

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	83
Список литературы		85
A	Характеристики пробоотбора и среднее обилие <i>Macoma balthica</i> на исследованных участках	89
B	Таксономический состав сообществ макробентоса на исследованных участках	96
C	Приложение. Распределение особей <i>Macoma balthica</i> разного возраста на нижнем горизонте лitorали Пала-губы (Кольский заливы, Баренцево море)	103
D	Размерная структура <i>Macoma balthica</i> в исследованных поселениях Кандалакшского залива Белого моря	108
E	Размерная структура <i>Macoma balthica</i> в исследованных поселениях Баренцева моря	126
F	Ростовые характеристики <i>Macoma balthica</i> на Мурманском побережье Баренцева моря	129

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

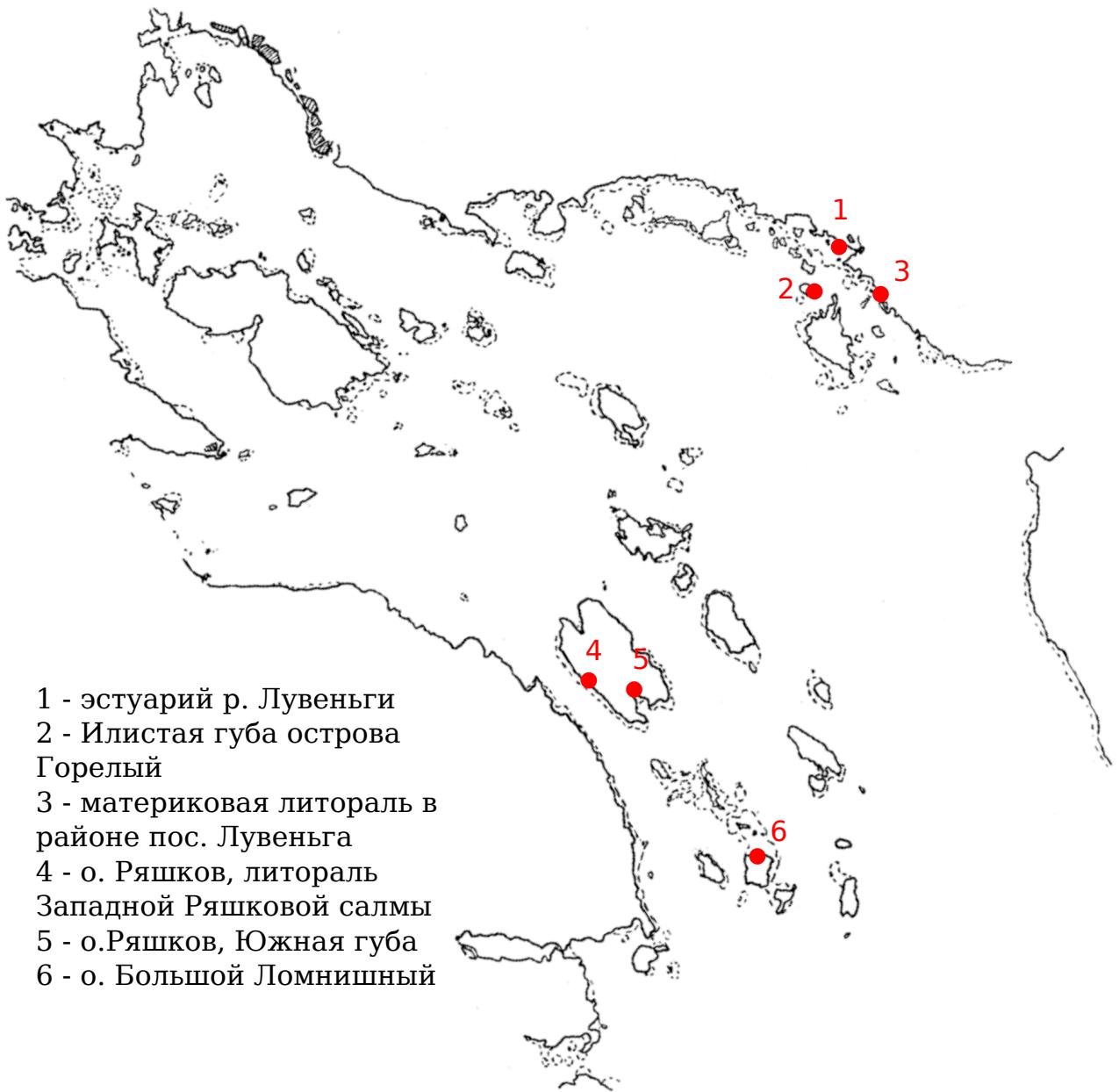


Рис. 1. Исследованные участки в вершине Кандалакшского залива Белого моря



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

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

196 2.6 Изучение динамики поселений *Macoma balthica*

197 2.6.1 Белое море

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

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

203 Структура материала представлена в таблице 2.

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

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

212 В дальнейшем рассчитывали показатели средней численности маком на квадратный
213 метр (плотность поселения) и размерно-частотное распределение особоей. Для построения

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

размерно-частотного распределения шаг размерного класса составлял 1 мм.

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

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

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

2.6.2 Баренцево море

В Баренцевом море динамику поселений маком исследовали на модельном участке — лitorальной отмели Дальний пляж губы Дальнезеленецкой. В работе использованы мате-

риалы экспедиции по мониторингу Дальнего пляжа губы Дальнезеленецкой с 2002 года, любезно предоставленные Е. А. Генельт-Яновским. Автор принимал участие в полевых сборах в 2006 – 2008 гг.

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

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

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

В качестве точки сравнения нами был выбран 1973 год (Агарова [и др.], 1976; Стрельцов, Агарова, Петухов, 1974), поскольку в тот год была проведена основная количественная съемка на Дальнем пляже.

2.7 Изучение линейного роста *Macoma balthica*

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

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

Возрастные ряды аппроксимировали при помощи линейной модификации уравнения

Таблица 3. Пример треугольной матрицы с данными по росту моллюсков

<i>t</i>	N	<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.; *L_{min}* — минимальная длина особей данного возраста, мм; *L_{max}* — максимальная длина особей данного возраста, мм; *L_{aver}* — 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 Берталанфи: $L_t = L_{max} \times (1 - e^{(-k(t-t_0))})$, где L_{max} , k , t_0 — коэффициенты, *t* — возраст, а
 275 *L_t* — длина раковины моллюска в возрасте *t*. Сравнительный анализ кривых роста про-
 276 изведен с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели. В
 277 качестве меры расстояния использовали отношение величины статистики *F* (частное от
 278 деления остаточной вариансы относительно кривой роста на сумму остаточных варианс
 279 относительно частных моделей роста) к 5%-ному квантилю *F*-распределения (Н. Макси-
 280 мович, 1989).

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

286 3 Характеристика района исследования

287 3.1 Географическое и физиономическое описание

288 3.1.1 Белое море

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

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

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

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

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

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

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

324ются редкие вкрапления фукоидов (на границе среднего и нижнего горизонтов литорали)
325и увеличивается количество мелких камней, но все же этот участок можно характеризо-
326вать как илисто-песчаный пляж. Плотность поселения *Arenicola marina* заметно увели-
327чивается по сравнению со средним горизонтом. На уровне 17 – 21 метров от штормовых
328выбросов располагается валунная гряда с плотными поселениями фукоидов (нижний го-
329ризонт литорали). В данной зоне пробы отбирались на участках, не закрытых талломами
330водорослей. В районе нуля глубин на данном участке также характерен илисто-песчаный
331грунт с плотным поселением *Arenicola marina*.

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

337 3.1.2 Баренцево море

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

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

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

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

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

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

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

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

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

422 **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.

431 **Губа Порчниха** Порчниха — крупная губа, закрытая от моря островом Большой Олений. Кутовая часть разделена скальным мысом на две части. Одна из них направлена на юг, вторая на запад. Наши исследования проводились в западной части губы. В эту часть губы впадает полноводный ручей, имеющий на лitorали оформленное русло. Верхний горизонт лitorали представлен гравийной россыпью. Средний горизонт — илисто-песчаным

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

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

451 3.2 Характеристики грунта

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

456 3.2.1 Белое море

457 тут надо осенью сделать анализ грунтов по заповеднику

458 3.2.2 Баренцево море

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

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

470 Содержание органических веществ в грунте было невелико, и на всех участках не пре-
 471 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, %

⁴⁷² 4 Биотический фон в сообществах *Macoma balthica*

⁴⁷³ 4.1 Белое море

⁴⁷⁴ Описание сообществ макробентоса проводили на 6 мониторинговых участках в Кан-
⁴⁷⁵ далакшском заливе отдельно на каждом мареографическом уровне. Таким образом, всего
⁴⁷⁶ было получено 12 таксономических списков. Всего на исследованных участках было обна-
⁴⁷⁷ ружено 57 таксонов беспозвоночных (приложение B, таблица III). Из них только непосред-
⁴⁷⁸ ственно *Macoma balthica* встречена во всех 12 описаниях. 18 таксонов из 57 были представ-
⁴⁷⁹ лены только в одном описании. Количество таксонов в одном описании колебалось от 5 в
⁴⁸⁰ верхнем горизонте материковой литорали в Лувенъге до 42 у нуля глубин в Южной губе
⁴⁸¹ о. Ряшкова. По количеству таксонов преобладали представители Polychaeta (22 таксона).

⁴⁸² Классификация участков по видовому составу была проведена при помощи кластери-
⁴⁸³ зации методом ближайшего соседа по коэффициенту Жаккара. Достоверность кластеров
⁴⁸⁴ оценивали с помощью анализа сходства профилей (SIMPROF) (Clarke, Somerfield, Gorley,
⁴⁸⁵ 2008).

⁴⁸⁶ При анализе фаун с выделением горизонтов было выделено 6 групп участков ($p < 0,05$)
⁴⁸⁷ (рис. 3). Группировка станций по кластерам неоднородна. Три кластера демонстрируют
⁴⁸⁸ сходство по географическому признаку (голубой, синий и, отчасти, фиолетовый на рис. 3),
⁴⁸⁹ три по мареографическому признаку (красный, синий и голубой кластер на рис. 3), осталь-
⁴⁹⁰ ные не показывают явной приуроченности.

⁴⁹¹ При анализе фаун отдельных участков было выделено три группы (рис. 4.) Первый
⁴⁹² кластер образуют сообщества в Южной губе о. Ряшкова и на о. Ломнишний, которые
⁴⁹³ близки как географически, так и мареографически (исследованы сообщества у нуля глу-
⁴⁹⁴ бин). В отдельный кластер попадает материковая литораль в районе Лувенъги, что свя-
⁴⁹⁵ зано, по-видимому, с максимальным биотическим разнообразием на данном участке,
⁴⁹⁶ поскольку здесь в пределах ограниченного участка представлены как илисто-песчаные
⁴⁹⁷ пляжи верхней и нижней литорали, так и заросли фукоидов и взморника. Участки на
⁴⁹⁸ о. Горелый, в эстуарии р. Лувенъги и на островной литорали Западной Ряшковой сал-
⁴⁹⁹ мы формируют третий кластер. От выделяется характеризуется наименьшим внутренним
⁵⁰⁰ сходством, однако участки, где исследовали только средний горизонт литорали (Западная
⁵⁰¹ Ряшкова салма и эстуарий р. Лувенъги) более сходны между собой, чем попадающий в
⁵⁰² тот же кластер о. Горелый.

⁵⁰³ 4.2 Баренцево море

⁵⁰⁴ Всего на исследованных участках нами было обнаружено 48 таксонов беспозвоночных
⁵⁰⁵ (приложение B, таблица IV). При этом в пределах каждого из горизонтов литорали были
⁵⁰⁶ встречены все таксоны. Более трети таксонов (17 из 48) - это редкие виды (встречены в
⁵⁰⁷ одном описании), и лишь *Macoma balthica* встречается во всех описаниях. Количество так-
⁵⁰⁸ сонов на участке колебалось от 6 (верхняя сублитораль губы Ивановская) до 22 (средний

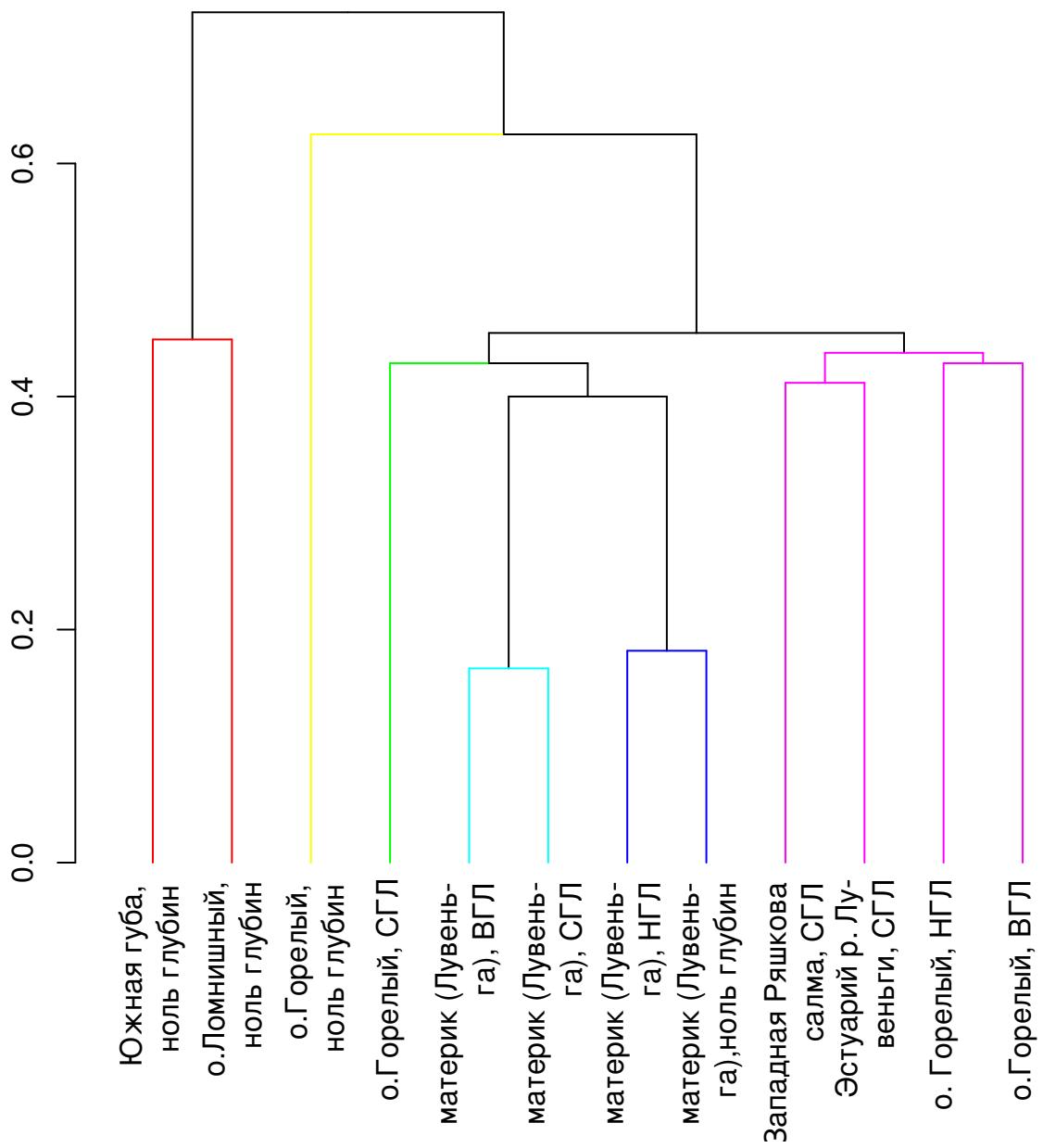


Рис. 3. Классификация отдельных горизонтов литорали по видовому составу
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

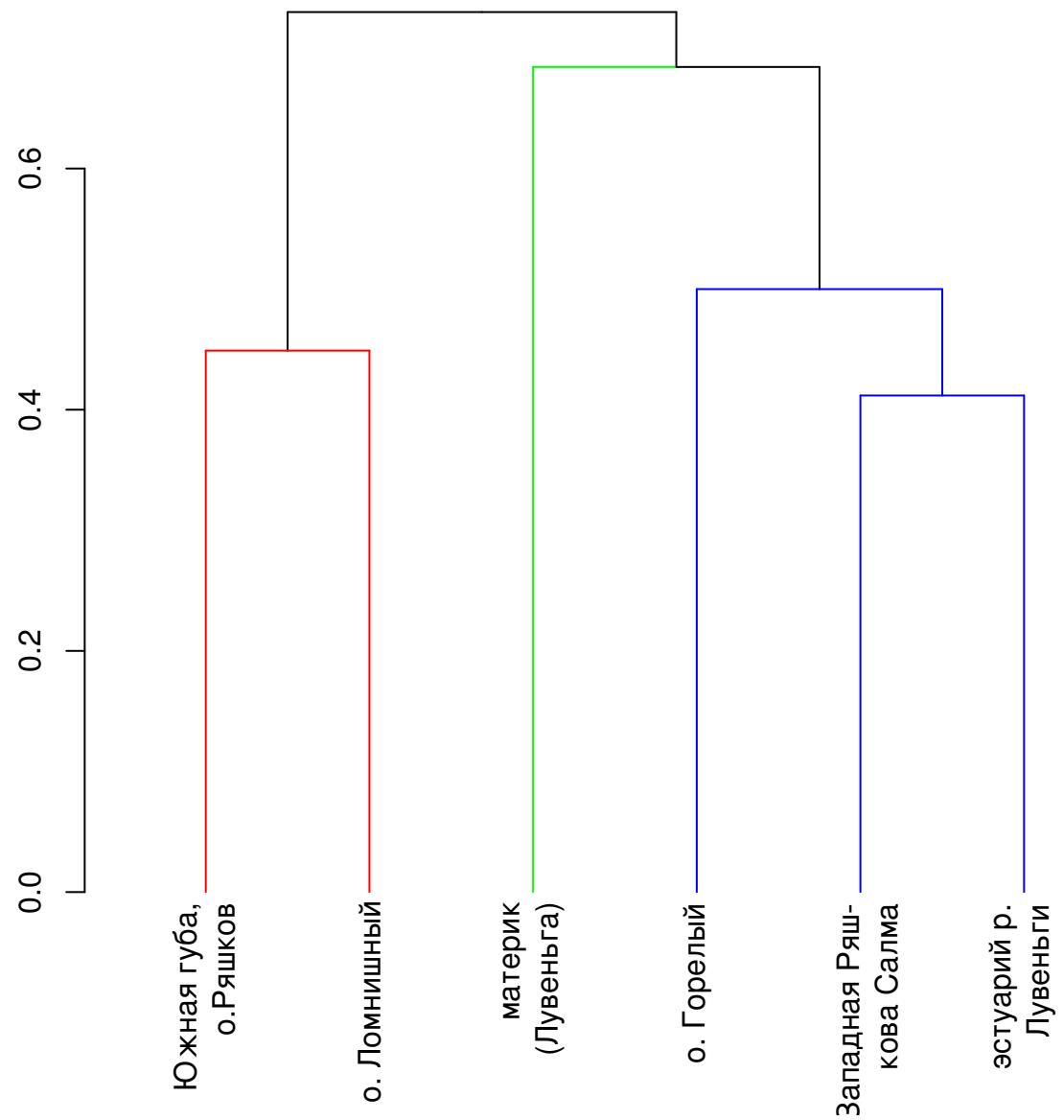


Рис. 4. Классификация участков по видовому составу
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

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

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

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

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

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

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

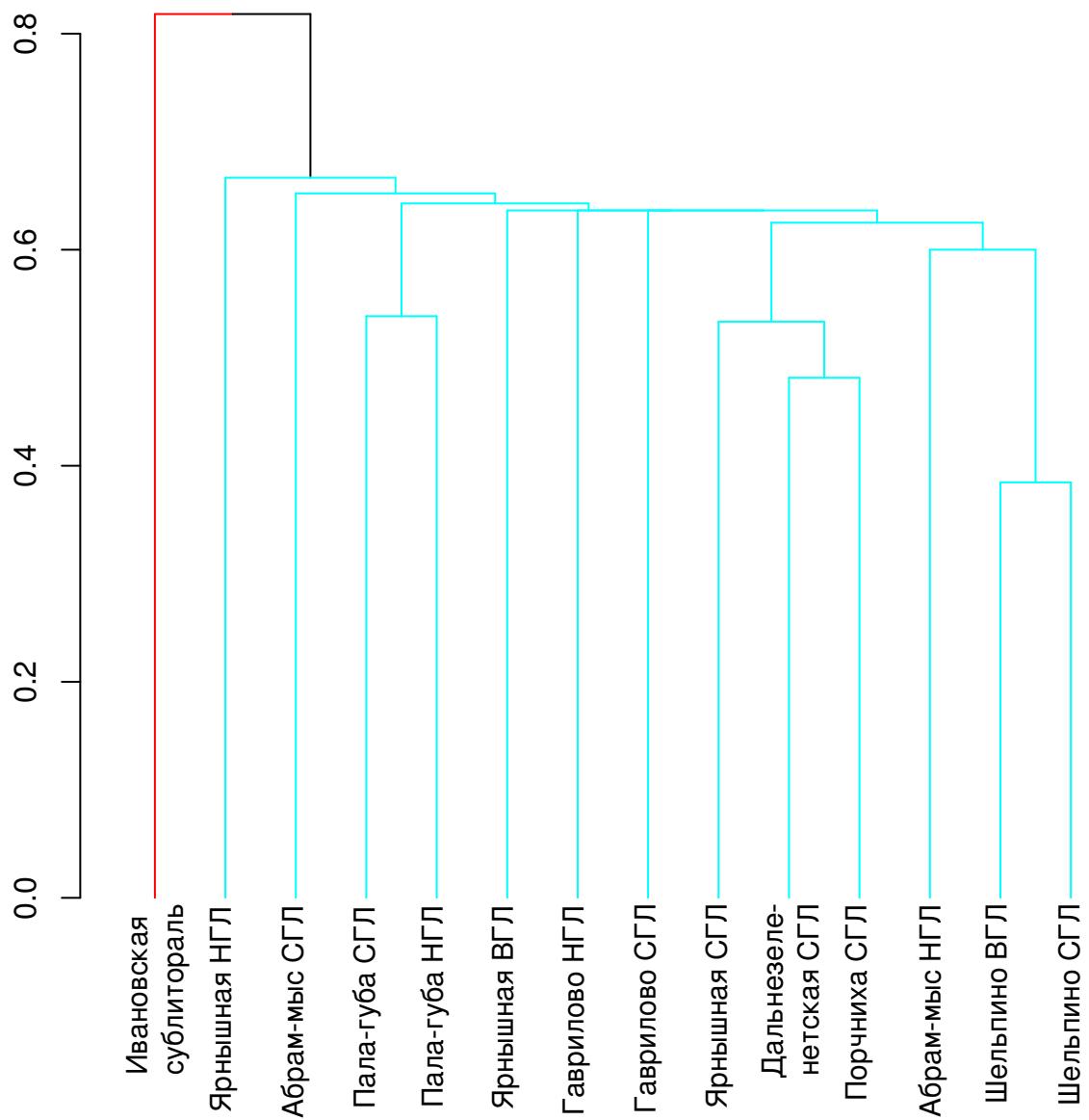


Рис. 5. Классификация отдельных горизонтов литорали по видовому составу
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

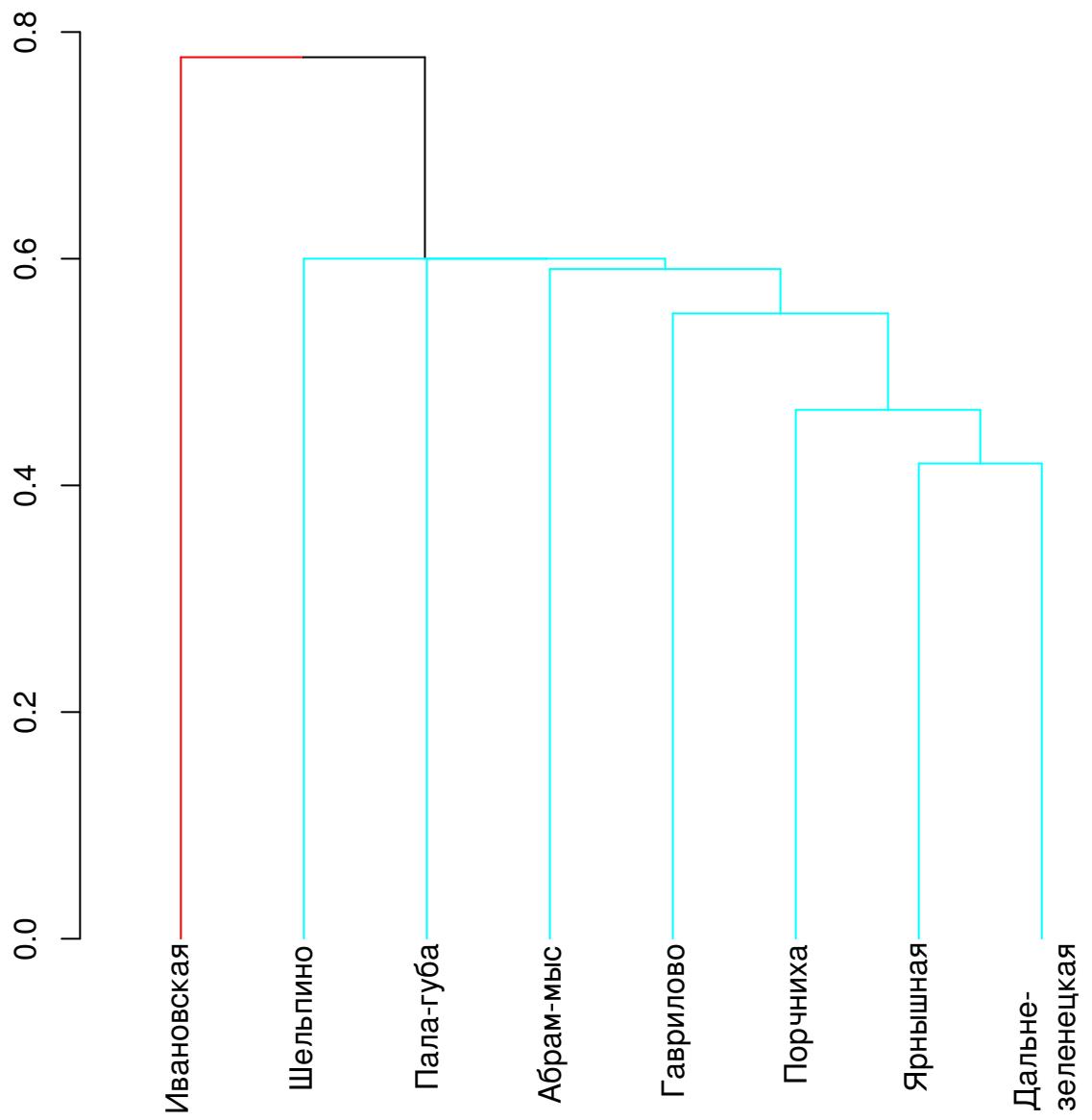


Рис. 6. Классификация участков по видовому составу

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

528 5 Микрораспределение *Macoma balthica*

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

532 5.1 Восточный Мурман

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

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

544 5.2 Кольский залив

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

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

564 связи (коэффициент корреляции 0,2).

565 Резюмируя полученные данные, можно говорить о большем влиянии ручья на более моллусков. Особи старших возрастов формируют агрегации размером в несколько 566 метров. Наиболее старые моллюски остаются в количестве единичных особей и распределены 567 случайно.

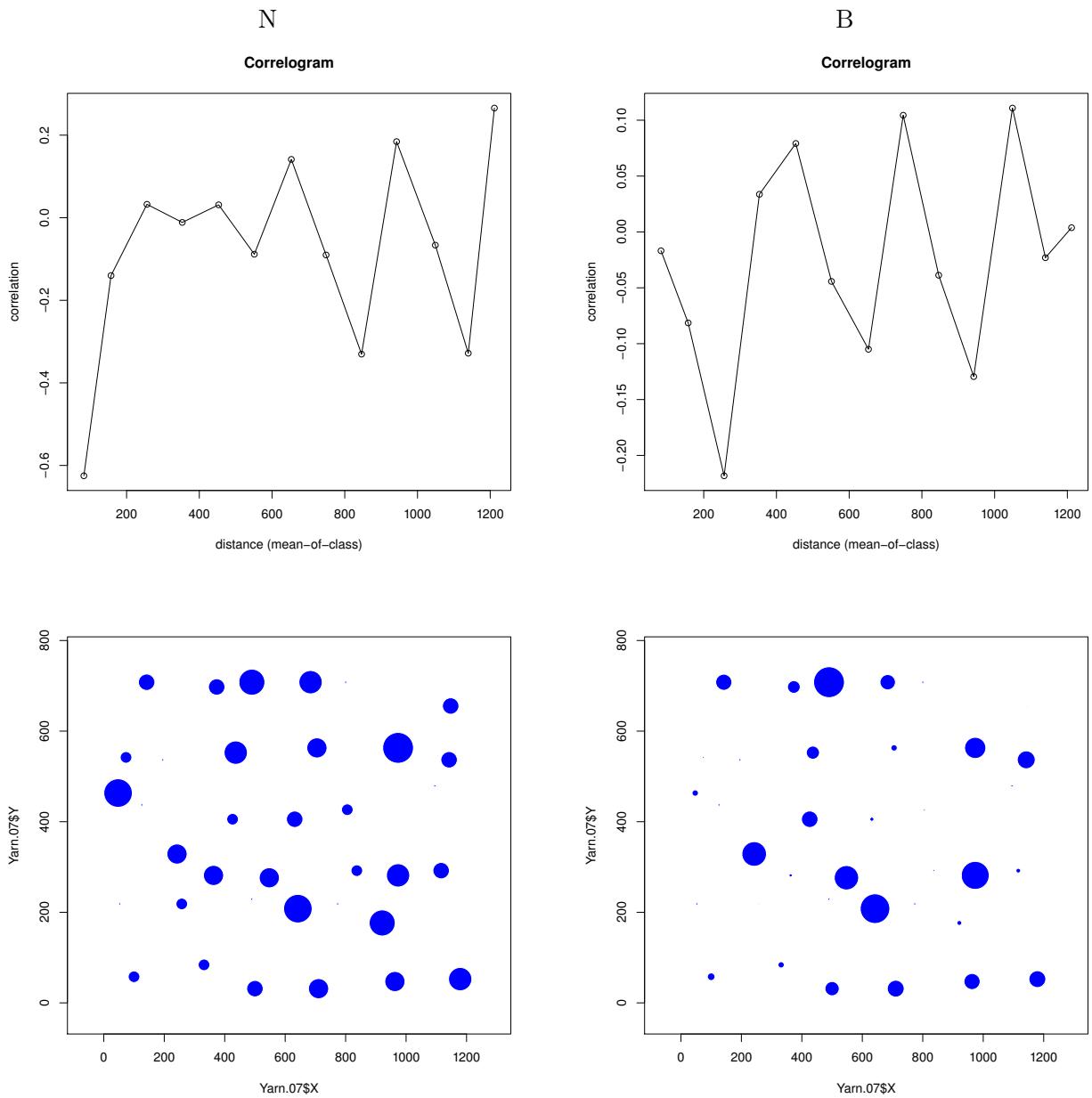


Рис. 7. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Ярнышная
 Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.
 Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана. lag – расстояние,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

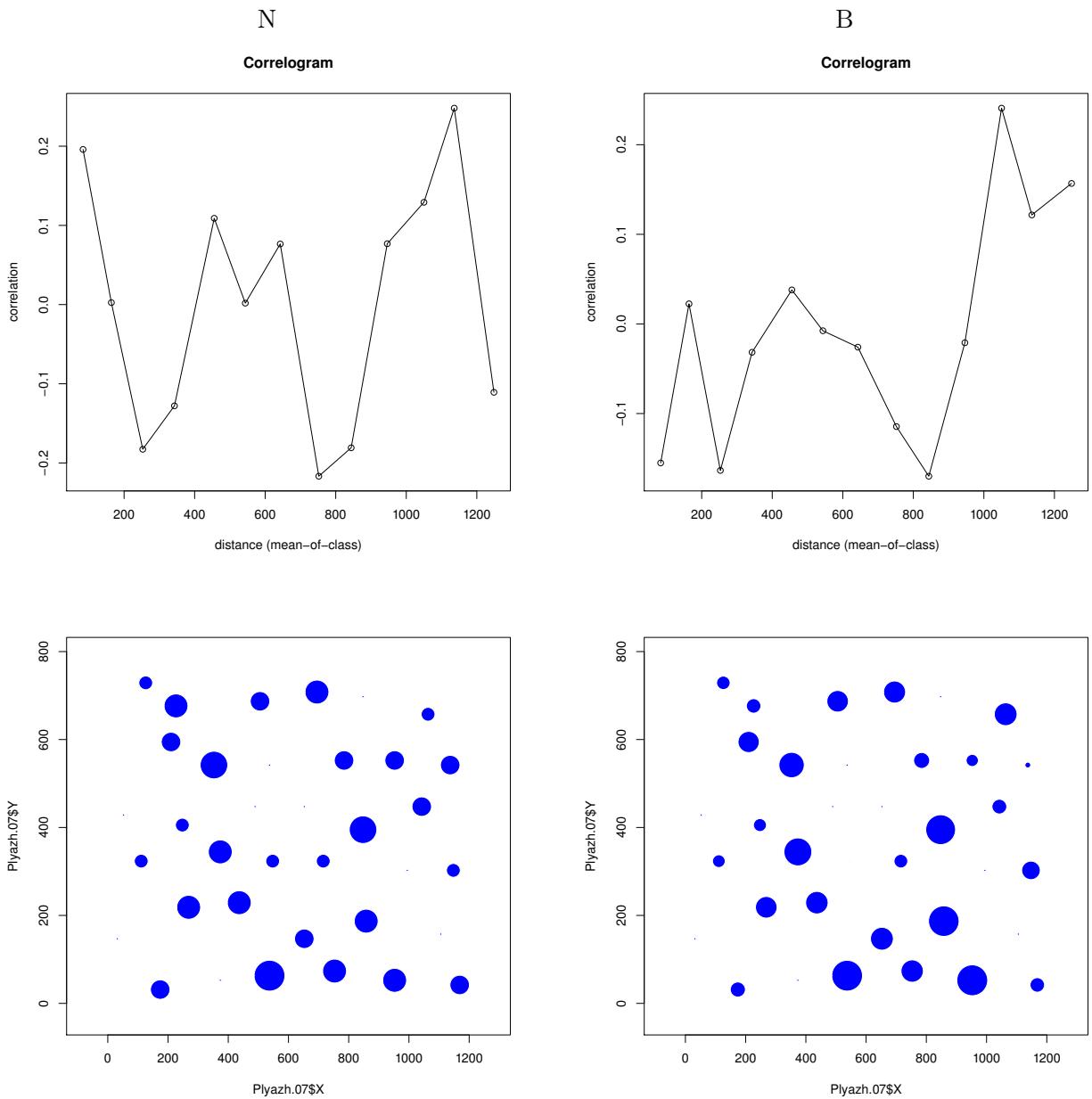


Рис. 8. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Дальнезеленецкая в 2007 году
 Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.
 Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана.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

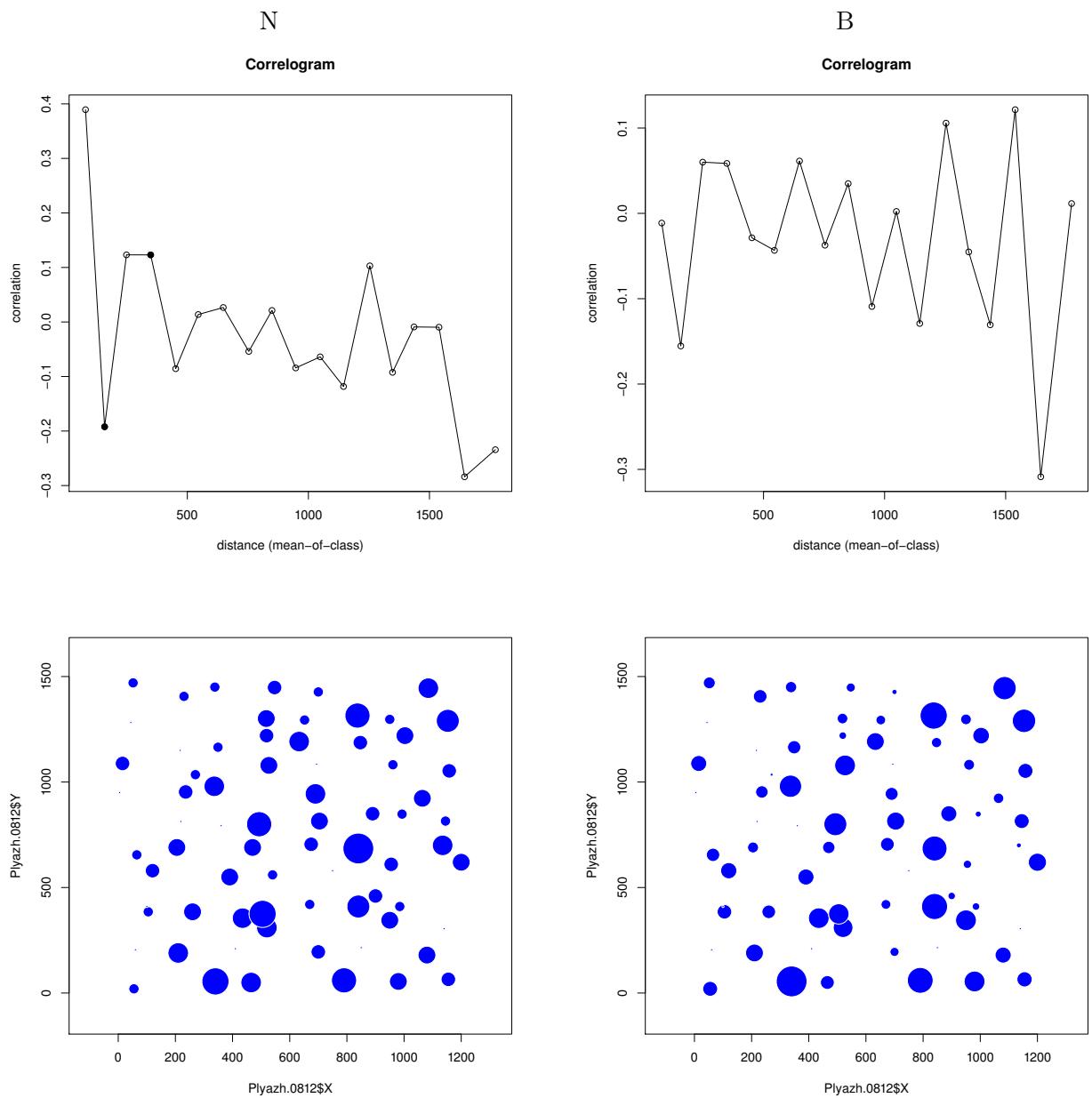


Рис. 9. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Дальнезеленецкая в 2008 году
Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.
Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана.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

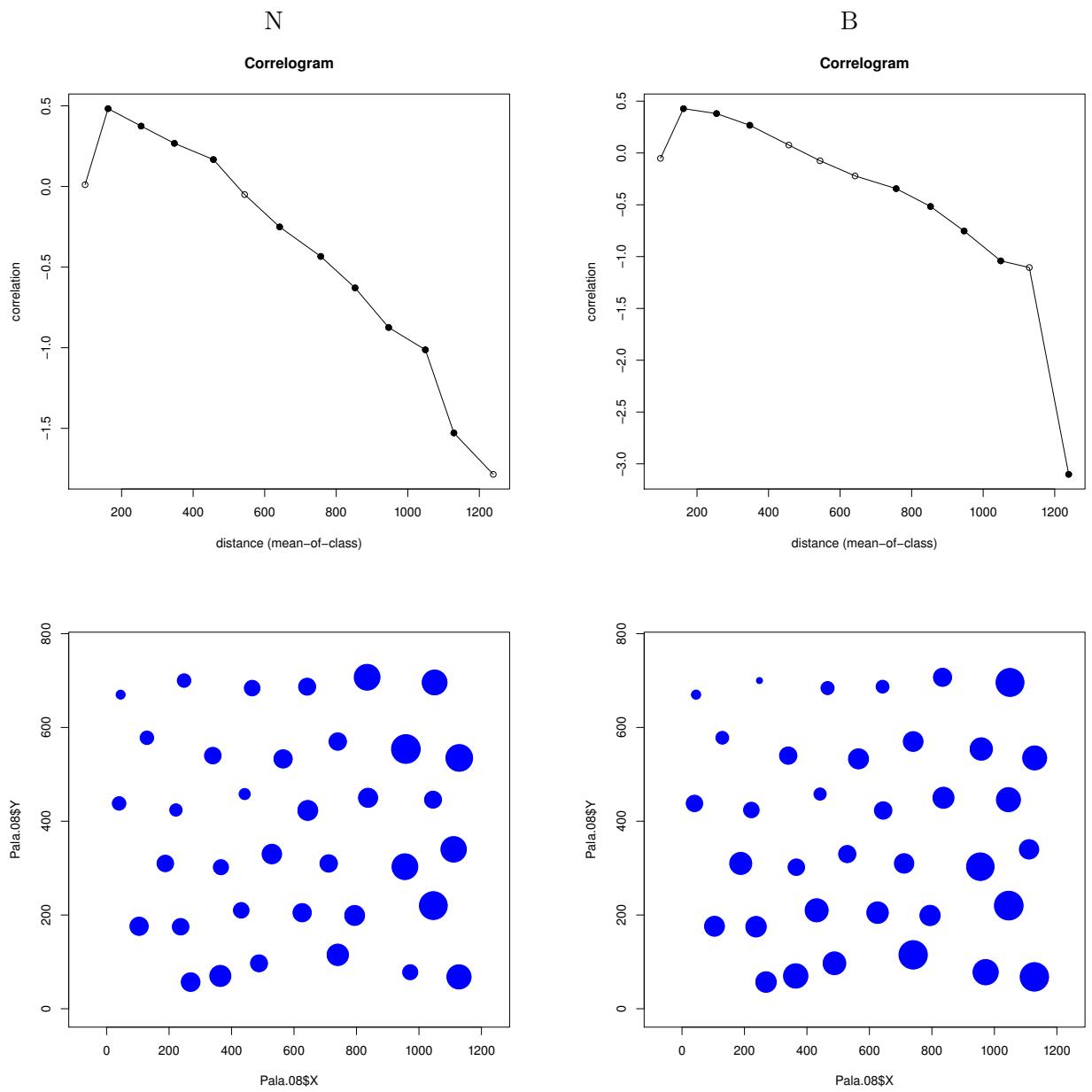


Рис. 10. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали Пала-губы

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.

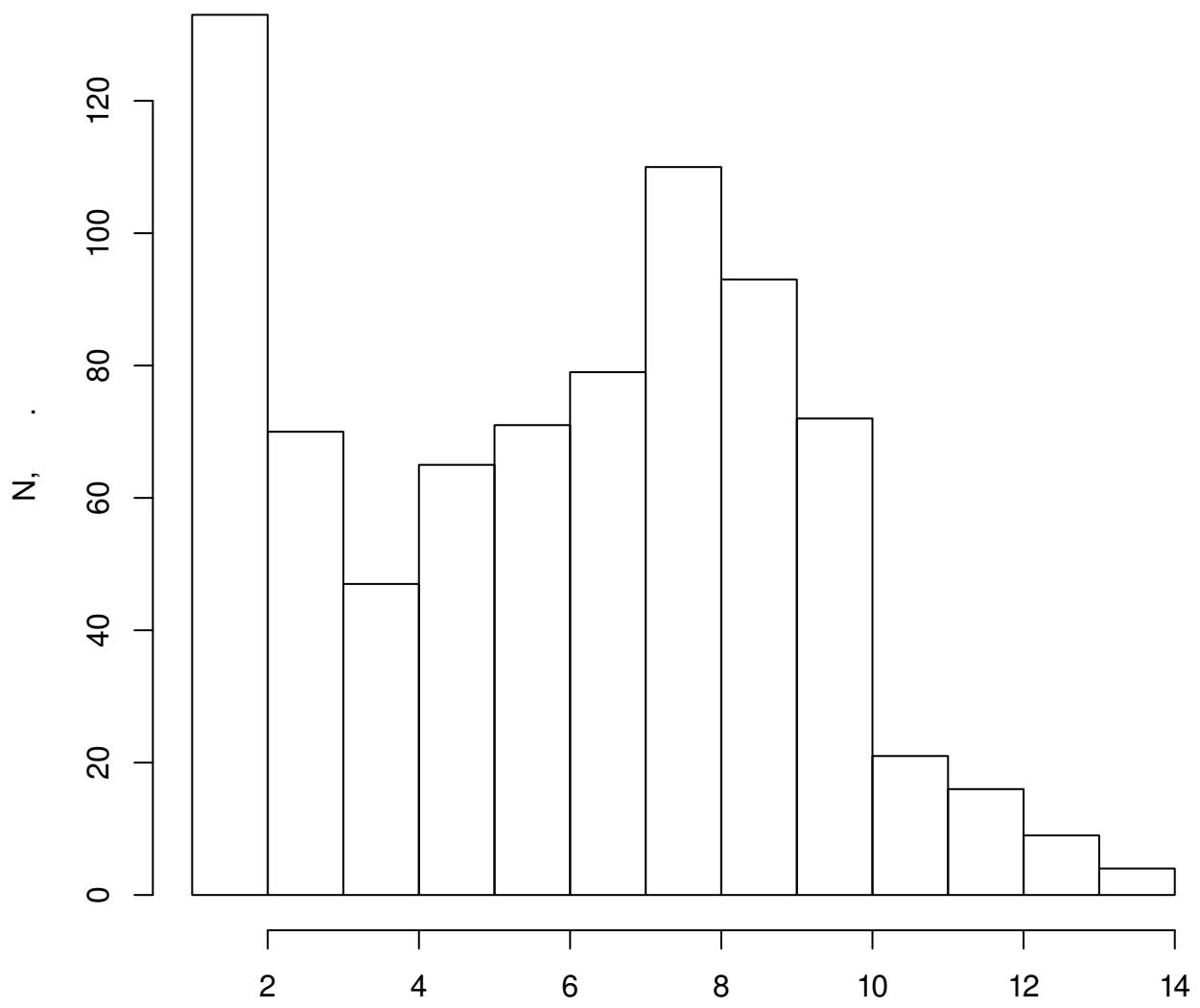


Рис. 11. Распределение по возрастам особей *Macoma balthica* в пробах на литорали Палагубы

569 6 Обилие *Macoma balthica*

570 6.1 Белое море

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

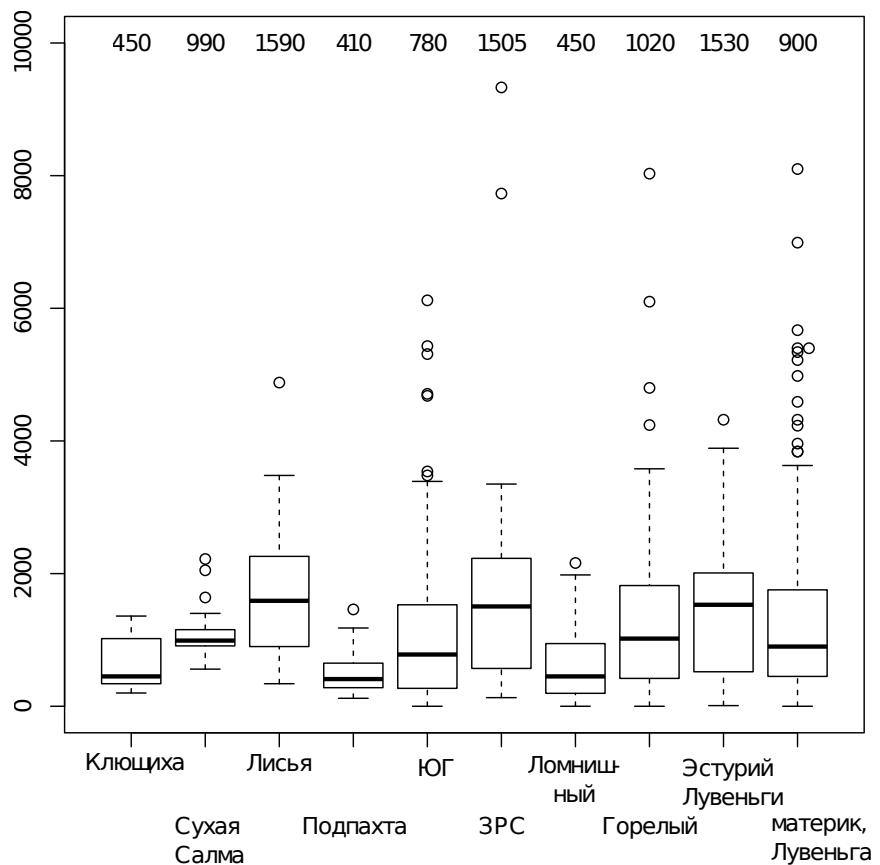


Рис. 12. Варьирование средней численности *Macoma balthica* на различных участках Кандалакшского залива Белого моря

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

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

Числа в верхней части графика — медианное значение численности *M. balthica*, экз./м²

572

573 чисность особей *M. balthica* была представлена в диапазоне от 10 (о. Горельский) до 8500 экз./м²
574 (Западная Ряшкова салма) (табл. I, Приложение А).

575 Однако экстремально высокие численности — более 2800 экз./м² — встречаются еди-
576нично, всего 8 наблюдений из 140 (рис. 13). Наиболее часто встречаются поселения со
577 средней численностью 700 — 800 экз./м². Отдельные районы Кандалакшского залива Бе-
578 лого моря не отличались по средней численности маком (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 5,6$,
579 $p = 0,2$). При сравнении средних обилий маком на разных участках в пределах одного го-
580 ризонта не показало достоверных отличий (табл. 9). Сравнение средних численностей на

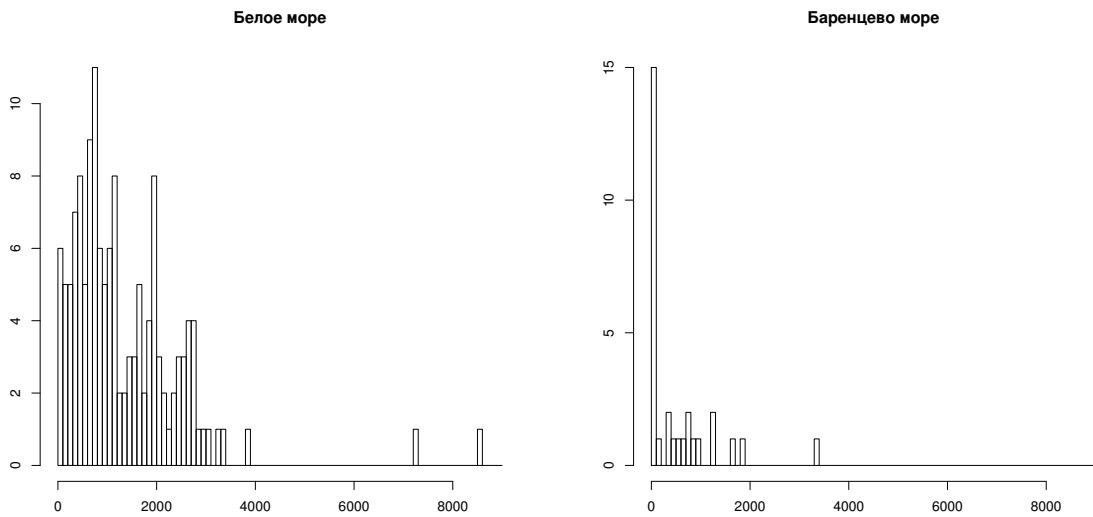


Рис. 13. Частота встречаемости поселений с различным обилием *Macoma balthica*
Примечание: по оси X — средняя численность *Macoma balthica*, экз./м² (шаг — 100 экз./м²), по оси Y — частота встречаемости

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).

596 6.2 Баренцево море

597 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 599 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 *** — $p < 0,001$; ** — $p < 0,05$; * — $p < 0,1$.

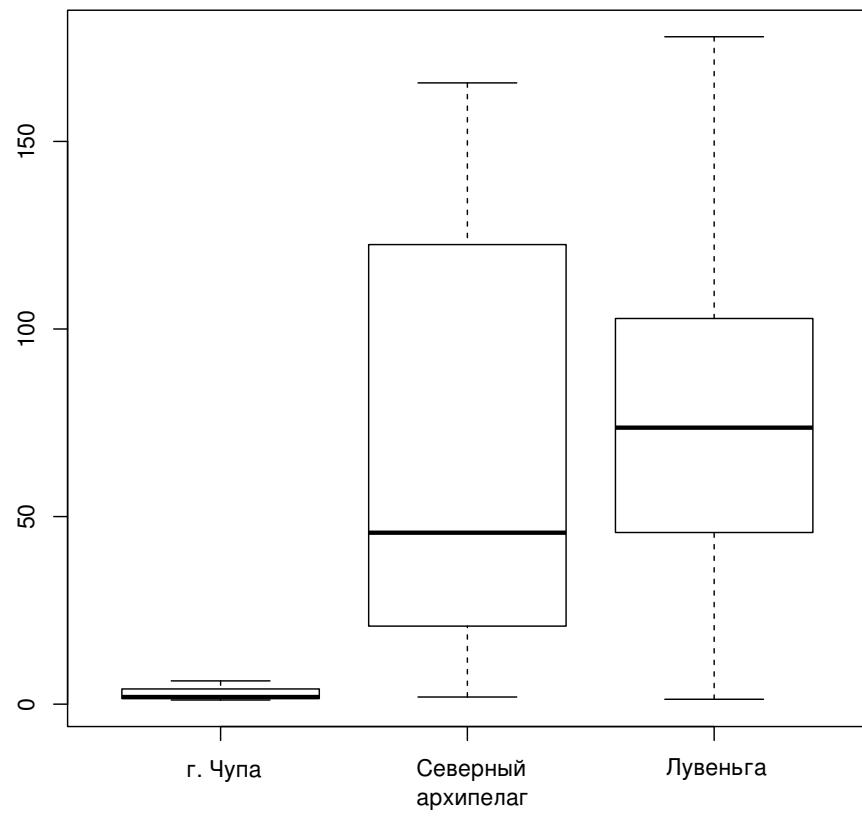


Рис. 14. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Кандалакшского залива Белого моря

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

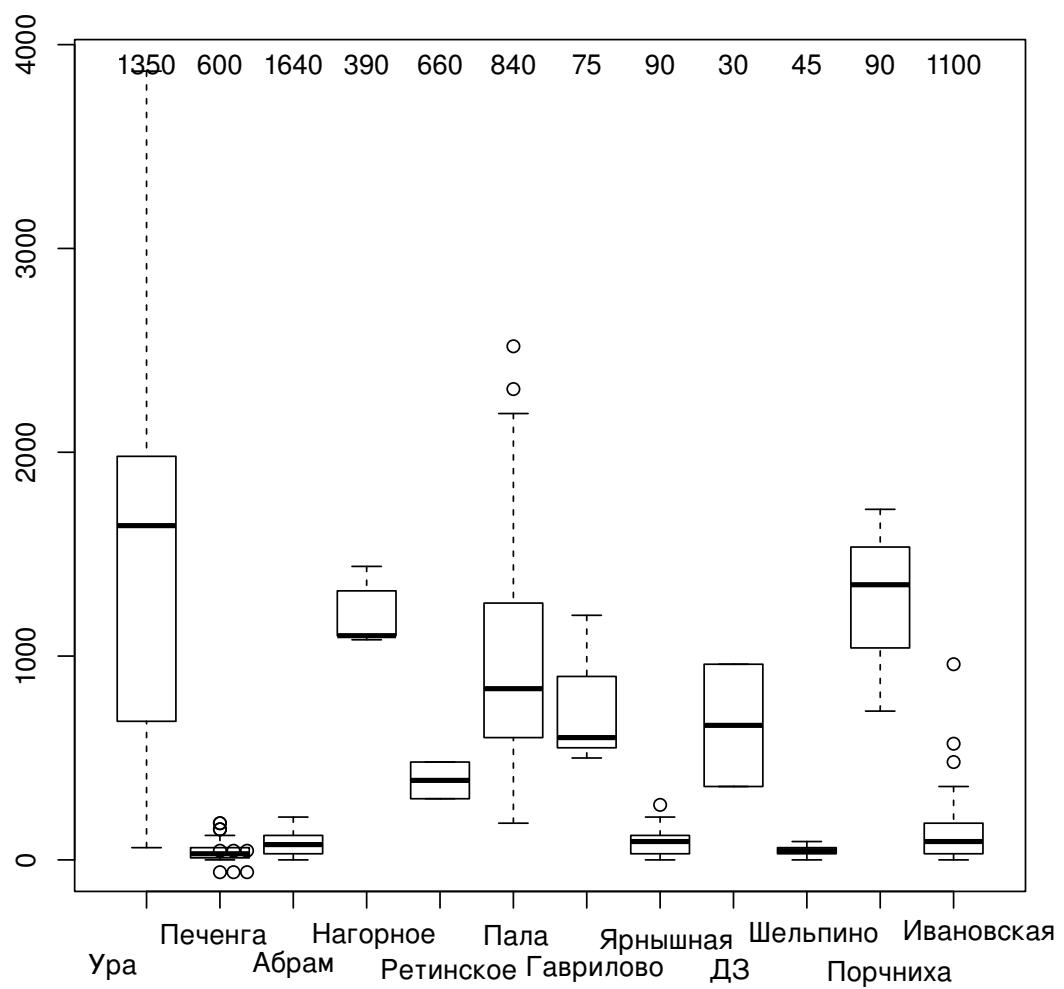


Рис. 15. Варьирование средней численности *Macoma balthica* на различных участках Мурманского побережья Баренцева моря

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

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

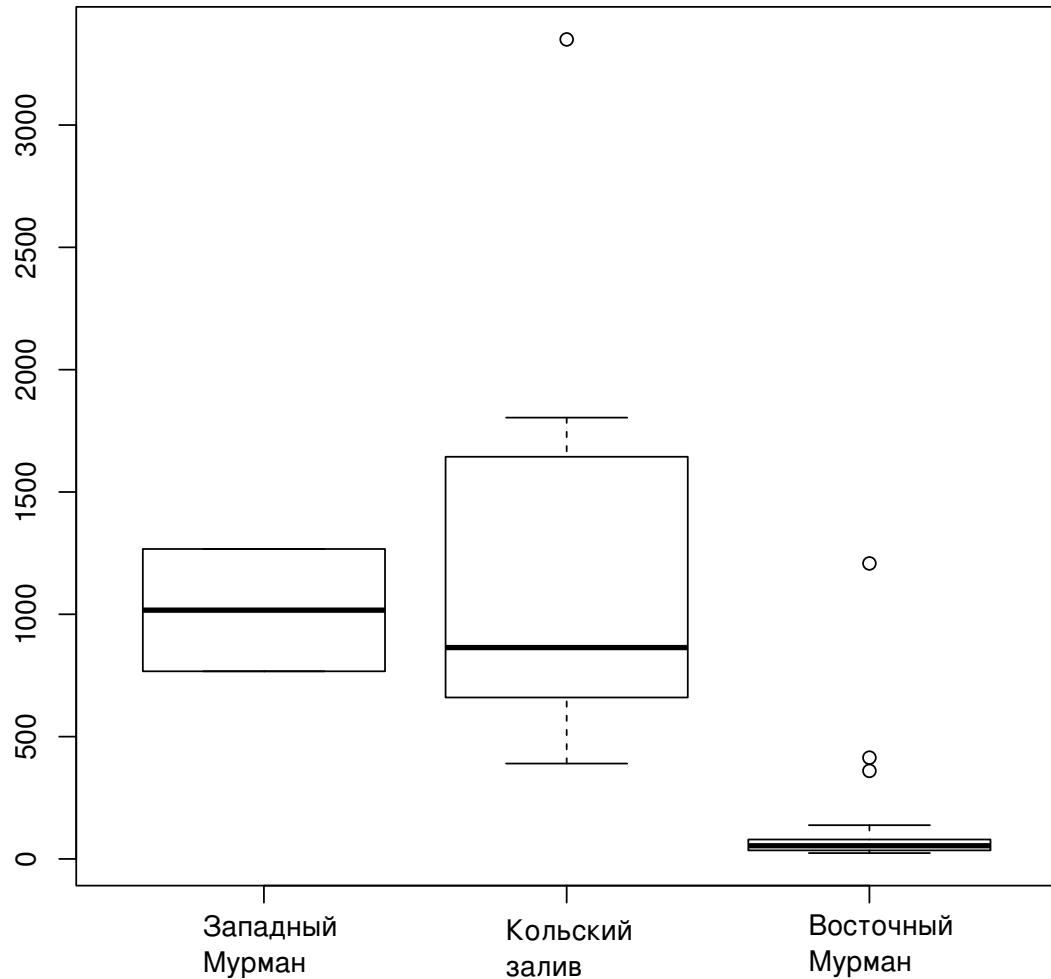


Рис. 16. Варьирование средней численности *Macoma balthica* в разных районах Мурманского побережья Баренцева моря

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

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

616 обилие флюктуировало вокруг 1000 экз./м².

617 При сравнении численности маком на различных метеографических уровнях различия
618 между горизонтами литорали были показаны для губ Гаврилово и Ярнышная (табл. 11).
619 В Гаврилово средняя численность *M. balthica* в среднем горизонте литорали превышала
620 аналогичные значения для нижнего горизонта на порядок (138 (15) и 24 (47) экз./м²,
621 соответственно). В губе Ярнышная численность маком в верхнем и нижнем горизонтах
622 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 *** — $p < 0,001$; ** — $p < 0,05$; * — $p < 0,1$.

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

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

630 6.3 Влияние состава грунта на численность *Macoma balthica*

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

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

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

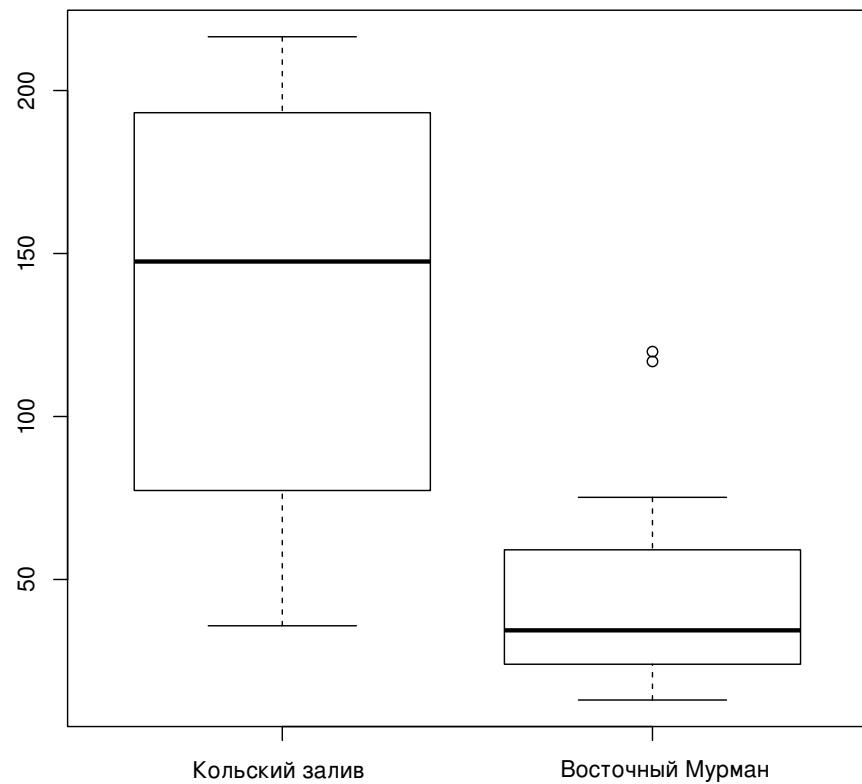


Рис. 17. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Баренцева моря

Примечание: По оси абсцисс — биомасса *M. balthica*, г/м².

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

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

640 7 Размерная структура *Macoma balthica*

641 7.1 Белое море

642 7.1.1 Эстуарий реки Лувеньги

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

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

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

662 7.1.2 Остров Горелый

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

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

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

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

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

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

706 Материковая литораль в районе поселка Лувеньга

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

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

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

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

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

729 7.1.3 Южная губа о. Ряшкова

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

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

736 7.1.4 Западная Ряшкова салма

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

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

745 7.1.5 о. Ломнишный

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

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

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

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

762 7.2 Баренцево море

763 7.2.1 Губы Кольского залива

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

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

773 7.2.2 Губы побережья Восточного Мурмана

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

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

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

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

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

792 7.2.3 Дальний пляж губы Дальнезеленецкой (Восточный Мурман)

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

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

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

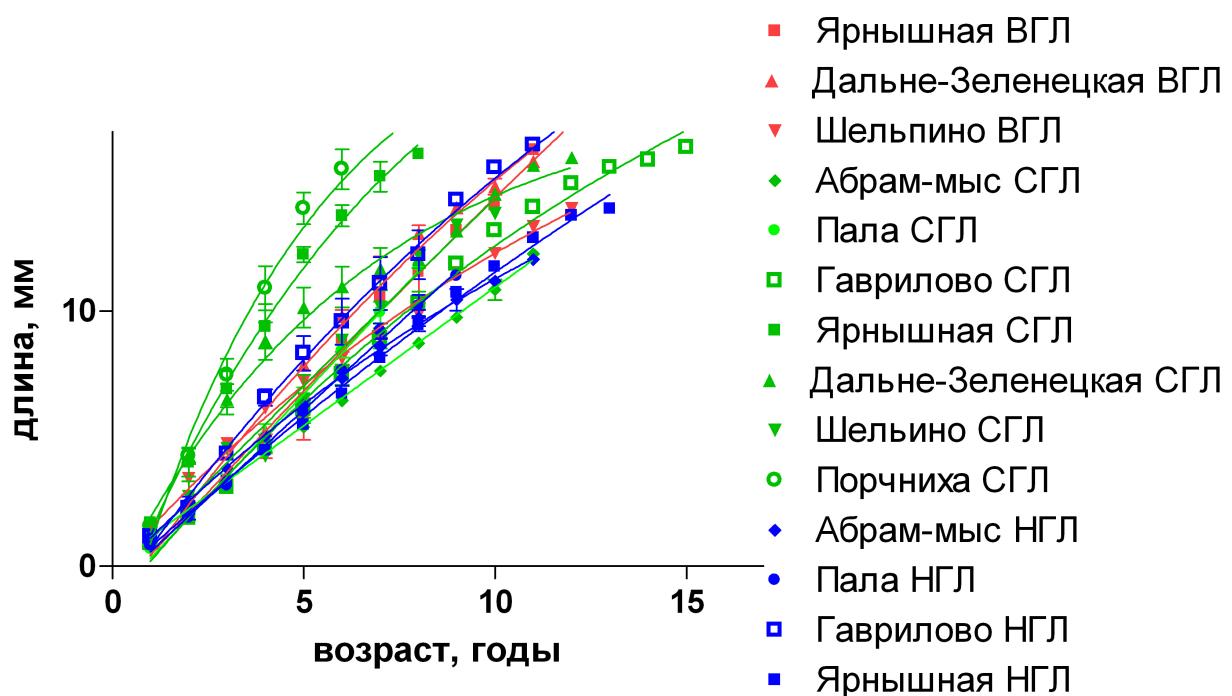


Рис. 18. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций в изученных поселениях маком

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).

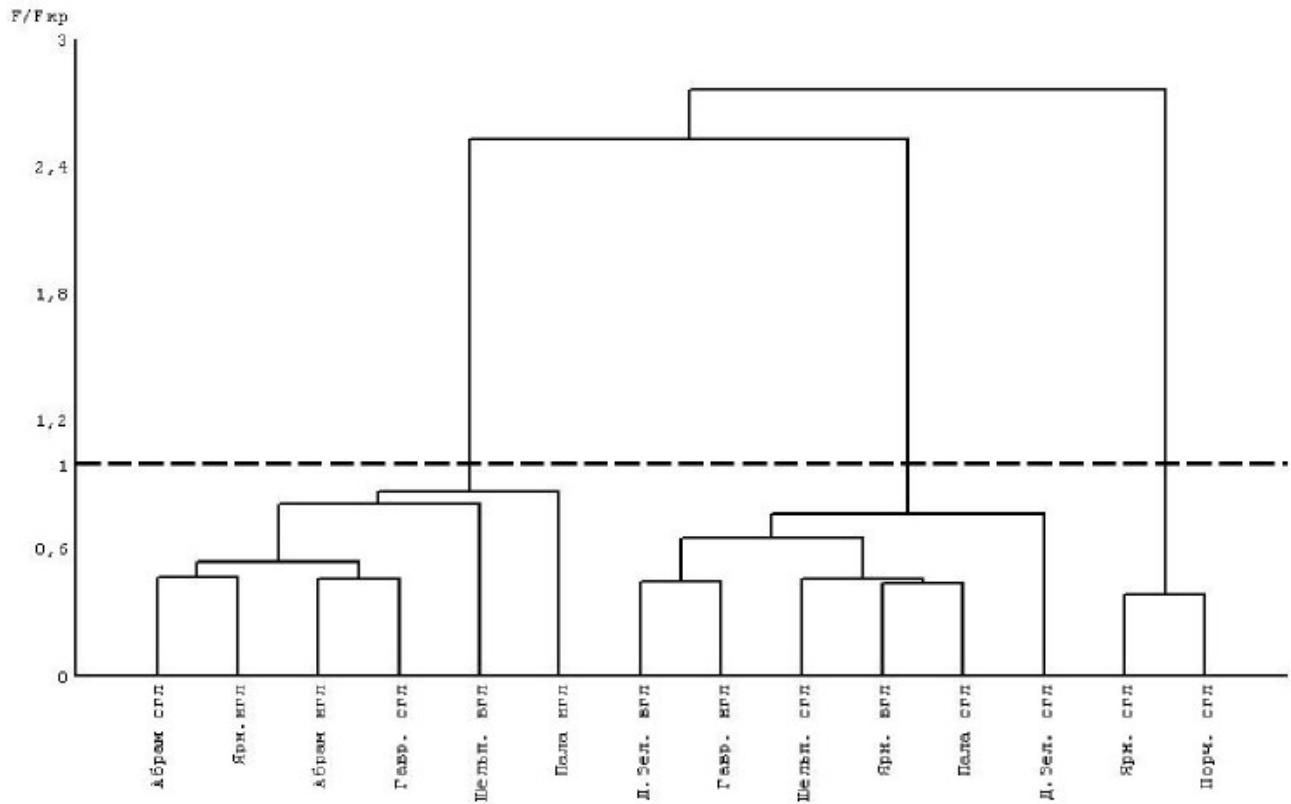


Рис. 19. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций

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

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

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

852 между кластерами 2 и 3 (2,76).

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

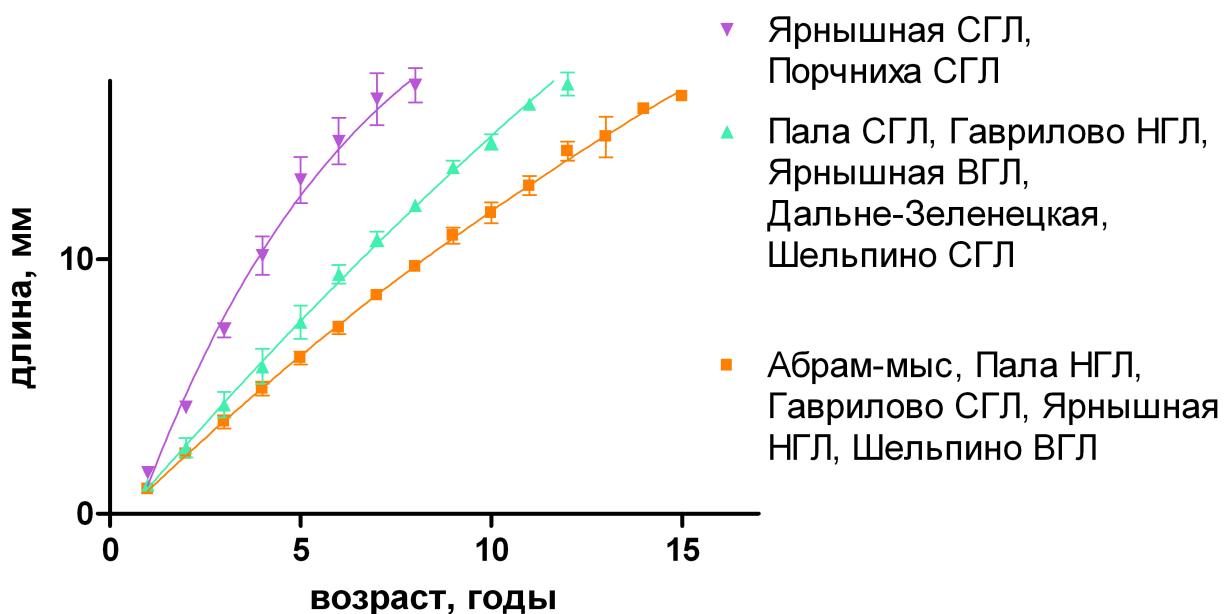


Рис. 20. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в изученных местообитаниях

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

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

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

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

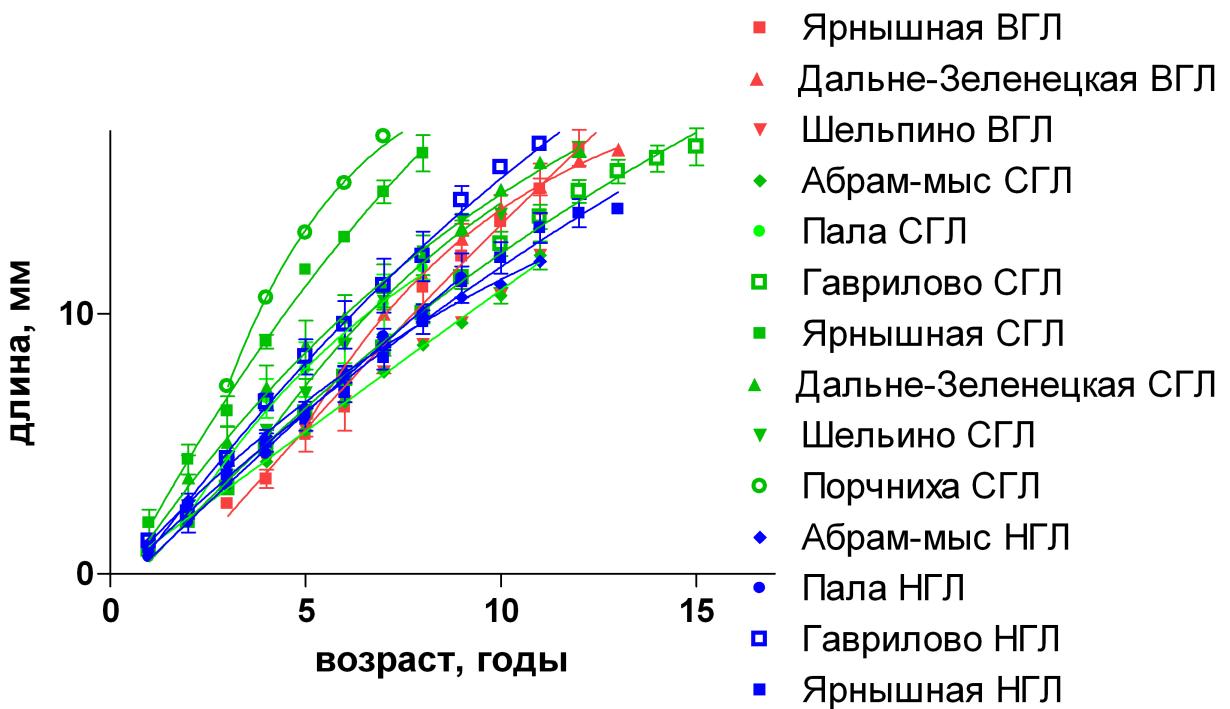


Рис. 21. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

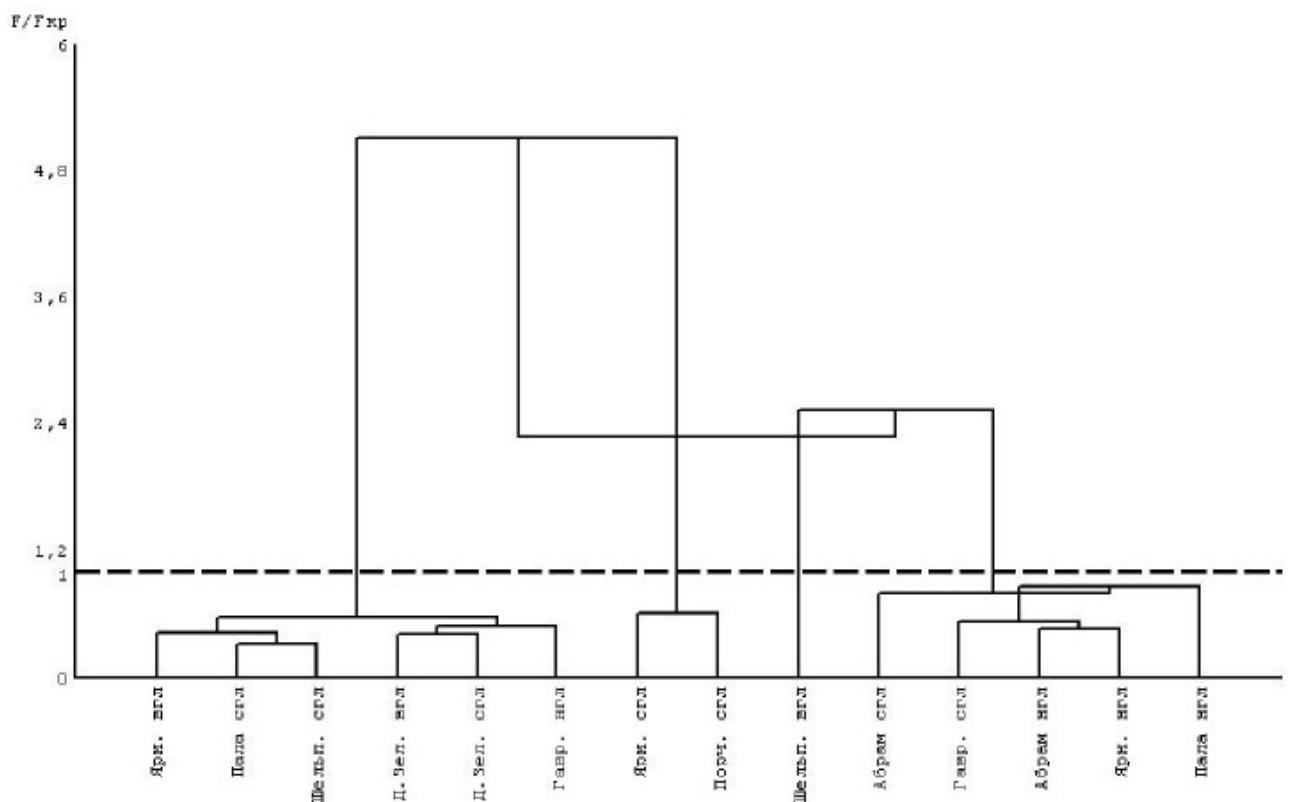


Рис. 22. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

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

884 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

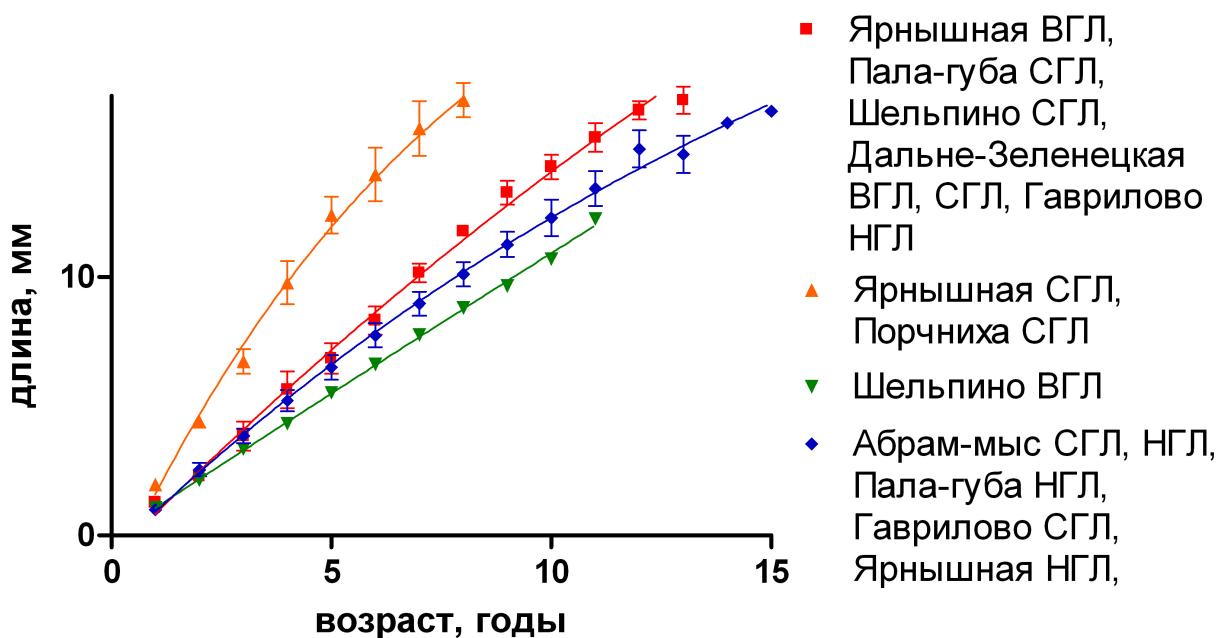


Рис. 23. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линей-
ного роста маком старше 8 лет в изученных местообитаниях

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

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

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

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

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

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

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

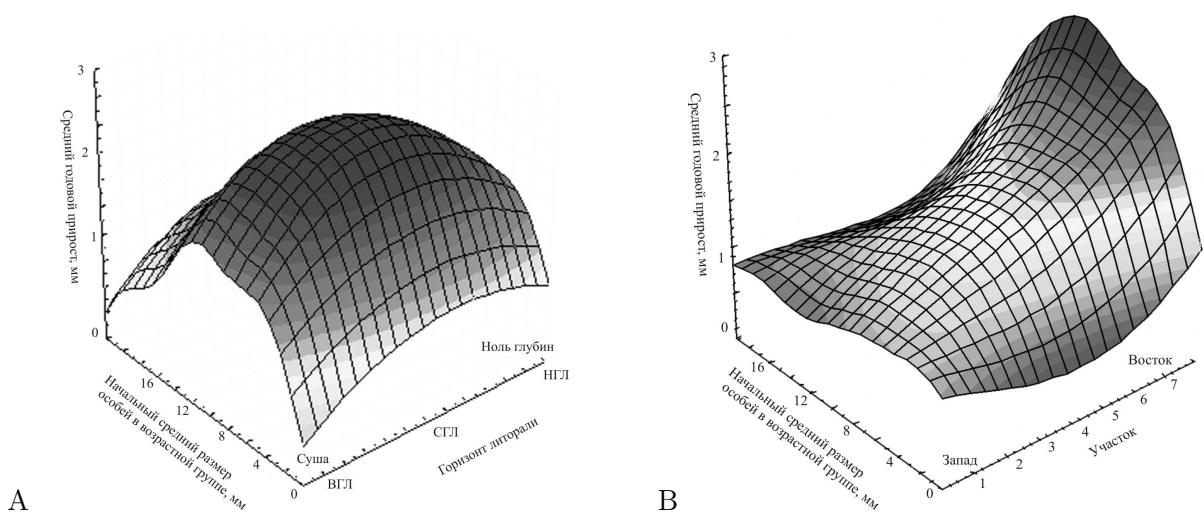


Рис. 24. Характер изменений средней величины годового прироста особей *Macoma balthica* возрастной группы в зависимости от начальной средней длины их раковин, метеографического уровня обитания и условного смещения участка по побережью Мурмана на восток
 Примечания: Участки: 1 — Абрам-мыс, 2 — Пала-губа,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

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

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

976 9.2 Илистая губа острова Горелый.

977 **посчитать и вписать относительные ошибки** На данном участке рассматривали отдель-
978 но 4 зоны, различающиеся по осушке и биотическим условиям. Максимальная численность
979 маком на всех горизонтах литорали была отмечена в 1998 году (рис. 25). Более чем на
980 75% такая высокая численность была связана с обилием особей длиной менее 1 мм. Маки-
981 мальная численность моллюсков наблюдалась на границе среднего и нижнего горизонта
982 в зарослях фукоидов, здесь она составляла более 44 тысяч экз./м².

983 При исключении из анализа особей размером менее 1 мм, численность особей *M. balthica*
984 стала максимальной в 1999 году для всех горизонтов, кроме среднего, на котором мак-
985 симальная численность отмечена в 2000 году (рис. 26). Самая низкая численность за весь
986 период исследований была отмечена в начале интервала наблюдений (1992 – 1993 года)
987 – менее 100 экз./м². С 1994 по 1996 год происходило некоторое увеличение численности
988 маком, однако она на всех горизонтах не превышала 500 экз./м². В 1997 году произошло
989 локальное снижение численности, и с 1998 года происходил ее рост. В 1999 году числен-
990 ность маком составляла 900, 2000 и 1050 экз./м² на среднем горизонте, в поясе фукоидов
991 и у нуля глубин, соответственно. В 2000 году на верхнем горизонте литорали численность
992 особей достиглаа максимума за весь период наблюдений и составила 1500 экз./м², в то
993 время как на остальных горизонтах литорали произошло снижение численности. В даль-
994 нейшем были отмечены менее значительные колебания, и, как показывают данные в 2004,
995 2006 – 2008 и 2011 годах (когда на станциях брали индивидуальные пробы, а не интегри-
996 рованные) эти колебания недостоверны (табл. 18).

997 9.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга

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

1000 условиям. За весь период наблюдений максимальные флюктуации численности маком были
 1001 отмечены для зоны верхнего пляжа: от 94 (38 %) экз./м² в 1992 до 16365 (53 %) экз./м²
 1002 в 1998 году (25). Доля спата в большинстве выборок составляет менее 20 %, исключение
 1003 составляет зона верхнего пляжа в 1998, где доля спата была 87 %. В дальнейшем мы
 1004 рассматриваем динамику обилия без учета спата (рис. 26).

1005 В начале периода наблюдения численность на всех трех участках не превышала 1000 экз./м²
 1006 и колебания носили случайный характер (табл. 19).

1007 9.4 Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова.

1008 На данном участке литорали средняя плотность поселений *M. balthica* за период с 1994
 1009 по 2012 год колебалась от 220 (40,9) экз./м² в 1997 до 9285 (16,4) экз./м² в 1999 году (рис.
 1010 25). При исключение из рассмотрения особей длиной менее 1 мм минимальная средняя
 1011 численность не изменилась, а максимальная в 1999 составила 8530 (9,4) экз./м² (рис. 26).
 1012 Однако столь высокая численность не сохранилась дольше одного года, и в период с 2000
 1013 по 2012 колебалась в пределах 1–2,5 тысяч экз./м², в среднем составляя 1823 (8,0) экз./м².
 1014 Тем не менее, после 1999 года средняя численность маком достоверно больше ($W = 4,5, p –$
 1015 $value = 1,007 \times 10^{-5}$), чем до — 2145 (4,5) и 435 (17,2), соответственно.

1016 Минимальная численность в период после 2000 года была отмечена в 2006 году и со-
 1017 ставляла 795 (20,8) экз./м². Периоды с 2000 по 2006 и с 2007 по 2012 годы достоверно
 1018 различаются ($W = 131,5, p – value = 0,016$) по средней численности маком (2146 (9,5) и
 1019 1448 (10,8), соответственно).

1020 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 Лувенъга с 1992 по 1998 год.

1021 от года к году (табл. 20).

1022 9.5 Южная губа острова Ряшкова

1023 Поскольку на литорали Южной губы о. Ряшкова использовали для промывки сито
1024 с диаметром ячей 1 мм, то доля моллюсков размером менее 1 мм не превышала 1,2 %
1025 и их исключение из анализа не изменило общей картины. На данном участке с 2001 по
1026 2010 год численность *Macoma balthica* была относительно стабильна, все флюктуации были
1027 недостоверны (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 12,07, p – value = 0,21$). Средняя численность за
1028 данный период составила 1239 (7,9) экз./м². Однако намечается некоторая тенденция к
1029 увеличению численности в 2003 – 2004 и 2007 – 2008 году. После 2008 года численность
1030 постепенно снижается и в 2012 году она составила 142 (27,5) экз./м².

1031 9.6 Остров Ломнишный

1032 На литорали о. Ломнишный для промывки также использовали сито с диаметром ячей
1033 1 мм, моллюски длиной менее 1 мм в пробах отсутствовали. На данном участке числен-
1034 ность маком оставалась относительно стабильной в течении всего периода исследований
1035 (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 9,9, p – value = 0,077$) и в среднем составляла 638 (12) экз./м².
1036 Некоторое увеличение численности было отмечено в 2008 году (численность составляла
1037 1530 (19) экз./м²).

1038 9.7 Анализ динамики численности *Macoma balthica* в Кандалакш- 1039 ском заливе Белого моря

1040 При изучении динамики численности можно анализировать несколько компонентов.
1041 Первый компонент — наличие или отсутствие тренда как направленного изменения чис-
1042 ленности. При убираении тренда остается компонент динамики, для которого двумя край-
1043 ими случаями будет: стабильная численность, которая поддерживается за счет плотност-
1044 нозависимых процессов как систем обраной связи и неконтролируемый рост численности
1045 популяции по экспоненте.

1046 Мы проанализировали динамику численности *M. balthica* на каждом участке на нали-
1047 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

1048 Было показано наличие тренда на 4 участках: эстуарий р. Лувеньга, материковая ли-
 1049 тораль в районе пос. Лувеньга, Южная губа о. Ряшкова, г. Сельдянная. Для удаления
 1050 тренда из исходных значений были вычтены предсказанные значения из регрессионной
 1051 модели $N = a + b * T$, где N — численность, экз./м², T — годы. По детрендированному
 1052 ряду были рассчитаны частные автокорреляции (*PRCF* - partial rate correlation function).
 1053 Коррелограммы представлены на рисунке 27.

1054 Для большинства временных рядов значение максимального значения достигает *PRCF*
 1055 с лагом 1, что характерно для динамики в отсутствие тренда. Достоверность частных ав-
 1056 токорреляций оценивалась пермутационным методом. Для участков в Южной губе о. Ряш-
 1057 кова и на материковой литорали в Лувеньге были показаны достоверные значений *PRCF*[2],
 1058 причем в Южной губе *PRCF*[2] > *PRCF*[1]. Это показывает наличие в поселении плот-
 1059 ностнозависимых процессов второго порядка. Предположительно, это может быть воздей-
 1060 ствие хищников. Мы надеемся проверить эту гипотезу в ходе дальнейших наблюдений.
 1061 Биологическая интерпретация *PRCF* с большим лагом на настоящий момент представ-
 1062 ляется нам сомнительной.

1063 9.8 Синхронность динамики численности *Macoma balthica* в Канда- 1064 лакшском заливе Белого моря

1065 Для изучения синхронности колебаний численности маком мы использовали тест Ман-
 1066 теля. Для включения большего количества рядов в анализ, он был проведен по двум на-
 1067 борам данных. Первый набор данных включал участки, где при отборе проб промывка
 1068 была на сите с диаметром ячей 0,5 мм. Сюда вошли участки в эстуарии р. Лувеньги, на
 1069 материковой литорали в районе Лувеньги, на о. Горелый, в Западной Ряшковой салме
 1070 и в губах Медвежья и Сельдянная. Результаты корреляционного анализа представлены в
 1071 таблице 22. Три участка в районе Лувеньгских шхер (эстуарий р. Лувеньги, о. Горелый,
 1072 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. Сельдянская	0,089	-0,009	0,087	0,364		0,818

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

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

1073 участками была синхронна динамика поселения маком в г. Медвежья. Низкая, хотя и
 1074 достоверная корреляция была показана между динамикой на материковой литорали в
 1075 районе Лувенъги и в г. Сельдянской (0,36).

1076 Второй набор данных включал участки, где при отборе проб промывку проводили на
 1077 сите с диаметром ячей 1 мм. Также сюда вошли те участки из предыдущего набора дан-
 1078 ных, где была известна размерная структура моллюсков — из общей численности были
 1079 вычтены численность особей длиной менее 1 мм для возможности сравнения. Всего в дан-
 1080 ный анализ вошло 8 рядов данных: эстуарий р. Лувенъги, материковая литораль в районе
 1081 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 Мантеля, верхняя половина — уровень значимости, определенный пермутационным методом.

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

1082

1083 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 Клющиха.

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. Клющиха	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).

1109 В качестве точки сравнения использовали количественные данные из статьи Агарова
1110 [и др.], 1976 (рис. 28). Плотность поселения *Macoma balthica* на Дальнем пляже в 1973 году
1111 была сравнима с таковой в 2002 – 2006 годах (25).

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

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

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

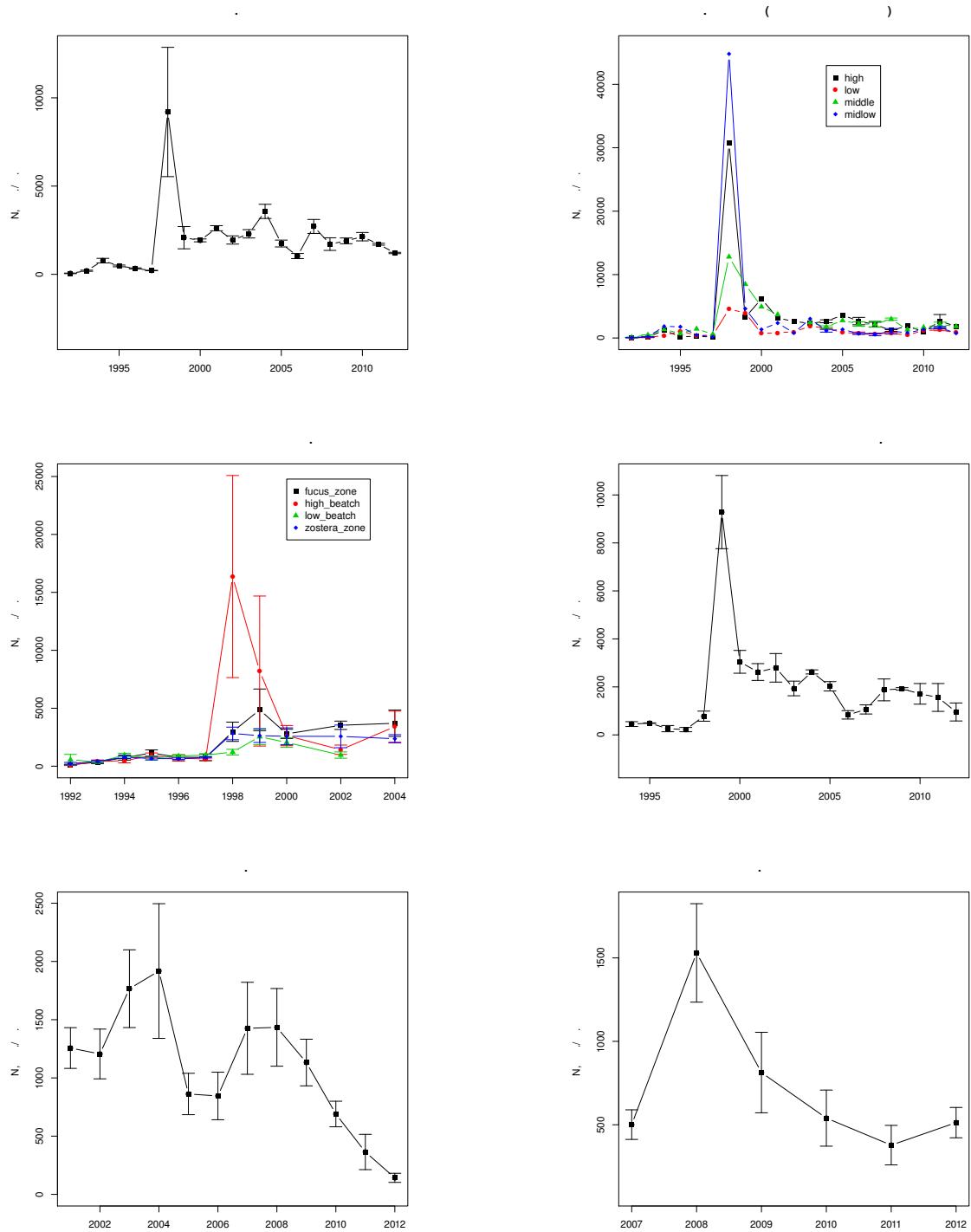


Рис. 25. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива.

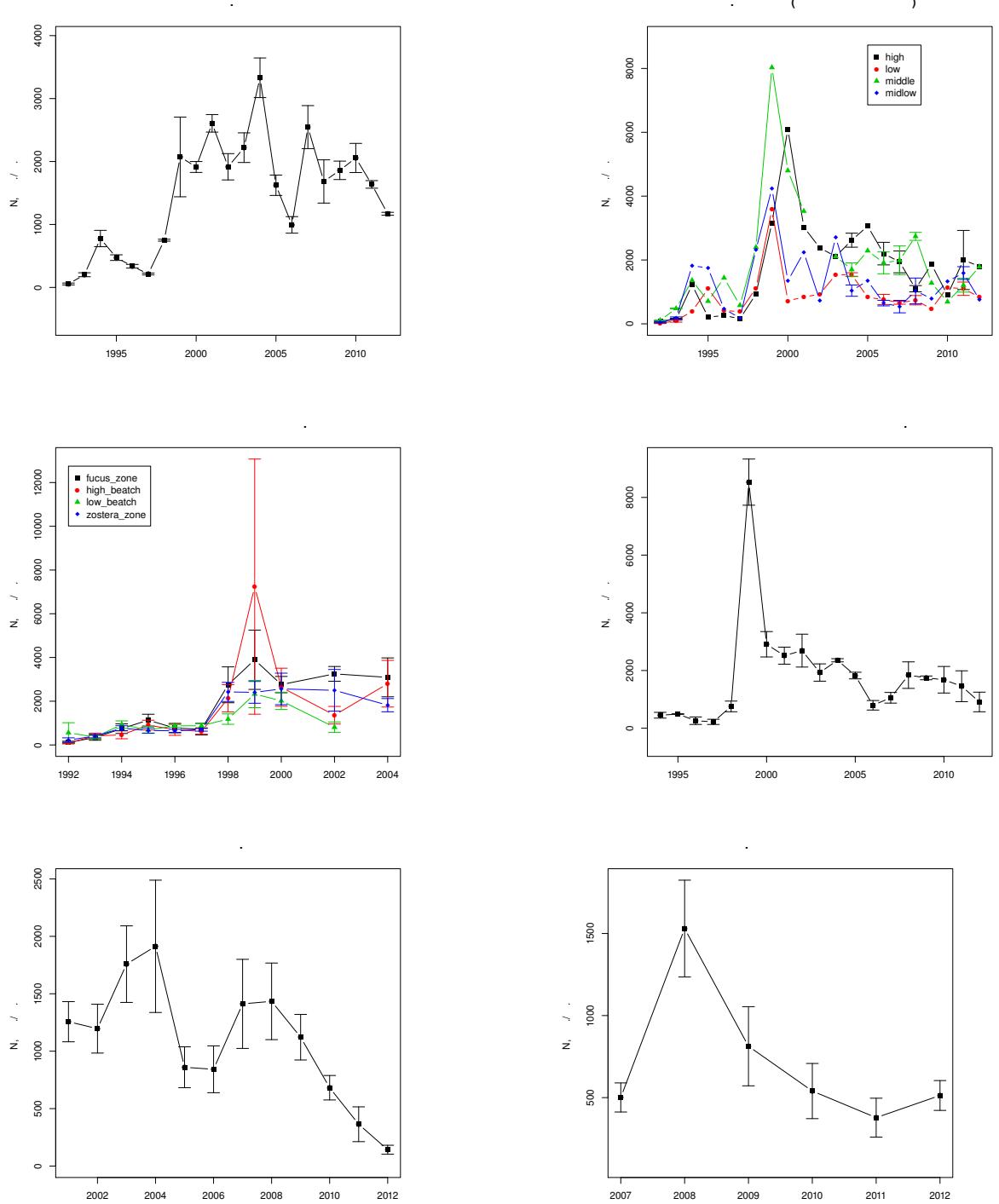


Рис. 26. Динамика численности *Macoma balthica* с длиной раковины более 1 мм в поселениях вершины Кандалакшского залива

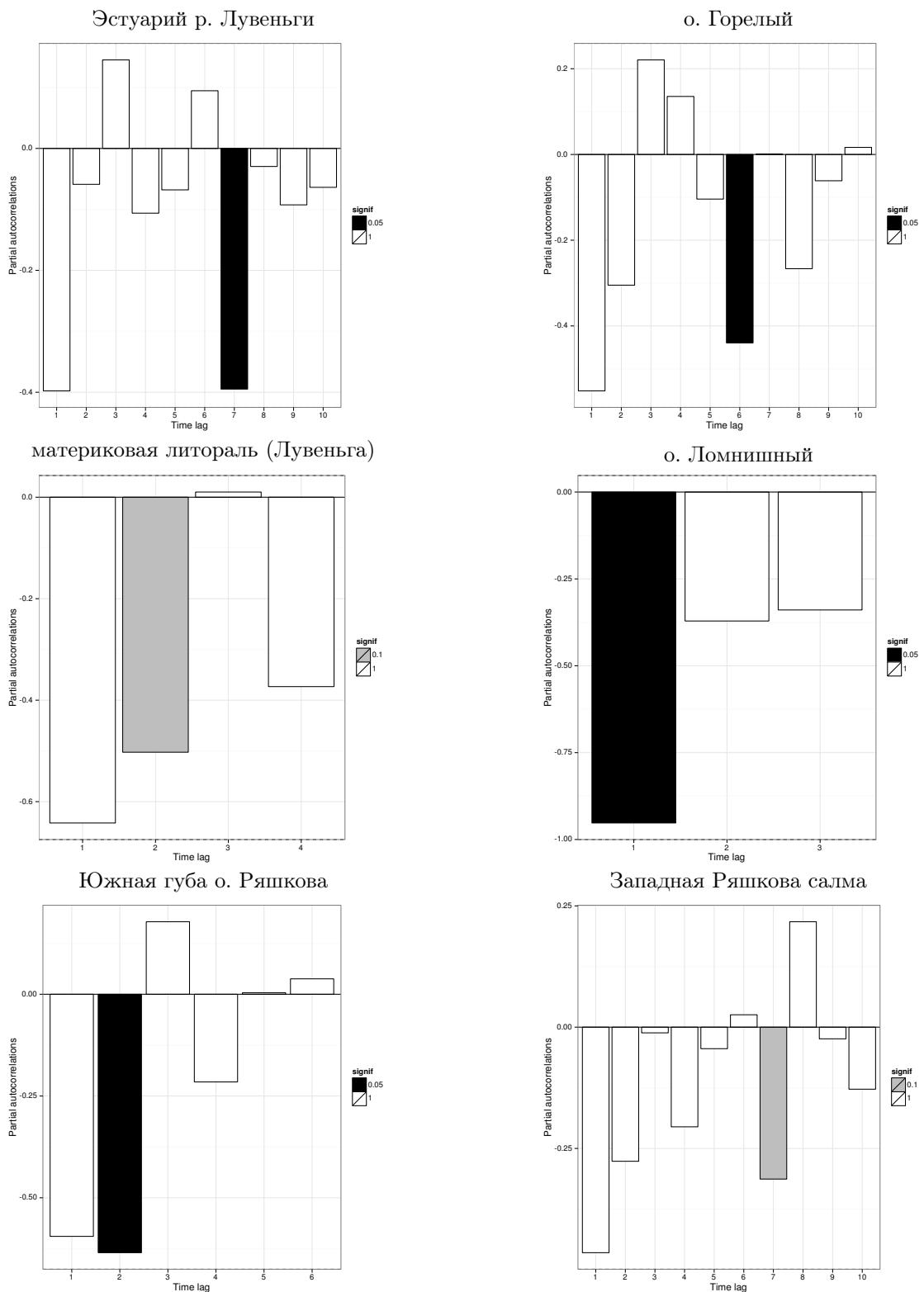


Рис. 27. Частные корреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детрендированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

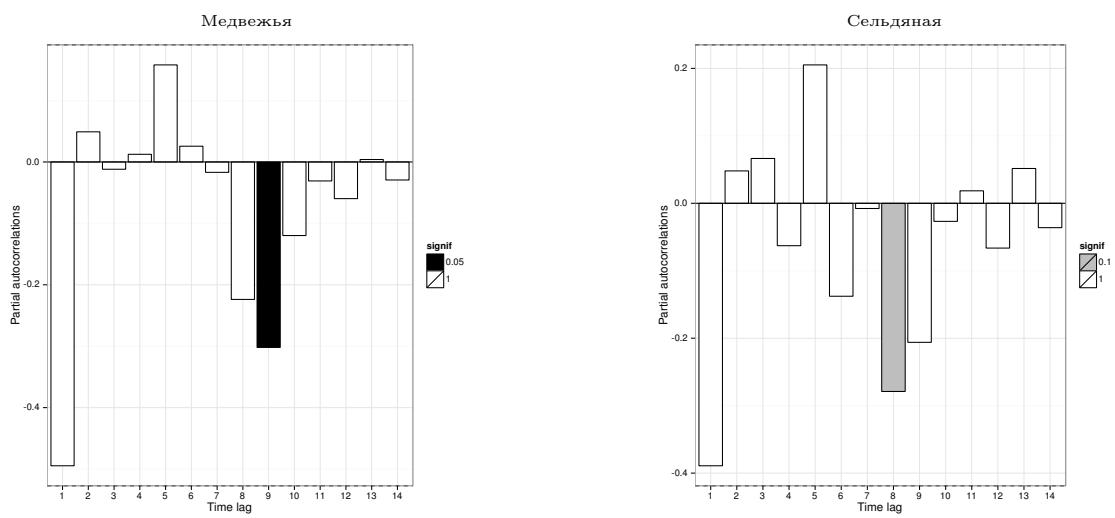


Рисунок 27, продолжение. Частные автокорреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детреднированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

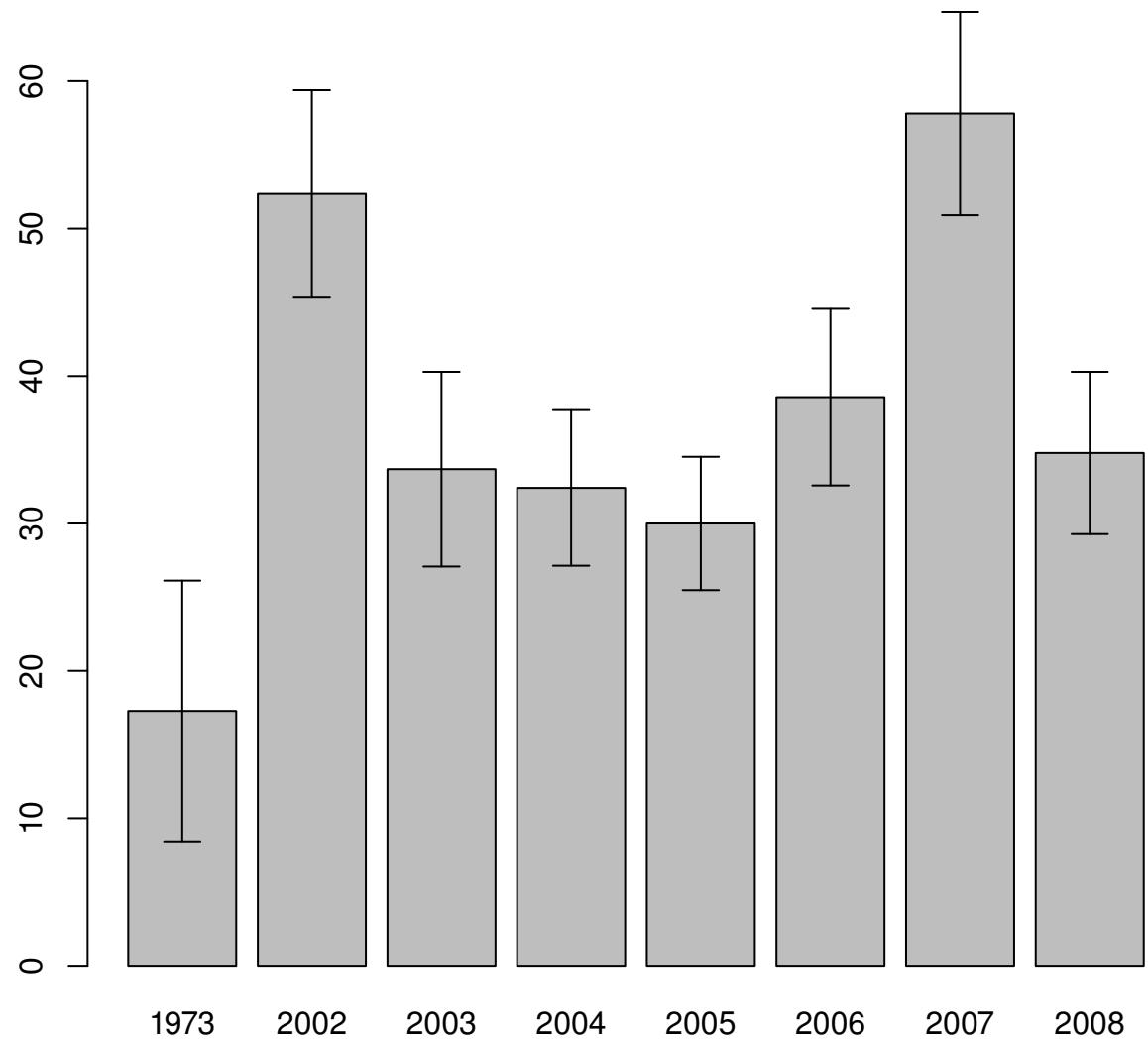


Рис. 28. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* на лitorали Дальнего пляжа г. Дальнегорск (Баренцево море)

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

10 Качественные характеристики формирования спата в поселениях *Macoma balthica* на литорали губы Чупа (Белое море)

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

Обилие *Macoma balthica* на исследованных участках варьировало в значительных пределах. 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.

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

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

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

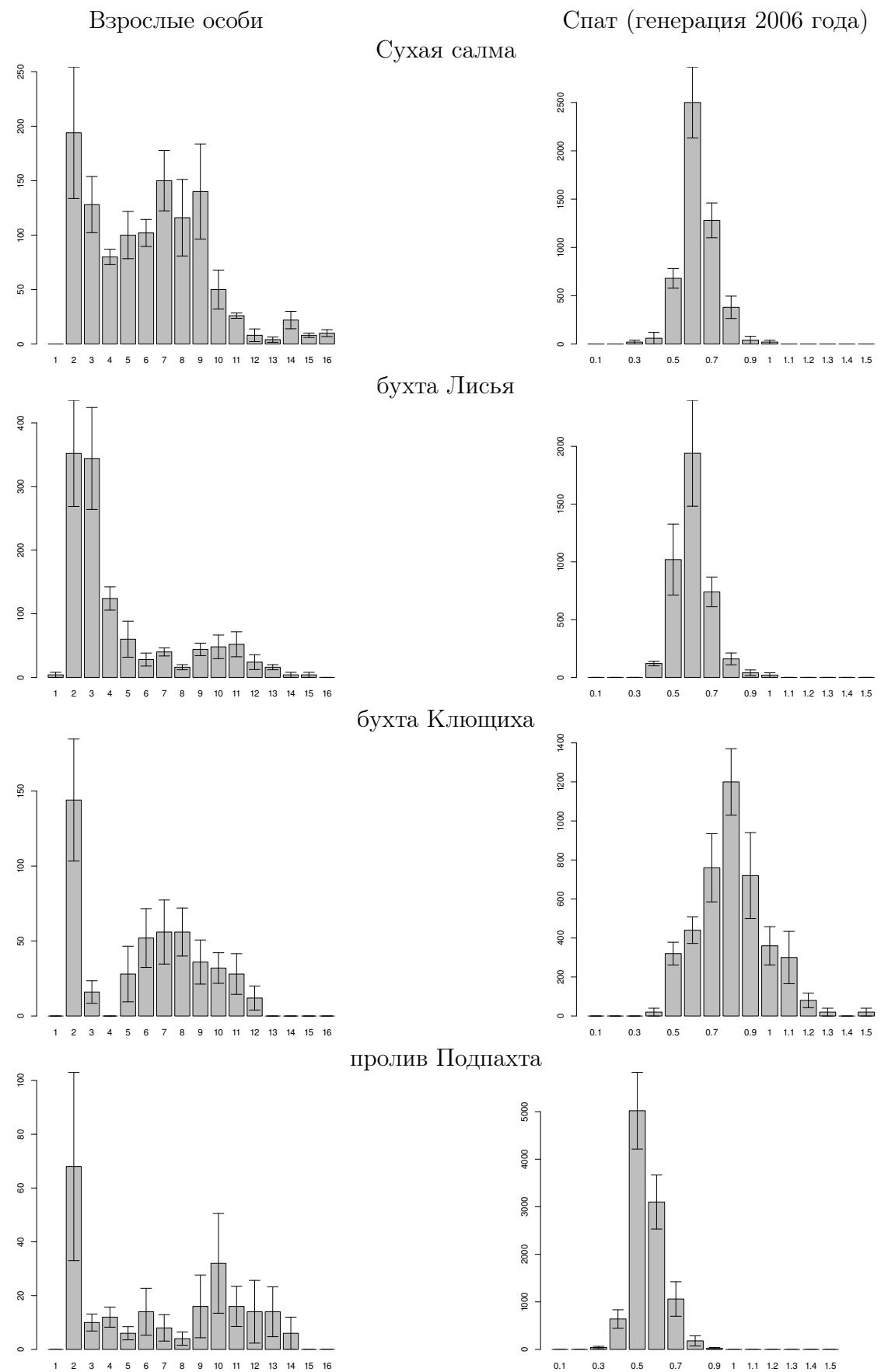


Рис. 29. Размерная структура поселений *Macoma balthica* на участках в губе Чупа в 2006 году и спата, осевшего в данных поселениях

1140 Численность *M. balthica* в проливе Подпахта составляла 228 ± 69 экз./м², а биомасса —
 1141 $1,9 \pm 1,21$ г/м². На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от 1,1 до
 1142 13,5 мм. Размерная структура на участке в проливе Подпахта характеризовалась бимо-
 1143 дальностью с модальными классами 1,1 — 2,0 мм и 9,1 — 10,0 мм (рис. 29). Численность
 1144 спата составляла 10060 ± 1493 экз./м². Размерная структура спата на данном участке была
 1145 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. 29).

1146 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.

1147
 1148 корреляция ($r_S = -0,46$) была показана между численностью спата и средней численно-
 1149 стью взрослых маком в поселении, в то время как корреляция количества спата со средней
 1150 биомассой взрослых особей оказалась недостоверной.

1151 Также был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена для обилия спата
 1152 и средней численности отдельных размерных групп взрослых маком. Для этого были
 выделены размерные группы с шагом 3 мм (рис. 30, А). Достоверный отрицательный

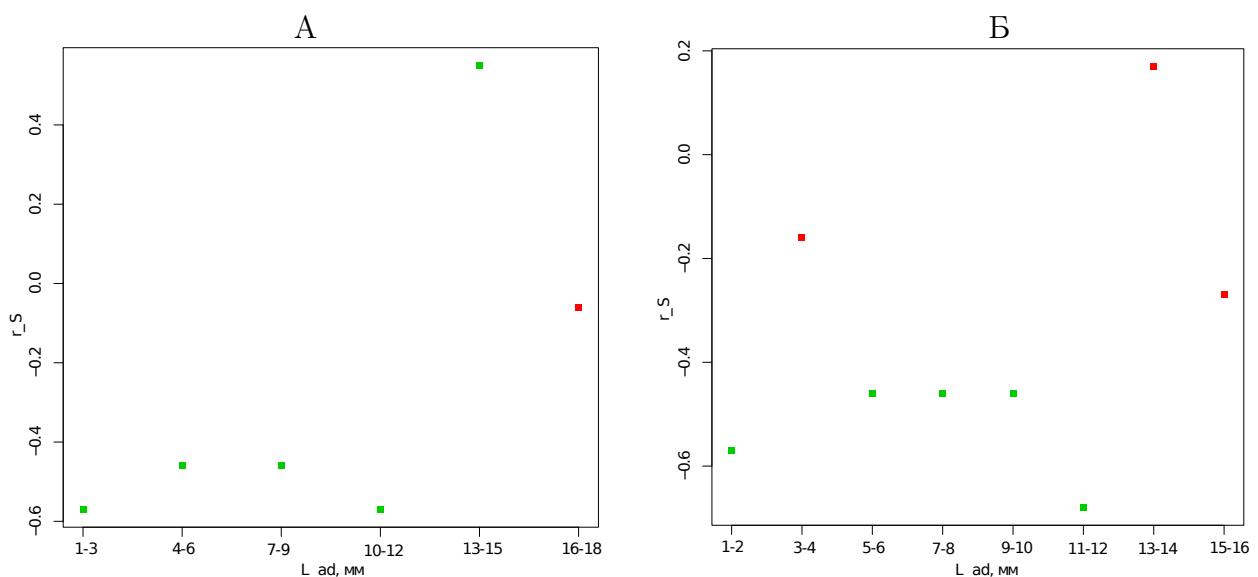


Рис. 30. Изменение силы и характера корреляции численности спата с численностью взрос-
 лых особей в поселениях, с учетом размерной характеристики последних

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

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

1153

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

1172 в Сухой Салме ($N = 9381 \pm 2678$ экз./ m^2) и проливе Подпахта ($N = 7169 \pm 4545$ экз./ m^2),
1173 но различия между этими участками недостоверное. Однако по биомассе макрозообентоса
1174 участок в Сухой Салме на порядок отличается от пролива Подпахта ($B = 147,1 \pm 17,3$ г/ m^2
1175 и $46,6 \pm 9,0$ г/ m^2 , соответственно). Максимальное обилие макробентоса отмечено на участ-
1176 ке в бухте Лисьей, где численность ($42544 \pm 4753,4$) достоверно отличается от всех других
1177 участков, а биомасса достоверно больше, чем в проливе Подпахта и бухте Ключица, но
1178 не отличается от аналогичного показателя в Сухой Салме.

1179 Для выявления связи численности и биомассы макрозообентоса на численность спа-
1180 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.

1181
1182 стью и биомассой макрозообентоса обнаружено не было.

1183 11 Динамика пополнения поселений *Macoma balthica* в Бе- 1184 лом море

1185 При изучении динамики поселений бентосных организмов с планктонной личинкой
1186 важную роль играет пополнение поселений молодью. Оседание *M. balthica* в Белом море
1187 происходит с июля по сентябрь (Н. Максимович, 1985; Семенова, 1980), поэтому данные,
1188 собранные в июле, не описывают величину оседания в текущем году. Однако мы можем
1189 оценить пополнение предыдущего года по обилию особей возрастом 1+. Для Северного
1190 моря показано, что в пополнении поселений молодью выживаемость спата в первую зи-
1191 му не менее важна, чем непоследственно количество осевших особей (Beukema, Honkoop,
1192 Dekker, 1998; Strasser, Günther, 2001). Подобные данные известны и для Белого моря (Н.
1193 Максимович, Герасимова, 2004). Поэтому, на наш взгляд, с точки зрения существования
1194 поселения, оценка пополнения поселения как численности особей, переживших первую
1195 зиму, более информативна.

1196 11.1 Размер моллюсков *M. balthica* в возрасте 1 года

1197 Поскольку в мониторинговых исследованиях в вершине Кандалакшского залива фик-
1198 сировалась только длина раковины без определения возраста, то в 2012 – 2013 году были
1199 проведены измерения длин колец зимней остановки роста у особей длиной менее 3 мм
1200 (рис. 31, А). Данные получены для участков на о. Горелый, в эстуарии р. Лувенъги и в
1201 Западной Ряшковой салме. Распределение измеренных особей по возрастам представлено
1202 на рис. 31, В.

1203 Особи возрастом 1+ с различных горизонтов литорали острова Горелый не разли-
1204 чаются по размеру (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 3,12, p = 0,37$), поэтому в дальнейшем мы
1205 рассматриваем их как одну выборку (рис. 32).

1206 По результатам теста Краскел-Уоллиса годовалые моллюски с разных участков раз-
1207 личались по длине (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 17,6, p = 0,00015$) (33, поэтому было проведено
1208 попарное сравнение участков (табл. 31). Размер годовалых особей не различался на участ-
1209 ках, расположенных в районе Лувенъгских шхер (о. Горелый и эстуарий р. Лувенъги), и
1210 отличался от особей из Западной Ряшковой салмы.

1211 Для определения границ размерно-возрастных классов *Macoma balthica* возрастом 0+,
1212 1+ и 2+ были рассчитаны средние размеры особей каждого возраста (табл 32). Пограничный
1213 размер между двумя когортами рассчитывали как середину между средними размерами
1214 особей в когорте. Таким образом, в дальнейшем для участков, расположенных в акватории
1215 Лувенъгских шхер, маком длиной менее 1,2 мм рассматривали как спат, а длиной от 1,2
1216 до 1,8 мм – как особей возрастом 1+. Для участков на о. Ряшков пограничные значения
1217 составили 1,3 и 1,9, мм соответственно. Для участка на о.Ломнишном мы использовали
1218 данные, полученные для о. Ряшкова.

1219 Таким образом были получены данные по динамике численности годовалых маком на

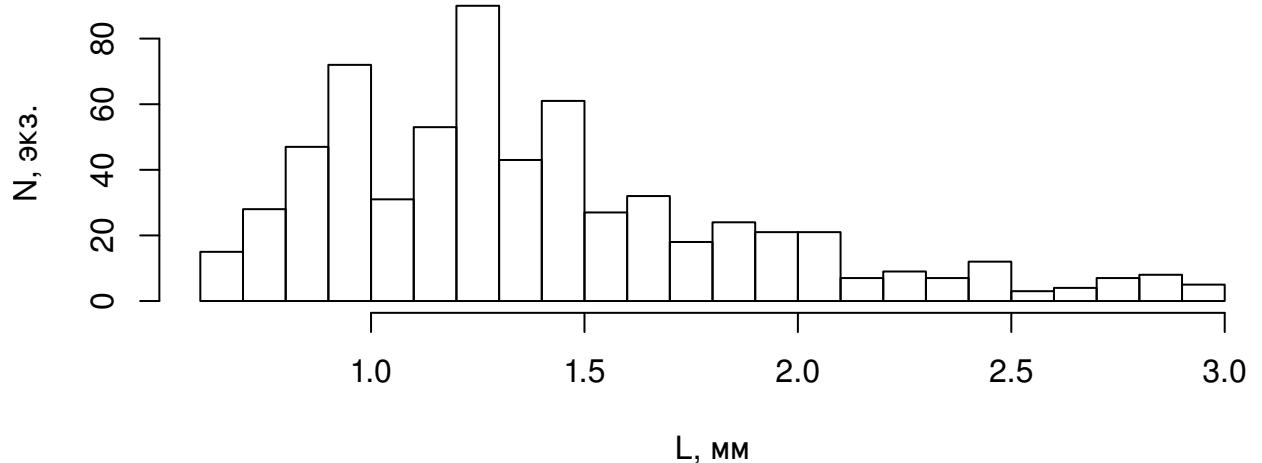
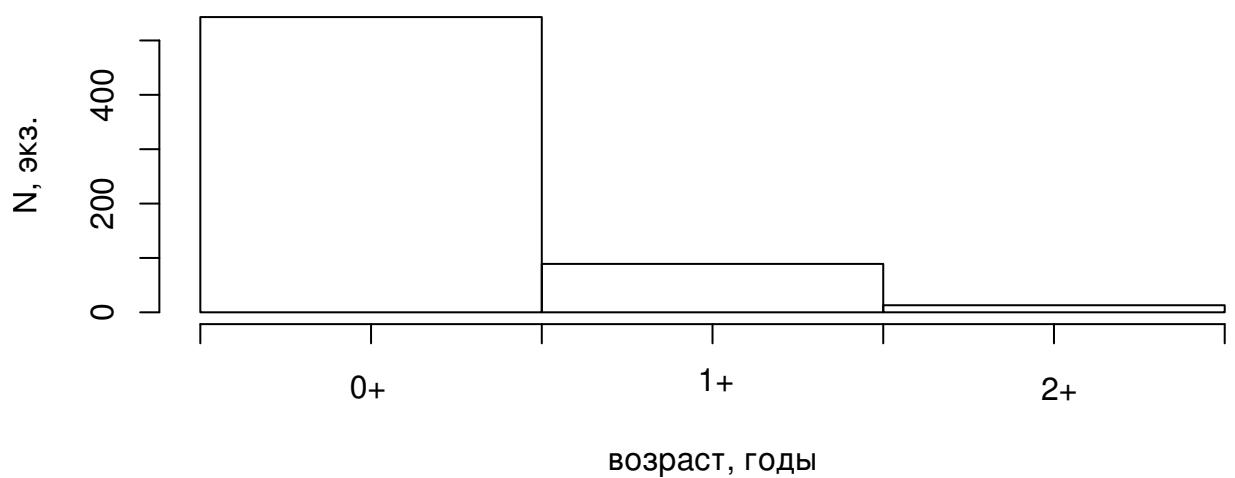
A**B**

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

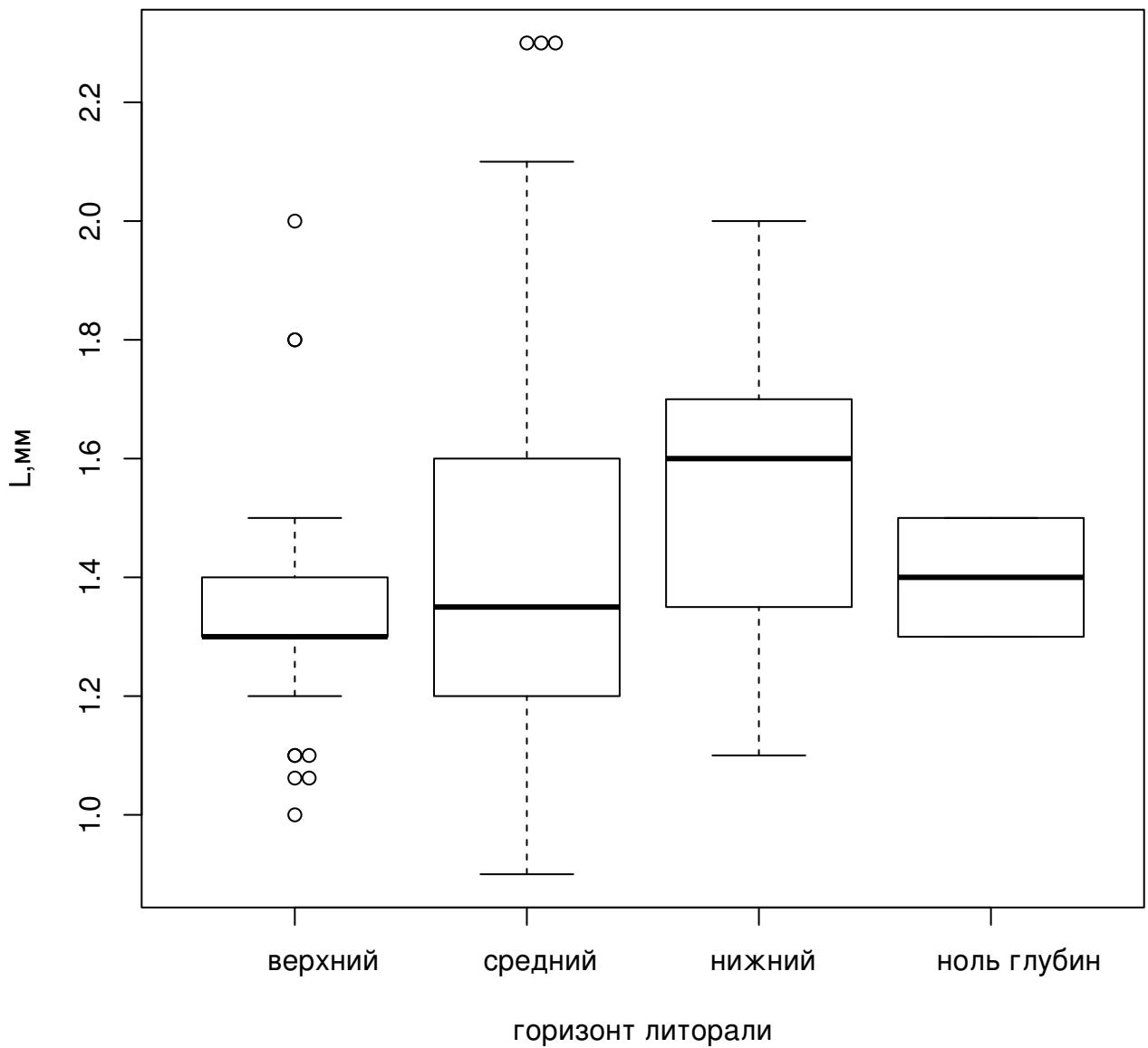


Рис. 32. Размеры годовалых моллюсков *M. balthica* на разных горизонтах литорали о. Горелый

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

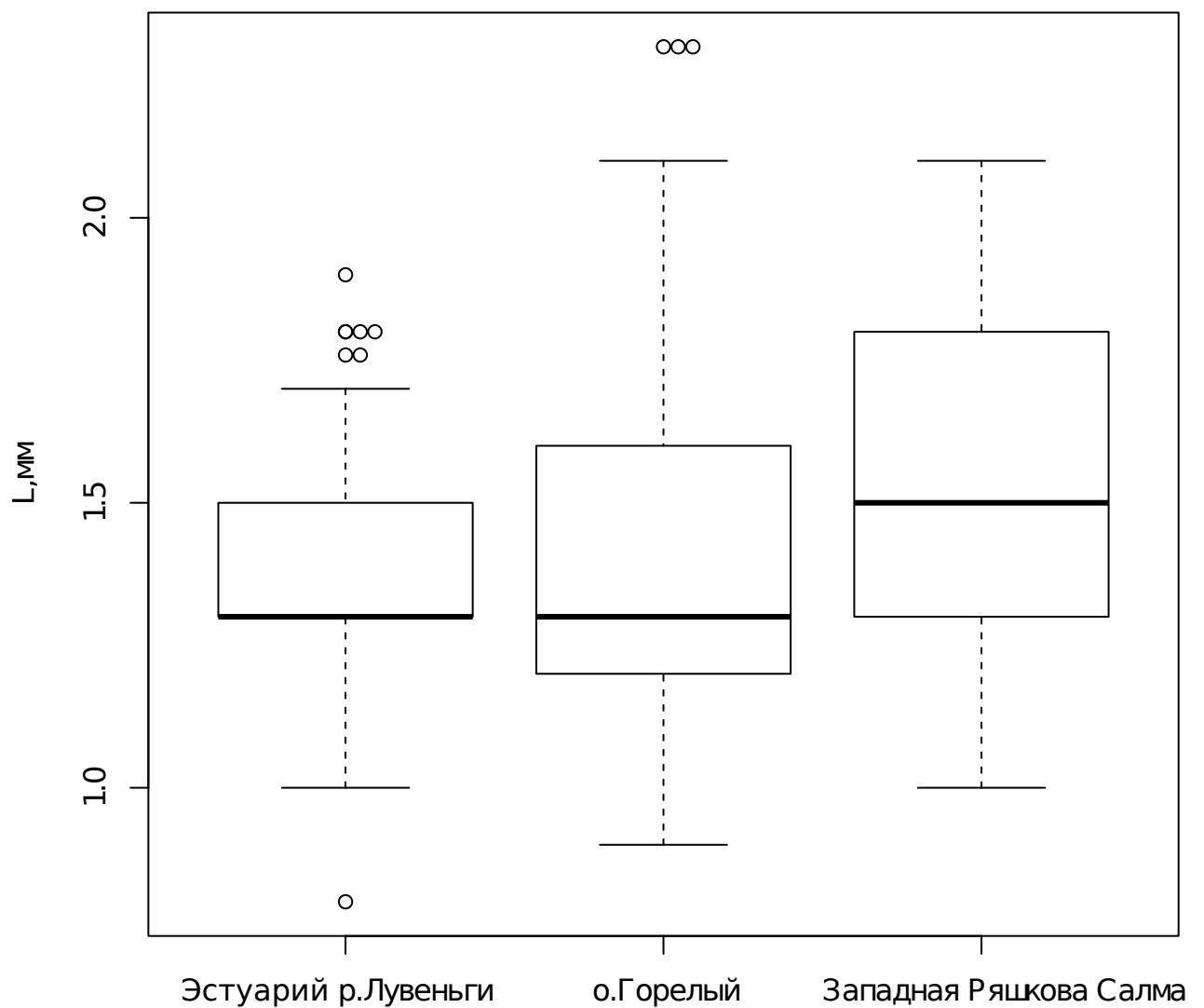


Рис. 33. Размеры годовых моллюсков *M. balthica* на разных участках литорали
Примечание: L, мм —длина раковины. «Ящик» на графике соответствует 1 и 3 квартилю, жирная горизонтальная линия —медиана, «усы» —1,5 межквартильных размаха

1220 6 мониторинговых участок (рис. 34). Численность годовалых особей значительно варьи-
1221 рует год от года. В некоторые годы макомы возрастом 1+ отсутствуют в поселениях.
1222 Максимальные численности годовалых особей варьировали между участками от 600 на
1223 Ломнишном до 5500 на верхнем горизонте материковой литорали в Лувеньге.

1224 Важно отметить, что именно флюктуации численности годовалых особей во-многом
1225 определяют изменения общего обилия маком (рис. 35). Корреляция между данными па-
1226 раметрами показывает сильную связь (*Spearman* $\rho = 0,83, p < 0,0001$).

1227 В работах предполагается что пополнение локальных поселений массовых бентос-
1228 ных организмов с планктонной личинкой не зависит от количества половозрелых особей
1229 в нем, поскольку единый личиночный пул в планктоне формируется за счет всех полу-
1230 возрелых особей в гидрологически-замкнутой акватории. Мы попробовали на имеющихся
1231 материалах проверить данную гипотезу. Поскольку для маком в Белом море показано
1232 (Н. Максимович, 1985; Семенова, 1980), что ключевым фактором для возможности полу-
1233 возрелости является именно размер, а не возраст животного, и этот размер для макомы
1234 составляет 8 мм, мы оценивали корреляцию численности годовалых особей в поселении с
1235 численностью особей длиной более 8 мм в предыдущий год (т.е. в год оседания) (рис. 36).
1236 Коэффициент коллеряции Спирмена между указанными параметрами был достоверный,
1237 но низкий (*Spearman* $\rho = 0,39, p < 0,0001$).

1238 Если предположить, что при размножении формируется общий личиночный пул, а в
1239 дальнейшем на выживаемость влияют зимние условия, можно предположить, что гео-
1240 графически близкие поселения должны пополняться синхронно. Мы проверили гипоте-
1241 зу о синхронности пополнения поселений при помощи корреляции Мантеля (табл. 33).
1242 Синхронность в пополнении была показана для ряда участков. В поселении на о. Горелом
1243 успешные пополнения происходили синхронно с поселениями на материковой литорали в
1244 Лувеньге и двумя участками литорали на о. Ряшкове (Южная губа и Западная Ряшко-
1245 ва салма). Также элементы синхронности были отмечены для поселений на о. Ряшкове с
1246 участком в эстуарии р. Лувеньги.

1247 Также было проведено сравнение степени синхронности динамики пополнения посе-
1248 лений (в качестве меры синхронности использовали значение коэффициента корреляции
1249 Мантеля) и расстояния между участками. Не было показано достоверной связи между
1250 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.

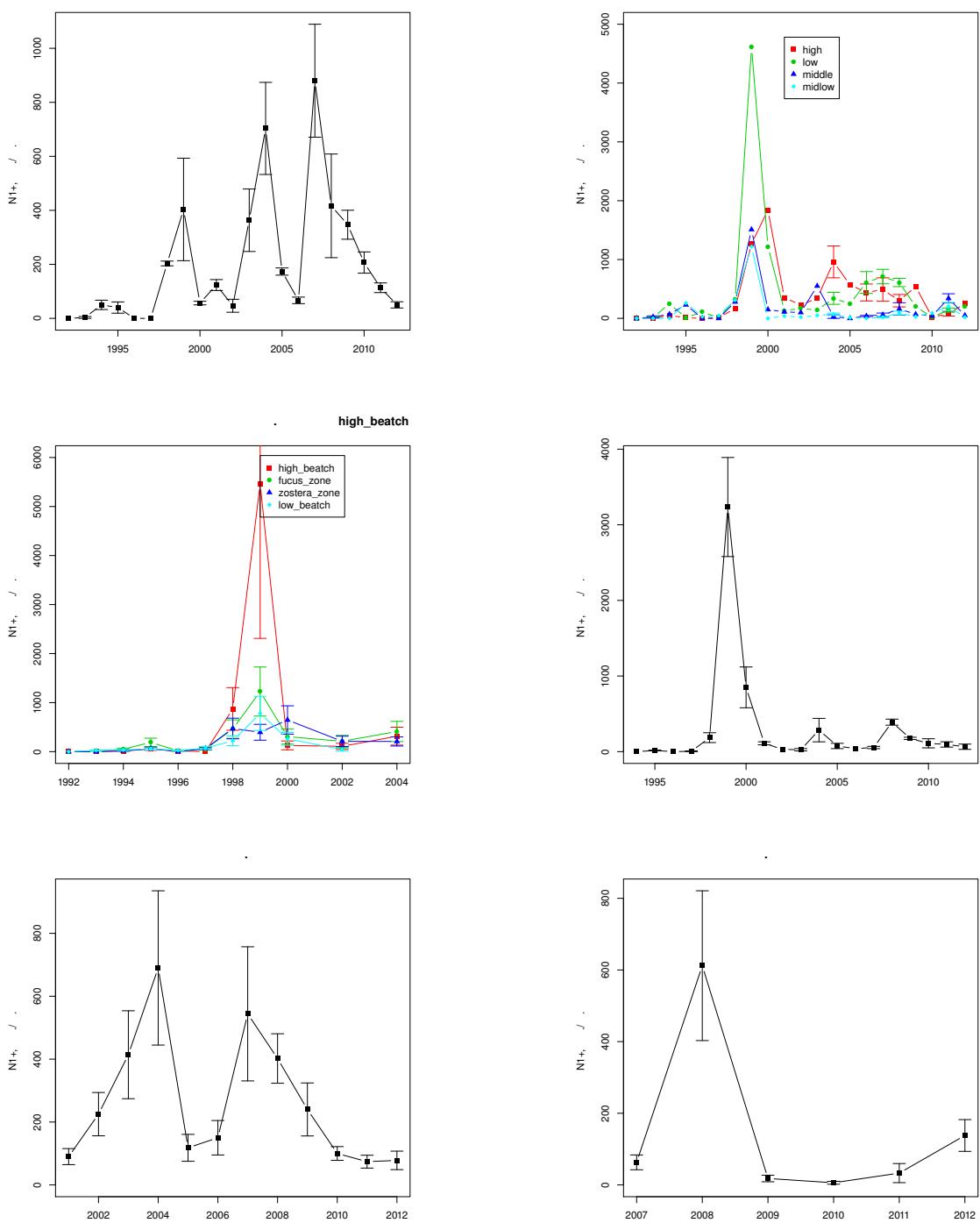


Рис. 34. Динамика численности годовых *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива

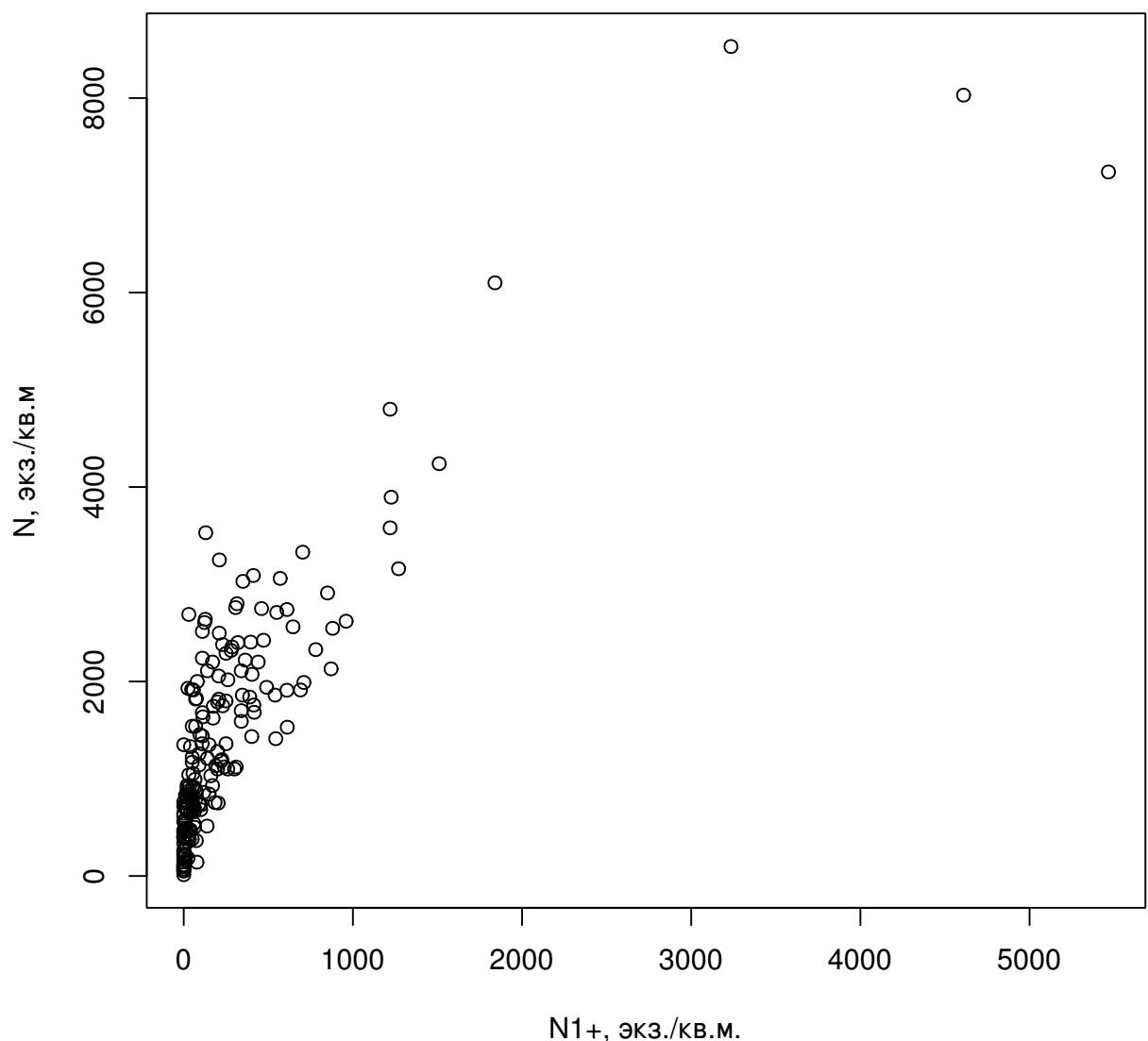


Рис. 35. Соотношение общей численности *Macoma balthica* и численности особей возрастом 1+
Примечание: N1+ — численность маком возрастом 1 год, экз./м². N — общая численность маком в поселении, экз./м².

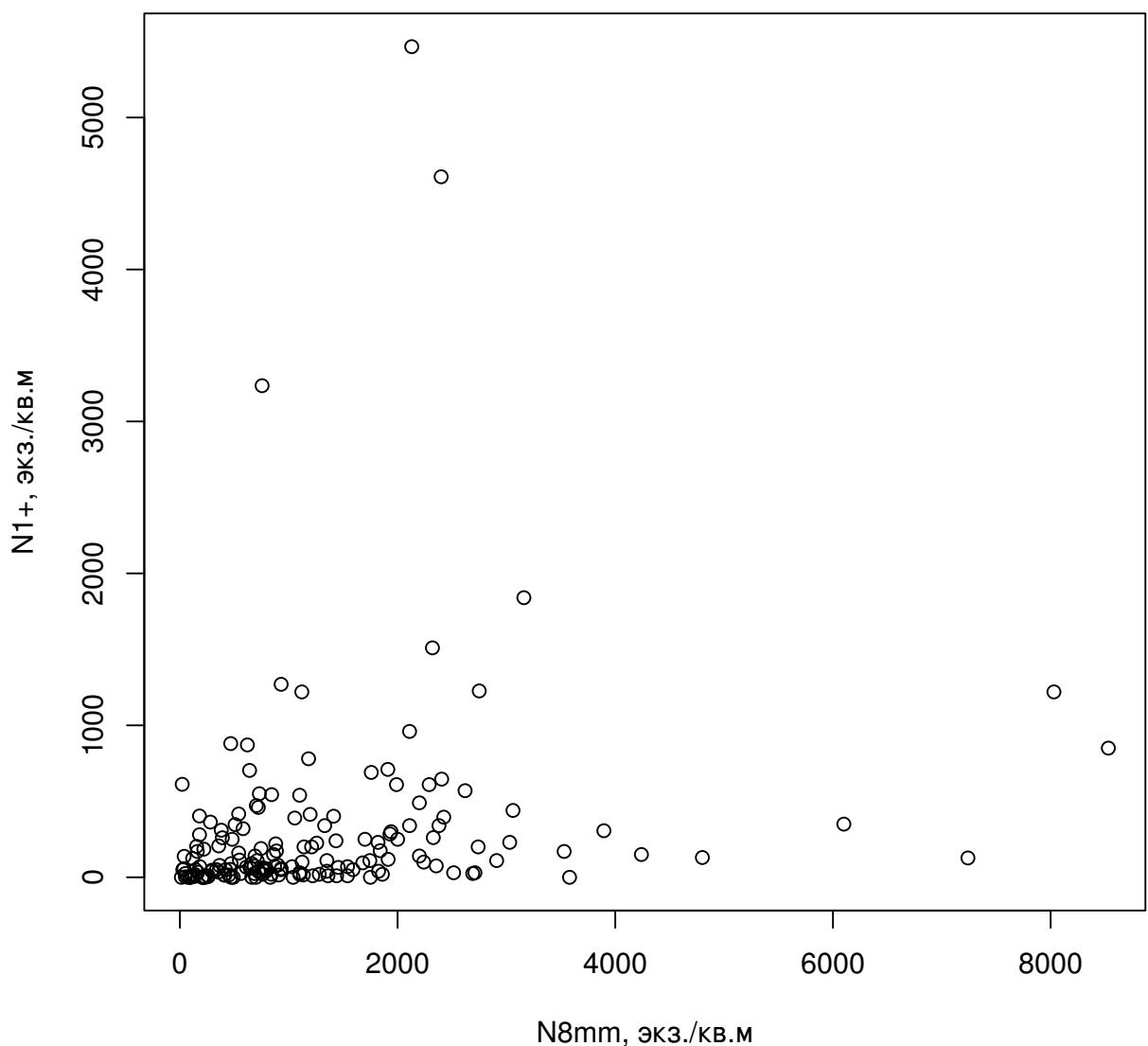


Рис. 36. Связь численность годовалых особей *Macoma balthica* и количества половозрелых особей в год их оседания

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.

1251 Благодарности

1252 В заключение я хочу поблагодарить администрацию Кандалакшского заповедника и
1253 лично А. С. Корякина за поддержку наших экспедиций на Белом и Баренцевом морях.
1254 Я благодарна администрации СПбГУ, биологического факультета и кафедры ихтиологии
1255 и гидробиологии за возможность работы на Морской биологической станции СПбГУ.

1256 На Баренцевом море мы работали вместе с сотрудниками Мурманского морского био-
1257 логического института, Мурманского государственного технического университета и По-
1258 лярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океаногра-
1259 фии: М.В. Макаров, С.В Малавенда, С. С. Малавенда, О. Тюкина, И. П. Прокопчук, ко-
1260 торые оказывали нам всяческую поддержку.

1261 Эта работа не могла бы состояться без моих коллег по экспедициям: Беломорской экс-
1262 педиции ГИПС ЛЭМБ, студенческой Баренцевоморской экспедиции СПбГУ, Беломорской
1263 экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Отдельное спасибо руководи-
1264 телям экспедиций: А. В. Полоскину, И. А. Коршуновой, Д. А. Аристову, Е. А. Генельт-
1265 Яновскому, М.В. Иванову за возможность работы в экспедиционных командах и помошь
1266 в сборе материала.

1267 Я благодарю А. В. Полоскина, Д. А. Аристова, К. В. Шунькину, А. В. Герасимову (ка-
1268 федра ихтиологии и гидробиологии СПбГУ), А. Д. Наумова (ББС ЗИН РАН) за предо-
1269 ставленные материалы.

1270 Постоянные обсуждения с Ю. Ю. Тамберг и В. М. Хайтовым значительно улучшили
1271 мои навыки в статистической обработке материала и помогло мне в работе. На этапе об-
1272 работки данных неоценимую помошь идеями и разъяснениями мне оказали В. М. Хайтов
1273 и Д. А. Аристов.

1274 Кроме того, я не могу не поблагодарить руководителей Лаборатории экологии морско-
1275 го бентоса И. А. Коршуновой, А. В. Полоскину, Е. А. Нинбургу и В. М. Хайтову, которые
1276 13 лет назад убедили меня, что морская биология это очень интересно и вложили много
1277 сил в мое обучение и воспитание. Без них меня бы тут просто не было.

1278 И мой низкий поклон моему научному руководителю Н. В. Максимовичу за конструк-
1279 тивную помошь на всех этапах работы, жесткие споры и долгие беседы, ехидные коммен-
1280 тарии и неизменно доброе отношение.

1281 Данная работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов Санкт-Петер-
1282 бургского государственного университета (1. 0. 134. 2010, 1. 42. 527. 2011, 1. 42. 282. 2012,
1283 1. 38. 253. 2014) и Российского фонда фундаментальных исследований (12-04-01507, 13-04-
1284 10131 К).

1285 Список литературы

- 1286 Beukema J., Dekker R., Jansen J. Some like it cold: populations of the tellinid bivalve *Macoma*
1287 *balthica* (L.) suffer in various ways from a warming climate // *Marine Ecology Progress Series*. — 2009. — T. 384. — C. 135—145.
- 1289 Beukema J., Honkoop P., Dekker R. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold
1290 winters and its possible control by egg production and shrimp predation // *Recruitment,*
1291 *Colonization and Physical-Chemical Forcing in Marine Biological Systems*. — Springer,
1292 1998. — C. 23—34.
- 1293 Bjornstad O. N. ncf: spatial nonparametric covariance functions. — 2013. — R package version
1294 1.1-5.
- 1295 Clarke K. R., Somerfield P. J., Gorley R. N. Testing of null hypotheses in exploratory community
1296 analyses: similarity profiles and biota-environment linkage // *Journal of Experimental Marine*
1297 *Biology and Ecology*. — 2008. — T. 366, № 1. — C. 56—69.
- 1298 Gerasimova A. V., Maximovich N. V. Age-size structure of common bivalve mollusc populations
1299 in the White Sea: the causes of instability // *Hydrobiologia*. — 2013. — T. 706, № 1. —
1300 C. 119—137.
- 1301 Gilbert M. Growth rate, longevity and aspects of reproductive cycle in *Macoma balthica*
1302 (Bivalvia) // *Nautilus*. — 1978. — T. 92. — C. 21—24.
- 1303 Hammer Ø., Harper D., Ryan P. PAS: Palaeontological Statistical package for education and
1304 data analysis // *Palaeontologia Electronica*. — 2001. — T. 4, № 9. — C. 9.
- 1305 Hiddink J., Marijnissen S. [и др.] Predation on 0-group and older year classes of the bivalve
1306 *Macoma balthica*: interaction of size selection and intertidal distribution of epibenthic
1307 predators // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. — 2002. — T. 269,
1308 № 2. — C. 223—248. — ISSN 0022-0981.
- 1309 Hiddink J., ter Hofstede R., Wolff W. Predation of intertidal infauna on juveniles of the bivalve
1310 *Macoma balthica* // *Journal of Sea Research*. — 2002. — T. 47, № 2. — C. 141—159. — ISSN
1311 1385-1101.
- 1312 Lavoie R. E. Contribution à la biologie et à l'écologie de *Macoma balthica* L. de l'estuaire du
1313 Saint-Laurent: дис. канд. / Lavoie René E. — Université Laval, Québec, 1970.
- 1314 Nikula R., Strelkov P., Väinölä R. Diversity and Trans-Arctic Invasion History of Mitochondrial
1315 Lineages in the North Atlantic *Macoma balthica* Complex (Bivalvia: Tellinidae) // *Evolution*. —
1316 2007. — T. 61, № 4. — C. 928—941.
- 1317 R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Foundation for
1318 Statistical Computing. — Vienna, Austria, 2014.
- 1319 Segerstråle S. Investigation on baltic populations of the bivalve *Macoma balthica* (L.) // *Soc.*
1320 *Sci. Fenn. Comment. Biol.* — 1960. — T. 23, № 2. — C. 3—72.
- 1321 Strasser M., Günther C.-P. Larval supply of predator and prey: temporal mismatch between
1322 crabs and bivalves after a severe winter in the Wadden Sea // *Journal of Sea Research*. —
1323 2001. — T. 46, № 1. — C. 57—67.

- 1324 Thrush S., Hewitt J., Pridmore R. Patterns in the spatial arrangements of polychaetes and
1325 bivalves in intertidal sandflats // *Marine biology*. — 1989. — Т. 102, № 4. — С. 529—535.
- 1326 Väinölä R. Repeated trans-Arctic invasions in littoral bivalves: molecular zoogeography of the
1327 *Macoma balthica* complex // *Marine Biology*. — 2003. — Т. 143, № 5. — С. 935—946.
- 1328 Varfolomeeva M., Naumov A. Long-term temporal and spatial variation of macrobenthos in
1329 the intertidal soft-bottom flats of two small bights (Chupa Inlet, Kandalaksha Bay, White
1330 Sea) // *Hydrobiologia*. — 2013. — Т. 706, № 1. — С. 175—189. — ISSN 0018-8158.
- 1331 Vincent B., Joly D., Brassard C. Effets de la densité sur la croissance du bivalve *Macoma*
1332 *balthica* (L.) en zone intertidale // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. —
1333 1989. — Т. 126. — С. 145—162. — ЗИН: ИП 2629.
- 1334 WoRMS Editorial Board World Register of Marine Species. — октябрь 2014. — URL: <http://www.marinespecies.org/>.
- 1335 Агарова И. [и др.] Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Дальнего Пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. — С. 95—186.
- 1336 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.
- 1337 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.
- 1338 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.
- 1339 Бабков А., Голиков А. Гидробиокомплексы Белого моря. — 5. Л.: Изд. Зоол. ин-та РАН, 1984. — С. 104.
- 1340 Безруков П., Лисицын А. Классификация осадков современных морских водоемов // Тр. ИО АН СССР. — 1960. — Т. 32. — С. 3—14.
- 1341 Бианки В., Бойко Н., Хайтова В. Питание гоголей *Vicephala clangula* в Кандалакшском заливе // Русский орнитологический журнал. — 2003. — Т. 12, № 225. — С. 615—629.
- 1342 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.
- 1343 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.
- 1344 Гурьянова Е., Закс И., Ушаков П. Литораль Западного Мурмана // Исслед. морей СССР. — 1930. — Т. 11. — С. 47—162.

- 1363 Гурьянова Е., Ушаков П. Литораль Восточного Мурмана // Исслед. морей СССР. —
1364 1929. — Т. 10. — С. 5—40.
- 1365 Засепин В., Филатова З. Жизнь животных //. — М., 1968. — Гл. Класс двустворчатые
1366 (Bivalvia). С. 95—155.
- 1367 Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. — М. - Л. :
1368 издательство АН СССР, 1960. — С. 322. — ЗИН: I 15836.
- 1369 Максимович Н., Герасимова А. Долговременный мониторинг литоральных поселений дву-
1370 створчатых моллюсков (Mollusca, Bivalvia) в губе Чупа (Белое море) // Морские и прес-
1371 новодные биосистемы севера Карелии. Труды БиНИИ. Т. 51 / под ред. А. Раилкин. —
1372 СПбГУ. Издательство СПбГУ, 2004. — С. 95—120.
- 1373 Максимович Н. Особенности экологии и репродуктивный цикл Macoma balthica L. в губе
1374 Чупа // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Исследования
1375 фауны морей. 31 (39). — Л, 1985. — С. 230—243.
- 1376 Максимович Н. Статистическое сравнение кривых роста // Вестник Ленинградского уни-
1377 верситета. — 1989. — Т. 4. — С. 18—25.
- 1378 Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т. Динамика структурных характеристик лито-
1379 ральных поселений Macoma balthica L. в губе Чупа (Белое море) // Вестник ЛГУ. —
1380 1991. — Т. вып. 2, № 10. — С. 23—31.
- 1381 Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т. Продукционные свойства поселений Macoma
1382 balthica L. в губе Чупа (Белое море). II. Продукция // Вестник СПбГУ. — 1993. — Т. 1,
1383 № 3. — С. 3—10.
- 1384 Максимович Н., Кунина Т. Биология шельфовых зон мирового океана, тезисы докла-
1385 дов //. — Владивосток : Владивосток, 1982. — Гл. Структура поселений и рост Macoma
1386 balthica на литорали губы Чупа (Белое море). С. 148—150.
- 1387 Назарова С. А. Анализ многолетней динамики структуры поселений Macoma balthica (L.,
1388 1758) в районе Лувеньгских шхер (Кандалакшский залив Белого моря) // Аничков-
1389 ский Вестник. Материалы XIII открытой научно-практической конференции Аничкова
1390 лицея. Математическая физика, биология, психология. — 2003. — Т. 34. — С. 55—61.
- 1391 Назарова С. А., Генельт-Яновский Е. А., Максимович Н. В. Линейный рост Macoma
1392 balthica в осушной зоне Мурманского побережья Баренцева моря // Вестник Санкт-
1393 Петербургского государственного университета. Серия 3. Биология. — 2010. — Т. 4. —
1394 С. 35—43.
- 1395 Назарова С. А., Полоскин А. В. О флюктуациях численности Macoma balthica L. В по-
1396 пуляциях кутовой части Кандалакшского залива (Белое море) // Тезисы докладов VI
1397 научной сессии Морской биологической станции СПбГУ (8 февраля 2005 г.) — 2005. —
1398 С. 51—52.
- 1399 Николаева Д. Структура поселения двустворчатого моллюска Macoma balthica (L.) на
1400 литорали и в сублиторали Илистой губы острова Горелого (Лувеньгский архипелаг,
1401 Кандалакшский залив, Белое море). Тех. отч. / Лаборатория экологии морского бен-
1402 тоса (гидробиологии) СПбГДТЮ. — 1998.

- 1403 *Перцов Н.* Некоторые данные о питании птиц, населяющих острова Северного архипелага
1404 Кандалакшского заповедника // Труды ББС МГУ – Труды Кандалакшского государствен-
1405 ного заповедника. Т. 2. – ББС МГУ, КГЭ. Воронеж, 1963. – С. 29–34.
- 1406 *Полоскин А. В.* Макробентос литорали Лувеньгских шхер Кандалакшского залива Белого
1407 моря и некоторые аспекты его динамики: дис. . . . маг. / Полоскин Алексей Валерье-
1408 вич. – ЛГУ, 1996.
- 1409 *Пропп М.* Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева
1410 моря. По материалам водолазных гидробиологических работ. – Л. : Наука, 1971. –
1411 С. 128.
- 1412 *Семенова Н.* Особенности размножения беломорской *Macoma balthica* (L.) (Mollusca, Lamellibranchia),
1413 позволяющие ей жить в сезонном биотопе // Биология Белого моря. Труды ББС МГУ.
1414 Т. 5. – ББС МГУ. Издательство МГУ, 1980. – С. 115–123.
- 1415 *Семенова Н.* Распределение двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) в некоторых
1416 губах Кандалакшского залива Белого моря // Труды ББС МГУ. – 1974. – С. 87–102.
- 1417 *Стрельцов В., Агарова И., Петухов В.* Зообентос и оценка органического вещества в
1418 морских донных осадках песчаной литорали Дальнего Пляжа (Баренцево море) //
1419 Донные отложения и биогеоценозы Баренцева и Белого морей. – Апатиты, 1974. –
1420 С. 129–141.

¹⁴²¹ А Характеристики пробоотбора и среднее обилие *Macoma balthica* на исследованных участках

¹⁴²²

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. Ключиха	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.

1423

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.

1425 **В Таксономический состав сообществ макробентоса на**
 1426 **исследованных участках**

1427 Примечание: горизонты литорали: В — верхний, С — средний, Н — нижний, ноль —
 1428 ноль глубин, ВСЛ — верхняя сублитораль.

Таблица III: Состав сообществ на исследованный участках литорали Белого моря

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

продолжение таблицы III

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

продолжение таблицы III на следующей странице

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

продолжение таблицы III												
участок	Запад- ная Ряш- кова салма	о. Горелый		Эстуа- рий р. Лу- веньги	Южная губа о. Ряш- кова	Лом- ниш- ный	материк (Лувенъга)					
горизонт ли- торали	C	B	C	H	ноль	C	ноль	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

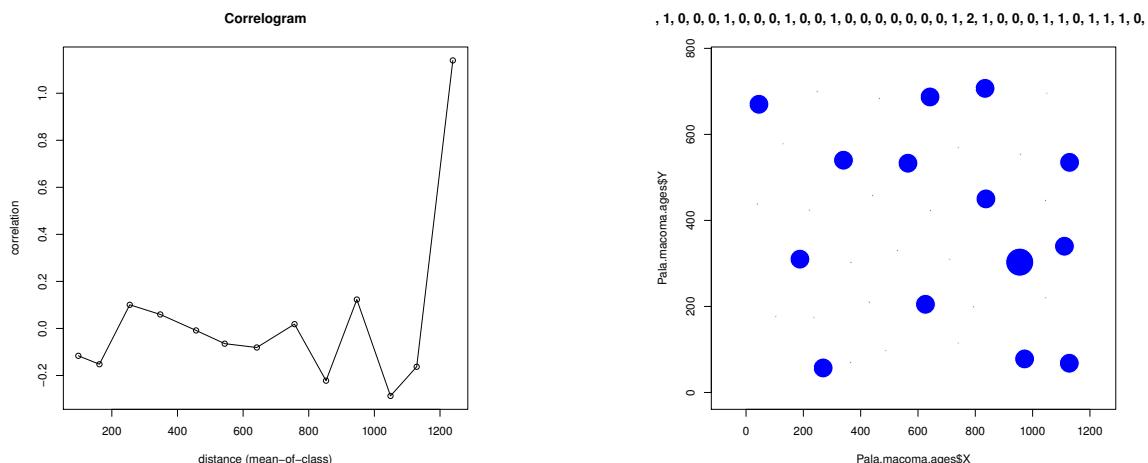
участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне-зеле-неч-кая	Шельпино	Порч-ниха	Ива-нов-ская
горизонт ли-торали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ
Sabellidae varia		+	+					
<i>Scalibregma infundibulum</i>				+				
<i>Scoloplos armiger</i>	+		+	+	+		+	
<i>Spio sp.</i>								+
<i>Travisia forbesii</i>				+	+			
Isopoda								
<i>Jaera sp.</i>				+		+		
Amphipoda								
<i>Gammarus sp.</i>	+	+	+	+	+			
<i>Hyale prevosti</i>			+					
<i>Pseudolibrotus littoralis</i>					+			
Decapoda								
<i>Crangon crangon</i>			+					
Diptera								
Chironomidae varia	+	+	+	+	+	+	+	+
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

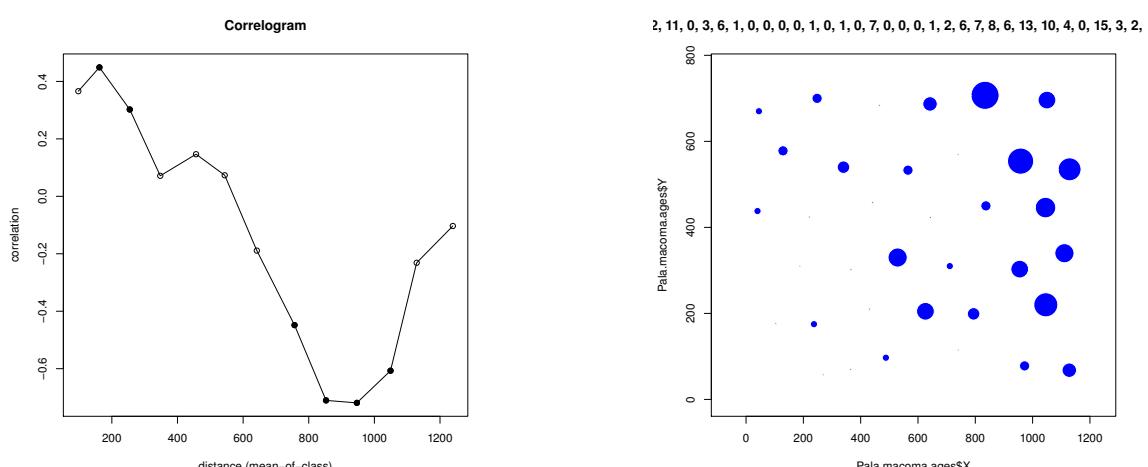
участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне-зеле-нец-кая	Шельпино	Порч-ниха	Ива-нов-ская
горизонт ли-торали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ
<hr/>								
<i>Cerastoderma edule</i>		++		+	+		+	
<i>Macoma balthica</i>	++	++	++	+++	+	++	+	+
<i>Mya arenaria</i>				++	+		+	+
<i>Mytilus edulis</i>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

1429 С Приложение. Распределение особей *Macoma balthica* раз-
1430 ного возраста на нижнем горизонте литорали Пала-
1431 губы (Кольский заливы, Баренцево море)

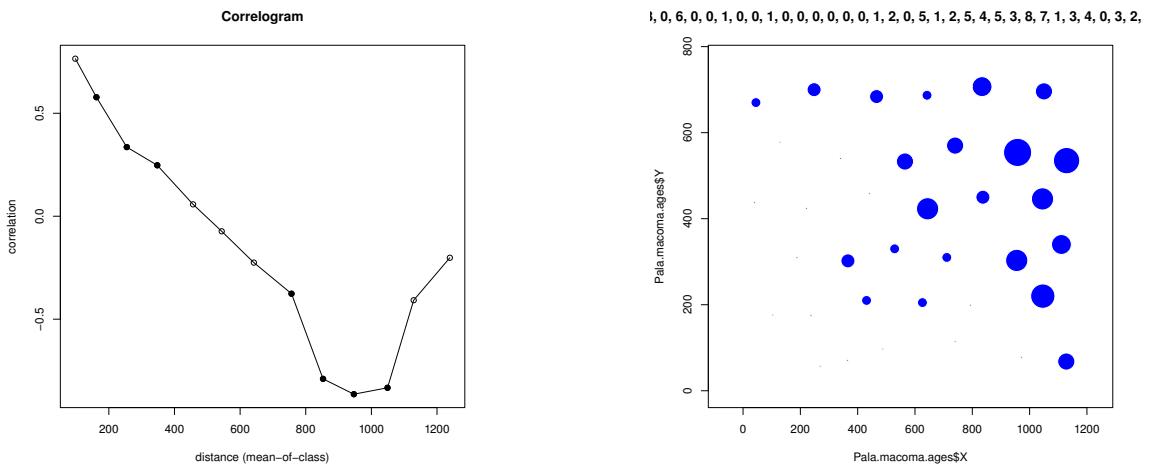
Моллюски возрастом 1+



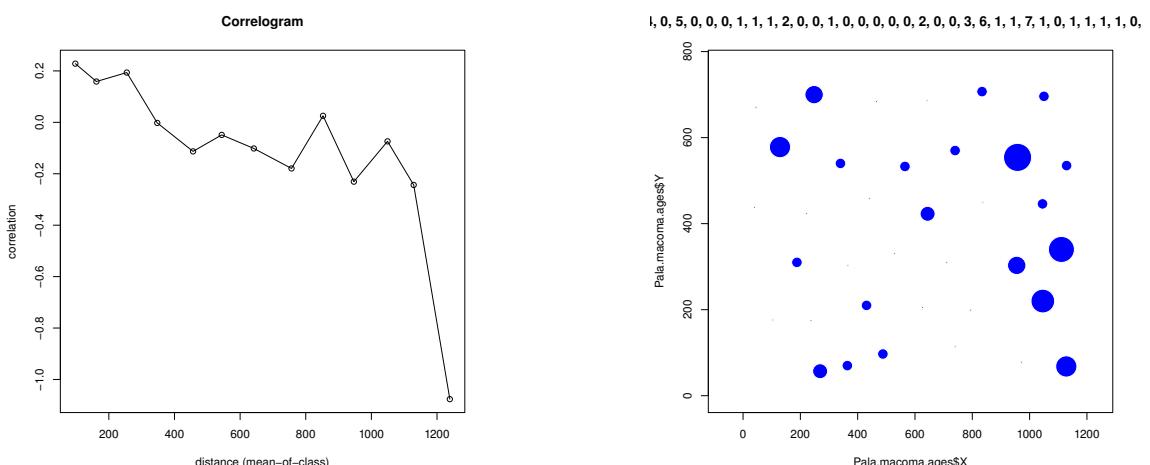
Моллюски возрастом 2+



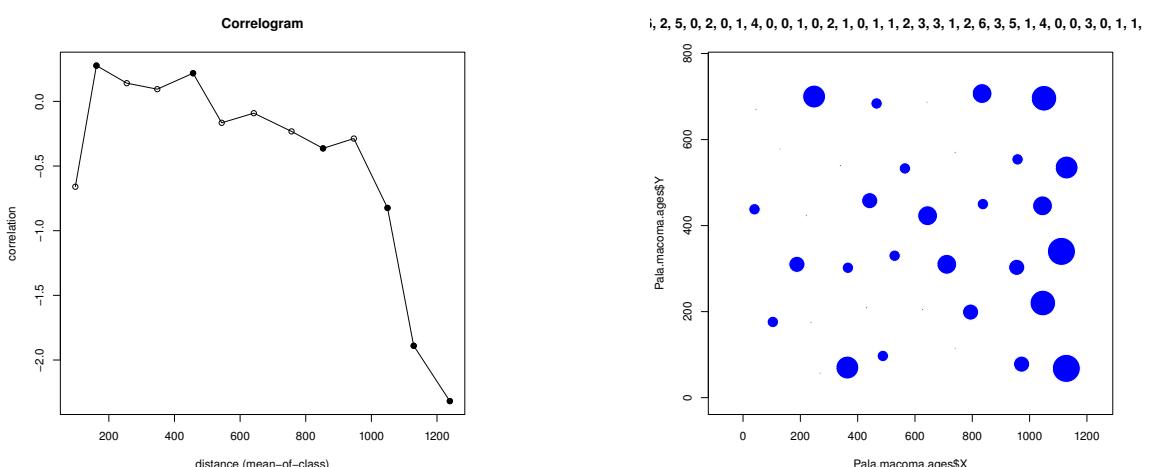
Моллюски возрастом 3+



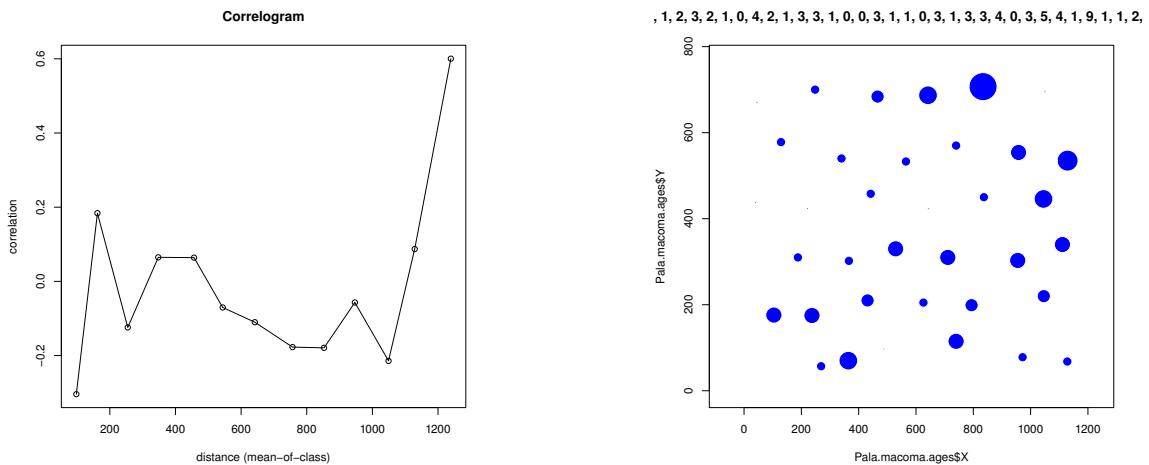
Моллюски возрастом 4+



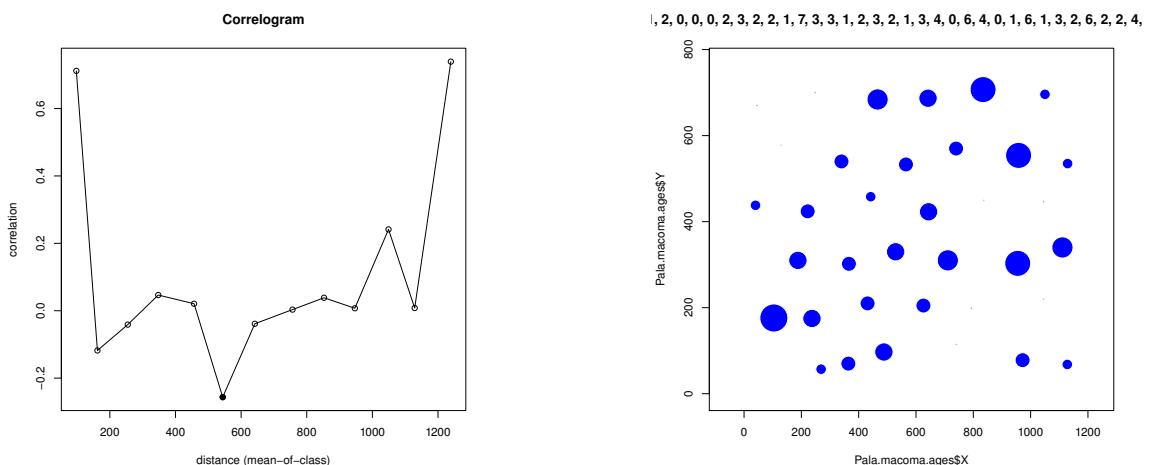
Моллюски возрастом 5+



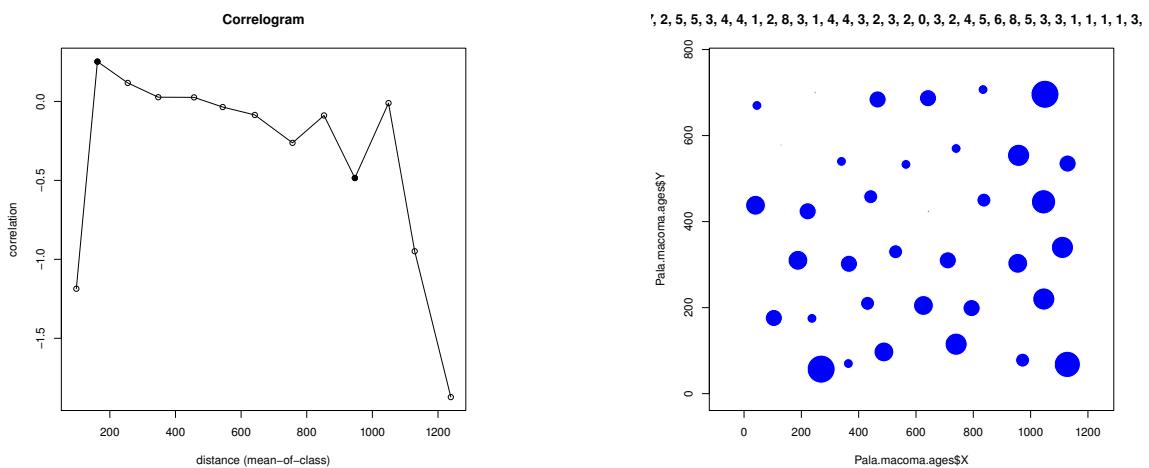
Моллюски возрастом 6+



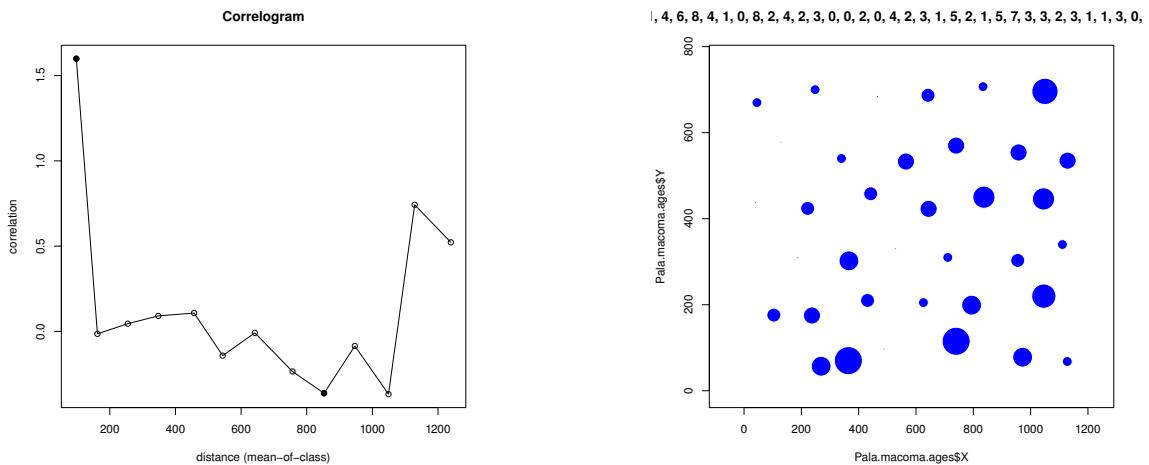
Моллюски возрастом 7+



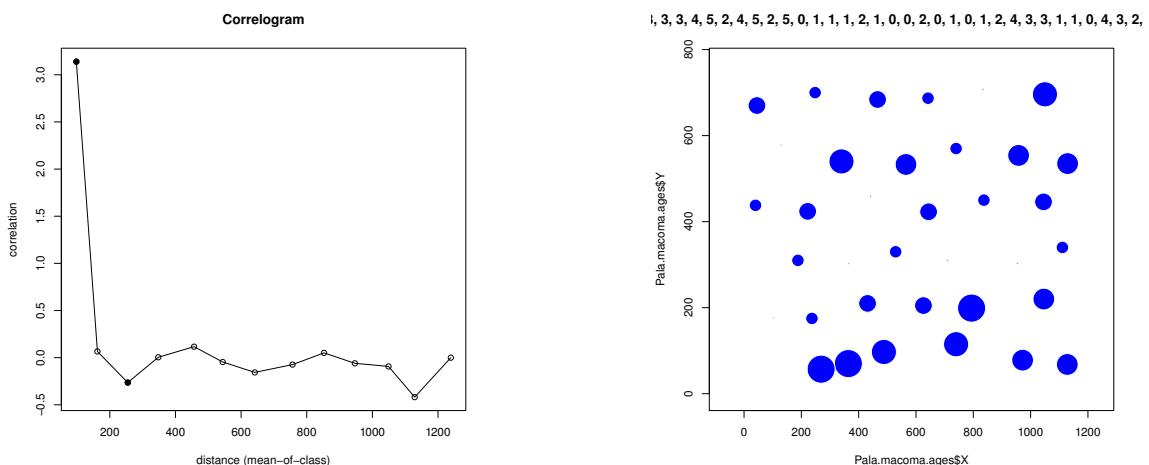
Моллюски возрастом 8+



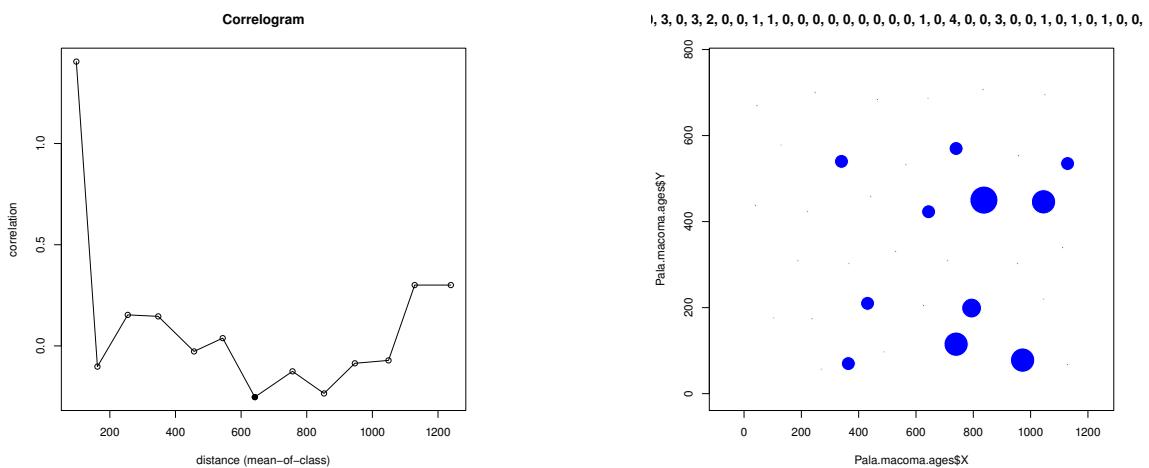
Моллюски возрастом 9+



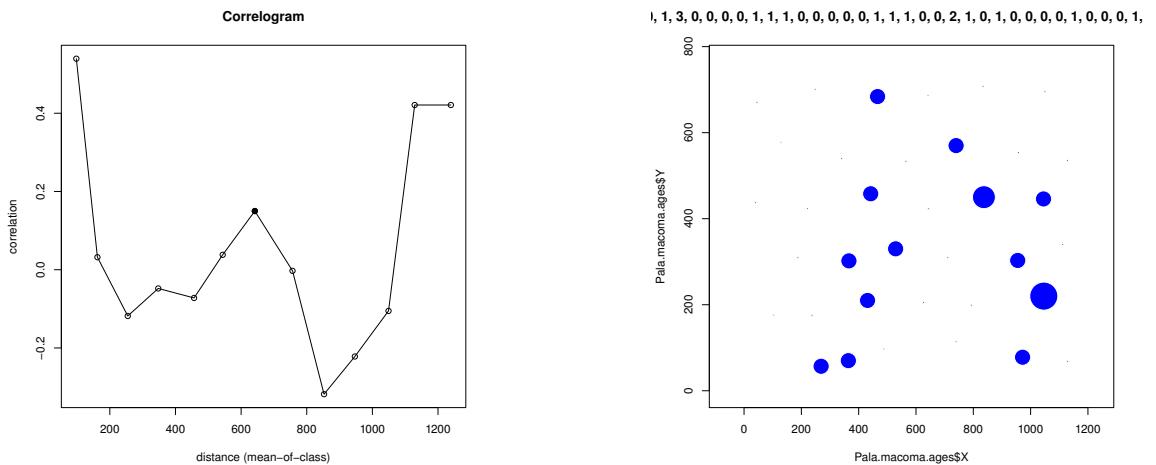
Моллюски возрастом 10+



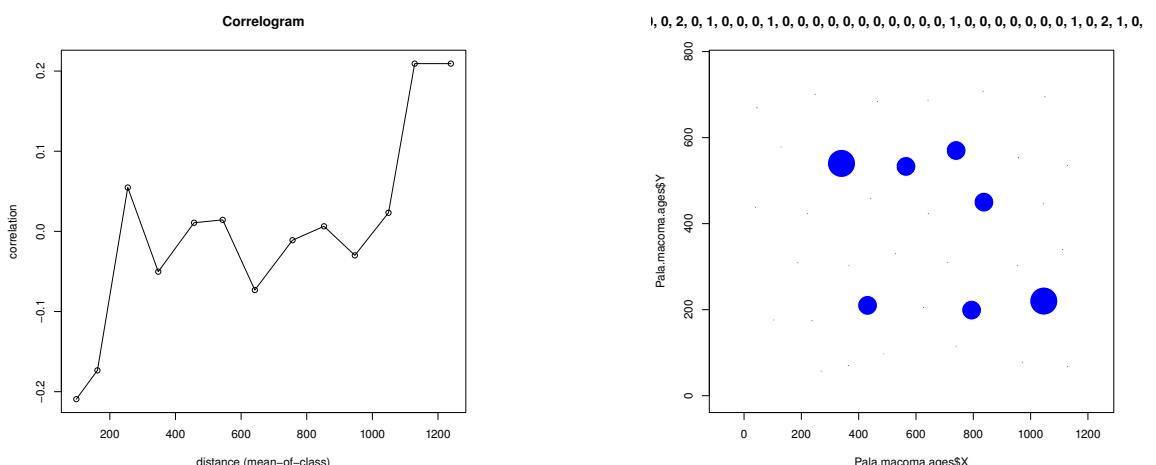
Моллюски возрастом 11+



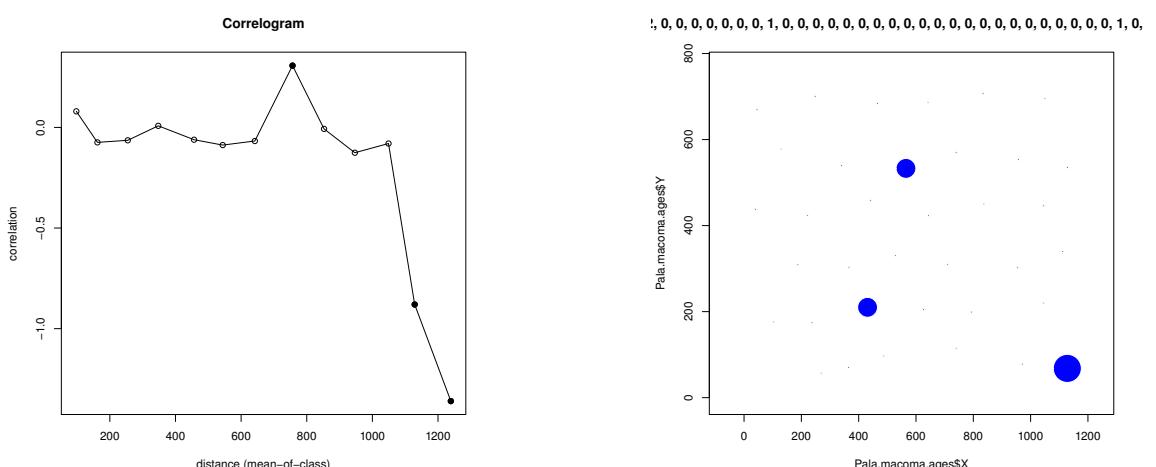
Моллюски возрастом 12+



Моллюски возрастом 13+



Моллюски возрастом 14+



1432 **D Размерная структура *Macoma balthica* в исследованных**
 1433 **поселениях Кандалакшского залива Белого моря**

1434 На всех графиках абсцисса — длина раковины, мм; ордината — численность особей,
 1435 экз./м². Указано средняя численность особей определенного размера ± ошибка средней.

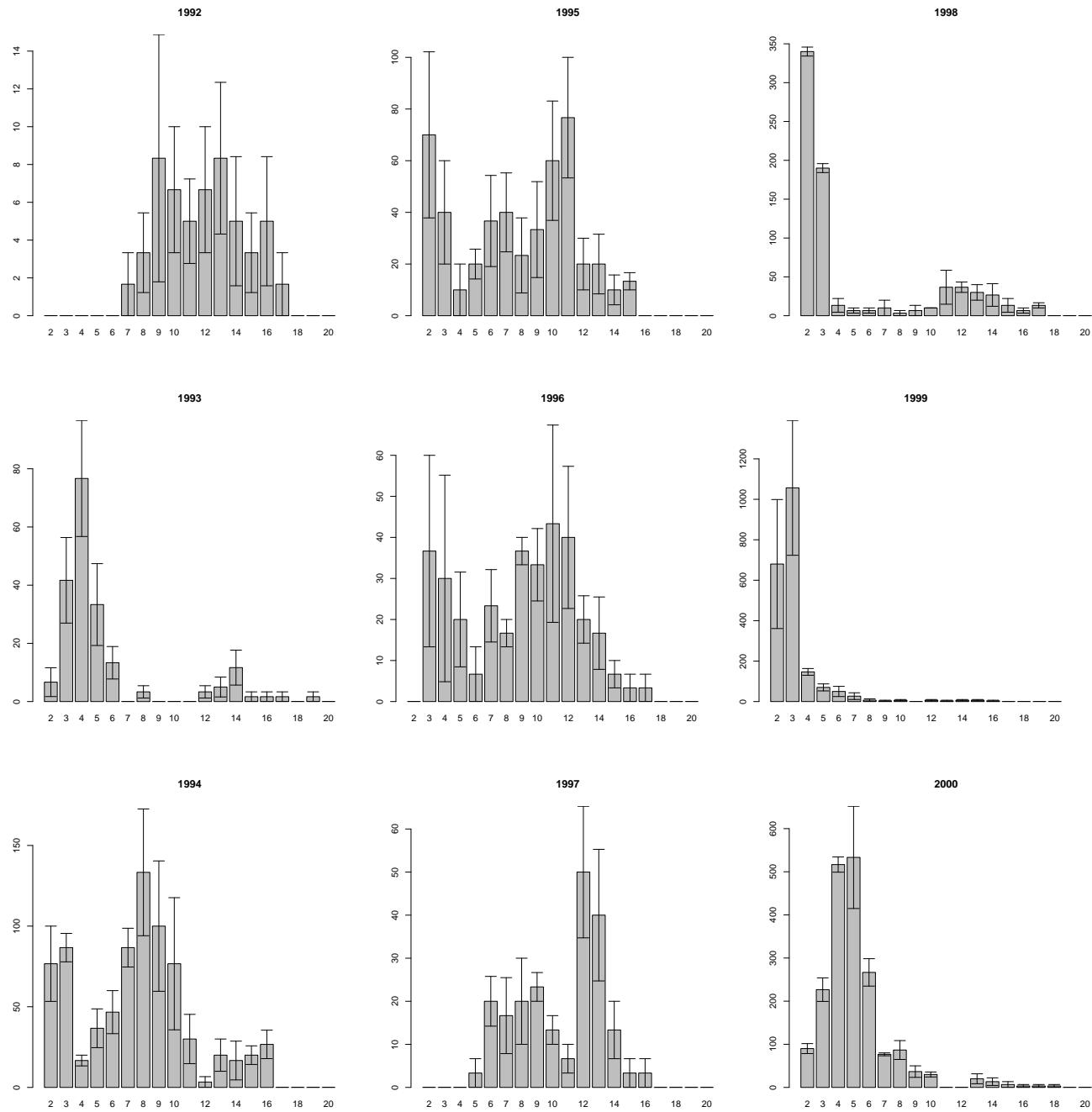


Рис. I. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Лувенъги

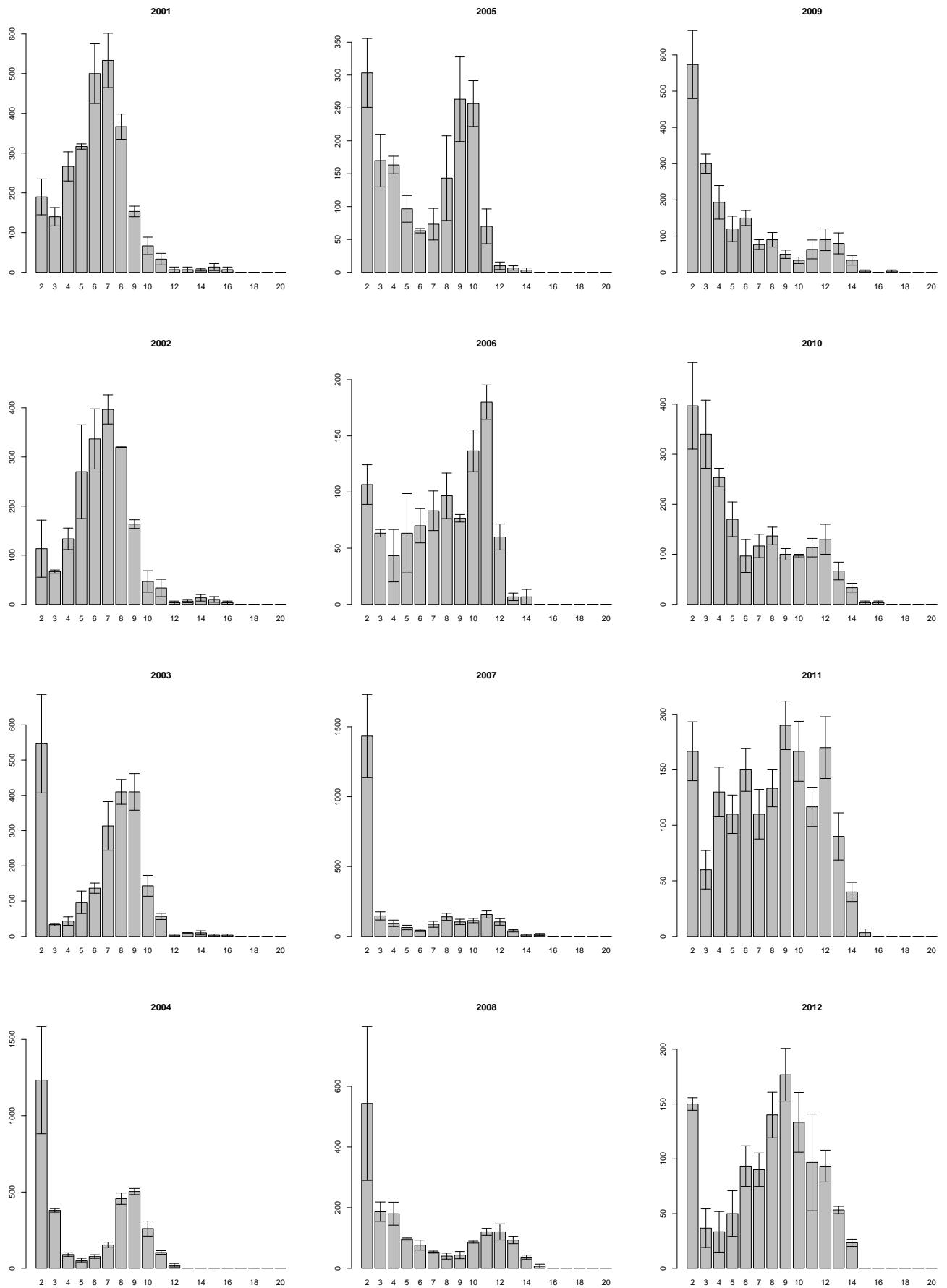


Рис. I (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Лувенъги

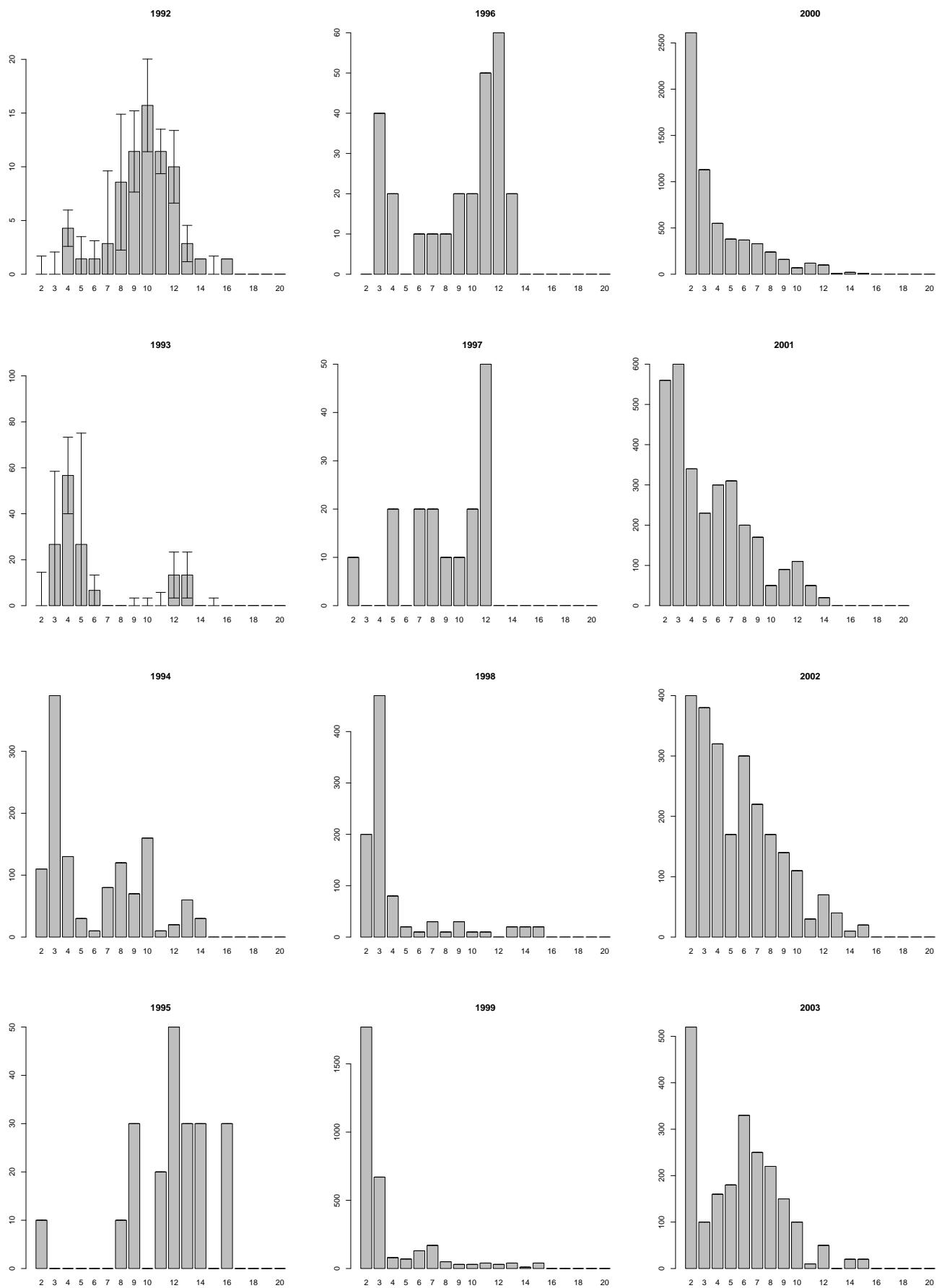


Рис. II. Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

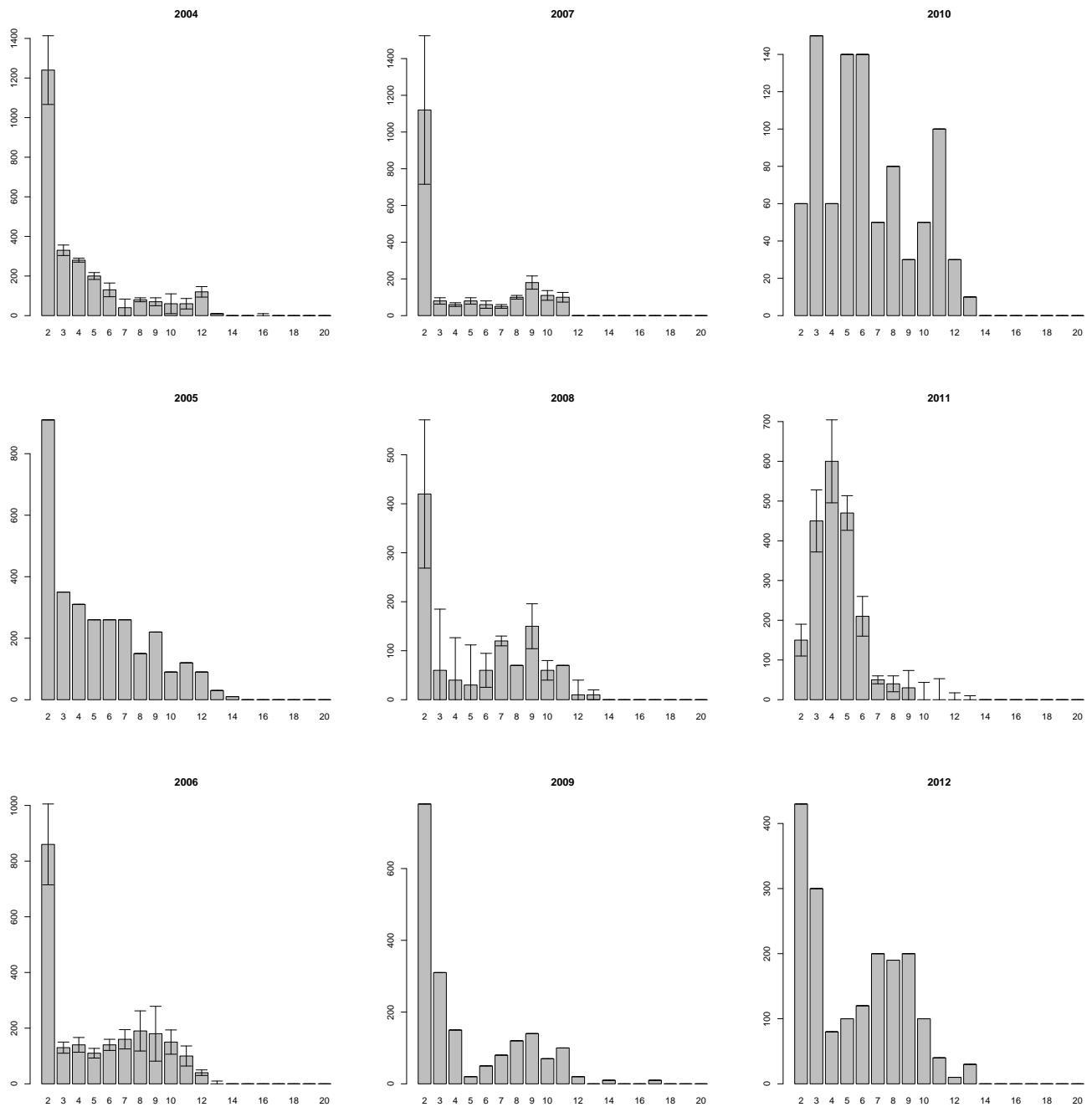


Рис. II (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

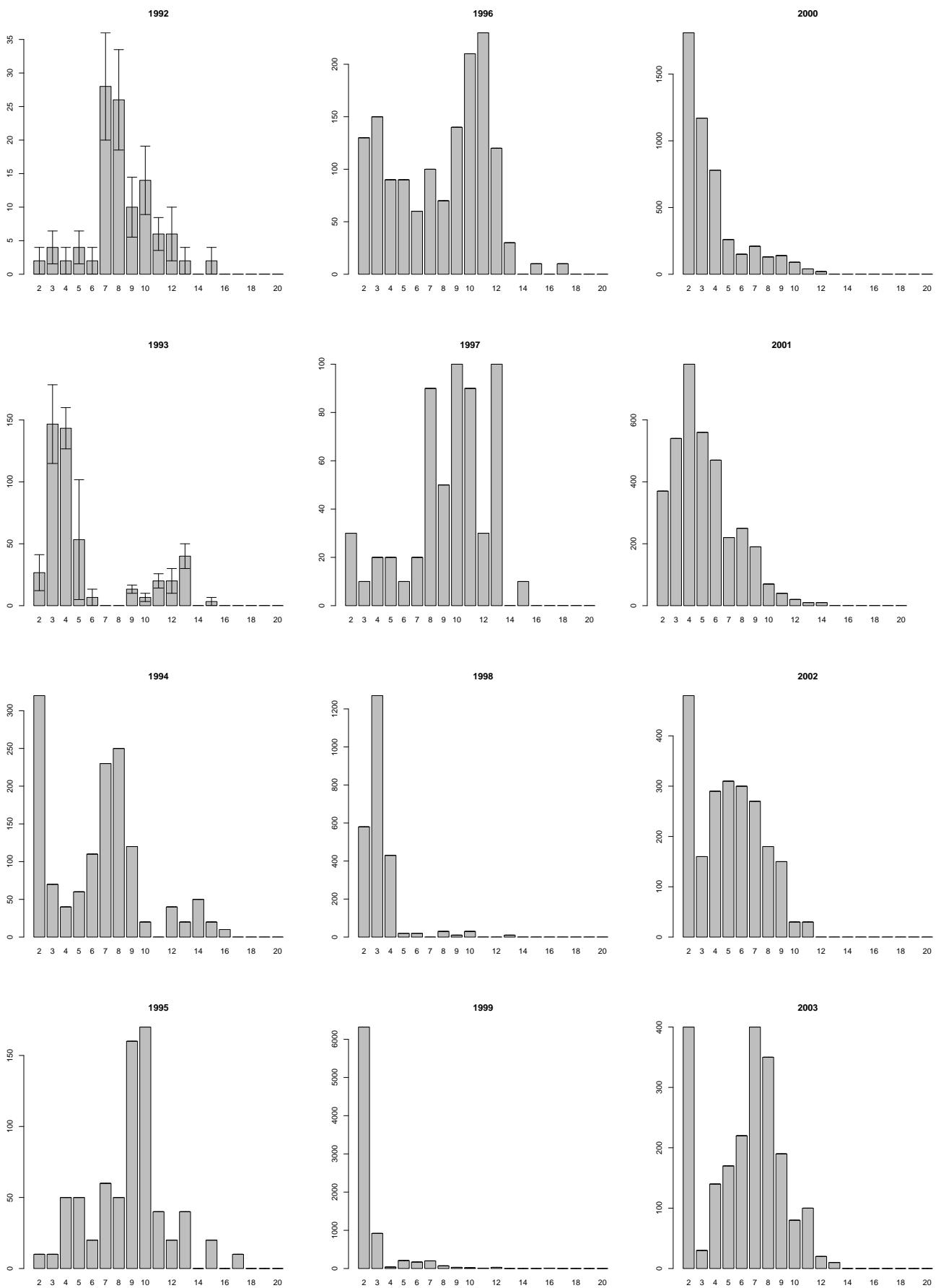


Рис. III. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

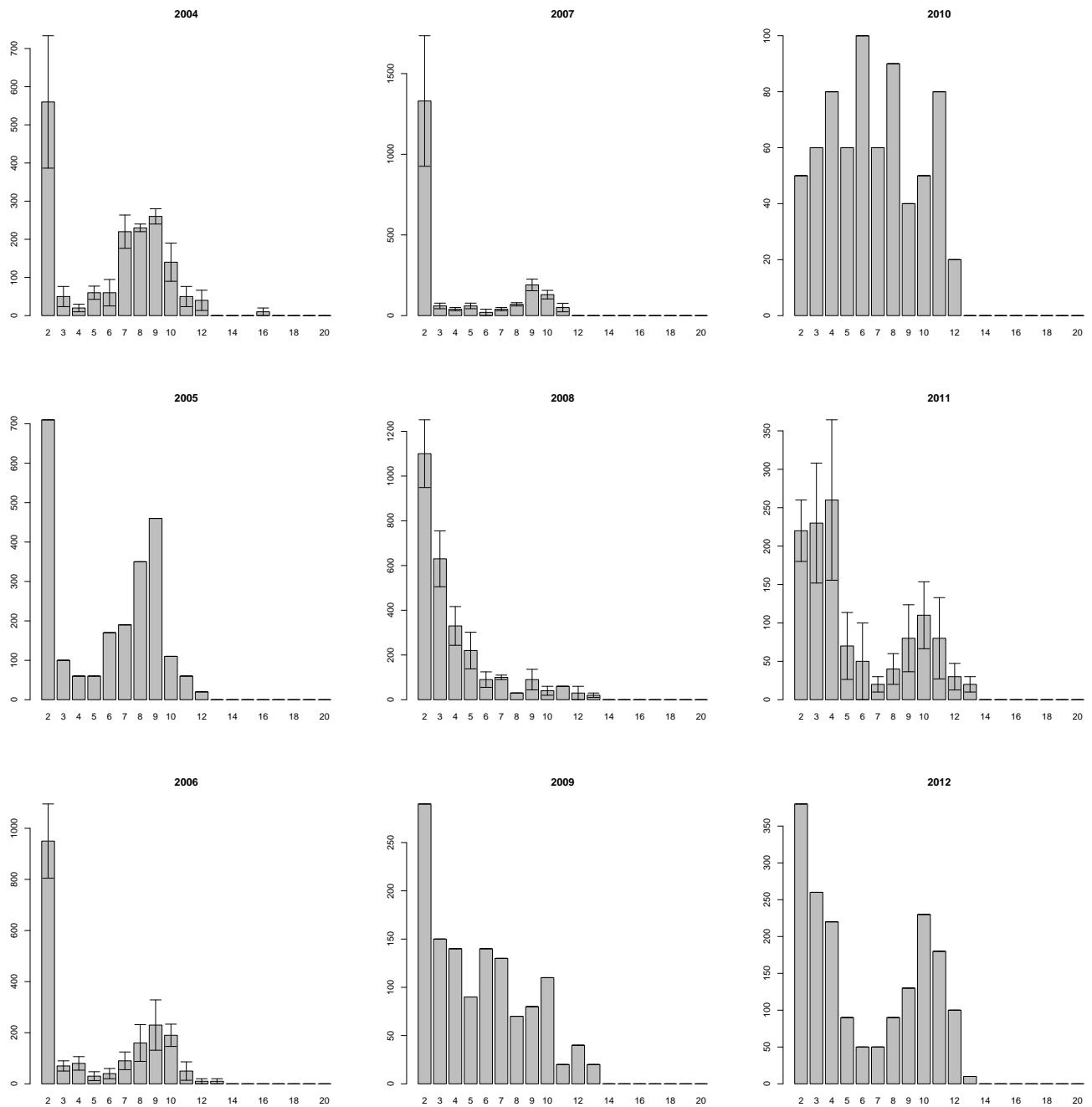


Рис. III (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

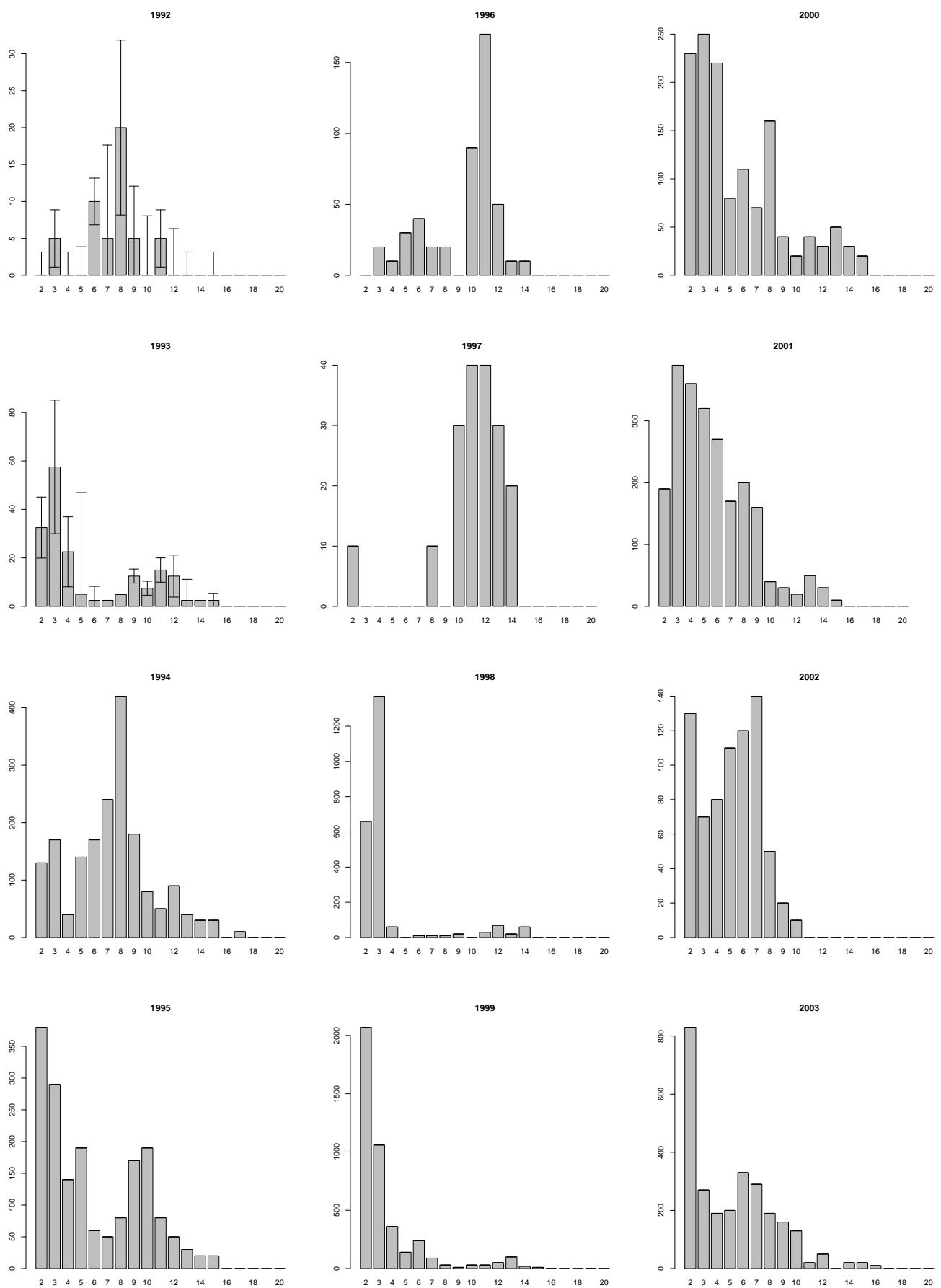


Рис. IV. Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

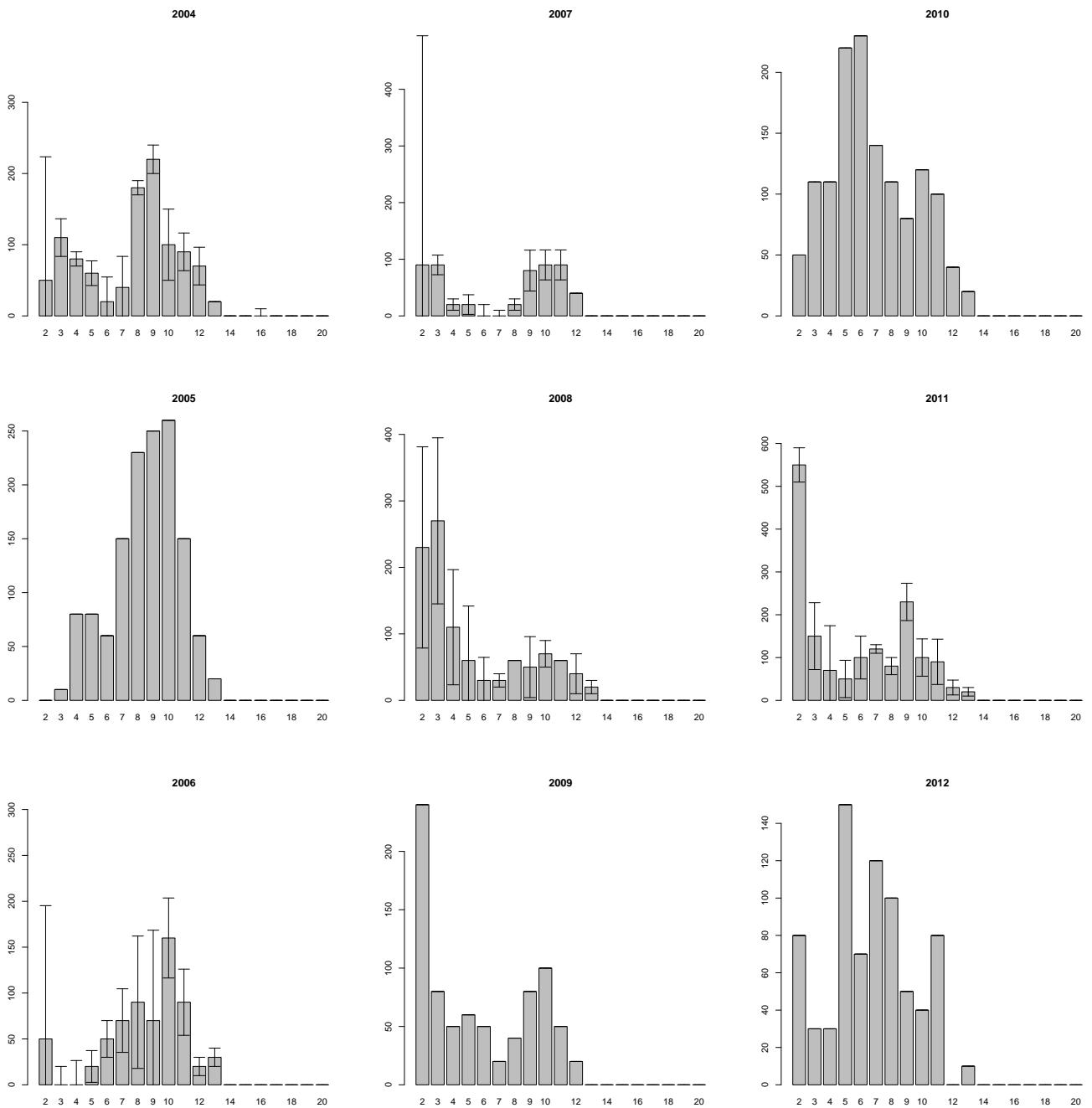


Рис. IV (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

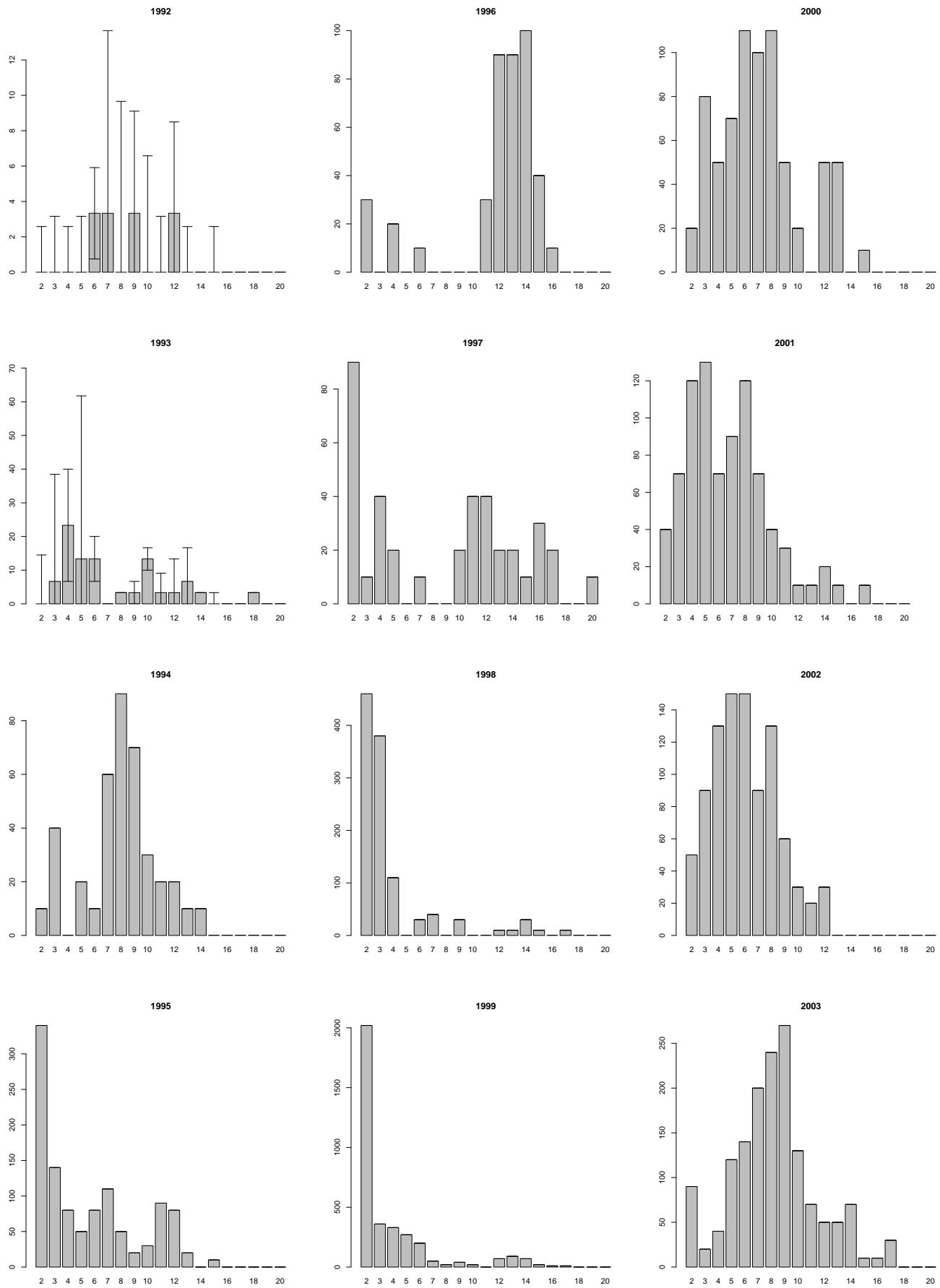


Рис. V. Размерная структура *Macoma balthica* в районе нуля глубин о. Горелого

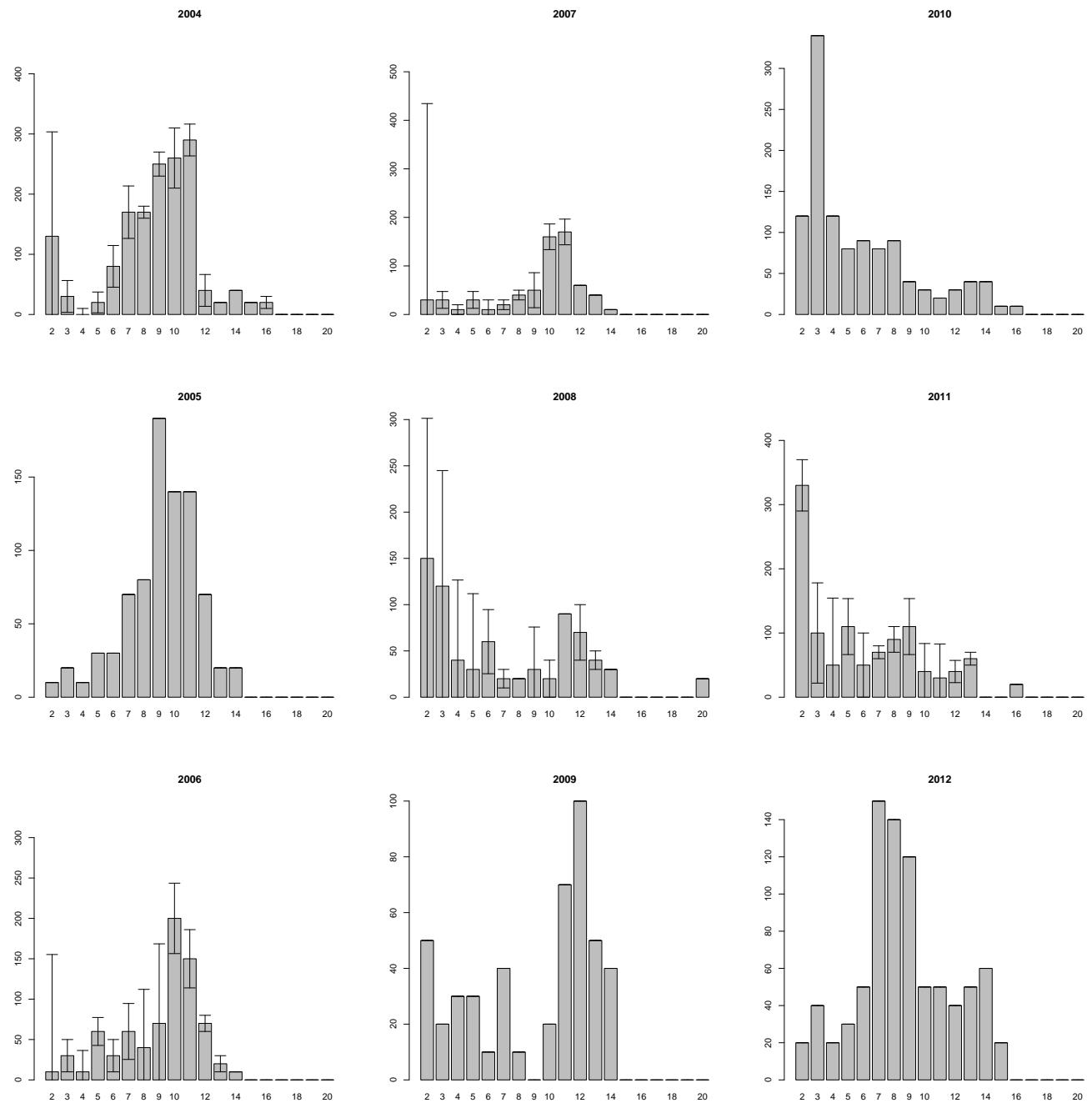


Рис. V (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин о. Горелого

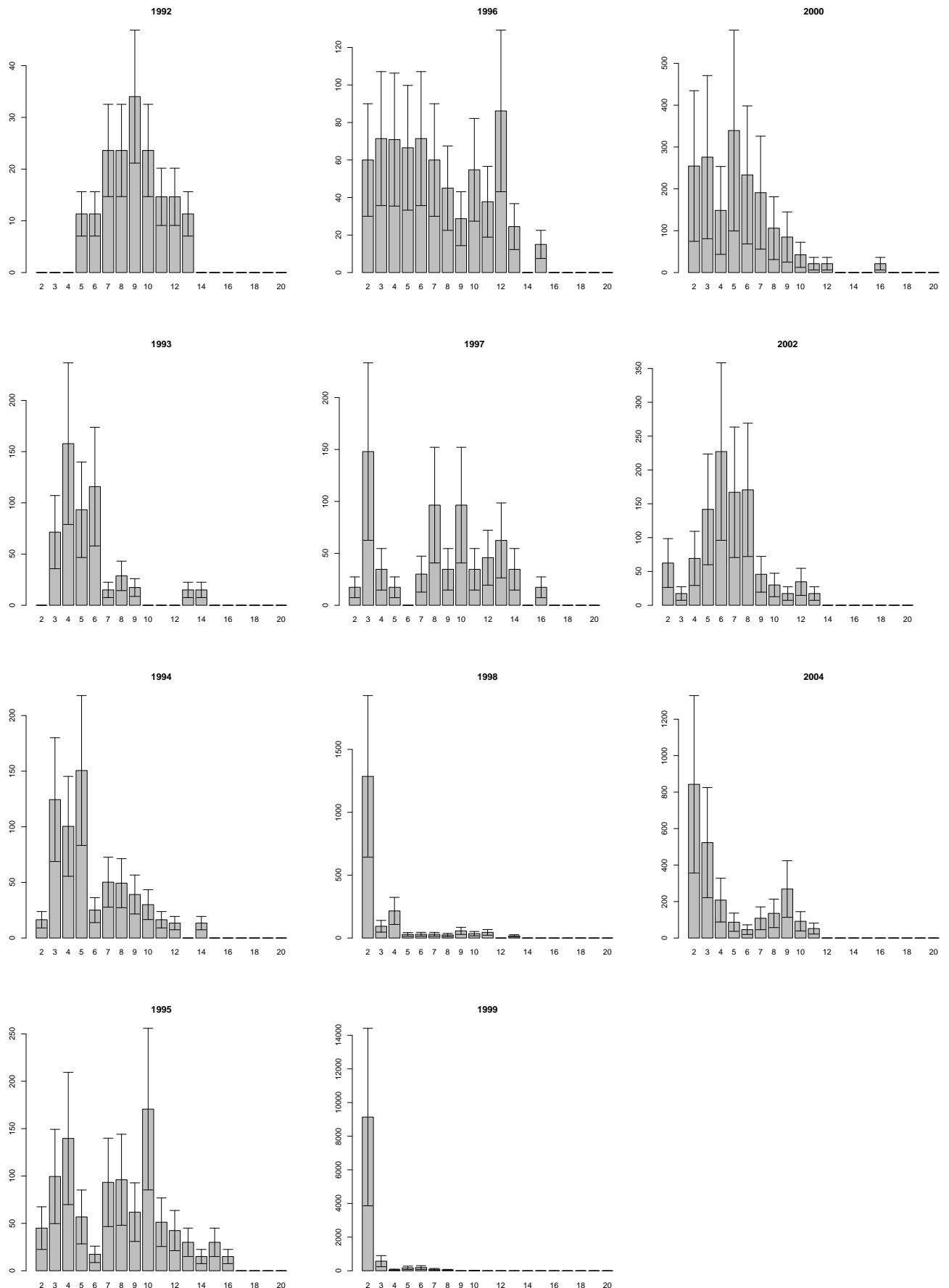


Рис. VI. Размерная структура *Macoma balthica* на верхнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувеньга

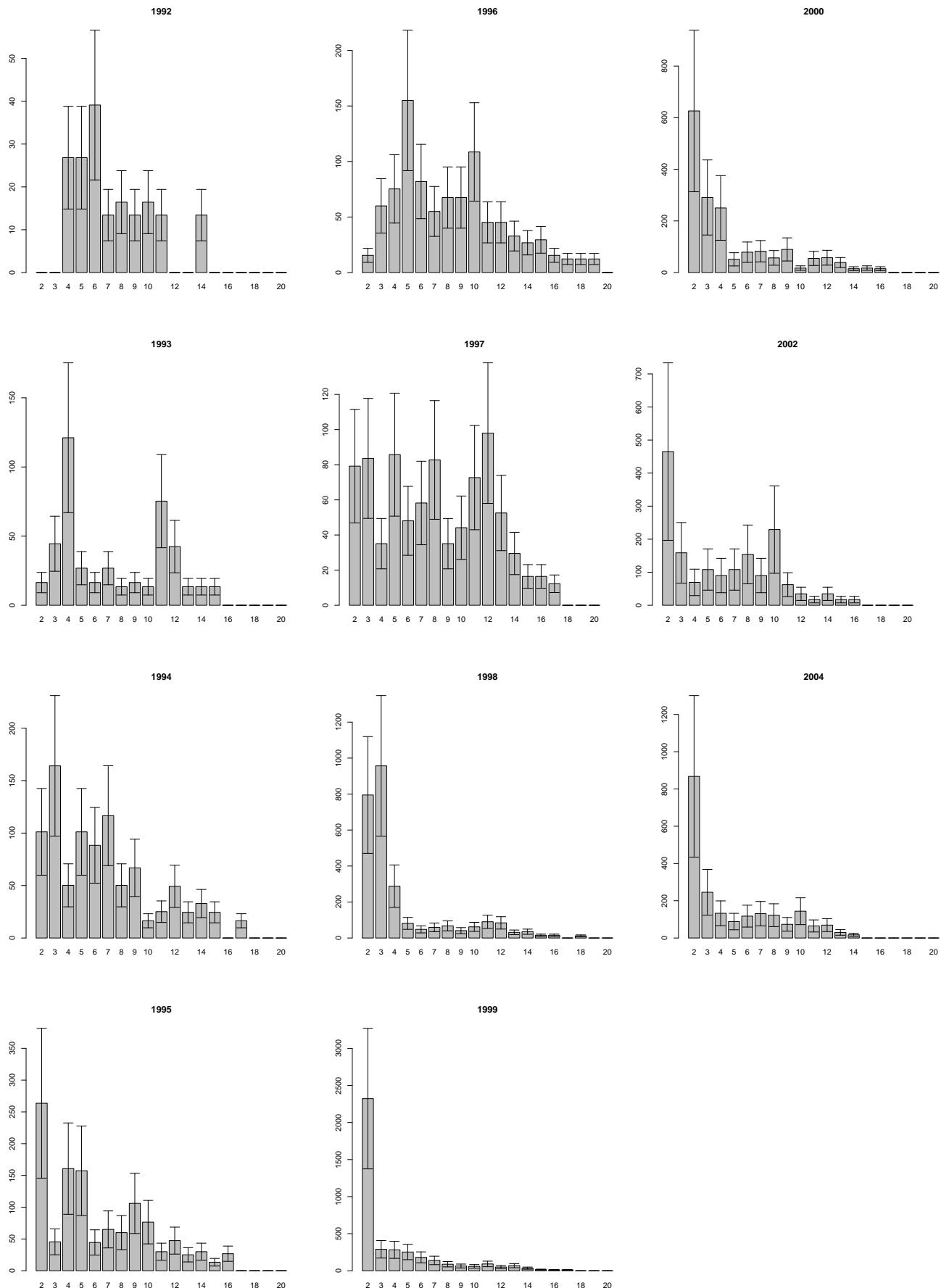


Рис. VII. Размерная структура *Macoma balthica* в пояссе фукоидов материковой литорали в районе пос. Лувенъга

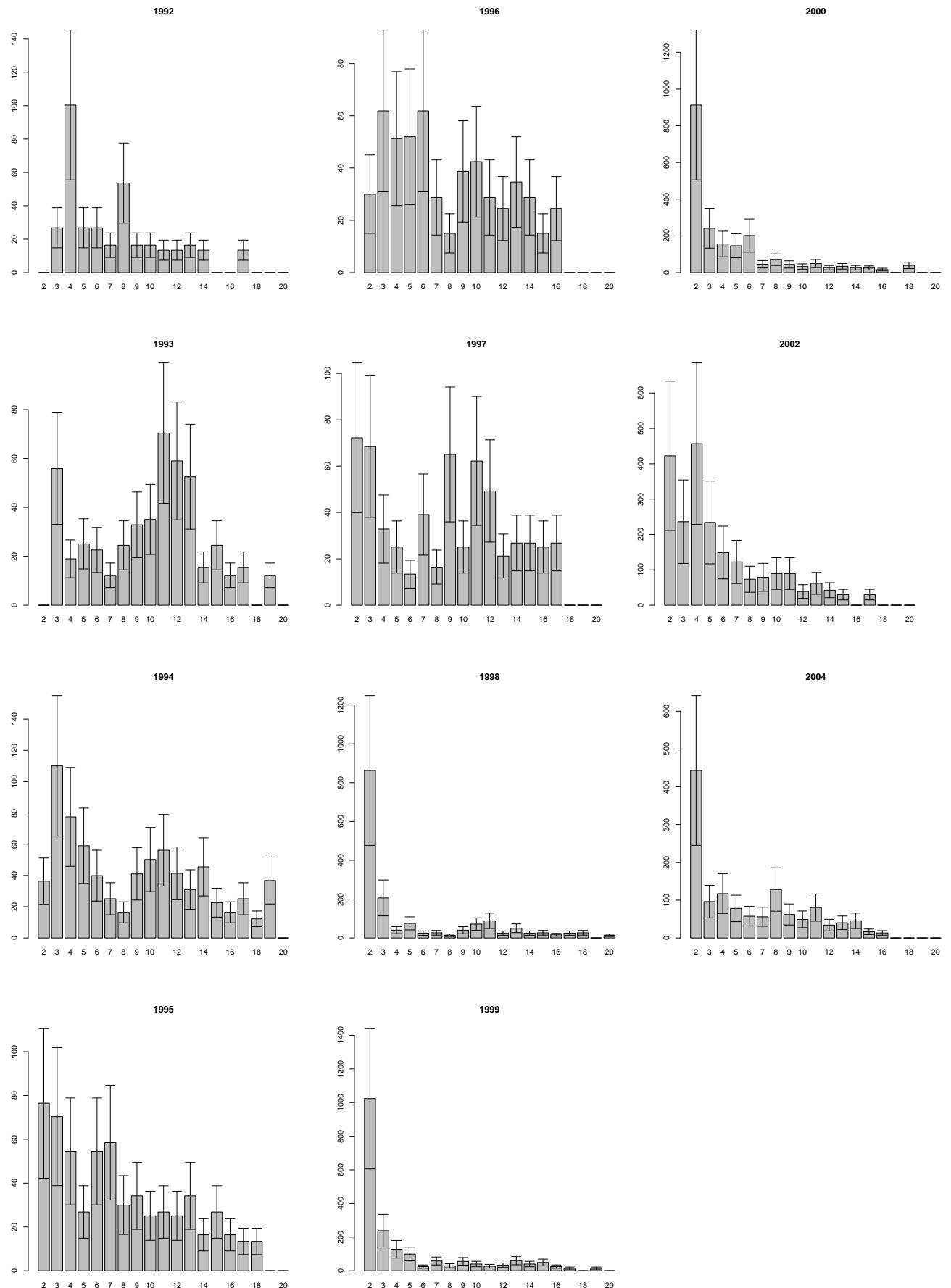


Рис. VIII. Размерная структура *Macoma balthica* в поясе взморника *Zostera marina* материковой лitorали в районе пос. Лувенъга

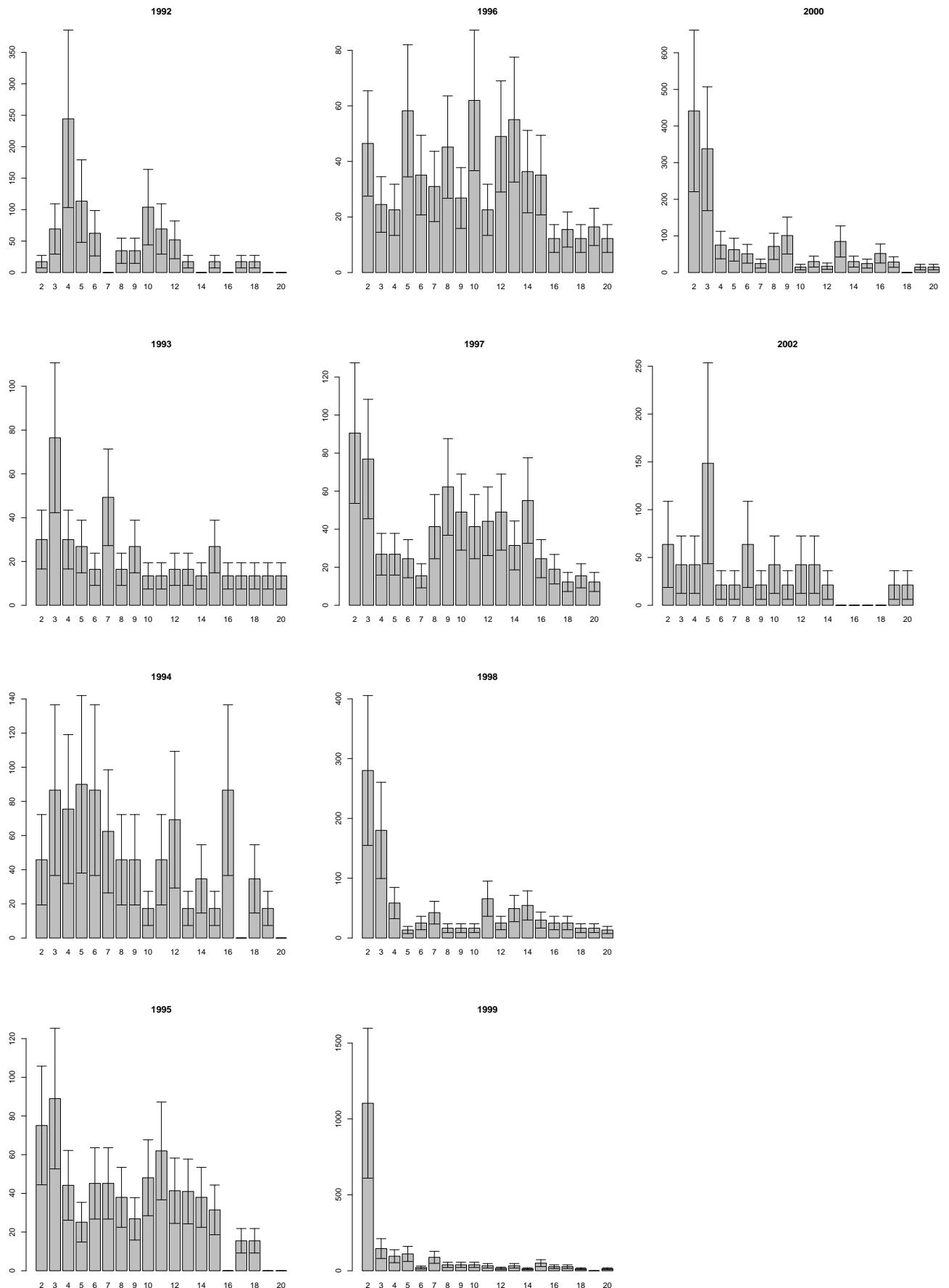


Рис. IX. Размерная структура *Macoma balthica* на нижнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувенъга

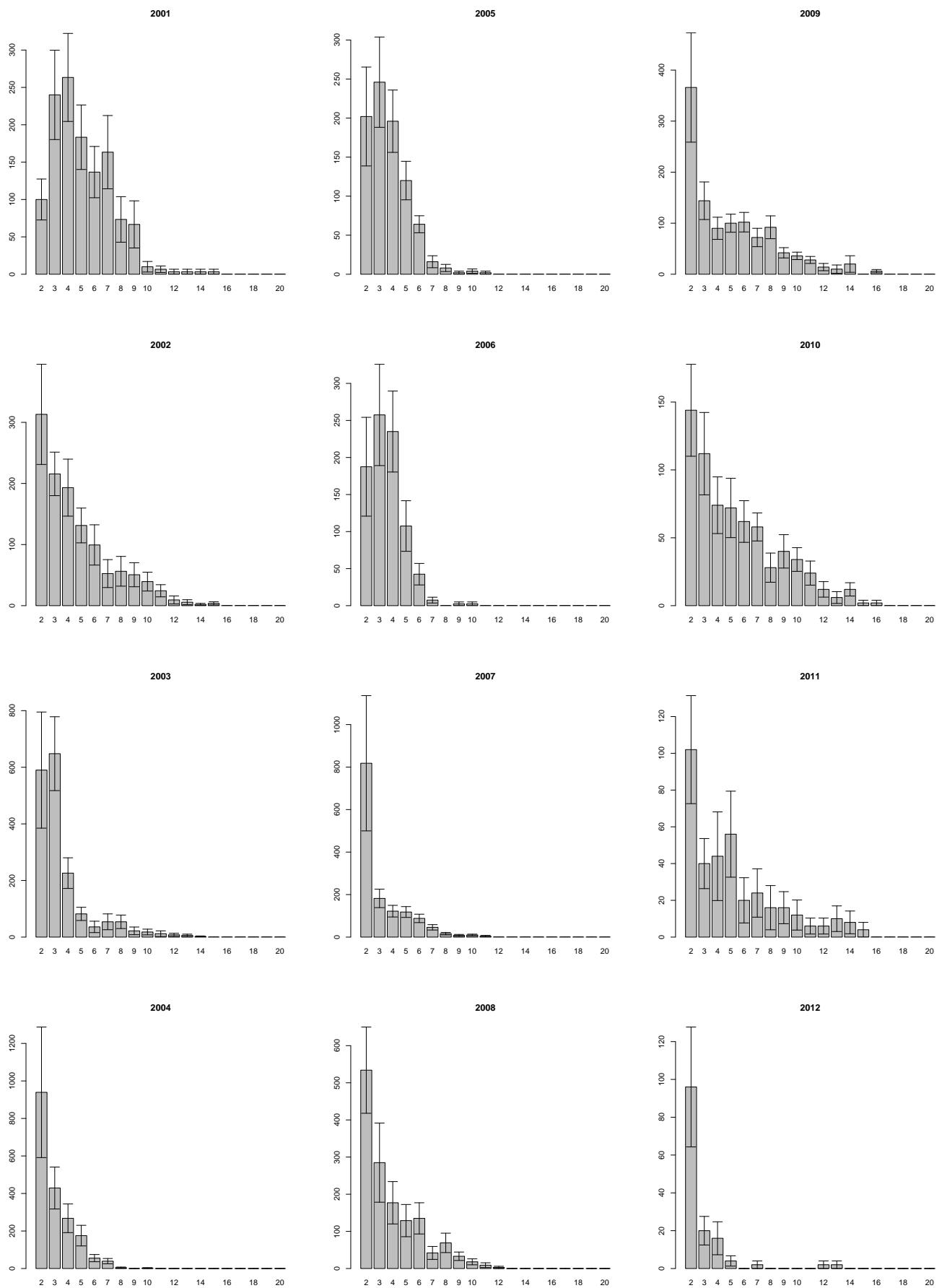


Рис. X. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин в Южной губе о. Ряшкова

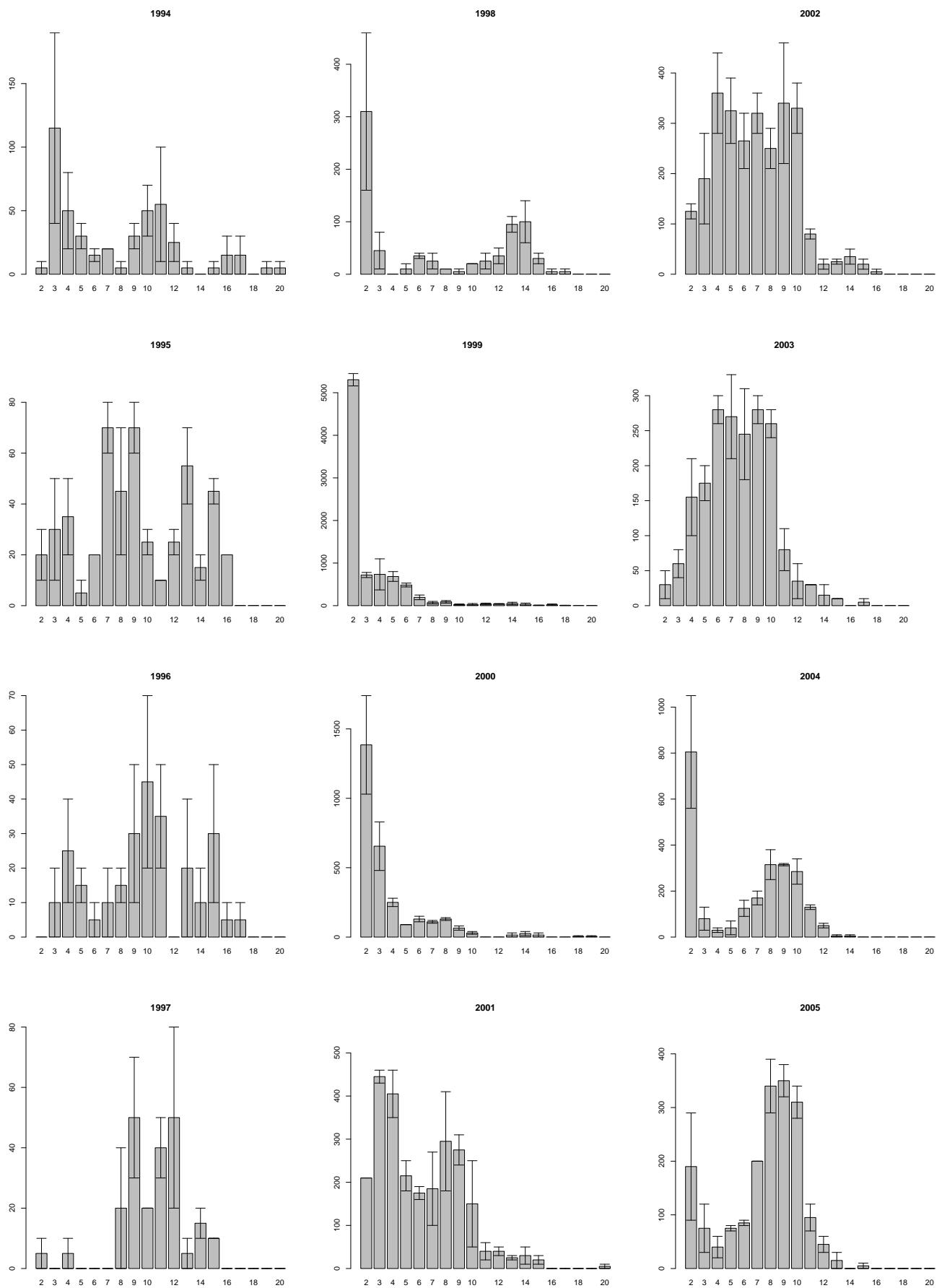


Рис. XI. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Ряшковой салмы

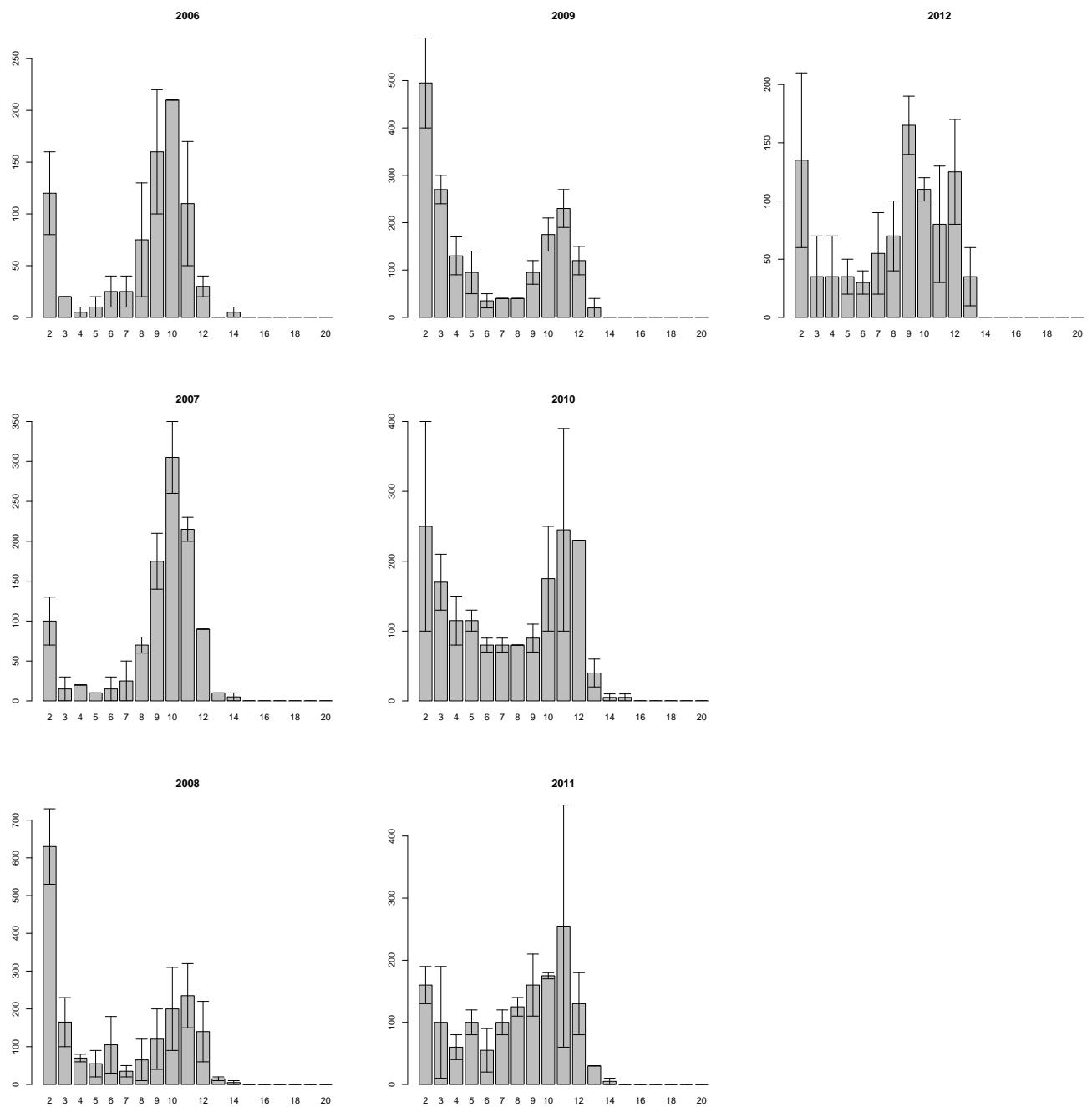


Рис. XI (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Ряшковой салмы

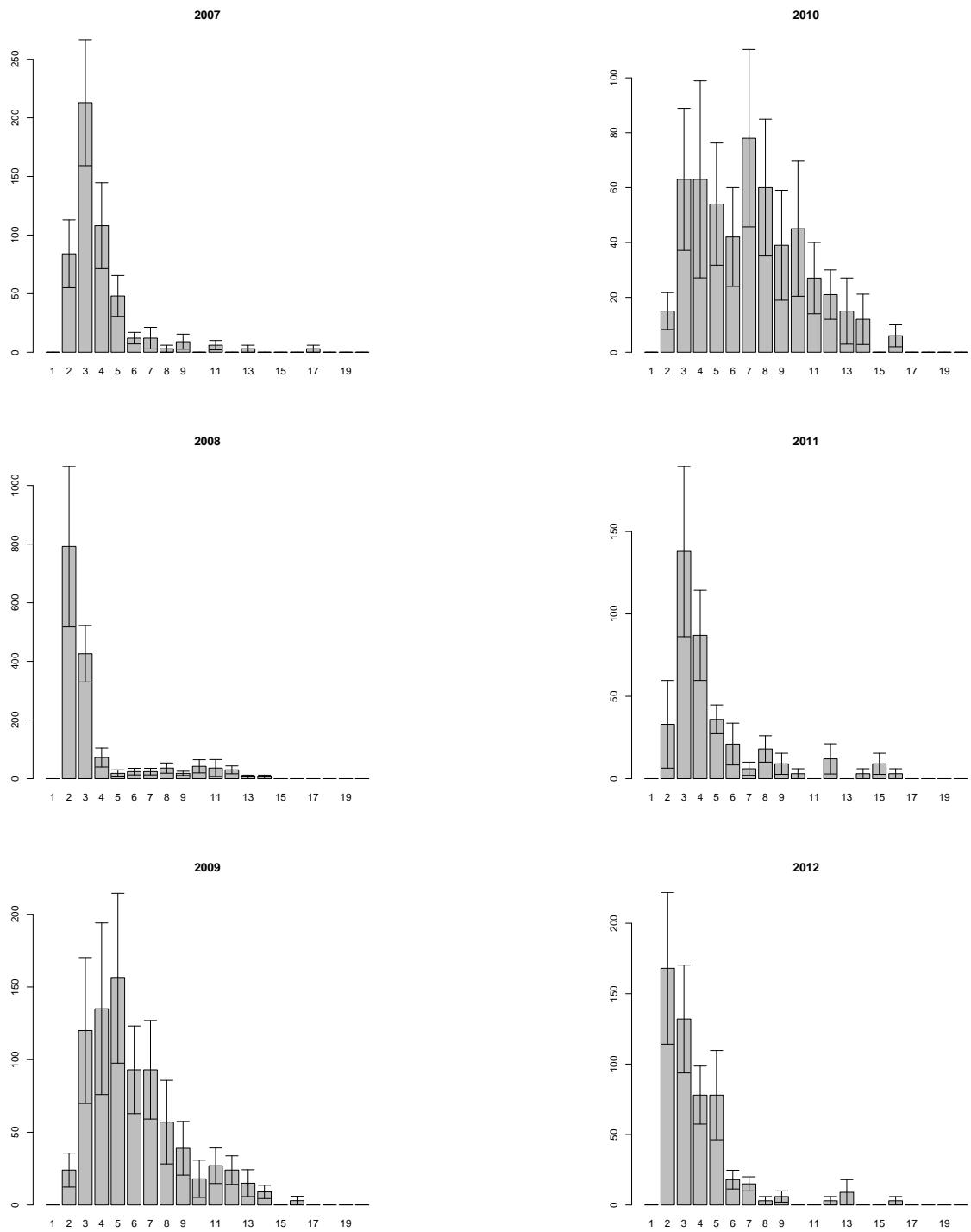


Рис. XII. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин литорали о.Ломнишний

1436 Е Размерная структура *Macoma balthica* в исследованных
 1437 поселениях Баренцева моря

1438 На всех графиках абсцисса — длина раковины, мм; ордината — численность особей,
 1439 экз./м². Указано средняя численность особей определенного размера ± ошибка средней.

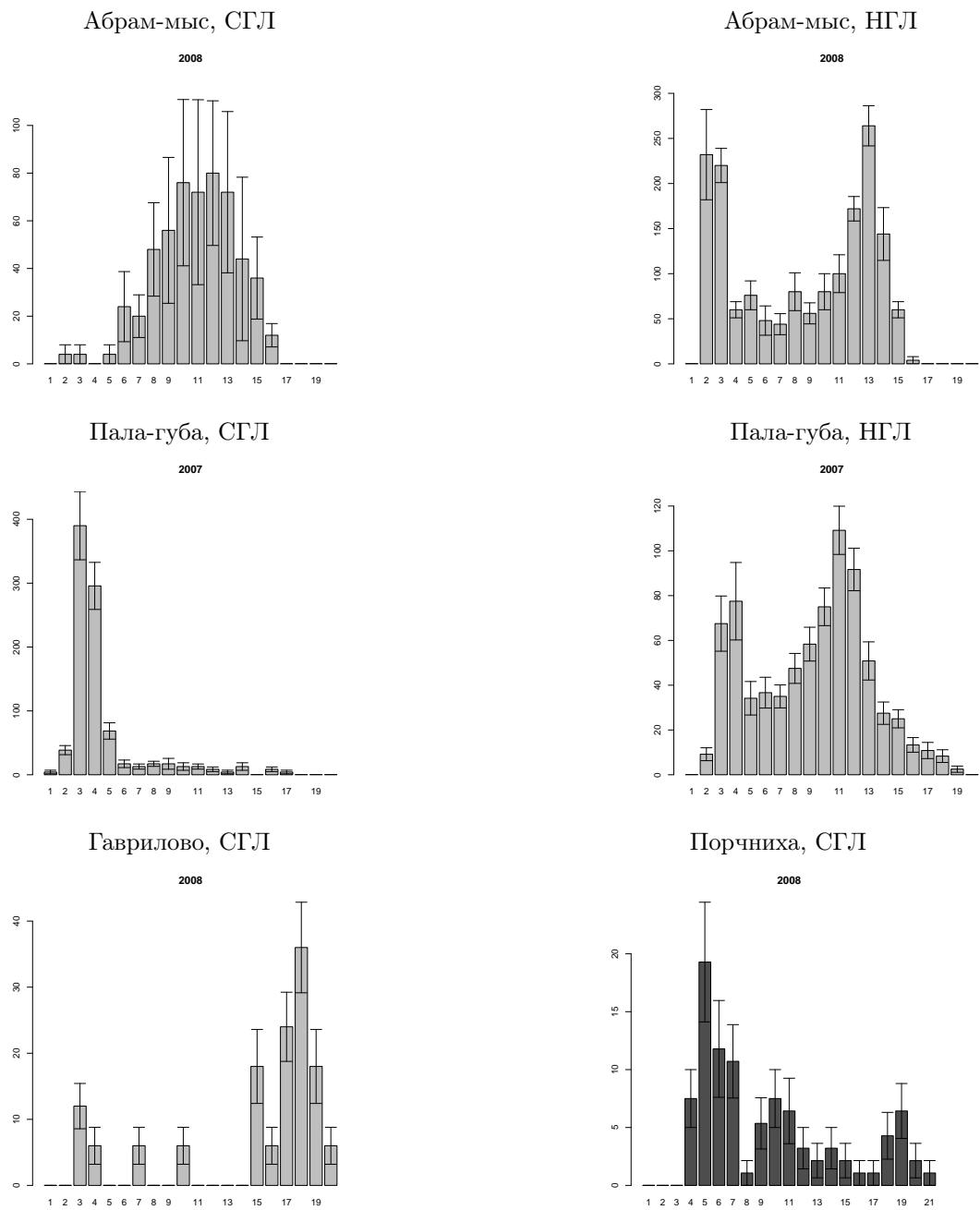
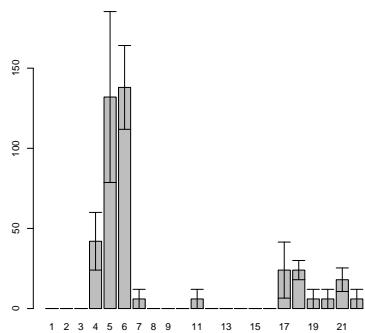


Рис. XIII. Размерная структура *Macoma balthica* в поселениях Мурманского побережья Баренцева моря

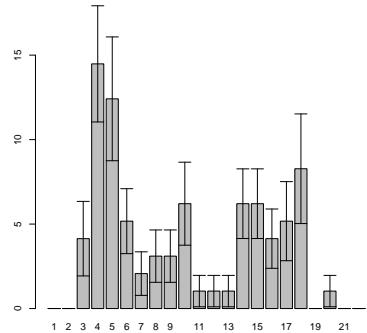
Ярнышная, ВГЛ

2008



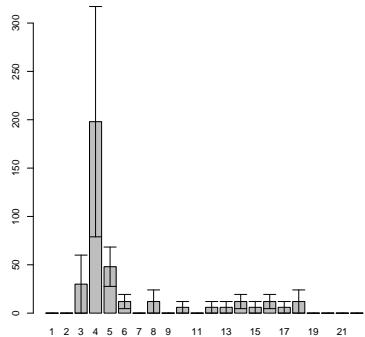
Ярнышная, СГЛ

2007



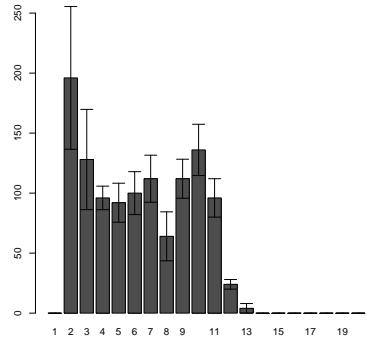
Ярнышная, НГЛ

2008



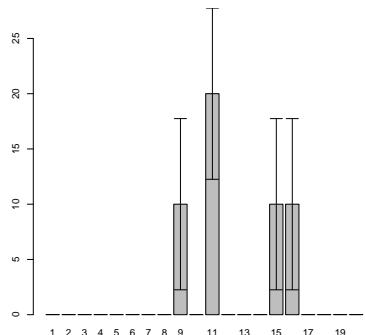
Ивановская, ВСЛ

2008



Шельпино, ВГЛ

2008



Шельпино, СГЛ

2008

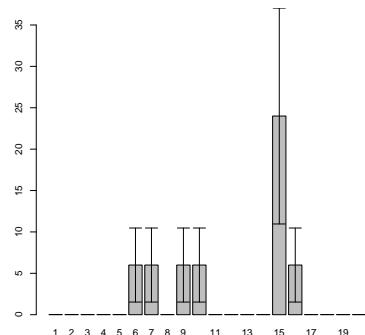


Рис. XIII (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в поселениях Мурманского побережья Баренцева моря

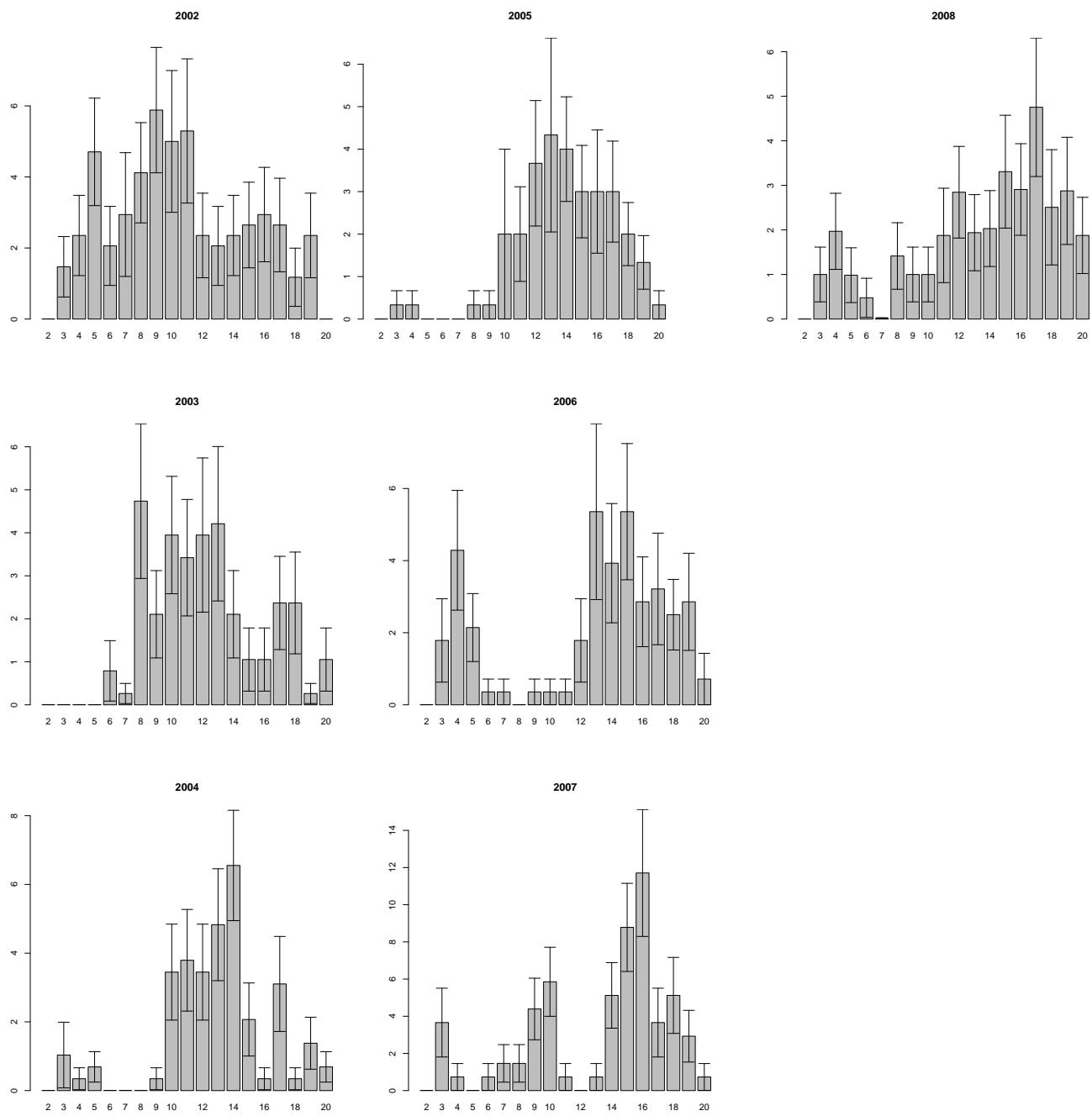


Рис. XIV. Размерная структура *Macoma balthica* на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкая

₁₄₄₀ F Ростовые характеристики *Macoma balthica* на Мурман-
₁₄₄₁ ском побережье Баренцева моря

₁₄₄₂ В таблицах данного приложения приведены средние длины колец остановки роста у
₁₄₄₃ моллюсков разных возрастов.

₁₄₄₄ Обозначения во таблицах:

- ₁₄₄₅ N — количество особей данного возраста, экз.;
- ₁₄₄₆ L_{min} — минимальная длина особей данного возраста, мм;
- ₁₄₄₇ L_{max} — максимальная длина особей данного возраста, мм;
- ₁₄₄₈ L_{aver} — средняя длина моллюсков данного возраста, мм;
- ₁₄₄₉ m_L — ошибка средней,
- ₁₄₅₀ 1к – 13к — длина колец остановки роста;
- ₁₄₅₁ L_{kaver} — средняя длина данного кольца остановки роста, мм;
- ₁₄₅₂ m_{L_k} — ошибка средней;
- ₁₄₅₃ L_{kmin} — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм;
- ₁₄₅₄ L_{kmax} — максимальная длина данного кольца остановки роста.

₁₄₅₅

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		