Организация поселений *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) в осушной зоне Белого и Баренцева морей

Двустворчатый моллюск Macoma balthica (Linnaeus, 1758) — один из излюбленных модельных объектов в морских гидробиологических исследованиях. В классической биогеографии вид относят к амфибореальным. Вид встречается от Бискайского залива до Карского моря по европейскому побережью Атлантики, и от Лабрадора до штата Джорджия по американскому. В северной части Тихого океана — от Берингова моря до Японского, а по американскому побережью — до Калифорнии.

В настоящее время вид Macoma balthica по результатам аллозимного анализа предлагают разделять на два подвида: M. b. balthica, обитающий в северной части Тихоокеанского региона, и M. b. rubra из Северо-Восточной Атлантики. Однако в морях, связанных с Атлантикой, существуют очаги распространения тихоокеанской формы. Так, в Балтийском и Баренцевом море Атлантическая и Тихоокеанская формы сосуществуют и образуют гибриды (V¨ain¨ol¨a, 2003). В Белом море встречается в основном M. b. balthica, и лишь в устье Онеги было обнаружено два экземпляра M. b. rubra (Nikula, Strelkov, V¨ain¨ol¨a, 2007). К настоящему моменту нет прямых данных о влиянии этих генетических особенностей на экологические характеристики особей, поэтому в данной работе рассматривается вид Macoma balthica sensu lato.

Macoma balthica — хорошо изученный вид в центральной части ареала: Северном море и Балтийском морях (см. например: S. Segerstr˚ale, 1960; R. E. Lavoie, 1970; M. Gilbert, 1978; Vincent, Joly, Brassard, 1989; J. Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002; J. Hiddink, ter Hofstede, W. Wolff, 2002; J. Beukema, Dekker, J. Jansen, 2009). Из северных морей в настоящий момент поселения маком относительно хорошо изучены лишь в Белом море.

В Белом море макомы относятся к наиболее многочисленным обитателям илисто-песчаных пляжей. Эти моллюски являются одним из основных пищевых объектов для многих видов рыб и птиц Белого моря. Поэтому на территории Кандалакшского государственного природного заповедника Macoma balthica входит в список отслеживаемых видов кормовых беспозвоночных.

Также массовость и доступность для изучения позволяет использовать данный вид как удобную модель при анализе закономерностей развития поселений двустворчатых моллюсков. Именно поэтому локальные скопления маком Белого моря широко используются как объекты мониторинговых исследований, которые проводились и проводятся на всех крупных биологических стационарах на Белом море. В результате к настоящему моменту получены многолетние ряды данных, характеризующих популяционные показатели маком на Белом море. При этом была отмечена существенность различий в организации локальных поселений маком (Семенова, 1974; Н. В. Максимо- вич, Кунина, 1982; Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; А. В. Полоскин, 1996; Николаева, 1998; Назарова, 2003; Назарова, А. В. Полоскин, 2005).

Информации о поселениях маком в Баренцевом море значительно меньше. Детальные гидробиологические исследования сообществ мягких грунтов, в том числе поселений Macoma balthica, на Мурмане относятся к 1970-м годам, однако основным полигоном для исследований стала лишь одна станция на литорали Дальнего пляжа губы Дальне-Зеленецкой (Агарова [и др.], 1976). В 2002 году на Дальнем пляже была повторена количественная съемка бентоса и начат мониторинг сообществ (Генельт- Яновский, Назарова, 2008).

Таким образом, к настоящему моменту данные по Баренцеву морю фрагментарны, а количественные представления о поселениях маком на Мурмане не сформированы. По Белому морю информации значительно больше, но она относится к описанию отдельных локальных поселений, которые на первый взгляд весьма разнородны. Кроме того, до сих пор совершенно не изучен вопрос о факторах, влияющих на динамику поселений Macoma balthica в арктических морях.

Цели и задачи.

Целью данной работы является изучение гетерогенности поселений Macoma balthica в условиях осушной зоны Белого и Баренцева морей.

Для этого были изучены следующие харакетристики организации поселений:

1. структурные характеристики поселений (плотность поселений, биомасса, размерная структура);

2. многолетняя динамика поселений маком;

3. биотический и абиотический фон биотопов;

4. скорость линейного роста моллюсков;

5. режим формирования спата

СЛАЙД «Положения выносимые на защиту»

1. Плотность поселений Macoma balthica в типичных местообитаниях осушной зоны Кандалакшского залива Белого моря на порядок выше, чем Восточном Мурмане, и сравнима с показателями, характерными для Западного Мурмана и Кольского залива Баренцева моря.
2. Организация поселений Macoma balthica в условиях осушной зоны Белого и Баренцева морей не имеет принципиальных различий:

- в типичном случае в многолетней динамике поселений сменяются мономодальный (преобладание молоди) и бимодальной (добавление второго модального класса —группы особей старшего возраста);

- как относительно редкое событие наблюдаются мономодальная структура поселений с ежегодным преобладаем молоди;

1. Характер динамики плотности поселений Macoma balthica определяется, в основном, неравномерностью уровня ежегодного пополнения их молодью.
2. Скорость роста особей Macoma balthica в Белом и Баренцевом морях достоверно ниже, чем в других акваториях европейской части ареала вида. По характеру вариации средней скорости роста маком поселения Баренцева моря и Белого моря различий не имеют.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для работы был собран в Кандалакшском заливе Белого моря и на Мурманском побережье Баренцева моря.

СЛАЙД «Белое море»

В вершине Кандалакшского залива наблюдения проводили на шести мониторинговых участках в рамках работы экспедиций Группы исследований прибрежных сообществ Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ.

Были исследованы три поселения в районе Лувеньгских шхер (1992 − 2012 — эстуарий реки Лувеньги и Илистая губа острова Горелого, 1992 − 2002 — участок материковой литорали в 800 метрах западнее поселка Лувеньга) и три поселения на островах Северного архипелага: в Западной Ряшковой Салме (1994 − 2012) и Южной губе (2001 − 2012) о. Ряшков и на о. Большой Ломнишный (2007 − 2012); Данные по последним двум участкам предоставлены Д. А. Аристовым.

Автор принимала участие в полевых сборах с 1999 года.

В районе губы Чупа исследования проводили на четырех участках в ходе экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ: в Сухой Салме и бухте Клющиха острова Кереть, на материковой литорали пролива Подпахта и в бухте Лисьей (2006).

СЛАЙД «Баренцево море»

Материал в акватории Баренцева моря был собран автором в ходе студенческих Баренцевоморских экспедиций СПбГУ в 2007 − 2008 годах.

Всего было исследовано 12 участков. На Восточном Мурмане исследованные участки литорали были расположены в губах Гавриловская, Ярнышная, Дальне-Зеленецкая, Шельпинская, Порчниха и Ивановская.

В Кольском заливе исследования проводили в районе Абрам-мыса и в Палa- губе (в районе города Полярный).

Также в работе использованы данные К. В. Шунькиной и Е. А. Генельт-Яновского (2005) по обилию маком в губе Печенга и Ура-губе (Западный Мурман) и в районе Северного Нагорного и Ретинского (Кольский залив).

***СЛАЙД «Полевые сборы»***

Поселения выделяли по формальным признакам (морфология бентали), а их свойства были исследованы с учетом зональности  осушной зоны

Пробы отбирали с помощью литоральных рамок площадью 1/30 или 1/10 квадратного метра или зубчатого водолазного дночерпателя площадью захвата 1/20 кв.метра.

Однократный пробоотбор в разных акваториях варьировал от 3 до 36 проб на участок.

Пробы промывали на сите с диаметром ячеи 0,5 или 1 мм.

В пробах подсчитывали всех особей маком, измеряли длину раковины и метки зимних остановок роста и взвешивали.

СЛАЙД «Методы: Структурные характеристики»

Для описания структуры поселений использовали все доступные сборы. Особей подсчитывали, измеряли длину и взвешивали.

В некоторых случаях биомассу определяли расчетным методом по данным о размерной структуре. Таким образом, исследованные поселения были охарактеризованы по средней численности, средней биомассе и типу размерной структуры.

Множественное сравнение средних (медиан) проводили с помощью непараметрического критерия Краскелла-Уоллеса.

В качестве сравнительного материала были использованы данные о средней численности и средней биомассе маком в 52 поселениях Европейской части ареала.

СЛАЙД «Методы: Динамика поселений»

На шести мониторинговых участках в Белом проводили наблюдения за динамикой обилия. Время наблюдения составило на разных участках от 7 до 20 лет.

Для сравнения использовали мониторинговые наблюдения в акватории губы Чупа, проводимые сотрудниками кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ и ББС «Картеш» ЗИН РАН.

Расстояние между поселениями варьировало от 1 до 100 км.

Для сравнения характера динамики в различных поселениях использовали корреляции Мантеля. Моделирование динамики численности в зависимости от температурных условий проводили с помощью линейных моделей.

СЛАЙД «Методы: Линейный рост»

Линейный рост маком исследовали в 7 поселениях в Баренцевом море.

Реконструкцию кривых роста проводили по измерениям меток зимних остановок роста на раковине.

Кривые роста аппроксимировали с помощью линейной модификации уравнения Берталанфи. Сравнение кривых роста проводили по авторской методике Н.В. Максимовича с использованием оригинального макроса для MS Excel, выполненного Т.С. Ивановой.

В качестве сравнительного материала использовали данные о росте маком в 25 поселениях в европейской части ареала.

Широтные изменения исследовали с использованием параметра omega = Lmax × k, который, как показано в работах Аппельдоорна и Бьекмы и Меегана, считается более адекватным для задач сравнения ростовых характеристик, чем сравнение параметров уравнения напрямую.

**АБИОТИЧЕСКИЙ И БИОТИЧЕСКИЙ ФОН**

СЛАЙД «Термические характеристики исследованных акваторий»

Температурный режим исследованных акваторий значительно различается.

Так, в прибрежной части Кандалакшского залива Белого моря он характеризуется более значительными сезонными колебаниями.

В пределах каждого сезона межгодовые изменения в Белом море также выше, чем в Баренцевом.

Кроме того, различается сезонность хода температур.

В Белом море лето является наиболее теплым сезоном (средняя многолетняя температура +11,29), а зима --- наиболее холодным (средняя многолетняя температура +0,22, по литературе -1,5).

Для Баренцева моря гидрологическая сезонность сдвинута относительно календарной: самый теплый сезон--- осень (средняя многолетняя температура +7,49), а самый холодный--- весна (средняя многолетняя температура +3,32).

По солености данные акватории также различны.

Белое море – неполносоленый водоем, фоновая соленость которого составляет 23-25 промилле. Кроме того, часть исследованных поселений было расположено в зоне локального опреснения, связанного с реками (эстуарий р. Лувеньги) и ручьями (в Южной губе о. Ряшкова).

Соленость в Баренцевом море близка к океанической. В Кольском заливе за счет стока рек Колы и Туломы наблюдается градиент солености от кута залива в сторону моря. Так, в районе Абрам-мыса соленость поверхностного слоя может колебаться от 2 до 16 промилле. Во всех губах Мурманского побережья, где проводили исследования, присутствуют ручьи или небольшие реки, которые несколько уменьшают фоновую соленость, ее значения составляют 31-33 промилле.

СЛАЙД «Гранулометрический состав грунта в исследованных биотопах»

По гранулометрическому составу грунта на всех исследованных участках преобладают песчаные фракции.

Массовая доля гравия не превышает трети.

Участки в Белом и Баренцевом море различаются по содержанию алевритов и пелитов.

В Белом море большинство участков содержат значительное количество частиц размером менее $0,1$~мм, в то время как в Баренцевом их массовая доля на большинстве участков невелика.

СЛАЙД «Биотический фон»

Всего в Белом море было обнаружено $57$ таксонов беспозвоночных, в Баренцевом~--- $48$ таксонов.

На всех участках по количеству таксонов преобладали представители Polychaeta.

Кластерный анализ показал, что в Баренцевом море все литоральные участки сходны по составу сообществ, и только сублиторальный участок в губе Ивановская достоверно отличается.

В Белом море состав сообщества был более разнообразным, однако нельзя говорить о явной географической или мареографической приуроченности выделенных групп.

ОБИЛИЕ

СЛАЙД «Обилие маком в Белом море»

Средняя плотность поселений M. balthica в Белом море варьировала от 10 экз./м2 (о. Горелый) до 8500 экз./м2 (Западная Ряшкова салма). При этом средняя многолетняя численность варьировала от 400 до 1600 экз./кв.м.

Средняя биомасса варьировала от 1,1 г/м2 (б. Клющиха, 2006 год) до 177,9 г/м2 (о. Горелый, 2004 год).

СЛАЙД «Обилие маком в Баренцевом море»

В Баренцевом море минимальная средняя плотность поселения составляла 30 экз./м2 (г. Дальне-Зеленецкая), что сравнимо с показателями для Белого моря. Максимальная средняя численность была значительно меньше, чем беломорская — 3350 экз./м2 (Абрам-мыс)

Численность в сублиторали Восточного Мурмана (Ивановская губа) была выше, чем численность моллюсков на литорали. Семеновой в работе 1974 года был показан аналогичный эффект для некоторых поселений в Белом море, хотя чаще отмечался обратный эффект.

Для Мурманского побережья Баренцева моря показаны различия между отдельными районами: Западным, Восточным Мурманом и Кольским заливом, таким образом выводы о различиях данных районов, высказанные Гурьяновой, Заксом и Ушаковым на основании качественного материала, подтверждаются на количественном уровне.

На Восточном Мурмане численность M. balthica в основном не превышала 100 экз./м2, лишь на одном участке достигая 500 экз./м2 (Ярнышная). На Дальнем пляже г. Дальне-Зеленецкая плотность поселения маком в 2002-2006 годах не отличалась от плотности поселения в 1973 году, приведенной в работе Агаровой 1976 года.

Средняя биомасса маком в Баренцевом море варьировала от 13,0 г/м2 (Гаврилово) до 216,5 г/м2 (Абрам-мыс).

СЛАЙД «Обилие маком в Европейской части ареала»

При сравнении плотности поселений в европейской части ареала мы использовали данные об обилии особей старше 1 года.

Плотность поселений M. balthica на Западном Мурмане и в Кольском заливе была сравнима с плотностями поселений моллюсков в Белом море, Балтийском море и северной части Норвежского моря

Плотность поселений маком, сходные по величине с отмеченными на Восточном Мурмане, характерны для Норвежского и Северного морей (включая Ваттово море).

Максимальная средняя плотность поселений встречается в Балтийском и Белом море, и Кольском заливе Баренцева моря – неполносоленых акваториях с высокой продуктивностью.

Максимальная биомасса M. balthica была отмечена в поселениях центральной части ареала — в Северном и Балтийском морях. На южном краю ареала биомасса ожидаемо снижается, в то время как в северной части ареала биомасса сравнима со средними значениями в центральной части ареала, хотя и не достигает максимальных.

**Динамика плотности поселений маком в Белом море**

СЛАЙД «Динамика численности маком в вершине Кандалакшского залива»

На протяжении 20 лет во всех исследованных Беломорских поселениях M. balthica были отмечены колебания численности с амплитудой, достигающей двух порядков (от десятков до десяти тысяч особей). При менее длительных наблюдениях динамика обилия маком в поселениии могла быть относительно стабильной (пример – Ломнишный).

Локальные повышения численности особей M. balthica были отмечены в 1999 − 2000, 2004 − 2005 и 2008 годах.

Однако только увеличение численности моллюсков в 1999 − 2000 привело к формированию стабильных поселений маком с высокой плотностью, в остальных случаях локальное повышение численности нивелировалось за следующий год.

СЛАЙД «Синхронность динамики плотности поселений маком в Кандалакшском заливе Белого моря»

Для оценки пространственных масштабов синхронности поселений было проведено сравнение характера динамики численности маком в поселениях в вершине Кандалакшского залива (авторские данные) и в районе губы Чупа методом корреляционного анализа Мантеля.

Синхронность динамики обилия демонстрировали большинство поселений, однако не было показано связь степени синхронности динамики с расстоянием между поселениями.

Расстояние между поселениями варьировало от 1 до 100 км. Таким образом, можно предположить, что динамика обилия маком подвержена влиянию глобальных абиотических факторов, первым из которых может быть температурный режим акватории.

СЛАЙД «Моделирование влияния температуры на численность маком в Кандалакшском заливе Белого моря»

Для проверки влияния температуры на динамику обилия M. balthica было проведено моделирование с использованием линейных моделей.

Полная модель включала в себя независимую переменную логарифм средней численности маком в данный год (log(Nt1)) и факторы: логарифм численности маком в предыдущий год (log(Nt)), среднелетнюю температуру в предыдущий год (Tst) как отражение условий созревания гонад и формирования спата и среднезимнюю температуру в текущий год (Twt1) как отражение критических условий первой зимы для сеголетков.

В дальнейшем модель была редуцирована (полная и минимальная модели, ANOVA: F = 0,43; p = 0,79) и в минимальную модель в качестве факторов входили log(Nt) и Twt1:

ln(Nt1) = 1,96 + 0,60 × ln(Nt) − 0,09 × Twt1 (F = 37,04; p < 0,0001. R^2 = 0,6)

Построенная модель удовлетворяла всем условиям применимости линейных моделей.

Полученные данные о влиянии зимней температуры противоречат нашей исходной гипотезе о том, что холодные зимы в Белом море критичны для маком. Результаты моделирования позволяют говорить о том, что обилие маком увеличивается после более холодных зим и уменьшается после относительно теплых.

Данный результат хорошо согласуется с результатами полученными Бьёкема с соавторами для Ваттового моря, где основной механизм влияния температуры был через регулирование численности беспозвоночных хищников.

Однако считается, что роль хищников снижается в более полярных сообществах.

По-видимому, в Белом море уменьшение обилия маком после теплых зим связано с тем, что при более теплых зимах ледостав менее стабилен, и литораль во время отлива оказывается напрямую подвержена воздействию отрицательных температур воздуха, в то время как в холодные зимы стабильный ледовый покров создает изолирующий слой, и колебания температуры подо льдом оказываются значительно ниже.

Размерная структура

СЛАЙД «Характерные для поселений маком размерно-частотные распределения»

В исследованных нами поселениях размерная структура M. balthica значительно варьирует по форме распределения. Однако при достаточно высокой численности моллюсков мы наблюдаем две наиболее характерные ситуации: мономодальное распределение особей и бимодальное распределение, причем бимодальное встречается несколько чаще.

Мономодальное распределение особей по размерам наблюдается либо при доминировании мелких особей длиной 3 − 5 мм, либо при доминировании крупных — 12 − 18 мм.

При бимодальном распределении обычно первую моду формировали мелкие макомы длиной 2 − 5 мм, а вторую — моллюски длиной более 10 мм.

СЛАЙД «Динамика размерной структуры поселений: тип 1»

Рассматривая динамику размерной структуры, можно говорить о двух ситуациях, которые мы наблюдали в исследованных поселениях.

Наиболее распространена ситуация, в которой наблюдается смена типа структуры со временем: чередование мономодального и бимодального распределения. Такой тип динамики отмечен нами для всех поселений в районе Лувеньгских шхер, Западной Ряшковой салмы и для Дальнего пляжа губы Дальнезеленецкая. Подобная картина была ранее описана для Сухой салмы в губе Чупа Белого моря (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991). В Балтийском море описан аналогичный тип динамики (S. G. Segerstr˚ale,1969).

Другой вариант динамики размерной структуры менее распространен. Он выглядит как ежегодное повторение мономодальной размерной структуры в течение нескольких лет.

Такой вариант был описан для поселений M. balthica в Южной губе о. Ряшкова и на о. Ломнишном.

Интересно отметить, что оба поселения находились под влиянием хищной улитки Amauropsis islandica. Однако для того чтобы аргументированно говорить о влиянии хищников, необходимы отдельные исследования.

Сходный тип динамики был описан для бухты Клющиха в губе Чупа Белого моря.

Все участки, на которых описан подобный тип развития поселения, сходны по топическим условиям — песчаный пляж с минимальным заилением. Это подтверждает предположение, высказанное ранее, что возможность формирования такого типа динамики может быть связана с расхождением по типу питания у молодых и взрослых маком.

ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ

СЛАЙД «Линейный рост маком в Баренцевом море»

На литорали Баренцева моря особи M. balthica гетерогенны по скорости роста. По итогам классификации было выделено три группы маком, отличающиеся по характеру роста.

СЛАЙД «Изменения среднего годового прироста особей..»

Анализ величин среднего годового прироста в различных размерных группах маком показал, что в более восточных поселениях данный показатель достоверно выше, чем в более западных.

Также было показано, что в среднем горизонте литорали средний годовой прирост особей M. balthica оказывается выше, чем в верхнем и нижнем. Таким образом, картина оказывается принципиально иной, чем в Белом море, где показано увеличение скорости роста в НГЛ и ВСЛ. В настоящее время сложно говорить о причинах такой инверсии. Возможно, дело в соотношении условий питания и температурного режима, и по совокупности этих двух факторов моллюски в СГЛ оказываются наиболее успешными.

СЛАЙД «Линейный рост маком в европейской части ареала»

Для учета варьирования реальных ростовых характеристик мы сравнили имеющиеся в литературе данные и полученные нами. Всего было использовано 33 описания с 23 географических точек на Европейском побережье Северной Атлантики.

Мы использовали данные о первых 6 годах роста особей, для унификации длины сравниваемых рядов.

Было выделено 6 групп моллюсков, различающихся по ростовым характеристикам.

Максимальная скорость роста была отмечена для группы 6 — поселение в Северном море (Vogel, 1959).

Группа 4, в которую вошло большинство изученных нами поселений в Баренцевом море, характеризуется минимальной скоростью роста. Также в эту группу вошла часть Беломорских поселений (Семенова, 1970) и одно поселение в Балтийском море (Bergh, 1974).

Часть исследованных поселений в Баренцевом море отличалась более высокой скоростью роста, и попала в группы 3 («Беломорский» кластер) и 1 (Беломорские, Балтийские и Баренцевоморские поселения).

СЛАЙД «Широтные изменения скорости роста маком в европейской части ареала»

Анализ широтных изменений параметра omega подтвердил гипотезу о снижении скорости роста в северных частях ареала маком (корреляция Спирмена: rs = −0,60, p < 0,0001).

Однако, в Балтийском море присутствуют поселения со скоростью роста, сравнимыми с характеристиками для более северных морей — Белого и Баренцева. По- видимому, это связано с влиянием низкой солености на скорость роста.

ВЫВОДЫ

1. В неполносоленых водах Кольского залива и Кандалакшского залива значения биомассы (до 200 г/м2) поселений Macoma balthica сопоставимы с аналогичным показателем в Европейской части ареала, а плотность поселений нередко оказывается выше (до 8 тыс. экз./м2. Для литорали восточной части Мурманского побережья Баренцева моря типичны поселения M.~balthica с численностью менее 100 экз./м2
2. Численность спата Macoma balthica в Белом море может варьировать на порядок в пределах незначительной акватории, и достигать десятков тысяч экз./м2.
3. Беломорские и баренцевоморские поселения M. balthica не различаются по средней скорости роста моллюсков, и отличаются по этому показателю минимальными характеристиками в пределах европейской части ареала вида.
4. Динамика размерной структуры поселений Macoma balthica в Белом и Баренцевом представлена двумя типами.

Наболее обычный вариант --- чередование бимодального и мономодального распределений особей по размерам. При этом первый пик формируют молодые особи (обычно длиной до 5 мм), а второй модальный класс состоит взрослых особей (в Белом море длиной 9—12 мм, в Баренцевом море --- 10—17мм)

Как относительно редкое событие наблюдается мономодальная структура поселений с ежегодным преобладаем молоди.

1. Динамика численности Macoma balthica в Кандалакшском заливе Белого моря демонстрирует элементы синхронности в поселениях, расположенных на расстоянии от 1 до 100 км, что происходит на фоне резкой межгодовой неравномерности пополнения поселений молодью.

Благодарности.

Я благодарна администрации Кандалакшского заповедника и лично А. С. Корякину за поддержку наших экспедиций на Белом и Баренцевом морях. и администра- ции СПбГУ, биологического факультета и кафедры ихтиологии и гидробиологии за возможность работы на Морской биологической станции СПбГУ.

На Баренцевом море мы работали вместе с сотрудниками Мурманского морского биологи- ческого института, Мурманского государственного технического университета и Полярного научно- исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии: М. В. Макаровым, С. В. Ма- лавендой, С. С. Малавендой, О. С. Тюкиной, И. П. Прокопчук, которые оказывали нам всяческую под- держку.

Эта работа не могла бы состоятся без моих коллег по экспедициям: Беломорской экспедиции ГИПС ЛЭМБ, студенческой Баренцевоморской экспедиции СПбГУ, Беломорской экспедиции кафедры ихтиоло- ги и гидробиологии СПбГУ. Отдельное спасибо руководителям экспедиций: А. В. Полоскину, И. А. Коршу- новой, Д. А. Аристову, Е. А. Генельт-Яновскому, М.В. Иванову за возможность работы в экспедиционных командах и помощь в сборе материала.

Я благодарю А. В. Полоскина, Д. А. Аристова, Е. А. Генельт-Яновского, К. В. Шунькину, А. В. Ге- расимову, А. Д. Наумова за предоставленные материалы.

Постоянные обсуждения с Ю. Ю. Тамберг и В. М. Хайтовым значительно улучшили мои навыки в статистической обработке материала и помогли мне в работе. На этапе обработки данных неоценимую помощь идеями и разъяснениями мне оказали В. М. Хайтов, Д. А. Аристов и Е. А. Генельт-Яновский.

Я благодарна П. П. Стрелкову за активизацию процесса подготовки диссертации и конструктивные замечания.

Кроме того, я чрезвычайно признательна руководителям Лаборатории экологии морского бентоса И. А. Коршуновой, А. В. Полоскина, Е. А. Нинбурга и В. М. Хайтова, которые 13 лет назад убедили меня, что морская биология очень интересна, и вложили много сил в мое обучение и воспитание.

И благодарна своему научному руководителю Н. В. Максимовичу за конструктивную помощь на всех этапах работы, жесткие споры и долгие беседы, ехидные комментарии и неизменно доброе отношение.

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