

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 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 (**Zacepin_Filatova_1968**
¹²).

¹³ В настоящее время вид *Macoma balthica* по результатам аллозимного анализа предлага-
¹⁴ ют разделять на два подвида: *M. b. balthica*, обитающий в северной части Тихоокеанского
¹⁵ региона, и *M. b. rubra* из Северо-Восточной Атлантики. Однако в морях, связанных с Ат-
¹⁶ лантикой, существуют очаги распространения тихоокеанской формы. Так, в Балтийском
¹⁷ и Баренцевом море Атлантическая и Тихоокеанская формы сосуществуют и образуют ги-
¹⁸ бриды (**Vainola_2003**). В Белом море встречается в основном *M. b. balthica*, и лишь
¹⁹ в устье Онеги было обнаружено два экземпляра *M. b. rubra* (**Nikula_et_al_2007**). К
²⁰ настоящему моменту нет прямых данных о влиянии данных генетических особенностей
²¹ на экологические характеристики особей, поэтому в данной работе рассматривается вид
²² *Macoma balthica* sensu lato.

²³ *Macoma balthica* — хорошо изученный вид в других частях ареала (см. например:
²⁴ **Segerstrale_1960; Lavoie_1970; Gilbert_1978; Vincent_et_al_1989; Hiddink_et_al_2**
²⁵ **Hiddink_et_al_2002_predation_infauna; Beukema_et_al_2009**). Из арктических
²⁶ морей в настоящий момент поселения маком относительно хорошо изучены лишь в Белом
²⁷ море.

²⁸ В Белом море макомы относятся к наиболее многочисленным обитателям илисто-
²⁹ песчаных пляжей. Эти моллюски являются одним из основных пищевых объектов для
³⁰ многих видов рыб и птиц Белого моря (**Azarov_1963; Percov_1963; Golcev_et_al_1997;**
³¹ **Bianki_et_al_2003**). Поэтому на территории Кандалакшского государственного при-
³² родного заповедника *Macoma balthica* входит в список отслеживаемых видов кормовых
³³ беспозвоночных (**Nazarova_2003**).

³⁴ Также массовость и доступность для изучения позволяет использовать данный вид
³⁵ как удобную модель при анализе закономерностей развития поселений двустворчатых
³⁶ моллюсков. Именно поэтому локальные скопления маком Белого моря широко исполь-
³⁷ зуются как объекты мониторинговых исследований, которые проводились и проводятся
³⁸ на всех крупных биологических стационарах на Белом море. В результате к настоящему
³⁹ моменту получены многолетние ряды данных, характеризующих популяционные показа-
⁴⁰ тели маком на Белом море. При этом была отмечена существенность различий в орга-

41 низации локальных поселений маком (**Semenova_1974; Maximovich_Kunina_1982;**
42 **Maximovich_et_al_1991; Poloskin_1996; Nikolaeva_1998; Nazarova_2003; Nazarova_**
43).

44 Информации о поселениях маком в Баренцевом море значительно меньше. Деталь-
45 ные гидробиологические исследования сообществ мягких грунтов, в том числе поселений
46 *Macoma balthica*, на Мурмане относятся к 1970-м гг., однако основным полигоном для ис-
47 следований стала лишь одна станция на литорали Дальнего пляжа губы Дальнезеленецкой
48 (**Agarova_et_al_1976**). В 2002 году на Дальнем пляже была повторена количественная
49 съемка бентоса и начат мониторинг сообществ (**Genelt_Dalnezelenetskaya_2008**)

50 Таким образом, к настоящему моменту данные по Баренцеву морю фрагментарны и
51 не сформированы количественные представления о поселениях маком на Мурмане. По
52 Белому морю информации значительно больше, но она относится к описанию отдельных
53 локальных поселений, которые, на первый взгляд, весьма разнородны. Кроме того, до сих
54 пор совершенно не изучен вопрос о факторах, влияющих на динамику поселений *Macoma*
55 *balthica* в арктических морях. Данный вопрос подробно разобран для Ваттowego моря
56 (**Hiddink_et_al_2002_predation_epifauna; Hiddink_et_al_2002_predation_infauna**
57 **Beukema_et_al_2009**), однако прямой перенос полученных результатов представля-
58 ется невозможным из-за климатических различий между регионами.

59 1.1 Цели и задачи

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

62 Для достижения данной цели мы поставили следующие задачи.

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

74 **Тут должно быть что-то про: актуальность темы степень ее разработанности цели и**
75 **задачи научная новизна теоретическая и практическая значимости работы методология и**

76 методы исследования положения, выносимые на защиту степень достоверности и апроба-
77 цию результатов

78 2 Материал и методика

79 2.1 География исследований

80 2.1.1 Белое море

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

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

93 Также в работе использованы данные ББС «Картеш» ЗИН РАН по обилию маком в
94 губах Медвежья и Сельдяная (**Varfolomeeva _ Naumov _ 2013**) (рис. ??).

95 2.1.2 Баренцево море

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

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

106 2.2 Характеристика местообитаний

107 Для всех участков было составлено физиономическое описание.

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

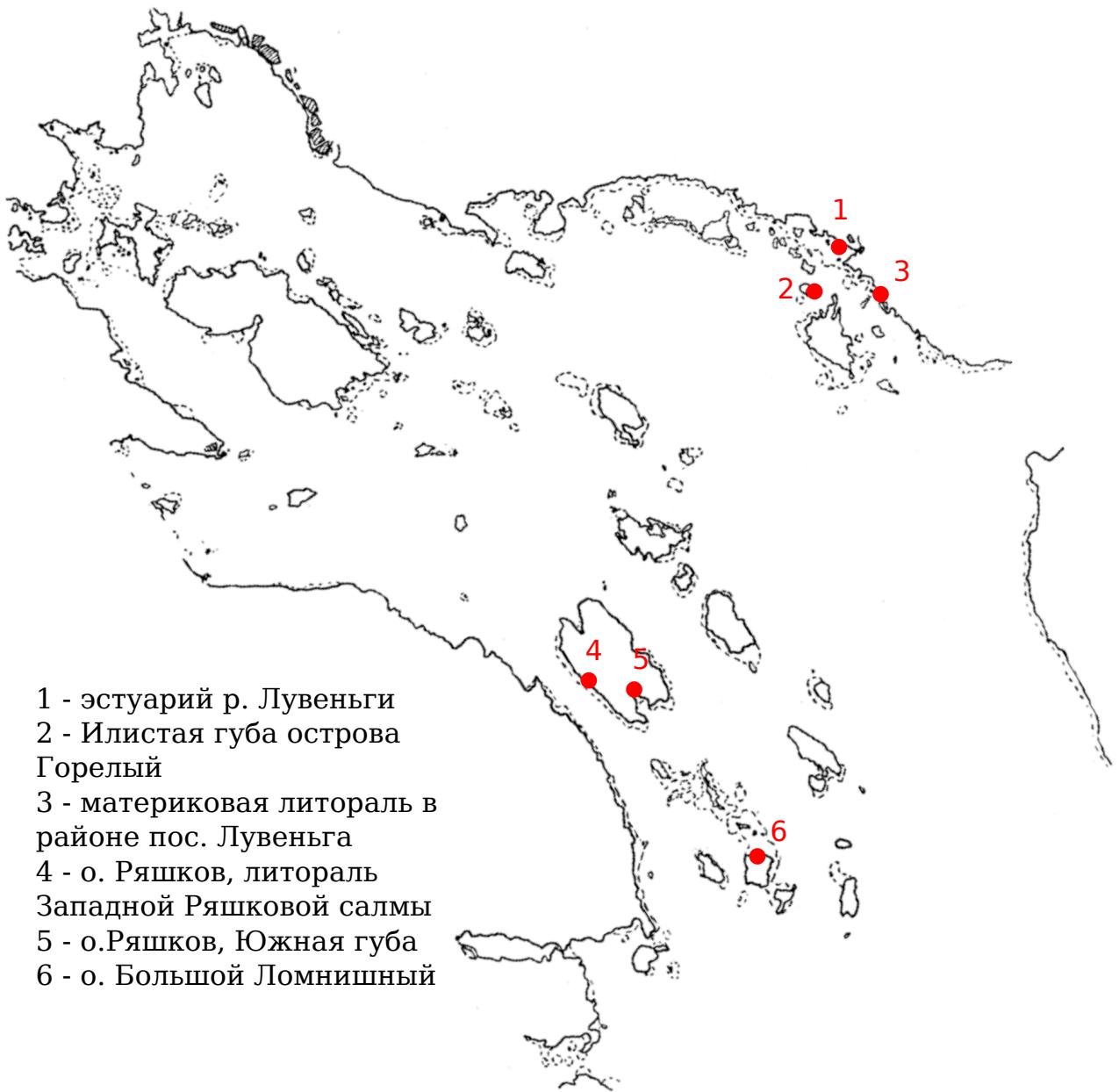


Рис. 1. Исследованные участки в вершине Кандалакшского залива Белого моря



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

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

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

Таблица 1. Классификация фракций грунта по размеру частиц (Bezrukov _ Lisicyn _ 1960)

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

127

128 2.3 Описание сообществ, включающих *Macoma balthica*

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

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

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

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 et al. 2008**). Для оценки влияния факторов использовали многомерное шка-
148 лирование MDS в сочетании с анализом сходства ANOSIM. Анализы проводили в про-
149 грамме PaSt (**Hammer et al. 2001**) и R(**R_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 et al. 1989**) с изменением масштаба. Исследо-
153 вания были проведены в августе 2007 г. на илисто-песчаной литорали кутовых участков
154 губ Восточного Мурмана — Ярнышной и Дальнезеленецкой, и в октябре 2007 г. на лито-
155 рали Пала-губы (Кольский залив). Для Дальнезеленецкой губы съемка была повторена в
156 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 (**ncf**). Достоверность коэффици-
164 ентов определяли пермутационным методом. Наличие градиентов проверяли с исполь-
165 звианием корреляционного анализа Кендалла между координатами проб и обилием вида в
166 каждой пробе. Все статистические анализы проводили в статистической среде R (**R_2014**
167) с 95% доверительной вероятностью ($P < 0,05$). Для интерпретации результатов корре-
168 ляционного 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 м².
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 представлены в приложении ??.

183 В дальнейшем подсчитывали количество особей в пробах. Биомассу определяли пур-
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 (**Maximovich et al 1993**).

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

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

191 2.6 Изучение динамики поселений *Macoma balthica*

192 2.6.1 Белое море

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

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

198 Структура материала представлена в таблице ??.

199 На каждом исследованном участке отбирали 3 – 25 проб площадью 1/30 – 1/10 м²,
200 которые затем промывали на сите с диаметром ячей 0,5 – 1 мм. В пробах учитывали
201 всех особей *Macoma balthica*, у которых в дальнейшем измеряли максимальный линейный
202 размер (длину) с точностью 0,1 мм.

203 Для определения биомассы моллюсков взвешивали на электронных весах с точностью
204 до 1 мг. Для серии проб, где не проводили взвешивание моллюсков, биомассу определяли
205 расчетным методом с использованием аллометрической зависимости сырой массы маком
206 от длины их раковины (**Maximovich et al 1993**).

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

210 В дальнейшем при анализе мы работали с особями с длиной раковины более 1,0 мм
211 по двум причинам. Во-первых, для того чтобы сделать сравнимыми результаты с раз-
212 ных участков, где пробы промывались на ситах с разным диаметром ячей. Во-вторых,
213 пробы отбирали в середине лета, то есть к этому моменту молодь этого года частично
214 осела, то есть оценка численности данной группы будет некорректна. Мы считаем кор-

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

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

215 ректной такую редукцию материала, поскольку для Белого моря показано, что успешность
 216 пополнения поселений молодью в первую очередь зависит от выживаемости спата зимой
 217 (**Maximovich _ Gerasimova _ 2004**).

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

222 В работе использованы мониторинговые данные кафедры ихтиологии и гидробиологии
 223 СПбГУ по обоим участкам на острове Кереть (**Maximovich _ et _ al _ 1991; Gerasimova _ Maximovich _ 2004**) (рис. ??). Также в работе использованы многолетие данные БЕС «Картеш» ЗИН РАН
 225 по обилию маком в губах Медвежья и Сельдянская (**Varfolomeeva _ Naumov _ 2013**)
 226 (рис. ??).

227 2.6.2 Баренцево море

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

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

235 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 таксономической 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 (Streltsov _ et _ al _ 1974; Agarova _), 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, Порчиха). 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. ?. Таким образом, всего было получено 14 описаний, условно характеризующих отдельные поселения маком. Как видно из данных табл. ?, 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 Берталанфи: $L_t = L_{max} \times (1 - e^{(-k(t-t_0))})$, где L_{max} , k , t_0 — коэффициенты, t — возраст, а L_t — длина раковины моллюска в возрасте t . Сравнительный анализ кривых роста произведен с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели. В качестве меры расстояния использовали отношение величины статистики F (частное от деления остаточной варианса относительно кривой роста на сумму остаточных вариансов относительно частных моделей роста) к 5%-ному квантилю F -распределения

Таблица 3. Пример треугольной матрицы с данными по росту моллюсков

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

Примечания: *t* — возраст моллюска; *N* — количество особей данного возраста, экз.; *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

275 (Maximovich _1989).

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

281 3 Характеристика района исследования

282 3.1 Географическое и физиономическое описание

283 3.1.1 Белое море

284 Участок материковой литорали, расположенный в 800 м к югу от поселка Лу-
285 венъга. Данный разрез имеет вид прямоугольника, длина которого ограничена 10 мет-
286 рами, а ширина равна ширине литорали в максимальный сизигийный отлив (72 метра).
287 На данном участке пробы брались равномерно на протяжении всей ширины литорали.
288 Описание разреза дано по работе А. Полоскина (**Poloskin_1996**).

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

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

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

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

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

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

319ются редкие вкрапления фукоидов (на границе среднего и нижнего горизонтов литорали)
320и увеличивается количество мелких камней, но все же этот участок можно характеризо-
321вать как илисто-песчаный пляж. Плотность поселения *Arenicola marina* заметно увели-
322чивается по сравнению со средним горизонтом. На уровне 17 – 21 метров от штормовых
323выбросов располагается валунная гряда с плотными поселениями фукоидов (нижний го-
324ризонт литорали). В данной зоне пробы отбирались на участках, не закрытых талломами
325водорослей. В районе нуля глубин на данном участке также характерен илисто-песчаный
326грунт с плотным поселением *Arenicola marina*.

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

332 **3.1.2 Баренцево море**

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

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

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

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

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

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

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

393 **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.

404 **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.

417 **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.

426 **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

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

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

446 3.2 Характеристики грунта

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

451 3.2.1 Белое море

452 тут надо осенью сделать анализ грунтов по заповеднику

453 3.2.2 Баренцево море

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

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

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, %

465 Содержание органических веществ в грунте было невелико, и на всех участках не пре-
 466 вышало 2 % (табл. ??).

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, %

⁴⁶⁷ 4 Биотический фон в сообществах *Macoma balthica*

⁴⁶⁸ 4.1 Белое море

⁴⁶⁹ Описание сообществ макробентоса проводили на 6 мониторинговых участках в Кан-
⁴⁷⁰ далакшском заливе отдельно на каждом мариографическом уровне. Таким образом, все-
⁴⁷¹ го было получено 12 таксономических списков. Всего на исследованных участках было
⁴⁷² обнаружено 57 таксонов беспозвоночных (приложение ??, таблица ??). Из них только
⁴⁷³ непосредственно *Macoma balthica* встречена во всех 12 описаниях. 18 таксонов из 57 были
⁴⁷⁴ представлены только в одном описании. Количество таксонов в одном описании колеба-
⁴⁷⁵ лось от 5 в верхнем горизонте материковой литорали в Лувенъге до 42 у нуля глубин в
⁴⁷⁶ Южной губе о. Ряшкова. По количеству таксонов преобладали представители Polychaeta
⁴⁷⁷ (22 таксона).

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

⁴⁸¹ При анализе фаун с выделением горизонтов было выделено 6 групп участков ($p < 0,05$)
⁴⁸² (рис. ??). Группировка станций по кластерам неоднородна. Три кластера демонстрируют
⁴⁸³ сходство по географическому признаку (голубой, синий и, отчасти, фиолетовый на рис. ??),
⁴⁸⁴ три по мариографическому признаку (красный, синий и голубой кластер на рис. ??),
⁴⁸⁵ остальные не показывают явной приуроченности.

⁴⁸⁶ При анализе фаун отдельных участков было выделено три группы (рис. ??.) Первый
⁴⁸⁷ кластер образуют сообщества в Южной губе о. Ряшкова и на о. Ломнишний, которые
⁴⁸⁸ близки как географически, так и мариографически (исследованы сообщества у нуля глу-
⁴⁸⁹ бин). В отдельный кластер попадает материковая литораль в районе Лувенъги, что свя-
⁴⁹⁰ зано, по-видимому, с максимальным биотическим разнообразием на данном участке,
⁴⁹¹ поскольку здесь в пределах ограниченного участка представлены как илисто-песчаные
⁴⁹² пляжи верхней и нижней литорали, так и заросли фукоидов и взморника. Участки на
⁴⁹³ о. Горелый, в эстуарии р. Лувенъги и на островной литорали Западной Ряшковой сал-
⁴⁹⁴ мы формируют третий кластер. От выделяется характеризуется наименьшим внутренним
⁴⁹⁵ сходством, однако участки, где исследовали только средний горизонт литорали (Западная
⁴⁹⁶ Ряшкова салма и эстуарий р. Лувенъги) более сходны между собой, чем попадающий в
⁴⁹⁷ тот же кластер о. Горелый.

⁴⁹⁸ 4.2 Баренцево море

⁴⁹⁹ Всего на исследованных участках нами было обнаружено 48 таксонов беспозвоночных
⁵⁰⁰ (приложение ??, таблица ??). При этом в пределах каждого из горизонтов литорали были
⁵⁰¹ встречены все таксоны. Более трети таксонов (17 из 48) - это редкие виды (встречены в
⁵⁰² одном описании), и лишь *Macoma balthica* встречается во всех описаниях. Количество так-
⁵⁰³ сонов на участке колебалось от 6 (верхняя сублитораль губы Ивановская) до 22 (средний

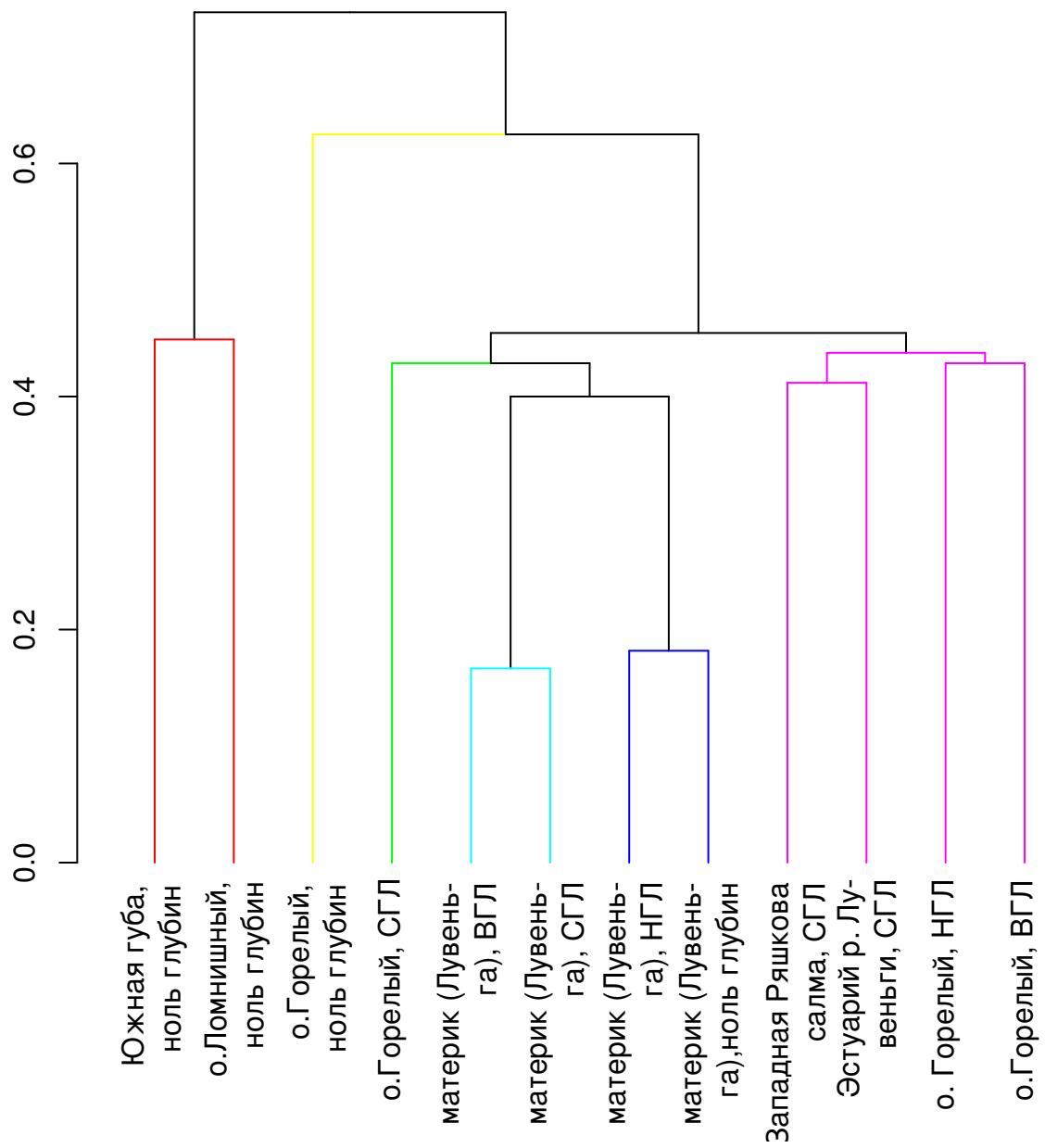


Рис. 3. Классификация отдельных горизонтов литорали по видовому составу
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

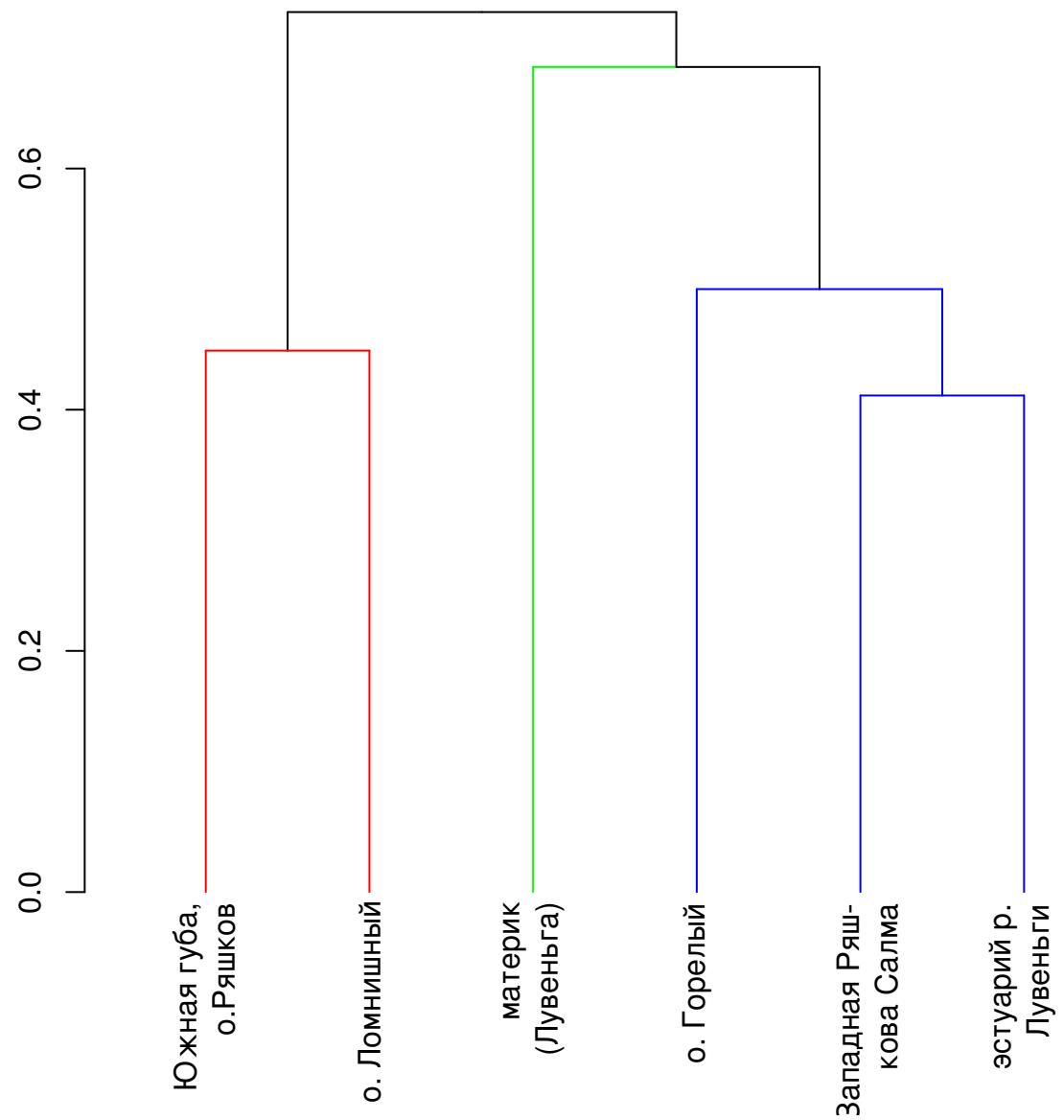


Рис. 4. Классификация участков по видовому составу

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

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

506 Классификация участков по видовому составу была проведена при помощи кластери-
507 зации методом ближайшего соседа по коэффициенту Жаккара. Достоверность кластеров
508 оценивали с помощью анализа сходства профилей (SIMPROF) (**Clarke et al 2008**).

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

511 Возможно, что была выбрана слишком дробная единица анализа, и посмотрим как
512 распределятся полные описания сообществ по изученных участкам литорали (рис. ??).
513 Результат аналогичен, достоверно отличается только фауна губы Ивановская.

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

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

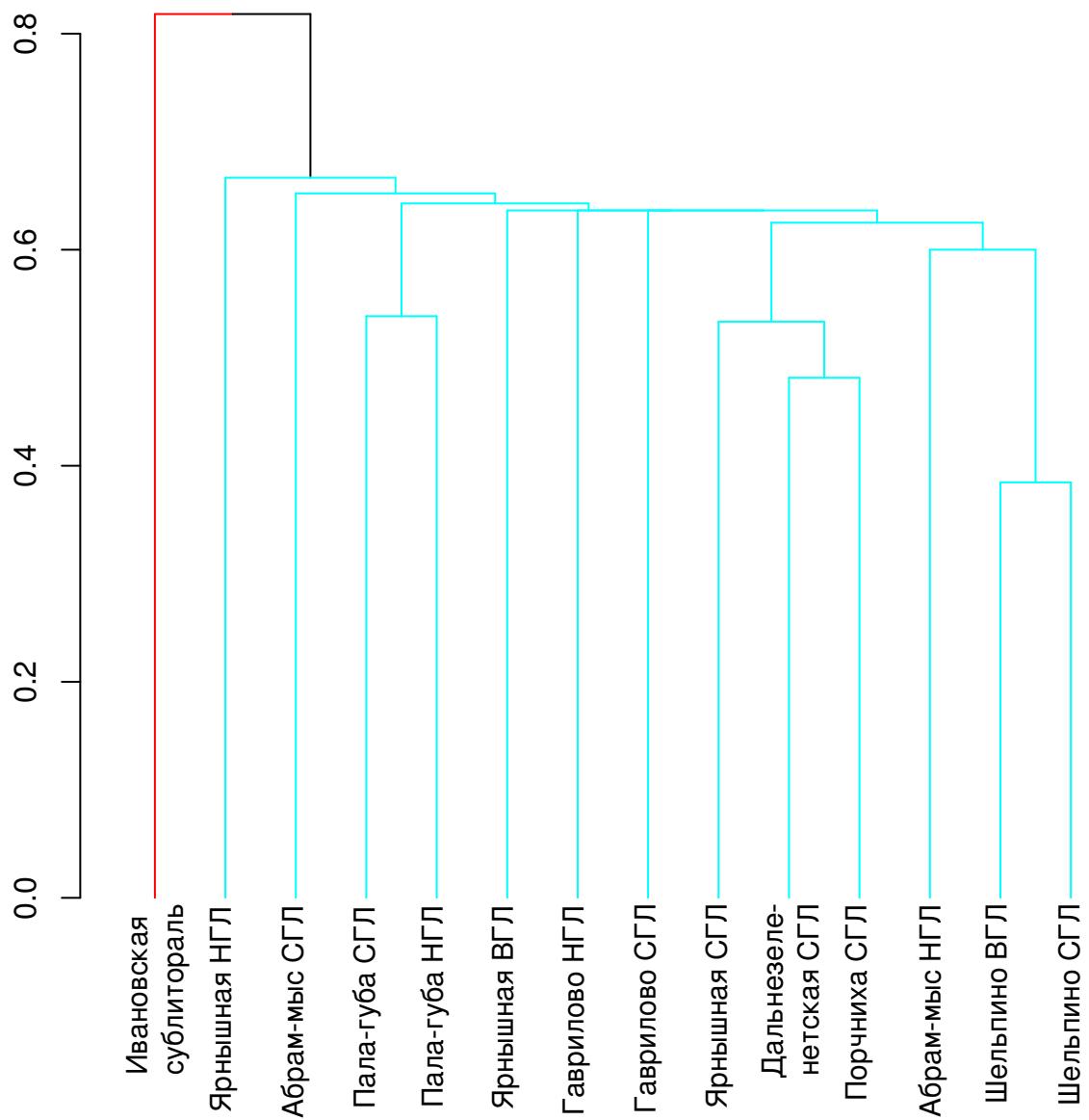


Рис. 5. Классификация отдельных горизонтов литорали по видовому составу. Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

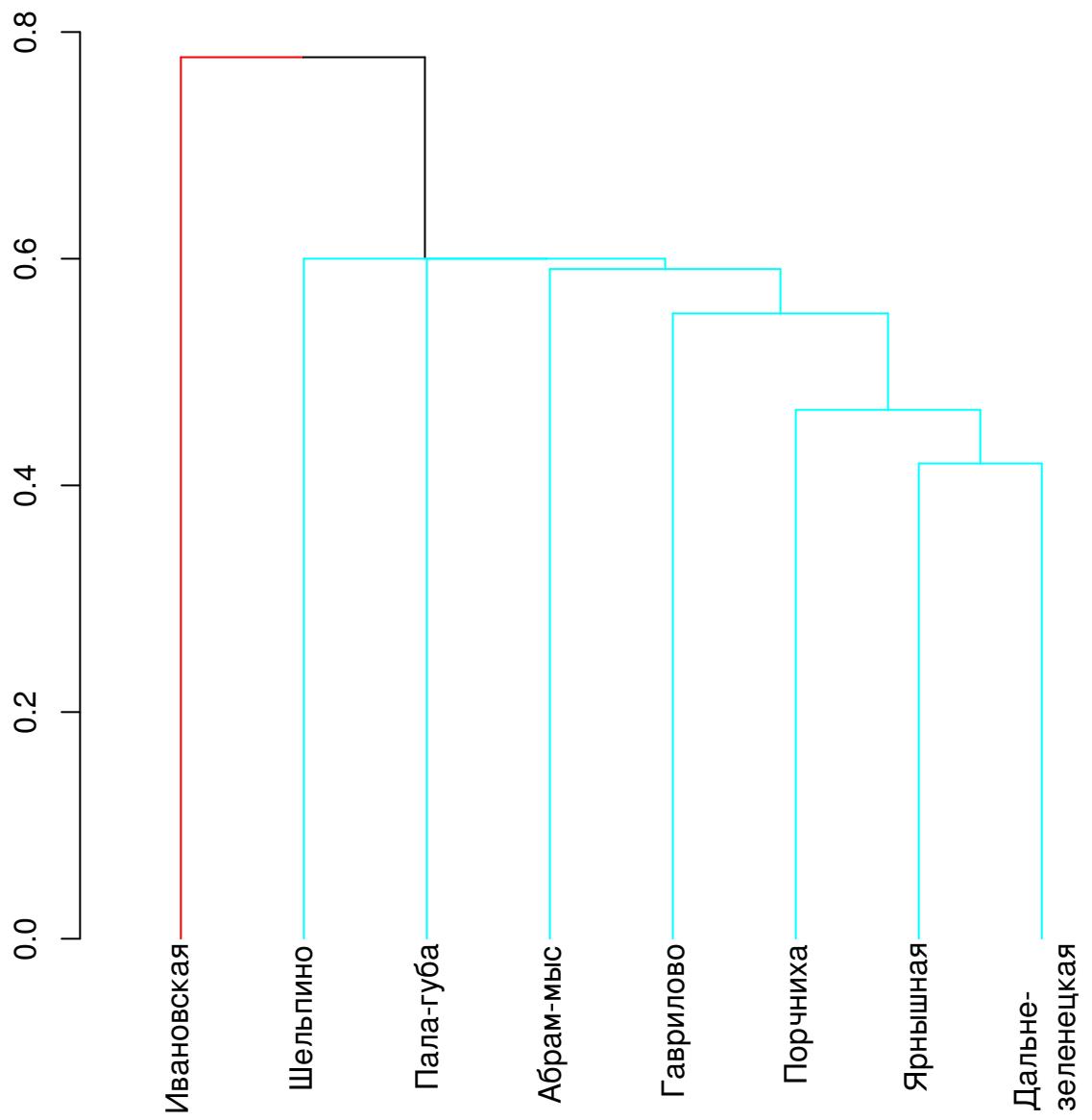


Рис. 6. Классификация участков по видовому составу

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

522 5 Микрораспределение *Macoma balthica*

523 Описание микрораспределения макробентоса проводили при помощи метода простран-
524 ственных автокорреляций с использованием индекса Морана (**Thrush et al 1989**).

525 5.1 Восточный Мурман

526 На Восточном Мурмане в 2007 году были проведены исследования микрораспределе-
527 ния маком на двух участках — в куту губы Ярнышная (рис. ??) и на Дальнем пляже
528 губы Дальнезеленецкой (рис. ??). На обоих участках не было обнаружено пятен агрега-
529 ции, связанных с распределением моллюсков по численности или биомассе.

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

537 5.2 Кольский залив

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

547 Поскольку на данном участке обилие маком было достаточно высокое (рис. ??), мы
548 отдельно рассмотрели распределение особей разных возрастов. Коррелограммы Морана
549 и пузырьковые диаграммы, описывающие реальное распределение особей, представлены
550 в приложении ?. Было показано, что горизонтальный градиент общего обилия связан
551 в первую очередь с таким распределением особей возрастом 2, 3 и 5 лет (табл. ??).
552 Предположения о градиентном распределении особей данных возрастов, полученных в
553 ходе анализа пространственных автокорреляций Морана подтвердились при корреляци-
554 онном анализе Кендалла (табл. ??). Однако в нескольких случаях, где коррелограммы
555 Морана не показывают градиентного распределения, анализ Кендалла показывает досто-
556 верную корреляцию обилия с координатами. Однако во всех случаях речь идет о слабой
557 связи (коэффициент корреляции 0,2).

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

возраст	распределение по результатам пространственной корреляции	градиент горизонтальный		градиент вертикальный	
		<i>Kendall τ</i>	<i>p – value</i>	<i>Kendall τ</i>	<i>p – value</i>
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

558 Резюмируя полученные данные, можно говорить о большем влиянии ручья на более мо-
 559 лодых моллюсков. Особи старших возрастов формируют агрегации размером в несколько
 560 метров. Наиболее старые моллюски остаются в количестве единичных особей и распреде-
 561 лены случайно.

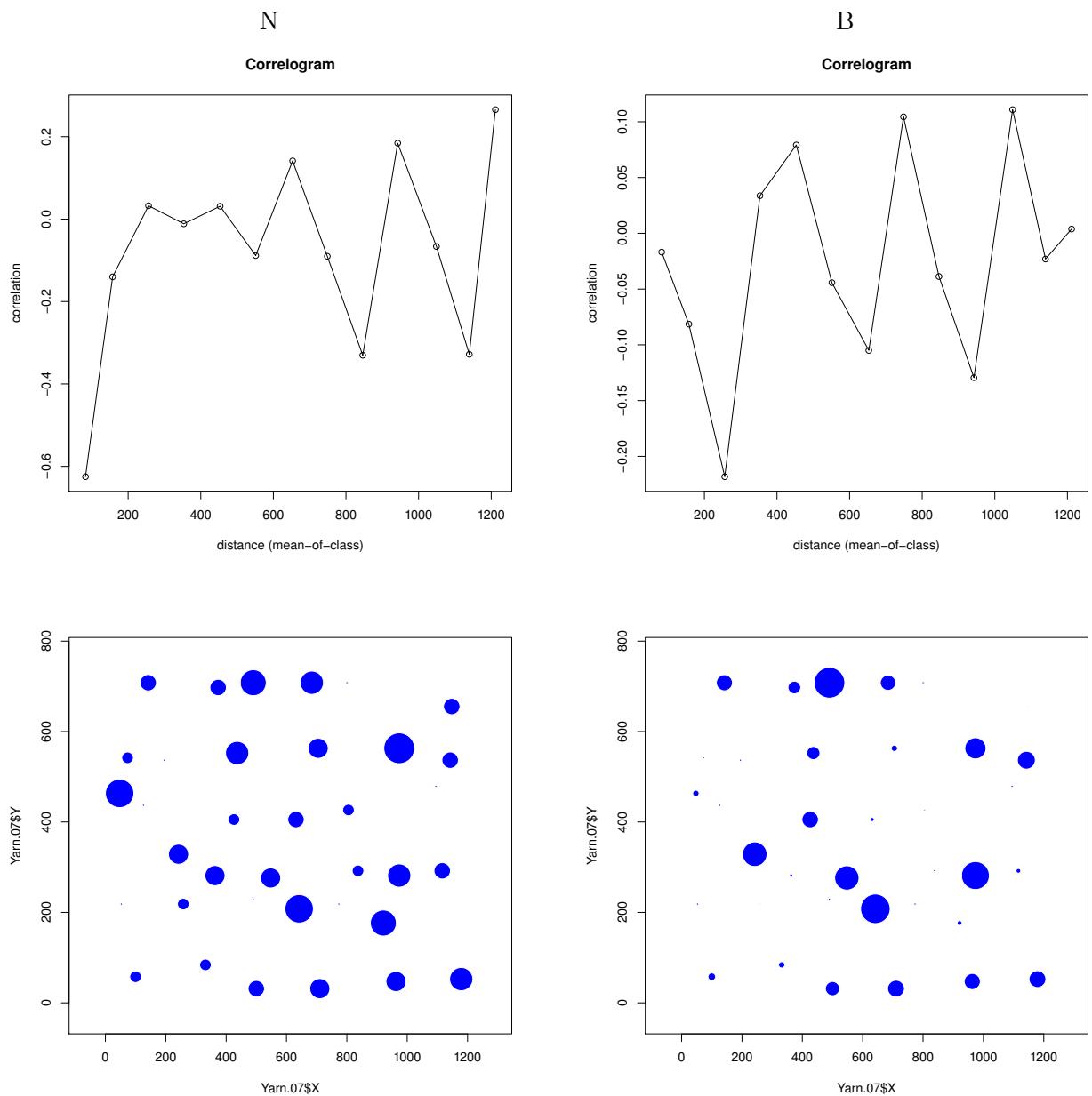


Рис. 7. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Ярнышная
 Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.
 Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана. lag – расстояние,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

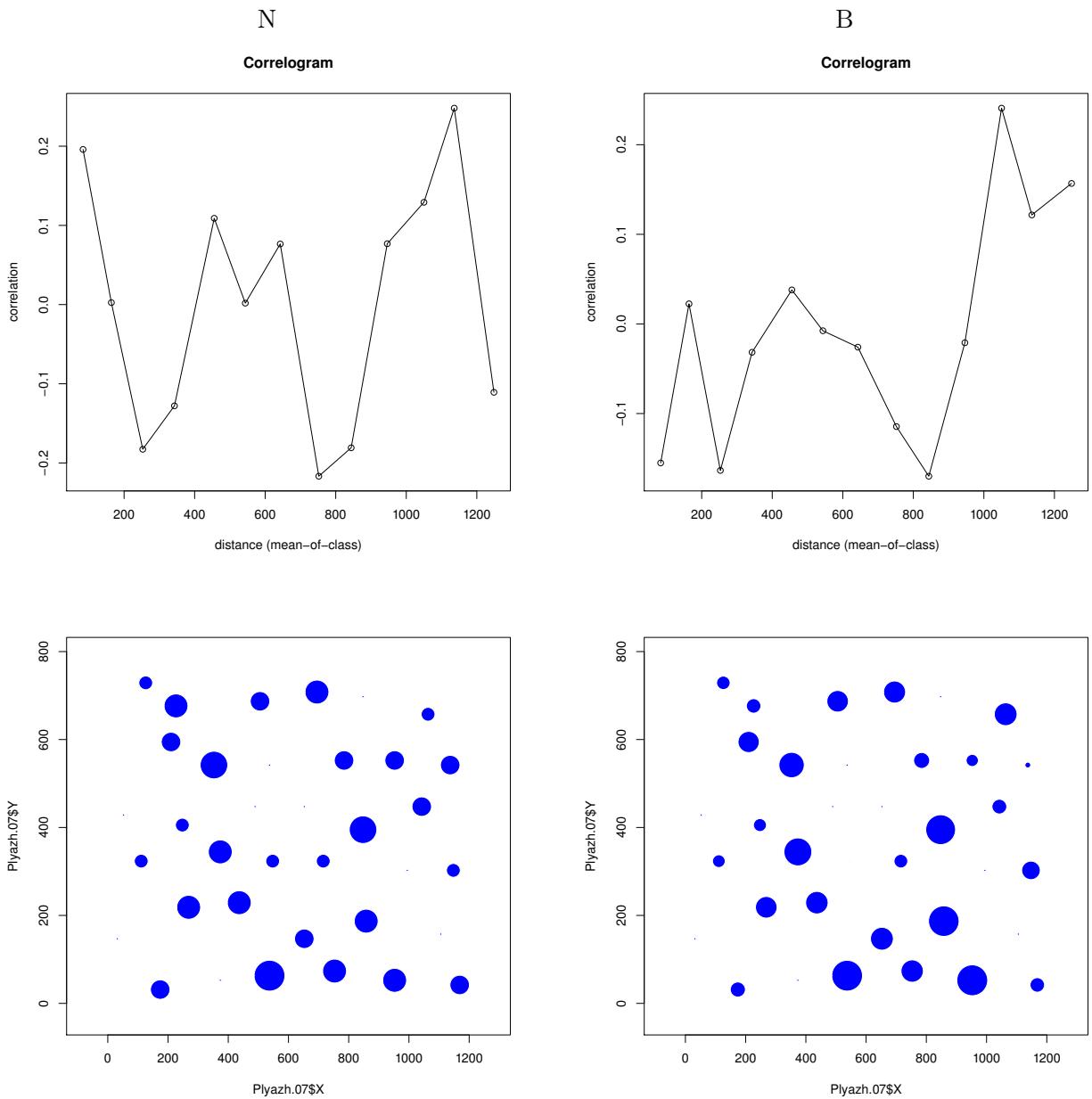


Рис. 8. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Дальнезеленецкая в 2007 году
 Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.
 Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана.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

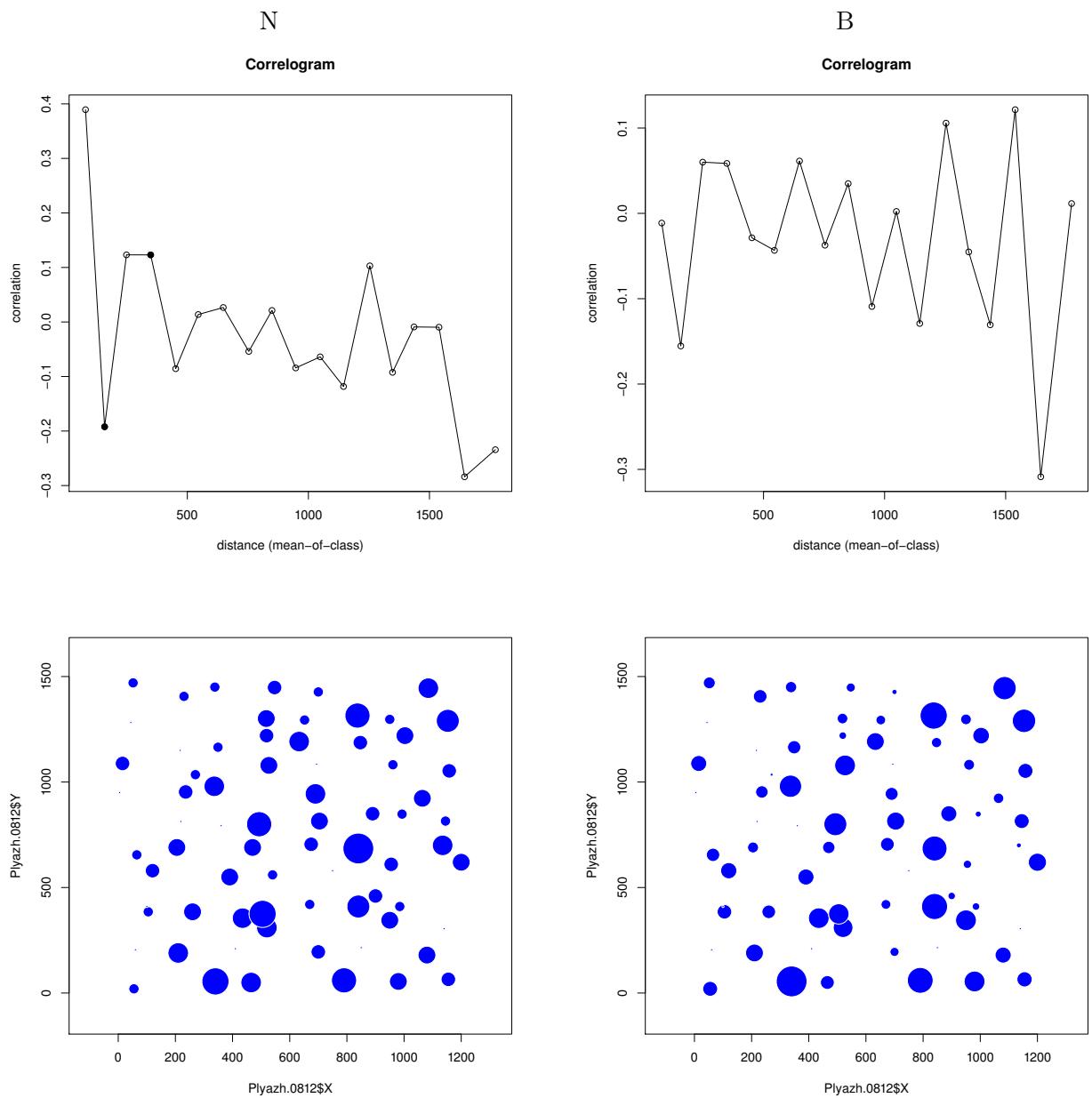


Рис. 9. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали губы Дальнезеленецкая в 2008 году
 Примечание: N – распределение особей по численности. В – распределение особей по биомассе.
 Moran's I – коэффициент пространственной автокорреляции Морана.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

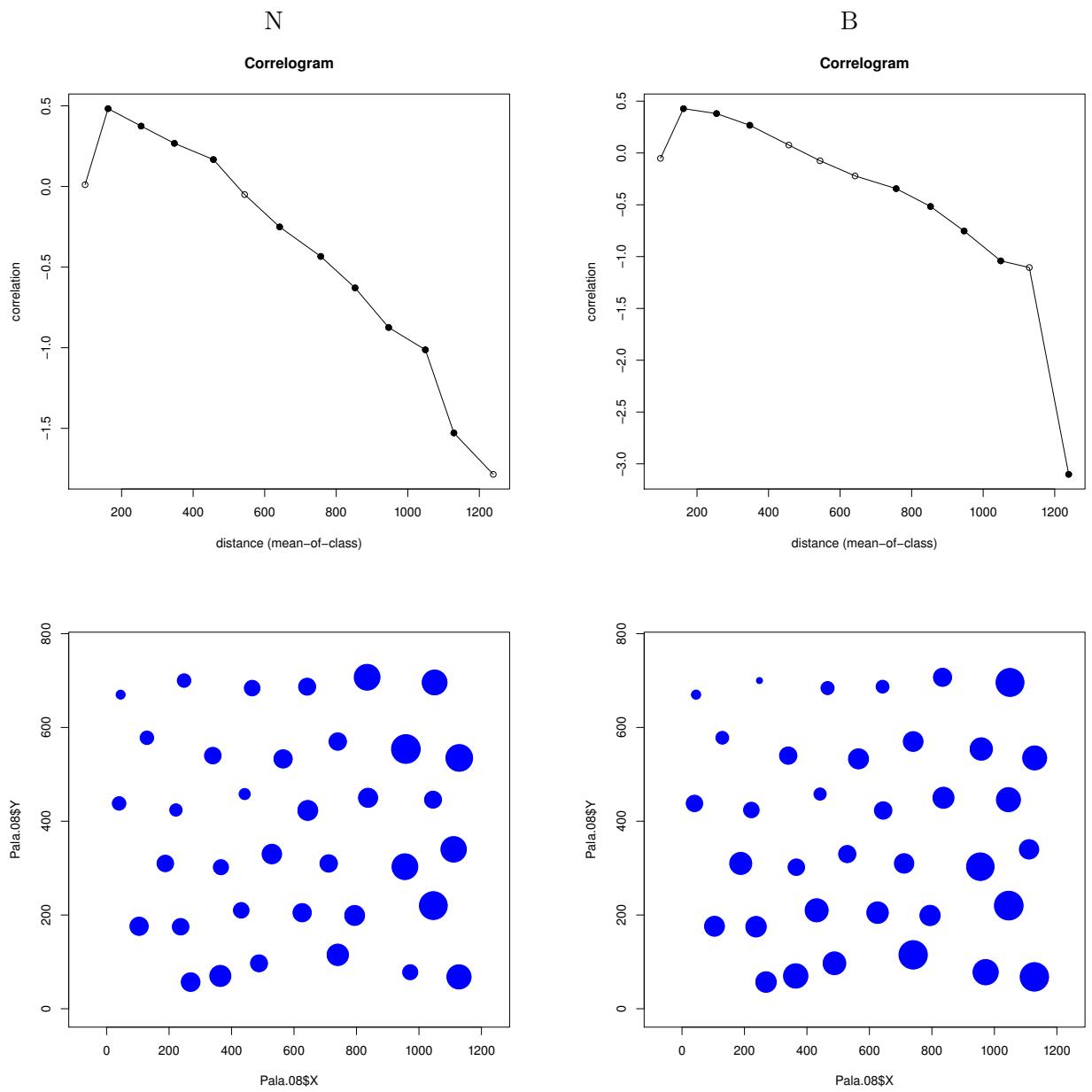


Рис. 10. Коррелограммы Морана, описывающие микрораспределение, и реальное распределение *Macoma balthica* на литорали Пала-губы

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.

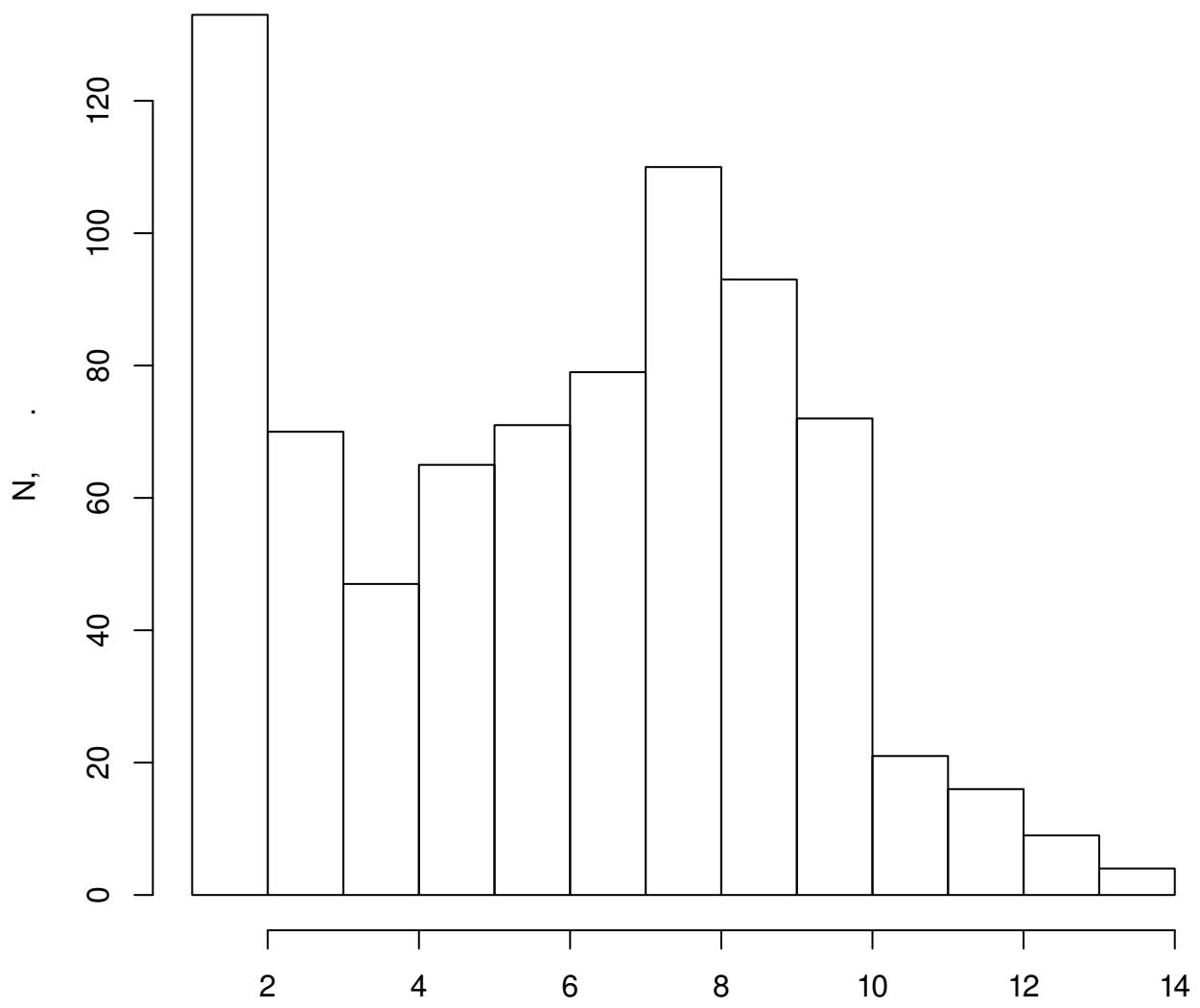


Рис. 11. Распределение по возрастам особей *Macoma balthica* в пробах на литорали Палагубы

562 6 Обилие *Macoma balthica*

563 6.1 Белое море

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

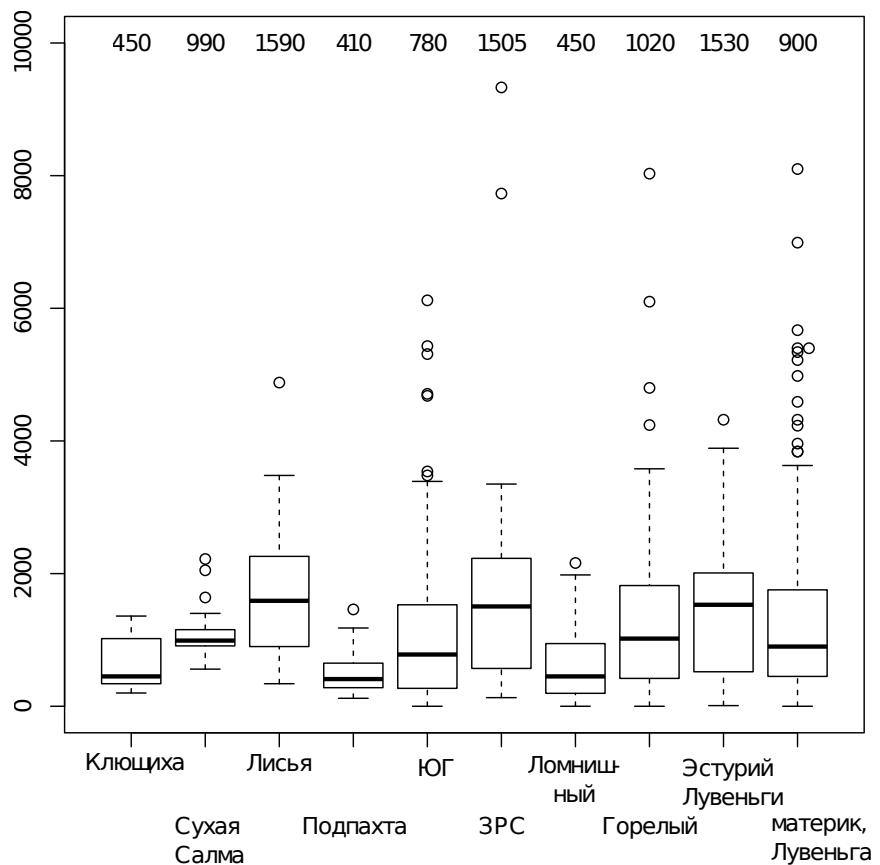


Рис. 12. Варьирование средней численности *Macoma balthica* на различных участках Кандалакшского залива Белого моря

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

565

566 ность особей *M. balthica* была представлена в диапазоне от 10 (о. Горелый) до 8500 экз./м²
567 (Западная Ряшкова салма) (табл. ??, Приложение ??).

568 Однако экстремально высокие численности — более 2800 экз./м² — встречаются еди-
569нично, всего 8 наблюдений из 140 (рис. ??). Наиболее часто встречаются поселения со
570 средней численностью 700 — 800 экз./м². Отдельные районы Кандалакшского залива Бе-
571 лого моря не отличались по средней численности маком (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 5,6$,
572 $p = 0,2$). При сравнении средних обилий маком на разных участках в пределах одного го-
573 ризонта не показало достоверных отличий (табл. ??). Сравнение средних численностей на

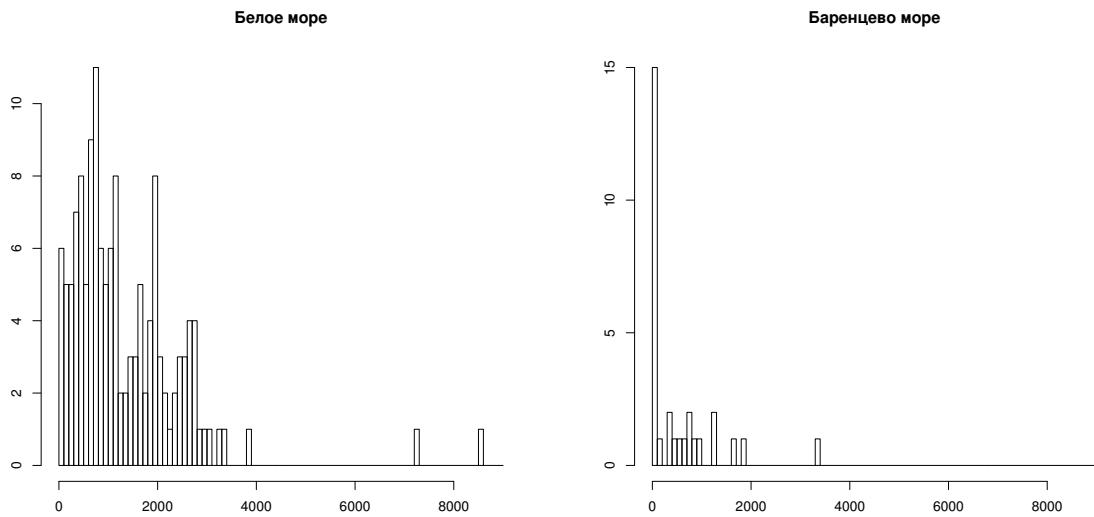


Рис. 13. Частота встречаемости поселений с различным обилием *Macoma balthica*
Примечание: по оси X — средняя численность *Macoma balthica*, экз./м² (шаг — 100 экз./м²), по оси Y — частота встречаемости

разных горизонтах в пределах одного участка показало различные результаты (табл. ??). 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. ??, Приложение ??).

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. ??).

6.2 Баренцево море

В Баренцевом море данные по обилию маком были получены для 12 участков Мурманского побережья (рис ??). Минимальная средняя численность составляла 30 экз./м² (г. Дальнезеленецкая), что сравнимо с показателями для Белого моря. Максимальная средняя численность была значительно меньше, чем беломорская — 3350 экз./м² (Абраммыс) (табл. ??, Приложение ??). Среди исследованных, наиболее часто встречались поселения со средним обилием менее 100 экз./м² (рис. ??).

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

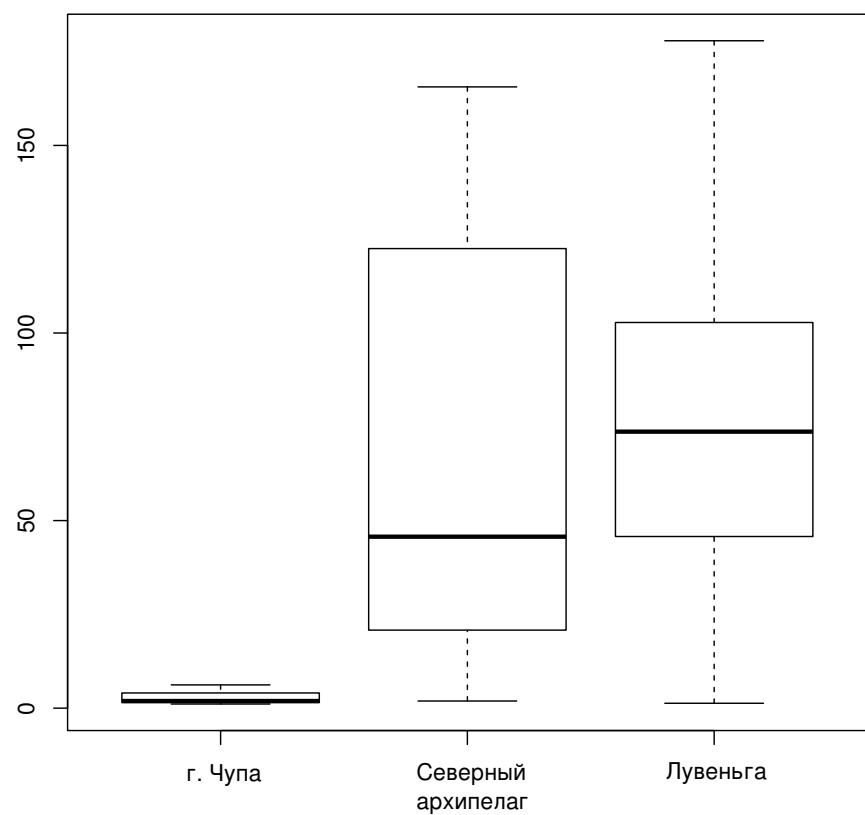


Рис. 14. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Кандалакшского залива Белого моря

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

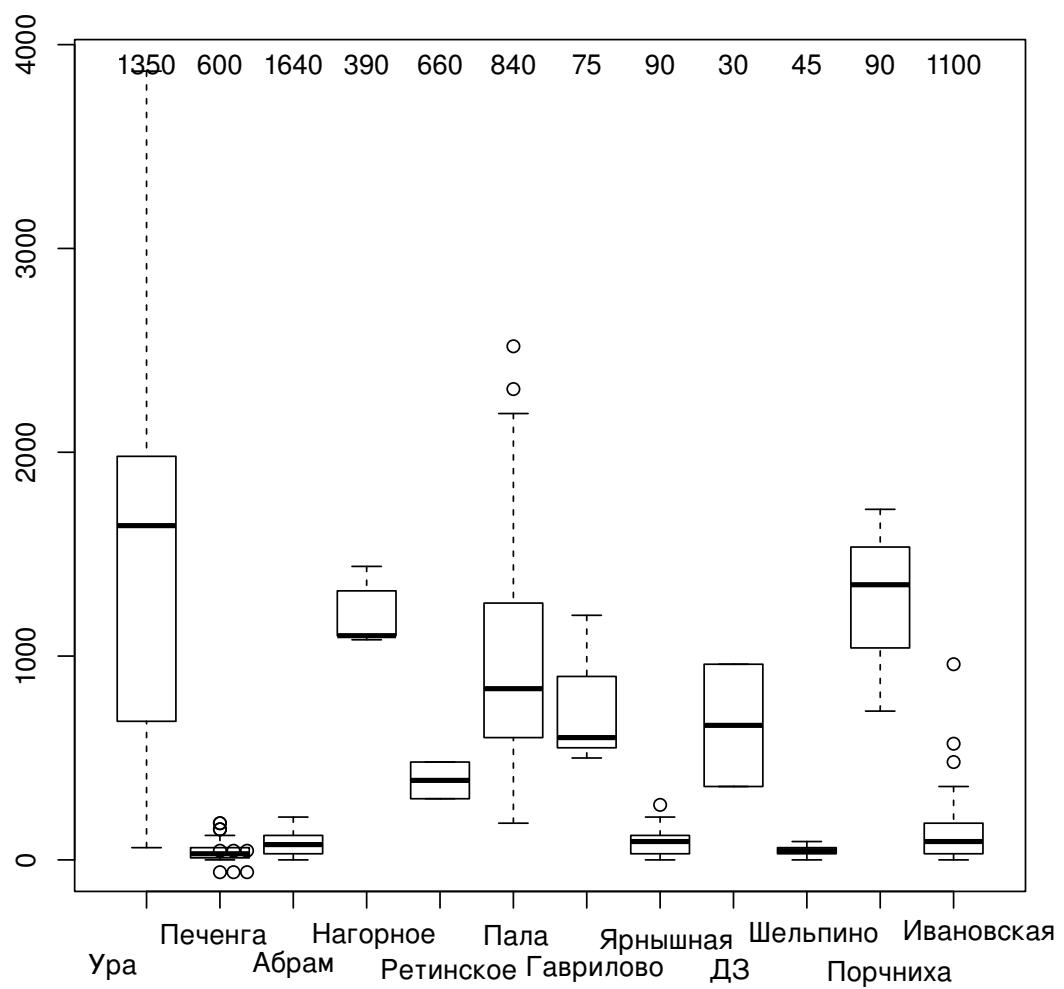


Рис. 15. Варьирование средней численности *Macoma balthica* на различных участках Мурманского побережья Баренцева моря

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

596 Важно отметить, что для Мурманского побережья Баренцева моря показаны разли-
 597 чия между отдельными районами: Западным, Восточным Мурманом и Кольским зали-
 598 вом (**Guryanova_Ushakov_1929; Guryanova_et_al_1930**). Это подтверждается на-
 599 шими данными (рис. ??) по размаху варьирования среднего обилия в пределах районов
 $(Kruskal-Wallis \chi^2 = 17,6, p = 0,00015)$. На литорали Восточного Мурмана численность

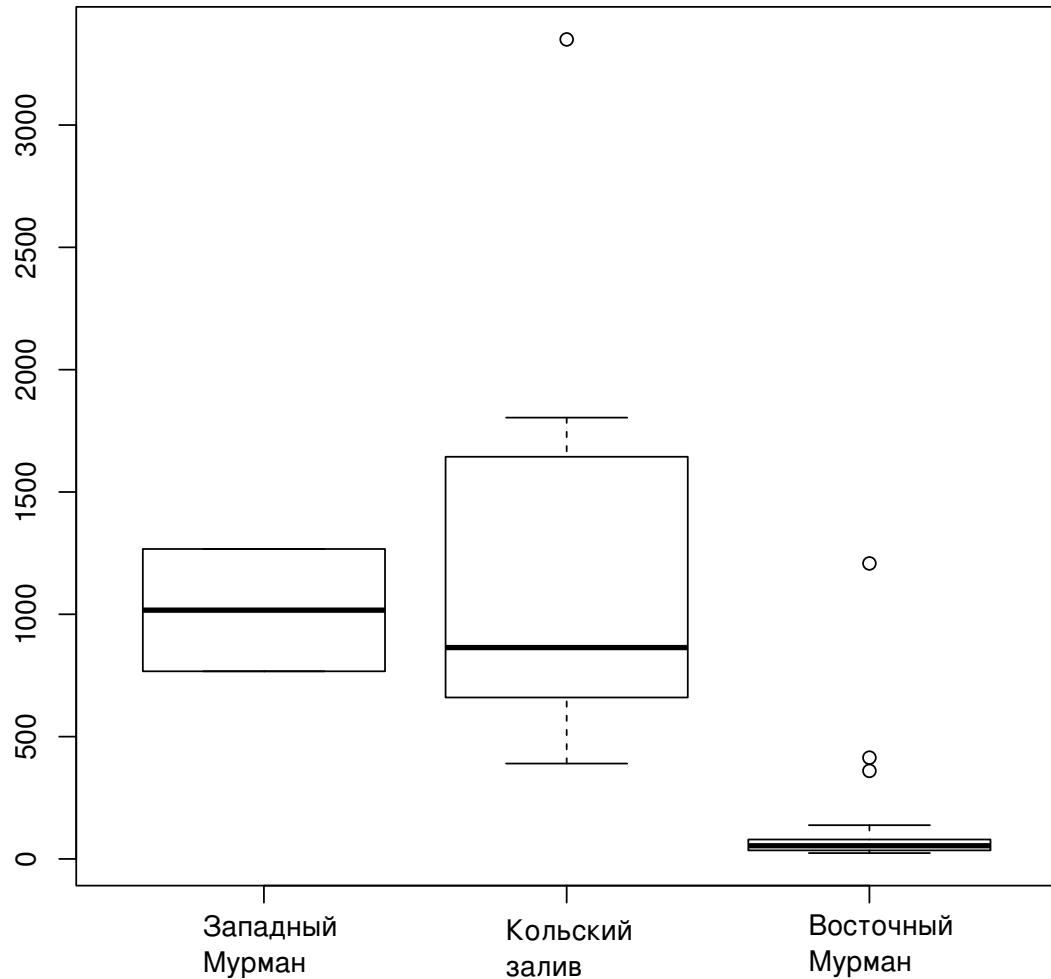


Рис. 16. Варьирование средней численности *Macoma balthica* в разных районах Мурманского побережья Баренцева моря

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

600
 601 *M. balthica* в основном не превышала 100 экз./м². Единственное исключение — литораль
 602 губы Ярнышная, где численность маком достигала 410 (12) экз./м². Между тем, на един-
 603 ственном участке, где были учеты в сублиторали, в губе Ивановской, численность на по-
 604 рядок выше, чем ее значения на литорали Восточного мурмана, и составляет 1200 экз./м².
 605 В Кольском заливе минимальные значения обилия были отмечены на литорали в районе
 606 Северного Нагорного (390 (23) экз./м²). Максимальных значений численности как для
 607 региона, так и для всей исследованной части Мурманского побережья, достигали поселе-
 608 ния маком на участке в районе Абрам-мысса (3350 (16) экз./м²). На Западном Мурмане

609 обилие флюктуировало вокруг 1000 экз./м².

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

616
617 Для Баренцева моря биомасса была получена только для 2 участков в Кольском за-
618 ливе и 6 участков на Восточном Мурмане, всего 17 пространственно-временных срезов.
619 Средняя биомасса маком в Баренцевом море варьировала от 13,0 (53) г/м² (Гаврилово)
620 до 216,5 (25) г/м² (Абрам-мыс) (табл. ??, Приложение ??).

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

623 6.3 Влияние состава грунта на численность *Macoma balthica*

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

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

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

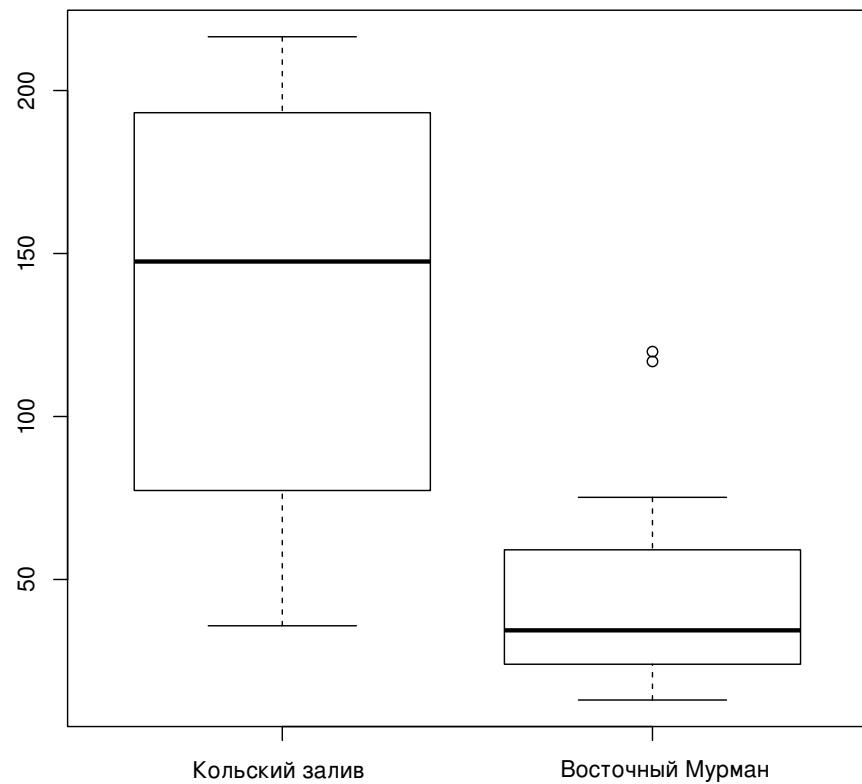


Рис. 17. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Баренцева моря

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

633 7 Размерная структура *Macoma balthica*

634 7.1 Белое море

635 7.1.1 Эстуарий реки Лувеньги

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

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

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

655 7.1.2 Остров Горелый

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

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

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

670 размерная структура (приложение ??, рис. ??) (модальные классы – моллюски длиной
671 1 – 4 мм и 6 – 13 мм). В 1997 году распределение было практически равномерное при общей
672 низкой численности. В 1998 году появилось значительное количество моллюсков длиной
673 до 1 мм. Наблюдалось смещение модального класса до 2003 года. До 2001 года размерная
674 структура поселения оставалась одномодальной, но в 2002 – 03 годах появился еще один
675 модальный класс – моллюски длиной до 2 мм. Таким образом, после 2002 года в поселении
676 вновь восстановилась бимодальная размерная структура, которая сохраняется вплоть до
677 2007 года. В 2008 году распределение особей по размерам становится мономодальным за
678 счет элиминирования особей ркунных размеров. В 2011 – 2012 году восстанавливается
679 бимодальное распределение.

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

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

699 Материковая литораль в районе поселка Лувеньга

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

703 В зоне верхнего пляжа размерная структура поселения (приложение ??, рис. ??) в
704 1993 году была мономодальная, но с 1994 по 1997 годы стала бимодальной с модальными
705 классами 2 – 5 и 6 – 10 мм. В 1998 году появилось значительное число особей размером
706 менее 1 мм, после чего до 2002 года прослеживалось смещение модального класса. В 2002
707 году в поселении восстановилась бимодальная структура (модальные классы – 1 – 2 мм и
708 5 – 6 мм).

709 В поясе фукоидов Размерная структура поселения (приложение ??, рис. ??) в 1992 –
710 1997 году характеризовалась наличием двух модальных классов: 1 – 6 и 7 – 12 мм. С 1998
711 по 2000 года размерная структура поселения была одномодальной, причем все 3 года пик
712 формировали особи длиной 1 – 2 мм. В 2002 году вновь выделялось два модальных класса:
713 1 – 2 и 7 – 8 мм.

714 В поясе зостеры до 1998 года в размерной структуре поселения пояса зостеры выде-
715 лялись незначительные пики и можно говорить о равномерном распределении моллюс-
716 ков(приложение ??, рис. ??). После 1998 года она стала мономодальной, причем пик фор-
717 мировали моллюски длиной 1 – 2 мм.

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

722 7.1.3 Южная губа о. Ряшкова

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

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

729 7.1.4 Западная Ряшкова салма

730 На литорали о. Ряшкова в Западной Ряшковой салме наблюдения проводили с 1994 по
731 2012 год (18 лет). Наблюдения проводили в среднем горизонте литорали. Максимальный
732 размер моллюсков, отмеченный в поселении составил 20 мм.

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

738 7.1.5 о. Ломнишный

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

741 Размерная структура на данном участке в течение всего периода наблюдений была
742 мономодальной (приложение ??, рис. ??). В основном доминировали особи длиной 1 –
743 3 мм, за исключением 2009 – 2010 годов, когда доминировали особи длиной 5 и 7 мм,
744 соответсвенно.

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

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

755 7.2 Баренцево море

756 7.2.1 Губы Кольского залива

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

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

766 7.2.2 Губы побережья Восточного Мурмана

767 В губе Гаврилово (рис. ??) распределение особей практически равномерное. В среднем
768 горизонте литорали несколько преобладают особи длиной 15 – 20 мм. В нижнем горизонте
769 литорали представлены лишь единичные особи различных возрастов.

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

774 В губе Шельпино (рис. ??) представлены единичные особи длиной от 6 до 16 мм.
775 В среднем горизонте литорали некоторое превышение формируют особи длиной 15 мм,
776 однако и они остаются немногочисленны.

777 В губе Порчиха (рис. ??) были представлены особи длиной от 4 до 21 мм. Распреде-
778 ление особей по размерам было полимодальным. Выделяется по крайней мере три моды:
779 4 – 7 мм, 9 – 12 мм и 18 – 20 мм. Несущественное превышение численности отмечено для
780 особей длиной 13 – 15 мм.

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

785 **7.2.3 Дальний пляж губы Дальнезеленецкой (Восточный Мурман)**

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

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

800 Мономодальное распределение особей по размерам наблюдается либо при доминирова-
801 нии мелких особей длиной 3 – 5 мм, либо при доминировании крупных – 12 – 18 мм. При
802 бимодальном распределении обычно первую моду формировали мелкие макомы длиной
803 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. ?? – ??, Приложение ??), 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. ??, Приложение ??). Однако максимальный размер особей был отмечен в верхнем горизонте литорали губы Ярнышная — 20,1 мм при возрасте 13 лет (табл. ??, Приложение ??)).

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

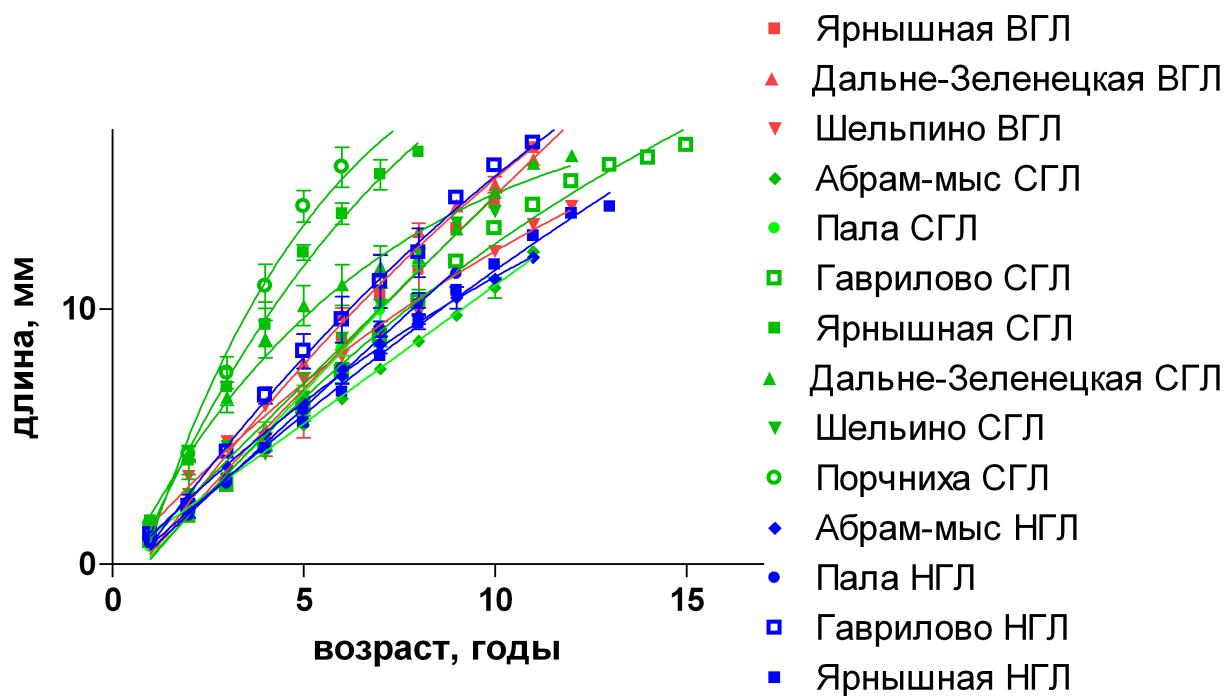


Рис. 18. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций в изученных поселениях маком

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.

??).

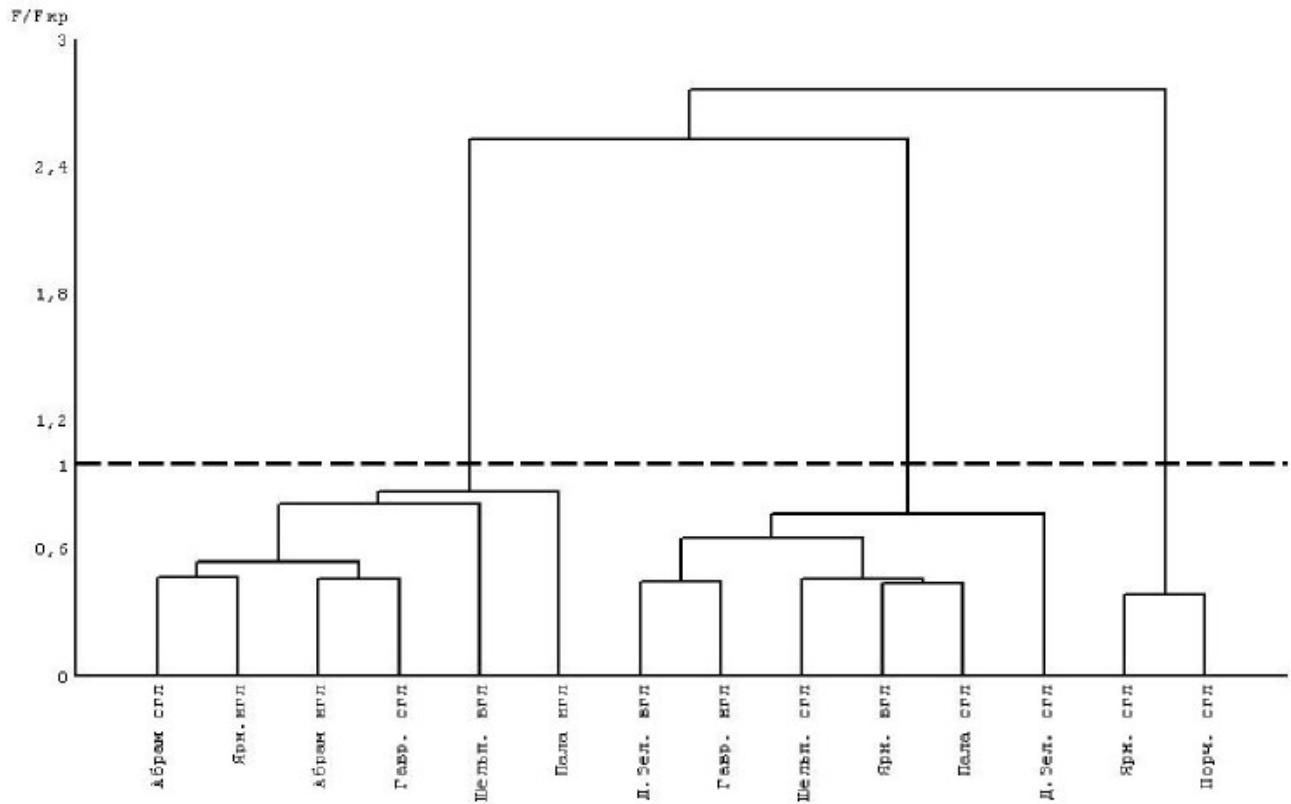


Рис. 19. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций

В ходе классификации было выделено три кластера. В первый вошли следующие описания (уровень различий внутри кластера менее 0,87): Абрам-мыс, Пала-губа НГЛ, губа Гаврилово СГЛ, губа Ярнышная НГЛ, Шельпино ВГЛ. Второй кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,76) составили участки Пала-губа СГЛ, губа Гаврилово НГЛ, губа Дальнезеленецкая, губа Ярнышная ВГЛ, Шельпино СГЛ. В последний кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,38) вошли участки губа Ярнышная СГЛ и губа Порчиха СГЛ. На участках Абрам-мыс и губа Дальнезеленецкая характер роста был одинаковый на всех горизонтах литорали.

Однако в распределении остальных описаний нет географической приуроченности. Как и ожидалось, поселения из средних горизонтов литорали губы Ярнышной и губы Порчиха выделились в отдельный кластер. Низкий уровень различий (0,38) говорит о большом разбросе наблюдаемых значений относительно модели роста. Это могло бы свидетельствовать об относительно грубом описании соответствующих возрастных рядов, хотя значительный объем выборки (76 и 65 особей, соответственно) позволяет говорить о значительном варьировании роста маком в пределах каждого участка.

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

845 между кластерами 2 и 3 (2,76).

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

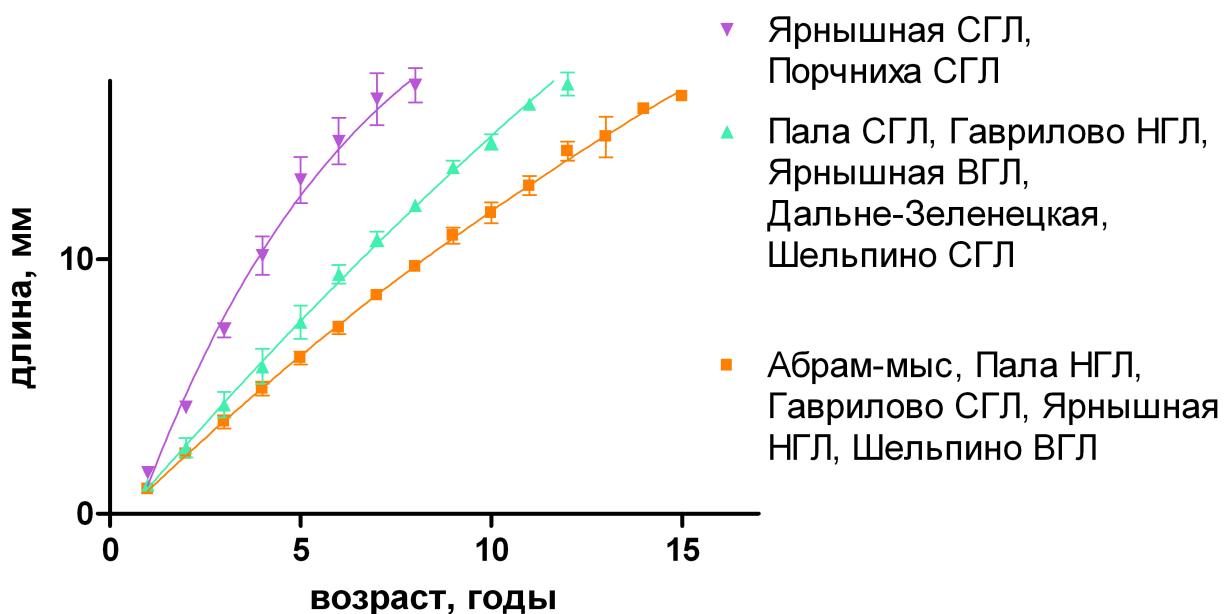


Рис. 20. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в изученных местообитаниях

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

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

856 Для того, чтобы снять эти влияния, следующий анализ проводили с купированием ис-
857 ходных данных до объединения нескольких описаний возрастных рядов только старших
858 (>8+) генераций (рис. ??). Полученная картина аналогична полученной по интегральным
859 описаниям: быстрее всего росли макомы в среднем горизонте литорали губы Порчниха и в
860 среднем горизонте литорали губы Ярнышная, в то время как остальные кривые не распа-
861 даются на очевидные группы, и некоторые пересекают друг друга. Однако при сравнении
862 полученных кривых роста с учетом разброса эмпирических данных относительно регрес-
863 сионной модели было выделено 4 кластера (рис. ??).

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

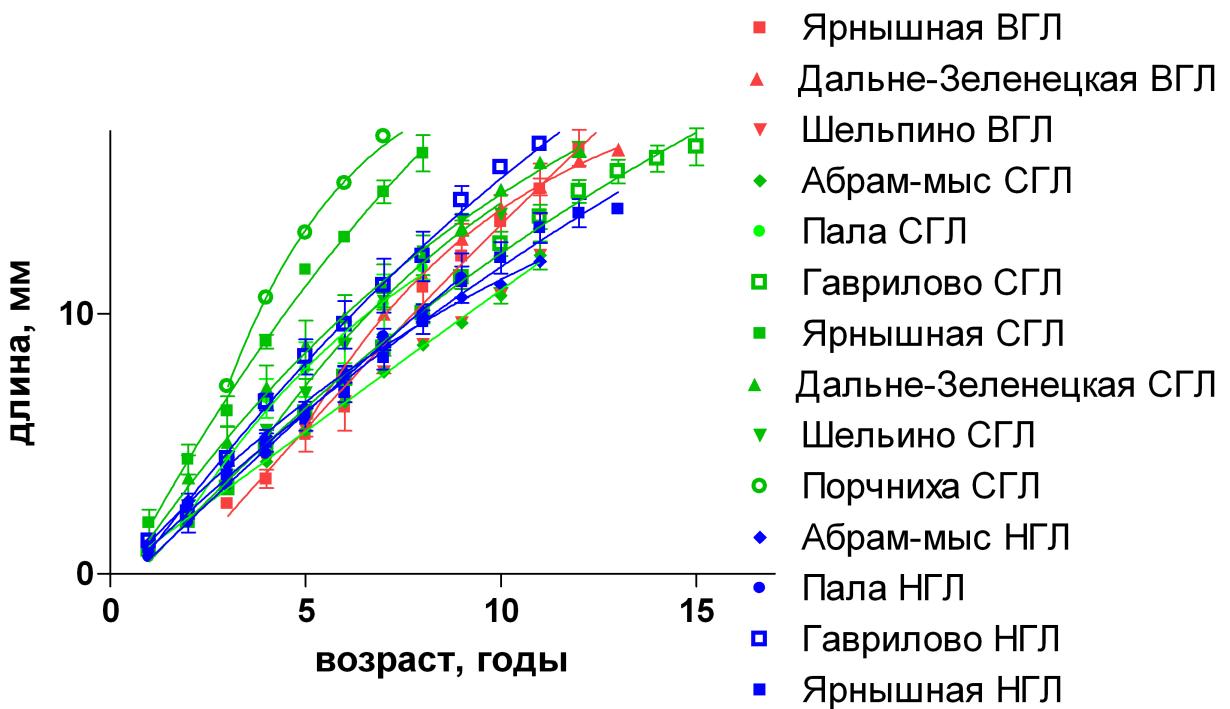


Рис. 21. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

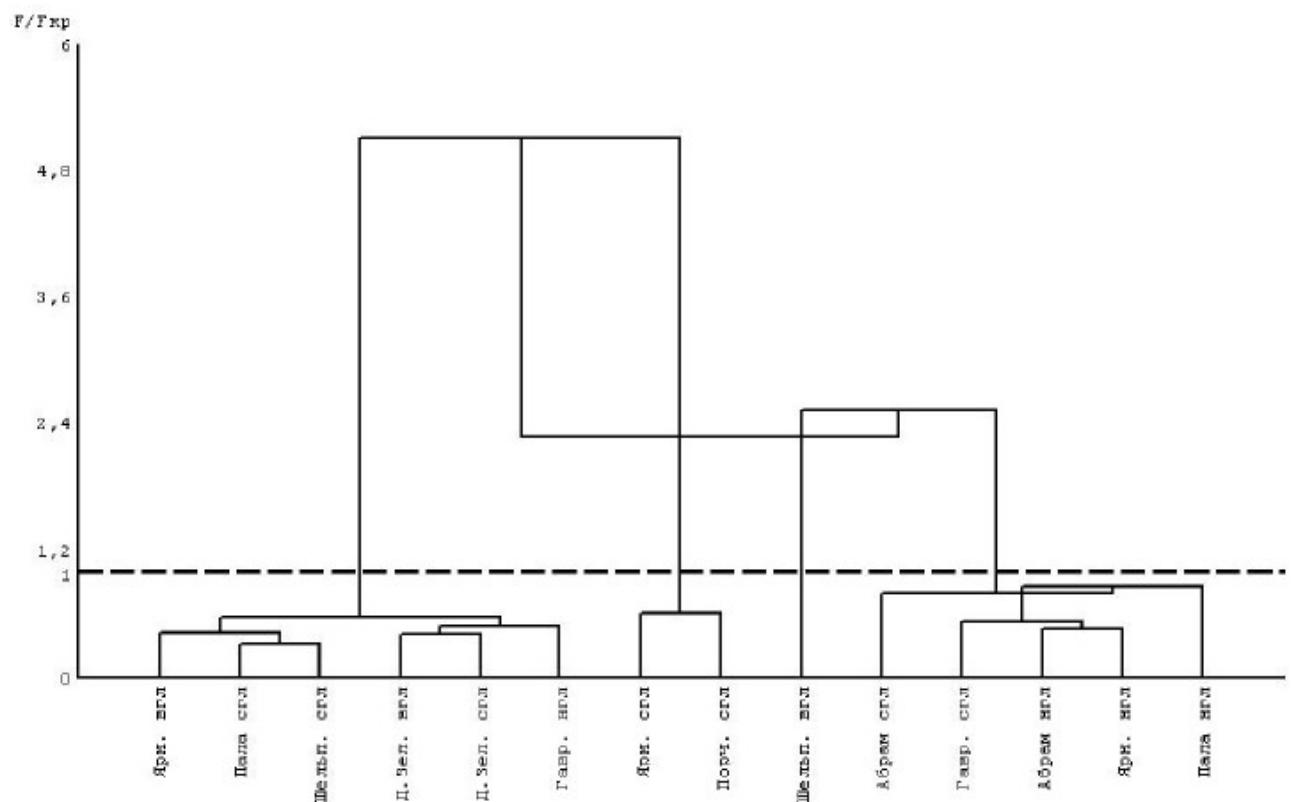


Рис. 22. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

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

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

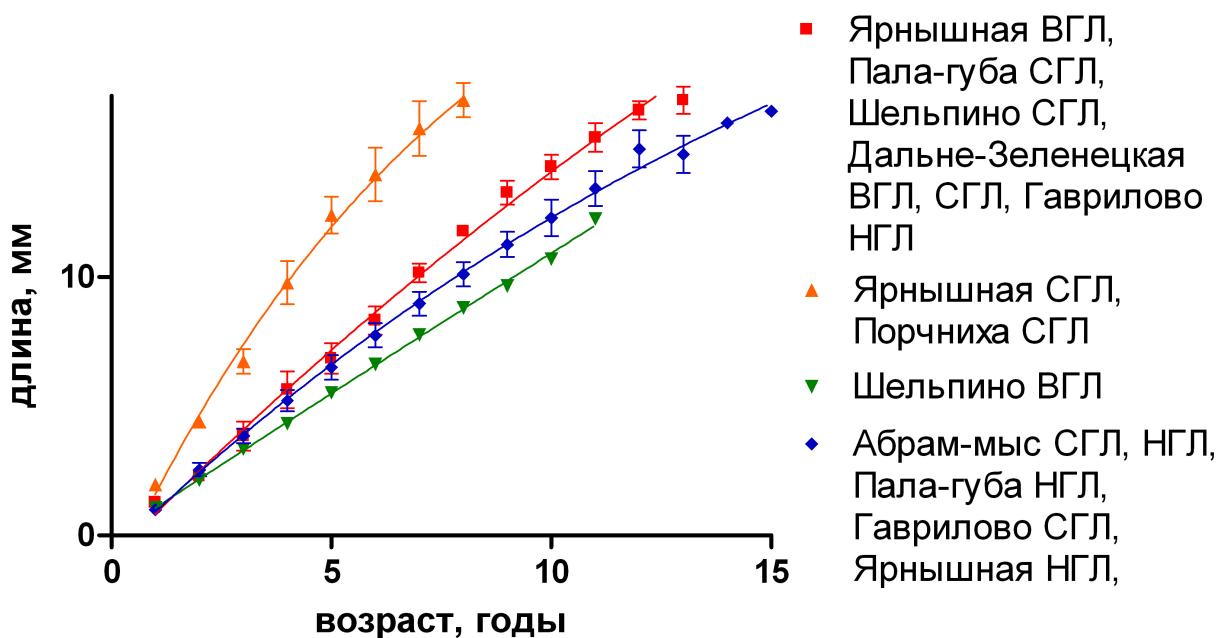


Рис. 23. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком старше 8 лет в изученных местообитаниях

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

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

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

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

893
894 В качестве переменных воздействия в контексте данной работы логично обратиться
895 к таким причинам вариации скорости маком как география положения местообитаний,
896 мариография положения станций наблюдений. Кроме того, нельзя не учесть очевидную
897 связь величины годового прироста маком с их возрастом.

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

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

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

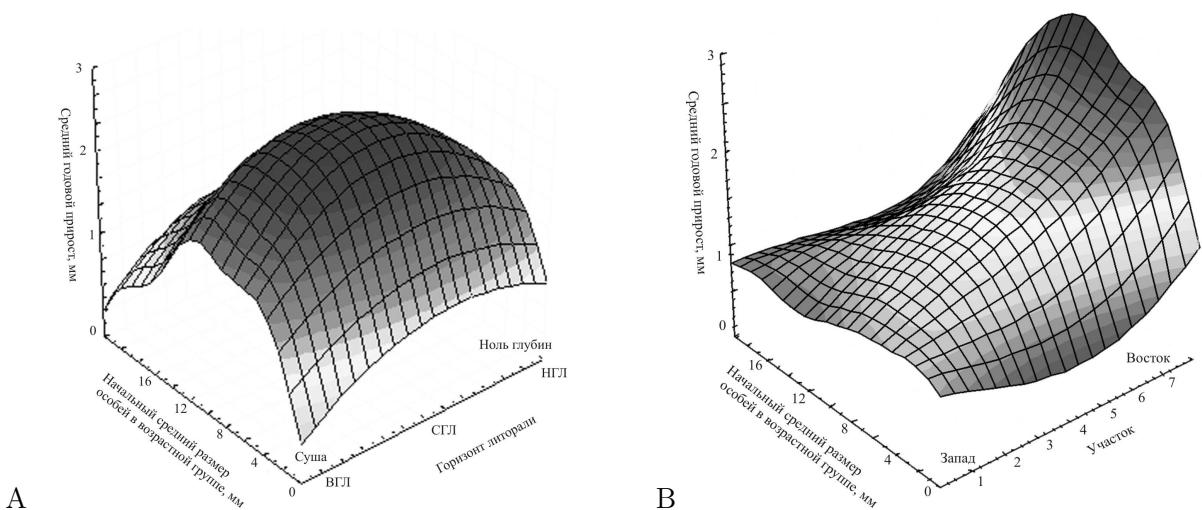


Рис. 24. Характер изменений средней величины годового прироста особей *Macoma balthica* возрастной группы в зависимости от начальной средней длины их раковин, метеографического уровня обитания и условного смещения участка по побережью Мурмана на восток
 Примечания: Участки: 1 — Абрам-мыс, 2 — Пала-губа,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

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

937 **9 Динамика обилия *M. balthica*.**

938 **9.1 Эстуарий реки Лувенъги.**

939 На лitorали в эстуарии р. Лувенъги средняя плотность поселений маком за период с
940 1992 по 2012 год колебалась от 55 (26,8) в 1992 до 9200 (39,8) экз./м² в 1998 году (рис.
941 ??). При этом столь высокая численность в 1998 году была связана с особями длиной
942 менее 1 мм (рис. ??) — средняя численность моллюсков крупнее 1 мм составляла всего
943 750 (2,03) экз./м².

944 Для анализа динамики обилия, на наш взгляд, более информативно рассматривать
945 численность без учета вновь осевших особей. **ОБЪЯСНЯТЬ ПРО ПОПОЛНЕНИЕ ПОСЕ-
946 ЛЕНИЯ ТУТ ИЛИ ГДЕ?**. Поскольку материал собирали в конце июля — начале августа,
947 то мы считаем спатом всех особей длиной менее 1 мм. **сюда бы ссылку на размер спата в бе-**
948 **лом? Зубаха, Полоскин, Гольцев? Флячинская?** В этом случае можно говорить по крайней
949 мере о двух периодах: с 1992 по 1998 год — период относительно низкой численности (менее
950 800 экз./м²) моллюсков, и с 1999 по 2012 год — относительно высокой (более 1000 экз./м²)
951 (достоверные различия по критерию Манна-Уитни, $W = 6, p - value = 4,5 \times 10^{-13}$)
952 (рис. ??).

953 В период с 1992 по 1998 год численность *M. balthica* достоверно изменялась (*Kruskal –
954 Wallis* $\chi^2 = 24,1, p - value = 0,00049$). Результаты попарного сравнения представлены в
955 таблице ??.

956 Численность моллюсков в эстуарии р. Лувенъги в 1992–1993 годах оставалась стабиль-
957 ной ($\bar{N} = 128$ (21,5) экз./м²), затем произошло ее увеличение в 1994 году, после чего снова
958 произошло некоторое ее снижение и в 1995–1997 годах она стабилизировалась на более вы-
959 соком уровне ($\bar{N} = 341$ (9,3) экз./м²) по сравнению с 1992–93 гг. В 1998 году вновь происхо-
960 дит увеличение численности *M. balthica* до уровня 1994 года (около 750–800 экз./м²), после
961 чего в 1999 году средняя численность возросла ещё в три раза. С 1999 по 2003 год числен-
962 ность оставалась относительно стабильной (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 5,0, p - value = 0,28$) и
963 в среднем составляла 2146 (5,5) экз./м². В 2004 году обилие маком увеличилось в полтора
964 раза и достигло максимума для данного участка за весь период наблюдений. С 2004 по

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.

965 2006 год численность моллюсков последовательно снижалась (табл. ??). В 2006 году она
966 достигла локального минимума и составляла 993 (13,2) экз./м²). В 2007 году произошло
967 достоверное увеличение численности *Macoma balthica* (табл. ??). К 2008 году численность
968 моллюсков снова снижается, после чего до 2012 года были отмечены недостоверные флуку-
969 туации (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 6,8429, p – value = 0,14$).

970 9.2 Илистая губа острова Горелый.

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

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

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.

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.

991 9.3 Материковая литораль в районе пос. Лувенъга

992 На материковой литорали в районе поселка Лувенъга отдельно рассматривали дина-
 993 мику поселений *M. balthica* в четырех зонах, отличающихся по осушке и биотическим
 994 условиям. За весь период наблюдений максимальные флюктуации численности маком бы-
 995 ли отмечены для зоны верхнего пляжа: от 94 (38 %) экз./м² в 1992 до 16365 (53 %) экз./м²
 996 в 1998 году (??). Доля спата в большинстве выборок составляет менее 20 %, исключение
 997 составляет зона верхнего пляжа в 1998, где доля спата была 87 %. В дальнейшем мы
 998 рассматриваем динамику обилия без учета спата (рис. ??).

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

1001 9.4 Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова.

1002 На данном участке литорали средняя плотность поселений *M. balthica* за период с 1994
 1003 по 2012 год колебалась от 220 (40,9) экз./м² в 1997 до 9285 (16,4) экз./м² в 1999 году (рис.
 1004 ??). При исключение из рассмотрения особей длиной менее 1 мм минимальная средняя
 1005 численность не изменилась, а максимальная в 1999 составила 8530 (9,4) экз./м² (рис. ??).
 1006 Однако столь высокая численность не сохранилась дольше одного года, и в период с 2000
 1007 по 2012 колебалась в пределах 1–2,5 тысяч экз./м², в среднем составляя 1823 (8,0) экз./м².
 1008 Тем не менее, после 1999 года средняя численность маком достоверно больше ($W = 4,5, p –$
 1009 $value = 1,007 \times 10^{-5}$), чем до — 2145 (4,5) и 435 (17,2), соответственно.

1010 Минимальная численность в период после 2000 года была отмечена в 2006 году и со-

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.

1011 ставляла 795 (20,8) экз./м². Периоды с 2000 по 2006 и с 2007 по 2012 годы достоверно
1012 различаются ($W = 131,5, p - value = 0,016$) по средней численности маком (2146 (9,5) и
1013 1448 (10,8), соответственно).

1014 Внутри каждого периода времени численность *M. balthica* не различается достоверно
1015 от года к году (табл. ??).

1016 9.5 Южная губа острова Ряшкова

1017 Поскольку на литорали Южной губы о. Ряшкова использовали для промывки сито
1018 с диаметром ячей 1 мм, то доля моллюсков размером менее 1 мм не превышала 1,2 %
1019 и их исключение из анализа не изменило общей картины. На данном участке с 2001 по
1020 2010 год численность *Macoma balthica* была относительно стабильна, все флуктуации были
1021 недостоверны (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 12,07, p - value = 0,21$). Средняя численность за
1022 данный период составила 1239 (7,9) экз./м². Однако намечается некоторая тенденция к
1023 увеличению численности в 2003 – 2004 и 2007 – 2008 году. После 2008 года численность
1024 постепенно снижается и в 2012 году она составила 142 (27,5) экз./м².

1025 9.6 Остров Ломнишный

1026 На литорали о. Ломнишный для промывки также использовали сито с диаметром ячей
1027 1 мм, моллюски длиной менее 1 мм в пробах отсутствовали. На данном участке числен-
1028 ность маком оставалась относительно стабильной в течении всего периода исследований
1029 (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 9,9, p - value = 0,077$) и в среднем составляла 638 (12) экз./м².
1030 Некоторое увеличение численности было отмечено в 2008 году (численность составляла
1031 1530 (19) экз./м²).

1032 9.7 Анализ динамики численности *Macoma balthica* в Кандалакш- 1033 ском заливе Белого моря

1034 При изучении динамики численности можно анализировать несколько компонентов.
1035 Первый компонент — наличие или отсутствие тренда как направленного изменения чис-
1036 ленности. При убывании тренда остается компонент динамики, для которого двумя край-
1037 ими случаями будет: стабильная численность, которая поддерживается за счет плотност-

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-Уоллеса; \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.

1038 нозависимых процессов как систем обраной связи и неконтролируемый рост численности
1039 популяции по экспоненте.

1040 Мы проанализировали динамику численности *M. balthica* на каждом участке на нали-
чие тренда при помощи теста Мантеля (табл. ??).

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. Ряш- ков	0,3687	0,015	есть
Западная Ряшкова сал- ма	0,0108	0,404	нет
Ломнишний	-0,0999	0,47	нет
г. Медвежья	0,0154	0,385	нет
г. Сельдянская	0,2524	0,003	есть

1041
1042 Было показано наличие тренда на 4 участках: эстуарий р. Лувеньга, материковая ли-
1043 тораль в районе пос. Лувеньга, Южная губа о. Ряшкова, г. Сельдянская. Для удаления
1044 тренда из исходных значений были вычтены предсказанные значения из регрессионной
1045 модели $N = a + b * T$, где N — численность, экз./м², T — годы. По детрендированному
1046 ряду были рассчитаны частные автокорреляции (*PRCF* - partial rate correlation function).
1047 Коррелограммы представлены на рисунке ??.

1048 Для большинства временных рядов значение максимального значения достигает *PRCF*
1049 с лагом 1, что характерно для динамики в отсутствие тренда. Достоверность частных ав-
1050 токорреляций оценивалась пермутационным методом. Для участков в Южной губе о. Ряш-
1051 кова и на материковой литорали в Лувеньге были показаны достоверные значений *PRCF*[2],
1052 причем в Южной губе *PRCF*[2] > *PRCF*[1]. Это показывает наличие в поселении плот-
1053 ностнозависимых процессов второго порядка. Предположительно, это может быть воздей-
1054 ствие хищников. Мы надеемся проверить эту гипотезу в ходе дальнейших наблюдений.
1055 Биологическая интерпретация *PRCF* с большим лагом на настоящий момент предста-
1056 ляется нам сомнительной.

1057 9.8 Синхронность динамики численности *Macoma balthica* в Канда- 1058 лакшском заливе Белого моря

1059 Для изучения синхронности колебаний численности маком мы использовали тест Ман-
1060 теля. Для включения большего количества рядов в анализ, он был проведен по двум на-
1061 борам данных. Первый набор данных включал участки, где при отборе проб промывка
1062 была на сите с диаметром ячей 0,5 мм. Сюда вошли участки в эстуарии р. Лувеньги, на

материковой лitorали в районе Лувенъги, на о. Горелый, в Западной Ряшковой салме и в губах Медвежья и Сельдяная. Результаты корреляционного анализа представлены в таблице ???. Три участка в районе Лувенъгских шхер (эстуарий р. Лувенъги, о. Горелый,

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] материко-вая лitorаль (Лувенъга)	0,781	0,784	0,704		0,044	0,123
[5] г. Сельдяная	0,089	-0,009	0,087	0,364		0,818

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

Желтым выделены значения с уровнем значимости < 0,1.

NA — ряды не пересекаются во времени.

материковая лitorаль) демонстрировали синхронную динамику поселений. С данными участками была синхронна динамика поселения маком в г. Медвежья. Низкая, хотя и достоверная корреляция была показана между динамикой на материковой лitorали в районе Лувенъги и в г. Сельдяной (0,36).

Второй набор данных включал участки, где при отборе проб промывку проводили на сите с диаметром ячей 1 мм. Также сюда вошли те участки из предыдущего набора данных, где была известна размерная структура моллюсков — из общей численности были вычтены численность особей длиной менее 1 мм для возможности сравнения. Всего в данный анализ вошло 8 рядов данных: эстуарий р. Лувенъги, материковая лitorаль в районе Лувенъги, о. Горелый, Западная Ряшкова салма, Южная губа о. Ряшкова, о. Ломнишный, б. Ключиха и Сухая салма (табл. ??). Интересно отметить, что при редукции данных до численности особей длиной более 1 мм картина меняется. Без изменения остается синхронность динамик поселений маком на материковой лitorали в Лувенъге с о. Горелый и эстуарием р. Лувенъги. Também сохраняется синхронность динамик численности в поселениях в эстуарии р. Лувенъга 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 Лувенъге. Также показана синхронность динамик поселений на материковой лitorали в Лувенъге и в бухте Ключиха.

Мы использовали значение теста Мантеля 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. ??).

Для обоих наборов данных тест Мантеля показал отсутствие зависимости сходства динамики численности маком от расстояния ($Mantelr = -0,058(p_{perm} = 0,746)$) и

Таблица 23. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*.

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

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

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

¹⁰⁹¹ *Mantelr = -0,105(p_{perm} = 0,638)* для первого и второго набора данных, соответственно).

¹⁰⁹² 9.9 Дальний пляж губы Дальнезеленецкая

¹⁰⁹³ На данном участке использовали для промывки сито с диаметром ячей 1 мм и особи ¹⁰⁹⁴ длиной менее 1 мм в пробах отмечены не были. В течении всего периода времени плотность поселения *Macoma balthica* не превышала 100 экз./м² (рис. ??). В 2003 году про-¹⁰⁹⁵изошло уменьшение обилия маком (с 52 (13) до 34 (20) экз./м², критерий Манна-Уитни ¹⁰⁹⁶ $W = 854, p - value = 0,001$), после чего численность в 2003 – 2006 оставалась относи-¹⁰⁹⁷тельно стабильной (в среднем 33 (0,8) экз./м², критерий Краскела-Уоллиса *Kruskal –* ¹⁰⁹⁸ *Wallis* $\chi^2 = 4,03, p = 0,26$). В 2007 году численность еще увеличилась относительно преды-¹⁰⁹⁹дущего периода ($W = 1155, p - value = 8,7 \times 10^{-8}$) и оставалась стабильной к 2008 году ¹¹⁰⁰ ($W = 516,5, p - value = 0,76$) при этом достигла уровня, максимального для всего периода ¹¹⁰¹ (72 (0,9) экз./м²). ¹¹⁰²

¹¹⁰³ В качестве точки сравнения использовали количественные данные из статьи **Agarova et al.** ¹¹⁰⁴ (рис. ??). Плотность поселения *Macoma balthica* на Дальнем пляже в 1973 году была срав-¹¹⁰⁵нена с таковой в 2002 – 2006 годах (??).

Таблица 24. Расстояние между исследованными участками литорали.

	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]	[9]	[10]
[1] материковая литораль (Лувенъга)	0,0									
[2] о. Горелый	1,5	0,0								
[3]эстуарий р. Лувенъги	1,0	1,0	0,0							
[4] Южная губа о. Ряшкова	11,7	10,7	11,7	0,0						
[5] о. Ломнишный	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. Ключиха	100,1	100,6	101,0	94,8	91,1	96,3	8,1	9,7	5,8	0,0

Примечание:Расстояние дано в километрах.

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.

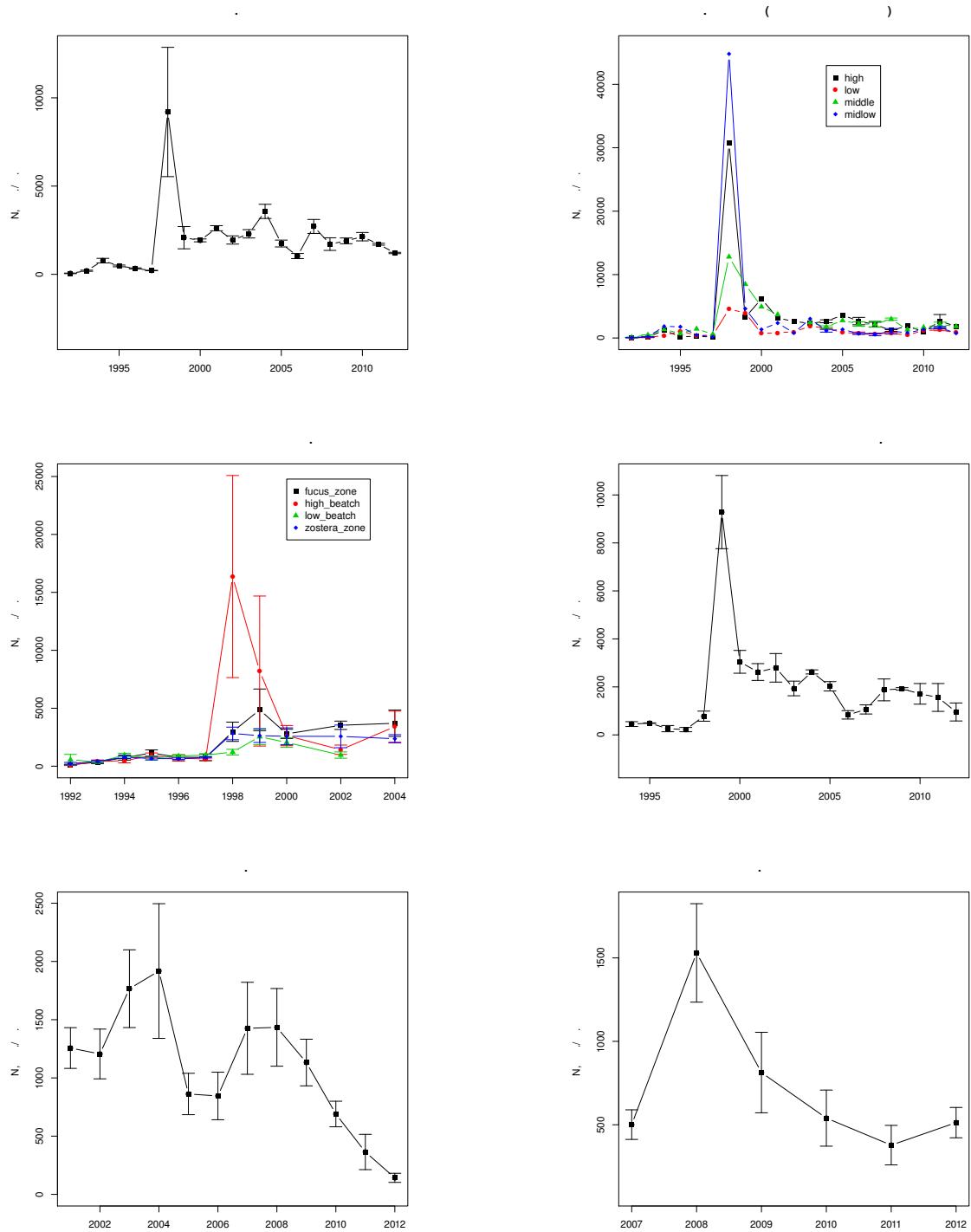


Рис. 25. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива.

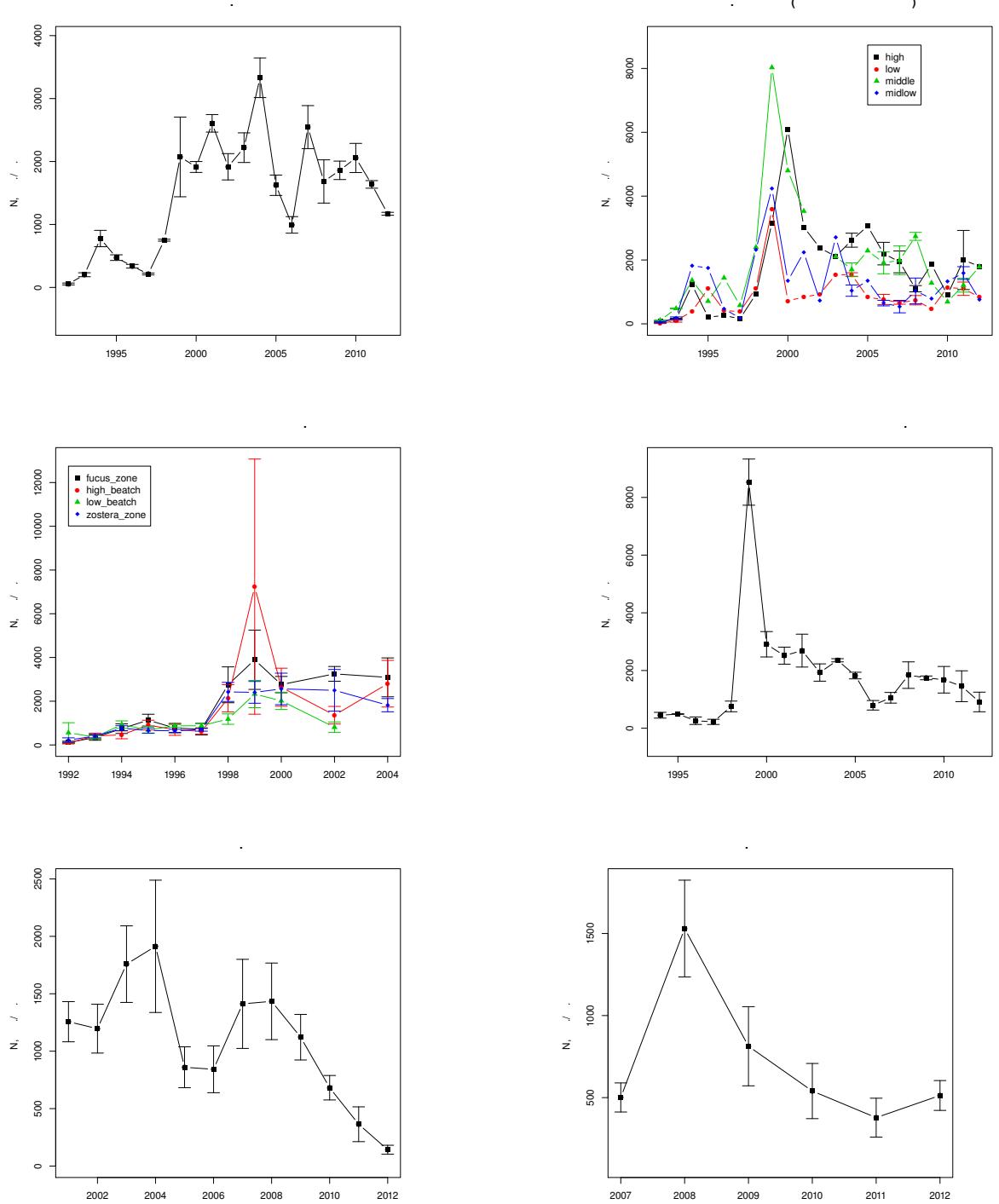


Рис. 26. Динамика численности *Macoma balthica* с длиной раковины более 1 мм в поселениях вершины Кандалакшского залива

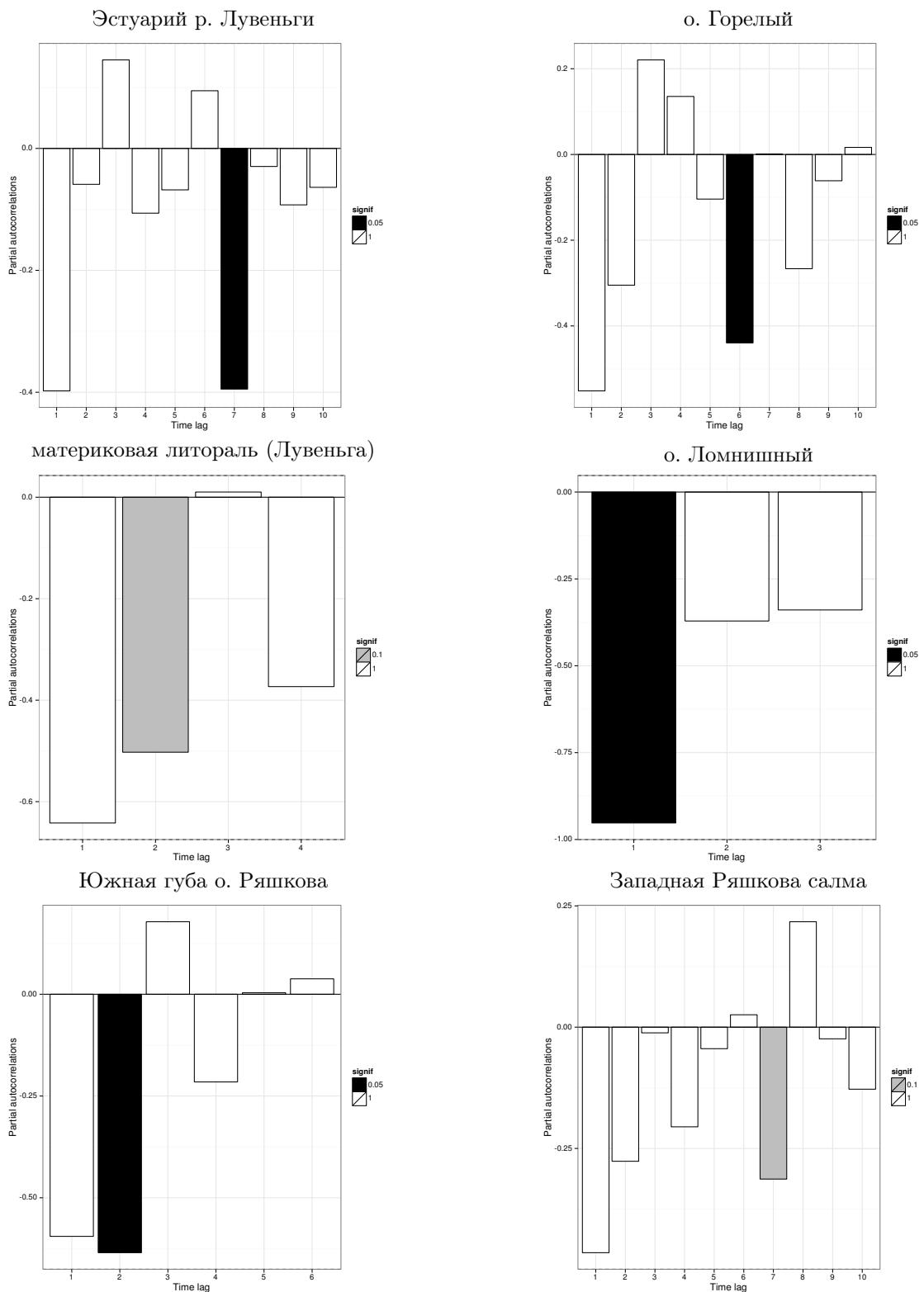


Рис. 27. Частные корреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детрендированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

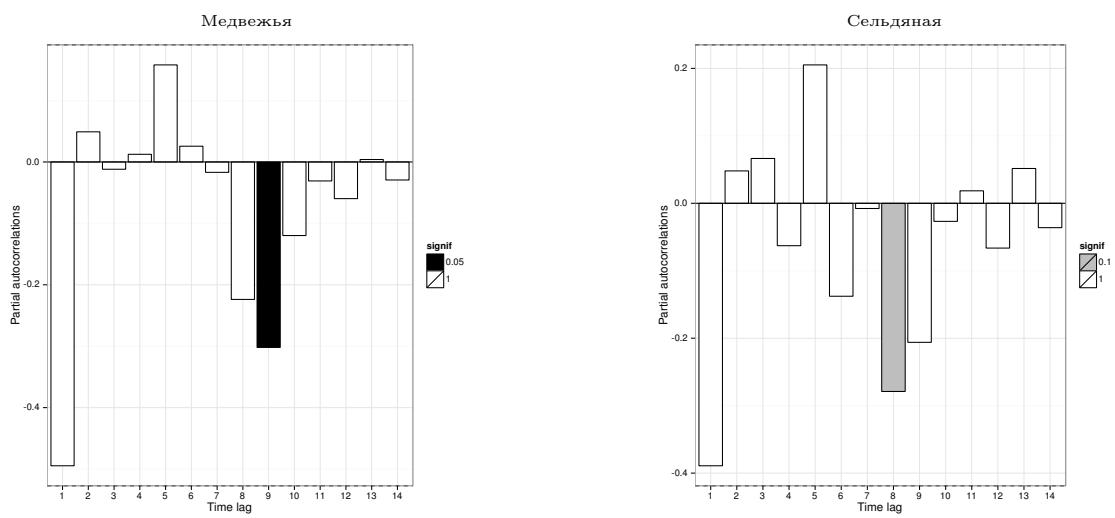


Рисунок ??, продолжение. Частные автокорреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детреднированные данные.
Оценка достоверности пермутационным методом.

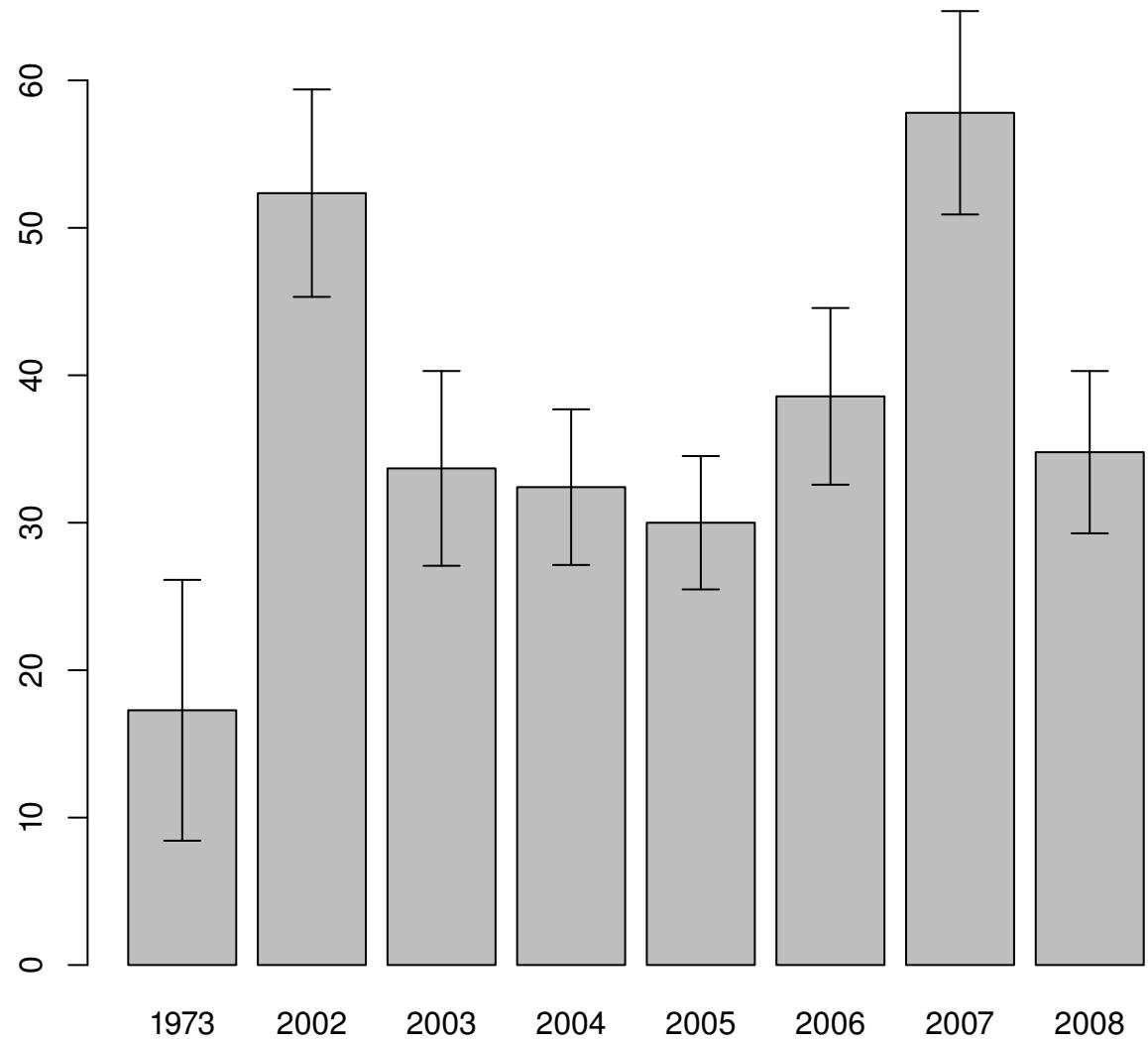


Рис. 28. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* на литорали Дальнего пляжа г. Дальнезеленецкой (Баренцево море)

Примечание: по оси X — годы наблюдений, по оси Y — средняя плотность поселения, экз./м². Данные 1973 года взяты из статьи **Agarova et al. 1976**

1106 10 Количественные характеристики формирования спа- 1107 та в поселениях *Macoma balthica* на литорали губы Чу- 1108 па (Белое море)

1109 Для получения прямой информации о формировании спата в 2006 году были проведены
1110 ограниченные наблюдения за поселениями в губе Чупа. Было обследовано 2 участка на
1111 о. Кереть: в Сухой салме и в бухте Ключиха, и 2 материковых участка: в бухте Лисья и
1112 в проливе Подпахта.

1113 Обилие *Macoma balthica* на исследованных участках варьировало в значительных пре-
1114 delaх. Так, численность на разных участках составляла от 228 до 1230 экз./м², а биомасса
от 1,1 до 6,2 г/м² (табл. ??).

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.

1115
1116 Численность взрослых особей *M. balthica* на участке в Сухой салме составляла $1230 \pm$
1117 207 экз./м², а биомасса — $6,2 \pm 1,17$ г/м². На участке были представлены моллюски с ра-
1118 ковиной длиной от 1,1 до 15,7 мм. Размерная структура в Сухой салме характеризовалась
1119 бимодальностью с модальными классами 1,1–2,0 мм и 6,1–8,0 мм (рис. ??). Численность
1120 спата составляла 4980 ± 618 экз./м². Размерная структура спата на данном участке была
1121 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,6 мм (рис. ??).

1122 Численность взрослых моллюсков в Лисьей бухте составляла 1200 ± 199 экз./м², а био-
1123 масса — $1,9 \pm 0,76$ г/м². На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от
1124 1,0 до 14,3 мм. Размерная структура в Лисьей бухте характеризовалась бимодальностью
1125 с модальными классами 1,1–3,0 мм и 8,1–10,0 мм (рис. ??). Численность спата со-
1126 ставляла 4040 ± 832 экз./м² (рис. 5). Размерная структура спата на данном участке была
1127 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. ??).

1128 Численность взрослых маком на участке в бухте Ключиха составляла 476 ± 291 экз./м²
1129 , а биомасса — $1,1 \pm 0,27$ г/м². На участке были представлены моллюски с раковиной дли-
1130 ной от 1,3 до 11,5 мм. Размерная структура в бухте Ключиха характеризовалась бимо-
1131 дальностью с модальными классами 1,1–2,0 мм и 6,1–8,0 мм (рис. ??). Численность
1132 спата составляла 4240 ± 441 экз./м². Размерная структура спата на данном участке была
1133 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,75 мм (рис. ??).

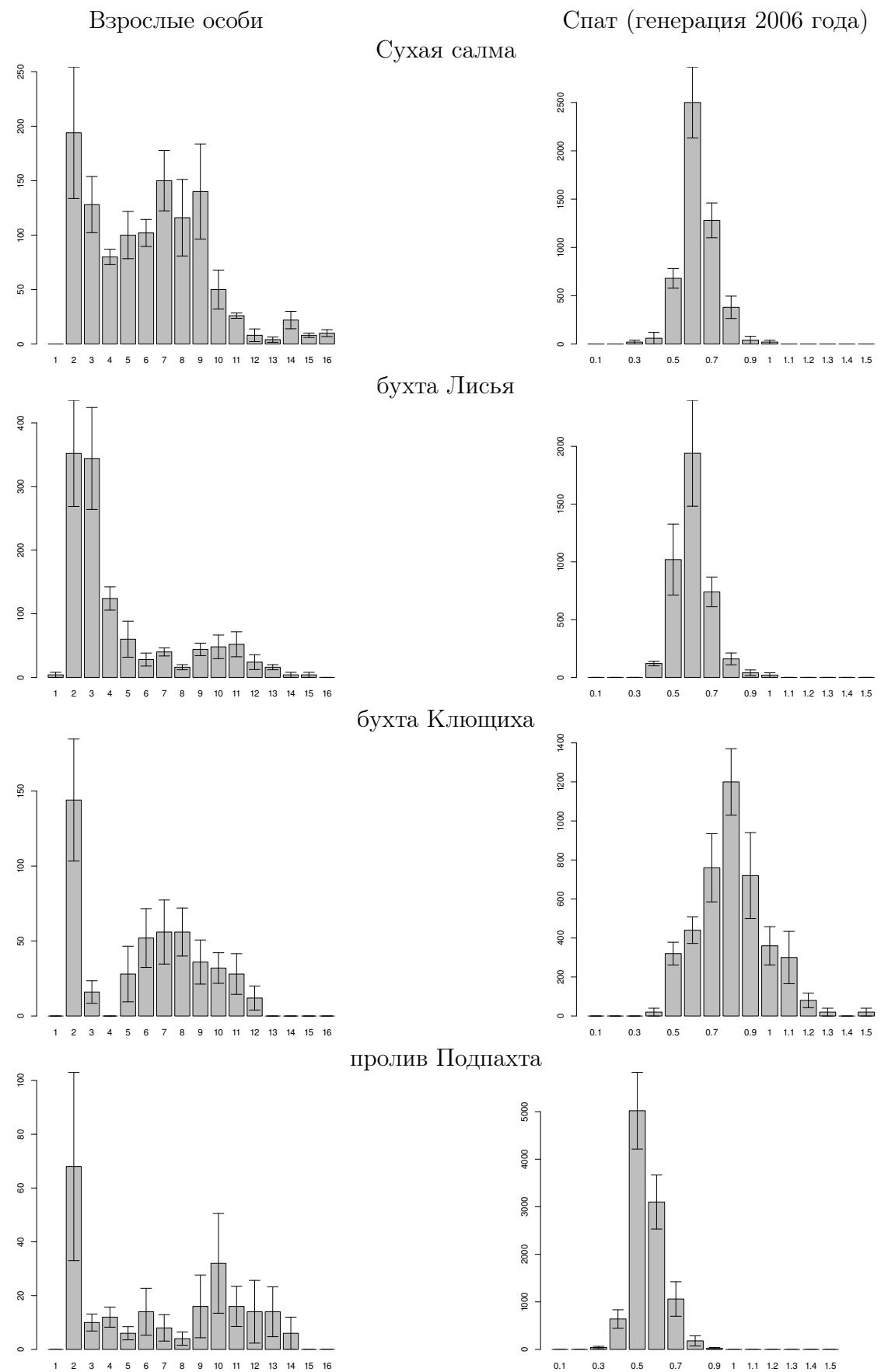


Рис. 29. Размерная структура поселений *Macoma balthica* на участках в губе Чупа в 2006 году и спата, осевшего в данных поселениях

1134 Численность *M. balthica* в проливе Подпахта составляла 228 ± 69 экз./м², а биомасса —
 1135 $1,9 \pm 1,21$ г/м². На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от 1,1 до
 1136 13,5 мм. Размерная структура на участке в проливе Подпахта характеризовалась бимо-
 1137 дальностью с модальными классами 1,1 — 2,0 мм и 9,1 — 10,0 мм (рис. ??). Численность
 1138 спата составляла 10060 ± 1493 экз./м². Размерная структура спата на данном участке была
 1139 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. ??).

1140 Для выявления связи численности спата с обилием (численностью и биомассой) взрос-
 лых маком был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. ??). Достоверна-

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.

1141
 1142 корреляция ($r_S = -0,46$) была показана между численностью спата и средней численно-
 1143 стью взрослых маком в поселении, в то время как корреляция количества спата со средней
 1144 биомассой взрослых особей оказалась недостоверной.

1145 Также был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена для обилия спата
 1146 и средней численности отдельных размерных групп взрослых маком. Для этого были
 выделены размерные группы с шагом 3 мм (рис. ??, А). Достоверный отрицательный

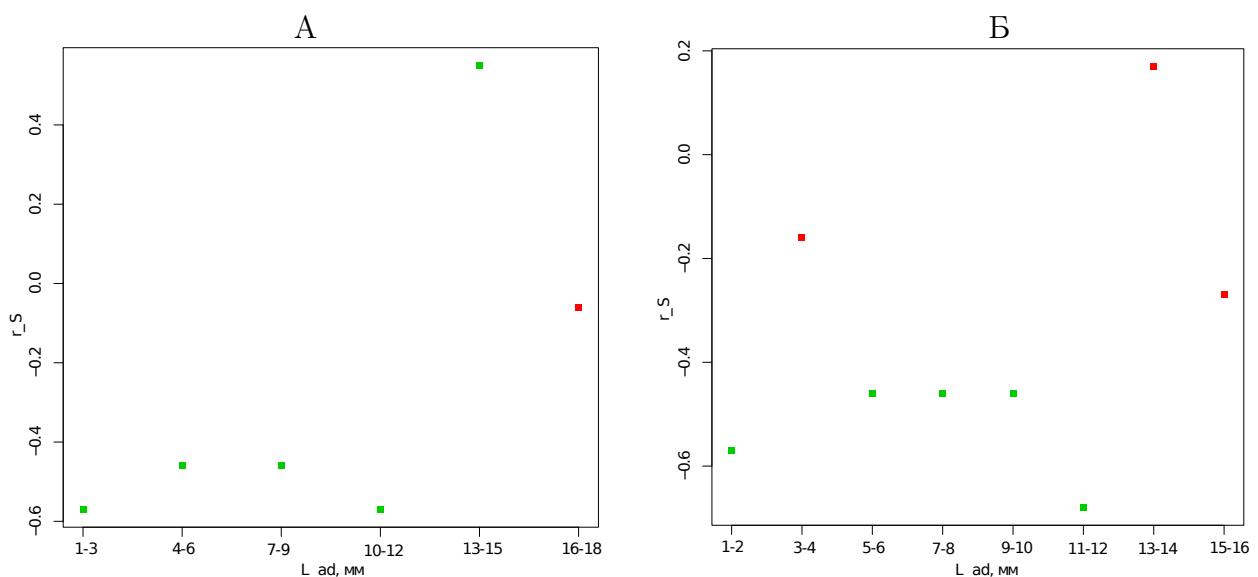


Рис. 30. Изменение силы и характера корреляции численности спата с численностью взрос-
 лых особей в поселениях, с учетом размерной характеристики последних

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

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

1147

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

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

	<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	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. ??). Наименьшее обилие макрообентоса было отмечено на участке в бухте Клю-

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

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

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

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

1166 в Сухой Салме ($N = 9381 \pm 2678$ экз./ m^2) и проливе Подпахта ($N = 7169 \pm 4545$ экз./ m^2),
1167 но различия между этими участками недостоверное. Однако по биомассе макрозообентоса
1168 участок в Сухой Салме на порядок отличается от пролива Подпахта ($B = 147,1 \pm 17,3$ г/ m^2
1169 и $46,6 \pm 9,0$ г/ m^2 , соответственно). Максимальное обилие макробентоса отмечено на участ-
1170 ке в бухте Лисьей, где численность ($42544 \pm 4753,4$) достоверно отличается от всех других
1171 участков, а биомасса достоверно больше, чем в проливе Подпахта и бухте Ключица, но
1172 не отличается от аналогичного показателя в Сухой Салме.

1173 Для выявления связи численности и биомассы макрозообентоса на численность спа-
1174 та *M. balthica* был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. ??).
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.

1175
1176 стью и биомассой макрозообентоса обнаружено не было.

1177 11 Динамика пополнения поселений *Macoma balthica* в Бе- 1178 лом море

1179 При изучении динамики поселений бентосных организмов с планктонной личинкой
1180 важную роль играет пополнение поселений молодью. Оседание *M. balthica* в Белом море
1181 происходит с июля по сентябрь (**Semenova_1980; Maximovich_1985**), поэтому данные,
1182 собранные в июле, не описывают величину оседания в текущем году. Однако мы можем
1183 оценить пополнение предыдущего года по обилию особей возрастом 1+. Для Северного мо-
1184 ря показано, что в пополнении поселений молодью выживаемость спата в первую зиму не
1185 менее важна, чем непоследственно количество осевших особей (**Beukema_et_al_1998;**
1186 **Strasser_Gunter_2001**). Подобные данные известны и для Белого моря (**Maximovich_Gera-**
1187 **). Поэтому, на наш взгляд, с точки зрения существования поселения, оценка пополнения**
1188 **поселения как численности особей, переживших первую зиму, более информативна.**

1189 11.1 Размер моллюсков *M. balthica* в возрасте 1 года

1190 Поскольку в мониторинговых исследованиях в вершине Кандалакшского залива фик-
1191 сировалась только длина раковины без определения возраста, то в 2012 – 2013 году были
1192 проведены измерения длин колец зимней остановки роста у особей длиной менее 3 мм
1193 (рис. ??, А). Данные получены для участков на о. Горелый, в эстуарии р. Лувеньги и в
1194 Западной Ряшковой салме. Распределение измеренных особей по возрастам представлено
1195 на рис. ??, В.

1196 Особи возрастом 1+ с различных горизонтов литорали острова Горелый не разли-
1197 чаются по размеру (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 3,12, p = 0,37$), поэтому в дальнейшем мы
1198 рассматриваем их как одну выборку (рис. ??).

1199 По результатам теста Краскел-Уоллиса годовалые моллюски с разных участков раз-
1200 личались по длине (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 17,6, p = 0,00015$) (??, поэтому было проведено
1201 попарное сравнение участков (табл. ??). Размер годовалых особей не различался на участ-
1202 ках, расположенных в районе Лувеньгских шхер (о. Горелый и эстуарий р. Лувеньги), и
1203 отличался от особей из Западной Ряшковой салмы.

1204 Для определения границ размерно-возрастных классов *Macoma balthica* возрастом 0+,
1205 1+ и 2+ были рассчитаны средние размеры особей каждого возраста (табл. ??). Пограничный
1206 размер между двумя когортами рассчитывали как середину между средними размерами
1207 особей в когорте. Таким образом, в дальнейшем для участков, расположенных в акватории
1208 Лувеньгских шхер, маком длиной менее 1,2 мм рассматривали как спат, а длиной от 1,2
1209 до 1,8 мм – как особей возрастом 1+. Для участков на о. Ряшков пограничные значения
1210 составили 1,3 и 1,9, мм соответственно. Для участка на о.Ломнишном мы использовали
1211 данные, полученные для о. Ряшкова.

1212 Таким образом были получены данные по динамике численности годовалых маком на
1213 6 мониторинговых участок (рис. ??). Численность годовалых особей значительно варьи-

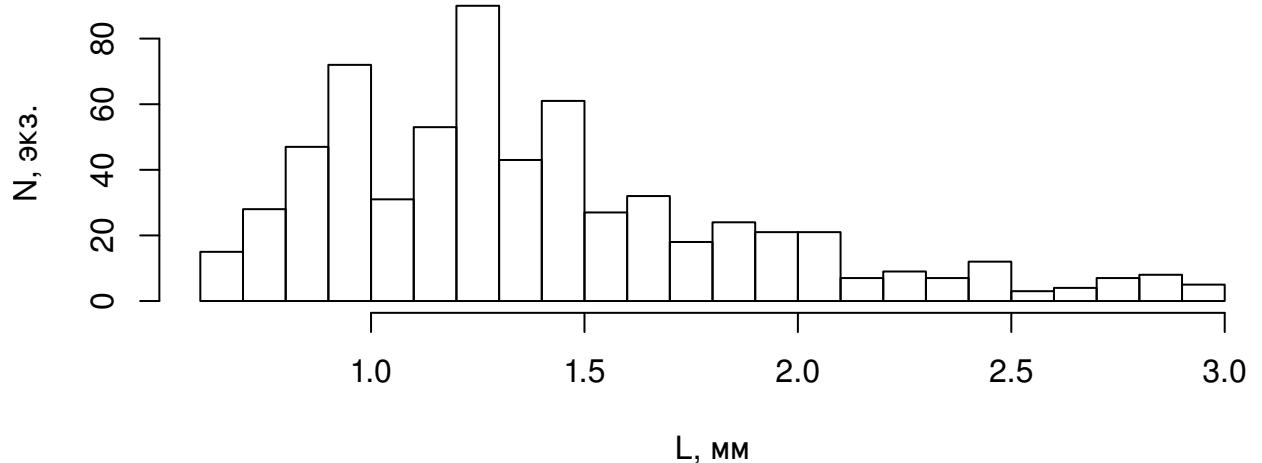
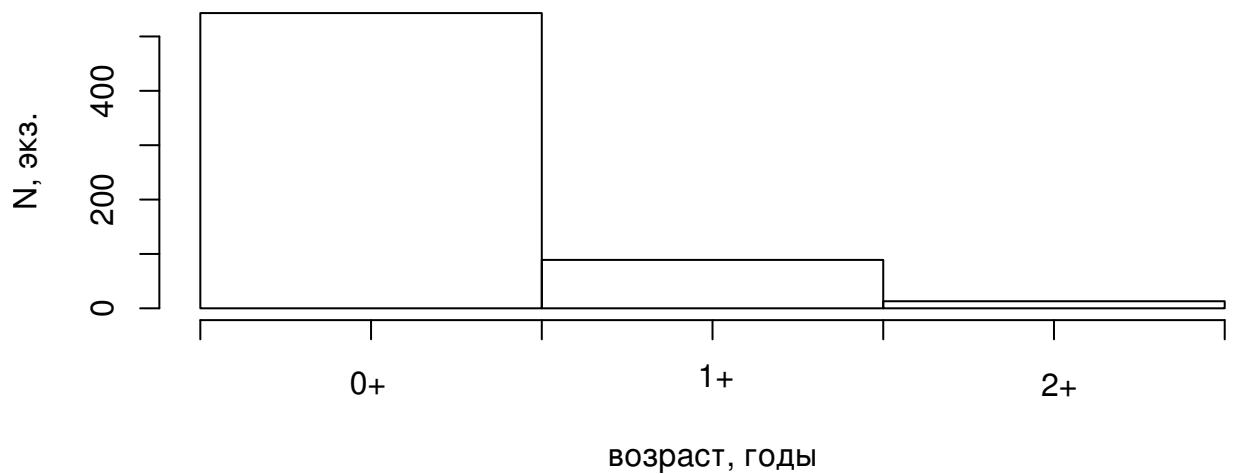
A**B**

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

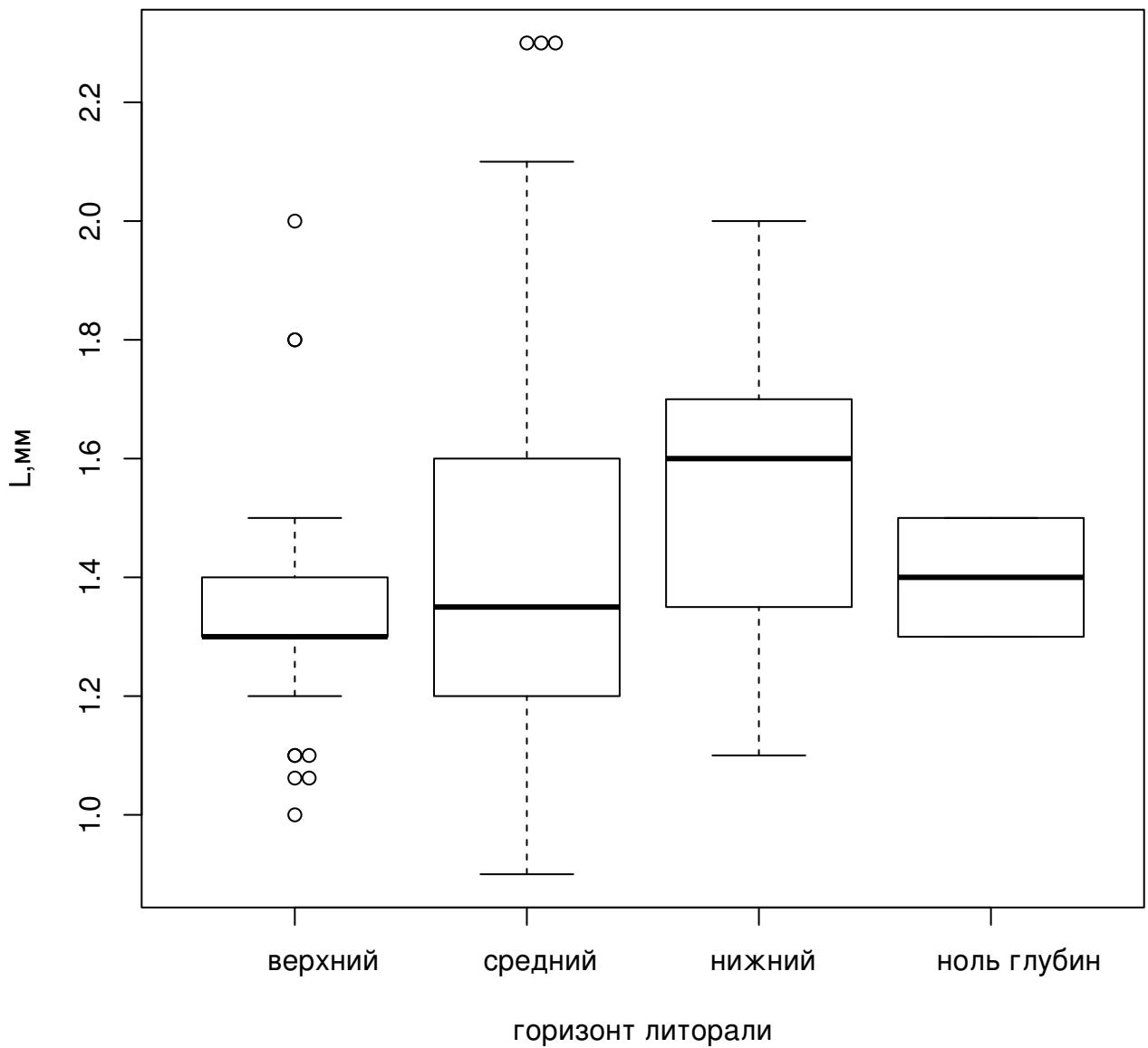


Рис. 32. Размеры годовалых моллюсков *M. balthica* на разных горизонтах литорали о. Горелый

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

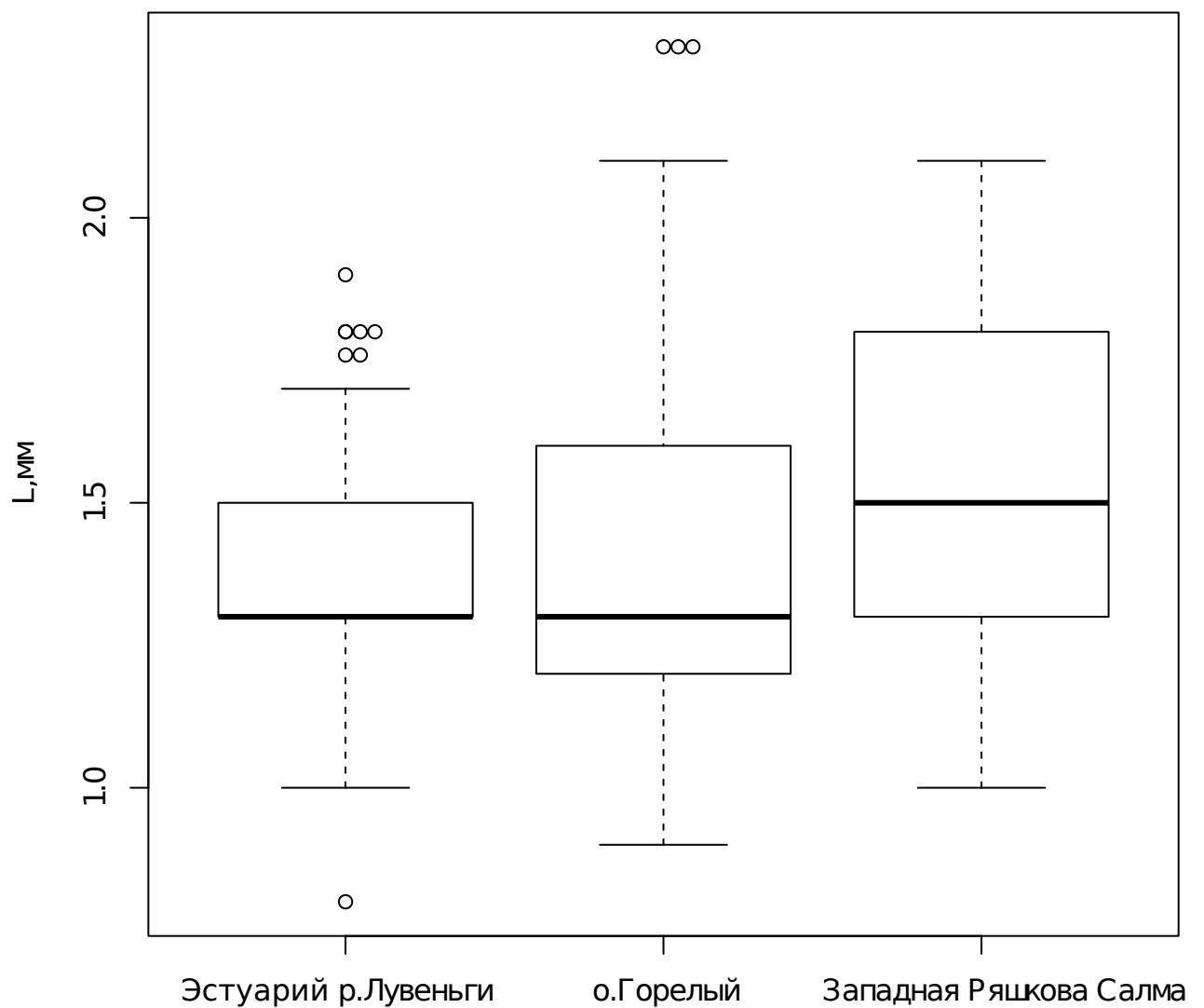


Рис. 33. Размеры годовых моллюсков *M. balthica* на разных участках литорали
Примечание: L, мм —длина раковины. «Ящик» на графике соответствует 1 и 3 квартилю, жирная горизонтальная линия —медиана, «усы» —1,5 межквартильных размаха

1214 рует год от года. В некоторые годы макомы возрастом 1+ отсутствуют в поселениях.
1215 Максимальные численности годовых особей варьировали между участками от 600 на
1216 Ломнишном до 5500 на верхнем горизонте материковой литорали в Лувенъге.

1217 Важно отметить, что именно флюктуации численности годовых особей во-многом
1218 определяют изменения общего обилия маком (рис. ??). Корреляция между данными па-
1219 раметрами показывает сильную связь (*Spearman* $\rho = 0,83, p < 0,0001$).

1220 В работах предполагается что пополнение локальных поселений массовых бентос-
1221 ных организмов с планктонной личинкой не зависит от количества половозрелых особей
1222 в нем, поскольку единый личиночный пул в планктоне формируется за счет всех полу-
1223 возрелых особей в гидрологически-замкнутой акватории. Мы попробовали на имеющихся
1224 материалах проверить данную гипотезу. Поскольку для маком в Белом море показано
1225 (**Semenova_1980; Maximovich_1985**), что ключевым фактором для возможности по-
1226ловозрелости является именно размер, а не возраст животного, и этот размер для макомы
1227 составляет 8 мм, мы оценивали корреляцию численности годовых особей в поселении с
1228 численностью особей длиной более 8 мм в предыдущий год (т.е. в год оседания) (рис. ??).
1229 Коэффициент коллерации Спирмена между указанными параметрами был достоверный,
1230 но низкий (*Spearman* $\rho = 0,39, p < 0,0001$).

1231 Если предположить, что при размножении формируется общий личиночный пул, а в
1232 дальнейшем на выживаемость влияют зимние условия, можно предположить, что гео-
1233 графически близкие поселения должны пополняться синхронно. Мы проверили гипоте-
1234 зу о синхронности пополнения поселений при помощи корреляции Мантеля (табл. ??).
1235 Синхронность в пополнении была показана для ряда участков. В поселении на о. Горелом
1236 успешные пополнения происходили синхронно с поселениями на материковой литорали в
1237 Лувенъге и двумя участками литорали на о. Ряшкове (Южная губа и Западная Ряшко-
1238 ва салма). Также элементы синхронности были отмечены для поселений на о. Ряшкове с
1239 участком в эстуарии р. Лувенъги.

1240 Также было проведено сравнение степени синхронности динамики пополнения посе-
1241 лений (в качестве меры синхронности использовали значение коэффициента корреляции
1242 Мантеля) и расстояния между участками. Не было показано достоверной связи между
1243 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.

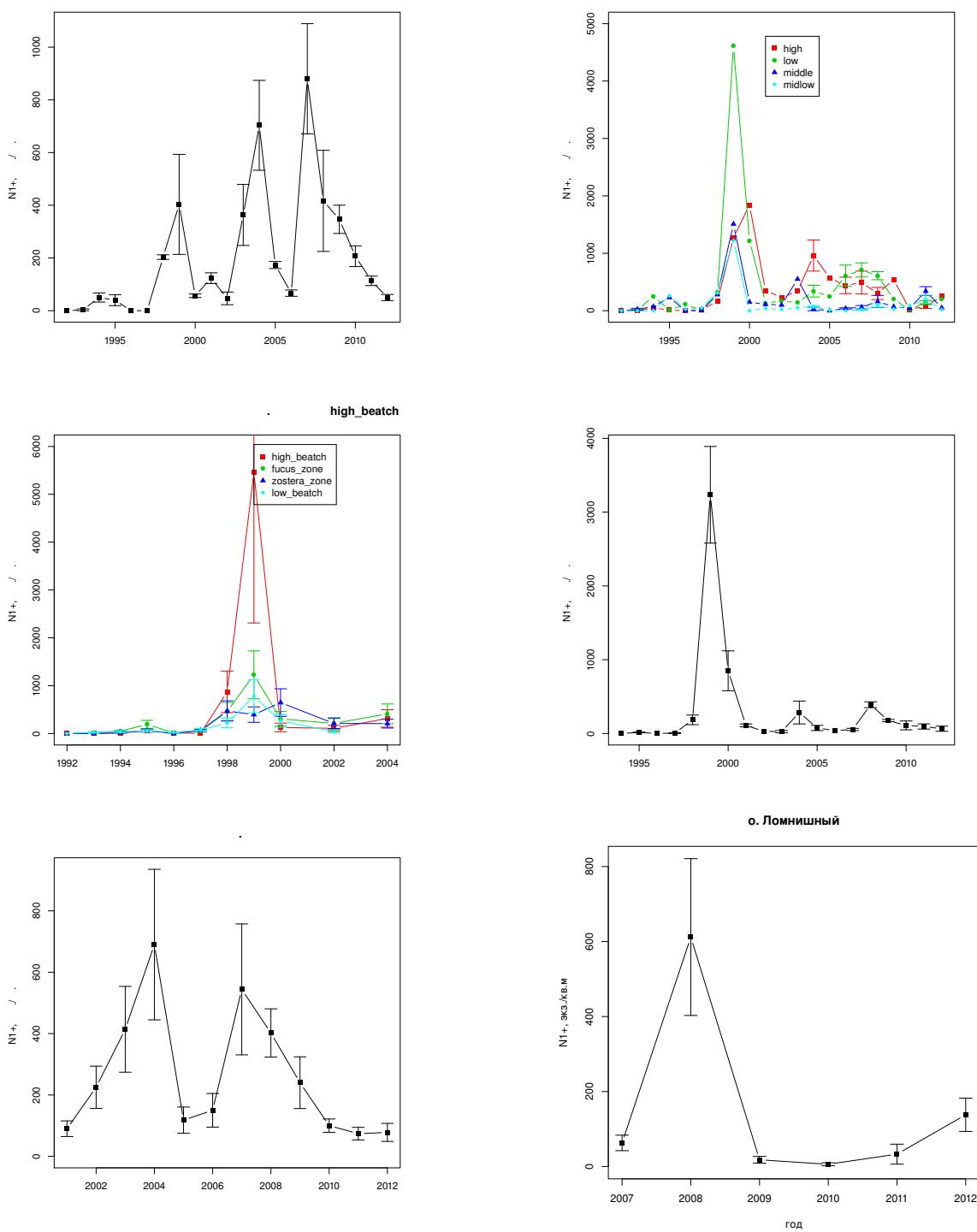


Рис. 34. Динамика численности годовых *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива

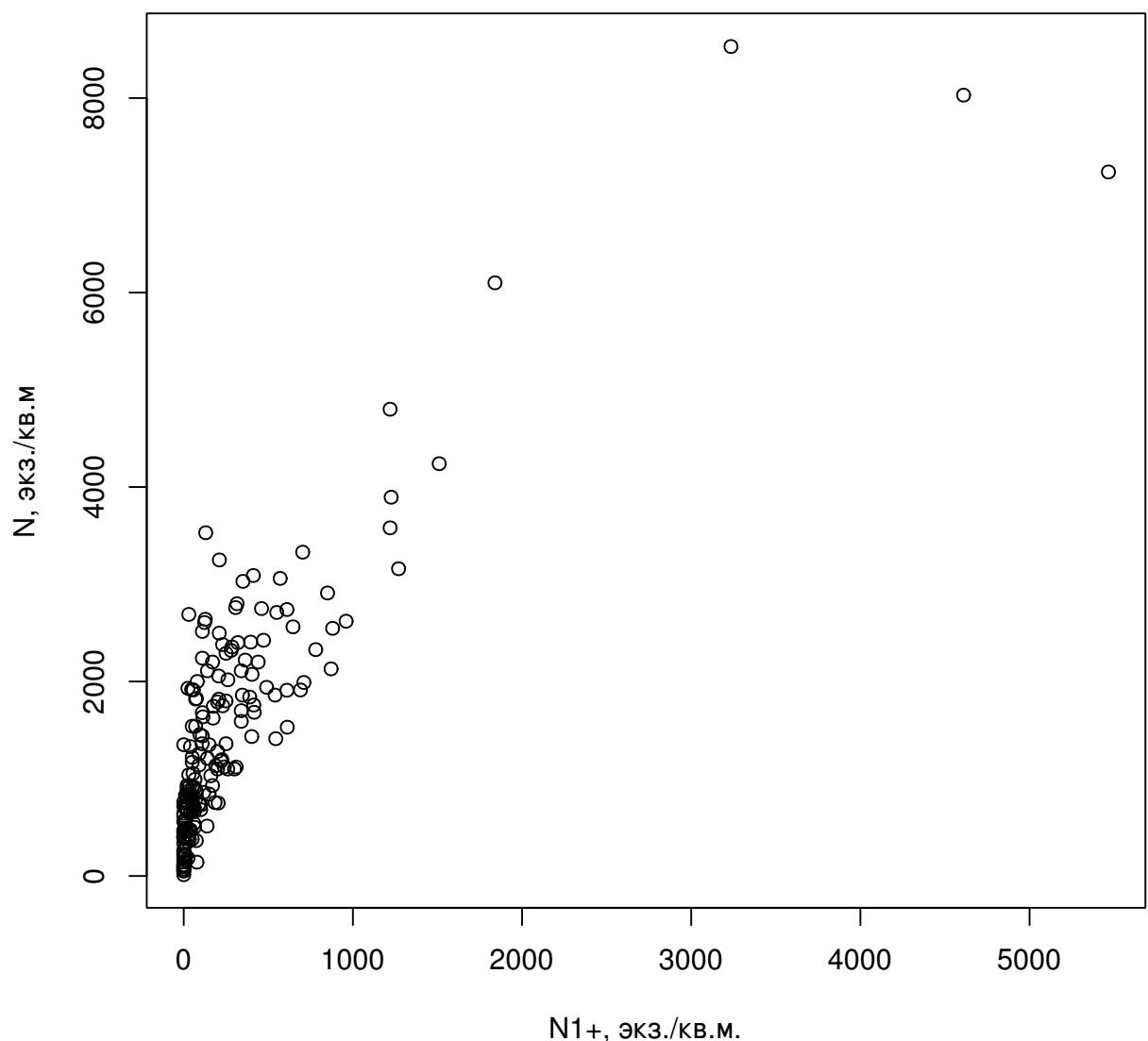


Рис. 35. Соотношение общей численности *Macoma balthica* и численности особей возрастом 1+
Примечание: N1+ — численность маком возрастом 1 год, экз./м². N — общая численность маком в поселении, экз./м².

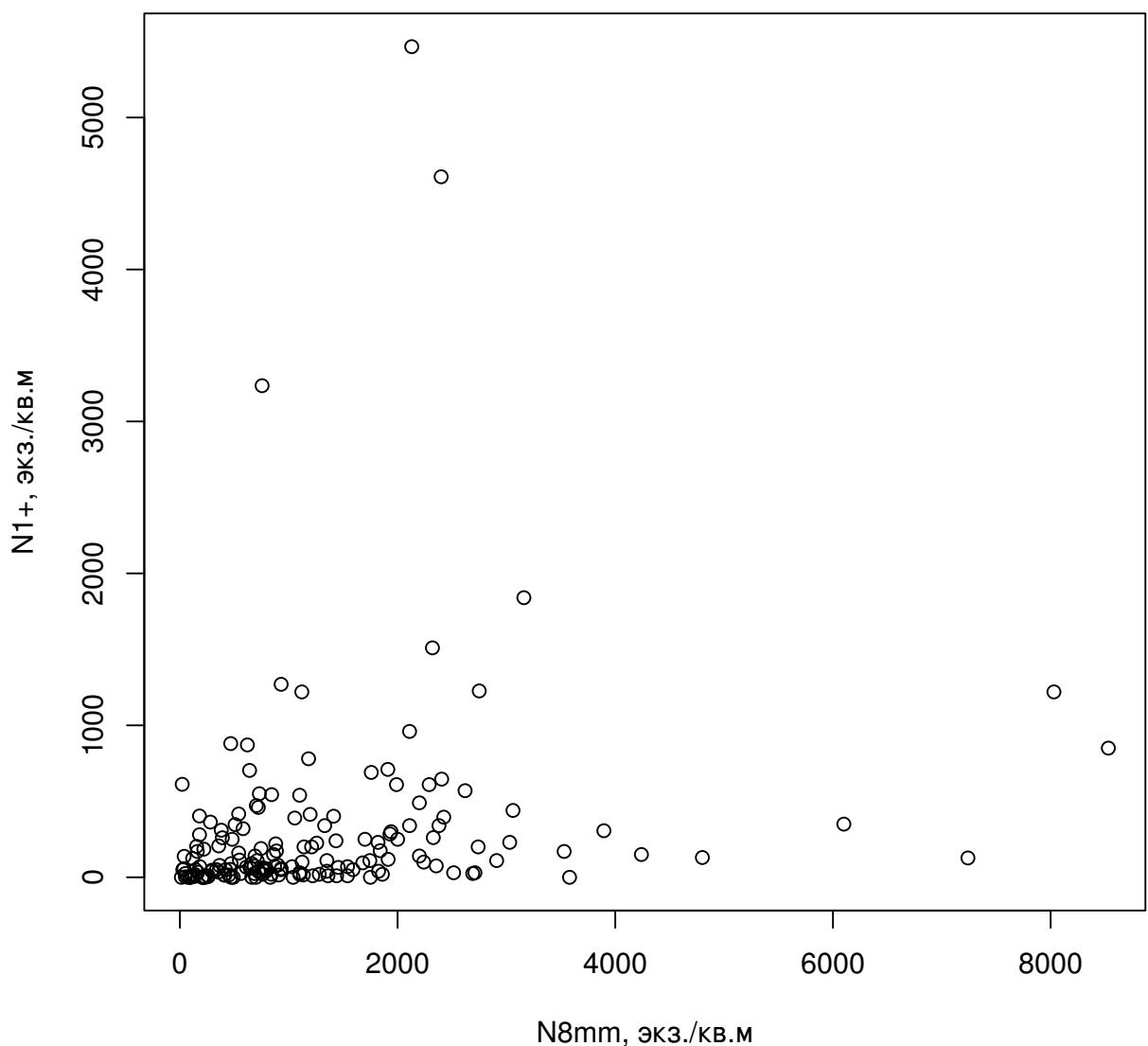


Рис. 36. Связь численность годовалых особей *Macoma balthica* и количества половозрелых особей в год их оседания

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.

1244 12 Обсуждение результатов.

1245 12.1 Физико-географическая характеристика Белого и Баренцева 1246 морей

1247 Белое и Баренцево моря — арктические моря, однако литоральная фауна во многом
1248 сформирована boreальными видами (*Zenkevich_1963*). Однако условия обитания гид-
1249 робионтов в них значительно отличаются.

1250 12.1.1 Белое море

1251 Белое море глубоко врезается в материк, и с этим связывают континентальность кли-
1252 мата: лето относительно теплое, зима продолжительная и суровая. Зимой температура
1253 воздуха может опускаться до $-20 - -30^{\circ} C$, а летом подниматься до $+30^{\circ} C$, хотя обычно
1254 не превышает $15 - 20^{\circ} C$. В северных районах Белого моря температура воздуха в среднем
1255 ниже, чем в южных (*Babkov_Golikov_1984*). Для губы Чупа минимальная температу-
1256 ра воздуха наблюдается в январе (в среднем $-11^{\circ} C$), а максимальная в июле (в среднем
1257 $+14,7^{\circ} C$) (*Babkov_1982*).

1258 Летом в вершинных частях заливов и на мелководье вода может прогреваться до $20 -$
1259 $24^{\circ} C$. Зимой температура воды отрицательная, порядка $-1,5^{\circ} C$ (*Babkov_Golikov_1984*
1260). Кандалакшский залив является наиболее прогреваемым участком. В западной его ча-
1261 сти среднегодовая температура воды составляет $4^{\circ} C$ (при разбросе от $3,2$ до $5,1^{\circ} C$),
1262 а амплитуда межsezонных колебаний составляет в среднем $14,8^{\circ} C$ (от $13,0$ до $16,5^{\circ} C$)
1263 (*Kuznecov_1960*). В губе Чупа среднегодовая температура всей толщи воды составляет
1264 менее $2^{\circ} C$. Поскольку литораль находится в зоне влияния поверхностной водной массы,
1265 то зимой обитатели подвергаются воздействию отрицательных температур ($-1,5^{\circ} C$), в то
1266 время как летом вода на литорали прогревается до $+19,3^{\circ} C$ (*Babkov_1982*).

1267 Другим важным для гидробионтов фактором является соленость воды. В Белом море
1268 среднегодовая соленость поверхностных вод составляет $23 - 25 \%$. По данным А.И.Бабкова
1269 и А.Н.Голикова (*Babkov_Golikov_1984*) в районе Кандалакши соленость может изме-
1270 няться от 7 до 26% . Такие колебания связаны с обширным материковым стоком, частично
1271 с осадками и, в первую очередь, с весенним таянием льдов (*Naumov_Fedyakov_1993*).
1272 Вода в губе Чупа значительно распреснена, в первую очередь за счет стока рек Пулонга и
1273 Кереть, но также за счет ручьев. В верхнем 10 метровом слое, то есть в слое, омывающем
1274 литораль, отмечены сезонные колебания солености более 10% (от 15 до 26%), при этом
1275 максимальная соленость достигается в ноябре, а минимальная — в апреле (*Babkov_1982*
1276).

1277 В зимнее время для Белого моря характерен ледовый покров. При подвижках припая
1278 возможно истирание выступающих над поверхностью структур, в том числе живых орга-
1279 низмов. Кроме того, возможен перенос организмов, вмерзших в лед или находящихся на
1280 примерзших водорослях. Время ледостава в разных районах Белого моря отличается. В

1281 губах Кандалакшского залива лед появляется в первой половине сентября и держится до
1282 второй половины мая. В губе Чупа формирование льда начинается в устьях рек и ручьев,
1283 а также в небольших закрытых губах, где на формирование льда мало оказывает влияние
1284 ветрового волнения. Неподвижный лед обычно формируется в первой половине декабря.
1285 Продолжительность ледостава в среднем составляет 5 месяцев, но в суровые годы может
1286 доходить до 7 месяцев.

1287 Исследованные нами участки были расположены в основном вершине Кандалакшско-
1288 го залива, кроме того, мы располагаем данными о поселениях маком в губе Чупа. Пред-
1289 ставленные в исследовании участки были достаточно разнообразны в географическом и
1290 абиотическом плане. Представлены поселения, расположенные как на материковой ли-
1291 торали (бухта Лисья, пролив Подпахта, Лувеньга), так и на островах (два участка на
1292 о. Кереть, два участка на о. Ряшков, о. Ломнишный, о. Горелый Лувеньгских шхер). Два
1293 участка (эстуарий р. Лувеньги, Сухая салма) расположены в области влияния эстуариев
1294 рек (Лувеньга и Кереть, соответственно) и характеризуются пониженной соленостью по
1295 сравнению с остальными. Разнообразна и степень прибойности: от прибойной литорали
1296 в б. Ключиха до затишных губ (участки в Сухой салме, в Южной губе о. Ряшкова, на
1297 о. Горелом).

1298 Таким образом, участки биотопически разнородны и относительно полно характери-
1299 зуют разнообразие илисто-песчаных литоралей в Кандалакшском заливе.

1300 12.1.2 Баренцево море

1301 Баренцево море — окраинное море, характерной особенностью гидрологического режи-
1302 ма Баренцева моря является наличие двух водных масс — арктической (полярные воды,
1303 большую часть года покрыты плавучими льдами) и субарктической (субполярных вод,
1304 свободных от плавучих льдов) (**Adrov _ 1992**).

1305 Постоянный подток теплых атлантических вод препятствует образованию льда вдоль
1306 Мурманского побережья, и он встречается главным образом во внутренних частях губ и
1307 заливов. Несколько большее количество льда образуется ежегодно в юго-восточном районе
1308 Мурмана, в то время как по Западному Мурману, как правило, не образуется сплошного
1309 припая. В основном, исключая некоторые опресненные закрытые бухты и заливы, влияние
1310 морского льда на распределение животных невелико, гораздо большее значение зимой
1311 играет сильное промораживание литорали во время отлива (**Propp _ 1971**).

1312 Приливы на Мурмане являются правильными полусуточными и образуются единой
1313 атлантической приливной волной. Далее она распространяется вдоль Мурмана на восток
1314 до Новой Земли. Высота приливной волны составляет 3 метра.

1315 В среднем, соленость вод у Мурманского побережья составляет 33,2 – 33,6 %. Только
1316 весной во время сезонного увеличения берегового стока наблюдается краткое распреснение
1317 поверхностных слоев до 28–30 %, однако толщина опресненного слоя не превышает 2–3 м.

1318 Кольский залив — самый крупный из заливов Мурманского побережья Баренцева моря,
1319 лежит на границе Восточного и Западного Мурмана. Географически в Кольском за-

1320 ливе выделяется три части, называемые коленами залива.

1321 Первое, северное или нижнее колено простирается от входа в Кольский залив до линии,
1322 соединяющей устье губы Средней и мыс Лас. Эта часть залива наиболее глубоководная
1323 (более 400 м). Береговая линия северного колена Кольского залива чрезвычайно изрезана,
1324 и здесь находятся самые крупные губы, в том числе Пала-губа, ставшая объектом наших
1325 наблюдений (**Derugin_1915**).

1326 Среднее колено (глубины до 200 м) изогнуто в направлении к северо-западу и простира-
1327 ется на юг до мысов Пинагория и Мишукова. Второй участок наблюдений был расположен
1328 в районе границы северного и среднего колена Кольского залива (Ретинское).

1329 Южная или верхняя часть наиболее мелкая (глубина около 50 м), имеет направление
1330 с севера на юг, как и нижняя. В кут Кольского залива впадает две крупные реки —
1331 Тулома и Кола, и одна более мелкая — Лавна (**Derugin_1915**). В районе самого узкого
1332 участка Кольского залива (Абрам-мыс) был расположен третий участок исследования в
1333 данном районе. Последний участок, исследованный в Кольском заливе был расположен
1334 на западном берегу залива в черте города Мурманск (Северное Нагорное) в 3 км от устья
1335 реку Туломы.

1336 Воды Кольского залива неоднородны по своим свойствам. Это связано с несколькими
1337 причинами: большая протяженность залива, наличие глубоко вдающихся в побережье губ,
1338 влияние стока рек и ручьев. Гидрологическое лето начинается в поверхностных слоях воды
1339 в начале июля и продолжается до конца августа. Летом вода прогревается до $+8 - +18^{\circ} C$
1340 в различных частях залива.

1341 В северном колене залива летом поверхностный слой значительно распреснен и со-
1342 леность может достигать 8 %, причем толщина распресненного слоя может достигать
1343 3 – 4 метров. Глубже соленость не опускается ниже 30 % и у дна достигает 34 %. Зимой
1344 соленость поверхностного слоя также составляет 30 – 34 %.

1345 В южном колене в районе Абрам-мыса колебания солености на поверхности еще более
1346 заметны. Здесь сказывается не только сезонность стока, но и значительное влияние оказы-
1347 вает приливно-отливные течения. Летом во время прилива поверхностный слой толщиной
1348 до 3 метров обладает соленостью от 2 до 16 %, в то время как на глубине 3 метра соленость
1349 колеблется в пределах от 28 до 31 %. В отлив мощность опресненного слоя увеличивается
1350 до 8 метров, а поверхностная вода становится практически пресной (**Derugin_1915**).

1351 Таким образом, исследованные нами участки в Кольском заливе расположены в кон-
1352 трастных по географическим условиям его частях и позволяют относительно полно судить
1353 о данной акватории.

1354 Фауна литораль Западного Мурмана наиболее богата по сравнению с остальным Мур-
1355 манским побережьем. Традиционно, это связывают с более высокой среднегодовой темпе-
1356 ратурой (температура воздуха в губах Западного Мурмана может быть на $0,4^{\circ} C$ выше по
1357 сравнению с Восточным Мурманом) и соленостью (выше 31 % в поверхностном слое) и за-
1358 крытости губ Западного Мурмана от основной акватории моря (**Guryanova et al_1930**
1359). К сожалению, данный регион оказался для нас малодоступен при исследованиях, и мы

1360 располагаем лишь данными об обилии маком в губах Ура и Печенга. Однако данные губы
1361 расположены в разных частях Западного Мурмана, что позволяет нам делать предваритель-
1362 ные выводы о данном регионе.

1363 Береговая линия Восточного Мурмана менее изрезана, чем Западного Мурмана. По-
1364 бережье большинства небольших заливов и губ не защищено от прибойного воздействия
1365 (**Guryanova_Ushakov_1929**). Таким образом, Восточный Мурман на большем его про-
1366 тяжении не является благоприятным для развития литоральных инфаунных сообществ,
1367 однако существуют глубоко вдающиеся в побережье бухты, в которых обнаруживается
1368 меньшее волновое воздействие. Именно на литорали таких губ и заливов и формируются
1369 наиболее богатые инфаунные сообщества данного региона, включающие *M. balthica*.

1370 Наши исследования охватывают Восточный Мурман на значительном его протяжении:
1371 6 участков от губы Гаврилово до губы Ивановская (длина береговой линии более 150 кило-
1372 метров). Обследованные бухты варьируют по длине, степени изолированности и наличию
1373 в них ручьев и небольших рек, влияющих на локальное опреснение.

1374 География исследований охватывает в том числе Дальний пляж губы Дальнезеленец-
1375 кой — исторически наиболее обследованной бухты на Мурмане. Губа Дальнезеленецкая
1376 включает в себя две бухты — бухта Оскара и бухта, в кутовой части которой располагается
1377 литоральная отмель Дальнего Пляжа. Важной характеристикой губы является изолиро-
1378 ванность ее от интенсивного волнового воздействия за счет наличия островов на входе.

1379 При максимальных отливах протяженность литорали Дальнего пляжа с северо-запада
1380 на юго-восток составляет около 460 м, а с юго-запада на северо-восток — около 400 м.

1381 В южной части отмели располагается дельта небольшого Зеленецкого ручья, вызываю-
1382 щего незначительное опреснение. Так, грунтовая вода, взятая у самого ручья, имеет соле-
1383 ность 32,9 ‰, а взятая на два метра в стороне от ручья — 34,07 ‰(**Prigorovskiy_1948**).
1384 Гидрологический режим характеризуется тем, что в бухту заходят воды из более глубоких
1385 и холодных слоев открытого моря, что вызывает уменьшение температуры и повышение
1386 солености (**Voronkov_et_al_1948**).

1387 Волновая активность в губе не превышает 1,5 – 2 балла (**Alexeev_1976**). Наиболее
1388 сильному волновому воздействию подвержена южная и юго-восточная части отмели, где
1389 на галечно-валунном пляже располагается зона штормовых выбросов. Придонная ско-
1390 рость течений, вызванных приливной волной, составляет 0,8 м/сек. при глубине 0,3-0,5
1391 метров и 0,06 м/сек. при глубине более 2 метров.

1392 Для песчаных отмелей характерна только одна граница — уровень высачивания, кото-
1393 рый делит пляж на две части, отличающиеся по условиям увлажненности донного осадка
1394 во время отлива (**Streltsov_Agarova_1978**). Обширный, располагающийся ниже уров-
1395 ния высачивания и увлажненный во время отлива «ватт» простирается от отметок 1,25 до
1396 2,1 м. над нулем глубин, сменяясь выше уровня высачивания узким 30-метровым пляжем,
1397 где вода, занимавшая во время прилива интерстициальное пространство, вместе с грун-
1398 товыми водами вытекает на поверхность донного осадка. В западной части пляжа, самые
1399 верхние горизонты заняты валунной грядой (**Agarova_et_al_1976**).

1400 Грунты отмели однообразны почти на всем ее протяжении. Мощность верхнего слоя
1401 ничтожна, и составляет 5–8 см Prigorovskiy _1948). Для отмели процессы размыва пре-
1402 обладают над накоплением. Даже в зоне относительно высокой аккумуляции, в «языках»
1403 дельты ручья, мощность гоноценовых отложений составляет всего 15 – 30 см.

1404 Максимальная концентрация песков (более 90% по массе) отмечена в юго-восточной
1405 оконечности у подножья террасы, сложенной древними морскими песками. Еще одной
1406 особенностью пляжа является повышенное содержание алевропелитов (Pavlova _1976).
1407 Их локализация на пляже обусловлена эрозивной волноприбойной деятельностью, доми-
1408 нирующей при среднем уровне малой воды (Alexeev _1976).

1409 Органическое вещество представлено гумусовыми соединениями и битумоидами мест-
1410 ного и континентального происхождения (Gurevich _Yakovleva _1976). Наши монито-
1411 ринговые работы в губе Дальнезеленецкая продолжают череду количественных гидробио-
1412 логических исследований данного района (Prigorovskiy _1948; Matveeva _et _al _1955;
1413 Streltsov _et _al _1974; Agarova _et _al _1976; Zhukov _1984).

1414 Таким образом, выбранные участки достаточно разнообразны по своей географической
1415 приуроченности и связанных с ней абиотических градиентов (температура и соленость).

1416 12.2 *Macoma balthica* как массовый элемент в сообществах литорали 1417 северных морей

1418 12.3 Обилие *Macoma balthica* в европейской части ареала

1419 Традиционно считается, что *M. balthica* амфибoreальный вид.

1420 В Атлантическом океане данный вид встречаются по всему европейскому побережью
1421 до Франции на юге. По американскому — от штата Джорджия на юге до моря Баффи-
1422 на и западного побережья Гренландии на севере. В Тихом океане *M. balthica* встречается
1423 до залива Посьет в Японском море по азиатскому берегу, и до Сан-Диего — по амери-
1424 канскому. Также данный вид заходит в моря Северного Ледовитого океана: Норвежское,
1425 Баренцево, Белое, Карское, Чукотское и Бофорта. В западном секторе Арктики, самые
1426 восточные находки вида — из Байдарацкой губы Карского моря, а самые северные — со
1427 Шпицбергена (Semenova _1974; Kafanov _1985; Maximovich _1985; Meehan _1985;
1428 Naumov _Skorobogatov _1987; Meehan _et _al _1989; Hummel _et _al _1997).

1429 Современные молекулярные исследования показывают неоднородность вида *M. balthica*
1430 sensu lato в пределах ареала. В настоящее время по результатам аллозимного анализа
1431 предлагают выделять атлантический (*M. balthica rubra* и тихоокеанский *M. balthica balthica*
1432 подвиды. Однако в морях, связанных с Атлантикой, существуют очаги распространения
1433 тихоокеанской формы. Так, в Балтийском и Баренцевом море Атлантическая и Тихооке-
1434 анская формы сосуществуют и образуют гибриды (Vainola _2003). В Белом море встре-
1435 чается в основном *M. b. balthica*, и лишь в устье Онеги было обнаружено два экземпляра
1436 *M. b. rubra* (Nikula _et _al _2007).

1437 Мы рассматривали полученные нами данные об обилии маком в Белом и Баренцевом

1438 морях в контексте литературных данных об обилии данного вида в европейской части
1439 ареала.

1440 13 Выводы

- 1441 1. Для Белого моря типичны поселения *Macoma balthica* с численностью 700 – 800 экз./м²
1442 (при варьировании от 10 до 8500 экз./м²). Варьирование обилия связано в первую
1443 очередь с численностью годовалых особей.
- 1444 2. Для литорали восточной части Мурманского побережья баренцева моря типичны
1445 поселения *Macoma balthica* с численностью менее 100 экз./м² (при варьировании от
1446 30 до 3350 экз./м²).
- 1447 3. Отдельные районы Кандалакшского залива Белого моря не различаются по средней
1448 численности особей *Macoma balthica*.
- 1449 4. Численность особей *Macoma balthica* в Баренцевом море на Восточном Мурмане ни-
1450 же, чем на Западном и в Кольском заливе.
- 1451 5. Среднее обилие *Macoma balthica* в поселениях Белого моря и Кольского залива Ба-
1452 ренцева моря выше, чем в других частях ареала.
- 1453 6. Макомы в Баренцевом море гетерогенны по скорости роста: Максимальный годовой
1454 прирост отмечен у особей среднего размера (возраста) — 6–9 мм в среднем горизонте
1455 литорали.
- 1456 7. В пределах Восточного Мурмана средний годовой прирост особей *Macoma balthica*
1457 увеличивается в более восточных районах по сравнению с западными.
- 1458 8. Численность спата *Macoma balthica* в Белом море может варьировать на порядок в
1459 пределах незначительной акватории (4000 – 10000 экз./м²).
- 1460 9. Динамика численности годовалых особей *Macoma balthica* позволяет говорить о нее-
1461 жегодном успехе пополнения поселений в Белом море.
- 1462 10. Динамика численности *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря де-
1463 monstrирует элементы синхронности в поселениях, расположенных на расстоянии от
1464 1 до 100 км, однако напрямую расстояние между участками не коррелирует со сте-
1465 пенью синхронности динамики поселений.
- 1466 11. Динамика размерной структуры поселений *Macoma balthica* в Белом и Баренцевом
1467 представлена двумя типами.
Более распространенный вариант: чередование бимодального и мономодального рас-
1468пределение особей по размерам. При этом первый пик формируют молодые особи
1469 (обычно длиной до 5 мм), а в случае бимодальной добавляется второй модальный
1470 класс из взрослых особей (в Белом море длиной 9 – 12 мм, в Баренцевом 10 – 17 мм).
1471 Такой тип динамики связан с различной успешностью ежегодного пополнения по-
1472 селений молодью и наличием внутривидовой конкуренции между взрослыми и мо-
1473 лодыми особями. В некоторых условиях формируется более редкий тип динамики с
1474

1475 ежегодным повторением мономодальной размерной структуры. Возможно, это свя-
1476 зано со специфическими условиями гидродинамики, в которых происходит разделение
1477 молодых и старых особей по способу питания и, таким образом, снижение внутриви-
1478 довой конкуренции и возможность большего успеха ежегодного пополнения поселе-
1479 ния молодью. Другое возможное объяснение — формирование такого типа динамики
1480 в поселениях, находящихся под прессом хищников, которые уменьшают численность
1481 взрослых особей.

1482 Благодарности

1483 В заключение я хочу поблагодарить администрацию Кандалакшского заповедника и
1484 лично А. С. Корякина за поддержку наших экспедиций на Белом и Баренцевом морях.
1485 Я благодарна администрации СПбГУ, биологического факультета и кафедры ихтиологии
1486 и гидробиологии за возможность работы на Морской биологической станции СПбГУ.

1487 На Баренцевом море мы работали вместе с сотрудниками Мурманского морского био-
1488 логического института, Мурманского государственного технического университета и По-
1489 лярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океаногра-
1490 фии: М.В. Макаров, С.В Малавенда, С. С. Малавенда, О. Тюкина, И. П. Прокопчук, ко-
1491 торые оказывали нам всяческую поддержку.

1492 Эта работа не могла бы состояться без моих коллег по экспедициям: Беломорской экс-
1493 педиции ГИПС ЛЭМБ, студенческой Баренцевоморской экспедиции СПбГУ, Беломорской
1494 экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Отдельное спасибо руководи-
1495 телям экспедиций: А. В. Полоскину, И. А. Коршуновой, Д. А. Аристову, Е. А. Генельт-
1496 Яновскому, М.В. Иванову за возможность работы в экспедиционных командах и помошь
1497 в сборе материала.

1498 Я благодарю А. В. Полоскина, Д. А. Аристова, К. В. Шунькину, А. В. Герасимову (ка-
1499 федра ихтиологии и гидробиологии СПбГУ), А. Д. Наумова (ББС ЗИН РАН) за предо-
1500 ставленные материалы.

1501 Постоянные обсуждения с Ю. Ю. Тамберг и В. М. Хайтовым значительно улучшили
1502 мои навыки в статистической обработке материала и помогло мне в работе. На этапе об-
1503 работки данных неоценимую помошь идеями и разъяснениями мне оказали В. М. Хайтов
1504 и Д. А. Аристов.

1505 Кроме того, я не могу не поблагодарить руководителей Лаборатории экологии морско-
1506 го бентоса И. А. Коршуновой, А. В. Полоскину, Е. А. Нинбургу и В. М. Хайтову, которые
1507 13 лет назад убедили меня, что морская биология это очень интересно и вложили много
1508 сил в мое обучение и воспитание. Без них меня бы тут просто не было.

1509 И мой низкий поклон моему научному руководителю Н. В. Максимовичу за конструк-
1510 тивную помошь на всех этапах работы, жесткие споры и долгие беседы, ехидные коммен-
1511 тарии и неизменно доброе отношение.

1512 Данная работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов Санкт-Петер-
1513 бургского государственного университета (1. 0. 134. 2010, 1. 42. 527. 2011, 1. 42. 282. 2012,
1514 1. 38. 253. 2014) и Российского фонда фундаментальных исследований (12-04-01507, 13-04-
1515 10131 К).

¹⁵¹⁶ А Характеристики пробоотбора и среднее обилие *Macoma balthica* на исследованных участках

¹⁵¹⁷

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

продолжение таблицы ?? на следующей странице

продолжение таблицы ??									
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 ?? на следующей странице

продолжение таблицы ??									
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 ?? на следующей странице

продолжение таблицы ??									
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
		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 архипе- лаг	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 ?? на следующей странице

продолжение таблицы ??									
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
		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
	Южная губа о. Ряпкова	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 ?? на следующей странице									

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

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

N , экз./м² — средняя численность *M. balthica*, SEM_N — ошибка среднего для численности, B , г/м² — средняя биомасса *M. balthica*, SEM_B — ошибка среднего для биомассы.

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

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

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

продолжение таблицы ?? на следующей странице

продолжение таблицы ??									
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	2007	СГЛ	32	1/30	87	10,8	26,8	5,57	
	2008	СГЛ	5	1/30	48	15,7	—	—	
Ивановская	2008	ВСЛ	5	1/20	1208	72,8	75,2	1,94	

Примечания: градации мареографического уровня: ВГЛ — верхний горизонт литорали, СГЛ — средний горизонт литорали, НГЛ — нижний горидонт 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.

1520 **В Таксономический состав сообществ макробентоса на**
 1521 **исследованных участках**

1522 Примечание: горизонты литорали: В — верхний, С — средний, Н — нижний, ноль —
 1523 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 ?? на следующей странице						

продолжение таблицы ??						
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 ?? на следующей странице

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

продолжение таблицы ?? на следующей странице

продолжение таблицы ??							
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 balthica</i>	+	+ + + +	+	+	+	+ + + +	
<i>Mya arenaria</i>			+				
<i>Mytilus edulis</i>	+	+ + +	+				
<i>Serripes 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 varia</i>						+	+	
Nemertini								
<i>Amphiporus lactiflorens</i>				+				
<i>Lineus gesserensis</i>		+					+	
<i>Lineus ruber</i>							+	
<i>Nemertini varia</i>	+		+ +	+ +	+	+	+	
Priapulida								
<i>Priapulus caudatus</i>		+			+		+	
Oligochaeta								
продолжение таблицы ?? на следующей странице								

продолжение таблицы ??									
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>	+	++	++	+	+	++	+		

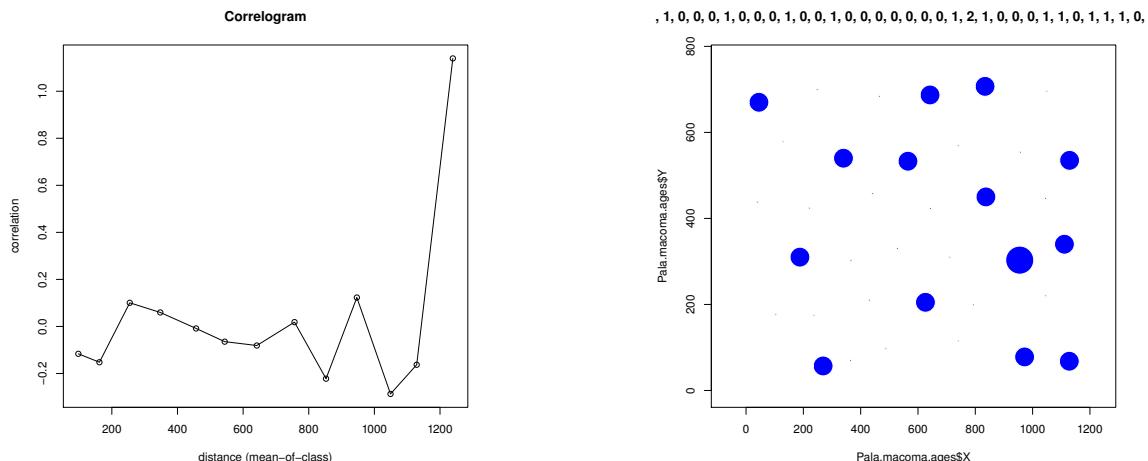
продолжение таблицы ?? на следующей странице

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

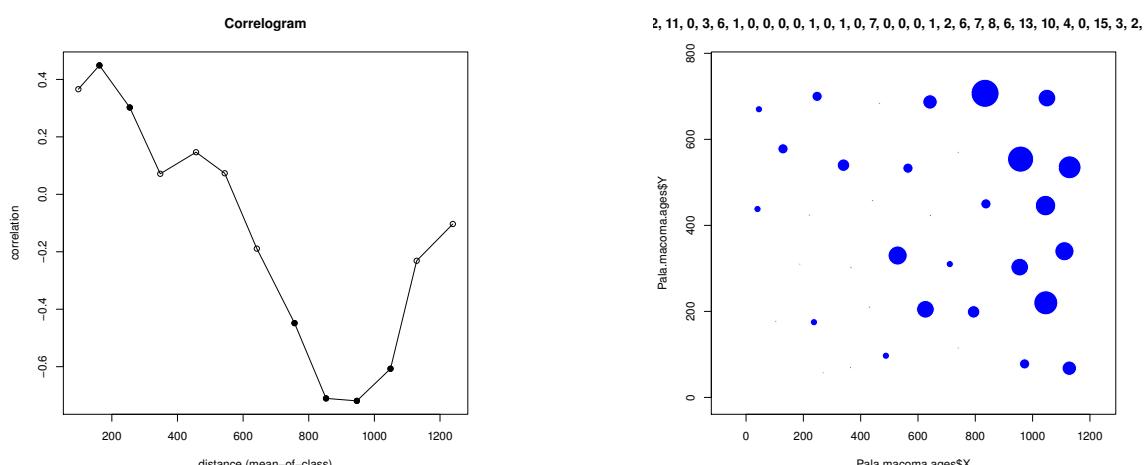
продолжение таблицы ??									
участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне-зеле-нец-кая	Шельпино	Порч-ниха	Ива-нов-ская	
горизонт ли-торали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ	
<i>Cerastoderma edule</i>		++		+	+		+		
<i>Macoma balthica</i>	++	++	++	+++	+	++	+	+	
<i>Mya arenaria</i>				++	+		+	+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

1524 С Приложение. Распределение особей *Macoma balthica* раз-
1525 ного возраста на нижнем горизонте литорали Пала-
1526 губы (Кольский заливы, Баренцево море)

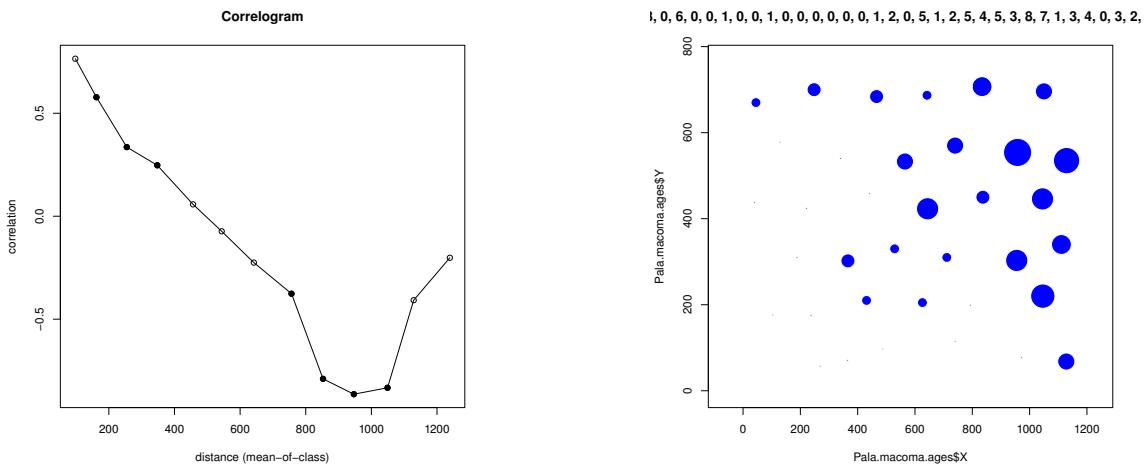
Моллюски возрастом 1+



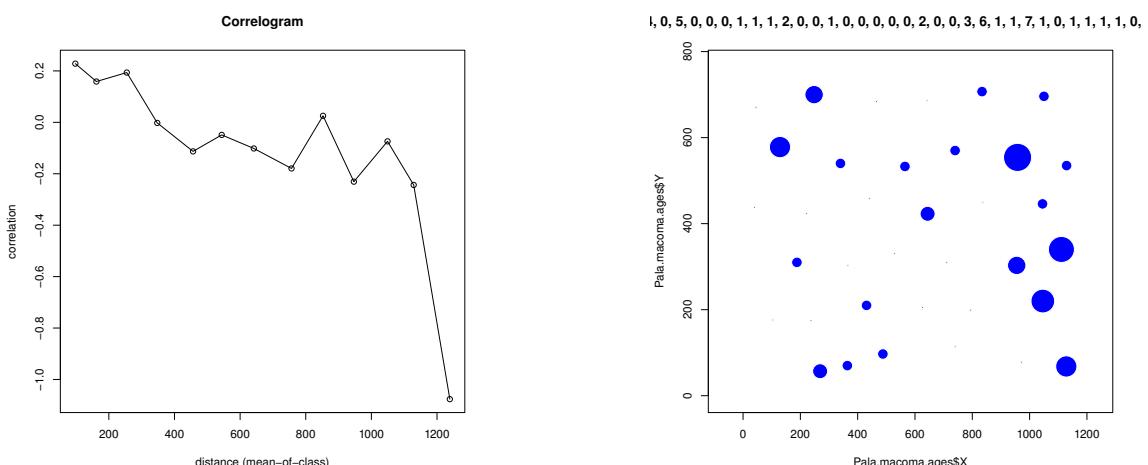
Моллюски возрастом 2+



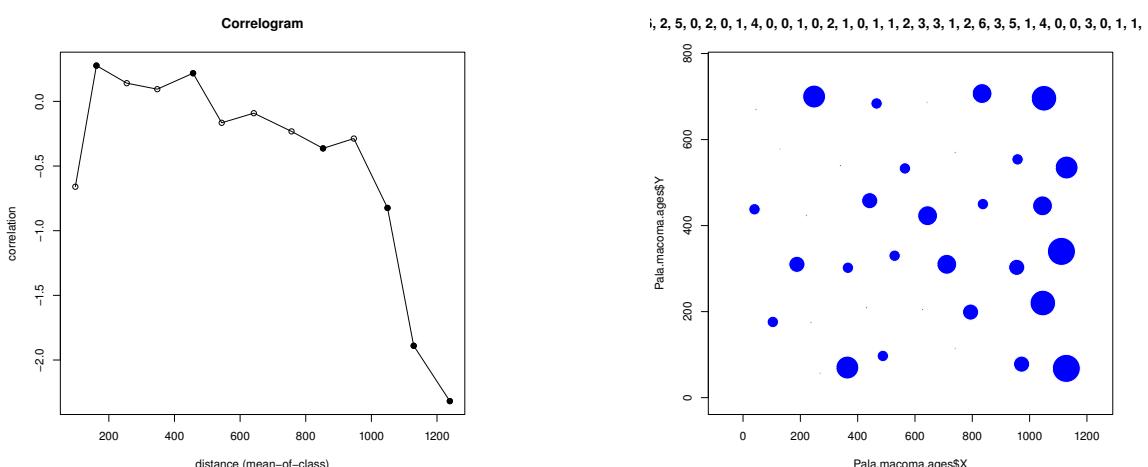
Моллюски возрастом 3+



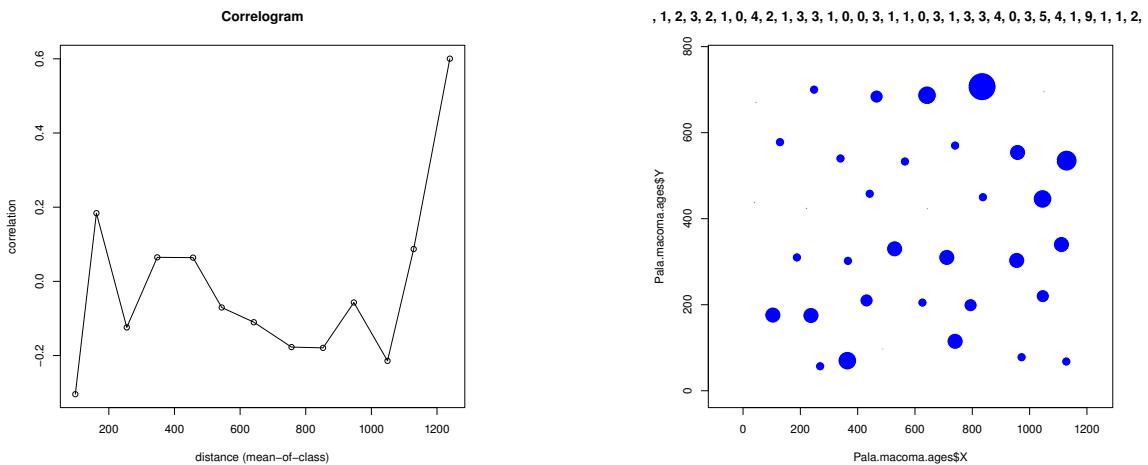
Моллюски возрастом 4+



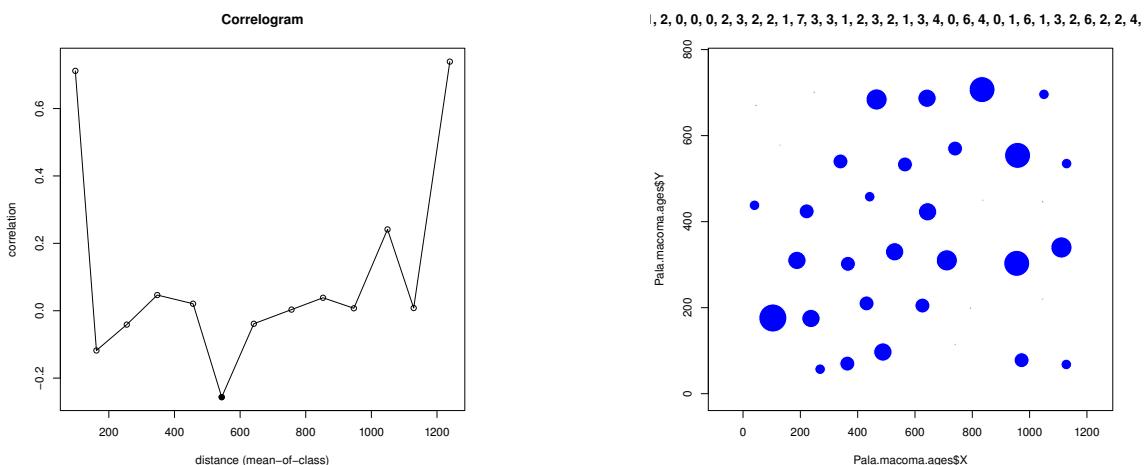
Моллюски возрастом 5+



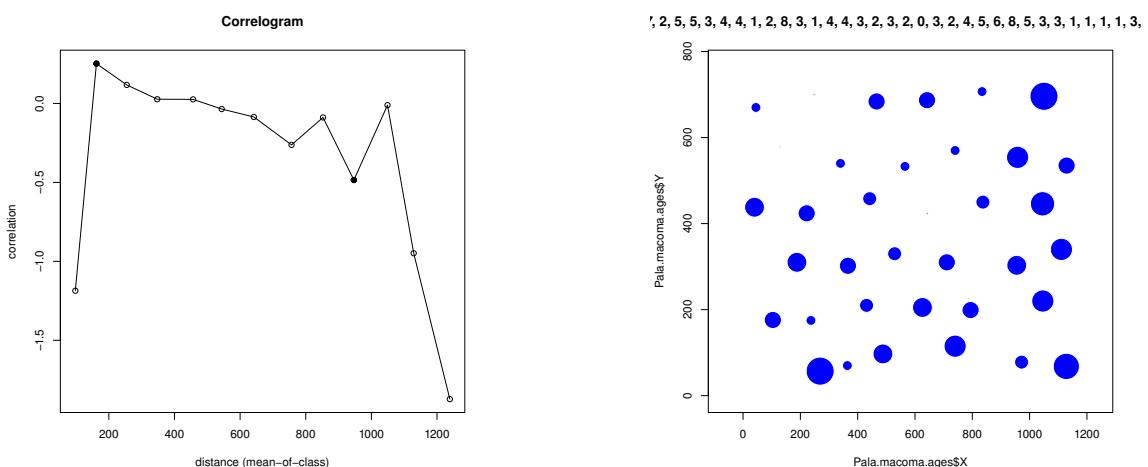
Моллюски возрастом 6+



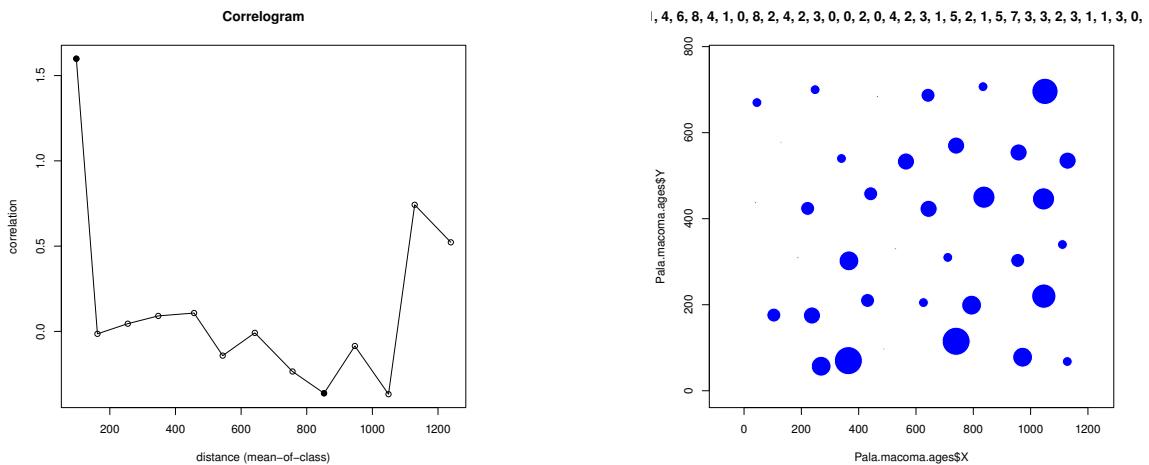
Моллюски возрастом 7+



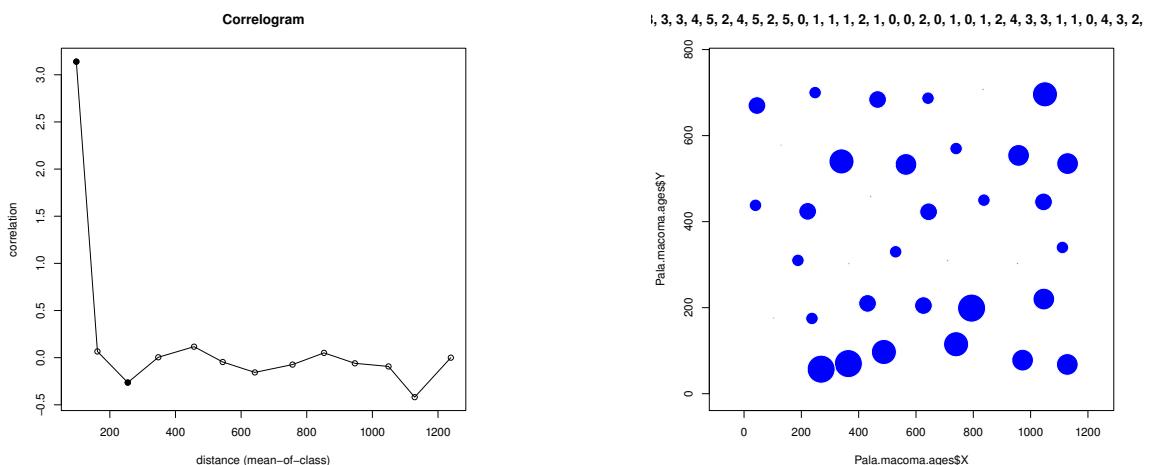
Моллюски возрастом 8+



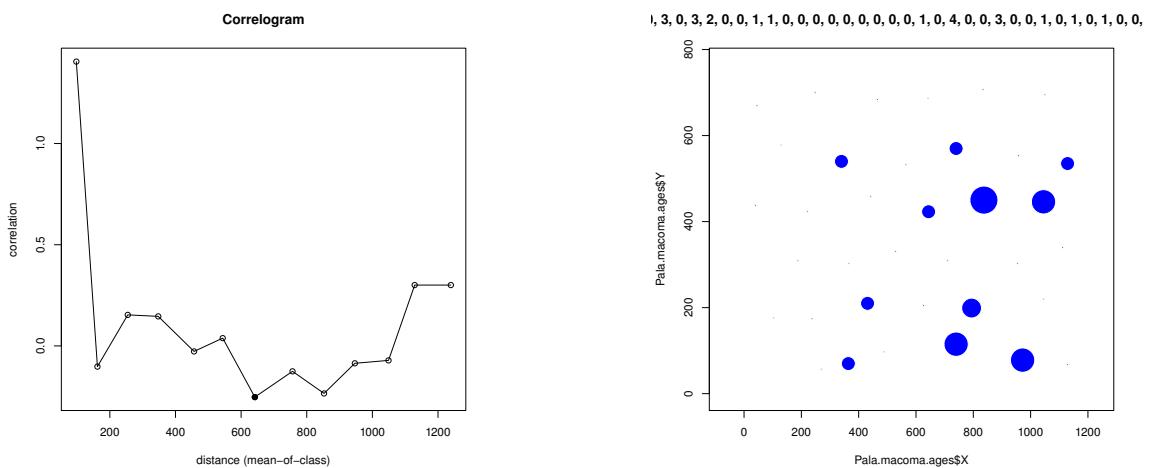
Моллюски возрастом 9+



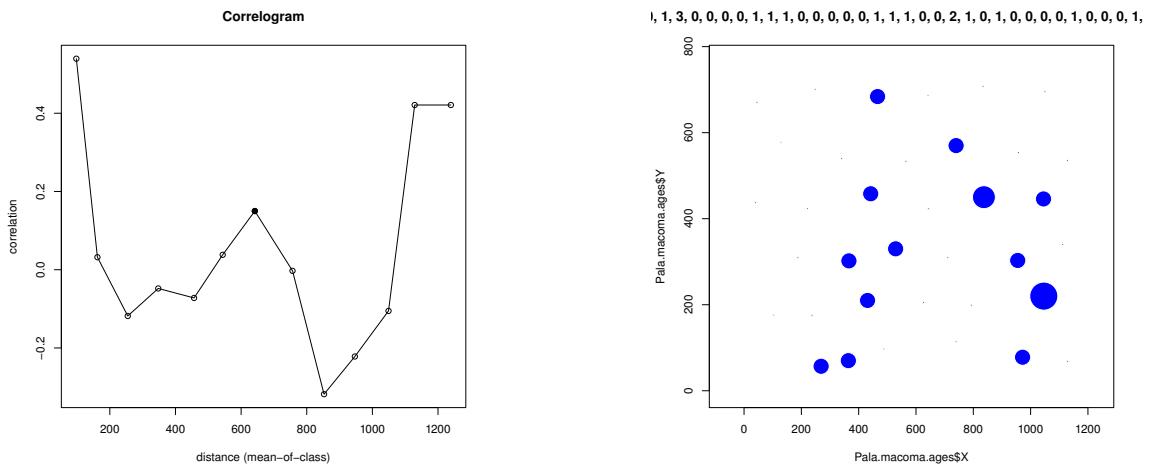
Моллюски возрастом 10+



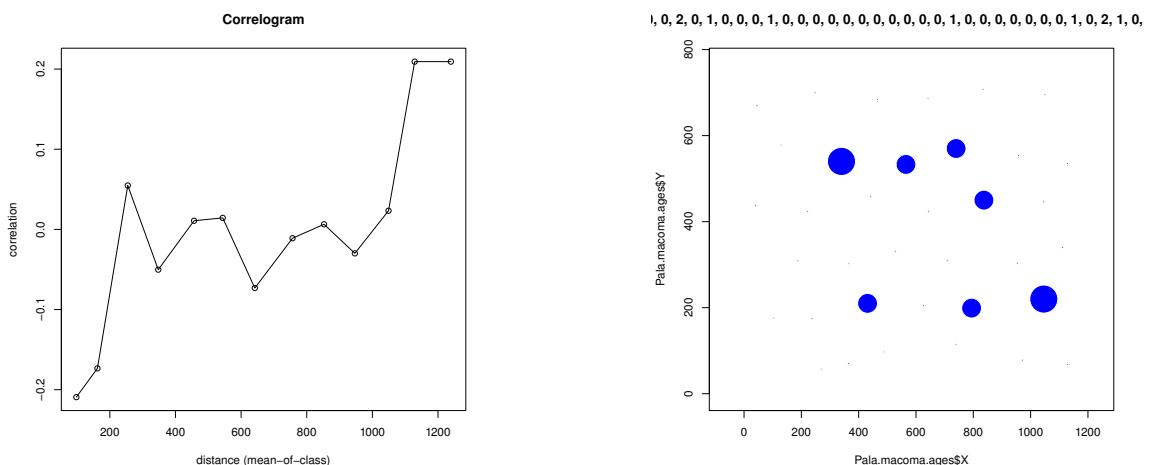
Моллюски возрастом 11+



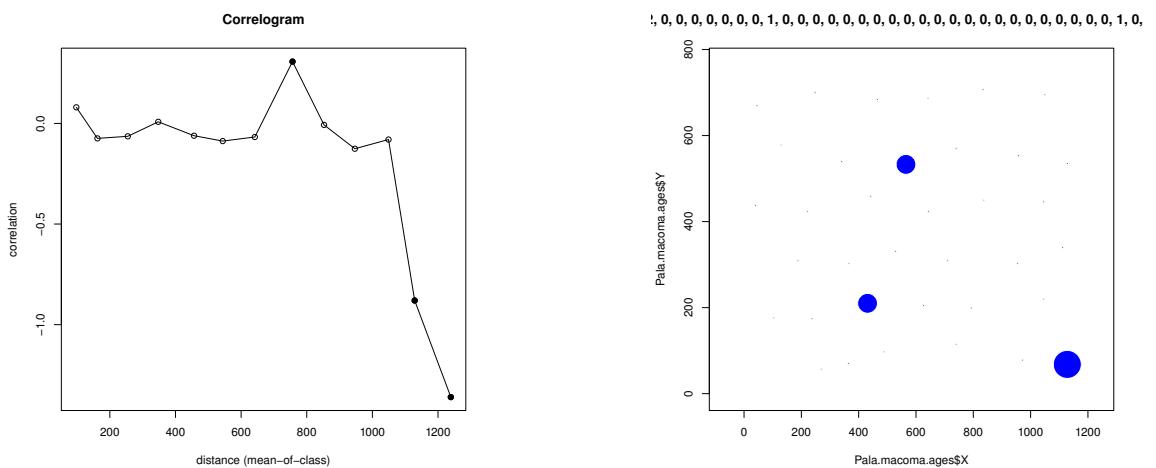
Моллюски возрастом 12+



Моллюски возрастом 13+



Моллюски возрастом 14+



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

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

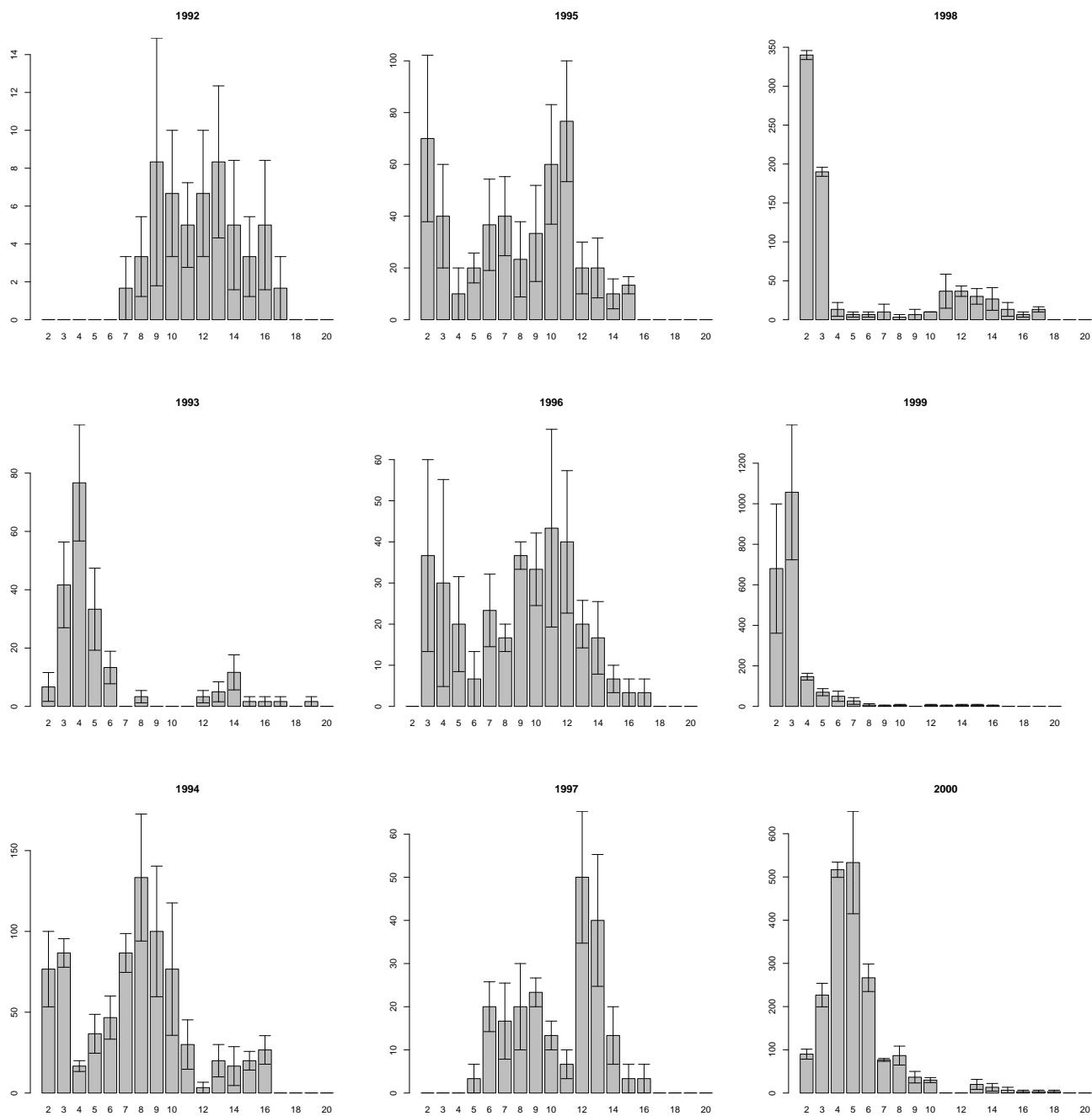


Рис. I. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Лувенъги

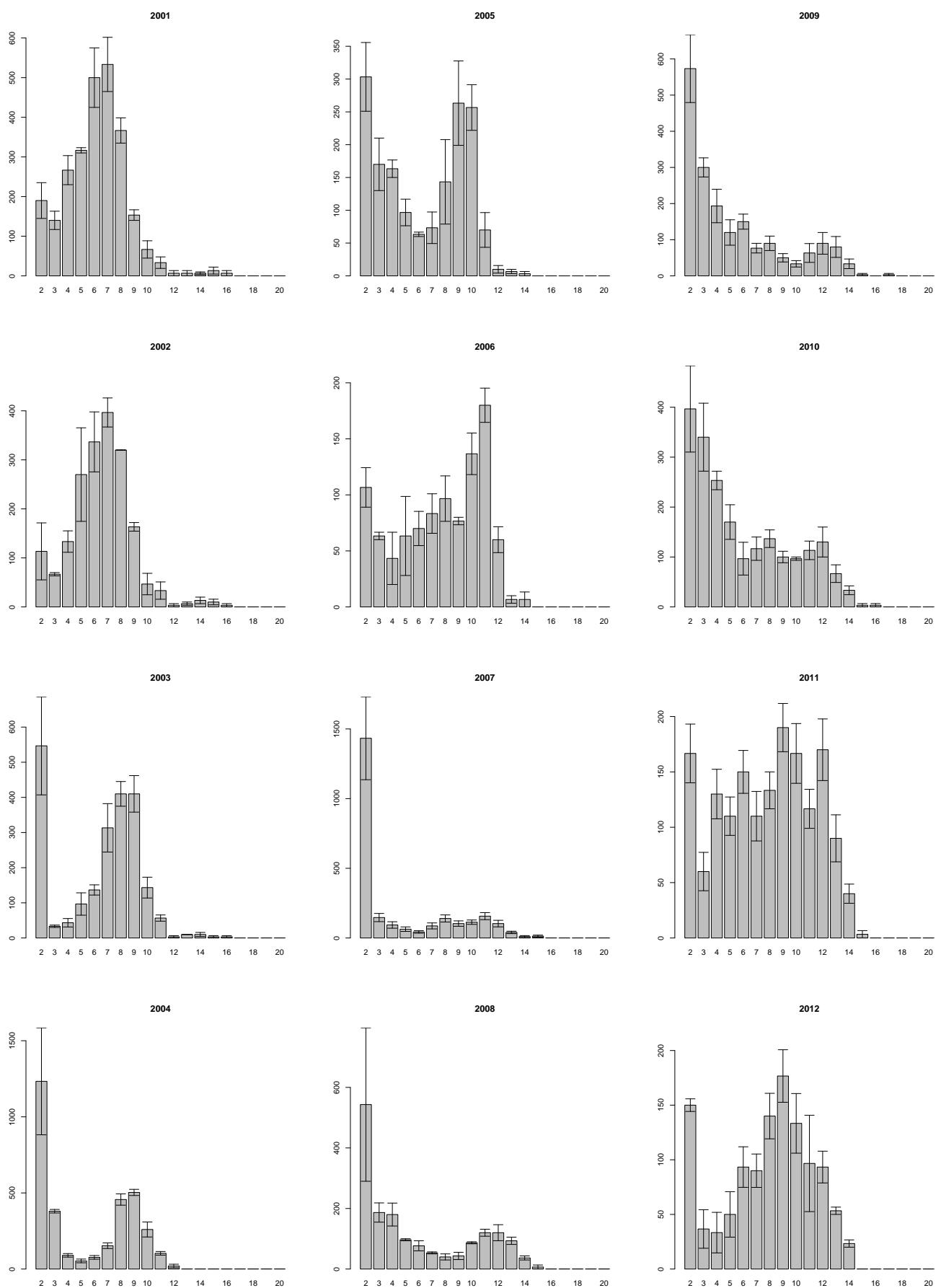


Рис. ?? (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Лувенъги

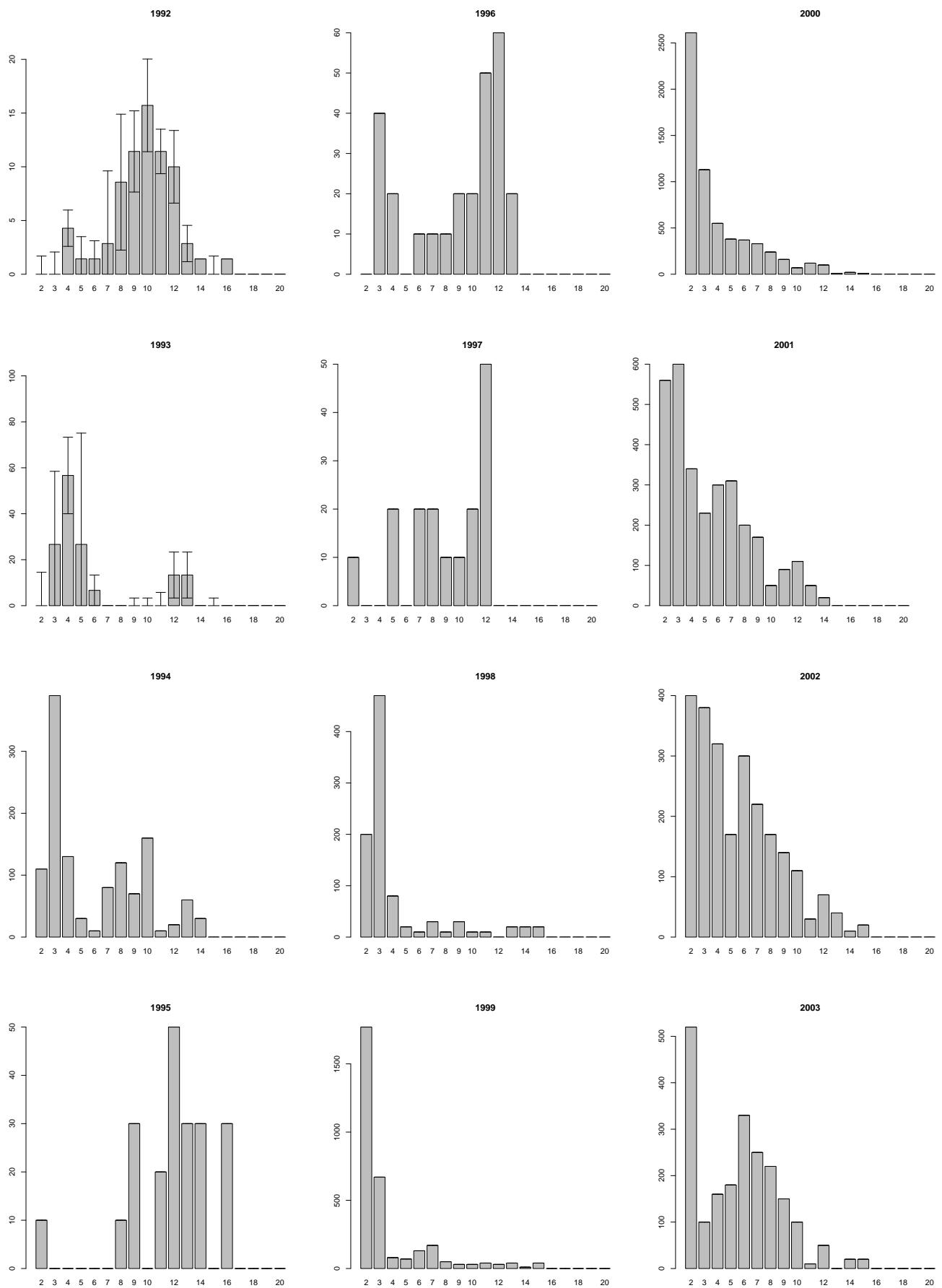


Рис. II. Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

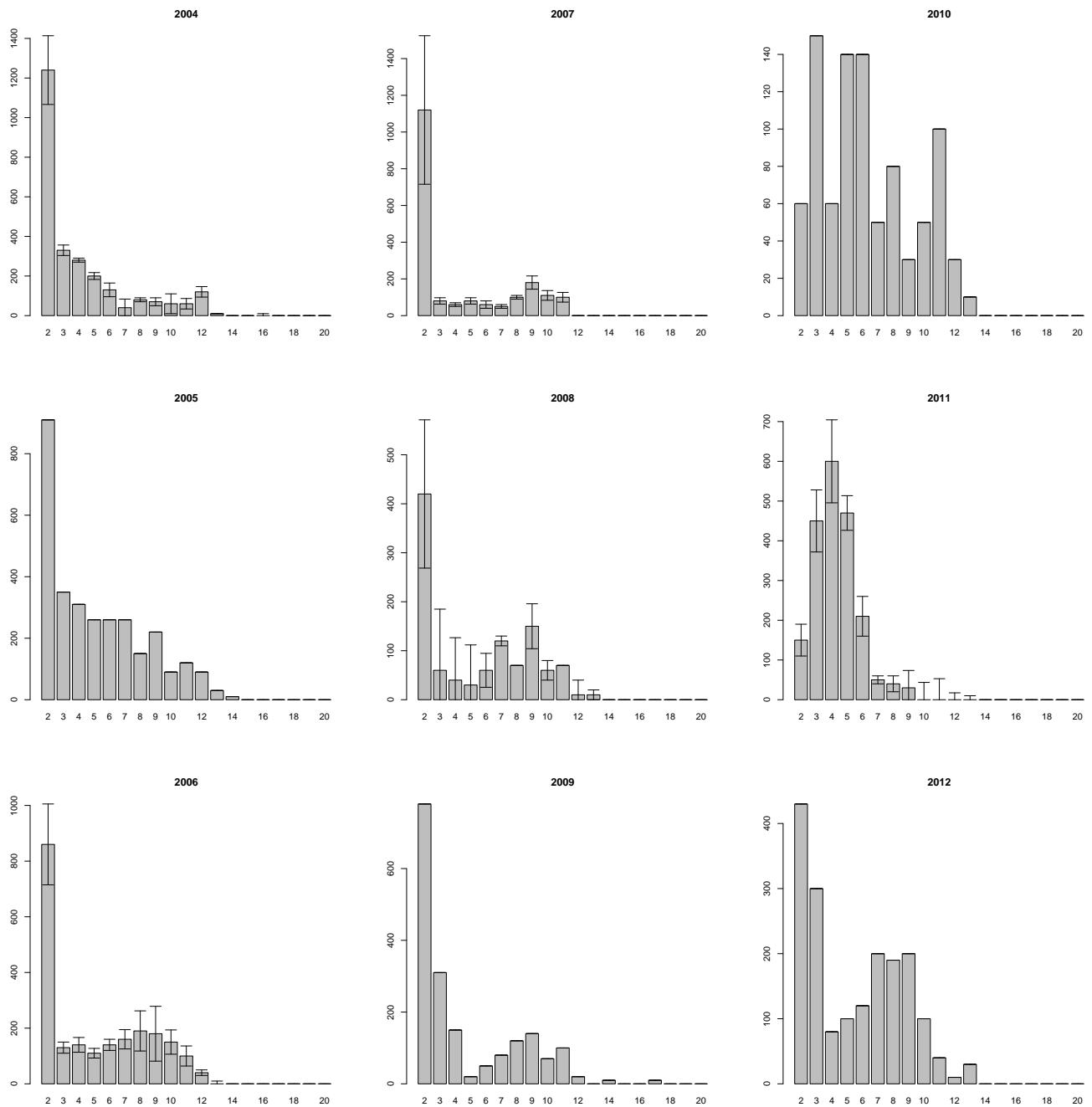


Рис. ?? (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

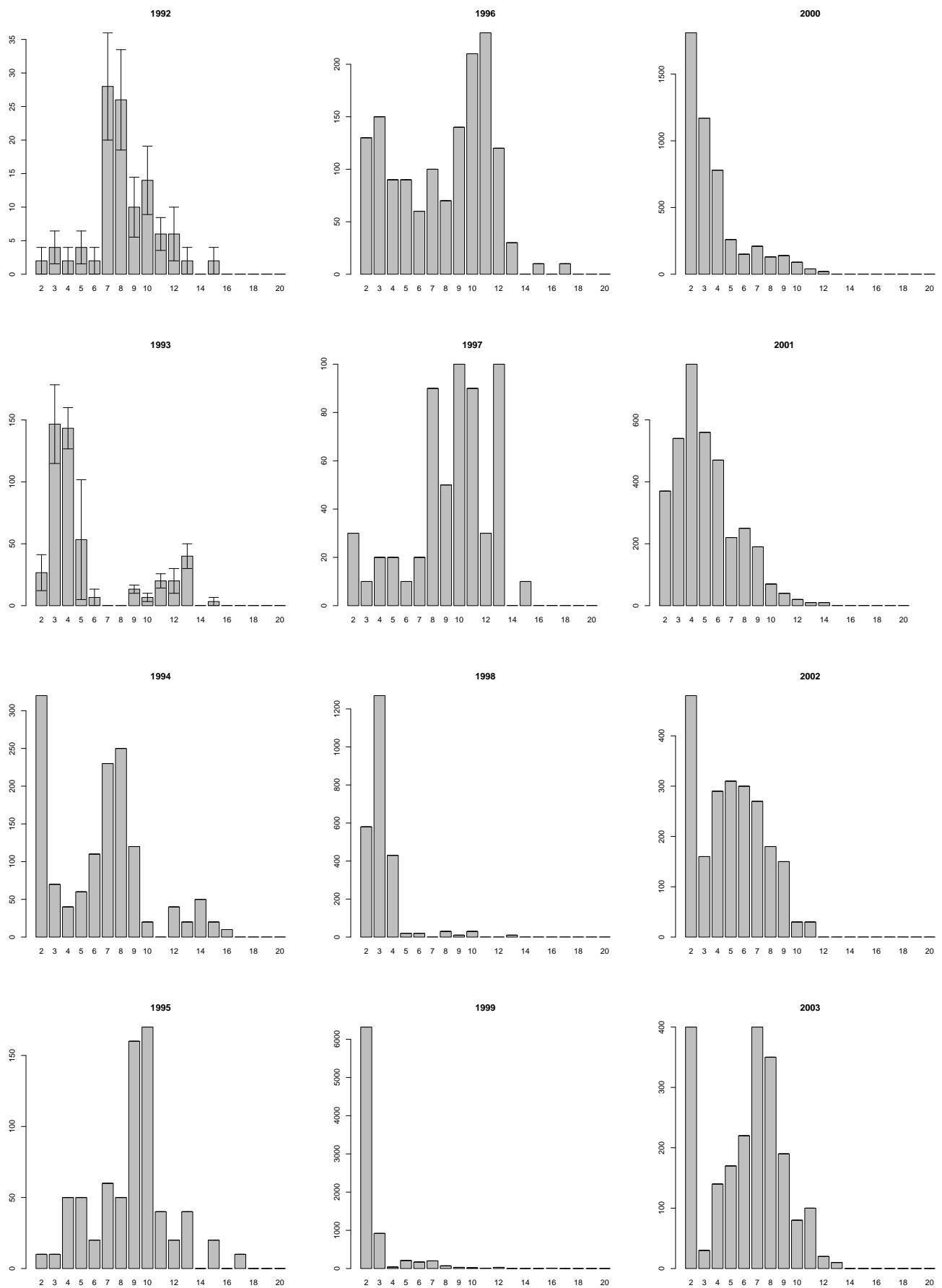


Рис. III. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

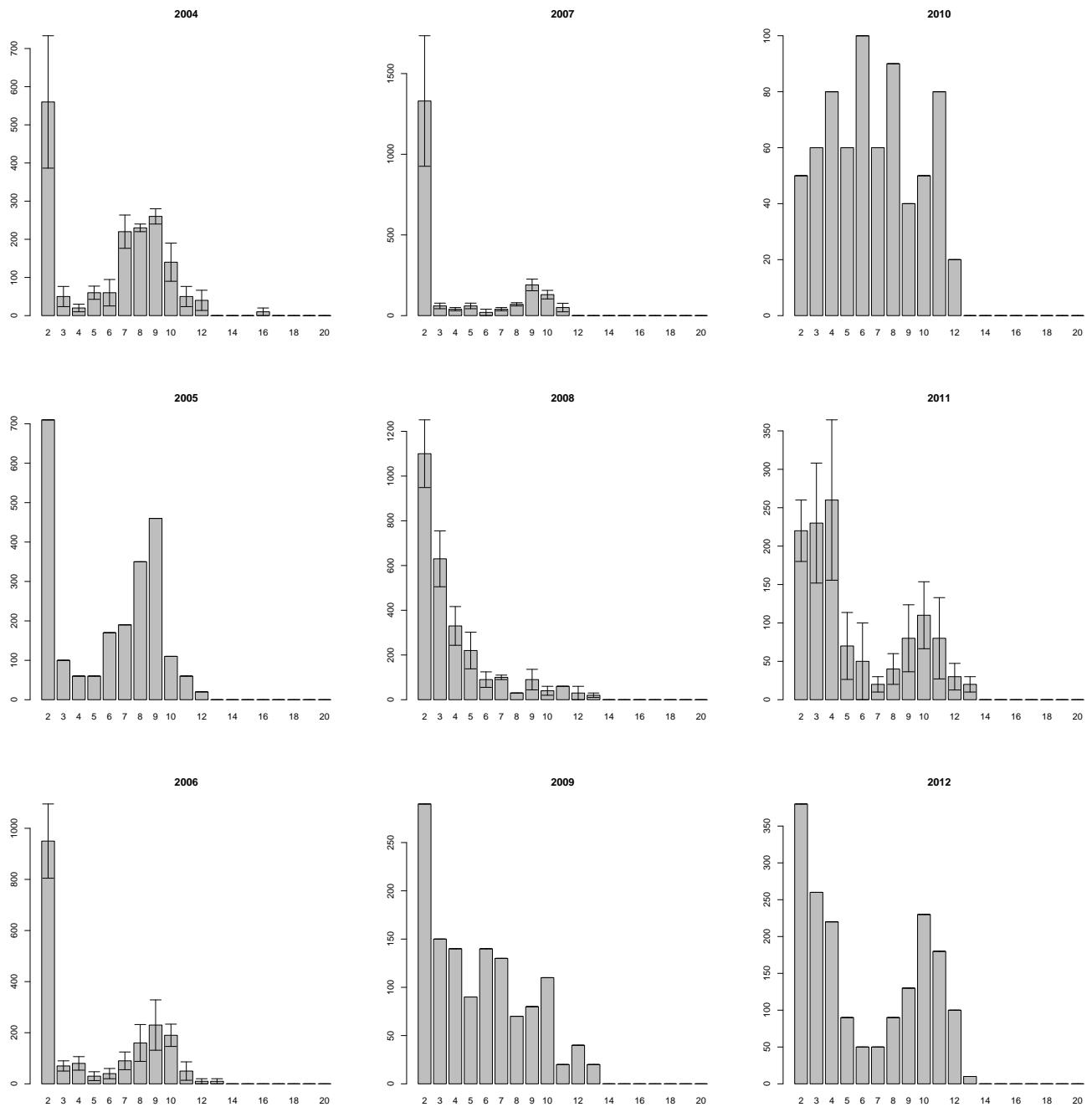


Рис. ?? (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

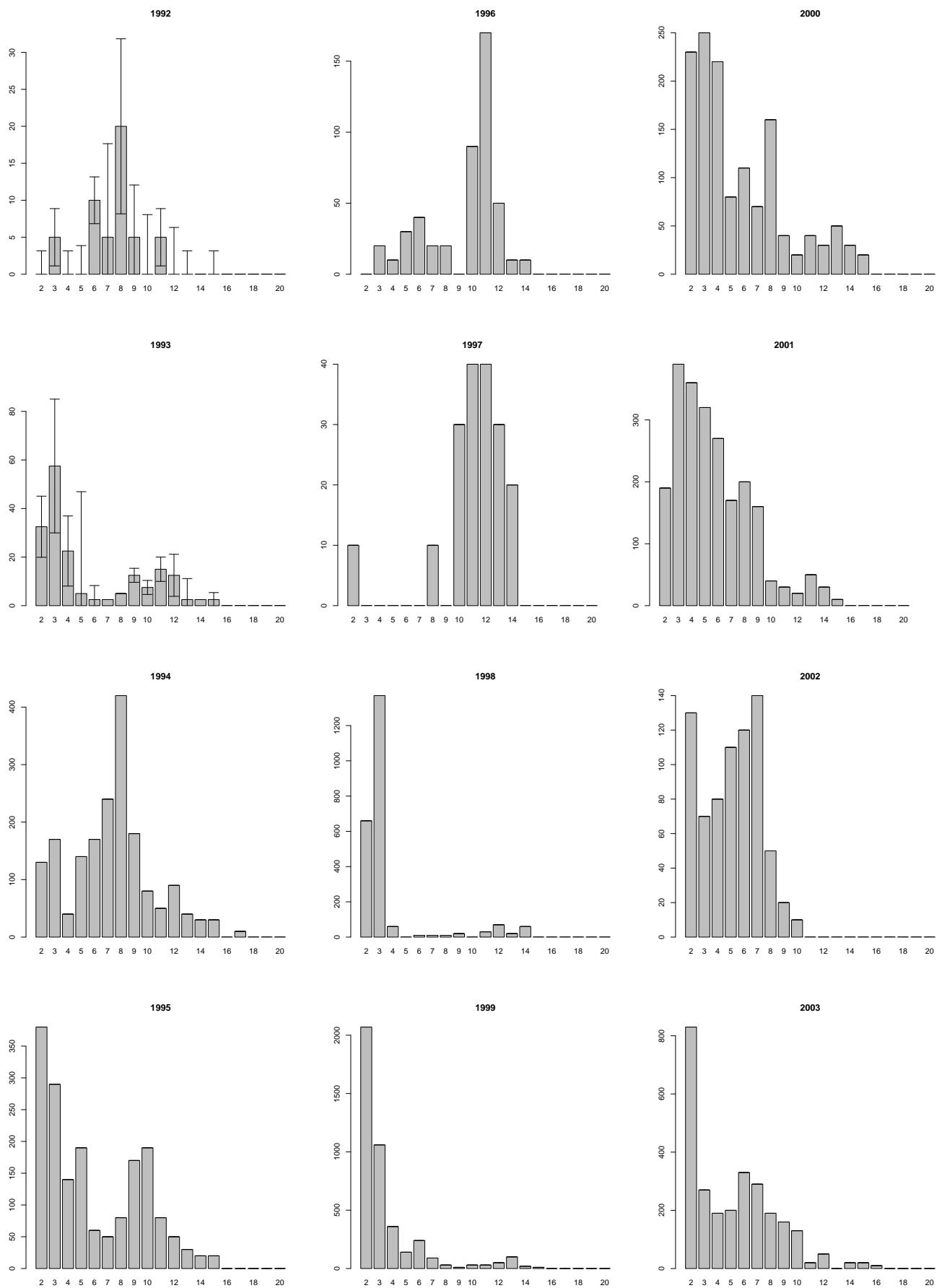


Рис. IV. Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

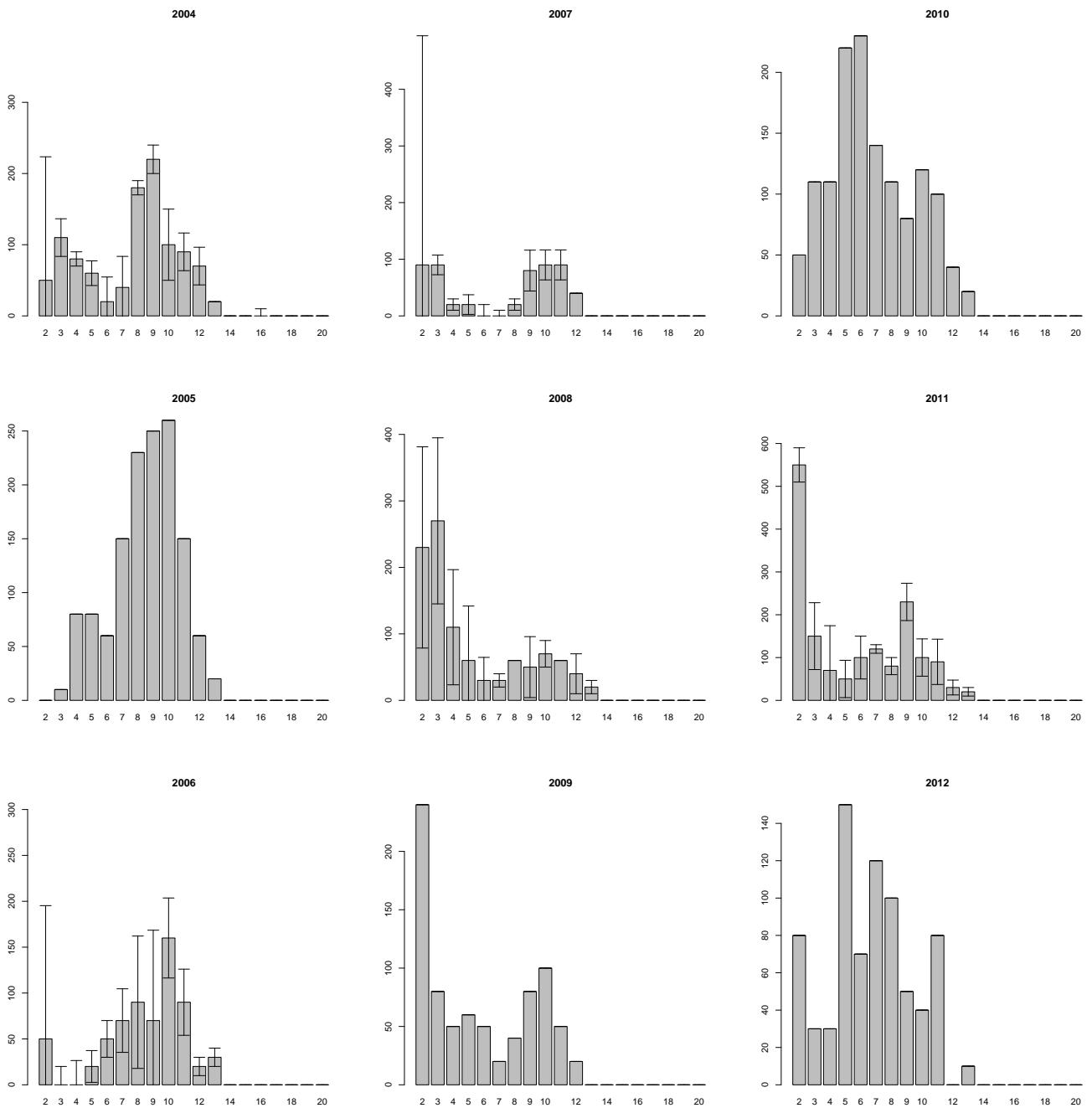


Рис. ?? (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

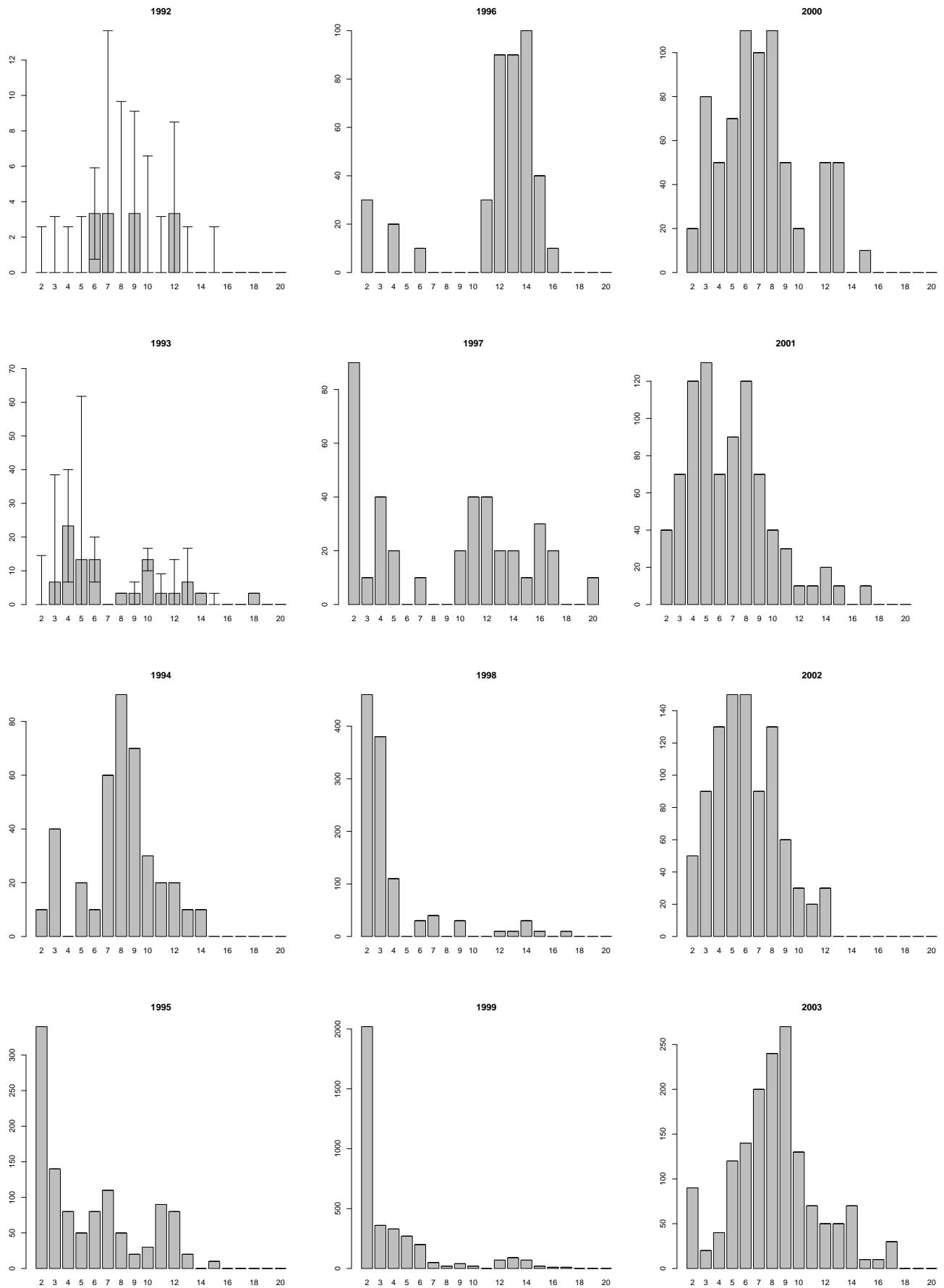


Рис. V. Размерная структура *Macoma balthica* в районе нуля глубин о. Горелого

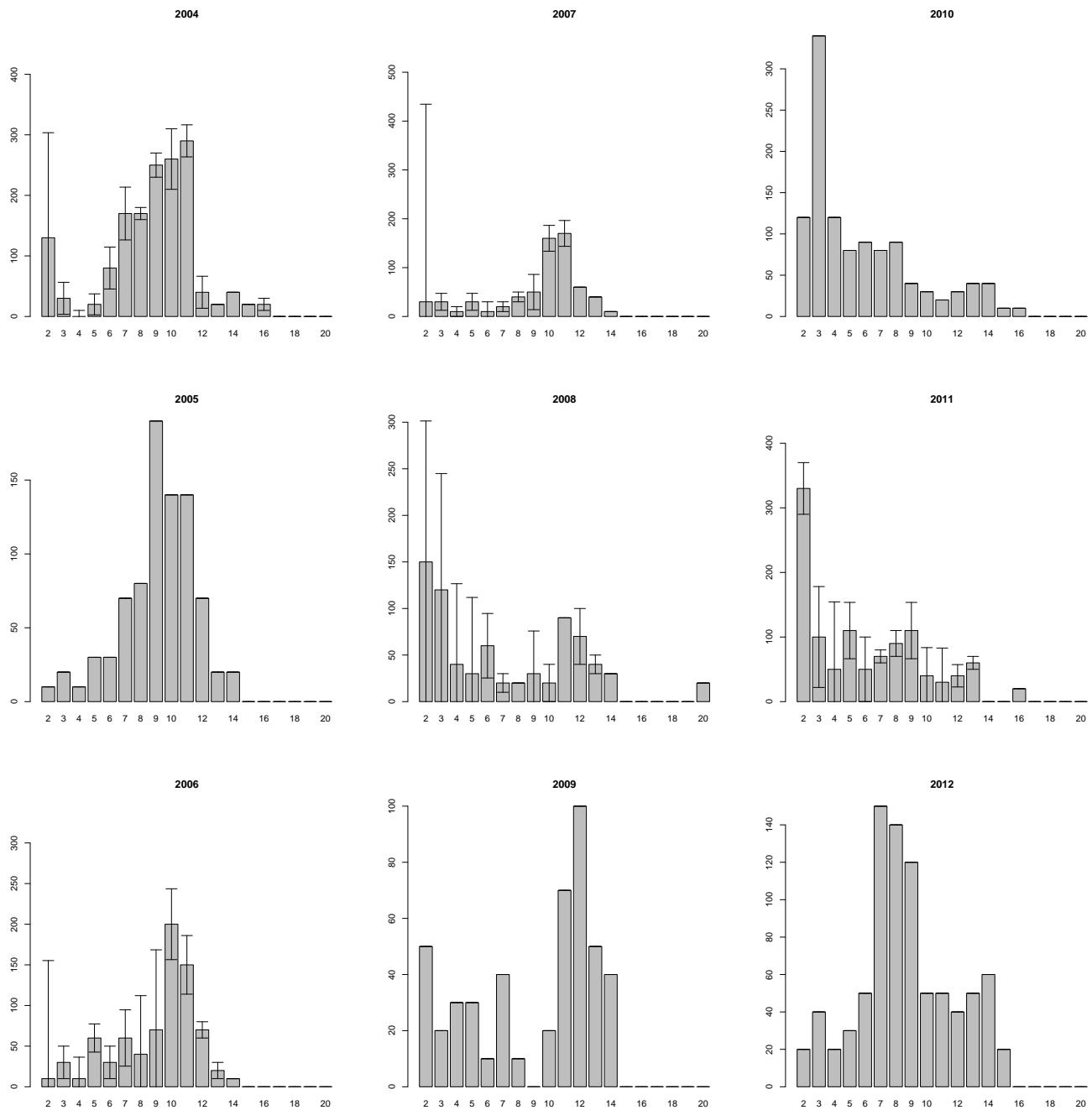


Рис. ?? (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин о. Горелого

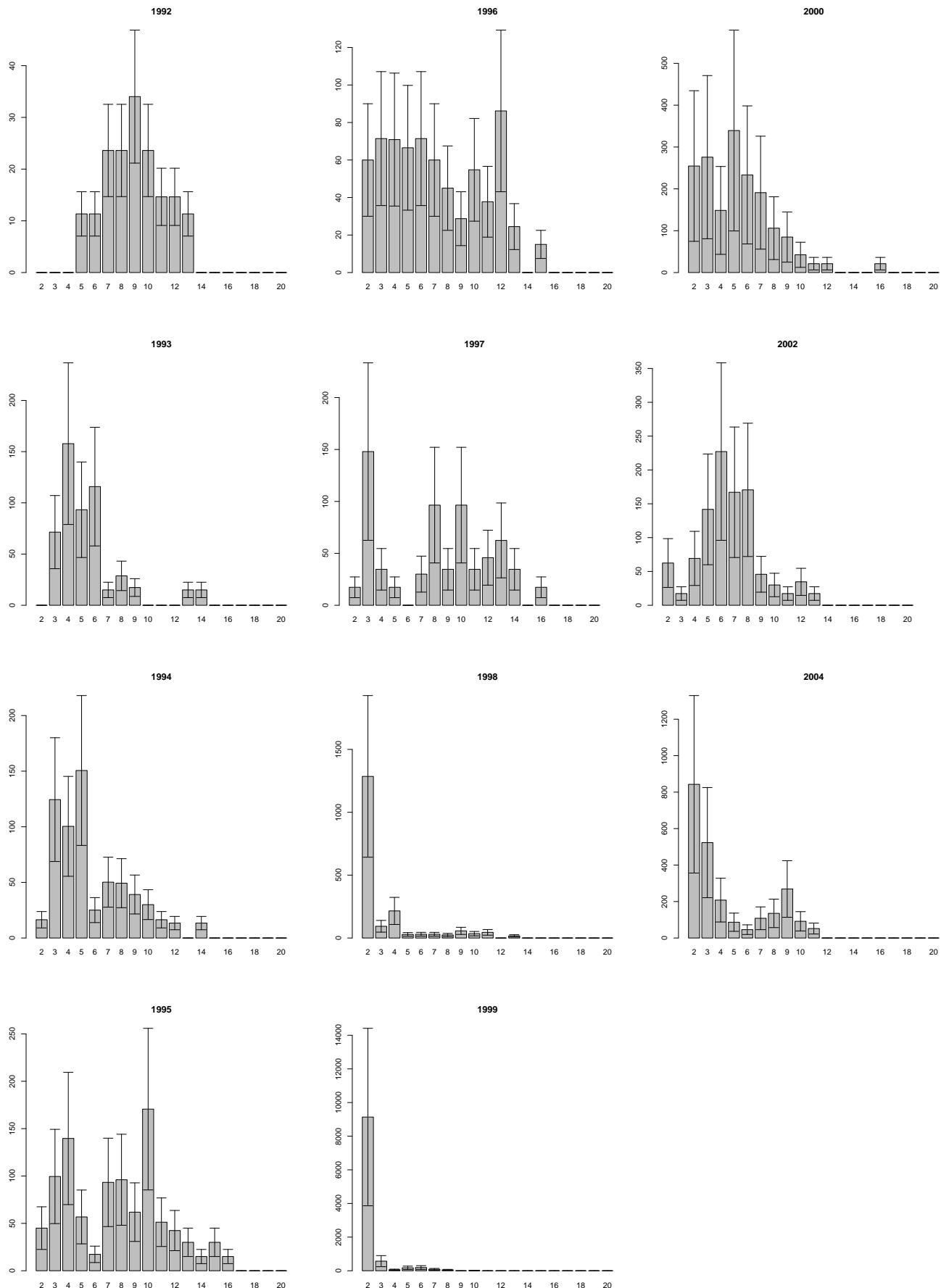


Рис. VI. Размерная структура *Macoma balthica* на верхнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувеньга

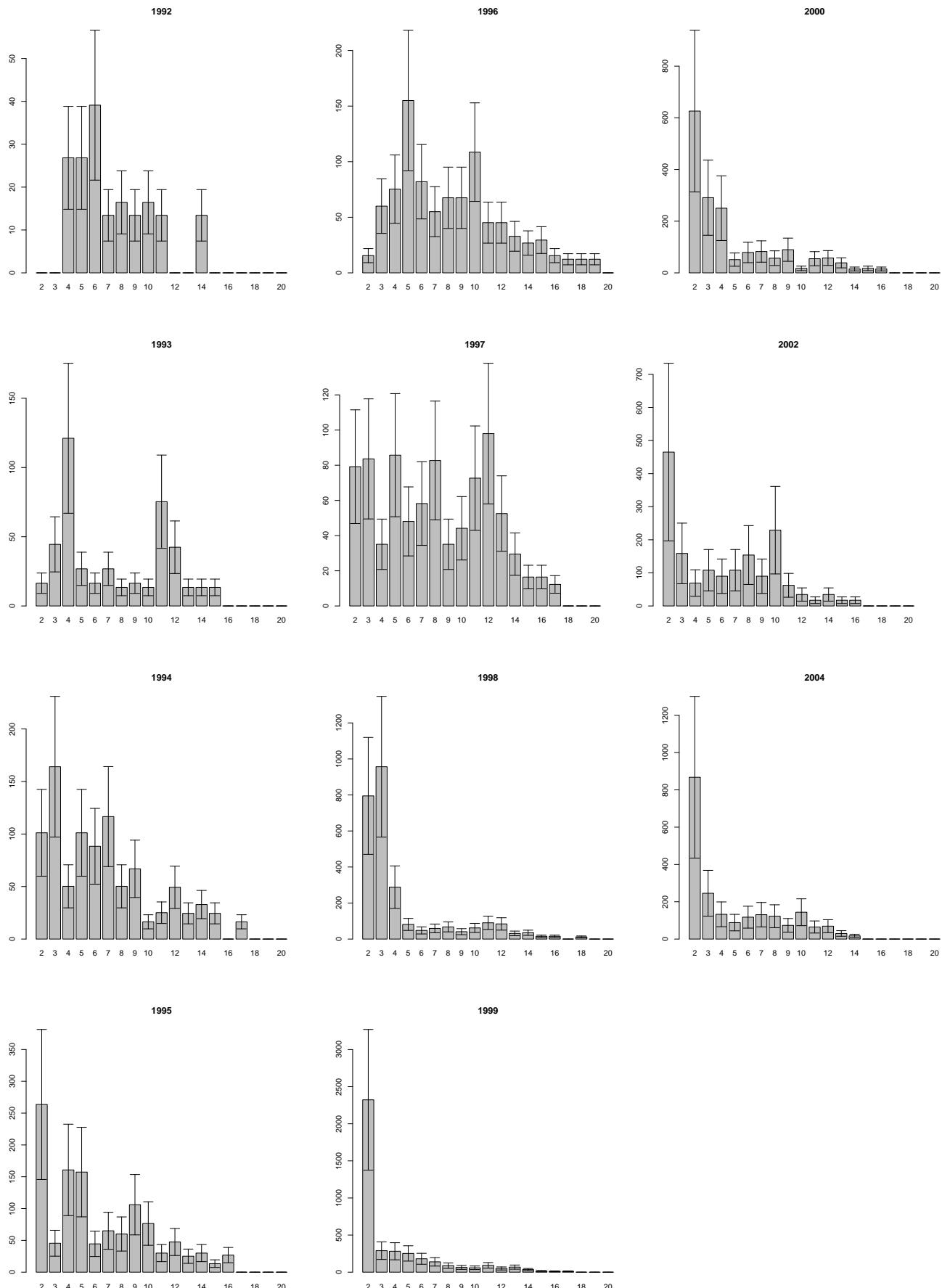


Рис. VII. Размерная структура *Macoma balthica* в пояссе фукоидов материковой литорали в районе пос. Лувеньга

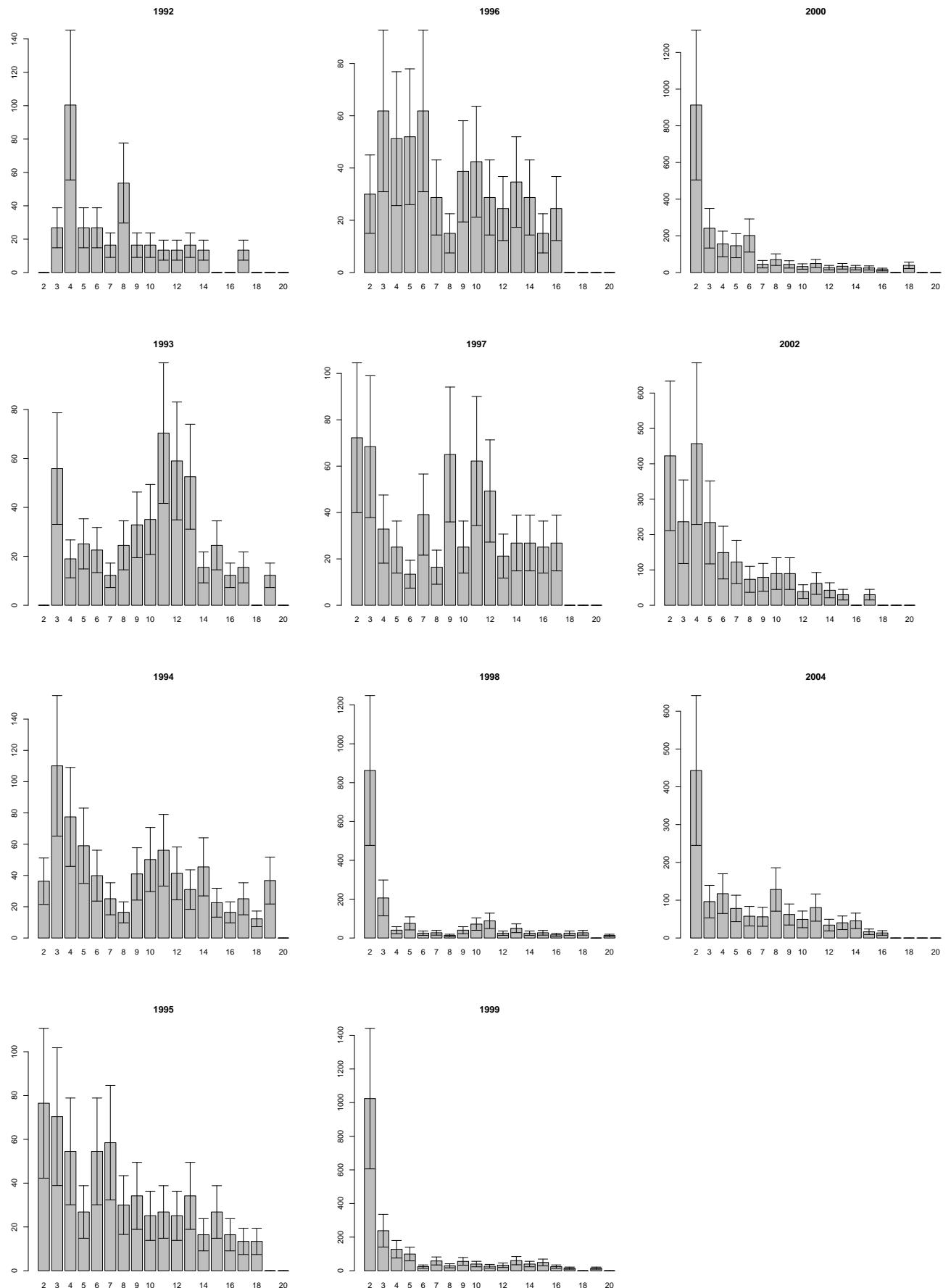


Рис. VIII. Размерная структура *Macoma balthica* в поясе взморника *Zostera marina* материковой лitorали в районе пос. Лувенъга

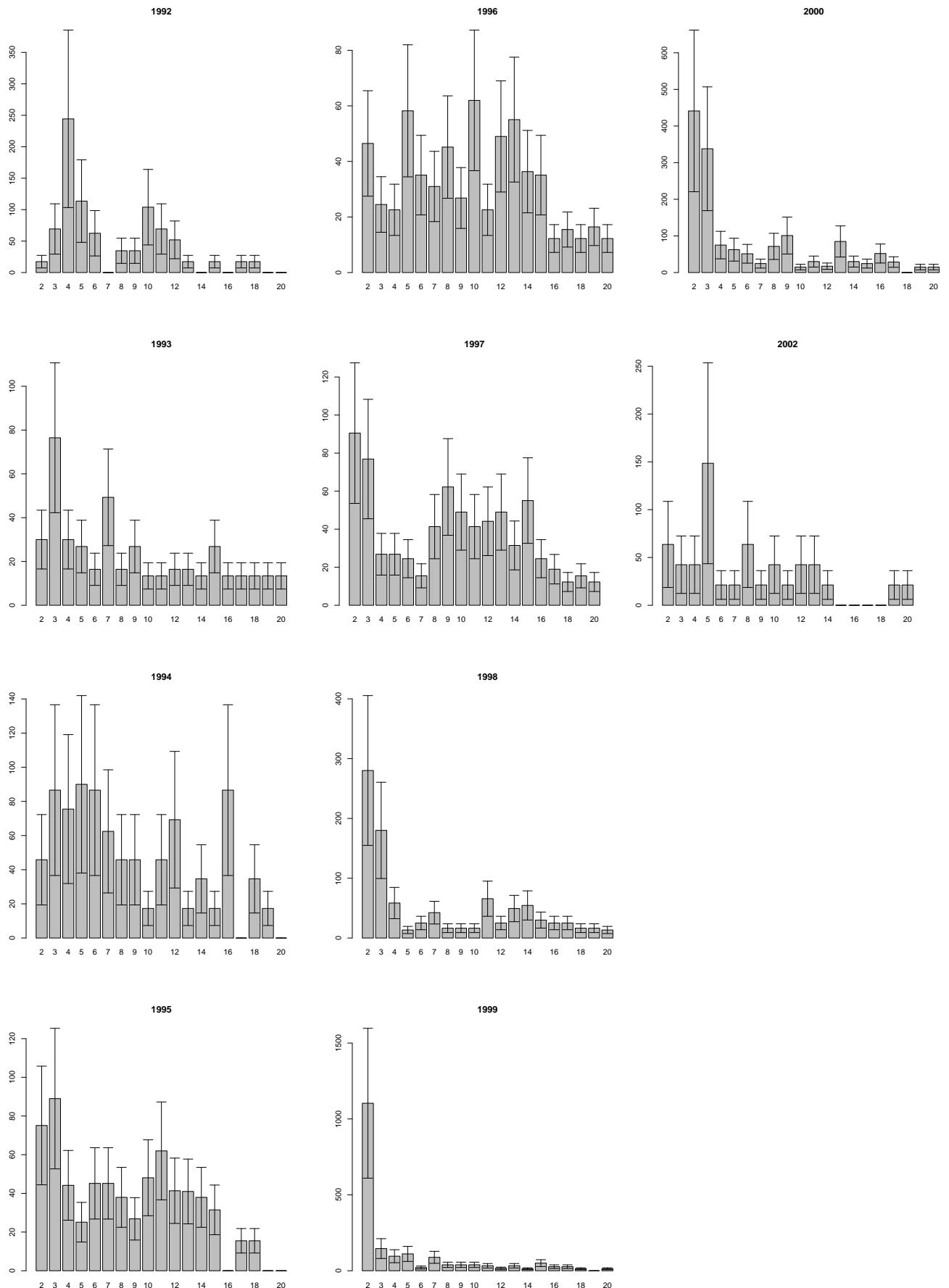


Рис. IX. Размерная структура *Macoma balthica* на нижнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувенъга

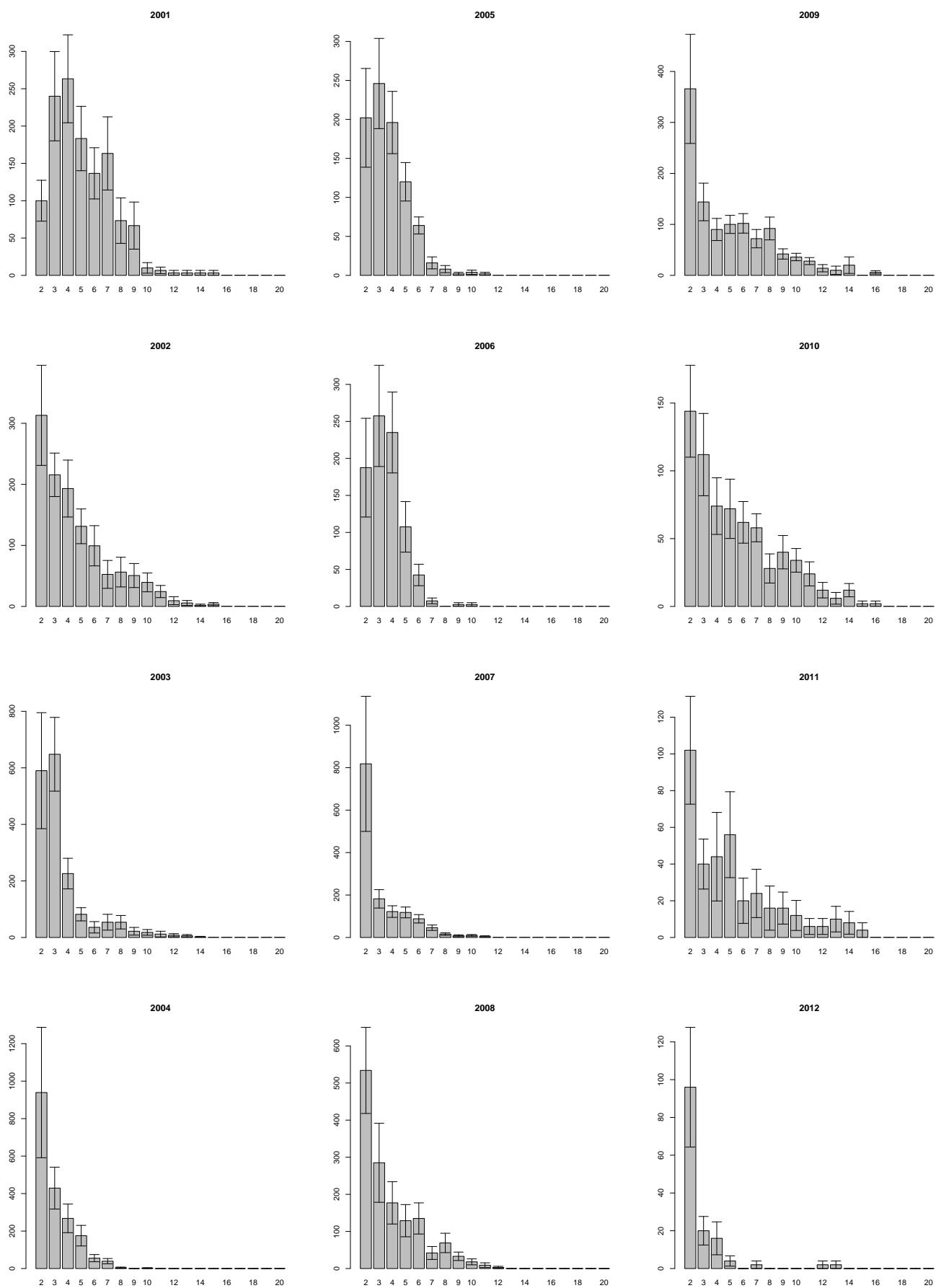


Рис. X. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин в Южной губе о. Ряшкова

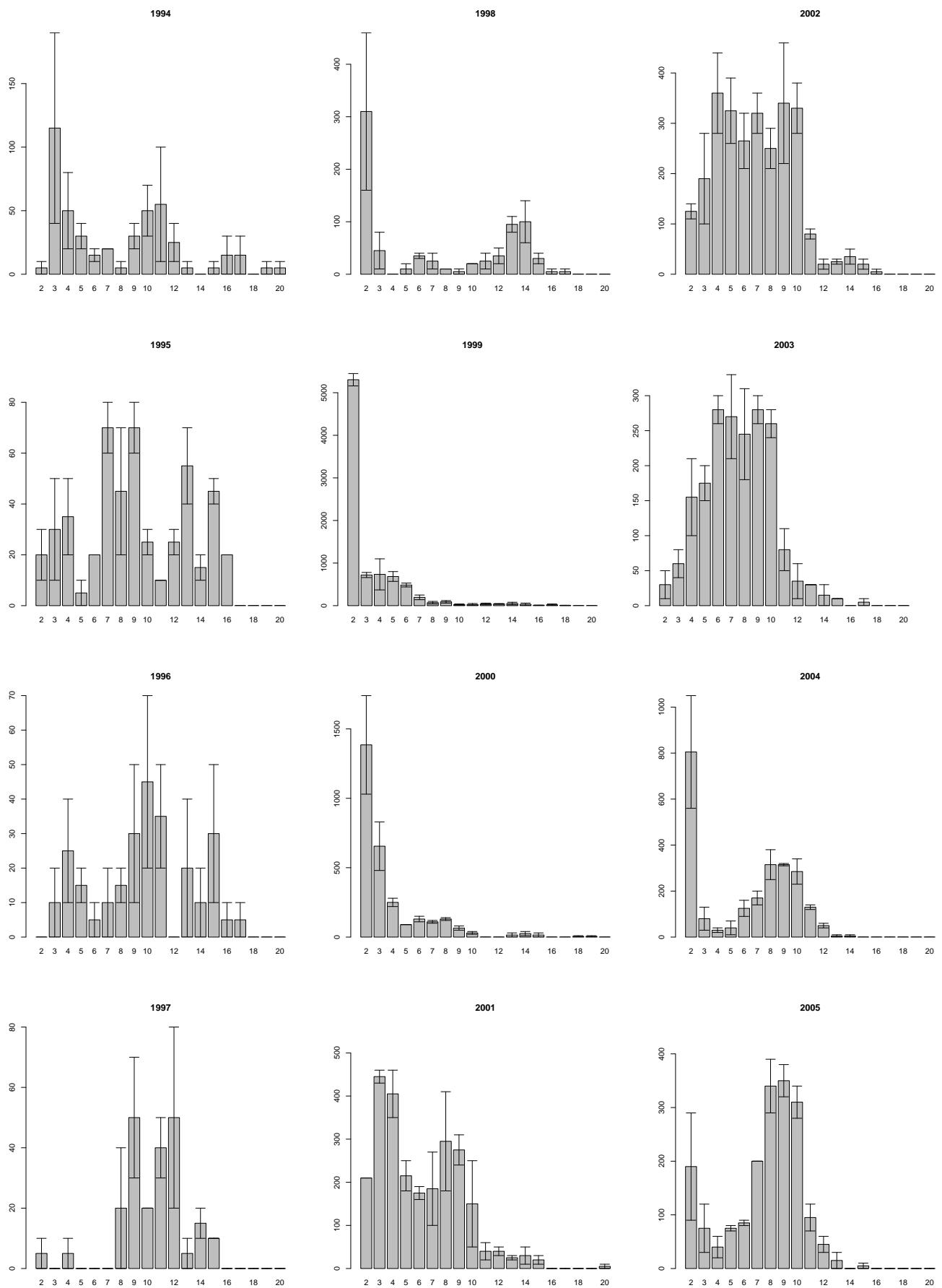


Рис. XI. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Ряшковой салмы

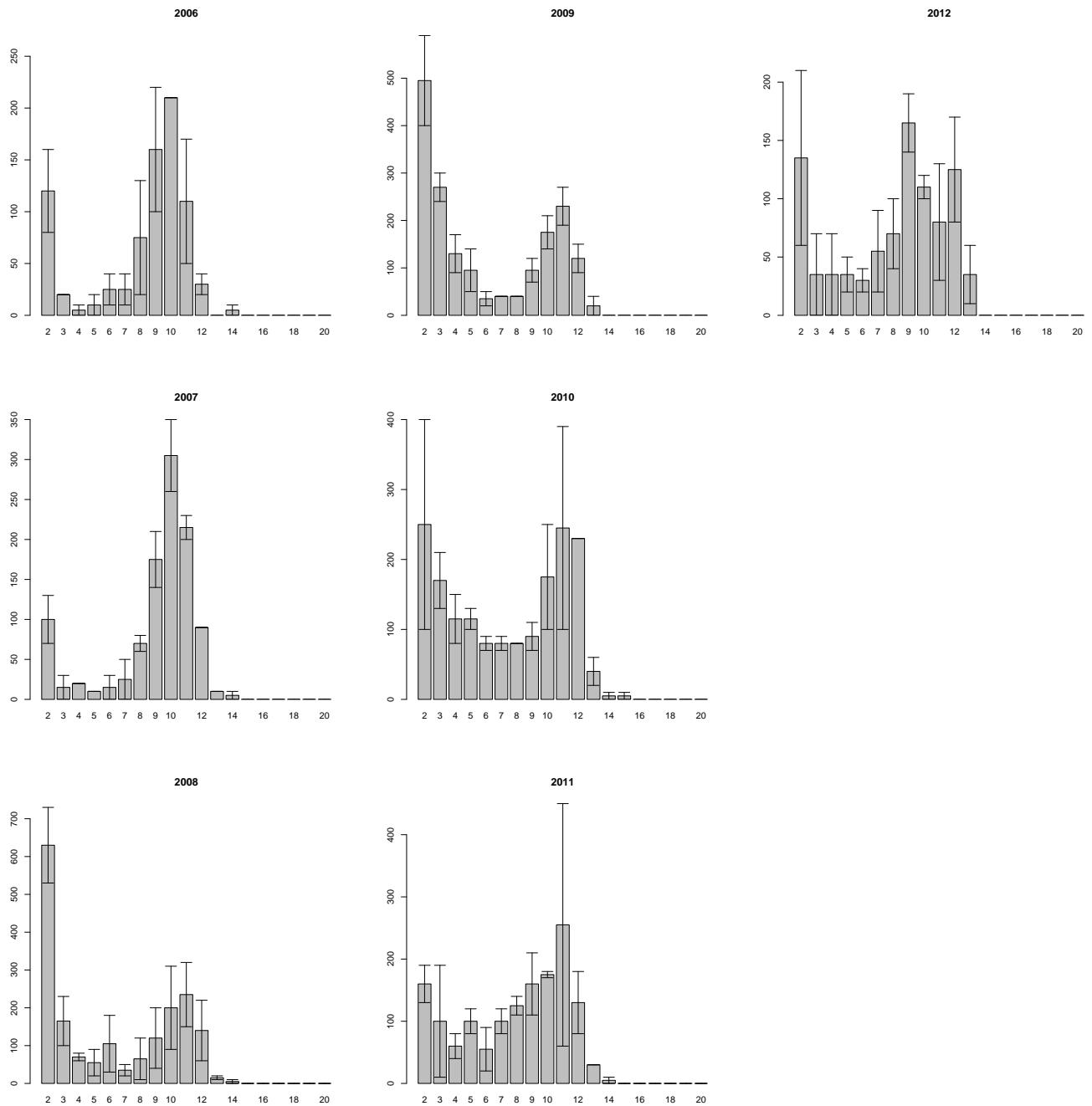


Рис.?? (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Ряшковой салмы

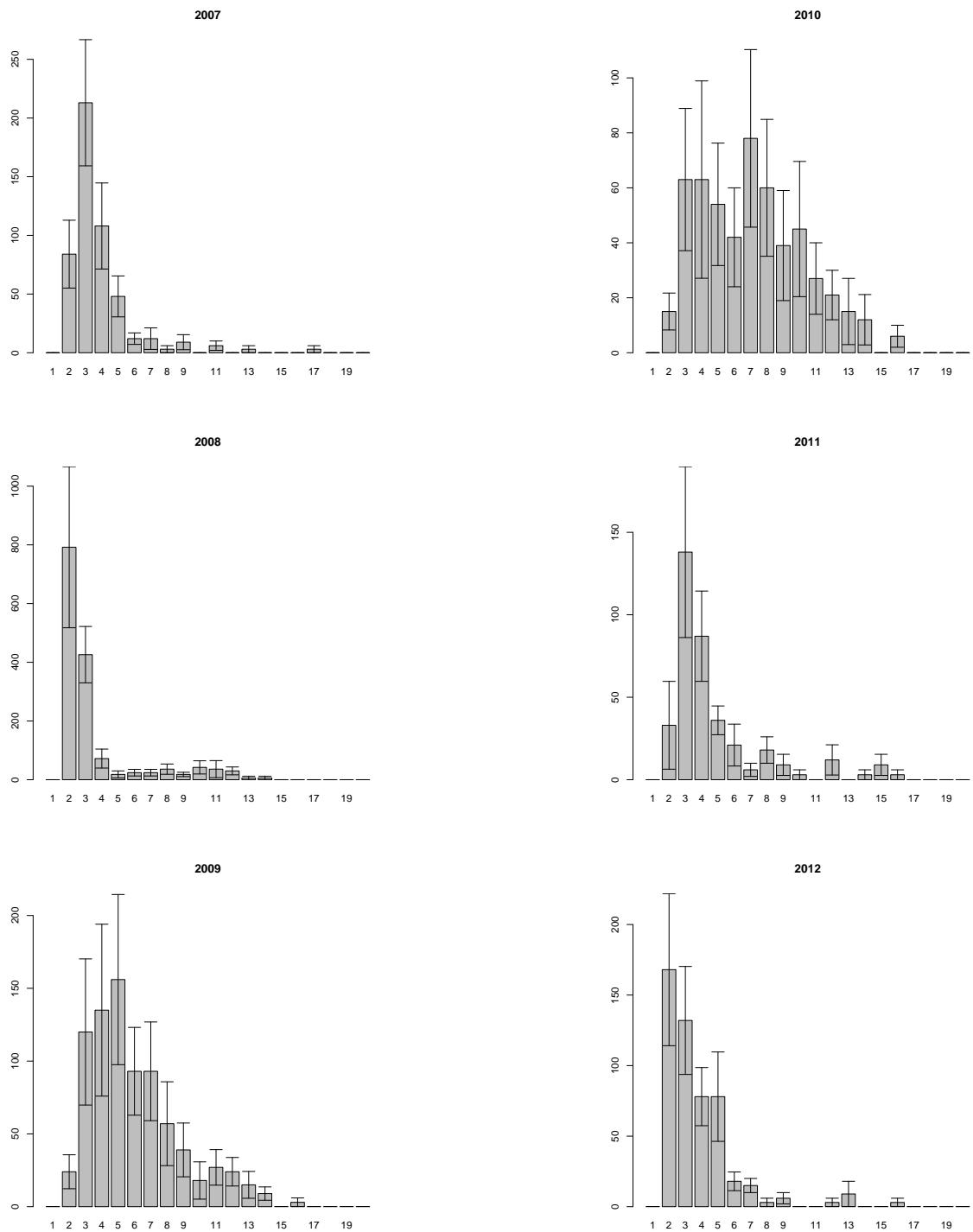


Рис. XII. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин литорали о.Ломнишний

1531 Е Размерная структура *Macoma balthica* в исследованных
 1532 поселениях Баренцева моря

1533 На всех графиках абсцисса — длина раковины, мм; ордината — численность особей,
 1534 экз./м². Указано средняя численность особей определенного размера ± ошибка средней.

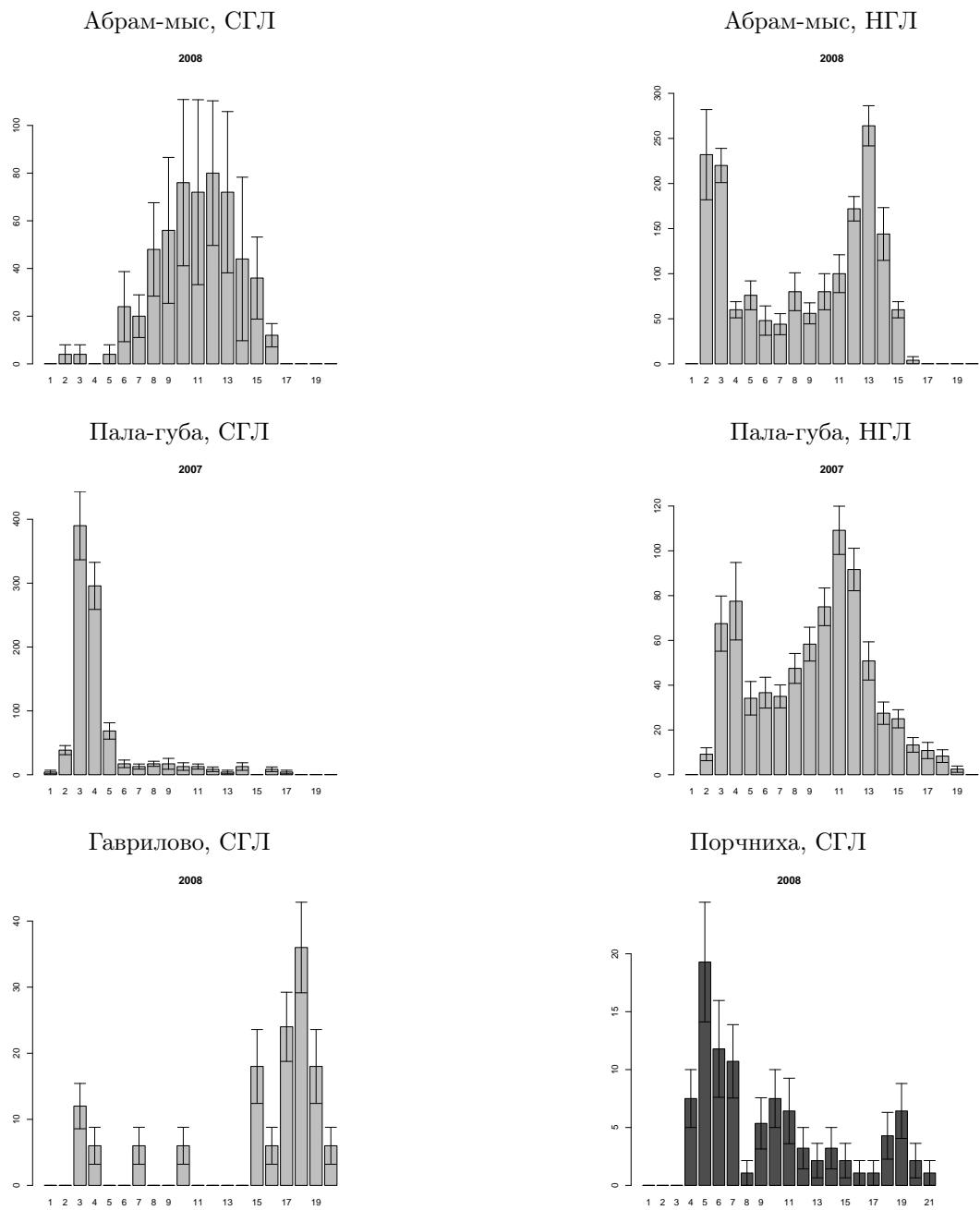
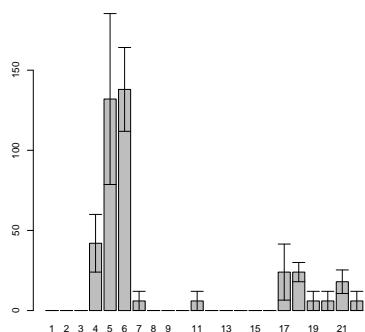


Рис. XIII. Размерная структура *Macoma balthica* в поселениях Мурманского побережья Баренцева моря

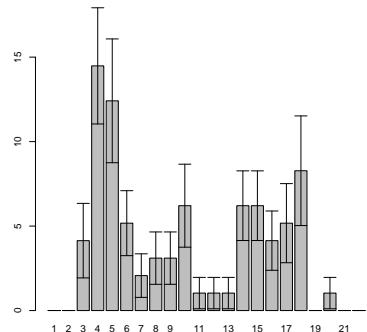
Ярнышная, ВГЛ

2008



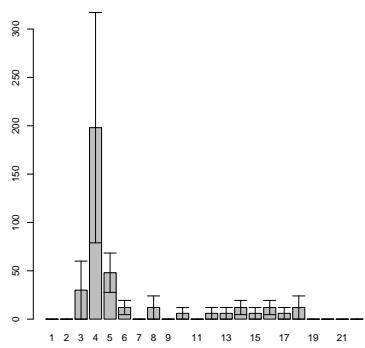
Ярнышная, СГЛ

2007



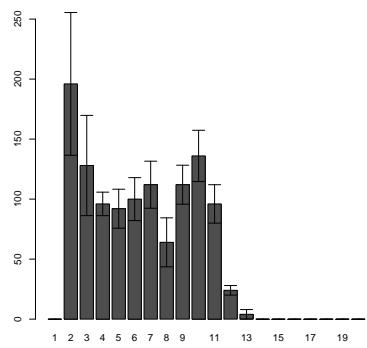
Ярнышная, НГЛ

2008



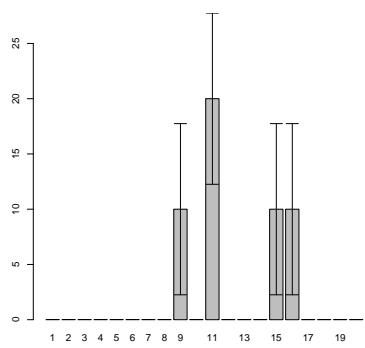
Ивановская, ВСЛ

2008



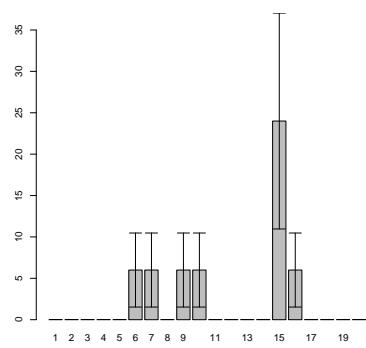
Шельпино, ВГЛ

2008



Шельпино, СГЛ

2008

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

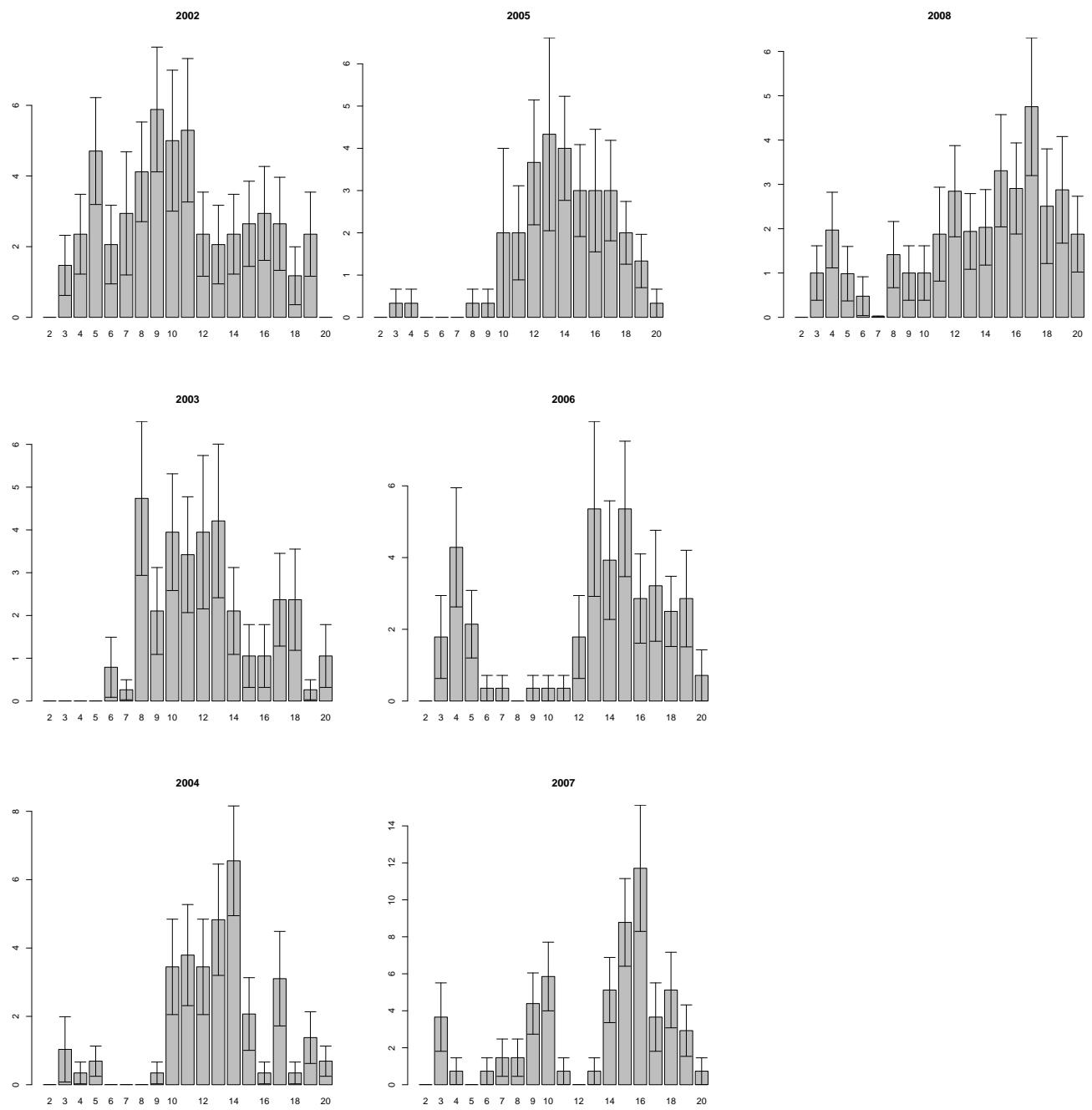


Рис. XIV. Размерная структура *Macoma balthica* на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкая

₁₅₃₅ F Ростовые характеристики *Macoma balthica* на Мурман-
₁₅₃₆ ском побережье Баренцева моря

₁₅₃₇ В таблицах данного приложения приведены средние длины колец остановки роста у
₁₅₃₈ моллюсков разных возрастов.

₁₅₃₉ Обозначения во таблицах:

₁₅₄₀ N — количество особей данного возраста, экз.;
₁₅₄₁ L_{min} — минимальная длина особей данного возраста, мм;
₁₅₄₂ L_{max} — максимальная длина особей данного возраста, мм;
₁₅₄₃ L_{aver} — средняя длина моллюсков данного возраста, мм;
₁₅₄₄ m_L — ошибка средней,
₁₅₄₅ 1к – 13к — длина колец остановки роста;
₁₅₄₆ L_{kaver} — средняя длина данного кольца остановки роста, мм;
₁₅₄₇ m_{L_k} — ошибка средней;
₁₅₄₈ L_{kmin} — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм;
₁₅₄₉ L_{kmax} — максимальная длина данного кольца остановки роста.

₁₅₅₀

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 лitorали 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		

1551 G Обилие *Macoma balthica* в европейской части ареала

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

место	море	широта	долгота	N_{min}	N_{max}	N_{mean}	B_{mean}	источник
Gironde	Бискайский залив	45,55	-1,05		500			Bachelet _ 1986
St John s Lake	Ла-Манш	50,37	-4,21	36	36			Warwick _ Price _ 19
Lynher estuary	Ла-Манш	50,38	-4,30		48,7	0,337		Warwick _ Price _ 19
river Exe	Ла-Манш	50,6251343,43			24			Warwick _ Price _ 19
Wash	Северное	52,85	0,42	48	1667	693		Reading _ 1979
Balgzand	Ваттово море	52,93	4,83					Beukema _ 1979
between Den Helder and Delfzijl	Ваттово море	52,93	4,83		113			Beukema _ 1976
river Clwyd	Ирландское море	53,31	-3,51	2	184	74		Parsons _ Thomas _ 1
Friesland	Ваттово море	53,42	6,07		300	250		Zwarts _ Wanink _ 1
Калининградский залив	Балтийское	54,61	20,00		460	40,85		Gusev _ et _ al _ 2013
Юго-Запад Балтийского моря	Балтийское	54,61	20,00	20	1000	650	80	Gusev _ 2010
Königshafen of Sylt	Ваттово	55,04	8,40	5	265	81		Reise _ et _ al _ 1994
Ho Bay	Северное	55,49	8,40		254			Madsen _ Jensen _ 19
Skallingen	Ваттово	55,52	8,29		241			Jensen _ Jensen _ 19
Budle Bay	Северное	55,62	-1,76	2	554	122		Brady _ 1943
Black Middens	Северное	56,01	-2,59	4	102	21,4		Brady _ 1943
Aberlady bay	Северное	56,01	-2,86		200			Stephen _ 1931
Ythan river estuary	Северное	57,30	-1,90		687			Chambers _ Milne _
Копорская и Лужская губа Финского залива	Балтийское	59,71	28,31			43,2		Maximov _ et _ al _ 2
Tvarminne	Балтийское	59,83	23,17		855			Segerstrale _ 1969
Tvarminne	Балтийское	59,83	23,17	62	1084	321	42,2	Aschan _ 1988
Tvarminne	Балтийское	59,83	23,17	353	1078	715		Segerstrale _ 1933b но Rousi _ et _ al _ 2013
Tvarminne	Балтийское	59,83	23,17	190	990	590		Laine _ et _ al _ 2013
Aland Islands	Балтийское	60,17	20,53	600	1200	850		Bostrom _ Bonsdorff
Aland Islands	Балтийское	60,38	19,64		1360	230		Bonsdorff _ et _ al _ 1
Skjellvika, Oydegard	Норвежское	63,01	8,00		121			Sneli _ 1968
Borgenfjord, Sund	Норвежское	63,86	11,31	8	270	109		Stromgren _ et _ al _

продолжение таблицы ?? на следующей странице

продолжение таблицы ??								
участок	акватория	широта	долгота	N_{min}	N_{max}	N_{mean}	B_{mean}	источник
Borgenfjord, Lorvikleiret	Норвежское	63,88	11,37	0	139	64		Stromgren _ et _ al _
Borgenfjord, Korsen	Норвежское	63,95	11,38	62	370	207		Stromgren _ et _ al _
Долгая губа, Со- ловки	Белое	65,06	35,75			1556		Khaitov _ et _ al _ 200
Lakselvvatn	Норвежское	65,91	13,1		142	77		Jensen _ et _ al _ 1985
пролив Подпахта	Белое	66,30	33,62	372	688	530	1,8	authors data
бухта Ключища	Белое (о. Кереть)	66,31	33,78	362	1136	647,3	1,1	authors data
бухта Ключища	Белое (о. Кереть)	66,31	33,78	130	1607	678		Gerasimova _ Maxim
Сухая Салма	Белое (о. Кереть)	66,31	33,65	992	1165	1096	6,2	authors data
Сухая Салма	Белое (о. Кереть)	66,31	33,65	22	1114	410		Gerasimova _ Maxim
Лисья губа	Белое	66,31	33,57	1006	2832	1728	1,9	authors data
губа Сельдянная	Белое	66,34	33,62	42	2089	669	20,25	Varfolomeeva _ Nau
Круглая губа,	Белое Картеш	66,34	33,64			545		Khaitov _ et _ al _ 200
Медвежья губа	Белое	66,35	33,60	53	3300	618	41,96	Varfolomeeva _ Nau
губа Подволочье	Белое	66,52	33,20	120	1240			Semenova _ 1974
Ермолинская губа	Белое	66,55	33,05	75	400			Semenova _ 1974
ББС МГУ	Белое	66,55	33,10	80	2760			Semenova _ 1974
губа Лобаниха	Белое (о. Великий)	66,56	33,20	20	810			Semenova _ 1974
Пеккелинская гу- ба	Белое	66,59	32,96	43	980			Semenova _ 1974
остров Ломниш- ный	Белое	66,98	32,62	378	1530	713	25,03	authors data
Южная губа	Белое о. Ряшкова	67,01	32,57	142	1913	1082	20,42	authors data
Фукусовая губа	Белое о. Ряшкова	67,01	32,58			285		Khaitov _ et _ al _ 200
Западная Ряшко- ва салма, о. Ряш- ков	Белое	67,01	32,54	220	8530	1811	106,67	authors data
о. Горелый, Лу- веньга	Белое	67,09	32,68	13	2740	1079	68,83	authors data
материковая лито- раль, Лувеньга	Белое	67,10	32,71	94	7240	1504	85,13	authors data
эстуарий р. Лу- веньги	Белое	67,10	32,69	55	3330	1449	81,49	authors data
губа Ивановская	Баренцево	68,29	38,71	1208	1208	1208	75	authors data
продолжение таблицы ?? на следующей странице								

продолжение таблицы ??								
участок	акватория	широта	долгота	N_{min}	N_{max}	N_{mean}	B_{mean}	источник
Печорская губа	Печорская губа	68,59	55,22		654	267,84	Denisenko et al 2001	
Северное Нагорное, Мурманск	Баренцево	68,9	33,06	390	390	390		authors data
Абрам-мыс	Баренцево	68,98	33,03	540	3350	1898	197	authors data
губа Порчиха	Баренцево	69,08	36,25	60	87	73,5	27	authors data
губа Ярнышная	Баренцево	69,09	36,05	70	414	281,3	57,7	authors data
губа Шельпино	Баренцево	69,10	36,21	36	54	45	19,5	authors data
Ретинское	Баренцево	69,11	33,38	660	660	660		authors data
Дальне-Зеленецкая губа	Баренцево	69,11	36,10	30	72	44,78	24,6	authors data
губа Гаврилово	Баренцево	69,17	35,86	24	138	81	54,5	authors data
Пала-губа	Баренцево	69,19	33,37	790	1644	1058	104	authors data
Ура-губа	Баренцево	69,32	32,82	1267	1267	1267		authors data
Печенга	Баренцево	69,58	31,27	767	767	767		authors data
Tromso	Норвежское	69,64	18,87	10	3360	890		Oug 2001

1552