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

Macoma balthica (Linnaeus, 1758) — один из излюбленных модельных объектов в морских гидробиологических исследованиях. Вид обладает амфибореальным ареалом, и заходит в арктические моря.

Macoma balthica — хорошо изученный вид в центральной части ареала: Северном море и Балтийском морях. 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.

Для Белого моря 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.

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.

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 организации поселений Macoma balthica в условиях осушной зоны Белого Баренцева морей.

Для этого были изучены следующие стороны организации поселений:

1. структурные характеристики поселений M. balthica (показатели обилия, размерная структура);
2. многолетняя динамика поселений M. balthica;
3. биотический и абиотический фон биотопов;
4. скорость линейного роста моллюсков;
5. режим формирования спата.

СЛАЙД «Положения выносимые на защиту»

1. На литорали Кандалакшского залива Белого моря и в Баренцевом море (Западный Мурман и Кольский залив) Macoma balthica формирует поселения, в которых плотность значительно варьирует во времени и может достигать нескольких тысяч экз./м 2 , но наиболее типичны поселения маком с плотностью в несколько сотен экз./м 2 . На литорали Восточного Мурмана Баренцева моря вид не формирует плотных поселений, и значения данного показателя редко

превышает 100 экз./м 2 .

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) типы размерной структуры;

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

3. Характер динамики плотности поселений Macoma balthica определяется, в основном, неравномерностью уровня ежегодного пополнения их молодью.

Беломорские поселения демонстрируют элементы синхронности процессов пополнения, что связано с влиянием температуры на выживаемость маком в первый год жизни (численность однолетних особей после холодных зим с устойчивым ледоставом оказывается относительно выше) и спецификой условий в локальном местообитании.

4. 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 «География исследований»

Всего было обследовано 22 поселения. 10 в Кандалакшском заливе Белого моря: в районе Лувеньгских шхер, на островах Северного архипелага и в районе Керетского архипелага, и 12 на литорали Мурманского побережья Баренцева моря.

СЛАЙД «Материалы»

На 6 участках в Кандалакшском заливе проводили мониторинговые наблюдения, длина рядов составила от 6 до 20 лет. Автор принимала участие в полевых сборах с 1999 по 2008 года. Остальные данные взяты из архива ЛЭМБ.

Материал в акватории Баренцева моря был собран автором в 2006 − 2008 годах. Также были использованы материалы К.В.Шунькиной и Е.А.Генельт-Яновского за 2005 год, и мониторинговые данные по губе Дальне-Зеленецкой с 2002 по 2005 г.

***СЛАЙД «Методы»***

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

Полевые сборы проводили по стандартным гидробиологическим методикам.

Для количественного исследования спата в 2006 году в сентябре после конца оседания были отобраны пробы площадью 1/100 кв.м, которые разбирали без промывки под бинокуляром.

**АБИОТИЧЕСКИЙ И БИОТИЧЕСКИЙ ФОН**

СЛАЙД «Условия обитания маком...»

Исследованные акватории различаются по абиотическим условиям.

В Белом море температура в течение года варьирует более значительно, чем в Баренцевом.

По солености данные акватории также различны.

Белое море – неполносоленый водоем. 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. 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 «Термические характеристики»

Температурный режим в прибрежной части Кандалакшского залива Белого моря характеризуется более значительными сезонными колебаниями, чем у Мурманского побережья Баренцева моря.

Кроме того, различается сезонность хода температур.

В Белом море лето является наиболее теплым сезоном, а зима --- наиболее холодным. Для Баренцева моря гидрологическая сезонность сдвинута относительно календарной: самый теплый сезон --- календатрная осень, а самый холодный --- календарная весна.

СЛАЙД «Гранулометрический состав грунта в исследованных биотопах»

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

По содержанию гравия, алевритов и пеллитов и мелкого песка исследованные биотопы распадаются на три группы.

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.

ТАКИМ ОБРАЗОМ, исследованные биотопы представляют собой типичные для региона биосистемы.

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).

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 «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.

СЛАЙД «Динамика размерной структуры поселений: тип 1»

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

СЛАЙД «Динамика размерной структуры поселений: тип 1»

Первый 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).

Второй 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 «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.

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).

Баренцевоморские поселения вместе с Беломорскими были гетерогенны по скорости роста и входили в три нижних кластера, характеризующиеся минимальными скоростями роста.

СЛАЙД «Обилие спата»

Учет спата маком показал, что в течение одного сезона оседание может на порядок различаться в пределах локальной акватории, в которой формируется единый личиночный пул.

Также было показано, что значимое влияние оказывает обилие взрослых особей: в более плотных поселениях обилие спата оказывается ниже, чем в менее плотных. Однако механизм формирования такого распределения требует дальнейших исследований.

ВЫВОДЫ

1. В Кольском заливе Баренцева моря и Кандалакшском заливе Белого моря значения биомассы (до 200 г/м 2 ) поселений Macoma balthica сопоставимы с аналогичным по-казателем в европейской части ареала, а плотность поселений нередко оказывается выше (до 8 тыс. экз./м 2 ). Для литорали восточной части Мурманского побережья Баренцева моря типичны поселения M. balthica с численностью менее 100 экз./м2

2. Плотность поселений спата Macoma balthica в Белом море может варьировать на порядок в пределах незначительной акватории, и достигать десятков тысяч экз./м 2 .

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 из взрослых особей (в Белом море длиной 9–12 мм, в Баренцевом море — 10–17 мм). Как относительно редкое событие наблюдается мономодальная структура поселений с ежегодным преобладаем молоди.

5. Динамика плотности поселений 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).