики поселений *Macoma balthica*

193 2.6.1 Белое море

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

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

199 Структура материала представлена в таблице 2.

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

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

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

211 В дальнейшем при анализе мы работали с особями с длиной раковины более 1,0 мм
212 по двум причинам. Во-первых, для того чтобы сделать сравнимыми результаты с разных
213 участков, где пробы промывались на ситах с разным диаметром ячей. Во-вторых, пробы

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

214 отбирали в середине лета, то есть к этому моменту молодь этого года частично осела,
 215 то есть оценка численности данной группы будет некорректна. Мы считаем корректной
 216 такую редукцию материала, поскольку для Белого моря показано, что успешность попол-
 217 нения поселений молодью в первую очередь зависит от выживаемости спата зимой (Н.
 218 Максимович, Герасимова, 2004).

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

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

228 2.6.2 Баренцево море

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

234 Материал был собран в июле-августе 2002 – 2008 гг. в пределах от верхнего горизонта

235 песчаной литорали (+2,0 м) до +0,7 м над нулем глубин.

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

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

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

253 2.7 Изучение линейного роста *Macoma balthica*

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

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

269 Возрастные ряды аппроксимировали при помощи линейной модификации уравнения
270 Берталанфи: $L_t = L_{max} \times (1 - e^{(-k(t-t_0))})$, где L_{max} , k , t_0 — коэффициенты, t — возраст, а
271 L_t — длина раковины моллюска в возрасте t . Сравнительный анализ кривых роста про-
272 изведен с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели. В
273 качестве меры расстояния использовали отношение величины статистики F (частное от

Таблица 3. Пример треугольной матрицы с данными по росту моллюсков

<i>t</i>	<i>N</i>	<i>L</i>			<i>L_k</i>									
		<i>min</i>	<i>max</i>	<i>aver</i>	<i>m_L</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_{kaver}</i>		0,8	1,9	3,1	4,5	6,0	7,7	9,2	10,2	11,4
				<i>m_L</i>		0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,4	
				<i>L_{kmin}</i>		0,7	1,8	2,9	4,1	5,5	7,3	8,9	9,9	
				<i>L_{kmax}</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_L* — ошибка средней; *L_k* 1к – 13к — длина колец остановки роста; *L_{kaver}* — средняя длина данного кольца остановки роста, мм; *m_{L_k}* — ошибка средней; *L_{kmin}* — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм; *L_{kmax}* — 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

274 деления остаточной вариансы относительно кривой роста на сумму остаточных варианс
 275 относительно частных моделей роста) к 5%-ному квантилю *F*-распределения (Н. Макси-
 276 мович, 1989).

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

282 3 Характеристика района исследования

283 3.1 Географическое и физиономическое описание

284 3.1.1 Белое море

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

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

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

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

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

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

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

320ются редкие вкрапления фукоидов (на границе среднего и нижнего горизонтов литорали)
321и увеличивается количество мелких камней, но все же этот участок можно характеризо-
322вать как илисто-песчаный пляж. Плотность поселения *Arenicola marina* заметно увели-
323чивается по сравнению со средним горизонтом. На уровне 17 – 21 метров от штормовых
324выбросов располагается валунная гряда с плотными поселениями фукоидов (нижний го-
325ризонт литорали). В данной зоне пробы отбирались на участках, не закрытых талломами
326водорослей. В районе нуля глубин на данном участке также характерен илисто-песчаный
327грунт с плотным поселением *Arenicola marina*.

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

333 3.1.2 Баренцево море

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

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

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

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

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

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

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

394 **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.

405 **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.

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

427 **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

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

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

447 3.2 Характеристики грунта

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

452 3.2.1 Белое море

453 тут надо осенью сделать анализ грунтов по заповеднику

454 3.2.2 Баренцево море

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

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

466 Содержание органических веществ в грунте было невелико, и на всех участках не пре-
 467 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, %

⁴⁶⁸ 4 Биотический фон в сообществах *Macoma balthica*

⁴⁶⁹ 4.1 Белое море

⁴⁷⁰ Описание сообществ макробентоса проводили на 6 мониторинговых участках в Кан-
⁴⁷¹ далакшском заливе отдельно на каждом мареографическом уровне. Таким образом, всего
⁴⁷² было получено 12 таксономических списков. Всего на исследованных участках было обна-
⁴⁷³ ружено 57 таксонов беспозвоночных (приложение B, таблица III). Из них только непосред-
⁴⁷⁴ ственно *Macoma balthica* встречена во всех 12 описаниях. 18 таксонов из 57 были представ-
⁴⁷⁵ лены только в одном описании. Количество таксонов в одном описании колебалось от 5 в
⁴⁷⁶ верхнем горизонте материковой литорали в Лувенъге до 42 у нуля глубин в Южной губе
⁴⁷⁷ о. Ряшкова. По количеству таксонов преобладали представители Polychaeta (22 таксона).

⁴⁷⁸ Классификация участков по видовому составу была проведена при помощи кластери-
⁴⁷⁹ зации методом ближайшего соседа по коэффициенту Жаккара. Достоверность кластеров
⁴⁸⁰ оценивали с помощью анализа сходства профилей (SIMPROF) (Clarke, Somerfield, Gorley,
⁴⁸¹ 2008).

⁴⁸² При анализе фаун с выделением горизонтов было выделено 6 групп участков ($p < 0,05$)
⁴⁸³ (рис. 3). Группировка станций по кластерам неоднородна. Три кластера демонстрируют
⁴⁸⁴ сходство по географическому признаку (голубой, синий и, отчасти, фиолетовый на рис. 3),
⁴⁸⁵ три по мареографическому признаку (красный, синий и голубой кластер на рис. 3), осталь-
⁴⁸⁶ ные не показывают явной приуроченности.

⁴⁸⁷ При анализе фаун отдельных участков было выделено три группы (рис. 4.) Первый
⁴⁸⁸ кластер образуют сообщества в Южной губе о. Ряшкова и на о. Ломнишний, которые
⁴⁸⁹ близки как географически, так и мареографически (исследованы сообщества у нуля глу-
⁴⁹⁰ бин). В отдельный кластер попадает материковая литораль в районе Лувенъги, что свя-
⁴⁹¹ зано, по-видимому, с максимальным биотическим разнообразием на данном участке,
⁴⁹² поскольку здесь в пределах ограниченного участка представлены как илисто-песчаные
⁴⁹³ пляжи верхней и нижней литорали, так и заросли фукоидов и взморника. Участки на
⁴⁹⁴ о. Горелый, в эстуарии р. Лувенъги и на островной литорали Западной Ряшковой сал-
⁴⁹⁵ мы формируют третий кластер. От выделяется характеризуется наименьшим внутренним
⁴⁹⁶ сходством, однако участки, где исследовали только средний горизонт литорали (Западная
⁴⁹⁷ Ряшкова салма и эстуарий р. Лувенъги) более сходны между собой, чем попадающий в
⁴⁹⁸ тот же кластер о. Горелый.

⁴⁹⁹ 4.2 Баренцево море

⁵⁰⁰ Всего на исследованных участках нами было обнаружено 48 таксонов беспозвоночных
⁵⁰¹ (приложение B, таблица IV). При этом в пределах каждого из горизонтов литорали были
⁵⁰² встречены все таксоны. Более трети таксонов (17 из 48) - это редкие виды (встречены в
⁵⁰³ одном описании), и лишь *Macoma balthica* встречается во всех описаниях. Количество так-
⁵⁰⁴ сонов на участке колебалось от 6 (верхняя сублитораль губы Ивановская) до 22 (средний

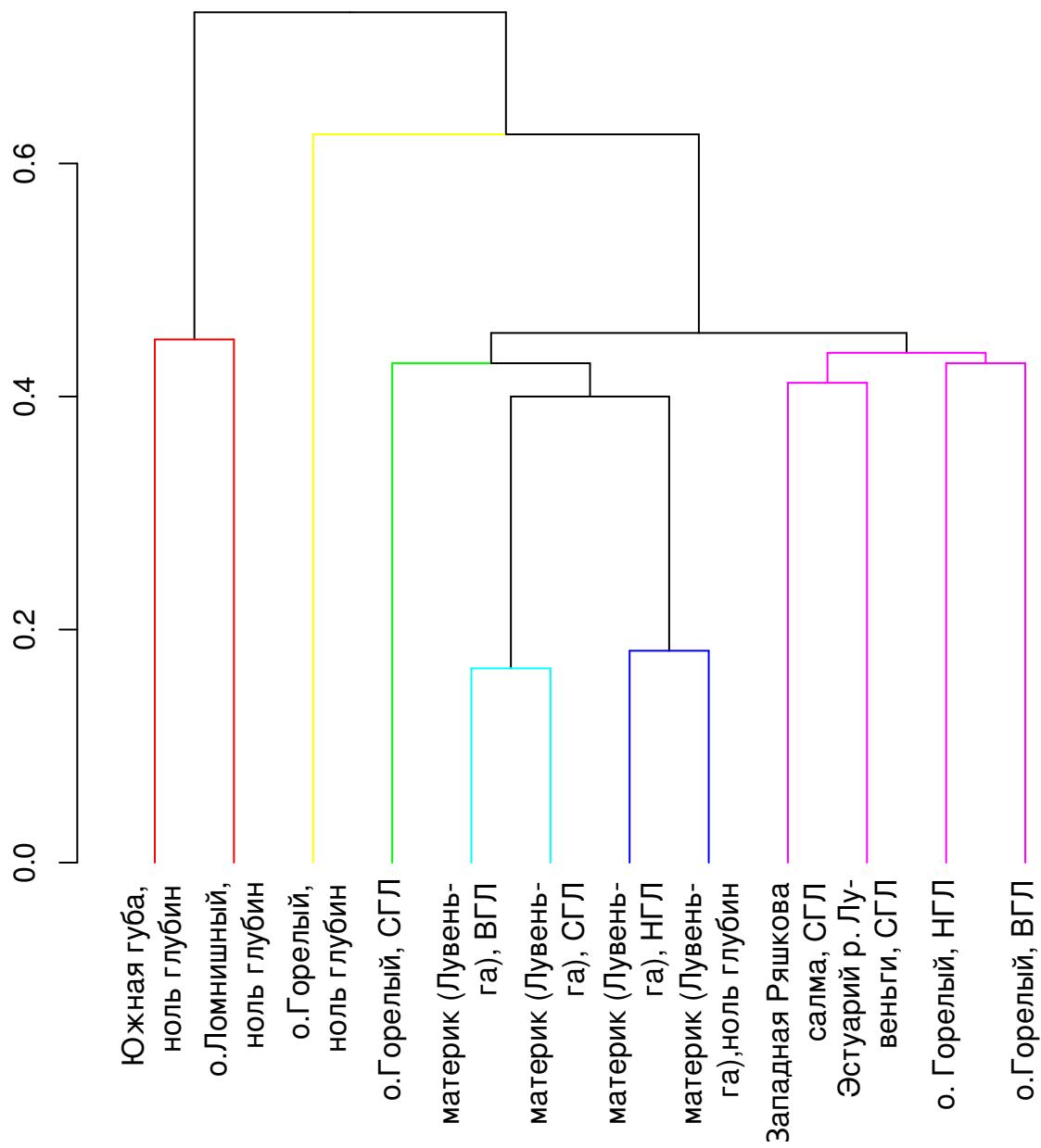


Рис. 3. Классификация отдельных горизонтов литорали по видовому составу
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

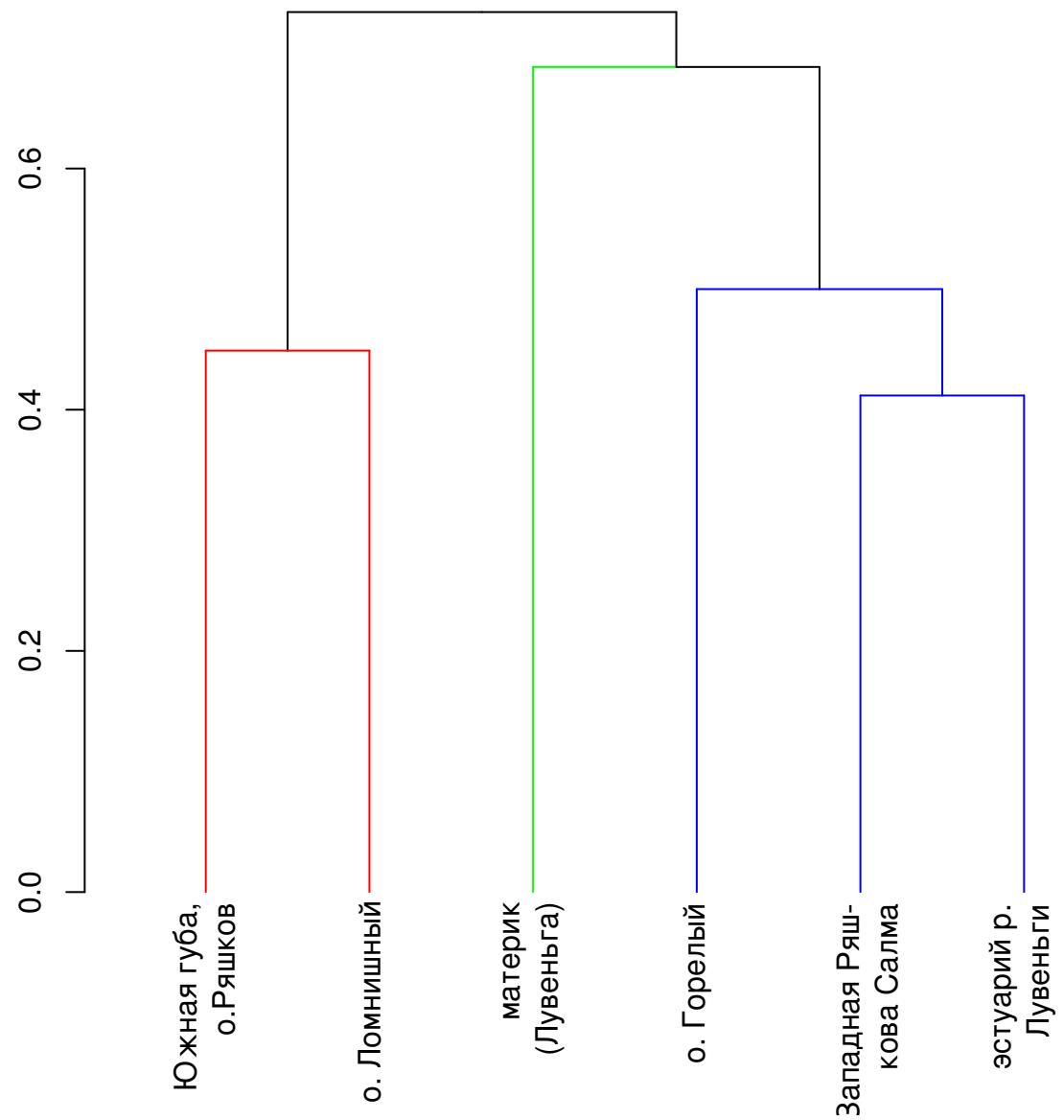


Рис. 4. Классификация участков по видовому составу
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

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

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

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

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

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

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

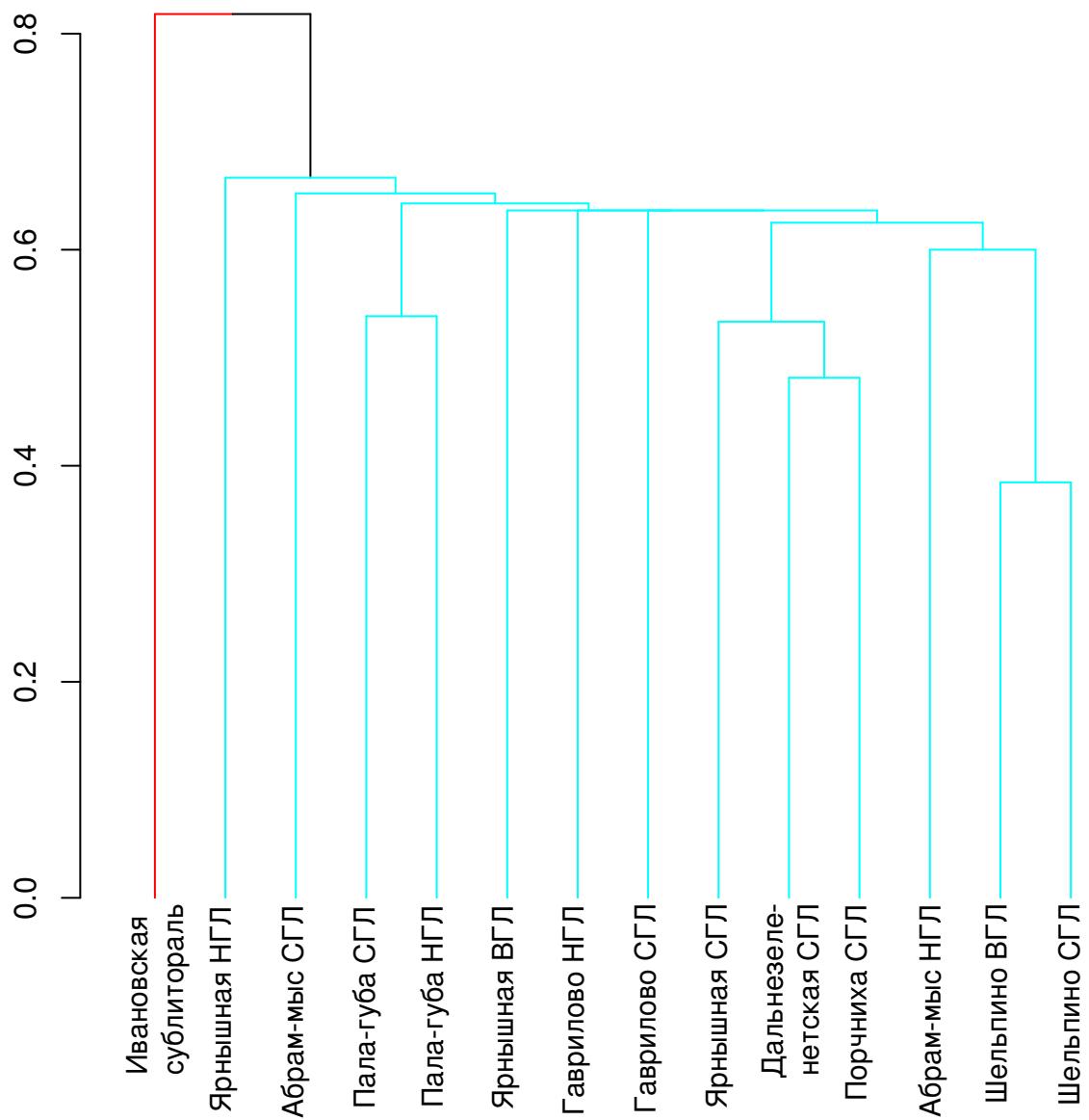


Рис. 5. Классификация отдельных горизонтов литорали по видовому составу
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

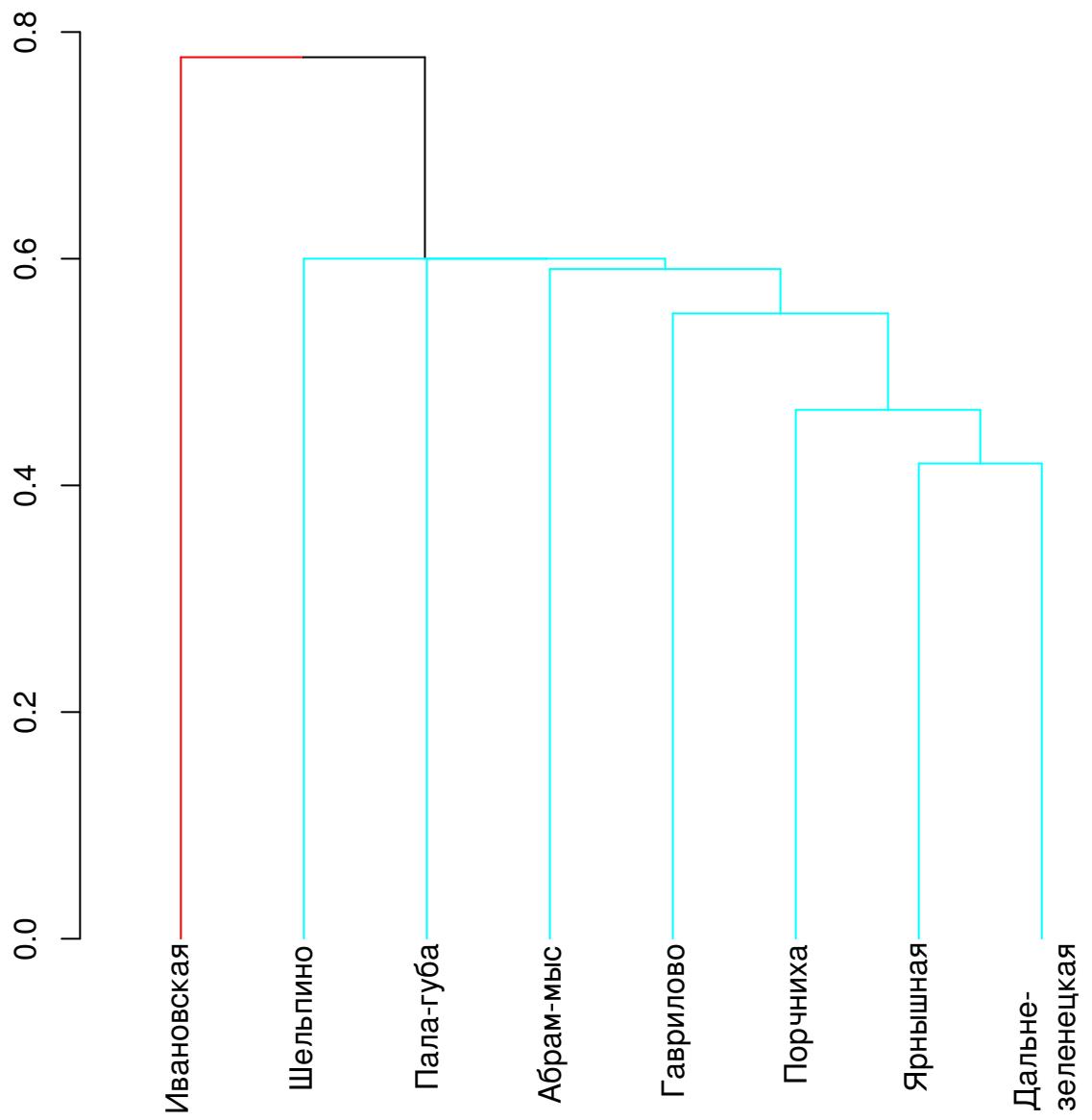


Рис. 6. Классификация участков по видовому составу

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

524 5 Микрораспределение *Macoma balthica*

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

528 5.1 Восточный Мурман

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

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

540 5.2 Кольский залив

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

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

560 связи (коэффициент корреляции 0,2).

561 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.

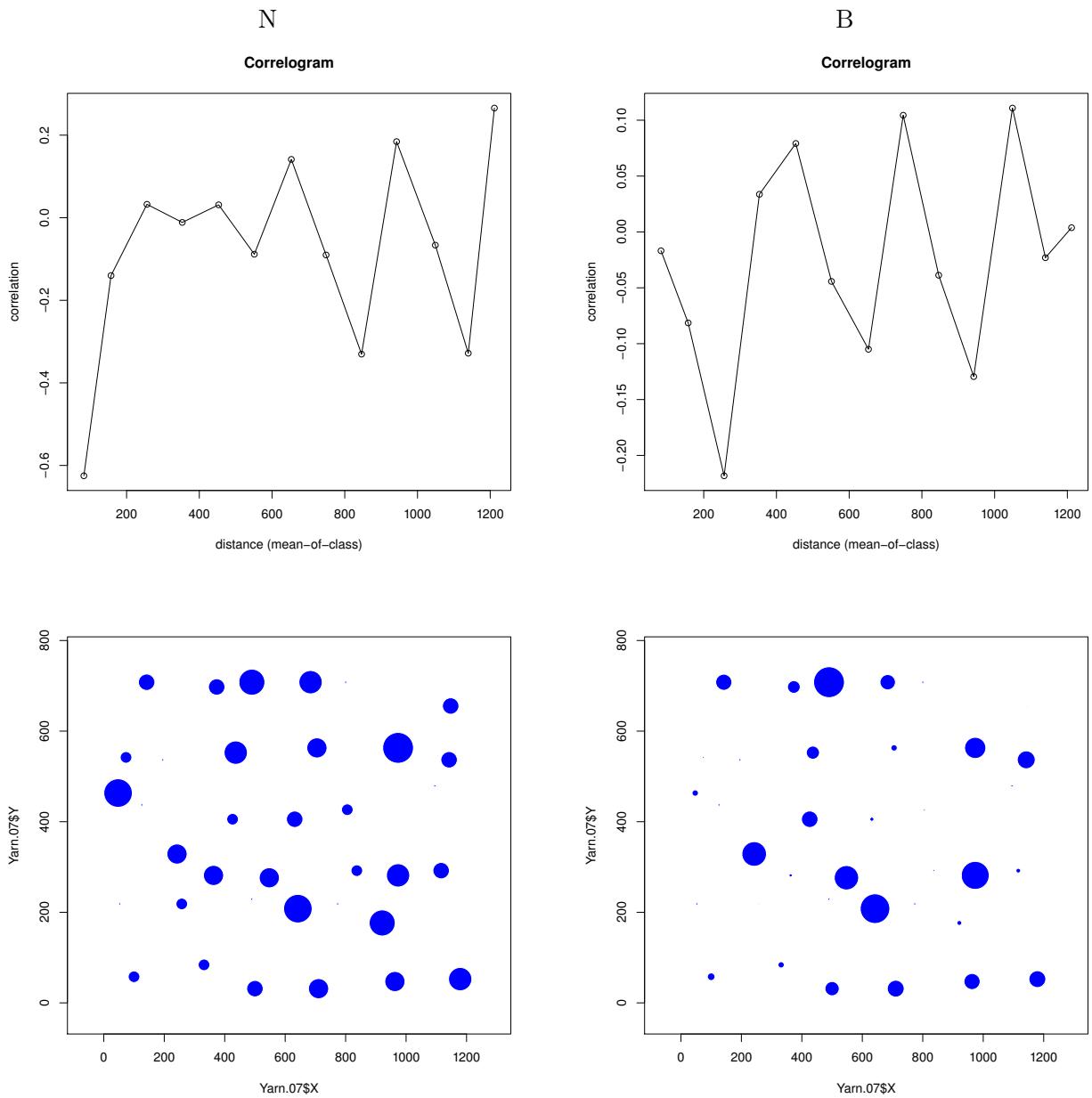


Рис. 7. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Ярнышная
 Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.
 Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана. lag – расстояние,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

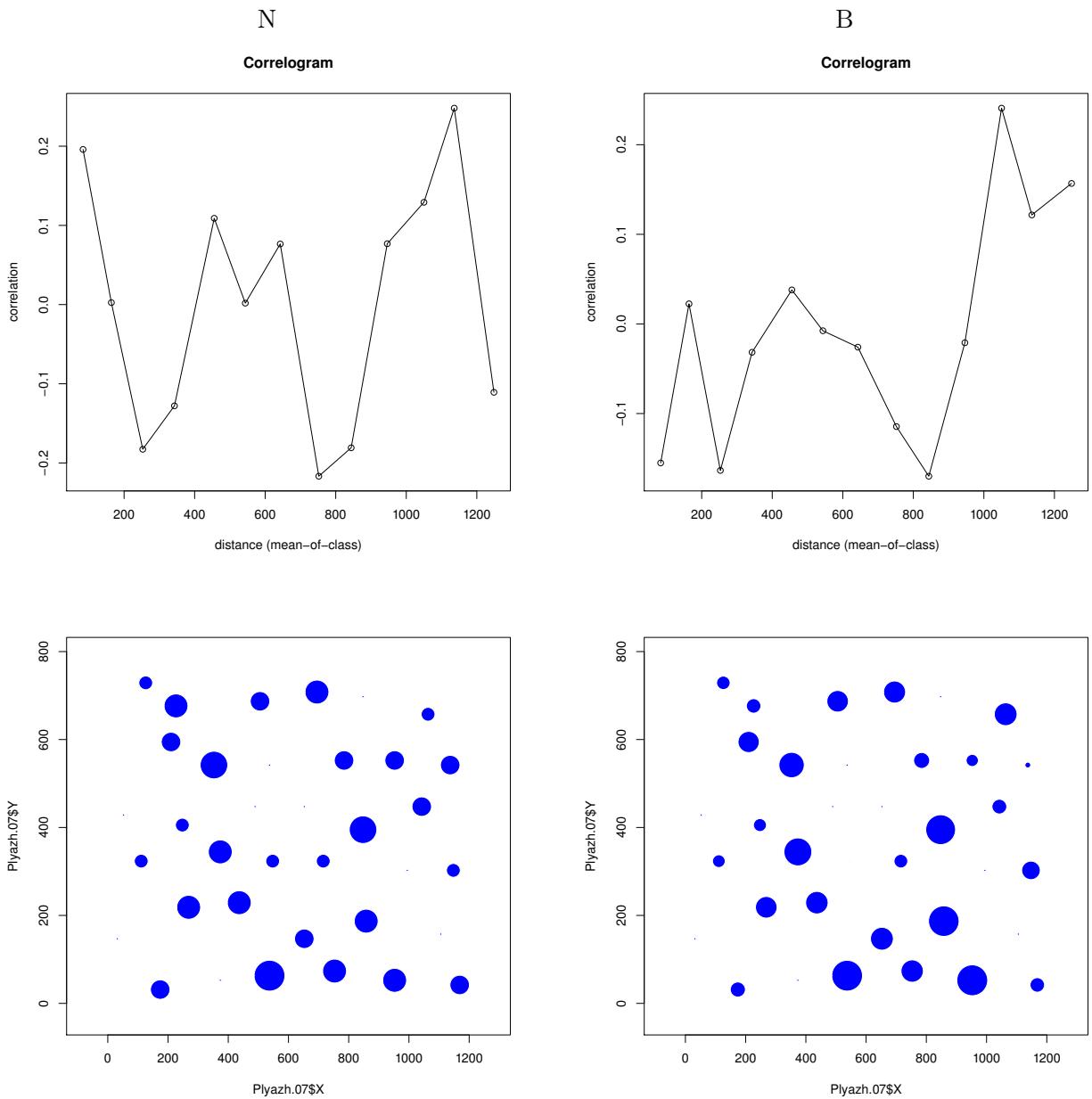


Рис. 8. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Дальнезеленецкая в 2007 году
 Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.
 Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана.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

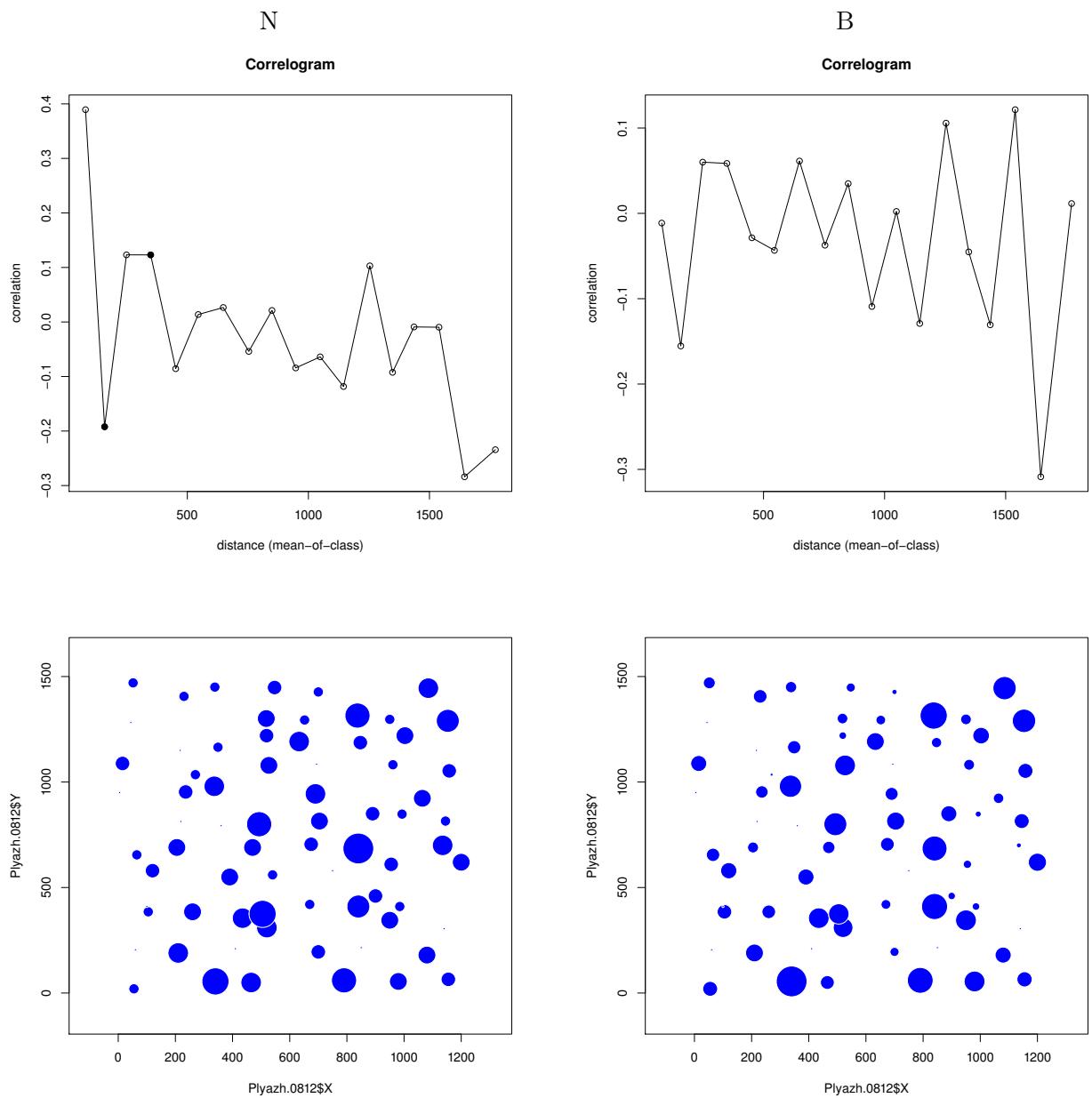


Рис. 9. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Дальнезеленецкая в 2008 году
Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.
Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана.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

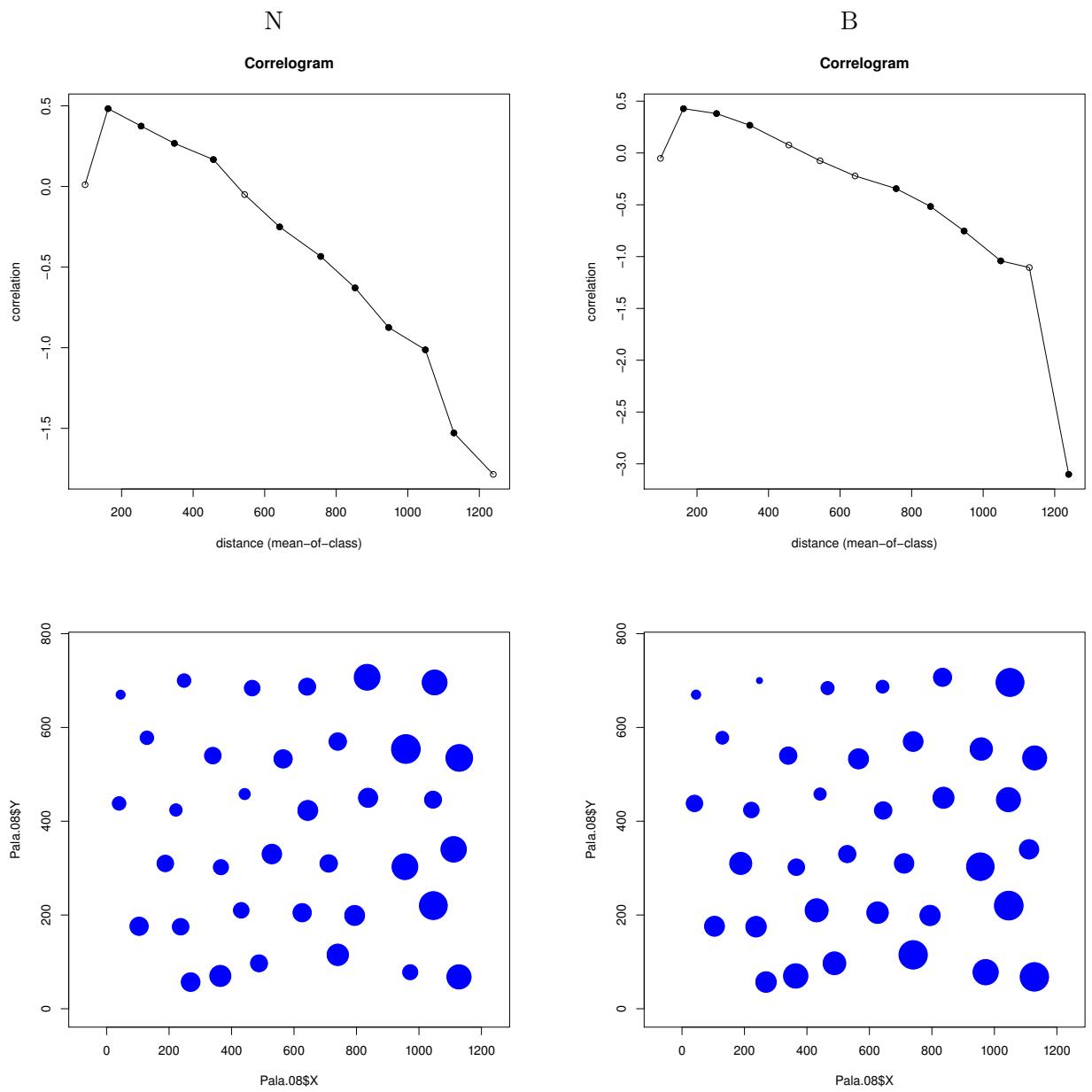


Рис. 10. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали Пала-губы

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.

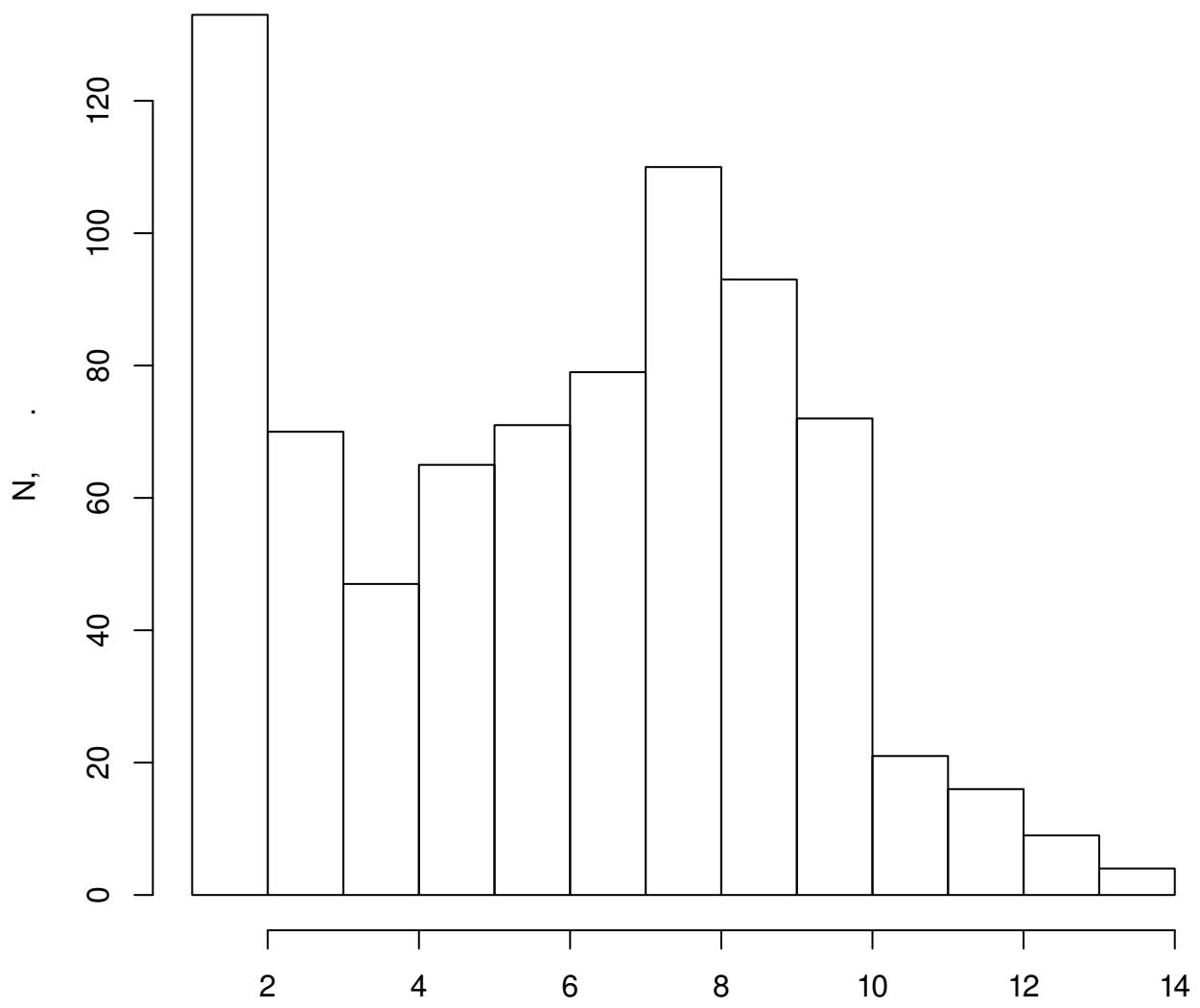


Рис. 11. Распределение по возрастам особей *Macoma balthica* в пробах на литорали Палагубы

565 6 Обилие *Macoma balthica*

566 6.1 Белое море

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

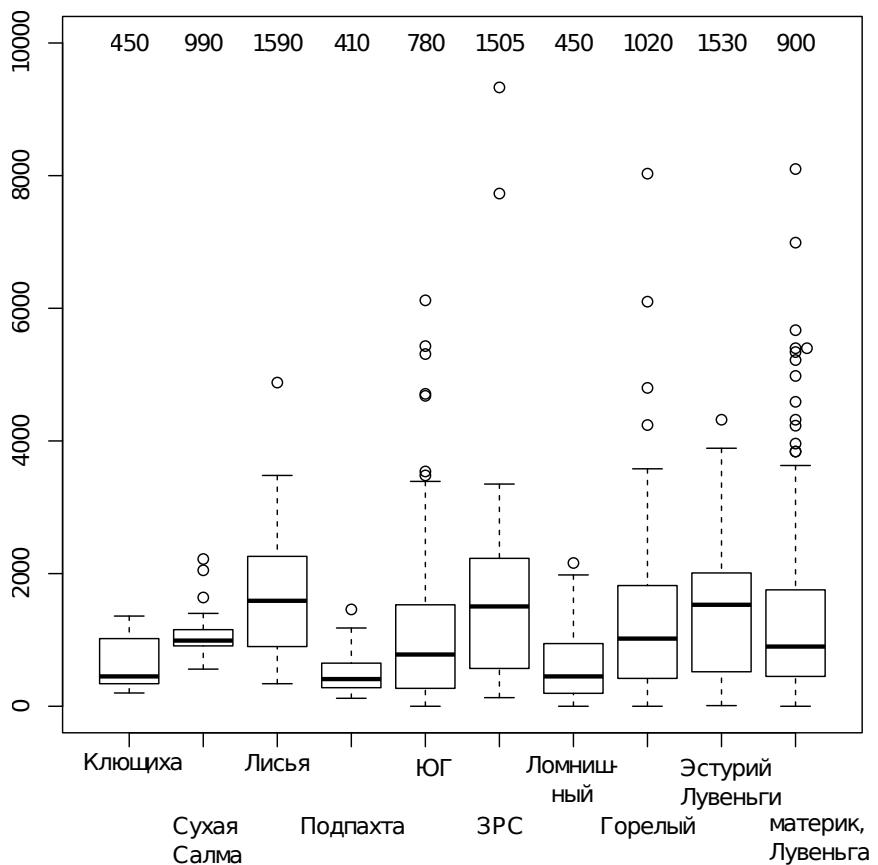


Рис. 12. Варьирование средней численности *Macoma balthica* на различных участках Кандалакшского залива Белого моря

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

568

569 чисность особей *M. balthica* была представлена в диапазоне от 10 (о. Горелый) до 8500 экз./ м^2
570 (Западная Ряшкова салма) (табл. I, Приложение A).

571 Однако экстремально высокие численности — более 2800 экз./ м^2 — встречаются единично, всего 8 наблюдений из 140 (рис. 13). Наиболее часто встречаются поселения со средней численностью 700 — 800 экз./ м^2 . Отдельные районы Кандалакшского залива Белого моря не отличались по средней численности маком ($Kruskal - Wallis \chi^2 = 5,6$, $p = 0,2$). При сравнении средних обилий маком на разных участках в пределах одного горизонта не показало достоверных отличий (табл. 9). Сравнение средних численностей на

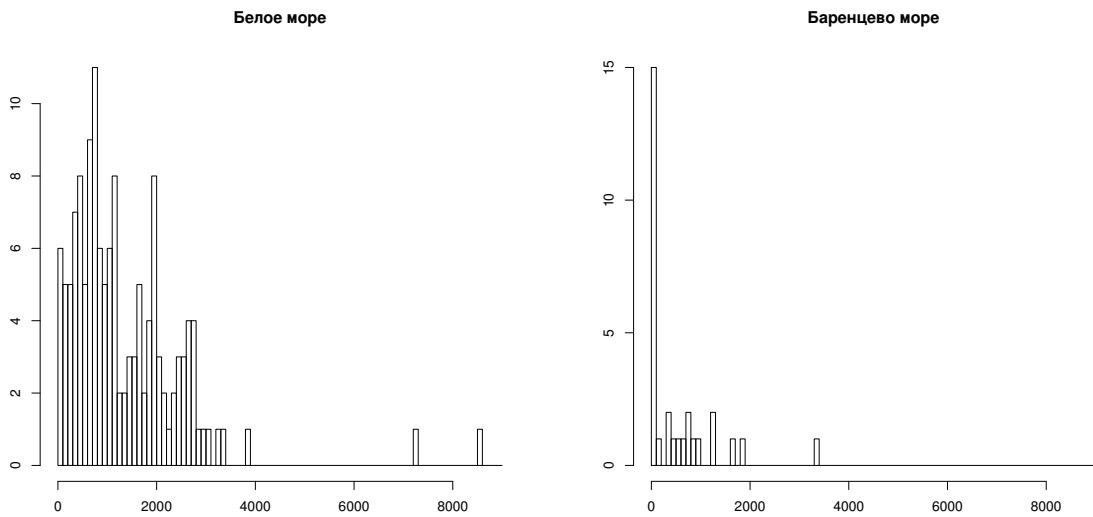


Рис. 13. Частота встречаемости поселений с различным обилием *Macoma balthica*
Примечание: по оси X — средняя численность *Macoma balthica*, экз./м² (шаг — 100 экз./м²), по оси Y — частота встречаемости

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./м²), но в сублиторали она значительно выше (1136 (5) экз./м²). В бухте Лисья ситуация отличается, обилие маком на нижнем горизонте достоверно выше (2832 (10) экз./м²), чем в среднем и в сублиторали (1346 (16) и 1006 (16) экз./м², соответственно).

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/м² (б. Ключиха, 2006 год) до 177,9 (9) г/м² (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./м² (г. Дальнезеленецкая), что сравнимо с показателями для Белого моря. Максимальная средняя численность была значительно меньше, чем беломорская — 3350 экз./м² (Абраммыс) (табл. II, Приложение А). Среди исследованных, наиболее часто встречались поселения со средним обилием менее 100 экз./м² (рис. 16).

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

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

Примечания: градации 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> χ^2	<i>df</i>	<i>p</i>	
Ключища	19,7	2	$5,2 \times 10^{-5}$	***
Ключища (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 *** — $p < 0,001$; ** — $p < 0,05$; * — $p < 0,1$.

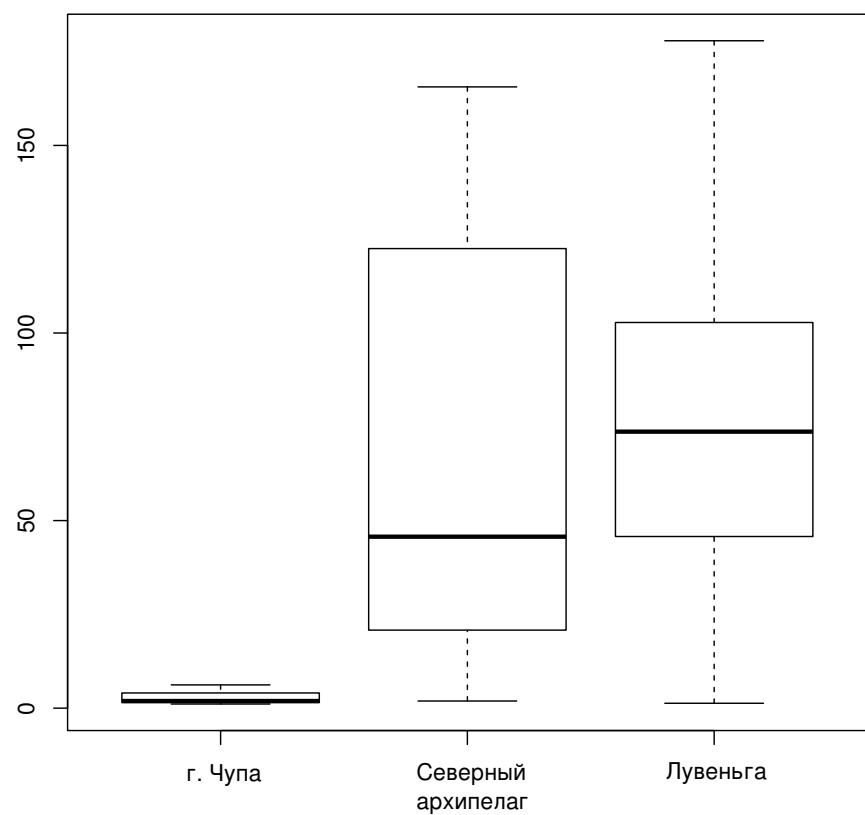


Рис. 14. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Кандалакшского залива Белого моря

Примечание: По оси абсцисс — биомасса *M. balthica*, g/m^2 .

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

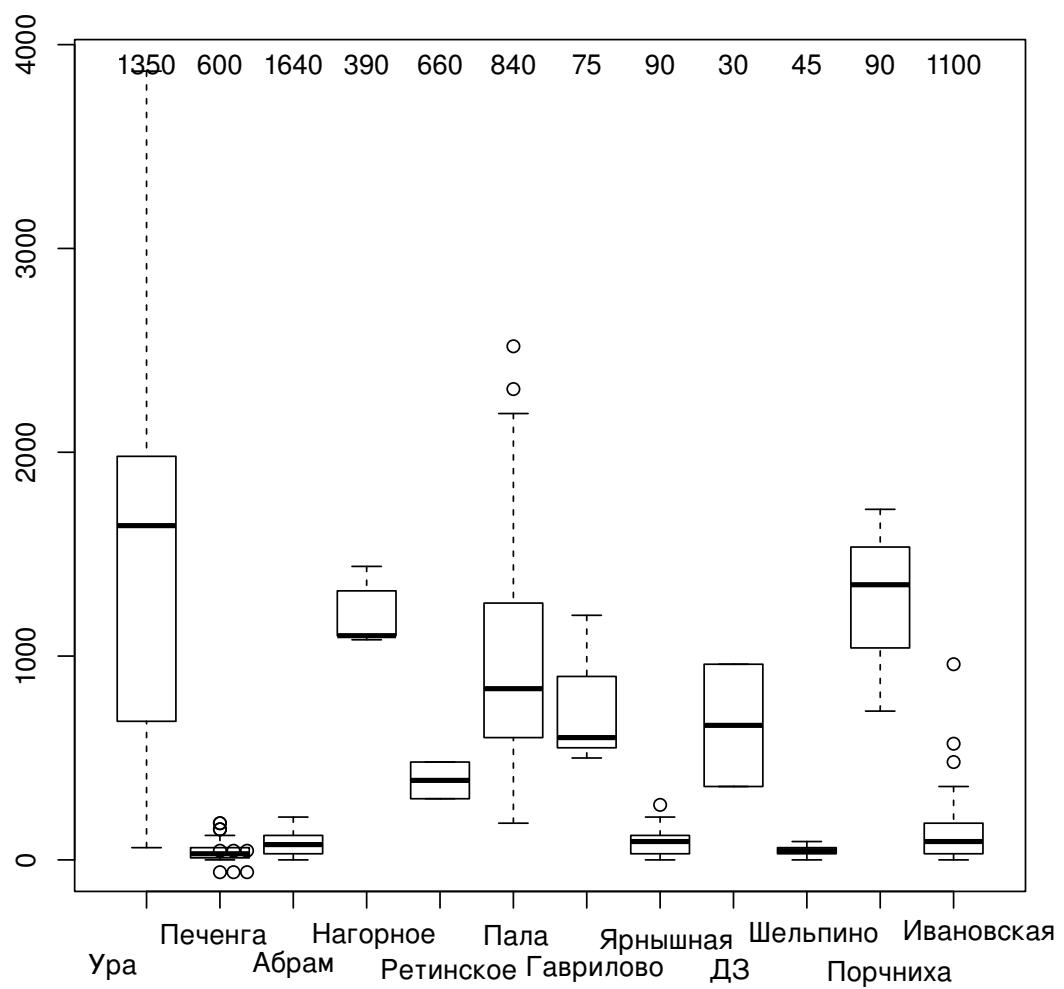


Рис. 15. Варьирование средней численности *Macoma balthica* на различных участках Мурманского побережья Баренцева моря

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

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

599 Важно отметить, что для Мурманского побережья Баренцева моря показаны различия
 600 между отдельными районами: Западным, Восточным Мурманом и Кольским зали-
 601 вом (Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930; Гурьянова, Ушаков, 1929). Это подтверждается на-
 602 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

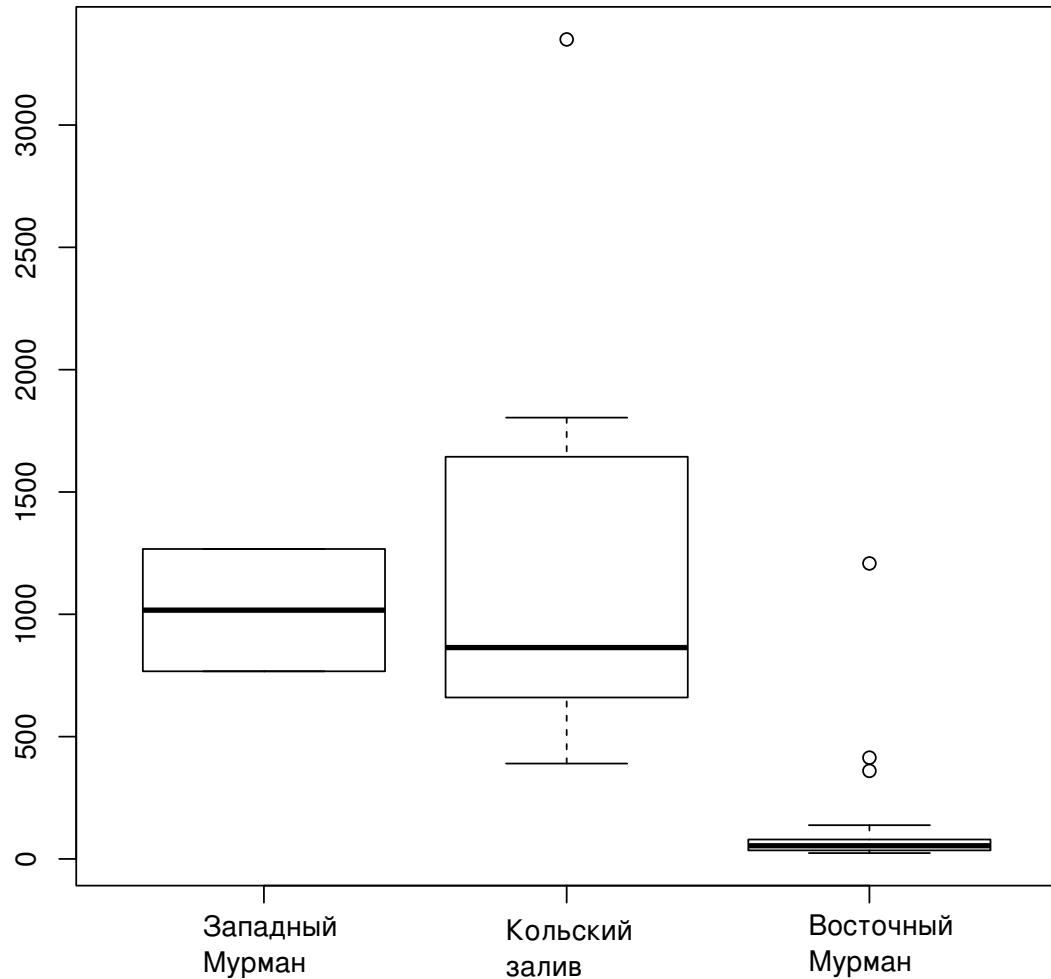


Рис. 16. Варьирование средней численности *Macoma balthica* в разных районах Мурманского побережья Баренцева моря

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

603
 604 *M. balthica* в основном не превышала 100 экз./ м^2 . Единственное исключение — литораль
 605 губы Ярнышная, где численность маком достигала 410 (12) экз./ м^2 . Между тем, на един-
 606 ственном участке, где были учеты в сублиторали, в губе Ивановской, численность на по-
 607 рядок выше, чем ее значения на литорали Восточного мурмана, и составляет 1200 экз./ м^2 .
 608 В Кольском заливе минимальные значения обилия были отмечены на литорали в районе
 609 Северного Нагорного (390 (23) экз./ м^2). Максимальных значений численности как для
 610 региона, так и для всей исследованной части Мурманского побережья, достигали поселе-
 611 ния маком на участке в районе Абрам-мысса (3350 (16) экз./ м^2). На Западном Мурмане

612 обилие флюктуировало вокруг 1000 экз./м².

613 При сравнении численности маком на различных метеографических уровнях различия
614 между горизонтами литорали были показаны для губ Гаврилово и Ярнышная (табл. 11).
615 В Гаврилово средняя численность *M. balthica* в среднем горизонте литорали превышала
616 аналогичные значения для нижнего горизонта на порядок (138 (15) и 24 (47) экз./м²,
617 соответственно). В губе Ярнышная численность маком в верхнем и нижнем горизонтах
618 не различалась (414 (12) и 360 (43) экз./м², соответственно), в то время как в среднем
горизонте литорали она была значительно ниже (70 (14) экз./м²).

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

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

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

619
620 Для Баренцева моря биомасса была получена только для 2 участков в Кольском за-
621 ливе и 6 участков на Восточном Мурмане, всего 17 пространственно-временных срезов.
622 Средняя биомасса маком в Баренцевом море варьировала от 13,0 (53) г/м² (Гаврилово)
623 до 216,5 (25) г/м² (Абрам-мыс) (табл. II, Приложение А).

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

626 6.3 Влияние состава грунта на численность *Macoma balthica*

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

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

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

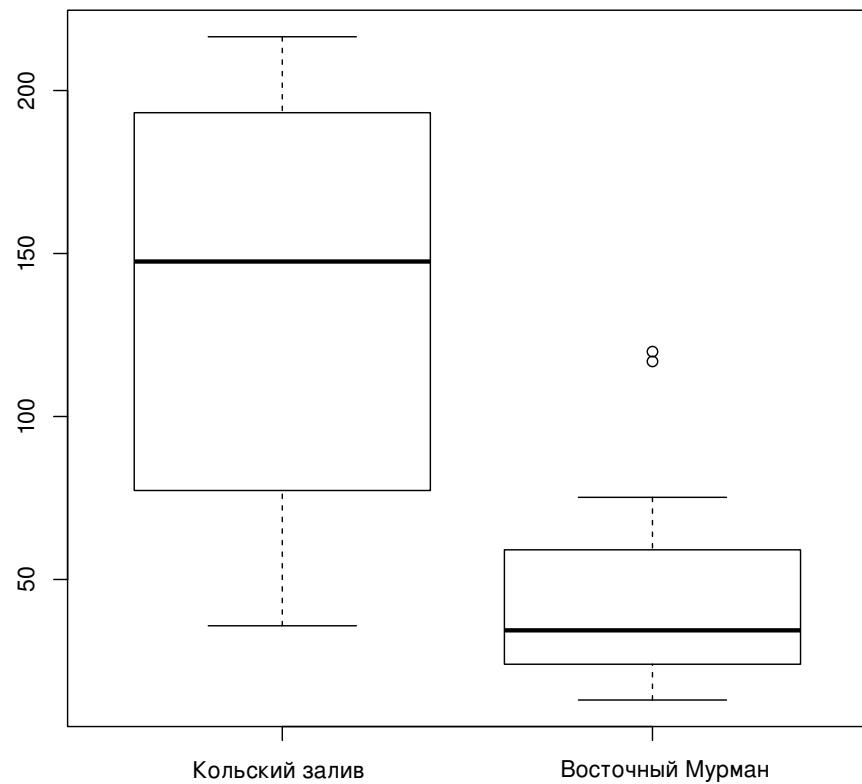


Рис. 17. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Баренцева моря

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

636 7 Размерная структура *Macoma balthica*

637 7.1 Белое море

638 7.1.1 Эстуарий реки Лувеньги

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

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

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

658 7.1.2 Остров Горелый

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

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

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

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

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

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

702 Материковая литораль в районе поселка Лувеньга

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

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

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

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

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

725 7.1.3 Южная губа о. Ряшкова

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

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

732 7.1.4 Западная Ряшкова салма

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

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

741 7.1.5 о. Ломнишный

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

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

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

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

758 7.2 Баренцево море

759 7.2.1 Губы Кольского залива

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

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

769 7.2.2 Губы побережья Восточного Мурмана

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

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

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

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

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

788 **7.2.3 Дальний пляж губы Дальнезеленецкой (Восточный Мурман)**

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

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

803 Мономодальное распределение особей по размерам наблюдается либо при доминирова-
804 нии мелких особей длиной 3 – 5 мм, либо при доминировании крупных – 12 – 18 мм. При
805 бимодальном распределении обычно первую моду формировали мелкие макомы длиной
806 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).

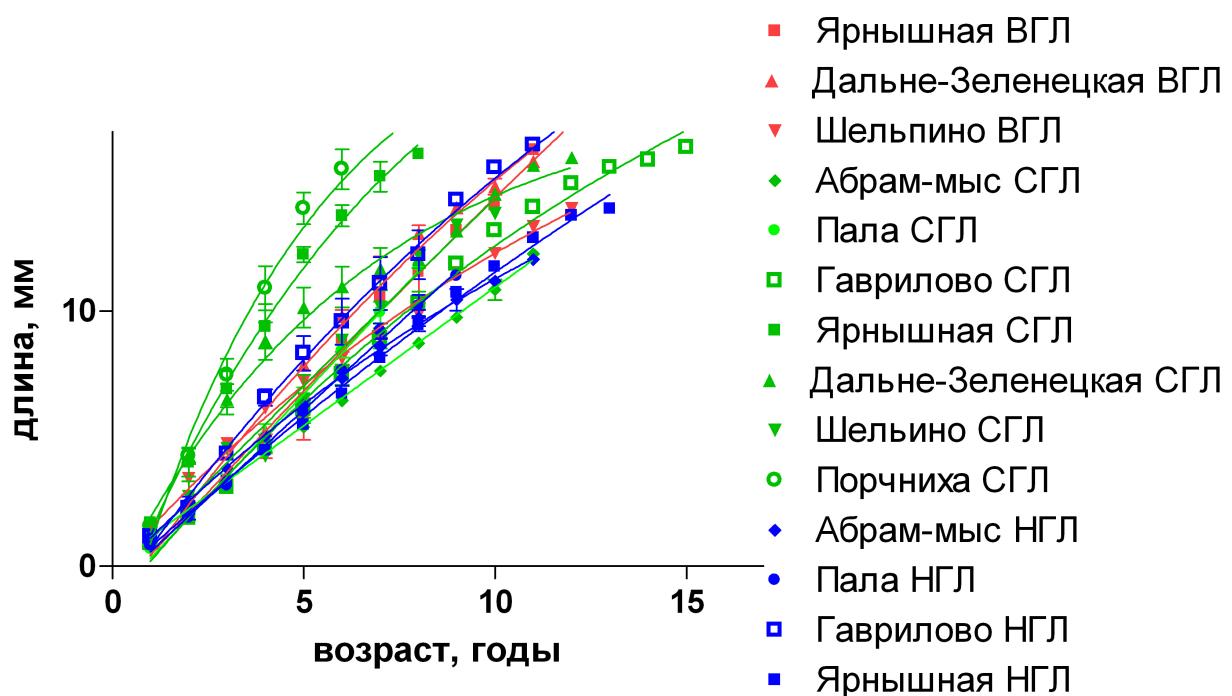


Рис. 18. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций в изученных поселениях маком

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).

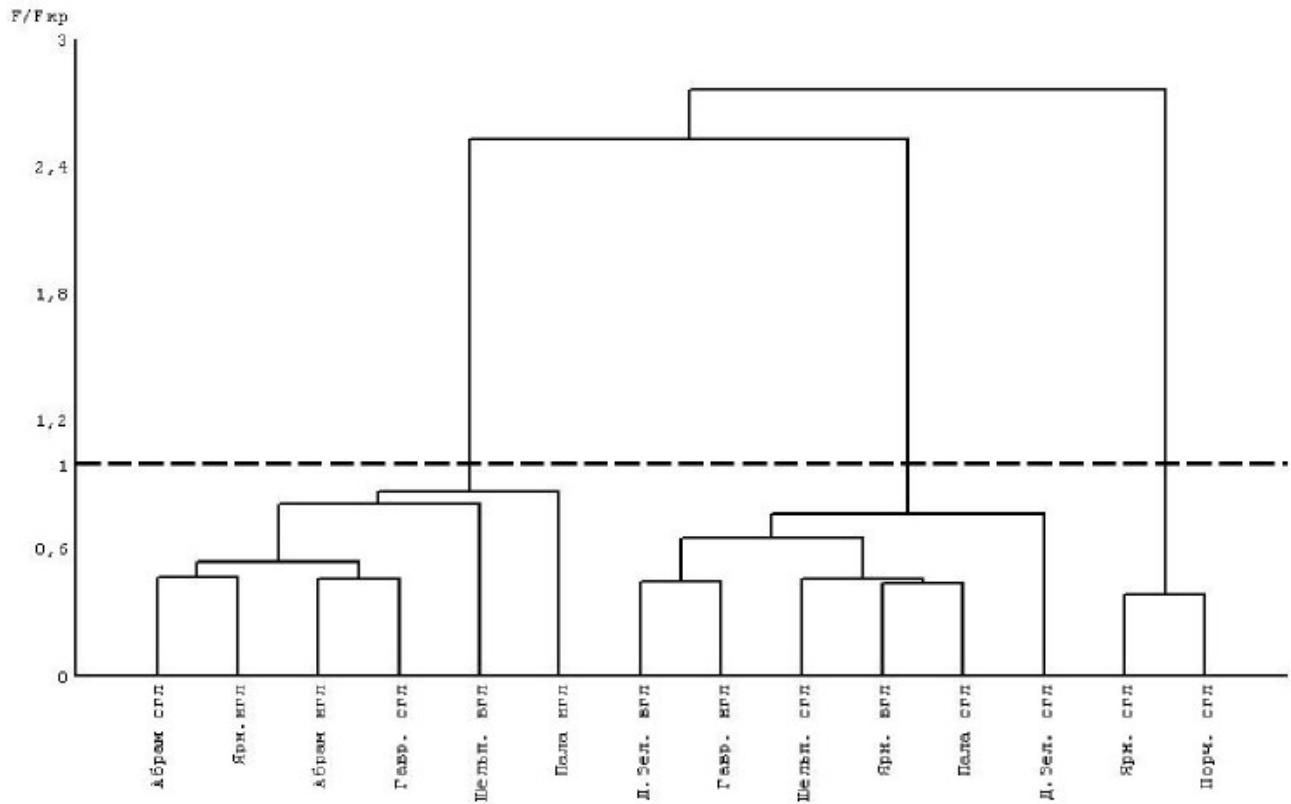


Рис. 19. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций

828
829 В ходе классификации было выделено три кластера. В первый вошли следующие опи-
830 сания (уровень различий внутри кластера менее 0,87): Абрам-мыс, Пала-губа НГЛ, губа
831 Гаврилово СГЛ, губа Ярнышная НГЛ, Шельпино ВГЛ. Второй кластер (уровень разли-
832 чий внутри кластера менее 0,76) составили участки Пала-губа СГЛ, губа Гаврилово НГЛ,
833 губа Дальнезеленецкая, губа Ярнышная ВГЛ, Шельпино СГЛ. В последний кластер (уро-
834 вень различий внутри кластера менее 0,38) вошли участки губа Ярнышная СГЛ и губа
835 Порчиха СГЛ. На участках Абрам-мыс и губа Дальнезеленецкая характер роста был
836 одинаковый на всех горизонтах литорали.

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

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

848 между кластерами 2 и 3 (2,76).

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

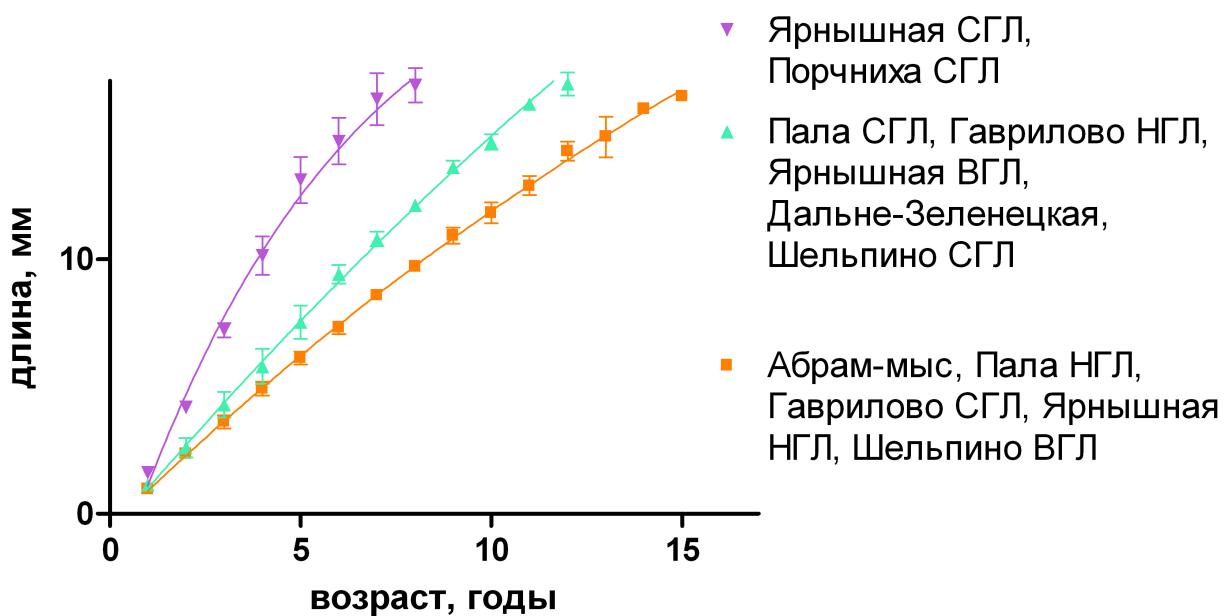


Рис. 20. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в изученных местообитаниях

850
851 длины 16,4 мм за 14 лет, обитавшие на относительно более низком уровне осушки. Мако-
852 мы с промежуточной скоростью роста вырастили за 13 лет 19,3 мм. Особи с максимальной
853 скоростью роста за 9 лет достигали длины 18 мм.

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

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

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

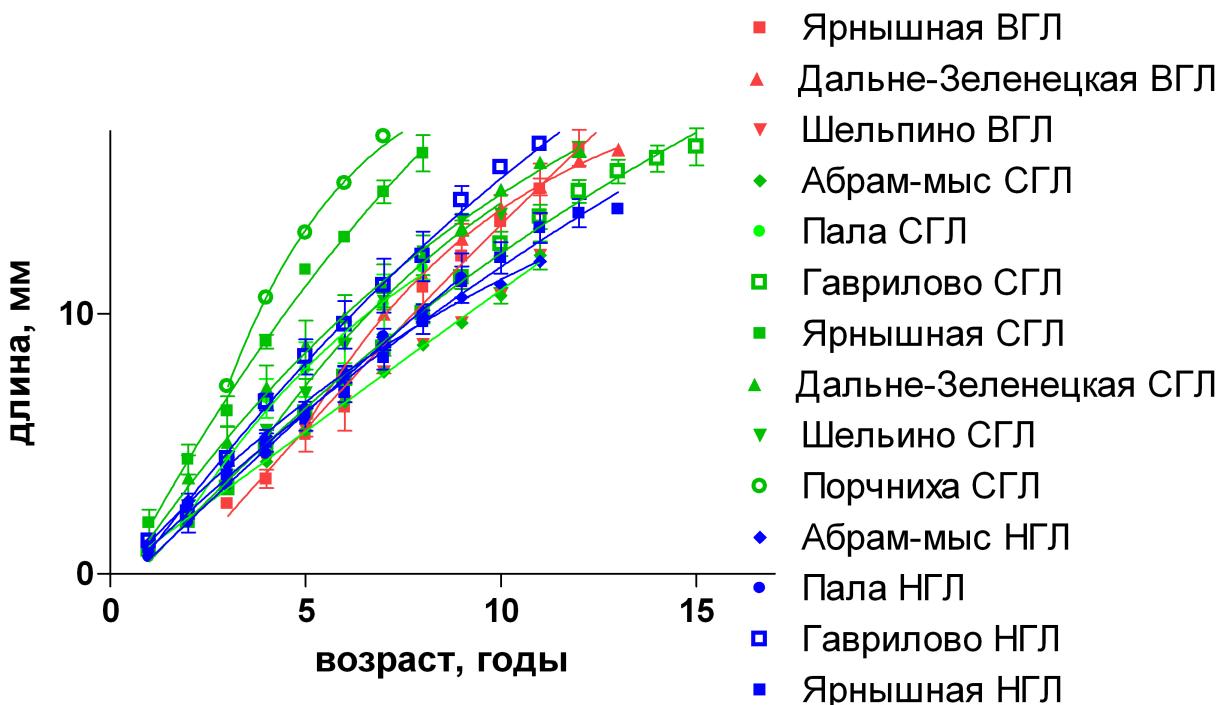


Рис. 21. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

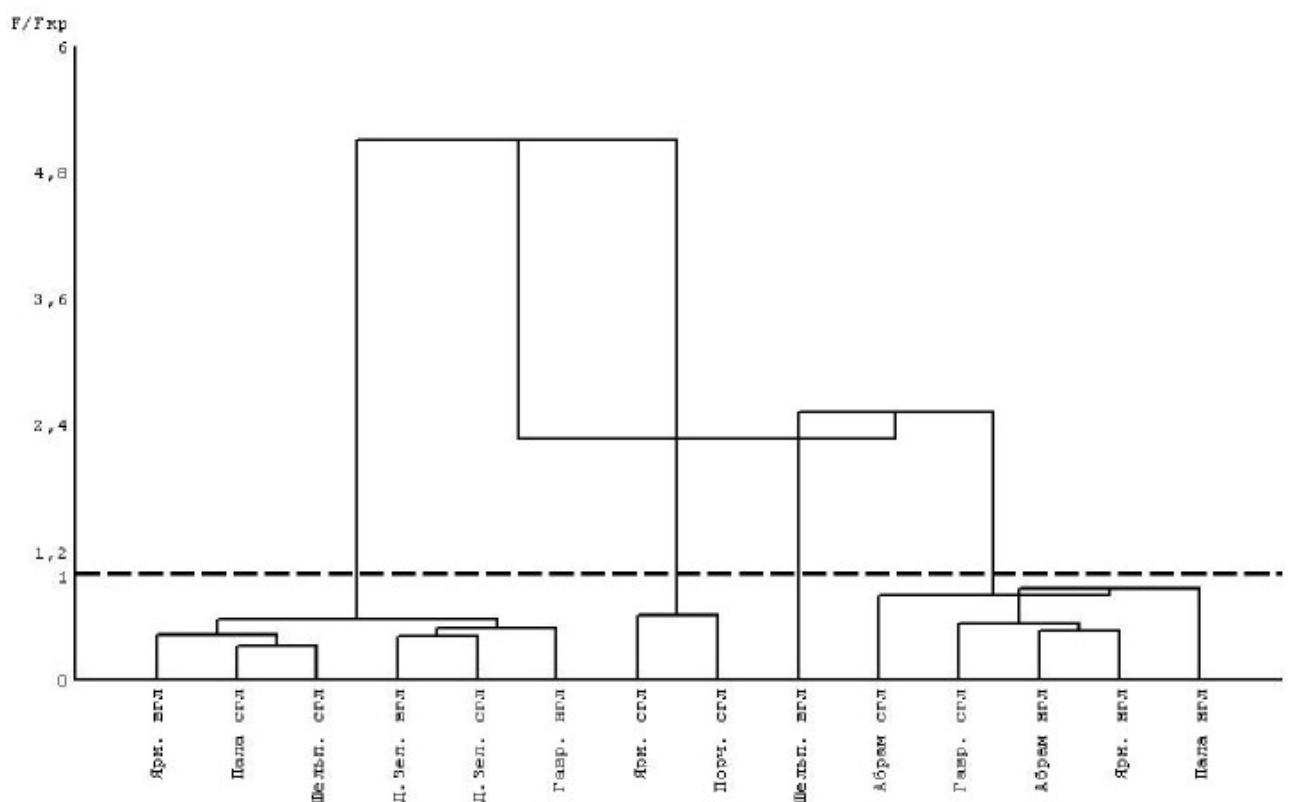


Рис. 22. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

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

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

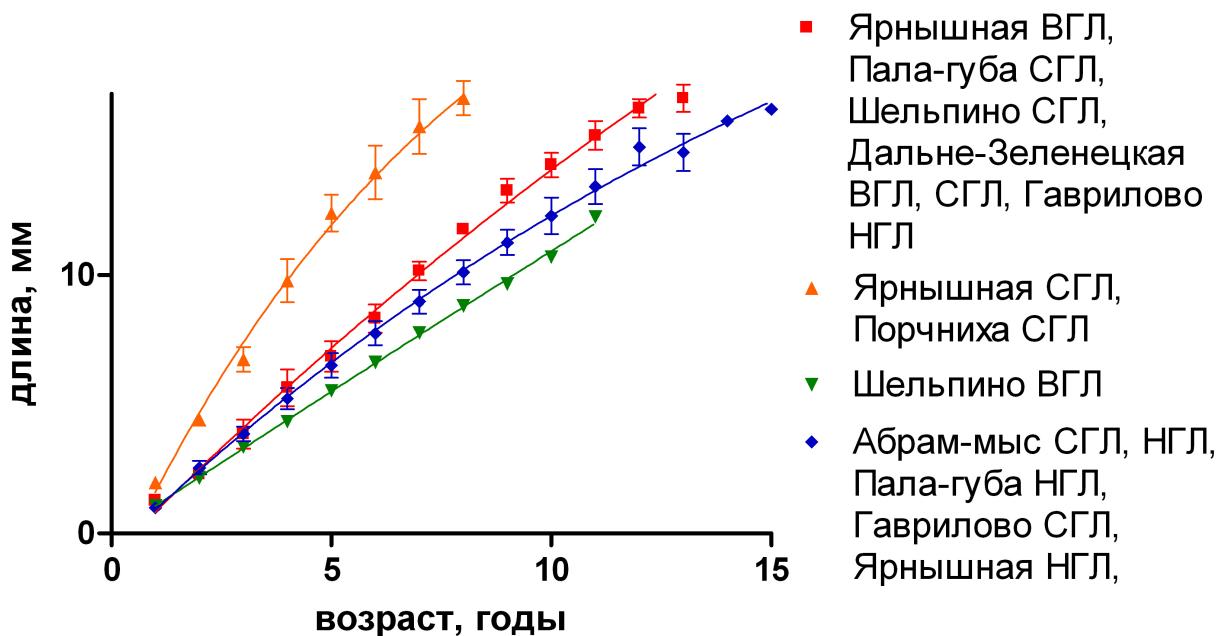


Рис. 23. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линей-
ного роста маком старше 8 лет в изученных местообитаниях

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

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

893 В таблицах приложения F приведены усредненные для каждой возрастной группы
894 результаты измерений расстояния от верхушки раковины до каждой метки зимней оста-
895 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

896
897 В качестве переменных воздействия в контексте данной работы логично обратиться
898 к таким причинам вариации скорости маком как география положения местообитаний,
899 мариография положения станций наблюдений. Кроме того, нельзя не учесть очевидную
900 связь величины годового прироста маком с их возрастом.

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

909 На первом этапе анализа (факторы «горизонт литорали», «начальный средний размер
910 особей в возрастной группе») установлено (табл. 14), что каждая из назначенных при-
911 чин вариации достоверно определяет величину годового прироста. Весьма примечательно,
912 что при этом наибольшая доля вариации величин годового прироста определяется не на-
913 чальным размером маком ($SS = 4,74$), а мариографическим уровнем положения станции
914 ($SS = 11,98$). При анализе структуры вариансы исходного комплекса в градиентах началь-
915 ного среднего размера особей в возрастной группе и географии местообитаний выяснилось,
916 что достоверное влияние на величину среднего годового прироста маком оказывают также
917 оба фактора (табл. 15). Причем и в этом случае наибольшая доля вариации обусловле-
918 на не начальным размером раковины, а фактором «участок» ($SS = 14,44$). Общим для
919 проведенных вариантов двухфакторного дисперсионного анализа оказалось, что в обоих
920 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>	ν	M_S	<i>F</i>	α
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, ν — степень свободы, M_S — средний квадрат (варианса), *F* — значение статистики Фишера, α — 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>	ν	M_S	<i>F</i>	α
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, ν — степень свободы, M_S — средний квадрат (варианса), *F* — значение статистики Фишера, α — уровень значимости критерия.

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

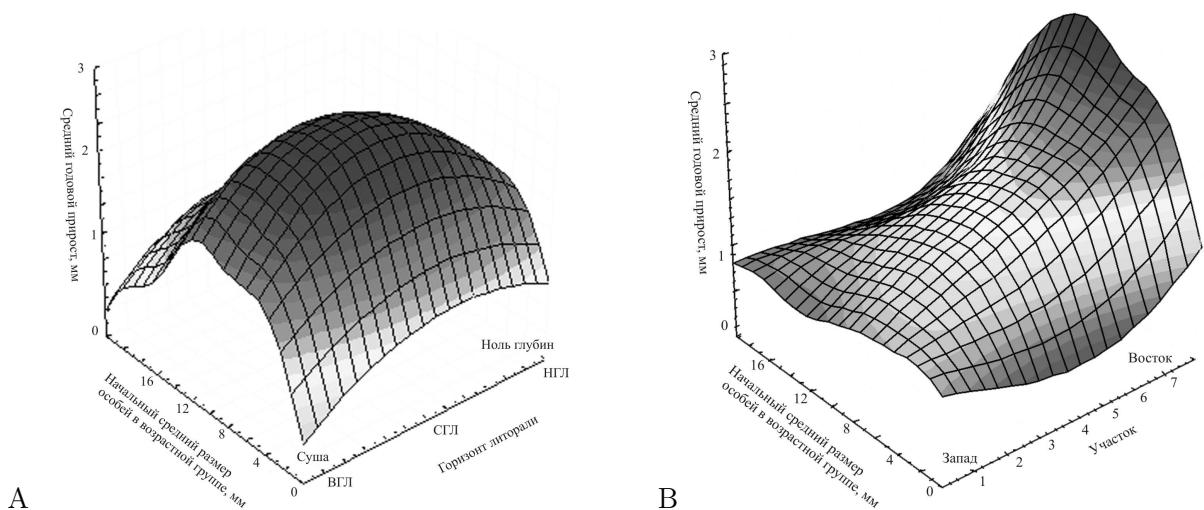


Рис. 24. Характер изменений средней величины годового прироста особей *Macoma balthica* возрастной группы в зависимости от начальной средней длины их раковин, метеографического уровня обитания и условного смещения участка по побережью Мурмана на восток
 Примечания: Участки: 1 — Абрам-мыс, 2 — Пала-губа,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

931 малый прирост наблюдается у особей размерного класса 6 – 9 мм. Таким образом, в
 932 изученных поселениях максимальную скорость роста следует ожидать у маком среднего
 933 возраста (размера). Совершенно неожиданным для нас было явление максимальной ско-
 934 рости роста маком не в нижнем, а в среднем горизонте осушки (см. рис. 24, А).
 935 По-видимому, в условиях Мурмана фактор осушки начинает оказывать заметное влияние
 936 на скорость роста маком только в верхнем горизонте литорали. Причины снижения ско-
 937 рости роста маком в условиях нижнего горизонта литорали на данном этапе исследований
 938 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./м² 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./м².

Для анализа динамики обилия, на наш взгляд, более информативно рассматривать численность без учета вновь осевших особей. **ОБЪЯСНЯТЬ ПРО ПОПОЛНЕНИЕ ПОСЕЛЕНИЯ ТУТ ИЛИ ГДЕ?** Поскольку материал собирали в конце июля — начале августа, то мы считаем спатом всех особей длиной менее 1 мм. **сюда бы ссылку на размер спата в белом? Зубаха, Полоскин, Гольцев? Флячинская?** В этом случае можно говорить по крайней мере о двух периодах: с 1992 по 1998 год — период относительно низкой численности (менее 800 экз./м²) моллюсков, и с 1999 по 2012 год — относительно высокой (более 1000 экз./м²) (достоверные различия по критерию Манна-Уитни, $W = 6, p-value = 4,5 \times 10^{-13}$) (рис. 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./м²), затем произошло ее увеличение в 1994 году, после чего снова произошло некоторое ее снижение и в 1995–1997 годах она стабилизировалась на более высоком уровне ($\bar{N} = 341$ (9,3) экз./м²) по сравнению с 1992–93 гг. В 1998 году вновь происходит увеличение численности *M. balthica* до уровня 1994 года (около 750–800 экз./м²), после чего в 1999 году средняя 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./м². В 2004 году обилие маком увеличилось в полтора раза и достигло максимума для данного участка за весь период наблюдений. С 2004 по 2006 год численность моллюсков последовательно снижалась (табл. 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.

968 достигла локального минимума и составляла 993 (13,2) экз./м²). В 2007 году произошло
969 достоверное увеличение численности *Macoma balthica* (табл. 17). К 2008 году численность
970 моллюсков снова снижается, после чего до 2012 года были отмечены недостоверные флука-
971 туции (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 6,8429$, *p – value* = 0,14).

972 9.2 Илистая губа острова Горелый.

973 **посчитать и вписать относительные ошибки** На данном участке рассматривали отдель-
974 но 4 зоны, различающиеся по осушке и биотическим условиям. Максимальная численность
975 маком на всех горизонтах литорали была отмечена в 1998 году (рис. 25). Более чем на
976 75% такая высокая численность была связана с обилием особей длиной менее 1 мм. Маки-
977 мальная численность моллюсков наблюдалась на границе среднего и нижнего горизонта
978 в зарослях фукоидов, здесь она составляла более 44 тысяч экз./м².

979 При исключении из анализа особей размером менее 1 мм, численность особей *M. balthica*
980 стала максимальной в 1999 году для всех горизонтов, кроме среднего, на котором мак-
981 симальная численность отмечена в 2000 году (рис. 26). Самая низкая численность за весь
982 период исследований была отмечена в начале интервала наблюдений (1992 – 1993 года)
983 – менее 100 экз./м². С 1994 по 1996 год происходило некоторое увеличение численности
984 маком, однако она на всех горизонтах не превышала 500 экз./м². В 1997 году произошло
985 локальное снижение численности, и с 1998 года происходил ее рост. В 1999 году числен-
986 ность маком составляла 900, 2000 и 1050 экз./м² на среднем горизонте, в поясе фукоидов
987 и у нуля глубин, соответственно. В 2000 году на верхнем горизонте литорали численность
988 особей достиглаа максимума за весь период наблюдений и составила 1500 экз./м², в то
989 время как на остальных горизонтах литорали произошло снижение численности. В даль-
990 нейшем были отмечены менее значительные колебания, и, как показывают данные в 2004,
991 2006 – 2008 и 2011 годах (когда на станциях брали индивидуальные пробы, а не интегри-
992 рованные) эти колебания недостоверны (табл. 18).

993 9.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга

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

горизонт литорали	<i>Kruskal – Wallis</i> χ^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 χ^2 — значения критерия Краскелл-Уоллиса; \bar{N} — средняя численность *M. balthica*, экз./м²; 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./м² в 1992 до 16365 (53 %) экз./м² 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./м² 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./м² в 1997 до 9285 (16,4) экз./м² 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./м² (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./м², в среднем составляя 1823 (8,0) экз./м². 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./м². 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> χ^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 χ^2 — значения критерия Краскелл-Уоллиса; \bar{N} — средняя численность *M. balthica*, экз./м²; D — относительная ошибка средней, %.

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

¹⁰¹⁷ от года к году (табл. 20).

¹⁰¹⁸ 9.5 Южная губа острова Ряшкова

¹⁰¹⁹ Поскольку на литорали Южной губы о. Ряшкова использовали для промывки сито
¹⁰²⁰ с диаметром ячей 1 мм, то доля моллюсков размером менее 1 мм не превышала 1,2 %
¹⁰²¹ и их исключение из анализа не изменило общей картины. На данном участке с 2001 по
¹⁰²² 2010 год численность *Macoma balthica* была относительно стабильна, все флуктуации были
¹⁰²³ недостоверны (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 12,07, p – value = 0,21$). Средняя численность за
¹⁰²⁴ данный период составила 1239 (7,9) экз./м². Однако намечается некоторая тенденция к
¹⁰²⁵ увеличению численности в 2003 – 2004 и 2007 – 2008 году. После 2008 года численность
¹⁰²⁶ постепенно снижается и в 2012 году она составила 142 (27,5) экз./м².

¹⁰²⁷ 9.6 Остров Ломнишный

¹⁰²⁸ На литорали о. Ломнишный для промывки также использовали сито с диаметром ячей
¹⁰²⁹ 1 мм, моллюски длиной менее 1 мм в пробах отсутствовали. На данном участке числен-
¹⁰³⁰ ность маком оставалась относительно стабильной в течении всего периода исследований
¹⁰³¹ (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 9,9, p – value = 0,077$) и в среднем составляла 638 (12) экз./м².
¹⁰³² Некоторое увеличение численности было отмечено в 2008 году (численность составляла
¹⁰³³ 1530 (19) экз./м²).

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

¹⁰³⁶ При изучении динамики численности можно анализировать несколько компонентов.
¹⁰³⁷ Первый компонент — наличие или отсутствие тренда как направленного изменения чис-
¹⁰³⁸ ленности. При убирации тренда остается компонент динамики, для которого двумя край-
¹⁰³⁹ ими случаями будет: стабильная численность, которая поддерживается за счет плотност-
¹⁰⁴⁰ нозависимых процессов как систем обраной связи и неконтролируемый рост численности
¹⁰⁴¹ популяции по экспоненте.

¹⁰⁴² Мы проанализировали динамику численности *M. balthica* на каждом участке на нали-
¹⁰⁴³ чие тренда при помощи теста Мантеля (табл. 21).

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

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

Таблица 21. Выявление трендов в динамике численности *Macoma balthica* на различных участках Белого моря.

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

1044 Было показано наличие тренда на 4 участках: эстуарий р. Лувеньга, материковая ли-
 1045 тораль в районе пос. Лувеньга, Южная губа о. Ряшкова, г. Сельдянная. Для удаления
 1046 тренда из исходных значений были вычтены предсказанные значения из регрессионной
 1047 модели $N = a + b * T$, где N — численность, экз./м², T — годы. По детрендированному
 1048 ряду были рассчитаны частные автокорреляции (*PRCF* - partial rate correlation function).
 1049 Коррелограммы представлены на рисунке 27.

1050 Для большинства временных рядов значение максимального значения достигает *PRCF*
 1051 с лагом 1, что характерно для динамики в отсутствие тренда. Достоверность частных ав-
 1052 токорреляций оценивалась пермутационным методом. Для участков в Южной губе о. Ряш-
 1053 кова и на материковой литорали в Лувеньге были показаны достоверные значений *PRCF*[2],
 1054 причем в Южной губе *PRCF*[2] > *PRCF*[1]. Это показывает наличие в поселении плот-
 1055 ностнозависимых процессов второго порядка. Предположительно, это может быть воздей-
 1056 ствие хищников. Мы надеемся проверить эту гипотезу в ходе дальнейших наблюдений.
 1057 Биологическая интерпретация *PRCF* с большим лагом на настоящий момент представ-
 1058 ляется нам сомнительной.

1059 9.8 Синхронность динамики численности *Macoma balthica* в Канда- 1060 лакшском заливе Белого моря

1061 Для изучения синхронности колебаний численности маком мы использовали тест Ман-
 1062 теля. Для включения большего количества рядов в анализ, он был проведен по двум на-
 1063 борам данных. Первый набор данных включал участки, где при отборе проб промывка
 1064 была на сите с диаметром ячей 0,5 мм. Сюда вошли участки в эстуарии р. Лувеньги, на
 1065 материковой литорали в районе Лувеньги, на о. Горелый, в Западной Ряшковой салме
 1066 и в губах Медвежья и Сельдянная. Результаты корреляционного анализа представлены в
 1067 таблице 22. Три участка в районе Лувеньгских шхер (эстуарий р. Лувеньги, о. Горелый,
 1068 материковая литораль) демонстрировали синхронную динамику поселений. С данными

Таблица 22. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*

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

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

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

1069 участками была синхронна динамика поселения маком в г. Медвежья. Низкая, хотя и
 1070 достоверная корреляция была показана между динамикой на материковой литорали в
 1071 районе Лувенъги и в г. Сельдяной (0,36).

1072 Второй набор данных включал участки, где при отборе проб промывку проводили на
 1073 сите с диаметром ячей 1 мм. Также сюда вошли те участки из предыдущего набора дан-
 1074 ных, где была известна размерная структура моллюсков — из общей численности были
 1075 вычтены численность особей длиной менее 1 мм для возможности сравнения. Всего в дан-
 1076 ный анализ вошло 8 рядов данных: эстуарий р. Лувенъги, материковая литораль в районе
 1077 Лувенъги, о. Горелый, Западная Ряшкова салма, Южная губа о. Ряшкова, о. Ломнишний,
 б. Ключиха и Сухая салма (табл. 23). Интересно отметить, что при редукции данных до

Таблица 23. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*.

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

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

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

1078

1079 численности особей длиной более 1 мм картина меняется. Без изменения остается син-

хронность динамик поселений маком на материковой лitorали в Лувеньге с о. Горелый и эстуарием р. Лувеньги. Так же сохраняется синхронность динамик численности в поселениях в эстуарии р. Лувеньга и Южной губе о. Ряшкова. В то же время поселение в Западной Ряшковой салме, который в предыдущем анализе показывало асинхронность по сравнению с остальными участками, в данном случае демонстрирует синхронность с поселениями на о. Горелый и материковой лitorали в Лувеньге. Также показана синхронность динамик поселений на материковой лitorали в Лувеньге и в бухте Ключица.

Мы использовали значение теста Мантелля как меру сходства рядов данных для тестирования гипотезы, что на более близкорасположенных участках динамика численности *Macoma balthica* более сходна. Для этого по координатам участков была рассчитана матрица расстояний между участками (табл. 24).

Таблица 24. Расстояние между исследованными участками лitorали.

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

Примечание: Расстояние дано в километрах.

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

9.9 Дальний пляж губы Дальнезеленецкая

На данном участке использовали для промывки сито с диаметром ячей 1 мм и особи длиной менее 1 мм в пробах отмечены не были. В течении всего периода времени плотность поселения *Macoma balthica* не превышала 100 экз./м² (рис. 28). В 2003 году произошло уменьшение обилия маком (с 52 (13) до 34 (20) экз./м², критерий Манна-Уитни $W = 854, p - value = 0,001$), после чего численность в 2003 – 2006 оставалась относительно стабильной (в среднем 33 (0,8) экз./м², критерий Краскела-Уоллиса $Kruskal - Wallis\chi^2 = 4,03, p = 0,26$). В 2007 году численность еще увеличилась относительно предыдущего периода ($W = 1155, p - value = 8,7 \times 10^{-8}$) и оставалась стабильной к 2008 году ($W = 516,5, p - value = 0,76$) при этом достигла уровня, максимального для всего периода (72 (0,9) экз./м²).

1105 В качестве точки сравнения использовали количественные данные из статьи Агарова
1106 [и др.], 1976 (рис. 28). Плотность поселения *Macoma balthica* на Дальнем пляже в 1973 году
1107 была сравнима с таковой в 2002 – 2006 годах (25).

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

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

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

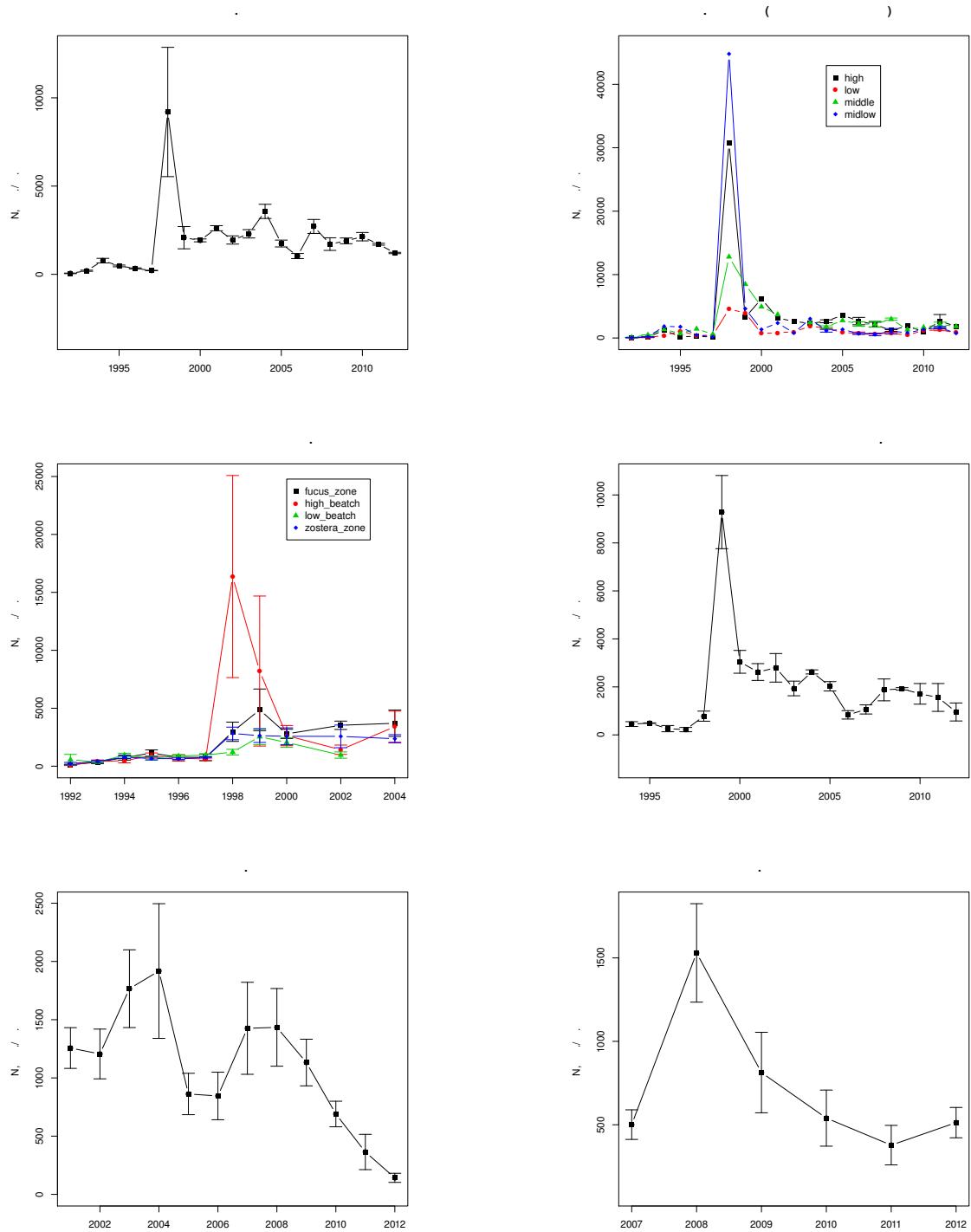


Рис. 25. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива.

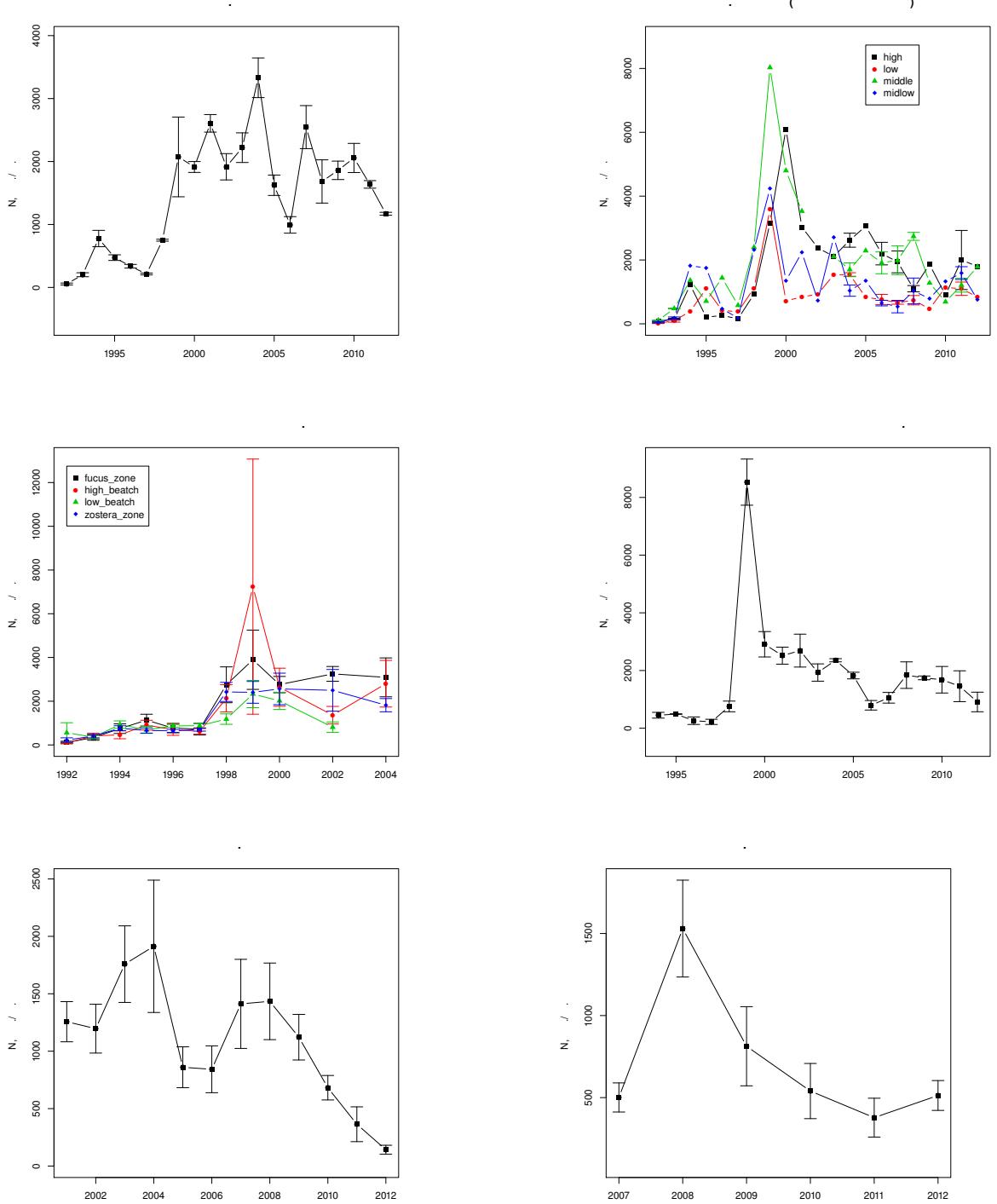


Рис. 26. Динамика численности *Macoma balthica* с длиной раковины более 1 мм в поселениях вершины Кандалакшского залива

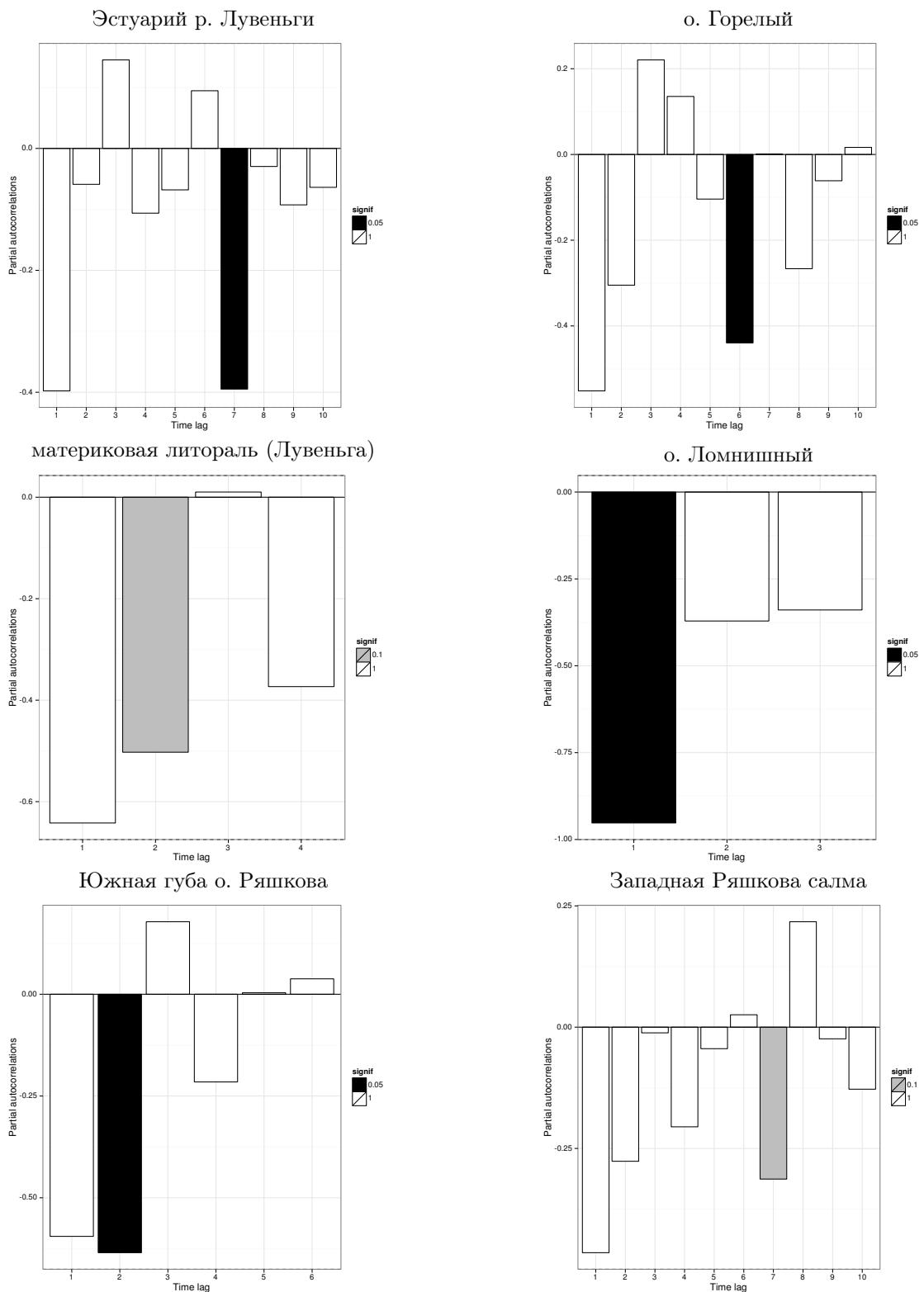


Рис. 27. Частные корреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детрендированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

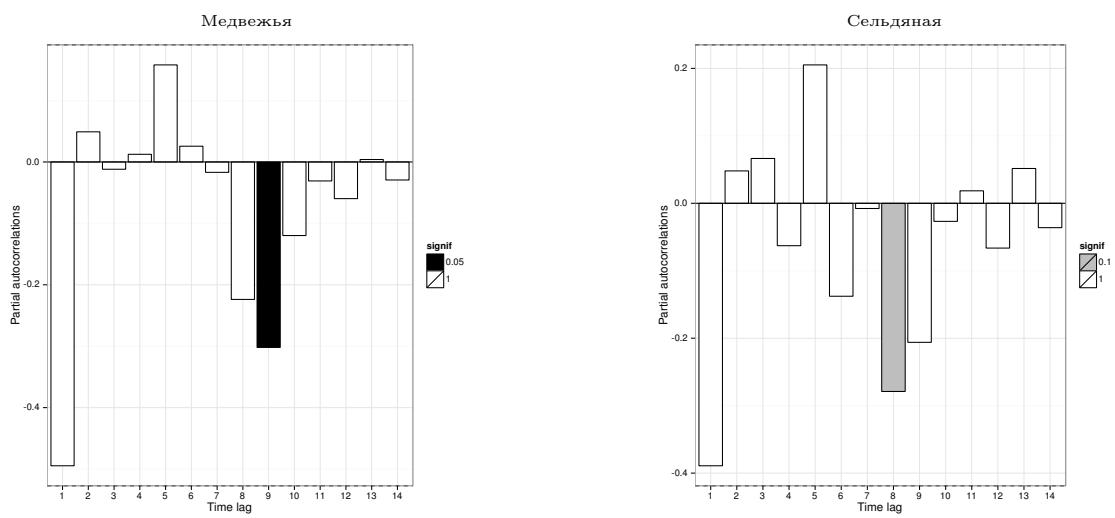


Рисунок 27, продолжение. Частные автокорреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детреднированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

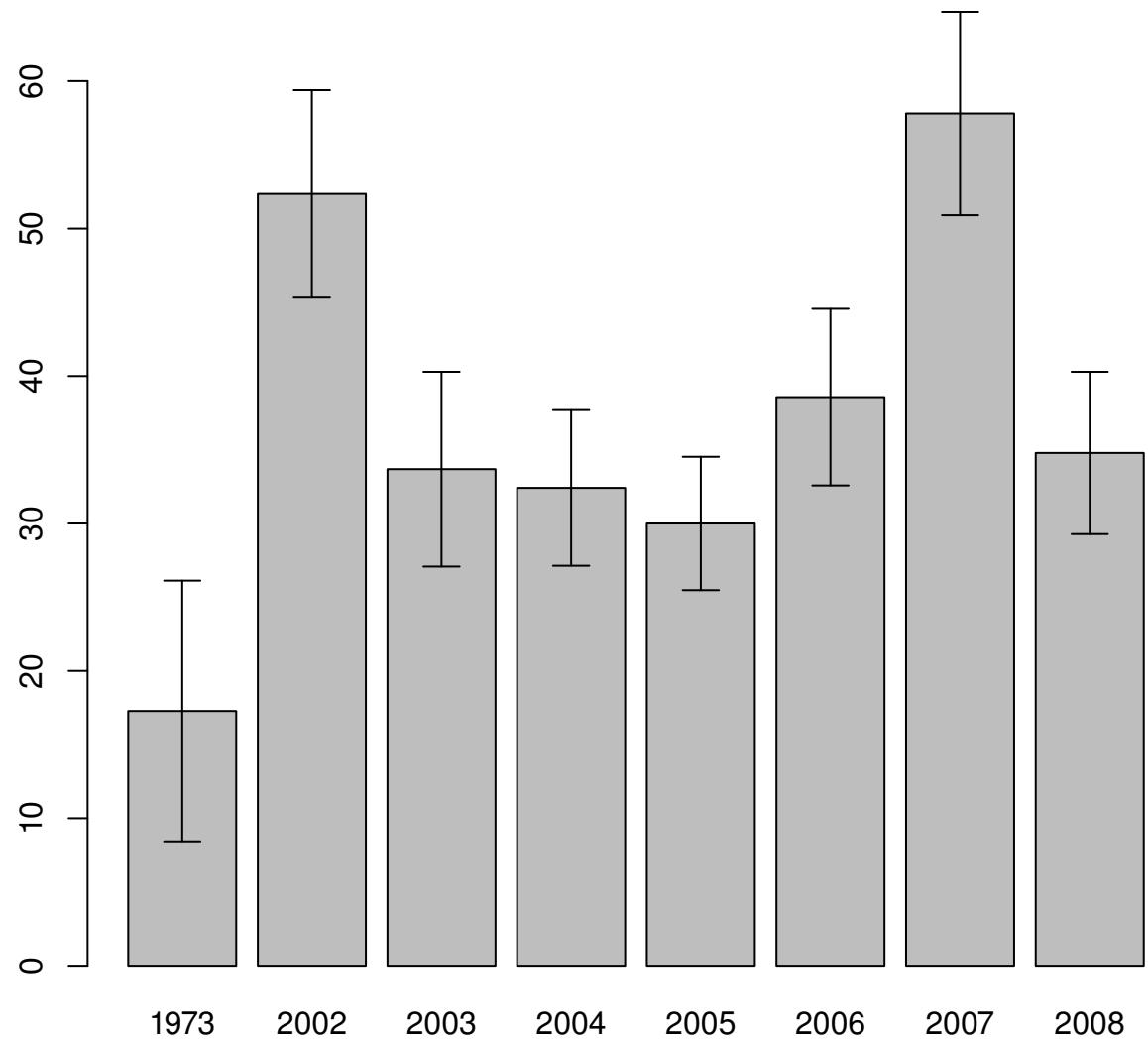


Рис. 28. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* на лitorали Дальнего пляжа г. Дальнезеленецкой (Баренцево море)

Примечание: по оси X — годы наблюдений, по оси Y — средняя плотность поселения, экз./м². Данные 1973 года взяты из статьи Агарова [и др.], 1976

1108 10 Количественные характеристики формирования спа- 1109 та в поселениях *Macoma balthica* на литорали губы Чу- 1110 па (Белое море)

1111 Для получения прямой информации о формировании спата в 2006 году были проведены
1112 ограниченные наблюдения за поселениями в губе Чупа. Было обследовано 2 участка на
1113 о. Кереть: в Сухой салме и в бухте Ключиха, и 2 материковых участка: в бухте Лисья и
1114 в проливе Подпахта.

1115 Обилие *Macoma balthica* на исследованных участках варьировало в значительных пре-
1116 delaх. Так, численность на разных участках составляла от 228 до 1230 экз./м², а биомасса
от 1,1 до 6,2 г/м² (табл. 26).

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

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

Примечание: N_{ad} — средняя численность взрослых маком в поселении, экз./м²; B_{ad} — средняя биомасса взрослых маком в поселении, г/м²; N_{juv} — средняя численность спата маком в поселении, экз./м². В скобках приведена точность учета d в процентах.

1117
1118 Численность взрослых особей *M. balthica* на участке в Сухой салме составляла $1230 \pm$
1119 207 экз./м², а биомасса — $6,2 \pm 1,17$ г/м². На участке были представлены моллюски с ра-
1120 ковиной длиной от 1,1 до 15,7 мм. Размерная структура в Сухой салме характеризовалась
1121 бимодальностью с модальными классами 1,1–2,0 мм и 6,1–8,0 мм (рис. 29). Численность
1122 спата составляла 4980 ± 618 экз./м². Размерная структура спата на данном участке была
1123 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,6 мм (рис. 29).

1124 Численность взрослых моллюсков в Лисьей бухте составляла 1200 ± 199 экз./м², а био-
1125 масса — $1,9 \pm 0,76$ г/м². На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от
1126 1,0 до 14,3 мм. Размерная структура в Лисьей бухте характеризовалась бимодальностью
1127 с модальными классами 1,1–3,0 мм и 8,1–10,0 мм (рис. 29). Численность спата со-
1128 ставляла 4040 ± 832 экз./м² (рис. 5). Размерная структура спата на данном участке была
1129 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. 29).

1130 Численность взрослых маком на участке в бухте Ключиха составляла 476 ± 291 экз./м²
1131 , а биомасса — $1,1 \pm 0,27$ г/м². На участке были представлены моллюски с раковиной дли-
1132 ной от 1,3 до 11,5 мм. Размерная структура в бухте Ключиха характеризовалась бимо-
1133 дальностью с модальными классами 1,1–2,0 мм и 6,1–8,0 мм (рис. 29). Численность
1134 спата составляла 4240 ± 441 экз./м². Размерная структура спата на данном участке была
1135 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,75 мм (рис. 29).

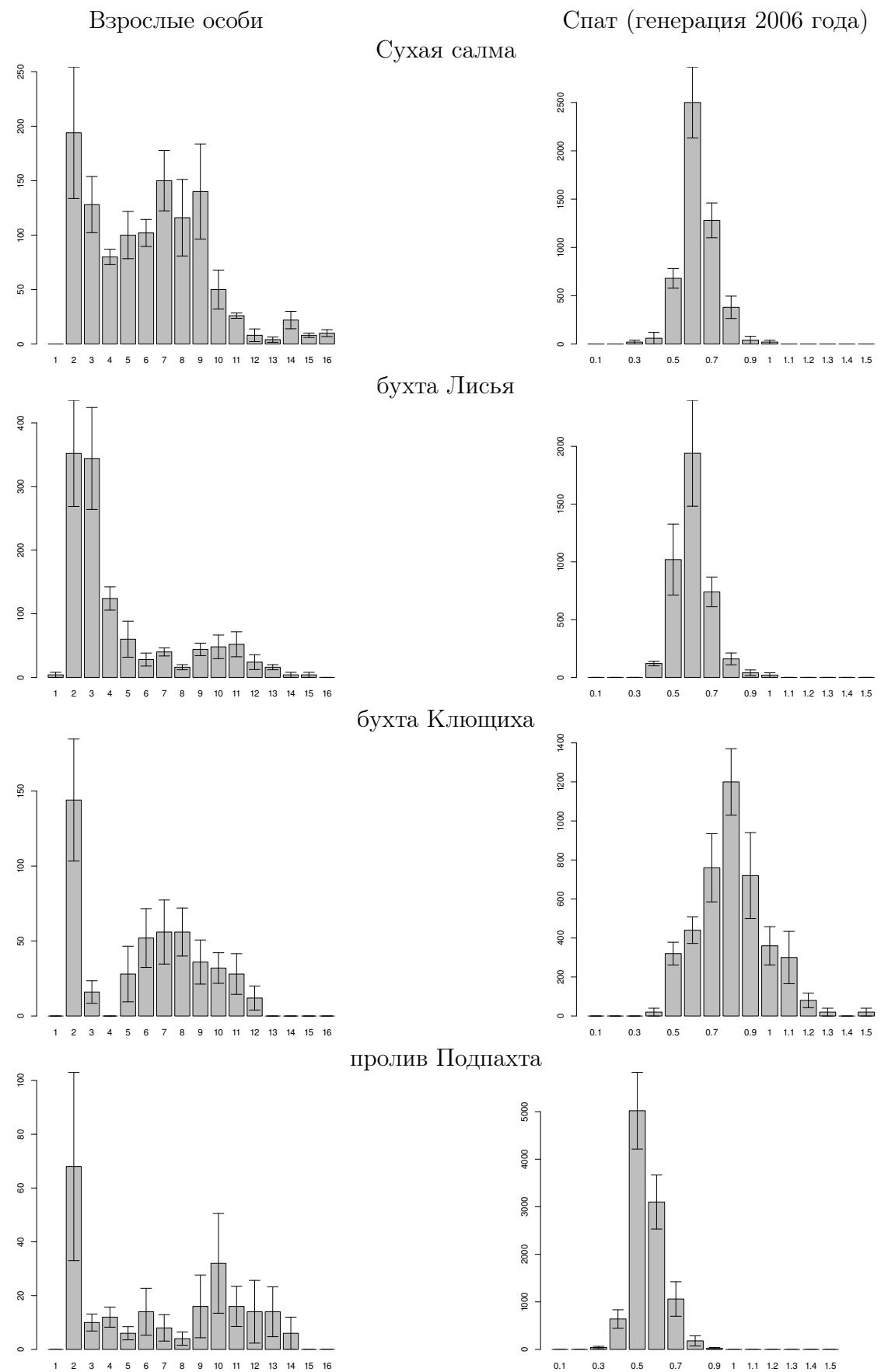


Рис. 29. Размерная структура поселений *Macoma balthica* на участках в губе Чупа в 2006 году и спата, осевшего в данных поселениях

1136 Численность *M. balthica* в проливе Подпахта составляла 228 ± 69 экз./м², а биомасса —
 1137 $1,9 \pm 1,21$ г/м². На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от 1,1 до
 1138 13,5 мм. Размерная структура на участке в проливе Подпахта характеризовалась бимо-
 1139 дальностью с модальными классами 1,1 — 2,0 мм и 9,1 — 10,0 мм (рис. 29). Численность
 1140 спата составляла 10060 ± 1493 экз./м². Размерная структура спата на данном участке была
 1141 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. 29).

1142 Для выявления связи численности спата с обилием (численностью и биомассой) взрос-
 лых маком был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. 27). Достоверная

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

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

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

1143
 1144 корреляция ($r_S = -0,46$) была показана между численностью спата и средней численно-
 1145 стью взрослых маком в поселении, в то время как корреляция количества спата со средней
 1146 биомассой взрослых особей оказалась недостоверной.

1147 Также был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена для обилия спата
 1148 и средней численности отдельных размерных групп взрослых маком. Для этого были
 выделены размерные группы с шагом 3 мм (рис. 30, А). Достоверный отрицательный

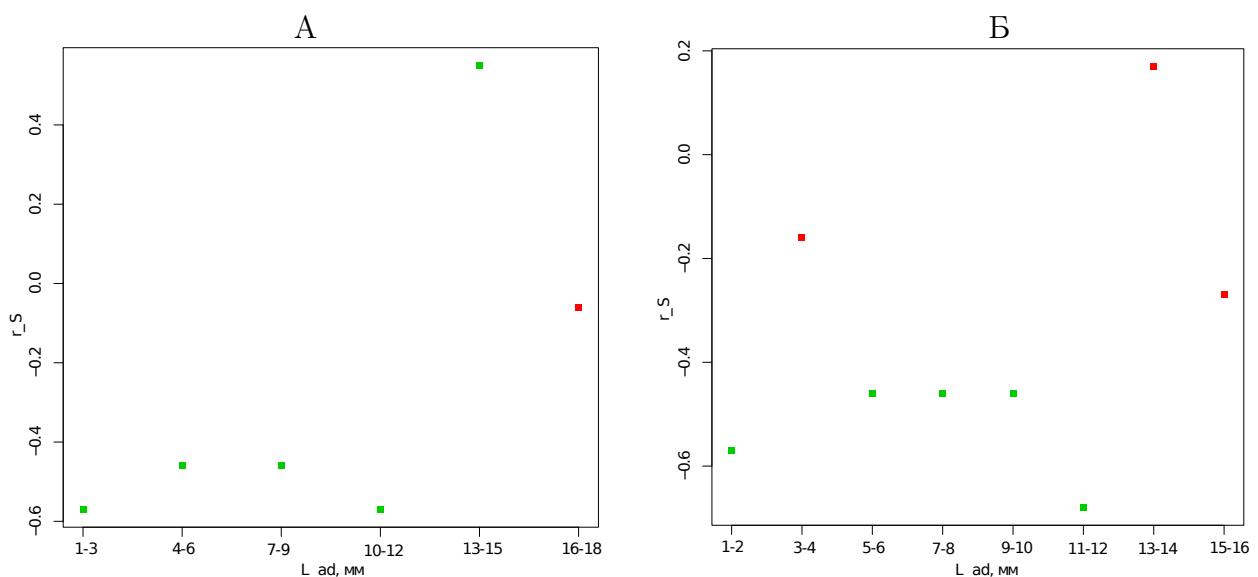


Рис. 30. Изменение силы и характера корреляции численности спата с численностью взрос-
 лых особей в поселениях, с учетом размерной характеристики последних

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

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

1149

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

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

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

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

	SS	df	MS	F	p	ν^2	m_{ν^2}	F_{ν^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, ν^2 — сила влияния фактора, m_{ν^2} — ошибка силы влияния, F_{ν^2} — значение критерия Фишера для силы влияния.

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

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

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

	N_f , экз./м ² (d, %)	B_f г/м 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./м²; B_f — средняя суммарная биомасса макробентоса в поселении, г/м². В скобках приведена точность учета (в %)

щиха ($N = 1344 \pm 256,2$ экз./м²; $B = 37,8 \pm 12,9$ г/м²). Большие численности были отмечены

1168 в Сухой Салме ($N = 9381 \pm 2678$ экз./ m^2) и проливе Подпахта ($N = 7169 \pm 4545$ экз./ m^2),
1169 но различия между этими участками недостоверное. Однако по биомассе макрозообентоса
1170 участок в Сухой Салме на порядок отличается от пролива Подпахта ($B = 147,1 \pm 17,3$ г/ m^2
1171 и $46,6 \pm 9,0$ г/ m^2 , соответственно). Максимальное обилие макробентоса отмечено на участ-
1172 ке в бухте Лисьей, где численность ($42544 \pm 4753,4$) достоверно отличается от всех других
1173 участков, а биомасса достоверно больше, чем в проливе Подпахта и бухте Ключица, но
1174 не отличается от аналогичного показателя в Сухой Салме.

1175 Для выявления связи численности и биомассы макрозообентоса на численность спа-
1176 та *M. balthica* был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. 30).
Достоверной корреляции между численностью спата макомы с суммарными численно-

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

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

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

1177
1178 стью и биомассой макрозообентоса обнаружено не было.

1179 11 Динамика пополнения поселений *Macoma balthica* в Бе- 1180 лом море

1181 При изучении динамики поселений бентосных организмов с планктонной личинкой
1182 важную роль играет пополнение поселений молодью. Оседание *M. balthica* в Белом море
1183 происходит с июля по сентябрь (Н. Максимович, 1985; Семенова, 1980), поэтому данные,
1184 собранные в июле, не описывают величину оседания в текущем году. Однако мы можем
1185 оценить пополнение предыдущего года по обилию особей возрастом 1+. Для Северного
1186 моря показано, что в пополнении поселений молодью выживаемость спата в первую зи-
1187 му не менее важна, чем непоследственно количество осевших особей (Beukema, Honkoop,
1188 Dekker, 1998; Strasser, Günther, 2001). Подобные данные известны и для Белого моря (Н.
1189 Максимович, Герасимова, 2004). Поэтому, на наш взгляд, с точки зрения существования
1190 поселения, оценка пополнения поселения как численности особей, переживших первую
1191 зиму, более информативна.

1192 11.1 Размер моллюсков *M. balthica* в возрасте 1 года

1193 Поскольку в мониторинговых исследованиях в вершине Кандалакшского залива фик-
1194 сировалась только длина раковины без определения возраста, то в 2012 – 2013 году были
1195 проведены измерения длин колец зимней остановки роста у особей длиной менее 3 мм
1196 (рис. 31, А). Данные получены для участков на о. Горелый, в эстуарии р. Лувенъги и в
1197 Западной Ряшковой салме. Распределение измеренных особей по возрастам представлено
1198 на рис. 31, В.

1199 Особи возрастом 1+ с различных горизонтов литорали острова Горелый не разли-
1200 чаются по размеру (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 3,12, p = 0,37$), поэтому в дальнейшем мы
1201 рассматриваем их как одну выборку (рис. 32).

1202 По результатам теста Краскел-Уоллиса годовалые моллюски с разных участков раз-
1203 личались по длине (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 17,6, p = 0,00015$) (33, поэтому было проведено
1204 попарное сравнение участков (табл. 31). Размер годовалых особей не различался на участ-
1205 ках, расположенных в районе Лувенъгских шхер (о. Горелый и эстуарий р. Лувенъги), и
1206 отличался от особей из Западной Ряшковой салмы.

1207 Для определения границ размерно-возрастных классов *Macoma balthica* возрастом 0+,
1208 1+ и 2+ были рассчитаны средние размеры особей каждого возраста (табл 32). Пограничный
1209 размер между двумя когортами рассчитывали как середину между средними размерами
1210 особей в когорте. Таким образом, в дальнейшем для участков, расположенных в акватории
1211 Лувенъгских шхер, маком длиной менее 1,2 мм рассматривали как спат, а длиной от 1,2
1212 до 1,8 мм – как особей возрастом 1+. Для участков на о. Ряшков пограничные значения
1213 составили 1,3 и 1,9, мм соответственно. Для участка на о.Ломнишном мы использовали
1214 данные, полученные для о. Ряшкова.

1215 Таким образом были получены данные по динамике численности годовалых маком на

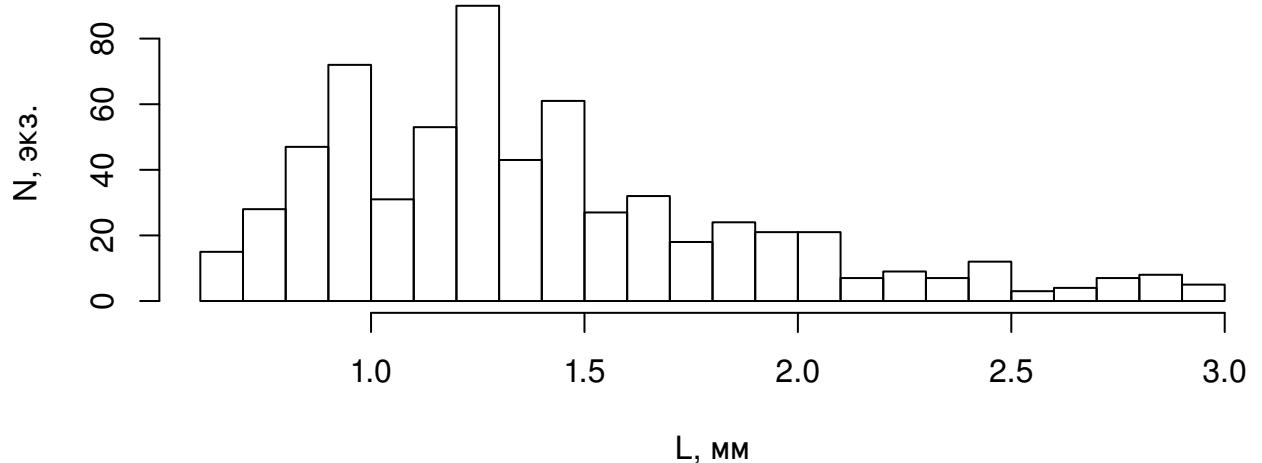
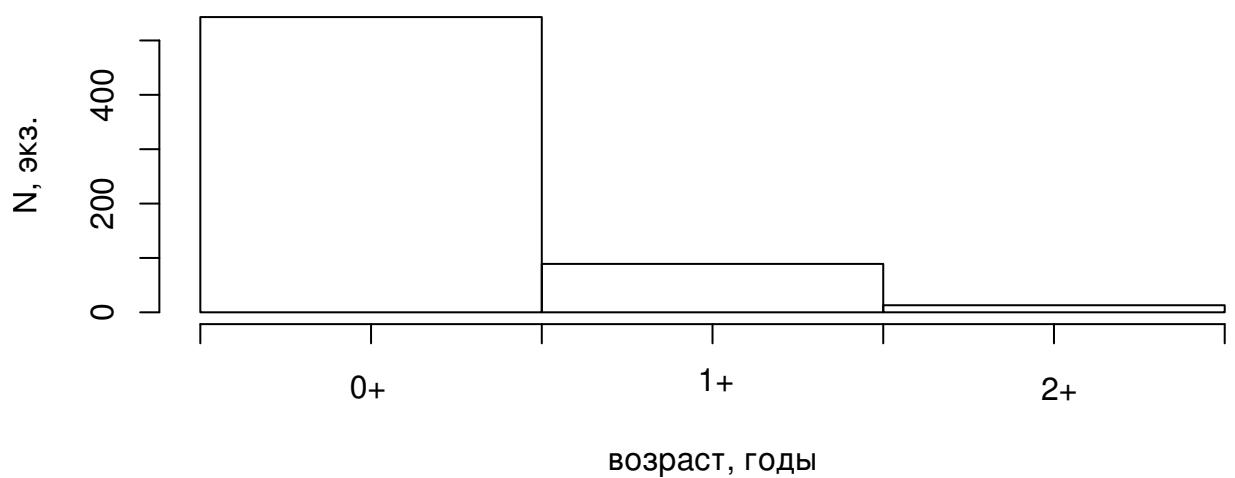
A**B**

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

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

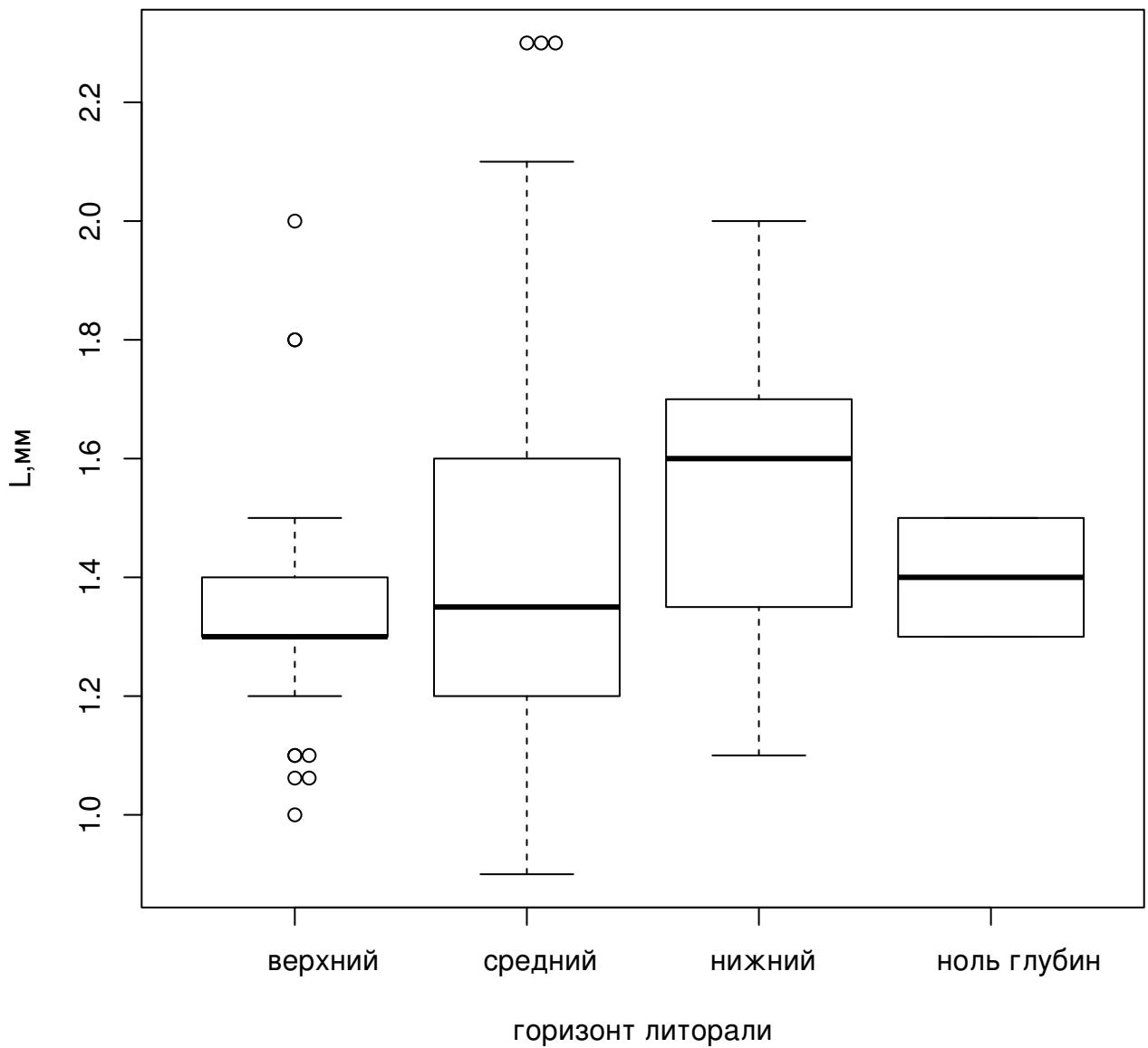


Рис. 32. Размеры годовалых моллюсков *M. balthica* на разных горизонтах литорали о. Горелый

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

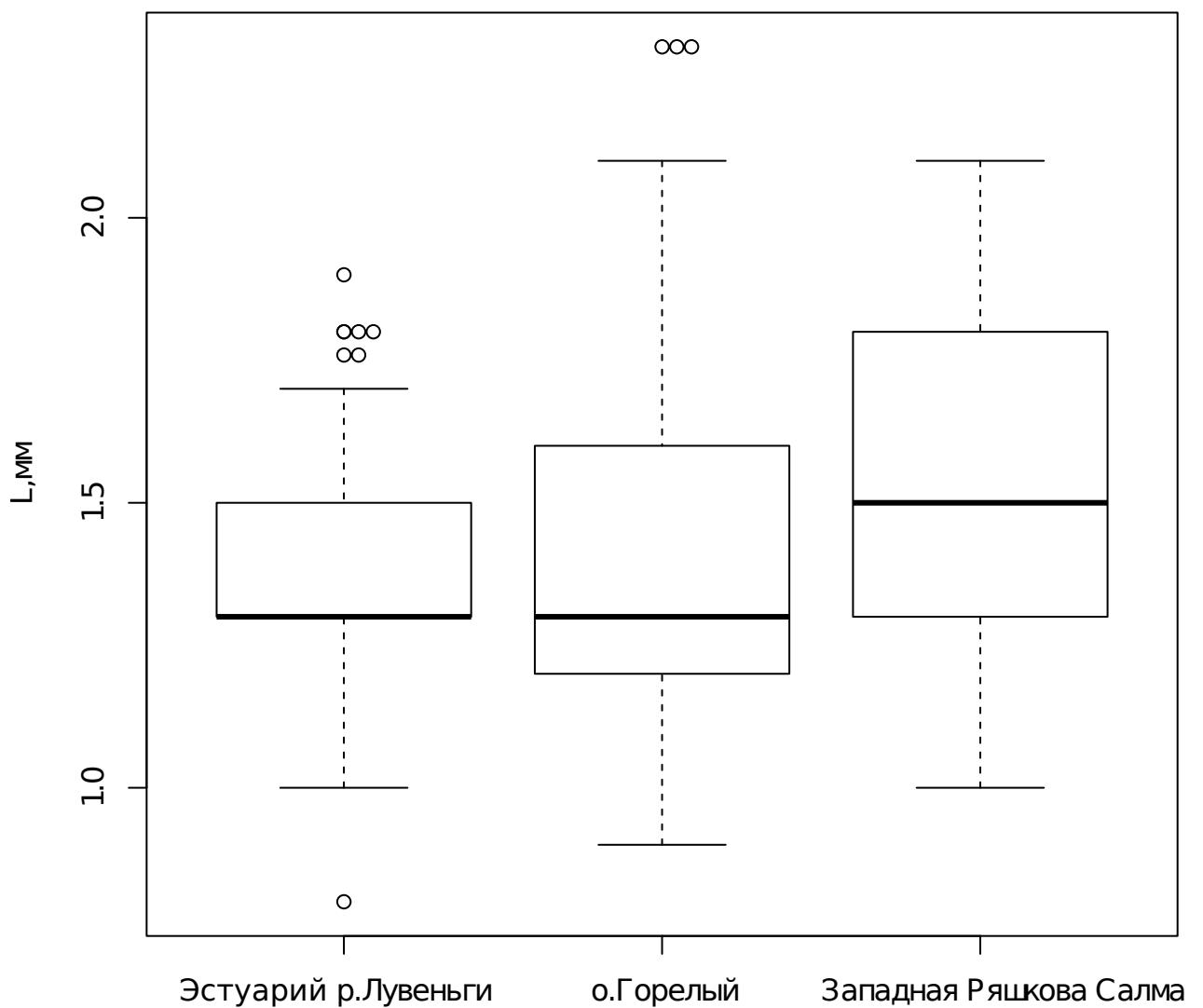


Рис. 33. Размеры годовых моллюсков *M. balthica* на разных участках литорали
Примечание: L, мм —длина раковины. «Ящик» на графике соответствует 1 и 3 квартилю, жирная горизонтальная линия —медиана, «усы» —1,5 межквартильных размаха

1216 6 мониторинговых участок (рис. 34). Численность годовалых особей значительно варьи-
1217 рует год от года. В некоторые годы макомы возрастом 1+ отсутствуют в поселениях.
1218 Максимальные численности годовалых особей варьировали между участками от 600 на
1219 Ломнишном до 5500 на верхнем горизонте материковой литорали в Лувеньге.

1220 Важно отметить, что именно флюктуации численности годовалых особей во-многом
1221 определяют изменения общего обилия маком (рис. 35). Корреляция между данными па-
1222 раметрами показывает сильную связь (*Spearman* $\rho = 0,83, p < 0,0001$).

1223 В работах предполагается что пополнение локальных поселений массовых бентос-
1224 ных организмов с планктонной личинкой не зависит от количества половозрелых особей
1225 в нем, поскольку единый личиночный пул в планктоне формируется за счет всех полу-
1226 возрелых особей в гидрологически-замкнутой акватории. Мы попробовали на имеющихся
1227 материалах проверить данную гипотезу. Поскольку для маком в Белом море показано
1228 (Н. Максимович, 1985; Семенова, 1980), что ключевым фактором для возможности полу-
1229 возрелости является именно размер, а не возраст животного, и этот размер для макомы
1230 составляет 8 мм, мы оценивали корреляцию численности годовалых особей в поселении с
1231 численностью особей длиной более 8 мм в предыдущий год (т.е. в год оседания) (рис. 36).
1232 Коэффициент коллеряции Спирмена между указанными параметрами был достоверный,
1233 но низкий (*Spearman* $\rho = 0,39, p < 0,0001$).

1234 Если предположить, что при размножении формируется общий личиночный пул, а в
1235 дальнейшем на выживаемость влияют зимние условия, можно предположить, что гео-
1236 графически близкие поселения должны пополняться синхронно. Мы проверили гипоте-
1237 зу о синхронности пополнения поселений при помощи корреляции Мантеля (табл. 33).
1238 Синхронность в пополнении была показана для ряда участков. В поселении на о. Горелом
1239 успешные пополнения происходили синхронно с поселениями на материковой литорали в
1240 Лувеньге и двумя участками литорали на о. Ряшкове (Южная губа и Западная Ряшко-
1241 ва салма). Также элементы синхронности были отмечены для поселений на о. Ряшкове с
1242 участком в эстуарии р. Лувеньги.

1243 Также было проведено сравнение степени синхронности динамики пополнения посе-
1244 лений (в качестве меры синхронности использовали значение коэффициента корреляции
1245 Мантеля) и расстояния между участками. Не было показано достоверной связи между
1246 указанными параметрами (*Mantel* $r = -0,08, p = 0,67$).

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

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

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

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

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

Примечание: В ячейках указано среднее арифметическое с ошибкой.

Таблица 33. Синхронность динамики пополнения поселений *Macoma balthica*

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

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

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

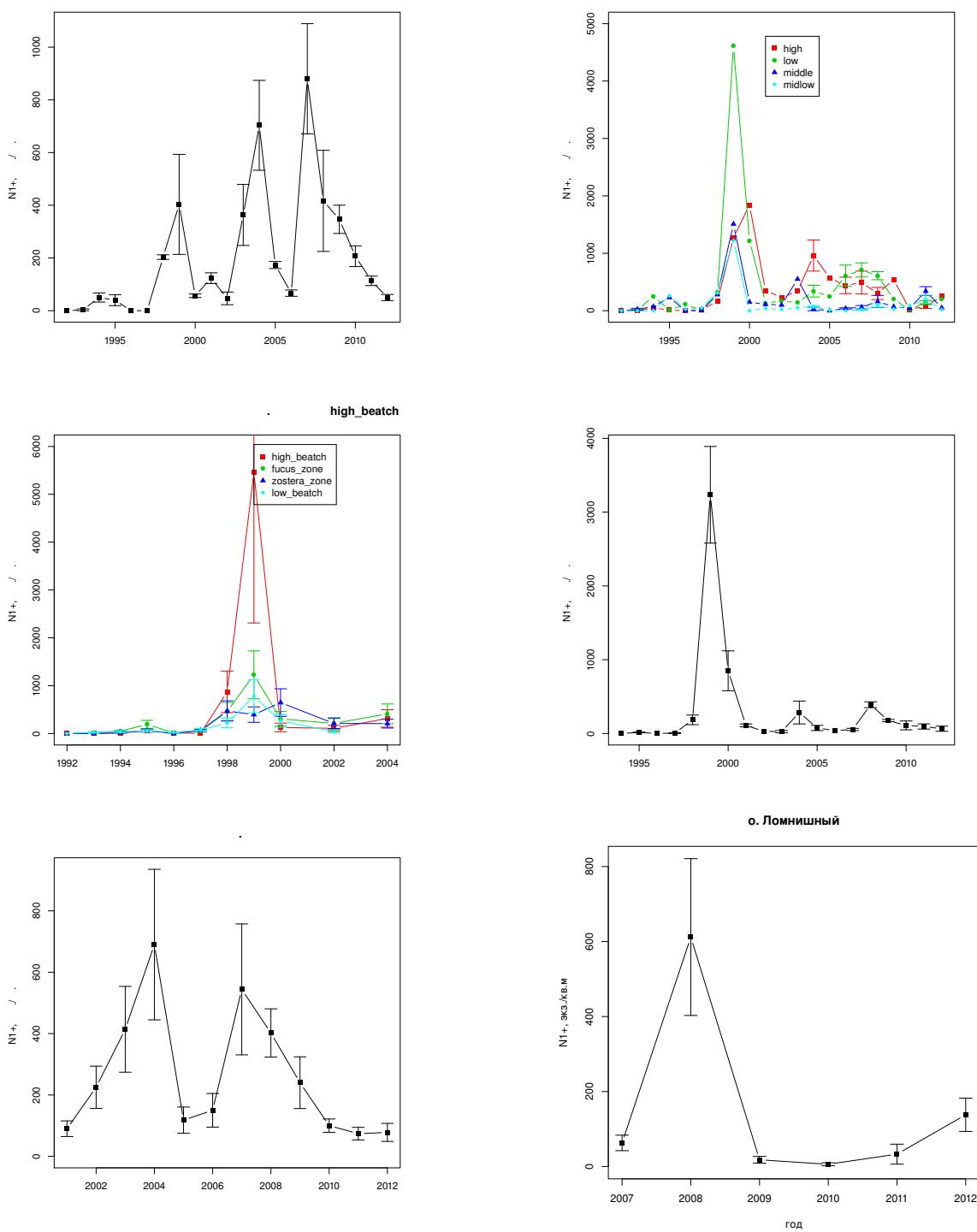


Рис. 34. Динамика численности годовых *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива

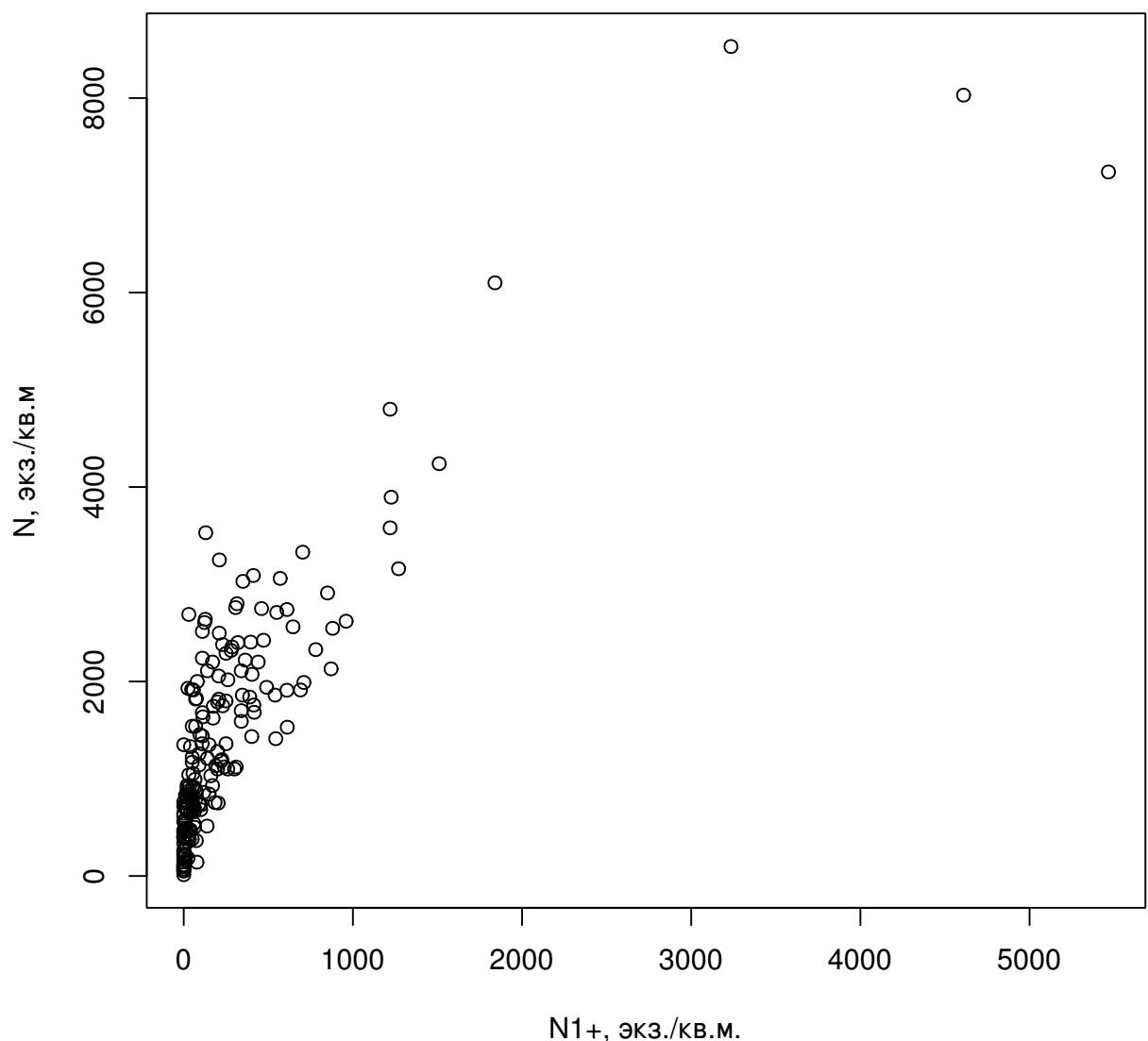


Рис. 35. Соотношение общей численности *Macoma balthica* и численности особей возрастом 1+
Примечание: N1+ — численность маком возрастом 1 год, экз./м². N — общая численность маком в поселении, экз./м².

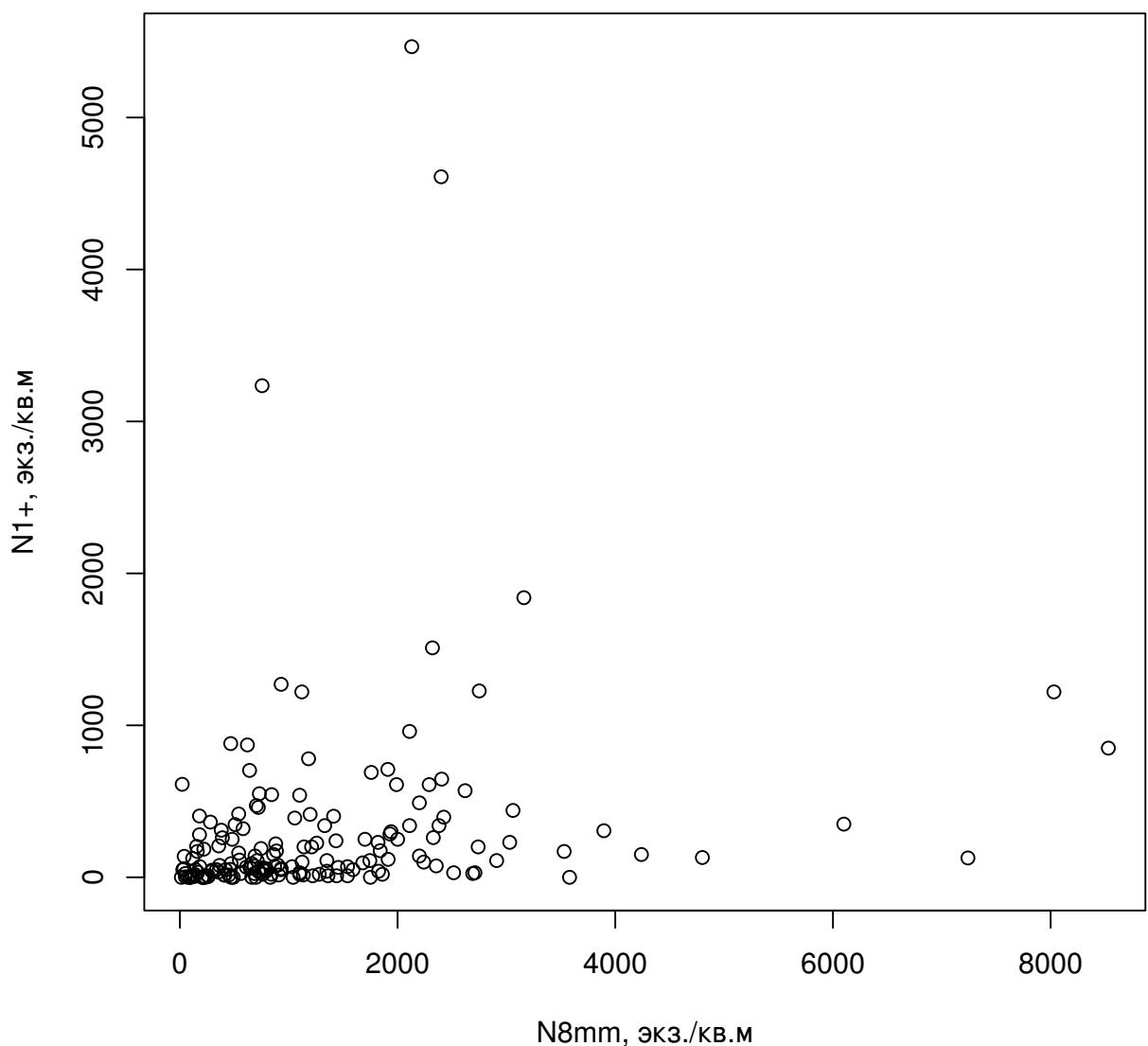


Рис. 36. Связь численность годовалых особей *Macoma balthica* и количества половозрелых особей в год их оседания

Примечание: N8mm — численность маком с длиной раковины больше 8 мм в поселении в год оседания, экз./м². N1+ — численность годовалых маком через год после года оседания, экз./м².

1247 12 Обсуждение результатов.

1248 12.1 Физико-географическая характеристика Белого и Баренцева 1249 морей

1250 Белое и Баренцево моря — арктические моря, однако литоральная фауна во многом
1251 сформирована бореальными видами (Зенкевич, 1963). Однако условия обитания гидро-
1252 бионтов в них значительно отличаются.

1253 12.1.1 Белое море

1254 Белое море глубоко врезается в материк, и с этим связывают континентальность кли-
1255 мата: лето относительно теплое, зима продолжительная и суровая. Зимой температура
1256 воздуха может опускаться до $-20 - -30^{\circ} C$, а летом подниматься до $+30^{\circ} C$, хотя обычно
1257 не превышает $15 - 20^{\circ} C$. В северных районах Белого моря температура воздуха в среднем
1258 ниже, чем в южных (Бабков, Голиков, 1984). Для губы Чупа минимальная температура
1259 воздуха наблюдается в январе (в среднем $-11^{\circ} C$), а максимальная в июле (в среднем
1260 $+14,7^{\circ} C$) (Бабков, 1982).

1261 Летом в вершинных частях заливов и на мелководье вода может прогреваться до
1262 $20 - 24^{\circ} C$. Зимой температура воды отрицательная, порядка $-1,5^{\circ} C$ (Бабков, Голиков,
1263 1984). Кандалакшский залив является наиболее прогреваемым участком. В западной его
1264 части среднегодовая температура воды составляет $4^{\circ} C$ (при разбросе от 3,2 до $5,1^{\circ} C$),
1265 а амплитуда межсезонных колебаний составляет в среднем $14,8^{\circ} C$ (от 13,0 до $16,5^{\circ} C$)
1266 (Кузнецов, 1960). В губе Чупа среднегодовая температура всей толщи воды составляет
1267 менее $2^{\circ} C$. Поскольку литораль находится в зоне влияния поверхностной водной массы,
1268 то зимой обитатели подвергаются воздействию отрицательных температур ($-1,5^{\circ} C$), в то
1269 время как летом вода на литорали прогревается до $+19,3^{\circ} C$ (Бабков, 1982).

1270 Другим важным для гидробионтов фактором является соленость воды. В Белом море
1271 среднегодовая соленость поверхностных вод составляет $23 - 25 \text{ \%}$. По данным А.И.Бабкова
1272 и А.Н.Голикова (1984) в районе Кандалакши соленость может изменяться от 7 до 26 \% .
1273 Такие колебания связаны с обширным материковым стоком, частично с осадками и, в
1274 первую очередь, с весенним таянием льдов (Наумов, Федяков, 1993). Вода в губе Чупа
1275 значительно распреснена, в первую очередь за счет стока рек Пулонга и Кереть, но также
1276 за счет ручьев. В верхнем 10 метровом слое, то есть в слое, омывающем литораль, отме-
1277 чены сезонные колебания солености более 10 \% (от 15 до 26 \%), при этом максимальная
1278 соленость достигается в ноябре, а минимальная — в апреле (Бабков, 1982).

1279 В зимнее время для Белого моря характерен ледовый покров. При подвижках припая
1280 возможно истирание выступающих над поверхностью структур, в том числе живых орга-
1281 низмов. Кроме того, возможен перенос организмов, вмерзших в лед или находящихся на
1282 примерзших водорослях. Время ледостава в разных районах Белого моря отличается. В
1283 губах Кандалакшского залива лед появляется в первой половине сентября и держится до

1284 второй половины мая. В губе Чупа формирование льда начинается в устьях рек и ручьев,
1285 а также в небольших закрытых губах, где на формирование льда мало оказывает влияние
1286 ветрового волнения. Неподвижный лед обычно формируется в первой половине декабря.
1287 Продолжительность ледостава в среднем составляет 5 месяцев, но в суровые годы может
1288 доходить до 7 месяцев.

1289 Исследованные нами участки были расположены в основном вершине Кандалакшско-
1290 го залива, кроме того, мы располагаем данными о поселениях маком в губе Чупа. Пред-
1291 ставленные в исследовании участки были достаточно разнообразны в географическом и
1292 абиотическом плане. Представлены поселения, расположенные как на материковой ли-
1293 торали (бухта Лисья, пролив Подпахта, Лувеньга), так и на островах (два участка на
1294 о. Кереть, два участка на о. Ряшков, о. Ломнишний, о. Горелый Лувенъгских шхер). Два
1295 участка (эстуарий р. Лувенъги, Сухая салма) расположены в области влияния эстуариев
1296 рек (Лувенъга и Кереть, соответственно) и характеризуются пониженной соленостью по
1297 сравнению с остальными. Разнообразна и степень прибойности: от прибойной литорали
1298 в б. Ключиха до затишных губ (участки в Сухой салме, в Южной губе о. Ряшкова, на
1299 о. Горелом).

1300 Таким образом, участки биотопически разнородны и относительно полно характери-
1301 зуют разнообразие илисто-песчаных литоралей в Кандалакшском заливе.

1302 12.1.2 Баренцево море

1303 Баренцево море — окраинное море, характерной особенностью гидрологического режи-
1304 ма Баренцева моря является наличие двух водных масс — арктической (полярные воды,
1305 большую часть года покрытыми плавучими льдами) и субарктической (субполярных вод,
1306 свободных от плавучих льдов) (Адров, 1992).

1307 Постоянный подток теплых атлантических вод препятствует образованию льда вдоль
1308 Мурманского побережья, и он встречается главным образом во внутренних частях губ и
1309 заливов. Несколько большее количество льда образуется ежегодно в юго-восточном районе
1310 Мурмана, в то время как по Западному Мурману, как правило, не образуется сплошного
1311 припая. В основном, исключая некоторые опресненные закрытые бухты и заливы, влияние
1312 морского льда на распределение животных невелико, гораздо большее значение зимой
1313 играет сильное промораживание литорали во время отлива (Пропп, 1971).

1314 Приливы на Мурмане являются правильными полусуточными и образуются единой
1315 атлантической приливной волной. Далее она распространяется вдоль Мурмана на восток
1316 до Новой Земли. Высота приливной волны составляет 3 метра.

1317 В среднем, соленость вод у Мурманского побережья составляет 33,2 – 33,6 %. Только
1318 весной во время сезонного увеличения берегового стока наблюдается краткое распреснение
1319 поверхностных слоев до 28–30 %, однако толщина опресненного слоя не превышает 2–3 м.

1320 Кольский залив — самый крупный из заливов Мурманского побережья Баренцева моря,
1321 лежит на границе Восточного и Западного Мурмана. Географически в Кольском за-
1322 ливе выделяются три части, называемые коленами залива.

1323 Первое, северное или нижнее колено простирается от входа в Кольский залив до линии,
1324 соединяющей устье губы Средней и мыс Лас. Эта часть залива наиболее глубоководная
1325 (более 400 м). Береговая линия северного колена Кольского залива чрезвычайно изрезана,
1326 и здесь находятся самые крупные губы, в том числе Пала-губа, ставшая объектом наших
1327 наблюдений (Дерюгин, 1915).

1328 Среднее колено (глубины до 200 м) изогнуто в направлении к северо-западу и простира-
1329 ется на юг до мысов Пинагория и Мишукова. Второй участок наблюдений был расположен
1330 в районе границы северного и среднего колена Кольского залива (Ретинское).

1331 Южная или верхняя часть наиболее мелкая (глубина около 50 м), имеет направление с
1332 севера на юг, как и нижняя. В кут Кольского залива впадает две крупные реки — Тулома
1333 и Кола, и одна более мелкая — Лавна (там же). В районе самого узкого участка Кольского
1334 залива (Абрам-мыс) был расположен третий участок исследования в данном районе. По-
1335 следний участок, исследованный в Кольском заливе был расположен на западном берегу
1336 залива в черте города Мурманск (Северное Нагорное) в 3 км от устья реку Туломы.

1337 Воды Кольского залива неоднородны по своим свойствам. Это связано с несколькими
1338 причинами: большая протяженность залива, наличие глубоко вдающихся в побережье губ,
1339 влияние стока рек и ручьев. Гидрологическое лето начинается в поверхностных слоях воды
1340 в начале июля и продолжается до конца августа. Летом вода прогревается до $+8 - +18^{\circ} C$
1341 в различных частях залива.

1342 В северном колене залива летом поверхностный слой значительно распреснен и со-
1343 леность может достигать 8 %, причем толщина распресненного слоя может достигать
1344 3 – 4 метров. Глубже соленость не опускается ниже 30 % и у дна достигает 34 %. Зимой
1345 соленость поверхностного слоя также составляет 30 – 34 %.

1346 В южном колене в районе Абрам-мыса колебания солености на поверхности еще более
1347 заметны. Здесь сказывается не только сезонность стока, но и значительное влияние оказы-
1348 вает приливно-отливные течения. Летом во время прилива поверхностный слой толщиной
1349 до 3 метров обладает соленостью от 2 до 16 %, в то время как на глубине 3 метра соленость
1350 колеблется в пределах от 28 до 31 %. В отлив мощность опресненного слоя увеличивается
1351 до 8 метров, а поверхностная вода становится практически пресной (там же).

1352 Таким образом, исследованные нами участки в Кольском заливе расположены в кон-
1353 трастных по географическим условиям его частях и позволяют относительно полно судить
1354 о данной акватории.

1355 Фауна литораль Западного Мурмана наиболее богата по сравнению с остальным Мур-
1356 манским побережьем. Традиционно, это связывают с более высокой среднегодовой темпе-
1357 ратурой (температура воздуха в губах Западного Мурмана может быть на $0,4^{\circ} C$ выше по
1358 сравнению с Восточным Мурманом) и соленостью (выше 31 % в поверхностном слое) и за-
1359 крытости губ Западного Мурмана от основной акватории моря (Гурьянова, Закс, Ушаков,
1360 1930). К сожалению, данный регион оказался для нас малодоступен при исследованиях,
1361 и мы располагаем лишь данными об обилии маком в губах Ура и Печенга. Однако дан-
1362 ные губы расположены в разных частях Западного Мурмана, что позволяет нам делать

1363 предвательные выводы о данном регионе.

1364 Береговая линия Восточного Мурмана менее изрезана, чем Западного Мурмана. По-
1365 бережье большинства небольших заливов и губ не защищено от прибойного воздействия
1366 (Гурьянова, Ушаков, 1929). Таким образом, Восточный Мурман на большем его протяже-
1367 нии не является благоприятным для развития литоральных инфаунных сообществ, однако
1368 существуют глубоко вдающиеся в побережье бухты, в которых обнаруживается меньшее
1369 волновое воздействие. Именно на литорали таких губ и заливов и формируются наиболее
1370 богатые инфаунные сообщества данного региона, включающие *M. balthica*.

1371 Наша исследования охватывают Восточный Мурман на значительном его протяжении:
1372 6 участков от губы Гаврилово до губы Ивановская (длина береговой линии более 150 кило-
1373 метров). Обследованные бухты варьируют по длине, степени изолированности и наличию
1374 в них ручьев и небольших рек, влияющих на локальное опреснение.

1375 География исследований охватывает в том числе Дальний пляж губы Дальнезеленец-
1376 кой — исторически наиболее обследованной бухты на Мурмане. Губа Дальнезеленецкая
1377 включает в себя две бухты — бухта Оскара и бухта, в кутовой части которой располагается
1378 литоральная отмель Дальнего Пляжа. Важной характеристикой губы является изолиро-
1379 ванность ее от интенсивного волнового воздействия за счет наличия островов на входе.

1380 При максимальных отливах протяженность литорали Дальнего пляжа с северо-запада
1381 на юго-восток составляет около 460 м, а с юго-запада на северо-восток — около 400 м.

1382 В южной части отмели располагается дельта небольшого Зеленецкого ручья, вызываю-
1383 щего незначительное опреснение. Так, грунтовая вода, взятая у самого ручья, имеет соле-
1384 ность 32,9 ‰, а взятая на два метра в стороне от ручья — 34,07 ‰(Prigorovskiy _ 1948).
1385 Гидрологический режим характеризуется тем, что в бухту заходят воды из более глубоких
1386 и холодных слоев открытого моря, что вызывает уменьшение температуры и повышение
1387 солености (Voronkov _ et _ al _ 1948).

1388 Волновая активность в губе не превышает 1,5 – 2 балла (Alexeev _ 1976). Наиболее
1389 сильному волновому воздействию подвержена южная и юго-восточная части отмели, где
1390 на галечно-валунном пляже располагается зона штормовых выбросов. Придонная ско-
1391 рость течений, вызванных приливной волной, составляет 0,8 м/сек. при глубине 0,3-0,5
1392 метров и 0,06 м/сек. при глубине более 2 метров.

1393 Для песчаных отмелей характерна только одна граница — уровень высачивания, кото-
1394 рый делит пляж на две части, отличающиеся по условиям увлажненности донного осадка
1395 во время отлива (Streltsov _ Agarova _ 1978). Обширный, располагающийся ниже уров-
1396 ня высачивания и увлажненный во время отлива «ватт» простирается от отметок 1,25 до
1397 2,1 м. над нулем глубин, сменяясь выше уровня высачивания узким 30-метровым пляжем,
1398 где вода, занимавшая во время прилива интерстициальное пространство, вместе с грун-
1399 товыми водами вытекает на поверхность донного осадка. В западной части пляжа, самые
1400 верхние горизонты заняты валунной грядой (Агарова [и др.], 1976).

1401 Грунты отмелей однообразны почти на всем ее протяжении. Мощность верхнего слоя
1402 ничтожна, и составляет 5–8 см Prigorovskiy _ 1948). Для отмелей процессы размыва пре-

1403 обладают над накоплением. Даже в зоне относительно высокой аккумуляции, в «языках»
1404 дельты ручья, мощность голоценовых отложений составляет всего 15 – 30 см.

1405 Максимальная концентрация песков (более 90% по массе) отмечена в юго-восточной
1406 оконечности у подножья террасы, сложенной древними морскими песками. Еще одной
1407 особенностью пляжа является повышенное содержание алевропелитов (**Pavlova_1976**).
1408 Их локализация на пляже обусловлена эрозивной волноприбойной деятельностью, доми-
1409 нирующей при среднем уровне малой воды (**Alexeev_1976**).

1410 Органическое вещество представлено гумусовыми соединениями и битумоидами мест-
1411 ного и континентального происхождения (**Gurevich_Yakovleva_1976**). Наши монито-
1412 ринговые работы в губе Дальнезеленецкая продолжают череду количественных гидробио-
1413 логических исследований данного района (**Prigorovskiy_1948; Matveeva_et_al_1955;**
1414 **Zhukov_1984**; Агарова [и др.], 1976; Стрельцов, Агарова, Петухов, 1974).

1415 Таким образом, выбранные участки достаточно разнообразны по своей географической
1416 приуроченности и связанных с ней абиотических градиентов (температура и соленость).

1417 **12.2 *Macoma balthica* как массовый элемент в сообществах литорали**
1418 **северных морей**

¹⁴¹⁹ 13 Выводы

- 1420 1. Для Белого моря типичны поселения *Macoma balthica* с численностью 700 – 800 экз./м²
1421 (при варьировании от 10 до 8500 экз./м²). Варьирование обилия связано в первую
1422 очередь с численностью годовалых особей.
- 1423 2. Для литорали восточной части Мурманского побережья баренцева моря типичны
1424 поселения *Macoma balthica* с численностью менее 100 экз./м² (при варьировании от
1425 30 до 3350 экз./м²).
- 1426 3. Отдельные районы Кандалакшского залива Белого моря не различаются по средней
1427 численности особей *Macoma balthica*.
- 1428 4. Численность особей *Macoma balthica* в Баренцевом море на Восточном Мурмане ни-
1429 же, чем на Западном и в Кольском заливе.
- 1430 5. Среднее обилие *Macoma balthica* в поселениях Белого моря и Кольского залива Ба-
1431 ренцева моря выше, чем в других частях ареала.
- 1432 6. Макомы в Баренцевом море гетерогенны по скорости роста: Максимальный годовой
1433 прирост отмечен у особей среднего размера (возраста) — 6–9 мм в среднем горизонте
1434 литорали.
- 1435 7. В пределах Восточного Мурмана средний годовой прирост особей *Macoma balthica*
1436 увеличивается в более восточных районах по сравнению с западными.
- 1437 8. Численность спата *Macoma balthica* в Белом море может варьировать на порядок в
1438 пределах незначительной акватории (4000 – 10000 экз./м²).
- 1439 9. Динамика численности годовалых особей *Macoma balthica* позволяет говорить о нее-
1440 жегодном успехе пополнения поселений в Белом море.
- 1441 10. Динамика численности *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря де-
1442 monstrирует элементы синхронности в поселениях, расположенных на расстоянии от
1443 1 до 100 км, однако напрямую расстояние между участками не коррелирует со сте-
1444 пенью синхронности динамики поселений.
- 1445 11. Динамика размерной структуры поселений *Macoma balthica* в Белом и Баренцевом
1446 представлена двумя типами.
Более распространенный вариант: чередование бимодального и мономодального рас-
1447пределение особей по размерам. При этом первый пик формируют молодые особи
1448 (обычно длиной до 5 мм), а в случае бимодальной добавляется второй модальный
1449 класс из взрослых особей (в Белом море длиной 9 – 12 мм, в Баренцевом 10 – 17 мм).
1450 Такой тип динамики связан с различной успешностью ежегодного пополнения по-
1451 селений молодью и наличием внутривидовой конкуренции между взрослыми и мо-
1452 лодыми особями. В некоторых условиях формируется более редкий тип динамики с
1453

1454 ежегодным повторением мономодальной размерной структуры. Возможно, это свя-
1455 зано со специфическими условиями гидродинамики, в которых происходит разделение
1456 молодых и старых особей по способу питания и, таким образом, снижение внутриви-
1457 довой конкуренции и возможность большего успеха ежегодного пополнения поселе-
1458 ния молодью. Другое возможное объяснение — формирование такого типа динамики
1459 в поселениях, находящихся под прессом хищников, которые уменьшают численность
1460 взрослых особей.

1461 Благодарности

1462 В заключение я хочу поблагодарить администрацию Кандалакшского заповедника и
1463 лично А. С. Корякина за поддержку наших экспедиций на Белом и Баренцевом морях.
1464 Я благодарна администрации СПбГУ, биологического факультета и кафедры ихтиологии
1465 и гидробиологии за возможность работы на Морской биологической станции СПбГУ.

1466 На Баренцевом море мы работали вместе с сотрудниками Мурманского морского био-
1467 логического института, Мурманского государственного технического университета и По-
1468 лярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океаногра-
1469 фии: М.В. Макаров, С.В Малавенда, С. С. Малавенда, О. Тюкина, И. П. Прокопчук, ко-
1470 торые оказывали нам всяческую поддержку.

1471 Эта работа не могла бы состояться без моих коллег по экспедициям: Беломорской экс-
1472 педиции ГИПС ЛЭМБ, студенческой Баренцевоморской экспедиции СПбГУ, Беломорской
1473 экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Отдельное спасибо руководи-
1474 телям экспедиций: А. В. Полоскину, И. А. Коршуновой, Д. А. Аристову, Е. А. Генельт-
1475 Яновскому, М.В. Иванову за возможность работы в экспедиционных командах и помошь
1476 в сборе материала.

1477 Я благодарю А. В. Полоскина, Д. А. Аристова, К. В. Шунькину, А. В. Герасимову (ка-
1478 федра ихтиологии и гидробиологии СПбГУ), А. Д. Наумова (ББС ЗИН РАН) за предо-
1479 ставленные материалы.

1480 Постоянные обсуждения с Ю. Ю. Тамберг и В. М. Хайтовым значительно улучшили
1481 мои навыки в статистической обработке материала и помогло мне в работе. На этапе об-
1482 работки данных неоценимую помошь идеями и разъяснениями мне оказали В. М. Хайтов
1483 и Д. А. Аристов.

1484 Кроме того, я не могу не поблагодарить руководителей Лаборатории экологии морско-
1485 го бентоса И. А. Коршуновой, А. В. Полоскину, Е. А. Нинбургу и В. М. Хайтову, которые
1486 13 лет назад убедили меня, что морская биология это очень интересно и вложили много
1487 сил в мое обучение и воспитание. Без них меня бы тут просто не было.

1488 И мой низкий поклон моему научному руководителю Н. В. Максимовичу за конструк-
1489 тивную помошь на всех этапах работы, жесткие споры и долгие беседы, ехидные коммен-
1490 тарии и неизменно доброе отношение.

1491 Данная работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов Санкт-Петер-
1492 бургского государственного университета (1. 0. 134. 2010, 1. 42. 527. 2011, 1. 42. 282. 2012,
1493 1. 38. 253. 2014) и Российского фонда фундаментальных исследований (12-04-01507, 13-04-
1494 10131 К).

1495 Список литературы

- 1496 Beukema J., Dekker R., Jansen J. Some like it cold: populations of the tellinid bivalve *Macoma*
1497 *balthica* (L.) suffer in various ways from a warming climate // *Marine Ecology Progress Series*. — 2009. — T. 384. — C. 135—145.
- 1499 Beukema J., Honkoop P., Dekker R. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold
1500 winters and its possible control by egg production and shrimp predation // *Recruitment,*
1501 *Colonization and Physical-Chemical Forcing in Marine Biological Systems*. — Springer,
1502 1998. — C. 23—34.
- 1503 Bjornstad O. N. ncf: spatial nonparametric covariance functions. — 2013. — R package version
1504 1.1-5.
- 1505 Clarke K. R., Somerfield P. J., Gorley R. N. Testing of null hypotheses in exploratory community
1506 analyses: similarity profiles and biota-environment linkage // *Journal of Experimental Marine*
1507 *Biology and Ecology*. — 2008. — T. 366, № 1. — C. 56—69.
- 1508 Gerasimova A. V., Maximovich N. V. Age-size structure of common bivalve mollusc populations
1509 in the White Sea: the causes of instability // *Hydrobiologia*. — 2013. — T. 706, № 1. —
1510 C. 119—137.
- 1511 Gilbert M. Growth rate, longevity and aspects of reproductive cycle in *Macoma balthica*
1512 (Bivalvia) // *Nautilus*. — 1978. — T. 92. — C. 21—24.
- 1513 Hammer Ø., Harper D., Ryan P. PAS: Palaeontological Statistical package for education and
1514 data analysis // *Palaeontologia Electronica*. — 2001. — T. 4, № 9. — C. 9.
- 1515 Hiddink J., Marijnissen S. [и др.] Predation on 0-group and older year classes of the bivalve
1516 *Macoma balthica*: interaction of size selection and intertidal distribution of epibenthic
1517 predators // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. — 2002. — T. 269,
1518 № 2. — C. 223—248. — ISSN 0022-0981.
- 1519 Hiddink J., ter Hofstede R., Wolff W. Predation of intertidal infauna on juveniles of the bivalve
1520 *Macoma balthica* // *Journal of Sea Research*. — 2002. — T. 47, № 2. — C. 141—159. — ISSN
1521 1385-1101.
- 1522 Lavoie R. E. Contribution à la biologie et à l'écologie de *Macoma balthica* L. de l'estuaire du
1523 Saint-Laurent: дис. канд. / Lavoie René E. — Université Laval, Québec, 1970.
- 1524 Nikula R., Strelkov P., Väinölä R. Diversity and Trans-Arctic Invasion History of Mitochondrial
1525 Lineages in the North Atlantic *Macoma balthica* Complex (Bivalvia: Tellinidae) // *Evolution*. —
1526 2007. — T. 61, № 4. — C. 928—941.
- 1527 R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Foundation for
1528 Statistical Computing. — Vienna, Austria, 2014.
- 1529 Segerstråle S. Investigation on baltic populations of the bivalve *Macoma balthica* (L.) // *Soc.*
1530 *Sci. Fenn. Comment. Biol.* — 1960. — T. 23, № 2. — C. 3—72.
- 1531 Strasser M., Günther C.-P. Larval supply of predator and prey: temporal mismatch between
1532 crabs and bivalves after a severe winter in the Wadden Sea // *Journal of Sea Research*. —
1533 2001. — T. 46, № 1. — C. 57—67.

- 1534 Thrush S., Hewitt J., Pridmore R. Patterns in the spatial arrangements of polychaetes and
1535 bivalves in intertidal sandflats // *Marine biology*. — 1989. — Т. 102, № 4. — С. 529—535.
- 1536 Väinölä R. Repeated trans-Arctic invasions in littoral bivalves: molecular zoogeography of the
1537 *Macoma balthica* complex // *Marine Biology*. — 2003. — Т. 143, № 5. — С. 935—946.
- 1538 Varfolomeeva M., Naumov A. Long-term temporal and spatial variation of macrobenthos in
1539 the intertidal soft-bottom flats of two small bights (Chupa Inlet, Kandalaksha Bay, White
1540 Sea) // *Hydrobiologia*. — 2013. — Т. 706, № 1. — С. 175—189. — ISSN 0018-8158.
- 1541 Vincent B., Joly D., Brassard C. Effets de la densité sur la croissance du bivalve *Macoma*
1542 *balthica* (L.) en zone intertidale // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. —
1543 1989. — Т. 126. — С. 145—162. — ЗИН: ИП 2629.
- 1544 WoRMS Editorial Board World Register of Marine Species. — октябрь 2014. — URL: <http://www.marinespecies.org/>.
- 1545 Агарова И. [и др.] Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Дальнего Пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. — С. 95—186.
- 1546 Адрев Н. Два аспекта для формирования благоприятных для первичного продуцирования условий в водных массах полярных районов океана // Теоретические подходы к изучению экосистем морей Арктики и Субарктики. — Апатиты, 1992. — С. 9—18.
- 1547 Азаров В. Питание рыб на литорали островов Ряжкова и Лодейного в Белом море (Кандалакшский залив) // Труды ББС МГУ — Труды Кандалакшского государственного заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЗ. Воронеж, 1963. — С. 35—53.
- 1548 Бабков А. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. — Л, 1982. — Гл. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря. С. 3—16.
- 1549 Бабков А., Голиков А. Гидробиокомплексы Белого моря. — 5. Л.: Изд. Зоол. ин-та РАН, 1984. — С. 104.
- 1550 Безруков П., Лисицын А. Классификация осадков современных морских водоемов // Тр. ИО АН СССР. — 1960. — Т. 32. — С. 3—14.
- 1551 Бианки В., Бойко Н., Хайтоб В. Питание гоголей *Vicephala clangula* в Кандалакшском заливе // Русский орнитологический журнал. — 2003. — Т. 12, № 225. — С. 615—629.
- 1552 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.
- 1553 Гольцев 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.
- 1554 Гурьянова Е., Закс И., Ушаков П. Литораль Западного Мурмана // Исслед. морей СССР. — 1930. — Т. 11. — С. 47—162.

- 1573 Гурьянова Е., Ушаков П. Литораль Восточного Мурмана // Исслед. морей СССР. —
1574 1929. — Т. 10. — С. 5—40.
- 1575 Дерюгин К. Фауна Кольского залива и условия ее существования // Зап. Имп. Акад. наук.
1576 Сер. — 1915. — Т. 8. — С. 1—929.
- 1577 Зацепин В., Филатова З. Жизнь животных //. — М., 1968. — Гл. Класс двустворчатые
1578 (Bivalvia). С. 95—155.
- 1579 Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. — Изд-во Академии наук СССР, 1963.
- 1580 Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. — М. - Л. :
1581 издательство АН СССР, 1960. — С. 322. — ЗИН: I 15836.
- 1582 Максимович Н., Герасимова А. Долговременный мониторинг литоральных поселений дву-
1583 створчатых моллюсков (Mollsca, Bivalvia) в губе Чупа (Белое море) // Морские и прес-
1584 новодные биосистемы севера Карелии. Труды БиНИИ. Т. 51 / под ред. А. Раилкин. —
1585 СПбГУ. Издательство СПбГУ, 2004. — С. 95—120.
- 1586 Максимович Н. Особенности экологии и репродуктивный цикл Macoma balthica L. в губе
1587 Чупа // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Исследования
1588 фауны морей. 31 (39). — Л, 1985. — С. 230—243.
- 1589 Максимович Н. Статистическое сравнение кривых роста // Вестник Ленинградского уни-
1590 верситета. — 1989. — Т. 4. — С. 18—25.
- 1591 Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т. Динамика структурных характеристик лито-
1592 ральных поселений Macoma balthica L. в губе Чупа (Белое море) // Вестник ЛГУ. —
1593 1991. — Т. вып. 2, № 10. — С. 23—31.
- 1594 Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т. Продукционные свойства поселений Macoma
1595 balthica L. в губе Чупа (Белое море). II. Продукция // Вестник СПбГУ. — 1993. — Т. 1,
1596 № 3. — С. 3—10.
- 1597 Максимович Н., Кунина Т. Биология шельфовых зон мирового океана, тезисы докла-
1598 дов //. — Владивосток : Владивосток, 1982. — Гл. Структура поселений и рост Macoma
1599 balthica на литорали губы Чупа (Белое море). С. 148—150.
- 1600 Назарова С. А. Анализ многолетней динамики структуры поселений Macoma balthica (L.,
1601 1758) в районе Лувеньгских шхер (Кандалакшский залив Белого моря) // Аничков-
1602 ский Вестник. Материалы XIII открытой научно-практической конференции Аничкова
1603 лицея. Математическая физика, биология, психология. — 2003. — Т. 34. — С. 55—61.
- 1604 Назарова С. А., Генельт-Яновский Е. А., Максимович Н. В. Линейный рост Macoma
1605 balthica в осушной зоне Мурманского побережья Баренцева моря // Вестник Санкт-
1606 Петербургского государственного университета. Серия 3. Биология. — 2010. — Т. 4. —
1607 С. 35—43.
- 1608 Назарова С. А., Полоскин А. В. О флюктуациях численности Macoma balthica L. В по-
1609 пульациях кутовой части Кандалакшского залива (Белое море) // Тезисы докладов VI
1610 научной сессии Морской биологической станции СПбГУ (8 февраля 2005 г.) — 2005. —
1611 С. 51—52.

- 1612 Наумов А. Д., Федяков В. В. Вечно живое Белое море. — Изд-во Санкт-Петербургского
1613 гор. дворца творчества юных, 1993.
- 1614 Николаева Д. Структура поселения двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) на
1615 литорали и в сублиторали Илистой губы острова Горелого (Лувенъгский архипелаг,
1616 Кандалакшский залив, Белое море). Тех. отч. / Лаборатория экологии морского бен-
1617 тоса (гидробиологии) СПбГДТЮ. — 1998.
- 1618 Перцов Н. Некоторые данные о питании птиц, населяющих острова Северного архипелага
1619 Кандалакшского заповедника // Труды ББС МГУ – Труды Кандалакшского государ-
1620 ственного заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЗ. Воронеж, 1963. — С. 29–34.
- 1621 Полоскин А. В. Макробентос литорали Лувенъгских шхер Кандалакшского залива Белого
1622 моря и некоторые аспекты его динамики: дис. . . . маг. / Полоскин Алексей Валерье-
1623 вич. — ЛГУ, 1996.
- 1624 Пропп М. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева
1625 моря. По материалам водолазных гидробиологических работ. — Л. : Наука, 1971. —
1626 С. 128.
- 1627 Семенова Н. Особенности размножения беломорской *Macoma balthica* (L.) (Mollusca, Lamellibranchia)
1628 позволяющие ей жить в сезонном биотопе // Биология Белого моря. Труды ББС МГУ.
1629 Т. 5. — ББС МГУ. Издательство МГУ, 1980. — С. 115–123.
- 1630 Семенова Н. Распределение двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) в некоторых
1631 губах Кандалакшского залива Белого моря // Труды ББС МГУ. — 1974. — С. 87–102.
- 1632 Стрельцов В., Агарова И., Петухов В. Зообентос и оценка органического вещества в
1633 морских донных осадках песчаной литорали Дальнего Пляжа (Баренцево море) //
1634 Донные отложения и биогеоценозы Баренцева и Белого морей. — Апатиты, 1974. —
1635 С. 129–141.

A Характеристики пробоотбора и среднее обилие *Macoma balthica* на исследованных участках

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 ²	SEM_N	B , г/м ²	SEM_B
г. Чупа	б. Ключища	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 ²	SEM_N	B , г/м ²	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 ²	SEM_N	B , г/м ²	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 ²	SEM_N	B , г/м ²	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 ²	SEM_N	B , г/м ²	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 ²	SEM_N	B , г/м ²	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./м² — средняя численность *M. balthica*, SEM_N — ошибка среднего для численности, B , г/м² — 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.

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 ²	SEM_N	B , г/м ²	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 ²	SEM_N	B , г/м ²	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./м² — средняя численность *M. balthica*, SEM_N — ошибка среднего для численности, B , г/м² — 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.

1640 **В Таксономический состав сообществ макробентоса на**
 1641 **исследованных участках**

1642 Примечание: горизонты литорали: В — верхний, С — средний, Н — нижний, ноль —
 1643 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 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>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

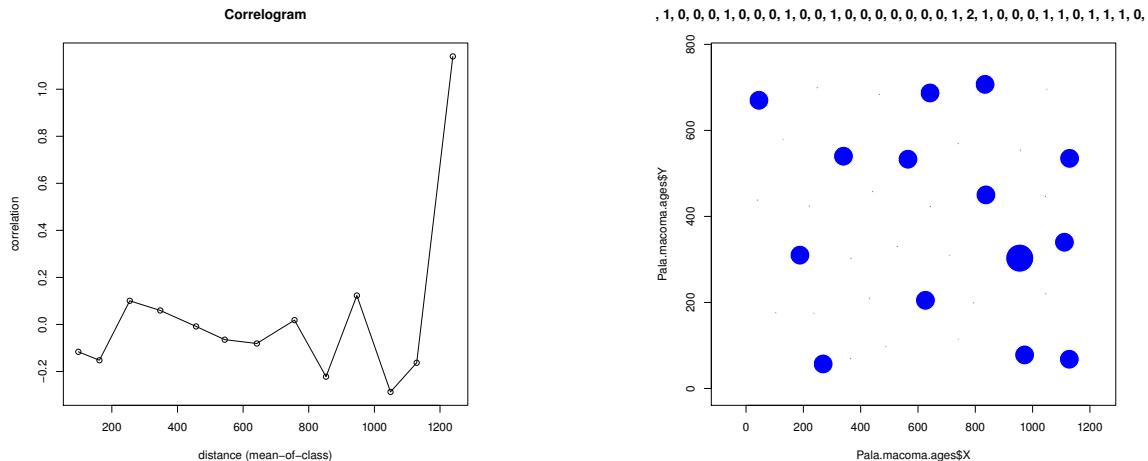
участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне-зеле-неч-кая	Шельпино	Порч-ниха	Ива-нов-ская
горизонт ли-торали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ
<i>Sabellidae varia</i>		+	+					
<i>Scalibregma infundibulum</i>				+				
<i>Scoloplos armiger</i>	+		+	+	+		+	
<i>Spio sp.</i>								+
<i>Travisia forbesii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

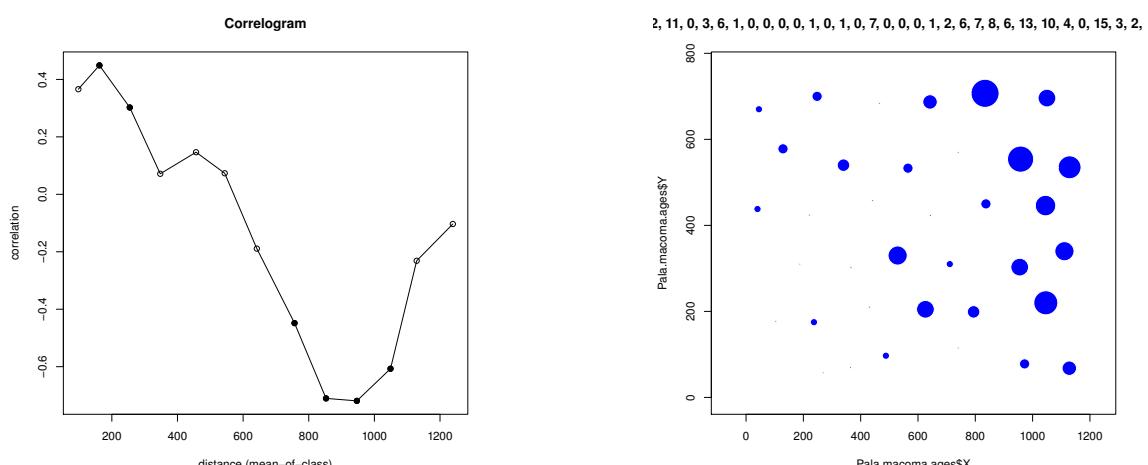
участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне-зеле-нец-кая	Шельпино	Порч-ниха	Ива-нов-ская
горизонт ли-торали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ
<hr/>								
<i>Cerastoderma edule</i>		++		+	+		+	
<i>Macoma balthica</i>	++	++	++	+++	+	++	+	+
<i>Mya arenaria</i>				++	+		+	+
<i>Mytilus edulis</i>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

1644 С Приложение. Распределение особей *Macoma balthica* раз-
1645 ного возраста на нижнем горизонте литорали Пала-
1646 губы (Кольский заливы, Баренцево море)

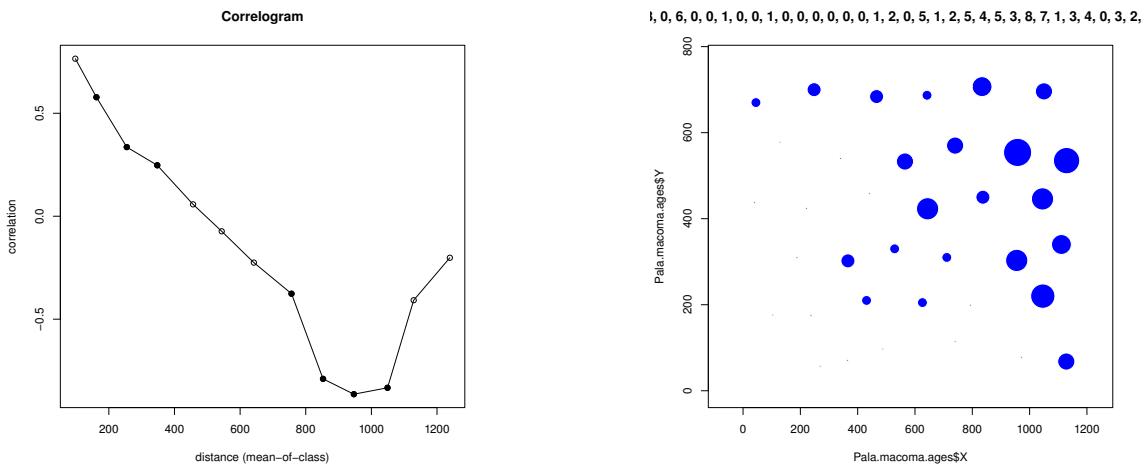
Моллюски возрастом 1+



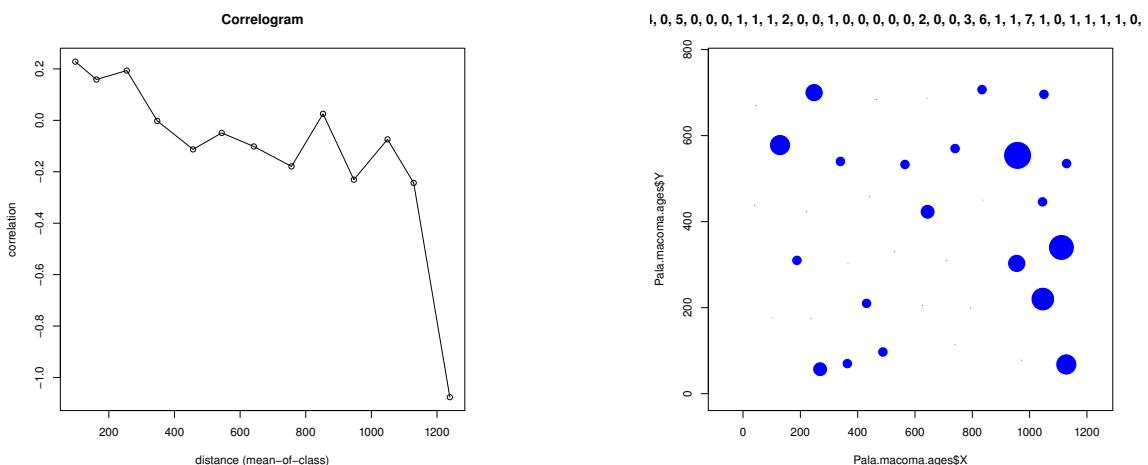
Моллюски возрастом 2+



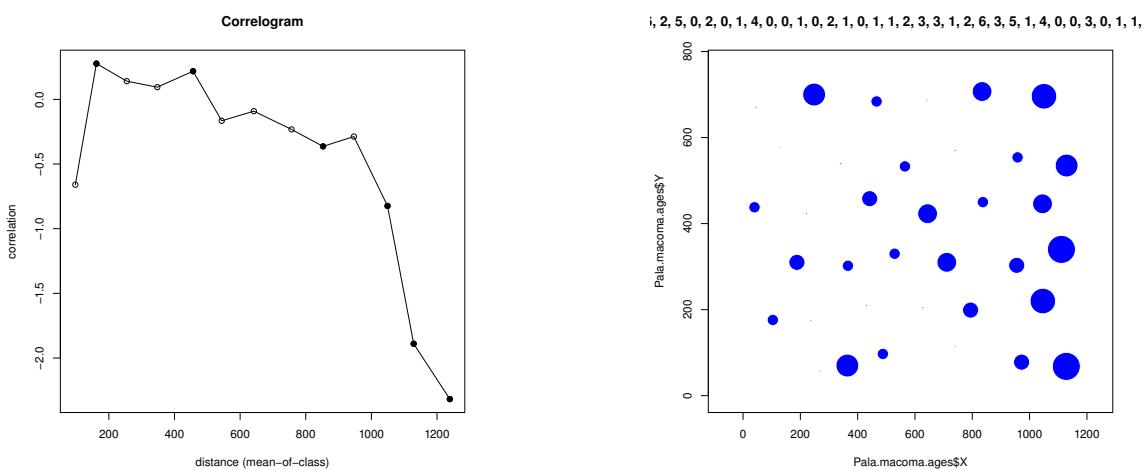
Моллюски возрастом 3+



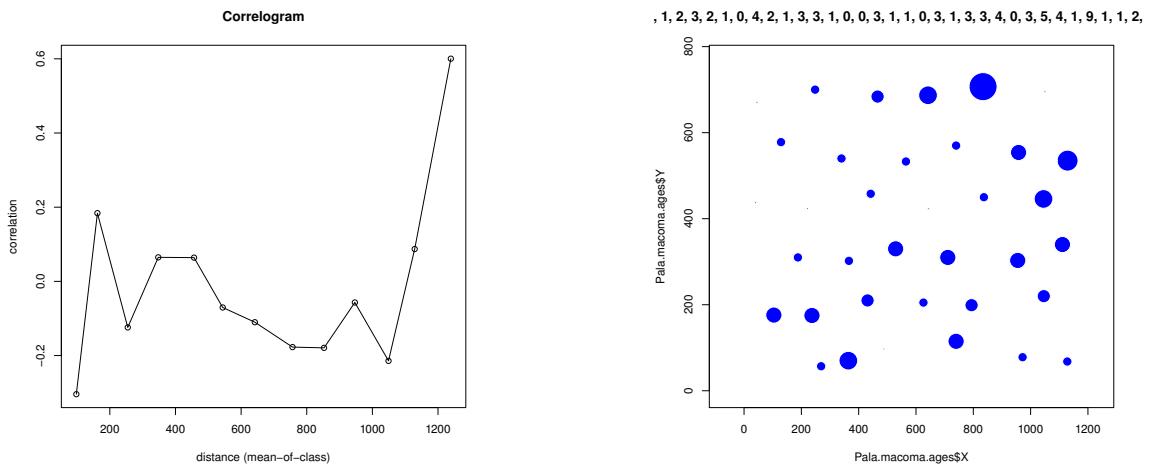
Моллюски возрастом 4+



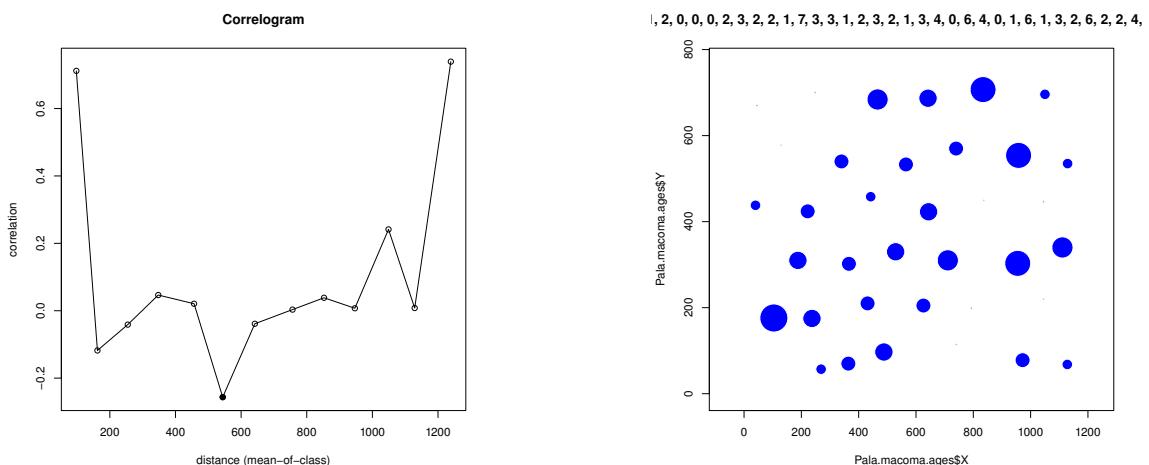
Моллюски возрастом 5+



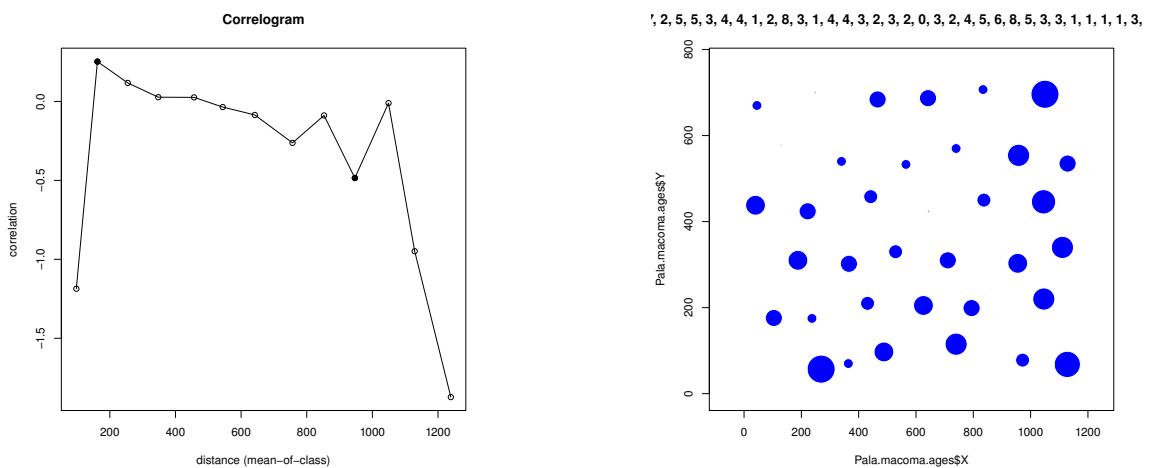
Моллюски возрастом 6+



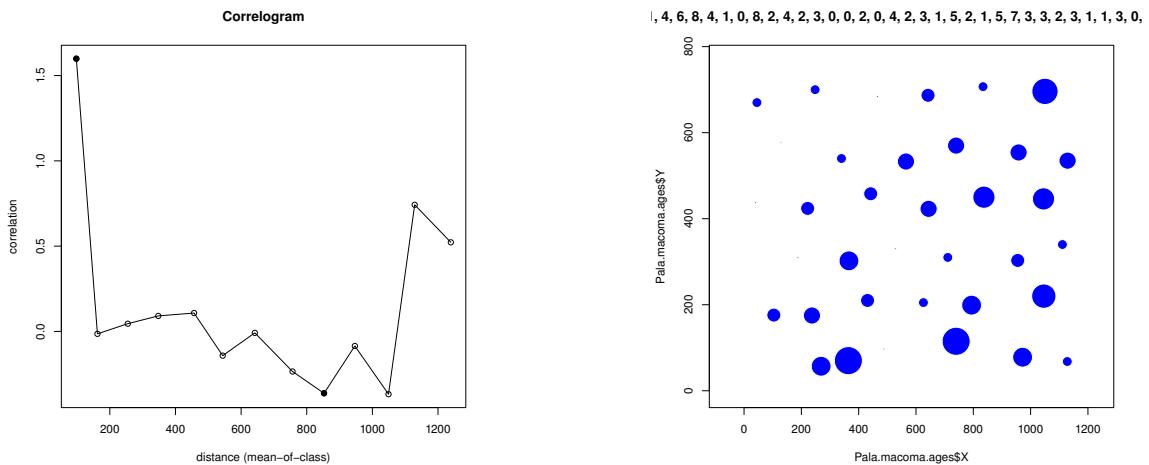
Моллюски возрастом 7+



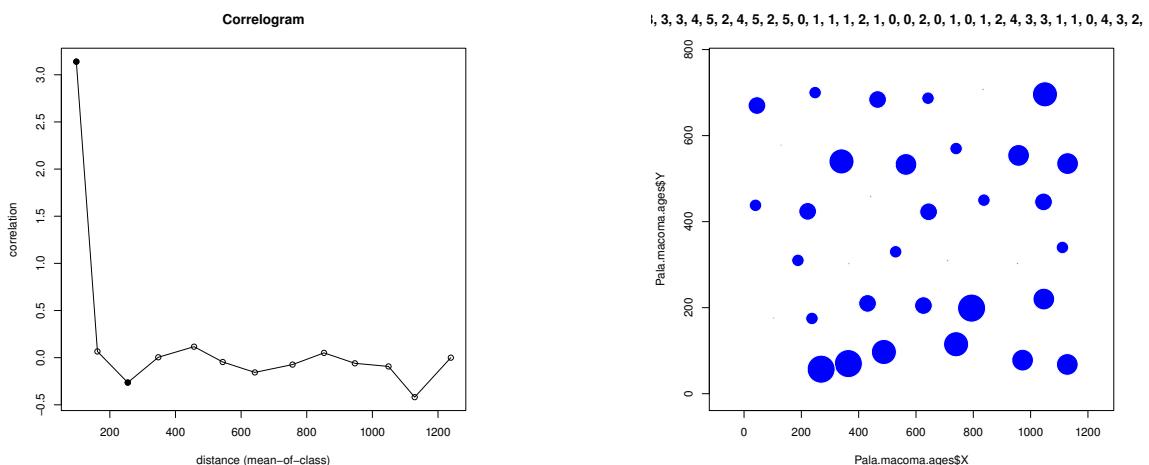
Моллюски возрастом 8+



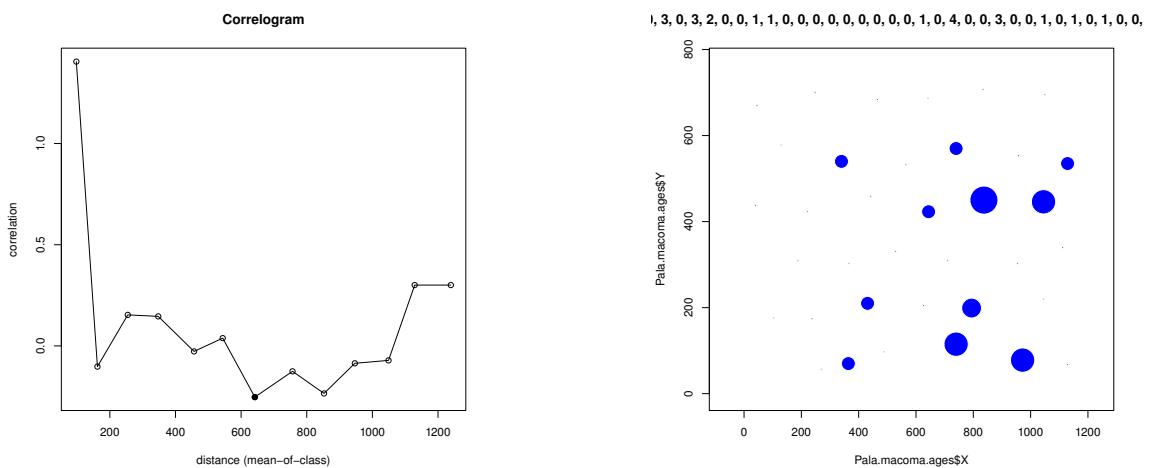
Моллюски возрастом 9+



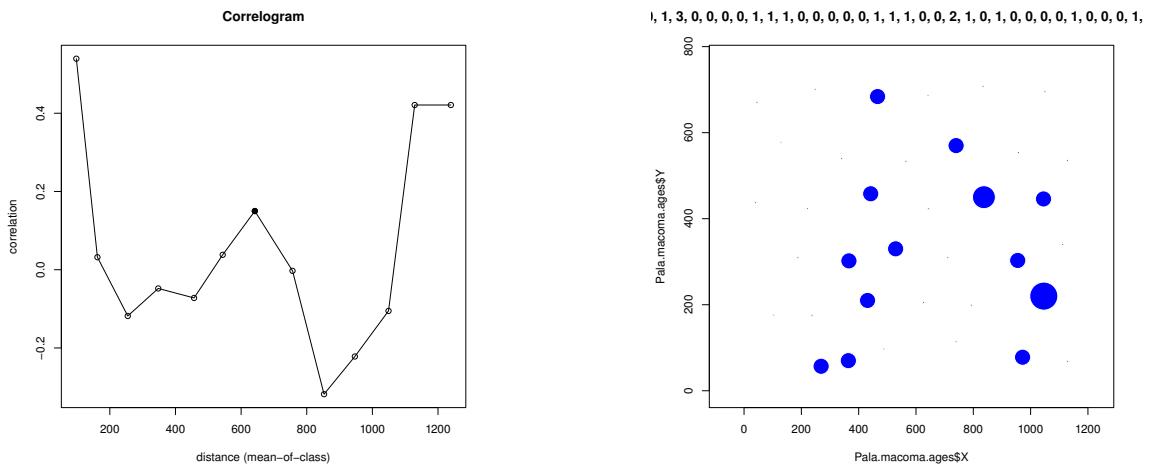
Моллюски возрастом 10+



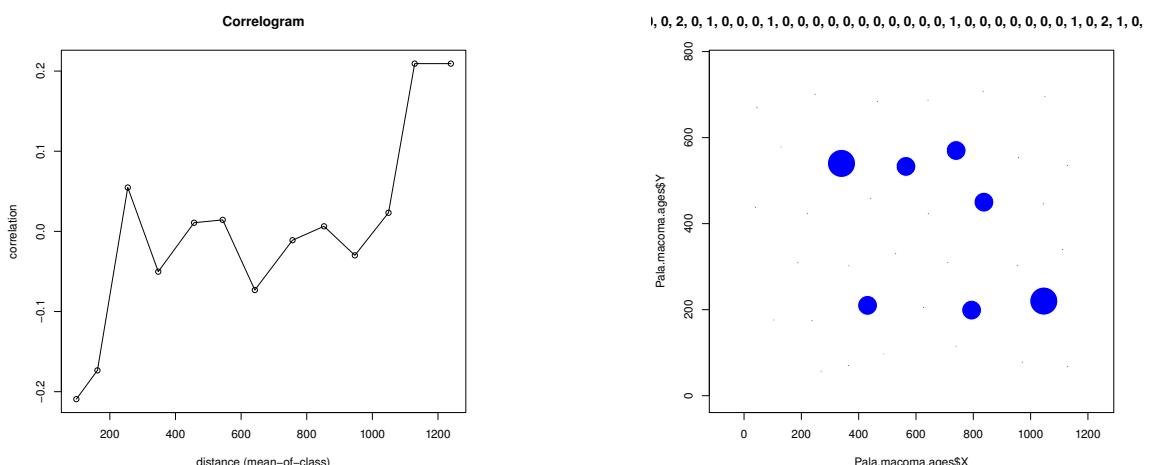
Моллюски возрастом 11+



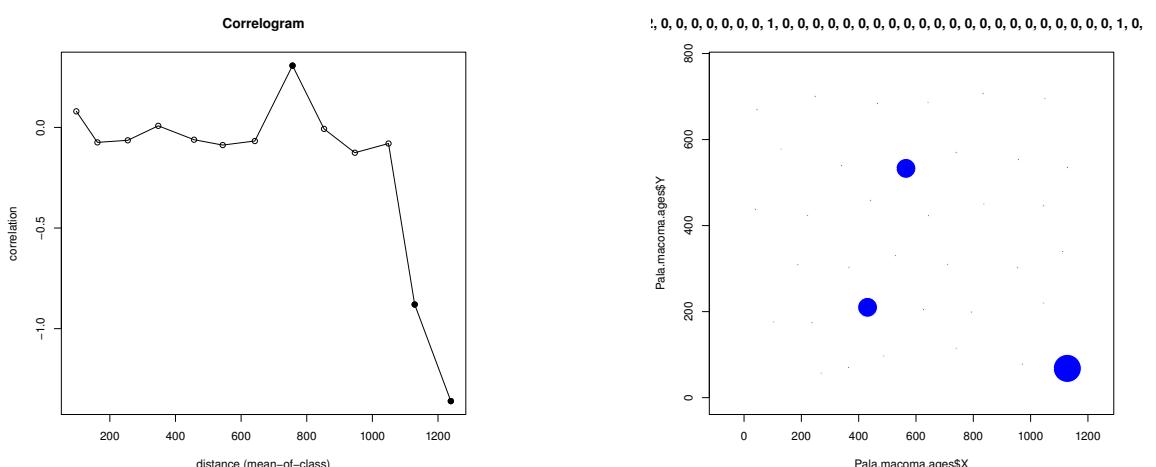
Моллюски возрастом 12+



Моллюски возрастом 13+



Моллюски возрастом 14+



1647 **D Размерная структура *Macoma balthica* в исследованных**
 1648 **поселениях Кандалакшского залива Белого моря**

1649 На всех графиках абсцисса — длина раковины, мм; ордината — численность особей,
 1650 экз./м². Указано средняя численность особей определенного размера ± ошибка средней.

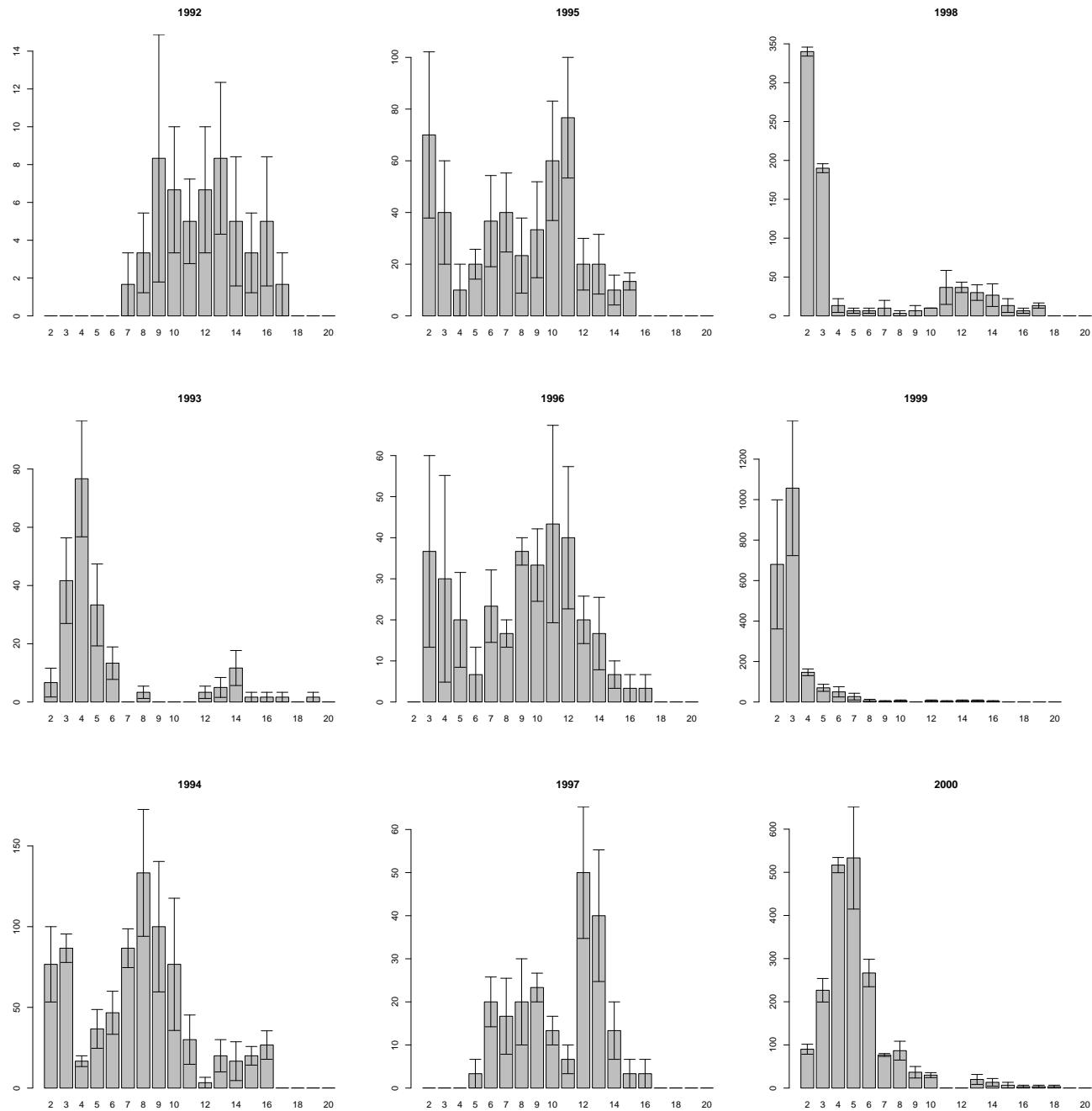


Рис. I. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Лувенъги

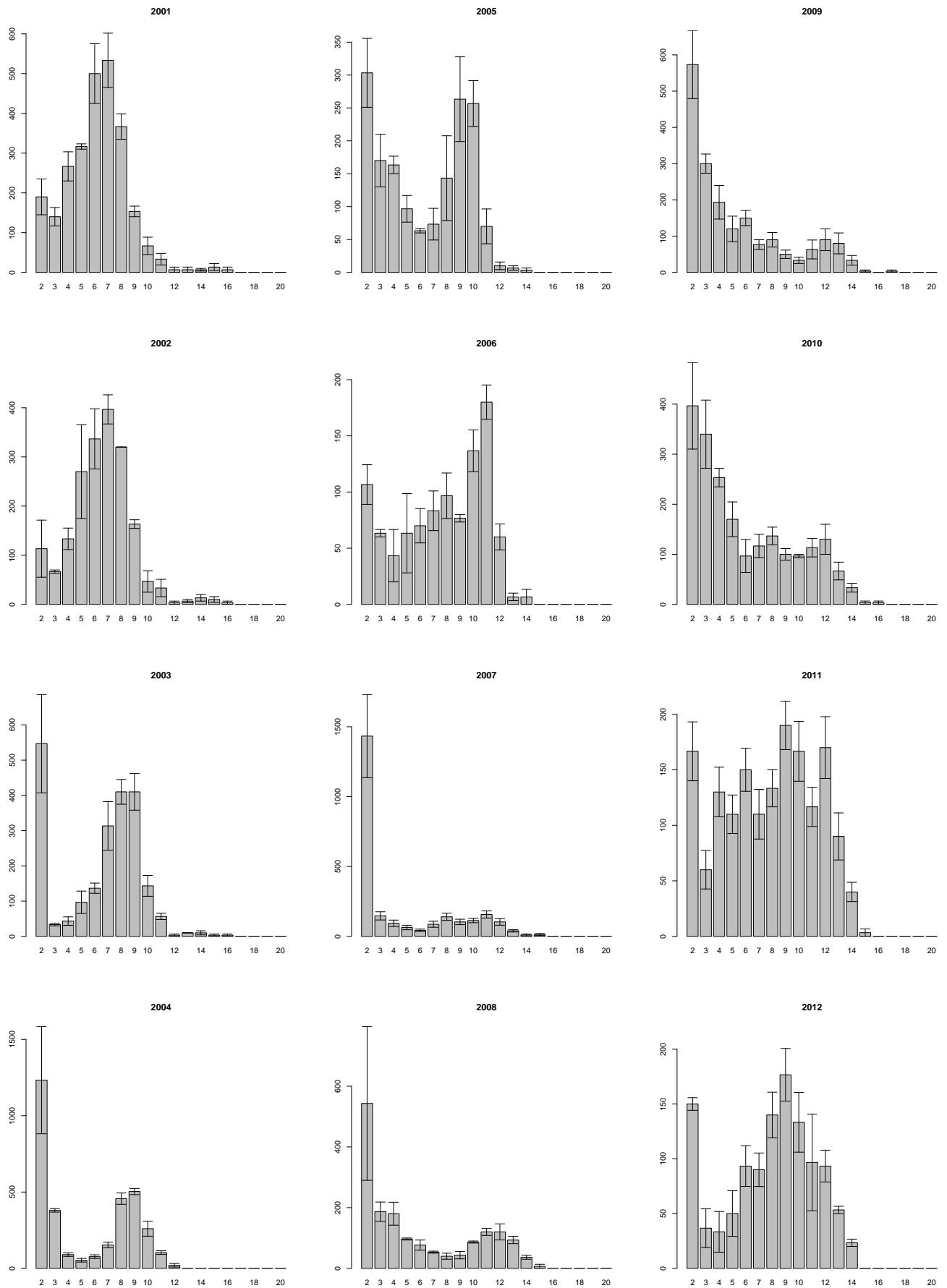


Рис. I (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Лувенъги

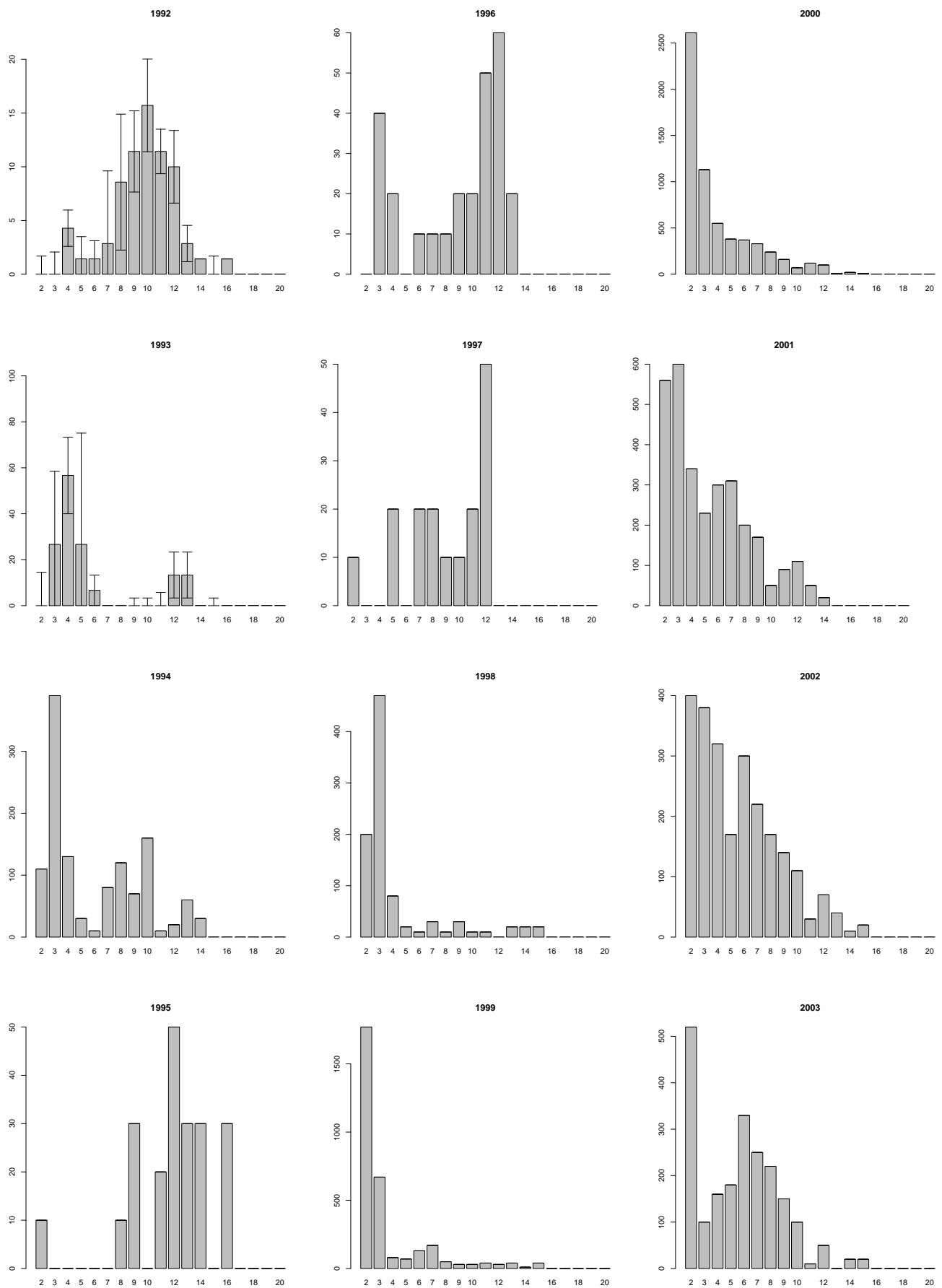


Рис. II. Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

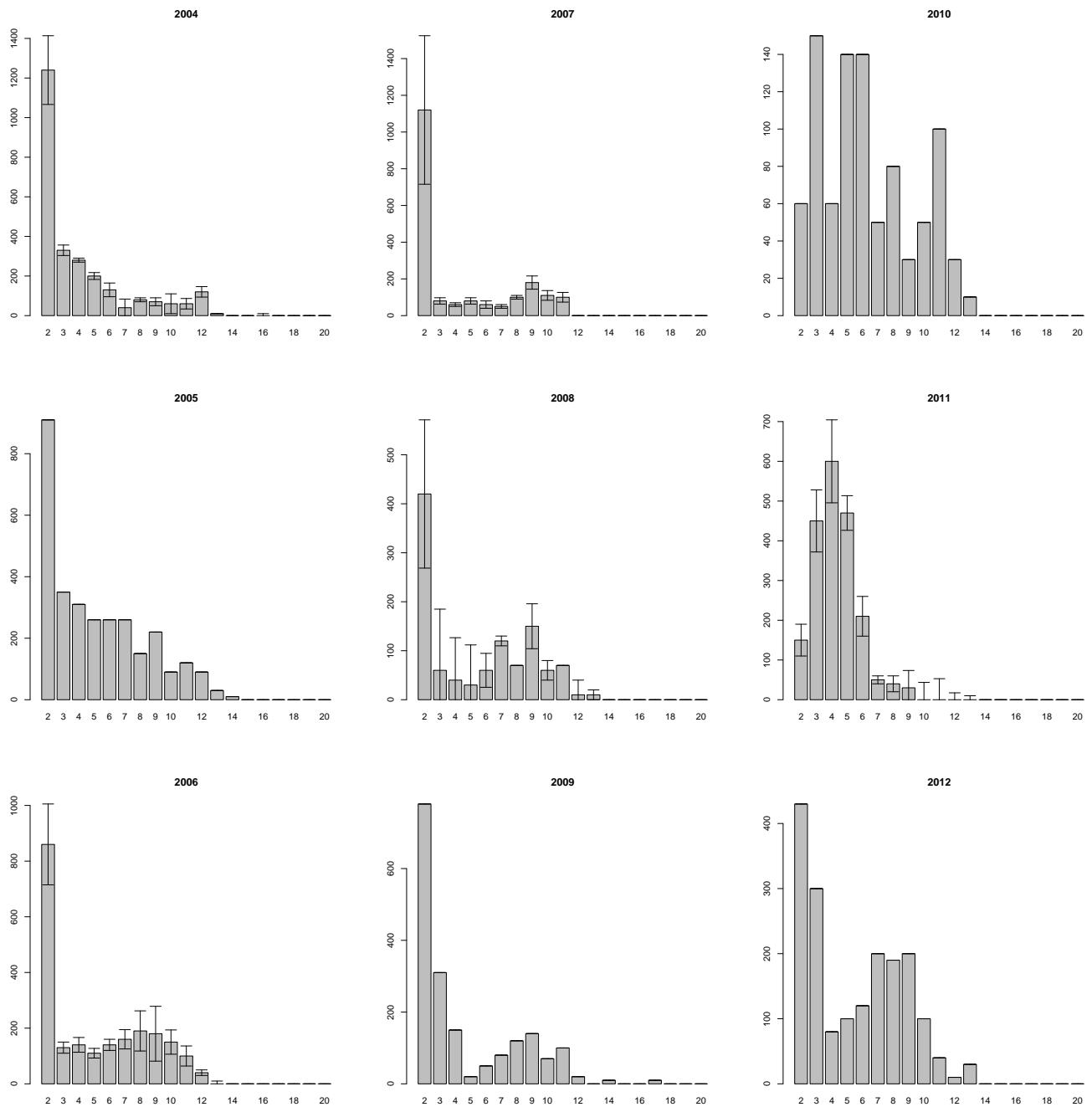


Рис. II (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

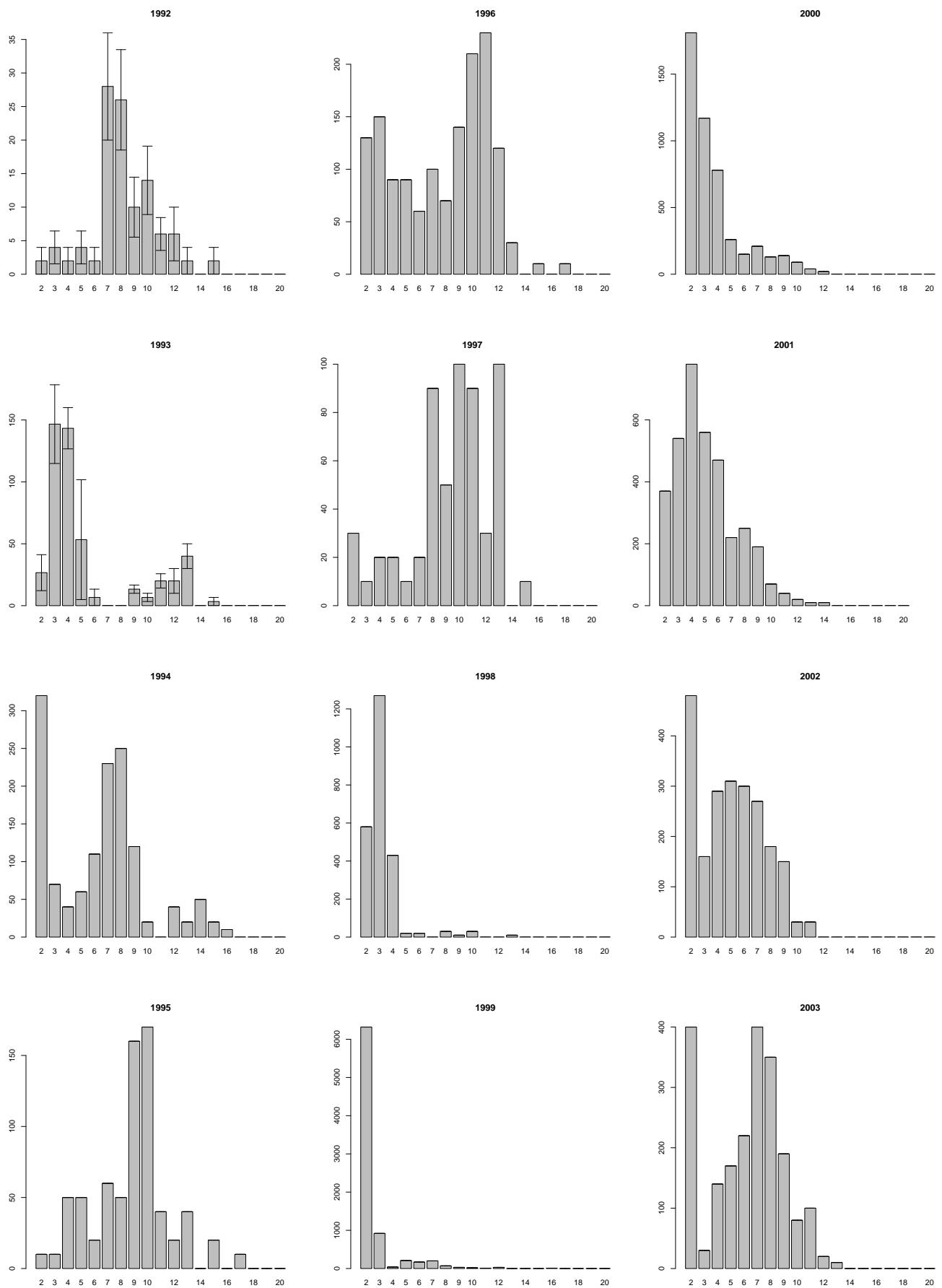


Рис. III. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

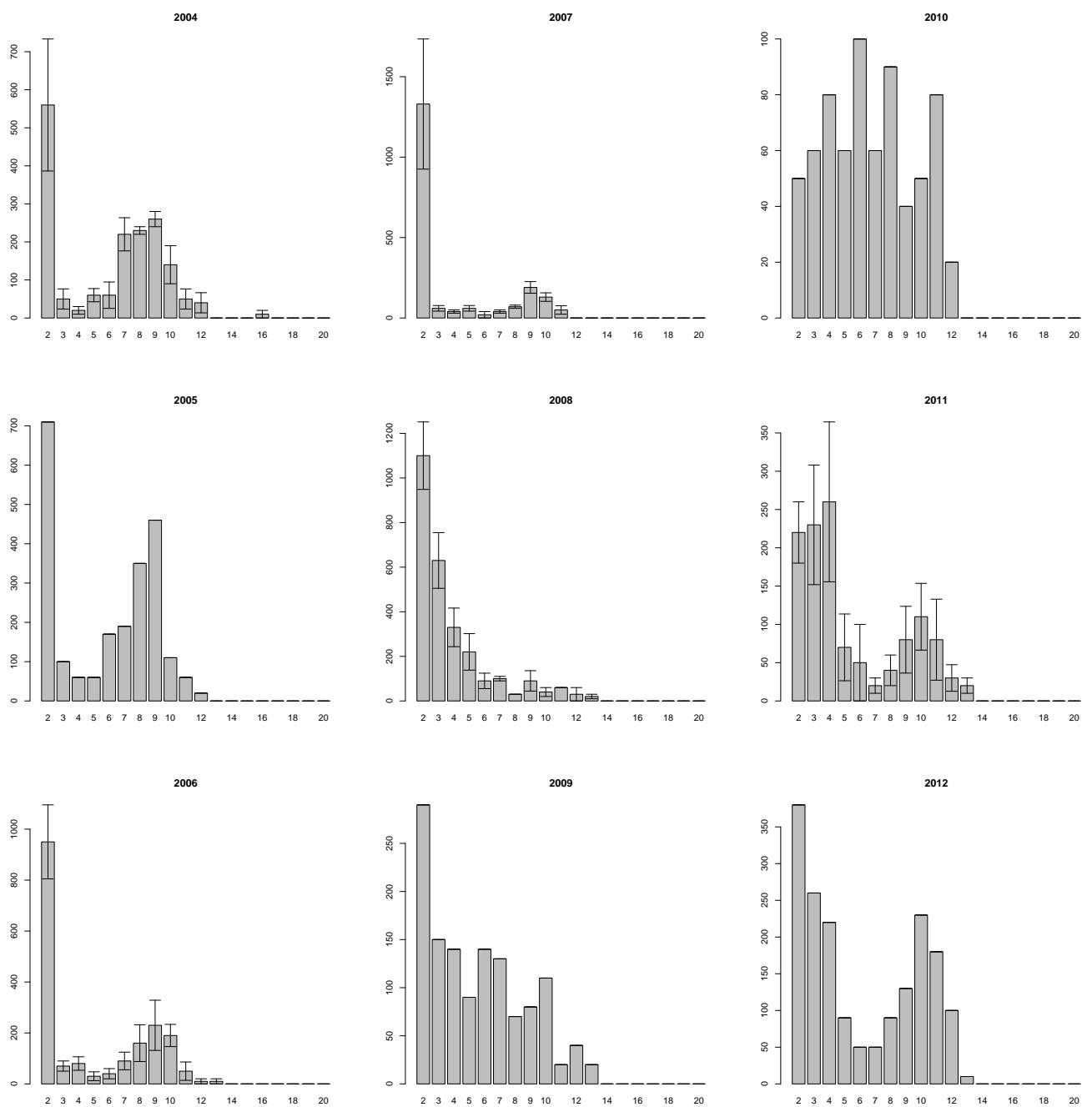


Рис. III (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

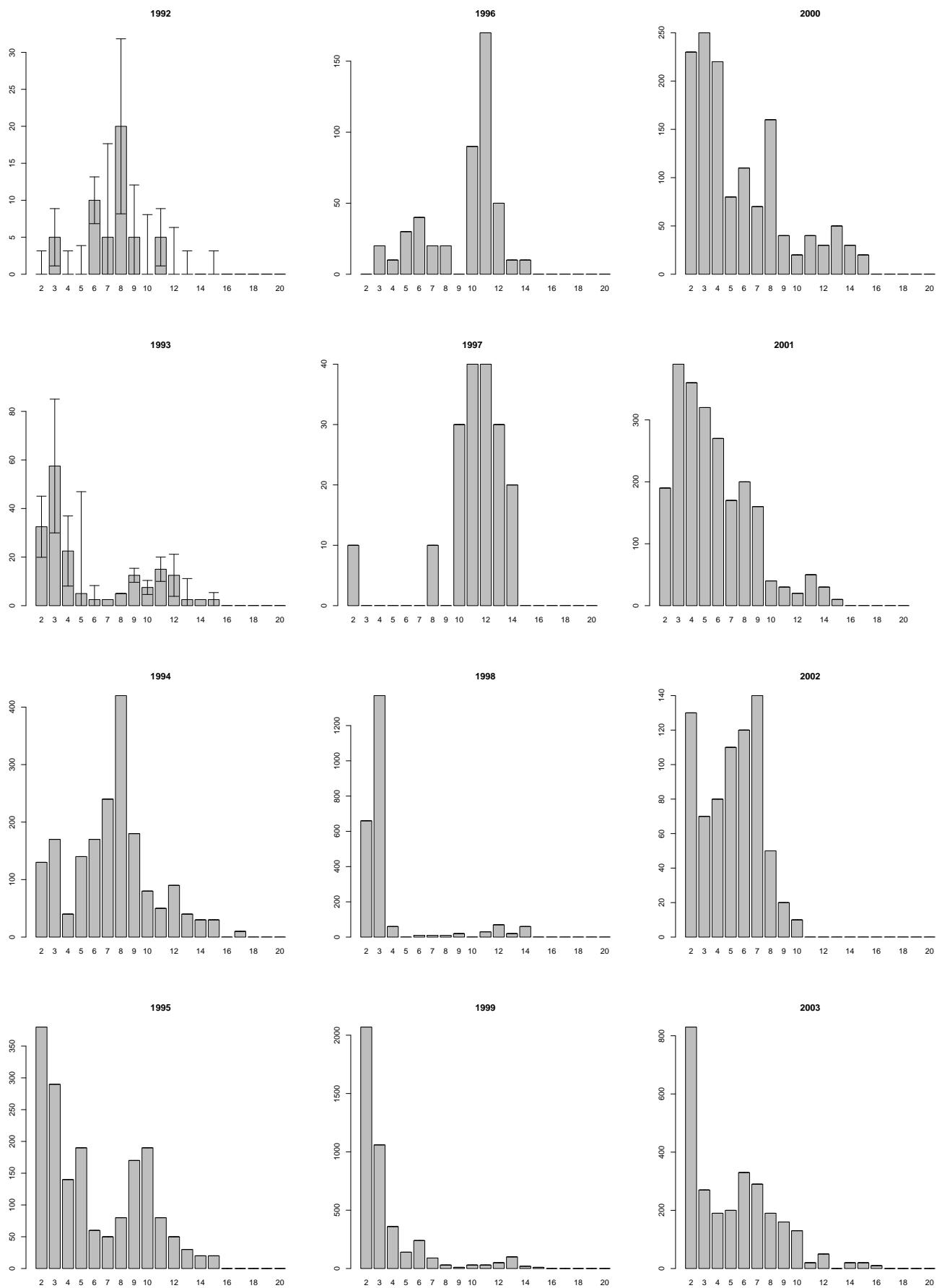


Рис. IV. Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

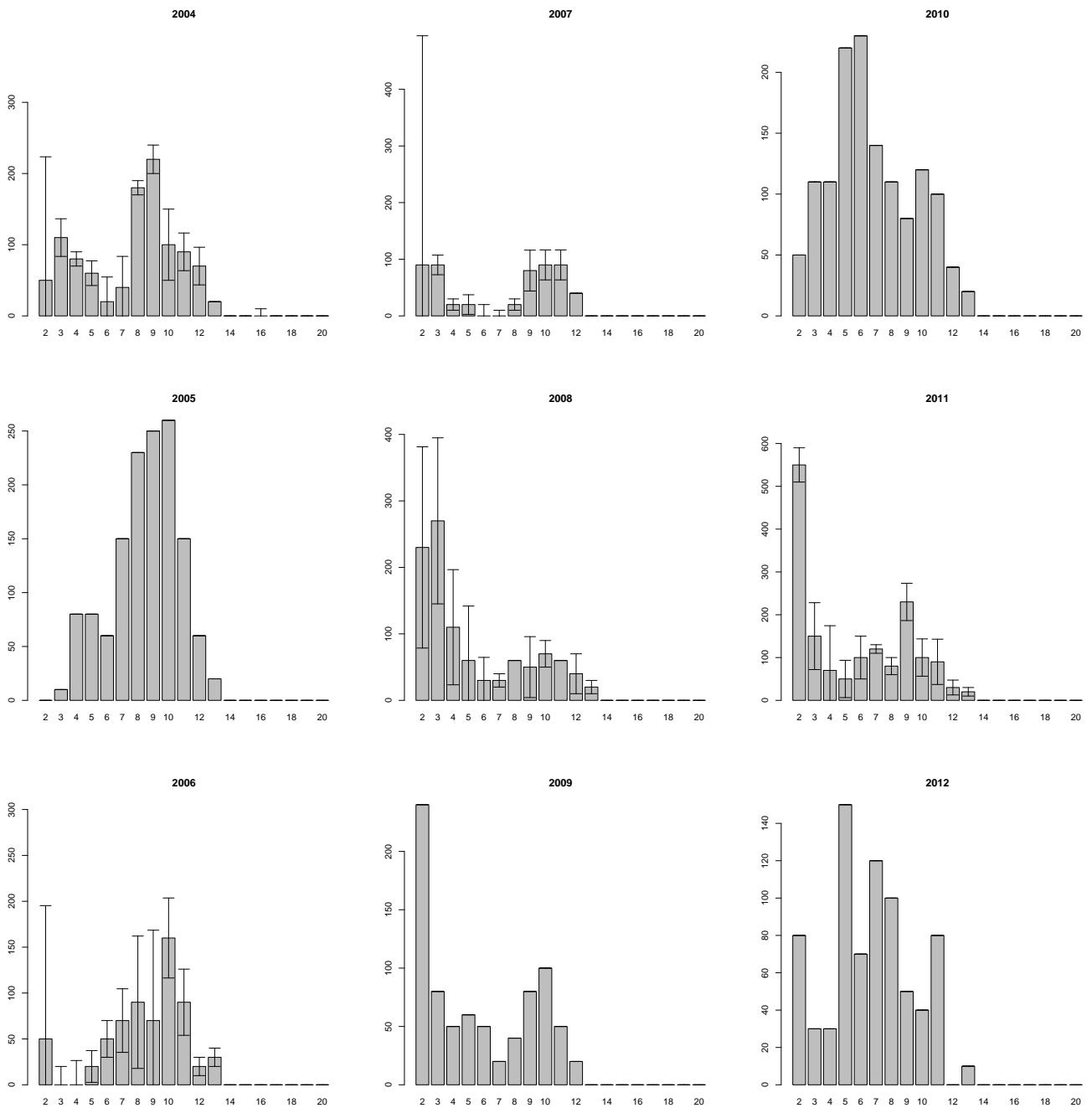


Рис. IV (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

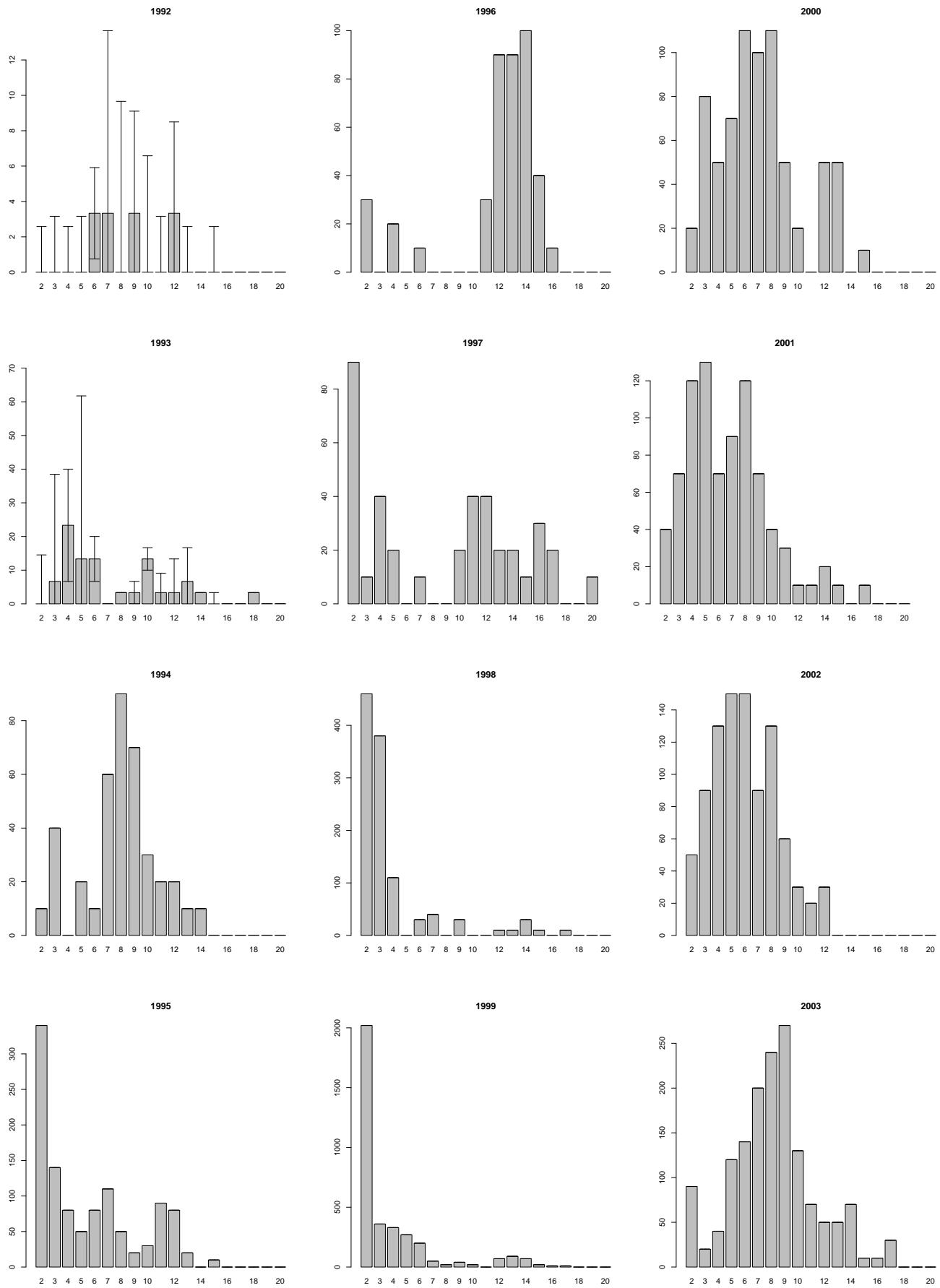


Рис. V. Размерная структура *Macoma balthica* в районе нуля глубин о. Горелого

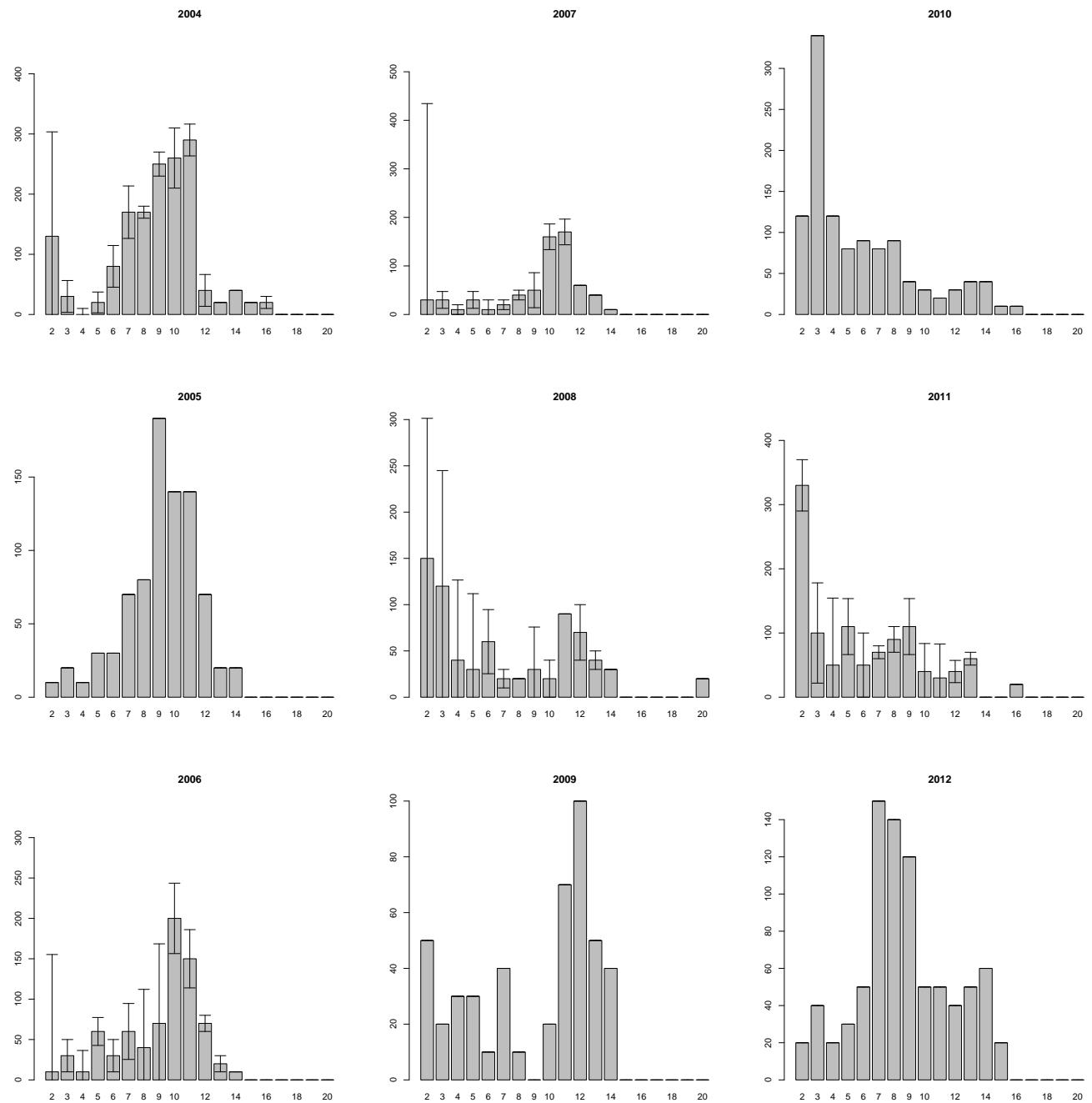


Рис. V (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин о. Горелого

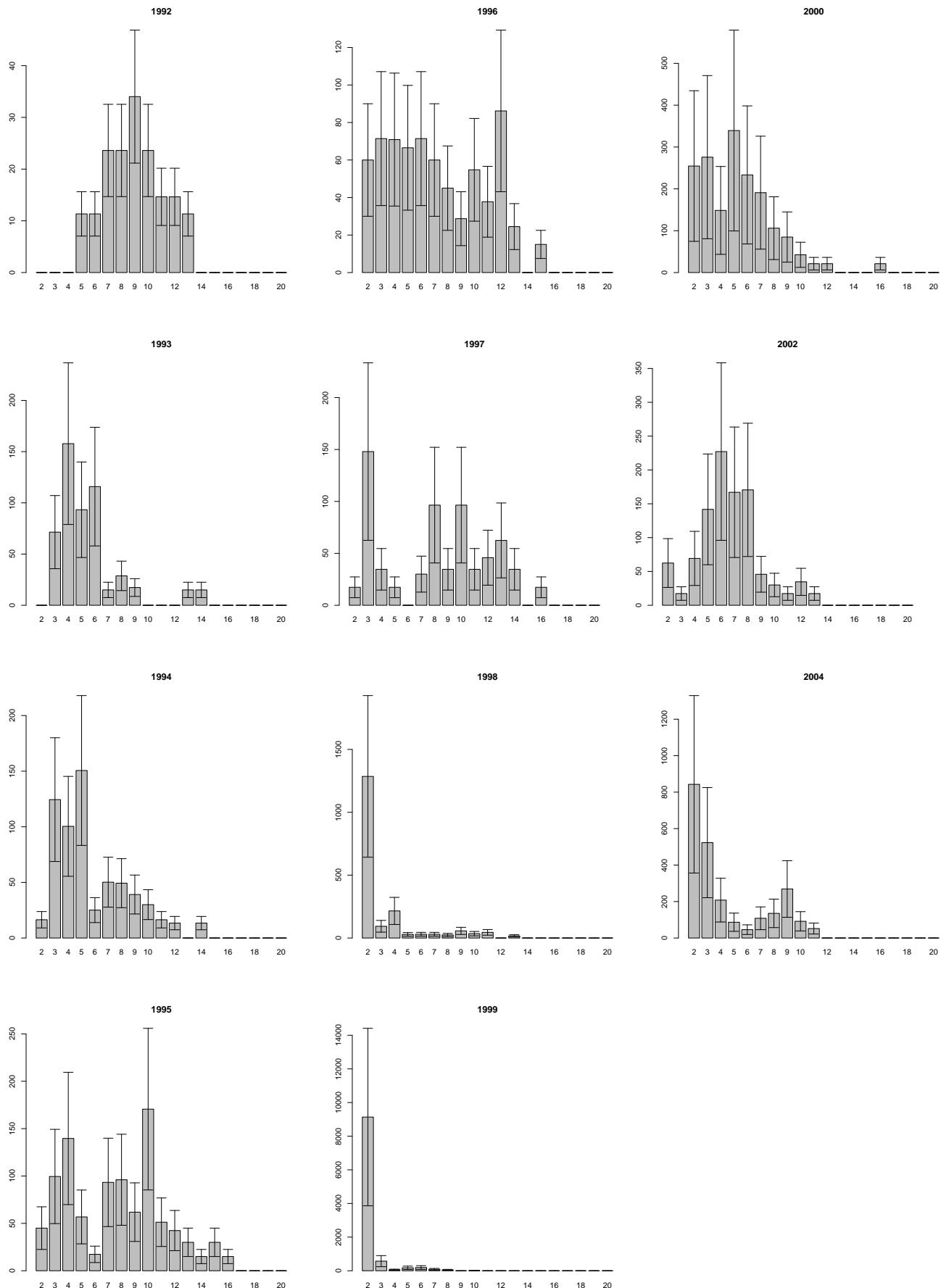


Рис. VI. Размерная структура *Macoma balthica* на верхнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувеньга

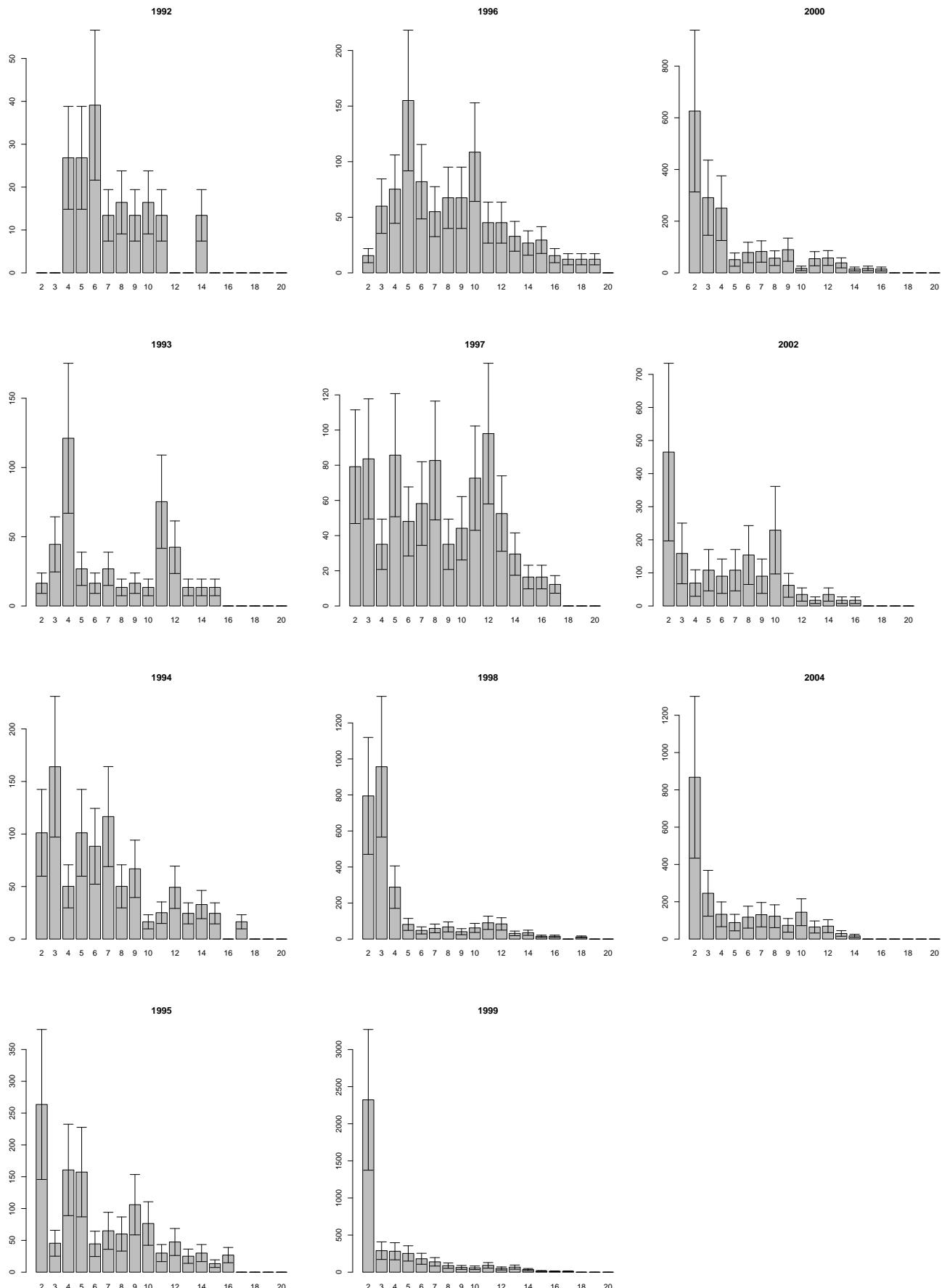


Рис. VII. Размерная структура *Macoma balthica* в пояссе фукоидов материковой литорали в районе пос. Лувенъга

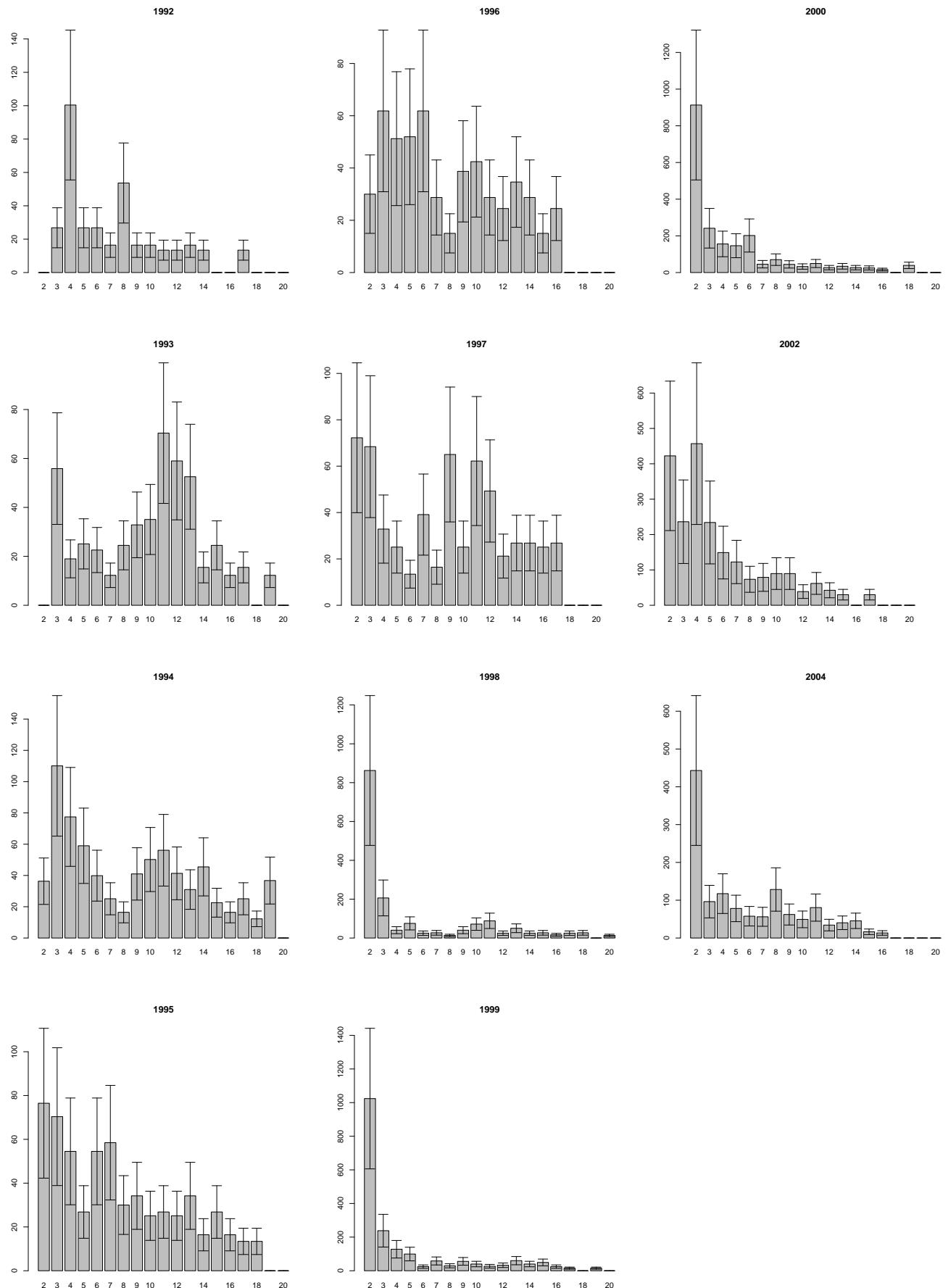


Рис. VIII. Размерная структура *Macoma balthica* в поясе взморника *Zostera marina* материковой лitorали в районе пос. Лувенъга

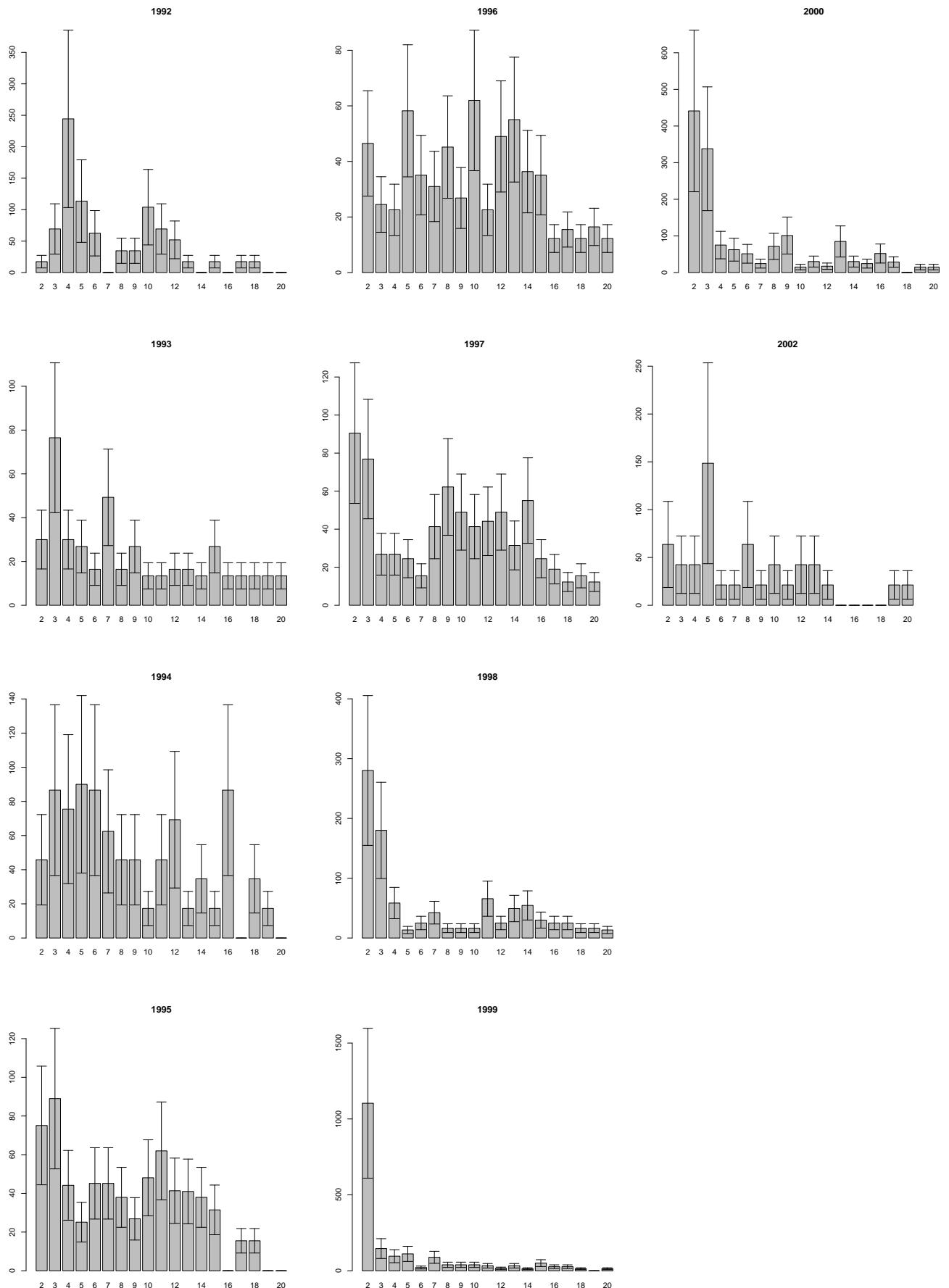


Рис. IX. Размерная структура *Macoma balthica* на нижнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувенъга

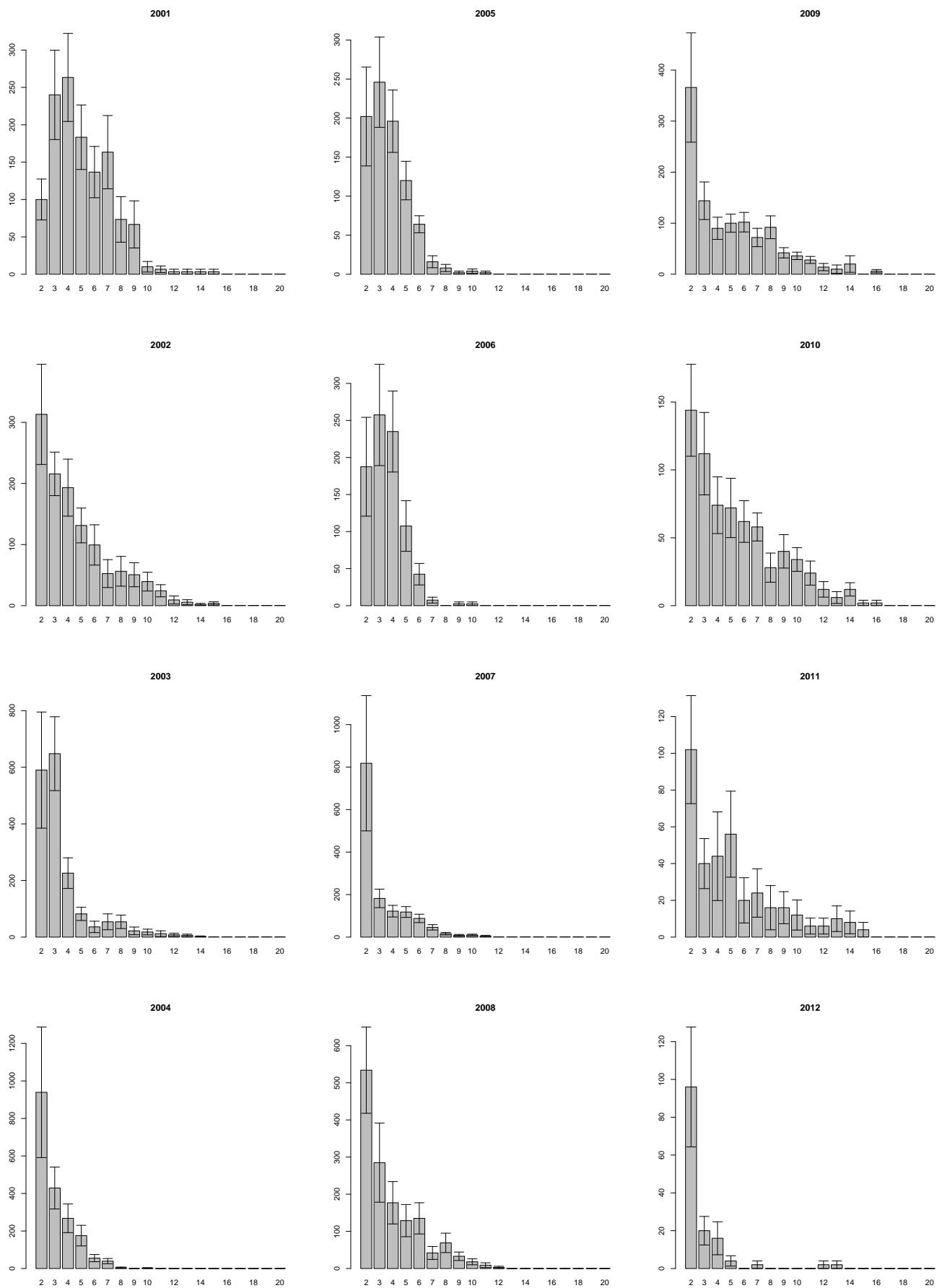


Рис. X. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин в Южной губе о. Ряшкова

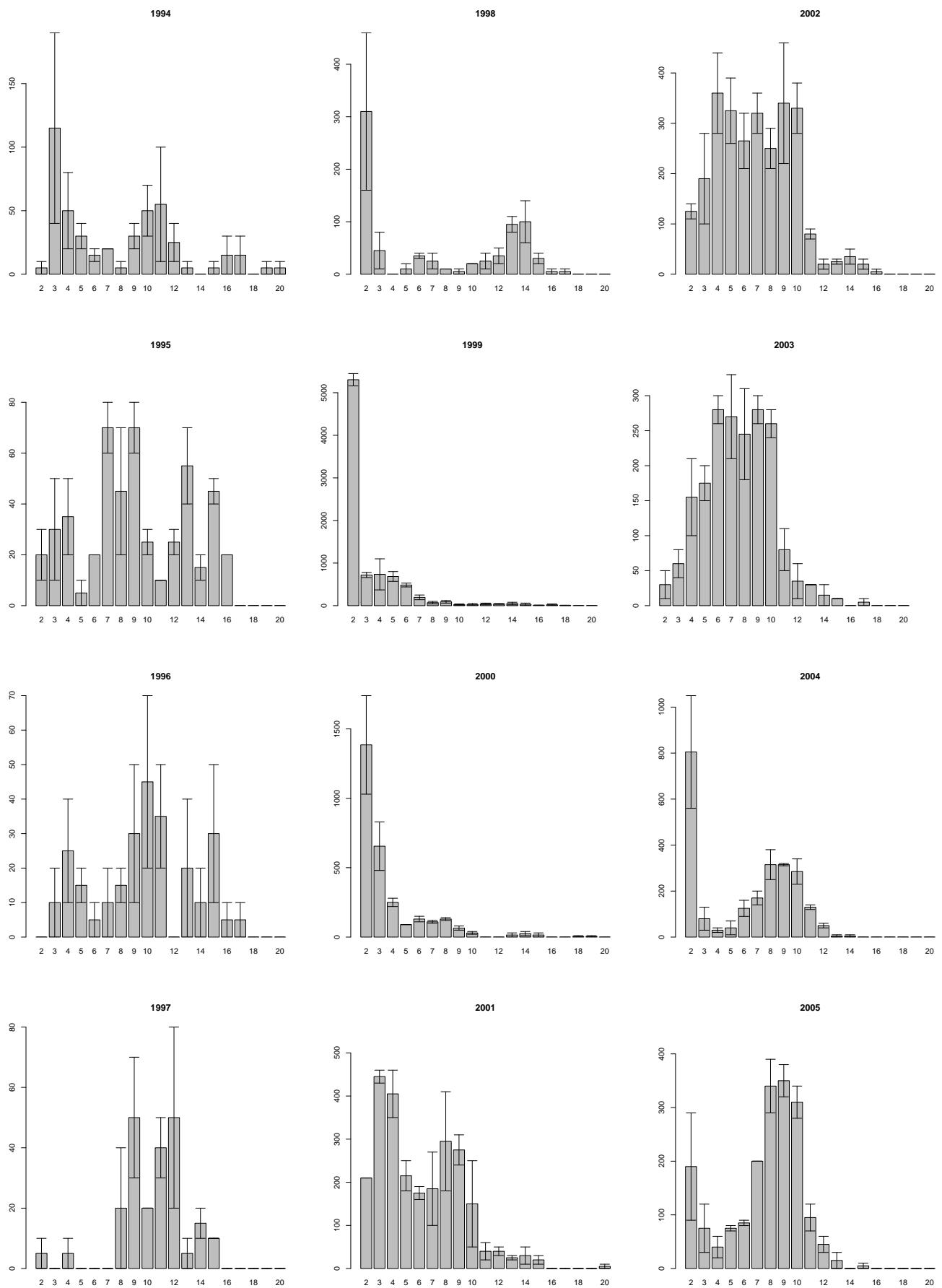


Рис. XI. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Ряшковой салмы

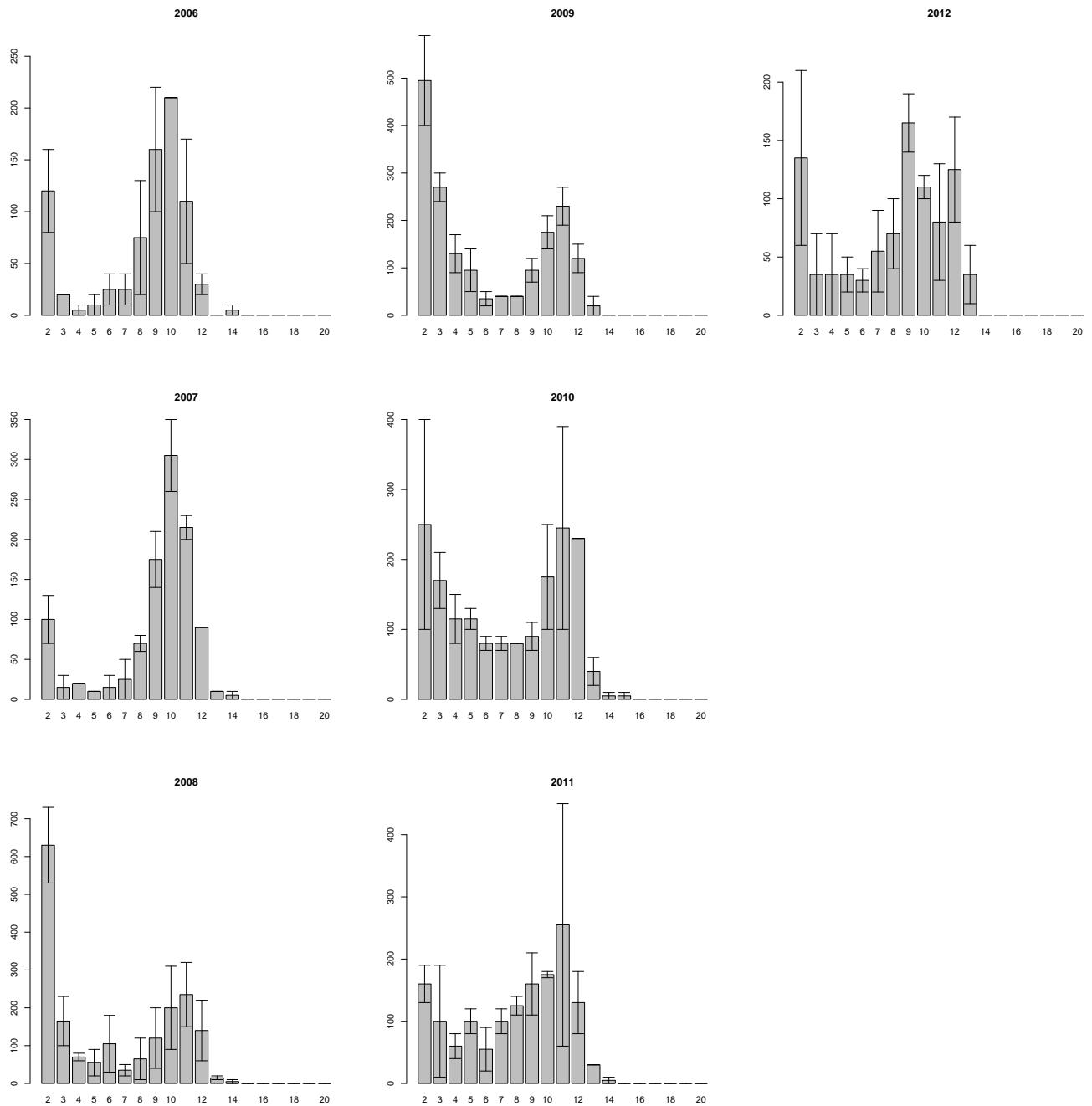


Рис. XI (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Ряшковой салмы

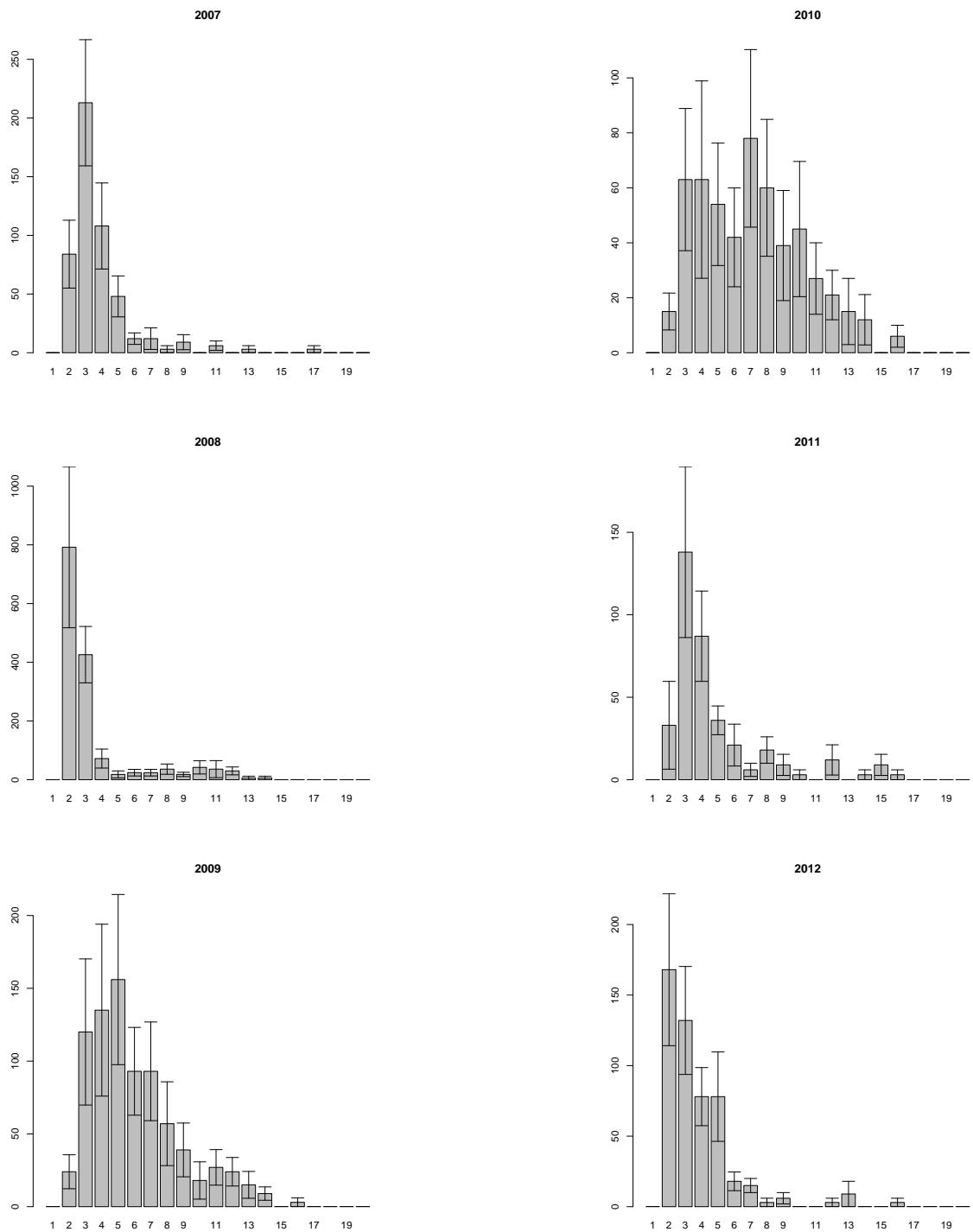


Рис. XII. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин литорали о.Ломнишний

1651 Е Размерная структура *Macoma balthica* в исследованных
 1652 поселениях Баренцева моря

1653 На всех графиках абсцисса — длина раковины, мм; ордината — численность особей,
 1654 экз./м². Указано средняя численность особей определенного размера ± ошибка средней.

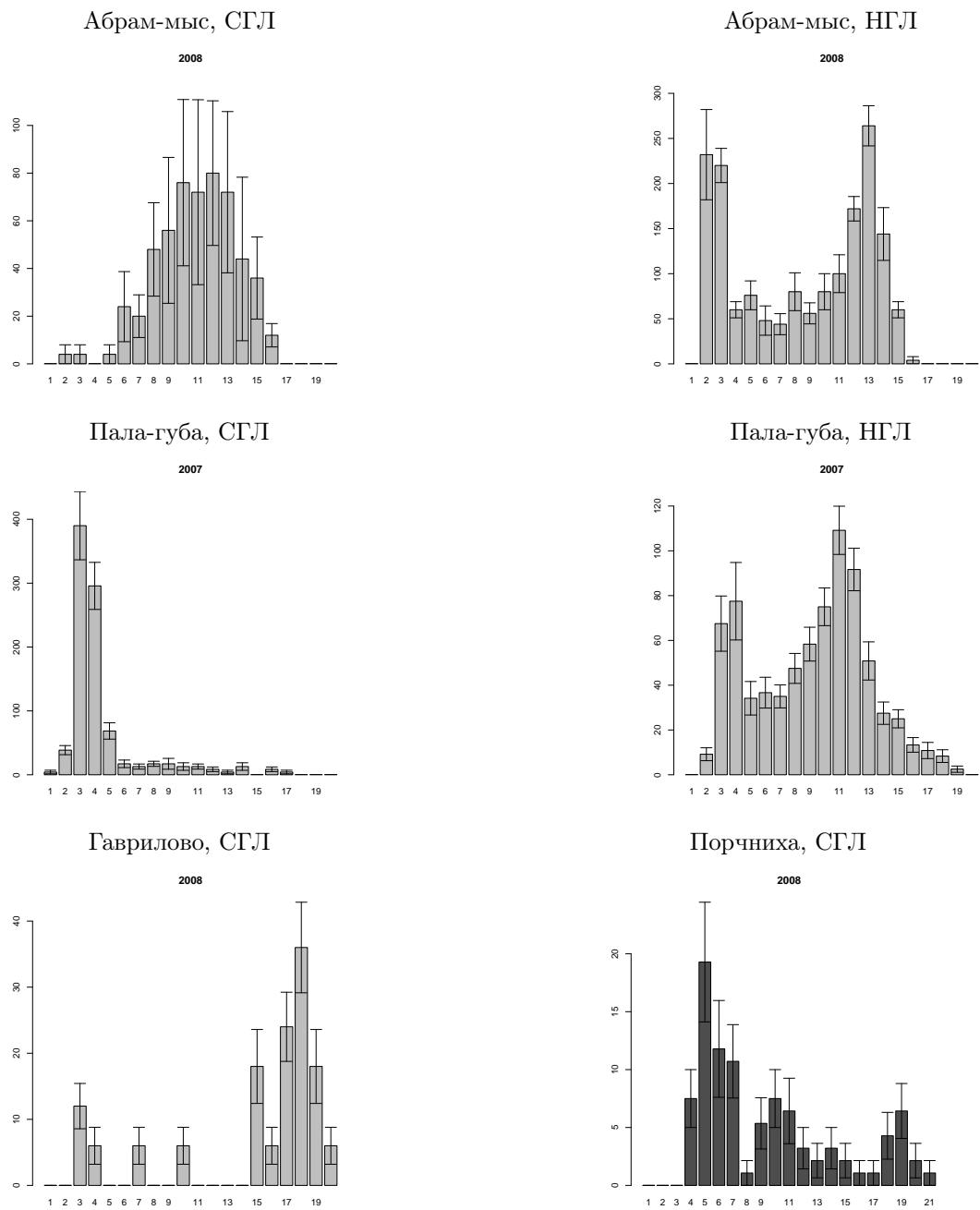
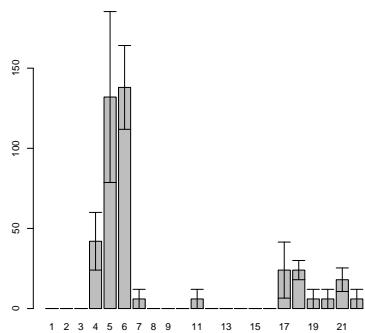


Рис. XIII. Размерная структура *Macoma balthica* в поселениях Мурманского побережья Баренцева моря

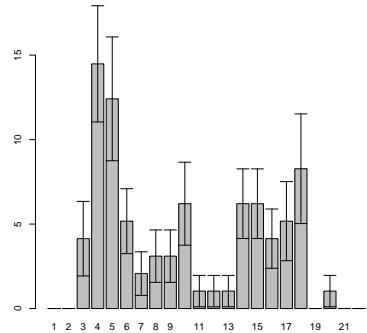
Ярнышная, ВГЛ

2008



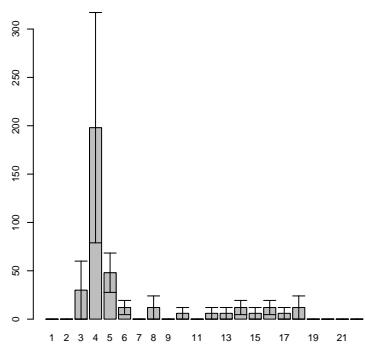
Ярнышная, СГЛ

2007



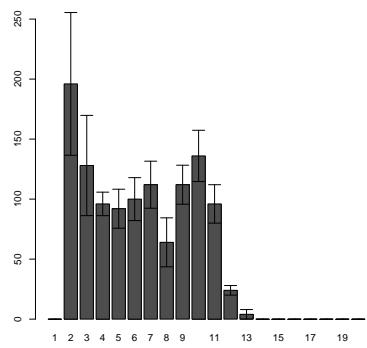
Ярнышная, НГЛ

2008



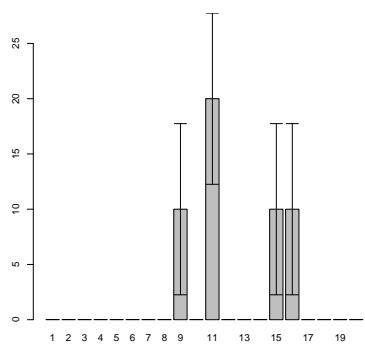
Ивановская, ВСЛ

2008



Шельпино, ВГЛ

2008



Шельпино, СГЛ

2008

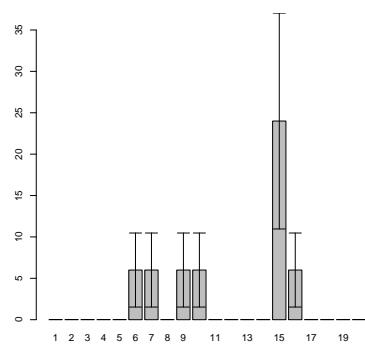


Рис. XIII (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в поселениях Мурманского побережья Баренцева моря

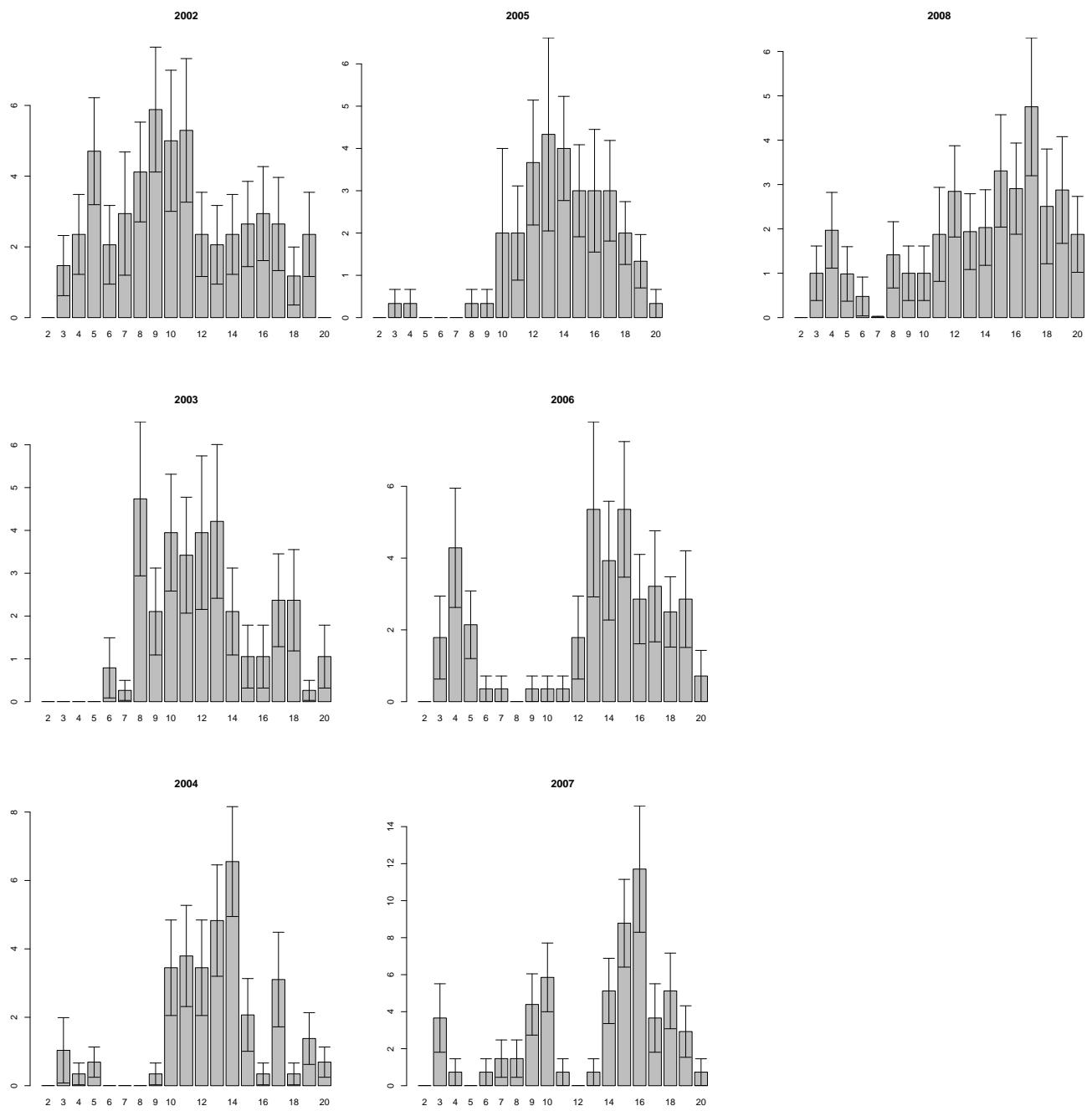


Рис. XIV. Размерная структура *Macoma balthica* на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкая

1655 F Ростовые характеристики *Macoma balthica* на Мурман-
1656 ском побережье Баренцева моря

1657 В таблицах данного приложения приведены средние длины колец остановки роста у
1658 моллюсков разных возрастов.

1659 Обозначения во таблицах:

1660 N — количество особей данного возраста, экз.;
1661 L_{min} — минимальная длина особей данного возраста, мм;
1662 L_{max} — максимальная длина особей данного возраста, мм;
1663 L_{aver} — средняя длина моллюсков данного возраста, мм;
1664 m_L — ошибка средней,
1665 1к – 13к — длина колец остановки роста;
1666 L_{kaver} — средняя длина данного кольца остановки роста, мм;
1667 m_{L_k} — ошибка средней;
1668 L_{kmin} — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм;
1669 L_{kmax} — максимальная длина данного кольца остановки роста.
1670

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_kaver</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_{L_k}</i>		0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,2	0,4		
				<i>L_kmin</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_kmax</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_L</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_{kaver}</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_{L_k}</i>		0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,3	0,3	0,3	0,4	0,0	
				<i>L_{kmin}</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_{kmax}</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_L</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_kaver</i>		0,7	1,8	3,3	5,0	6,5	8,4	9,9	11,8
				<i>m_{L_k}</i>		0,0	0,1	0,3	0,5	0,5	0,3	0,4	
				<i>L_kmin</i>		0,6	1,5	2,6	3,5	5,5	8,0	9,5	11,8
				<i>L_kmax</i>		0,8	2,4	4,4	6,8	7,9	8,9	10,4	11,8

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

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m_L</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_{kaver}</i>		0,8	1,9	3,1	4,5	6,0	7,7	9,2	10,2	11,4
				<i>m_{L_k}</i>		0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,4	
				<i>L_{kmin}</i>		0,7	1,8	2,9	4,1	5,5	7,3	8,9	9,9	
				<i>L_{kmax}</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_L</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_kaver</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_{L_k}</i>	0,1	0,1		0,3	0,3	0,4	0,4	0,5							
					<i>L_kmin</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_kmax</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_L</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_kaver</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_{L_k}</i>	0,2	0,4	0,3	0,7	0,9	1,0	1,0					
					<i>L_kmin</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_kmax</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_L</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_kaver</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_{L_k}</i>		0,1	0,2	0,5	0,8	1,2	1,6	1,8						
				<i>L_kmin</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_kmax</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_L</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_{kaver}</i>	1,7	4,1	6,9	9,4	12,2	13,7	15,3	16,2	
				<i>m_{L_k}</i>	0,22	0,55	0,70	0,87	0,31	0,41	0,59		
				<i>L_{kmin}</i>	0,9	2,0	4,1	6,5	11,7	12,9	14,7		
				<i>L_{kmax}</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_kaver</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_{L_k}</i>		0,05	0,13		0,24	0,20	0,16	0,19	0,26					
				<i>L_kmin</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_kmax</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_L</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_kaver</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_{L_k}</i>		0,13	0,35		0,20	0,18	0,17	0,16	0,15	0,24	0,32		
				<i>L_kmin</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_kmax</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_L</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_{kaver}</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_{L_k}</i>		0,2	0,3	0,6	0,7	0,8	0,8	0,8	0,4	0,2	0,2		
				<i>L_{kmin}</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_{kmax}</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_L</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_kaver</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_{L_k}</i>	0,20	0,62		0,12	0,16	0,26	0,23	0,45				
						<i>L_kmin</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_kmax</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_L</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_kaver</i>		1,2	2,7	4,6	4,3	6,6	8,9	10,2	12,2	13,4	13,8
				<i>m_{L_k}</i>		0,3	0,6			1,0	0,0	0,0	0,2		
				<i>L_kmin</i>		0,7	1,6	2,5	4,3	5,6	8,8	10,1	12,0	13,2	13,8
				<i>L_kmax</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_L</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_kaver</i>		1,6	4,3	7,5	10,9	14,0	15,5	17,3	17,5	18,0
				<i>m_{L_k}</i>		0,14	0,34	0,63	0,87	0,62	0,79	0,50		
				<i>L_kmin</i>		1,1	3,2	5,7	7,9	12,8	13,6	16,8		
				<i>L_kmax</i>		2,1	5,5	9,4	13,0	15,3	17,2	17,8		