

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

НАЗАРОВА  
София Александровна

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

Специальность 03.02.10 —  
«Гидробиология»

Диссертация на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

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

Санкт-Петербург – 2014

# Содержание

<b>1 Введение</b>	<b>4</b>
1.1 Цели и задачи . . . . .	5
<b>2 Материал и методика</b>	<b>6</b>
2.1 География исследований . . . . .	6
2.2 Характеристика местообитаний . . . . .	6
2.3 Описание сообществ, включающих <i>Macoma balthica</i> . . . . .	9
2.4 Изучение структуры поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .	9
2.5 Изучение динамики поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .	11
2.6 Изучение линейного роста <i>Macoma balthica</i> . . . . .	14
2.7 Изучение спата и пополнения поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .	16
<b>3 Характеристика района исследования</b>	<b>18</b>
3.1 Географическое и физиономическое описание . . . . .	18
3.2 Характеристики грунта . . . . .	22
<b>4 Биотический фон в сообществах <i>Macoma balthica</i></b>	<b>25</b>
4.1 Белое море . . . . .	25
4.2 Баренцево море . . . . .	25
<b>5 Обилие <i>Macoma balthica</i></b>	<b>31</b>
5.1 Белое море . . . . .	31
5.2 Баренцево море . . . . .	31
5.3 Влияние состава грунта на численность <i>Macoma balthica</i> . . . . .	37
<b>6 Размерная структура <i>Macoma balthica</i></b>	<b>41</b>
6.1 Белое море . . . . .	41
6.2 Баренцево море . . . . .	44
<b>7 Линейный рост <i>Macoma balthica</i></b>	<b>46</b>
<b>8 Динамика обилия <i>M. balthica</i>.</b>	<b>55</b>
8.1 Эстуарий реки Лувеньги. . . . .	55
8.2 Илистая губа острова Горелый. . . . .	55
8.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга . . . . .	58
8.4 Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова. . . . .	58
8.5 Южная губа острова Ряшкова . . . . .	60
8.6 Остров Ломнишний . . . . .	60
8.7 Дальний пляж губы Дальнезеленецкая . . . . .	60

<b>9 Количественные характеристики формирования спата в поселениях <i>Macoma balthica</i> на литорали губы Чупа (Белое море)</b>	<b>62</b>
<b>10 Динамика пополнения поселений <i>Macoma balthica</i> в Белом море</b>	<b>67</b>
<b>11 Обсуждение результатов.</b>	<b>77</b>
11.1 Физико-географическая характеристика Белого и Баренцева морей . . . . .	77
11.2 <i>Macoma balthica</i> как типичный компонент литорали Белого и Баренцева морей	88
11.3 Обилие <i>Macoma balthica</i> в европейской части ареала . . . . .	88
11.4 Особенности структуры поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .	93
11.5 Скорость роста <i>Macoma balthica</i> как отражение условий обитания . . . . .	96
11.6 Долговременные тренды в поселениях <i>Macoma balthica</i> . . . . .	101
11.7 Особенности пополнения поселений <i>Macoma balthica</i> в Белом и Баренцевом морях . . . . .	110
<b>12 Заключение</b>	<b>116</b>
<b>13 Выводы</b>	<b>118</b>
<b>Список литературы</b>	<b>120</b>
<b>A Характеристики пробоотбора и среднее обилие <i>Macoma balthica</i> на исследованных участках</b>	<b>131</b>
<b>B Таксономический состав сообществ макробентоса на исследованных участках</b>	<b>138</b>
<b>C Размерная структура <i>Macoma balthica</i> в исследованных поселениях Кандалакшского залива Белого моря</b>	<b>145</b>
<b>D Размерная структура <i>Macoma balthica</i> в исследованных поселениях Баренцева моря</b>	<b>163</b>
<b>E Ростовые характеристики <i>Macoma balthica</i> на Мурманском побережье Баренцева моря</b>	<b>166</b>
<b>F Обилие <i>Macoma balthica</i> в европейской части ареала</b>	<b>181</b>
<b>G Ростовые характеристики <i>Macoma balthica</i> в европейской части ареала</b>	<b>185</b>
<b>H Источники данных о росте <i>Macoma balthica</i> в европейской части ареала</b>	<b>187</b>

# <sup>1</sup> 1 Введение

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

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

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

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

<sup>33</sup> Также массовость и доступность для изучения позволяет использовать данный вид  
<sup>34</sup> как удобную модель при анализе закономерностей развития поселений двустворчатых  
<sup>35</sup> моллюсков. Именно поэтому локальные скопления маком Белого моря широко использу-  
<sup>36</sup> ются как объекты мониторинговых исследований, которые проводились и проводятся на  
<sup>37</sup> всех крупных биологических стационарах на Белом море. В результате к настоящему мо-  
<sup>38</sup> менту получены многолетние ряды данных, характеризующих популяционные показатели  
<sup>39</sup> маком на Белом море. При этом была отмечена существенность различий в организации  
<sup>40</sup> локальных поселений маком (Семенова, 1974; Н. В. Максимович, Кунина, 1982; Н. В. Мак-

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

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

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

## 58 1.1 Цели и задачи

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

61 Для достижения данной цели мы поставили следующие задачи.

- 62 1. Изучение размерной структуры в различных местообитаниях для описания эфек-  
63 тов внутрипопуляционной гетерогенности маком;
- 64 2. изучение многолетней динамики поселений маком;
- 65 3. изучение биотического и абиотического фона в поселениях;
- 66 4. изучение показателей линейного роста маком для шкалирования изученных поселе-  
67 ний по степени оптимальности условий обитания;
- 68 5. изучение численности спата для изучения механизмов, определяющих пополнение  
69 локальных поселений.

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

## <sup>74</sup> 2 Материал и методика

### <sup>75</sup> 2.1 География исследований

#### <sup>76</sup> 2.1.1 Белое море

<sup>77</sup> В вершине Кандалакшского залива наблюдения проводили на 6 участках в рамках  
<sup>78</sup> работы экспедиций Группы исследований прибрежных сообществ Лаборатории экологии  
<sup>79</sup> морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ (рис. 1). Три участка расположены в рай-  
<sup>80</sup> оне Лувеньгских шхер: эстуарий реки Лувеньги, Илистая губа острова Горелого и участок  
<sup>81</sup> материковой лitorали в 800 метрах западнее поселка Лувеньга (участки 9, 8 и 10). Один  
<sup>82</sup> участок был расположен на лitorали острова Ряшков в Западной Ряшковой салме (Се-  
<sup>83</sup> верный архипелаг) (участок 6). В работе использованы данные Д. А. Аристова из Южной  
<sup>84</sup> губы о. Ряшков и с о. Большой Ломнишный (Северный архипелаг) (рис. 1, участки 5 и 7).

<sup>85</sup> В районе губы Чупа исследования проводили на 4 участках (рис. 1) в ходе экспедиций  
<sup>86</sup> кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ.

<sup>87</sup> Два участка были расположены на лitorали острова Кереть — в Сухой салме и бух-  
<sup>88</sup> те Ключиха (участки 1 и 2). Один участок был расположен на материковой лitorали  
<sup>89</sup> пролива Подпахта и один — в бухте Лисьей (участки 3 и 4).

#### <sup>90</sup> 2.1.2 Баренцево море

<sup>91</sup> Материал в акватории Баренцева моря был собран в ходе студенческой баренцевомор-  
<sup>92</sup> ской экспедиции СПбГУ. Всего было исследовано 8 участков — 2 в Кольском заливе и 6  
<sup>93</sup> в прибрежной зоне Восточного Мурмана (рис. 2). Участки лitorали в Кольском заливе  
<sup>94</sup> были расположены на побережье в районе Абрам-мыса и в Пала-губе, в районе города  
<sup>95</sup> Полярный. На Восточном Мурмане исследованные участки лitorали были расположены  
<sup>96</sup> в губах Гавриловская, Ярнышная, Дальнезеленецкая, Шельпинская, Порчиха и Иванов-  
<sup>97</sup> ская.

<sup>98</sup> Также в работе использованы данные К. В. Шунькиной и Е. А. Генельт-Яновского по  
<sup>99</sup> обилию маком в губе Печенга и Ура-губе (Западный Мурман) (рис. 2, участки 1 и 2), и в  
<sup>100</sup> районе Северного Нагорного и Ретинского (Кольский залив) (рис. 2, участки 4 и 6).

## <sup>101</sup> 2.2 Характеристика местообитаний

<sup>102</sup> Для всех участков было составлено физиономическое описание.

<sup>103</sup> Удобной комплексной оценкой гидродинамики региона и условий питания дегритофаг-  
<sup>104</sup> гов служат показатели состава грунта. Поэтому на ряде исследованных участков были  
<sup>105</sup> отобраны образцы грунта. В экспедиции после отбора из грунта выбирали крупных жи-  
<sup>106</sup> вотных (червей, раков, моллюсков, приапулид), образцы высушивали и упаковывали для  
<sup>107</sup> отправки в город. В городе образцы досушивали в термостате при температуре 105°C до  
<sup>108</sup> момента, когда масса образца переставала изменяться. Из каждого образца брали по три  
<sup>109</sup> навески грунта для определения содержания органических веществ. Навески помещали

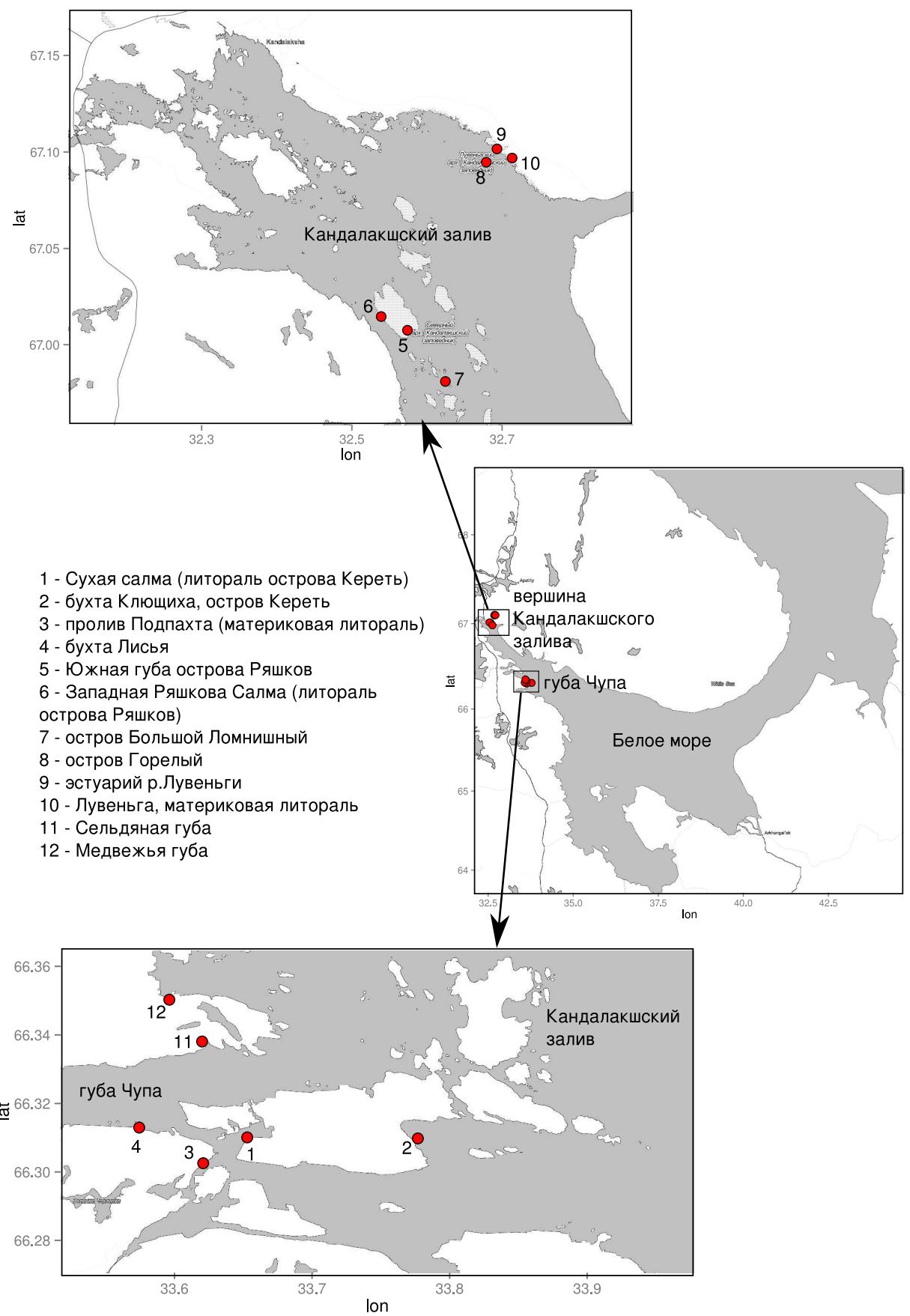


Рис. 1. Исследованные участки в Кандалакшском заливе Белого моря

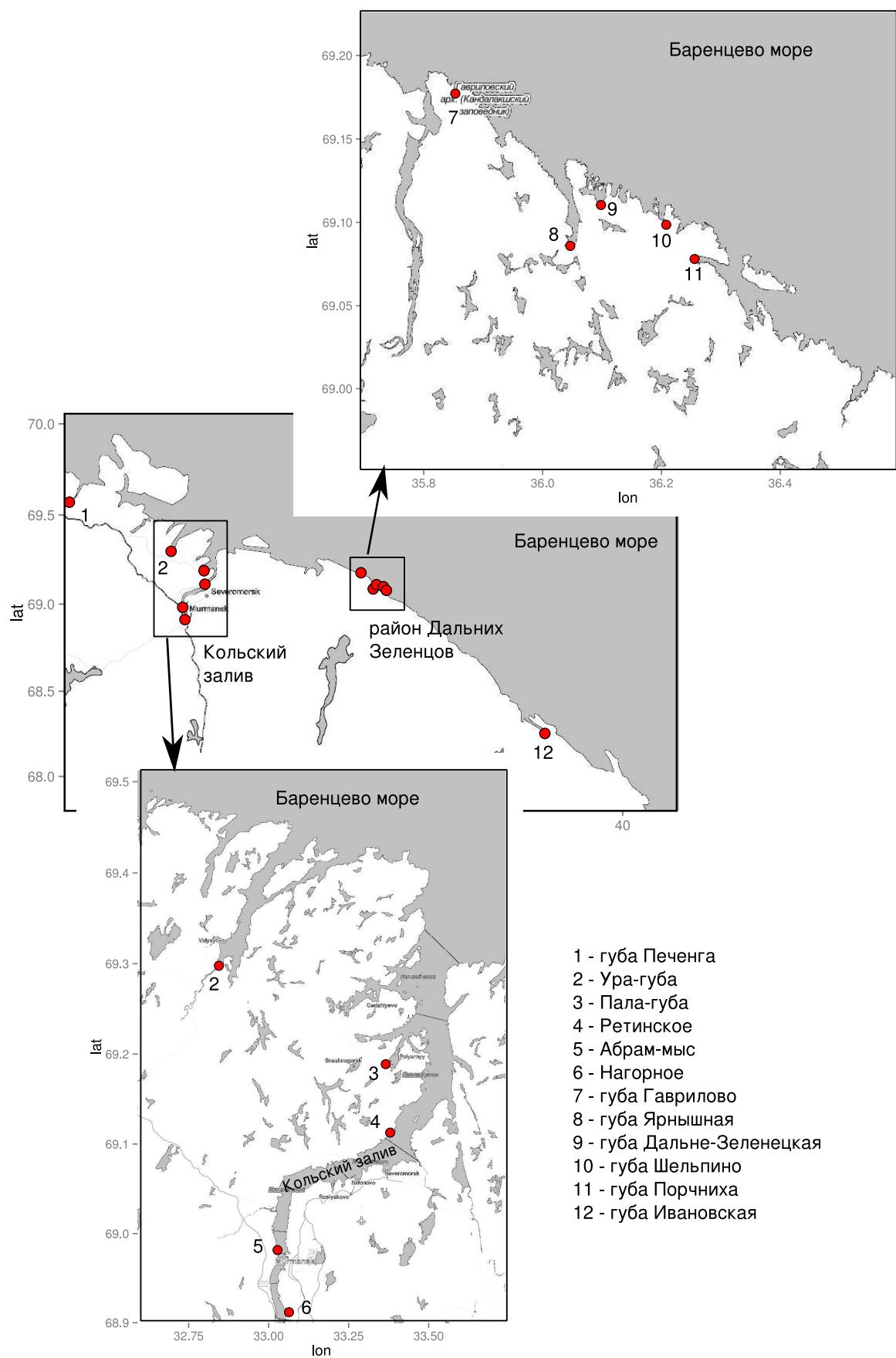


Рис. 2. Исследованные участки вдоль Мурманского побережья Баренцева моря

110 в муфельную печь с температурой 450°С на 8 часов. После сжигания навески повторно  
111 взвешивали, и по разнице масс определяли массовую долю органических веществ в грунте.  
112 По трем навескам рассчитывали среднюю массовую долю для каждого образца.

113 Оставшийся грунт использовали для определения гранулометрического состава. При  
114 описании гранулометрического состава грунта использовали классификацию И. Л. Без-  
115 рукова и А. Н., Лисицына для морских водоемов (таблица 1, Безруков, Лисицын, 1960).  
116 Для этого грунт взвешивали, после чего просеивали в сухом состоянии через колонку сит  
117 (диаметр ячей: 10 – 5 – 3 – 1 – 0,5 – 0,25 мм). Частицы размером менее 0,25 мм просеивали  
118 через сито с диаметром ячей 0,1 мм с использованием струи воды, после чего оставшиеся  
119 на сите — высушивали при температуре 105°С. Каждую фракцию частиц взвешивали,  
120 и определяли их массовую долю. Анализ частиц размером менее 0,1 мм (алевритов) не  
121 проводили.

## 122 2.3 Описание сообществ, включающих *Macoma balthica*

123 На 6 мониторинговых участках в Кандалакшском заливе Белого моря проводили каче-  
124 ственное описание фауны в пределах обследованных горизонтов литорали. Таким образом,  
125 всего составлено 12 описаний. На каждом участке в акватории Баренцева моря исследо-  
126 вали все горизонты литорали, представленные мягкими грунтами. Таким образом, всего  
127 было составлено 16 описаний.

128 Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью 1/30 м<sup>2</sup>, из  
129 которой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-  
130 под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата 1/20 м<sup>2</sup>.  
131 Отобранные пробы промывали на сите с диаметром ячей 1 мм.

132 После промывки из проб выбирали всех особей *Macoma balthica* и представителей сопут-  
133 ствующего макрозообентоса для определения состава сообщества. Представителей сопут-  
134 ствующего макрозообентоса определяли до минимально возможного таксона. Таксономию  
135 и номенклатуру сверяли по Всемирному регистру морских видов (WoRMS Editorial Board,  
136 2014).

137 Для сравнения видового состава сообщества использовали коэффициент Жаккара. Ре-  
138 зультаты визуализировали при помощи кластерного анализа методом ближайшегососе-  
139 да. Достоверность выделенных групп оценивали с помощью анализа сходства профилей  
140 (SIMPROF) (Clarke, Somerfield, Gorley, 2008). Для оценки влияния факторов использова-  
141 ли многомерное шкалирование MDS в сочетании с анализом сходства ANOSIM. Анализы  
142 проводили в программе PaSt (Hammer, Harper, Ryan, 2001) и R (R Core Team, 2014).

## 143 2.4 Изучение структуры поселений *Macoma balthica*

144 Для описания структуры поселений использовали данные всех доступных сборов.

145 В Белом море всего было обследовано 10 участков в акватории Кандалакшского зали-  
146 ва. На шести из них наблюдения проводили на всех горизонтах литорали, представленных

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

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

147 мягкими грунтами. На четырех других были обследованы отдельные горизонты.

148 Для Баренцева моря были использованы данные по обилию с 12 участков. На каждом  
149 участке в акватории Баренцева моря исследовали все горизонты литорали, представлен-  
150 ные мягкими грунтами.

151 Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью  $1/30 \text{ м}^2$ , из  
152 которой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-  
153 под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата  $1/20 \text{ м}^2$ .  
154 Отобранные пробы промывали на сите с диаметром ячей 1 мм или 0,5 (на трех монито-  
155 ринговых участках в районе Лувенъги и в Западной Ряшковой салме, участки 7, 8 – 10 на  
156 рис. 1). После промывки из проб выбирали всех особей *Macoma balthica*. Подробная инфор-  
157 мация о количестве проб и размере учетных площадок для каждого участка представлена  
158 в приложении A.

159 В дальнейшем подсчитывали количество особей в пробах, которое пересчитывали в  
160 численность моллюсков на квадратный метр. Биомассу определяли путем взвешивания  
161 на весах с точностью 10 мг, либо, для части участков на Белом море, расчетным методом.  
162 Мы использовали формулу зависимости массы макомы от ее длины  $W = 0,00016 \times L^{2,96}$ ,  
163 полученную для губы Чупа (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1993).

164 Изучение размерной структуры поселений маком проводили на всех участках. Для  
165 этого у всех моллюсков в пробах под бинокуляром измеряли максимальный линейный  
166 размер (длину) с точностью 0,1 мм. По полученным данным строили размерно-частотное  
167 распределение с шагом 1 мм.

168 Для визуализации данных по обилию использовали графики Тьюки (Tukey boxplots,  
169 Tukey, Smith, Griffin, 1977). Сравнение обилия проводили с помощью непараметрического  
170 теста Краскел-Уоллиса. Для выявления связи величин обилия с гранулометрическим со-  
171 ставом грунта использовали непараметрическую корреляцию Спирмена (Hollander, Wolfe,  
172 Chicken, 2013). Классификацию размерных структур проводили с помощью анализа глав-  
173 ных компонент (Mardia, Kent, Bibby, 1979). Все анализа проводили в статистической среде  
174 R (R Core Team, 2014).

## 175 2.5 Изучение динамики поселений *Macoma balthica*

### 176 2.5.1 Белое море

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

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

182 Структура материала представлена в таблице 2.

183 На каждом исследованном участке отбирали 3 – 25 проб площадью  $1/30 – 1/10 \text{ м}^2$ ,  
184 которые затем промывали на сите с диаметром ячей 0,5 – 1 мм. В пробах учитывали

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

185 всех особей *Macoma balthica*, у которых в дальнейшем измеряли максимальный линейный  
186 размер (длину) с точностью 0,1 мм.

187 Для определения биомассы моллюсков взвешивали на электронных весах с точностью  
188 до 1 мг. Для серий проб, где не проводили взвешивание моллюсков, биомассу определяли  
189 расчетным методом с использованием аллометрической зависимости сырой массы маком  
190 от длины их раковины (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1993).

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

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

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

206 В работе использованы мониторинговые данные кафедры ихтиологии и гидробиологии  
207 СПбГУ по обоим участкам на острове Кереть (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина,  
208 1991; Gerasimova, Maximovich, 2013) (рис. 1, участки 1, 2). Также в работе использованы  
209 многолетие данные ББС «Картеш» ЗИН РАН по обилию маком в губах Медвежья и  
210 Сельдянская (Varfolomeeva, Naumov, 2013) (рис. 1, участки 11, 12).

## 211 2.5.2 Баренцево море

212 В Баренцевом море динамику поселений маком исследовали на модельном участке —  
213 литоральной отмели Дальний пляж губы Дальнезеленецкой. В работе использованы ма-  
214 териалы экспедиции по мониторингу Дальнего пляжа губы Дальнезеленецкой с 2002 года,  
215 любезно предоставленные Е. А. Генельт-Яновским. Автор принимала участие в полевых  
216 сборах в 2006 – 2008 гг.

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

219 В 2002 году была заложена сетка из 8 станций. В пределах каждой станции отбирали  
220 3 – 5 проб площадью  $1/10 \text{ м}^2$ , которые промывали на сите с диаметром ячей 1 мм. У всех  
221 двустворчатых моллюсков измеряли длину раковины с точностью 0,1 мм. С 2004 года  
222 отбирали пробы на трех станциях из 8, которые располагались в контрастных сообществах  
223 (Генельт-Яновский, Назарова, 2008).

224 В качестве точки сравнения нами был выбран 1973 год (Стрельцов, Агарова, Петухов,  
225 1974; Агарова [и др.], 1976), поскольку в тот год была проведена основная количественная  
226 съемка на Дальнем пляже.

227 Сравнение средних проводили с помощью критериев Вилкоксона и Краскел-Уоллеса  
228 (Hollander, Wolfe, Chicken, 2013). При анализе трендов в динамике поселений использовали  
229 корреляционный анализ Мантеля (P. Legendre, L. F. Legendre, 2012) для удаления тренда  
230 из рядов. Также данный метод использовали для оценки синхронности динамики обилия  
231 моллюсков в разных поселениях. Для выявления плотностнозависимых процессов были  
232 использованы частные автокорреляции (PRCF — Partial rate correlation function) (Berry-  
233 man, Turchin, 2001). Для изучения влияния температуры на динамику обилия *M. balthica*  
234 использовали линейные модели (J. M. Chambers, Hastie, 1991). Оценку корректности по-  
235 строенной модели проверяли с помощью критериев Дарбина-Уотсона (отсутствие авто-  
236 корреляций), Шапиро-Уилка (нормальное распределение остатков) и Брайш-Пагана (го-  
237 могенность дисперсий). Все расчеты проводили в статистической среде R (R Core Team,  
238 2014).

## 239 2.6 Изучение линейного роста *Macoma balthica*

240 Рост *M. balthica* в Белом море достаточно детально изучен (Семенова, 1970; Н. Макси-  
241 мович, А. Герасимова, Кунина, 1992; Hummel [et al.], 1998), поэтому мы проводили специ-  
242 альные исследования только для Баренцева моря.

243 Рост изучали по материалам, полученным в августе 2007–2008 гг. для 7 участков в Ба-  
244 ренцевом море: Абрам-мыс, Пала-губа, губы Гавриловская, Ярнышная, Дальнезеленецкая,  
245 Шельпино, Порчиха. Станции для отбора проб располагали по горизонтам литорали.

246 У всех особей *Macoma balthica* в пробах (1/30 или 1/20 м<sup>2</sup>, промывка на сите с диамет-  
247 ром ячей 1 мм) измеряли длину (наибольший линейный размер) раковины и (по меткам  
248 роста) ее значения в период каждой зимней остановки роста с точностью 0,1 мм. Получен-  
249 ные для каждой станции измерения особей были сведены в описание возрастной структу-  
250 ры по схеме, представленной в табл. 3. Таким образом, всего было получено 14 описаний,  
251 условно характеризующих отдельные поселения маком. Как видно из данных табл. 3, каж-  
252 дое из описаний содержало результаты реконструкции динамики средней длины раковины  
253 маком в генерациях. Эти данные мы использовали для сравнительного анализа характера  
254 линейного роста моллюсков в поселениях и расчета величин группового годового прироста  
255 особей в генерации (как разность средних длин раковин моллюсков в последовательные  
256 моменты зимней остановки роста).

257 Возрастные ряды аппроксимировали при помощи линейной модификации уравнения  
258 Берталанфи:  $L_t = L_{max} \times (1 - e^{(-k(t-t_0))})$ , где  $L_{max}$ ,  $k$ ,  $t_0$  — коэффициенты,  $t$  — возраст, а  
259  $L_t$  — длина раковины моллюска в возрасте  $t$ . Сравнительный анализ кривых роста про-  
260 изведен с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели. В  
261 качестве меры расстояния использовали отношение величины статистики  $F$  (частное от  
262 деления остаточной варианса относительно кривой роста на сумму остаточных варианс

Таблица 3. Пример треугольной матрицы с данными по росту моллюсков

$t$	$N$	$L$			$L_k$									
		$min$	$max$	$aver$	$m_L$	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
				$L_{kaver}$		0,8	1,9	3,1	4,5	6,0	7,7	9,2	10,2	11,4
				$m_L$		0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,4	
				$L_k min$		0,7	1,8	2,9	4,1	5,5	7,3	8,9	9,9	
				$L_k max$		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;  $L_k min$  — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм;  $L_k max$  — 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

263 относительно частных моделей роста) к 5%-ному квантилю  $F$ -распределения (Н. В. Мак-  
264 симович, 1989). Рассчеты проводили при помощи оригинального макроса к MS Excel. При  
265 сравнении авторских данных с литературными источниками использовали как вышеопи-  
266 санную методику, так и сравнение параметра  $\omega = L_{\infty} \times k$  (где  $L_{\infty}$  и  $k$  — коэффициенты  
267 уравнения роста Берталанффи), который считается более адекватным для задач сравне-  
268 ния ростовых характеристик, чем сравнение параметров уравнения Берталанффи напря-  
269 мую (Appeldoorn, 1983; J. Beukema, Meehan, 1985).

270 Структуру вариансы величин группового годового прироста анализировали при помо-  
271 щи двухфакторного дисперсионного анализа (J. M. Chambers, Hastie, 1991). Как факто-  
272 ры влияния рассматривали начальную для данного интервала среднюю длину раковины,  
273 местообитания (участок) и метеографический уровень положения станции (горизонт ли-  
274 торали). В статистических расчетах ориентировались на уровень значимости критерия  
275  $\alpha < 0,05$ . Рассчеты проводили в Statistica for Windows.

## 276 2.7 Изучение спата и пополнения поселений *Macoma balthica*

277 Для исследования количественного формирования спата было выбрано 4 участка, раз-  
278 личных по абиотическим условиям (рис. 1, участки 1-4). Выбор был обусловлен тем, что  
279 все эти участки уже изучали до этого, на двух из них ведется мониторинг силами со-  
280 трудников кафедры ихтиологии и гидробиологии. Все участки характеризуются мягкими  
281 грунтами, и по данным предшествующих наблюдений, на них существуют стабильные во  
282 времени плотные поселения маком. Съемки проведены в июле и в конце августа 2006 года.

283 В июле на среднем горизонте литорали было отобрано по 5 проб на каждом участке для  
284 учета маком старше 1 года. Размер учетных площадок составлял от 0,1 до 0,05 м<sup>2</sup>. Пробы  
285 промывали на сите с диаметром ячей 1 мм. В пробах проводился количественный учет  
286 макробентоса, и определялась его биомасса. У всех особей *M. balthica* под бинокуляром  
287 измеряли максимальный линейный размер (длину) раковины с точностью 0,1 мм. Био-  
288 массу маком в дальнейшем рассчитывали с использованием формулы аллометрической  
289 зависимости индивидуальной сырой массы маком от длины раковины (Н. В. Максимович,  
290 А. Герасимова, Кунина, 1993).

291 В конце августа на этих же участках были отобраны пробы с учетной площади 0,01  
292 кв. м, которые фиксировали, а затем без промывки разбирали под бинокуляром. Из дан-  
293 ных проб выбирали всех особей *M. balthica*, осевших в этом году, т.е не имевших кольца  
294 остановки роста. В дальнейшем у всех плантиград измеряли длину.

295 Статистическую обработку материала проводили по стандартным формулам в про-  
296 граммах MS Excel 2003 и Statistica 6.0. Для выявления связи численности спата с обили-  
297 ем маком и с обилием макрозообентоса использовался ранговый коэффициент корреляции  
298 Спирмена (Hollander, Wolfe, Chicken, 2013).

299 Для оценки влияния численности взрослых маком на размеры пополнения был про-  
300 веден иерархический дисперсионный анализ (J. M. Chambers, Hastie, 1991). Фактор «чис-  
301 ленность взрослых особей» (N взр.) был представлен в двух градациях: «высокая» (более

302 1000 экз./м<sup>2</sup>) и «низкая» (менее 600 экз./м<sup>2</sup>). В качестве вложенного фактора использовался «участок»: Сухая Салма и бухта Лисья как участки с высокой плотностью и бухта Клющиха и пролив Подпахта — с низкой.

305 Аналогичный дисперсионный анализ был проведен для отдельных размерных классов взрослых маком для выявления характера влияния на разноразмерных особей факторов «численность взрослых особей» и «участок». В анализе использовали данные по количеству взрослых маком размером от 2 до 9 мм с шагом 1 мм, т.к. именно особи этих размеров представлены в выборках в достаточном для анализа количестве. Каждый дисперсионный анализ сопровождался оценкой силы влияния факторов с ошибкой и достоверностью.

311 Для изучения динамики пополнения поселения численность годовалых особей в каждый год была восстановлена по данным размерной структуры. Для этого по данным мониторингов 2012 – 2013 годов были проведены измерения длин колец зимней остановки роста у особей длиной менее 3 мм. Для сравнения полученных данных использовали критерий Краскел-Уоллеса, и в случае достоверных отличий — тест Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference') (Hollander, Wolfe, Chicken, 2013). Для определения границ размерно-возрастных классов *Macoma balthica* возрастом 0+, 1+ и 2+ были рассчитаны средние размеры особей каждого возраста. Пограничный размер между двумя когортами рассчитывали как середину между средними размерами особей в когорте.

320 На основании полученных данных о размере годовалых маком была рассчитана их численность в каждом году наблюдения. Для выявления связи между обилием годовых маков с различными параметрами использовали коэффициент корреляции Спирмена (*ibid.*). Гипотезу о синхронности пополнения поселений в акватории проверяли при помощи корреляции Мантелля (P. Legendre, L. F. Legendre, 2012). Все расчеты проводили в статистической среде R (R Core Team, 2014).

### **326 3 Характеристика района исследования**

#### **327 3.1 Географическое и физиономическое описание**

##### **328 3.1.1 Белое море**

**329 Участок материковой литорали, расположенный в 800 м к югу от поселка Лу-**  
**330 венъга.** Данный разрез имеет вид прямоугольника, длина которого ограничена 10 мет-  
331 рами, а ширина равна ширине литорали в максимальный сизигийный отлив (72 метра).  
332 На данном участке пробы брались равномерно на протяжении всей ширины литорали.

**333 Верхняя часть** литорали на разрезе представляет гравийно-мелкокаменистую осьпь  
334 со значительным наклоном дна, нижняя граница которой расположена в 10 метрах от  
335 штормовых выбросов.

**336 Ниже** на литорали располагается пологий пляж с илистым песком с заметными вкрап-  
337 лениями крупного песка. В данном биотопе отмечены отдельные выбросы пескожилов  
338 *Arenicola marina* и кое-где тонкий мат зеленых нитчаток. В дальнейшем эта зона будет  
339 называться «верхний пляж». На расстоянии 19 метров от штормовых выбросов верхний  
340 пляж ограничивает валунная грязь.

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

**346 Ниже** располагается следующий хорошо различимый биотоп — пояс взморника *Zostera*  
347 *marina*. Плотное, почти со стопроцентным проективным покрытием, поселение этих рас-  
348 тений на илисто-песчаном грунте простирается до 59 метра от штормовых выбросов. По-  
349 мимо взморника, в данном биотопе отмечено большое количество нитчатых водорослей с  
350 прикрепленных на них молодью мидий *Mytilus edulis*.

**351 От** 59 до 72 метра расположен участок, осушающийся только в сизигийный отлив.  
352 Илисто-песчаный пляж данного биотопа служит местом обитания для поселений пескожи-  
353 ла и большого количества мидиевых щеток. Данный биотоп будет именоваться «нижний  
354 пляж».

**355 Илистая губа острова Горелого.** Ширина литорали на данном участке составляет  
356 24 метра. Так как верхняя литораль характеризуется каменистым грунтом, то пробы бра-  
357 лись только в среднем и нижнем горизонте литорали. Верхняя часть литорали представляет  
358 собой гравийную россыпь, выходящую на приморский луг. Ниже (в среднем горизонте)  
359 следует илисто-песчаный пляж с редкими некрупными камнями и отдельными выбросами  
360 пескожилов. На расстоянии 15 метров от линии штормовых выбросов появляются редкие  
361 вкрапления фукоидов (на границе среднего и нижнего горизонтов литорали) и увеличи-  
362 вается количество мелких камней, но все же этот участок можно характеризовать как  
363 илисто-песчаный пляж. Плотность поселения *Arenicola marina* заметно увеличивается по

364 сравнению со средним горизонтом. На уровне 17 – 21 метров от штормовых выбросов  
365 располагается валунная грязь с плотными поселениями фукоидов (нижний горизонт ли-  
366 торали). В данной зоне пробы отбирались на участках, не закрытых талломами водорос-  
367 лей. В районе нуля глубин на данном участке также характерен илисто-песчаный грунт с  
368 плотным поселением *Arenicola marina*.

369 **Эстуарий реки Лувенъги.** На данном участке ширина литорали составляет 500 мет-  
370 ров. На всем протяжении это практически горизонтальный илисто-песчаный пляж с плот-  
371 ным поселением пескожилов. Так как этот участок расположен в эстуарии реки, то он  
372 характеризуется пониженной соленостью. В данном районе пробы брались на расстоянии  
373 350 метров от линии штормовых выбросов на нижнем горизонте литорали.

374 **Западная Ряшкова Салма** Литораль в точке исследования достигает ширины око-  
375 ло 40 метров. Верхний горизонт литорали представлен каменистой россыпью, которая по  
376 мере продвижения в сторону моря становится более разреженной с пятнами песчаного  
377 грунта между камнями. Средний горизонт литорали представлен илисто-песчанным пля-  
378 жем с примесью гравия. Нижний горизонт литорали представлен плотным поселением  
379 фукоидов на камнях. На данном участке пробы отбирали в среднем горизонте литорали  
380 в пределах двух станций.

381 **Южная губа о. Ряшкова** В куту Южной губы литораль достигает ширины 250 мет-  
382 ров. На всем протяжении это пологий илисто-песчаный пляж с отдельными валунами и  
383 камнями, поросшими фукоидами. В губу спадает ручей, воды которого в отлив свободно  
384 разливаются по литорали и не образуют явного русла. На данном участке пробы отбира-  
385 ли у нуля глубин западнее ручья в месте обитания хищных улиток *Amauropis islandica*  
386 (Аристов, Гранович, 2011).

387 **о. Большой Ломнишный** Литораль в точке исследования представляет собой полу-  
388 гую отмель шириной около 40 метров. Грунт представляет собой песок с примесью ила  
389 и крупных валунов. Оформленный пояс фукоидов отсутствует, скопления фукоидов при-  
390 урочены к отдельно лежащим валунам. Пробы отбирали у нуля глубин в месте обитания  
391 хищных улиток *Amauropis islandica* (там же).

### 392 3.1.2 Баренцево море

393 **Северное Нагорное** Данный участок расположен в третьем колене Кольского залива,  
394 на южном его берегу в пределах одноименного района г. Мурманск. Собственно литораль  
395 начинается за жилым массивом, в месте расположения опор моста через Кольский залив.  
396 Место сбора находилось в 600 м севернее моста. Ширина литорали на данном участке  
397 составляет 100 м. Верхний горизонт литорали представлен небольшими валунами и рос-  
398 сыпью гравия. Средний и нижний горизонты литорали представляют собой достаточно

399 пологий илисто-песчаный склон с редкими валунами. Грунт достаточно сильно эвтро-  
400 фицирован, очень вязкий. Между валунами встречаются поселения пескожила *Arenicola*  
401 *marina*.

402 **Абрам-мыс** Участок в районе Абрам-мыса находится в третьем колене Кольского зали-  
403 ва, максимально удаленном от моря. Абрам-мыс — район города Мурманск, расположенный  
404 на противоположной стороне залива от основного городского массива, напротив пор-  
405 та. Исследованный участок литорали находился в 1,5 км к выходу из залива от причала,  
406 куда приходит пассажирский катер. Ширина литорали на данном участке составляет 45 м.  
407 Верхний горизонт литорали представлен каменисто-галичной россыпью. В среднем гори-  
408 зонте литорали на поверхности илисто-песчаного грунта располагаются валуны, покрытые  
409 фукоидами (*Fucus vesiculosus*), которые формируют практически сплошной покров с от-  
410 дельными «окнами» грунта (проективное покрытие фукоидов 90 %). При приближении к  
411 нижнему горизонту литорали количество валунов уменьшается, и проективное покрытие  
412 фукоидов составляет здесь не более 10 %.

413 **Ретинское** Ретинское находится на западном берегу Кольского залива, напротив г. Се-  
414 вероморск. В береговую линию вдается небольшая, овальной формы губа. Ширина лито-  
415 рали составляет около 60 м. Дно каменистое, между камнями — илисто-песчаный грунт,  
416 достаточно промытый. На верхнем горизонте литорали располагаются крупные валуны,  
417 покрытые фукусами и балянусами, чуть ниже находятся крупные камни полностью по-  
418 крытые фукоидами. Средний и нижний горизонты литорали представлены среднего раз-  
419 мера камнями, примерно половина из которых покрыта фукоидами.

420 **Пала-губа** Пала-губа представляет собой глубоко вдающуюся в берег губу длинным  
421 узким «горлом», за которым следует расширение, формирующее несколько губ второ-  
422 го порядка. В «горле» расположен остров Шалим, и, таким образом, губа соединяется с  
423 Кольским заливом узкими проливами. В основной части Пала-губы расположено несколь-  
424 ко более мелких островков. Исследованный участок располагался в длинной узкой губе  
425 (бухта Дровянная), закрытой на выходе островом Зеленый. В кут губы впадает крупный  
426 ручей, образующий на литорали во время отлива оформленное русло, положение кото-  
427 рого за два года наблюдений не изменилось. Ширина литорали на данном участке со-  
428 ставляет 130 м. Верхний горизонт литорали представлен каменисто-валунной россыпью,  
429 которая на границе со средним горизонтом становится более разреженной, и покрыта за-  
430 рослями фукоидов (*Fucus vesiculosus*). Средний и нижний горизонты представлены двумя  
431 илисто-песчаными пляжами, разделенными каменисто-валунной грядой на месте резкого  
432 локального увеличения угла уклона свала. На нижней литорали грунт более засилен, и на  
433 поверхности располагаются агрегации *Mytilus edulis* («мидиевые щетки»).

434 **Печенга** Печенга расположена на Западном Мурмане, в 150 км от границы с Норвегией.  
435 Собственно поселок находится на берегу сильно вдающейся в полуостров губы Печенга.

436 Сбор материала производился в средней части этой губы, на удалении 1,5 км от кута губы.  
437 Литораль на этом участке достигает ширины 50 м. Верхний горизонт литорали представ-  
438 лен среднего размера валунами. На среднем горизонте валуны расположены более редко, а  
439 между ними находится россыпь достаточно крупного гравия. Нижний горизонт литорали  
440 илисто-песчаный.

441 **Губа Гаврилово** Гаврилово – наиболее западная губа из исследованных нами участков  
442 на Восточном Мурмане. Эта губа с достаточно широким входом, свободно открывающаяся  
443 в Баренцево море. Восточную ее часть закрывает от прибоя мыс, формирующий «горло»,  
444 суженное относительно основной части. В восточной части кута губа формирует узкий  
445 отрог длиной около 200 м, по которому течет ручей, распадающийся в центральной ча-  
446 сти губы в среднем горизонте литорали на два рукава, и сливающиеся ниже обратно в  
447 единое русло. Ширина литорали в данной губе составляет 500 м (без учета отрога, дно  
448 которого полностью обнажается в отлив) Верхний горизонт литорали на данном участ-  
449 ке представлен каменисто-галечной россыпью. Средний горизонт литорали представляет  
450 собой обширную илисто-песчаную отмель с отдельными камнями и валунами. В основ-  
451 ном камни и валуны сконцентрированы вдоль русла ручья. Нижний горизонт литорали  
452 представлен песчаным пляжем.

453 **Губа Ярнышная** Губа Ярнышная представляет собой одну из крупнейших губ Восточ-  
454 ного Мурмана, ее длина составляет около 5 км. Вход в губу свободно открыт в Баренцево  
455 море. Берега губы сильно изрезаны. В кут губы Ярнышной впадают два крупных ру-  
456 чья — Ярнышный и Бобровый. По мере продвижения в кут губы, скальная и каменистая  
457 литораль переходит в каменисто-песчаную и илисто-песчаную. Исследованный участок  
458 расположен в юго-восточной части кута губы в районе впадения ручья Ярнышный. На  
459 участке исследования средний горизонт литорали представлен илисто-песчаным пляжем  
460 с отдельными валунами, поросшими фукоидами (*Fucus vesiculosus*). В среднем и ниж-  
461 нем горизонте литорали вдоль русла ручья были остатки умершего плотного поселения  
462 *Mytilus edulis* («мидиевая банка»), поэтому в период исследования в данном биотопе грунт  
463 был черный с запахом сероводорода.

464 **Губа Дальнезеленецкая** Исследованный участок был расположен на литоральной от-  
465 мели Дальний Пляж, поскольку именно он был в 1970х годах выбран как модель для  
466 описания литоральной фауны мягких грунтов на Баренцевом море. На границе верхней  
467 литорали расположен валунно-галечный пляж, нижняя часть которого заросла фукои-  
468 дами (*Fucus vesiculosus*). Ниже по литорали в юго-восточной части пляжа тянется узкая  
469 (около 10 – 15 м шириной) полоса крупного песка, в которой представители макробентоса  
470 практически отсутствуют. Средний горизонт литорали — это обширный илисто-песчаный  
471 пляж, в пределах которого визуально выделяются три зоны: с преобладанием пескожи-  
472 лов *Arenicola marina*, с преобладанием мелких полихет-трубкостроителей (в первую оче-  
473 редь, *Fabricia sabella*) и переходная зона между этими сообществами. Нижняя литораль

474 представлена каменисто-песчаным пляжем с зарослями бурых (*Fucus vesiculosus*, *Fucus*  
475 *serratus*) и красных (*Palmaria palmata*) водорослей на камнях.

476 **Губа Шельпино** Шельпино представляет собой большую губу с широким горлом, в  
477 котором расположен один крупный и несколько мелких островов. В юго-восточной части  
478 губа продолжается длинным (около 400 м) узким отрогом, полностью обнажающимся в  
479 отлив. Именно в этом отроге и происходил пробоотбор. По литорали отрога протекает  
480 небольшой ручей, не формирующий четкого русла. Летом вдоль ручья развиваются мас-  
481 совые скопления зеленой водоросли рода *Enteromorpha*. Верхняя и средняя литораль пред-  
482 ставляют собой песчаный пляж с отдельными камнями и валунами. В среднем горизонте  
483 на камнях появляются водоросли. Нижний горизонт литорали оккупирован плотным по-  
484 селением мидий *Mytilus edulis* на грунте.

485 **Губа Порчниха** Порчниха — крупная губа, закрытая от моря островом Большой Оле-  
486 ний. Кутовая часть разделена скальным мысом на две части. Одна из них направлена на  
487 юг, вторая на запад. Наши исследования проводились в западной части губы. В эту часть  
488 губы впадает полноводный ручей, имеющий на литорали оформленное русло. Верхний го-  
489 ризонт литорали представлен гравийной россыпью. Средний горизонт — илистое-песчаным  
490 пляжем с отдельными лежащими на поверхности камнями, поросшими бурыми водорос-  
491 лями *Fucus vesiculosus*. При этом в грунте также присутствует гравий и крупная галька,  
492 полностью погруженная в песок. Нижний горизонт литорали представлен плотным посе-  
493 лением *Fucus vesiculosus*.

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

### 505 3.2 Характеристики грунта

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

510    **3.2.1 Белое море**

511    В Белом море гранулометрический анализ грунтов был проведен для пяти исследован-  
512    ных участков. На всех исследованных участках преобладали песчаные фракции (массовая  
513    доля более 60%) (табл. 4). При этом на всех участках среди песчаных фракций преобла-  
514    дал мелкий песок. Гравий присутствует на всех участках, однако доля его невелика (менее  
515    3%). Исключением является литораль в Западной Ряшковой салме, в котором доля гравия  
516    составляет 27,4%. Доля алевритов и пелитов может достигать трети, однако на участке в  
517    бухте Ключища они полностью отсутствуют (табл. 4).

518    **3.2.2 Баренцево море**

519    В Баренцевом море анализ грунта проводили на 8 участках из исследованных. По со-  
520    отношению частиц различного размера в грунте на всех участках преобладает (массовая  
521    доля более 50 %) песчаная фракция (табл. 5). Гравий присутствует на всех участках,  
522    кроме Пала-губы. Доля гравия может достигать 30%. Интересно, что участки со значи-  
523    тельным (> 10%) содержанием гравия — наиболее восточные из всех изученных. Доля  
524    илистых фракций обычно невелика, лишь на литорали Абрам-мыса и в сублиторали гу-  
525    бы Ивановская она превышает 10%. Из всех исследованных участков только Абрам-мыс  
526    представляет собой типичную илисто-песчаную отмель, поскольку доля песка и алеври-  
527    тов и пелитов практически одинаковая и близка к 50%. Более детальное рассмотрение  
528    гранулометрического состава грунта показывает, что по соотношению различных песков  
529    участки неоднородны (табл. 5).

530    Содержание органических веществ в грунте было невелико, и на всех участках не пре-  
531    вышало 2 % (табл. 6).

532    Таким образом, на всех исследованных участках преобладает песок. Массовая доля  
533    гравия не превышает трети. Участки в Белом и Баренцевом море контрастны по содер-  
534    жанию алевритов и пелитов. В Белом море большинство участков содержат значительное  
535    количество частиц размером менее 0,1 мм, в то время как в Баренцевом их массовая доля  
536    на большинстве участков невелика.

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

Участок	круп- ный и сред- ний гравий > 10	мел- кий гравий 10 – 5	очень мел- кий гравий 5 – 3	очень круп- ный песок 3 – 1	круп- ный песок 1 – 0,5	сред- ний песок 0,5 – 0,25	мел- кий песок 0,25 – 0,1	алеври- ты и пели- ты < 0,1
Эстуарий р. Лувенъги	0	0	0,05	0,80	4,01	17,34	42,87	34,94
о. Горелый	0	0,86	1,82	1,76	7,01	17,34	45,34	25,88
Западная Ряшкова салма	11,20	8,05	8,15	6,44	14,31	16,27	25,77	9,81
Сухая Сал- ма	0,41		0,8		0,87	3,57	61,5	32,85
бухта Клю- щиха	0,1		0,1		0,3	9,9	89,6	0

Примечание: указана доля частиц, %

Данные по Сухой салме и б. Клющиха предоставлены А. В. Герасимовой

Таблица 5. Гранулометрический состав грунта на исследованных участках в Баренцевом море

Участок	круп- ный и сред- ний гравий > 10	мел- кий гравий 10 – 5	очень мел- кий гравий 5 – 3	очень круп- ный песок 3 – 1	круп- ный песок 1 – 0,5	сред- ний песок 0,5 – 0,25	мел- кий песок 0,25 – 0,1	алеври- ты и пели- ты < 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
Дальнезеле- нецкая	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 6. Содержание органических веществ в грунте на исследованных участках в Баренцевом море

участок	Абрам- мыс	Пала- губа	Гаври- лово	Яр- ныш- ная	Даль- незеле- нецкая	Шель- пино	Порч- ниха	Ива- нов- ская
	1,58	0,12	0,50	0,65	0,39	0,82	0,70	1,38

Примечание: указано содержание органических веществ в грунте, %

## 537 4 Биотический фон в сообществах *Macoma balthica*

### 538 4.1 Белое море

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

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

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

### 564 4.2 Баренцево море

565        Всего на исследованных участках нами было обнаружено 48 таксонов беспозвоночных  
566  (приложение B, таблица IV). При этом в пределах каждого из горизонтов литорали были  
567  встречены все таксоны. Более трети таксонов (17 из 48) - это редкие виды (встречены в  
568  одном описании), и лишь *Macoma balthica* встречается во всех описаниях. Количество так-  
569  сонов на участке колебалось от 6 (верхняя сублитораль губы Ивановская) до 22 (средний  
570  горизонт литорали губы Дальнезеленецкая). По соотношению таксонов на всех участках  
571  преобладали Polychaeta.

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

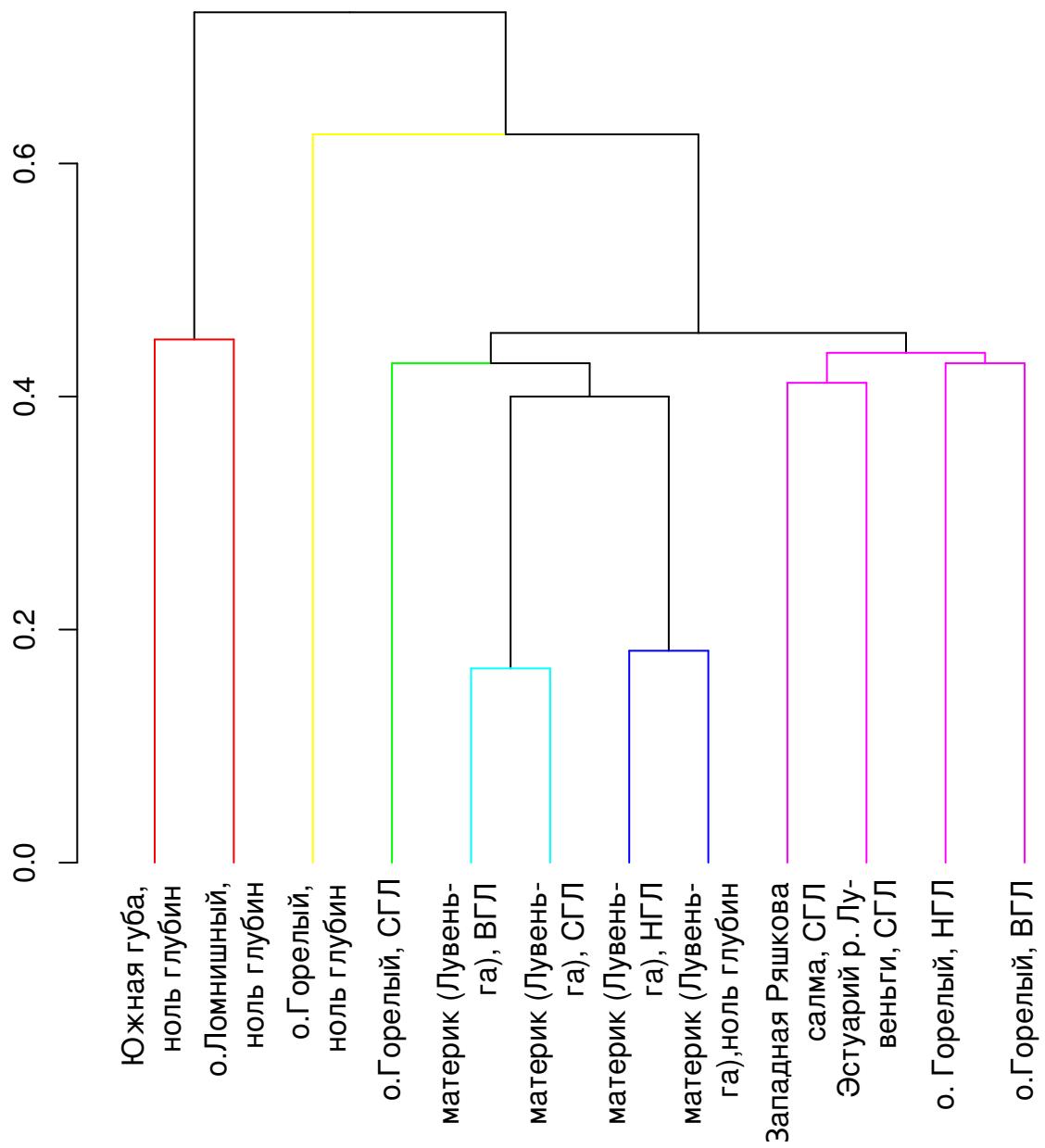


Рис. 3. Классификация отдельных горизонтов литорали в Белом море по видовому составу  
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

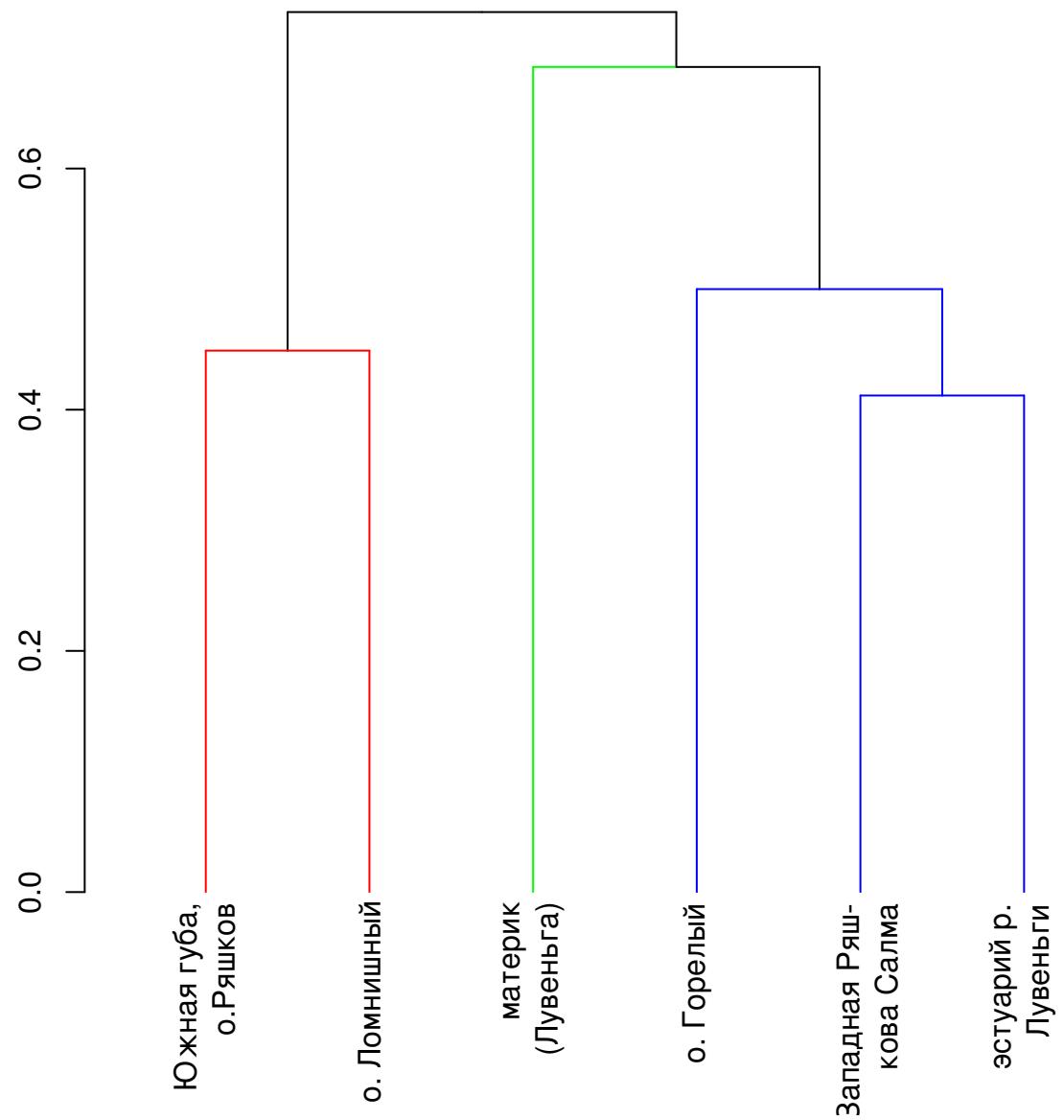


Рис. 4. Классификация исследованных участков в Белом море по видовому составу  
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

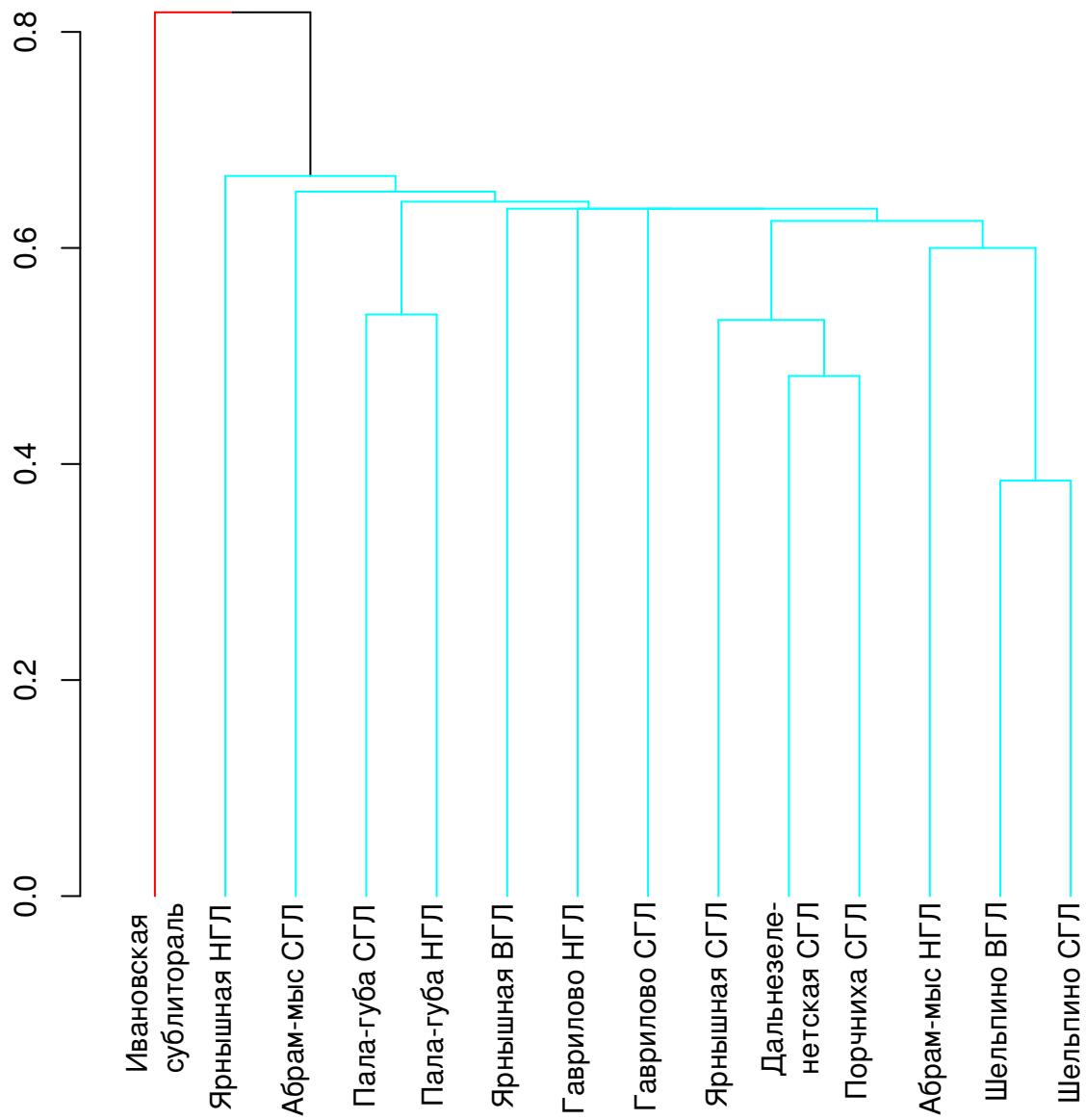


Рис. 5. Классификация отдельных горизонтов литорали в Баренцевом море по видовому составу

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

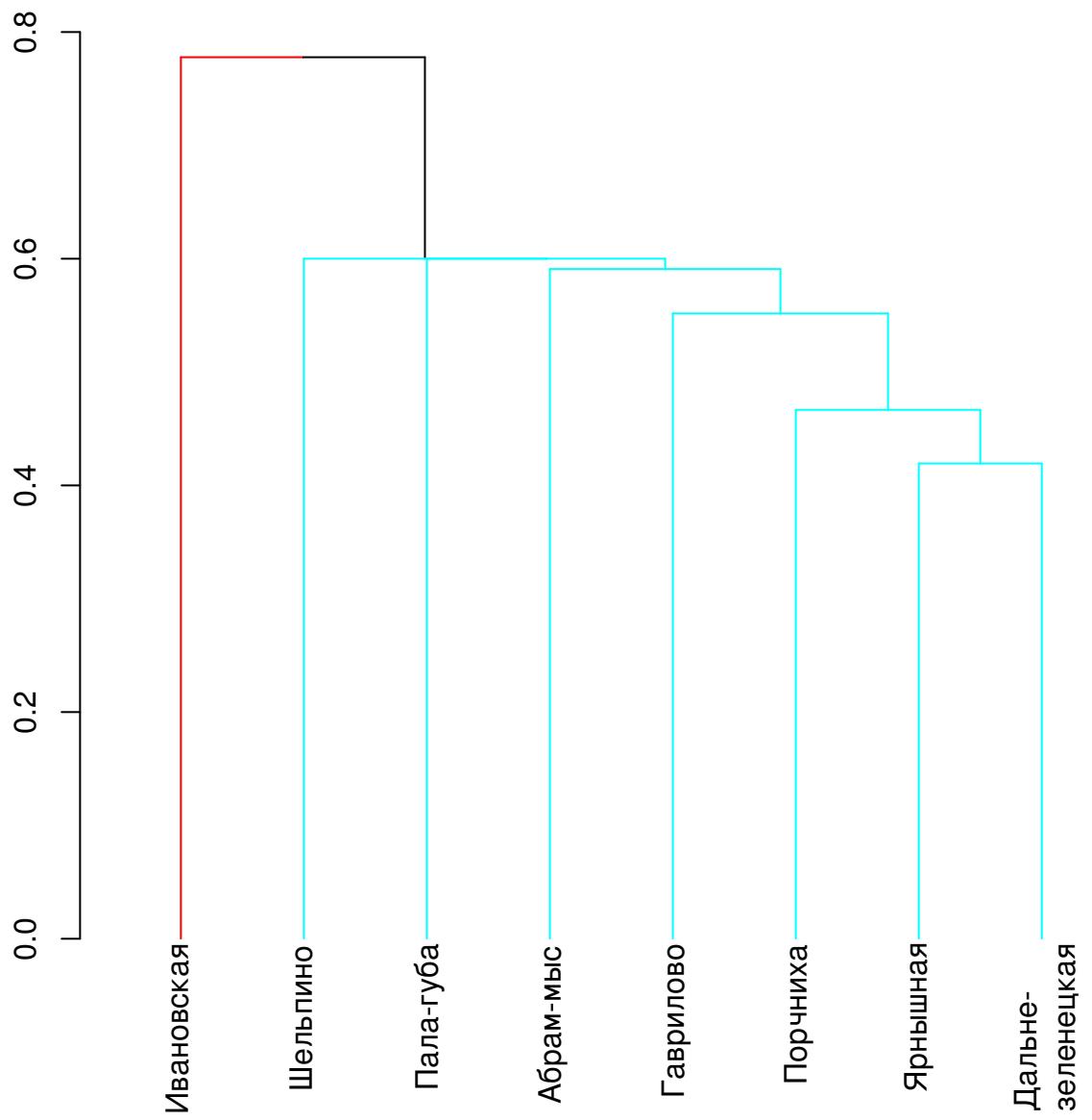


Рис. 6. Классификация исследованных участков в Баренцевом море по видовому составу. Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

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

577 Для оценки влияния гранулометрического состава грунта на состав сообщества были  
578 выделены группы илисто-песчаная, песчаная и гравийно-песчаная лitorаль. В резуль-  
579 тате не было обнаружено достоверного влияния данного показателя на видовой состав  
580 сообщества ( $R = 0,053, p = 0,36$ ).

581 Таким образом, таксономический состав сообществ на исследованных участках до-  
582 статочно вариабелен, и по-видимому, сходство определяется географической близостью  
583 участков.

## 584 5 Обилие *Macoma balthica*

### 585 5.1 Белое море

586       Данные по численности маком в Кандалакшском заливе Белого моря получены для 10  
587 участков (рис. 7), всего 140 пространственно-временных точек оценки. Средняя числен-  
588 ность особей *M. balthica* была представлена в диапазоне от 10 (о. Горелый) до 8500 экз./м<sup>2</sup>  
589 (Западная Ряшкова салма) (табл. I, Приложение A).

590       Однако экстремально высокие численности — более 2800 экз./м<sup>2</sup> — встречаются еди-  
591ично, всего 8 наблюдений из 140 (рис. 8). Наиболее часто встречаются поселения со  
592 средней численностью 700 – 800 экз./м<sup>2</sup>. Отдельные районы Кандалакшского залива Бе-  
593 лого моря не отличались по средней численности маком (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 5,6$ ,  
594  $p = 0,2$ ). При сравнении средних обилий маком на разных участках в пределах одного го-  
595 ризонта не показало достоверных отличий (табл. 7). Сравнение средних численностей на  
596 разных горизонтах в пределах одного участка показало различные результаты (табл. 8).  
597 Для участков в Сухой салме, проливе Подпахта, материковой литорали в Лувеньге вар-  
598 ьирование численности между пробами перекрывало варьирование между горизонтами  
599 литорали. При этом для участков в бухтах Ключиха и Лисья и на о. Горелом Лувеньг-  
600 ских шхер было показано достоверное влияние мореографического уровня на обилие ма-  
601 ком. Интересно отметить, что в бухте Ключиха численность маком на нижнем и среднем  
602 горизонтах литорали не отличается (403 (7) экз./м<sup>2</sup>), но в сублиторали она значительно  
603 выше (1136 (5) экз./м<sup>2</sup>). В бухте Лисья ситуация отличается, обилие маком на нижнем  
604 горизонте достоверно выше (2832 (10) экз./м<sup>2</sup>), чем в среднем и в сублиторали (1346 (16)  
605 и 1006 (16) экз./м<sup>2</sup>, соответственно).

606       Данные по биомассе *M. balthica* были получены для 10 участков, всего 133 простран-  
607ственно-временных среза. Размах варьирования средней биомассы был от 1,1 (25) г/м<sup>2</sup>  
608 (б. Ключиха, 2006 год) до 177,9 (9) г/м<sup>2</sup> (о. Горелый, 2004 год) (табл. I, Приложение A).

609       Средняя биомасса маком на участках в губе Чупа по нашим данным была ниже, чем  
610 в остальных двух районах (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 12,5$ ;  $p = 0,002$ ) (рис. 9).

### 611 5.2 Баренцево море

612       В Баренцевом море данные по обилию маком были получены для 12 участков Мур-  
613 манского побережья (рис 10). Минимальная средняя численность составляла 30 экз./м<sup>2</sup>  
614 (г. Дальнезеленецкая), что сравнимо с показателями для Белого моря. Максимальная  
615 средняя численность была значительно меньше, чем беломорская — 3350 экз./м<sup>2</sup> (Абрам-  
616 мыс) (табл. II, Приложение A). Среди исследованных, наиболее часто встречались поселе-  
617 ния со средним обилием менее 100 экз./м<sup>2</sup> (рис. 8).

618       Для Мурманского побережья Баренцева моря показаны различия между отдельными  
619 районами: Западным, Восточным Мурманом и Кольским заливом (Гурьянова, Ушаков,  
620 1929; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930). Это подтверждается нашими данными (рис. 11)

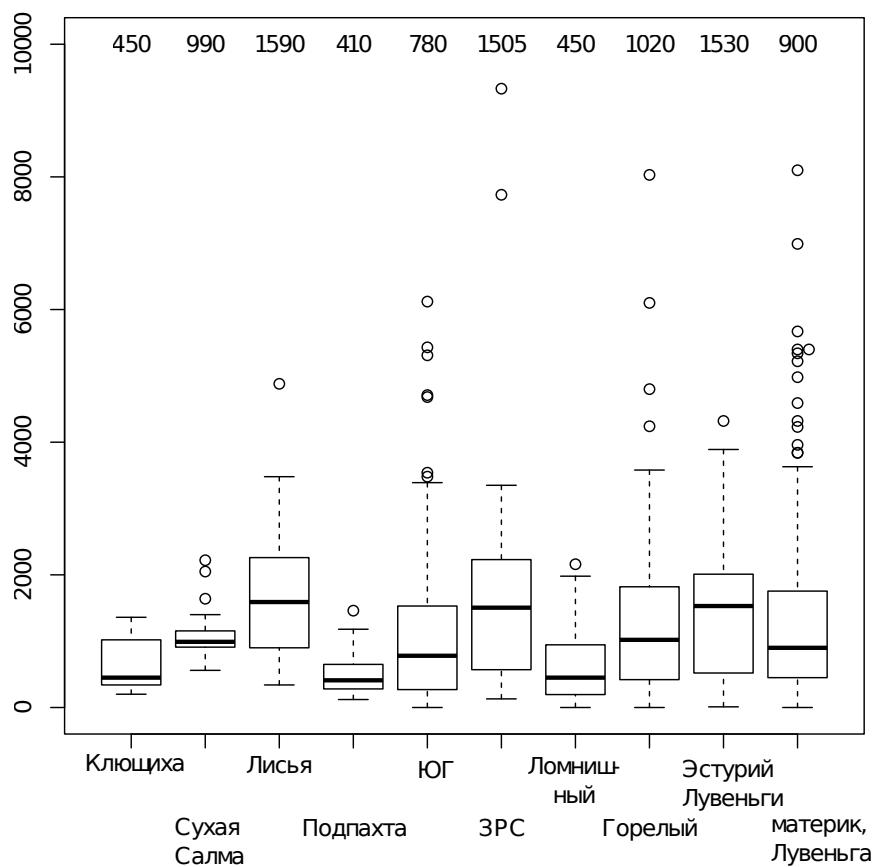


Рис. 7. Варьирование средней численности *Macoma balthica* на различных участках Кандалакшского залива Белого моря

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

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

Числа в верхней части графика — медианное значение численности *M. balthica*, экз./м<sup>2</sup>

Таблица 7. Сравнение средней численности *M. balthica* в пределах одного мариографического уровня в Белом море

мариографический уровень	<i>Kruskal Wallis</i> $\chi^2$	<i>df</i>	<i>p</i>
СГЛ	2,7	5	0,7
НГЛ	5,8	4	0,2
ноль глубин	0,16	1	0,7
ВСЛ	1	1	0,3

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

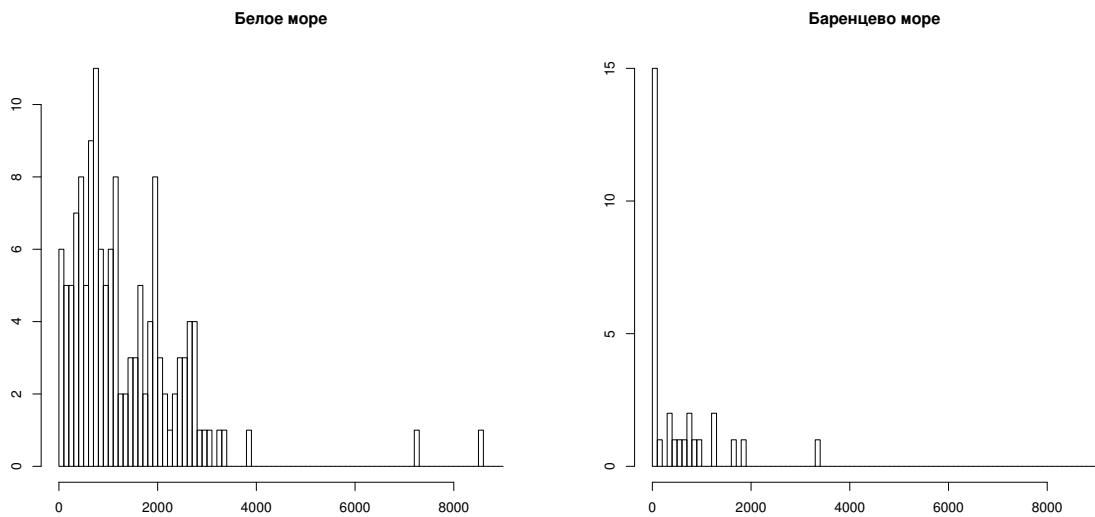


Рис. 8. Частота встречаемости поселений с различным обилием *Macoma balthica*  
Примечание: по оси X — средняя численность *Macoma balthica*, экз./м<sup>2</sup> (шаг — 100 экз./м<sup>2</sup>), по оси Y — частота встречаемости

Таблица 8. Сравнение численности *M. balthica* в поселениях на разном макрофауническом уровне в Белом море

участок	<i>Kruskal — Wallis</i> $\chi^2$	<i>df</i>	<i>p</i>	
Ключиха	19,7	2	$5,2 \times 10^{-5}$	***
Ключиха (только лitorаль)	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 \*\*\* —  $p < 0,001$ ; \*\* —  $p < 0,05$ ; \* —  $p < 0,1$ .

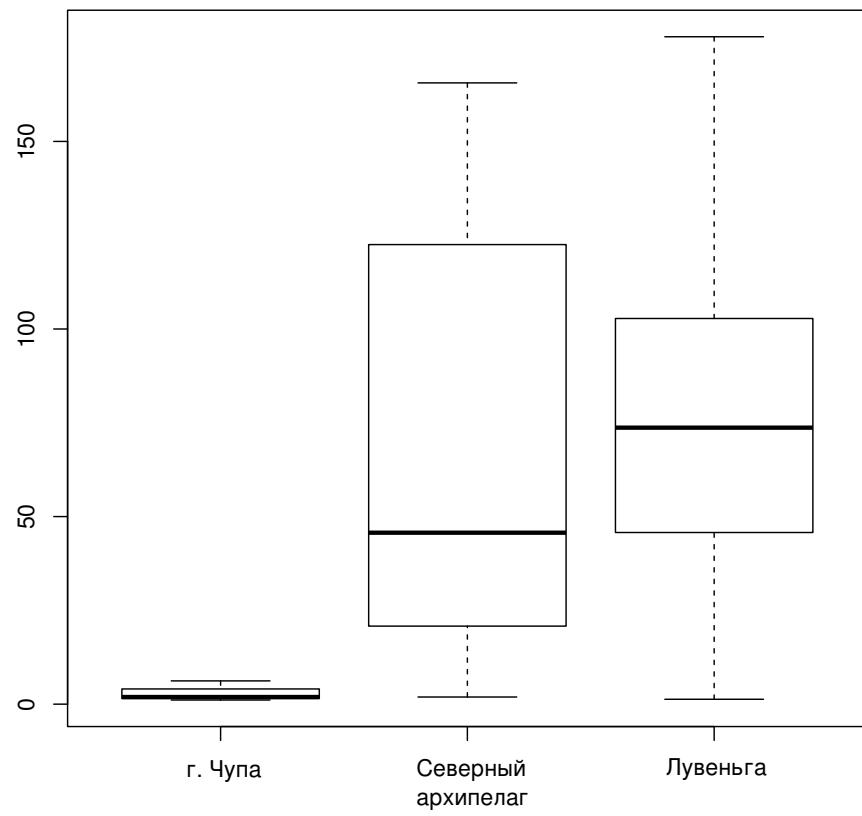


Рис. 9. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Кандалакшского залива Белого моря

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

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

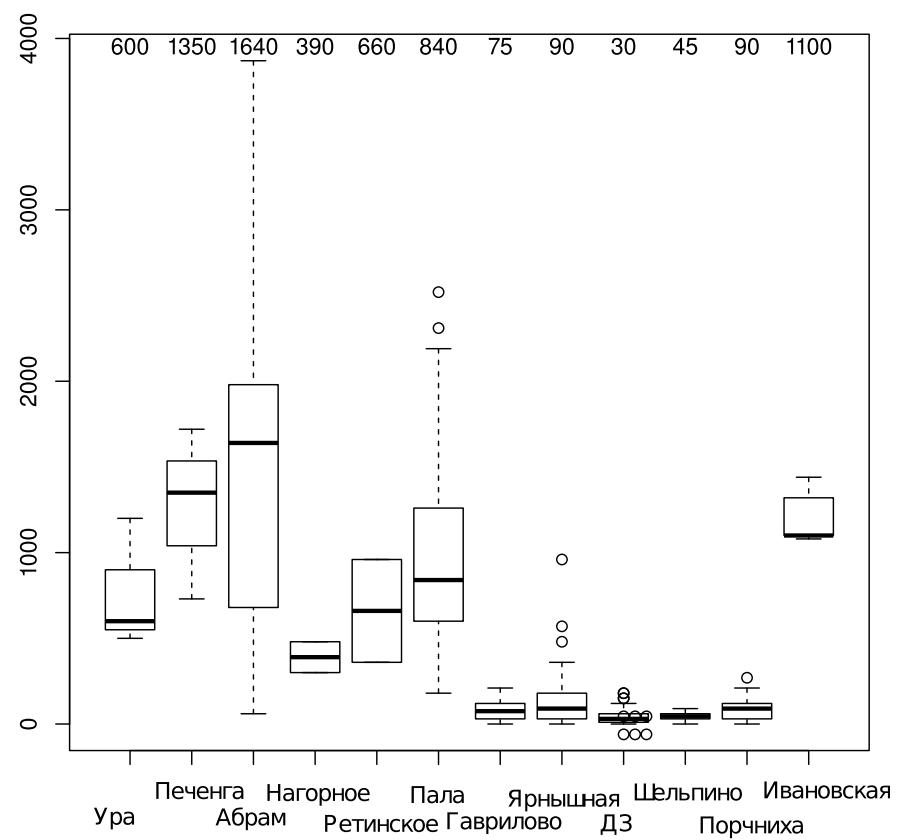


Рис. 10. Варьирование средней численности *Macoma balthica* на различных участках Мурманского побережья Баренцева моря

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

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

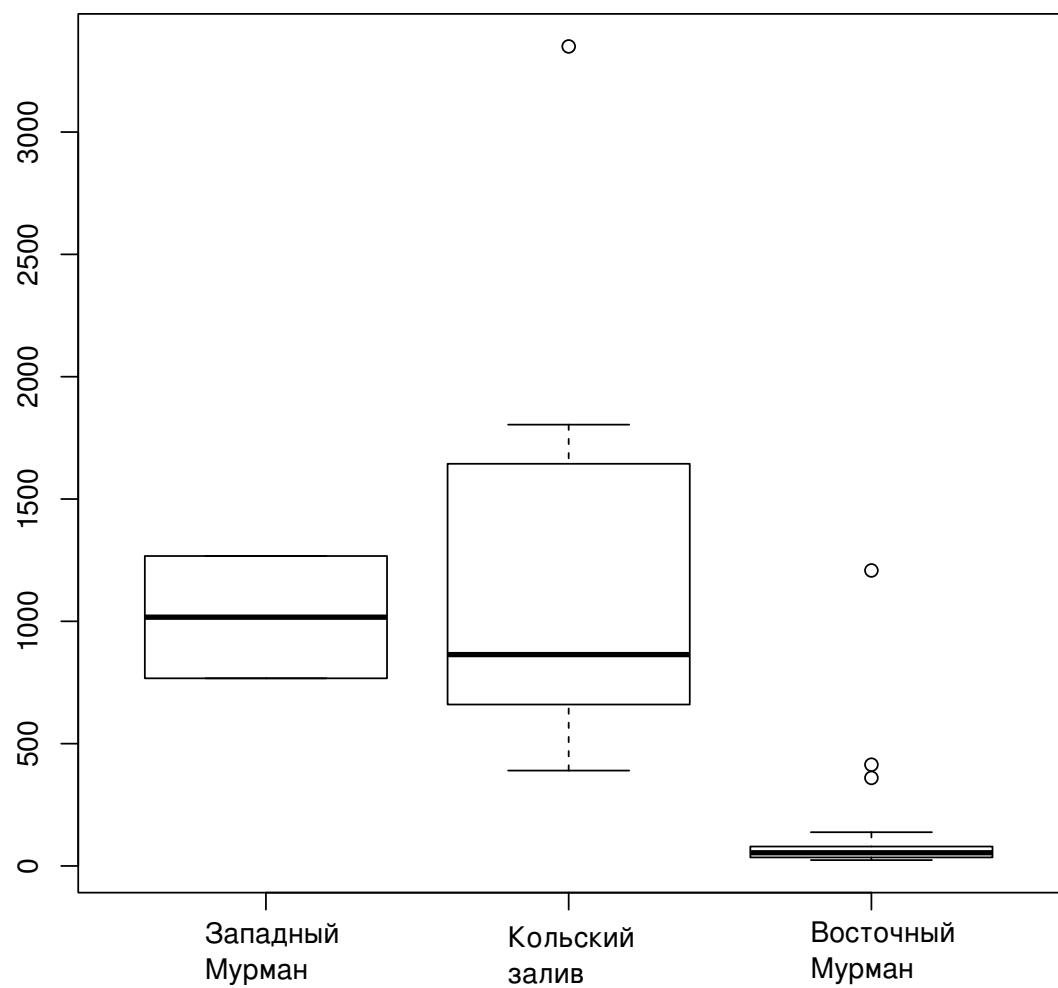


Рис. 11. Варьирование средней численности *Macoma balthica* в разных районах Мурманского побережья Баренцева моря

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

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

Числа в верхней части графика — медианное значение численности *M. balthica*, экз./м<sup>2</sup>

по размаху варьирования среднего обилия в пределах районов (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 17,6$ ,  $p = 0,00015$ ). На лitorали Восточного Мурмана численность *M. balthica* в основном не превышала 100 экз./ $m^2$ . Единственное исключение — лitorаль губы Ярнышная, где численность маком достигала 410 (12) экз./ $m^2$ . Между тем, на единственном участке, где были учтены в сублиторали, в губе Ивановской, численность на порядок выше, чем ее значения на лitorали Восточного мурмана, и составляет 1200 экз./ $m^2$ . В Кольском заливе минимальные значения обилия были отмечены на лitorали в районе Северного Нагорного (390 (23) экз./ $m^2$ ). Максимальных значений численности как для региона, так и для всей исследованной части Мурманского побережья, достигали поселения маком на участке в районе Абрам-мысса (3350 (16) экз./ $m^2$ ). На Западном Мурмане обилие флюктуировало вокруг значения 1000 экз./ $m^2$ .

При сравнении численности маком на различных метеографических уровнях различия между горизонтами лitorали были показаны для губ Гаврилово и Ярнышная (табл. 9). В Гаврилово средняя численность *M. balthica* в среднем горизонте лitorали превышала аналогичные значения для нижнего горизонта на порядок (138 (15) и 24 (47) экз./ $m^2$ , соответственно). В губе Ярнышная численность маком в верхнем и нижнем горизонтах не различалась (414 (12) и 360 (43) экз./ $m^2$ , соответственно), в то время как в среднем горизонте лitorали она была значительно ниже (70 (14) экз./ $m^2$ ).

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

Средняя биомасса в Кольском заливе была выше, чем на Восточном Мурмане (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 6,8$ ;  $p = 0,009$ ) (рис. 12).

### 5.3 Влияние состава грунта на численность *Macoma balthica*

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

Тут сделать аналогичный анализ когда появятся данные по Белому Поскольку для Белого моря были доступны многолетние ряды, то для анализа связи обилия маком с гранулометрическим составом грунта мы использовали средние многолетние и максимальные значения численности маком на участках. Для лitorали на о. Горелом мы использовали данные по отдельным горизонтам лitorали. Достоверная положительная корреляция обилия маком была обнаружена с гравием и крупным песком (табл. 10).

Для участков на Баренцевом море данным мы провели корреляционный анализ связи среднего обилия маком на участке с характеристиками грунта. В результате оказалось, что соотношение песчаных фракций различного размера влияет на обилие *M. balthica* (табл. 11). При этом наблюдается достоверная отрицательная корреляция численности маком с долей крупного песка и положительная — с долей мелкого.

Таблица 9. Сравнение численности *Macoma balthica* в поселениях на разном метеографическом уровне в Баренцевом море

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

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

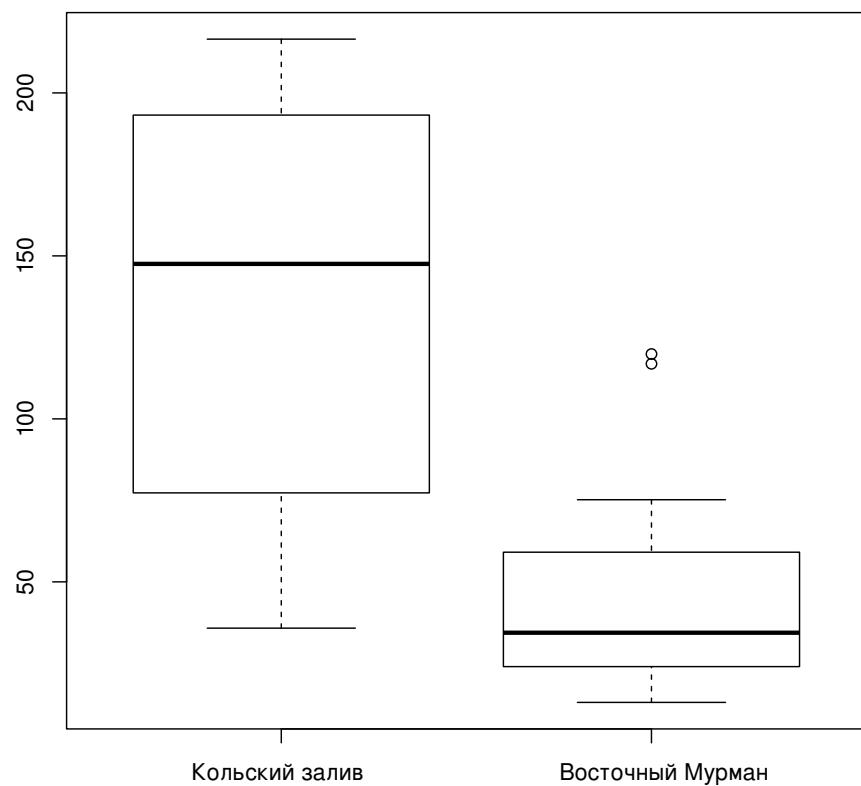


Рис. 12. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Баренцева моря

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

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

Таблица 10. Сравнение средней ( $N_{mean}$ ) и максимальной ( $N_{max}$ ) численности *Macoma balthica* на литорали с различным гранулометрическим составом грунта в Белом море

	$N_{mean}$		$N_{max}$	
	$R_s$	$p - value$	$R_s$	$p - value$
> 10 мм	-0,25	0,56	-0,11	0,80
5 – 1 мм	0,74	0,05	*	0,81 0,02 **
1 – 0,5 мм	0,83	0,02	**	0,95 0,00 ***
0,5 – 0,25 мм	0,64	0,10	0,55	0,17
0,25 – 0,1 мм	-0,62	0,11	-0,67	0,08
< 0,1 мм	-0,17	0,70	-0,36	0,39

Примечание:  $R_s$  – корреляция Спирмена.

достоверность различий \*\*\* –  $p < 0,001$ ; \*\* –  $p < 0,05$ ; \* –  $p < 0,1$ .

Таблица 11. Сравнение численности *Macoma balthica* на литорали с различным гранулометрическим составом грунта 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 \*\*\* –  $p < 0,001$ ; \*\* –  $p < 0,05$ ; \* –  $p < 0,1$ .

660 Таким образом, обилие *M. balthica* значительно варьирует в исследованных акваториях.  
661 В Белом море плотность поселений маком может достигать нескольких тысяч экз./м<sup>2</sup>, од-  
662 нако более характерны поселения с численностью маком в несколько сотен экз./м<sup>2</sup>. В Барен-  
663 цевом море для разных районов Мурманского побережья типичные поселения *M. balthica*  
664 различаются по обилию. Поселения Западного Мурмана и Кольского залива сравнимы по  
665 численности с беломорскими, в то время как в поселениях Восточного мурмана данный  
666 показатель редко превышает 100 экз./м<sup>2</sup>. Влияние метеографического уровня и грануло-  
667 метрического состава грунта на численность неоднозначно.

## 668 6 Размерная структура *Macoma balthica*

### 669 6.1 Белое море

#### 670 6.1.1 Эстуарий реки Лувеньги

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

674 Характер размерно-частотного распределения особей неоднократно менялся на про-  
675 тяжении периода наблюдений (приложение С, рис. I). С 1993 до 1997 года в размерной  
676 структуре поселения выделялось три модальных класса, причем за все 5 лет один из них  
677 попадал на особей до 4 мм, второй на 7 – 9 мм и третий – это особи длиной более 10 мм. В  
678 1998 году размерная структура поселения стала мономодальной, так как практически не  
679 осталось крупных особей, но появилось много моллюсков длиной 1 – 2 мм. В дальнейшем  
680 до 2002 года оставалось мономодальное распределение особей по размерам, и происходило  
681 смещение модального класса – в 2002 году это были особи размером 6 – 7 мм.

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

#### 690 6.1.2 Остров Горелый

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

694 В верхнем горизонте литорали (ВГЛ) размерная структура поселения до 1997 года  
695 (приложение С, рис. II) представляла собой бимодальное распределение с модальными  
696 классами 2 – 5 мм и 7 – 13 мм. В 1998 году появилось значительное количество особей  
697 длиной 1 – 4 мм. В дальнейшем можно было наблюдать смещение по оси размеров данного  
698 модального класса. В 2001 году в поселении вновь сформировалась бимодальная разме-  
699 рная структура (модальные классы 1 – 3 и 5 – 6 мм), и в дальнейшем такое распределение  
700 сохранялось до 2007 года. В 2008 – 2009 годах распределение было мономодальным с мо-  
701 дальным классом 1 – 2 мм. Интересно отметить, что с 2002 по 2009 год доминирующими  
702 размерным классом в поселении были особи длиной 1 – 2 мм. В 2011 – 2012 году восста-  
703 новилась бимодальная размерная структура с модальными классами 1 – 4 и 9 – 11 мм.

704 В среднем горизонте литорали (СГЛ) до 1996 года в этой зоне выделялась бимодаль-

705 ная размерная структура (приложение С, рис. III) (модальные классы — моллюски длиной  
706 1 – 4 мм и 6 – 13 мм). В 1997 году распределение было практически равномерное при общей  
707 низкой численности. В 1998 году появилось значительное количество моллюсков длиной  
708 до 1 мм. После чего наблюдалось смещение модального класса до 2003 года. До 2001 года  
709 размерная структура поселения оставалась мономодальной, но в 2002 – 03 годах появил-  
710 ся еще один модальный класс — моллюски длиной до 2 мм. Таким образом, после 2002  
711 года в поселении вновь восстановилась бимодальная размерная структура, которая со-  
712 храняется вплоть до 2007 года. В 2008 году распределение особей по размерам становится  
713 мономодальным за счет элиминирования особей крупных размеров. В 2011 – 2012 году  
714 восстанавливается бимодальное распределение.

715 В нижнем горизонте литорали (НГЛ) в 1992 году в связи с малой численностью мол-  
716 ллюсков сложно говорить о характерной размерной структуре поселения (приложение С,  
717 рис. IV). В 1993 году фактически можно выделить только один пик (2 – 3 мм), хотя и  
718 было очень незначительное повышение при длине 9 – 10 мм. Но с 1994 по 1996 год было  
719 представлено бимодальное распределение с модальными классами 1 – 3 мм и 9 – 11 мм. В  
720 1997 году численность моллюсков значительно снизилась, и распределение по размерам  
721 было практически равномерное. В 1998 – 1999 году в значительных количествах появи-  
722 лись особи длиной 2 – 3 мм и можно было наблюдать смещение модального класса по оси  
723 размеров вплоть до 2003 года, когда его значение становится 5 – 6 мм. Кроме того, с 2002  
724 года можно было выделить еще один модальный класс — особи длиной 1 – 2 мм, то есть  
725 размерная структура поселения вновь стала бимодальной, каковой и оставалась до конца  
726 периода наблюдений.

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

#### 734 Материковая литораль в районе поселка Лувенъга

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

738 В зоне верхнего пляжа размерная структура поселения (приложение С, рис. VI) в  
739 1993 году была мономодальная, но с 1994 по 1997 годы стала бимодальной с модальными  
740 классами 2 – 5 и 6 – 10 мм. В 1998 году появилось значительное число особей размером  
741 менее 1 мм, после чего до 2002 года прослеживалось смещение модального класса. В 2002  
742 году в поселении восстановилась бимодальная структура (модальные классы – 1 – 2 мм и  
743 5 – 6 мм).

744 В поясе фукоидов размерная структура поселения (приложение С, рис. VII) в 1992 –  
745 1997 году характеризовалась наличием двух модальных классов: 1 – 6 и 7 – 12 мм. С 1998  
746 по 2000 года размерная структура поселения была мономодальной, причем все 3 года пик  
747 формировали особи длиной 1 – 2 мм. В 2002 году вновь выделялось два модальных класса:  
748 1 – 2 и 7 – 8 мм.

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

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

#### 757 6.1.3 Южная губа о. Ряшкова

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

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

#### 764 6.1.4 Западная Ряшкова салма

765 На литорали о. Ряшкова в Западной Ряшковой салме наблюдения проводили с 1994 по  
766 2012 год (18 лет). Наблюдения проводили в среднем горизонте литорали. Максимальный  
767 размер моллюсков, отмеченный в поселении составил 20 мм.

768 На данном участке до 1998 года размерная структура была полимодальной (приложение С,  
769 рис. XI). В 1999 году крупные особи в основном элиминировали, и размерная структура  
770 стала мономодальной с доминированием моллюсков длиной 1 – 2 мм. В дальнейшем 2001  
771 года до конца наблюдений размерная структура была бимодальной с модальными клас-  
772 сами 1 – 3 и 9 – 11 мм.

#### 773 6.1.5 о. Ломнишный

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

776 Размерная структура на данном участке в течение всего периода наблюдений была  
777 мономодальной (приложение С, рис. XII). В основном доминировали особи длиной 1 –  
778 3 мм, за исключением 2009 – 2010 годов, когда доминировали особи длиной 5 и 7 мм,  
779 соответственно.

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

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

## 790 6.2 Баренцево море

### 791 6.2.1 Губы Кольского залива

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

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

### 801 6.2.2 Губы побережья Восточного Мурмана

802 В губе Гаврилово (прил. D, рис. XIII) распределение особей практически равномерное.  
803 В среднем горизонте литорали несколько преобладают особи длиной 15 – 20 мм. В нижнем  
804 горизонте литорали представлены лишь единичные особи различных возрастов.

805 Во всех горизонтах губы Ярнышной (прил. D, рис. XIII) доминировали особи длиной  
806 4 – 6 мм. На всех участках можно отметить присутствие относительно крупных моллюсков  
807 (особи длиной более 14 мм), однако их представленность на порядок варьирует в разных  
808 горизонтах.

809 В губе Шельпино (прил. D, рис. XIII) представлены единичные особи длиной от 6 до  
810 16 мм. В среднем горизонте литорали некоторое превышение формируют особи длиной  
811 15 мм, однако и они остаются немногочисленны.

812 В губе Порчниха (прил. D, рис. XIII) были представлены особи длиной от 4 до 21 мм.  
813 Распределение особей по размерам было полимодальным. Выделяется по крайней мере  
814 три моды: 4 – 7 мм, 9 – 12 мм и 18 – 20 мм. Несущественное превышение численности  
815 отмечено для особей длиной 13 – 15 мм.

816 В губе Ивановская (прил. D, рис. XIII) были обнаружены макомы длиной от 2 до 13 мм.  
817 Количество особей в каждой размерной группе колебалось от 20 до 30 экземпляров, лишь  
818 моллюсков длиной 2 мм было отмечено около 50. Распределение особей по размерам было  
819 практически равномерным при некотором превышении доли особей длиной 2 и 10 мм.

820 **6.2.3 Дальний пляж губы Дальнезеленецкой (Восточный Мурман)**

821 На данном участке ни в один год в пробах не было отмечено особей *M. balthica* с длиной  
822 раковины менее 2 мм (прил. D, рис. XIV). Максимальный размер моллюсков в разные годы  
823 колебался от 18 до 20 мм.

824 С 2002 до 2004 года размерная структура маком в данном поселении была полимодаль-  
825 ной. Можно говорить по крайней мере о трех модальных группах. Доминировали все эти  
826 годы особи размером 8 – 14 мм. В 2005 году размерная структура фактически мономо-  
827 дальняя с преобладанием крупных особей длиной больше 12 мм, и встречаются единичные  
828 моллюски размером 3 – 4 мм. В 2006 году добавляется вторая модальная группа — особи  
829 длиной 3 – 5 мм. После 2007 года восстанавливается полимодальное распределение особей  
830 по размерам.

831 Таким образом, на исследованных участках был представлены все возможные вари-  
832 анты размерной структуры: мономодальное (участки: Арабм-мыс СГЛ, Пала-губа СГЛ,  
833 губа Гаврилово СГЛ), бимодальное (участки: Абрам-мыс НГЛ, Пала-губа НГЛ, губа Яр-  
834 нышная, губа Дальне-Зеленецкая СГЛ, губа Порчиха СГЛ) и практически равномерное  
835 (участки: губа Гаврилово НГЛ, губа Дальне-Зеленецкая ВГЛ и НГЛ, губа Шельпино ВГЛ  
836 и СГЛ, губа Ивановская ВСЛ) распределение особей по размерам.

837 Мономодальное распределение особей по размерам наблюдается либо при доминирова-  
838 нии мелких особей длиной 3 – 5 мм, либо при доминировании крупных – 12 – 18 мм. При  
839 бимодальном распределении обычно первую моду формировали мелкие макомы длиной  
840 2 – 5 мм, а вторую — моллюски длиной более 10 мм.

## 841 7 Линейный рост *Macoma balthica*

842 Рост особей рассматривается как отклик особей на совокупность условий обитания.  
843 Анализ роста проводили по усредненным возрастным рядам. Для их получения по каж-  
844 дому описанию были построены треугольные матрицы (табл. V – XVIII, Приложение E),  
845 полностью описывающие рост особей в поселении.

846 В первую очередь анализ был проведен по усредненным возрастным рядам, постро-  
847 енным как взвешенная оценка (с учетом числа особей) характера роста всех генераций  
848 по результатам измерений размеров моллюсков в периоды зимней остановки роста. Такая  
849 кумулятивная характеристика должна в наибольшей мере отражать особенности усло-  
850 вий роста маком в каждом местообитании. Наиболее длинный возрастной ряд удалось  
851 получить для среднего горизонта литорали губы Гаврилово – 15 лет при длине 17,9 мм  
852 (табл. IX, Приложение E). Однако максимальный размер особей был отмечен в верхнем  
853 горизонте литорали губы Ярнышная – 20,1 мм при возрасте 13 лет (табл. XII, Приложе-  
854 ние E).

855 Полученные возрастные ряды были аппроксимированы с помощью уравнения Берта-  
856 ланфи (рис. 13).

857 Быстрее всего росли макомы в среднем горизонте литорали губы Порчиха, достигая  
858 длины 19,4 мм за 9 лет и в среднем горизонте литорали губы Ярнышная – 16,7 мм за 8 лет.  
859 Остальные кривые не распадаются на очевидные группы, и некоторые пересекают друг  
860 друга. Поэтому была использована формальная процедура сравнения полученных кри-  
861 вых роста с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели  
862 (рис. 14).

863 В ходе классификации было выделено три кластера. В первый вошли следующие опи-  
864 сания (уровень различий внутри кластера менее 0,87): Абрам-мыс, Пала-губа НГЛ, губа  
865 Гаврилово СГЛ, губа Ярнышная НГЛ, Шельпино ВГЛ. Второй кластер (уровень разли-  
866 чий внутри кластера менее 0,76) составили участки Пала-губа СГЛ, губа Гаврилово НГЛ,  
867 губа Дальнезеленецкая, губа Ярнышная ВГЛ, Шельпино СГЛ. В последний кластер (уро-  
868 вень различий внутри кластера менее 0,38) вошли участки губа Ярнышная СГЛ и губа  
869 Порчиха СГЛ.

870 На участках Абрам-мыс и губа Дальнезеленецкая характер роста был одинаковый на  
871 всех горизонтах литорали. Однако в распределении остальных описаний нет географиче-  
872 ской приуроченности. Как и ожидалось, поселения из средних горизонтов литорали губы  
873 Ярнышной и губы Порчиха выделились в отдельный кластер. Низкий уровень различий  
874 (0,38) говорит о большом разбросе наблюдаемых значений относительно модели роста. Это  
875 могло бы свидетельствовать об относительно грубом описании соответствующих возраст-  
876 ных рядов, хотя значительный объем выборки (76 и 65 особей, соответственно) позволяет  
877 говорить о значительном варьировании роста маком в пределах каждого участка.

878 Интересно, что при незначительном расхождении кривых роста, уровень различий  
879 между первым и вторым кластером оказался очень высоким (2,52). Не было отмечено  
880 явного разделения участков по мореографическому уровню, хотя во второй кластер попа-

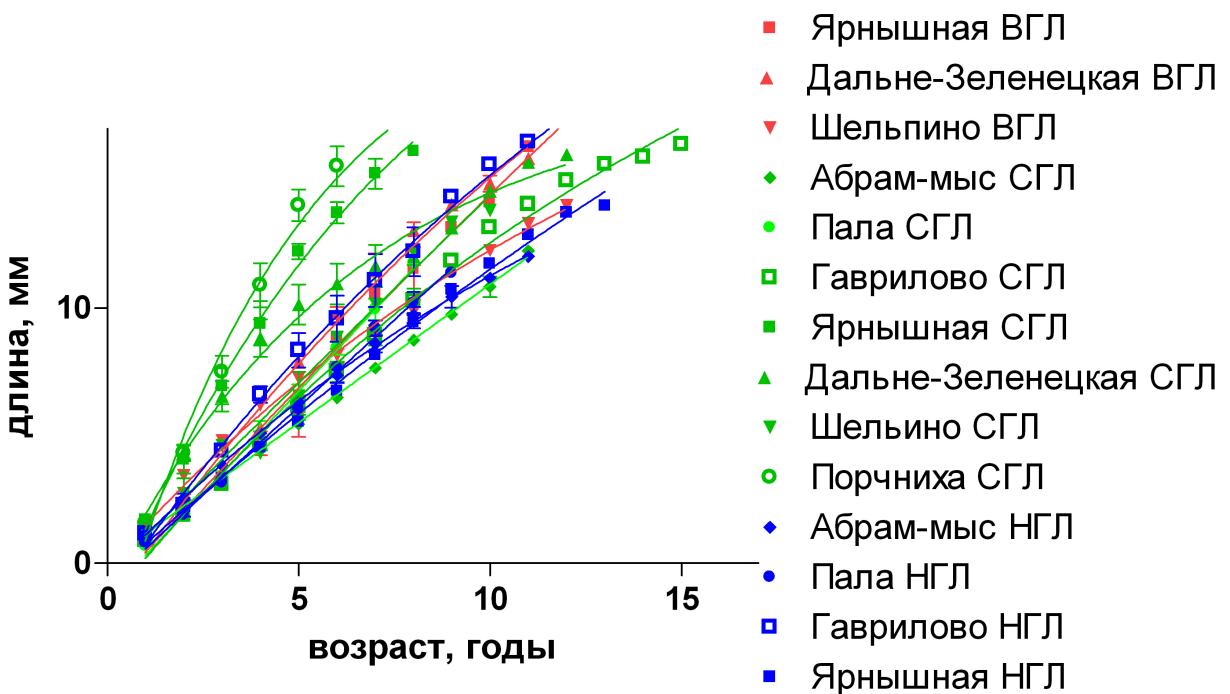


Рис. 13. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций в изученных поселениях маком

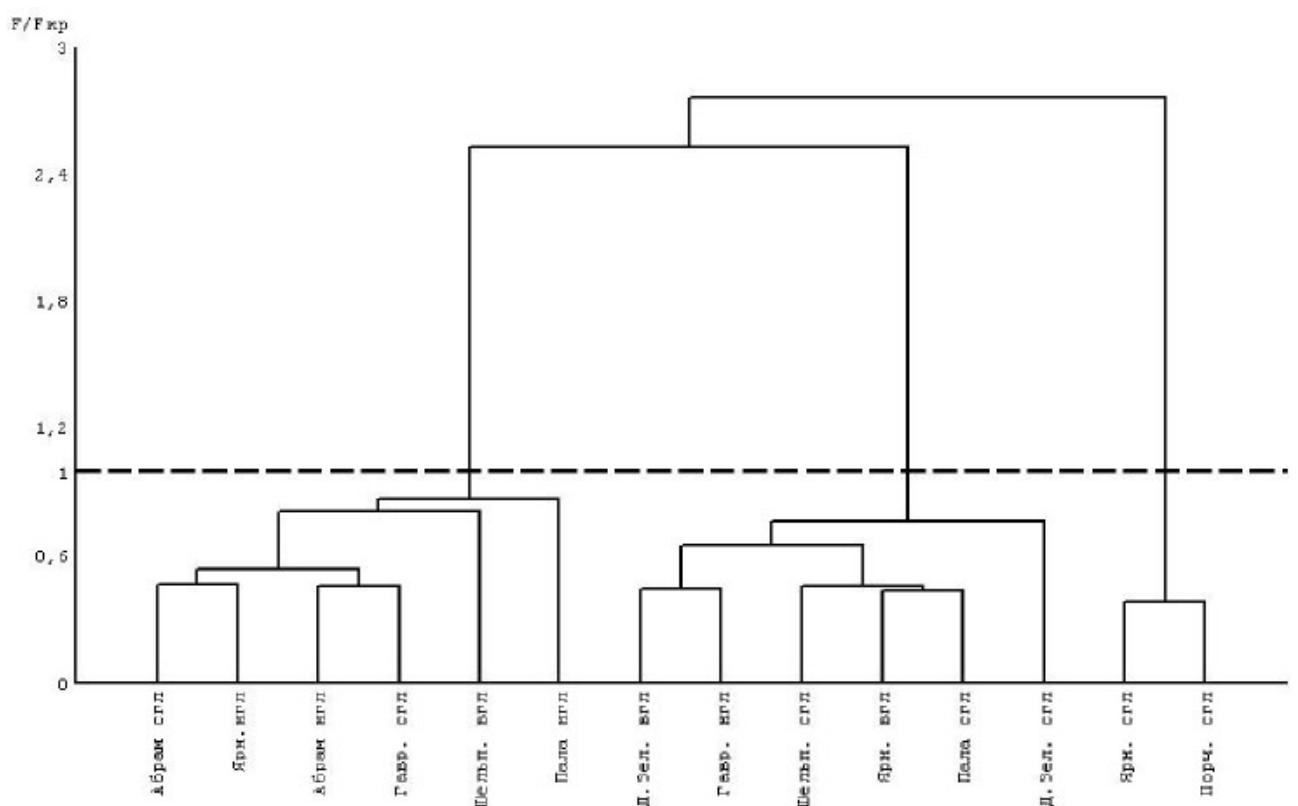


Рис. 14. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций

881 ло больше описаний с более высоких горизонтов литорали. Максимальное различие было  
882 между кластерами 2 и 3 (2,76).

883 По итогам классификации было выделено три группы маком, отличающиеся по харак-  
884 теру роста (рис. 15). Первая группа — особи с наименьшей скоростью роста достигали  
885 длины 16,4 мм за 14 лет, обитавшие на относительно более низком уровне осушки. Мако-  
886 мы с промежуточной скоростью роста вырастали за 13 лет 19,3 мм. Особи с максимальной  
887 скоростью роста за 9 лет достигали длины 18 мм.

888 Таким образом, не удалось выделить ни географической, ни метеографической при-  
889 уроченности особей с одинаковой скоростью роста. Возможно, это связано с тем, что во  
890 взвешенных оценках возрастных рядов могут сильнее проявиться черты нехарактерных,  
891 но сильно представленных в поселении сегодня генераций, и, следовательно, в каждом  
892 возрастном ряду получается разная представленность межгодовой составляющей условий  
893 роста маком.

894 Для того, чтобы снять эти влияния, следующий анализ проводили с купированием ис-  
895 ходных данных до объединения нескольких описаний возрастных рядов только старших  
896 (>8+) генераций (рис. 16). Полученная картина аналогична полученной по интегральным  
897 описаниям: быстрее всего росли макомы в среднем горизонте литорали губы Порчниха и в  
898 среднем горизонте литорали губы Ярнышная, в то время как остальные кривые не распа-  
899 даются на очевидные группы, и некоторые пересекают друг друга. Однако при сравнении  
900 полученных кривых роста с учетом разброса эмпирических данных относительно регрес-  
901 сионной модели было выделено 4 кластера (рис. 17).

902 В первый кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,86) вошли следующие  
903 описания: Абрам-мыс, Пала-губа НГЛ, губа Гаврилово СГЛ, губа Ярнышная НГЛ. Вто-  
904 рой кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,57) составили участки Пала-губа  
905 СГЛ, губа Гаврилово НГЛ, губа Дальнезеленецкая, губа Ярнышная ВГЛ, Шельпино СГЛ.  
906 В третий кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,61) вошли участки губа Яр-  
907 нышная СГЛ и губа Порчниха СГЛ. В отдельный кластер попал участок губа Шельпино  
908 ВГЛ (минимальное различие 2,53 — с кластером 1). Таким образом, единственное каче-  
909 ственное изменение относительно результатов, полученных при сравнении усредненных  
910 кривых роста — это выделение верхнего горизонта литорали губы Шельпино в отдель-  
911 ный кластер. Однако, коэффициенты различия значительно изменились. В два раза уве-  
912 личилось различие между описаниями внутри кластера 3, различие внутри кластера 2  
913 уменьшилось. Максимальное различие было отмечено между кластерами два и три (5,1).

914 По итогам классификации было выделено четыре группы маком, отличающиеся по  
915 характеру роста (рис. 18). Особи с минимальной скоростью роста (14 мм за 12 лет) обитали  
916 в верхнем горизонте литорали губы Шельпино. Среди групп с промежуточной скоростью  
917 роста более низкой скоростью роста (16,4 мм за 14 лет) обладали моллюски, обитавшие  
918 на относительно более низком уровне осушки. Особи с максимальной скоростью роста за  
919 9 лет достигали длины 18 мм.

920 Использование интегральных моделей роста маком вполне отвечает задаче сравни-

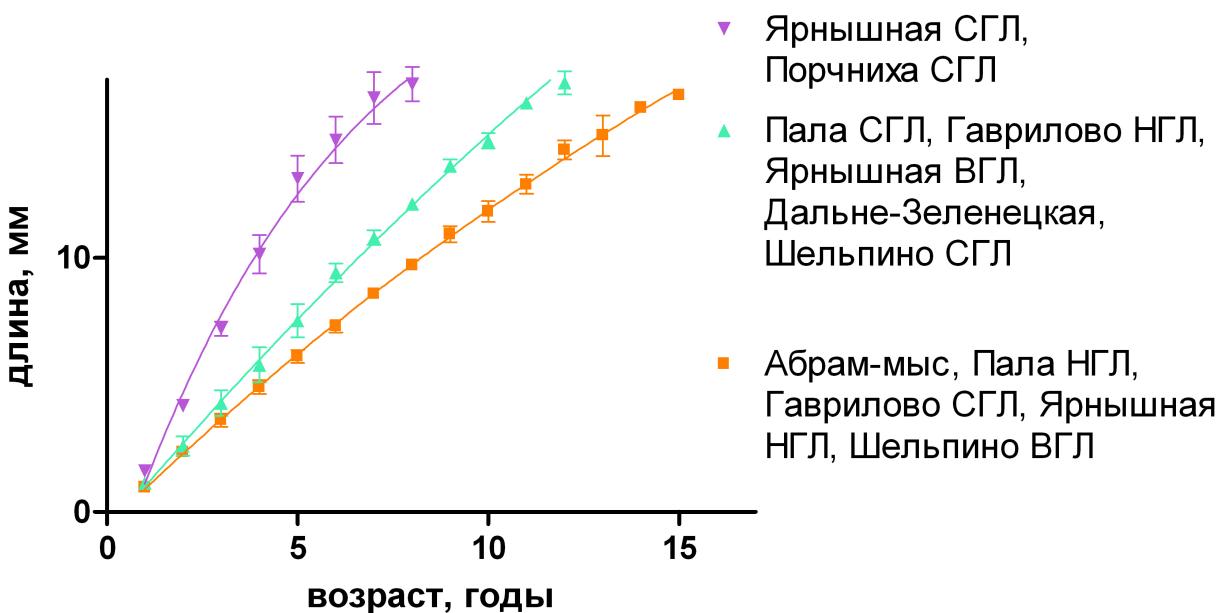


Рис. 15. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в изученных местообитаниях

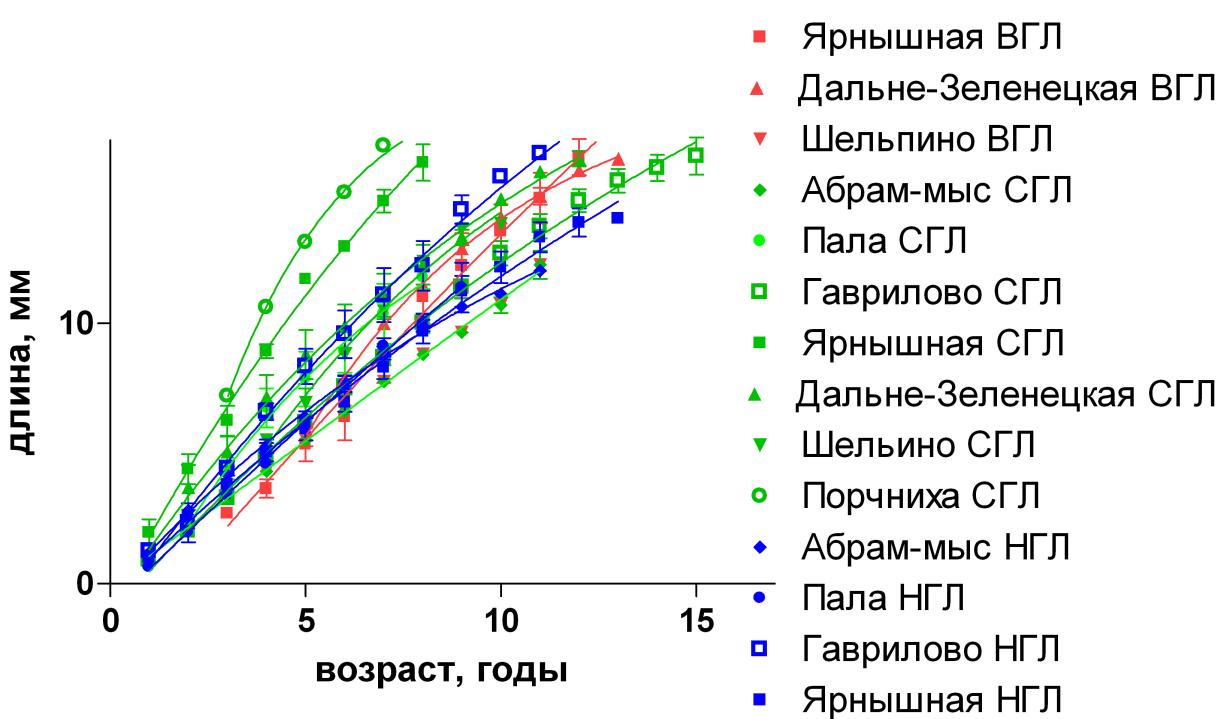


Рис. 16. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

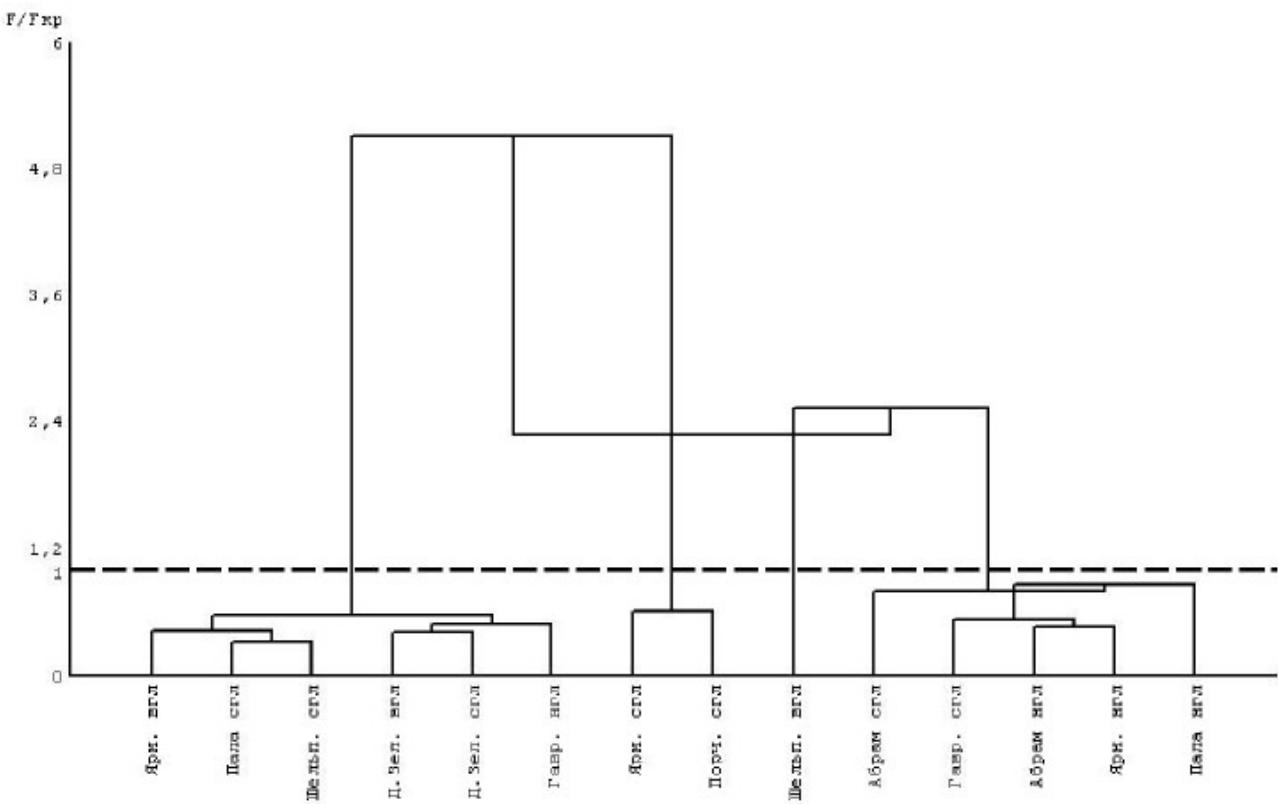


Рис. 17. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

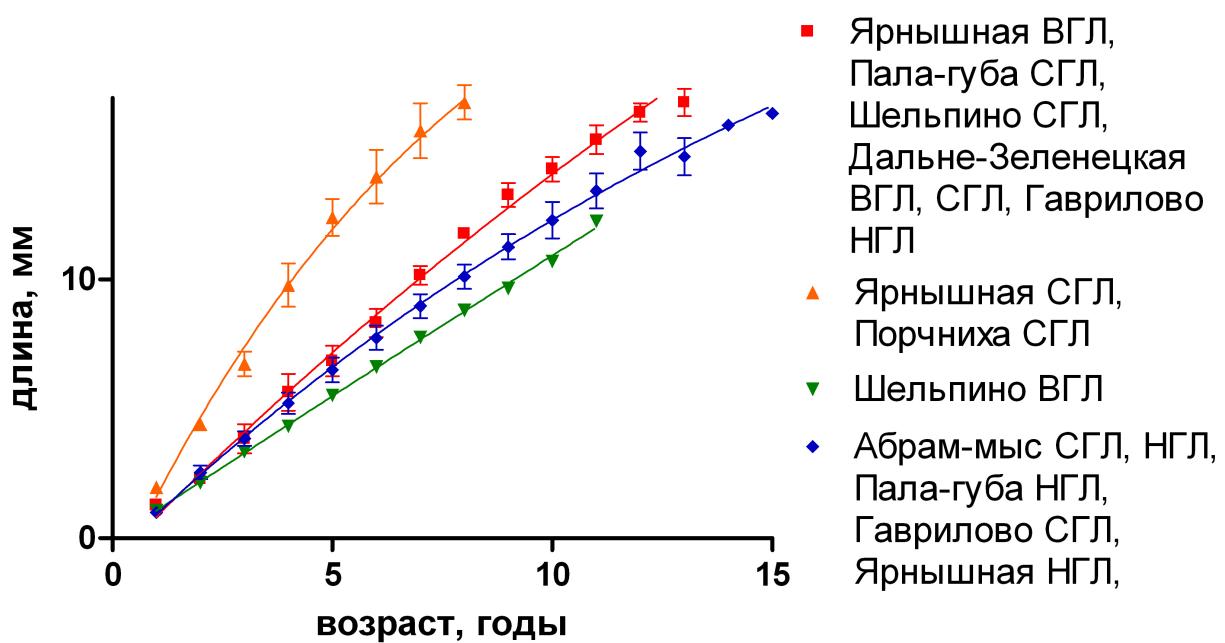


Рис. 18. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком старше 8 лет в изученных местообитаниях

921 тельного анализа их поселений. Однако скорость роста моллюсков зависит не только от  
922 внешних, общих для всего поселения, факторов, но и от локальных микроусловий. Мате-  
923риалы настоящей работы не позволяют нам провести анализ вариации индивидуальных  
924 особенностей роста маком как отклика на условия их роста. Для этого нужны специальные  
925 экспериментальные исследования. Однако можно попытаться выделить групповые эффек-  
926 ты. Речь идет о снижении уровня рассматриваемой биосистемы до возрастной группы.

927 В таблицах приложения E приведены усредненные для каждой возрастной группы  
928 результаты измерений расстояния от верхушки раковины до каждой метки зимней оста-  
929 новки роста. Используем их для анализа характера вариации средних величин годового  
930 прироста. Величины годового прироста варьировали от 0,05 до 3,58 мм (табл. 12).

931 В качестве переменных воздействия в контексте данной работы логично обратиться  
932 к таким причинам вариации скорости маком как география положения местообитаний,  
933 метеография положения станций наблюдений. Кроме того, нельзя не учесть очевидную  
934 связь величины годового прироста маком с их возрастом.

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

943 На первом этапе анализа (факторы «горизонт литорали», «начальный средний размер  
944 особей в возрастной группе») установлено (табл. 13), что каждая из назначенных при-  
945 чин вариации достоверно определяет величину годового прироста. Весьма примечательно,  
946 что при этом наибольшая доля вариации величин годового прироста определяется не на-  
947 чальным размером маком ( $SS = 4,74$ ), а метеографическим уровнем положения станции  
948 ( $SS = 11,98$ ). При анализе структуры вариансы исходного комплекса в градиентах началь-  
949 ного среднего размера особей в возрастной группе и географии местообитаний выяснилось,  
950 что достоверное влияние на величину среднего годового прироста маком оказывают также  
951 оба фактора (табл. 14). Причем и в этом случае наибольшая доля вариации обусловле-  
952 на не начальным размером раковины, а фактором «участок» ( $SS = 14,44$ ). Общим для  
953 проведенных вариантов двухфакторного дисперсионного анализа оказалось, что в обоих  
954 случаях внутригрупповая вариация на порядок превышает факторную составляющую.  
955 Это говорит о том, что основной причиной вариации величины годового прироста маком  
956 в изученных акваториях является крайняя степень разнокачественности особей в место-  
957 обитаниях. В качестве рабочей гипотезы можно предположить, что в краевой части ареала  
958 резкой дифференциации особей *M. balthica* по скорости роста могут способствовать любые  
959 проявления микрорельефной гетеротопности локальных местообитаний. Полученные по-  
960 ложительные итоги дисперсионного анализа интересно визуализировать для выявления

Таблица 12. 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

Таблица 13. Структура вариансы средних величин годового прироста *M. balthica* в возрастных группах в градиентах величины начального среднего размера особей в возрастной группе и метеографического уровня положения станций наблюдения

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

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

B — метеографический уровень положения станций наблюдения (три градации)

W — внутригрупповая вариация.

*SS* — общий квадрат,  $\nu$  — степень свободы, *M<sub>S</sub>* — средний квадрат (варианса), *F* — значение статистики Фишера,  $\alpha$  — уровень значимости критерия.

Таблица 14. Структура вариансы средних величин годового прироста *M. balthica* в возрастных группах в градиентах величины начального среднего размера особей в возрастной группе и географического положения участка наблюдений

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

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

C — географическое положение участка наблюдений (шесть градаций))

W — внутригрупповая вариация.

*SS* — общий квадрат,  $\nu$  — степень свободы, *M<sub>S</sub>* — средний квадрат (варианса), *F* — значение статистики Фишера,  $\alpha$  — уровень значимости критерия.

961 характера метеорологического и географического трендов в изменении величины годово-  
962 го прироста маком. Для этого представим итоги двухфакторных дисперсионных анализов  
963 в виде соответствующих поверхностей отклика. Вероятно, что величины го-  
964 дового прироста маком по мере роста начального среднего размера особей в возрастных  
965 группах меняются куполообразно (рис. 19). Во всех исследованных поселениях макси-  
966 мальный прирост наблюдается у особей размерного класса 6 – 9 мм. Таким образом, в  
967 изученных поселениях максимальную скорость роста следует ожидать у маком среднего  
968 возраста (размера). Совершенно неожиданным для нас было явление максимальной ско-  
969 рости роста маком не в нижнем, а в среднем горизонте осушной зоны (см. рис. 19, А).  
970 По-видимому, в условиях Мурмана фактор осушки начинает оказывать заметное влияние  
971 на скорость роста маком только в верхнем горизонте литорали. Причины снижения ско-  
972 рости роста маком в условиях нижнего горизонта литорали на данном этапе исследований  
973 нам не ясны.

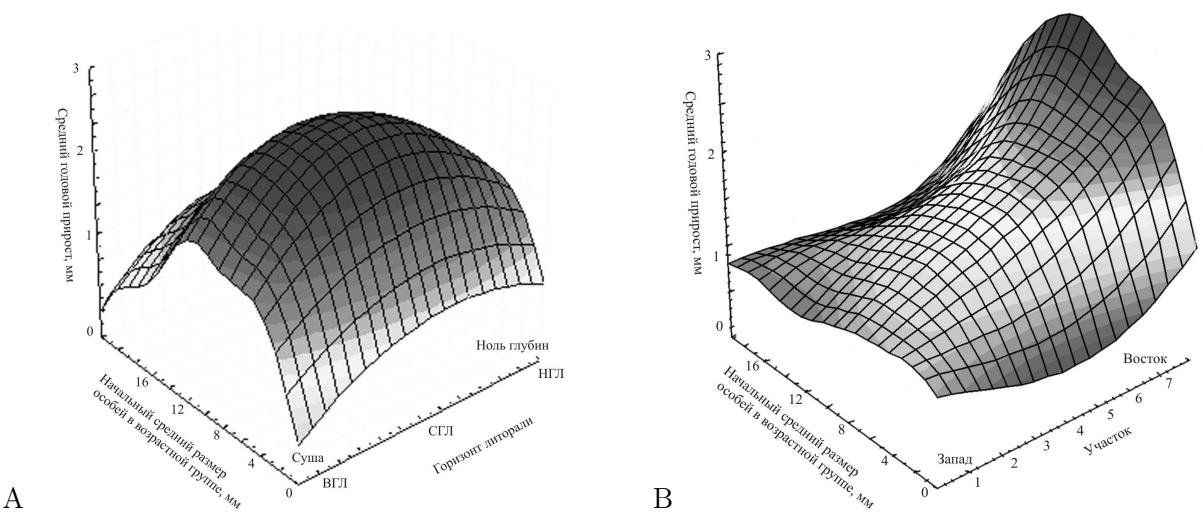


Рис. 19. Характер изменений средней величины годового прироста особей *Macoma balthica* возрастной группы в зависимости от начальной средней длины их раковин, метеографического уровня обитания и условного смещения участка по побережью Мурмана на восток  
Примечания: Участки: 1 — Абрам-мыс, 2 — Пала-губа, 3 — Гаврилово, 4 — Ярнышная, 5 — Дальнезеленецкая, 6 — Шельпино, 7 — Порчиха  
ВГЛ — верхний горизонт литорали, СГЛ — средний горизонт литорали, НГЛ — нижний горизонт литорали

## 974 8 Динамика обилия *M. balthica*.

### 975 8.1 Эстуарий реки Лувенъги.

976 На литорали в эстуарии р. Лувенъги средняя плотность поселений маком за пери-  
977 од с 1992 по 2012 год колебалась от 55 (26,8) в 1992 до 9200 (39,8) экз./м<sup>2</sup> в 1998 году  
978 (рис. 20). При этом столь высокая численность в 1998 году была связана с особями дли-  
979 ной менее 1 мм (рис. 21) — средняя численность моллюсков крупнее 1 мм составляла всего  
980 750 (2,03) экз./м<sup>2</sup>.

981 Для анализа динамики обилия, на наш взгляд, более информативно рассматривать  
982 численность без учета вновь осевших особей. Поскольку материал собирали в конце июля —  
983 начале августа, то мы считаем спатом всех особей длиной менее 1 мм (??). В этом случае  
984 можно говорить по крайней мере о двух периодах: с 1992 по 1998 год — период относи-  
985 тельно низкой численности (менее 800 экз./м<sup>2</sup>) моллюсков, и с 1999 по 2012 год — относи-  
986 тельно высокой (более 1000 экз./м<sup>2</sup>) (достоверные различия по критерию Манна-Уитни,  
987  $W = 6, p - value = 4,5 \times 10^{-13}$ ) (рис. 21).

988 В период с 1992 по 1998 год численность *M. balthica* достоверно изменялась (*Kruskal –*  
989 *Wallis*  $\chi^2 = 24,1, p - value = 0,00049$ ). Результаты попарного сравнения представлены в  
990 таблице 15.

991 Численность моллюсков в эстуарии р. Лувенъги в 1992–1993 годах оставалась стабиль-  
992 ной ( $\bar{N} = 128$  (21,5) экз./м<sup>2</sup>), затем произошло ее увеличение в 1994 году, после чего снова  
993 произошло некоторое ее снижение и в 1995–1997 годах она стабилизировалась на более вы-  
994 соком уровне ( $\bar{N} = 341$  (9,3) экз./м<sup>2</sup>) по сравнению с 1992–93 гг. В 1998 году вновь происхо-  
995 дит увеличение численности *M. balthica* до уровня 1994 года (около 750–800 экз./м<sup>2</sup>), после  
996 чего в 1999 году средняя численность возросла ещё в три раза. С 1999 по 2003 год числен-  
997 ность оставалась относительно стабильной (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 5,0, p - value = 0,28$ ) и  
998 в среднем составляла 2146 (5,5) экз./м<sup>2</sup>. В 2004 году обилие маком увеличилось в полтора  
999 раза и достигло максимума для данного участка за весь период наблюдений. С 2004 по  
1000 2006 год численность моллюсков последовательно снижалась (табл. 16). В 2006 году она  
1001 достигла локального минимума и составляла 993 (13,2) экз./м<sup>2</sup>. В 2007 году произошло  
1002 достоверное увеличение численности *Macoma balthica* (табл. 16). К 2008 году численность  
1003 моллюсков снова снижается, после чего до 2012 года были отмечены недостоверные флук-  
1004 туации (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 6,8429, p - value = 0,14$ ).

### 1005 8.2 Илистая губа острова Горелый.

1006 На данном участке рассматривали отдельно 4 зоны, различающиеся по осушке и био-  
1007 тическим условиям. Максимальная численность маком на всех горизонтах литорали была  
1008 отмечена в 1998 году (рис. 20). Более чем на 75% такая высокая численность была связана  
1009 с обилием особей длиной менее 1 мм. Максимальная численность моллюсков наблюдалась  
1010 на границе среднего и нижнего горизонта в зарослях фукоидов, здесь она составляла более

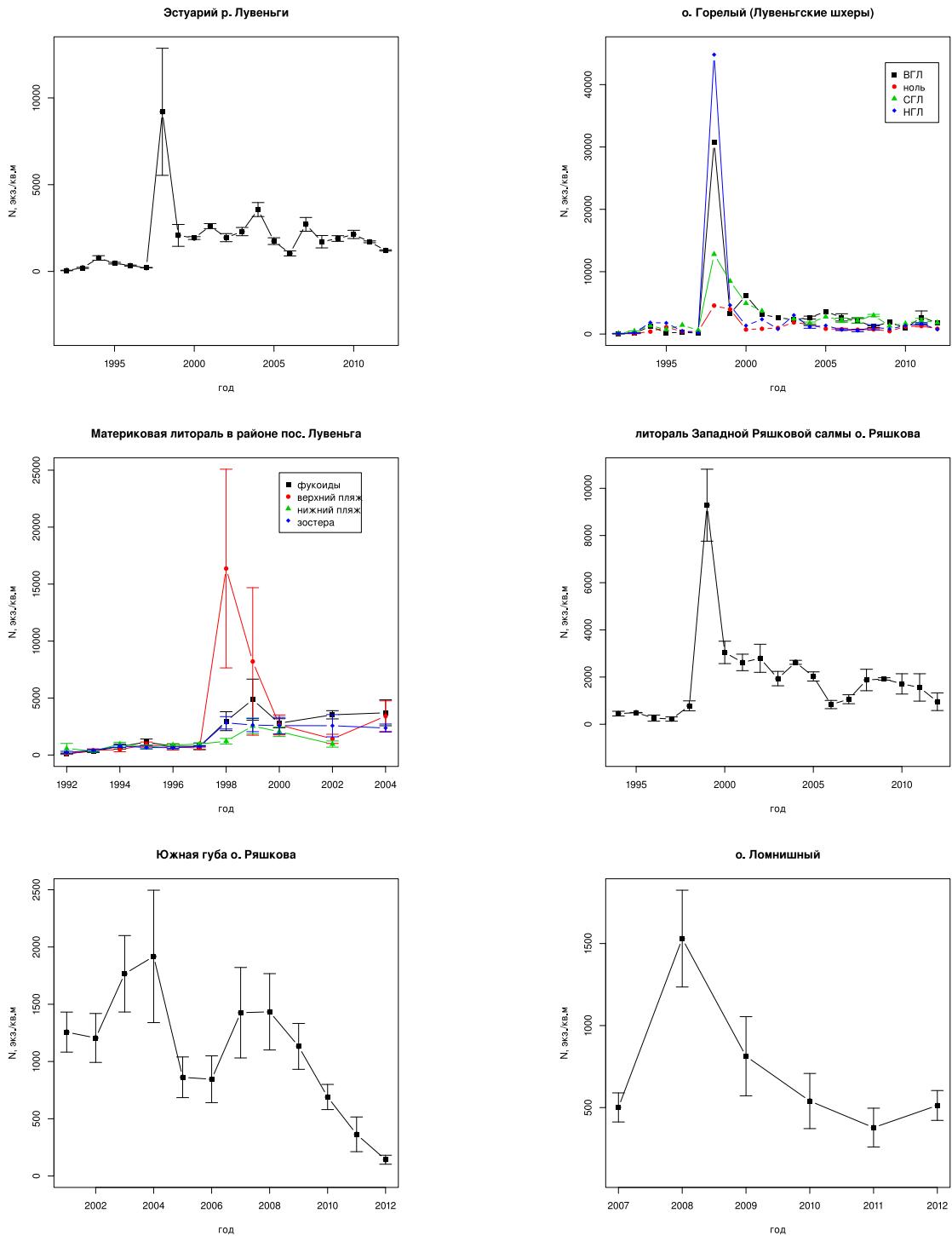


Рис. 20. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива.

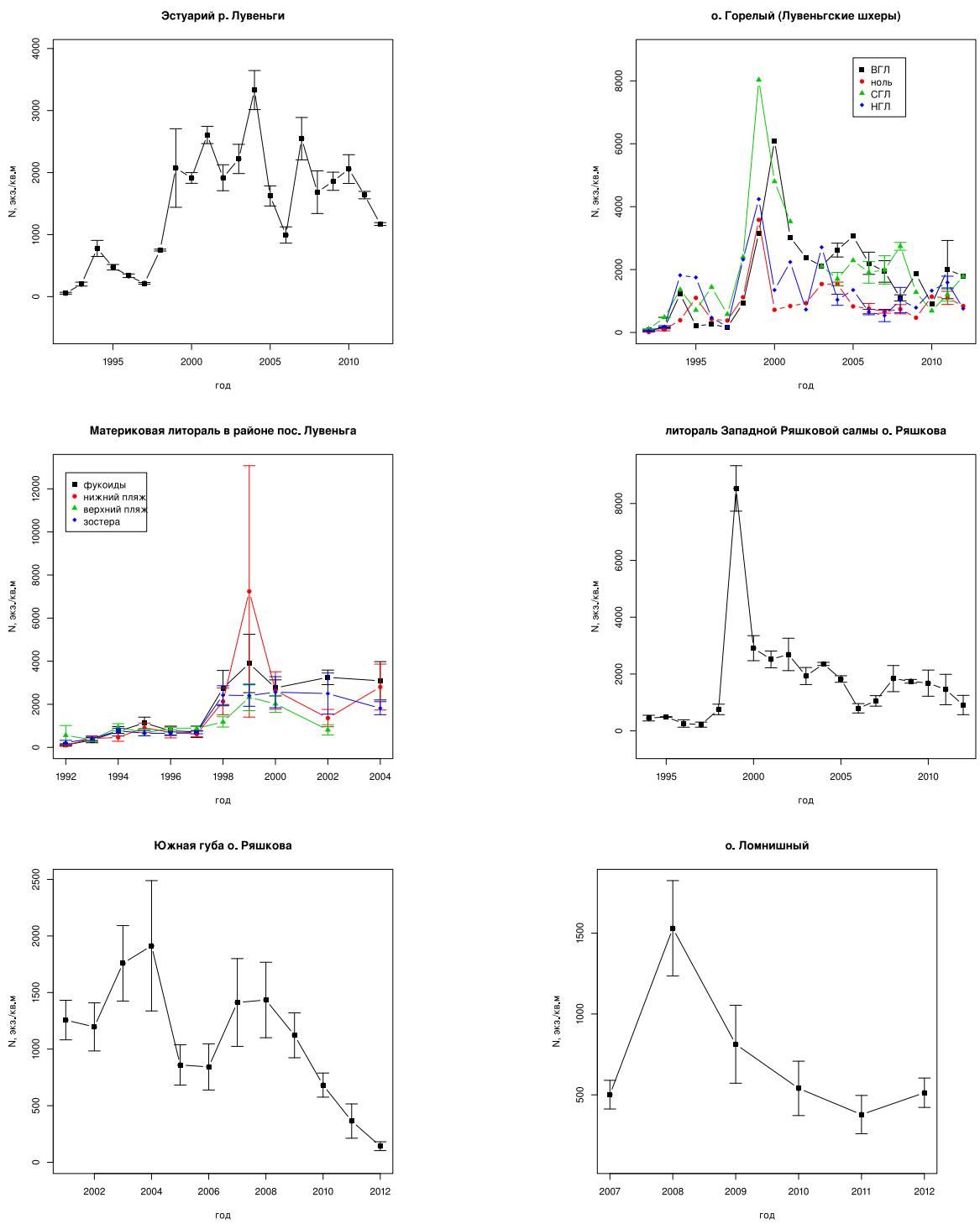


Рис. 21. Динамика численности *Macoma balthica* с длиной раковины более 1 мм в поселениях вершины Кандалакшского залива

1011 44 тысяч экз./м<sup>2</sup>.

1012 При исключении из анализа особей размером менее 1 мм, численность особей *M. balthica*  
1013 стала максимальной в 1999 году для всех горизонтов, кроме среднего, на котором мак-  
1014 симальная численность отмечена в 2000 году (рис. 21). Самая низкая численность за весь  
1015 период исследований была отмечена в начале интервала наблюдений (1992 – 1993 года) —  
1016 менее 100 экз./м<sup>2</sup>. С 1994 по 1996 год происходило некоторое увеличение численности ма-  
1017 ком, однако она на всех горизонтах не превышала 500 экз./м<sup>2</sup>. В 1997 году произошло  
1018 локальное снижение численности, и с 1998 года происходил ее рост. В 1999 году числен-  
1019 ность маком составляла 900, 2000 и 1050 экз./м<sup>2</sup> на среднем горизонте, в поясе фукоидов  
1020 и у нуля глубин, соответственно. В 2000 году на верхнем горизонте литорали численность  
1021 особей достигла максимума за весь период наблюдений и составила 1500 экз./м<sup>2</sup>, в то  
1022 время как на остальных горизонтах литорали произошло снижение численности. В даль-  
1023нейшем были отмечены менее значительные колебания, и, как показывают данные в 2004,  
1024 2006 – 2008 и 2011 годах (когда на станциях брали индивидуальные пробы, а не интегри-  
1025рованные) эти колебания недостоверны (табл. 17).

### 1026 8.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга

1027 На материковой литорали в районе поселка Лувеньга отдельно рассматривали дина-  
1028 мику поселений *M. balthica* в четырех зонах, отличающихся по осушке и биотическим  
1029 условиям. За весь период наблюдений максимальные флюктуации численности маком бы-  
1030 ли отмечены для зоны верхнего пляжа: от 94 (38 %) экз./м<sup>2</sup> в 1992 до 16365 (53 %) экз./м<sup>2</sup>  
1031 в 1998 году (20). Доля спата в большинстве выборок составляет менее 20 %, исключение  
1032 составляет зона верхнего пляжа в 1998, где доля спата была 87 %. В дальнейшем мы  
1033 рассматриваем динамику обилия без учета спата (рис. 21).

1034 В начале периода наблюдения численность на всех трех участках не превышала 1000 экз./м<sup>2</sup>  
1035 и колебания носили случайный характер (табл. 18).

### 1036 8.4 Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова.

1037 На данном участке литорали средняя плотность поселений *M. balthica* за период с  
1038 1994 по 2012 год колебалась от 220 (40,9) экз./м<sup>2</sup> в 1997 до 9285 (16,4) экз./м<sup>2</sup> в 1999 го-  
1039 ду (рис. 20). При исключении из рассмотрения особей длиной менее 1 мм минимальная  
1040 средняя численность не изменилась, а максимальная в 1999 составила 8530 (9,4) экз./м<sup>2</sup>  
1041 (рис. 21). Однако столь высокая численность не сохранилась дольше одного года, и в пе-  
1042риод с 2000 по 2012 колебалась в пределах 1 – 2,5 тысяч экз./м<sup>2</sup>, в среднем составляя  
1043 1823 (8,0) экз./м<sup>2</sup>. Тем не менее, после 1999 года средняя численность маком достоверно  
1044 больше ( $W = 4,5, p - value = 1,007 \times 10^{-5}$ ) – 2145 (4,5) и 435 (17,2), соответственно.

1045 Минимальная численность в период после 2000 года была отмечена в 2006 году и со-  
1046ставляла 795 (20,8) экз./м<sup>2</sup>. Периоды с 2000 по 2006 и с 2007 по 2012 годы достоверно  
1047 различаются ( $W = 131,5, p - value = 0,016$ ) по средней численности маком (2146 (9,5) и

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

годы	различия средних	p-value	достоверность различий
2005 – 2004	-1707	0,09	*
2006 – 2005	-630	0,78	
2007 – 2006	1553	0,05	**

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

Таблица 16. 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> $\chi^2$	p – value	$\bar{N}$ (D)
верхний	0,91	0,92	1972 (11,4)
средний	1,37	0,85	1910 (9,0)
пояс фукоидов	2,13	0,71	970 (13,7)
нижний	3,45	0,49	960 (10,6)

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

Таблица 17. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на литорали о. Горелый по данным 2004, 2006 – 2008 и 2011 годов.

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

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

Таблица 18. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на материковой литорали в районе поселка Лувеньга с 1992 по 1998 год.

1048 1448 (10,8), соответственно).

1049 Внутри каждого периода времени численность *M. balthica* не различается достоверно  
1050 от года к году (табл. 19).

## 1051 8.5 Южная губа острова Ряшкова

1052 Поскольку на лitorали Южной губы о. Ряшкова использовали для промывки сито  
1053 с диаметром ячей 1 мм, то доля моллюсков размером менее 1 мм не превышала 1,2 %  
1054 и их исключение из анализа не изменило общей картины. На данном участке с 2001 по  
1055 2010 год численность *Macoma balthica* была относительно стабильна, все флуктуации были  
1056 недостоверны (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 12,07, p – value = 0,21$ ). Средняя численность за  
1057 данный период составила 1239 (7,9) экз./ $m^2$ . Однако намечается некоторая тенденция к  
1058 увеличению численности в 2003 – 2004 и 2007 – 2008 году. После 2008 года численность  
1059 постепенно снижается и в 2012 году она составила 142 (27,5) экз./ $m^2$ .

## 1060 8.6 Остров Ломнишный

1061 На лitorали о. Ломнишный для промывки также использовали сито с диаметром ячей  
1062 1 мм, моллюски длиной менее 1 мм в пробах отсутствовали. На данном участке числен-  
1063 ность маком оставалась относительно стабильной в течении всего периода исследований  
1064 (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 9,9, p – value = 0,077$ ) и в среднем составляла 638 (12) экз./ $m^2$ .  
1065 Некоторое увеличение численности было отмечено в 2008 году (численность составляла  
1066 1530 (19) экз./ $m^2$ ).

## 1067 8.7 Дальний пляж губы Дальнезеленецкая

1068 На данном участке использовали для промывки сито с диаметром ячей 1 мм и особи  
1069 длиной менее 1 мм в пробах отмечены не были. В течении всего периода времени плотность  
1070 поселения *Macoma balthica* не превышала 100 экз./ $m^2$  (рис. 22).

1071 В 2003 году произошло уменьшение обилия маком (с 52 (13) до 34 (20) экз./ $m^2$ , крите-  
1072 рий Манна-Уитни  $W = 854, p – value = 0,001$ ), после чего численность в 2003 – 2006 оста-  
1073 валась относительно стабильной (в среднем 33 (0,8) экз./ $m^2$ , критерий Краскела-Уоллиса  
1074 *Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 4,03, p = 0,26$ ). В 2007 году численность еще увеличилась относи-  
1075 тельно предыдущего периода ( $W = 1155, p – value = 8,7 \times 10^{-8}$ ) и оставалась стабильной  
1076 к 2008 году ( $W = 516,5, p – value = 0,76$ ) при этом достигла уровня, максимального для  
1077 всего периода (72 (0,9) экз./ $m^2$ ).

годы наблюдения	<i>Kruskal – Wallis</i> $\chi^2$	p – value	$\bar{N}$ (D)
1994 – 1998	7,2	0,12	435 (17,2)
2000 – 2006	9,8	0,13	2146 (9,5)
2007 – 2012	4,9	0,43	1448 (10,8)

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

Таблица 19. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на литорали Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова в разные годы.

### г. Дальнезеленецкая

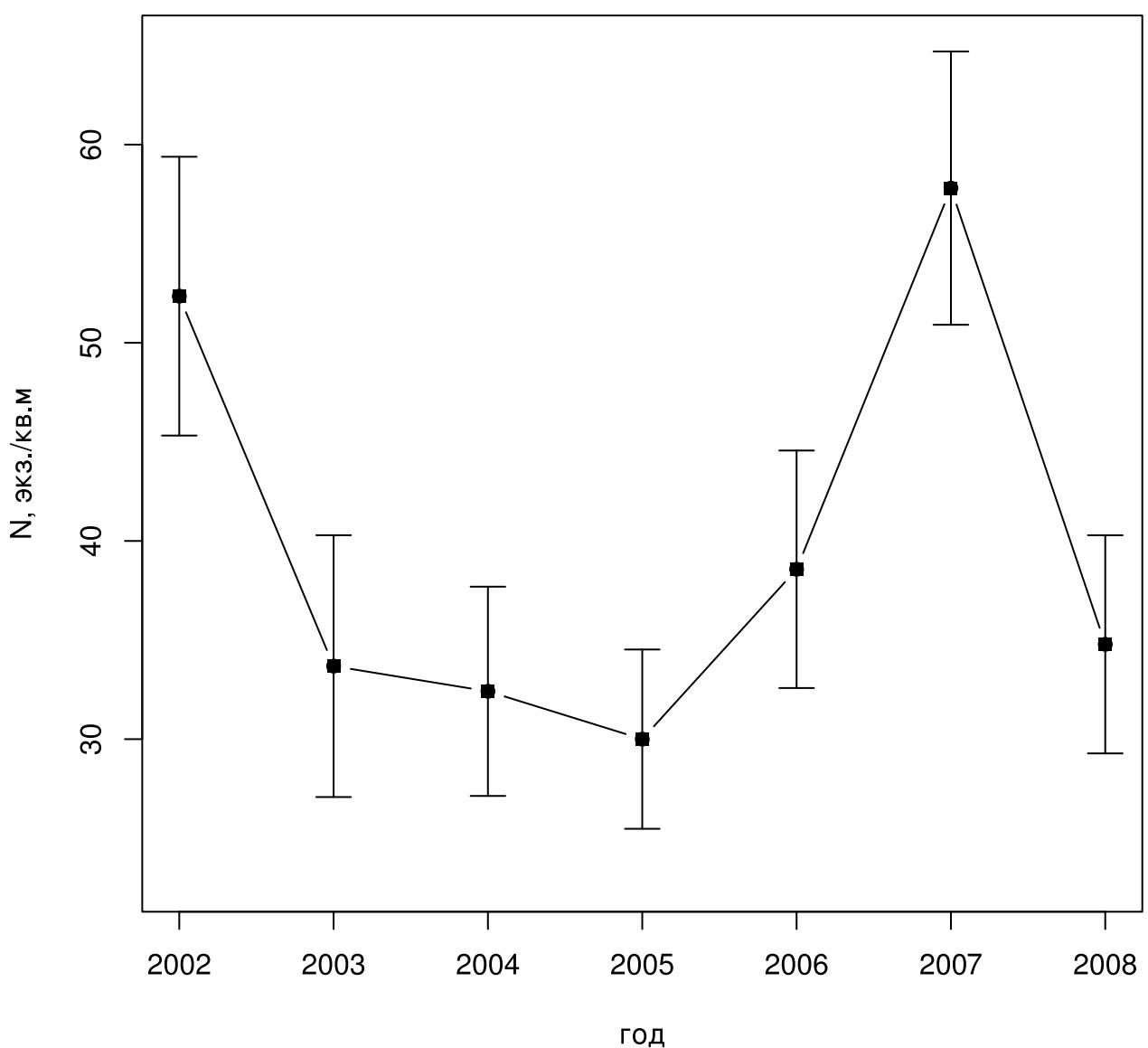


Рис. 22. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* на литорали Дальнего пляжа г. Дальнезеленецкой (Баренцево море)

Примечание: N, экз./м<sup>2</sup> — средняя плотность поселения.

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

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

Обилие *Macoma balthica* на исследованных участках варьировало в значительных пределах. Так, численность на разных участках составляла от 228 до 1230 экз./ $m^2$ , а биомасса от 1,1 до 6,2 г/ $m^2$  (табл. 20).

Численность взрослых особей *M. balthica* на участке в Сухой салме составляла  $1230 \pm 207$  экз./ $m^2$ , а биомасса —  $6,2 \pm 1,17$  г/ $m^2$ . На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от 1,1 до 15,7 мм. Размерная структура в Сухой салме характеризовалась бимодальностью с модальными классами 1,1–2,0 мм и 6,1–8,0 мм (рис. 23). Численность спата составляла  $4980 \pm 618$  экз./ $m^2$ . Размерная структура спата на данном участке была мономодальная с максимумом при длине раковины 0,6 мм (рис. 23).

Численность взрослых моллюсков в Лисьей бухте составляла  $1200 \pm 199$  экз./ $m^2$ , а биомасса —  $1,9 \pm 0,76$  г/ $m^2$ . На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от 1,0 до 14,3 мм. Размерная структура в Лисьей бухте характеризовалась бимодальностью с модальными классами 1,1–3,0 мм и 8,1–10,0 мм (рис. 23). Численность спата составляла  $4040 \pm 832$  экз./ $m^2$  (рис. 5). Размерная структура спата на данном участке была мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. 23).

Численность взрослых маком на участке в бухте Ключиха составляла  $476 \pm 291$  экз./ $m^2$ , а биомасса —  $1,1 \pm 0,27$  г/ $m^2$ . На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от 1,3 до 11,5 мм. Размерная структура в бухте Ключиха характеризовалась бимодальностью с модальными классами 1,1–2,0 мм и 6,1–8,0 мм (рис. 23). Численность спата составляла  $4240 \pm 441$  экз./ $m^2$ . Размерная структура спата на данном участке была мономодальная с максимумом при длине раковины 0,75 мм (рис. 23).

Численность *M. balthica* в проливе Подпахта составляла  $228 \pm 69$  экз./ $m^2$ , а биомасса —  $1,9 \pm 1,21$  г/ $m^2$ . На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от 1,1 до 13,5 мм. Размерная структура на участке в проливе Подпахта характеризовалась бимодальностью с модальными классами 1,1–2,0 мм и 9,1–10,0 мм (рис. 23). Численность спата составляла  $10060 \pm 1493$  экз./ $m^2$ . Размерная структура спата на данном участке была мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. 23).

Для выявления связи численности спата с обилием (численностью и биомассой) взрослых маком был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. 21). Достоверная корреляция ( $r_S = -0,46$ ) была показана между численностью спата и средней численностью взрослых маком в поселении, в то время как корреляция количества спата

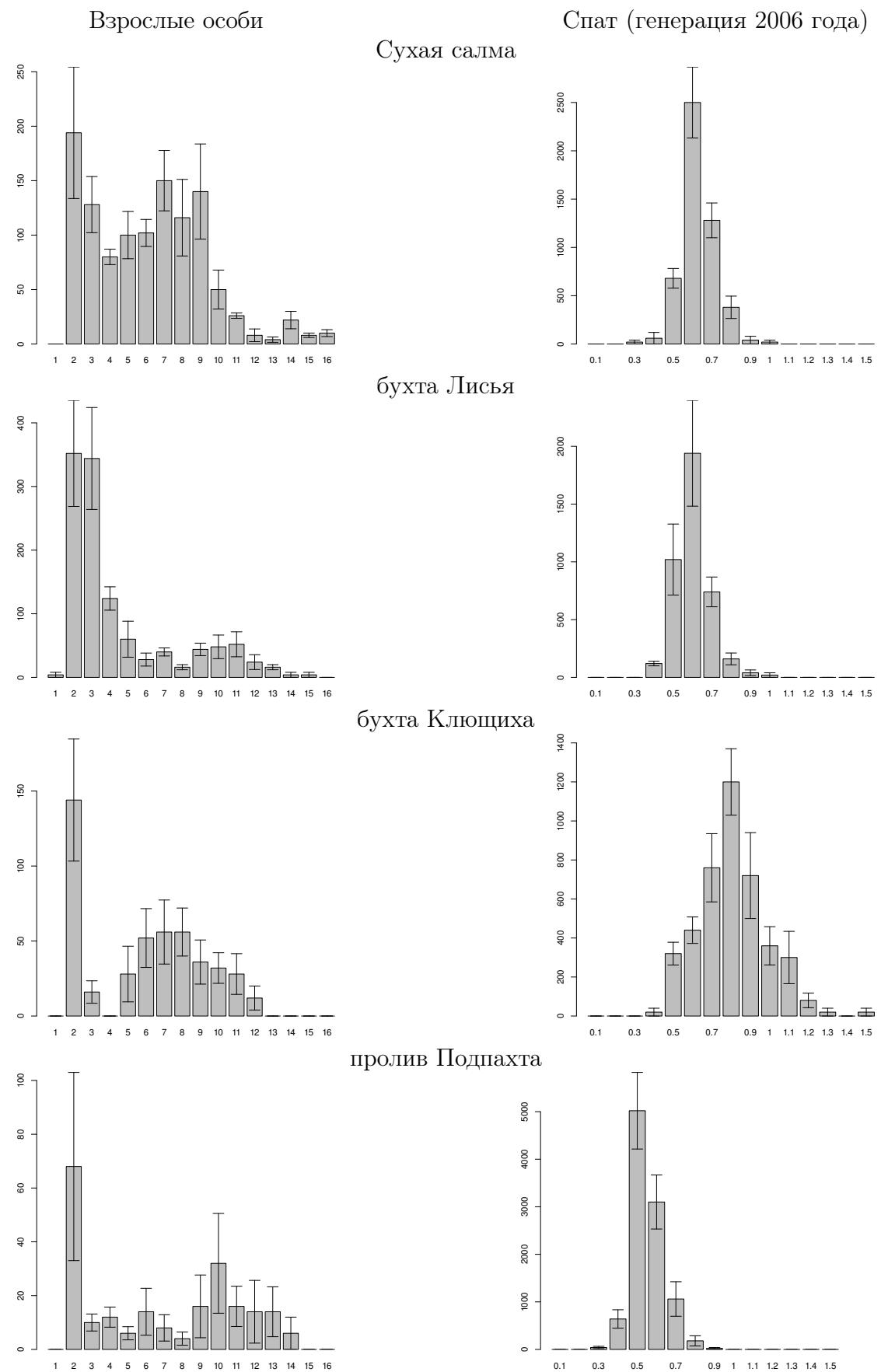


Рис. 23. Размерная структура поселений *Macoma balthica* на участках в губе Чупа в 2006 году и спата, осевшего в данных поселениях

1116 со средней биомассой взрослых особей оказалась недостоверной.

1117 Также был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена для обилия спата  
1118 и средней численности отдельных размерных групп взрослых маком. Для этого были  
1119 выделены размерные группы с шагом 3 мм (рис. 24, А). Достоверный отрицательный  
1120 коэффициент корреляции ( $-0,46 - -0,57$ ) был показан для маком длиной до 12 мм, при  
1121 этом максимальная корреляция ( $-0,57$ ) достигалась дважды: для групп 1 – 3 мм и 9 –  
1122 12 мм. Достоверная положительная корреляция ( $r_S = 0,55$ ) была показана между обилием  
1123 спата маком и численностью взрослых особей длиной 12 – 15 мм.

1124 Однако при расчете аналогичного показателя при разделении взрослых особей на клас-  
1125 сы с шагом 2 мм, если первая группа (особи длиной менее 12 мм) также достоверно кор-  
1126 релирует с численностью спата, то группа 12 – 14 мм, хотя и положительно коррелирует,  
1127 но эта связь уже не достоверна (рис. 24, Б).

1128 Поскольку объем выборки небольшой, то сила корреляционного анализа невелика. По-  
1129 этому для оценки влияния численности взрослых маком на размеры пополнения был про-  
1130 веден иерархический дисперсионный анализ и оценена сила влияния факторов (табл. 22).  
1131 По результатам дисперсионного анализа оба фактора достоверно влияют на количество  
1132 маком, осевших в поселении, причем вариабельность от участка к участку выше, чем ва-  
1133 риабельность, обусловленная высокой или низкой численностью взрослых особей в поселе-  
1134 нии. Однако достоверно оценить силу влияния возможно только для фактора «участок».

1135 Также исследованные участки отличались по суммарному обилию макрозообентоса  
1136 (табл. 23). Наименьшее обилие макрозообентоса было отмечено на участке в бухте Клю-  
1137 щиха ( $N = 1344 \pm 256,2$  экз./ $m^2$ ;  $B = 37,8 \pm 12,9$  г/ $m^2$ ). Большие численности были отмечены  
1138 в Сухой Салме ( $N = 9381 \pm 2678$  экз./ $m^2$ ) и проливе Подпахта ( $N = 7169 \pm 4545$  экз./ $m^2$ ),  
1139 но различия между этими участками недостоверное. Однако по биомассе макрозообентоса  
1140 участок в Сухой Салме на порядок отличается от пролива Подпахта ( $B = 147,1 \pm 17,3$  г/ $m^2$   
1141 и  $46,6 \pm 9,0$  г/ $m^2$ , соответственно). Максимальное обилие макробентоса отмечено на участ-  
1142 ке в бухте Лисьей, где численность ( $42544 \pm 4753,4$ ) достоверно отличается от всех других  
1143 участков, а биомасса достоверно больше, чем в проливе Подпахта и бухте Клющиха, но  
1144 не отличается от аналогичного показателя в Сухой Салме.

1145 Для выявления связи численности и биомассы макрозообентоса на численность спа-  
1146 та *M. balthica* был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. 24).  
1147 Достоверной корреляции между численностью спата макомы с суммарными численно-  
1148 стью и биомассой макрозообентоса обнаружено не было.

Таблица 20. 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 Ключища	476 (19)	1,1 (24)	4240 (10)
пролив Подпахта	228 (30)	1,8 (64)	10060 (15)

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

Таблица 21. Корреляция численности спата *M. balthica* с обилием взрослых маком в поселениях

	$r_S$	$t_{N-2}$	$p$
$N_{ad}$	-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.

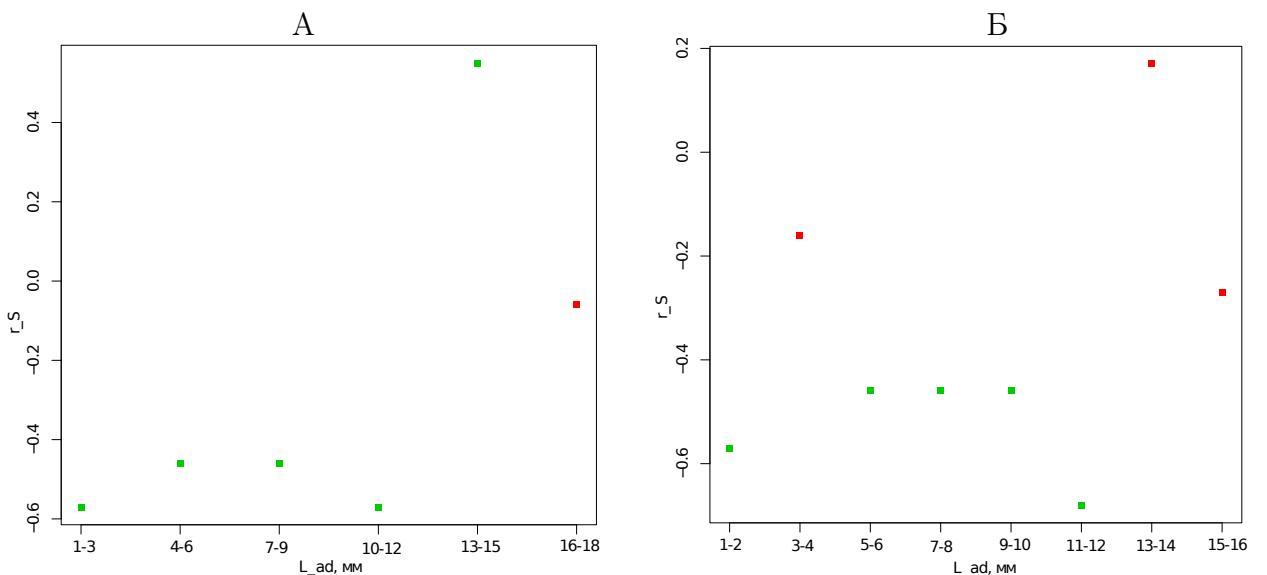


Рис. 24. Изменение силы и характера корреляции численности спата с численностью взрослых особей в поселениях, с учетом размерной характеристики последних

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

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

Таблица 22. Анализ структуры вариансы (иерархический дисперсионный анализ) показателей численности спата маком в градиентах плотности взрослых маком в поселениях и местоположения участка

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

Примечание: Источник вариации:  $N_{ad}$  — фактор «численность взрослых особей», site ( $N_{ad}$ ) — фактор «участок» (вложен в фактор  $N_{ad}$ ), error — внутригрупповая вариация.  
 $SS$  — девиата,  $df$  — число степеней свободы,  $MS$  — варианса,  $F$  — значение критерия Фишера,  $p$  — уровень значимости,  $\nu^2$  — сила влияния фактора,  $m_{\nu^2}$  — ошибка силы влияния,  $F_{\nu^2}$  — значение критерия Фишера для силы влияния.

Таблица 23. Характеристики общего обилия макрозообентоса на участках в губе Чупа в 2006 году

	$N_f$ , экз./м <sup>2</sup> (д, %)	$B_f$ г/м <sup>2</sup> (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./м<sup>2</sup>;  $B_f$  — средняя суммарная биомасса макробентоса в поселении, г/м<sup>2</sup>. В скобках приведена точность учета (в %)

Таблица 24. Корреляция численности спата *M. balthica* с обилием макробентоса в поселениях

	$r_s$	$t_{N-2}$	$p$
$N_{fauna}$	-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.

## 1149 10 Динамика пополнения поселений *Macoma balthica* в Бе- 1150 лом море

1151 При изучении динамики поселений бентосных организмов с планктонной личинкой  
1152 важную роль играет пополнение поселений молодью. Оседание *M. balthica* в Белом море  
1153 происходит с июля по сентябрь (Семенова, 1980; Н. В. Максимович, 1985), поэтому данные,  
1154 собранные в июле, не описывают величину оседания в текущем году. Однако мы можем  
1155 оценить пополнение предыдущего года по обилию особей возрастом 1+. Для Северного  
1156 моря показано, что в пополнении поселений молодью выживаемость спата в первую зиму  
1157 не менее важна, чем непоследственно количество осевших особей (J. Beukema, Honkoop,  
1158 Dekker, 1998; Strasser, Günther, 2001). Подобные данные известны и для Белого моря (Н. В.  
1159 Максимович, А. В. Герасимова, 2004). Поэтому, на наш взгляд, с точки зрения существова-  
1160 ния поселения, оценка пополнения поселения как численности особей, переживших первую  
1161 зиму, более информативна.

1162 **Размер моллюсков *M. balthica* в возрасте 1 года** Поскольку в мониторинговых ис-  
1163 следованиях в вершине Кандалакшского залива фиксировалась только длина раковины  
1164 без определения возраста, то в 2012 – 2013 году были проведены измерения длин колец  
1165 зимней остановки роста у особей длиной менее 3 мм (рис. 25, А). Данные получены для  
1166 участков на о. Горелый, в эстуарии р. Лувеньги и в Западной Ряшковой салме. Распреде-  
1167 ление измеренных особей по возрастам представлено на рис. 25, В.

1168 Особи возрастом 1+ с различных горизонтов литорали острова Горелый не разли-  
1169 чаются по размеру (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 3,12, p = 0,37$ ), поэтому в дальнейшем мы  
1170 рассматриваем их как одну выборку (рис. 26).

1171 По результатам теста Краскел-Уоллиса годовалые моллюски с разных участков раз-  
1172 личались по длине (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 17,6, p = 0,00015$ ) (рис. 27, поэтому было  
1173 проведено попарное сравнение участков (табл. 25). Размер годовалых особей не разли-  
1174 чался на участках, расположенных в районе Лувеньгских шхер (о. Горелый и эстуарий  
1175 р. Лувеньги), и отличался от особей из Западной Ряшковой салмы.

1176 Для определения границ размерно-возрастных классов *Macoma balthica* возрастом 0+,  
1177 1+ и 2+ были рассчитаны средние размеры особей каждого возраста (табл 26). Пограничный  
1178 размер между двумя когортами рассчитывали как середину между средними размерами  
1179 особей в когорте. Таким образом, в дальнейшем для участков, расположенных в акватории  
1180 Лувеньгских шхер, маком длиной менее 1,2 мм рассматривали как спат, а длиной от 1,2  
1181 до 1,8 мм – как особей возрастом 1+. Для участков на о. Ряшков пограничные значения  
1182 составили 1,3 и 1,9, мм соответственно. Для участка на о.Ломнишном мы использовали  
1183 данные, полученные для о. Ряшкова, как географически наиболее близкой акватории.

1184 Таким образом были получены данные по динамике численности годовалых маком на  
1185 6 мониторинговых участок (рис. 28). Численность годовалых особей значительно варьи-  
1186 рует год от года. В некоторые годы макомы возрастом 1+ отсутствуют в поселениях.

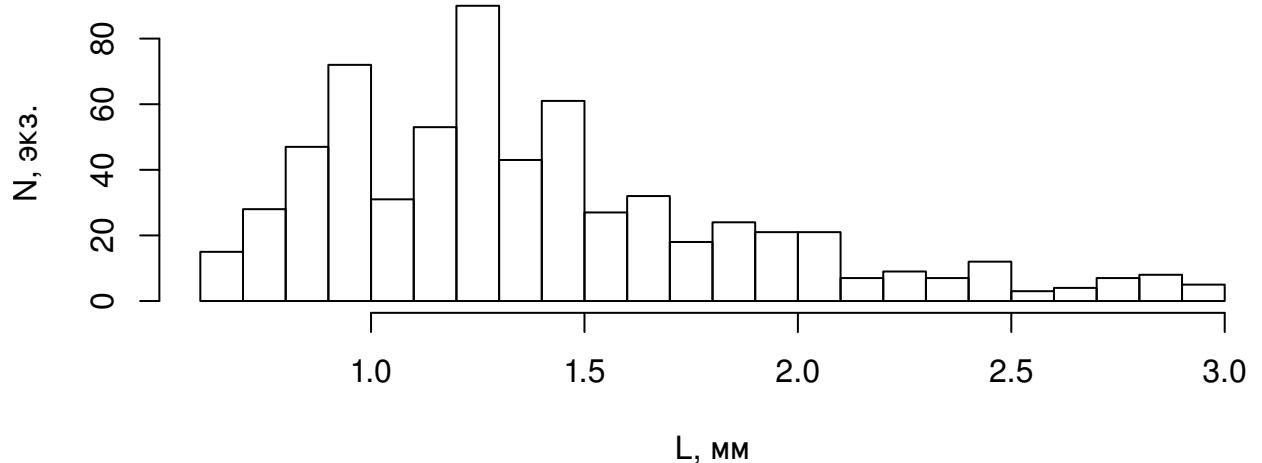
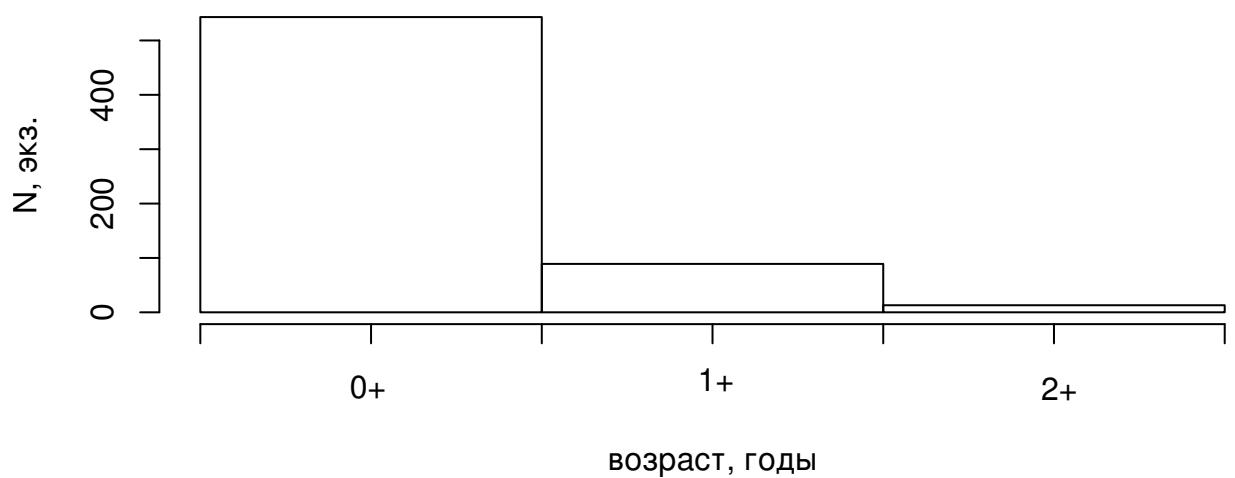
**A****B**

Рис. 25. Распределение моллюсков *M. balthica* длиной менее 3 см по размеру (A) и возрасту (B)

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

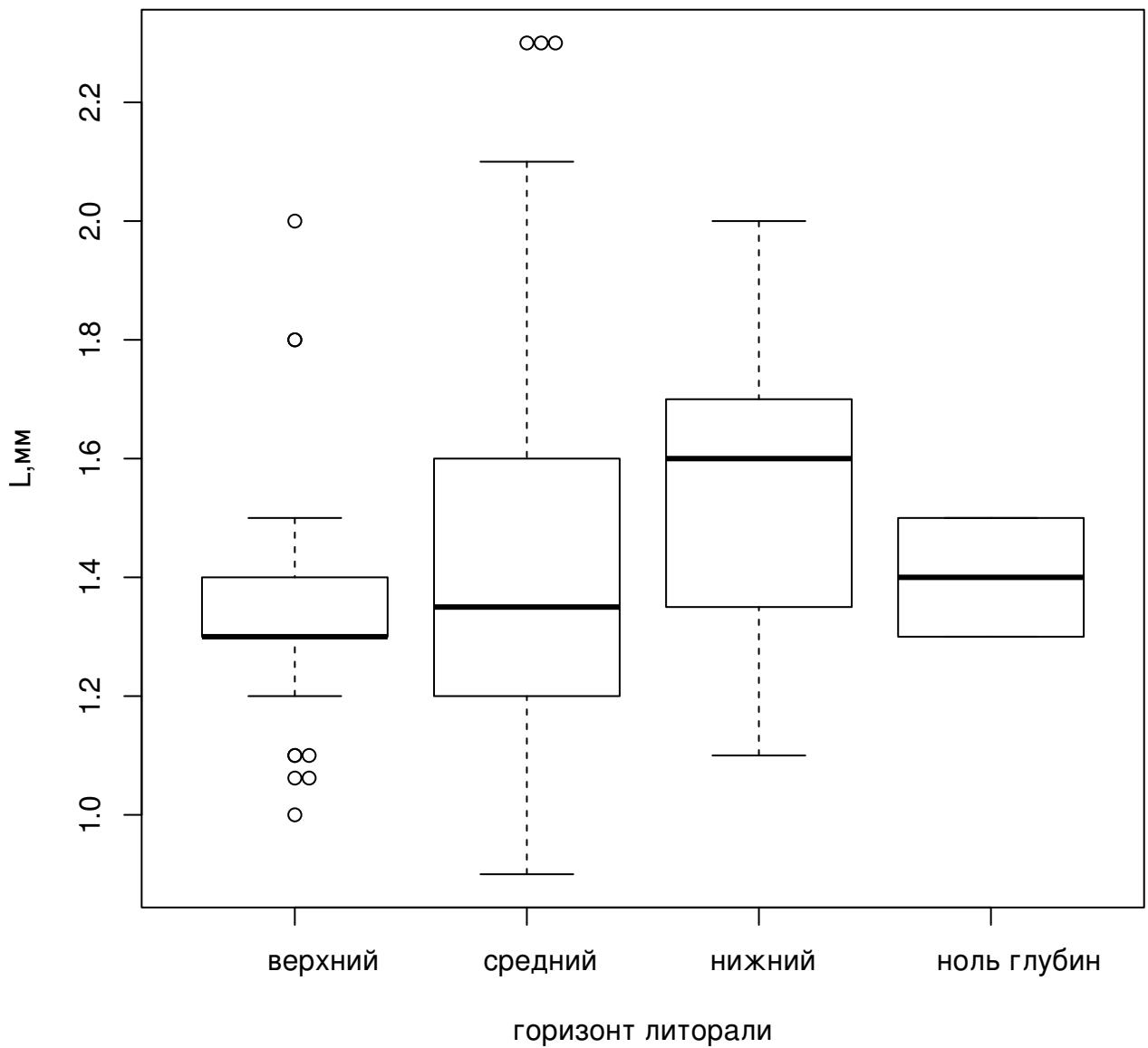


Рис. 26. Размеры годовалых моллюсков *M. balthica* на разных горизонтах литорали о. Горелый

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

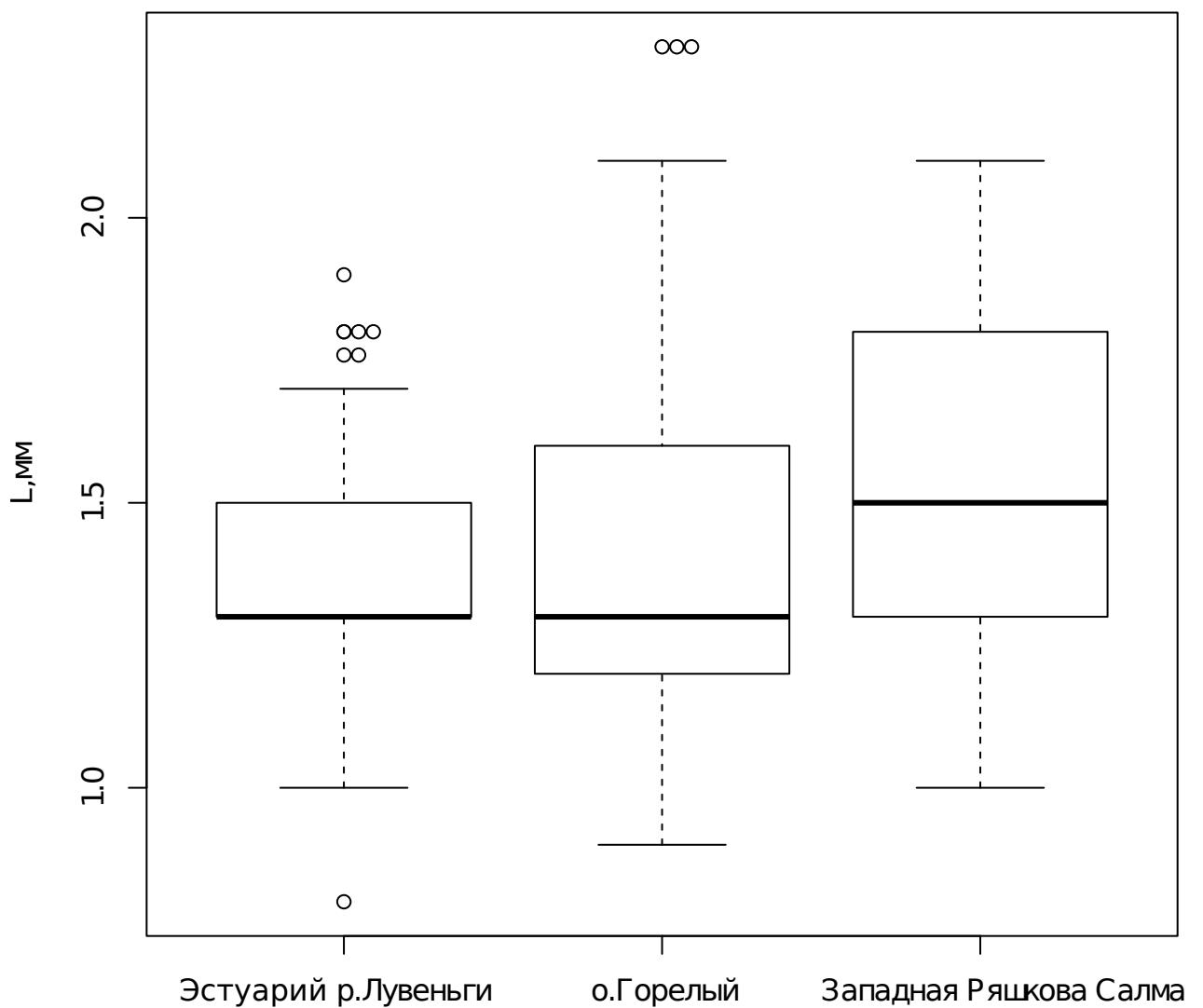


Рис. 27. Размеры годовых моллюсков *M. balthica* на разных участках литорали  
Примечание: L, мм —длина раковины. «Ящик» на графике соответствует 1 и 3 квартилю, жирная горизонтальная линия —медиана, «усы» —1,5 межквартильных размаха

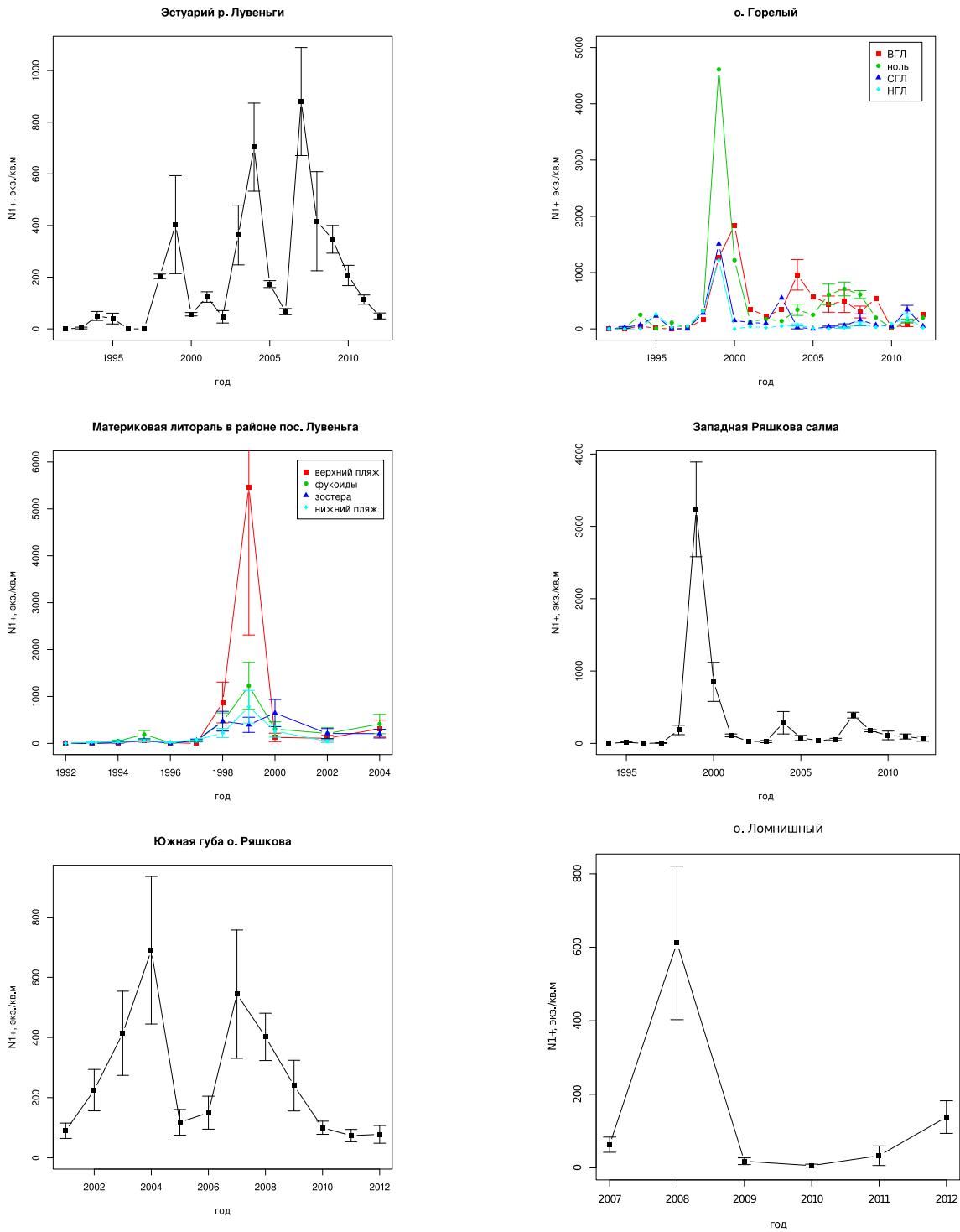


Рис. 28. Динамика численности годовых *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива

Таблица 25. Результаты множественного сравнения длины годовалых *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 26. Средний размер *Macoma balthica* в возрасте до 2 лет на различных участках.

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

Примечание: В ячейках указано среднее арифметическое с ошибкой.

1187 Максимальные численности годовых особей варьировали между участками от 600 на  
1188 Ломнишном до 5500 на верхнем горизонте материковой литорали в Лувеньге.

1189 Важно отметить, что именно флюктуации численности годовых особей во-многом  
1190 определяют изменения общего обилия маком (рис. 29). Корреляция между данными па-  
1191 раметрами показывает сильную связь (*Spearman*  $\rho = 0,83, p < 0,0001$ ).

1192 Для проверки связи пополнения с численностью половозрелых особей в поселении мы  
1193 использовали численность маком крупнее 8 мм, поскольку в Белом море показано (Се-  
1194 менова, 1980; Н. В. Максимович, 1985), что ключевым фактором для возможности поло-  
1195 возрелости является именно размер (рис. 30). Коэффициент коллеряции Спирмена между  
1196 указанными параметрами был достоверный, но низкий (*Spearman*  $\rho = 0,39, p < 0,0001$ ).

1197 Если при размножении формируется общий личиночный пул, а в дальнейшем на вы-  
1198 живаемость влияют зимние условия, можно предположить, что географически близкие  
1199 поселения должны пополняться синхронно. Мы проверили гипотезу о синхронности по-  
1200полнения поселений при помощи корреляции Мантеля (табл. 27). Синхронность в попол-  
1201нении была показана для ряда участков. В поселении на о. Горелом успешные пополне-  
1202ния происходили синхронно с поселениями на материковой литорали в Лувеньге и двумя  
1203 участками литорали на о. Ряшкове (Южная губа и Западная Ряшкова салма). Также эле-  
1204менты синхронности были отмечены для поселений на о. Ряшкове с участком в эстуарии  
1205 р. Лувенъги.

1206 Также было проведено сравнение степени синхронности динамики пополнения посе-  
1207 лений (в качестве меры синхронности использовали значение коэффициента корреляции  
1208 Мантеля) и расстояния между участками. Не было показано достоверной связи между  
1209 указанными параметрами (*Mantel*  $r = -0,08, p = 0,67$  ).

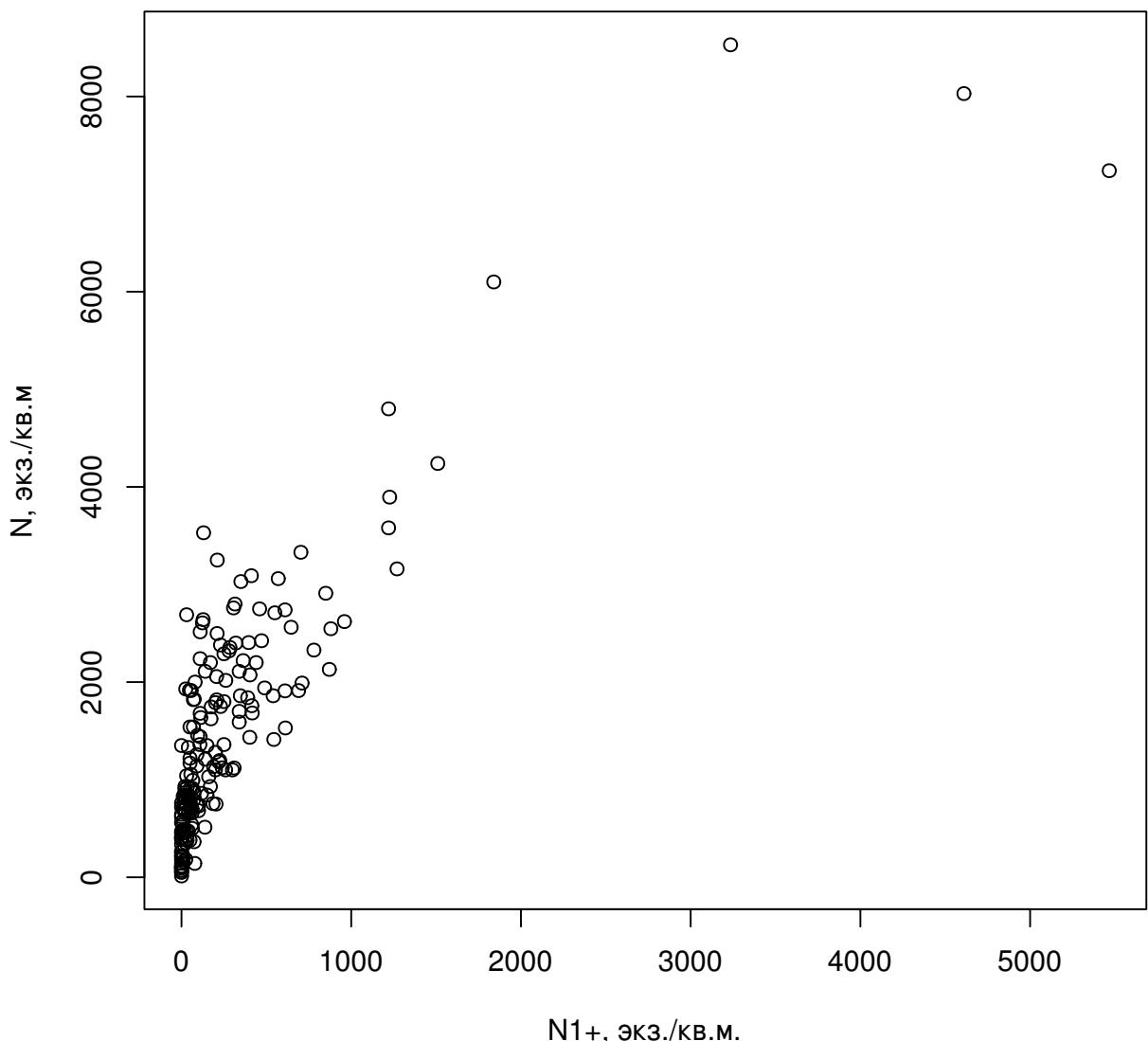


Рис. 29. Соотношение общей численности *Macoma balthica* и численности особей возрастом 1+

Примечание: N1+ — численность маком возрастом 1 год, экз./м<sup>2</sup>. N — общая численность маком в поселении, экз./м<sup>2</sup>.

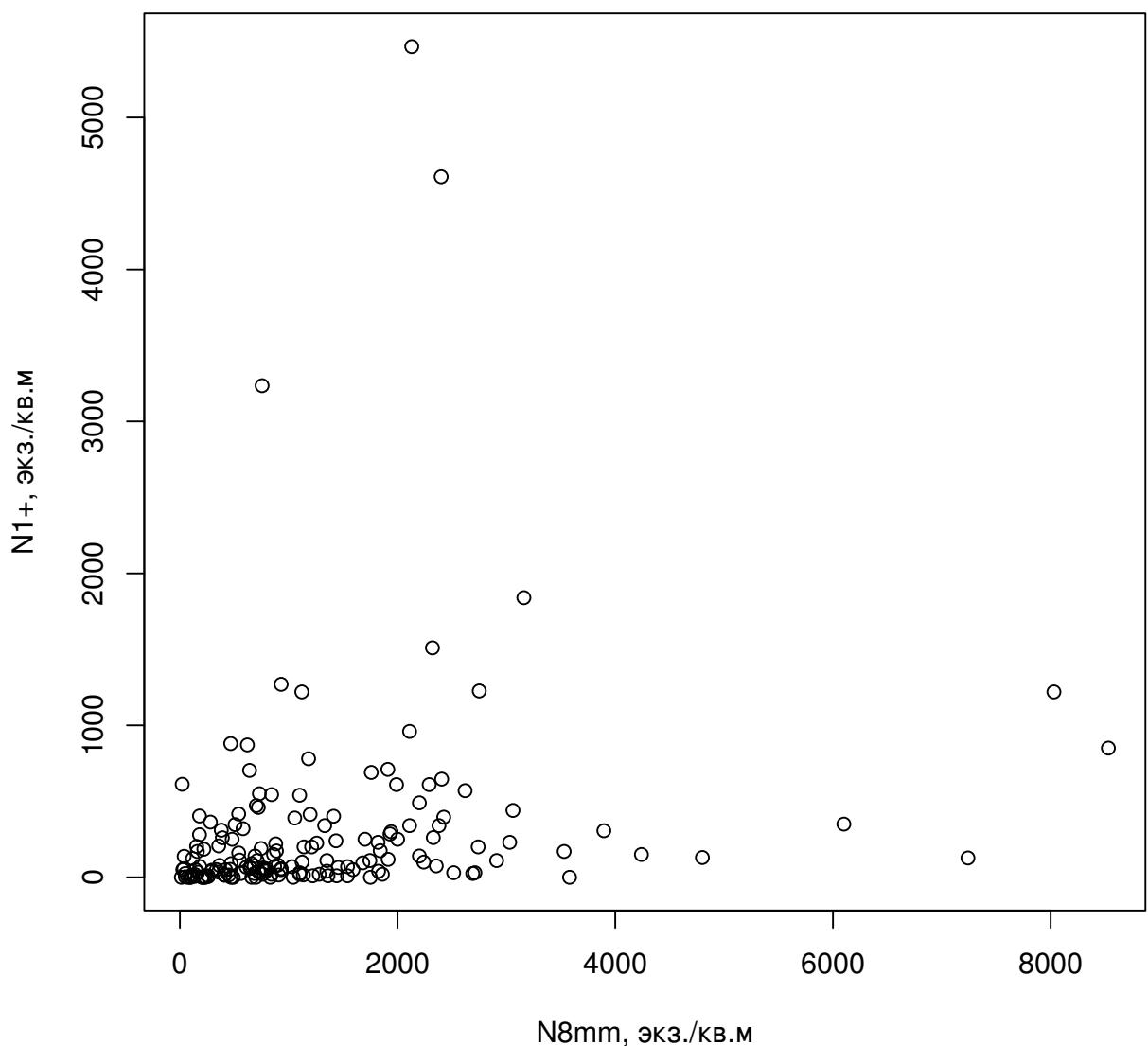


Рис. 30. Связь численность годовалых особей *Macoma balthica* и количества половозрелых особей в год их оседания

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

Таблица 27. Синхронность динамики пополнения поселений *Macoma balthica*

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

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

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

## 1210 11 Обсуждение результатов.

### 1211 11.1 Физико-географическая характеристика Белого и Баренцева 1212 морей

1213 Белое и Баренцево моря — арктические моря, однако литоральная фауна во многом  
1214 сформирована бореальными видами (Зенкевич, 1963). Условия обитания гидробионтов  
1215 в них значительно отличаются в связи с географическим положением и особенностями  
1216 гидрологии. Рассмотрим их подробнее.

#### 1217 11.1.1 Белое море

1218 Белое море глубоко врезается в материк, и с этим связывают континентальность кли-  
1219 мата: лето относительно теплое, зима продолжительная и суровая. Зимой температура  
1220 воздуха может опускаться до  $-20 - -30^{\circ}\text{C}$ , а летом подниматься до  $+30^{\circ}\text{C}$ , хотя обычно  
1221 не превышает  $15 - 20^{\circ}\text{C}$ . В северных районах Белого моря температура воздуха в среднем  
1222 ниже, чем в южных (Бабков, Голиков, 1984). Для губы Чупа минимальная температу-  
1223 ра воздуха наблюдается в январе (в среднем  $-11^{\circ}\text{C}$ ), а максимальная в июле (в среднем  
1224  $+14,7^{\circ}\text{C}$ ) (Бабков, 1982).

1225 Летом в вершинных частях заливов и на мелководье вода может прогреваться до  
1226  $20 - 24^{\circ}\text{C}$ . Зимой температура воды отрицательная, порядка  $-1,5^{\circ}\text{C}$  (Бабков, Голиков,  
1227 1984). Кандалакшский залив является наиболее прогреваемым участком. В западной его  
1228 части среднегодовая температура воды составляет  $4^{\circ}\text{C}$  (при разбросе от 3,2 до  $5,1^{\circ}\text{C}$ ), а  
1229 амплитуда межсезонных колебаний составляет в среднем  $14,8^{\circ}\text{C}$  (от 13,0 до  $16,5^{\circ}\text{C}$ ) (Куз-  
1230 нецов, 1960). В губе Чупа среднегодовая температура всей толщи воды составляет менее  
1231  $2^{\circ}\text{C}$ . Поскольку литораль находится в зоне влияния поверхностной водной массы, то зимой  
1232 обитатели подвергаются воздействию отрицательных температур ( $-1,5^{\circ}\text{C}$ ), в то время как  
1233 летом вода на литорали прогревается до  $+19,3^{\circ}\text{C}$  (Бабков, 1982).

1234 Другим важным для гидробионтов фактором является соленость воды. В Белом море  
1235 среднегодовая соленость поверхностных вод составляет  $23 - 25\%$ . По данным А.И.Бабкова  
1236 и А.Н.Голикова (1984) в районе Кандалакши соленость может изменяться от 7 до  $26\%$ .  
1237 Такие колебания связаны с обширным материковым стоком, частично с осадками и, в  
1238 первую очередь, с весенним таянием льдов (Наумов, Федяков, 1993). Вода в губе Чупа  
1239 значительно распреснена, в первую очередь за счет стока рек Пулонга и Кереть, но также  
1240 за счет ручьев. В верхнем 10 метровом слое, то есть в слое, омывающем литораль, отме-  
1241 чены сезонные колебания солености более  $10\%$  (от 15 до  $26\%$ ), при этом максимальная  
1242 соленость достигается в ноябре, а минимальная — в апреле (Бабков, 1982).

1243 В зимнее время для Белого моря характерен ледовый покров. При подвижках припая  
1244 возможно истирание выступающих над поверхностью структур, в том числе живых орга-  
1245 низмов. Кроме того, возможен перенос организмов, вмерзших в лед или находящихся на  
1246 примерзших водорослях. Время ледостава в разных районах Белого моря отличается. В

1247 губах Кандалакшского залива лед появляется в первой половине сентября и держится до  
1248 второй половины мая. В губе Чупа формирование льда начинается в устьях рек и ручьев,  
1249 а также в небольших закрытых губах, где на формирование льда мало оказывает влияние  
1250 ветрового волнения. Неподвижный лед обычно формируется в первой половине декабря.  
1251 Продолжительность ледостава в среднем составляет 5 месяцев, но в суровые годы может  
1252 доходить до 7 месяцев (Бабков, Голиков, 1984).

1253 Исследованные нами участки были расположены в основном вершине Кандалакшско-  
1254 го залива, кроме того, мы располагаем данными о поселениях маком в губе Чупа. Пред-  
1255 ставленные в исследовании участки были достаточно разнообразны в географическом и  
1256 абиотическом плане. Представлены поселения, расположенные как на материковой ли-  
1257 торали (бухта Лисья, пролив Подпахта, Лувеньга), так и на островах (два участка на  
1258 о. Кереть, два участка на о. Ряшков, о. Ломнишний, о. Горелый Лувеньгских шхер). Два  
1259 участка (эстуарий р. Лувеньги, Сухая салма) расположены в области влияния эстуариев  
1260 рек (Лувеньга и Кереть, соответственно) и характеризуются пониженной соленостью по  
1261 сравнению с остальными. Разнообразна и степень прибойности: от прибойной литорали  
1262 в б. Ключиха до затишных губ (участки в Сухой салме, в Южной губе о. Ряшкова, на  
1263 о. Горелом).

1264 Таким образом, участки биотопически разнородны и относительно полно характери-  
1265 зуют разнообразие илисто-песчаных литоралей в Кандалакшском заливе.

1266 **Динамика температур** Для Кандалакшского залива доступны данные о среднемесяч-  
1267 ной температуре воздуха в Кандалакше (*Летопись природы Кандалакшского заповедника,*  
1268 1991–2000; *Архив погоды в Кандалакше*, 2014) и данные по температуре воды на декад-  
1269 ной станции в губе Чупа (Berger [et al.], 2003). Динамика среднегодовых температур в  
1270 Кандалакшском заливе показана на рисунке 31.

1271 Среднегодовая температура воздуха и температура воды достоверно скоррелированы  
1272 (корреляция Спирмена для температуры поверхности воды:  $\rho = 0,3, p = 0,0035$ , для тем-  
1273 пературы верхнего 50-метрового слоя:  $\rho = 0,7, p = 0,0008$ ).

1274 Использование среднегодовых значений температуры скрывает сезонное варьирование,  
1275 которое может быть принципиально важно для поселений маком (например: J. Beukema,  
1276 Honkoop, Dekker, 1998; J. Beukema, Dekker, 2003; J. Beukema, Dekker, J. Jansen, 2009).  
1277 Корреляция среднесезонных температур воздуха и поверхности воды выше, чем среднего-  
1278 довых значений (корреляция Спирмена для температуры поверхности воды:  $\rho = 0,92, p <$   
1279 0,0001 (рис. 32). Динамика средней температуры воды в разные сезоны представлена на  
1280 рисунке 33.

1281 Очевидно, что локальные условия могут значительно варьировать в зависимости, на-  
1282 пример, от закрытости акватории. Однако для оценки глобальных климатических воздей-  
1283 ствий мы считаем возможным использовать данные по Чупе для сравнения температур-  
1284 ного режима в разные годы для всех участков в Кандалакшском заливе.

1285 Динамика среднегодовых температур в Белом море характеризуется значительными

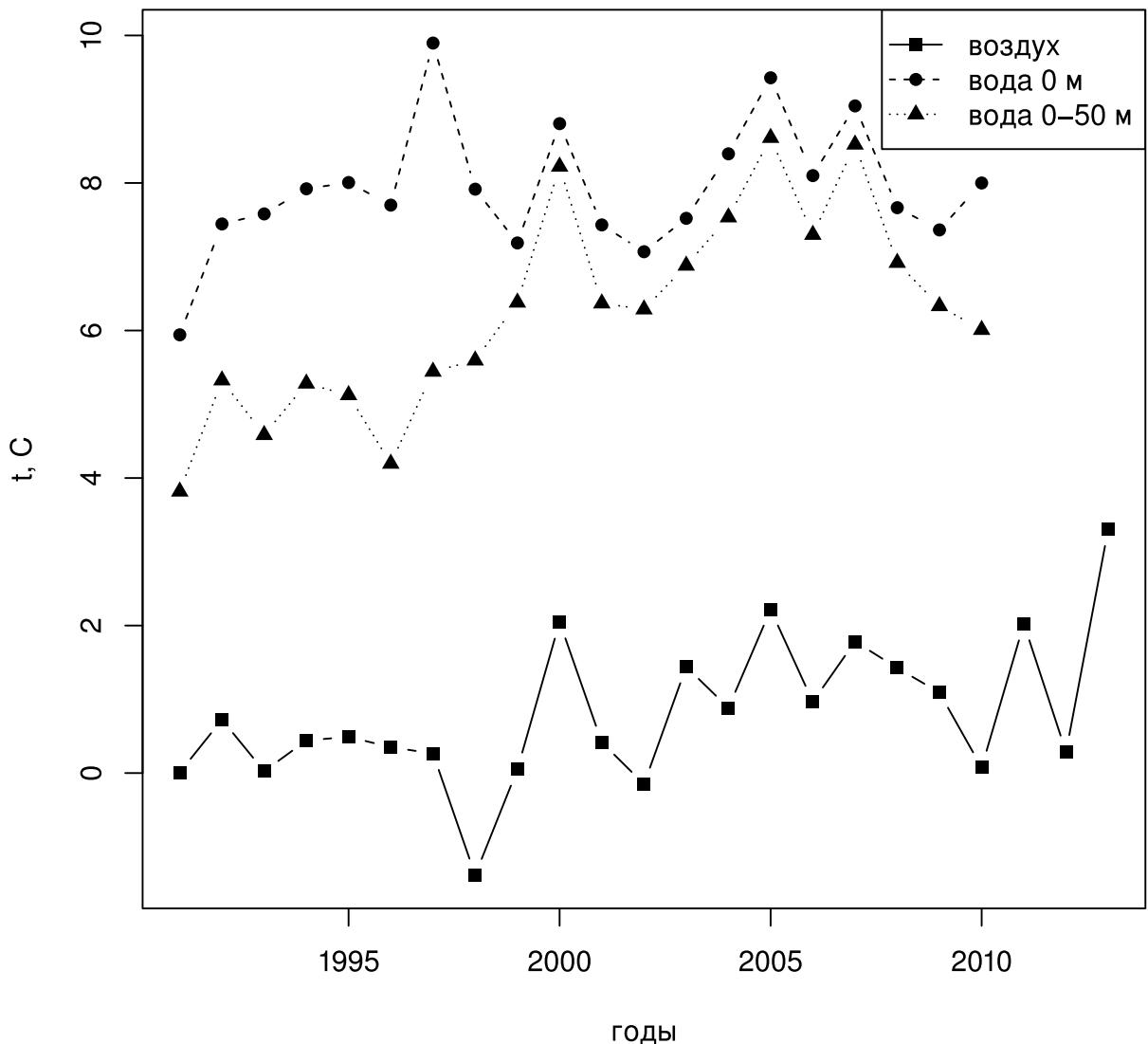


Рис. 31. Динамика среднегодовых температур воды и воздуха в Кандалакшском заливе Белого моря

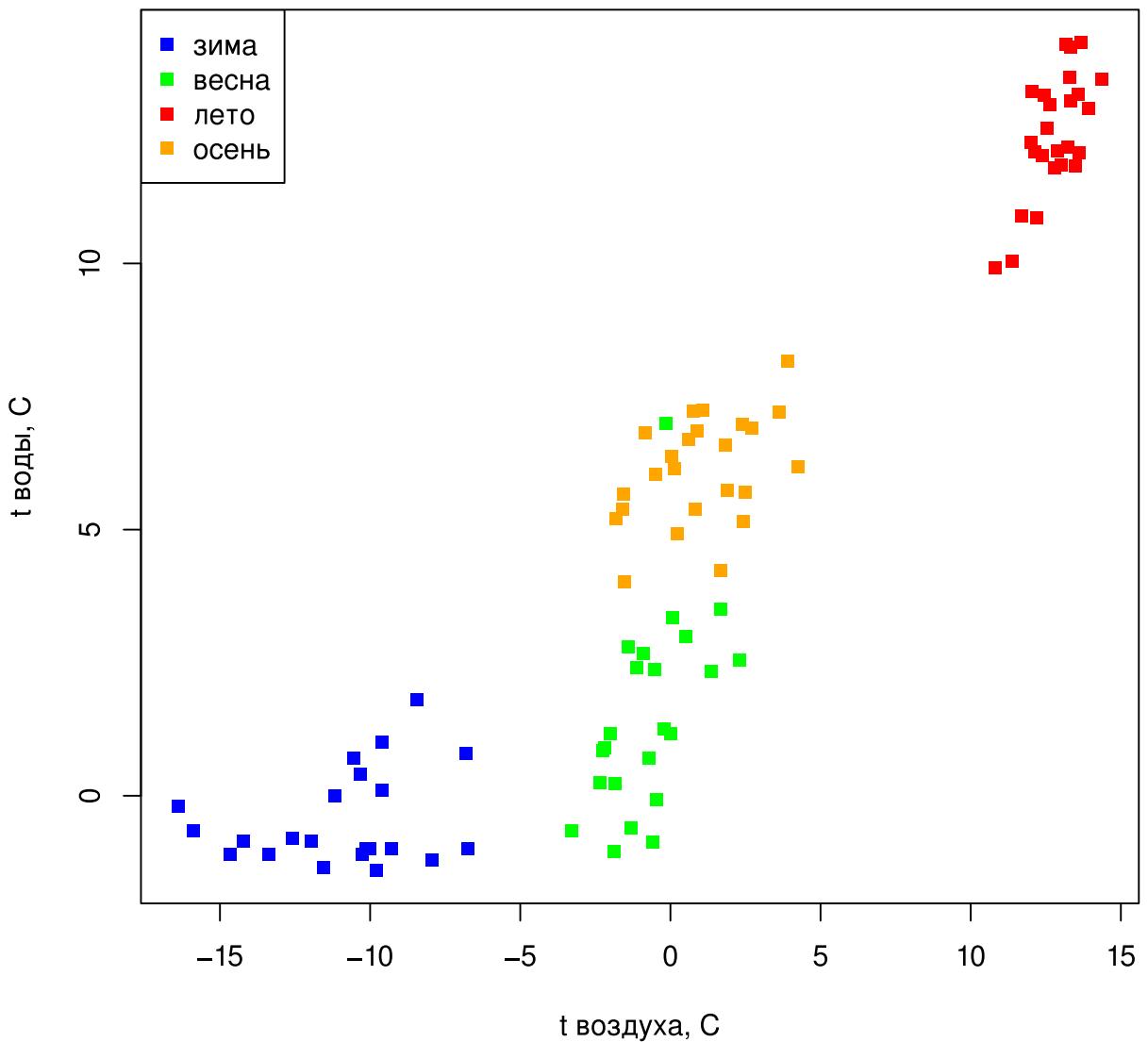


Рис. 32. Соответствие среднесезонных температур воды и воздуха в Кандалакшском заливе Белого моря

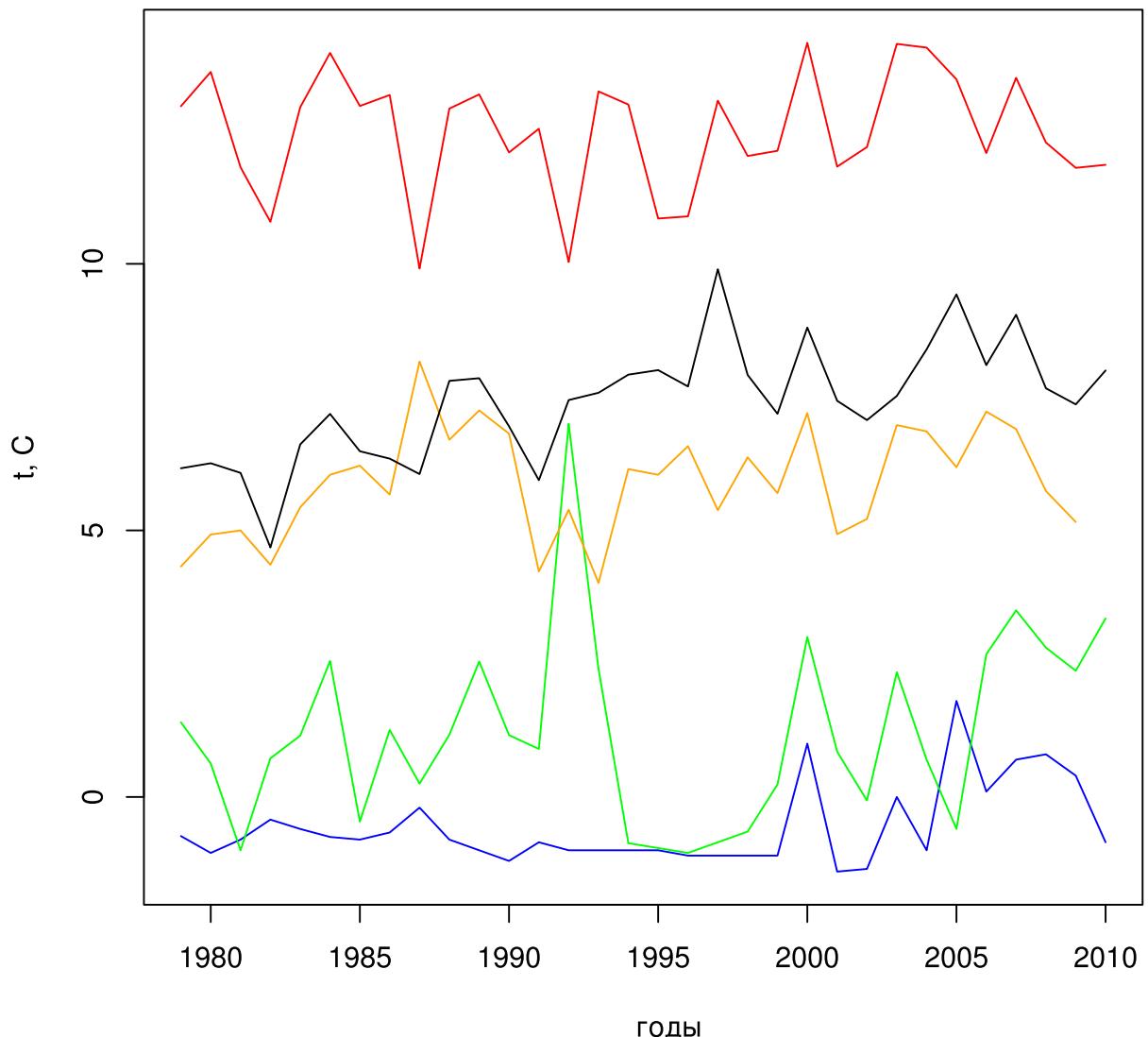


Рис. 33. Динамика среднесезонной температуры воды в губе Чупа(Кандалакшский залив Белого моря) (Berger [et al.], 2003)

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

1286    флюктуациями. При рассмотрении сезонных данных оказывается, что средневесенняя тем-  
1287    пература наиболее вариабельна, в то время как среднезимняя до 1999 года была относи-  
1288    тельно стабильна, а в дальнейшем также значительно варьировалась из года в год (рис. 33).

1289    **11.1.2 Баренцево море**

1290    Баренцево море — окраинное море, характерной особенностью гидрологического режи-  
1291    ма которого является наличие двух водных масс — арктической (полярные воды, большую  
1292    часть года покрыты плавучими льдами) и субарктической (субполярных вод, свободных  
1293    от плавучих льдов) (Адров, 1992).

1294    Постоянный подток теплых атлантических вод препятствует образованию льда вдоль  
1295    Мурманского побережья, и он встречается главным образом во внутренних частях губ и  
1296    заливов. Несколько большее количество льда образуется ежегодно в юго-восточном районе  
1297    Мурмана, в то время как по Западному Мурману, как правило, не образуется сплошного  
1298    припая. В основном, исключая некоторые опресненные закрытые бухты и заливы, влияние  
1299    морского льда на распределение животных невелико, гораздо большее значение зимой  
1300    играет сильное промораживание литорали во время отлива (Пропп, 1971).

1301    Приливы на Мурмане являются правильными полусуточными и образуются единой  
1302    атлантической приливной волной. Далее она распространяется вдоль Мурмана на восток  
1303    до Новой Земли. Высота приливной волны составляет 3 метра.

1304    В среднем, соленость вод у Мурманского побережья составляет 33,2 – 33,6‰. Только  
1305    весной во время сезона увеличения берегового стока наблюдается краткое распреснение  
1306    поверхностных слоев до 28–30‰, однако толщина опресненного слоя не превышает 2–3 м.

1307    Кольский залив — самый крупный из заливов Мурманского побережья Баренцева моря,  
1308    лежит на границе Восточного и Западного Мурмана. Географически в Кольском за-  
1309    ливе выделяются три части, называемые коленами залива.

1310    Первое, северное или нижнее колено простирается от входа в Кольский залив до линии,  
1311    соединяющей устье губы Средней и мыс Лас. Эта часть залива наиболее глубоководная  
1312    (более 400 м). Береговая линия северного колена Кольского залива чрезвычайно изрезана,  
1313    и здесь находятся самые крупные губы (Дерюгин, 1915), в том числе Пала-губа, ставшая  
1314    объектом наших наблюдений .

1315    Среднее колено (глубины до 200 м) изогнуто в направлении к северо-западу и простира-  
1316    ется на юг до мысов Пингория и Мишукова. Второй участок наблюдений был расположен  
1317    в районе границы северного и среднего колена Кольского залива (Ретинское).

1318    Южная или верхняя часть наиболее мелкая (глубина около 50 м), имеет направление с  
1319    севера на юг, как и нижняя. В кут Кольского залива впадает две крупные реки — Тулома  
1320    и Кола, и одна более мелкая — Лавна (там же). В районе самого узкого участка Кольского  
1321    залива (Абрам-мыс) был расположен третий участок исследования в данном районе. По-  
1322    следний участок, исследованный в Кольском заливе был расположен на западном берегу  
1323    залива в черте города Мурманск (Северное Нагорное) в 3 км от устья реку Туломы.

1324    Воды Кольского залива неоднородны по своим свойствам. Это связано с несколькими

1325 причинами: большая протяженность залива, наличие глубоко вдающихся в побережье губ,  
1326 влияние стока рек и ручьев. Гидрологическое лето начинается в поверхностных слоях воды  
1327 в начале июля и продолжается до конца августа. Летом вода прогревается до  $+8 - +18^{\circ}C$   
1328 в различных частях залива.

1329 В северном колене залива летом поверхностный слой значительно распреснен и со-  
1330 леность может достигать 8‰, причем толщина распресненного слоя может достигать  
1331 3 – 4 метров. Глубже соленость не опускается ниже 30‰ и у дна достигает 34‰. Зимой  
1332 соленость поверхностного слоя также составляет 30 – 34‰.

1333 В южном колене в районе Абрам-мыса колебания солености на поверхности еще более  
1334 заметны. Здесь сказывается не только сезонность стока, но и значительное влияние оказы-  
1335 вает приливно-отливные течения. Летом во время прилива поверхностный слой толщиной  
1336 до 3 метров обладает соленостью от 2 до 16‰, в то время как на глубине 3 метра соленость  
1337 колеблется в пределах от 28 до 31‰. В отлив мощность опресненного слоя увеличивается  
1338 до 8 метров, а поверхностная вода становится практически пресной (Дерюгин, 1915).

1339 Таким образом, исследованные нами участки в Кольском заливе расположены в кон-  
1340 трастных по географическим условиям его частях и позволяют относительно полно судить  
1341 о данной акватории.

1342 Фауна литораль Западного Мурмана наиболее богата по сравнению с остальным Мур-  
1343 манским побережьем. Традиционно, это связывают с более высокой среднегодовой темпе-  
1344 ратурой (температура воздуха в губах Западного Мурмана может быть на  $0,4^{\circ}C$  выше по  
1345 сравнению с Восточным Мурманом) и соленостью (выше 31‰ в поверхностном слое) и за-  
1346 крытости губ Западного Мурмана от основной акватории моря (Гурьянова, Закс, Ушаков,  
1347 1930). К сожалению, данный регион оказался для нас малодоступен при исследованиях,  
1348 и мы располагаем лишь данными об обилии маком в губах Ура и Печенга. Однако дан-  
1349 ные губы расположены в разных частях Западного Мурмана, что позволяет нам делать  
1350 предварительные выводы о данном регионе.

1351 Береговая линия Восточного Мурмана менее изрезана, чем Западного Мурмана. По-  
1352 бережье большинства небольших заливов и губ не защищено от прибойного воздействия  
1353 (Гурьянова, Ушаков, 1929). Таким образом, Восточный Мурман на большем его протяже-  
1354 нии не является благоприятным для развития литоральных инфаунных сообществ, однако  
1355 существуют глубоко вдающиеся в побережье бухты, в которых обнаруживается меньшее  
1356 волновое воздействие. Именно на литорали таких губ и заливов и формируются наиболее  
1357 богатые инфаунные сообщества данного региона, включающие *M. balthica*.

1358 Наши исследования охватывают Восточный Мурман на значительном его протяжении:  
1359 6 участков от губы Гаврилово до губы Ивановская (длина береговой линии более 150 кило-  
1360 метров). Обследованные бухты варьируют по длине, степени изолированности и наличию  
1361 в них ручьев и небольших рек, влияющих на локальное опреснение.

1362 География исследований охватывает в том числе Дальний пляж губы Дальне-Зеленецкой —  
1363 исторически наиболее обследованной бухты на Мурмане. Губа Дальне-Зеленецкая вклю-  
1364 чает в себя две бухты — бухта Оскара и бухта, в кутовой части которой располагается

1365 литоральная отмель Дальнего Пляжа. Важной характеристикой губы является изолиро-  
1366 ванность ее от интенсивного волнового воздействия за счет наличия островов на входе в  
1367 губу.

1368 При максимальных отливах протяженность литорали Дальнего пляжа с северо-запада  
1369 на юго-восток составляет около 460 м, а с юго-запада на северо-восток – около 400 м.

1370 В южной части отмели располагается дельта небольшого Зеленецкого ручья, вызы-  
1371 вающего незначительное опреснение. Так, грунтовая вода, взятая у самого ручья, имеет  
1372 соленость 32,9‰, а взятая на два метра в стороне от ручья – 34,07‰(Пригородский, 1948).  
1373 Гидрологический режим характеризуется тем, что в бухту заходят воды из более глубоких  
1374 и холодных слоев открытого моря, что вызывает уменьшение температуры и повышение  
1375 солености (Воронков, Уралов, Черновская, 1948).

1376 Волновая активность в губе не превышает 1,5 – 2 балла (Алексеев, 1976). Наиболее  
1377 сильному волновому воздействию подвержена южная и юго-восточная части отмели, где  
1378 на галечно-валунном пляже располагается зона штормовых выбросов. Придонная ско-  
1379 рость течений, вызванных приливной волной, составляет 0,8 м/сек. при глубине 0,3-0,5  
1380 метров и 0,06 м/сек. при глубине более 2 метров.

1381 Для песчаных отмелей характерна только одна граница — уровень высачивания, кото-  
1382 рый делит пляж на две части, отличающиеся по условиям увлажненности донного осадка  
1383 во время отлива (Стрельцов, Агарова, 1978). Обширный, располагающийся ниже уровня  
1384 высачивания и увлажненный во время отлива «ватт» простирается от отметок 1,25 до 2,1  
1385 м. над нулем глубин, сменяясь выше уровня высачивания узким 30-метровым пляжем,  
1386 где вода, занимавшая во время прилива интерстициальное пространство, вместе с грун-  
1387 товыми водами вытекает на поверхность донного осадка. В западной части пляжа, самые  
1388 верхние горизонты заняты валунной грядой (Агарова [и др.], 1976).

1389 Грунты отмели однообразны почти на всем ее протяжении. Мощность верхнего слоя  
1390 ничтожна, и составляет 5 – 8 см (Пригородский, 1948). Для отмели процессы размыва пре-  
1391 обладают над накоплением. Даже в зоне относительно высокой аккумуляции, в «языках»  
1392 дельты ручья, мощность голоценовых отложений составляет всего 15 – 30 см.

1393 Максимальная концентрация песков (более 90% по массе) отмечена в юго-восточной  
1394 оконечности у подножья террасы, сложенной древними морскими песками. Еще одной  
1395 особенностью пляжа является повышенное содержание алевропелитов (Павлова, 1976).  
1396 Их локализация на пляже обусловлена эрозивной волноприбойной деятельностью, доми-  
1397 нирующей при среднем уровне малой воды (Алексеев, 1976).

1398 Органическое вещество представлено гумусовыми соединениями и битумоидами мест-  
1399 ного и континентального происхождения (Гуревич, Яковлева, 1976). Наши мониторинго-  
1400 вые работы в губе Дальне-Зеленецкая продолжают череду количественных гидробиоло-  
1401 гических исследований данного района (Пригородский, 1948; Матвеева, Никитина, Е.Н.,  
1402 1955; Стрельцов, Агарова, Петухов, 1974; Агарова [и др.], 1976; Жуков, 1984; Стрелков  
1403 [и др.], 2001).

1404 Таким образом, выбранные участки достаточно разнообразны по своей географической

1405 приуроченности и связанных с ней абиотических градиентов (температура и соленость).

1406 **Динамика температур** Для Баренцева моря доступны данные по динамике темпера-  
1407 тур на разрезе Кольский меридиан (*Разрез «Кольский меридиан»*, 2014). Наиболее адек-  
1408 ватными данными для оценки динамики лitorальных температурных условий представ-  
1409 ляются данные о средней температуре в верхнем 50-метровом слое воды на прибрежных  
1410 станциях (рис. 34).

1411 В Баренцевом море за исследованное время (2002–2008) можно говорить об относитель-  
1412 но более теплом периоде — с 2004 по 2007 год. При этом данное потепление охватывало все  
1413 сезоны (рис. 34). Если рассматривать среднезимние температуры, то относительно теплый  
1414 период захватывает также 2008 год.

1415 Таким образом, условия обитания маком в Белом и Баренцевом море различаются  
1416 по многим параметрам. Температурный режим прибрежной части Кандалакшского за-  
1417 лива Белого характеризует более значительные сезонные колебания (рис. 35). В пределах  
1418 каждого сезона межгодовые изменения в Белом море также выше, чем в Баренцевом.  
1419 Кроме того, различается сезонность хода температур. В Белом море лето является наибо-  
1420 лее теплым сезоном, а зима — наиболее холодным. Для Баренцева моря гидрологическая  
1421 сезонность сдвинута относительно календарной: самый теплый сезон это осень, а самый  
1422 холодный — весна.

1423 Данные о солености в масштабах крупных акваторий не очень показательны для бен-  
1424 тосных организмов, поскольку локальные условия, например, наличие берегового стока в  
1425 данном месте, значительно меняют данный показатель. Соленостная толерантность взрос-  
1426 лых особей *M. balthica* достаточно высока (Наумов, 2006), однако соленость может играть  
1427 роль на начальных стадиях развития. В целом, исследованный район в Баренцевом море  
1428 характеризуется соленостью близкой к океанической. Характерно, что все поселения  
1429 на Западном и Восточном Мурмане расположены в губах, в которые впадают небольшие  
1430 реки или ручьи, то есть находятся в распресненных условиях. Соленость в Кольском за-  
1431 ливе ниже океанической за счет впадения в кут залива крупных рек Колы и Туломы, и  
1432 таким образом участки, расположенные вне губ с локальным стоком, тоже находились в  
1433 распресненных условиях. Тем не менее, невозможно утверждать, что распределение ма-  
1434 ком на Мурмане находится под влиянием солености, так как невозможно изолировать  
1435 несколько важных абиотических факторов: соленость, характер грунта и степень прибой-  
1436 ности/закрытости акватории, поскольку для Мурманского побережья характерно наличие  
1437 берегового стока в закрытых губах (Гурьянова, Ушаков, 1929; Гурьянова, Закс, Ушаков,  
1438 1930).

1439 Белое море в целом характеризуется пониженной соленостью и её среднегодовое значе-  
1440 ние не превышает 25‰. В данной акватории нельзя говорить о приуроченности поселений

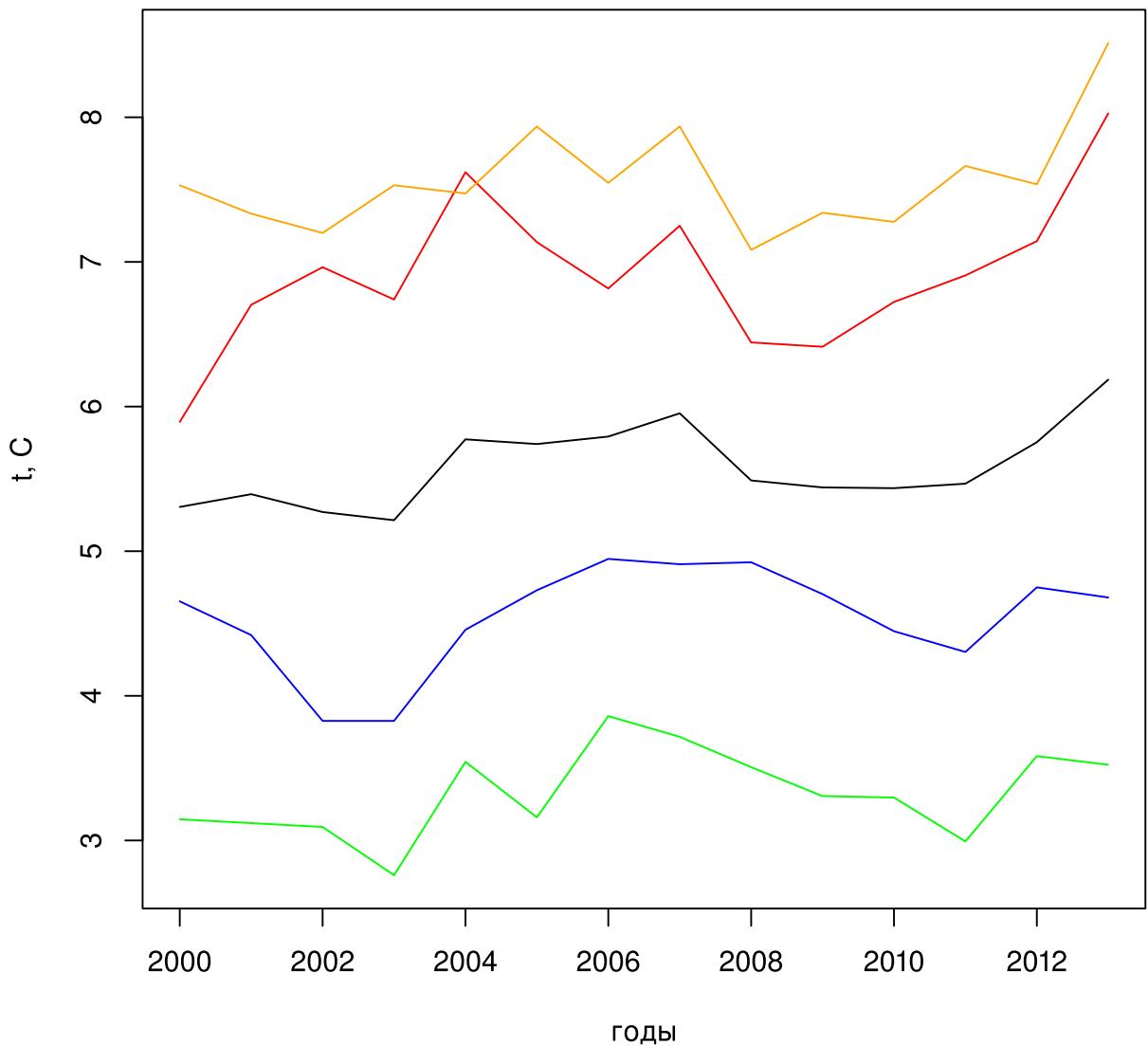


Рис. 34. Динамика температуры воды верхнего 50-метрового слоя на разрезе Кольский меридиан(станции 1-3) (*Разрез «Кольский меридиан», 2014*)  
 Примечание: t, С — температура поверхности воды: синий — зимняя, зеленый — весенняя, красный — летняя, оранжевый — осенняя, черный — среднегодовая.

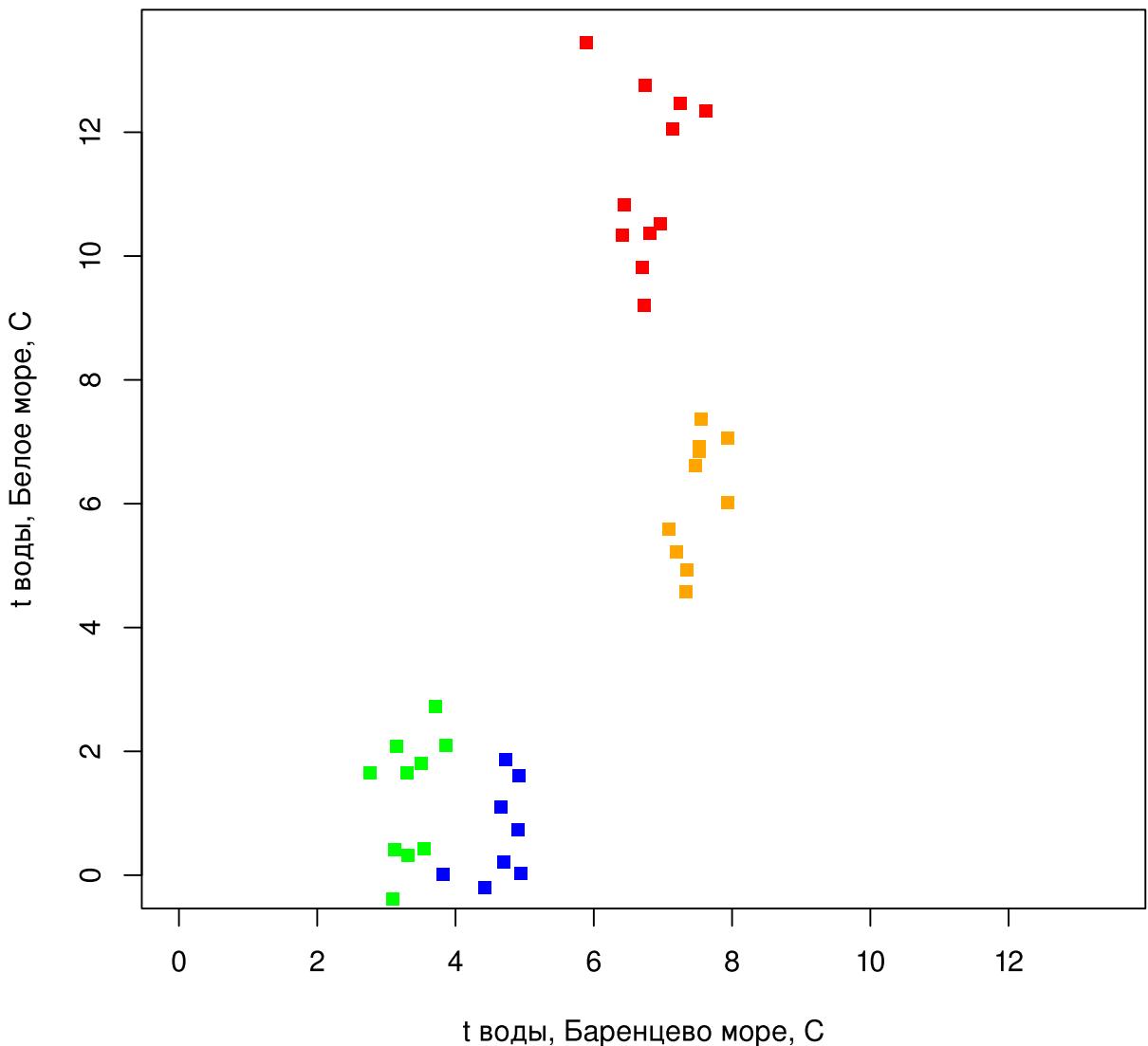


Рис. 35. Соотношение среднесезонных температур в верхнем 50-метровом слоях воды в Белом и Баренцевом морях

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

1441 маком в локальному береговому стоку, и среди исследованных участков были как участки,  
1442 находящиеся под влиянием рек и ручьев, так и вне зоны влияния оных.

1443 **Топические условия** *M. balthica* — обитатель мягких грунтов. По данным А. Д. Нау-  
1444 мова, в Белом море 35% находок относятся к биотопам с илистыми грунтами и 46% — с  
1445 песчаными. Исследованные нами участки представляли собой песчаные отмели с различ-  
1446 ной примесью ила, то есть относились к типичным местообитаниям маком. Интересно, что  
1447 в Белом море максимальные биомассы *M. balthica* отмечены на мелко-гравийном грунте  
1448 (Наумов, 2006), что хорошо прослеживается на наших данных: биомасса на литорали в  
1449 Западной Ряшковой салме выше, чем на других участках (табл. I, приложение A).

## 1450 11.2 *Macoma balthica* как типичный компонент литорали Белого и 1451 Баренцева морей

1452 Моллюски *M. balthica* — амфибoreальный вид. По Американскому побережью Атлан-  
1453 тики вид распространен на север до Лабрадора. В Европеской части ареала *M. balthica*  
1454 заходит в арктические моря, и встречается в Норвежском, Баренцевом, Белом и Карском  
1455 морях. Наиболее северной точкой считается Шпицберген (Зацепин, Филатова, 1968).

1456 В Баренцевом море макомы вместе с другими представителями boreальной и boreально-  
1457 арктической фауны заселяют пляжи осушной зоны и верхней сублиторали. По данным  
1458 Е. Ф. Гурьяновой, И. Г. Закса и П. В. Ушакова (Гурьянова, Закс, Ушаков, 1928; Гурья-  
1459 нова, Ушаков, 1929; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930, макома повсеместно встречается на  
1460 мягких грунтах в бухтах Кольского залива и Мурманского побережья. Все отмеченные  
1461 нами виды характерны для литорали Кольского залива и Восточного Мурмана (Дерюгин,  
1462 1915; Гурьянова, Ушаков, 1929).

1463 В Белом море *M. balthica* входит в литоральный комплекс двустворчатых моллюсков и  
1464 отмечена во всех заливах (Наумов, 2006). По данным различных исследователей (Бабков,  
1465 Голиков, 1984; Наумов, Федяков, 1993) для среднего и нижнего горизонта литорали с мяг-  
1466 кими грунтами характерно формирование сообществ с доминированием *M. balthica*. Все  
1467 встреченные нами виды являются характерным окружением для *M. balthica* (например,  
1468 Чертопруд [и др.], 2004; Наумов, 2006; А. В. Герасимова, Н. В. Максимович [и др.], 2010;  
1469 Деревенников, Кравец, 2010; А. П. Столяров, 2010).

1470 Таким образом, состав макробентоса в изученных местообитаниях позволяет говорить,  
1471 что мы имели дело с типичными для исследованных акваторий биосистемами.

## 1472 11.3 Обилие *Macoma balthica* в европейской части ареала

1473 Полученные для Белого и Баренцева данные хорошо согласуются с литературными  
1474 данными об этих регионах. Так, по нашим данным, на литорали Кольского залива числен-  
1475ность *M. balthica* составляла около 1000 экз./м<sup>2</sup>, что хорошо соотносится с результатами,

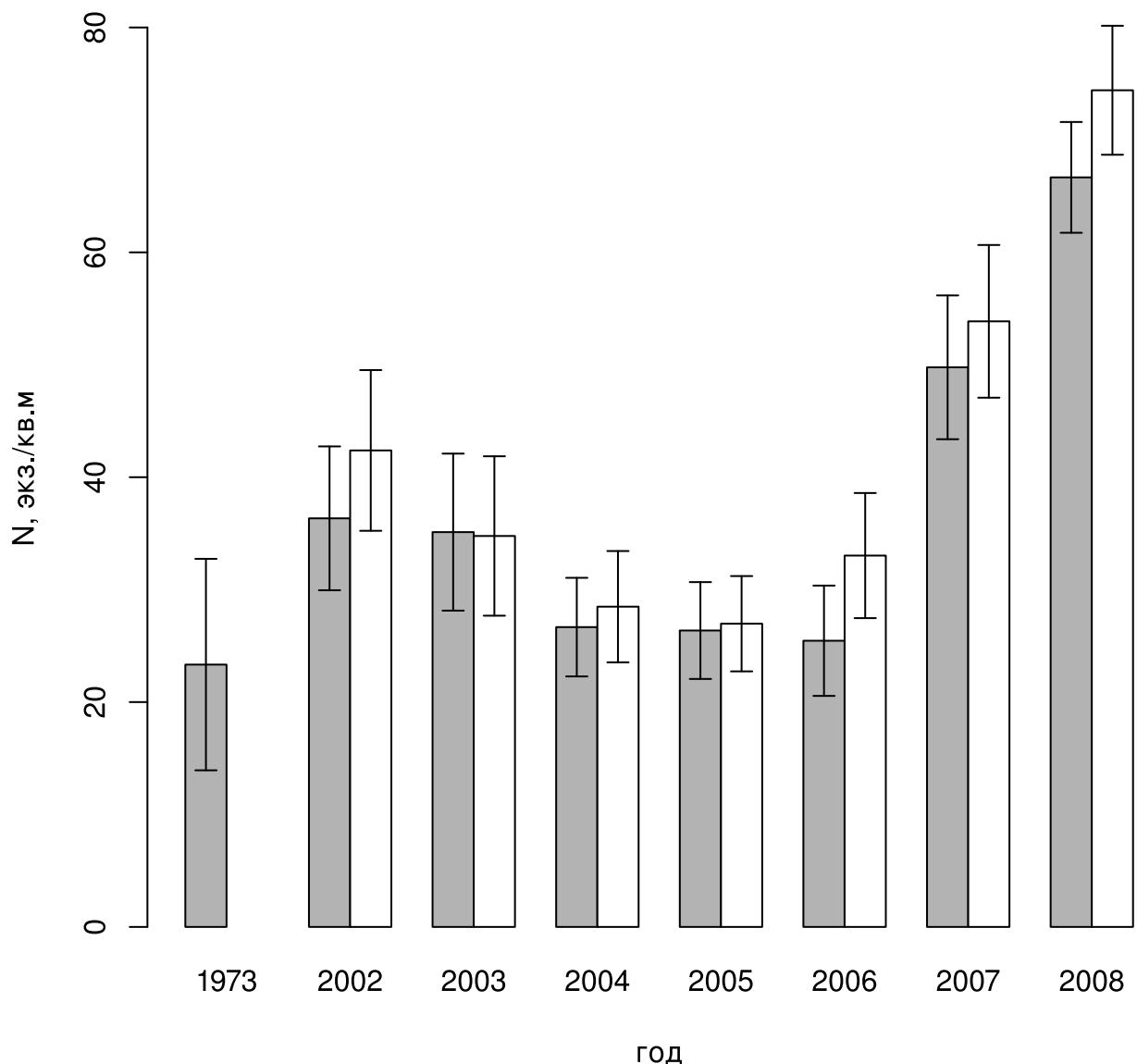


Рис. 36. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* на литорали Дальнего пляжа г. Дальнегорск (Баренцево море)

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

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

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

1476 полученными ранее для других областей данной акватории. Л. Басова, обладая данными по большему количеству участков, приводит средние показатели плотности поселения  
1477 маком  $802 \pm 273$  экз./ $m^2$  при максимальной численности 2900 экз./ $m^2$  (Басова, 2004). На  
1478 Восточном Мурмане численность *M. balthica* в основном не превышала 100 экз./ $m^2$ , лишь  
1479 на одном участке достигая 500 экз./ $m^2$ . И. Я. Агарова с соавторами (Агарова [и др.], 1976)  
1480 даёт оценку численности *M. balthica* крупнее 5 мм для разных сообществ Дальнего пляжа  
1481 губы Дальне-Зеленецкой в 1973 году от 12 до 42 экз./ $m^2$  (рис. 36). Плотность поселения  
1482 *Macoma balthica* на Дальнем пляже в 1973 году была сравнима с таковой в 2002 – 2006  
1483 годах (табл. 28).

1485 Для Белого моря максимальные численности по нашим данным сравнимы с приво-  
1486 димыми в работе А.Д. Наумова (Наумов, 2006) максимальными значениями для Белого  
1487 моря ( $4581$  экз./ $m^2$  в Оленьей салме в куту Кандалакшского залива). Размах варьирова-  
1488 ния численности маком по данным других мониторинговых программ в Кандалакшском  
1489 заливе Белого моря аналогичен нашим наблюдениям — от нескольких десятков особей до  
1490 1–3 тысяч особей на квадратный метр (Семенова, 1974; Н. В. Максимович, А. Герасимова,  
1491 Кунина, 1991; Varfolomeeva, Naumov, 2013).

1492 Для сравнения наших данных по Белому и Баренцеву морям с данными по обилию  
1493 маком в других частях европейской части ареала была собрана опубликованная инфор-  
1494 мация о среднем обилии особей *M. balthica* в различных акваториях (прил. F). Из анализа  
1495 исключали данные об обилии сеголетков, и учитывали только информацию об обилии осо-  
1496 бей старше 1 года. Полученные данные визуализировали на карте (рис. 37). Численность  
1497 *M. balthica* на Западном Мурмане и в Кольском заливе была сравнима с численностями  
1498 моллюсков в Белом море, Балтийском море и северной части Норвежского моря (Семено-  
1499 ва, 1974; Aschan, 1988; Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Bonsdorff, Norkko,  
1500 Boström, 1995; Boström, Bonsdorff, 2000; Oug, 2001; Laine [et al.], 2003; В. М. Хайтов [и др.],  
1501 2007; Varfolomeeva, Naumov, 2013). Численности маком, сходные по величине с отмечен-  
1502 ными на Восточном Мурмане, характерны для Норвежского и Северного морей (включая  
1503 Ваттovo море) (Brady, 1943; Sneli, 1968; Strömgren, Lande, Engen, 1973; J. J. Beukema, 1976;  
1504 K. T. Jensen, J. N. Jensen, 1985; J. W. Jensen, Nøst, Stokland, 1985; Madsen, K. Jensen, 1987;  
1505 J. J. Beukema, 1979; Zwarts, Wanink, 1993; Reise, Herre, Sturm, 1994) (рис. 37).

1506 Численность в сублиторали Восточного Мурмана (Ивановская губа) была выше, чем  
1507 численность моллюсков на литорали (рис. 10). В верхней сублиторали Печерского моря  
1508 (восточная часть Баренцева моря, Denisenko [et al.], 2003) численность маком была в два  
1509 раза ниже, чем отмеченная нами, однако также была значительно выше обилия данного  
1510 вида на литорали Восточного Мурмана (рис. F). Более высокие численности маком в  
1511 верхней сублиторали относительно литорали отмечены для некоторых участков в Белом  
1512 море (Семенова, 1974), хотя чаще отмечается обратный эффект (Семенова, 1974; Н. В.  
1513 Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991).

1514 При описании распределения обилия видов в ареале часто используют т. н. гипотезу об  
1515 обилии в центре «abundant centre hypothesis», постулирующую, что максимальное обилие

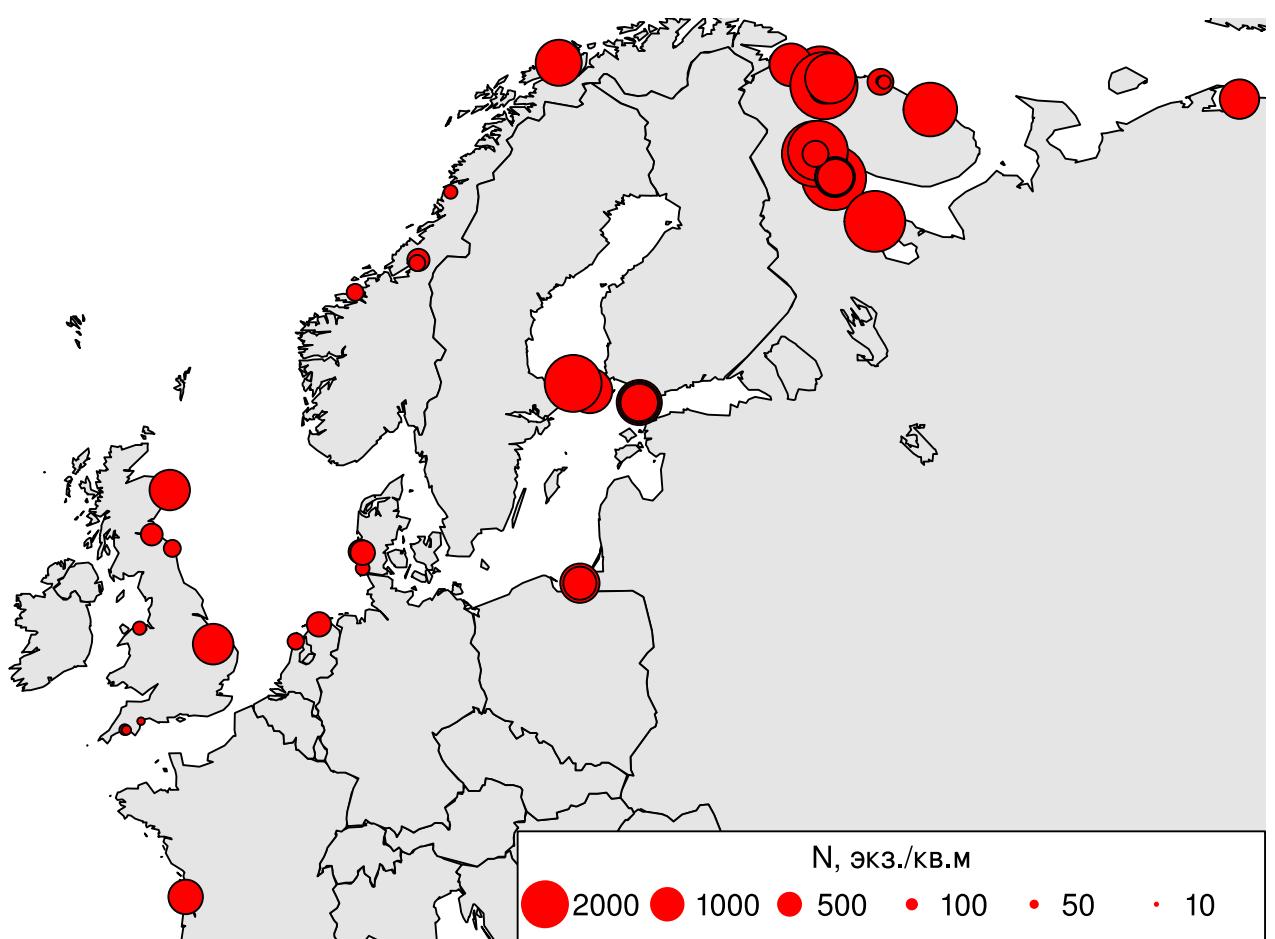


Рис. 37. Численность *Macoma balthica* в европейской части ареала (прил. F)  
Примечание: Площадь кругов пропорциональна средней численности ( $N$ ) моллюсков, экз./ $\text{м}^2$

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

Максимальные средние численности маком в пределах европейской части ареала отмечены для Белого и Балтийского морей (рис. F). Интересно, что оба этих водоема характеризуются пониженней соленостью (Добровольский, Залогин, 1982). Возможно, в условиях пониженней солености конкуренция оказывается ниже, за счет исчезновения более стено-галинных видов, и макома может достигать большего обилия. Также на обилие может влиять доступность пищевых ресурсов. Такой эффект известен при сравнении условий обитания в отдельных поселениях. Л. Басовой для Кольского залива была показана достоверная положительная корреляция между численностью *M. balthica* и содержанием органических веществ в грунте (Басова, 2004). Мы не обнаружили подобной закономерности, в то же время, по нашим данным, численность маком достоверно коррелировала с долей песчаный фракций. Была показана прямая связь с мелким песком и обратная — с крупным (табл. 11). Обычно предполагается, что предпочтение особями более мелкодисперсных грунтов связано с более высокой концентрацией органических веществ в таком грунте. Хотя часто концентрация органических веществ положительно коррелирует с долей мелкого песка и алевро-пеллита (Бубнова, 1972; Басова, 2004), для исследованных частков на статистическом уровне этого не показано, хотя и наблюдается тенденция к этому. Показано (Olafsson, 1989), что на песчаном грунте *M. balthica* начинают питаться не как собирающие детритофаги, а как фильтраторы. Таким образом, основную роль начинают играть не органические вещества в осадках, растворенные в воде. В таком случае наличие в Кольском заливе поселков и городов, в которых есть бытовые стоки, может объяснять более высокое обилие маком именно в данной акватории.

#### 11.4 Особенности структуры поселений *Macoma balthica*

Для *M. balthica* описано бимодальное и мономодальное распределение особей (S. G. Segerstråle, 1969; Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Николаева, 1997; 1998). При массовом оседании личинок *M. balthica*, в зависимости от выживаемости сеголеток, возможно два варианта развития поселения. Если выживаемость хорошая, то можно наблюдать ежегодное смещение модального класса по оси размеров. При новом оседании

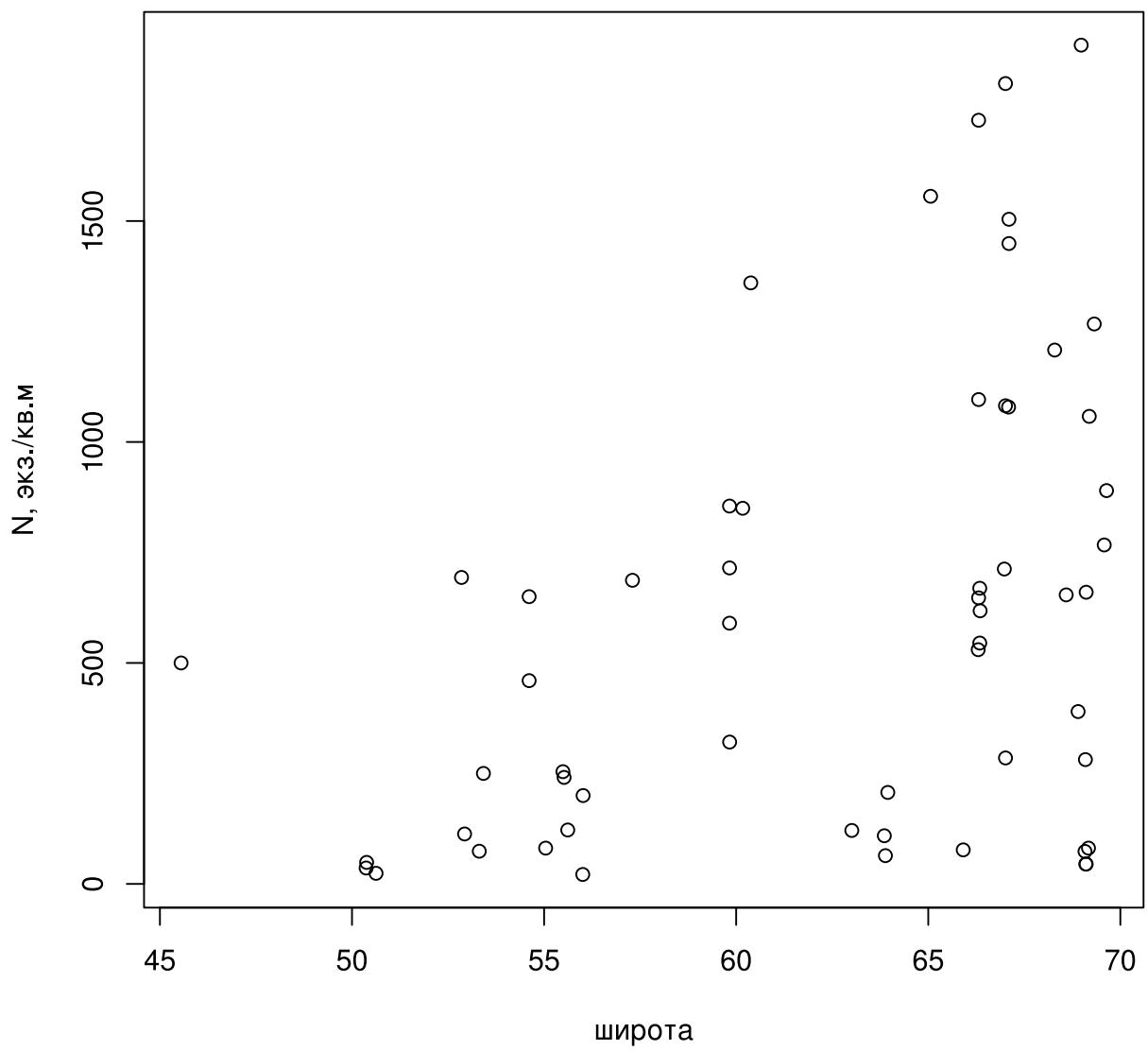


Рис. 38. Изменение численности *Macoma balthica* с географической широтой  
Примечание: N — средняя численность *M. balthica*, экз./м<sup>2</sup>

личинок до полного отмирания особей первой генерации формируется бимодальное распределение. Другой описанный вариант — к следующему сезону сеголетки практически исчезают, и происходит новое оседание личинок. При повторении этой схемы наблюдается мономодальное распределение с доминированием по численности самых мелких особей (сеголеток) при практически полном отсутствии крупных особей. Естественно, при плохой выживаемости и отсутствии значительного оседания личинок поселение достаточно быстро отмирает (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991).

В исследованных нами поселениях размерная структура *M. balthica* значительно варьирует, однако при достаточно высокой численности моллюсков мы наблюдаем две наиболее характерные ситуации: мономодальное распределение особей по размерам чаще всего с преобладанием молодых особей, и бимодальное распределение.

Рассматривая динамику размерной структуры, можно говорить о двух ситуациях, которые мы наблюдали в исследованных поселениях. Наиболее распространена ситуация, в которой наблюдается смена типа структуры со временем. Сначала в поселении наблюдается мономодальная структура с преобладанием относительно молодых, и со временем мы можем наблюдать смещение модального класса по оси размеров. Через несколько лет происходит следующее успешное пополнение поселения молодью и формируется бимодальное распределение. Со временем происходит элиминация старших особей и, в зависимости от периода через который происходит следующее успешное пополнение поселения молодью, мы либо продолжаем наблюдать бимодальное распределение, либо оно вновь становится мономодальным. Такой тип динамики отмечен нами для всех поселений в районе Лувенъгских шхер, Западной Ряшковой салмы (прил. С) и для Дальнего пляжа губы Дальненецкая (прил. D). Подобная картина была ранее описана для Сухой салмы в губе Чупа Белого моря (там же). В Балтийском море описан аналогичный тип динамики (S. G. Segerstråle, 1969).

Другой вариант динамики размерной структуры, по-видимому, менее распространен. Он выглядит как ежегодное повторение мономодальной размерной структуры в течение нескольких лет. Такой вариант был описан для поселений *M. balthica* в Южной губе о. Ряшкова и на о. Ломнишном (прил. С). Интересно отметить, что оба поселения находились под влиянием хищной улитки *Amauropis islandica* (Аристов, Гранович, 2011). Однако для того чтобы аргументированно говорить о влиянии хищников, необходимы отдельные исследования. Сходный тип динамики был описан для бухты Ключиха в губе Чупа Белого моря (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Gerasimova, Maximovich, 2013). Все участки, на которых описан подобный тип развития поселения, сходны по топическим условиям — песчаный пляж с минимальным заивлением. Это подтверждает предположение, высказанное ранее (Gerasimova, Maximovich, 2013), что возможность формирования такого типа динамики может быть связана с расхождением по типу питания у молодых и взрослых маком. Для Балтийского моря было показано, что на илисто-песчаном грунте и взрослые, и молодые моллюски питаются как собирающие детритофаги, в то время как на песчаном грунте, в условиях активной гидродинамики, где молодь питается как собираю-

1595 щие детритофаги, а взрослые — как фильтраторы (Olafsson, 1989). Аналогичное различие  
1596 в пищевом поведении было показано и для Белого моря (О. В. Герасимова, 1988).

## 1597 11.5 Скорость роста *Macoma balthica* как отражение условий обита- 1598 ния

1599 Рост рассматривается как комплексный отклик организма на совокупность условий в  
1600 локальном местообитании. Однако не менее интересной представляется попытка разло-  
1601 жить всю совокупность условий на отдельные факторы, влияющие на ростовые характе-  
1602 ристики.

1603 Одним из главных, определяющих рост факторов, является температура (M. A. Gilbert,  
1604 1973; Wilde, 1975; Bachelet, 1980). При повышении температуры происходит увеличение  
1605 скорости метаболических процессов, в том числе темпов роста моллюсков в толерантных  
1606 пределах. Для *M. balthica* показано, что оптимальные условия роста — температура 0 —  
1607 10°C, а когда температура превышает 15°C рост прекращается (Wilde, 1975). Ограничение  
1608 роста при высоких температурах было отмечено и другими авторами, хотя на южной  
1609 границе ареала (по-видимому, за счет физиологической адаптации) рост происходил и  
1610 при более высоких температурах (Bachelet, 1980).

1611 Другим фактором, влияющим на процесс роста, является обилие пищи. Наблюдается  
1612 достоверная связь между содержанием хлорофилла А на поверхности грунта, концентра-  
1613 цией фитопланктона и скоростью роста особей *M. balthica* (J. J. Beukema, Cadee, J. J. M.  
1614 Jansen, 1977; Kube, Peters, Powilleit, 1996). С обилием пищи тесно связано влияние на  
1615 рост моллюсков гранулометрического состава грунта и содержание в нем органических  
1616 веществ. Чем меньше диаметр частиц грунта, тем больше площадь их поверхности и тем  
1617 больше на них бактерий, соответственно более мелкодисперсный грунт оказывается для  
1618 маком «питательнее». Показано, что скорость роста особей на песчаном грунте ниже, чем  
1619 на илистом (Wenne, Klusek, 1985; Н. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1992). Выявлены  
1620 достоверная связь скорости роста моллюсков с долей мелкой фракции грунта и содержа-  
1621 нием в нем органических веществ (Kube, Peters, Powilleit, 1996).

1622 Соленость также оказывает влияние на рост моллюсков, хотя данные о характере это-  
1623 го влияния различны. Некоторые авторы отрицают влияние солености на скорость роста  
1624 (Bachelet, 1980), другие авторы утверждают, что скорость роста и размеры моллюсков  
1625 имеют тенденцию уменьшаться с уменьшением солености (S. Segerstråle, 1960; Kube, Pe-  
1626 ters, Powilleit, 1996).

1627 Литературные данные о скорости роста моллюсков на различном мореографическом  
1628 уровне противоречивы. Башле (Bachelet, 1980) обнаружил, что в эстуарии р. Жиронда  
1629 (южной границе ареала макомы в Европе) скорость роста моллюсков на верхней литора-  
1630 ли значительно выше, чем на нижней. На верхней литорали моллюски достигают больше-  
1631 го размера и дольше живут. Обратная связь найдена Грином (Green, 1973) и Харвеем и  
1632 Винсентом (Harvey, Vincent, 1990) для канадских популяций *M. balthica*. В качестве при-

чины таких различий авторы предполагают большее время питания на нижней литорали и негативное влияние высоких температур, ограничивающих рост, на верхней. Бьёкема и соавторы (J. J. Beukema, Cadee, J. J. M. Jansen, 1977) показали, что наибольшие скорости роста имеют моллюски со средней литорали, поскольку на верхней литорали скорость роста ограничивается временем питания, а на нижней — количеством пищи. В Белом море при сравнении темпов роста моллюсков из литоральных и сублиторального поселений, максимальный темп роста обнаружен в сублиторали. Однако различий в скорости роста между горизонтами литорали отчимено не было (Н. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1992). В Гданьском заливе скорость роста возрастала с глубиной — более высокая скорость роста обнаружена у моллюсков на глубине 35 — 75 м, по сравнению с особями из мелководной (5 — 6 м) части залива (Wenne, Klusek, 1985). Обратная ситуация наблюдается в других частях Балтийского моря — минимальную скорость роста имеют моллюски с глубины 35 м, максимальную с глубины 3 м (S. Segerstråle, 1960).

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

Поскольку время питания зависит от осушки, для Баренцева моря было проведено сравнение ростовых характеристик по горизонтам литорали. Однако выделяющиеся группы не были связаны с метеографическим уровнем. Межгодовые различия в условиях обитания (например, масштабные температурные и соленостные колебания, характерные для Баренцева моря (Терещенко, 1997) могут вносить значительный шум в наблюдаемую картину сравнений темпов роста. Для того, чтобы снять их влияние, необходимо проанализировать рост особей из одной или максимально близких генераций. Однако, при анализе особей старше 8 лет наблюдаемая картина не отличалась от сравнения тотальных выборок.

Для ряда видов *Bivalvia* отмечалось определяющее влияние стартовых (ко второму сезону роста) средних размеров моллюсков на темп их роста впоследствии (в течение всего жизненного цикла). Так, это было показано для *Macoma incongrua* в Японском море (Н. Максимович, Лысенко, 1986), *Mytilus trossulus septentrionalis* в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря (Гагаев [и др.], 1994) и *Mytilus edulis* в Кандалакшском заливе (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1993). Для *M. balthica* аналогичная зависимость было показана на поселениях в заливе Сан-Франциско (Cloern, Nichols, 1978).

По нашим данным, стартовый размер особи оказывал достоверное влияние на годовой прирост, однако с увеличением стартового размера годовой прирост изменялся немонотонно — максимум приходился на стартовый размер 6—9 мм. Таким образом, можно говорить об *S*-образном характере роста *M. balthica*, что характерно для живых организмов. Более высокие значения годового прироста на нижнем горизонте литорали скорее всего связаны с условиями питания: при меньшей осушке время питания увеличивается. Поскольку ге-

1673 графический градиент запад-восток оказался связан с увеличением размера частиц грунта,  
1674 возможно, что именно гранулометрический состав грунта влияет на годовой прирост.

1675 Изучение широтных измерений характера роста *M. balthica* интересовали многих ис-  
1676 следователей (M. A. Gilbert, 1973; Bachelet, 1980; J. Beukema, Meehan, 1985; Wenne, Klusek,  
1677 1985; Hummel [et al.], 1998). Для сравнения использовали различные параметры: среднюю  
1678 скорость роста моллюсков (отношение максимальной длины к возрасту особей), ко-  
1679 эффициент  $k$  уравнения Берталанфи, параметр  $\omega$  (произведение коэффициентов  $L_\infty$  и  $k$   
1680 из уравнения роста Берталанфи), годовой прирост.

1681 Бьёкма и Меган (J. Beukema, Meehan, 1985) показали, что ростовые характеристики  
1682 *M. balthica* имеют выраженный широтный градиент. В качестве параметра сравнения в  
1683 этой работе был использован параметр  $\omega$ , который считается более адекватным для задач  
1684 сравнения ростовых характеристик, чем сравнение параметров уравнения Берталанфи  
1685 напрямую (Appeldoorn, 1983). Не смотря на широкое варьирование данного параметра,  
1686 наблюдается уменьшение скорости роста в более северных популяциях маком. В данной  
1687 работе данные по российской части ареала *M. balthica* ограничены работой Н. Л. Семёно-  
1688 вой (1970).

1689 Хюммель с соавторами (Hummel [et al.], 1998) расширили географию исследования  
1690 роста маком в северных морях, проанализировав годовой прирост моллюсков из Нор-  
1691 вежского, Печорского, Баренцева и Карского морей. Было показано, что группировки,  
1692 генетически различные по результатам аллозимного анализа, отличались по величинам  
1693 годового прироста. Макомы в популяциях с южной границы ареала росли медленнее, чем  
1694 в центральной части ареала, а размах варьирования прироста в Белом море был сравним с  
1695 таковым в европейских популяциях. Печорские макомы, значительно отличающиеся гене-  
1696 тически, также характеризовались более низкими годовыми приростами, однако дотягивали  
1697 при этом наибольших размеров.

1698 В рамках анализа полученных нами данных по росту маком в Баренцевом море, мы  
1699 провели анализ широтных изменений параметра  $\omega$  с использованием доступных литера-  
1700 турных источников, добавив работы по российской части Балтийского моря и данные по  
1701 Белому морю (рис. 39). Наши данные подтверждают гипотезу о снижении скорости роста  
1702 в северных частях ареала маком (корреляция Спирмена:  $r_s = -0,60, p < 0,0001$ ).

1703 Однако, в Балтийском море присутствуют поселения со скоростью роста, сравнимыми с  
1704 характеристиками для арктических морей — Белого и Баренцева (рис. 39). По-видимому,  
1705 это связано с влиянием низкой солености на скорость роста (S. Segerstråle, 1960; Kube,  
1706 Peters, Powilleit, 1996). Данные по Балтийскому морю наиболее разнородны: параметр  $\omega$   
1707 варьирует от 1,7 до 8,6 (приложение G), при этом даже оценки для одного района, данные  
1708 разными исследователями, могут значительно отличаться.

1709 Для учета варьирования реальных ростовых характеристик мы сравнили имеющиеся  
1710 в литературе данные и полученные нами данные с учетом разброса эмпирических данных  
1711 относительно регрессионной модели. Всего было использовано 33 описания с 23 геогра-  
1712 фических точек на Европейском побережье Северной Атлантики (приложение H). Мы ис-

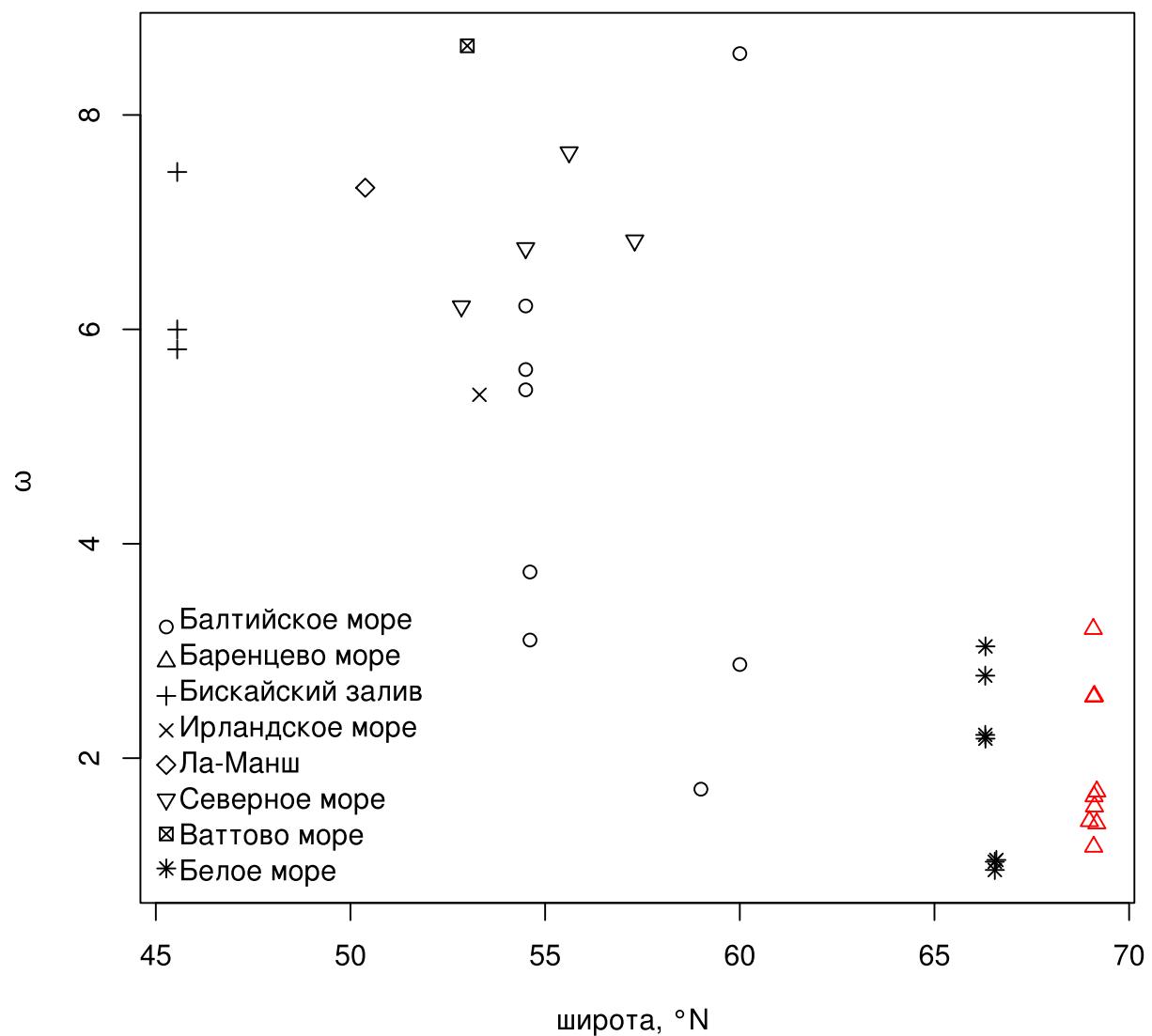


Рис. 39. Широтное изменение ростовых характеристик *M. balthica* в европейской части ареала  
 Примечание:  $\omega = L_\infty \times k$ , где  $L_\infty$  и  $k$  — коэффициенты уравнения роста Берталанфи.  
 Источники см. в приложении [G](#)

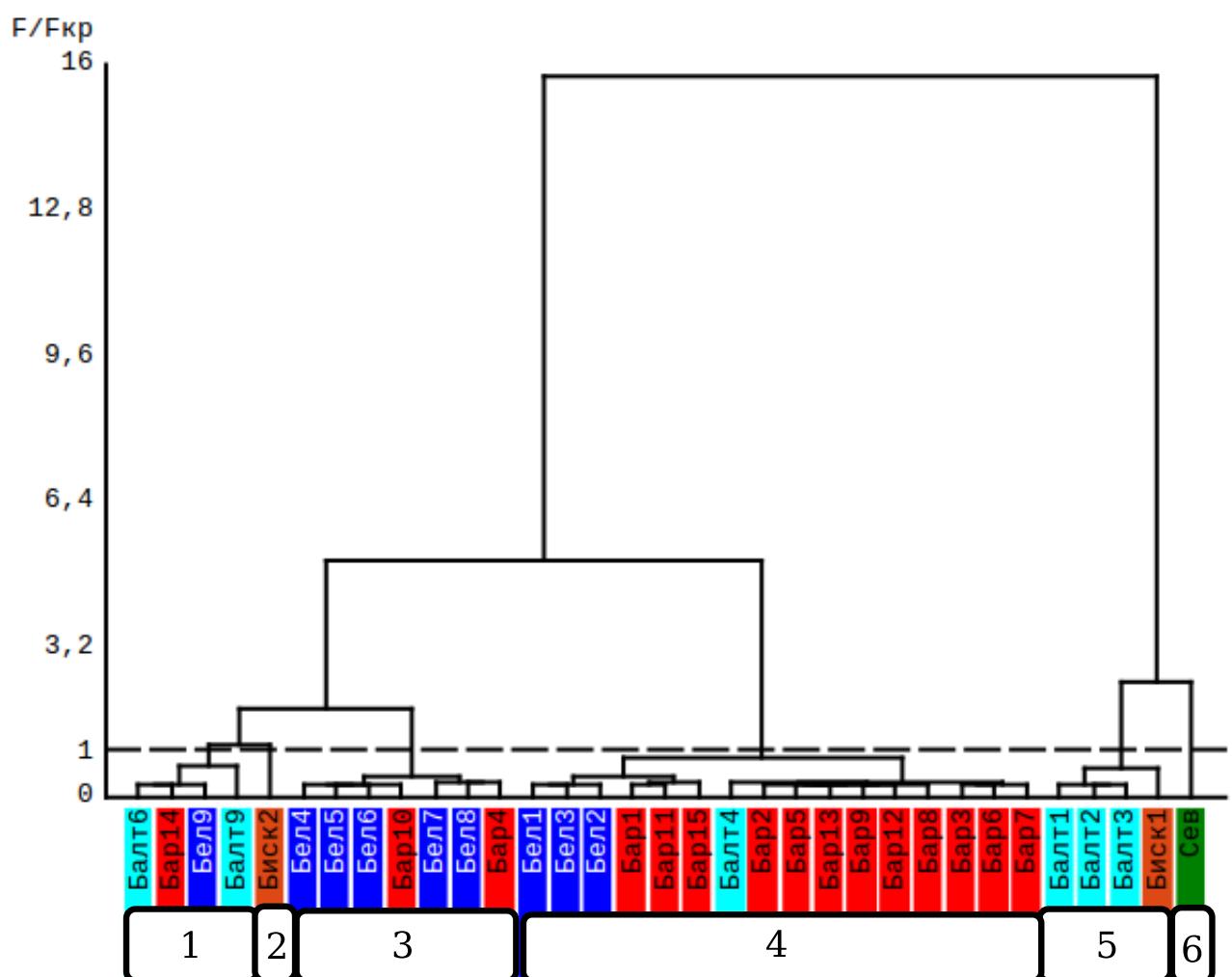


Рис. 40. Классификация поселений маком на Европейском побережье в Северной Атлантике по моделям линейного роста

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

Обозначения поселений указаны в приложении **H**

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

1713 пользовали данные о первых 6 годах роста особей, для унификации длины сравниваемых  
1714 рядов. Было выделено 6 групп моллюсков, различающихся по ростовым характеристикам  
1715 (рис. 40).

1716 Максимальная скорость роста была отмечена для группы 6 (рис. 41) — поселение в  
1717 Северном море (Vogel, 1959). Группа 4, в которую вошло большинство изученных на-  
1718 ми поселений в Баренцевом море, характеризуется минимальной скоростью роста. Также  
1719 в эту группу вошла часть Беломорских поселений (Семенова, 1970) и одно поселение в  
1720 Балтийском море (Bergh, 1974). Часть исследованных поселений в Баренцевом море от-  
1721 личалась более высокой скоростью роста, и попала в группы 3 («Беломорский» кластер)  
1722 и 1 (Беломорские, Балтийские и Бренцевоморские поселения). Интересно отметить, что  
1723 более южные поселения (входящие в состав групп 2 и 5 — «Балтийский» кластер), в Бис-  
1724 кайском заливе (Bachelet, 1980), характеризуются более низкой скоростью роста, чем в  
1725 центральной части ареала (рис. 41). Данный результат хорошо согласуется с «гипотезой  
1726 об обилии в центре» («abindant-centre hypothesis», Sagarin, Gaines, Gaylord, 2006) и ранее  
1727 проведенными исследованиями (J. Beukema, Meehan, 1985; Hummel [et al.], 1998).

## 1728 11.6 Долговременные тренды в поселениях *Macoma balthica*

### 1729 11.6.1 Анализ динамики численности *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе 1730 Белого моря

1731 При изучении динамики численности можно анализировать несколько компонентов.  
1732 Первый компонент — наличие или отсутствие тренда как направленного изменения чис-  
1733 ленности. При убираении тренда остается компонент динамики, для которого двумя край-  
1734 ими случаями будет: стабильная численность, которая поддерживается за счет плотност-  
1735 нозависимых процессов как систем обраной связи и неконтролируемый рост численности  
1736 популяции по экспоненте.

1737 Мы проанализировали динамику численности *M. balthica* на каждом участке на нали-  
1738 чие тренда при помощи теста Мантеля (табл. 29).

1739 Было показано наличие тренда на 4 участках: эстуарий р. Лувеньга, материковая ли-  
1740 тораль в районе пос. Лувеньга, Южная губа о. Ряшкова, г. Сельдянская. Для удаления  
1741 тренда из исходных значений были вычтены предсказанные значения из регрессионной  
1742 модели  $N = a + b * T$ , где  $N$  — численность, экз./м<sup>2</sup>,  $T$  — годы. По детрендированному  
1743 ряду были рассчитаны частные автокорреляции (*PRCF* - partial rate correlation function).  
1744 Коррелограммы представлены на рисунке 42.

1745 Для большинства временных рядов значение максимального значения достигает *PRCF*  
1746 с лагом 1, что характерно для динамики в отсутствие тренда. Достоверность частных ав-  
1747 токорреляций оценивалась пермутационным методом. Для участков в Южной губе о. Ряш-  
1748 кова и на материковой литорали в Лувеньге были показаны достоверные значений *PRCF*[2],  
1749 причем в Южной губе *PRCF*[2] > *PRCF*[1]. Это показывает наличие в поселении плот-  
1750 ностнозависимых процессов второго порядка. Предположительно, это может быть воздей-

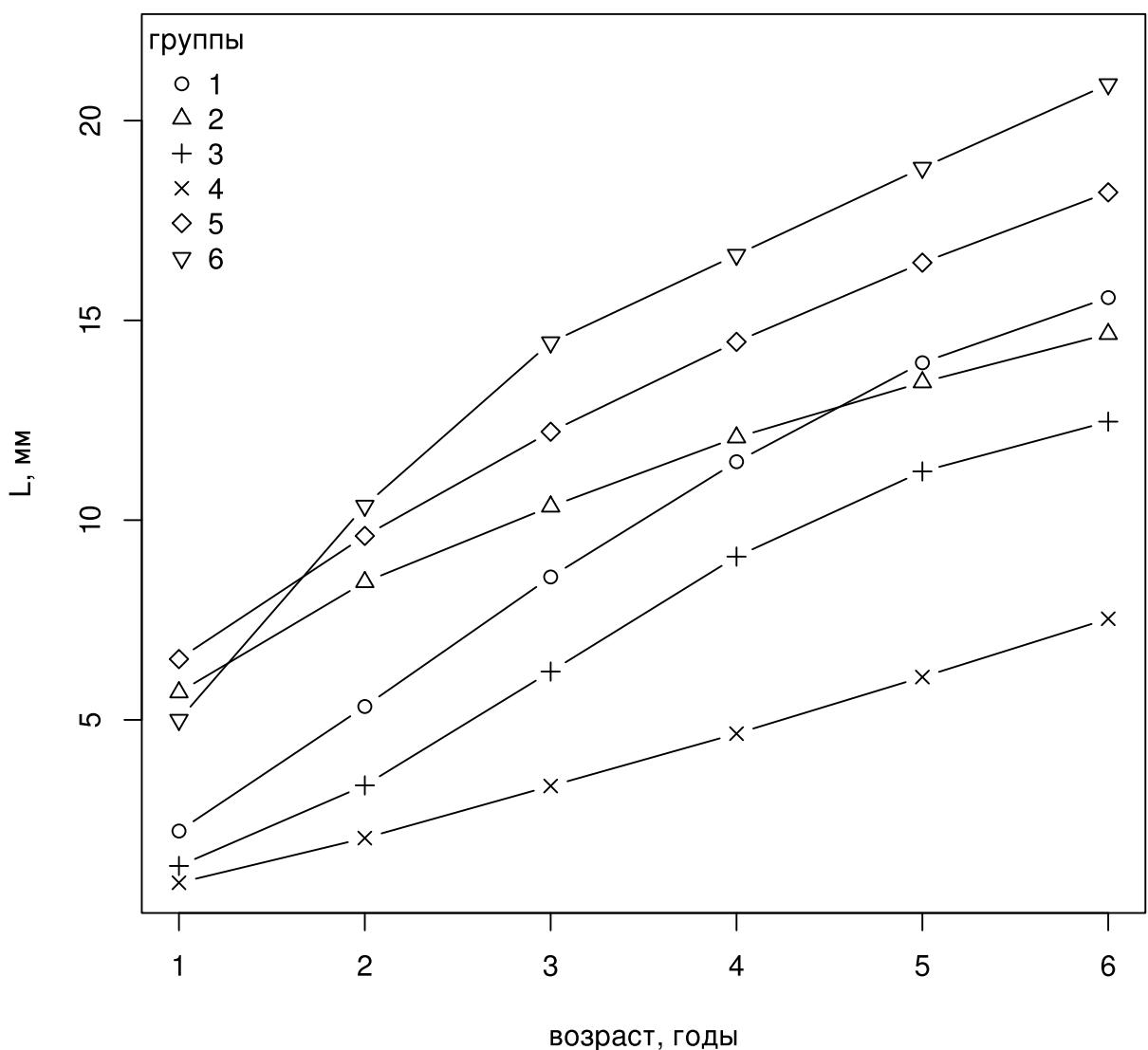


Рис. 41. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в Европейской части ареала  
Примечание: L, мм — длина раковины. Номера групп в легенде соответствуют рис. 40)

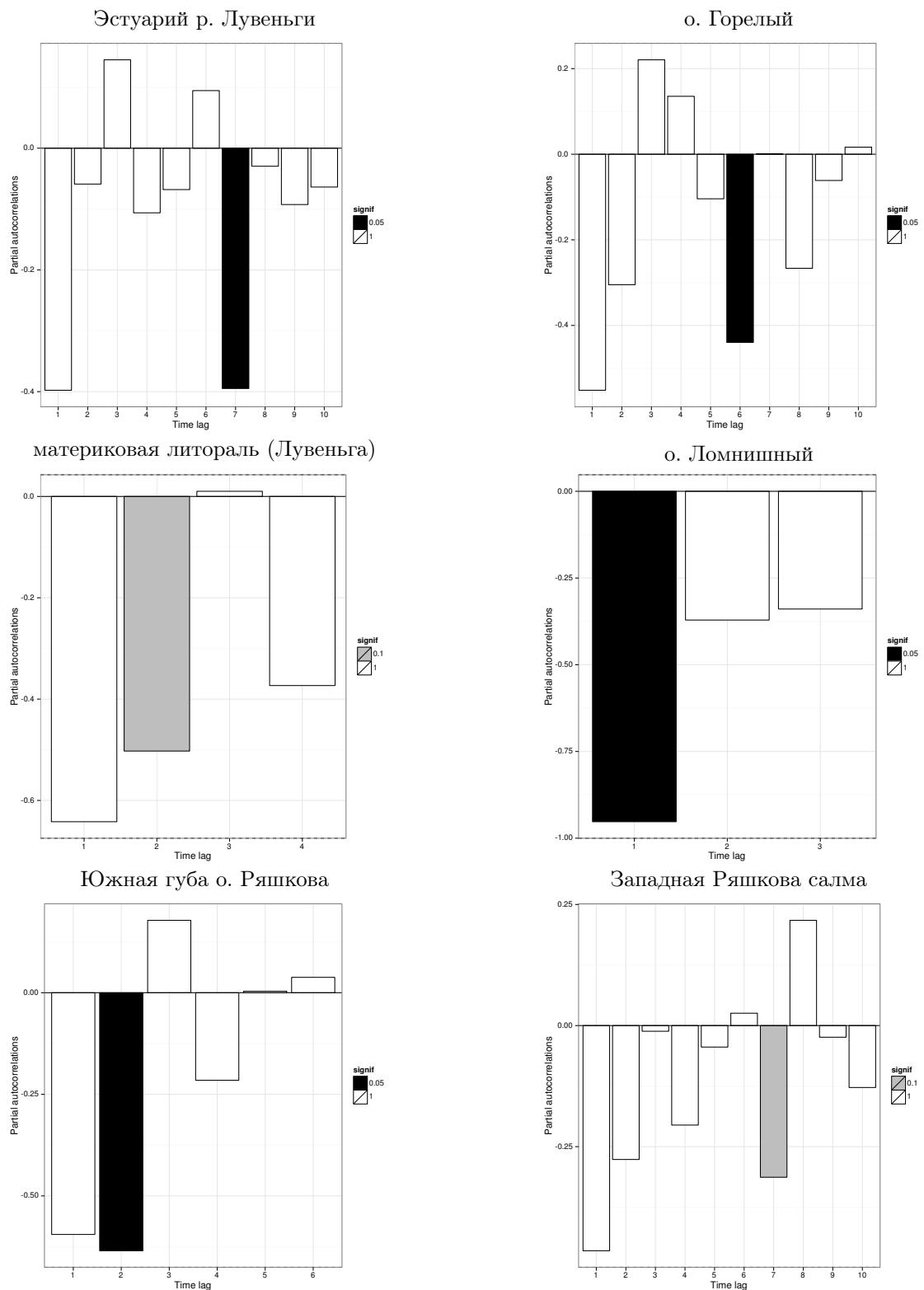


Рис. 42. Частные корреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детрендированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

Таблица 29. Выявление трендов в динамике численности *Macoma balthica* на различных участках Белого моря.

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

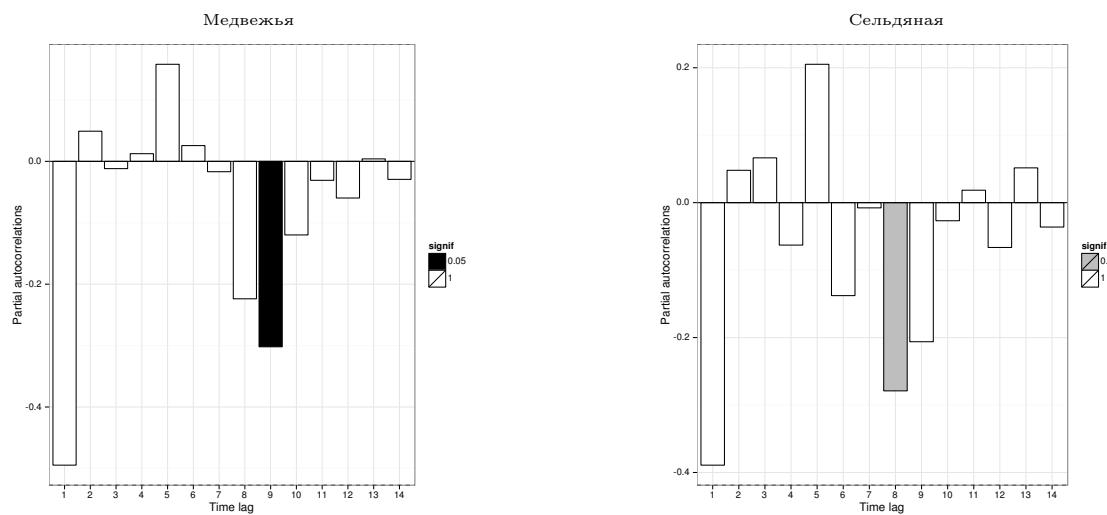


Рисунок 42, продолжение. Частные автокорреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детреднированные данные.  
Оценка достоверности пермутационным методом.

1751 ствие хищников. Мы надеемся проверить эту гипотезу в ходе дальнейших наблюдений.  
1752 Биологическая интерпретация *PRCF* с большим лагом на настоящий момент представ-  
1753 ляется нам сомнительной.

1754 **11.6.2 Синхронность динамики численности *Macoma balthica* в Кандалакшском  
1755 заливе Белого моря**

1756 Для изучения синхронности колебаний численности маком мы использовали тест Ман-  
1757 теля. Для включения большего количества рядов в анализ, он был проведен по двум набо-  
1758 рам данных. Первый набор данных включал участки, где при отборе проб промывка была  
1759 на сите с диаметром ячей 0,5 мм. Сюда вошли участки в эстуарии р. Лувеньги, на матери-  
1760 ковой литорали в районе Лувеньги, на о. Горелый, в Западной Ряшковой салме и в губах  
1761 Медвежья и Сельдянная (данные по последним двум губам взяты из работы Varfolomeeva,  
1762 Naumov, 2013). Результаты корреляционного анализа представлены в таблице 30. Три  
1763 участка в районе Лувеньгских шхер (эстуарий р. Лувеньги, о. Горелый, материковая ли-  
1764 тораль) демонстрировали синхронную динамику поселений. С данными участками была  
1765 синхронна динамика поселения маком в г. Медвежья. Низкая, хотя и достоверная корре-  
1766 ляция была показана между динамикой на материковой литорали в районе Лувеньги и в  
1767 г. Сельдянной (0,36).

1768 Второй набор данных включал участки, где при отборе проб промывку проводили на  
1769 сите с диаметром ячей 1 мм. Также сюда вошли те участки из предыдущего набора дан-  
1770 ных, где была известна размерная структура моллюсков — из общей численности были  
1771 вычтены численность особей длиной менее 1 мм для возможности сравнения. Всего в дан-  
1772 ный анализ вошло 8 рядов данных: эстуарий р. Лувеньги, материковая литораль в районе  
1773 Лувеньги, о. Горелый, Западная Ряшкова салма, Южная губа о. Ряшкова, о. Ломнишний,  
1774 б. Ключиха и Сухая салма (данные по последним двум участкам взяты из работ Н. В.  
1775 Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Н. В. Максимович, А. В. Герасимова, 2004;  
1776 Gerasimova, Maximovich, 2013) (табл. 31). Интересно отметить, что при редукции данных  
1777 до численности особей длиной более 1 мм картина меняется. Без изменения остается син-  
1778 хронность динамик поселений маком на материковой литорали в Лувеньге с о. Горелый  
1779 и эстуарием р. Лувеньги. Также сохраняется синхронность динамик численности в по-  
1780 селениях в эстуарии р. Лувеньга и Южной губе о. Ряшкова. В то же время поселение в  
1781 Западной Ряшковой салме, который в предыдущем анализе показывало асинхронность по  
1782 сравнению с остальными участками, в данном случае демонстрирует синхронность с посе-  
1783 лениями на о. Горелый и материковой литорали в Лувеньге. Также показана синхронность  
1784 динамик поселений на материковой литорали в Лувеньге и в бухте Ключиха.

1785 Мы использовали значение теста Мантелля как меру сходства рядов данных для тести-  
1786 рования гипотезы, что на более близко расположенных участках динамика численности  
1787 *Macoma balthica* более сходна. Для этого по координатам участков была рассчитана мат-  
1788 рица расстояний между участками (табл. 32).

1789 Для обоих наборов данных тест Мантелля показал отсутствие зависимости сходства

Таблица 30. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*

<i>Mantel r \ p<sub>perm</sub></i>	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]
[1] эстуарий р. Лувенъги		0,002	0,009	0,001	0,264	0,441
[2] о. Горелый	0,929		0,014	0,001	0,388	0,089
[3] г. Медвежья	0,821	0,86		0,001	0,184	0,441
[4] материковая 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 Мантелля, верхняя половина — уровень значимости, определенный пермутационным методом.

Желтым выделены значения с уровнем значимости < 0,1.

NA — ряды не пересекаются во времени.

Таблица 31. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*.

<i>Mantel r \ p<sub>perm</sub></i>	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]
[1] эстуарий р. Лувенъги		0,082	0,646	0,995	0,029	0,482	0,013	0,19
[2] о. Горелый	0,176		0,067	0,73	0,001	0,261	0,986	0,001
[3] б. Ключиха	-0,046	0,52		0,673	0,034	0,213	0,062	0,065
[4] о. Ломнишный	-0,451	-0,181	-0,22		NA	1	0,088	0,341
[5] материковая лitorаль (Лувенъга)	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.

1790 динамики численности маком от расстояния (*Mantel r* = – – 0,058(*p<sub>perm</sub>* = 0,746) и  
1791 *Mantel r* = –0,105(*p<sub>perm</sub>* = 0,638) для первого и второго набора данных, соответственно).

### 1792 11.6.3 Влияние температуры на обилие *Macoma balthica*

1793 *M. balthica* — вид, обладающий планктонной личинкой, при этом в условиях Бело-  
1794 го моря от стадии велигера до метаморфоза и оседания проходит около месяца (25 – 30  
1795 суток) (Флячинская, 1999). Известно, что общий личиночный пул формируется для до-  
1796 статочно крупных акваторий (Н. В. Максимович, Шилин, 2012). Поэтому расположенные  
1797 на расстоянии около километра исследованные поселения, скорее всего, пополняются за  
1798 счет общего личиночного пула, что влияет на синхронизацию динамики поселений. Одна-  
1799 ко данные по другим акваториям (Varfolomeeva, Naumov, 2013; А.В. Герасимова, личное  
1800 сообщение) показывают, что по крайней мере в 1998 – 1999 году увеличение численности  
1801 наблюдалось в разных районах Кандалакшского залива. Это дает основание предполагать  
1802 влияние глобальных абиотических факторов, первым из которых может быть температу-  
1803 ра.

1804 Для проверки влияния температуры на динамику обилия *M. balthica* было проведено  
1805 моделирование и использованием линейных моделей. Были использованы данные о темпе-  
1806 ратуре воздуха в Кандалакше. Полная модель включала в себя независимую переменную  
1807 среднюю численность маком в данный год ( $N_{t1}$ ) и независимые факторы: численность  
1808 маком в предыдущий год ( $N_t$ ), среднелетнюю температуру в предыдущий год ( $T_{st}$ ) как  
1809 отражение условий созревание гонад и формирования спата и среднезимнюю температу-  
1810 ру в текущий год ( $T_{wt1}$ ) как отражение критических условий первой зимы для сеголетков.  
1811 Для выполнения условия о линейности зависимости, а также уменьшения воздействия  
1812 влиятельных наблюдений в модели были использованы логарифмированные значения  
1813 численности. В дальнейшем модель была редуцирована (полная и минимальная модели,  
1814 ANOVA:  $F = 0,43$ ;  $p = 0,79$ ) и в минимальную модель в качестве факторов были вклю-  
1815 чены  $N_t$  и  $T_{wt1}$ . Характеристики полученной модели приведены в таблице 33. Построенная  
1816 модель удовлетворяла условиям применимости линейных моделей: отсутствия автокорре-  
1817 ляций (критерий Дарбина-Уотсона: 1,71;  $p = 0,27$ ), нормальности распределения остат-  
1818 ков (критерий Шапиро-Уилка:  $W = 0,99$ ;  $p = 0,86$ ) и гомогенности дисперсий (критерий  
1819 Брайша-Пагана:  $BP = 5,25$ ;  $p - value = 0,15$ ). Таким образом, связь между обилием ма-  
1820 ком в текущий и в предыдущий год и зимней температурой описывается моделью вида:  
1821  $\ln(N_{t1}) = 1,96 + 0,60 \times \ln(N_t) - 0,09 \times T_{wt1}$  ( $F = 37,04$ ;  $p < 0,0001$ .  $R^2 = 0,6$ ) (рис. 43).

1822 Полученные данные о влиянии зимней температуры противоречат нашей исходной ги-  
1823 потезе о том, что холодные зимы в Белом море критичны для маком. Результаты модели-  
1824 рования позволяют говорить о том, что обилие маком увеличивается после более холодных  
1825 зим и уменьшается после относительно теплых (рис. 43). Данный результат хорошо согла-  
1826 суется с результатами полученными Бьёкема с соавторами (J. Beukema, Honkoop, Dekker,  
1827 1998; J. Beukema, Dekker, J. Jansen, 2009) для Ваттowego моря.

1828 Для данной акватории было показано, что одним из ключевых факторов, влияющих

Таблица 32. Расстояние между исследованными участками лitorали.

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

Примечание:Расстояние дано в километрах.

Таблица 33. Характеристики модели зависимости обилия маком от их обилия в предыдущий год и зимней температуры.

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

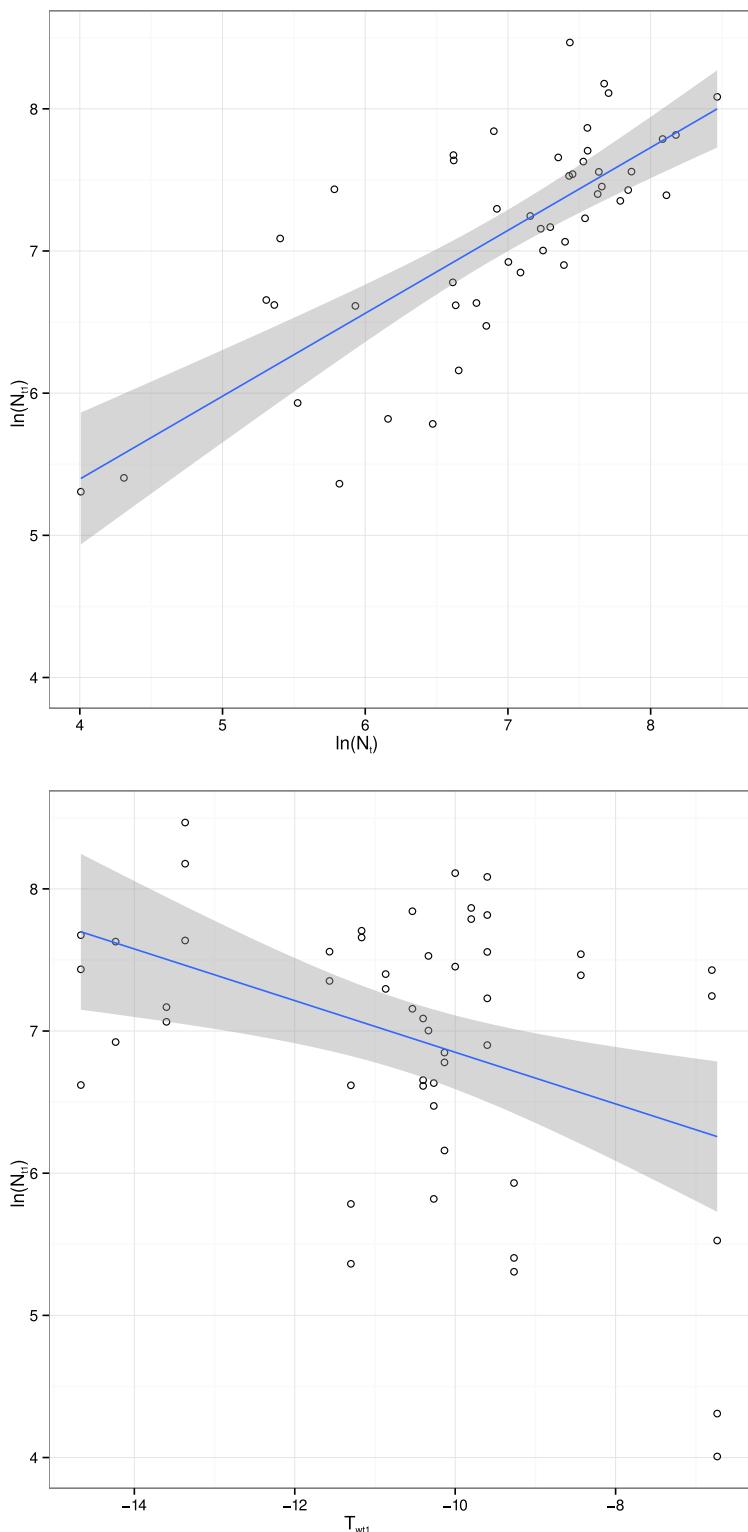


Рис. 43. Зависимость численности *Macoma balthica* ( $\ln(N_{t1})$ ) от численности в предыдущий год ( $\ln(N_t)$ ) и зимней температуры ( $T_{wt1}$ ).  
Показаны линейная модель (синяя линия) и ее 95% доверительный интервал (серая область).

на пополнение поселений *M. balthica*, является температура в зимний период. Пополнение после суровых зим было больше, чем после мягких. Было предложено два механизма, зависимые от зимней температуры: 1. количество яиц маком, выметанных в апреле больше после холодной зимы, поскольку при низкой температуре меньше уровень обмена, а, значит, меньше потери веса за зиму, и больше энергии остается на продукцию. 2. Биомасса *Crangon crangon*, одного из важных хищников для маком, была значительно выше после холодных зим. При проверке обеих гипотез, было показано, что второй механизм влияет значительно сильнее (J. Beukema, Honkoop, Dekker, 1998; J. J. Beukema, Dekker, 2014; Dekker, J. J. Beukema, 2014).

В настоящее время у нас нет прямых данных, позволяющих говорить о механизмах влияния температуры на *M. balthica* в Белом море. Проведение аналогий с Ваттовым морем затруднено, поскольку считается, что роль хищников снижается в более полярных сообществах (Pianka, 1966; Freestone [et al.], 2011). Возможно, уменьшение обилия маком после теплых зим связано с тем, что при более теплых зимах ледостав менее стабилен, и литораль во время отлива оказывается напрямую подвержена воздействию отрицательных температур воздуха, в то время как в холодные зимы стабильный ледовый покров создает изолирующий слой, и колебания температуры подо льдом оказываются значительно ниже (Кузнецов, 1960).

## 11.7 Особенности пополнения поселений *Macoma balthica* в Белом и Баренцевом морях

Большинство исследований, посвященных проблеме пополнения, выполнено в одном из районов Северного моря — так называемом Ваттовом море. Изначально было показано, что одним из ключевых факторов, влияющих на пополнение поселений *Macoma balthica*, является температура в зимний период, которая действует не напрямую, а через влияние на обилие хищников (J. Beukema, Honkoop, Dekker, 1998; J. J. Beukema, Dekker, 2014; Dekker, J. J. Beukema, 2014)

В ряде других работ также было показано влияние различных хищников на численность и распределение молоди маком. Так, для Ваттowego моря именно обилием хищников объясняется формирование временных скоплений молоди маком на верхней литорали. При изучении факторов, обуславливающих такое распределение для *M. balthica* было показано, что обилие бентосных хищников больше на нижней литорали, и лишь молодь краба *Carcinus taenias* в значительных количествах встречается на верхней литорали. В полевых и лабораторных экспериментах было показано, что присутствие хищников значительно снижает численность спата, в то время как влияния на крупных особей обнаружено не было. По-видимому, за первый год макомы выходят из-под контроля бентосными хищниками за счет увеличения размеров тела (Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002).

Также при анализе динамики личинок различных беспозвоночных в планктоне было показано, что после суровых зим численность личинок краба *Carcinus taenias* значительно

1867 снижалась, и они появлялись в планктоне на 6 – 8 недель позже, чем после мягких зим.  
1868 По-видимому, с этим временным несоответствием связано большее пополнение поселений  
1869 маком после суровых зим (Strasser, Günther, 2001).

1870 В более поздних исследованиях на Ваттовом море было показано, что влияние суро-  
1871 вых зим на пополнение *M. balthica* не столь широкомасштабно, как предполагалось ранее,  
1872 и, по-видимому, существуют другие факторы, определяющие более локальные вариации  
1873 в пополнении поселений (Strasser, Dekker, [et al.], 2003; Flach, 2003). Пресс хищников не  
1874 объяснил эти различия, изменения сообществ и поступления биогенных элементов не объ-  
1875 яснили картину, поскольку действовали лишь на отдельных участках. Наиболее вероят-  
1876 ным фактором, по мнению данных авторов, является топографическая разница между  
1877 двумя акваториями, где располагались исследованные участки. Предполагается, что в за-  
1878 висимости от закрытости акватории островами, и преобладающего направления ветров,  
1879 будет идти более или менее эффективный перенос личинок и биссусный дрифт, а, значит,  
1880 и пополнение поселения (Strasser, Dekker, [et al.], 2003).

1881 Для другого участка Ваттowego моря было показано, что комбинация эффектов вы-  
1882 сокого пресса хищников вместе с высоким обилием взрослой макрофауны обуславливает  
1883 95 процентное снижение количества спата теллинид (*M. balthica* и *Tellina tenuis*) после  
1884 мягких зим (Flach, 2003).

1885 Хотя влияние на пополнение поселения молодью плотности взрослых особей того же  
1886 вида представляется достаточно логичным механизмом, существуют лишь отдельные ра-  
1887 боты, посвященные внутривидовым взаимодействиям у *M. balthica*. Так, в ряде работ пока-  
1888 зано, что плотность молоди не зависит от обилия взрослых маком (Olafsson, 1989; Vincent,  
1889 Joly, Brassard, 1989; J. J. Beukema, Dekker, [et al.], 2001; Richards, Edwards, Huxham, 2002).

1890 Также было показано, что влияние плотности взрослых маком на рост спата зависит от  
1891 типа грунта. На илисто-песчаном грунте, где и взрослые, и молодые моллюски пытаются  
1892 как собирающие детритофаги, рост спата подавляется при увеличении плотности взрос-  
1893 лых особей. На песке, где молодь питаются как собирающие детритофаги, а взрослые —  
1894 как фильтраторы, влияния на рост спата показано не было (Olafsson, 1989).

1895 Для Белого моря существуют лишь несколько работ, посвященных отдельным аспек-  
1896 там пополнения поселений маком. Так, И.В.Бурковским с соавторами показано, что мако-  
1897 мы оседают вне плотных поселений взрослых (Бурковский, А. Столяров, Удалов, 1998).  
1898 Также показано, что важную роль в динамике численности личинок и спата влияет при-  
1899 нос личинок с соседних акваторий. В течение лета формируется сначала бимодальная раз-  
1900 мерная структура спата, с двумя пиками личинок в планктоне, которая к концу августа  
1901 сливаются в мономодальную (Зубаха, Полоскин, Н. А. Гольцев, 2000). Показана высокая  
1902 смертность особей на всех этапах пополнения поселения. Так, смертность пелагических  
1903 личинок оценивают в 36,4% за сезон, а смертность спата — 59% за сезон (Бурковский, А.  
1904 Столяров, Удалов, 1998).

1905 По нашим данным численность спата была одного порядка на трех участках (4 –  
1906 5 тыс. экз./м<sup>2</sup>), но в проливе Подпахта была выше на порядок (более 10 тыс. экз./м<sup>2</sup>).

1907 Интересно отметить, что высокая плотность спата была отмечена именно в Подпахте, т.е.  
1908 на участке с минимальной численностью взрослых особей.

1909 Учитывая имеющиеся оценки смертности спата нам показалось интересным посмот-  
1910 реть соотношение спата этого года и сеголетков. Сеголетками (возраст 1+) считали особей  
1911 длиной 1,1–2,0 мм в соответствии с работой Н.В.Максимовича с соавторами, выполненной  
1912 в исследованной акватории (Н. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1992). Смертность  
1913 спата маком за сезон оценивается в 59.1% (Бурковский, А. Столяров, Удалов, 1998). По-  
1914 лученные расчетные величины представлены в табл. 34 и 35.

1915 Таким образом, расчетные величины обилия спата в 2005 году на порядок отличаются  
1916 от величин, показанных для 2006 года. Возможно, это связано с значительными межго-  
1917 довыми различиями в пополнении поселений, показанных для других участков (рис. 28).  
1918 Также это может быть связано с тем, что приведенная оценка сделана для смертности  
1919 за сезон, и смертность за последующую зиму может значительно занижать нашу оценку  
1920 пополнения в 2005 году.

1921 Размерная структура спата на всех исследованных участках характеризуется мономо-  
1922 дальностью. Подобные данные были получены М.А. Зубахой с соавторами (2000), однако  
1923 в данной работе было показано, что мономодальное распределение спата формируется в  
1924 конце лета. Изначально при оседании формируется бимодальная размерная структура,  
1925 связанная с двумя пиками численности личинок в планктоне, и затем за счет различной  
1926 скорости роста личинок два пика постепенно сливаются (Зубаха, Полоскин, Н. А. Гольцев,  
1927 2000). На исследованных участках максимальный размер плантиграды имели на участке  
1928 в бухте Ключиха (0,4 – 1,5 мм с модой 0,75 мм), а минимальный в проливе Подпахта  
1929 (0,35 – 0,8 мм с модой 0,5 мм). Это хорошо согласуется с данными Е. Олафссона, который  
1930 показал, что на песчаных грунтах нет подавления роста спата взрослыми особями, наблю-  
1931 даемого на илисто-песчаном грунте (Olafsson, 1989). Участок в бухте Ключиха отличался  
1932 отсутствием алевритов и пелитов (табл. 4), в то время как остальные характеризовались  
1933 значительным заивлением. В 1998 году на участке Сухая салма к 25 августа моду форми-  
1934 ровали особи длиной 0,55 – 0,75 мм с небольшим преобладанием группы 0,65 мм (Зубаха,  
1935 Полоскин, Н. А. Гольцев, 2000). По нашим данным к 20 августа структура поселения была  
1936 с выраженным пиком при длине спата 0,65 мкм. Разброс размеров в 1998 году был от 0,35  
1937 до 0,95 мм, а в 2006 от 0,3 до 0,85 мм, то есть в 2006 году особи были более мелкие, не  
1938 смотря на более поздние сроки сбора материала.

1939 При анализе корреляции количества спата и обилием взрослых особей *M. balthica* было  
1940 показано, что с биомассой достоверной корреляции нет, а есть отрицательная с числен-  
1941 ностью. Между тем, если предполагать трофическую или топическую конкуренцию, то  
1942 следовало бы ожидать наличия именно отрицательной корреляции с биомассой, посколь-  
1943 ку более крупные макомы имеют больший радиус облова и отбирают на себя больший  
1944 поток энергии (Olafsson, 1989; Zwarts, Blomert, [et al.], 1994). Тогда возникло предположе-  
1945 ние, что такая картина может объясняться взаимодействием спата с более мелкими, но  
1946 более многочисленными макомами. Однако при анализе корреляции численности спата и

1947 количества маком различных размеров это показать не удалось.

1948 Дисперсионный анализ показал, что численность спата сильно варьирует в зависимо-  
1949 сти от участка, и фактор участок определяет  $45 \pm 6,8\%$  вариации. Это может быть связа-  
1950 но с сильной вариабельностью численности личинок в планктоне на различных участках  
1951 (Н. В. Максимович, Шилин, 2012). Кроме того, поскольку в данном исследовании не про-  
1952 водилось наблюдение за динамикой оседания спата, то наблюдаемая картина является  
1953 результирующей оседания и последующего перераспределения маком за счет биссусного  
1954 дрифта (Armonies, Hellwig-Armonies, 1992; Huxham, Richards, 2003). Хотя для фактора  
1955 численность взрослых маком сила влияния недостоверна, но поскольку анализ силы вли-  
1956 яния фактора более слабый, чем дисперсионный анализ, то можно говорить о влиянии  
1957 численности взрослых маком на количество спата. Но оценить влияние на имеющемся  
1958 материале невозможно.

1959 Интересные результаты получились при анализе влияния местообитания и численности  
1960 взрослых маком на отдельные размерные группы маком. Для особей длиной более 5 мм  
1961 характер влияния факторов аналогичен таковому у спата, в то время как для особей  
1962 длиной 1,1 – 5,0 мм влияние фактора «участок» недостоверно, а влияние численности  
1963 взрослых маком больше. Можно было бы предположить, что именно количество особей  
1964 длиной 1,1 – 5,0 мм определяет численность маком в поселении, однако корреляция между  
1965 этими параметрами оказалась недостоверной.

1966 Попытка выявить влияние на численность спата маком обилия макрозообентоса, что  
1967 было показано в Ваттовом море (Flach, 2003), не показала достоверной связи между дан-  
1968 ными показателями. Возможно, это связано с тем, что в Ваттовом море в исследован-  
1969 ных поселениях обилие определялось количеством двустворчатого моллюска *Cerastoderma*  
1970 *edule* и пескожила *Arenicola marina*, в то время как в исследованных нами поселениях не  
1971 было столь крупных и активно изменяющихся среду организмов.

1972 В данной работе мы оценивали успешность пополнения беломорских поселений *M. balthica*  
1973 по численности годовых особей. Данный показатель варьировал в значительных преде-  
1974 лах: от 0 до 5,5 тыс. экз./м<sup>2</sup>. Таким образом, исследованные поселения демонстрируют  
1975 характерную для Белого моря нерегулярность пополнения (Н. В. Максимович, А. Гераси-  
1976 мова, Кунина, 1991; Н. В. Максимович, А. В. Герасимова, 2004; А. В. Герасимова, Н. В.  
1977 Максимович, 2009).

1978 Считается, что пополнение локальных поселений массовых бентосных организмов с  
1979 планктонной личинкой не зависит от количества половозрелых особей в нем, поскольку  
1980 единый личиночный пул в планктоне формируется за счет всех половозрелых особей в  
1981 гидрологически-замкнутой акватории (Н. В. Максимович, Шилин, 2012. Мы попробовали  
1982 на имеющихся материалах проверить данную гипотезу. Поскольку для маком в Белом  
1983 море показано (Семенова, 1980; Н. В. Максимович, 1985), что ключевым фактором для  
1984 возможности половозрелости является именно размер, а не возраст животного, и этот  
1985 размер для макомы составляет 8 мм, мы оценивали корреляцию численности годовых  
1986 особей в поселении с численностью особей длиной более 8 мм в предыдущий год (т.е. в год

1987 оседания). Хотя была обнаружена низкая достоверная корреляция данных параметров,  
1988 очевидно (рис. 30) что разброс данных величин достаточно высокий и влияние данного  
1989 фактора невелико. В пользу гипотезы о формировании общего личиночного пула на значи-  
1990 тельной акватории говорит и синхронность пополнения, наблюдавшаяся в ряде исследован-  
1991 ных поселений (табл. 27). Единственное поселение, для которого не показана синхронность  
1992 с остальными — на острове Ломнишном, наиболее удаленном поселении от остальных  
1993 участков. Однако прямой связи расстояния со степенью синхронности пополнения посе-  
1994 лений обнаружено не было.

1995 В Баренцевом море мы не проводили анализа пополнения, однако по данным размер-  
1996 ной структуры можно сделать некоторые выводы. На Дальнем пляже особи размером  
1997 2 – 3 мм встречаются ежегодно, хотя бы в единичном количестве. В данном районе такой  
1998 размер характерен для маком возрастом 1+ (Назарова, Генельт-Яновский, Н. В. Максимо-  
1999 вич, 2010), таким образом, можно говорить о регулярном пополнении поселений молодью.  
2000 Однако эффективность пополнения различается год от года. Наиболее успешные пополне-  
2001 ния поселения молодью, по-видимому, происходили в 2005 – 2007 годах, что и обусловило  
2002 увеличение численности маком в 2006 – 2008 годах на данном участке. Таким образом, зна-  
2003 чительные межгодовые различия в эффективности пополнения поселений маком молодью  
2004 характерны как для Белого, так и для Баренцева морей.

Таблица 34. Предположительное пополнение исследованных поселений *Macoma balthica* в 2005 году, рассчитанные на основе оценки смертности спата.

возраст	2005 (расчет) $N_{sp}$	2006 $N_{1+}$
Сухая салма	473	194
бухта Лисья	415	170
пролив Подпахта	166	68
бухта Ключиха	351	144

Примечание:  $N_{sp}$ . — численность спата, экз./м<sup>2</sup>,  $N_{1+}$  — численность сеголетков, экз./м<sup>2</sup>.

Таблица 35. Предположительная эффективность пополнения исследованных поселений *Macoma balthica* к 2007 году, рассчитанные на основе оценки смертности спата.

возраст	2006 $N_{sp}$	2007 (расчет) $N_{1+}$
Сухая салма	4980	2042
бухта Лисья	4040	1656
пролив Подпахта	4240	1738
бухта Ключиха	10060	4125

Примечание:  $N_{sp}$ . — численность спата, экз./м<sup>2</sup>,  $N_{1+}$  — численность сеголетков, экз./м<sup>2</sup>.

## 2005 12 Заключение

2006 Двустворчатый моллюск *Macoma balthica* является типичным представителем лито-  
2007 ральной фауны в Белом и Баренцевом морях. В Белом море данный вид формирует  
2008 плотные скопления, причем поселения в Кандалакшском заливе характеризуются мак-  
2009 симальной средней численностью в европейской части ареала вида. В Баренцевом море  
2010 *M. balthica* на лitorали Западного Мурмана и Кольского залива также формирует плот-  
2011 ные поселения, в то время как на лitorали Восточного Мурмана численность данного  
2012 вида редко превышает 100 экз./м<sup>2</sup>.

2013 Динамика размерной структуры поселений *M. balthica* в Белом и Баренцевом пред-  
2014 ставлена двумя типами. Более распространенный вариант: чередование бимодального и  
2015 мономодального распределение особей по размерам. При этом первый пик формируют  
2016 молодые особи (обычно длиной до 5 мм), а в случае бимодальной добавляется второй мо-  
2017 дальный класс из взрослых особей (в Белом море длиной 9 – 12 мм, в Баренцевом 10 –  
2018 17 мм). В Баренцевом море часто новое пополнение происходит до ухода старшей гене-  
2019 rationи и наблюдается три модальных группы. Такой тип динамики связан с различной  
2020 успешностью ежегодного пополнения поселений молодью и, по-видимому, наличием внут-  
2021 ривидовой конкуренции между взрослыми и молодыми особями. В некоторых условиях  
2022 формируется более редкий тип динамики с ежегодным повторением мономодальной раз-  
2023 мерной структуры. Возможно, это связано со специфическими условиями гидродинамики,  
2024 в которых происходит разделение молодых и старых особей по способу питания и, таким об-  
2025 разом, снижение внутривидовой конкуренции и возможность большего успеха ежегодного  
2026 пополнения поселения молодью. Другое возможное объяснение — формирование такого  
2027 типа динамики в поселениях, находящихся под прессом хищников, которые уменьшают  
2028 численность взрослых особей.

2029 Макомы в Баренцевом море гетерогенны по скорости роста. Более высокая скорость  
2030 роста была отмечена у особей *M. balthica* обитающих в среднем горизонте лitorали. Так-  
2031 же показано увеличение среднего годового прироста в более восточных поселениях на  
2032 Мурманском побережье. Анализ скорости роста в европейской части ареала показывает  
2033 снижение данного показателя в краевых популяциях, причем на севере это снижение более  
2034 выражено.

2035 Динамика численности поселений *M. balthica* в Белом море характеризуется значи-  
2036 тельными колебаниями, связанными в первую очередь с численностью сеголетков. Изме-  
2037 нения плотности поселений маком оказываются синхронными в пределах значительной  
2038 акватории. Численность маком оказывается выше после холодных зим, таким образом,  
2039 по-видимому, основное влияние оказывают ледовые условия. Предположительно, в более  
2040 холодные зимы устойчивый ледовый покров формируется раньше и надежнее, поэтому  
2041 выживаемость спата в зимний период выше, что фиксируется в наших наблюдениях, как  
2042 более эффективное пополнение поселения, приводящее к увеличению общей численности  
2043 *M. balthica*.

2044 Обнаружение в поселениях, обитающих в присутствии хищников, плотностно-зависимых

2045 процессов второго порядка позволяет говорить о том, что традиционно-предполагаемое  
2046 минимальное влияние хищников на бентосные популяции в Арктических морях не соот-  
2047 ветствует действительности, и оказываемое на конкретное поселение воздействие может  
2048 быть значимо.

2049 Численность спата на порядок варьирует в пределах незначительной акватории. Ос-  
2050 новное влияние оказывает топология местности. Также, по-видимому, оседание спата сни-  
2051 жено в поселениях в высокой численностью взрослых особей *M. balthica*, хотя масштабы  
2052 этого явления и конкретные механизмы остаются неизвестными.

## 2053 13 Выводы

- 2054 1. Для Белого моря типичны поселения *Macoma balthica* с численностью в сотни экз./м<sup>2</sup>  
2055 (при варьировании от единичных особей до более 8 тыс. экз./м<sup>2</sup>). Варьирование  
2056 обилия связано в первую очередь с численностью годовалых особей.
- 2057 2. Для литорали восточной части Мурманского побережья баренцева моря типичны  
2058 поселения *Macoma balthica* с численностью менее 100 экз./м<sup>2</sup> (при варьировании от  
2059 единичных особей до более 3 тыс. экз./м<sup>2</sup>).
- 2060 3. Отдельные районы Кандалакшского залива Белого моря не различаются по средней  
2061 численности особей *Macoma balthica*.
- 2062 4. Численность особей *Macoma balthica* в Баренцевом море на Восточном Мурмане ни-  
2063 же, чем на Западном и в Кольском заливе.
- 2064 5. Среднее обилие *Macoma balthica* в поселениях Белого моря и Кольского залива Ба-  
2065 ренцева моря выше, чем в других частях ареала.
- 2066 6. Макомы в Баренцевом море гетерогенны по скорости роста: Максимальный годовой  
2067 прирост отмечен у особей среднего размера (возраста) — 6–9 мм в среднем горизонте  
2068 литорали. В пределах Восточного Мурмана средний годовой прирост особей *Macoma*  
2069 *balthica* увеличивается в более восточных районах по сравнению с западными.
- 2070 7. Численность спата *Macoma balthica* в Белом море может варьировать на порядок в  
2071 пределах незначительной акватории (от тысяч до десятков тысяч).
- 2072 8. Динамика численности годовалых особей *Macoma balthica* позволяет говорить о нее-  
2073 жегодном успехе пополнения поселений в Белом море.
- 2074 9. Динамика численности *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря де-  
2075モンстрирует элементы синхронности в поселениях, расположенных на расстоянии от  
2076 1 до 100 км. Кроме того, показана зависимость численности маком в текущий год от  
2077 зимней температуры.
- 2078 10. Динамика размерной структуры поселений *Macoma balthica* в Белом и Баренцевом  
2079 представлена двумя типами.  
Более распространенный вариант: чередование бимодального и мономодального рас-  
2080пределение особей по размерам. При этом первый пик формируют молодые особи  
2081 (обычно длиной до 5 мм), а в случае бимодальной добавляется второй модальный  
2082 класс из взрослых особей (в Белом море длиной 9–12 мм, в Баренцевом 10–17 мм).  
2083 В Баренцевом море часто новое пополнение происходит до ухода старшей генерации  
2084 и наблюдается три модальных группы. В некоторых условиях формируется более  
2085 редкий тип динамики с ежегодным повторением мономодальной размерной струк-  
2086 туры.

2088 **Благодарности**

2089 В заключение я хочу поблагодарить администрацию Кандалакшского заповедника и  
2090 лично А. С. Корякина за поддержку наших экспедиций на Белом и Баренцевом морях.  
2091 Я благодарна администрации СПбГУ, биологического факультета и кафедры ихтиологии  
2092 и гидробиологии за возможность работы на Морской биологической станции СПбГУ.

2093 На Баренцевом море мы работали вместе с сотрудниками Мурманского морского био-  
2094 логического института, Мурманского государственного технического университета и По-  
2095 лярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океаногра-  
2096 фии: М.В. Макаров, С.В Малавенда, С. С. Малавенда, О. Тюкина, И. П. Прокопчук, ко-  
2097 торые оказывали нам всяческую поддержку.

2098 Эта работа не могла бы состояться без моих коллег по экспедициям: Беломорской экс-  
2099 педиции ГИПС ЛЭМБ, студенческой Баренцевоморской экспедиции СПбГУ, Беломорской  
2100 экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Отдельное спасибо руководи-  
2101 телям экспедиций: А. В. Полоскину, И. А. Коршуновой, Д. А. Аристову, Е. А. Генельт-  
2102 Яновскому, М.В. Иванову за возможность работы в экспедиционных командах и помошь  
2103 в сборе материала.

2104 Я благодарю А. В. Полоскина, Д. А. Аристова, К. В. Шунькину, А. В. Герасимову (ка-  
2105 федра ихтиологии и гидробиологии СПбГУ), А. Д. Наумова (ББС ЗИН РАН) за предо-  
2106 ставленные материалы.

2107 Постоянные обсуждения с Ю. Ю. Тамберг и В. М. Хайтовым значительно улучшили  
2108 мои навыки в статистической обработке материала и помогло мне в работе. На этапе об-  
2109 работки данных неоценимую помошь идеями и разъяснениями мне оказали В. М. Хайтов  
2110 и Д. А. Аристов.

2111 Кроме того, я не могу не поблагодарить руководителей Лаборатории экологии морско-  
2112 го бентоса И. А. Коршуновой, А. В. Полоскину, Е. А. Нинбургу и В. М. Хайтову, которые  
2113 13 лет назад убедили меня, что морская биология это очень интересно и вложили много  
2114 сил в мое обучение и воспитание. Без них меня бы тут просто не было.

2115 И мой низкий поклон моему научному руководителю Н. В. Максимовичу за конструк-  
2116 тивную помошь на всех этапах работы, жесткие споры и долгие беседы, ехидные коммен-  
2117 тарии и неизменно доброе отношение.

2118 Данная работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов Санкт-Петер-  
2119 бургского государственного университета (1. 0. 134. 2010, 1. 42. 527. 2011, 1. 42. 282. 2012,  
2120 1. 38. 253. 2014) и Российского фонда фундаментальных исследований (12-04-01507, 13-04-  
2121 10131 К).

2122 Список литературы

- 2123 Appeldoorn R. S. Variation in the growth rate of *Mya arenaria* and its relationship to the  
2124 environment as analyzed through principal components analysis and the omega parameter  
2125 of the von Bertalanffy equation [Soft shell clam populations]. // Fishery bulletin United  
2126 States, National Marine Fisheries Service. — 1983.
- 2127 Armonies W., Hellwig-Armonies M. Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats  
2128 of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles // Netherlands Journal of Sea  
2129 Research. — 1992. — T. 29, № 4. — C. 371—378.
- 2130 Aschan M. Soft bottom macrobenthos in a Baltic archipelago: Spatial variation and optimal  
2131 sampling strategy. // Annales Zoologici Fennici. Vol. 25. — 1988. — Pp. 153—164.
- 2132 Bachelet G. Growth and recruitment of the tellenid bivalve *Macoma balthica* at the southern  
2133 limit of its geographical distribution, the Gironde estuary (SW France) // Marine biology. —  
2134 1980. — Vol. 59. — Pp. 105—117.
- 2135 Bachelet G. Recruitment and year-to-year variability in a population of *Macoma balthica* (L.) //  
2136 Hydrobiologia. — 1986. — Vol. 142, no. 1. — Pp. 233—248.
- 2137 Berger V. J. [et al.] 36-year time series (1963-1998) of zooplankton, temperature, and salinity  
2138 in the White Sea // International Ocean Atlas and Information Series. — 2003. — Vol. 7. —  
2139 P. 362.
- 2140 Bergh G. Production of *Macoma balthica* (L.) (Lamellibranchiata) and notes on other ecologically  
2141 important animals in Tvaren Bay in the Baltic // Zoon. — 1974. — Vol. 2. — Pp. 143—  
2142 152.
- 2143 Berryman A., Turchin P. Identifying the density-dependent structure underlying ecological  
2144 time series // Oikos. — 2001. — Vol. 92, no. 2. — Pp. 265—270.
- 2145 Beukema J. J. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal  
2146 flats of the Dutch Wadden Sea // Netherlands Journal of Sea Research. — 1976. — Vol. 10,  
2147 no. 2. — Pp. 236—261.
- 2148 Beukema J. J. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat  
2149 area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter // Netherlands Journal of Sea  
2150 Research. — 1979. — Vol. 13, no. 2. — Pp. 203—223.
- 2151 Beukema J. J., Cadee G. C., Jansen J. J. M. Variability of growth rate of *Macoma balthica*  
2152 (L.) in the Wadden Sea in relation to availability of food // Biology of benthic organisms,  
2153 11th Eur. Mar. Biol. Symp. 69 — 77. — 1977.
- 2154 Beukema J. J., Dekker R. Variability in predator abundance links winter temperatures and  
2155 bivalve recruitment: correlative evidence from long-term data in a tidal flat // Mar Ecol  
2156 Prog Ser. — 2014. — T. 513. — C. 1—15.
- 2157 Beukema J. J., Dekker R., [et al.] Synchronized reproductive success of the main bivalve species  
2158 in the Wadden Sea: causes and consequences // Marine ecology. Progress series. — 2001. —  
2159 Vol. 211. — Pp. 143—155.

- 2160 Beukema J., Dekker R., Jansen J. Some like it cold: populations of the tellinid bivalve *Macoma*  
2161 *balthica* (L.) suffer in various ways from a warming climate // Marine Ecology Progress Series.  
2162 — 2009. — Vol. 384. — Pp. 135–145.
- 2163 Beukema J., Dekker R. Redistribution of spat-sized *Macoma balthica* in the Wadden Sea in cold  
2164 and mild winters // Marine ecology Progress series. — 2003. — Vol. 265. — Pp. 117–122.
- 2165 Beukema J., Honkoop P., Dekker R. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold  
2166 winters and its possible control by egg production and shrimp predation // Recruitment,  
2167 Colonization and Physical-Chemical Forcing in Marine Biological Systems. — Springer,  
2168 — 1998. — Pp. 23–34.
- 2169 Beukema J., Meehan B. Latitudinal variation in linear growth and other shell characteristics  
2170 of *Macoma balthica* // Marine Biology. — 1985. — Vol. 90, no. 1. — Pp. 27–33.
- 2171 Bonsdorff E., Norkko A., Boström C. Recruitment and population maintenance of the bivalve  
2172 *Macoma balthica* (L.)—factors affecting settling success and early survival on shallow sandy  
2173 bottoms // Biology and ecology of shallow coastal waters. Olsen & Olsen, Fredensborg.  
2174 — 1995. — Pp. 253–260.
- 2175 Boström C., Bonsdorff E. Zoobenthic community establishment and habitat complexity—the  
2176 importance of seagrass shoot-density, morphology and physical disturbance for faunal re-  
2177 cruitment // Marine Ecology Progress Series. — 2000. — Vol. 205. — Pp. 123–138.
- 2178 Brady F. The distribution of the fauna of some intertidal sands and muds on the Northumber-  
2179 land coast // The Journal of Animal Ecology. — 1943. — Pp. 27–41.
- 2180 Chambers J. M., Hastie T. J. Statistical models in S. — CRC Press, Inc., 1991.
- 2181 Chambers M. R., Milne H. The production of *Macoma balthica* (L.) in the Ythan Estuary //  
2182 Estuarine and Coastal Marine Science. — 1975. — Vol. 3, no. 4. — Pp. 443–455.
- 2183 Clarke K. R., Somerfield P. J., Gorley R. N. Testing of null hypotheses in exploratory commu-  
2184 nity analyses: similarity profiles and biota-environment linkage // Journal of Experimental  
2185 Marine Biology and Ecology. — 2008. — Vol. 366, no. 1. — Pp. 56–69.
- 2186 Cloern J. E., Nichols F. H. A von Bertalanffy growth model with a seasonally varying coefficient //  
2187 Journal of the Fisheries Board of Canada. — 1978. — T. 35, № 11. — C. 1479–1482.
- 2188 Dekker R., Beukema J. J. Phenology of abundance of bivalve spat and of their epibenthic  
2189 predators: limited evidence for mismatches after cold winters // MARINE ECOLOGY  
2190 PROGRESS SERIES. — 2014. — T. 513. — C. 17–27.
- 2191 Denisenko S. G. [et al.] Macrozoobenthos of the Pechora Sea (SE Barents Sea): community  
2192 structure and spatial distribution in relation to environmental conditions // Marine Ecology  
2193 Progress Series. — 2003. — Vol. 258. — Pp. 109–123.
- 2194 Flach E. C. The separate and combined effects of epibenthic predation and presence of macro-  
2195 infauna on the recruitment success of bivalves in shallow soft-bottom areas on the Swedish  
2196 west coast // Journal of Sea Research. — 2003. — Vol. 49, no. 1. — Pp. 59–67. — ISSN  
2197 1385-1101.
- 2198 Freestone A. L. [et al.] Stronger predation in the tropics shapes species richness patterns in  
2199 marine communities // Ecology. — 2011. — Vol. 92, no. 4. — Pp. 983–993.

- 2200 Gerasimova A. V., Maximovich N. V. Age-size structure of common bivalve mollusc popula-  
2201 tions in the White Sea: the causes of instability // Hydrobiologia. — 2013. — Vol. 706,  
2202 no. 1. — Pp. 119–137.
- 2203 Gilbert M. Growth rate, longevity and aspects of reproductive cycle in *Macoma balthica* (Bi-  
2204 valvia) // Nautilus. — 1978. — Vol. 92. — Pp. 21–24.
- 2205 Gilbert M. A. Growth rate, longevity and maximum size of *Macoma balthica* (L.) // Biological  
2206 bulletin. — 1973. — Vol. 145, no. 1. — Pp. 119–126.
- 2207 Green R. H. Growth and mortality in an arctic intertidal population of *Macoma balthica*  
2208 (Pelecypoda, Tellinidae) // J. Fish. Res.Bd Can. — 1973. — Vol. 30. — Pp. 1345–1348.
- 2209 Gusev A. A., Jurgens-Markina E. M. Growth and production of the bivalve *Macoma balthica*  
2210 (Linnaeus, 1758)(Cardiida: Tellinidae) in the southeastern part of the Baltic Sea // Russian  
2211 Journal of Marine Biology. — 2012. — Vol. 38, no. 1. — Pp. 56–63.
- 2212 Hammer Ö., Harper D., Ryan P. PAS: Palaeontological Statistical package for education and  
2213 data analysis // Palaeontologia Electronica. — 2001. — T. 4, № 9. — C. 9.
- 2214 Harvey M., Vincent B. Density, size distribution, energy allocation and seasonal variations in  
2215 shell and soft tissue growth at two tidal levels of a< i> Macoma balthica(L.) population //  
2216 Journal of experimental marine biology and ecology. — 1990. — Vol. 142, no. 3. — Pp. 151–  
2217 168.
- 2218 Hiddink J., Marijnissen S., [et al.] Predation on 0-group and older year classes of the bi-  
2219 valve *Macoma balthica*: interaction of size selection and intertidal distribution of epibenthic  
2220 predators // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. — 2002. — Vol. 269,  
2221 no. 2. — Pp. 223–248. — ISSN 0022-0981.
- 2222 Hiddink J., ter Hofstede R., Wolff W. Predation of intertidal infauna on juveniles of the bivalve  
2223 *Macoma balthica* // Journal of Sea Research. — 2002. — Vol. 47, no. 2. — Pp. 141–159. —  
2224 ISSN 1385-1101.
- 2225 Hollander M., Wolfe D. A., Chicken E. Nonparametric statistical methods. — 3rd ed. — John  
2226 Wiley & Sons, 2013. — 848 pp.
- 2227 Hummel H. [et al.] Growth in the bivalve *Macoma balthica* from its northern to its south-  
2228 ern distribution limit: a discontinuity in North Europe because of genetic adaptations in  
2229 Arctic populations? // Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular &  
2230 Integrative Physiology. — 1998. — Vol. 120, no. 1. — Pp. 131–141.
- 2231 Huxham M., Richards M. Can postlarval bivalves select sediment type during settlement? A  
2232 field test with *Macoma balthica*(L.) and *Cerastoderma edule*(L.) // Journal of experimental  
2233 marine biology and ecology. — 2003. — Vol. 288, no. 2. — Pp. 279–293.
- 2234 Jensen J. W., Nøst T., Stokland Ø. The invertebrate fauna of a small fjord subject to wide  
2235 ranges of salinity and oxygen content // Sarsia. — 1985. — T. 70, № 1. — C. 33–43.
- 2236 Jensen K. T., Jensen J. N. The importance of some epibenthic predators on the density of  
2237 juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden sea // Journal of Experimental Marine  
2238 Biology and Ecology. — 1985. — Vol. 89. — Pp. 157–174.

- 2239 Kube J., Peters C., Powilleit M. Spatial variation in growth of *Macoma balthica* and *Mya are-*  
2240 *naria*(Mollusca, Bivalvia) in relation to environmental gradients in the Pomeranian Bay(Southern  
2241 Baltic Sea) // Archive of fishery and marine research/Archiv fuer Fischerei- und Meeres-  
2242 forschung. — 1996. — Vol. 44, no. 1. — Pp. 81–93.
- 2243 Laine A. O. [et al.] A comparison between 1928 and 2000 indicates major changes in the  
2244 macrozoobenthos species composition and abundance on the SW coast of Finland (Baltic  
2245 Sea) // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. — 2003. — Vol. 52. — Pp. 3–16.
- 2246 Lammens J. J. Growth and reproduction in a tidal flat population of *Macoma balthica* (L.) //  
2247 Netherlands Journal of Sea Research. — 1967. — T. 3, № 3. — C. 315–382.
- 2248 Lavoie R. E. Contribution à la biologie et à l'écologie de *Macoma balthica* L. de l'estuaire du  
2249 Saint-Laurent: PhD thesis / Lavoie René E. — Université Laval, Québec, 1970.
- 2250 Legendre P., Legendre L. F. Numerical ecology. T. 24. — Elsevier, 2012.
- 2251 Madsen P. B., Jensen K. Population dynamics of *Macoma balthica* in the Danish Wadden Sea  
2252 in an organically enriched area // *Ophelia*. — 1987. — Vol. 27, no. 3. — Pp. 197–208.
- 2253 Mardia K. V., Kent J. T., Bibby J. M. Multivariate analysis. — Academic press, 1979.
- 2254 Nikula R., Strelkov P., Väinölä R. Diversity and Trans-Arctic Invasion History of Mitochon-  
2255 drial Lineages in the North Atlantic *Macoma balthica* Complex (Bivalvia: Tellinidae) //  
2256 Evolution. — 2007. — Vol. 61, no. 4. — Pp. 928–941.
- 2257 Olafsson E. Contrasting influences of suspension-feeding and deposit-feeding populations of  
2258 *Macoma balthica* on infaunal recruitment. // Marine ecology progress series. — 1989. —  
2259 Vol. 55, no. 2. — Pp. 171–179.
- 2260 Oug E. Polychaetes in intertidal rocky and sedimentary habitats in the region of Tromsø,  
2261 northern Norway // Sarsia. — 2001. — Vol. 86, no. 1. — Pp. 75–83.
- 2262 Parsons N., Thomas M. P. Notes on the ecology of the Clwyd estuary, north Wales // Journal  
2263 of Natural History. — 1979. — Vol. 13, no. 6. — Pp. 725–734.
- 2264 Pianka E. R. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts // American  
2265 Naturalist. — 1966. — C. 33–46. — JSTOR: [2459377](#).
- 2266 R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Foundation for  
2267 Statistical Computing. — Vienna, Austria, 2014.
- 2268 Reading C. Changes in the downshore distribution of *Macoma balthica* (L.) in relation to shell  
2269 length // Estuarine and coastal marine science. — 1979. — Vol. 8, no. 1. — Pp. 1–13.
- 2270 Reise K., Herre E., Sturm M. Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of  
2271 Königshafen in the northern Wadden Sea // Helgoländer Meeresuntersuchungen. — 1994. —  
2272 Vol. 48, 2-3. — Pp. 201–215.
- 2273 Richards M., Edwards F., Huxham M. The effects of the adult density of *Macoma balthica*  
2274 on the recruitment of juvenile bivalves: a field experiment // Journal of Sea Research. —  
2275 2002. — Vol. 47, no. 1. — Pp. 41–54.
- 2276 Sagarin R. D., Gaines S. D. The ‘abundant centre’ distribution: to what extent is it a bioge-  
2277 graphical rule? // Ecology letters. — 2002. — Vol. 5, no. 1. — Pp. 137–147.

- 2278 Sagarin R. D., Gaines S. D., Gaylord B. Moving beyond assumptions to understand abundance  
2279 distributions across the ranges of species // Trends in Ecology & Evolution. — 2006. —  
2280 Vol. 21, no. 9. — Pp. 524–530.
- 2281 Segerstråle S. Investigation on baltic populations of the bivalve *Macoma balthica* (L.) // Soc.  
2282 Sci. Fenn. Comment. Biol. — 1960. — Vol. 23, no. 2. — Pp. 3–72.
- 2283 Segerstråle S. G. Biological fluctuations in the Baltic Sea // Progress in Oceanography. —  
2284 1969. — Vol. 5. — Pp. 169–184.
- 2285 Sneli J.-A. The intertidal distribution of polychaetes and molluscs on a muddy shore in Nord-  
2286 Møre, Norway // Sarsia. — 1968. — Vol. 31, no. 1. — Pp. 63–68.
- 2287 Stephen A. C. Notes on the biology of certain lamellibranchs on the Scottish coast // Journal of  
2288 the Marine Biological Association of the United Kingdom (New Series). — 1931. — Vol. 17,  
2289 no. 02. — Pp. 277–300.
- 2290 Strasser M., Dekker R., [et al.] How predictable is high bivalve recruitment in the Wadden Sea  
2291 after a severe winter? // Journal of Sea Research. — 2003. — Vol. 49, no. 1. — Pp. 47–57.
- 2292 Strasser M., Günther C.-P. Larval supply of predator and prey: temporal mismatch between  
2293 crabs and bivalves after a severe winter in the Wadden Sea // Journal of Sea Research. —  
2294 2001. — Vol. 46, no. 1. — Pp. 57–67.
- 2295 Strömgren T., Lande R., Engen S. Intertidal distribution of the fauna on muddy beaches in  
2296 the Borgenfjord area // Sarsia. — 1973. — Vol. 53. — Pp. 49–70.
- 2297 Tukey J. W., Smith J. T., Griffin M. P. Exploratory Data Analysis. — 18th ed. — Addison-  
2298 Wesley Publishing Company, 1977. — 688 pp.
- 2299 Väinölä R. Repeated trans-Arctic invasions in littoral bivalves: molecular zoogeography of the  
2300 *Macoma balthica* complex // Marine Biology. — 2003. — Vol. 143, no. 5. — Pp. 935–946.
- 2301 Varfolomeeva M., Naumov A. Long-term temporal and spatial variation of macrobenthos in  
2302 the intertidal soft-bottom flats of two small bights (Chupa Inlet, Kandalaksha Bay, White  
2303 Sea) // Hydrobiologia. — 2013. — Vol. 706, no. 1. — Pp. 175–189. — ISSN 0018-8158.
- 2304 Vincent B., Joly D., Brassard C. Effets de la densité sur la croissance du bivalve *Macoma*  
2305 *balthica* (L.) en zone intertidale // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. —  
2306 1989. — T. 126. — C. 145–162.
- 2307 Vogel K. Wachstumsunterbrechungen bei Lamellibranchiaten und Brachiopoden // N.Jb.Geol.Palaeo-  
2308 1959. — Vol. 109. — Pp. 109–129.
- 2309 Warwick R. M., Price R. Macrofauna production in an estuarine mud-flat // Journal of the  
2310 Marine Biological Association of the United Kingdom. — 1975. — Vol. 55, no. 01. — Pp. 1–  
2311 18.
- 2312 Wenne R., Klusek Z. Longevity, growth and parasites of *Macoma balthica* L. in Gdańsk Bay  
2313 (South Baltic) // Polish archives of hydrobiology. — 1985. — Vol. 32, no. 1. — Pp. 31–45.
- 2314 Wilde P. de Influence of temperature on behaviour, energy metabolism and growth of Ma-  
2315 coma balthica(L.) // Proceedingd of 9th European Marine Biology Symposium. — 1975. —  
2316 Pp. 239–256.

- 2317 WoRMS Editorial Board World Register of Marine Species. — Oct. 2014. — URL: <http://www.marinespecies.org/>.
- 2319 Zwarts L., Blomert A.-M., [et al.] Feeding radius, burying depth and siphon size of *Macoma balthica* and *Scrobicularia plana* // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. — 1994. — Vol. 183, no. 2. — Pp. 193–212.
- 2322 Zwarts L., Wanink J. H. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates // Netherlands Journal of Sea Research. — 1993. — Vol. 31, no. 4. — Pp. 441–476.
- 2326 Агарова И. [и др.] Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Дальнего Пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. — С. 95—186.
- 2329 Адрев Н. Два аспекта для формирования благоприятных для первичного продуцирования условий в водных массах полярных районов океана // Теоретические подходы к изучению экосистем морей Арктики и Субарктики. — Апатиты, 1992. — С. 9—18.
- 2332 Азаров В. Питание рыб на литорали островов Ряжкова и Лодейного в Белом море (Кандалакшский залив) // Труды ББС МГУ — Труды Кандалакшского государственного заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЗ. Воронеж, 1963. — С. 35—53.
- 2335 Алексеев В. Приливно-отливное и волновое воздействие на отложения литоральной отмели Дальнего пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. — С. 26—29.
- 2338 Аристов Д. А., Гранович А. И. Рацион хищного моллюска *Amauroopsis islandica* (Muller, 1776) (Caenogastropoda: Naticidae) на Беломорской литорали // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3: Биология. — 2011. — № 4. — С. 10—18. — ISSN 1025-8604.
- 2341 Архив погоды в Кандалакше / ООО "Расписание Погоды". — Февр. 2014. — URL: <http://rp5.ru>.
- 2343 Бабков А. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. — Л, 1982. — Гл. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря. С. 3—16.
- 2347 Бабков А., Голиков А. Гидробиокомплексы Белого моря. — 5. Л.: Изд. Зоол. ин-та РАН, 1984. — С. 104.
- 2349 Басова Л. Экологическая изменчивость *Macoma balthica* (L.) (Bivalvia, Tellinidae) Белого и Баренцева морей: магистерская диссертация. — СПб, 2004.
- 2351 Безруков П., Лисицын А. Классификация осадков современных морских водоемов // Тр. ИО АН СССР. — 1960. — Т. 32. — С. 3—14.
- 2353 Бианки В., Бойко Н., Хайтова В. Питание гоголей *Bucephala clangula* в Кандалакшском заливе // Русский орнитологический журнал. — 2003. — Т. 12, № 225. — С. 615—629.

- 2355 Бубнова Н. Питание детритоядных моллюсков *Macoma balthica* (L.) и *Portlandia arctica*  
2356 (Gray.) и их влияние на донные осадки // Океанология. — 1972. — Т. 12, № 6. — С. 1084—  
2357 1090.
- 2358 Бурковский И., Столяров А., Удалов А. Личинки как фактор формирования сообщества  
2359 илисто-песчаной литорали Белого моря // Зоологический журнал. — 1998. — Т. 77,  
2360 № 11. — С. 1229—1241.
- 2361 Воронков П., Уралов Н., Черновская Е. Основные черты гидрохимического режима при-  
2362 брежной зоны Баренцева моря в районе Центрального Мурмана // Труды Мурман-  
2363 ского морского биол. ин-та АН СССР. — 1948. — Т. 1. — С. 39—101.
- 2364 Гагаев С. [и др.] Экология и распределение мидии *Mytilus trossulus septentrionalis* Clessin,  
2365 1889 в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря // Экосистемы, флора и фауны Ча-  
2366 унской губы Восточно-Сибирского моря. Ч. I. — СПб, 1994. — С. 254—263.
- 2367 Генельт-Яновский Е. А., Назарова С. А. Сообщества илисто-песчаной литорали губы  
2368 Даляне-Зеленецкая (Восточный Мурман) в 2002-2007 гг // Материалы X научного  
2369 семинара "Чтения памяти К.М. Дерюгина". — 2008. — С. 16—28.
- 2370 Герасимова А. В., Максимович Н. В. [и др.] О закономерностях организации донных со-  
2371 обществ мягких грунтов в литоральной и сублиторальной зоне Белого моря (Керет-  
2372 ский архипелаг) // Проблемы изучения, рационального использова - ния и охраны  
2373 природных ресурсов Белого моря (XI всероссийская конференция с международным  
2374 участием). — СПб, 2010. — С. 33.
- 2375 Герасимова А. В., Максимович Н. В. О закономерностях орагнизации поселений массо-  
2376 вых видов двустворчатых моллюсков Белого моря // Вестник Санкт-Петербургского  
2377 университета. — 2009. — С. 82—97.
- 2378 Герасимова О. В. Пищевое поведение *Macoma balthica* (L.) и его зависимость от некоторых  
2379 факторов внешней среды // Количественное и качественное распределение бентоса :  
2380 кормовая база бентосоядных рыб. — М, 1988. — С. 149—153.
- 2381 Гольцев Н., Полозов Ю., Полоскин А. В. К вопросу об избирательности питания реч-  
2382 ной камбалы *Pleuronectes flessus* на литорали Кандалакшского залива Белого моря //  
2383 Аничковский вестник. — 1997. — Т. 1. — С. 9—22.
- 2384 Гуревич В., Яковлева Т. К изучению геохимических параметров биогеоценозов илисто-  
2385 песчаной литорали Дальнего пляжа // Экологические исследования песчаной литора-  
2386 ли. — Апатиты, 1976. — С. 40—54.
- 2387 Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива // Тр. Ленинград.  
2388 о-ва естествоиспыт. — 1928. — Т. 60, № 2. — С. 17—107.
- 2389 Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Западного Мурмана // Исслед. морей  
2390 СССР. — 1930. — Т. 11. — С. 47—162.
- 2391 Гурьянова Е. Ф., Ушаков П. В. Литораль Восточного Мурмана // Исслед. морей СССР. —  
2392 1929. — Т. 10. — С. 5—40.

- 2393 Гусев А. А. Влияние факторов среды на распределение *Macoma balthica* (L, 1758) и *Mytilus*  
2394 *edulis* (L, 1758) в Юго-Восточной части Балтийского моря // Вестник Российского  
2395 государственного университета им. И. Канта. — 2010. — Т. 7. — С. 34—39.
- 2396 Деревенщиков А. В., Кравец П. П. Исследование зообентосных сообществ литорали губ  
2397 Чупа и Колвица Кандалакшского залива Белого моря // Проблемы изучения , рацио-  
2398 нального использова - ния и охраны природных ресурсов Белого моря (XI всероссий-  
2399 ская конференция с международным участием). — СПб : ЗИН РАН, 2010. — С. 43—  
2400 44.
- 2401 Дерюгин К. Фауна Кольского залива и условия ее существования // Зап. Имп. Акад. наук.  
2402 Сер. — 1915. — Т. 8. — С. 1—929.
- 2403 Добровольский А. Д., Залогин Б. С. Моря СССР // М.: изд-во МГУ. — 1982.
- 2404 Жуков Е. Материалы по экологии *Arenicola marina* L. на литорали Дальнего пляжа //  
2405 Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. — Апатиты :  
2406 изд-во КФ АН СССР, 1984. — С. 87—92.
- 2407 Зацепин В., Филатова З. Жизнь животных //. — М., 1968. — Гл. Класс двустворчатые  
2408 (Bivalvia). С. 95—155.
- 2409 Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. — Изд-во Академии наук СССР, 1963.
- 2410 Зубаха М. А., Полоскин А. В., Гольцов Н. А. Особенности размножения и пополнения  
2411 поселений *Macoma balthica* L. в Белом море // Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология. —  
2412 2000. — Т. 2, № 11. — С. 108—115.
- 2413 Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. — М. - Л. :  
2414 издательство АН СССР, 1960. — С. 322.
- 2415 Летопись природы Кандалакшского заповедника / под ред. А. Корякин. — Кандалакша,  
2416 1991—2000.
- 2417 Максимов А. А. Изменения в донных сообществах восточной части Финского залива по-  
2418 сле вселения полихеты *Marenzelleria neglecta* // Российский Журнал Биологических  
2419 Инвазий. — 2009. — Т. 2. — С. 14—22.
- 2420 Максимович Н. В., Герасимова А. В. Долговременный мониторинг литоральных поселе-  
2421 ний двустворчатых моллюсков (Mollusca, Bivalvia) в губе Чупа (Белое море) // Морские  
2422 и пресноводные биосистемы севера Карелии. Труды БиНИИ. Т. 51 / под ред. А. Раил-  
2423 кин. — СПбГУ. Издательство СПбГУ, 2004. — С. 95—120.
- 2424 Максимович Н. В., Шилин М. Б. Пространственно-временное распределение планктон-  
2425 ных личинок двустворчатых моллюсков в полуизолированных акваториях (на примере  
2426 губы Чупа Белого моря) // Биосфера. — 2012. — Т. 4, № 2. — С. 293—306.
- 2427 Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т. Продукционные свойства поселения *Macoma*  
2428 *balthica* L. в губе Чупа (Белое море). I. Линейный рост. // Вестник СПбГУ. Серия 3.  
2429 Биология. — 1992. — 4 (24). — С. 12—19.
- 2430 Максимович Н., Лысенко В. Рост и продукция двустворчатого моллюска *Macoma incongrua*  
2431 в зарослях зостеры бухты Витязь Японского моря // Биология моря. — 1986. — Т. 1. —  
2432 С. 25—30.

- 2433 Максимович Н. В. Особенности экологии и репродуктивный цикл *Macoma balthica* L. в губе  
2434 Чупа // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Исследования  
2435 фауны морей. 31 (39). — Л, 1985. — С. 230—243.
- 2436 Максимович Н. В. Статистическое сравнение кривых роста // Вестник Ленинградского  
2437 университета. — 1989. — Т. 4. — С. 18—25.
- 2438 Максимович Н. В., Герасимова А., Кунина Т. Динамика структурных характеристик ли-  
2439 торальных поселений *Macoma balthica* L. в губе Чупа (Белое море) // Вестник ЛГУ. —  
2440 1991. — Т. вып. 2, № 10. — С. 23—31.
- 2441 Максимович Н. В., Герасимова А., Кунина Т. Продукционные свойства поселений *Macoma*  
2442 *balthica* L. в губе Чупа (Белое море). II. Продукция // Вестник СПбГУ. — 1993. — Т. 1,  
2443 № 3. — С. 3—10.
- 2444 Максимович Н. В., Кунина Т. Биология шельфовых зон мирового океана, тезисы докла-  
2445 дов //. — Владивосток : Владивосток, 1982. — Гл. Структура поселений и рост *Macoma*  
2446 *balthica* на литорали губы Чупа (Белое море). С. 148—150.
- 2447 Матвеева Т., Никитина Н., Е.Н. Ч. Причины и следствия неравномерности распреде-  
2448 ления червей *Fabricia sabella* Ehr. и *Arenicola marina* L. на литорали // Доклады АН  
2449 СССР. — 1955. — Т. 105, № 2.
- 2450 Назарова С. А. Анализ многолетней динамики структуры поселений *Macoma balthica* (L.,  
2451 1758) в районе Лувеньгских шхер (Кандалакшский залив Белого моря) // Аничков-  
2452 ский Вестник. Материалы XIII открытой научно-практической конференции Аничкова  
2453 лицея. Математическая физика, биология, психология. — 2003. — Т. 34. — С. 55—61.
- 2454 Назарова С. А., Генельт-Яновский Е. А., Максимович Н. В. Линейный рост *Macoma*  
2455 *balthica* в осушной зоне Мурманского побережья Баренцева моря // Вестник Санкт-  
2456 Петербургского государственного университета. Серия 3. Биология. — 2010. — Т. 4. —  
2457 С. 35—43.
- 2458 Назарова С. А., Полоскин А. В. О флюктуациях численности *Macoma balthica* L. В попу-  
2459 ляциях кутовой части Кандалакшского залива (Белое море) // Тезисы докладов VI  
2460 научной сессии Морской биологической станции СПбГУ (8 февраля 2005 г.) — 2005. —  
2461 С. 51—52.
- 2462 Наумов А. Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического ана-  
2463 лиза. СПб., 2006. 58(67). — СПб : ЗИН, 2006. — 367 с. — (Исследования фауны морей).
- 2464 Наумов А. Д., Федяков В. В. Вечно живое Белое море. — Изд-во Санкт-Петербургского  
2465 гор. дворца творчества юных, 1993.
- 2466 Николаева Д. Некоторые закономерности микрораспределения двустворчатого моллюс-  
2467 ка *Macoma balthica* (L.) на литорали Белого моря: тех. отч. / Лаборатория экологии  
2468 морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ. — 1997.
- 2469 Николаева Д. Структура поселения двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) на ли-  
2470 торали и в сублиторали Илистой губы острова Горелого (Лувеньгский архипелаг, Кан-  
2471 далакшский залив, Белое море). Тех. отч. / Лаборатория экологии морского бентоса  
2472 (гидробиологии) СПбГДТЮ. — 1998.

- 2473 Павлова Л. Физико-химические параметры и их динамика в осадках литоральной отме-  
2474 ли // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. — С. 30—  
2475 39.
- 2476 Перцов Н. Некоторые данные о питании птиц, населяющих острова Северного архипелага  
2477 Кандалакшского заповедника // Труды ББС МГУ – Труды Кандалакшского государ-  
2478 ственного заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЗ. Воронеж, 1963. — С. 29—34.
- 2479 Полоскин А. В. Макробентос литорали Лувенъгских шхер Кандалакшского залива Белого  
2480 моря и некоторые аспекты его динамики: дис. . . . маг. / Полоскин Алексей Валерье-  
2481 вич. — ЛГУ, 1996.
- 2482 Пригородский Б. Фауна мягких грунтов литорали губы Дальне-Зеленецкой // Труды Мур-  
2483 манской биологической станции АН СССР. — 1948. — Т. 1. — С. 146—154.
- 2484 Пропп М. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева  
2485 моря. По материалам водолазных гидробиологических работ. — Л. : Наука, 1971. —  
2486 С. 128.
- 2487 Разрез «Кольский меридиан» / Полярный научно-исследовательский институт морского  
2488 рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М.Книповича. — Февр. 2014. — URL: <http://www.pinro.ru>.
- 2489 Семенова Н. Особенности размножения беломорской *Macoma balthica* (L.) (Mollusca, Lamellibranchia)  
2490 позволяющие ей жить в сезонном биотопе // Биология Белого моря. Труды ББС МГУ.  
2491 Т. 5. — ББС МГУ. Издательство МГУ, 1980. — С. 115—123.
- 2492 Семенова Н. Линейный рост *Macoma balthica* (L.) в Кандалакшском заливе Белого моря // . — 1970.
- 2493 Семенова Н. Распределение двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) в некоторых  
2494 губах Кандалакшского залива Белого моря // Труды ББС МГУ. — 1974. — С. 87—102.
- 2495 Столяров А. П. Пространственная структура литорального сообщества Лапшагинско-  
2496 го эстуария и ее изменения в летний период (Кандалакшский залив, Белое море) //  
2497 Проблемы изучения , рационального использова - ния и охраны природных ресурсов  
2498 Белого моря (XI всероссийская конференция с международным участием). — СПб :  
2499 ЗИН РАН, 2010. — С. 183.
- 2500 Стрелков П. [и др.] Динамика макрозообентоса на литорали Дальнего пляжа (Восточный  
2501 Мурман) // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экоси-  
2502 стем. Тезисы докладов международной конференции. — Апатиты, 2001. — С. 221—222.
- 2503 Стрельцов В., Агарова И. Потоки биогенных веществ в зоне развития литоральных дон-  
2504 ных сообществ с преобладанием детритофагов (Баренцево море) // Океанология. —  
2505 1978. — Т. 18, № 5. — С. 918—925.
- 2506 Стрельцов В., Агарова И., Петухов В. Зообентос и оценка органического вещества в  
2507 морских донных осадках песчаной литорали Дальнего Пляжа (Баренцево море) //  
2508 Донные отложения и биогеоценозы Баренцева и Белого морей. — Апатиты, 1974. —  
2509 С. 129—141.

- 2512 Флячинская Л. Особенности эмбрионального и личиночного развития и формирования  
2513 общеорганизменных регуляторных систем в онтогенезе беломорских двустворчатых  
2514 моллюсков: *Mytilus edulis* L., *Mya arenaria* L., *Hiatella arctica* L., *Macoma balthica* L.  
2515 (Mollusca, Bivalvia): Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата  
2516 биологических наук / Флячинская Л.П. — СПб : ЗИН РАН, 1999. — 23 с.
- 2517 Хайтов В. М. [и др.] Роль мидиевых друж в структурировании сообществ илисто-песчаных  
2518 пляжей. II. Формирование сообщества в эксперименте // Вестник Санкт-Петербургского  
2519 университета. Серия 3: Биология. — 2007. — № 4. — С. 13—26.
- 2520 Чертопруд М. [и др.] Разнообразие сообществ макробентоса эстуариев Белого моря //  
2521 Океанология. — 2004. — Т. 44, № 5.

2522 А Характеристики пробоотбора и среднее обилие *Macoma*  
 2523 *balthica* на исследованных участках

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

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

продолжение таблицы I на следующей странице

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

продолжение таблицы I на следующей странице

продолжение таблицы I

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

продолжение таблицы I на следующей странице

продолжение таблицы I

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

продолжение таблицы I на следующей странице

## продолжение таблицы I

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

продолжение таблицы I на следующей странице

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

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

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

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

2524

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

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

продолжение таблицы II на следующей странице

продолжение таблицы II

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

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

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

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

2526 **В Таксономический состав сообществ макробентоса на**  
 2527 **исследованных участках**

2528 Примечание: горизонты литорали: В — верхний, С — средний, Н — нижний, ноль —  
 2529 ноль глубин, ВСЛ — верхняя сублитораль.

Таблица III: Состав сообществ на исследованный участках литорали Белого моря

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

продолжение таблицы III

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

продолжение таблицы III на следующей странице

продолжение таблицы III

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

продолжение таблицы III на следующей странице

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

Таблица IV: Состав сообществ на исследованный участках литорали Баренцева моря

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

## продолжение таблицы IV

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

продолжение таблицы IV на следующей странице

## продолжение таблицы IV

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

продолжение таблицы IV

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

2530 С Размерная структура *Macoma balthica* в исследованных  
 2531 поселениях Кандалакшского залива Белого моря

2532 На всех графиках абсцисса — длина раковины, мм; ордината — численность особей,  
 2533 экз./м<sup>2</sup>. Указано средняя численность особей определенного размера ± ошибка средней.

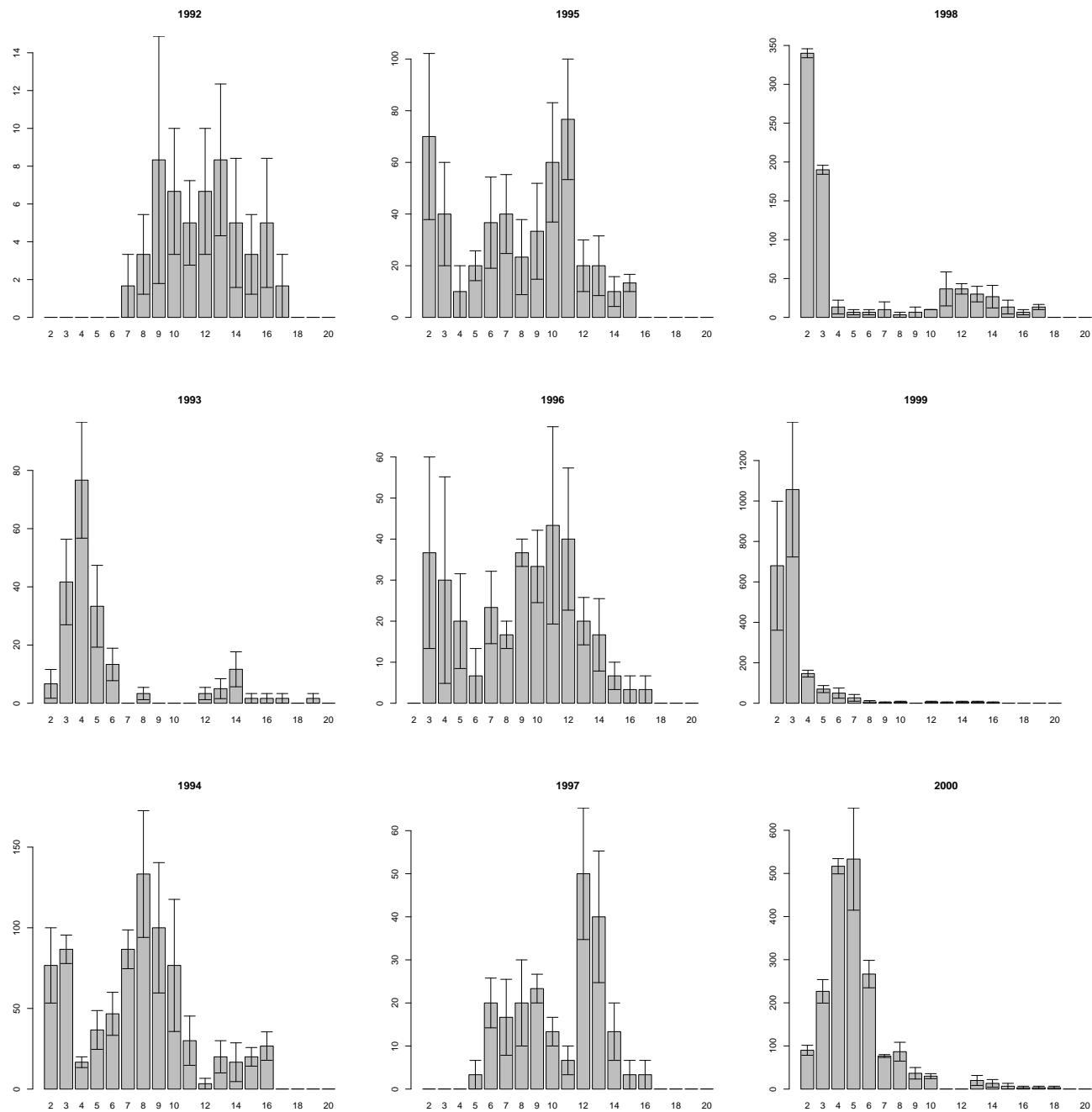


Рис. I. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Лувеньги

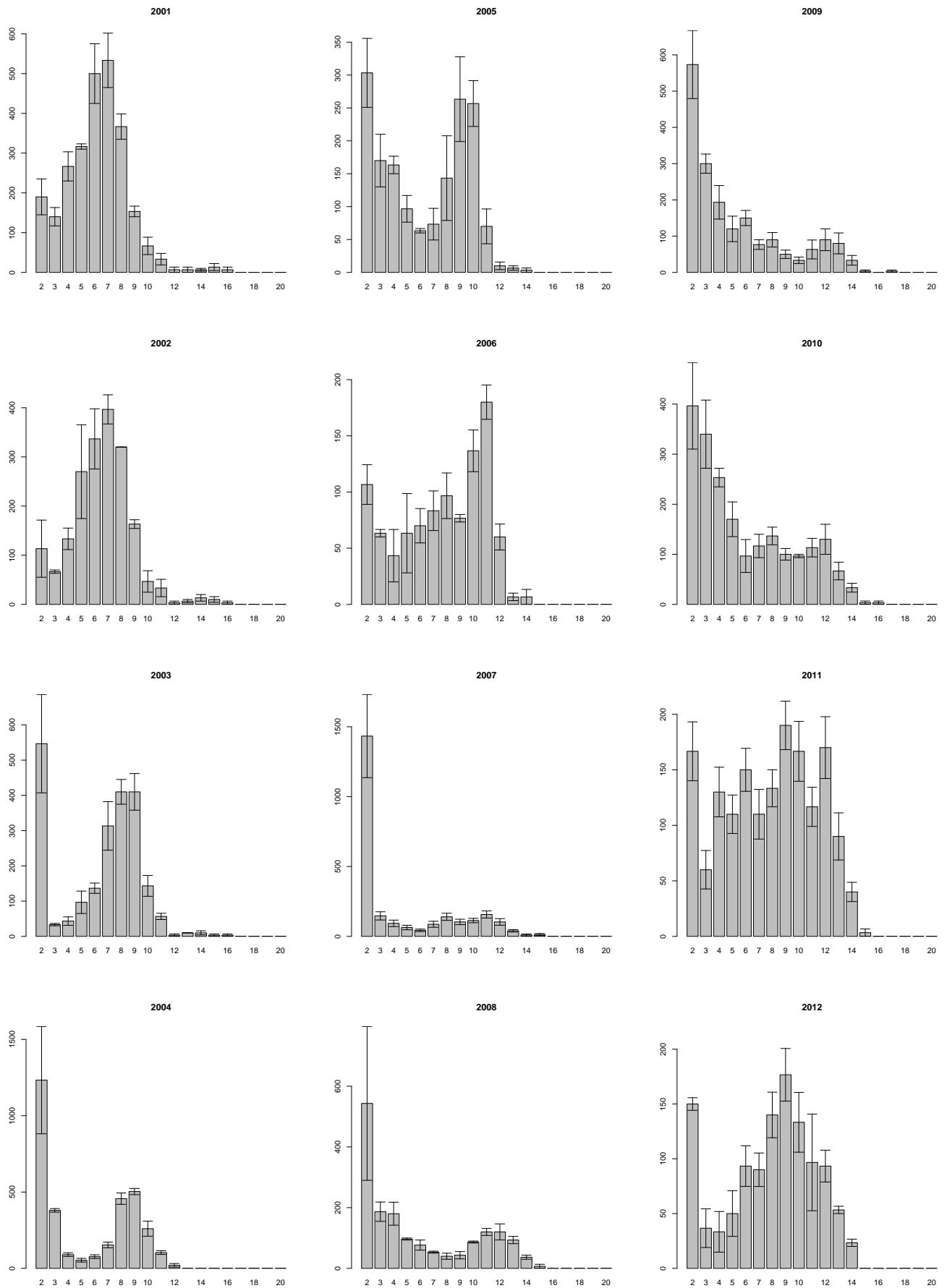


Рис. I (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Лувенъги

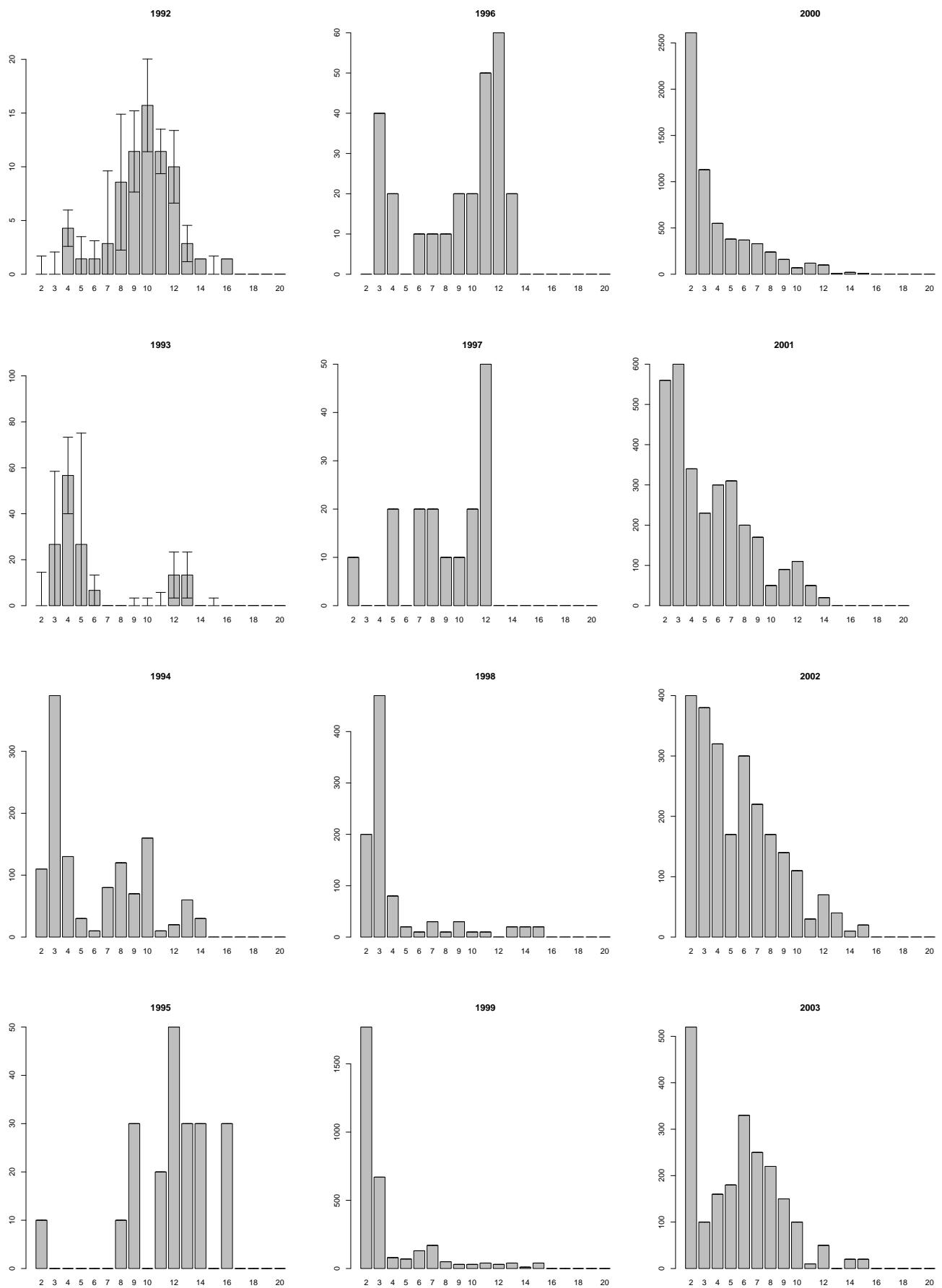


Рис. II. Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

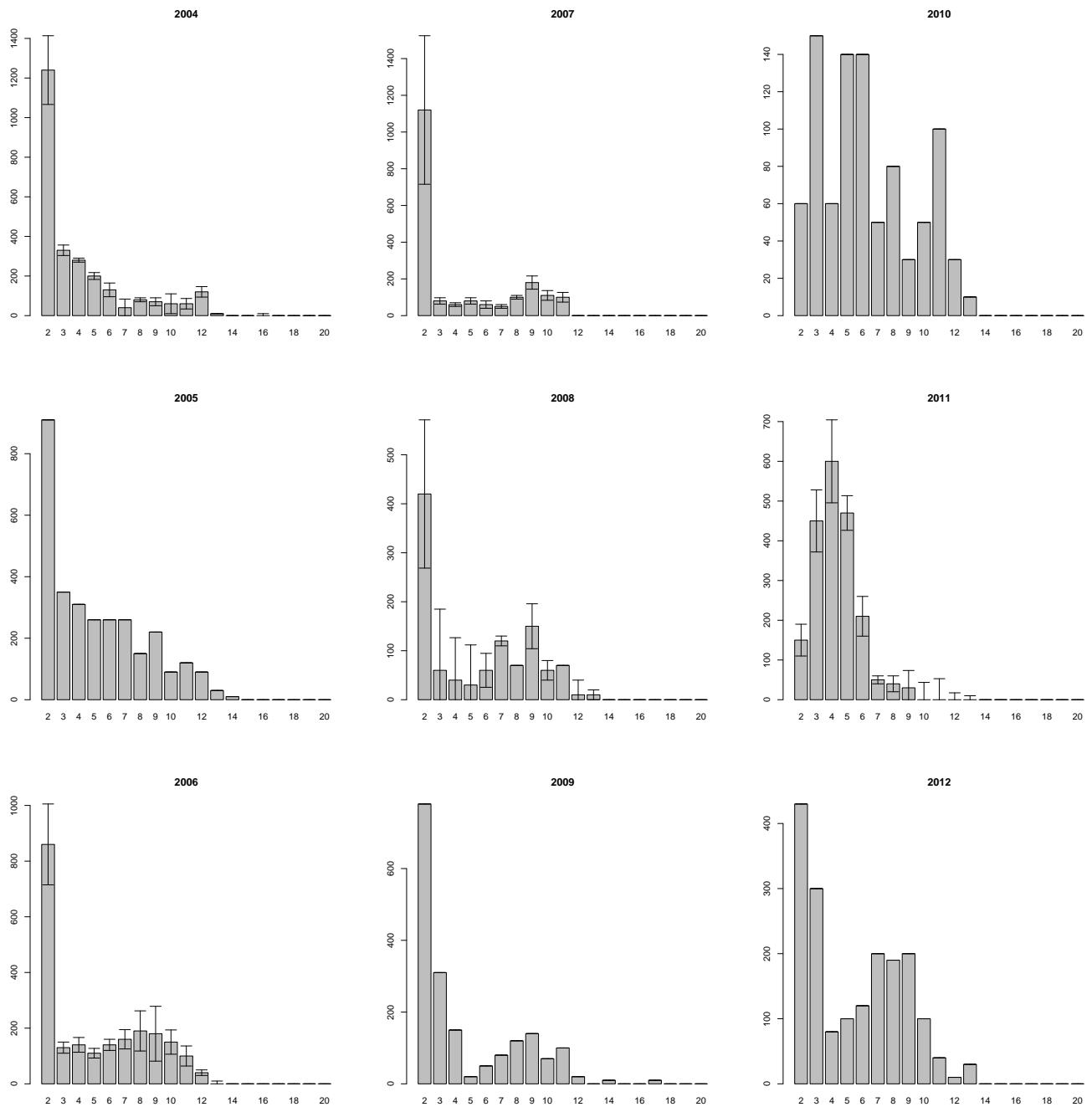


Рис. II (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

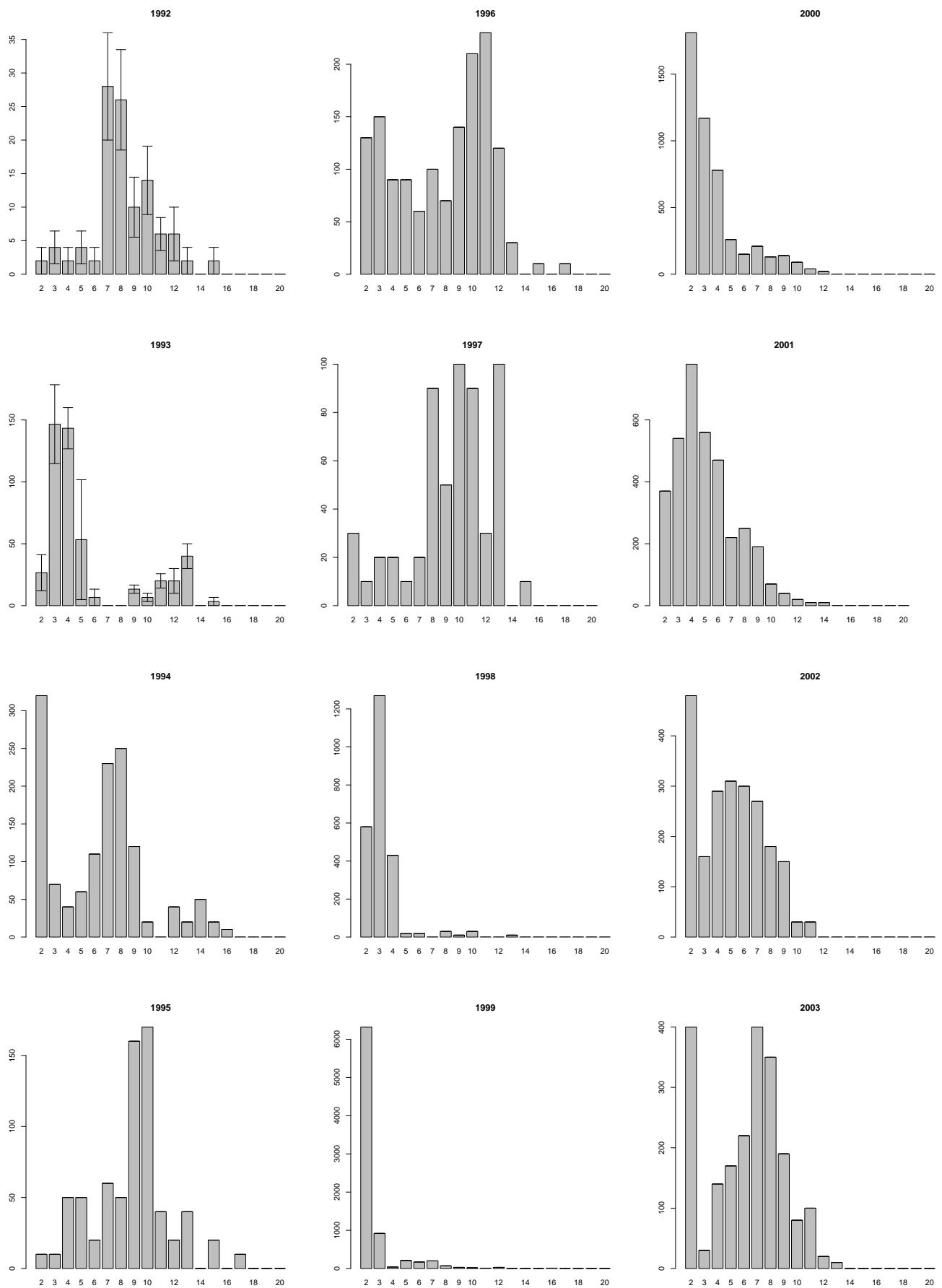


Рис. III. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

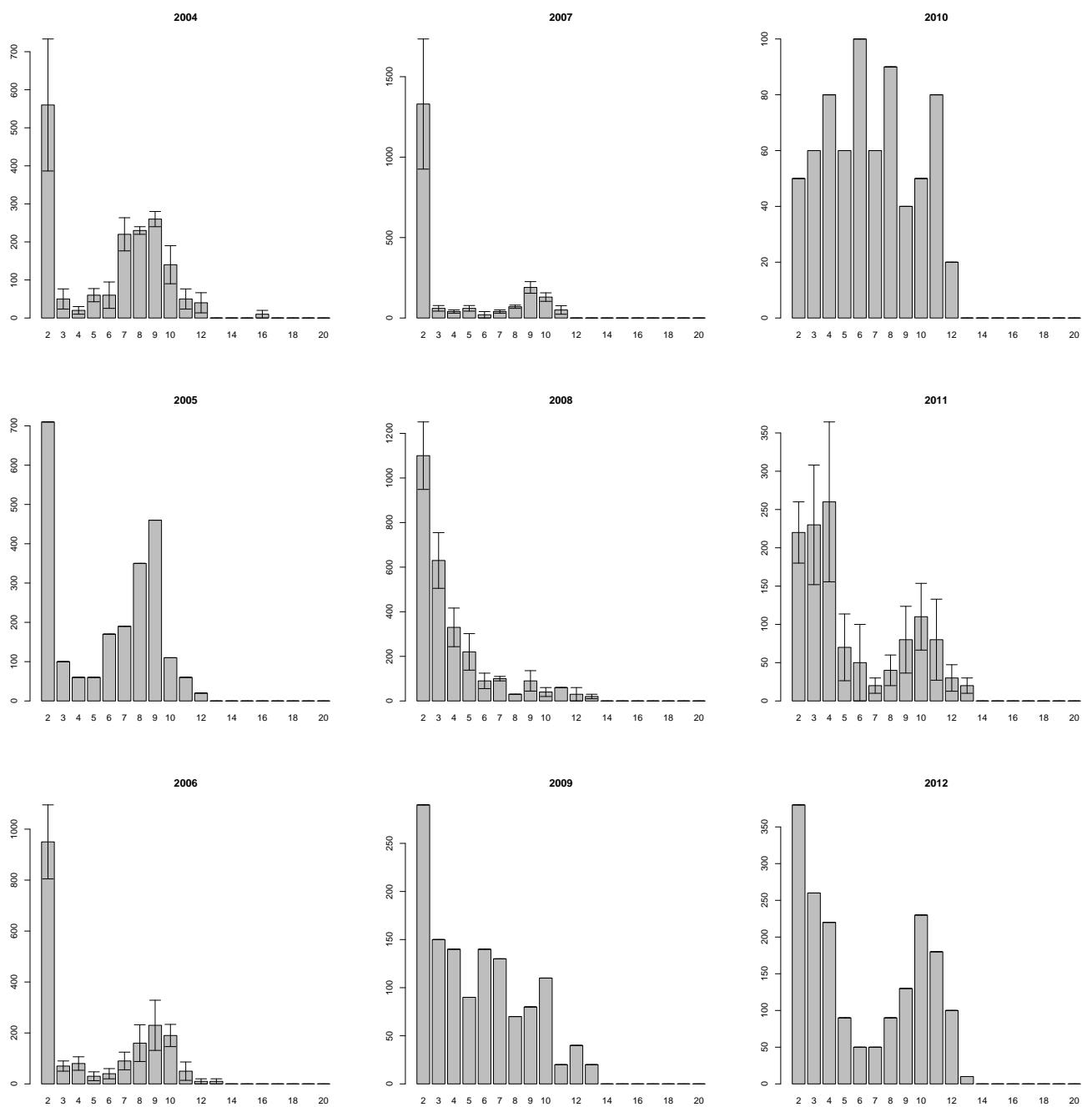


Рис. III (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

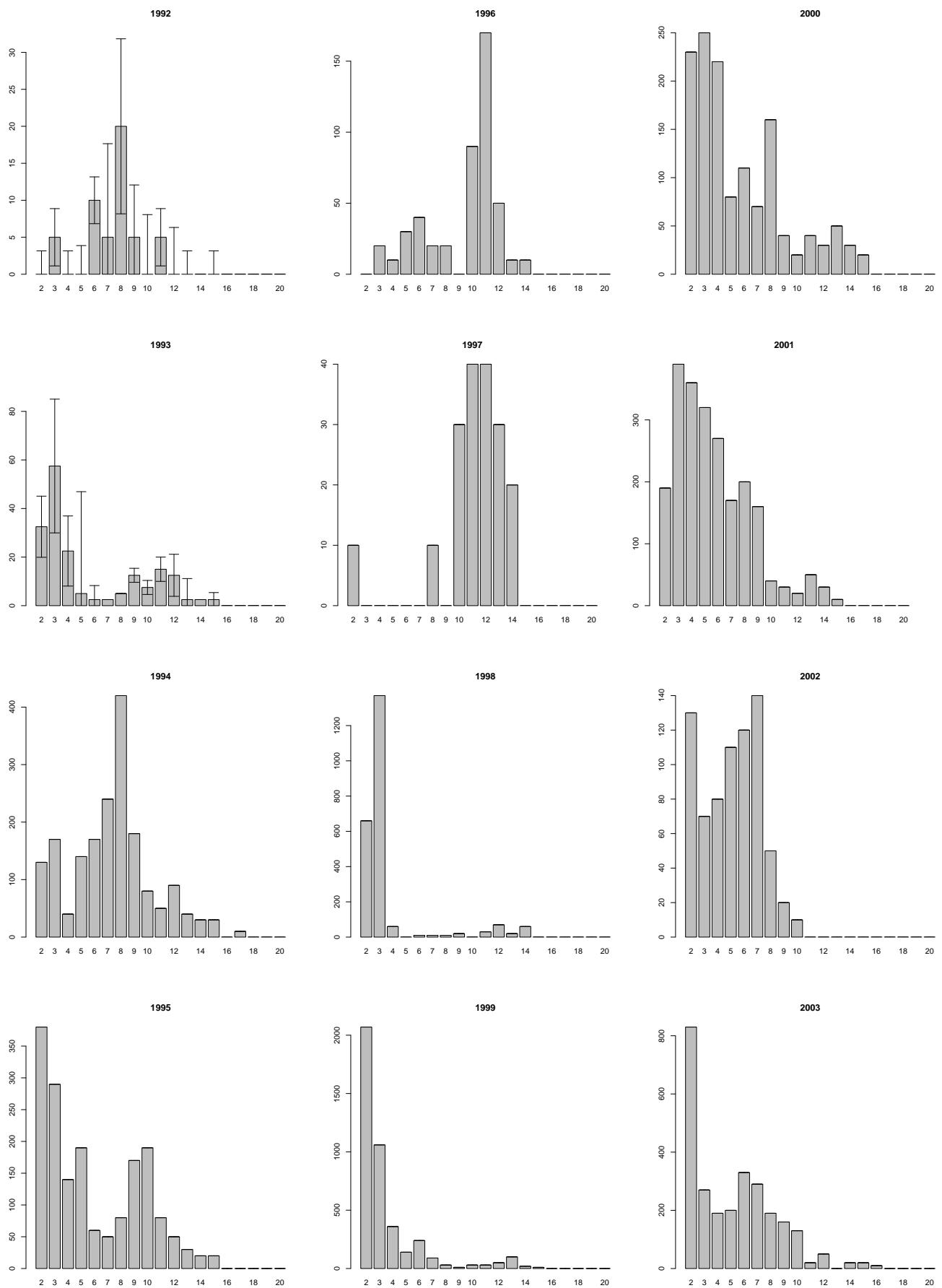


Рис. IV. Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

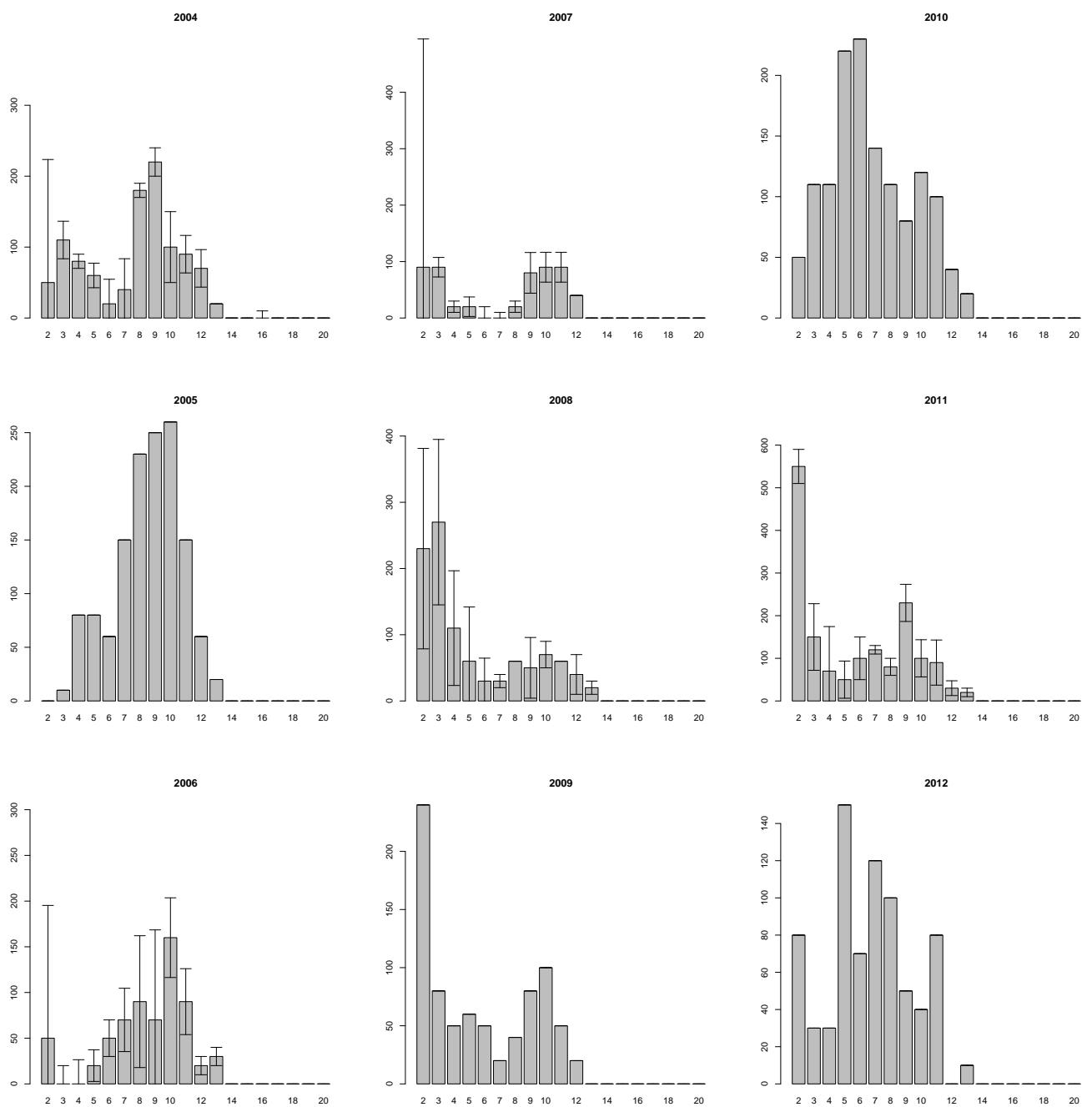


Рис. IV (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

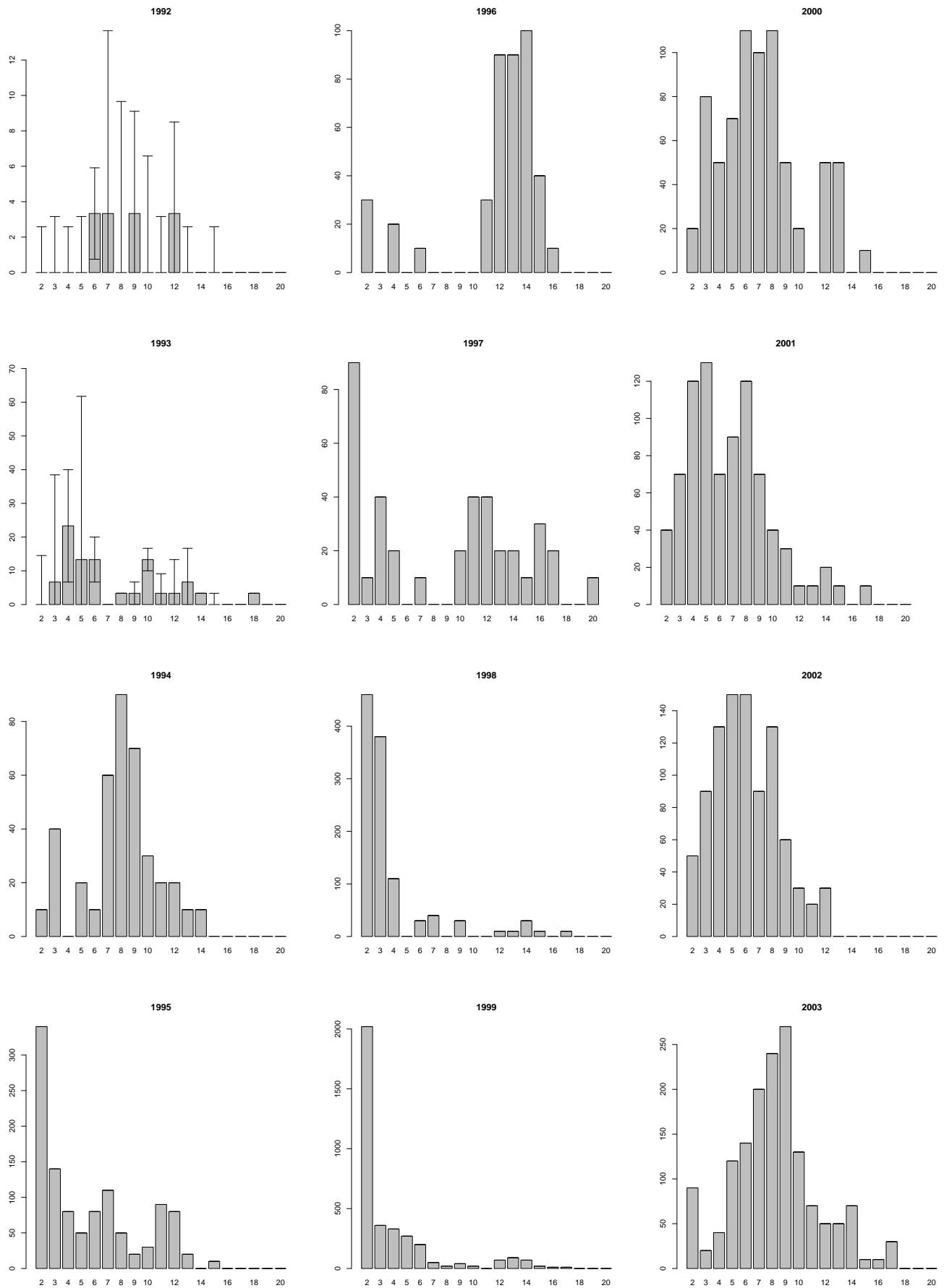


Рис. V. Размерная структура *Macoma balthica* в районе нуля глубин о. Горелого

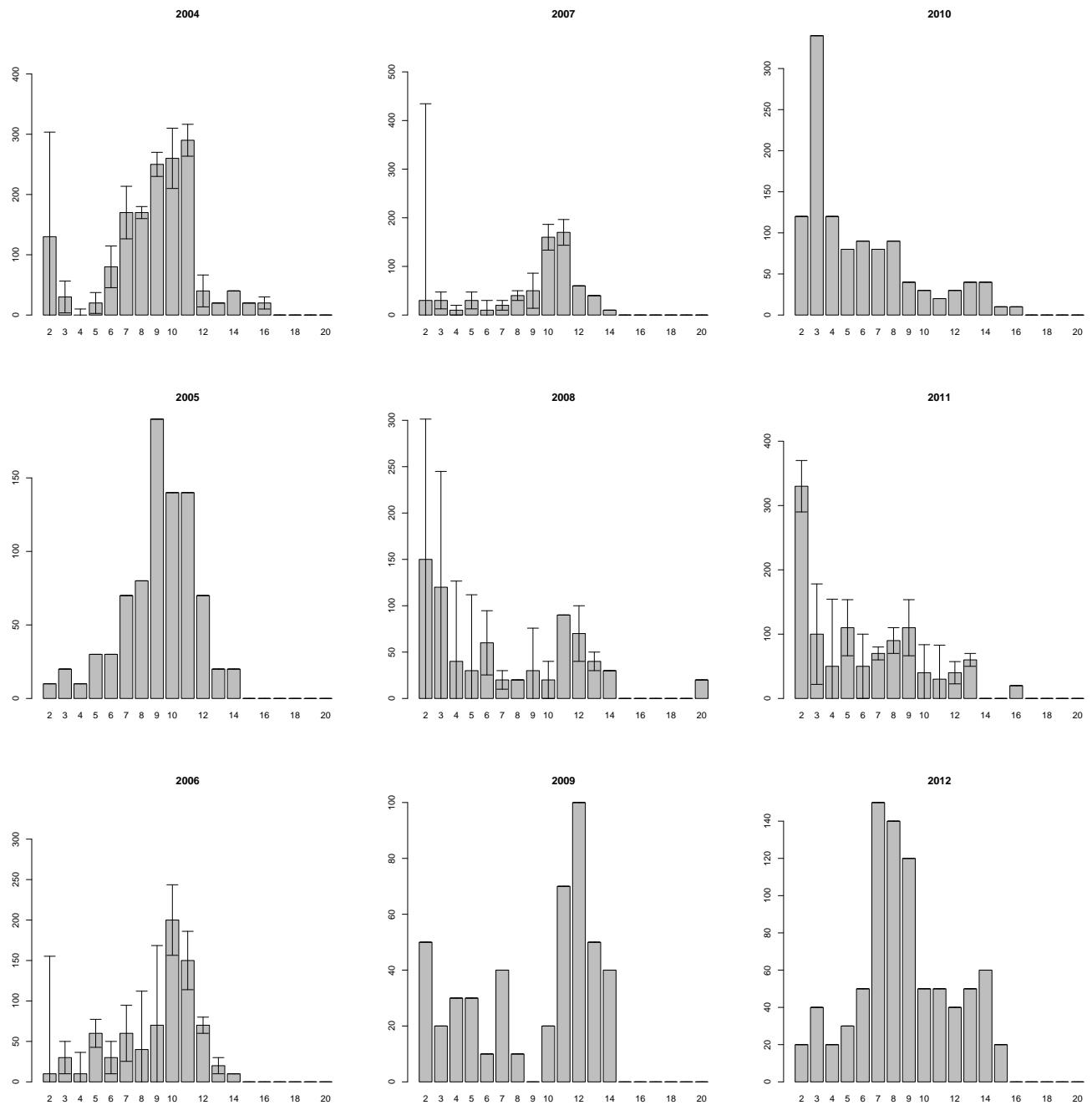


Рис. V (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин о. Горелого

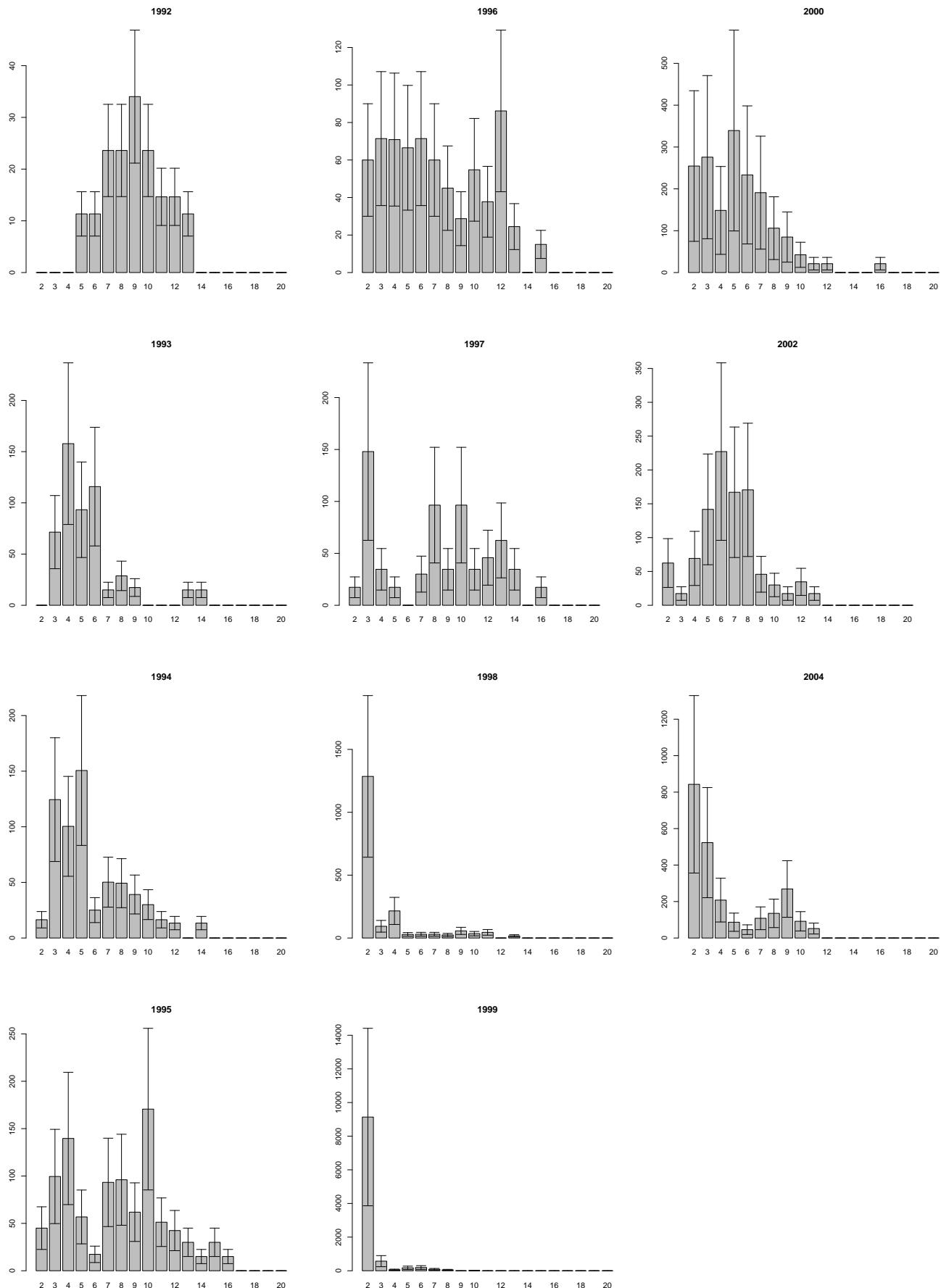


Рис. VI. Размерная структура *Macoma balthica* на верхнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувеньга

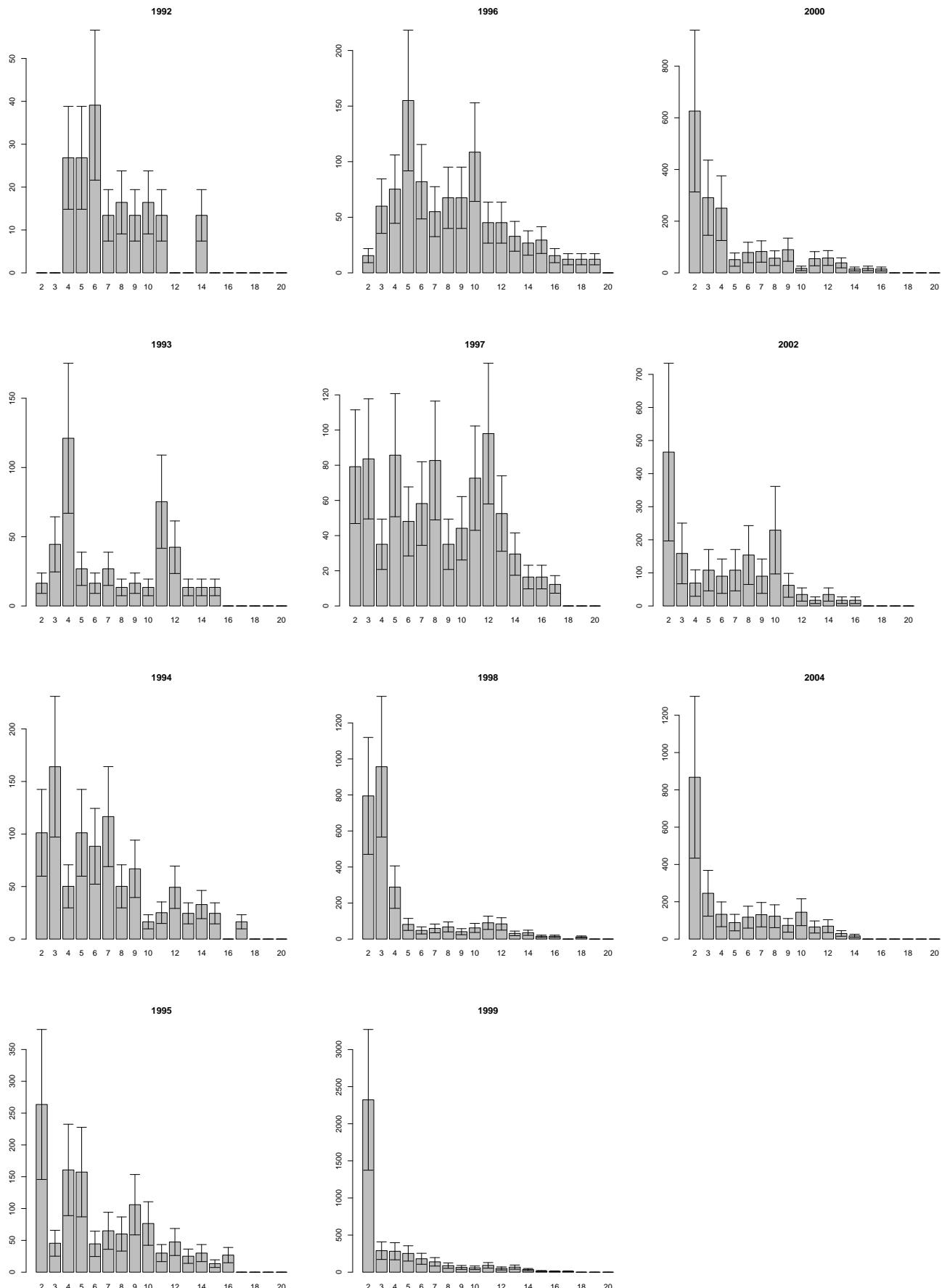


Рис. VII. Размерная структура *Macoma balthica* в пояссе фукоидов материковой литорали в районе пос. Лувенъга

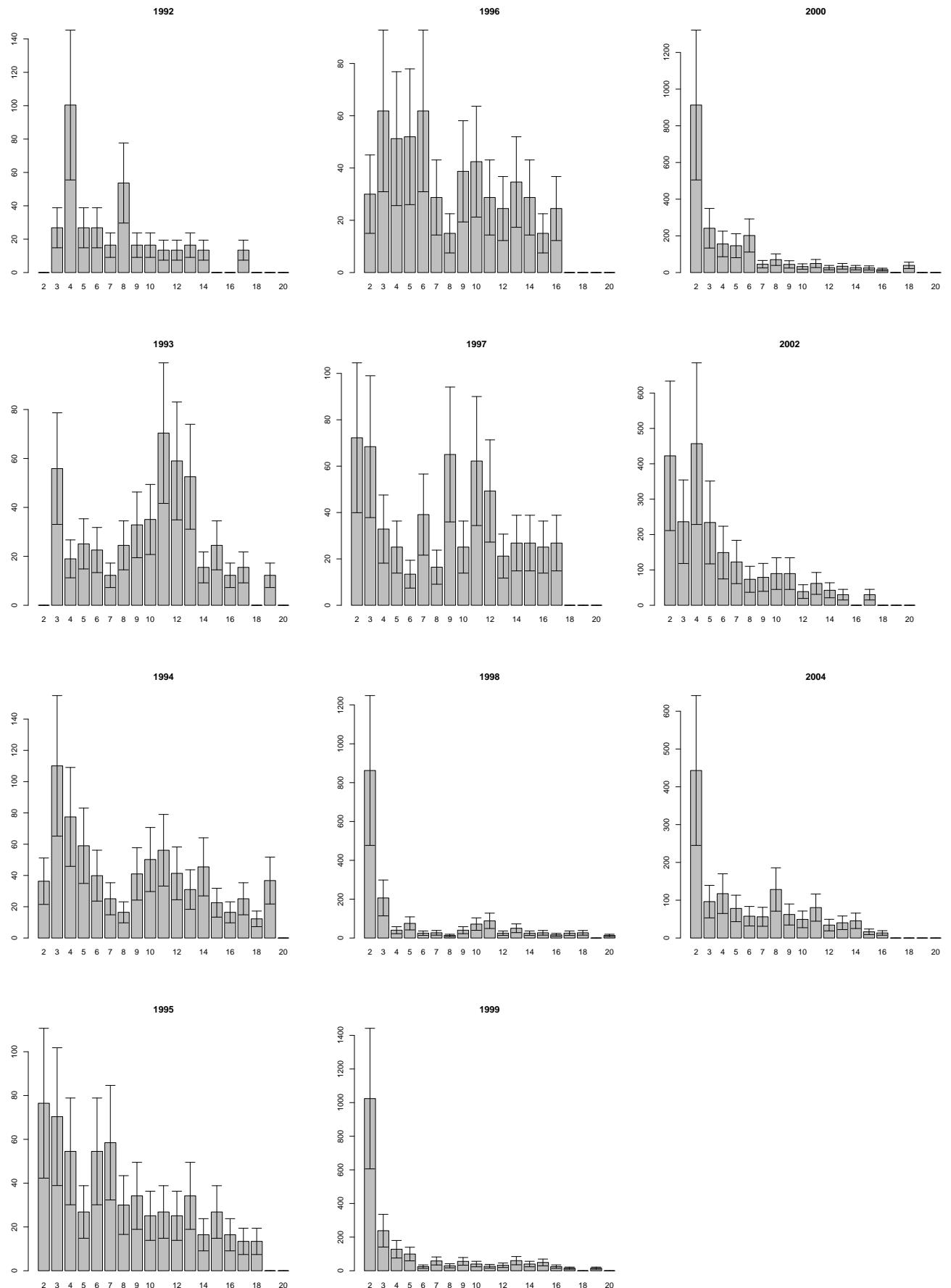


Рис. VIII. Размерная структура *Macoma balthica* в поясе взморника *Zostera marina* материковой лitorали в районе пос. Лувенъга

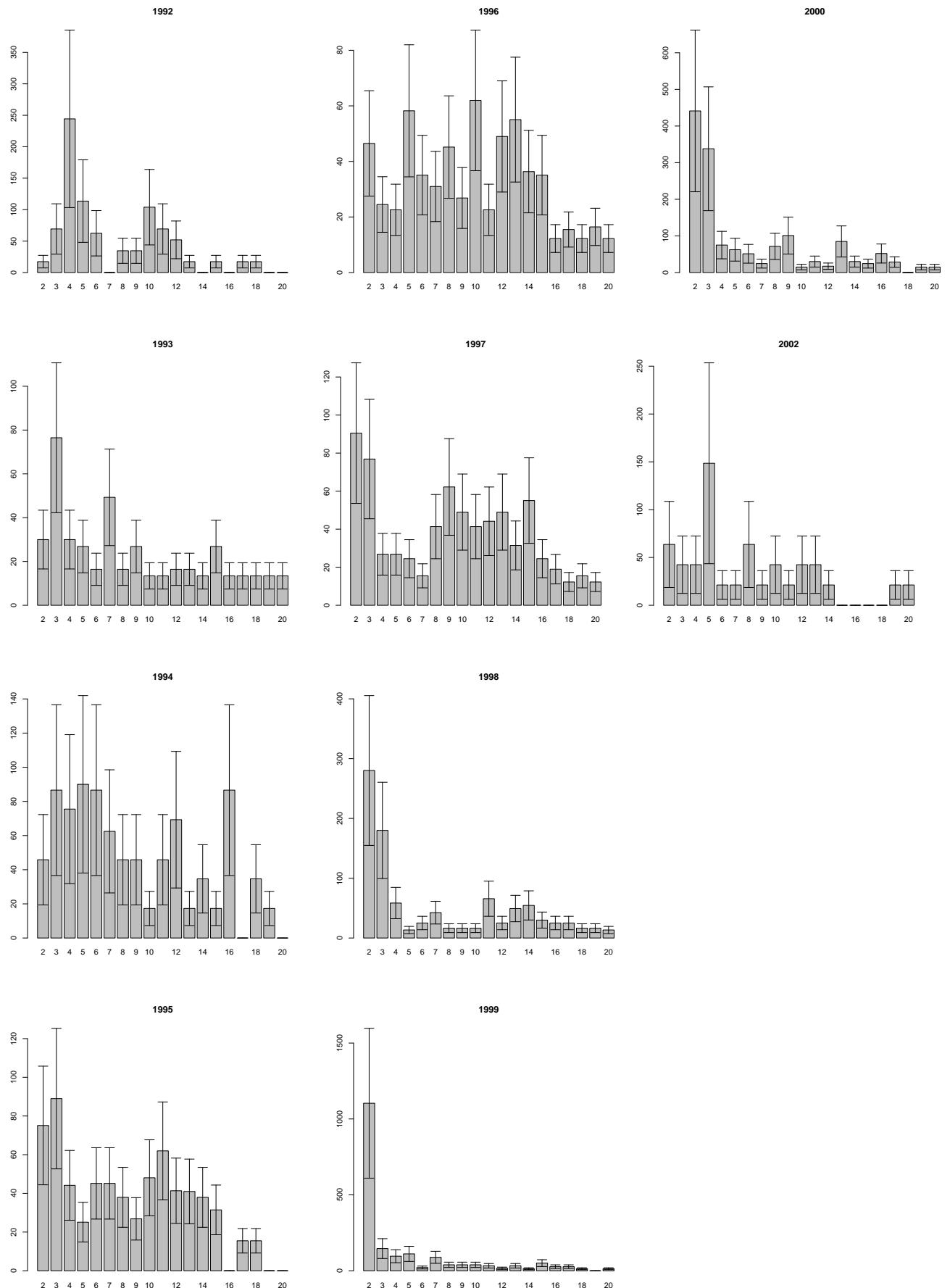


Рис. IX. Размерная структура *Macoma balthica* на нижнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувенъга

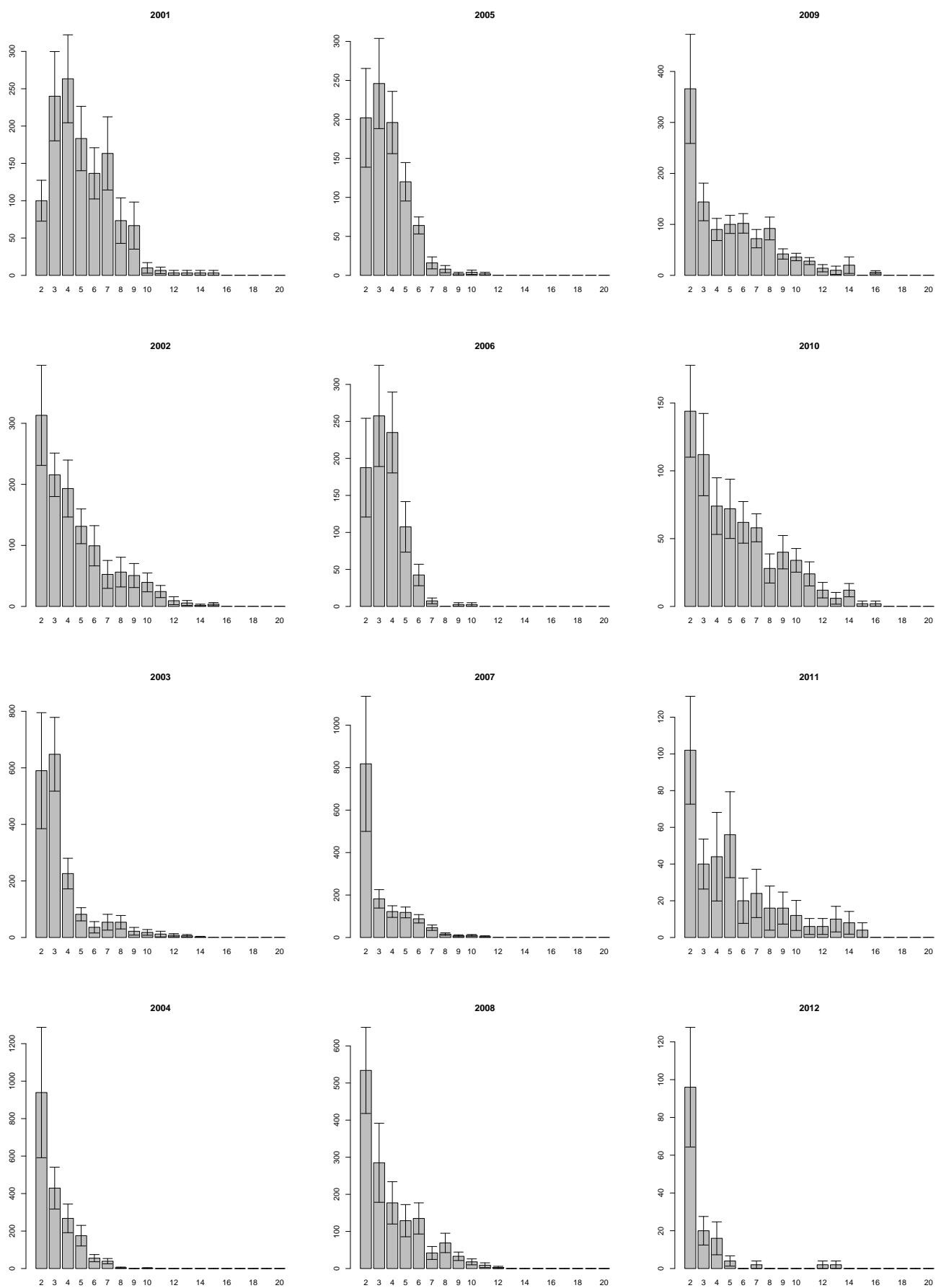


Рис. X. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин в Южной губе о. Ряшкова

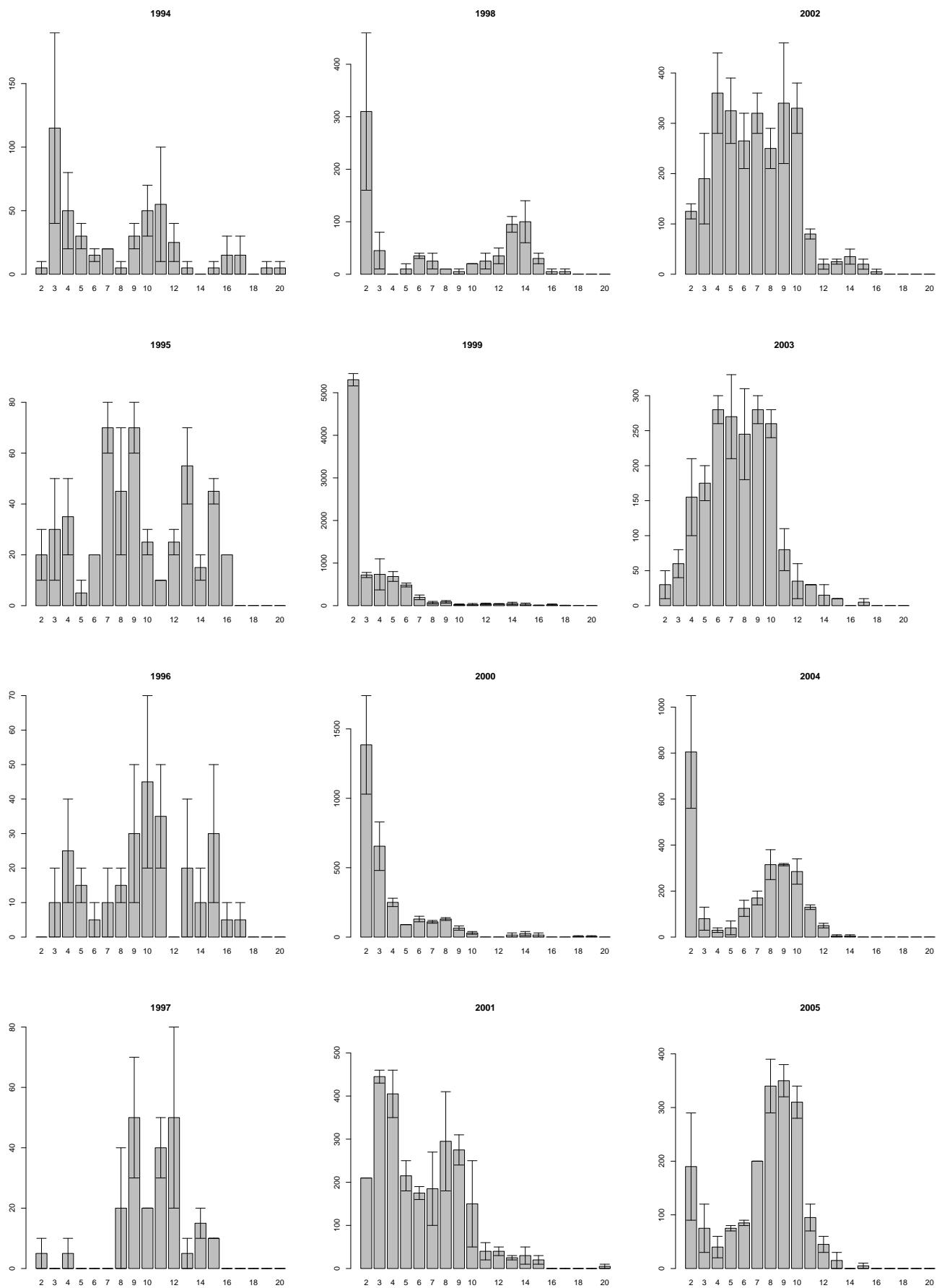


Рис. XI. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Ряшковой салмы

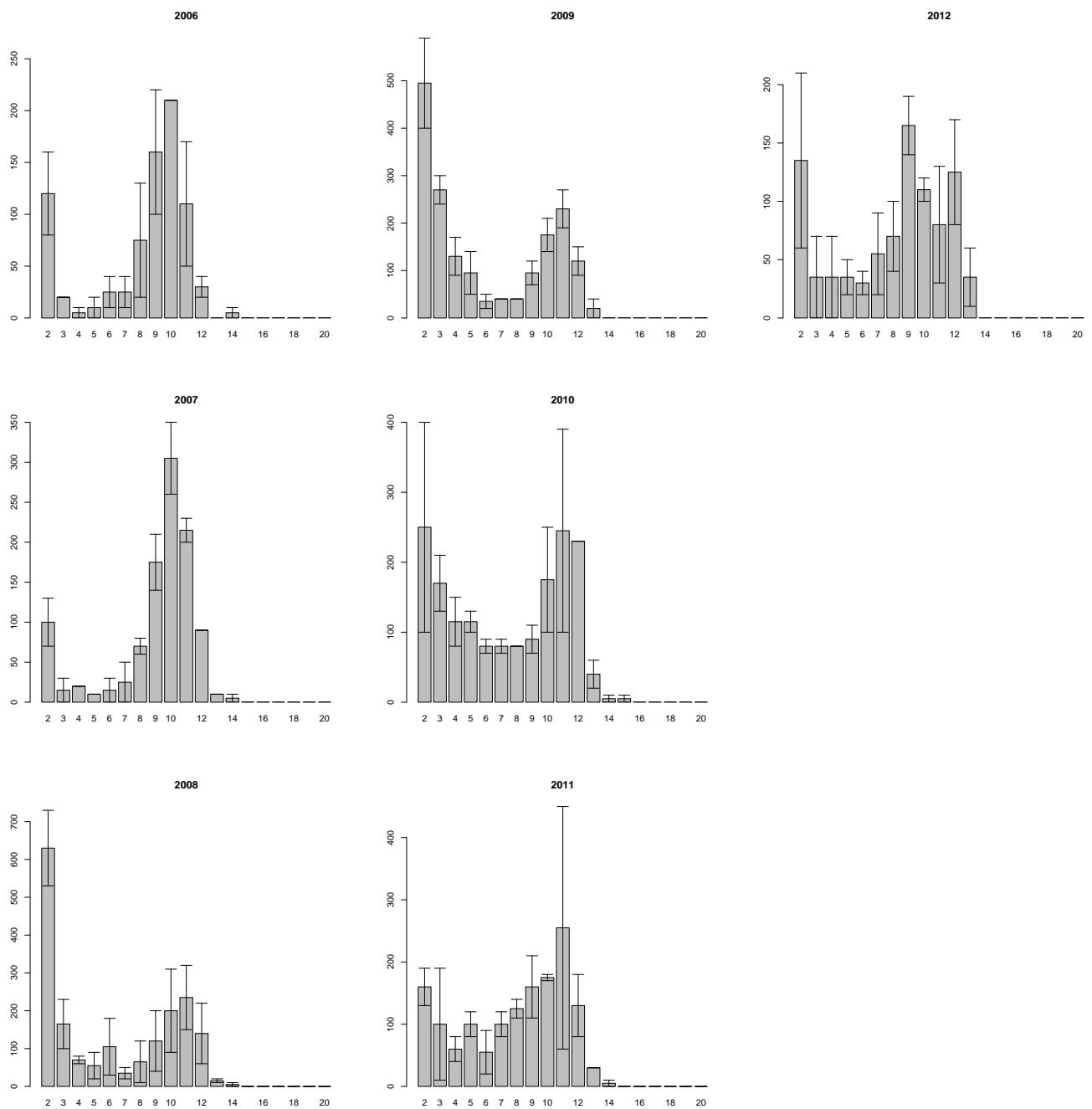


Рис. XI (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Ряшковой салмы

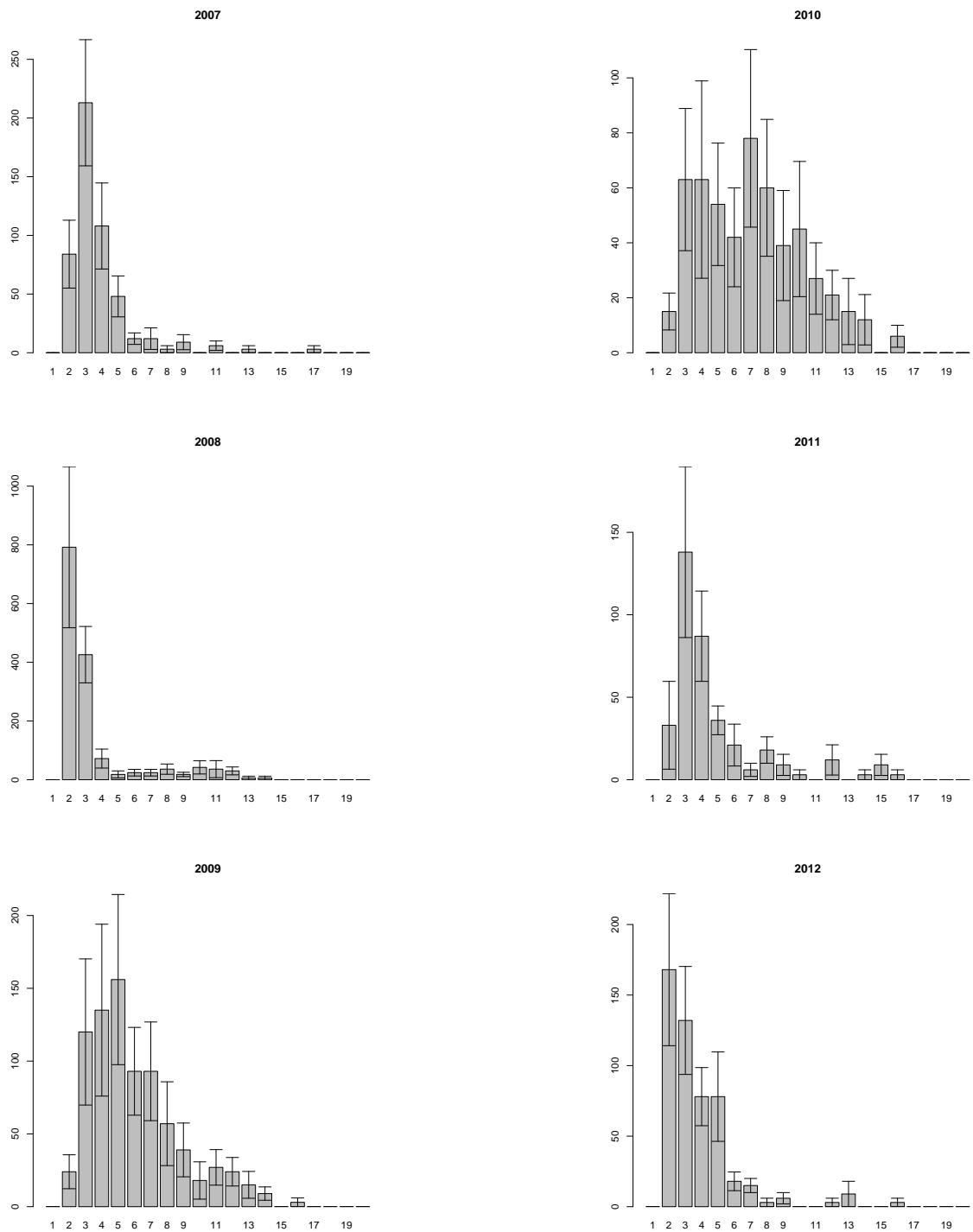


Рис. XII. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин литорали о.Ломнишний

2534 **D Размерная структура *Macoma balthica* в исследованных**  
 2535 **поселениях Баренцева моря**

2536 На всех графиках абсцисса — длина раковины, мм; ордината — численность особей,  
 2537 экз./м<sup>2</sup>. Указано средняя численность особей определенного размера ± ошибка средней.

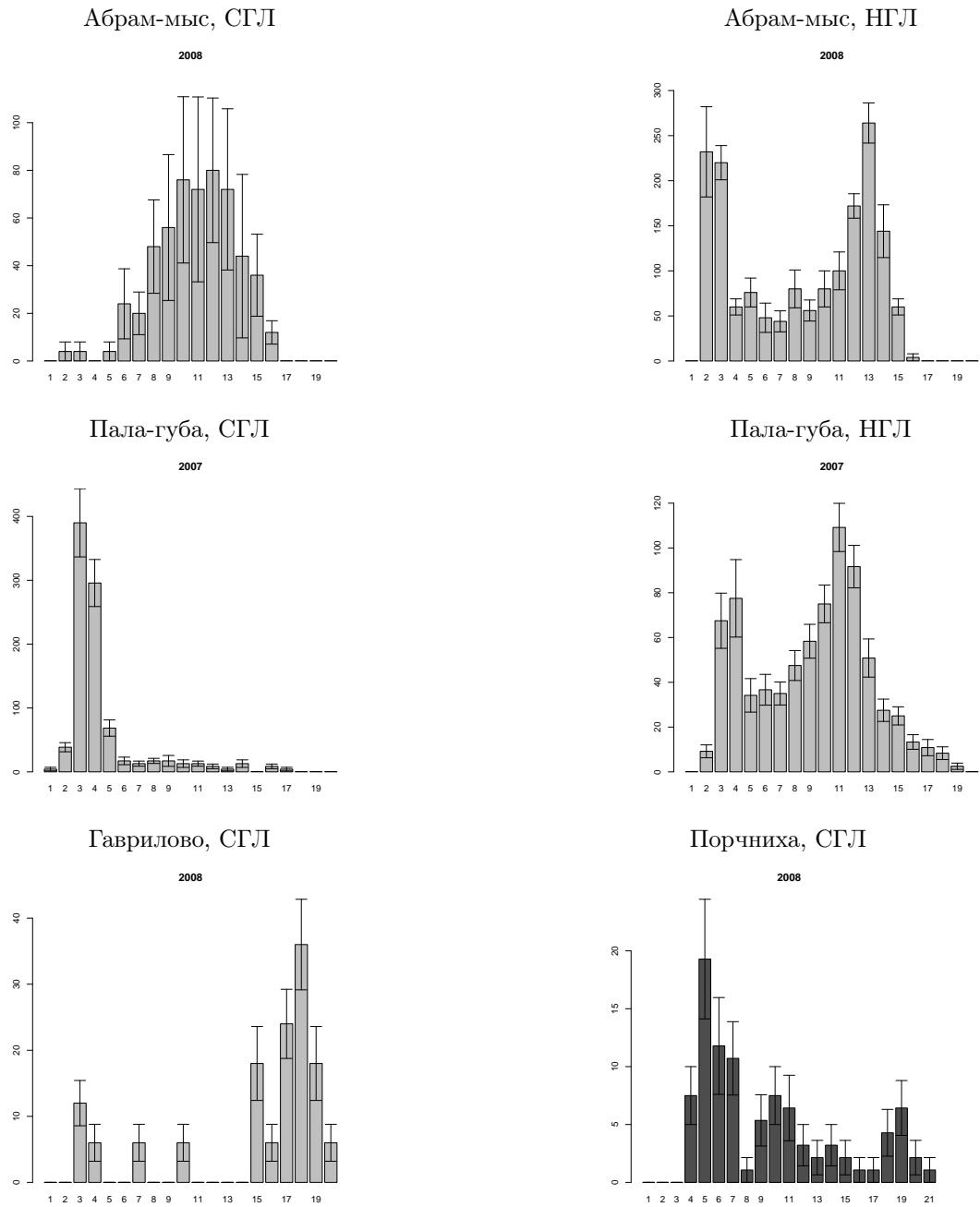
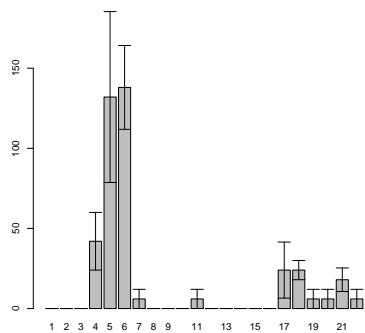


Рис. XIII. Размерная структура *Macoma balthica* в поселениях Мурманского побережья Баренцева моря

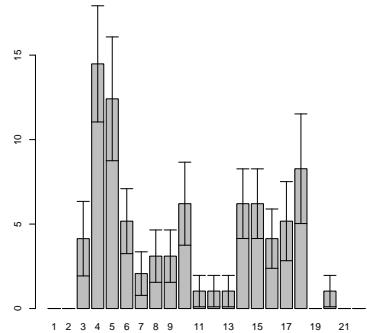
Ярнышная, ВГЛ

2008



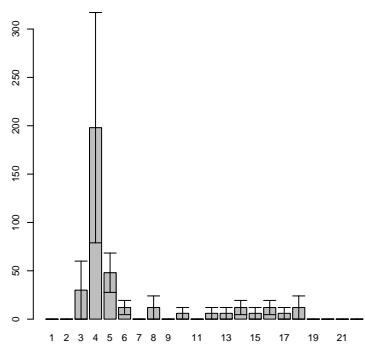
Ярнышная, СГЛ

2007



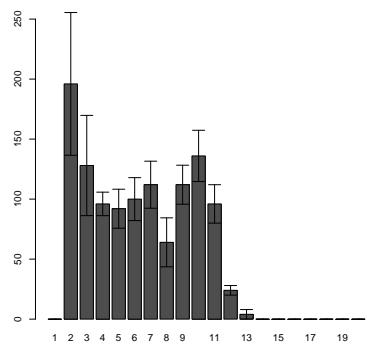
Ярнышная, НГЛ

2008



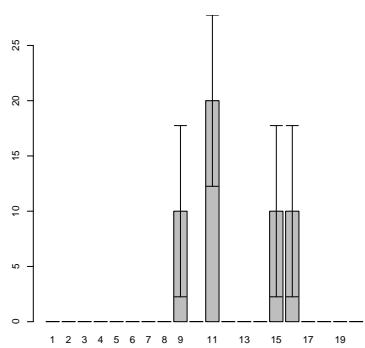
Ивановская, ВСЛ

2008



Шельпино, ВГЛ

2008



Шельпино, СГЛ

2008

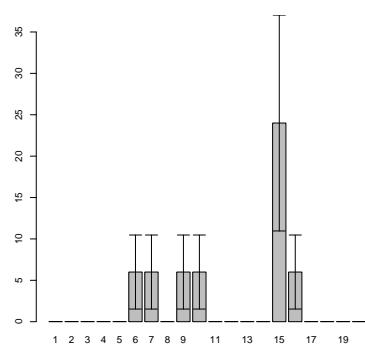


Рис. XIII (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в поселениях Мурманского побережья Баренцева моря

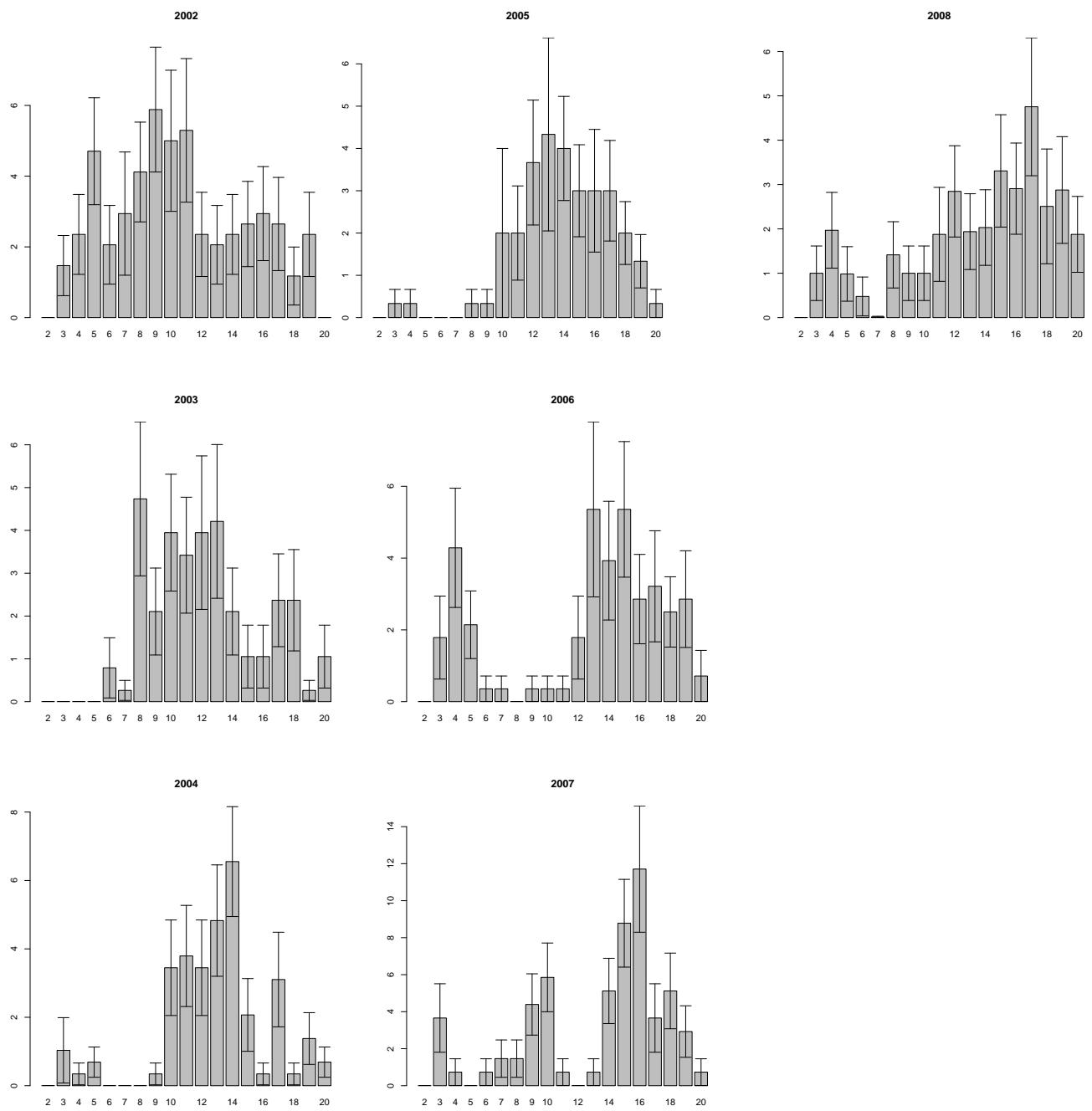


Рис. XIV. Размерная структура *Macoma balthica* на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкая

2538    **E Ростовые характеристики *Macoma balthica* на Мурман-**  
2539    **ском побережье Баренцева моря**

2540       В таблицах данного приложения приведены средние длины колец остановки роста у  
2541       моллюсков разных возрастов.

2542       Обозначения во таблицах:

2543        $N$  — количество особей данного возраста, экз.;  
2544        $L_{min}$  — минимальная длина особей данного возраста, мм;  
2545        $L_{max}$  — максимальная длина особей данного возраста, мм;  
2546        $L_{aver}$  — средняя длина моллюсков данного возраста, мм;  
2547        $m_L$  — ошибка средней,  
2548       1к — 13к — длина колец остановки роста;  
2549        $L_{kaver}$  — средняя длина данного кольца остановки роста, мм;  
2550        $m_{L_k}$  — ошибка средней;  
2551        $L_{kmin}$  — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм;  
2552        $L_{kmax}$  — максимальная длина данного кольца остановки роста.  
2553

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

2554 F Обилие *Macoma balthica* в европейской части ареала

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

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

продолжение таблицы XIX								
участок	акватория	широта	долгота	$N_{min}$	$N_{max}$	$N_{mean}$	$B_{mean}$	источник
Копорская и Луж- ская губа Финско- го залива	Балтийское	59,71	28,31				43,2	Максимов, 2009
Tvarminne	Балтийское	59,83	23,17		855			S. G. Segerstråle, 1969
Tvarminne	Балтийское	59,83	23,17	62	1084	321	42,2	Aschan, 1988
Tvarminne	Балтийское	59,83	23,17	353	1078	715		Laine [et al.], 2003
Tvarminne	Балтийское	59,83	23,17	190	990	590		ibid.
Aland Islands	Балтийское	60,17	20,53	600	1200	850		Boström, Bonsdorff, 2000
Aland Islands	Балтийское	60,38	19,64		1360	230		Bonsdorff, Norkko, Boström, 1995
Skjellvika, Oydegard	Норвежское	63,01	8,00		121			Sneli, 1968
Borgenfjord, Sund	Норвежское	63,86	11,31	8	270	109		Strömgren, Lande, Engen, 1973
Borgenfjord, Lorvikleiret	Норвежское	63,88	11,37	0	139	64		ibid.
Borgenfjord, Korsen	Норвежское	63,95	11,38	62	370	207		ibid.
Долгая губа, Со- ловки	Белое	65,06	35,75		1556			В. М. Хай- тов [и др.], 2007
Lakselvvatn	Норвежское	65,91	13,1		142	77		J. W. Jensen, Nøst, Stokland, 1985
пролив Подпахта	Белое	66,30	33,62	372	688	530	1,8	authors data
бухта Клющиха (о. Кереть)	Белое	66,31	33,78	362	1136	647,3	1,1	authors data
бухта Клющиха (о. Кереть)	Белое	66,31	33,78	130	1607	678		Н. В. Мак- симович, А. Герасимова, Кунина, 1991
Сухая Салма (о. Кереть)	Белое	66,31	33,65	992	1165	1096	6,2	authors data

продолжение таблицы XIX на следующей странице

продолжение таблицы XIX								
участок	акватория	широта	долгота	$N_{min}$	$N_{max}$	$N_{mean}$	$B_{mean}$	источник
Сухая Салма (о. Кереть)	Белое	66,31	33,65	22	1114	410		Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991
Лисья губа	Белое	66,31	33,57	1006	2832	1728	1,9	authors data
губа Сельдяная	Белое	66,34	33,62	42	2089	669	20,25	Varfolomeeva, Naumov, 2013
Круглая губа, Картеш	Белое	66,34	33,64			545		В. М. Хайтов [и др.], 2007
Медвежья губа	Белое	66,35	33,60	53	3300	618	41,96	Varfolomeeva, Naumov, 2013
губа Подволочье	Белое	66,52	33,20	120	1240			Семенова, 1974
Ермолинская губа	Белое	66,55	33,05	75	400			там же
БВС МГУ	Белое	66,55	33,10	80	2760			там же
губа Лобаниха (о. Великий)	Белое	66,56	33,20	20	810			там же
Пеккелинская губа	Белое	66,59	32,96	43	980			там же
остров Ломнишний	Белое	66,98	32,62	378	1530	713	25,03	authors data
Южная губа о. Ряшкова	Белое	67,01	32,57	142	1913	1082	20,42	authors data
Фукусовая губа о. Ряшкова	Белое	67,01	32,58			285		В. М. Хайтов [и др.], 2007
Западная Ряшковая салма, о. Ряшков	Белое	67,01	32,54	220	8530	1811	106,67	authors data
о. Горелый, Лувенъга	Белое	67,09	32,68	13	2740	1079	68,83	authors data
материковая литораль, Лувенъга	Белое	67,10	32,71	94	7240	1504	85,13	authors data
эстуарий р. Лувенъги	Белое	67,10	32,69	55	3330	1449	81,49	authors data
губа Ивановская	Баренцево	68,29	38,71	1208	1208	1208	75	authors data
Печорская губа	Печорская губа	68,59	55,22			654	267,84	Denisenko [et al.], 2003
Северное Нагорное, Мурманск	Баренцево	68,9	33,06	390	390	390		authors data
Абрам-мыс	Баренцево	68,98	33,03	540	3350	1898	197	authors data

продолжение таблицы XIX на следующей странице

продолжение таблицы XIX

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

## G Ростовые характеристики *Macoma balthica* в европейской части ареала

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

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

продолжение таблицы XX на следующей странице

продолжение таблицы XX						
место	море	широта	$L_{infty}$	$k$	$\omega$	источник
Tvarminne	Балтийское море	60	9,72	0,8819	8,57	Vogel, 1959
б. Клюпиха	Белое море	66,31	45,24	0,0490	2,22	Н. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1992
б. Клюпиха	Белое море	66,31	475,00	0,0058	2,77	там же
Сухая салма	Белое море	66,31	22,22	0,1369	3,04	там же
Сухая салма	Белое море	66,31	351,00	0,0062	2,18	там же
Ермолинская губа	Белое море	66,55	18,61	0,0556	1,03	Семенова, 1970
ББС МГУ	Белое море	66,55	22,57	0,0424	0,96	там же
Пеккелинская губа	Белое море	66,59	22,20	0,0473	1,05	там же
Абрам-мыс	Баренцево море	68,98	30,17	0,0468	1,41	наши данные
Порчниха	Баренцево море	69,08	33,03	0,0970	3,21	наши данные
Ярнышная	Баренцево море	69,09	193,00	0,0061	1,17	наши данные
Ярнышная	Баренцево море	69,09	49,50	0,0520	2,57	наши данные
Шельпино	Баренцево море	69,1	26,55	0,0619	1,64	наши данные
Дальне-Зеленецкая	Баренцево море	69,11	352,89	0,0044	1,55	наши данные
Дальне-Зеленецкая	Баренцево море	69,11	20,09	0,1284	2,58	наши данные
Гаврилово	Баренцево море	69,17	75,80	0,0223	1,69	наши данные
Гаврилово	Баренцево море	69,17	55,27	0,0252	1,39	наши данные

2559 Н Источники данных о росте *Macoma balthica* в европейской части ареала

2560

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