

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
КАФЕДРА ИХТИОЛОГИИ И ГИДРОБИОЛОГИИ

На правах рукописи
УДК xxx.xxx

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., доцент
Максимович Н.В.

Санкт-Петербург – 2014

Содержание

1 Введение	4
1.1 Цели и задачи	5
2 Материал и методика	7
2.1 География исследований	7
2.2 Характеристика местообитаний	7
2.3 Описание сообществ, включающих <i>Macoma balthica</i>	9
2.4 Изучение микрораспределения <i>Macoma balthica</i>	10
2.5 Изучение структуры поселений <i>Macoma balthica</i>	10
2.6 Изучение динамики поселений <i>Macoma balthica</i>	11
2.7 Баренцево море	12
2.8 Изучение линейного роста <i>Macoma balthica</i>	13
3 Характеристика района исследования	15
3.1 Географическое и физиономическое описание	15
3.2 Характеристики грунта	19
4 Биотический фон в сообществах <i>Macoma balthica</i>	21
5 Микрораспределение	27
5.1 Пала-губа	27
5.2 Дальнезеленецкая	28
5.3 Ярнышная	28
6 Численность <i>Macoma balthica</i>	33
6.1 Белое море	33
6.2 Баренцево море	39
6.3 Влияние состава грунта на численность <i>Macoma balthica</i>	42
7 Размер моллюсков <i>M. balthica</i> в возрасте 1 года	43
8 Линейный рост <i>Macoma balthica</i>	47
9 Динамика обилия <i>M. balthica</i>.	55
9.1 Эстуарий реки Лувеньги.	55
9.2 Илистая губа острова Горелый.	56
9.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга	56
9.4 Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова.	57
9.5 Южная губа острова Ряшкова	58
9.6 Остров Ломнишний	58

9.7	Анализ динамики численности <i>Macoma balthica</i> в Кандалакшском заливе Белого моря	58
9.8	Синхронность динамики численности <i>Macoma balthica</i> в Кандалакшском заливе Белого моря	59
9.9	Дальний пляж губы Дальнезеленецкая	61
10	Количественные характеристики формирования спата в поселениях <i>Macoma balthica</i> на литорали губы Чупа (Белое море)	68
	Список литературы	74
A	Приложение. Ростовые характеристики <i>Macoma balthica</i> на Мурманском побережье Баренцева моря	77

¹ 1 Введение

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

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

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

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

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

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

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 отдель-
52 ных локальных поселений, которые, на первый взгляд, весьма разнородны. Кроме того,
53 до сих пор совершенно не изучен вопрос о факторах, влияющих на динамику поселений
54 *Macoma balthica* в арктических морях. Данный вопрос подробно разобран для Ваттово-
55 го моря (Beukema, Dekker, Jansen, 2009; Hiddink, Marijnissen [и др.], 2002; Hiddink, ter
56 Hofstede, Wolff, 2002), однако прямой перенос полученных результатов представляется
57 невозможным из-за климатических различий между регионами.

58 1.1 Цели и задачи

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

61 Для достижения данной цели мы поставили следующие задачи.

- 62 1. Изучение размерной и возрастной структуры в различных местообитаниях для опи-
63 сания эффектов внутрипопуляционной гетерогенности маком;
- 64 2. изучение многолетней динамики поселений маком;
- 65 3. изучение структуры сообществ макробентоса в изучаемых биотопах для выявления
66 биотических взаимодействий видов;
- 67 4. изучение абиотических характеристик местообитаний (температура, соленость, осуш-
68 ка, грунт);
- 69 5. изучение показателей линейного роста маком для шкалирования изученных поселе-
70 ний по степени оптимальности условий обитания;
- 71 6. изучение микрораспределения маком в местообитаниях для изучения хорологиче-
72 ских аспектов формирования поселений маком;
- 73 7. изучение численности спата для изучения механизмов, определяющих пополнение
74 локальных поселений.

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

⁷⁹ 2 Материал и методика

⁸⁰ 2.1 География исследований

⁸¹ 2.1.1 Белое море

⁸² В вершине Кандалакшского залива наблюдения проводили на 6 участках в рамках
⁸³ работы экспедиций Группы исследований прибрежных сообществ Лаборатории экологии
⁸⁴ морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ (рис. 1). Три участка расположены в рай-
⁸⁵ оне Лувеньгских шхер: эстуарий реки Лувеньги, Илистая губа острова Горелого и участок
⁸⁶ материковой лitorали в 800 метрах западнее поселка Лувеньга. Один участок был распо-
⁸⁷ ложен на лitorали острова Ряшков в Западной Ряшковой салме (Северный архипелаг).
⁸⁸ В работе использованы данные Д. А. Аристова из Южной губы о. Ряшков и с.о. Большой
⁸⁹ Ломнишний (Северный архипелаг) (рис. 1).

⁹⁰ В районе губы Чупа исследования проводили на 4 участках (рис. 2) в ходе экспедиций
⁹¹ кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Два участка были расположены на лито-
⁹² рали острова Кереть — в Сухой салме и бухте Ключиха. Один участок был расположен
⁹³ на материковой лitorали пролива Подпахта и один — в бухте Лисьей.

⁹⁴ Также в работе использованы данные ББС «Картеш» ЗИН РАН по обилию маком в
⁹⁵ губах Медвежья и Сельдянная (Varfolomeeva, Naumov, 2013) (рис. 2).

⁹⁶ 2.1.2 Баренцево море

⁹⁷ Материал в акватории Баренцева моря был собран в ходе студенческой баренцево-
⁹⁸ морской экспедиции СПбГУ. Всего было исследовано 8 участков — 2 в Кольском заливе
⁹⁹ (рис. ??) и 6 в прибрежной зоне Восточного Мурмана (рис. ??). Участки лitorали в Коль-
¹⁰⁰ ском заливе были расположены на побережье в районе Абрам-мыса и в Пала-губе, в районе
¹⁰¹ города Полярный. На Восточном Мурмане исследованные участки лitorали были распо-
¹⁰² ложены в губах Гавриловская, Ярнышная, Дальнезеленецкая, Шельпинская, Порчиха и
¹⁰³ Ивановская.

¹⁰⁴ Также в работе использованы данные К. В. Щунькиной и Е. А. Генельт-Яновского по
¹⁰⁵ обилию маком в губе Печенга (Западный Мурман) (рис. ??), и в районе Северного Нагор-
¹⁰⁶ ного и Ретинского (Кольский залив) (рис. ??).

¹⁰⁷ 2.2 Характеристика местообитаний

¹⁰⁸ Для всех участков было составлено физиономическое описание.

¹⁰⁹ Удобной комплексной оценкой гидродинамики региона и условий питания дегритофаг-
¹¹⁰ гов служат показатели состава грунта. Поэтому на ряде исследованных участков были
¹¹¹ отобраны образцы грунта. В экспедиции после отбора из грунта выбирали крупных жи-
¹¹² вотных (червей, раков, моллюсков, приапулид), образцы высушивали и упаковывали для
¹¹³ отправки в город. В городе образцы досушивали в термостате при температуре 105°C до
¹¹⁴ момента, когда масса образца переставала изменяться. Из каждого образца брали по три

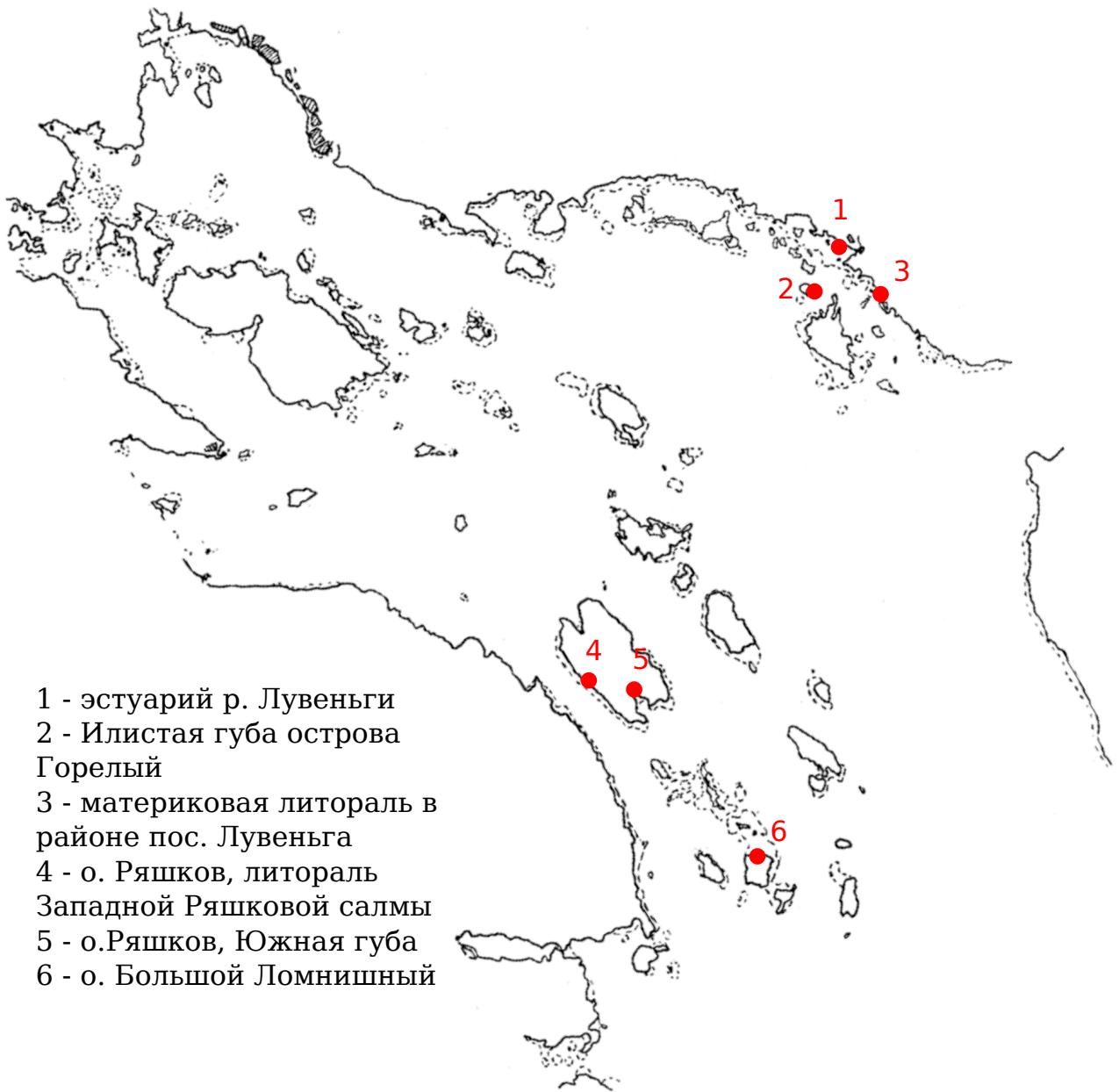


Рис. 1. Исследованные участки в вершине Кандалакшского залива Белого моря



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

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

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

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

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

128

129 2.3 Описание сообществ, включающих *Macoma balthica*

130 А что тут про Беломорских?..

131 На каждом участке в акватории Баренцева моря исследовали все горизонты литорали,
132 представленные мягкими грунтами. На каждом горизонте отбирали от 5 до 87 проб (табл.
133 ??). Таким образом, всего было составлено 16 описаний.

134 Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью 1/30 м², из
135 которой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-
136 под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата 1/20 м².
137 Отобранные пробы промывали на сите с диаметром ячеи 1 мм. После промывки из проб
138 выбирали всех особей *Macoma balthica* и представителей сопутствующего макрозообентоса
139 для определения состава сообщества. Представителей сопутствующего макрозообентоса
140 определяли до минимально возможного таксона.

141 Для сравнения видового состава сообщества использовали коэффициент Жаккара. Ре-
142 зультаты визуализировали при помощи кластерного анализа методом ближайшего соседа.
143 Для оценки влияния факторов использовали многомерное шкалирование MDS в сочетании
144 с анализом сходства ANOSIM. Анализы проводили в программе PaSt (Hammer, Harper,
145 Ryan, 2001).

146 2.4 Изучение микрораспределения *Macoma balthica*

147 **квадраты на Белом**

148 **квадраты на Баренцевом** При оценке распределения особей в губе Порчиха в 2007 г.
149 было отобрано 32 пробы рамкой 1/30м², причем пробы брались вплотную друг к другу 4
150 рядами по 8 шт.

151 Вторая схема изучения распределения особей *Macoma baltica* была проведена по мето-
152 дике, описанной Трэшем (Thrush, Hewitt, Pridmore, 1989) с изменением масштаба. Иссле-
153 дования были проведены в августе 2007 г. на илисто-песчаной литорали кутовых участков
154 губ Восточного Мурмана — Ярнышной и Дальнезеленецкой, и в октябре 2007 г. на лито-
155 рали Пала-губы (Кольский залив). Для Дальнезеленецкой губы съемка была повторена в
156 августе 2008 года двукратно.

157 В каждой точке отбиралось по 36 проб площадью 1/30 м², расположенных в пределах
158 участка размером 7,5 × 12 м. Координаты каждой пробы были определены в декартовой
159 системе координат в метрах, один из углов участка служил точкой отсчета. В дальней-
160 шем пробы промывали на сите с диаметром ячей 1 мм. В лаборатории были выбраны и
161 подсчитаны все моллюски, ракообразные и приапулиды.

162 При дальнейшей обработке данных для каждого участка подсчитывали индекс струк-
163 турности (отношение дисперсии к средней арифметической). Для анализа размеров агрега-
164ций были построены коррелограммы, основанные на коэффициенте пространственной
165 автокорреляции Морана (Bjornstad, 2013). Достоверность коэффициентов определяли пер-
166 мутационным методом. Наличие градиентов определяли с использованием корреляцион-
167 ного анализа Кенделла между координатами проб и обилием вида в каждой пробе. Все
168 статистические анализы проводили в статистической среде R (R Core Team, 2014) с 95%
169 доверительной вероятностью ($P < 0,05$).

170 2.5 Изучение структуры поселений *Macoma balthica*

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

174 На каждом участке в акватории Баренцева моря исследовали все горизонты литорали,
175 представленные мягкими грунтами. На каждом горизонте отбирали от 5 до 87 проб (табл.
176 ??). Всего было составлено 16 описаний.

177 Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью 1/30 м², из

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

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

178 которой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-
 179 под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата 1/20 м².
 180 Отобранные пробы промывали на сите с диаметром ячей 1 мм. После промывки из проб
 181 выбирали всех особей *Macoma balthica*.

182 Маком измеряли с точностью 0,1 мм и взвешивали с точностью 10 мг. У всех особей из-
 183 меряли максимальный линейный размер (длину). В дальнейшем по этим данным строили
 184 графики размерной структуры поселений.

185 Кроме того, у моллюсков подсчитывали количество меток зимней остановки роста, ко-
 186 торое принимали как возраст моллюсков — число прожитых зим (например, 4+ это особи
 187 возрастом от 4 до 5 лет). Таким образом были получены оценки возрастной структуры
 188 поселений *M. balthica*.

189 2.6 Изучение динамики поселений *Macoma balthica*

190 2.6.1 Белое море

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

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

196 Структура материала представлена в таблице 2.

197 На каждом исследованном участке отбирали 3 – 25 проб площадью 1/30 – 1/10 м²,

198 которые затем промывали на сите с диаметром ячей 0,5 – 1 мм. В пробах учитывали
199 всех особей *Macoma balthica*, у которых в дальнейшем измеряли максимальный линейный
200 размер (длину) с точностью 0,1 мм.

201 Для определения биомассы моллюсков взвешивали на электронных весах с точностью
202 до 1 мг. Для серий проб, где не проводили взвешивание моллюсков, биомассу определяли
203 расчетным методом с использованием аллометрической зависимости сырой массы маком
204 от длины их раковины Максимович, Герасимова, Кунина, 1993.

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

208 В дальнейшем при анализе мы работали с особями с длиной раковины более 1,0 мм
209 по двум причинам. Во-первых, для того чтобы сделать сравнимыми результаты с разных
210 участков, где пробы промывались на ситах с разным диаметром ячей. Во-вторых, пробы
211 отбирали в середине лета, то есть к этому моменту молодь этого года частично осела,
212 то есть оценка численности данной группы будет некорректна. Мы считаем корректной
213 такую редукцию материала, поскольку для Белого моря показано, что усещность попол-
214 нения поселений молодью в первую очередь зависит от выживаемости спата зимой ([тут](#)
215 [ссылка на каких-то Максимовича-Герасимову. 2004 - БиНИИ? или 2012 - Hydrobiology](#)).

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

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

226 2.7 Баренцево море

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

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

234 В 2002 году была заложена сетка из 8 станций (рис. ??). В пределах каждой станции
235 отбирали 3 пирамиды рамок $1/245 + 1/30 \text{ м}^2$. Пробы площадью $1/245 \text{ м}^2$ промывали на
236 сите с диаметром ячей 0,5 мм, внешние пробы площадью $1/30 \text{ м}^2$ — на сите с диаметром

ячей 1 мм. Для проб площадью $1/245 \text{ м}^2$ проводили полную количественную разборку с последующей таксономический идентификацией особей и их подсчетом. В пробах площадью $1/30 \text{ м}^2$ учитывали крупные виды Polychaeta и всех Bivalvia. Также в районе каждой станции отбирали по 3 – 5 проб площадью $1/10 \text{ м}^2$, которые также промывали на сите с диаметром ячей 1 мм, для учета двустворчатых моллюсков. У всех двустворчатых моллюсков измеряли длину раковины с точностью 0,1 мм. На каждой станции в 5 рамках площадью $1/4 \text{ м}^2$ проводился визуальный учет *Arenicola marina*.

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

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

2.8 Изучение линейного роста *Macoma balthica*

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

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

Возрастные ряды аппроксимировали при помощи линейной модификации уравнения Берталанфи: $L_t = L_{max} \times (1 - e^{(-k(t-t_0))})$, где L_{max} , k , t_0 – коэффициенты, t – возраст, а L_t – длина раковины моллюска в возрасте t . Сравнительный анализ кривых роста произведен с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели. В качестве меры расстояния использовали отношение величины статистики F (частное от деления остаточной вариансы относительно кривой роста на сумму остаточных варианс относительно частных моделей роста) к 5%-ному квантилю F -распределения (Максимович, 1989).

Структуру вариансы величин группового годового прироста анализировали при по-

Таблица 3. Пример треугольной матрицы с данными по росту моллюсков

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

Примечания: *t* — возраст моллюска; *N* — количество особей данного возраста, экз.; *Lmin* — минимальная длина особей данного возраста, мм; *Lmax* — максимальная длина особей данного возраста, мм; *Laver* — средняя длина моллюсков данного возраста, мм; *m_L* — ошибка средней, *L_k* 1к – 13к — длина колец остановки роста; *L_{kaver}* — средняя длина данного кольца остановки роста, мм; *m_{L_k}* — ошибка средней; *L_{kmin}* — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм; *L_{kmax}* — максимальная длина данного кольца остановки роста. В таблице приведены средние длины данного кольца у моллюсков определенного возраста.

Выделения: синий — средневзвешенный возрастной ряд для маком в данном поселении; красный — возрастной ряд отдельной генерации маком; желтый — средний годовой прирост моллюсков в определенном возрасте

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

280 3 Характеристика района исследования

281 3.1 Географическое и физиономическое описание

282 3.1.1 Белое море

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

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

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

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

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

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

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

318ются редкие вкрапления фукоидов (на границе среднего и нижнего горизонтов литорали)
319и увеличивается количество мелких камней, но все же этот участок можно характеризо-
320вать как илисто-песчаный пляж. Плотность поселения *Arenicola marina* заметно увели-
321чивается по сравнению со средним горизонтом. На уровне 17 – 21 метров от штормовых
322выбросов располагается валунная гряда с плотными поселениями фукоидов (нижний го-
323ризонт литорали). В данной зоне пробы отбирались на участках, не закрытых талломами
324водорослей. В районе нуля глубин на данном участке также характерен илисто-песчаный
325грунт с плотным поселением *Arenicola marina*.

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

331 **3.1.2 Баренцево море**

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

445 3.2 Характеристики грунта

446 3.2.1 Белое море

447 тут надо осенью сделать анализ грунтов по заповеднику и попросить у Герасимовой
448 данные по Чупе

449 3.2.2 Баренцево море

450 Анализ гранулометрического состава грунта позволяет косвенно оценивать интенсив-
451 ность гидродинамики и, следовательно, условия питания моллюсков на исследованных
452 участках. Кроме того, наличие доступного дегрита можно оценивать с помощью опре-
453 деления концентрации органических веществ в грунте. Анализ грунта проводили на 8
454 участках из исследованных в Баренцевом море. По соотношению частиц различного раз-
455 мера в грунте на всех участках преобладает (более 50 %) песчаная фракция (табл. 4).
456

457 Гравий присутствует на всех участках, кроме Пала-губы. Доля гравия может дости-
458 гать 30 %. Интересно, что участки со значительным ($> 10\%?$) содержанием гравия — наи-
459 более восточные из всех изученных. Доля илистых фракций обычно невелика, лишь на
460 литорали Абрам-мыса и в сублиторали губы Ивановская она превышает 10 %. Из всех ис-
461 следованных участков только Абрам-мыс представляет собой типичную илисто-песчаную
462 отмель, поскольку доля песка и алевритов и пелитов практически одинаковая и близка к
463 50 %. Более детальное рассмотрение гранулометрического состава грунта показало, что
464 по соотношению различных песков участки неоднородны (табл. 6).

Таблица 4. Соотношение основных включений в грунте на участках лitorали Баренцева моря

Участок	гравий	песок	алевриты и пелиты
Абрам-мыс	1,13	52,41	44,16
Пала-губа	0	99,00	1,0
Гаврилово	0,04	98,41	0,74
Ярнышная	3,09	95,02	0,99
Дальнезеленецкая	0,31	98,27	0,82
Шельпино	30,10	67,62	1,60
Порчиха	25,63	74,78	1,68
Ивановская	17,22	70,50	11,09

Примечание: указана доля частиц, %

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

Участок	крупный и средний гравий > 10	мелкий гравий 10 – 5	очень мелкий гравий 5 – 3	очень крупный песок 3 – 1	крупный песок 1 – 0,5	средний песок 0,5 – 0,25	мелкий песок 0,25 – 0,1	алевриты и пелиты < 0,1
Абрам-мыс	0	0,77	0,35	2,84	6,82	6,74	36,01	44,16
Пала-губа	0	0	0	24,45	13,91	26,00	34,63	1,00
Гаврилово	0	0	0,04	4,58	23,80	58,42	11,61	0,74
Ярнышная	0,20	0,17	2,72	32,03	29,66	19,02	14,31	0,99
Дальнезеленецкая		0,08	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
Порчиха	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, %

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

Таблица 6. Содержание органических веществ в грунте на исследованных участках в Баренцевом море

участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальнезеленецкая	Шельпино	Порчиха	Ивановская
	1,58	0,12	0,50	0,65	0,39	0,82	0,70	1,38

Примечание: указано содержание органических веществ в грунте, %

4 Биотический фон в сообществах *Macoma balthica*

Всего на исследованных участках нами было обнаружено 48 таксонов беспозвоночных (таблица 7). При этом в пределах каждого из горизонтов литорали были встречены все таксоны.

Таблица 7: Состав сообществ на исследованный участках литорали Баренцева моря

участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне-зеле-нейц-кая	Шельпино	Порч-ниха	Ива-нов-ская
горизонт литорали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ
Turbellaria								
Turbellaria varia						+	+	
Nemertini								
Amphiporus lactiflorens				+				
Lineus gesserensis		+					+	
Lineus ruber							+	
Nemertini varia	+		++	++	+	+	+	
Priapulida								
Priapulus caudatus		+			+			+
Oligochaeta								
Capitella capitata	+	++	+		+		+	
Enchytraeidae varia		+	++	++	+	+	+	
Nais sp.						++		
Oligochaeta gen. sp.					+			
Paranais littoralis				+	+			
Tubifex costatus	++	+	+	++	+			+
Tubificidae varia	+							
Tubificoides benedeni		++	+	+	+		+	+
Polychaeta								
Alitta virens	+							

продолжение таблицы 7 на следующей странице

продолжение таблицы 7

участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне-зеле-ненец-кая	Шельпино	Порч-ниха	Ива-нов-ская
горизонт литорали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ
<hr/>								
<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>	+	++	++	+	+	++	+	
<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>					+			

продолжение таблицы 7 на следующей странице

продолжение таблицы 7

участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальнезеленецкая	Шельпино	Порчниха	Ивановская
горизонт литорали	C H	C H	C H	B C H	C	B C	C	ВСЛ
Decapoda								
Crangon crangon		+						
Diptera								
Chironomidae varia	++	+	+	+++	+	++	+	
Gastropoda								
Epheria vincata		+						
Hydrobia ulvae	+	++		+			+	
Littorina gr. obtusata								
Littorina gr. saxatilis	+	++		+		+		
Onoba aculeas		+		+				
Skineopsis planorbis				+				
Bivalvia								
Cerastoderma edule		++		+	+		+	
Macoma balthica	++	++	++	+++	+	++	+	+
Mya arenaria				++	+		+	+
Mytilus edulis	++	++	+	+++	+	++	+	
Turtonia minuta							+	

471 Более трети таксонов (17 из 48) - это редкие виды (встречены в одном описании), и
 472 лишь *Macoma balthica* встречается во всех описаниях. Количество таксонов на участке
 473 колебалось от 6 (верхняя сублитораль губы Ивановская) до 22 (средний горизонт лито-
 474 рали губы Дальнезеленецкая). По соотношению таксонов на всех участках преобладали
 475 Polychaeta.

476 Классификация участков по видовому составу была проведена при помощи кластери-
 477 зации методом ближайшего соседа по коэффициенту Жаккара. Сходство по видовому со-

478 ставу чрезвычайно низко. Так, даже на уровне 50% сходства выделяется лишь две группы
479 — литораль губы Шельпино и средний горизонт литорали губ Дальнезеленецкая и Порч-
480 ниха (рис. 3). На еще более низком уровне сходства (40%) выделяется литораль Пала-губы
481 и губы Гаврилово.

482 Возможно, что была выбрана слишком дробная единица анализа, и посмотрим как
483 разложатся полные описания сообществ по изученных участкам литорали (рис. 4. На
484 50% уровне сходства было выделено одна группа участков — губы Ярнышная, Дальнезе-
485 ленецкая и Порчиха. На более низком уровне сходства (40%) к первой группе участков
486 добавляется губа Гаврилово, и выделяется вторая группа сходных участков — Абрам-мыс
487 и губа Шельпино. Однако если в первой группе находятся участки, сближенные геогра-
488 фически, то во вторую попали участки из разных акваторий.

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

494 Таким образом, таксономический состав сообществ на исследованных участках до-
495 статочно вариабелен, и по-видимому, сходство определяется географической близостью
496 участков.

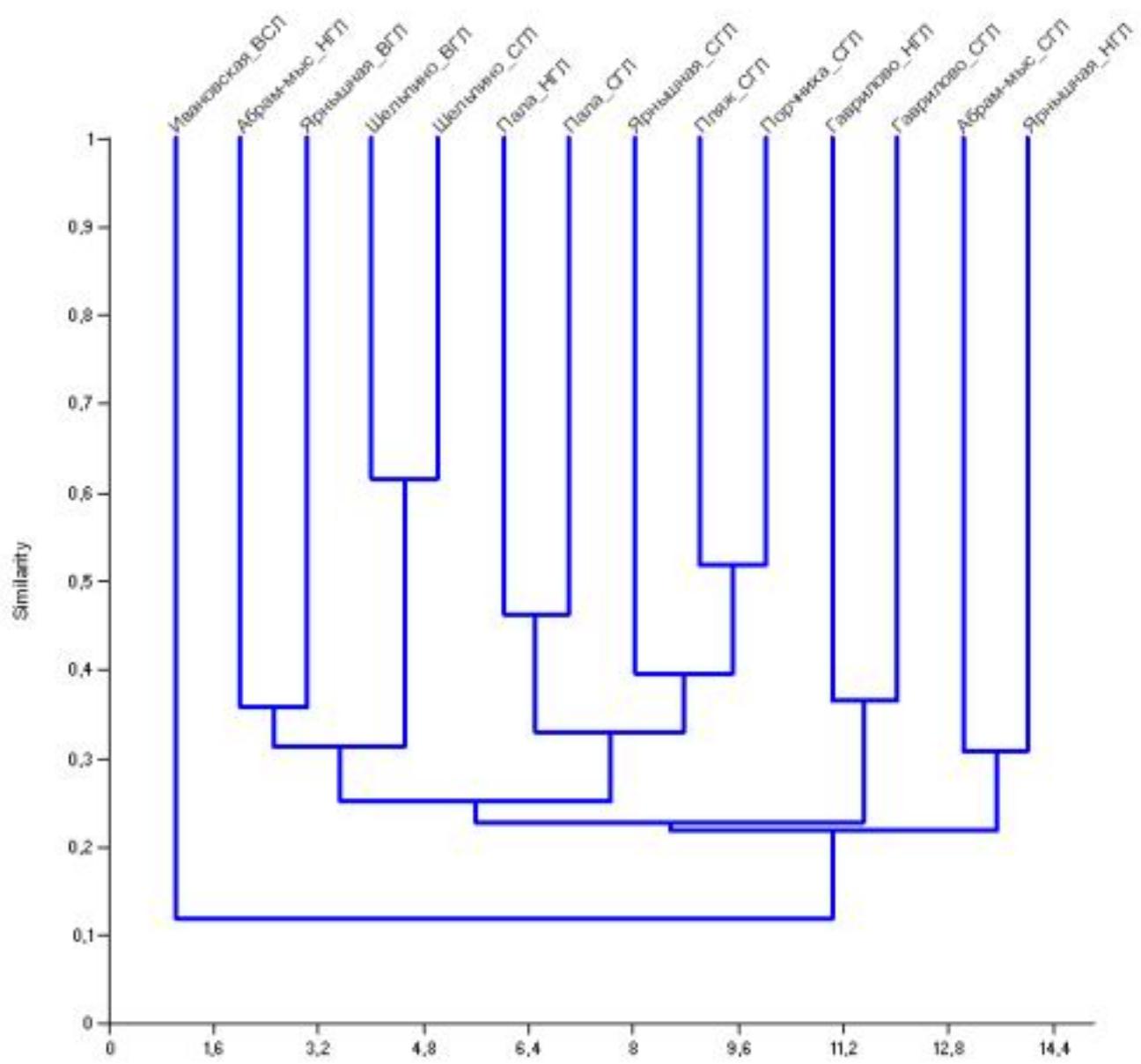


Рис. 3. Классификация отдельных горизонтов литорали по видовому составу
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара

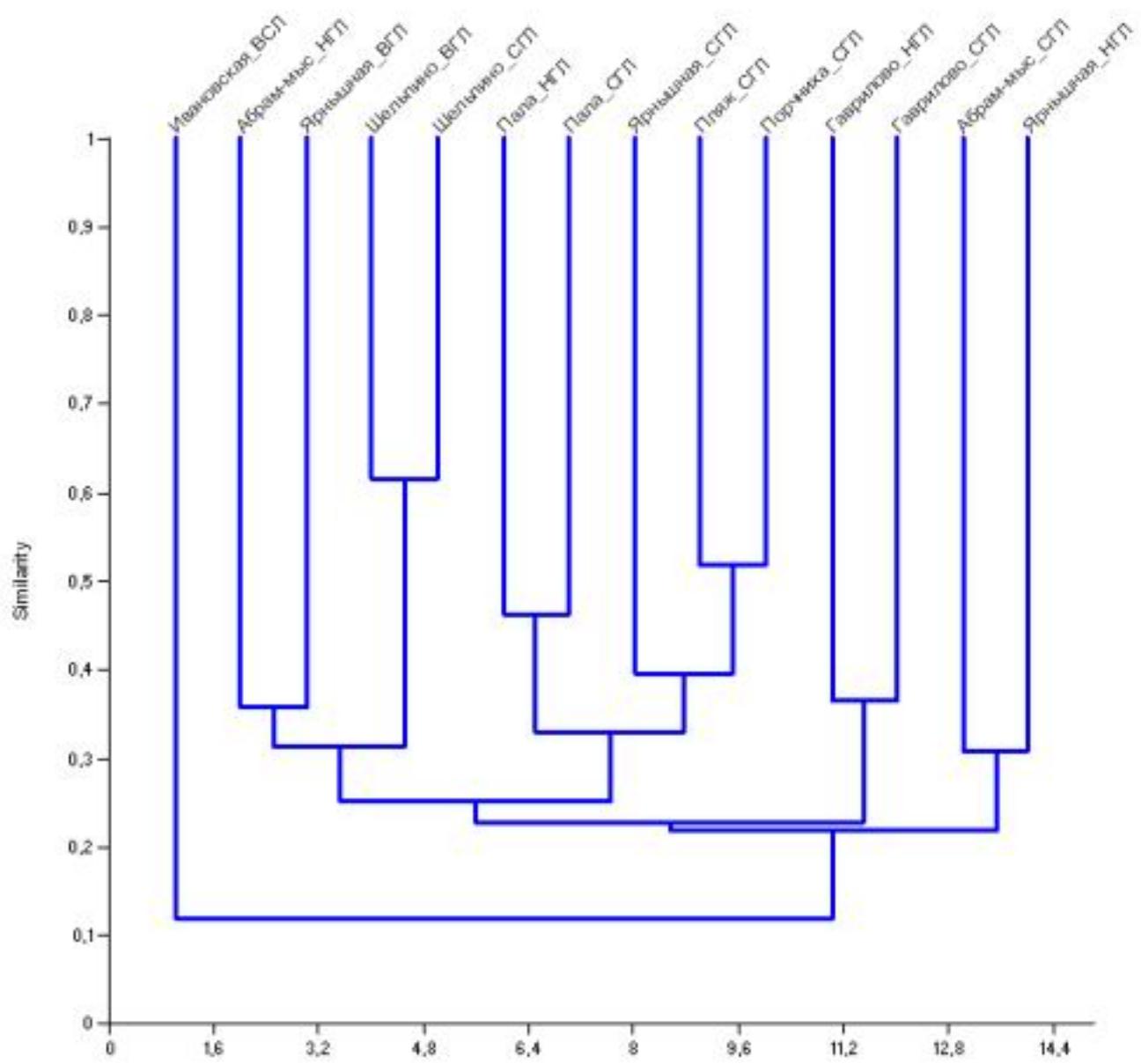


Рис. 4. Классификация участков по видовому составу
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара

497 5 Микрораспределение

498 5.1 Пала-губа

499 Описание микрораспределения макробентоса проводили при помощи метода простран-
500 ственных автокорреляций с использованием индекса Морана (Thrush, Hewitt, Pridmore,
501 1989). На литорали Пала-губы достоверные пятна агрегации были обнаружены для *Macoma*
502 *balthica*, *Cerastoderma edule* и *Priapulus caudatus*.

503 Особи *M. balthica* формируют скопления размером около 2 – 4 м (рис. 5). Наличие
504 серии достоверно отрицательных значений индекса автокорреляции Морана для больших
505 расстояний свидетельствует о наличии либо градиентного изменения численности, либо
506 крупной агрегации с нечеткими краями. Наличие градиентного изменения обилия в на-
507 правлении к руслу ручья было показано с использованием коэффициента корреляции
508 Кендалла ($\tau = 0,55; p = 3,48 \times 10^{-6}$). Распределение маком по биомассе соответствует
509 распределению по численности. Также корреляционный анализ Кендалла показал гради-
510 ентное уменьшение биомассы в направлении от моря ($\tau = -0,4; p = 0,0005$).

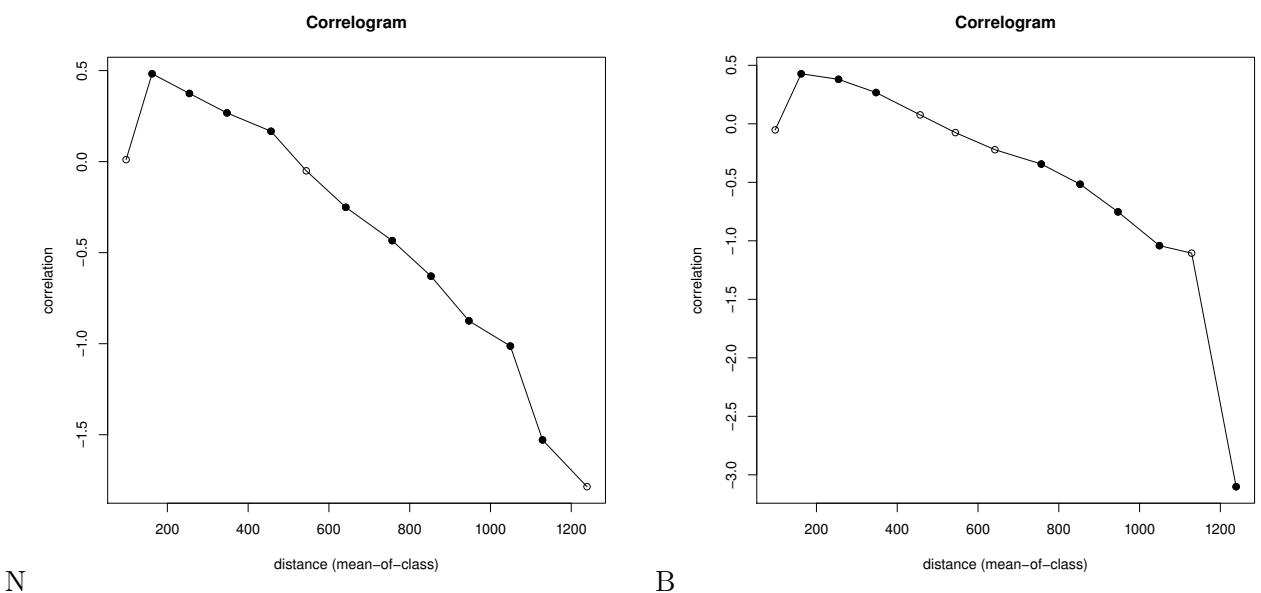


Рис. 5. Микрораспределение *Macoma balthica* на литорали Пала-губы

511 С *C. edule* непонятно что (рис. 6). По биомассе – агрегация около 4 м. А численность
512 – при тех же 4 м – отрицательная автокорреляция. Я было решила что это значит что
513 они сидят по штуке на расстоянии 4м? но кажется это фигня. И такие же картинки для
514 Макомы, Церастодермы и Гаммаруса в Дальнезеленецкой (рис. 7).

515 *P. caudatus* на литорали Пала-губы формирует агрегации размером 2 и 4 м (рис. 8).
516 Наличие градиента численности, предполагаемого по значениям индекса Морана было
517 подтверждено коэффициентом Кендалла ($\tau = -0,4; p = 0,001$) – градиент был направлен
518 от ручья.

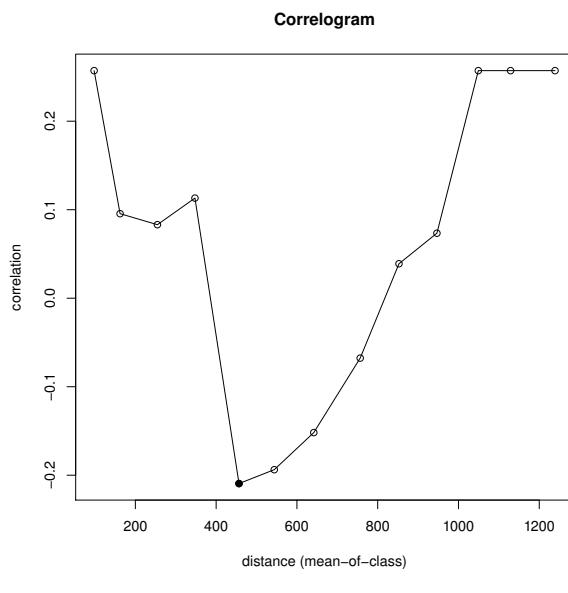


Рис. 6. Микрораспределение *Cerastoderma edule* на литорали Пала-губы

519 5.2 Дальнезеленецкая

520 По данным 2007 – 2008 годов на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкая достоверные
 521 пятка агрегации были обнаружены для следующих видов: *Mya arenaria* (2007, 2008 годы),
 522 *Mytilus edulis* (2008), *Pseudalibrotus littoralis* (2008).

523 *Mya arenaria* формирует устойчивые скопления размером 1,5 – 2,5 м (рис. 9). Кроме
 524 того, встречаются пятна размером около 9 метров.

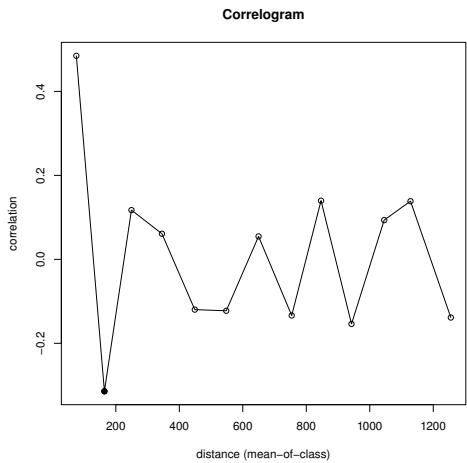
525 *Mytilus edulis* формирует пятна агрегации размером около 10 м (рис. 10). Интересно,
 526 что для мидий коррелограммы, полученные по данным о численности и о биомассе, не
 527 совпадают. По данным о биомассе мидий, скопления данных моллюсков размером около
 528 1 метра на литорали располагаются на расстоянии около 7 метров.

529 *P. littoralis* формирует скопления размером около 3 метров (рис. 11).

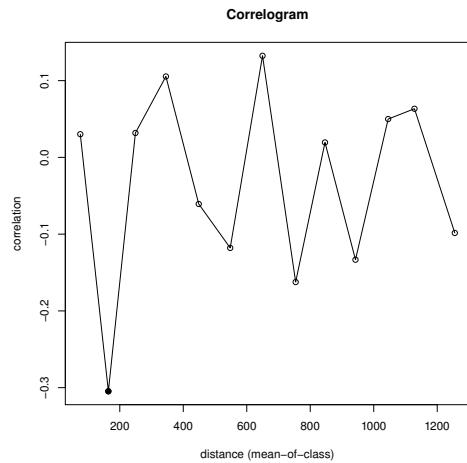
530 5.3 Ярнышная

531 В губе Ярнышная агрегированное распределение было отмечено только для *Mytilus*
 532 *edulis* (рис. 12), размер пятен составлял 1 – 5 метров. Наличие серии достоверно отрица-
 533 тельных значений индекса автокорреляции Морана для больших расстояний свидетель-
 534 ствует о наличии либо градиентного изменения численности, либо крупной агрегации с
 535 нечеткими краями. Градиент в направлении к ручью был подтверждён в ходе корреля-
 536 ционного анализа методом Кендалла ($\tau = 0,49; p = 3,24 \times 10^{-5}$).

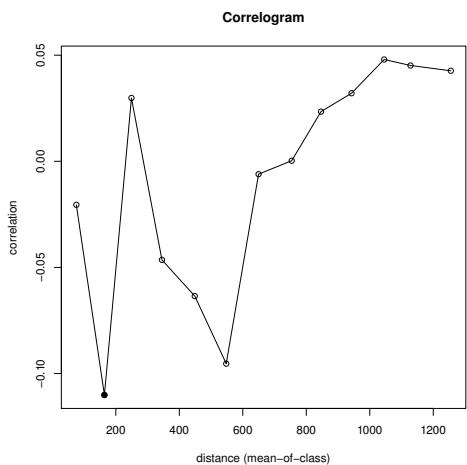
N *Macoma balthica* Квадарт 1, 2008



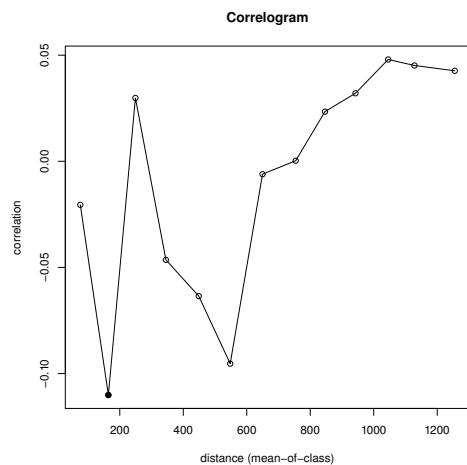
B *Macoma balthica* Квадарт 1, 2008



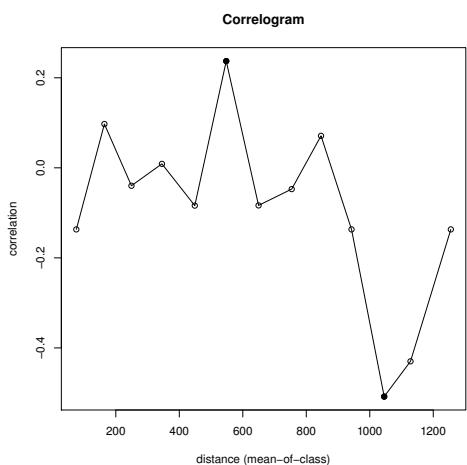
N *Cerastoderma edule* Квадарт 1, 2008



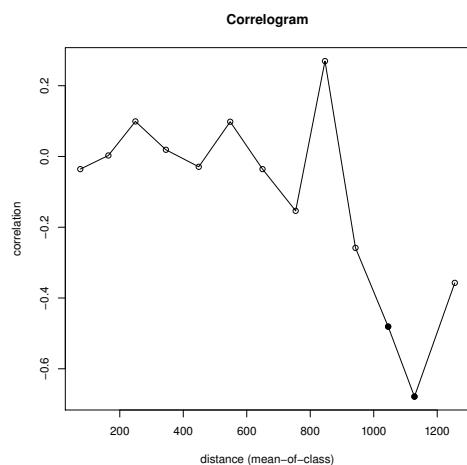
B *Cerastoderma edule* Квадарт 1, 2008



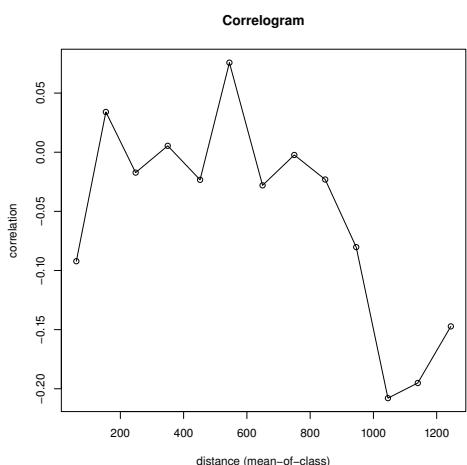
N *Gammarus sp.* Квадарт 1, 2008



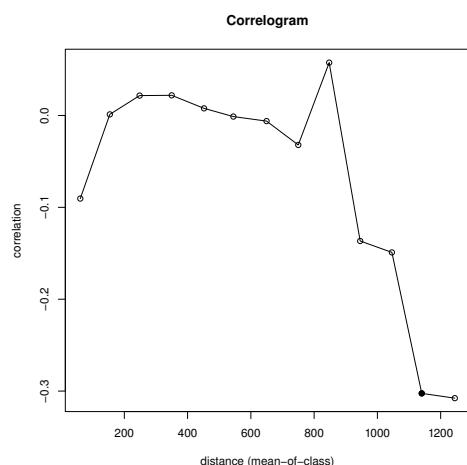
B *Gammarus sp.* Квадарт 1, 2008



N *Gammarus sp.* 1+2 квадрат, 2008



B *Gammarus sp.* 1+2 квадрат, 2008



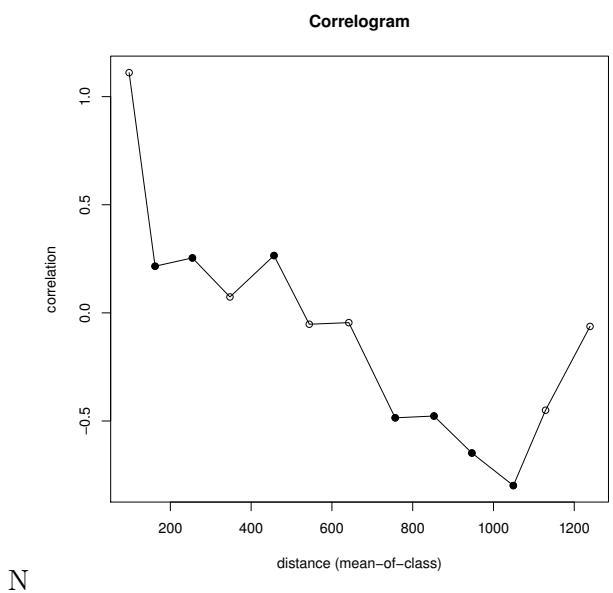


Рис. 8. Микрораспределение *Priapulus caudatus* на литорали Пала-губы

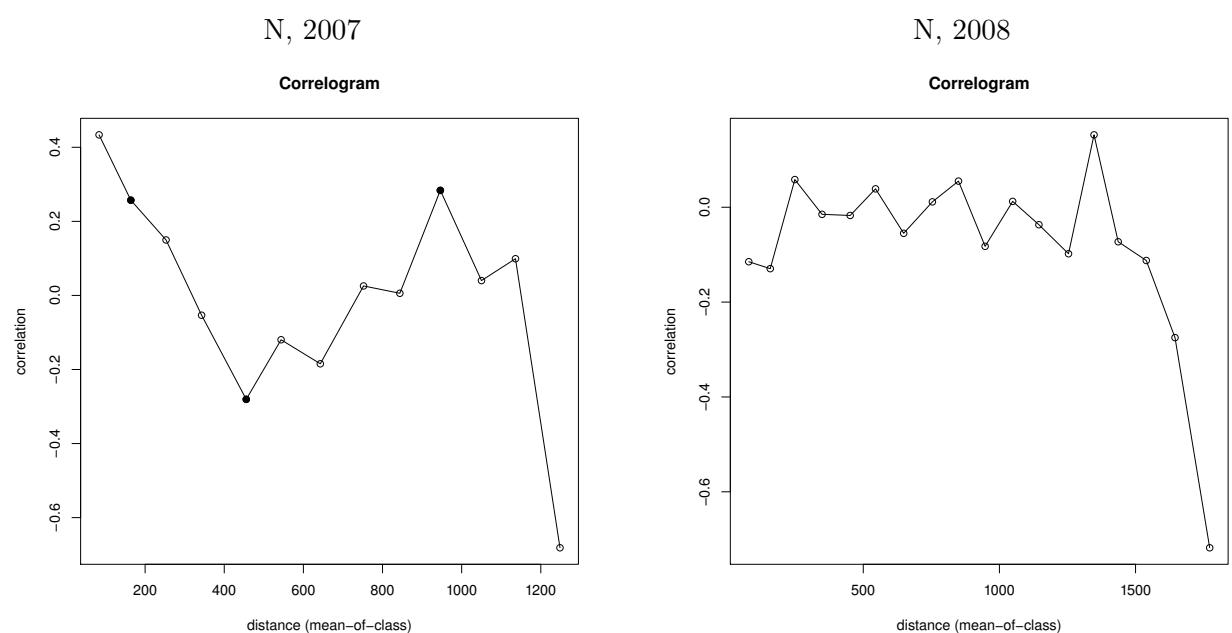


Рис. 9. Микрораспределение *Mya arenaria* на литорали губы Дальнезеленецкая

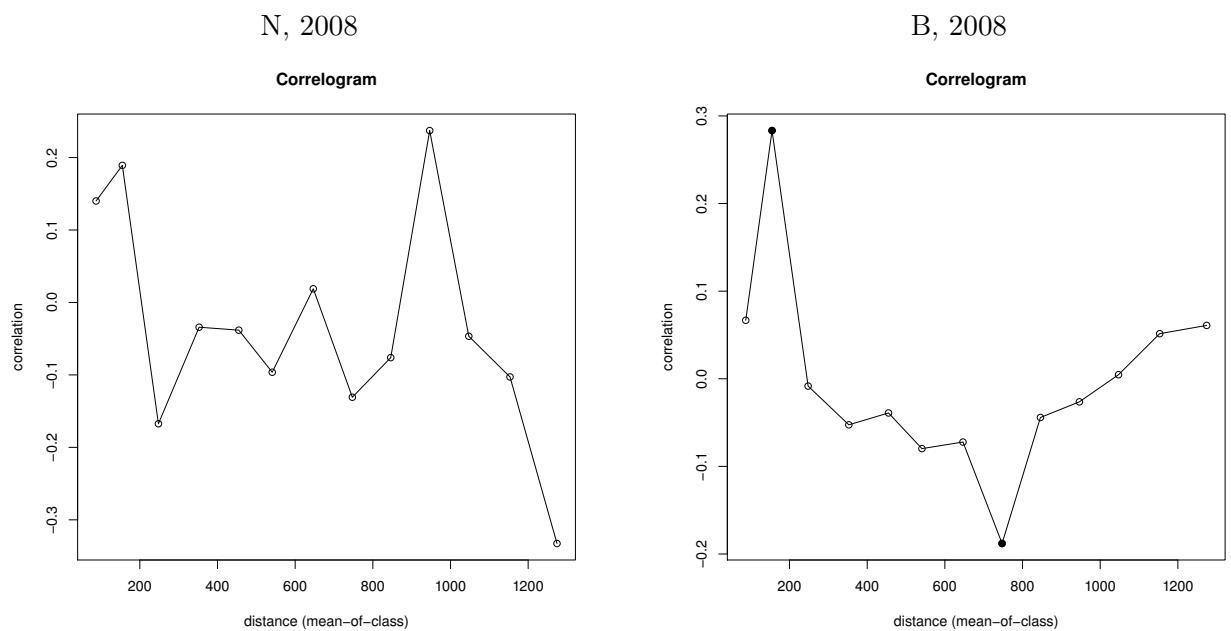


Рис. 10. Микрораспределение *Mytilus edulis* на литорали губы Дальнезеленецкая

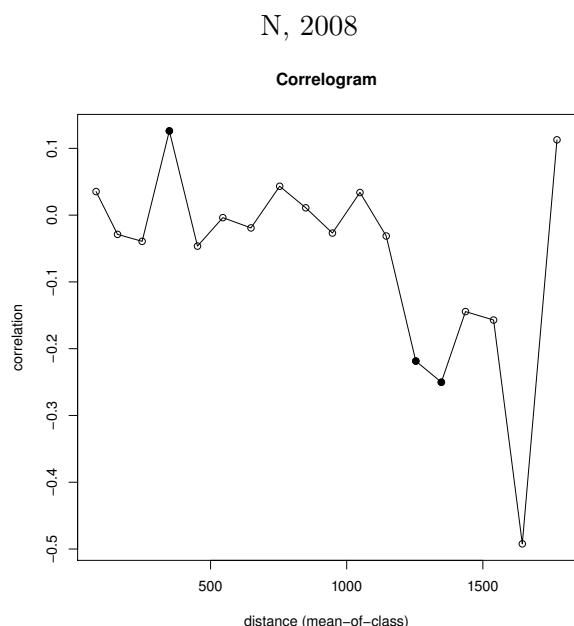


Рис. 11. Микрораспределение *Pseudalibrotus littoralis* на литорали губы Дальнезеленецкая

N, 2008

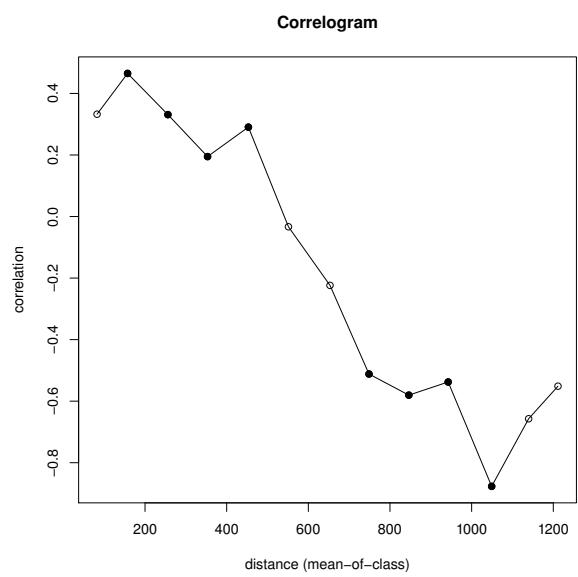


Рис. 12. Микрораспределение *Mytilus edulis* на литорали губы Ярнышная

537 6 Численность *Macoma balthica*

538 6.1 Белое море

539 Данные по обилию маком в Кандалакшском заливе Белого моря получены для 10
 540 участков, всего 140 пространственно-временных точек оценки. Средняя численность осо-
 541 бей *M. balthica* была представлена в диапазоне от 10 (о. Горелый) до 8500 экз./м²(Западная
 542 Ряпкова салма) (табл. 8).

Таблица 8: Средняя численность *Macoma balthica* на различных участках Белого моря

Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число повтор- ностей	площадь учета	N , экз./м ²	S_x	$D, \%$
г. Чупа	б. Ключиха	2006	СГЛ	10	1/20	444	53,7	12
		2006	НГЛ	10	1/20	362	26,4	7
		2006	ВСЛ	10	1/20	1136	55,4	5
	Сухая салма	2006	СГЛ	10 и	2/20	1165	169,3	15
		2006	НГЛ	5	1/20	1132	82,6	7
		2006	НГЛ, пояс зостеры	5	1/20	992	174,4	18
	б. Лисья	2006	СГЛ	10	1/20	1346	209,8	16
		2006	НГЛ	10	1/20	2832	277,8	10
		2006	ВСЛ	10	1/20	1006	159,8	16
	пр. Подпахта	2006	СГЛ	10	1/20	688	145,2	21
		2006	НГЛ	10	1/20	372	57,9	16
Лувенъга	материковая литораль, Лувенъга	1992	верхний пляж	7	1/30	94	35,5	38
			пояс фукоидов	5	1/30	114	55,6	49
			пояс зостеры	5	1/30	222	103,3	47
			нижний пляж	3	1/30	560	457,1	82
		1993	верхний пляж	4	1/30	413	127,5	31
			пояс фукоидов	5	1/30	336	120,9	36
			пояс зостеры	6	1/30	405	80,0	20
			нижний пляж	5	1/30	354	77,3	22
		1994	верхний пляж	5	1/30	462	179,1	39

продолжение таблицы 8 на следующей странице

продолжение таблицы 8

Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число повтор- ностей	площадь учета	N , экз./м ²	S_x	$D, \%$
			пояс фукоидов	6	1/30	745	220,6	30
			пояс зостеры	6	1/30	765	112,7	15
			нижний пляж	3	1/30	930	170,6	18
		1995	верхний пляж	4	1/30	908	222,3	24
			пояс фукоидов	5	1/30	1134	269,7	24
			пояс зостеры	5	1/30	660	117,7	18
			нижний пляж	6	1/30	685	154,8	23
		1996	верхний пляж	4	1/30	698	257,0	37
			пояс фукоидов	6	1/30	770	214,9	28
			пояс зостеры	4	1/30	645	71,9	11
			нижний пляж	6	1/30	870	68,8	8
		1997	верхний пляж	3	1/30	620	130,0	21
			пояс фукоидов	6	1/30	720	265,6	37
			пояс зостеры	5	1/30	702	70,7	10
			нижний пляж	6	1/30	880	97,0	11
		1998	верхний пляж	4	1/30	2130	623,9	29
			пояс фукоидов	6	1/30	2750	820,0	30
			пояс зостеры	5	1/30	2424	437,1	18
			нижний пляж	5	1/30	1182	239,0	20
		1999	верхний пляж	3	1/30	7240	5833,7	81
			пояс фукоидов	6	1/30	3895	1354,6	35

продолжение таблицы 8 на следующей странице

продолжение таблицы 8

Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число повтор- ностей	площадь учета	N , экз./м ²	S_x	$D, \%$
о. Горелый			пояс зосте- ры	6	1/30	2405	498,8	21
			нижний пляж	5	1/30	2328	623,8	27
		2000	верхний пляж	2	1/30	2640	870,0	33
			пояс фукои- дов	4	1/30	2760	373,1	14
			пояс зосте- ры	5	1/30	2562	721,0	28
			нижний пляж	4	1/30	2018	394,3	20
		2002	верхний пляж	3	1/30	1360	401,5	30
			пояс фукои- дов	3	1/30	3250	337,8	10
			пояс зосте- ры	4	1/30	2498	952,6	38
			нижний пляж	2	1/30	810	240,0	30
		2004	верхний пляж	3	1/30	2800	1066,6	38
			пояс фукои- дов	4	1/30	3090	889,0	29
			пояс зосте- ры	5	1/30	1818	302,6	17
		1992	ВГЛ	7	1/30	73	23,7	32
			СГЛ	5	1/30	108	9,7	9
			НГЛ	2	1/30	50	20,0	40
			ноль глубин	3	1/30	13	3,3	25
		1993	ВГЛ	3	1/30	143	29,1	20
			СГЛ	3	1/30	480	11,5	2
			НГЛ	4	1/30	183	34,5	19
			ноль глубин	3	1/30	97	43,7	45
		2004	ВГЛ	3	1/30	2620	219,3	8
			СГЛ	3	1/30	1700	208,8	12
			НГЛ	3	1/30	1040	176,9	17
			ноль глубин	3	1/30	1540	60,8	4
		2006	ВГЛ	3	1/30	2200	353,4	16
			СГЛ	3	1/30	1910	342,2	18
			НГЛ	3	1/30	650	87,2	13
			ноль глубин	3	1/30	760	160,9	21

продолжение таблицы 8 на следующей странице

продолжение таблицы 8

Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число повтор- ностей	площадь учета	N , экз./м ²	S_x	$D, \%$
	Эстуарий р. Лувенъги	2007	ВГЛ	3	1/30	1940	341,8	18
			СГЛ	3	1/30	1990	449,8	23
			НГЛ	3	1/30	540	195,2	36
			ноль глубин	3	1/30	660	45,8	7
		2008	ВГЛ	3	1/30	1100	98,5	9
			СГЛ	3	1/30	2740	125,3	5
			НГЛ	3	1/30	1030	404,5	39
			ноль глубин	3	1/30	740	147,3	20
		2011	ВГЛ	3	1/30	2000	926,0	46
			СГЛ	3	1/30	1210	216,6	18
			НГЛ	3	1/30	1590	199,7	13
			ноль глубин	3	1/30	1100	208,8	19
		1992	НГЛ	6	1/30	55	14,8	27
		1993	НГЛ	6	1/30	202	31,3	16
		1994	НГЛ	3 и	3/30	777	129,9	17
		1995	НГЛ	3 и	3/30	473	44,8	9
		1996	НГЛ	3 и	3/30	337	29,1	9
		1997	НГЛ	3 и	3/30	213	14,5	7
		1998	НГЛ	3 и	3/30	750	15,3	2
		1999	НГЛ	3 и	3/30	2073	633,3	31
		2000	НГЛ	3 и	3/30	1913	86,5	5
		2001	НГЛ	3 и	3/30	2607	139,6	5
		2002	НГЛ	3 и	3/30	1917	209,0	11
		2003	НГЛ	3 и	3/30	2220	235,4	11
		2004	НГЛ	3 и	3/30	3330	315,0	9
		2005	НГЛ	3 и	3/30	1623	161,8	10
		2006	НГЛ	3 и	3/30	993	131,3	13
		2007	НГЛ	9	1/30	2547	341,8	13
		2008	НГЛ	3 и	3/30	1683	343,5	20
		2009	НГЛ	3 и	3/30	1860	146,4	8
		2010	НГЛ	3 и	3/30	2057	231,5	11
		2011	НГЛ	9	1/30	1637	60,2	4
		2012	НГЛ	3 и	3/30	1170	23,1	2
Северный архипе- лаг	Западная Ряпшкова салма	1994	СГЛ	2 и	3/30	450	100,0	22
		1995	СГЛ	2 и	3/30	490	10,0	2
		1996	СГЛ	2 и	3/30	260	130,0	50
		1997	СГЛ	2 и	3/30	220	90,0	41
		1998	СГЛ	2 и	3/30	755	185,0	25
		1999	СГЛ	2 и	3/30	8530	800,0	9

продолжение таблицы 8 на следующей странице

продолжение таблицы 8

Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число повтор- ностей	площадь учета	N , экз./м ²	S_x	$D, \%$
		2000	СГЛ	2 и	3/30	2910	440,0	15
		2001	СГЛ	2 и	3/30	2515	295,0	12
		2002	СГЛ	2 и	3/30	2690	570,0	21
		2003	СГЛ	2 и	3/30	1930	300,0	16
		2004	СГЛ	2 и	3/30	2355	55,0	2
		2005	СГЛ	2 и	3/30	1825	115,0	6
		2006	СГЛ	2 и	3/30	795	165,0	21
		2007	СГЛ	2 и	3/30	1055	185,0	18
		2008	СГЛ	2 и	3/30	1840	460,0	25
		2009	СГЛ	2 и	3/30	1745	65,0	4
		2010	СГЛ	2 и	3/30	1680	460,0	27
		2011	СГЛ	2 и	3/30	1455	535,0	37
		2012	СГЛ	2 и	3/30	910	340,0	37
	Южная губа о. Ряшкова	2001	ноль глубин	9	1/30	1257	174,8	14
	2002	ноль глубин	16	1/30	1196	212,5	18	
	2003	ноль глубин	15	1/30	1758	333,3	19	
	2004	ноль глубин	13	1/30	1913	576,0	30	
	2005	ноль глубин	15	1/30	860	178,0	21	
	2006	ноль глубин	12	1/30	843	203,9	24	
	2007	ноль глубин	15	1/30	1412	387,8	27	
	2008	ноль глубин	10	1/30	1434	333,4	23	
	2009	ноль глубин	15	1/30	1122	198,5	18	
	2010	ноль глубин	15	1/30	682	106,5	16	
	2011	ноль глубин	15	1/30	364	151,5	42	
	2012	ноль глубин	15	1/30	142	39,1	28	
	о. Ломниш- ный	2007	ноль глубин	10	1/30	501	88,7	18
	2008	ноль глубин	5	1/30	1530	295,0	19	
	2009	ноль глубин	10	1/30	813	241,1	30	
	2010	ноль глубин	10	1/30	540	168,1	31	
	2011	ноль глубин	10	1/30	378	118,4	31	
	2012	ноль глубин	10	1/30	513	90,9	18	

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

N , экз./м² — средняя численность *M. balthica*. S_x — ошибка среднего. $D, \%$ — точность учета.

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

543

544 Однако экстремально высокие численности — более 2800 экз./м² — встречаются единично,
 545 всего 8 наблюдений из 140 (рис. 13). Наиболее часто встречаются поселения со средней чис-
 546 ленностью 700 — 800 экз./м². Отдельные районы Кандалакшского залива Белого моря не

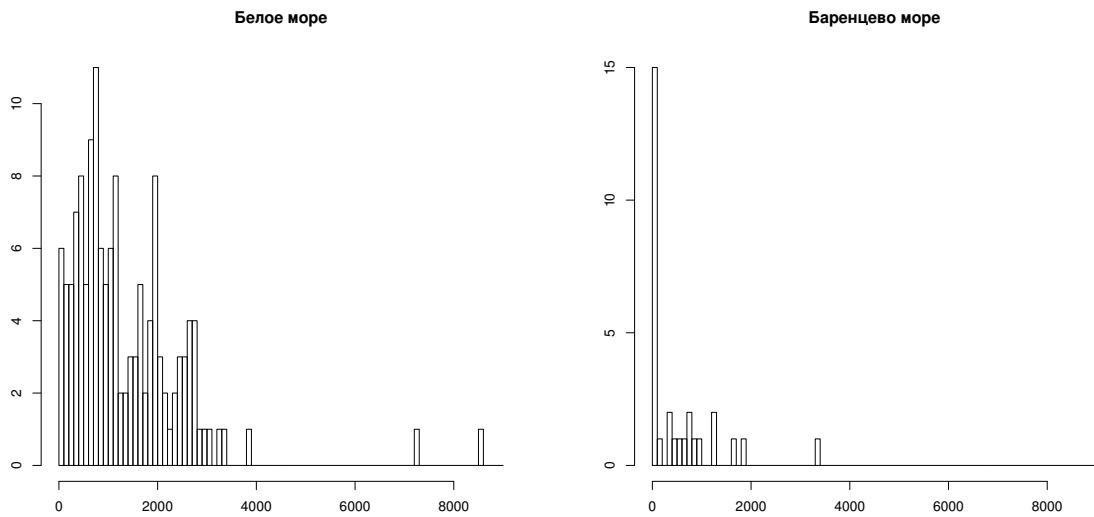


Рис. 13. Частота встречаемости поселений с различным обилием *Macoma balthica*
Примечание: по оси X — средняя численность *Macoma balthica*, экз./м² (шаг — 100 экз./м²), по оси Y — частота встречаемости

547 отличались по средней численности маком (*Kruskal-Wallis* $\chi^2 = 5,6, p = 0,2$). При срав-
548 нении средних обилий маком на разных участках в пределах одного горизонта не показало достоверных отличий (табл. 9). Сравнение средних численностей на разных горизонтах в

Таблица 9. Сравнение среднего обилия *M. balthica* в пределах одного метеорологического уровня в Белом море

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

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

549 пределах одного участка показало различные результаты (табл. 10). Для участков в Сухой
550 салме, проливе Подпахта, материковой литорали в Лувенъге варьирование численности
551 между пробами перекрывало варьирование между горизонтами литорали. При этом для
552 участков в бухтах Ключиха и Лисья и на о. Горелом Лувенъгских шхер было показано
553 достоверное влияние метеорологического уровня на обилие маком. Интересно отметить,
554 что в бухте Ключиха численность маком на нижнем и среднем горизонтах литорали не
555 отличается (403 (7) экз./м²), но в сублиторали она значительно выше (1136 (5) экз./м²).
556 В бухте Лисья ситуация отличается, обилие маком на нижнем горизонте достоверно вы-
557 ше (2832 (10) экз./м²), чем в среднем и в сублиторали (1346 (16) и 1006 (16) экз./м²,
558 соответственно).

Таблица 10. Сравнение обилия *M. balthica* в поселениях на разном метеографическом уровне в Белом море

участок	<i>Kruskal – Wallis</i> χ^2	<i>df</i>	<i>p</i>	
Ключица	19,7	2	$5,2 \times 10^{-5}$	***
Ключица (только литораль)	1,1	1	0,31	
Сухая	0,0057	1	0,94	
Лисья	17,5	2	0,00016	***
Лисья (только литораль)	11,06	1	0,00088	***
Подпахта	2,3	1	0,13	
Горелый	10,2	3	0,01658	**
материк, Лувенъга	2,4	3	0,50	

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

560 6.2 Баренцево море

561 В Баренцевом море данные по обилию маком были получены для 12 участков Мурман-
 562 ского побережья. Минимальная средняя численность составляла 30 экз./м² (г. Дальнезе-
 563 ленецкая), что сравнимо с показателями для Белого моря. Максимальная средняя числен-
 564 ность была значительно меньше, чем беломорская — 3350 экз./м² (Абрам-мыс) (табл. 11).

Таблица 11: Средняя численность *Macoma balthica* на различных участках Баренцева моря

Район	Участок	год	метео-графи-ческий уровень	число повтор-ностей	площадь учета	<i>N</i> , экз./м ²	<i>S_x</i>	<i>D</i> , %
Западный Мурман	Ура-губа	2005	СГЛ	3	1/30	1267	288,8	23
	Печенга	2005	СГЛ	3	1/30	767	218,6	29
Кольский Залив	Северное Нагорное	2005	СГЛ	2	1/30	390	90,0	23
	Абрам-мыс	2005	СГЛ	2	1/30	3350	520,0	16
		2008	СГЛ	5	1/20	540	208,5	39
			НГЛ	5	1/20	1804	78,6	4
	Ретинское	2005	СГЛ	2	1/30	660	300,0	45
	Пала-губа	2007	СГЛ	16	1/30	936	76,4	8
		2007 осень	НГЛ	36	1/30	790	61,7	8
		2008 зима	НГЛ	11	1/20	864	154,4	18
		2008	НГЛ	10	1/30	1644	192,5	12

продолжение таблицы 11 на следующей странице

продолжение таблицы 11

Район	Участок	год	маре-ографи-ческий уровень	число повтор-ностей	площадь учета	N , экз./м ²	S_x	$D, \%$
Восточный Мурман	Гаврилово	2008	СГЛ	5	1/30	138	20,3	15
		2008	НГЛ	5	1/30	24	11,2	47
	Ярнышная	2007	СГЛ	36	1/30	70	9,6	14
		2008	ВГЛ	5	1/30	414	47,8	12
			НГЛ	5	1/30	387	109,1	28
	Дальнезеленецкая	2002	СГЛ	43	1/30	52	7,0	13
		2003	СГЛ	48	1/30	34	6,6	20
		2004	СГЛ	44	1/30	32	5,3	16
		2005	СГЛ	30	1/30	30	4,5	15
		2006	СГЛ	28	1/30	39	6,0	16
		2007	СГЛ	33	1/30	72	6,6	9
		2008	СГЛ	72	1/30	72	5,5	8
			ВГЛ	10	1/30	30	8,9	30
			НГЛ	5	1/30	42	7,3	17
	Шельпино	2008	СГЛ	5	1/30	54	11,2	21
			ВГЛ	5	1/30	36	17,5	49
	Порчиха	2007	СГЛ	32	1/30	87	10,8	12
		2008	СГЛ	5	1/30	60	13,4	22
	Ивановская	2008	ВСЛ	5	1/20	1208	72,8	6

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

N , экз./м² — средняя численность *M. balthica*. S_x — ошибка среднего. $D, \%$ — точность учета.

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

565

566 Среди исследованных, наиболее часто встречались поселения со средним обилием менее
567 100 экз./м² (рис. 14).

568 Важно отметить, что для Мурманского побережья Баренцева моря показаны различия между отдельными районами: Западным, Восточным Мурманом и Кольским заливом (Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930; Гурьянова, Ушаков, 1929). Это подтверждается нашими данными (рис. 14) по размаху варьирования среднего обилия в пределах районов (*Kruskal-Wallis* $\chi^2 = 17,6$, $p = 0,00015$). На литорали Восточного Мурмана численность *M. balthica* в основном не превышала 100 экз./м². Единственное исключение — литораль губы Ярнышная, где численность маком достигала 410 (12) экз./м². Между тем, на единственном участке, где были учтены в сублиторали, в губе Ивановской, численность на порядок выше, чем ее значения на литорали Восточного мурмана, и составляет 1200 экз./м². В Кольском заливе минимальные значения обилия были отмечены на литорали в районе Северного Нагорного (390 (23) экз./м²). Максимальных значений численности как для

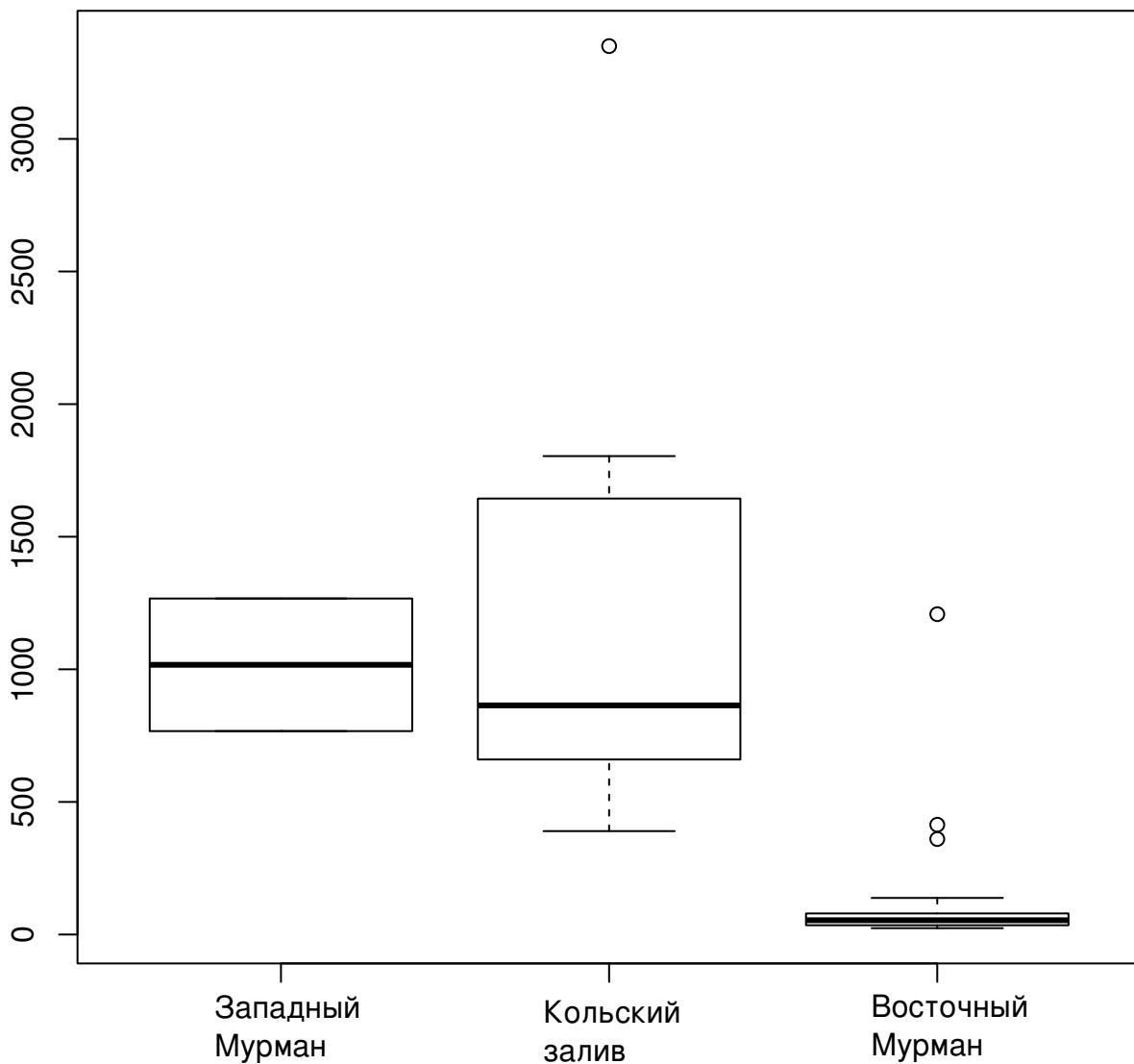


Рис. 14. Варьирование среднего обилия *Macoma balthica* в разных районах Мурманского побережья Баренцева моря

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

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

579 региона, так и для всей исследованной части Мурманского побережья, достигали поселение
580 маком на участке в районе Абрам-мысса (3350 (16) экз./м²). На Западном Мурмане
581 обилие флюкутировало вокруг 1000 экз./м².

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

Таблица 12. Сравнение обилия *Macoma balthica* в поселениях на разном метеографическом уровне в Баренцевом море

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

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

589 6.3 Влияние состава грунта на численность *Macoma balthica*

590 Нет сомнений, что основной параметр, определяющий обилие маком — это доступные
 591 пищевые ресурсы. Косвенным показателем наличия пищевых ресурсов служит гранулометрический состав грунта и общее содержание органических веществ. Поэтому по полученным для участков на Баренцевом море данным мы провели корреляционный анализ связи
 593 среднего обилия маком на участке с характеристиками грунта. В результате оказалось,
 594 что соотношение песчаных фракций различного размера влияет на обилие *M. balthica*
 595 (табл. 13). При этом наблюдается достоверная отрицательная корреляция численности

Таблица 13. Сравнение обилия *Macoma balthica* в поселениях на разном метеографическом уровне в Баренцевом море

фракция	R_s	<i>p – value</i>	
> 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 *** — $p < 0,001$; ** — $p < 0,05$; * — $p < 0,1$.

596

597 маком с долей крупного песка и положительная — с долей мелкого.

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

598 7 Размер моллюсков *M. balthica* в возрасте 1 года

599 При изучении динамики поселений бентосных организмов с планктонной личинкой
 600 важную роль играет пополнение поселений молодью. Оседание *M. balthica* в Белом море
 601 происходит с июля по сентябрь ([сюда бы ссылку видимо на Максимовича и м.б. на Семеново-
602 вью?](#)), поэтому данные, собранные в июле, не описывают величину оседания в текущем году.
 603 Однако мы можем оценить пополнение предыдущего года по обилию особей возрастом 1+.
 604 Для Северного моря показано, что в пополнении поселений молодью выживаемость спата
 605 в первую зиму не менее важна, чем непоследственно количество осевших особей ([\(сюда
606 бы ссылку не помню на кого. На Букму? вроде в Белом про это есть - Максимовича-
607 Герасимову. 2004 - БиНИИ? или 2012 - Hydrobiology\)](#)), поэтому, на наш взгляд, с точки
 608 зрения существования поселения оценка пополнения поселения как численности особей,
 609 переживших первую зиму, более информативна.

610 Поскольку в мониторинговых исследованиях в вершине Кандалакшского залива фик-
 611 сировалась только длина раковины без определения возраста, то в 2012 – 2013 году были
 612 проведены измерения длин колец зимней остановки роста у особей длиной менее 3 мм
 613 (рис. 15, А). Данные получены для участков на о. Горелый, в эстуарии р. Лувеньги и в
 614 Западной Ряшковой салме. Распределение измеренных особей по возрастам представлено
 615 на рис. 15, В.

616 Особи возрастом 1+ с различных горизонтов литорали острова Горелый не разли-
 617 чаются по размеру (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 3,12, p = 0,37$), поэтому в дальнейшем мы
 618 рассматриваем их как одну выборку (рис. 16).

619 По результатам теста Краскел-Уоллиса годовалые моллюски с разных участков раз-
 620 личались по длине (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 17,6, p = 0,00015$) ([17](#), поэтому было проведено
 621 попарное сравнение участков (табл. 14). Размер годовалых особей не различался на участ-
 622 ках, расположенных в районе Лувеньгских шхер (о. Горелый и эстуарий р. Лувеньги), и
 623 отличался от особей из Западной Ряшковой салмы.

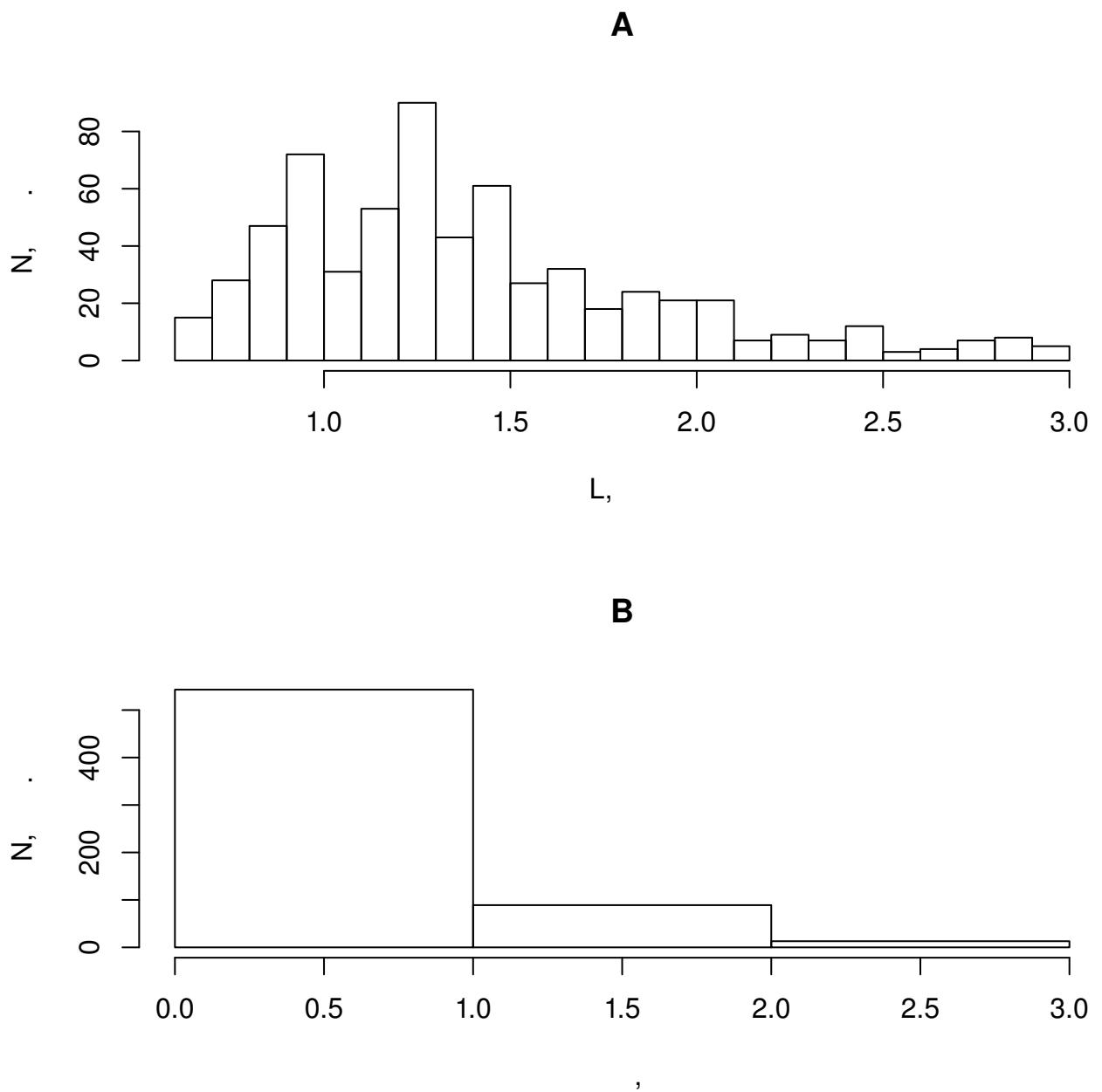


Рис. 15. Распределение моллюсков *M. balthica* длиной менее 3 см по размеру (A) и возрасту (B)

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

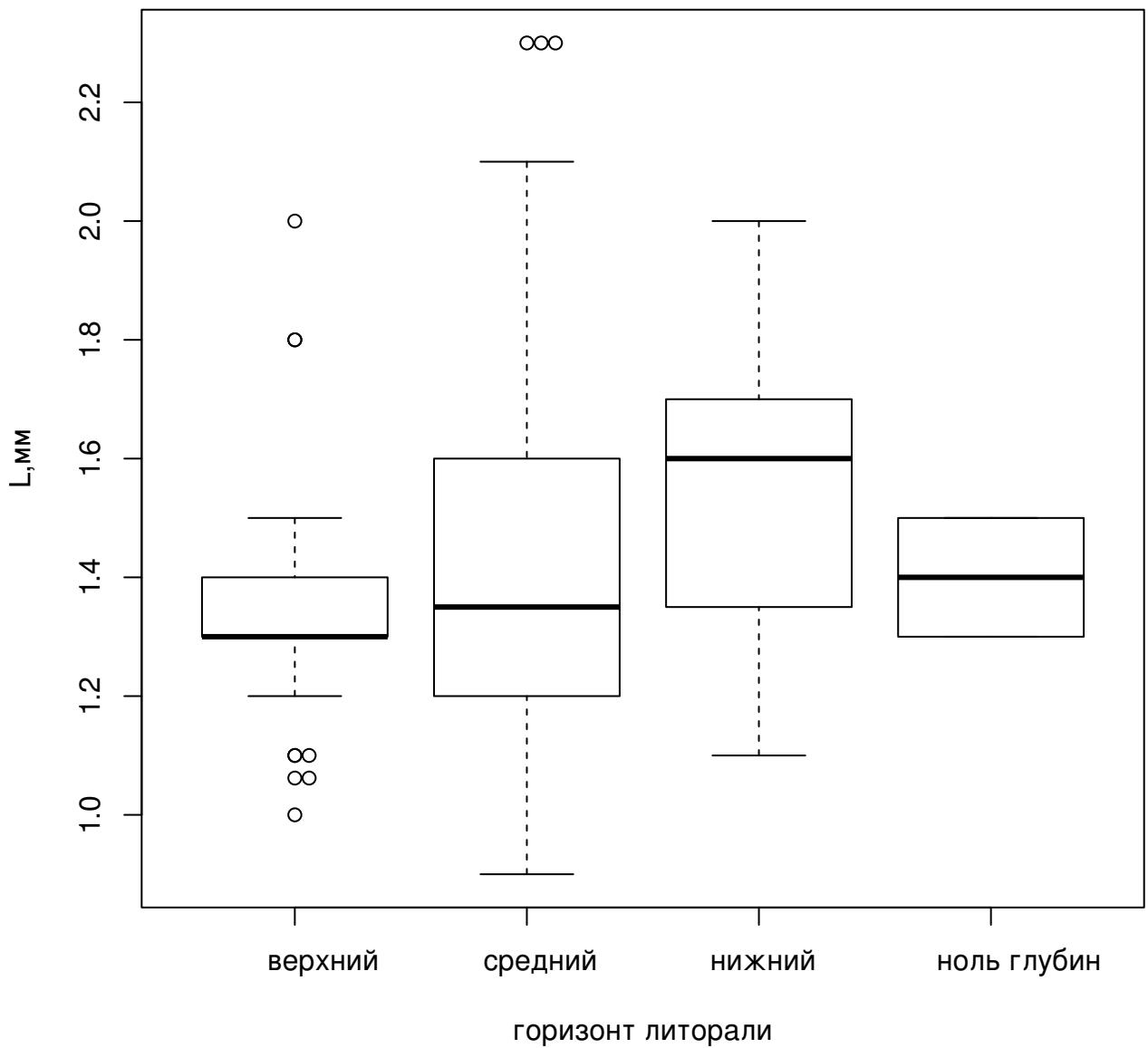


Рис. 16. Размеры годовалых моллюсков *M. balthica* на разных горизонтах литорали о. Горелый

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

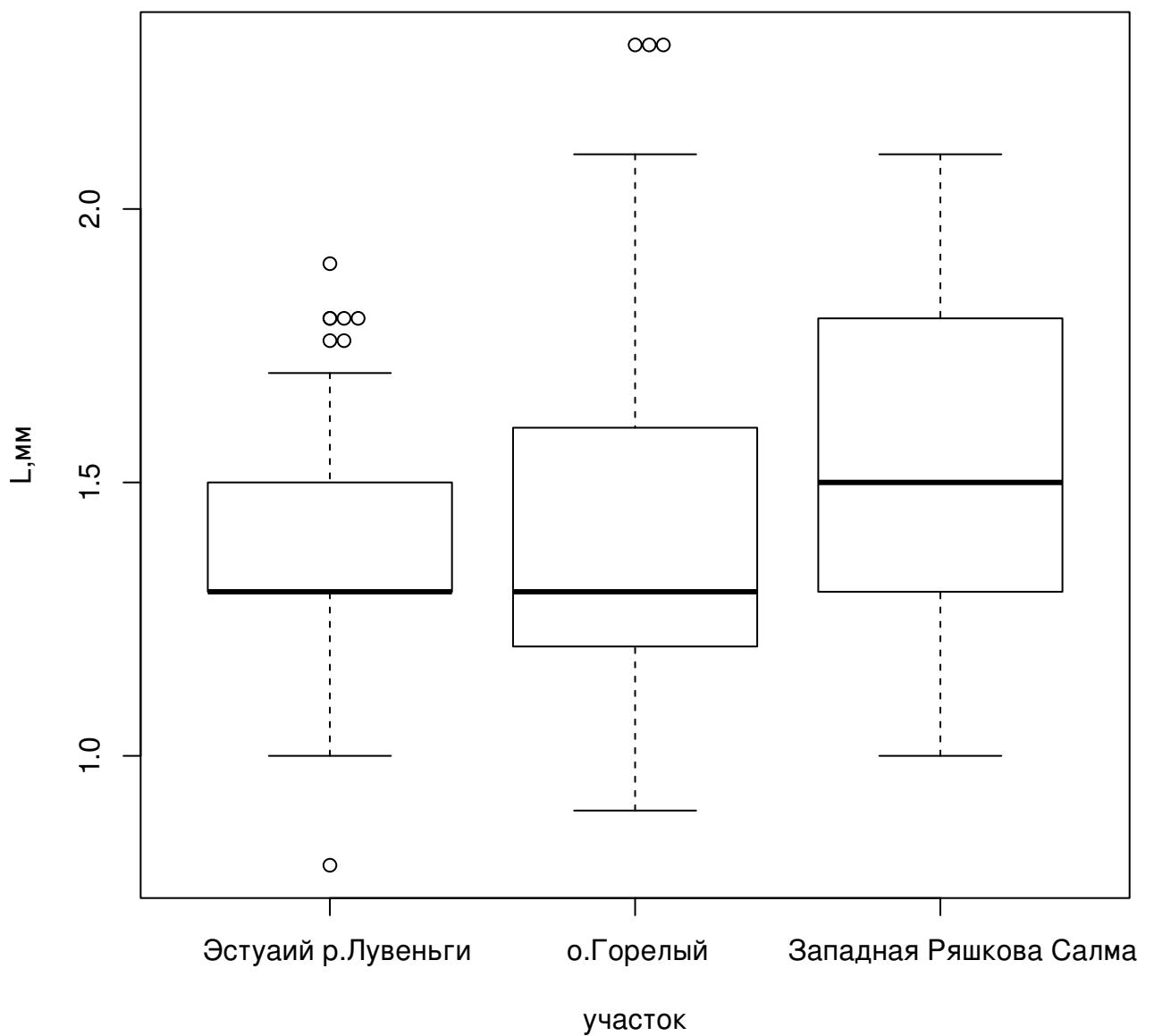


Рис. 17. Размеры годовых моллюсков *M. balthica* на разных участках литорали
Примечание: L, мм —длина раковины. "Ящик"на графике соответствует 1 и 3 квартилю, жирная горизонтальная линия —медиана, "усы"—1,5 межквартильных размаха

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.

Таблица 15. Средний размер *Macoma balthica* в возрасте до 2 лет на различных участках.

Для определения границ размерно-возрастных классов *Macoma balthica* возрастом 0+, 1+ и 2+ были рассчитаны средние размеры особей каждого возраста (табл 15). Пограничный размер между двумя когортами рассчитывали как середину между средними размерами особей в когорте. Таким образом, в дальнейшем для участков, расположенных в акватории Лувеньгских шхер, маком длиной менее 1,2 мм рассматривали как спат, а длиной от 1,2 до 1,8 мм — как особей возрастом 1+. Для участков на о. Ряшков пограничные значения составили 1,3 и 1,9, мм соответственно. Для участка на о.Ломнишном мы использовали данные, полученные для о. Ряшкова.

8 Линейный рост *Macoma balthica*

Рост особей рассматривается как отклик особей на совокупность условий обитания. Анализ роста проводили по усредненным возрастным рядам. Для их получения по каждому описанию были построены треугольные матрицы (табл. I – XIV, Приложение А), полностью описывающие рост особей в поселении.

В первую очередь анализ был проведен по усредненным возрастным рядам, построенным как взвешенная оценка (с учетом числа особей) характера роста всех генераций по результатам измерений размеров моллюсков в периоды зимней остановки роста. Такая кумулятивная характеристика должна в наибольшей мере отражать особенности условий роста маком в каждом местообитании. Наиболее длинный возрастной ряд удалось получить для среднего горизонта литорали губы Гаврилово — 15 лет при длине 17,9 мм (табл. V, Приложение А). Однако максимальный размер особей был отмечен в верхнем горизонте литорали губы Ярнышная — 20,1 мм при возрасте 13 лет (табл. VII, Приложение А)).

Полученные возрастные ряды были аппроксимированы с помощью уравнения Берталанфи (рис. 18).

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

В ходе классификации было выделено три кластера. В первый вошли следующие описания (уровень различий внутри кластера менее 0,87): Абрам-мыс, Пала-губа НГЛ, губа

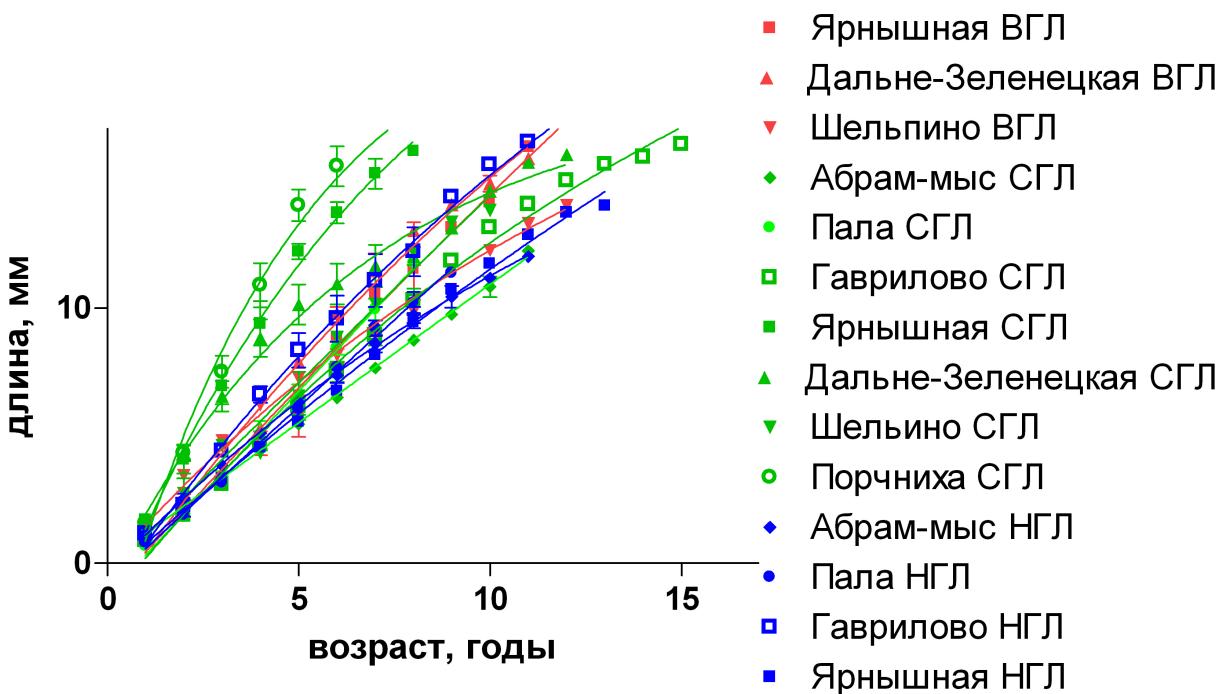


Рис. 18. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций в изученных поселениях маком

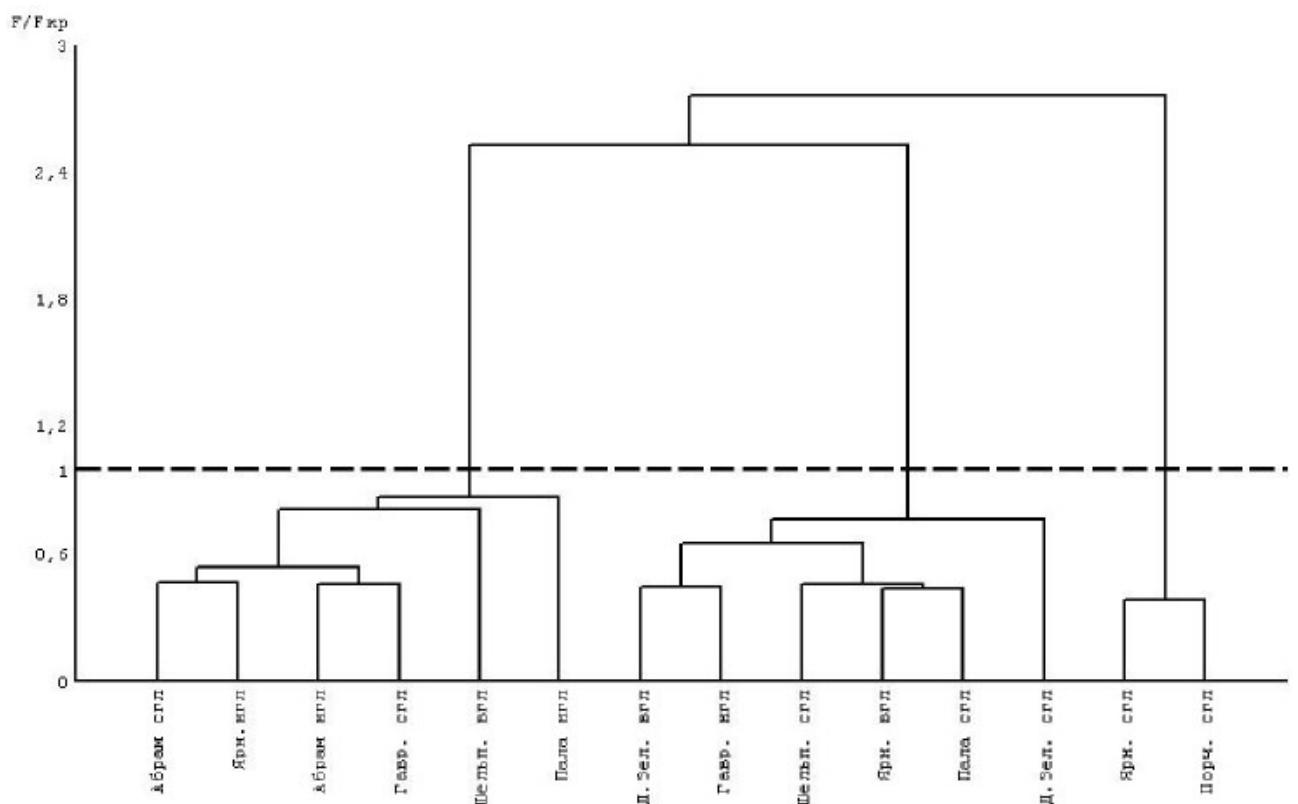


Рис. 19. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций

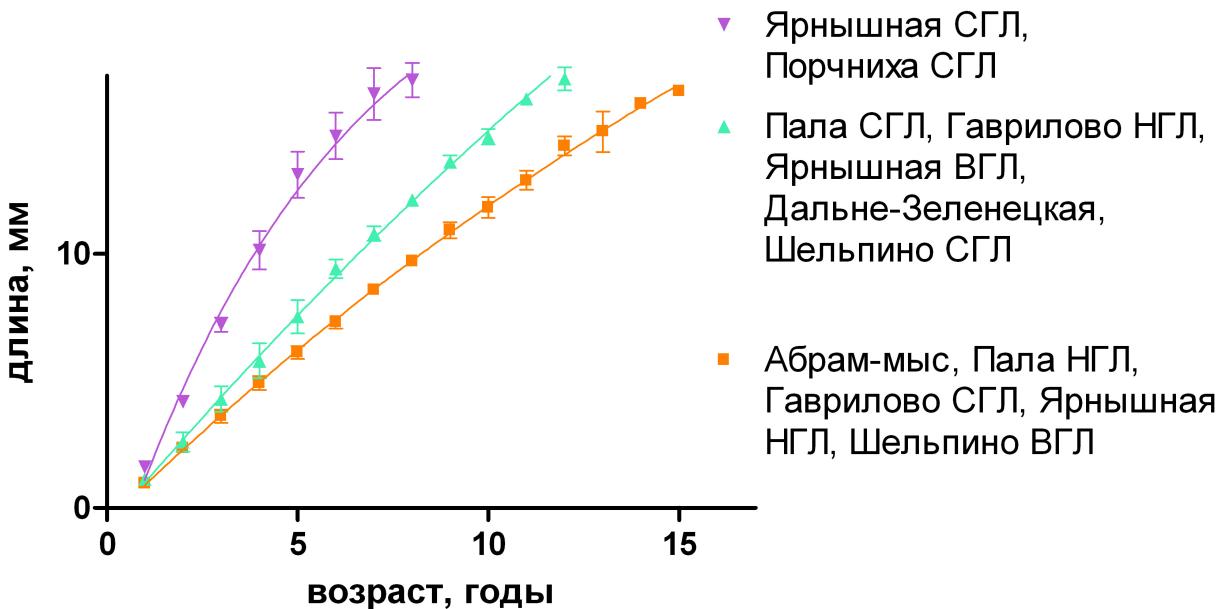


Рис. 20. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в изученных местообитаниях

656 Гаврилово СГЛ, губа Ярнышная НГЛ, Шельпино ВГЛ. Второй кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,76) составили участки Пала-губа СГЛ, губа Гаврилово НГЛ, 657 губа Дальнезеленецкая, губа Ярнышная ВГЛ, Шельпино СГЛ. В последний кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,38) вошли участки губа Ярнышная СГЛ и губа 658 Порчиха СГЛ. На участках Абрам-мыс и губа Дальнезеленецкая характер роста был 659 одинаковый на всех горизонтах литорали.

660 Однако в распределении остальных описаний нет географической приуроченности. Как 661 и ожидалось, поселения из средних горизонтов литорали губы Ярнышной и губы Порчиха 662 выделились в отдельный кластер. Низкий уровень различий (0,38) говорит о большом 663 разбросе наблюдаемых значений относительно модели роста. Это могло бы свидетельствовать 664 об относительно грубом описании соответствующих возрастных рядов, хотя 665 значительный объем выборки (76 и 65 особей, соответственно) позволяет говорить о зна- 666 чительном варьировании роста маком в пределах каждого участка.

667 Интересно, что при незначительном расхождении кривых роста, уровень различий 668 между первым и вторым кластером оказался очень высоким (2,52). Не было отмечено явного разделения участков по мореографическому уровню, хотя во второй кластер попало 669 больше описаний с более высоких горизонтов литорали. Максимальное различие было 670 между кластерами 2 и 3 (2,76).

671 По итогам классификации было выделено три группы маком, отличающиеся по ха- 672 рактеру роста (рис. 20). Первая группа — особи с наименьшей скоростью роста достигали 673 длины 16,4 мм за 14 лет, обитавшие на относительно более низком уровне осушки. Мако- 674 мы с промежуточной скоростью роста вырастали за 13 лет 19,3 мм. Особи с максимальной 675 скоростью роста за 9 лет достигали длины 18 мм.

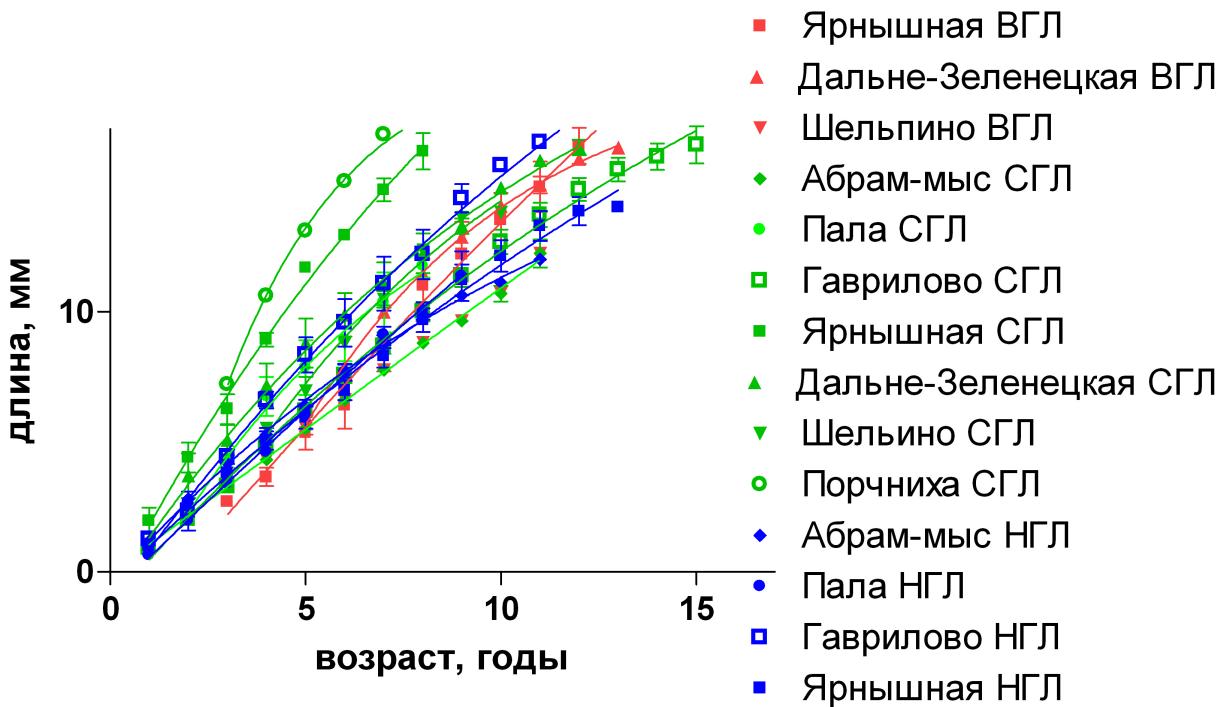


Рис. 21. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

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

685 Для того, чтобы снять эти влияния, следующий анализ проводили с купированием ис-
 686 ходных данных до объединения нескольких описаний возрастных рядов только старших
 687 (>8+) генераций (рис. 21). Полученная картина аналогична полученной по интегральным
 688 описаниям: быстрее всего росли макомы в среднем горизонте литорали губы Порчниха и в
 689 среднем горизонте литорали губы Ярнышная, в то время как остальные кривые не распа-
 690 даются на очевидные группы, и некоторые пересекают друг друга. Однако при сравнивании
 691 полученных кривых роста с учетом разброса эмпирических данных относительно регрес-
 692 сионной модели было выделено 4 кластера (рис. 22).

693 В первый кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,86) вошли следующие
 694 описания: Абрам-мыс, Пала-губа НГЛ, губа Гаврилово СГЛ, губа Ярнышная НГЛ. Вто-
 695 рой кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,57) составили участки Пала-губа
 696 СГЛ, губа Гаврилово НГЛ, губа Дальнезеленецкая, губа Ярнышная ВГЛ, Шельпино СГЛ.
 697 В третий кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,61) вошли участки губа Яр-
 698 нышная СГЛ и губа Порчниха СГЛ. В отдельный кластер попал участок губа Шельпино
 699 ВГЛ (минимальное различие 2,53 — с кластером 1). Таким образом, единственное каче-

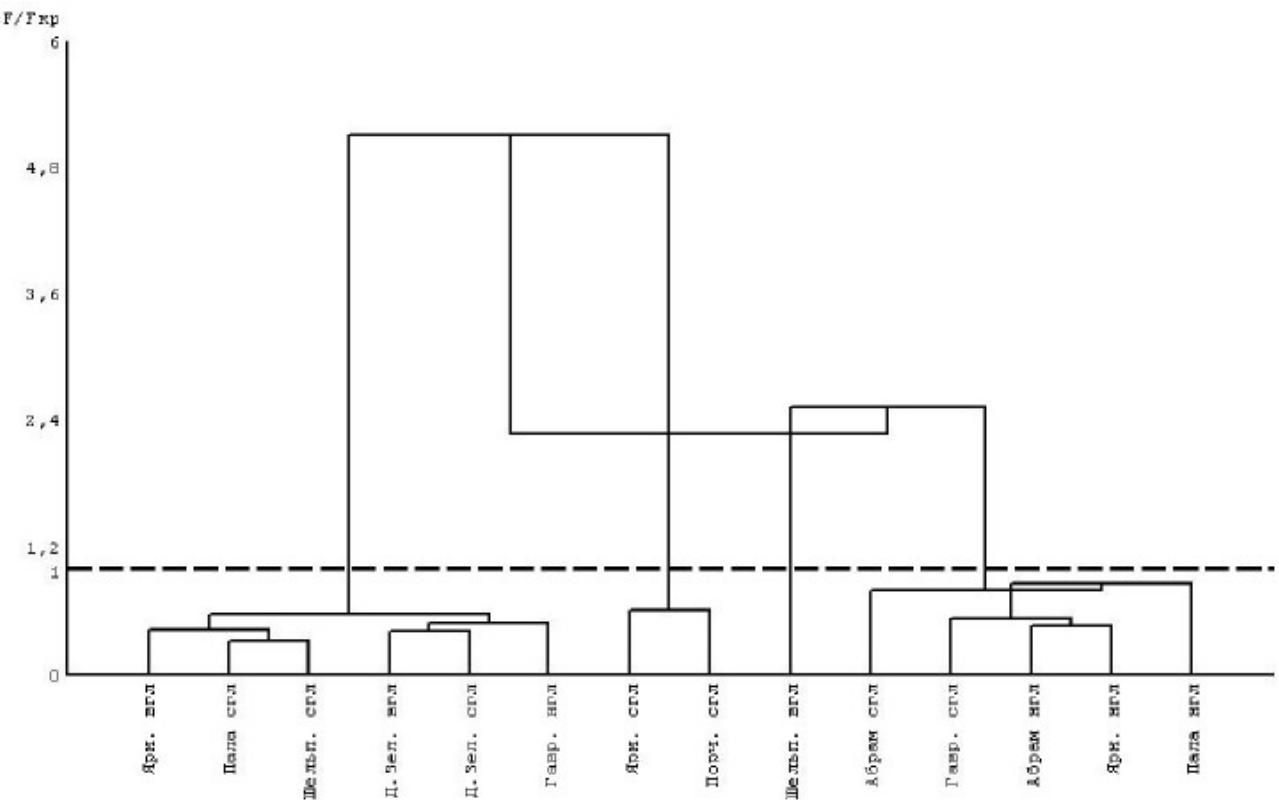


Рис. 22. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

ственное изменение относительно результатов, полученных при сравнении усредненных кривых роста — это выделение верхнего горизонта литорали губы Шельпино в отдельный кластер. Однако, коэффициенты различия значительно изменились. В два раза увеличилось различие между описаниями внутри кластера 3, различие внутри кластера 2 уменьшилось. Максимальное различие было отмечено между кластерами два и три (5,1).

По итогам классификации было выделено четыре группы маком, отличающиеся по характеру роста (рис. 23). Особи с минимальной скоростью роста (14 мм за 12 лет) обитали в верхнем горизонте литорали губы Шельпино. Среди групп с промежуточной скоростью роста более низкой скоростью роста (16,4 мм за 14 лет) обладали моллюски, обитавшие на относительно более низком уровне осушки. Особи с максимальной скоростью роста за 9 лет достигали длины 18 мм.

Использование интегральных моделей роста маком вполне отвечает задаче сравнительного анализа их поселений. Однако скорость роста моллюсков зависит не только от внешних, общих для всего поселения, факторов, но и от локальных микроусловий. Материалы настоящей работы не позволяют нам провести анализ вариации индивидуальных особенностей роста маком как отклика на условия их роста. Для этого нужны специальные экспериментальные исследования. Однако можно попытаться выделить групповые эффекты. Речь идет о снижении уровня рассматриваемой биосистемы до возрастной группы.

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

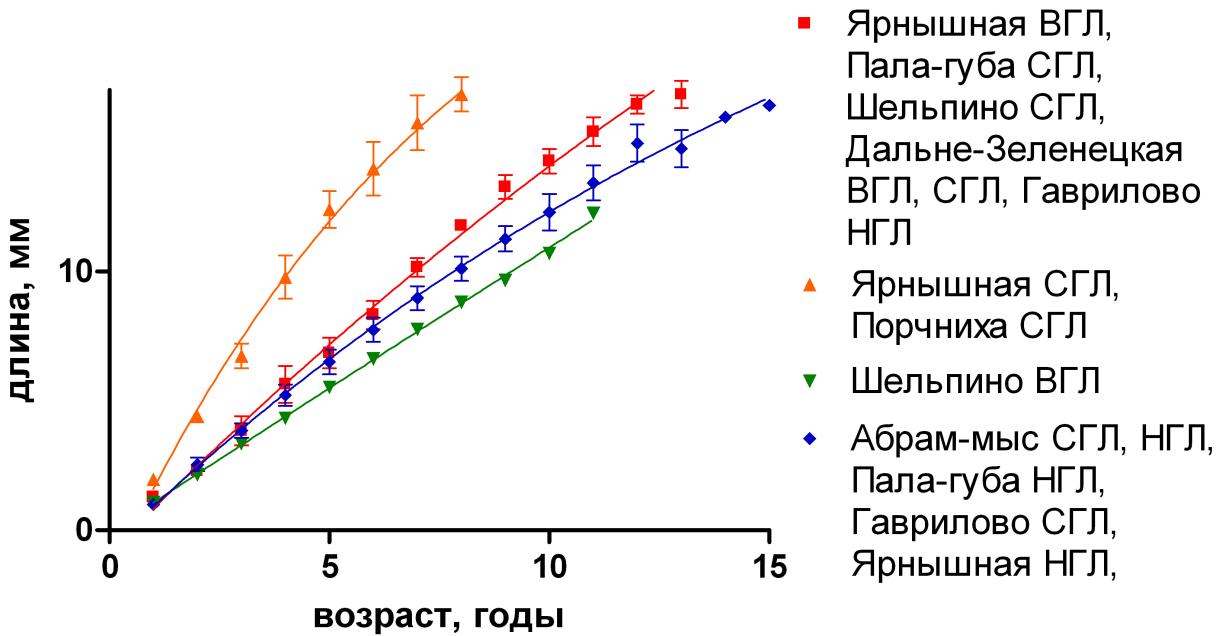


Рис. 23. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком старше 8 лет в изученных местообитаниях

новки роста. Используем их для анализа характера вариации средних величин годового прироста. Величины годового прироста варьировали от 0,05 до 3,58 мм (табл. 16).

Таблица 16. 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

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

В проведенном выше сравнительном анализе интегральных кривых роста мы выравнивали эмпирические возрастные ряды с помощью линейной модификации уравнения роста Берталанфи. При этом очевидным образом снижается объективность представлений о межгодовых различиях годовых приростов особей в возрастных группах. Попробуем отой-

ти от возраста как от условия, организующего скорость роста маком, и в качестве одного из предикторов величины годового прироста возьмём начальный (к данному годовому интервалу) средний размер особей возрастной группы. Такой анализ логично провести с помощью дисперсионного анализа.

На первом этапе анализа (факторы «горизонт литорали», «начальный средний размер особей в возрастной группе») установлено (табл. 17), что каждая из назначенных причин вариации достоверно определяет величину годового прироста. Весьма примечательно,

Таблица 17. Структура вариансы средних величин годового прироста *M. balthica* в возрастных группах в градиентах величины начального среднего размера особей в возрастной группе и метеографического уровня положения станций наблюдения

Источник вариации	<i>SS</i>	ν	M_S	<i>F</i>	α
A	4,74	3	1,58	4,2	0,006
B	11,98	2	5,99	15,92	0
AB	2,75	6	0,46	1,22	0,295
W	193,82	515	0,38		

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

B — метеографический уровень положения станций наблюдения (три градации)

W — внутригрупповая вариация.

SS — общий квадрат, ν — степень свободы, M_S — средний квадрат (варианса), *F* — значение статистики Фишера, α — уровень значимости критерия.

что при этом наибольшая доля вариации величин годового прироста определяется не начальным размером маком ($SS = 4,74$), а метеографическим уровнем положения станции ($SS = 11,98$). При анализе структуры вариансы исходного комплекса в градиентах начального среднего размера особей в возрастной группе и географии местообитаний выяснилось, что достоверное влияние на величину среднего годового прироста маком оказывают также оба фактора (табл. 18). Причем и в этом случае наибольшая доля вариации обусловле-

Таблица 18. Структура вариансы средних величин годового прироста *M. balthica* в возрастных группах в градиентах величины начального среднего размера особей в возрастной группе и географического положения участка наблюдений

Источник вариации	<i>SS</i>	ν	M_S	<i>F</i>	α
A	8,23	2	4,12	13,14	0,000003
C	14,44	5	2,89	9,22	0
AC	14,16	17	0,83	2,66	0,000351
W	156,62	500	0,31		

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

C — географическое положение участка наблюдений (шесть градаций))

W — внутригрупповая вариация.

SS — общий квадрат, ν — степень свободы, M_S — средний квадрат (варианса), *F* — значение статистики Фишера, α — уровень значимости критерия.

на не начальным размером раковины, а фактором «участок» ($SS = 14,44$). Общим для проведенных вариантов двухфакторного дисперсионного анализа оказалось, что в обоих случаях внутригрупповая вариация на порядок превышает факторную составляющую. Это говорит о том, что основной причиной вариации величины годового прироста маком в изученных акваториях является крайняя степень разнокачественности особей в местобитаниях. В качестве рабочей гипотезы можно предположить, что в краевой части ареала резкой дифференциации особей *M. balthica* по скорости роста могут способствовать любые проявления микрорельефной гетеротопности локальных местообитаний. Полученные положительные итоги дисперсионного анализа интересно визуализировать для выявления характера метеографического и географического трендов в изменении величины годового прироста маком. Для этого представим итоги двухфакторных дисперсионных анализов в виде соответствующих поверхностей отклика. Весьма показательно, что величины годового прироста маком по мере роста начального среднего размера особей в возрастных группах меняются куполообразно (рис. ??). Во всех исследованных поселениях макси-

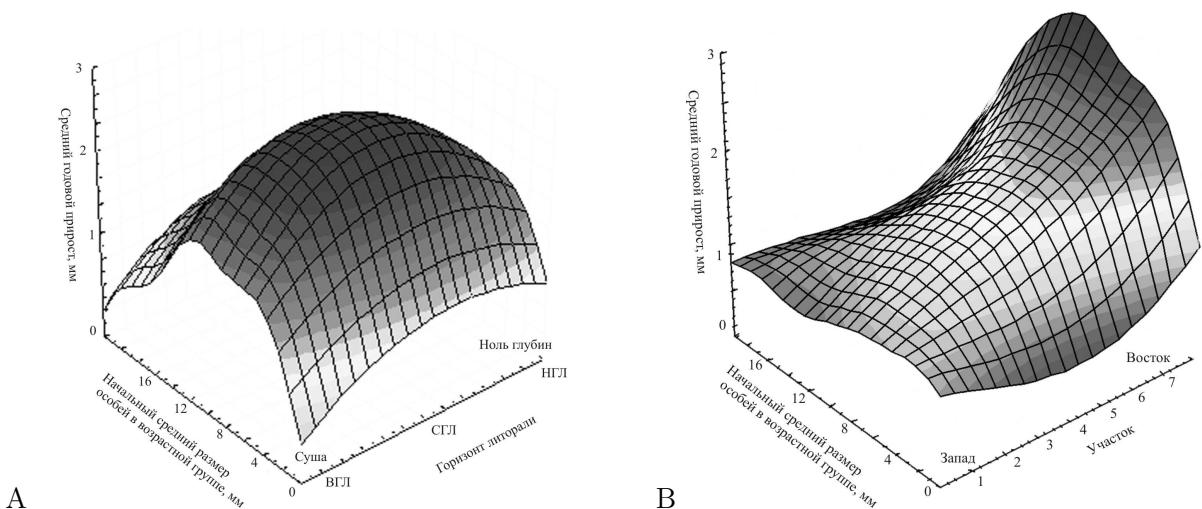


Рис. 24. Характер изменений средней величины годового прироста особей *Macoma balthica* возрастной группы в зависимости от начальной средней длины их раковин, метеографического уровня обитания и условного смещения участка по побережью Мурмана на восток
Примечания: Участки: 1 — Абрам-мыс, 2 — Пала-губа,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

ВГЛ — верхний горизонт литорали, СГЛ — средний горизонт литорали, НГЛ — нижний горизонт литорали

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

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

765 9 Динамика обилия *M. balthica*.

766 9.1 Эстуарий реки Лувенъги.

767 На литорали в эстуарии р. Лувенъги средняя плотность поселений маком за период с
 768 1992 по 2012 год колебалась от 55 (26,8) в 1992 до 9200 (39,8) экз./м² в 1998 году (рис.
 769 25). При этом столь высокая численность в 1998 году была связана с особями длиной
 770 менее 1 мм (рис. 26) — средняя численность моллюсков крупнее 1 мм составляла всего
 771 750 (2,03) экз./м².

772 Для анализа динамики обилия, на наш взгляд, более информативно рассматривать
 773 численность без учета вновь осевших особей. **ОБЪЯСНЯТЬ ПРО ПОПОЛНЕНИЕ ПОСЕ-
 774 ЛЕНИЯ ТУТ ИЛИ ГДЕ?**. Поскольку материал собирали в конце июля — начале августа,
 775 то мы считаем спатом всех особей длиной менее 1 мм. **сюда бы ссылку на размер спата в бе-
 776 лом? Зубаха, Полоскин, Гольцев? Флячинская?** В этом случае можно говорить по крайней
 777 мере о двух периодах: с 1992 по 1998 год — период относительно низкой численности (менее
 778 800 экз./м²) моллюсков, и с 1999 по 2012 год — относительно высокой (более 1000 экз./м²)
 779 (достоверные различия по критерию Манна-Уитни, $W = 6$, $p-value = 4,5 \times 10^{-13}$) (рис. 26).

780 В период с 1992 по 1998 год численность *M. balthica* достоверно изменялась (*Kruskal –
 781 Wallis* $\chi^2 = 24,1$, $p-value = 0,00049$). Результаты попарного сравнения представлены в
 782 таблице 19.

783 Численность моллюсков в эстуарии р. Лувенъги в 1992–1993 годах оставалась стабиль-
 784 ной ($\bar{N} = 128$ (21,5) экз./м²), затем произошло ее увеличение в 1994 году, после чего снова
 785 произошло некоторое ее снижение и в 1995–1997 годах она стабилизировалась на более вы-
 786 соком уровне ($\bar{N} = 341$ (9,3) экз./м²) по сравнению с 1992–93 гг. В 1998 году вновь происхо-
 787 дит увеличение численности *M. balthica* до уровня 1994 года (около 750–800 экз./м²), после
 788 чего в 1999 году средняя численность возросла ещё в три раза. С 1999 по 2003 год числен-
 789 ность оставалась относительно стабильной (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 5,0$, $p-value = 0,28$) и
 790 в среднем составляла 2146 (5,5) экз./м². В 2004 году обилие маком увеличилось в полтора
 791 раза и достигло максимума для данного участка за весь период наблюдений. С 2004 по
 792 2006 год численность моллюсков последовательно снижалась (табл. 20). В 2006 году она

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 20. Результаты множественного сравнения средних численностей *Macoma balthica* методом Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference') в эстуарии реки Лувеньги в 2004 – 2007 годах.

793 достигла локального минимума и составляла 993 (13,2) экз./м²). В 2007 году произошло
 794 достоверное увеличение численности *Macoma balthica* (табл. 20). К 2008 году численность
 795 моллюсков снова снижается, после чего до 2012 года были отмечены недостоверные флука-
 796 туции (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 6,8429$, *p – value* = 0,14).

797 9.2 Илистая губа острова Горелый.

798 **посчитать и вписать относительные ошибки** На данном участке рассматривали отдель-
 799 но 4 зоны, различающиеся по осушке и биотическим условиям. Максимальная численность
 800 маком на всех горизонтах литорали была отмечена в 1998 году (рис. 25). Более чем на
 801 75% такая высокая численность была связана с обилием особей длиной менее 1 мм. Маки-
 802 мальная численность моллюсков наблюдалась на границе среднего и нижнего горизонта
 803 в зарослях фукоидов, здесь она составляла более 44 тысяч экз./м².

804 При исключении из анализа особей размером менее 1 мм, численность особей *M. balthica*
 805 стала максимальной в 1999 году для всех горизонтов, кроме среднего, на котором мак-
 806 симальная численность отмечена в 2000 году (рис. 26). Самая низкая численность за весь
 807 период исследований была отмечена в начале интервала наблюдений (1992 – 1993 года)
 808 – менее 100 экз./м². С 1994 по 1996 год происходило некоторое увеличение численности
 809 маком, однако она на всех горизонтах не превышала 500 экз./м². В 1997 году произошло
 810 локальное снижение численности, и с 1998 года происходил ее рост. В 1999 году числен-
 811 ность маком составляла 900, 2000 и 1050 экз./м² на среднем горизонте, в поясе фукоидов
 812 и у нуля глубин, соответственно. В 2000 году на верхнем горизонте литорали численность
 813 особей достиглаа максимума за весь период наблюдений и составила 1500 экз./м², в то
 814 время как на остальных горизонтах литорали произошло снижение численности. В даль-
 815 нейшем были отмечены менее значительные колебания, и, как показывают данные в 2004,
 816 2006 – 2008 и 2011 годах (когда на станциях брали индивидуальные пробы, а не интегри-
 817 рованные) эти колебания недостоверны (табл. 21).

818 9.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга

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

горизонт литорали	<i>Kruskal – Wallis</i> χ^2	<i>p – value</i>	\bar{N} (D)
верхний	0,91	0,92	1972 (11,4)
средний	1,37	0,85	1910 (9,0)
пояс фукоидов	2,13	0,71	970 (13,7)
нижний	3,45	0,49	960 (10,6)

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

Таблица 21. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на литорали о. Горелый по данным 2004, 2006 – 2008 и 2011 годов.

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

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

Таблица 22. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на материковой литорали в районе поселка Лувенъга с 1992 по 1998 год.

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

В начале периода наблюдения численность на всех трех участках не превышала 1000 экз./м² и колебания носили случайный характер (табл. 22).

9.4 Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова.

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

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

Внутри каждого периода времени численность *M. balthica* не различается достоверно от года к году (табл. 23).

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

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

Таблица 23. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на литорали Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова в разные годы.

843 9.5 Южная губа острова Ряшкова

844 Поскольку на литорали Южной губы о. Ряшкова использовали для промывки сито
 845 с диаметром ячей 1 мм, то доля моллюсков размером менее 1 мм не превышала 1,2 %
 846 и их исключение из анализа не изменило общей картины. На данном участке с 2001 по
 847 2010 год численность *Macoma balthica* была относительно стабильна, все флукутации были
 848 недостоверны (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 12,07, p – value = 0,21$). Средняя численность за
 849 данный период составила 1239 (7,9) экз./м². Однако намечается некоторая тенденция к
 850 увеличению численности в 2003 – 2004 и 2007 – 2008 году. После 2008 года численность
 851 постепенно снижается и в 2012 году она составила 142 (27,5) экз./м².

852 9.6 Остров Ломнишный

853 На литорали о. Ломнишный для промывки также использовали сито с диаметром ячей
 854 1 мм, моллюски длиной менее 1 мм в пробах отсутствовали. На данном участке числен-
 855 ность маком оставалась относительно стабильной в течении всего периода исследований
 856 (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 9,9, p – value = 0,077$) и в среднем составляла 638 (12) экз./м².
 857 Некоторое увеличение численности было отмечено в 2008 году (численность составляла
 858 1530 (19) экз./м²).

859 9.7 Анализ динамики численности *Macoma balthica* в Кандалакш- 860 ском заливе Белого моря

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

867 Мы проанализировали динамику численности *M. balthica* на каждом участке на нали-
 868 чие тренда при помощи теста Мантелля (табл. 24).

869 Было показано наличие тренда на 4 участках: эстуарий р. Лувеньга, материковая ли-
 870 тораль в районе пос. Лувеньга, Южная губа о. Ряшкова, г. Сельдянская. Для удаления

Таблица 24. Выявление трендов в динамике численности *Macoma balthica* на различных участках Белого моря.

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

тренда из исходных значений были вычтены предсказанные значения из регрессионной модели $N = a + b * T$, где N — численность, экз./м², T — годы. По детрендированному ряду были рассчитаны частные автокорреляции (*PRCF* - partial rate correlation function). Коррелограммы представлены на рисунке 27.

Для большинства временных рядов значение максимального значения достигает *PRCF* с лагом 1, что характерно для динамики в отсутствие тренда. Достоверность частных автокорреляций оценивалась пермутационным методом. Для участков в Южной губе о. Ряшкова и на материковой литорали в Лувенъге были показаны достоверные значений *PRCF*[2], причем в Южной губе *PRCF*[2] > *PRCF*[1]. Это показывает наличие в поселении плотностнозависимых процессов второго порядка. Предположительно, это может быть воздействие хищников. Мы надеемся проверить эту гипотезу в ходе дальнейших наблюдений. Биологическая интерпретация *PRCF* с большим лагом на настоящий момент представляется нам сомнительной.

9.8 Синхронность динамики численности *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря

Для изучения синхронности колебаний численности маком мы использовали тест Мантелля. Для включения большего количества рядов в анализ, он был проведен по двум наборам данных. Первый набор данных включал участки, где при отборе проб промывка была на сите с диаметром ячей 0,5 мм. Сюда вошли участки в эстуарии р. Лувенъги, на материковой литорали в районе Лувенъги, на о. Горелый, в Западной Ряшковой салме и в губах Медвежья и Сельдянная. Результаты корреляционного анализа представлены в таблице 25. Три участка в районе Лувенъгских шхер (эстуарий р. Лувенъги, о. Горелый, материковая литораль) демонстрировали синхронную динамику поселений. С данными участками была синхронна динамика поселения маком в г. Медвежья. Низкая, хотя и достоверная корреляция была показана между динамикой на материковой литорали в

Таблица 25. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*.

<i>Mantelr \ p_{perm}</i>	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]
[1] эстуарий р. Лувенъги		0,002	0,989	0,009	0,001	0,264	0,018	0,441
[2] о. Горелый	0,929		0,393	0,014	0,001	0,388	0,992	0,089
[3] о. Ломнишный	-0,439	-0,067		0,208	NA	0,79	0,082	0,399
[4] г. Медвежья	0,821	0,86	-0,028		0,001	0,184	0,932	0,441
[5] материковая лitorаль (Лувенъга)	0,781	0,784	NA	0,704		0,044	NA	0,123
[6] г. Сельдяная	0,089	-0,009	-0,303	0,087	0,364		0,763	0,818
[7] Южная губа о. Ряшкова	0,427	-0,309	0,333	-0,213	NA	-0,127		0,585
[7] Западная Ряшкова салма	-0,045	0,057	0	-0,05	0,284	-0,141	-0,038	

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

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

районе Лувенъги и в г. Сельдяной (0,36) и между эстуарием р. Лувенъги и Южной губой о. Ряшкова (0,43).

Второй набор данных включал участки, где при отборе проб промывку проводили на сите с диаметром ячей 1 мм. Также сюда вошли те участки из предыдущего набора данных, где была известна размерная структура моллюсков — из общей численности были вычтены численность особей длиной менее 1 мм для возможности сравнения. Всего в данный анализ вошло 8 рядов данных: эстуарий р. Лувенъги, материковая лitorаль в районе Лувенъги, о. Горелый, Западная Ряшкова салма, Южная губа о. Ряшкова, о. Ломнишный, б. Ключиха и Сухая салма (табл. 26). Интересно отметить, что при редукции данных до численности особей длиной более 1 мм картина меняется. Без изменения остается синхронность динамик поселений маком на материковой лitorали в Лувенъге с о. Горелый и эстуарием р. Лувенъги. Такжесохраниется синхронность динамик численности в поселениях в эстуарии р. Лувенъга и Южной губе о. Ряшкова. В то же время поселение в Западной Ряшковой салме, который в предыдущем анализе показывало асинхронность по сравнению с остальными участками, в данном случае демонстрирует синхронность с поселениями на о. Горелый и материковой лitorали в Лувенъге. Также показана синхронность динамик поселений на материковой лitorали в Лувенъге и в бухте Ключиха.

Мы использовали значение теста Мантеля как меру сходства рядов данных для тестирования гипотезы, что на более близкорасположенных участках динамика численности *Macoma balthica* более сходна. Для этого по координатам участков была рассчитана матрица расстояний между участками (табл. 27).

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

Таблица 26. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*.

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

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

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

920 9.9 Дальний пляж губы Дальнезеленецкая

921 На данном участке использовали для промывки сито с диаметром ячей 1 мм и осо-
 922 би длиной менее 1 мм в пробах отмечены не были. В течении всего периода времени
 923 плотность поселения *Macoma balthica* не превышала 100 экз./м² (28). В 2003 году про-
 924 изошло уменьшение обилия маком (с 52 (13) до 34 (20) экз./м², критерий Манна-Уитни
 925 $W = 854, p - value = 0,001$), после чего численность в 2003 – 2006 оставалась относи-
 926 тельно стабильной (в среднем 33 (0,8) экз./м², критерий Краскела-Уоллиса *Kruskal –*
 927 *Wallis* $\chi^2 = 4,03, p = 0,26$). В 2007 году численность еще увеличилась относительно преды-
 928 дущего периода ($W = 1155, p - value = 8,7 \times 10^{-8}$) и оставалась стабильной к 2008 году
 929 ($W = 516,5, p - value = 0,76$) при этом достигла уровня, максимального для всего периода
 930 (72 (0,9) экз./м²).

931 В качестве точки сравнения использовали количественные данные из статьи ?? (28).
 932 Плотность поселения *Macoma balthica* на Дальнем пляже в 1973 году была сравнима с
 933 таковой в 2002 – 2006 годах (28).

Таблица 27. Расстояние между исследованными участками литорали.

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

Примечание:Расстояние дано в километрах.

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

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

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

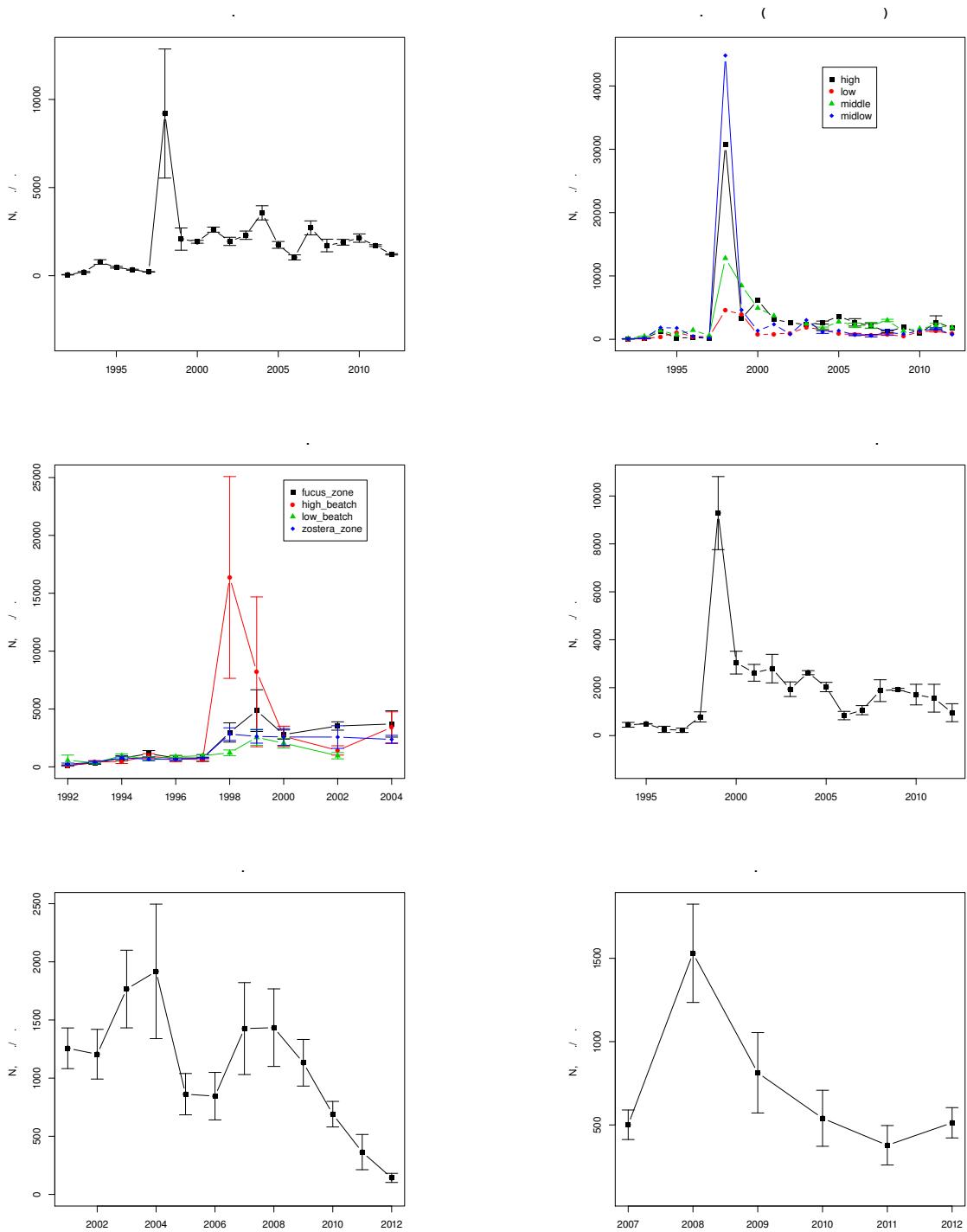


Рис. 25. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива.

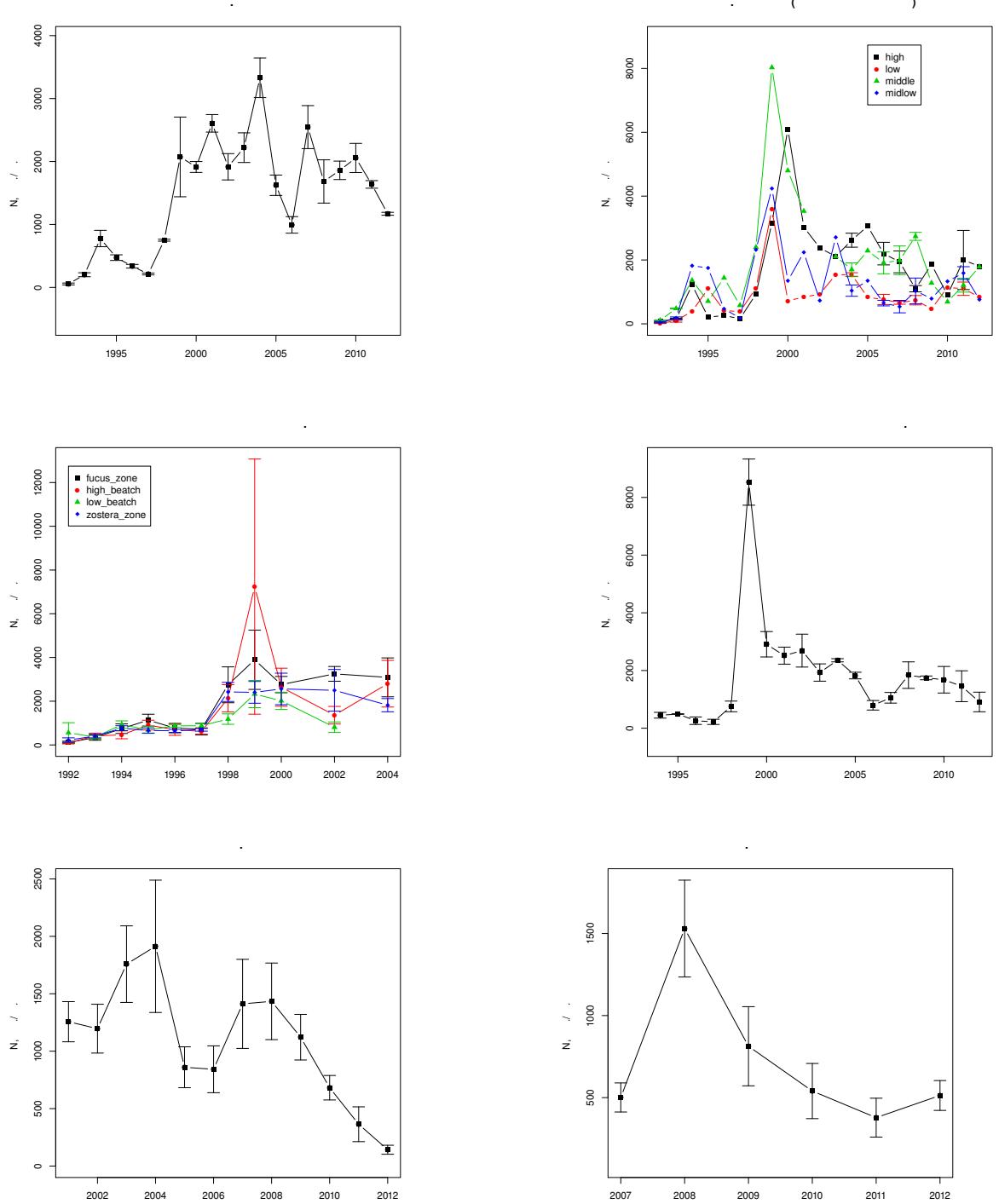


Рис. 26. Динамика численности *Macoma balthica* с длиной раковины более 1 мм в поселениях вершины Кандалакшского залива

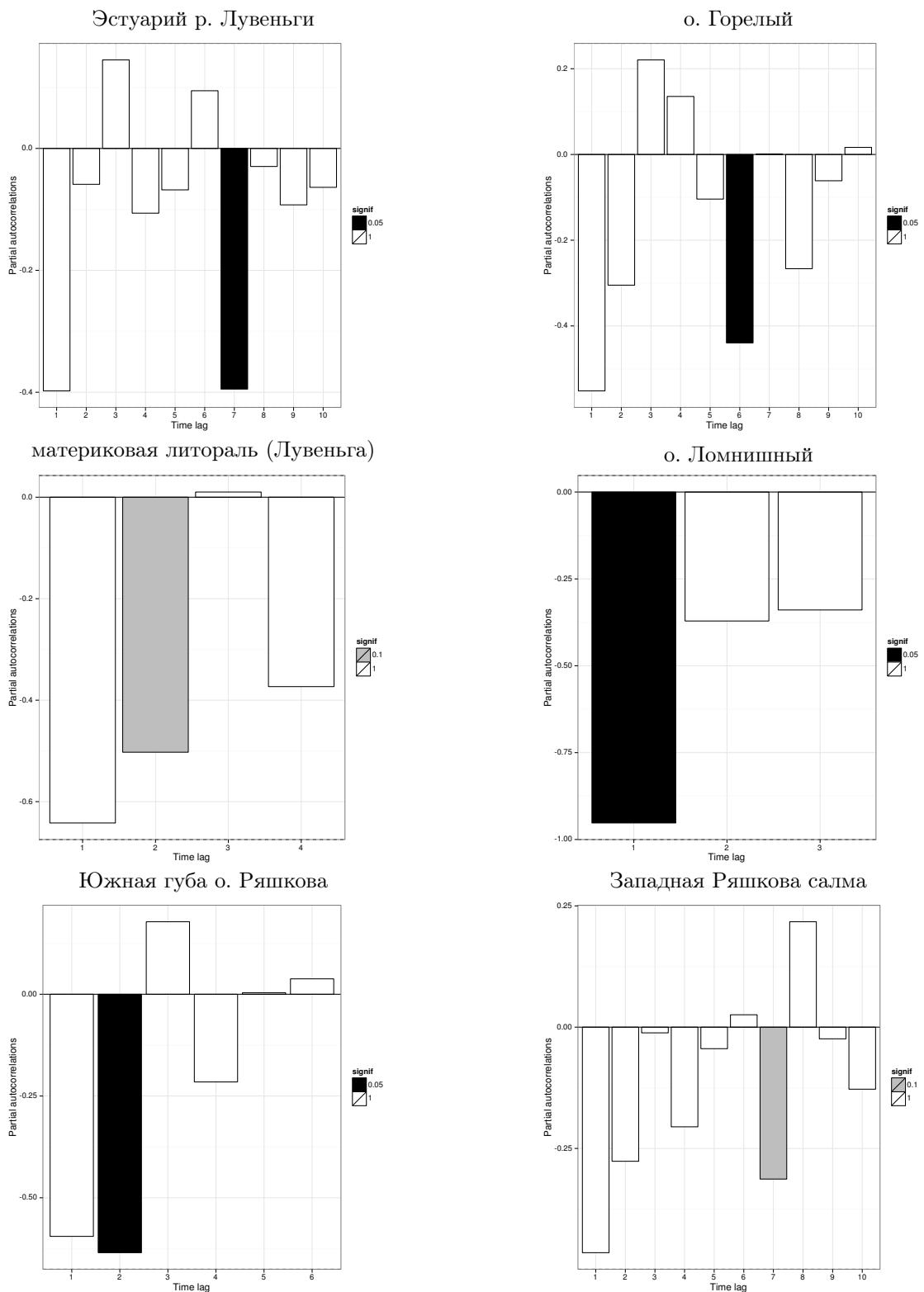


Рис. 27. Частные корреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детрендированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

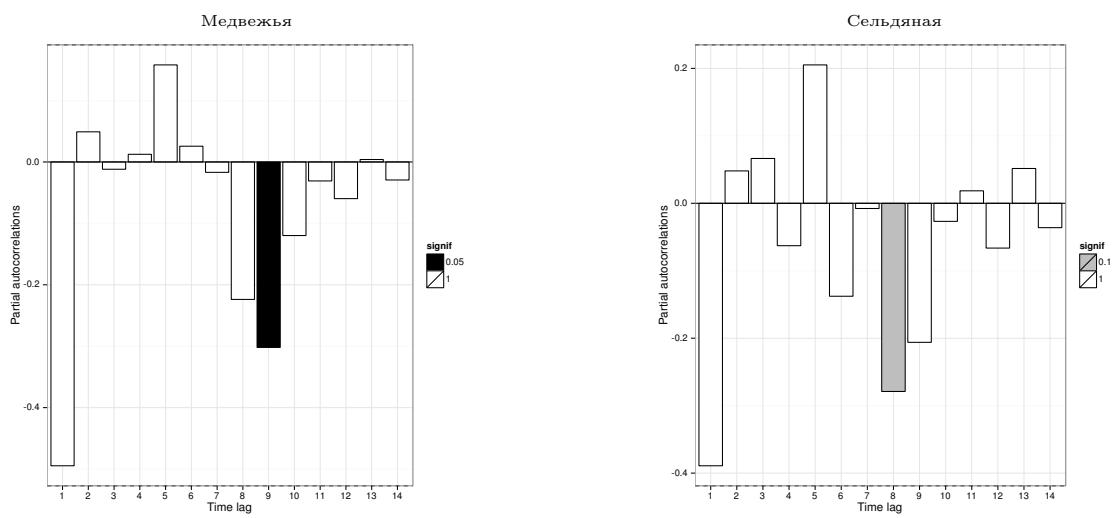


Рисунок 27, продолжение. Частные автокорреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детреднированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

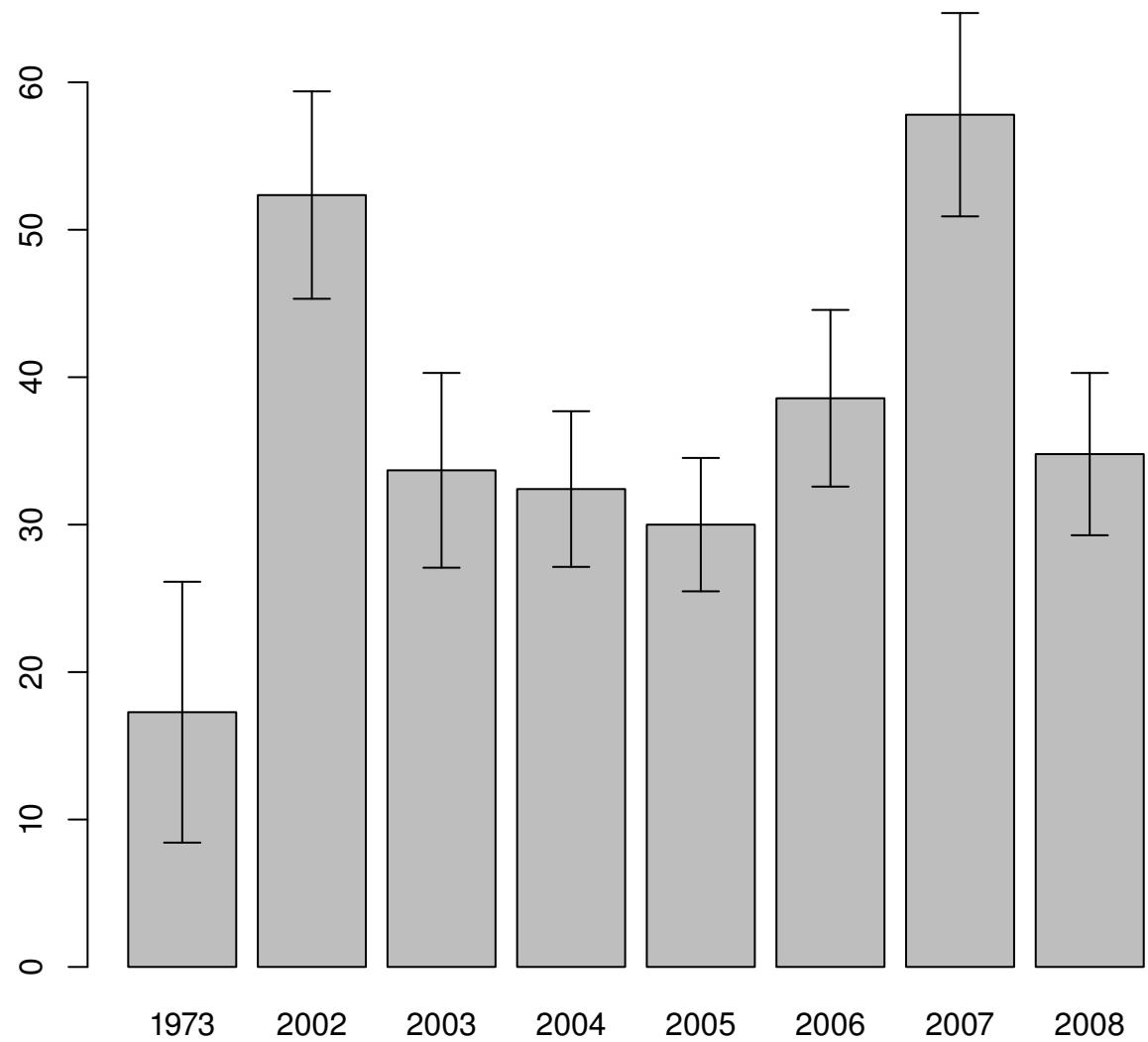


Рис. 28. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* на литорали Дальнего пляжа г. Дальнезеленецкой (Баренцево море)

Примечание: по оси X — годы наблюдений, по оси Y — средняя плотность поселения, экз./м². Данные 1973 года взяты из статьи ??

934 10 Качественные характеристики формирования спа-

935 та в поселениях *Macoma balthica* на литорали губы Чу-

936 па (Белое море)

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

941 Обилие *Macoma balthica* на исследованных участках варьировало в значительных пре-
942 делах. Так, численность на разных участках составляла от 228 до 1230 экз./м², а биомасса
от 1,1 до 6,2 г/м² (табл. 29).

Таблица 29. Характеристики обилия взрослых *Macoma balthica* и спата на участках в губе Чупа в 2006 году

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

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

943
944 Численность взрослых особей *M. balthica* на участке в Сухой салме составляла $1230 \pm$
945 207 экз./м², а биомасса — $6,2 \pm 1,17$ г/м². На участке были представлены моллюски с ра-
946 ковиной длиной от 1,1 до 15,7 мм. Размерная структура в Сухой салме характеризовалась
947 бимодальностью с модальными классами 1,1–2,0 мм и 6,1–8,0 мм (рис. 29). Численность
948 спата составляла 4980 ± 618 экз./м². Размерная структура спата на данном участке была
949 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,6 мм (рис. 29).

950 Численность взрослых моллюсков в Лисьей бухте составляла 1200 ± 199 экз./м², а био-
951 масса — $1,9 \pm 0,76$ г/м². На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от
952 1,0 до 14,3 мм. Размерная структура в Лисьей бухте характеризовалась бимодальностью
953 с модальными классами 1,1–3,0 мм и 8,1–10,0 мм (рис. 29). Численность спата со-
954 ставляла 4040 ± 832 экз./м² (рис. 5). Размерная структура спата на данном участке была
955 мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. 29).

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

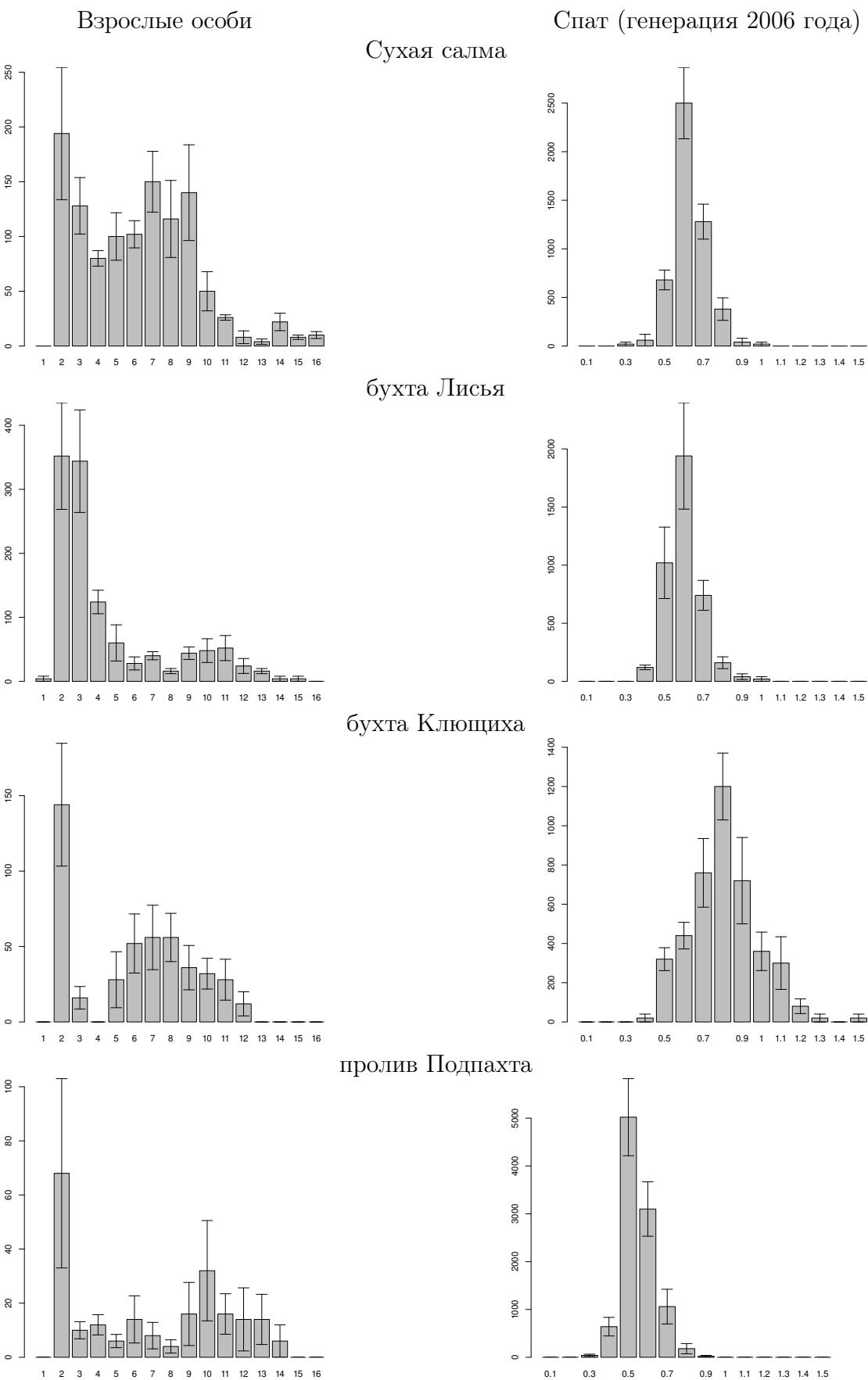


Рис. 29. Размерная структура поселений *Macoma balthica* на участках в губе Чупа в 2006 году и спата, осевшего в данных поселениях

Численность *M. balthica* в проливе Подпахта составляла 228 ± 69 экз./м², а биомасса — $1,9 \pm 1,21$ г/м². 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. 29). Численность спата составляла 10060 ± 1493 экз./м². Размерная структура спата на данном участке была мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. 29).

Для выявления связи численности спата с обилием (численностью и биомассой) взрослых маком был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. 30). Достоверная

Таблица 30. 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.

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

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

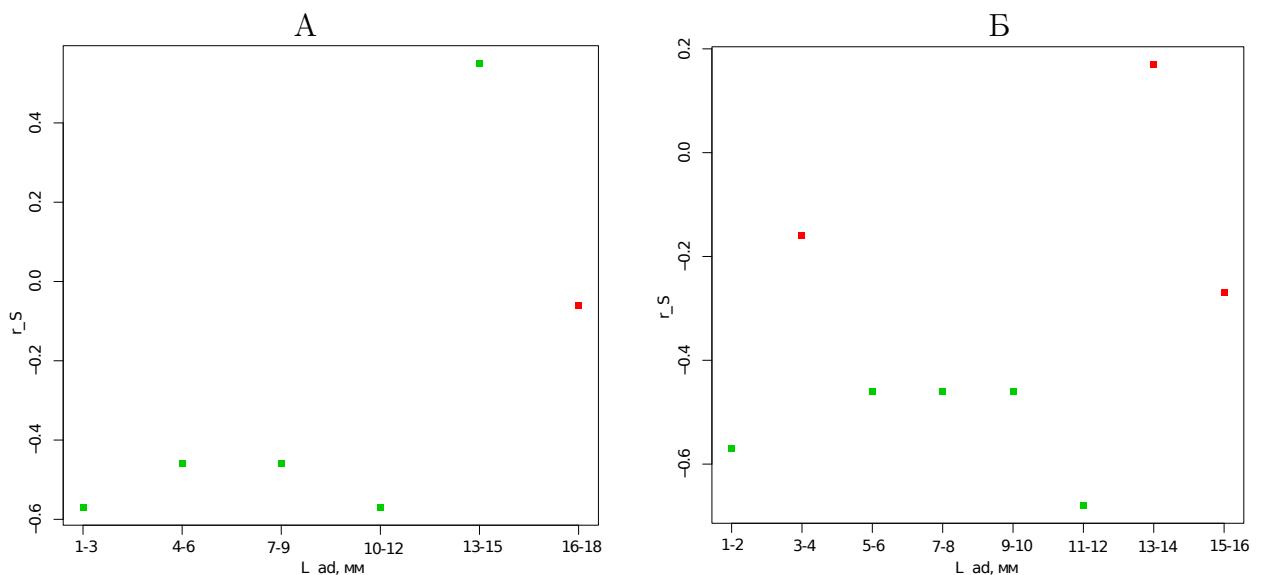


Рис. 30. Изменение силы и характера корреляции численности спата с численностью взрослых особей в поселениях, с учетом размерной характеристики последних

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

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

975

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

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

Поскольку объем выборки небольшой, то сила корреляционного анализа невелика. Поэтому для оценки влияния численности взрослых маком на размеры пополнения был проведен иерархический дисперсионный анализ и оценена сила влияния факторов (табл. 31). По результатам дисперсионного анализа оба фактора достоверно влияют на количество

Таблица 31. Анализ структуры вариансы (иерархический дисперсионный анализ) показателей численности спата маком в градиентах плотности взрослых маком в поселениях и местоположения участка

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

Примечание: Источник вариации: N_{ad} — фактор «численность взрослых особей», site (N_{ad}) — фактор «участок» (вложен в фактор N_{ad}), error — внутригрупповая вариация.

SS — девиата, df — число степеней свободы, MS — варианса, F — значение критерия Фишера, p — уровень значимости, ν^2 — сила влияния фактора, m_{ν^2} — ошибка силы влияния, F_{ν^2} — значение критерия Фишера для силы влияния.

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

Также исследованные участки отличались по суммарному обилию макрообентоса (табл. 32). Наименьшее обилие макрообентоса было отмечено на участке в бухте Клю-

Таблица 32. Характеристики общего обилия макрообентоса на участках в губе Чупа в 2006 году

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

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

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

994 в Сухой Салме ($N = 9381 \pm 2678$ экз./ m^2) и проливе Подпахта ($N = 7169 \pm 4545$ экз./ m^2),
995 но различия между этими участками недостоверное. Однако по биомассе макрозообентоса
996 участок в Сухой Салме на порядок отличается от пролива Подпахта ($B = 147,1 \pm 17,3$ г/ m^2
997 и $46,6 \pm 9,0$ г/ m^2 , соответственно). Максимальное обилие макробентоса отмечено на участ-
998 ке в бухте Лисьей, где численность ($42544 \pm 4753,4$) достоверно отличается от всех других
999 участков, а биомасса достоверно больше, чем в проливе Подпахта и бухте Ключица, но
1000 не отличается от аналогичного показателя в Сухой Салме.

1001 Для выявления связи численности и биомассы макрозообентоса на численность спа-
1002 та *M. balthica* был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. 33).
Достоверной корреляции между численностью спата макомы с суммарными численно-

Таблица 33. Корреляция численности спата *M. balthica* с обилием макробентоса в поселе-
ниях

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

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

1003
1004 стью и биомассой макрозообентоса обнаружено не было.

1005 **Благодарности**

1006 В заключение я хочу поблагодарить администрацию Кандалакшского заповедника и
1007 лично **А. С. Корякина** за поддержку наших экспедиций на Белом и Баренцевом морях.
1008 Я благодарна администрации СПбГУ, биологического факультета и кафедры ихтиологии
1009 и гидробиологии за возможность работы на Морской биологической станции СПбГУ.

1010 На Баренцевом море мы работали вместе с сотрудниками Мурманского морского био-
1011 логического института, Мурманского государственного технического университета и По-
1012 лярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океаногра-
1013 фии: М.В. Макаров, С.В Малавенда, С. С. Малавенда, О. Тюкина, И. П. Прокопчук, ко-
1014 торые оказывали нам всяческую поддержку.

1015 Эта работа не могла бы состояться без моих коллег по экспедициям: Беломорской экс-
1016 педиции ГИПС ЛЭМБ, студенческой Баренцевоморской экспедиции СПбГУ, Беломорской
1017 экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Отдельное спасибо руководи-
1018 телям экспедиций: А. В. Полоскину, И. А. Коршуновой, Д. А. Аристову, Е. А. Генельт-
1019 Яновскому, М.В. Иванову за возможность работы в экспедиционных командах и помочь
1020 в сборе материала.

1021 Я благодарю А. В. Полоскина, Д. А. Аристова, К. В. Шунькину, А. В. Герасимову (ка-
1022 федра ихтиологии и гидробиологии СПбГУ), А. Д. Наумова (ББС ЗИН РАН) за предо-
1023 ставленные материалы.

1024 Постоянные обсуждения с Ю. Ю. Тамберг и В. М. Хайтовым значительно улучшили
1025 мои навыки в статистической обработке материала и помогло мне в работе. На этапе об-
1026 работки данных неоценимую помочь идеями и разъяснениями мне оказали В. М. Хайтов
1027 и Д. А. Аристов.

1028 Кроме того, я не могу не поблагодарить руководителей Лаборатории экологии морско-
1029 го бентоса И. А. Коршуновой, А. В. Полоскину, **Е. А. Нинбургу** и В. М. Хайтову, которые
1030 13 лет назад убедили меня, что морская биология это очень интересно и вложили много
1031 сил в мое обучение и воспитание. Без них меня бы тут просто не было.

1032 И мой низкий поклон моему научному руководителю Н. В. Максимовичу за конструк-
1033 тивную помочь на всех этапах работы, жесткие споры и долгие беседы, ехидные коммен-
1034 тарии и неизменно доброе отношение.

1035 Данная работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов Санкт-Петер-
1036 бургского государственного университета (1. 0. 134. 2010, 1. 42. 527. 2011, 1. 42. 282. 2012,
1037 1. 38. 253. 2014) и Российского фонда фундаментальных исследований (12-04-01507, 13-04-
1038 10131 К).

1039 Список литературы

- 1040 *Beukema J., Dekker R., Jansen J.* Some like it cold: populations of the tellinid bivalve *Macoma*
1041 *balthica* (L.) suffer in various ways from a warming climate // *Marine Ecology Progress Series*. — 2009. — T. 384. — C. 135—145.
- 1042 *Bjornstad O. N.* ncf: spatial nonparametric covariance functions. — 2013. — R package version
1043 1.1-5.
- 1044 *Gerasimova A. V., Maximovich N. V.* Age-size structure of common bivalve mollusc populations
1045 in the White Sea: the causes of instability // *Hydrobiologia*. — 2013. — T. 706, № 1. —
1046 C. 119—137.
- 1047 *Gilbert M.* Growth rate, longevity and aspects of reproductive cycle in *Macoma balthica*
1048 (Bivalvia) // *Nautilus*. — 1978. — T. 92. — C. 21—24.
- 1049 *Hammer Ø., Harper D., Ryan P.* PAS: Palaeontological Statistical package for education and
1050 data analysis // *Palaeontologia Electronica*. — 2001. — T. 4, № 9. — C. 9.
- 1051 *Hiddink J., Marijnissen S.* [и др.] Predation on 0-group and older year classes of the bivalve
1052 *Macoma balthica*: interaction of size selection and intertidal distribution of epibenthic
1053 predators // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. — 2002. — T. 269,
1054 № 2. — C. 223—248. — ISSN 0022-0981.
- 1055 *Hiddink J., ter Hofstede R., Wolff W.* Predation of intertidal infauna on juveniles of the bivalve
1056 *Macoma balthica* // *Journal of Sea Research*. — 2002. — T. 47, № 2. — C. 141—159. — ISSN
1057 1385-1101.
- 1058 *Lavoie R. E.* Contribution à la biologie et à l'écologie de *Macoma balthica* L. de l'estuaire du
1059 Saint-Laurent: дис. канд. / Lavoie René E. — Université Laval, Québec, 1970.
- 1060 *Nikula R., Strelkov P., Väinölä R.* Diversity and Trans-Arctic Invasion History of Mitochondrial
1061 Lineages in the North Atlantic *Macoma balthica* Complex (Bivalvia: Tellinidae) // *Evolution*. —
1062 2007. — T. 61, № 4. — C. 928—941.
- 1063 *R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Foundation for*
1064 *Statistical Computing*. — Vienna, Austria, 2014.
- 1065 *Segerstråle S.* Investigation on baltic populations of the bivalve *Macoma balthica* (L.) // *Soc.*
1066 *Sci. Fenn. Comment. Biol.* — 1960. — T. 23, № 2. — C. 3—72.
- 1067 *Thrush S., Hewitt J., Pridmore R.* Patterns in the spatial arrangements of polychaetes and
1068 bivalves in intertidal sandflats // *Marine biology*. — 1989. — T. 102, № 4. — C. 529—535.
- 1069 *Väinölä R.* Repeated trans-Arctic invasions in littoral bivalves: molecular zoogeography of the
1070 *Macoma balthica* complex // *Marine Biology*. — 2003. — T. 143, № 5. — C. 935—946.
- 1071 *Varfolomeeva M., Naumov A.* Long-term temporal and spatial variation of macrobenthos in
1072 the intertidal soft-bottom flats of two small bights (Chupa Inlet, Kandalaksha Bay, White
1073 Sea) // *Hydrobiologia*. — 2013. — T. 706, № 1. — C. 175—189. — ISSN 0018-8158.
- 1074 *Vincent B., Joly D., Brassard C.* Effets de la densité sur la croissance du bivalve *Macoma*
1075 *balthica* (L.) en zone intertidale // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. —
1076 1989. — T. 126. — C. 145—162. — ЗИН: ИП 2629.
- 1077

- 1078 Агарова И. [и др.] Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Даля-
1079nego Пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. —
1080 С. 95—186.
- 1081 Азаров В. Питание рыб на литорали островов Ряжкова и Лодейного в Белом море (Кан-
1082далакшский залив) // Труды ББС МГУ — Труды Кандалакшского государственного
1083 заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЗ. Воронеж, 1963. — С. 35—53.
- 1084 Безруков П., Лисицын А. Классификация осадков современных морских водоемов // Тр.
1085 ИО АН СССР. — 1960. — Т. 32. — С. 3—14.
- 1086 Бианки В., Бойко Н., Хайтов В. Питание гоголей *Vicephala clangula* в Кандалакшском
1087 заливе // Русский орнитологический журнал. — 2003. — Т. 12, № 225. — С. 615—629.
- 1088 Генельт-Яновский Е. А., Назарова С. А. Сообщества илисто-песчаной литорали губы
1089 Дальне-Зеленецкая (Восточный Мурман) в 2002-2007 гг // Материалы X научного
1090 семинара "Чтения памяти К.М. Дерюгина". — 2008. — С. 16—28.
- 1091 Гольцев Н., Полозов Ю., Полоскин А. В. К вопросу об избирательности питания реч-
1092ной камбалы *Pleuronectes flessus* на литорали Кандалакшского залива Белого моря //
1093 Аничковский вестник. — 1997. — Т. 1. — С. 9—22.
- 1094 Гурьянова Е., Закс И., Ушаков П. Литораль Западного Мурмана // Исслед. морей СССР. —
1095 1930. — Т. 11. — С. 47—162.
- 1096 Гурьянова Е., Ушаков П. Литораль Восточного Мурмана // Исслед. морей СССР. —
1097 1929. — Т. 10. — С. 5—40.
- 1098 Зацепин В., Филатова З. Жизнь животных //. — М., 1968. — Гл. Класс двустворчатые
1099 (Bivalvia). С. 95—155.
- 1100 Максимович Н. Статистическое сравнение кривых роста // Вестник Ленинградского уни-
1101 верситета. — 1989. — Т. 4. — С. 18—25.
- 1102 Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т. Динамика структурных характеристик лито-
1103 ральных поселений *Macoma balthica* L. в губе Чупа (Белое море) // Вестник ЛГУ. —
1104 1991. — Т. вып. 2, № 10. — С. 23—31.
- 1105 Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т. Продукционные свойства поселений *Macoma*
1106 *balthica* L. в губе Чупа (Белое море). II. Продукция // Вестник СПбГУ. — 1993. — Т. 1,
1107 № 3. — С. 3—10.
- 1108 Максимович Н., Кунина Т. Биология шельфовых зон мирового океана, тезисы докла-
1109 дов //. — Владивосток : Владивосток, 1982. — Гл. Структура поселений и рост *Macoma*
1110 *balthica* на литорали губы Чупа (Белое море). С. 148—150.
- 1111 Назарова С. А. Анализ многолетней динамики структуры поселений *Macoma balthica* (L.,
1112 1758) в районе Лувеньгских шхер (Кандалакшский залив Белого моря) // Аничков-
1113 ский Вестник. Материалы XIII открытой научно-практической конференции Аничкова
1114 лицея. Математическая физика, биология, психология. — 2003. — Т. 34. — С. 55—61.
- 1115 Назарова С. А., Полоскин А. В. О флюктуациях численности *Macoma balthica* L. В по-
1116 пуляциях кутовой части Кандалакшского залива (Белое море) // Тезисы докладов VI

- 1117 научной сессии Морской биологической станции СПбГУ (8 февраля 2005 г.) — 2005. —
1118 С. 51—52.
- 1119 *Николаева Д.* Структура поселения двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) на
1120 литорали и в сублиторали Илистой губы острова Горелого (Лувенъгский архипелаг,
1121 Кандалакшский залив, Белое море). Тех. отч. / Лаборатория экологии морского бен-
1122 тоса (гидробиологии) СПбГДТЮ. — 1998.
- 1123 *Перцов Н.* Некоторые данные о питании птиц, населяющих острова Северного архипелага
1124 Кандалакшского заповедника // Труды ББС МГУ – Труды Кандалакшского государ-
1125 ственного заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЗ. Воронеж, 1963. — С. 29—34.
- 1126 *Полоскин А. В.* Макробентос литорали Лувенъгских шхер Кандалакшского залива Белого
1127 моря и некоторые аспекты его динамики: дис. . . .маг. / Полоскин Алексей Валерье-
1128 вич. — ЛГУ, 1996.
- 1129 *Семенова Н.* Распределение двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) в некоторых
1130 губах Кандалакшского залива Белого моря // Труды ББС МГУ. — 1974. — С. 87—102.
- 1131 *Стрельцов В., Агарова И., Петухов В.* Зообентос и оценка органического вещества в
1132 морских донных осадках песчаной литорали Дальнего Пляжа (Баренцево море) //
1133 Донные отложения и биогеоценозы Баренцева и Белого морей. — Апатиты, 1974. —
1134 С. 129—141.

¹¹³⁵ А Приложение. Ростовые характеристики *Macoma balthica*
¹¹³⁶ на Мурманском побережье Баренцева моря

¹¹³⁷ В таблицах данного приложения приведены средние длины колец остановки роста у
¹¹³⁸ моллюсков разных возрастов.

¹¹³⁹ Обозначения во таблицах:

- ¹¹⁴⁰ N — количество особей данного возраста, экз.;
- ¹¹⁴¹ L_{min} — минимальная длина особей данного возраста, мм;
- ¹¹⁴² L_{max} — максимальная длина особей данного возраста, мм;
- ¹¹⁴³ L_{aver} — средняя длина моллюсков данного возраста, мм;
- ¹¹⁴⁴ m_L — ошибка средней,
- ¹¹⁴⁵ 1к – 13к — длина колец остановки роста;
- ¹¹⁴⁶ L_{kaver} — средняя длина данного кольца остановки роста, мм;
- ¹¹⁴⁷ m_{L_k} — ошибка средней;
- ¹¹⁴⁸ L_{kmin} — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм;
- ¹¹⁴⁹ L_{kmax} — максимальная длина данного кольца остановки роста.

¹¹⁵⁰

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

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m_L</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9к	10к	11к
0+	0															
1+	0															
2+	0															
3+	1	4,5	4,5	4,5		0,7	2,0	3,5								
4+	4	5,3	8,5	6,2	0,4	1,4	2,6	4,3	5,1							
5+	8	5,3	8,0	6,8	0,4	1,0	2,0	3,3	4,4	5,5						
6+	5	6,6	8,0	7,1	0,3	1,4	2,7	3,4	4,4	5,2	6,1					
7+	11	7,1	11,4	9,0	0,3	1,3	2,0	3,3	4,6	5,6	6,8	7,9				
8+	11	8,8	11,8	10,0	0,3	1,0	2,1	3,2	4,4	5,7	6,9	8,1	9,0			
9+	6	9,6	12,7	10,8	0,5	1,0	2,2	3,6	4,3	5,4	6,7	7,8	8,9	9,9		
10+	6	10,2	12,8	11,4	0,4	1,2	2,3	3,5	4,2	5,1	6,1	7,4	8,4	9,4	10,4	
11+	3	12,5	14,5	13,2	0,6			3,5	4,6	5,6	6,3	7,0	8,6	10,0	11,2	12,2
				<i>L_kaver</i>		1,1	2,2	3,5	4,5	5,4	6,5	7,6	8,7	9,7	10,8	12,2
				<i>m_{L_k}</i>		0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,2	0,4		
				<i>L_kmin</i>		0,7	2,0	3,2	4,2	5,1	6,1	7,0	8,4	9,4	10,4	12,2
				<i>L_kmax</i>		1,4	2,7	4,3	5,1	5,7	6,9	8,1	9,0	10,0	11,2	12,2

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

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m_L</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9к	10к	11к
0+	0															
1+	12	1,5	2,3	1,9	0,1	0,9										
2+	1	3,4	3,4	3,4			1,3	2,4								
3+	7	3,9	5,1	4,6	0,2	1,4	2,6	3,6								
4+	6	5,2	6,5	5,8	0,2	1,0	1,9	3,2	4,5							
5+	6	7,1	8,0	7,6	0,2	1,1	2,9	4,0	5,4	6,4						
6+	5	7,3	8,5	8,0	0,2	1,4	2,3	3,3	4,8	5,9	6,9					
7+	4	8,7	11,5	9,7	0,6	1,0	2,6	4,2	5,1	6,4	7,5	8,5				
8+	4	9,8	12,3	11,3	0,6		2,9	4,4	5,4	6,6	8,0	9,3	10,3			
9+	3	11,7	12,2	12,0	0,1	1,2	2,4	4,0	5,4	6,2	8,0	9,1	10,2	11,2		
10+	4	11,2	12,6	11,9	0,3		3,0	4,1	5,2	6,3	7,7	8,6	9,5	10,4	11,1	
11+	1	13,0	13,0	13,0						6,1	7,5	8,9	9,7	11,2	12,0	
				<i>L_{kaver}</i>		1,2	2,5	3,8	5,1	6,3	7,4	8,6	9,7	10,4	11,2	12,0
				<i>m_{L_k}</i>		0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,3	0,3	0,3	0,4	0,0	
				<i>L_{kmin}</i>		0,9	1,9	3,2	4,5	5,9	6,1	7,5	8,9	9,7	11,1	12,0
				<i>L_{kmax}</i>		1,4	3,0	4,4	5,4	6,6	8,0	9,3	10,3	11,2	11,2	12,0

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

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m_L</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к
0+	0												
1+	22	1,0	2,5	1,7	0,1	0,6							
2+	346	1,7	15,0	3,0	0,0	0,6	1,7						
3+	70	3,1	7,3	4,4	0,1	0,6	1,6	2,8					
4+	15	4,6	9,2	7,3	0,4	0,7	1,7	3,2	5,3				
5+	3	7,2	9,2	8,2	0,6	0,8	1,6	3,4	4,6	6,4			
6+	1			9,7			1,5	2,6	3,5	5,5	8,4		
7+	5	9,4	11,5	10,1	0,4	0,7	2,4	3,6	4,9	6,3	8,0	9,5	
8+	3	12,7	13,9	13,3	0,6		2,2	4,4	6,8	7,9	8,9	10,4	11,8
				<i>L_kaver</i>		0,7	1,8	3,3	5,0	6,5	8,4	9,9	11,8
				<i>m_{L_k}</i>		0,0	0,1	0,3	0,5	0,5	0,3	0,4	
				<i>L_kmin</i>		0,6	1,5	2,6	3,5	5,5	8,0	9,5	11,8
				<i>L_kmax</i>		0,8	2,4	4,4	6,8	7,9	8,9	10,4	11,8

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

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

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

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m_L</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к	11 к	12 к	13 к	14к	15к
0+	0																			
1+	1	2,3	2,3	2,3																
2+	1	2,7	2,7	2,7																
3+	1	3,2	3,2	3,2																
4+	0																			
5+	0																			
6+	1	6,2	6,2	6,2																
7+	0																			
8+	1	10,0	10,0	10,0																
9+	0																			
10+	1	15,0	15,0	15,0																
11+	2	15,0	17,9	16,5	1,5															
12+	2	17,2	17,5	17,4	0,2															
13+	2	16,6	18,2	17,4	0,8															
14+	5	14,3	18,4	16,9	0,8															
15+	4	16,2	18,8	17,1	0,6															
					<i>L_{kaver}</i>	0,9	1,9	3,1	4,7	6,2	7,5	8,9	10,3	11,8	13,1	14,1	15,0	15,6	15,9	16,4
					<i>m_{L_k}</i>	0,1	0,1		0,3	0,3	0,4	0,4	0,5							
					<i>L_{kmin}</i>	0,7	1,4	2,3	3,5	4,5	6,0	7,6	8,7	9,8	10,9	12,2	13,5	14,8	15,6	16,4
					<i>L_{kmax}</i>	1,3	2,6	3,7	5,8	7,3	9,4	10,4	12,1	13,5	14,7	15,9	16,7	16,5	16,3	16,4

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

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m_L</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к	11 к	12 к
0+	0																
1+	0																
2+	0																
3+	1	4,8	4,8	4,8		0,8	2,1	4,3									
4+	0																
5+	0																
6+	0																
7+	0																
8+	1	11,8	11,8	11,8		1,0	1,6	3,9	6,0	7,0	7,8	9,0	10,3				
9+	1	14,8	14,8	14,8		1,3	3,1	4,5	6,7	8,8	10,1	12,0	13,0	13,8			
10+	0																
11+	0																
12+	1	17,9	17,9	17,9		1,5		4,9	7,1	9,2	10,8	12,2	13,3	14,9	15,6	16,5	17,1
					<i>L_kaver</i>	1,2	2,3	4,4	6,6	8,3	9,6	11,1	12,2	14,4	15,6	16,5	17,1
					<i>m_{L_k}</i>	0,2	0,4	0,3	0,7	0,9	1,0	1,0					
					<i>L_kmin</i>	0,8	1,6	3,9	6,0	7,0	7,8	9,0	10,3	13,8	15,6	16,5	17,1
					<i>L_kmax</i>	1,5	3,1	4,9	7,1	9,2	10,8	12,2	13,3	14,9	15,6	16,5	17,1

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

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m_L</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к	11 к	12 к	13 к
0+	0																	
1+	0																	
2+	2	3,1	3,3	3,2	0,1	1,3	2,5											
3+	17	3,4	5,5	4,4	0,1	1,1	2,3	3,4										
4+	33	4,2	6,1	5,2	0,1	1,2	2,2	3,3	4,2									
5+	1	5,6	5,6	5,6		0,7	1,5	2,7	3,9	4,5								
6+	0																	
7+	0																	
8+	0																	
9+	0																	
10+	2	10,3	16,1	13,2	2,9		3,3	4,7	5,5	6,7	7,3	7,9	9,0	9,9				
11+	1	16,4	16,4	16,4						10,7	12,5	13,5	14,0	14,8	15,5			
12+	4	16,4	20,2	17,9	0,9	2,7	4,0	6,0	7,3	9,2	11,7	13,2	14,2	15,1	15,9	16,6		
13+	2	19,8	20,3	20,1	0,3								15,4	16,7	17,5	18,5	19,3	
				<i>L_kaver</i>		1,1	2,2	3,3	4,7	5,8	8,9	10,5	11,5	13,2	14,1	16,3	17,5	19,3
				<i>m_{L_k}</i>		0,1	0,2	0,5	0,8	1,2	1,6	1,8						
				<i>L_kmin</i>		0,7	1,5	2,7	3,9	4,5	6,7	7,3	7,9	9,0	9,9	15,5	16,6	19,3
				<i>L_kmax</i>		1,3	2,7	4,0	6,0	7,3	10,7	12,5	13,5	15,4	16,7	17,5	18,5	19,3

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

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

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

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>ml</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к	11 к	12 к	13 к
0+	0																	
1+	0																	
2+	7	2,5	3,5	3,0	0,14	0,8	1,8											
3+	38	3,0	4,8	3,7	0,07	1,0	2,0	3,0										
4+	1	4,8	4,8	4,8		0,9	1,7	2,8	3,8									
5+	2	5,6	6,0	5,8	0,20	0,9	2,2	3,2	4,4	5,2								
6+	2	7,5	7,7	7,6	0,10	1,2	2,2	3,3	4,4	5,3	6,5							
7+	0																	
8+	2	9,7	11,2	10,5	0,75	1,0	2,6	3,9	5,0	6,1	7,1	8,4	9,6					
9+	0																	
10+	0																	
11+	3	12,5	18,0	14,8	1,64				5,5	6,5	7,7	8,9	10,3	11,1	12,0			
12+	5	13,5	17,6	15,7	0,68		2,5	3,8	5,1	6,2	7,2	8,5	10,1	11,8	12,7	13,9	14,0	
13+	1	14,4	14,4	14,4					5,0	6,5	8,0	9,3	10,1	11,4	12,7	13,5	14,0	
				<i>L_kaver</i>		1,0	2,1	3,3	4,5	5,5	6,8	8,2	9,5	10,7	11,7	12,9	13,7	14,0
				<i>m_{L_k}</i>		0,05	0,13		0,24	0,20	0,16	0,19	0,26					
				<i>L_kmin</i>		0,8	1,7	2,8	3,8	5,0	6,5	7,7	8,9	10,1	11,1	12,0	13,5	14,0
				<i>L_kmax</i>		1,2	2,6	3,9	5,1	6,2	7,2	8,5	10,1	11,8	12,7	13,9	14,0	14,0

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

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m_L</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к	11 к	12 к
0+	0																
1+	2	2,2	3,5	2,9	0,65	1,1											
2+	1			4,0		1,1	1,8										
3+	1			5,8		1,5	2,5	3,5									
4+	0																
5+	0																
6+	0																
7+	0																
8+	0																
9+	1		14,9					5,1	7,7	10,0	11,6	13,0	14,3				
10+	1		15,1					5,5	8,3	9,9	11,5	13,3	14,0	14,5			
11+	1		16,2					7,5	10,0	11,7	13,2	14,5	15,5	16,0			
12+	1		16,6					8,0	9,3	11,0	12,6	13,4	14,6	15,7	16,3		
				<i>L_kaver</i>		1,2	2,2	3,5	5,3	7,9	9,8	11,5	13,0	14,1	14,9	15,9	
				<i>m_{L_k}</i>		0,13	0,35		0,20	0,18	0,17	0,16	0,15	0,24	0,32		
				<i>L_kmin</i>		1,1	1,8	3,5	5,1	7,5	9,3	11,0	12,6	13,4	14,5	15,7	
				<i>L_kmax</i>		1,5	2,5	3,5	5,5	8,3	10,0	11,7	13,3	14,5	15,5	16,0	

8

Таблица XI. Возрастная структура *M. balthica* в среднем горизонте литорали Дальнего пляжа губа Дальнезеленецкая

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m_L</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	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
				<i>L_kaver</i>		1,5	4,4	6,5	8,8	10,1	10,9	11,6	12,0	13,1	14,6	15,7	
				<i>m_{L_k}</i>		0,2	0,3	0,6	0,7	0,8	0,8	0,8	0,4	0,2	0,2		
				<i>L_kmin</i>		1,0	2,6	4,1	5,7	7,6	8,8	9,8	10,8	12,7	14,3	15,5	
				<i>L_kmax</i>		3,0	5,2	9,4	11,7	13,3	14,2	15,4	12,7	13,7	14,9	15,9	

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

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m_L</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к	11 к	12 к	
0+	0																	
1+	0																	
2+	0																	
3+	0																	
4+	0																	
5+	1	8,2	8,2	8,2		0,7	4	5,1	6,4	7,3								
6+	0																	
7+	1	10,9	10,9	10,9		1,1	2,2	4,3	6,2	7,4	8,6	9,3						
8+	1	10,1	10,1	10,1			4,1	5,0	6,0	6,8	7,7	8,5	9,4					
9+	0																	
10+	0																	
11+	0																	
12+	2	14,9	15,4	15,2	0,25				7,5	8,1	9,0	10,3	11,5	12,3	13,3	14,0		
						<i>L_kaver</i>	0,9	3,4	4,8	6,2	7,3	8,1	8,9	9,9	11,5	12,3	13,3	14,0
						<i>m_{L_k}</i>	0,20	0,62		0,12	0,16	0,26	0,23	0,45				
						<i>L_kmin</i>	0,7	2,2	4,3	6,0	6,8	7,7	8,5	9,4	11,5	12,3	13,3	14,0
						<i>L_kmax</i>	1,1	4,1	5,1	6,4	7,5	8,6	9,3	10,3	11,5	12,3	13,3	14,0

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

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m_L</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к
0+	0														
1+	0														
2+	1			5,8		1,8	3								
3+	1			8,6		1,2	3,6	6,7							
4+	0														
5+	1			7		0,7	1,6	2,5	4,3	5,6					
6+	0														
7+	0														
8+	0														
9+	1			14,6					8,9	10,1	12,0	13,5			
10+	1			14,3					7,5	8,8	10,2	12,3	13,2	13,8	
				<i>L_kaver</i>		1,2	2,7	4,6	4,3	6,6	8,9	10,2	12,2	13,4	13,8
				<i>m_{L_k}</i>		0,3	0,6			1,0	0,0	0,0	0,2		
				<i>L_kmin</i>		0,7	1,6	2,5	4,3	5,6	8,8	10,1	12,0	13,2	13,8
				<i>L_kmax</i>		1,8	3,6	6,7	4,3	7,5	8,9	10,2	12,3	13,5	13,8

Таблица XIV. Возрастная структура *M. balthica* в среднем горизонте литорали губы Порчниха

возраст	<i>N</i>	<i>Lmin</i>	<i>Lmax</i>	<i>Laver</i>	<i>m_L</i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9к
0+	0													
1+	2	3,4	3,6	3,5	0,10	1,5								
2+	24	3,2	6,9	4,7	0,21	1,1	3,2							
3+	29	4,5	13,3	7,5	0,48	1,4	3,8	5,8						
4+	12	5,4	15,1	9,3	0,80	1,4	3,9	5,7	7,9					
5+	10	6,8	18,9	14,5	1,19	1,9	4,6	8,0	10,8	12,8	13,6			
6+	6	16,8	20,5	18,5	0,57	2,1	4,8	8,9	13,0	15,3	17,2			
7+	1			18,5		5,5	9,4	12,2	14,8	16,4	17,8			
8+	0													
9+	1			19,4		7,2	10,6	13,1	15,0	16,8	17,5	18,0		
10+	1			19,0										
				<i>L_{kaver}</i>		1,6	4,3	7,5	10,9	14,0	15,5	17,3	17,5	18,0
				<i>m_{L_k}</i>		0,14	0,34	0,63	0,87	0,62	0,79	0,50		
				<i>L_{kmin}</i>		1,1	3,2	5,7	7,9	12,8	13,6	16,8		
				<i>L_{kmax}</i>		2,1	5,5	9,4	13,0	15,3	17,2	17,8		