

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

НАЗАРОВА  
София Александровна

**ОРГАНИЗАЦИЯ ПОСЕЛЕНИЙ *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758)  
В ОСУШНОЙ ЗОНЕ 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 – 2015

# Содержание

Введение . . . . .	4
<b>1 Обзор литературы . . . . .</b>	<b>8</b>
1.1 Физико-географическое описание районов исследования . . . . .	8
1.2 Экология вида . . . . .	11
1.3 Структура поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .	12
1.4 Динамика плотности поселений <i>Macoma balthica</i> и влияющие на нее факторы . . . . .	13
1.5 Продолжительности жизни и рост <i>Macoma balthica</i> в различных частях ареала . . . . .	16
<b>2 Материал и методика . . . . .</b>	<b>19</b>
2.1 География исследований . . . . .	19
2.2 Характеристика местообитаний . . . . .	22
2.3 Описание сообществ, включающих <i>Macoma balthica</i> . . . . .	22
2.4 Изучение структуры поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .	24
2.5 Изучение динамики поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .	25
2.6 Изучение линейного роста <i>Macoma balthica</i> . . . . .	27
2.7 Изучение спата и пополнения поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .	29
<b>3 Описание исследованных акваторий . . . . .</b>	<b>31</b>
3.1 Географическое и физиономическое описание . . . . .	31
3.2 Характеристика грунта . . . . .	35
3.3 Температурный режим . . . . .	36
<b>4 Биотический фон в сообществах <i>Macoma balthica</i> . . . . .</b>	<b>44</b>
4.1 Белое море . . . . .	44
4.2 Баренцево море . . . . .	44
<b>5 Обилие <i>Macoma balthica</i> . . . . .</b>	<b>56</b>
5.1 Белое море . . . . .	56
5.2 Баренцево море . . . . .	56
5.3 Влияние состава грунта на плотность поселения <i>Macoma balthica</i> . . . . .	61
<b>6 Размерная структура поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .</b>	<b>66</b>
6.1 Белое море . . . . .	66
6.2 Баренцево море . . . . .	69
<b>7 Линейный рост <i>Macoma balthica</i> . . . . .</b>	<b>71</b>
<b>8 Динамика обилия <i>Macoma balthica</i> в литоральных поселениях. . . . .</b>	<b>80</b>
8.1 Эстуарий реки Лувеньги. . . . .	80
8.2 Илистая губа острова Горелый. . . . .	83
8.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга . . . . .	83

8.4	Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова. . . . .	83
8.5	Южная губа острова Ряшкова . . . . .	85
8.6	Остров Ломнишный . . . . .	85
8.7	Дальний пляж губы Дальне-Зеленецкая . . . . .	85
<b>9</b>	<b>Количественные характеристики формирования спата в поселениях <i>Macoma balthica</i> на литорали губы Чупа (Белое море) . . . . .</b>	<b>88</b>
<b>10</b>	<b>Динамика пополнения поселений <i>Macoma balthica</i> в Белом море . . . . .</b>	<b>93</b>
<b>11</b>	<b>Обсуждение результатов. . . . .</b>	<b>103</b>
11.1	Структура поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .	104
11.2	Скорость роста <i>Macoma balthica</i> как отражение условий обитания . . . . .	112
11.3	Долговременные тренды в поселениях <i>Macoma balthica</i> . . . . .	117
	<b>Заключение . . . . .</b>	<b>128</b>
	<b>Выводы . . . . .</b>	<b>130</b>
	<b>Литература . . . . .</b>	<b>131</b>
	<b>Приложение . . . . .</b>	<b>141</b>
А	Характеристики пробоотбора и среднее обилие <i>Macoma balthica</i> на исследованных участках . . . . .	142
Б	Таксономический состав сообществ макробентоса на исследованных участках	148
В	Структура сообщества на литорали губы Дальне-Зеленецкой (Восточный Мурман Баренцева моря) . . . . .	153
Г	Размерная структура <i>Macoma balthica</i> в исследованных поселениях Канда-лакшского залива Белого моря . . . . .	154
Д	Размерная структура <i>Macoma balthica</i> в исследованных поселениях Баренцева моря . . . . .	172
Е	Ростовые характеристики <i>Macoma balthica</i> на Мурманском побережье Баренцева моря . . . . .	175
Ж	Обилие <i>Macoma balthica</i> в европейской части ареала . . . . .	190
З	Ростовые характеристики <i>Macoma balthica</i> в европейской части ареала . . . . .	194
И	Источники данных о росте <i>Macoma balthica</i> в европейской части ареала . . . . .	196

# Введение

**Актуальность темы и степень ее разработанности.** Двустворчатый моллюск *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) — один из излюбленных модельных объектов в морских гидробиологических исследованиях. Вид относят к амфибореальным формам. Это обычная литоральная форма в Белом море, у берегов Мурмана и далее на запад, вдоль атлантических берегов Европы — до Франции. По Атлантическому побережью Северной Америки макомы распространены от Лабрадора до штата Джорджия. В северной части Тихого океана — от Берингова моря до Японского, а по американскому побережью — до Калифорнии. В юго-восточной части Баренцева моря и в прилегающей части Карского моря они обитают не на литорали, а на глубине нескольких метров. Моллюски заселяют всю основную часть Балтийского моря, далеко заходя во все заливы, где живут до глубины более 100 метров (Зацепин, Филатова, 1968).

В настоящее время вид *Macoma balthica* по результатам аллозимного анализа разделяют 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 (Väinölä, 2003). В Белом море встречается в основном *M. b. balthica*, и лишь в устье р. Онеги было обнаружено два экземпляра *M. b. rubra* (Nikula, Strelkov, Väinölä, 2007). К настоящему моменту нет прямых данных о влиянии данных 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 (Segerstråle, 1960; Lavoie, 1970; Gilbert, 1978; Vincent, Joly, Brassard, 1989; Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002; Hiddink, ter Hofstede, Wolff, 2002; Beukema, Dekker, Jansen, 2009, и др.). Из морей Северного Ледовитого океана 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 (Азаров, 1963; Перцов, 1963; Гольцев, Полозов, Полоскин, 1997; Бианки, Бойко, Хайтов, 2003). Поэтому на территории Кандалакшского государственного природного заповедника *Macoma balthica* входит в список отслеживаемых видов кормовых беспозвоночных, и является объектом мониторинга с 1992 года (Назарова, 2003).

Массовость и доступность для изучения также 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; Максимович, Кунина, 1982; Максимович,

А. Герасимова, Кунина, 1991; Полоскин, 1996; Николаева, 1998; Назарова, 2003; Назарова, 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. Информации о поселениях маком в Белом море значительно больше, однако до сих пор совершенно не изучен вопрос о факторах, влияющих на динамику поселений *Macoma balthica* в северной части ареала. Данный вопрос подробно разобран для Ваттового моря (Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002; Hiddink, ter Hofstede, Wolff, 2002; Beukema, Dekker, Jansen, 2009), однако прямой перенос полученных результатов представляется невозможным из-за климатических различий между регионами.

**Цели и задачи.** Целью данной работы является изучение организации поселений *Macoma balthica* в условиях осушенной зоны Белого и Баренцева морей.

Для достижения данной цели в задачи вошло изучение:

1. структурных характеристик поселений *M. balthica* (показатели обилия, размерная структура);
2. многолетней динамики поселений *M. balthica*;
3. биотического и абиотического фона биотопов;
4. скорости линейного роста моллюсков;
5. режима формирования спата.

**Методология и методы исследования.** Для достижения поставленной цели в акватории Белого моря были использованы мониторинговые наблюдения за шестью поселениями в Кандалакшском заливе. В Баренцевом море были проведены масштабные количественные описания поселений *M. balthica*, всего 12 поселений. Полевые сборы проводили общепринятыми гидробиологическими методами (Eleftheriou, 2013) при помощи литоральных рамок (площадью от 1/30 до 1/10 м<sup>2</sup>). Для обработки данных использовали как традиционные методы статистического анализа (Tukey, Smith, Griffin, 1977; Mardia, Kent, Bibby, 1979; J. Chambers, Hastie, 1991; P. Legendre, L. Legendre, 2012; Hollander, Wolfe, Chicken, 2013) так и относительно новые методы анализа многомерных данных (Clarke, Somerfield, Gorley, 2008) и моделирования (Bergyman, Turchin, 2001).

**Научная новизна.** В рамках данной работы впервые проведены масштабные количественные исследования поселений *M. balthica* на литорали Мурманского побережья Баренцева моря и получены характеристики их обилия и данные по изменчивости линейного роста маком в пределах Мурмана. Впервые описана многолетняя динамика обилия поселений *M. balthica* в вершине Кандалакшского залива и показана синхронность пополнения поселений молодью. Моделирование показало, что колебания плотности поселений маком зависят от зимней температуры.

**Теоретическая и практическая значимости работы.** В работе получены фундаментальные данные, описывающие поселения *M. balthica* в Белом и Баренцевом морях, при этом впервые дано количественное описание типичных поселений данного вида в Баренцевом море. Полученные данные могут быть использованы при оценке запасов кормовых беспозвоночных для хозяйственно-ценных видов рыб и птиц. Проведено моделирование динамики плотности поселений *M. balthica* и показано влияние температуры на данный показатель, что может быть использовано для прогнозирования обилия маком. Проведенный анализ широтных изменений численности *M. balthica* показал, что распределение маком по данному показателю не соответствует широко-распространенной «гипотезе об обилии в центре» («abundant-centre hypothesis», Sagarin, Gaines, Gaylord, 2006), и может быть использован в критике данных представлений в биогеографических обзорах. Результаты исследования могут быть использованы также в курсах лекций по гидробиологии, популяционной биологии, репродуктивной экологии морского бентоса и биогеографии в ВУЗах.

**Положения, выносимые на защиту.** Основные черты организации поселений *M. balthica* в осушной зоне Белого и Баренцева морей можно описать следующим образом.

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<sup>2</sup>, но наиболее типичны поселения маком с плотностью в несколько сотен экз./м<sup>2</sup>. На литорали Восточного Мурмана Баренцева моря вид не формирует плотных поселений, и значения данного показателя редко превышает 100 экз./м<sup>2</sup>.
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 молодежи) и бимодальный (добавление второго модального класса - группы особей старшего возраста) типы размерной структуры;
  - как относительно редкое событие наблюдаются мономодальная структура поселений с ежегодным преобладанием молодежи;
3. Характер динамики плотности поселений *Macoma balthica* определяется, в основном, неравномерностью уровня ежегодного пополнения их молодежью. 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. По характеру вариации средней скорости роста маком поселения Баренцева моря и Белого моря различий не имеют.

**Апробация результатов.** Полученные результаты были апробированы в ходе докладов на 46-м (Ровинь, 2011), 49-м (Санкт-Петербург, 2014) и 50-м (Хельголанд, 2015) Европейских морских биологических симпозиумах (European marine biology symposium); VI всероссийской школе по морской биологии «Биоразнообразие сообществ морских и пресноводных экосистем России» (Мурманск, 2007); научных сессиях Беломорской биологической станции МГУ (Пояконда, 2004, 2008); научных сессиях Морской биологической

станции СПбГУ (Санкт-Петербург, 2004, 2008, 2009, 2010); X научном семинаре «Чтения памяти К.М. Дерюгина» (Санкт-Петербург, 2008), семинарах ЗИН РАНЖ: лаборатории морских исследований, лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии и Беломорской биологической станции «Картеш» (Санкт-Петербург, 2015), а также на семинарах кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ (Санкт-Петербург, 2003 – 2015).

## Благодарности

Я благодарна администрации Кандалакшского заповедника и лично А. С. Корякину за поддержку наших экспедиций на Белом и Баренцевом морях. и администрации 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 биологического института, Мурманского государственного технического университета и Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии: М. В. Макаровым, С. В. Малавендой, С. С. Малавендой, О. С. Тюкиной, И. П. Прокпчук, которые оказывали нам всяческую поддержку.

Эта работа не могла бы состояться без моих коллег по экспедициям: Беломорской экспедиции ГИПС ЛЭМБ, студенческой Баренцевоморской экспедиции СПбГУ, Беломорской экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Отдельное спасибо руководителям экспедиций: А. В. Полоскину, И. А. Коршуновой, 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. Герасимову, 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. Полоскину, Е. А. Нинбургу и В. М. Хайтову, которые 13 лет назад убедили меня, что морская биология очень интересна, и вложили много сил в мое обучение и воспитание.

Я 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).

# Глава 1

## Обзор литературы

### 1.1 Физико-географическое описание районов исследования

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

#### 1.1.1 Белое море

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

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

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

В зимнее время для Белого моря характерен ледовый покров. При подвижках припая возможно истирание выступающих над поверхностью структур, в том числе живых орга-

низмов. Кроме того, возможен перенос организмов, вмёрзших в лед или находящихся на примерзших водорослях. Время ледостава в разных районах Белого моря отличается. В губах Кандалакшского залива лед появляется в первой половине сентября и держится до второй половины мая. В губе Чупа формирование льда начинается в устьях рек и ручьев, а также в небольших закрытых губах, где на формирование льда мало оказывает влияние ветрового волнения. Неподвижный лед обычно формируется в первой половине декабря. Продолжительность ледостава в среднем составляет 5 месяцев, но в суровые годы может достигать до 7 месяцев (Бабков, Голиков, 1984).

### 1.1.2 Баренцево море

Баренцево море — окраинное море, характерной особенностью гидрологического режима которого является наличие двух водных масс — арктической (полярные воды, большую часть года покрытых плавучими льдами) и субарктической (субполярных вод, свободных от плавучих льдов) (Адров, 1992).

Мурманским побережьем или Мурманом называют береговую линию Северного ледовитого океана от мыса Святой нос на востоке до реки Ворьемы на западе. Данный район разделяют на несколько областей: Западный Мурман — от реки Ворьемы до острова Кильдин или до Кольского залива, и Восточный Мурман — далее на восток до мыса Святой нос (Дерюгин, 1915).

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

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

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

Кольский залив — самый крупный из заливов Мурманского побережья Баренцева моря, лежит на границе Восточного и Западного Мурманска. Географически в Кольском заливе выделяется три части, называемые коленами залива.

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

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

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

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

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

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

Таким образом, исследованные нами участки в Кольском заливе расположены в контрастных по географическим условиям его частях и позволяют относительно полно судить о данной акватории.

Фауна литораль Западного Мурмана наиболее богата по сравнению с остальным Мурманским побережьем. Традиционно, это связывают с более высокой среднегодовой температурой (температура воздуха в губах Западного Мурмана может быть на  $0, 4^{\circ}\text{C}$  выше по сравнению с Восточным Мурманом) и соленостью (выше 31‰ в поверхностном слое) и закрытости губ Западного Мурмана от основной акватории моря (Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930). К сожалению, данный регион оказался для нас малодоступен при исследованиях, и мы располагаем лишь данными об обилии маком в губах Ура и Печенга. Однако данные губы расположены в разных частях Западного Мурмана, что позволяет нам делать предвзятельные выводы о данном регионе.

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

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

География исследований охватывает в том числе Дальний пляж губы Дальне-Зеленецкой — исторически наиболее обследованной бухты на Мурмане. Губа Дальне-Зеленецкая включает в себя две бухты — бухта Оскара и бухта, в ктовой части которой располагается литоральная отмель Дальнего Пляжа. Важной характеристикой губы является изолированность ее от интенсивного волнового воздействия за счет наличия островов на входе в губу.

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

В южной части отмели располагается дельта небольшого Зеленецкого ручья, вызывающего незначительное опреснение. Так, грунтовая вода, взятая у самого ручья, имеет соленость 32,9‰, а взятая на два метра в стороне от ручья — 34,07‰ (Пригоровский, 1948). Гидрологический режим характеризуется тем, что в бухту заходят воды из более

глубоких и холодных слоев открытого моря, что вызывает уменьшение температуры и повышение солености (Воронков, Уралов, Черновская, 1948).

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

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

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

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

Органические вещества представлены гумусовыми соединениями и битумоидами местного и континентального происхождения (Гуревич, Яковлева, 1976). Наши мониторинговые работы в губе Дальне-Зеленецкая продолжают череду количественных гидробиологических исследований данного района (Пригоровский, 1948; Матвеева, Никитина, Черновская, 1955; Стрельцов, Агарова, Петухов, 1974; Агарова [и др.], 1976; Жуков, 1984; Стрелков [и др.], 2001).

## 1.2 Экология вида

Двустворчатый моллюск *M. balthica* — амфибореальный литоральный вид. Это обычная литоральная форма в Белом море, у берегов Мурмана и далее на запад, вдоль атлантических берегов Европы — до Франции. По Атлантическому побережью Северной Америки макомы распространены от Лабрадора до штата Джорджия. В северной части Тихого океана — от Берингова моря до Японского, а по американскому побережью — до Калифорнии. В юго-восточной части Баренцева моря и в прилегающей части Карского моря они обитают не на литорали, а на глубине нескольких метров. Моллюски заселяют всю основную часть Балтийского моря, далеко заходя во все заливы, где живут до глубины более 100 метров (Зацепин, Филатова, 1968).

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 (Väinölä, 2003). В Белом море встречается в основном *M. b. balthica*, и лишь в устье Онеги было обнаружено два экземпляра *M. b. rubra* (Nikula, Strelkov, Väinölä, 2007). К настоящему моменту нет прямых данных о влиянии данных генетических особенностей

на экологические характеристики особей, поэтому в данной работе рассматривается вид *Macoma balthica* sensu lato.

*M. balthica* — эвригалинный и эвритермный вид. Особи данного вида, обитающие в Белом море, способны выдерживать опреснение до 18‰ и температуру до 25°C (Наумов, 2006), но в Балтийском море макамы встречаются при солености 5‰ (Карпевич, Шурин, 1970). В экспериментах на моллюсках из Балтийского моря при температуре от 0 до 22°C и солености от 4 до 25‰ смертность взрослых особей оставалась менее 1% в сутки (Карпевич, 1978).

Питаются макамы, собирая длинными червеобразными сифонами детрит с поверхности грунта (Наумов, 2006). Кроме того, показано, что особи *M. balthica* могут питаться как фильтраторы, когда в придонном слое воды находится взвешенный пищевой материал (Бубнова, 1972, Герасимова, 1988). Моллюски встречаются на илисто-песчаных грунтах, где обитают, закапываясь до глубины 2–6 см. Они могут существовать и при длительной осушке: взрослые особи встречаются в местах с осушкой до 20 часов в сутки (Свешников, 1963).

*M. balthica* обитает на всех типах грунта: от чистого песка до жидкого ила. По данным Н.Л. Семеновой (1974) плотность поселения маком всегда ниже на чистом песке и увеличивается с увеличением заиления. Известно, что более богатым органическими веществами является более тонкий по гранулометрическому составу грунт (Бубнова, 1972), поэтому отмеченный выше характер распределения особей *M. balthica* может быть связан не столько с механическим составом грунта, сколько с обеспеченностью моллюсков пищей.

Макомы встречаются от самых верхних горизонтов литорали до глубины 140–160 метров (в Балтийском море). Было показано, что распределение макомы по литорали зависит главным образом от наличия заиленных пляжей (Семенова, 1974), где она находит подходящие условия для питания.

Особи *M. balthica* обладают значительной подвижностью (Свешников, 1963). Моллюски передвигаются в подповерхностном слое, и на грунте остается характерный след — неглубокая извитая борозда (Наумов, 2006).

Для мелких маком показан другой механизм передвижения, в первую очередь с целью расселения — так называемый биссусный дрейф. Хотя во взрослом состоянии макамы не образуют биссуса, молодые особи могут выпускать длинные нити, которые позволяют даже слабому потоку поднимать особь над грунтом и переносить на некоторые расстояния. Показано, что способностью к биссусному дрейфу обладают макамы размером до 4 мм (Armonies, Hellwig-Armonies, 1992). Дальность этих миграций зависит от размера раковины макомы и длины биссусной нити, при этом некоторые особи мигрируют более чем на 10 километров. В Северном море существуют поселения *M. balthica*, для которых показано пополнение не за счет личинок, а за счет переселения особей из Ваттового моря (Beukema, De Vlas, 1989).

### 1.3 Структура поселений *Macoma balthica*

Наиболее изучены поселения *M. balthica* в Северном и Белом морях.

В Северном море в районе Ваттового моря *M. balthica* является одним доминирующих и широко распространенных видов зообентоса, как в литоральных, так и в сублиторальных местообитаниях. Данная акватория характеризуется очень пологой литоральной зоной, которая формирует обширные (до нескольких километров шириной) илисто-песчаные отмели, именуемые ваттами, и образует обширные мелководья. Поселения маком встречаются здесь в широком диапазоне глубин и на разных типах грунтов (Beukema, Essink, [et al.], 1993; Hiddink, ter Hofstede, Wolff, 2002; Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002; Hiddink,

2003). Максимальная средняя плотность поселения, описанная с Северном море составляет около 1600 экз./м<sup>2</sup> (Reading, 1979), а биомасса может достигать 500 г/м<sup>2</sup>.

Оседание личинок маком в Северном море происходит весной главным образом на нижние горизонты литорали (Strasser, Günther, 2001). Через несколько месяцев молодь моллюсков сдвигается к верхним горизонтам литорали (Armonies, Hellwig-Armonies, 1992). Особи в возрасте старше 1 года распределены гораздо более равномерно, занимая практически все горизонты литорали и верхнюю сублитораль (Beukema, Essink, [et al.], 1993). Поскольку локализация ювенильных и взрослых маком пространственно разделена, предполагается, что в ходе развития моллюски как минимум дважды мигрируют между различными горизонтами литорали.

В Белом море особи *M. balthica* встречаются повсеместно, за исключением Горла и Воронки. Моллюски обитают на различных глубинах: от верхнего горизонта литорали до 4–5 м. В эстуарных районах (дельта Северной Двины, Мезени) отмечен уход моллюсков в сублитораль до глубины 20 м (Семенова, 1974; Наумов, 2006). По данным различных исследователей (Бабков, Голиков, 1984; Наумов, 2006) для среднего и нижнего горизонта литорали с мягкими грунтами характерно формирование сообществ с доминированием *M. balthica*.

Плотность поселений *M. balthica* может значительно изменяться как в пространстве, так и во времени. Максимальная плотность поселения характерна для нижнего горизонта литорали (Семенова, 1974; Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991). По данным А. Д. Наумова с соавторами максимальная плотность поселения для Белого моря отмечена в губе Чупа в биоценозе *M. balthica* и составила 2885 экз./м<sup>2</sup> (Наумов, 2006).

## 1.4 Динамика плотности поселений *Macoma balthica* и влияющие на нее факторы

*M. balthica* — бентосный инфаунный моллюск, взрослые особи которого перемещаются на относительно небольшие расстояния (не более метра) (Beukema, Essink, [et al.], 1993). Таким образом, вклад миграций в динамику взрослых особей пренебрежимо мал. Основной процесс, определяющий динамику плотности поселений маком — пополнение поселений молодью. Процесс пополнения поселений состоит из нескольких этапов: формирование личиночного пула, оседание спата в поселение и первая зимовка. Для Северного и Белого морей показано, что в пополнении поселений молодью выживаемость спата в первую зиму более важна, чем непосредственно количество осевших особей (Beukema, Honkoop, Dekker, 1998; Strasser, Günther, 2001; Максимович, А. Герасимова, 2004).

В то же время в Северном море существуют поселения *M. balthica*, для которых показано пополнение не за счет личинок, а за счет переоседания особей из Ваттового моря (Beukema, De Vlas, 1989). Для мелких маком показан специфический активный механизм передвижения, в первую очередь с целью расселения — так называемый биссусный дрейф. Хотя во взрослом состоянии макомы не образуют биссуса, молодые особи могут выпускать длинные нити, которые позволяют даже слабому потоку поднимать особь над грунтом и переносить на некоторые расстояния. Показано, что способностью к биссусному дрейфу обладают макомы размером до 4 мм (Armonies, Hellwig-Armonies, 1992). Дальность этих миграций зависит от размера раковины макомы и длины биссусной нити, при этом некоторые особи мигрируют более чем на 10 километров.

### 1.4.1 Особенности жизненного цикла *Macoma balthica*

При исследовании динамики популяций животных вопросы жизненного цикла и размножения играют важную роль, поскольку определяют потенциальное увеличение популяции за счет рождаемости.

Исследователи приводят различные данные о возрасте и размере, при которых макомы достигают половой зрелости. Так, Л.П. Флячинская пишет, что в Белом море *M. balthica* достигает половой зрелости к третьему году жизни при размере раковины 13 – 15 мм (Флячинская, 1999). Для Рижского залива отмечено созревание маком в возрасте 2 – 3 года при размере 10 – 12 мм (Карпевич, 1978). Для маком из бухты Уитстейбл (Англия) показан размер половозрелости 8 мм (Caddy, 1967), а для бухты Ден-Хелдер (Голландия) точных указаний нет, но половозрелые особи находились в размерном классе 5 – 12 мм (Lammens, 1967; цит. по Семенова, 1980). В работе Семеновой (там же) высказывается идея, что ключевым фактором для возможности половозрелости является именно размер, а не возраст животного, и этот размер для макомы составляет 8 мм. Это подтверждено и дальнейшими исследованиями на Белом море (Максимович, 1985).

Время нереста различается в разных частях ареала. В бухте Ден-Хелдер (Голландия) нерест макомы длится два месяца в марте-апреле (Lammens, 1967; цит. по Семенова, 1980). В бухте Уитстейбл (Англия), на побережье Шотландии и в районе Датских ваттов (Северное море) нерест также продолжается два месяца, но сроки его более поздние — апрель-май (Caddy, 1967; Stephen, 1931). Еще позже происходит нерест в Балтийском море (данные по Мекленбургской бухте) и в губе Дальне-Зеленцкой на Баренцевом море — с мая по август, т.е. в течение 4 месяцев (Von Oertzen, 1972; Агарова, 1974). В Белом море сроки нереста очень сжатые — от 1 – 2 недель до месяца в июне-начале июля (Семенова, 1980; Максимович, 1985; Зубаха, Полоскин, Гольцев, 2000).

Считается, что триггером для начала нереста у макомы служит прогрев воды до  $+10^{\circ}\text{C}$  (Максимович, 1985; Семенова, 1980; Кауфман, 1977). Бёкма и Меган (Beukema, Meehan, 1985) предполагают, что триггерная температура нереста является причиной, ограничивающей распределение моллюсков на юг — в южных широтах минимальная температура воды превышает  $10^{\circ}\text{C}$ . В этом случае южная граница ареала *M. balthica* должна совпадать с десяти градусной зимней изотермой, которая проходит около  $45^{\circ}\text{с.ш.}$  почти по всей северной Атлантике и круто изгибается к югу рядом с Американским побережьем. Действительно, распространение маком на юг по Американскому побережью дальше (до  $37^{\circ}\text{с.ш.}$  — штат Джорджия), чем по Европейскому (до  $45^{\circ}\text{с.ш.}$  — южная Франция).

В губе Дальне-Зеленецкой (Баренцево море) нерест маком наблюдался при температуре  $2 - 9^{\circ}\text{C}$  (Агарова, 1974). Восточный Мурман характеризуется низкими среднегодовыми температурами, и наблюдаемый сдвиг триггерной температуры нереста можно объяснить эффектом смещения температур размножения видов на северных краях ареалов (Thorson, 1946). Это подтверждается еще и тем, что близкие к баренцевоморским температурные условия размножения *M. balthica* ( $0 - 13^{\circ}\text{C}$ ) наблюдаются в Северной Канаде (Gilbert, 1978).

В Белом море проводили детальные исследования жизненного цикла маком. Гонады половозрелых маком созревают к концу мая, но нерест начинается, когда температура поверхностных слоев воды в море достигает  $9 - 11^{\circ}\text{C}$  (Максимович, 1985; Флячинская, 1999). Половые продукты выметываются в воду, где происходит оплодотворение. В лабораторных условиях при температуре  $12^{\circ}\text{C}$  велигер формировался через 4, 5 суток после оплодотворения. Через 17 – 20 суток на стадии педивелигера формировалась нога, и через 30 – 33 суток происходил метаморфоз. В этот момент молодь оседает на субстрат, и ее называют «плантиграда» или «спат», хотя второе название более распространено (Флячинская, 1999). При оседании молоди маком, по-видимому, у особей не происходит

выбора подходящего по характеру грунта, но затем происходит их перераспределение за счет биссусного дрефта (Armonies, Hellwig-Armonies, 1992; Huxham, Richards, 2003).

#### 1.4.2 Факторы, влияющие на пополнение поселений

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

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

Также при анализе динамики личинок различных беспозвоночных в планктоне было показано, что после суровых зим численность личинок краба *Carcinus maenas* значительно снижалась, и они появлялись в планктоне на 6 – 8 недель позже, чем после мягких зим. По-видимому, с этим временным несоответствием связано большее пополнение поселений маком после суровых зим (Strasser, Günther, 2001).

В более поздних исследованиях на Ваттовом море было показано, что влияние суровых зим на пополнение *M. balthica* не столь широкомасштабно, как предполагалось ранее, и, по-видимому, существуют другие факторы, определяющие более локальные вариации в пополнении поселений (Strasser, Dekker, [et al.], 2003; Flach, 2003). Пресс хищников не объяснил эти различия, изменения сообществ и поступления биогенных элементов не объяснили картину, поскольку действовали лишь на отдельных участках. Наиболее вероятным фактором, по мнению данных авторов, является топографическая разница между двумя акваториями, где располагались исследованные участки. Предполагается, что в зависимости от закрытости акватории островами, и преобладающего направления ветров, будет идти более или менее эффективный перенос личинок и биссусный дрефт, а, значит, и пополнение поселения (Strasser, Dekker, [et al.], 2003).

Для другого участка Ваттового моря было показано, что комбинация эффектов высокого пресса хищников вместе с высоким обилием взрослой макрофауны обуславливает 95 процентное снижение количества спата теллинид (*M. balthica* и *Tellina tenuis*) после мягких зим (Flach, 2003).

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

Также было показано, что влияние плотности взрослых маком на рост спата зависит от типа грунта. На илисто-песчаном грунте, где и взрослые, и молодые моллюски питаются как собирающие детритофаги, рост спата подавляется при увеличении плотности взрос-

лых особей. На песке, где молодь питаются как собирающие детритофаги, а взрослые — как фильтраторы, влияния на рост спата показано не было (Olafsson, 1989).

Для Белого моря существуют лишь несколько работ, посвященных отдельным аспектам пополнения поселений маком. Так, И. В. Бурковским с соавторами показано, что макомы оседают вне плотных поселений взрослых (Бурковский, Столяров, Удалов, 1998). Также показано, что важную роль в динамике численности личинок и спата влияет принос личинок с соседних акваторий. В течение лета формируется сначала бимодальная размерная структура спата, с двумя пиками личинок в планктоне, которая к концу августа сливается в мономодальную (Зубаха, Полоскин, Гольцев, 2000). Показана высокая смертность особей на всех этапах пополнения поселения. Так, смертность пелагических личинок оценивают в 36,4% за сезон, а смертность спата — 59% за сезон (Бурковский, Столяров, Удалов, 1998).

## 1.5 Продолжительности жизни и рост *Macoma balthica* в различных частях ареала

Данные о продолжительности жизни маком весьма противоречивы. Исследователи оценивают ее по-разному: от 3 лет в Балтийском море до 15 и даже до 30 — 35 в Белом (Segerstråle, 1960; Семенова, 1970; Максимович, Кунина, 1982). Столь значительные расхождения в определении возраста связаны с особенностями применяемых методик, поэтому представляется важным рассмотреть этот вопрос подробно.

Современные методы определения возраста двустворчатых моллюсков разделяют на несколько типов: скульптурные, структурные, физико-химические и статистические. При этом первые три группы методов позволяют устанавливать возраст отдельных особей, в то время как статистические методы требуют изучения группы особей и дают вероятностную оценку возраста (Золотарев, 1989).

Принципиальной основой скульптурных методов определения возраста моллюсков является наличие на раковине неоднородностей скульптуры, связанных с периодичным (суточным, сезонным) изменением скорости роста особи. Для лучшего выделения наружных меток роста иногда створки просвечивают (Brousseau, 1979), поверхность раковины обрабатывают соляной кислотой для удаления периостракума (Табунков, 1974). С возрастом у многих моллюсков происходит изменение морфологии наружных колец. Обычно уменьшается их выраженность, увеличиваются различия в степени проявления однотипных элементов, что затрудняет или делает невозможным адекватную оценку возраста особи.

Другая проблема — возможность образования на поверхности раковины дополнительных меток роста. Они могут возникать при нересте, шторме, нападении хищников и носят непериодический характер. Однако обычно воздействие этих факторов непродолжительно и дополнительные кольца часто выражены слабее сезонных, что позволяет их различить при некотором навыке.

Периодические изменения скорости роста моллюсков отражаются также на особенностях внутреннего строения раковин. Для анализа строения раковины изготавливают радиальные спилы или шлифы, после чего анализируют или непосредственно их, или приготовленные по ним ацетатные реплики. Этот метод менее чувствителен к возрасту моллюсков и позволяет выделять годовые слои у старых особей со скоростью роста всего 0,1 — 0,25 мм/год. Однако проблема дифференциации сезонных и прочих слоев роста остается.

Физико-химические методы определения возраста моллюсков более трудоемки и дороги, однако они позволяют определять возраст у моллюсков, у которых отсутствуют структурные возрастные образования. Данная группа методов основана на изучении неоднород-

ности плотности, химического и изотопного состава. Наиболее часто используют определения стабильных изотопов кислорода, содержание магния и стронция, рентгенография створок (Золотарев, 1989).

Первые два метода достаточно точны, однако необходимость отбирать серию проб из створок, затрудняют их применение на некрупных объектах. Рентгенография выявляет сезонные изменения плотности скелетного вещества. Считается, что пара слоев с высокой и низкой плотностью образует годовой прирост (Ralph, Maxwell, 1977). Однако метод рентгенографии разработан пока недостаточно чтобы получить широкое применение.

Таким образом, химические методы достаточно точны и дают объективные возрастные характеристики. Однако высокая стоимость и трудоемкость ограничивает их применение в массовых гидробиологических исследованиях, и до настоящего для *M. balthica* не проведена калибровка видимых колец и слоев химическими методами. В итоге скульптурные и структурные методы определения роста в настоящее время наиболее распространены из-за их доступности и относительной легкости процедуры. Неизбежная субъективность в интерпретации колец и слоев остановки роста ограничивает возможность сравнения данных, полученных разными исследователями. Однако в рамках одного исследования однородность интерпретации колец и слоев позволяет сравнивать особей по получаемому относительному возрасту. Измерения меток зимних остановок роста, разделяющих кольца роста, позволяет восстановить размер особи в разном возрасте и реконструировать линейный рост.

Рост рассматривается как комплексный отклик организма на совокупность условий в локальном местообитании. Однако не менее интересной представляется попытка разложить всю совокупность условий на отдельные факторы, влияющие на ростовые характеристики. Одним из главных, определяющих рост факторов, является температура (Gilbert, 1973; Wilde, 1975; Bachelet, 1980). При повышении температуры происходит увеличение скорости метаболических процессов, в том числе темпов роста моллюсков в толерантных пределах. Для *M. balthica* показано, что оптимальные условия роста — температура 0–10°C, а когда температура превышает 15°C рост прекращается (Wilde, 1975). Ограничение роста при высоких температурах было отмечено и другими авторами, хотя на южной границе ареала (по-видимому, за счет физиологической адаптации) рост происходил и при более высоких температурах (Bachelet, 1980).

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

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

Хюммель с соавторами (Hummel [et al.], 1998) расширили географию исследования роста маком в северных морях, проанализировав годовой прирост моллюсков из Норвежского, Печорского, Баренцева и Карского морей. Было показано, что группировки, генетически различные по результатам аллозимного анализа, отличались по величинам годового прироста. Макомы в популяциях с южной границы ареала росли медленнее, чем

в центральной части ареала, а размах варьирования прироста в Белом море был сравним с таковым в европейских популяциях. Печорские макомы, значительно отличающиеся генетически, также характеризовались более низкими годовыми приростами, однако достигали при этом наибольших размеров.

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

Соленость также оказывает влияние на рост моллюсков, хотя данные о характере этого влияния различны. Некоторые авторы отрицают влияние солености на скорость роста (Bachelet, 1980), другие авторы утверждают, что скорость роста и размеры моллюсков имеют тенденцию уменьшаться с уменьшением солености (Segerstråle, 1960; Kube, Peters, Powilleit, 1996).

Литературные данные о скорости роста моллюсков на различном мареографическом уровне противоречивы. Башле (Bachelet, 1980) обнаружил, что в эстуарии р. Жиронда (южной границе ареала макомы в Европе) скорость роста моллюсков на верхней литорали значительно выше, чем на нижней. На верхней литорали моллюски достигают большего размера и дольше живут. Обратная связь найдена Грином (Green, 1973) и Харвеем и Винсентом (Harvey, Vincent, 1990) для канадских популяций *M. balthica*. В качестве причины таких различий авторы предполагают большее время питания на нижней литорали и негативное влияние высоких температур, ограничивающих рост, на верхней. Бьёкема и соавторы (Beukema, Cadee, Jansen, 1977) показали, что наибольшие скорости роста имеют моллюски со средней литорали, поскольку на верхней литорали скорость роста ограничивается временем питания, а на нижней — количеством пищи. В Белом море при сравнении темпов роста моллюсков из литоральных и сублиторального поселений, максимальный темп роста обнаружен в сублиторали. Однако различий в скорости роста между горизонтами литорали отмечено не было (Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1992). В Гданьском заливе скорость роста возрастала с глубиной — более высокая скорость роста обнаружена у моллюсков на глубине 35 – 75 м, по сравнению с особями из мелководной (5 – 6 м) части залива (Wenne, Klusek, 1985). Обратная ситуация наблюдается в других частях Балтийского моря — минимальную скорость роста имеют моллюски с глубины 35 м, максимальную с глубины 3 м (Segerstråle, 1960).

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

# Глава 2

## Материал и методика

### 2.1 География исследований

Географическое распространение вида *M. balthica* охватывает бореальную зону Атлантического и Тихого океанов. В Европейской части ареала *M. balthica* заходит в арктические моря, и встречается в Норвежском, Баренцевом, Белом и Карском морях. Наиболее северной точкой считается Шпицберген (Зацепин, Филатова, 1968). Таким образом, Белое и Баренцево моря являются краевой частью ареала для мака.

#### 2.1.1 Белое море

В вершине Кандалакшского залива наблюдения проводили на 6 участках в рамках работы экспедиций Группы исследований прибрежных сообществ Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ (рис. 2.1). Три участка расположены в районе Лувеньгских шхер: эстуарий реки Лувеньги, Илистая губа острова Горелого и участок материковой литорали в 800 метрах западнее поселка Лувеньга (участки 1, 2 и 3). Один участок был расположен на литорали острова Ряшков в Западной Ряшковой Салме (Северный архипелаг) (участок 4). В работе использованы данные Д. А. Аристова из Южной губы о. Ряшков и с о. Большой Ломнишний (Северный архипелаг) (рис. 2.1, участки 5 и 6).

В районе губы Чупа исследования проводили на 4 участках (рис. 2.1) в ходе экспедиций кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Два участка были расположены на литорали острова Кереть — в Сухой Салме и бухте Ключиха (участки 7 и 8). Один участок был расположен на материковой литорали пролива Подпахта и один — в бухте Лисьей (участки 9 и 10).

Все карты созданы с использованием данных OpenStreetMap ([www.openstreetmap.org](http://www.openstreetmap.org)).

#### 2.1.2 Баренцево море

Материал в акватории Баренцева моря был собран в ходе студенческой баренцевоморской экспедиции СПбГУ. Всего было исследовано 8 участков — 2 в Кольском заливе и 6 в прибрежной зоне Восточного Мурмана (рис. 2.2). На Восточном Мурмане исследованные участки литорали были расположены в губах Гавриловская (участок 13), Ярнышная (участок 14), Дальне-Зеленецкая (участок 15), Шельпинская (участок 16), Порчниха (участок 17) и Ивановская (участок 18). Участки литорали в Кольском заливе были расположены на побережье в районе Абрам-мыса (участок 19) и в Пала-губе (участок 20), в районе города Полярный.

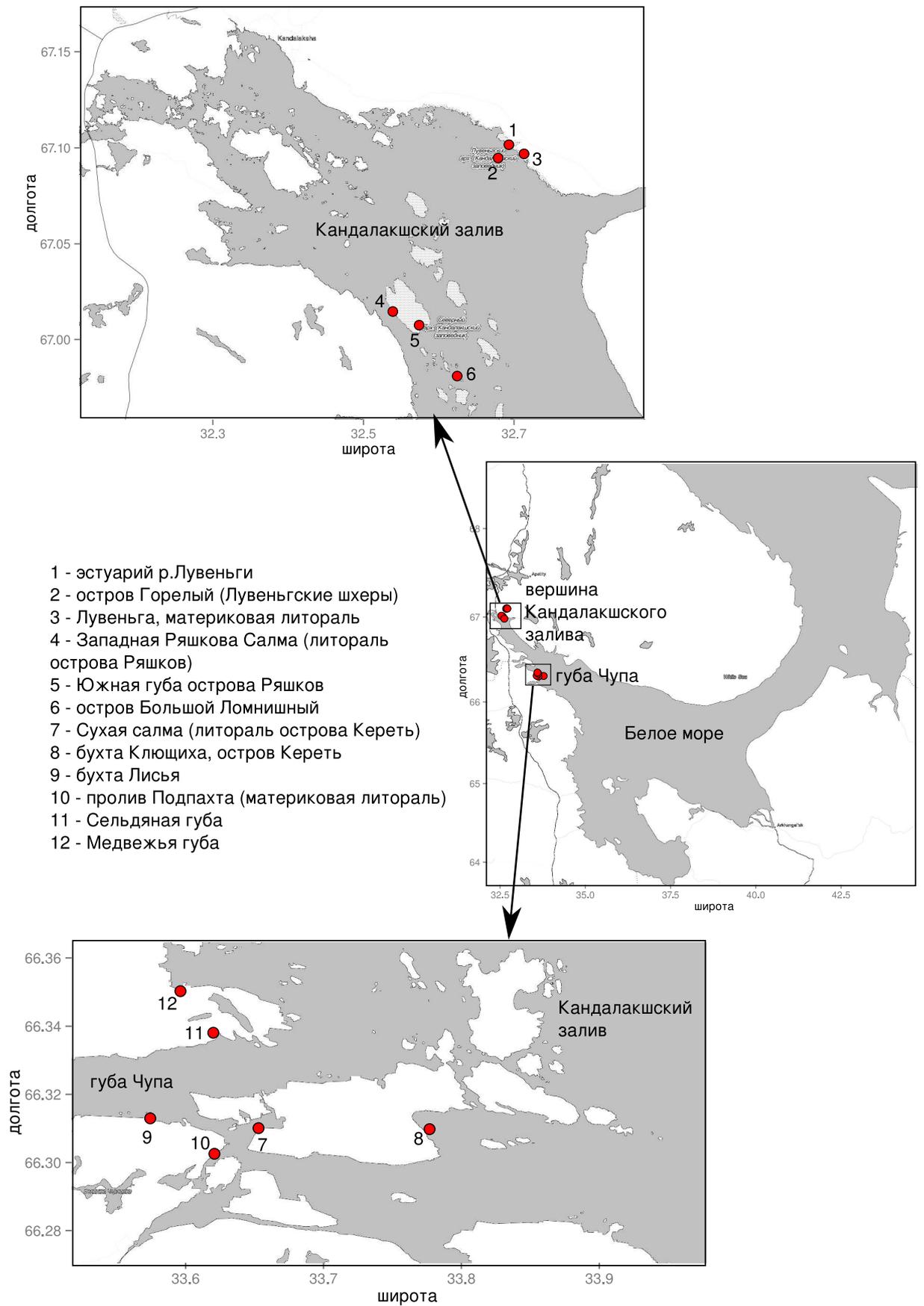


Рисунок 2.1. Исследованные участки в Кандалакшском заливе Белого моря

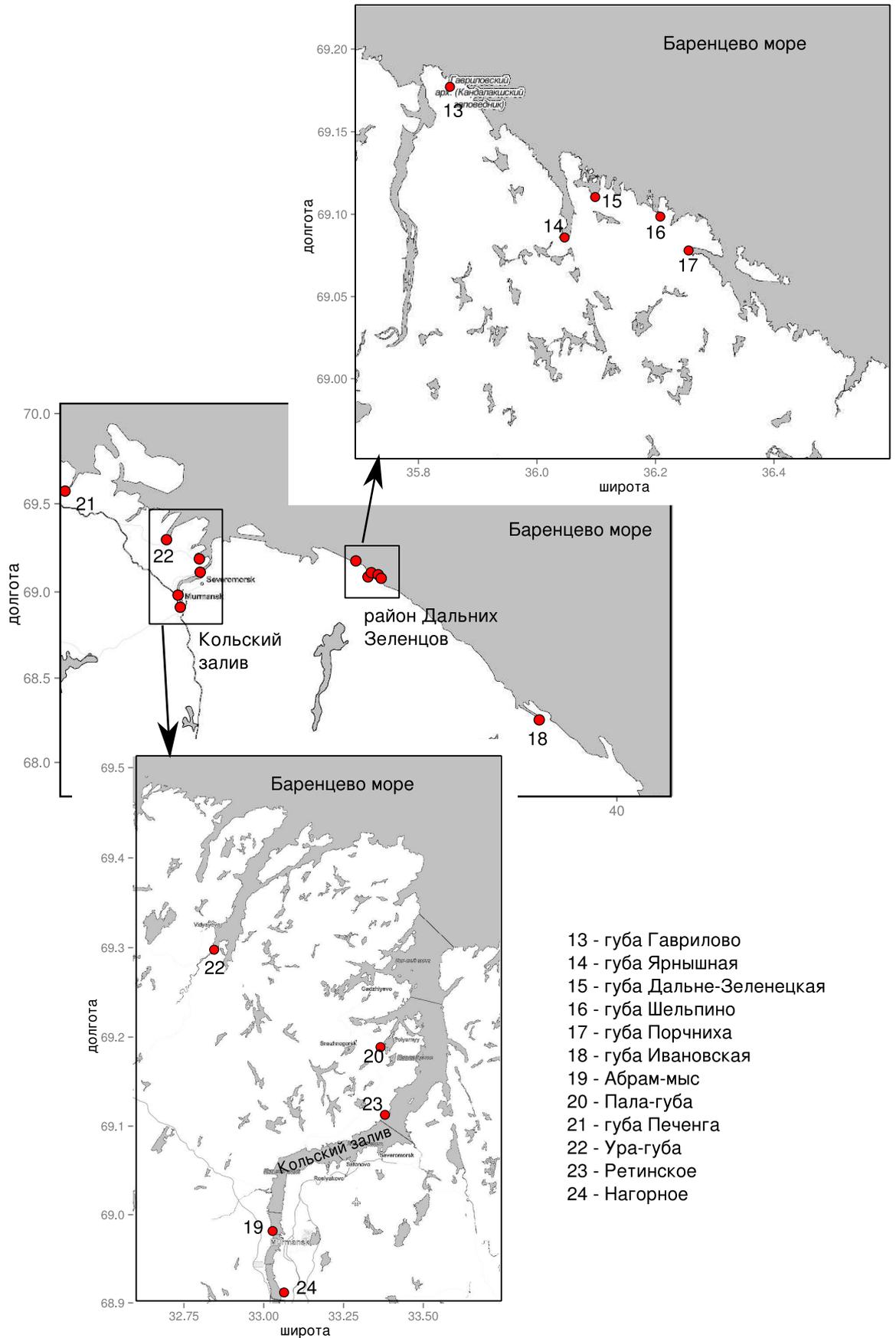


Рисунок 2.2. Исследованные участки вдоль Мурманского побережья Баренцева моря

Также в работе использованы данные К. В. Шунькиной и Е. А. Генельт-Яновского по обилию маком в губе Печенга и Ура-губе (Западный Мурман) (рис. 2.2, участки 21 и 22), и в районе Северного Нагорного и Ретинского (Кольский залив) (рис. 2.2, участки 23 и 24).

## 2.2 Характеристика местообитаний

Для всех участков было составлено физиономическое описание. На каждом участке измеряли ширину литорали. По горизонтам описывали визуально тип грунта, наличие валунов, бурых водорослей, взморника *Zostera marina*, зеленых нитчатых водорослей. Также описывали поясность сообществ, если она была выражена. Термогалинные характеристики для отдельных участков не были описаны, и мы использовали литературные данные о среднегодовых параметрах для акваторий, и опубликованные данные о динамике температур в исследованный период (*Летопись природы Кандалакшского заповедника, 1991–2000; Архив погоды в Кандалакше, 2014; Разрез «Кольский меридиан», 2014.*

Показательной комплексной оценкой гидродинамики региона и условий питания детритофагов служат показатели состава грунта. Поэтому на ряде исследованных участков были отобраны образцы грунта. В Белом море грунт исследовали на обоих участках в губе Чупа и на трех участках в вершине Кандалакшского залива. В Баренцевом море грунт исследовали на всех участках Восточного Мурмана и двух участках Кольского залива (Абрам-мыс и Пала-губа).

Пробы грунта отбирали на всех исследованных горизонтах каждого участка. В экспедиции после отбора из грунта выбирали крупных животных (червей, раков, моллюсков, приапид), образцы высушивали и упаковывали для отправки в город. В городе образцы досушивали в термостате при температуре 105°C до момента, когда масса образца переставала изменяться. Из каждого образца брали по три навески грунта для определения содержания органических веществ. Навески помещали в муфельную печь с температурой 450°C на 8 часов. После сжигания навески повторно взвешивали, и по разнице масс определяли массовую долю органических веществ в грунте. По трем навескам рассчитывали среднюю массовую долю для каждого образца.

Оставшийся грунт использовали для определения гранулометрического состава. При описании гранулометрического состава грунта использовали классификацию И. Л. Безрукова и А. Н., Лисицина для морских водоемов (таблица 2.1, Безруков, Лисицын, 1960). Для этого грунт взвешивали, после чего просеивали в сухом состоянии через колонку сит (диаметр ячеек: 10 – 5 – 3 – 1 – 0,5 – 0,25 мм). Частицы размером менее 0,25 мм просеивали через сито с диаметром ячеек 0,1 мм с использованием струи воды, после чего оставшиеся на сите — высушивали при температуре 105°C. Каждую фракцию частиц взвешивали, и определяли их массовую долю. Анализ частиц размером менее 0,1 мм (алевритов) не проводили.

## 2.3 Описание сообществ, включающих *Macoma balthica*

На 6 мониторинговых участках в Кандалакшском заливе Белого моря проводили качественное описание фауны в пределах обследованных горизонтов литорали. Таким образом, всего составлено 12 описаний. На каждом участке в акватории Баренцева моря исследовали все горизонты литорали, представленные мягкими грунтами. Таким образом, всего было составлено 16 описаний.

Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью 1/30 м<sup>2</sup>, из которой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-

Таблица 2.1. Классификация фракций грунта по размеру частиц (Безруков, Лисицын, 1960)

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

под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата  $1/20 \text{ м}^2$ . Отобранные пробы промывали на сите с диаметром ячеей 1 мм.

После промывки из проб выбирали всех особей *M. balthica* и представителей сопутствующего макрозообентоса для определения состава сообщества. Представителей сопутствующего макрозообентоса определяли до минимально возможного таксона. Таксономию и номенклатуру сверяли по Всемирному регистру морских видов (WoRMS Editorial Board, 2014).

Для сравнения видового состава сообщества использовали коэффициент Жаккара. Результаты визуализировали при помощи кластерного анализа методом ближайшего соседа. Достоверность выделенных групп оценивали с помощью анализа сходства профилей (SIMPROF) (Clarke, Somerfield, Gorley, 2008). Для оценки влияния факторов использовали многомерное шкалирование MDS в сочетании с анализом сходства ANOSIM. Анализы проводили в программе PaSt (Hammer, Harper, Ryan, 2001) и R (R Core Team, 2014).

Кроме того, на литорали губы Дальне-Зеленецкой в 2002 – 2007 проводили описание структуры сообщества. Для этого в 2002 году была заложена сеть из 8 станций (Генельт-Яновский, Назарова, 2008). В пределах каждой станции отбирали 3 пирамиды рамок  $1/245 + 1/30 \text{ м}^2$ . Пробы площадью  $1/245 \text{ м}^2$  промывали на сите с диаметром ячеей 0,5 мм, внешние пробы площадью  $1/30 \text{ м}^2$  — на сите с диаметром ячеей 1 мм. Для проб площадью  $1/245 \text{ м}^2$  проводили полную количественную разборку с последующей таксономической идентификацией особей и их подсчетом. В пробах площадью  $1/30 \text{ м}^2$  учитывали крупные виды Polychaeta и всех Bivalvia. Также в районе каждой станции отбирали по 3-5 проб площадью  $1/10 \text{ м}^2$ , которые также промывали на сите с диаметром ячеей 1 мм, для учета двустворчатых моллюсков. У всех двустворчатых моллюсков измеряли длину раковины с точностью 0,1 мм. Для выделения сообществ использовали анализ сходства профилей (SIMPROF) по матрицам коэффициентов Брея-Кертиса (данные по численности видов) (Clarke, Somerfield, Gorley, 2008). Для множественного сравнения средних использовали непараметрический тест Краскела-Уоллиса. Сравнение современных значений плотности поселений со значениями 1973 года проводили, оценивая 2,5 и 97,5 % квантили распределений плотности поселений в 2002-2007 годах.

## 2.4 Изучение структуры поселений *Macoma balthica*

Для описания структуры поселений использовали данные всех доступных сборов.

В Белом море всего было обследовано 10 участков в акватории Кандалакшского залива. На шести из них наблюдения проводили на всех горизонтах литорали, представленных мягкими грунтами. На четырех других были обследованы отдельные горизонты.

Для Баренцева моря были использованы данные по обилию с 12 участков. На каждом участке в акватории Баренцева моря исследовали все горизонты литорали, представленные мягкими грунтами.

Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью  $1/30 \text{ м}^2$ , из которой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата  $1/20 \text{ м}^2$ . Отобранные пробы промывали на сите с диаметром ячеей 1 мм или 0,5 (на трех мониторинговых участках в районе Лувеньги и в Западной Ряшковой Салме, участки 7, 8 – 10 на рис. 2.1). После промывки из проб выбирали всех особей *M. balthica*. Подробная информация о количестве проб и размере учетных площадок для каждого участка представлены в приложении А.

В дальнейшем подсчитывали количество особей в пробах, которое пересчитывали в плотность поселения моллюсков на квадратный метр. Для всех средних значений рассчи-

тывали точность учета  $d, \% = m/M$ , где  $m$  — стандартная ошибка средней,  $M$  — средняя арифметическая. Биомассу определяли путем взвешивания на весах с точностью 10 мг, либо, для части участков на Белом море, расчетным методом. Мы использовали формулу зависимости массы макомы от ее длины  $W = 0,00016 \times L^{2,96}$ , полученную для губы Чупа (Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1993).

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

Для визуализации данных по обилию использовали графики Тьюки (Tukey boxplots, Tukey, Smith, Griffin, 1977). Сравнение обилия проводили с помощью непараметрического теста Краскела-Уоллиса. Для выявления связи величин обилия с гранулометрическим составом грунта использовали непараметрическую корреляцию Спирмена (Hollander, Wolfe, Chicken, 2013). Классификацию размерных структур проводили с помощью анализа главных компонент (Mardia, Kent, Bibby, 1979). Все анализы проводили в статистической среде R (R Core Team, 2014).

## 2.5 Изучение динамики поселений *Macoma balthica*

### 2.5.1 Белое море

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

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

Структура материала представлена в таблице 2.2.

На каждом исследованном участке отбирали 3 – 25 проб площадью 1/30 – 1/10 м<sup>2</sup>, которые затем промывали на сите с диаметром ячеей 0,5 – 1 мм. В пробах учитывали всех особей *M. balthica*, у которых в дальнейшем измеряли максимальный линейный размер (длину) с точностью 0,1 мм.

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

В дальнейшем рассчитывали среднюю плотность поселений и строили размерно-частотное распределение особей. Для построения размерно-частотного распределения шаг размерного класса составлял 1 мм.

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

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

Таблица 2.2. Структура материала по динамике поселений *Macoma balthica* вершины Кандалакшского залива

участок	годы наблюдения	обследованные горизонты литорали	количество проб в однократной съемке	площадь пробоотборника, м <sup>2</sup>
о. Горелый Лувеньгских шхер	1992 – 2012	ВГЛ, СГЛ, НГЛ	1-3	1/30, 1/10
Материковая литораль в районе пос. Лувеньга	1992-2000, 2002, 2004	ВГЛ, СГЛ, НГЛ	12-20	1/30
Эстуарий р. Лувеньги	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

В работе использованы мониторинговые данные кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ по обоим участкам на острове Кереть (Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Gerasimova, Maximovich, 2013) (рис. 2.1, участки 1, 2). Также в работе использованы многолетние данные ББС «Картеш» ЗИН РАН по обилию маком в губах Медвежья и Сельдяная (Varfolomeeva, Naumov, 2013) (рис. 2.1, участки 11, 12).

## 2.5.2 Баренцево море

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

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

В 2002 году была заложена сетка из 8 станций. В пределах каждой станции отбирали 3 — 5 проб площадью 1/10 м<sup>2</sup>, которые промывали на сите с диаметром ячеек 1 мм. У всех двустворчатых моллюсков измеряли длину раковины с точностью 0,1 мм. С 2004 года отбирали пробы на трех станциях из 8, которые располагались в контрастных сообществах (Генельт-Яновский, Назарова, 2008).

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

Сравнение средних проводили с помощью критериев Вилкоксона и Краскела-Уоллиса (Hollander, Wolfe, Chicken, 2013). При анализе трендов в динамике поселений использовали корреляционный анализ Мантеля (P. Legendre, L. Legendre, 2012) для удаления тренда из рядов. Также данный метод использовали для оценки синхронности динамик обилия моллюсков в разных поселениях. Для выявления плотностнозависимых процессов были использованы частные автокорреляции (PRCF — Partial rate correlation function) (Berryman, Turchin, 2001). Для изучения влияния температуры на динамику обилия *M. balthica* использовали линейные модели (J. Chambers, Hastie, 1991). Оценку корректности построенной модели проверяли с помощью критериев Дарбина-Уотсона (отсутствие автокорреляций), Шапиро-Уилка (нормальное распределение остатков) и Бройше-Пагана (гомогенность дисперсий). Все расчеты проводили в статистической среде R (R Core Team, 2014).

## 2.6 Изучение линейного роста *Macoma balthica*

Рост *M. balthica* в Белом море достаточно детально изучен (Семенова, 1970; Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1992; Hummel [et al.], 1998), поэтому мы проводили специальные исследования только для Баренцева моря.

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

У всех особей *Macoma balthica* в пробах (1/30 или 1/20 м<sup>2</sup>, промывка на сите с диаметром ячеек 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. 2.3. Таким образом, всего было получено 14 описаний, условно характеризующих отдельные поселения маком. Как видно из данных

Таблица 2.3. Пример треугольной матрицы с данными по росту моллюсков и их возрастной структуре

$t$	$N$	$L$				$L_k$													
		$min$	$max$	$aver$	$m_L$	1к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9к					
0+	0																		
1+	9	1,8	2,5	2,2	0,1	1,1													
2+	76	1,6	7,9	3,1	0,1	0,7	2,0												
3+	40	2,1	5,8	3,8	0,1	0,7	1,8	2,9											
4+	34	2,1	8,5	5,4	0,2	0,7	1,8	3,1	4,6										
5+	37	3,5	9,8	6,8	0,2	0,8	1,9	3,1	4,6	6,2									
6+	44	4,6	11,5	8,2	0,2	0,8	1,8	2,9	4,1	5,5	7,3								
7+	48	7,4	12	9,9	0,2	0,9	2,1	3,3	4,6	6,0	7,7	9,1							
8+	61	8	13,7	10,6	0,1	0,7	2,0	3,4	4,6	6,1	7,5	8,9	9,9						
9+	44	8,6	14,2	11,1	0,2	-	-	3,4	4,7	6,5	8,2	9,7	10,5	11,4					
				$L_kaver$		0,8	1,9	3,1	4,5	6,0	7,7	9,2	10,2	11,4					
				$m_L$		0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,4						
				$L_kmin$		0,7	1,8	2,9	4,1	5,5	7,3	8,9	9,9						
				$L_kmax$		1,1	2,1	3,4	4,7	6,5	8,2	9,7	10,5						

Примечания:  $t$  — возраст моллюсков;  $N$  — 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 особи к определенному возрасту, измеренная по меткам зимней остановки роста, мм;  $L_kaver$  — средняя длина данной метки остановки роста, мм;  $m_{L_k}$  — ошибка средней;  $L_kmin$  — минимальная длина данной метки остановки роста, мм;  $L_kmax$  — максимальная длина данной метки 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

табл. 2.3, 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 дисперсии относительно кривой роста на сумму остаточных дисперсий относительно частных моделей роста) к 5%-ному квантилю  $F$ -распределения (Максимович, 1989). Расчеты проводили при помощи оригинального макроса к MS Excel, выполненного Т.С. Ивановой. При сравнении авторских данных с литературными источниками использовали как вышеописанную методику, так и сравнение параметра  $\omega = L_{\infty} \times k$  (где  $L_{\infty}$  и  $k$  — коэффициенты уравнения роста Берталанфи), который считается более адекватным для задач сравнения ростовых характеристик, чем сравнение параметров уравнения Берталанфи напрямую (Appeldoorn, 1983; Beukema, Meehan, 1985).

Структуру дисперсии величин группового годового прироста анализировали при помощи двухфакторного дисперсионного анализа (J. Chambers, Hastie, 1991). Как факторы влияния рассматривали начальную для данного интервала среднюю длину раковины, местообитания (участок) и мареографический уровень положения станции (горизонт литорали). В статистических расчетах ориентировались на уровень значимости критерия  $\alpha < 0,05$ . Расчеты проводили в Statistica for Windows.

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

Для исследования количественного формирования спата было выбрано 4 участка, различных по абиотическим условиям (рис. 2.1, участки 1-4). Выбор был обусловлен тем, что все эти участки уже изучали до этого, на двух из них ведется мониторинг силами сотрудников кафедры ихтиологии и гидробиологии. Все участки характеризуются мягкими грунтами, и по данным предшествующих наблюдений, на них существуют стабильные во времени плотные поселения маком. Съёмки проведены в июле и в конце августа 2006 года.

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

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

Статистическую обработку материала проводили по стандартным формулам в программах MS Excel 2003 и Statistica 6.0. Для выявления связи численности спата с обили-

ем маком и с обилием макрозообентоса использовался ранговый коэффициент корреляции Спирмена (Hollander, Wolfe, Chicken, 2013).

Для оценки влияния плотности поселения взрослых маком на размеры пополнения был проведен иерархический дисперсионный анализ (J. Chambers, Hastie, 1991). Фактор «плотность поселения взрослых особей» (N взр.) был представлен в двух градациях: «высокая» (более 1000 экз./м<sup>2</sup>) и «низкая» (менее 600 экз./м<sup>2</sup>). В качестве вложенного фактора использовался «участок»: Сухая Салма и бухта Лисья как участки с высокой плотностью и бухта Ключиха и пролив Подпахта — с низкой.

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

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

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

## Глава 3

# Описание исследованных акваторий

### 3.1 Географическое и физиономическое описание

#### 3.1.1 Белое море

**Участок материковой литорали, расположенный в 800 м к югу от поселка Лувеньга.**

Данный разрез имеет вид прямоугольника, длина которого ограничена 10 метрами, а ширина равна ширине литорали в максимальный сизигийный отлив (72 метра). На данном участке пробы брались равномерно на протяжении всей ширины литорали.

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

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

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

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

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

#### **Илистая губа острова Горелого.**

Ширина литорали на данном участке составляет 24 метра. Так как верхняя литораль характеризуется каменистым грунтом, то пробы брались только в среднем и нижнем горизонте литорали. Верхняя часть литорали представляет собой гравийную россыпь,

выходящую на приморский луг. Ниже (в среднем горизонте) следует илисто-песчаный пляж с редкими некрупными камнями и отдельными выбросами пескожилов. На расстоянии 15 метров от линии штормовых выбросов появляются редкие вкрапления фукоидов (на границе среднего и нижнего горизонтов литорали) и увеличивается количество мелких камней, но все же этот участок можно характеризовать как илисто-песчаный пляж. Плотность поселения *Arenicola marina* заметно увеличивается по сравнению со средним горизонтом. На уровне 17 – 21 метров от штормовых выбросов располагается валунная гряда с плотными поселениями фукоидов (нижний горизонт литорали). В данной зоне пробы отбирались на участках, не закрытых талломами водорослей. В районе нуля глубин на данном участке также характерен илисто-песчаный грунт с плотным поселением *Arenicola marina*.

### **Эстуарий реки Лувеньги.**

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

### **Западная Ряшкова Салма**

Литораль в точке исследования достигает ширины около 40 метров. Верхний горизонт литорали представлен каменистой россыпью, которая по мере продвижения в сторону моря становится более разреженной с пятнами песчаного грунта между камнями. Средний горизонт литорали представлен илисто-песчаным пляжем с примесью гравия. Нижний горизонт литорали представлен плотным поселением фукоидов на камнях. На данном участке пробы отбирали в среднем горизонте литорали в пределах двух станций.

### **Южная губа о. Ряшкова**

В куту Южной губы литораль достигает ширины 250 метров. На всем протяжении это пологий илисто-песчаный пляж с отдельными валунами и камнями, поросшими фукоидами. В губу спадает ручей, воды которого в отлив свободно разливаются по литорали и не образуют явного русла. На данном участке пробы отбирали у нуля глубин западнее ручья в месте обитания хищных улиток *Amauroopsis islandica* (Аристов, Гранович, 2011).

### **о. Большой Ломнишный**

Литораль в точке исследования представляет собой пологую отмель шириной около 40 метров. Грунт представляет собой песок с примесью ила и крупных валунов. Оформленный пояс фукоидов отсутствует, скопления фукоидов приурочены к отдельно лежащим валунам. Пробы отбирали у нуля глубин в месте обитания хищных улиток *Amauroopsis islandica* (там же).

## **3.1.2 Баренцево море**

### **Северное Нагорное**

Данный участок расположен в третьем колене Кольского залива, на южном его берегу в пределах одноименного района г. Мурманск. Собственно литораль начинается за

жилым массивом, в месте расположения опор моста через Кольский залив. Место сбора находилось в 600 м севернее моста. Ширина литорали на данном участке составляет 100 м. Верхний горизонт литорали представлен небольшими валунами и россыпью гравия. Средний и нижний горизонты литорали представляют собой достаточно пологий илисто-песчаный склон с редкими валунами. Грунт достаточно сильно эвтрофицирован, очень вязкий. Между валунами встречаются поселения пескожила *Arenicola marina*.

### **Абрам-мыс**

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

### **Ретинское**

Ретинское находится на западном берегу Кольского залива, напротив г. Североморск. В береговую линию вдаётся небольшая, овальной формы губа. Ширина литорали составляет около 60 м. Дно каменистое, между камнями — илисто-песчаный грунт, достаточно промытый. На верхнем горизонте литорали располагаются крупные валуны, покрытые фукусами и балянусами, чуть ниже находятся крупные камни полностью покрытые фукоидами. Средний и нижний горизонты литорали представлены среднего размера камнями, примерно половина из которых покрыта фукоидами.

### **Пала-губа**

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

### **Печенга**

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

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

### Губа Гаврилово

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

### 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 впадают два крупных ручья – Ярнышный и Бобровый. По мере продвижения в кут губы, скальная и каменистая литораль 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 литорали представлен илисто-песчаным пляжем с отдельными валунами, поросшими фукоидами (*Fucus vesiculosus*). В среднем и нижнем горизонте литорали 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.

### Губа Дальне-Зеленецкая

Исследованный участок был расположен на литоральной отмели Дальний Пляж, поскольку именно он был в 1970х годах выбран как модель для описания литоральной фауны мягких грунтов на Баренцевом море. На границе верхней литорали расположен валунно-галечный пляж, нижняя часть которого заросла фукоидами (*Fucus vesiculosus*). Ниже по литорали в юго-восточной части пляжа тянется узкая (около 10 – 15 м шириной) полоса крупного песка, в которой представители макробентоса практически отсутствуют. Средний горизонт литорали – это обширный илисто-песчаный пляж, в пределах которого визуально выделяется три зоны: с преобладанием пескожилов *Arenicola marina*, с преобладанием мелких полихет-трубкостроителей (в первую очередь, *Fabricia sabella*) и переходная зона между этими сообществами. Нижняя литораль представлена каменисто-песчаным пляжем с зарослями бурых (*Fucus vesiculosus*, *Fucus serratus*) и красных (*Palmaria palmata*) водорослей на камнях.

## Губа Шельпино

Шельпино 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 литорали отрога протекает небольшой ручей, не формирующий четкого русла. Летом вдоль ручья развиваются массовые скопления зеленой водоросли рода *Enteromorpha*. Верхняя и средняя литораль представляют собой песчаный пляж с отдельными камнями и валунами. В среднем горизонте на камнях появляются водоросли. Нижний горизонт литорали оккупирован плотным поселением мидий *Mytilus edulis* на грунте.

## 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 литорали оформленное русло. Верхний горизонт литорали представлен гравийной россыпью. Средний горизонт — илесто-песчаным пляжем с отдельными лежащими на поверхности камнями, поросшими бурыми водорослями *Fucus vesiculosus*. При этом в грунте также присутствует гравий и крупная галька, полностью погруженная в песок. Нижний горизонт литорали представлен плотным поселением *Fucus vesiculosus*.

## Губа Ивановская

Губа Ивановская с 2009 года является памятником природы областного значения. Это сама восточная из исследованных нами акваторий в Баренцевом море. Длина губы составляет около 20 км. Вход в губу закрывает остров Нокуев. В связи с закрытостью губы и ее размерами приливно-отливная волна распространяется в губе медленно и задержка приливов и отливов в куту губы относительно прилегающей морской акватории достигает нескольких часов. Губа разделена поперечными грядами на три части, называемых «ковшами». Исследования проводили во втором ковше на северном берегу. Исследованный участок представлял собой верхнюю сублитораль (глубина 0,8 м) с небольшим уклоном свала. Физиономически участок представлял собой илесто-песчаный «пляж» с отдельными камнями, лишенными растительности. Ниже исследованного участка начинался пояс взморника *Zostera sp.*

## 3.2 Характеристика грунта

Анализ гранулометрического состава грунта позволяет косвенно оценивать интенсивность гидродинамики и, следовательно, условия питания моллюсков на исследованных участках. Кроме того, наличие доступного детрита можно оценивать с помощью определения концентрации органических веществ в грунте.

### 3.2.1 Белое море

В Белом море гранулометрический анализ грунтов был проведен для пяти исследованных участков. На всех исследованных участках преобладали песчаные фракции (массовая доля более 60%) (табл. 3.1). При этом на всех участках среди песчаных фракций преобладал мелкий песок. Гравий присутствует на всех участках, однако доля его невелика (менее

3%). Исключением является литораль в Западной Ряшковой салме, в котором доля гравия составляет 27,4%. Доля алевритов и пелитов может достигать трети, однако на участке в бухте Ключиха они полностью отсутствуют (табл. 3.1).

### 3.2.2 Баренцево море

В Баренцевом море анализ грунта проводили на 8 участках из исследованных. По соотношению частиц различного размера в грунте на всех участках преобладает (массовая доля более 50 %) песчаная фракция (табл. 3.2). Гравий присутствует на всех участках, кроме Пала-губы. Доля гравия может достигать 30%. Интересно, что участки со значительным ( $> 10\%$ ) содержанием гравия — наиболее восточные из всех изученных. Доля илистых фракций обычно невелика, лишь на литорали Абрам-мыса и в сублиторали губы Ивановская она превышает 10%. Из всех исследованных участков только Абрам-мыс представляет собой типичную илисто-песчаную отмель, поскольку доля песка и алевритов и пелитов практически одинаковая и близка к 50%. Более детальное рассмотрение гранулометрического состава грунта показывает, что по соотношению различных песков участки неоднородны (табл. 3.2).

Содержание органических веществ в грунте было невелико, и на всех участках не превышало 2 % (табл. 3.3).

Таким образом, на всех исследованных участках преобладает песок. Массовая доля гравия не превышает трети. Участки в Белом и Баренцевом море контрастны 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.

## 3.3 Температурный режим

Температура является одним из важнейших факторов, определяющих распределение гидробионтов в глобальном масштабе. Очевидно, что локальные температурные условия могут значительно варьировать в зависимости, например, от закрытости акватории. Однако получение локальных температурных характеристик для каждого местообитания технически затруднено, особенно в зимний период. Тем не менее, для оценки глобальных климатических воздействий мы считаем возможным использовать данные о температуре воды и воздуха для общей характеристики акватории.

### 3.3.1 Белое море

Для Кандалакшского залива доступны данные о среднемесячной температуре воздуха в Кандалакше (*Летопись природы Кандалакшского заповедника, 1991–2000; Архив погоды в Кандалакше, 2014*) и данные по температуре воды в губе Чупа (Berger [et al.], 2003). Динамика среднегодовых температур в Кандалакшском заливе показана на рисунке 3.1.

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

Использование среднегодовых значений температуры скрывает сезонное варьирование, которое может быть принципиально важно для поселений маком (например: Beukema, Honkoop, Dekker, 1998; Beukema, Dekker, 2003; Beukema, Dekker, Jansen, 2009). Корреляция среднесезонных температур воздуха и поверхности воды выше, чем среднегодовых значений (корреляция Спирмена для температуры поверхности воды:  $\rho = 0,92, p < 0,0001$

Таблица 3.1. Гранулометрический состав грунта на исследованных участках в Белом 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
Эстуарий р. Лувеньги	0	0	0,05	0,80	4,01	17,34	42,87	34,94
о. Горелый	0	0,86	1,82	1,76	7,01	17,34	45,34	25,88
Западная Ряшкова салма	11,20	8,05	8,15	6,44	14,31	16,27	25,77	9,81
Сухая Салма	0,41	0,8			0,87	3,57	61,5	32,85
бухта Ключиха	0,1	0,1			0,3	9,9	89,6	0

Примечание: указана доля частиц, %

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

Таблица 3.2. 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
Дальнезеле-нецкая	0	0,08	0,22	7,81	36,20	38,26	16,00	0,82
Шельпино	16,06	10,28	3,77	7,96	22,76	22,45	14,46	1,60
Порчниха	7,48	11,62	6,54	26,17	16,84	12,74	19,03	1,68
Ивановская	6,06	7,10	4,06	16,70	9,27	8,88	35,65	11,09

Примечание: указана доля частиц, %

Таблица 3.3. Содержание органических веществ в грунте на исследованных участках в Баренцевом море

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

Примечание: указано содержание органических веществ в грунте, %

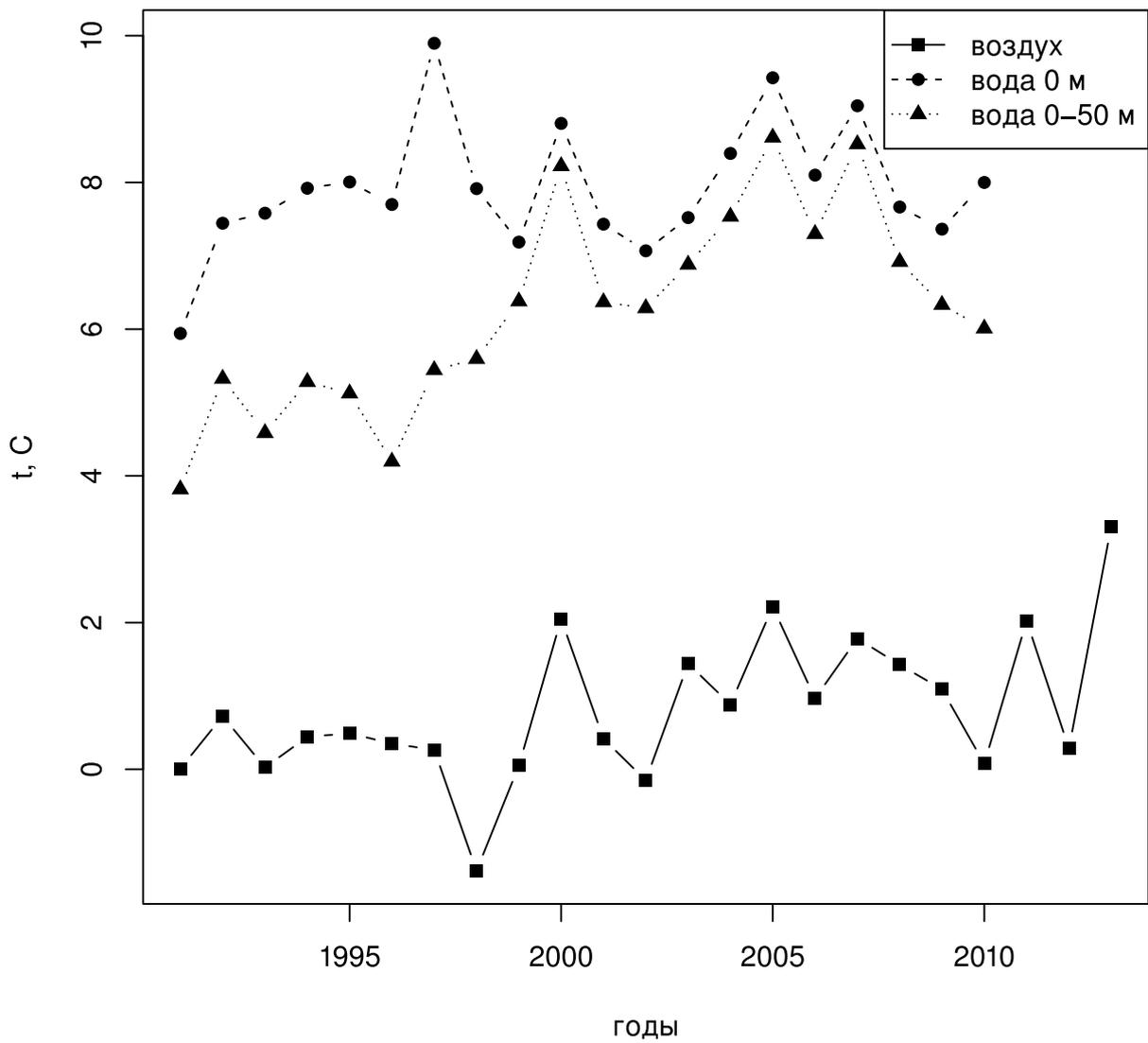


Рисунок 3.1. Динамика среднегодовых температур воды и воздуха в Кандалакшском заливе Белого моря

(рис. 3.2). Динамика средней температуры воды в разные сезоны представлена на рисунке 3.3.

Таким образом, динамика среднегодовых температур в Белом море характеризуется значительными флуктуациями. При рассмотрении сезонных данных оказывается, что средневесенняя температура наиболее вариабельна, в то время как среднезимняя до 1999 года была относительно стабильна, а в дальнейшем также значительно варьировала из года в год (рис. 3.3).

### 3.3.2 Баренцево море

Для Баренцева моря были использованы данные по динамике температур на разрезе Кольский меридиан (*Разрез «Кольский меридиан»*, 2014). Наиболее адекватными данными для оценки динамики литоральных температурных условий представляются данные о средней температуре в верхнем 50-метровом слое воды на прибрежных станциях (рис. 3.4).

В Баренцевом море за исследованное время (2002 – 2008) можно говорить об относительно более теплом периоде — с 2004 по 2007 год. При этом данное потепление охватывало все сезоны (рис. 3.4). Если рассматривать среднезимние температуры, то относительно теплый период захватывает также 2008 год.

Таким образом, условия обитания маком в Белом и Баренцевом море различаются по многим параметрам. Температурный режим прибрежной части Кандалакшского залива Белого характеризует более значительные сезонные колебания (рис. 3.5). 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, а зима — наиболее холодным. Для Баренцева моря гидрологическая сезонность сдвинута относительно календарной: самый теплый сезон это осень, а самый холодный — весна.

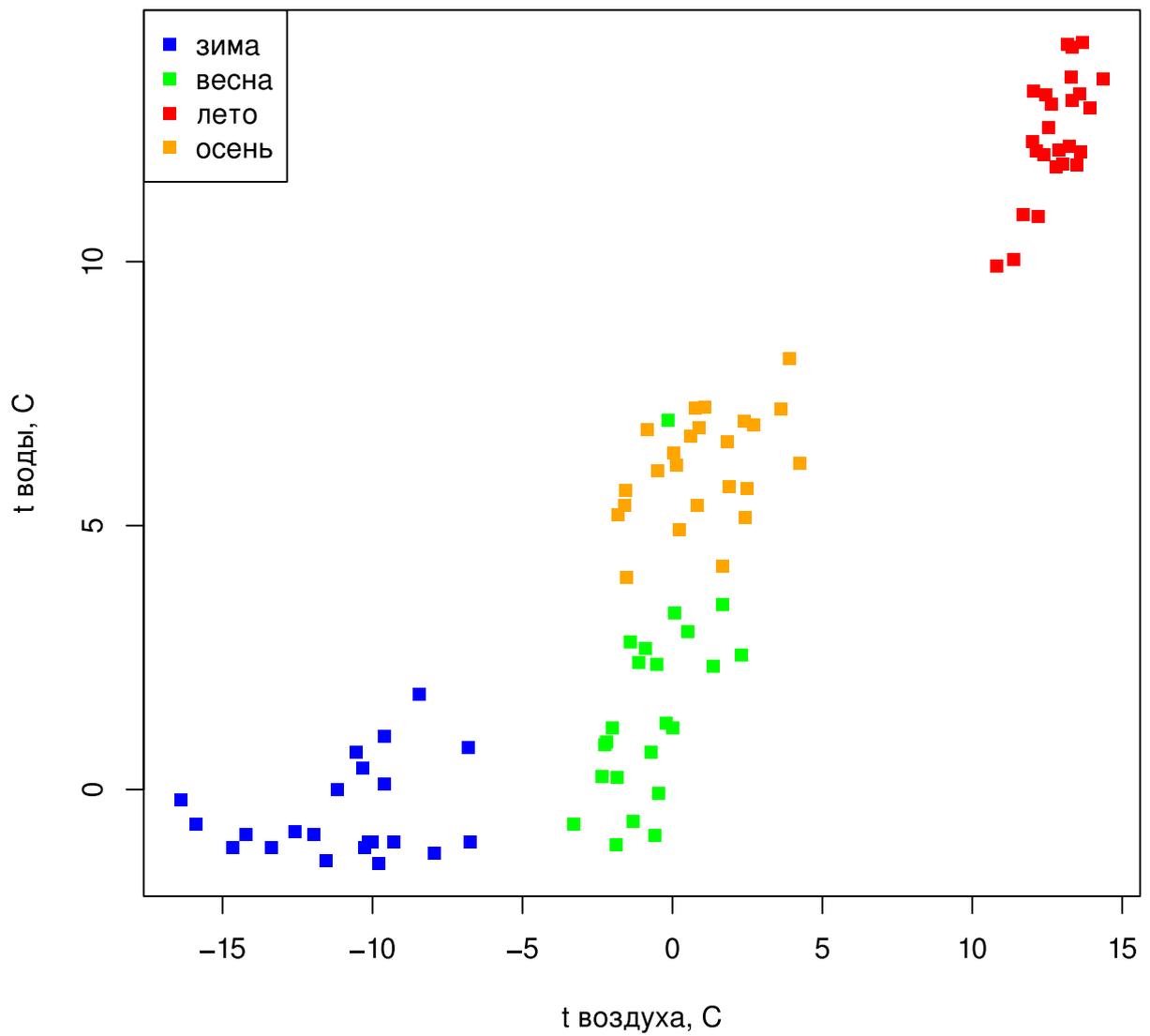


Рисунок 3.2. Соответствие среднесезонных температур воды и воздуха в Кандалакшском заливе Белого моря

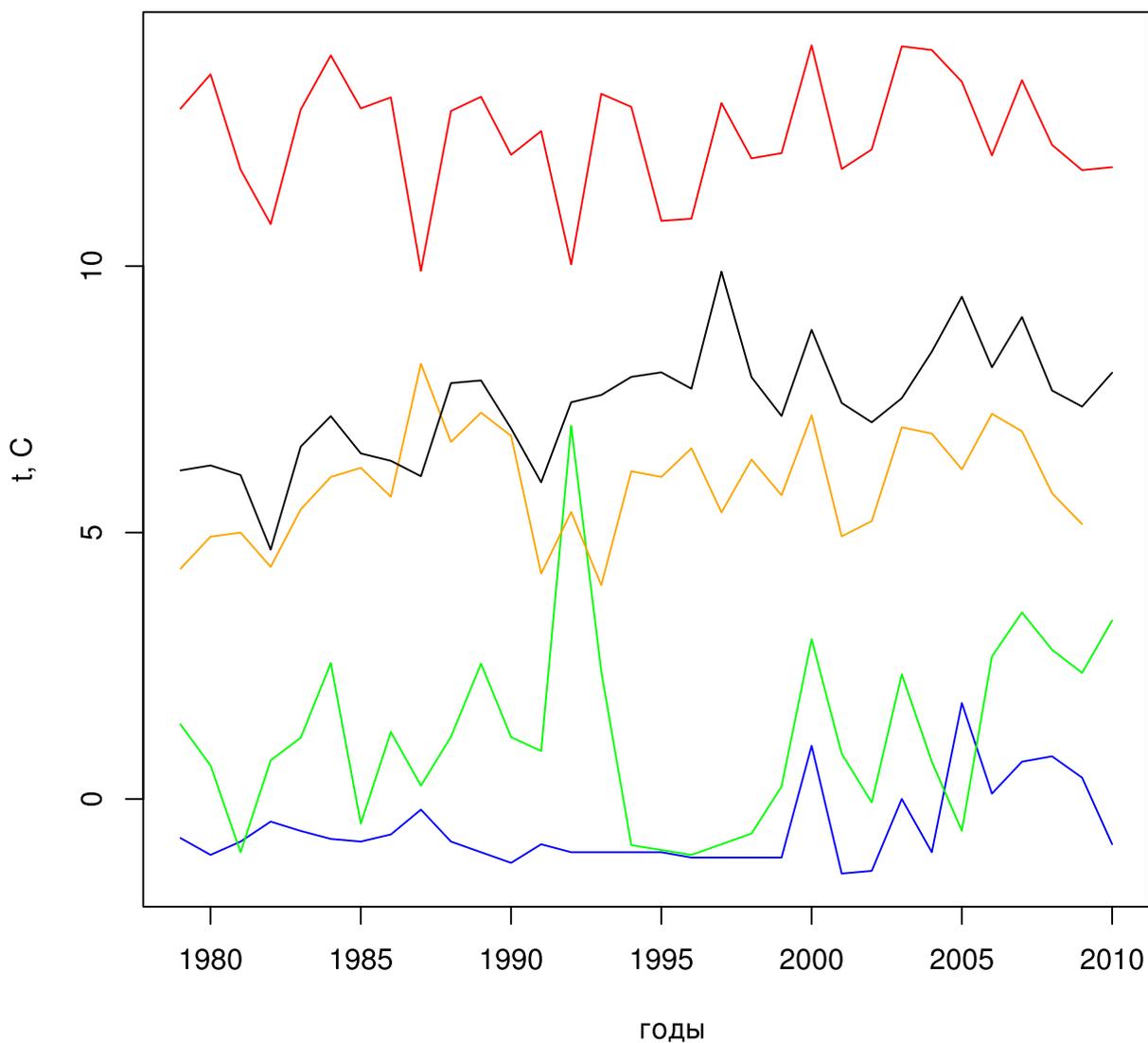


Рисунок 3.3. Динамика среднесезонной температуры воды в губе Чупа(Кандалакшский залив Белого моря) (Berger [et al.], 2003)

Примечание: t, C — температура поверхности воды: синий — зимняя, зеленый — весенняя, красный — летняя, оранжевый — осенняя, черный — среднегодовая.

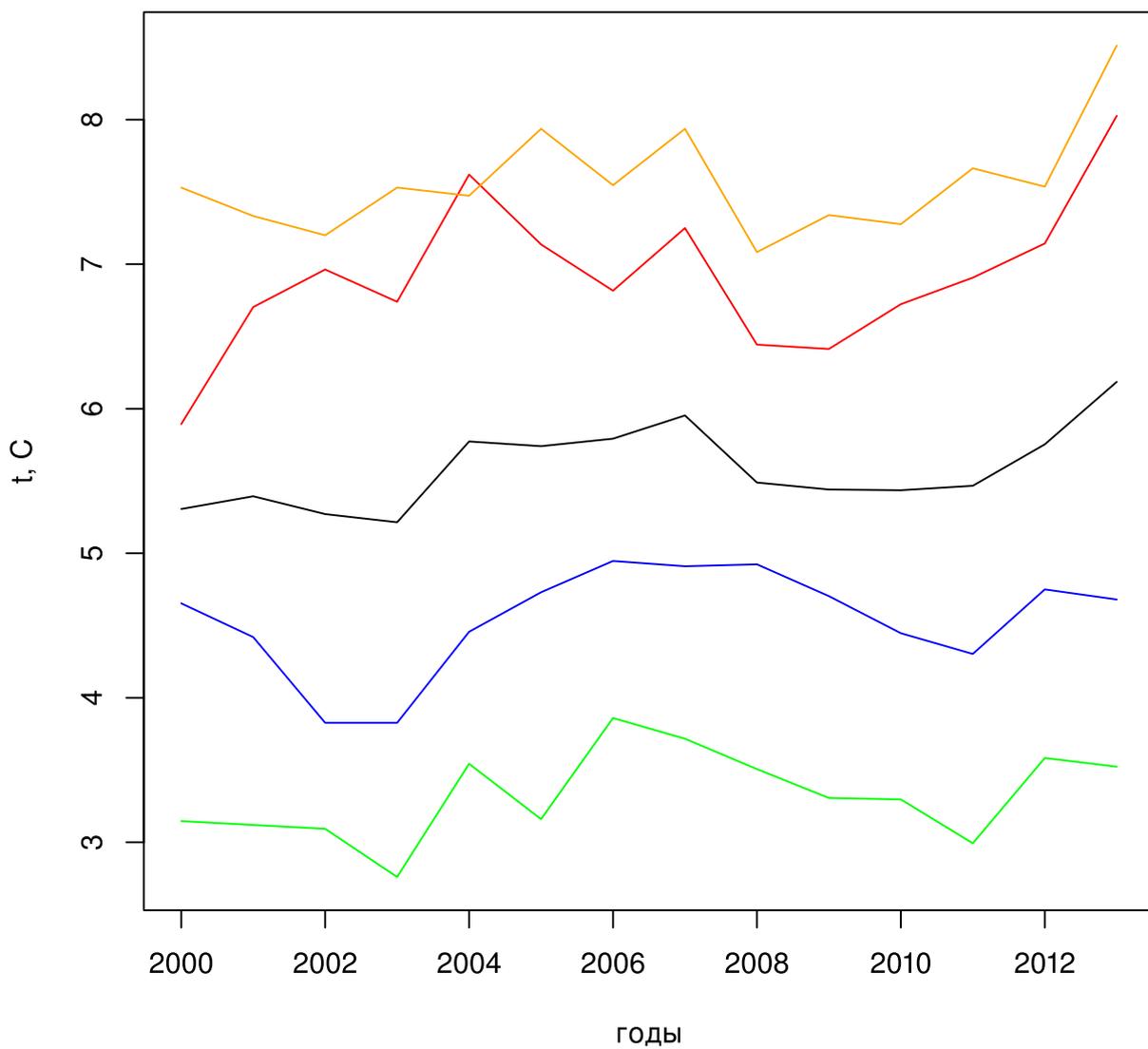


Рисунок 3.4. Динамика температуры воды верхнего 50-метрового слоя на разрезе Кольский меридиан(станции 1-3) (*Разрез «Кольский меридиан», 2014*)

Примечание: t, C — температура поверхности воды: синий — зимняя, зеленый — весенняя, красный — летняя, оранжевый — осенняя, черный — среднегодовая.

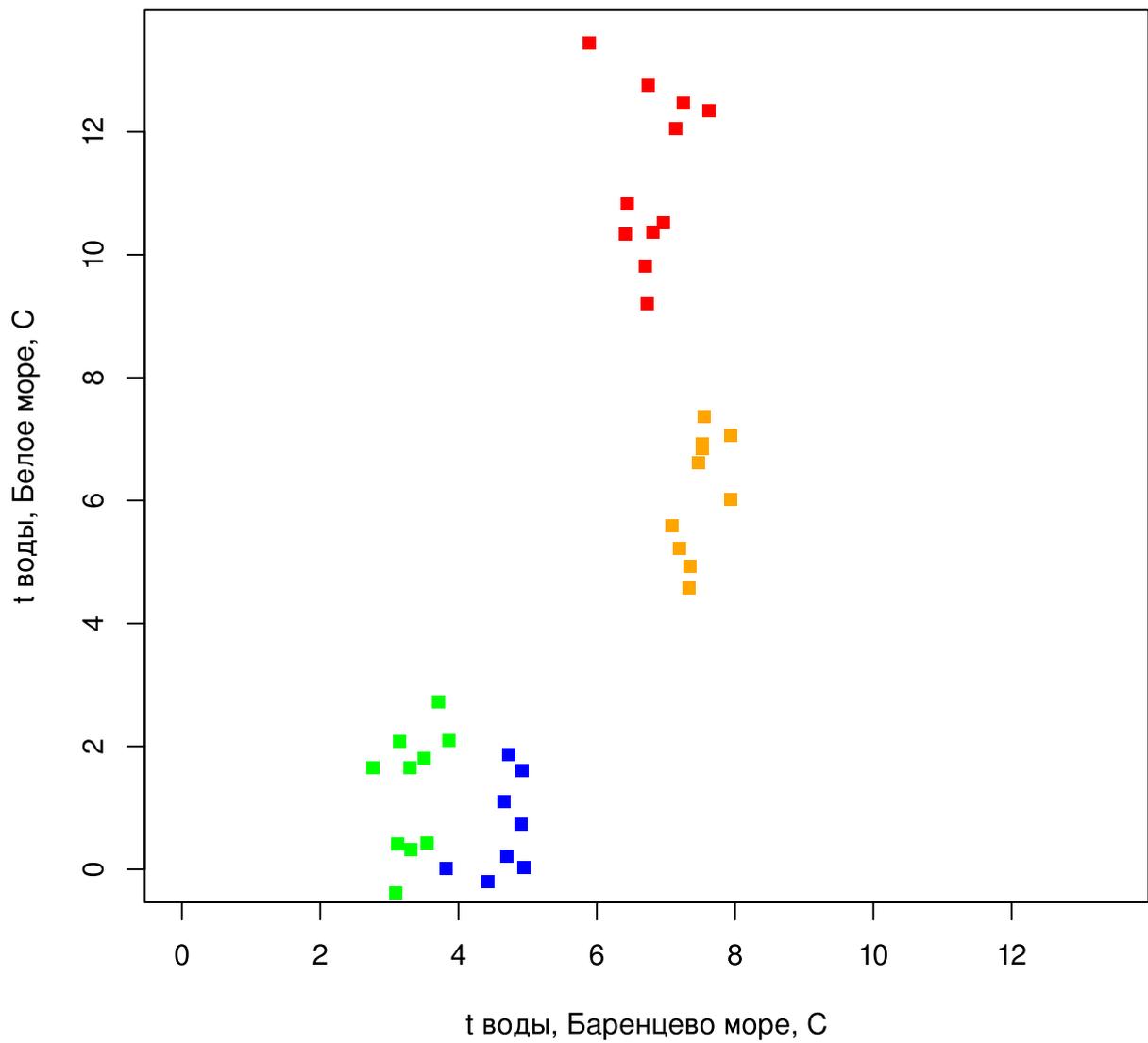


Рисунок 3.5. Соотношение среднесезонных температур в верхнем 50-метровом слоях воды в Белом и Баренцевом морях

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

## Глава 4

# Биотический фон в сообществах *Macoma balthica*

### 4.1 Белое море

Описание сообществ макробентоса проводили на 6 мониторинговых участках в Кандалакшском заливе отдельно на каждом мареографическом уровне. Таким образом, всего было получено 12 таксономических списков. Всего на исследованных участках было обнаружено 57 таксонов беспозвоночных (приложение Б, таблица III). Из них только непосредственно *Macoma balthica* встречена во всех 12 описаниях. 18 таксонов из 57 были представлены только в одном описании. Количество таксонов в одном описании колебалось от 5 в верхнем горизонте материковой литорали в Лувеньге до 42 у нуля глубин в Южной губе о. Ряшкова. По количеству таксонов преобладали представители Polychaeta (22 таксона).

При анализе фаун с выделением горизонтов было выделено 6 групп участков ( $p < 0,05$ ) (рис. 4.1). Группировка станций по кластерам неоднородна. Три кластера демонстрируют сходство по географическому признаку (голубой, синий и, отчасти, фиолетовый на рис. 4.1), три по мареографическому признаку (красный, синий и голубой кластер на рис. 4.1), остальные не показывают явной приуроченности.

При анализе фаун отдельных участков было выделено три группы (рис. 4.2.) Первый кластер образуют сообщества в Южной губе о. Ряшкова и на о. Ломнишный, которые близки как географически, так и мареографически (исследованы сообщества у нуля глубин). В отдельный кластер попадает материковая литораль в районе Лувеньги, что связано, по-видимому, с максимальным биотопическим разнообразием на данном участке, поскольку здесь в пределах ограниченного участка представлены как илисто-песчаные пляжи верхней и нижней литорали, так и заросли фукоидов и взморника. Участки на о. Горелый, в эстуарии р. Лувеньги и на островной литорали Западной Ряшковой салмы формируют третий кластер. Он характеризуется наименьшим внутренним сходством, однако участки, где исследовали только средний горизонт литорали (Западная Ряшкова салма и эстуарий р. Лувеньги) более сходны между собой, чем попадающий в тот же кластер о. Горелый.

### 4.2 Баренцево море

Всего на исследованных участках нами было обнаружено 48 таксонов беспозвоночных (приложение Б, таблица IV). При этом в пределах каждого из горизонтов литорали были встречены все таксоны. Более трети таксонов (17 из 48) - это редкие виды (встречены в одном описании), и лишь *Macoma balthica* встречается во всех описаниях. Количество так-

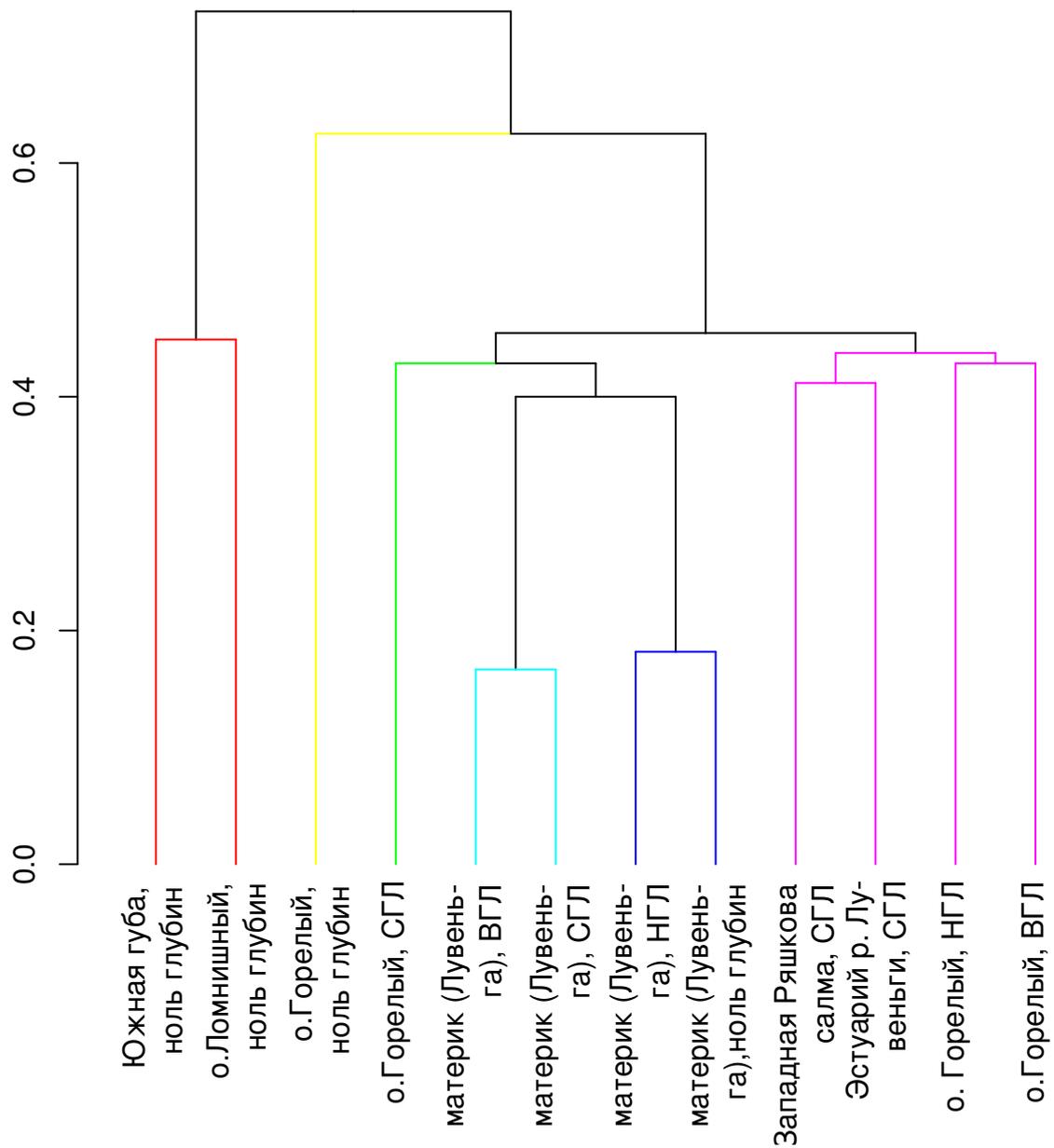


Рисунок 4.1. Классификация отдельных горизонтов литорали в Белом море по видовому составу  
 Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

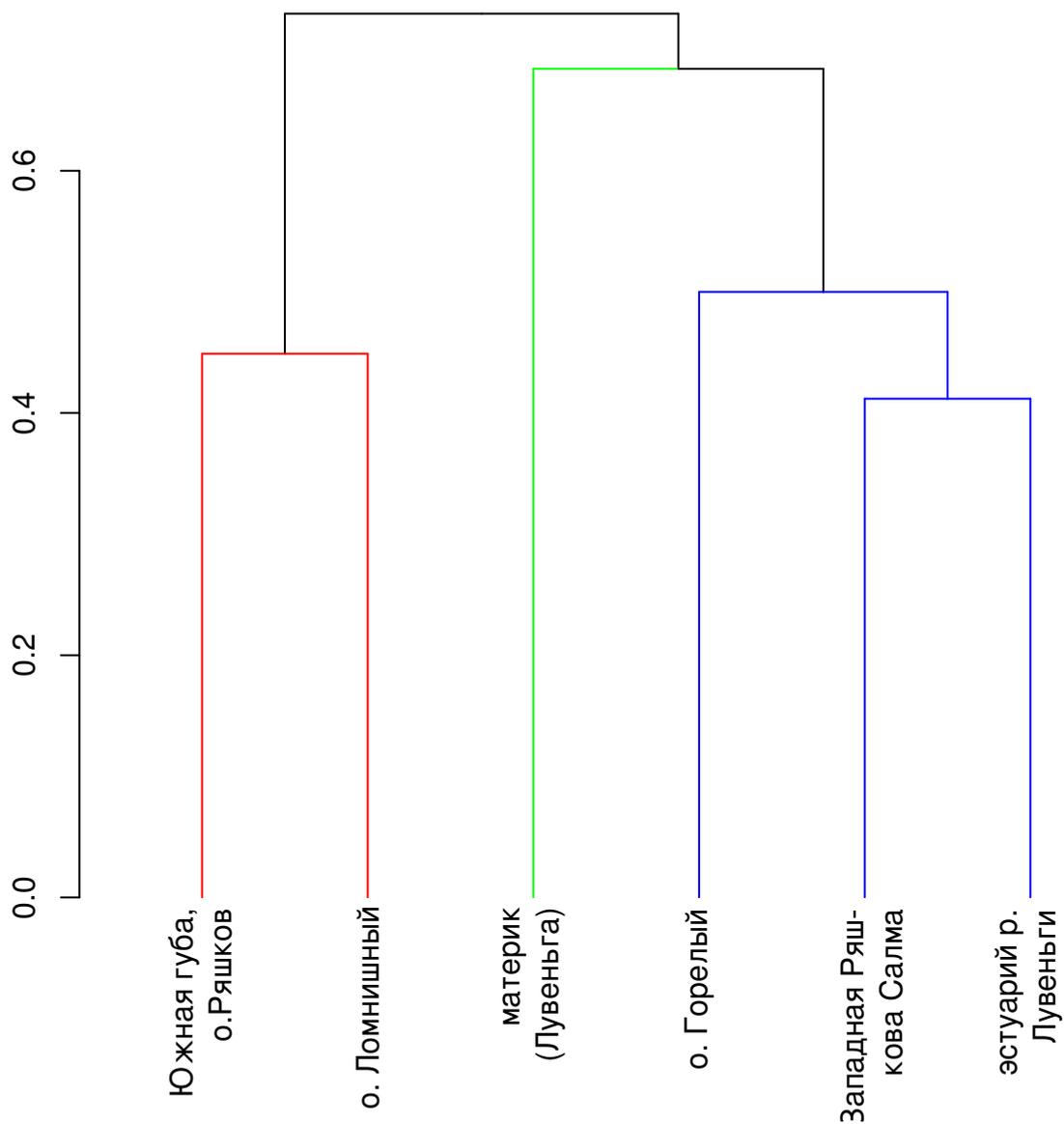


Рисунок 4.2. Классификация исследованных участков в Белом море по видовому составу. Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

сонов на участке колебалось от 6 (верхняя сублитораль губы Ивановская) до 22 (средний горизонт литорали губы Дальне-Зеленецкая). По соотношению таксонов на всех участках преобладали Polychaeta.

При анализе отдельных горизонтов литорали было выделено два кластера: сублитораль губы Ивановская и литораль всех остальных участков (рис. 4.3).

Возможно, что была выбрана слишком дробная единица анализа, и посмотрим как распределятся полные описания сообществ по изученным участкам литорали (рис. 4.4). Результат аналогичен, достоверно отличается только фауна губы Ивановская.

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

Таким образом, таксономический состав сообществ на исследованных участках достаточно вариабелен, и по-видимому, сходство определяется географической близостью участков.

#### 4.2.1 Структура сообщества на литорали губы Дальне-Зеленецкая

На литоральной отмели Дальний Пляж губы Дальне-Зеленецкой были проведены мониторинговые наблюдения за структурой сообщества. В результате кластерного анализа по матрице коэффициентов Брей-Кертиса было выделено две достоверных (SIMPROF:  $p=0,05$ ) группы (рис 4.5).

Сравнение двух выделенных зон по обилию видов-эдификаторов (рис. 4.6, А) показало что внутри выделенных групп станций их обилие различается. В группе А обилие полихет-трубкостроителей *F. sabella* максимально, и это подтверждает наше предположение, что эта группа соответствует сообществу полихет-трубкостроителей по терминологии Матвеевой с соавторами (Матвеева, Никитина, Черновская, 1955). Аналогично, среднее обилие пескожилов *A. marina* в группе В на порядок превышает таковое в группе А (рис. 4.6, Б), и, несмотря на разнородность станций данной группы, можно говорить о их принадлежности к сообществу пескожилов по терминологии Матвеевой с соавторами. Характерно, что два вида-эдификатора — *Arenicola marina* и *Fabricia sabella* — демонстрируют антагонизм в распределении на литорали.

Рассмотрим динамику массовых видов и доминантов на литорали Дальнего пляжа губы Дальне-Зеленецкой. Данные 1973 года приведены по работе Агарова [и др.], 1976

***Fabricia sabella*** В течение исследованного периода средние значения плотности поселений *Fabricia sabella* находились в диапазоне от 5500 (32%) до 169 тыс. (10%) экз./м<sup>2</sup> в сообществе пескожилов и от 95 тыс. (30%) до 190 тыс. (18%) экз./м<sup>2</sup> для сообщества трубкостроителей (приложение В, рис. I). Однако изменения численности *F. sabella* были статистически недостоверны в обоих исследованных сообществах (табл. 4.1).

По-видимому, это связано со значительным варьированием численности червей в отдельных пробах. Современная численность *Fabricia sabella* в сообществе пескожилов сравнима с обилием данного вида в 1973 году, но достоверно уменьшилась в сообществе трубкостроителей (табл. 4.2).

***Pygospio elegans*** Средняя численность многощетинковых червей *Pygospio elegans* в разные годы была оценена в 27 (23%)-36 (41%) тыс. экз./м<sup>2</sup> в сообществе пескожилов и от 1800 (15%) экз./м<sup>2</sup> до 18 (36%) тыс. экз./м<sup>2</sup> в сообществе трубкостроителей (приложение В, рис. I). В сообществе пескожилов обилие данного вида оставалось стабильным в течение

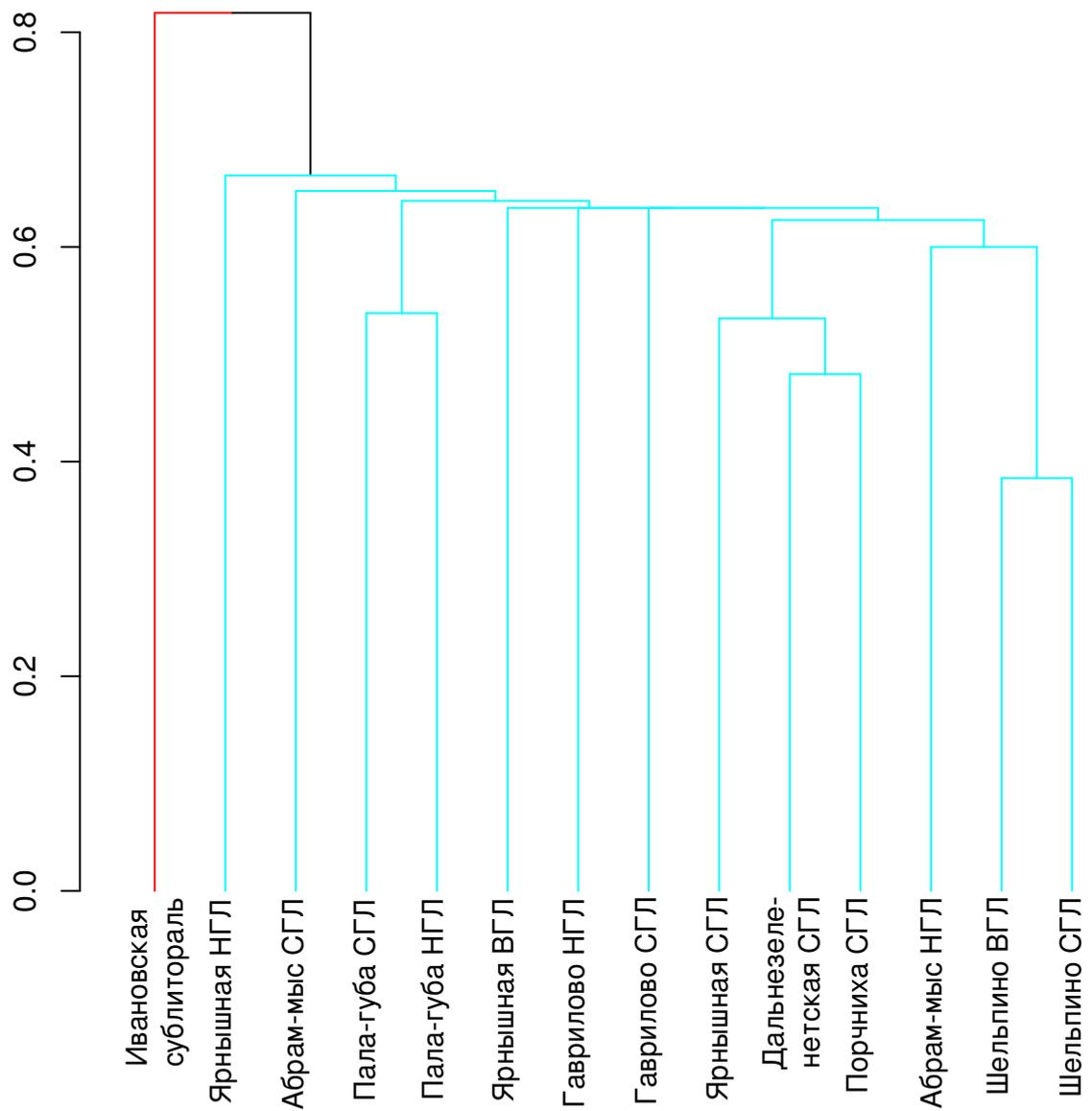


Рисунок 4.3. Классификация отдельных горизонтов литорали в Баренцевом море по видовому составу  
 Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара. Цветом показаны кластеры, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

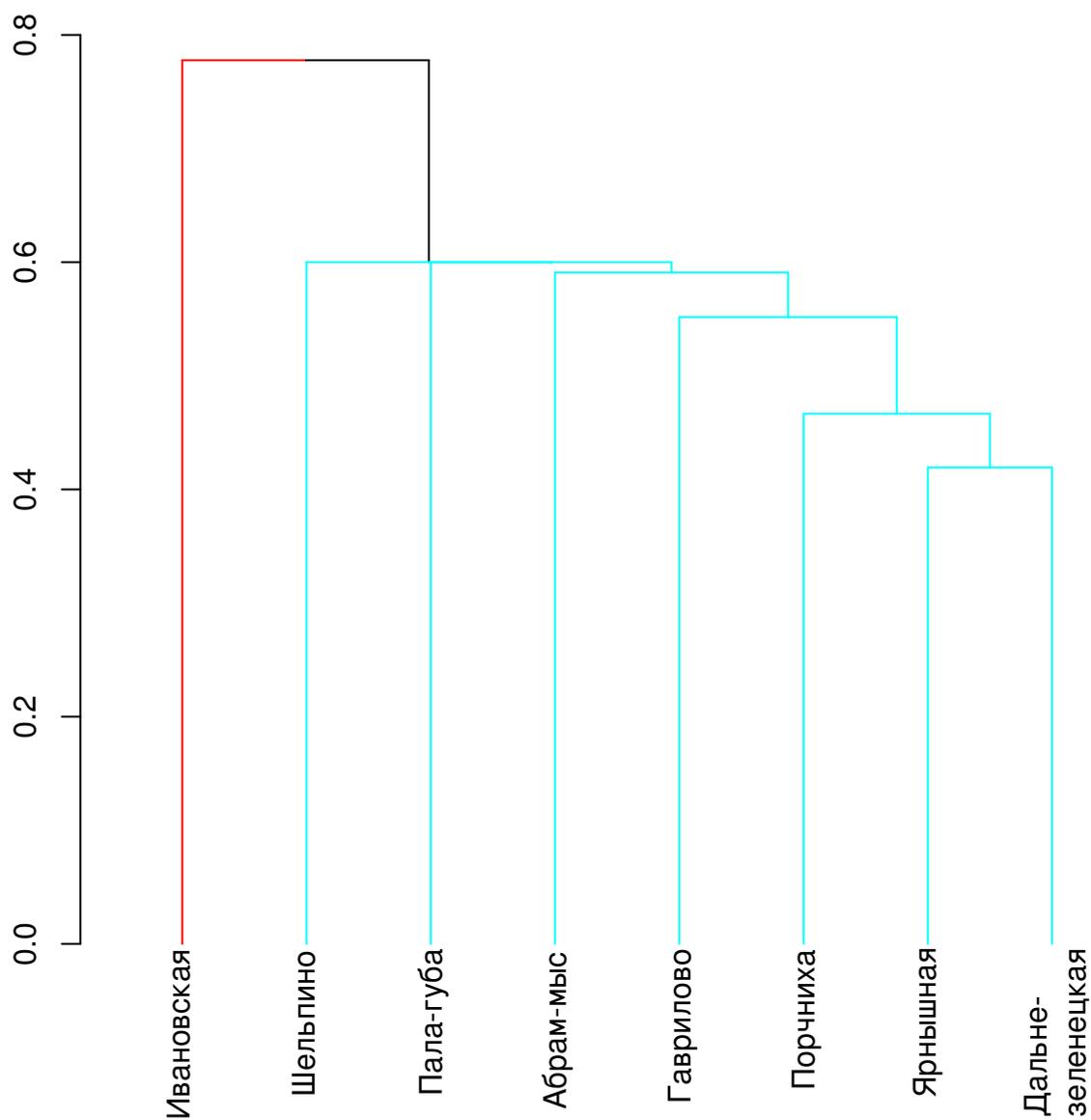


Рисунок 4.4. Классификация исследованных участков в Баренцевом море по видовому составу

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

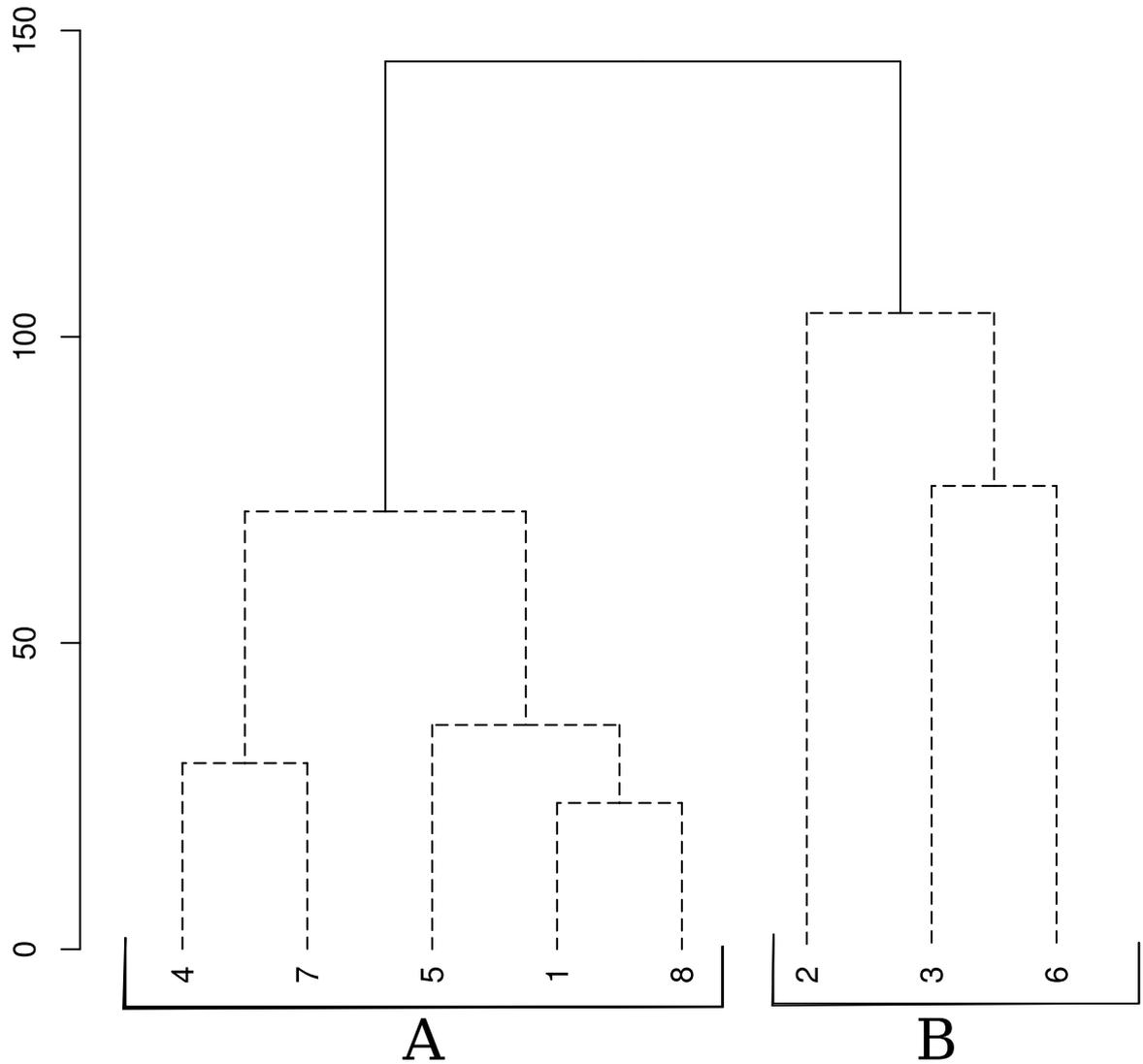


Рисунок 4.5. Классификация станций на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкая. По оси ординат — коэффициент Брея-Кертиса. Сплошными линиями показаны группы, достоверно выделяющиеся при 5% уровне значимости.

Таблица 4.1. Изменения плотности поселений массовых видов в исследованных сообществах на литорали г. Дальне-Зеленецкая

сообщество:	трубкостроителей			пескожилов		
	W	p		W	p	
<i>Fabricia sabella</i>	7,5	0,11		6,2	0,18	
<i>Pygospio elegans</i>	15,2	0,0095	**	2,2	0,82	
<i>Capitella capitata</i>	16,5	0,0055	**	20,8	0,0008	***
<i>Arenicola marina</i>	3,5	0,48		32,5	1.544e-06	***
<i>Oligochaeta</i>	9,3	0,0054	**	5	0,28	

Примечание: W — значение критерия Краскела-Уоллеса, p — доверительная вероятность.

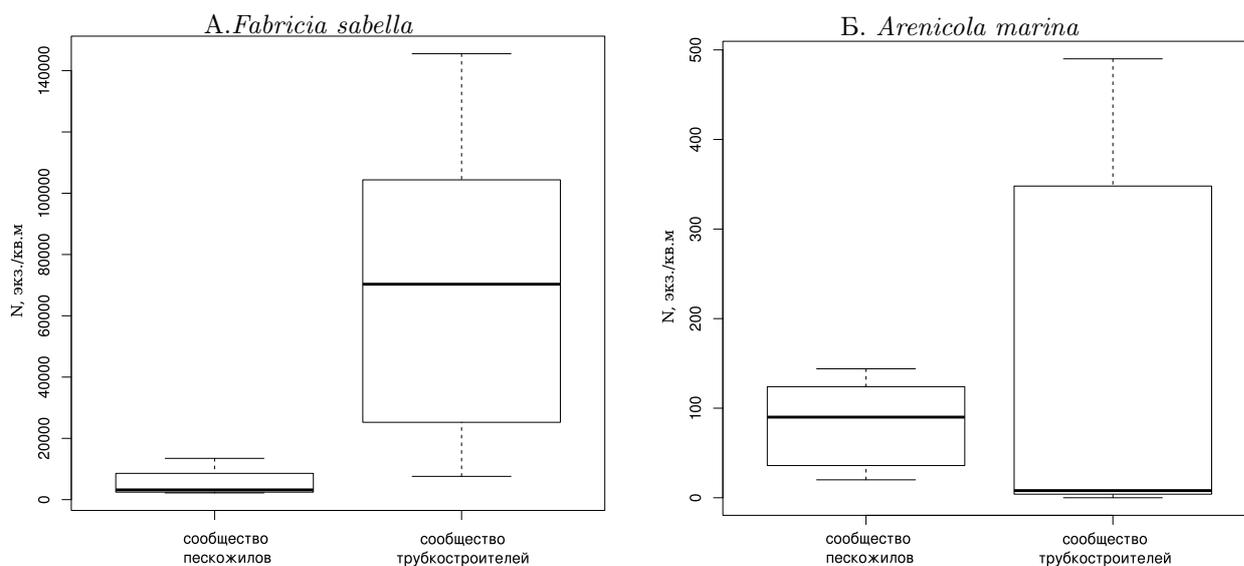


Рисунок 4.6. Обилие видов-эдификаторов в выделенных сообществах

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

Таблица 4.2. Сравнение плотностей поселения массовых видов на литорали Дальнего Пляжа г. Дальне-Зеленецкой в 1973 и 2000-х годах.

вид	сообщество	1973 год	2002-2007			различие ( $p < 0,05$ )
		$M$	$Me$	2,5% $Q$	97,5% $Q$	
<i>Fabricia sabella</i>	трубкостроителей	240000	99470	8538	217327	есть
<i>Fabricia sabella</i>	пескожилов	40000	19845	368	223808	нет
<i>Pygospio elegans</i>	пескожилов	20100	21805	838	101834	нет
<i>Arenicola marina</i>	трубкостроителей	4	8	0	405,8	нет
Oligochaeta	пескожилов	25000	24990	451	92793	нет

Примечание:  $M$  — средняя плотность поселения, экз./м<sup>2</sup>,  $Me$  — медианная плотность поселения, экз./м<sup>2</sup>,  $Q$  — квантили распределения

всего периода наблюдений (табл. 4.1) и не отличалось от такового в 1973 году (табл. 4.2). В сообществе трубокостроителей наблюдались его достоверные колебания (табл. 4.1). В 2003 году численность данных червей была минимальна, после чего происходило ее плавное увеличение и к 2007 году она становилась сравнима со значением численности, отмеченным для 1973 года (приложение В, рис. I).

***Capitella capitata*** Средняя численность *Capitella capitata* достоверно изменялась в течение исследованного периода (табл. 4.1). Максимальное обилие для обоих сообществ было отмечено в 2002 году (600 (62%) в сообществе пескожилов и 1800 (71%) экз./м<sup>2</sup> в сообществе трубокостроителей), после чего до 2006 года были колебания, и в 2006 – 2007 намечилось некоторое его увеличение (приложение В, рис. I). Численности, указанные для данного вида в 1973 году на порядок превышают максимальные значения, полученные нами в исследованный период.

***Arenicola marina*** Средняя численность пескожилов в сообществе трубокостроителей была стабильно низкой (табл. 4.1) и не превышала 10 экз./м<sup>2</sup>. В 1973 году численность не отличалась от современного уровня (табл. 4.2). В сообществе пескожилов численность титульного вида демонстрировала достоверные колебания (табл. 4.1), но во все годы была более 40 экз./м<sup>2</sup> (приложение В, рис. I). Максимальное обилие *Arenicola marina* здесь было отмечено в 2002 году (84 (14%) экз./м<sup>2</sup>). Подобные численности были отмечены и в 1973 году (приложение В, рис. I).

***Oligochaeta*** Средняя численность *Oligochaeta* в течение исследованного периода находилась в диапазоне от 3 (46%) до 38 (43%) тыс. экз./м<sup>2</sup> в сообществе пескожилов и от 32 (54%) до 106 тыс. экз./м<sup>2</sup> в сообществе трубокостроителей (приложение В, рис. I). Обилие малощетинковых червей было стабильно в сообществе пескожилов и сравнимо со значениями обилия в 1973 году (табл. 4.2), но достоверно изменялось в сообществе трубокостроителей (табл. 4.1) за счет значительного его варьирования между отдельными пробами.

Нами были проведены детальные исследования поселений инфузорных двустворчатых моллюсков, обитающих совместно с *Macoma balthica*: *Cerastoderma edule* и *Mya arenaria*. В связи с низкой встречаемостью моллюсков в пробах и низкой численностью мы проводили описание поселения в пределах всего Пляжа, без деления на зоны.

Поскольку по методике сборов в 1970х годах пробы для учета моллюсков промывали на сите с диаметром ячеек 5 мм, для сравнения мы корректировали наши данные с учетом размерной структуры и отдельно приводим численность особей крупнее 5 мм.

***Cerastoderma edule*** Средняя численность *Cerastoderma edule* не превышала 25 экз./м<sup>2</sup> (рис. 4.7). За все годы наблюдения плотность поселения сердцевидки достоверно изменялась (тест Краскел-Уоллиса:  $W = 16,2, p = 0,01$ ), и было отмечено 2 локальных максимума: в 2002 и в 2007 годах. Минимальное обилие было отмечено в 2005 году. Количество моллюсков с длиной раковины более 5 мм в период низкой численности (2004-2006 гг.) было сравнимо с плотностью поселения в 1973 году.

В разные годы минимальный размер особей *Cerastoderma edule* в пробах колебался от 2 до 7 мм (рис. 4.8). Для данного региона это соответствует возрасту 1 – 2 года (Genelt-Yanovskiy [et al.], 2010). Таким образом, пополнение молодью происходит не ежегодно. Максимальный размер особей в разные годы колебался от 32 до 45 мм. Годы снижения численности (2003 – 2005) характеризовались практически полным отсутствием мелких особей. В то же время, максимальной плотности поселения сердцевидок (2007 год) совпал

максимальным обилием некрупных особей (7–21 мм). Таким образом, характер динамики определяется массовостью пополнения поселения молодью.

*Mya arenaria* Плотность поселения *Mya arenaria* за исследованные годы не превышала 25 экз./м<sup>2</sup> (рис. 4.7). Отмеченные колебания были статистически достоверны (тест Краскел-Уоллиса:  $W = 38,4, p < 0,0001$ ). После относительно стабильного периода 2002 – 2003 годов произошло резкое уменьшение плотности поселения мий в 2004 году, после чего она медленно увеличивается в период до 2006 года. В 2007 – 2008 годах происходит резкое увеличение плотности поселения мий до максимальных значений за весь период наблюдений. По характеру динамики размерной структуры можно предположить, что в 2002 – 2003 году мы наблюдаем одну генерацию моллюсков, которая практически полностью элиминируется к 2004 году (рис 4.8). В 2006-2008 году мы наблюдаем следующую генерацию, по-видимому, 2004 или 2005 года оседания.

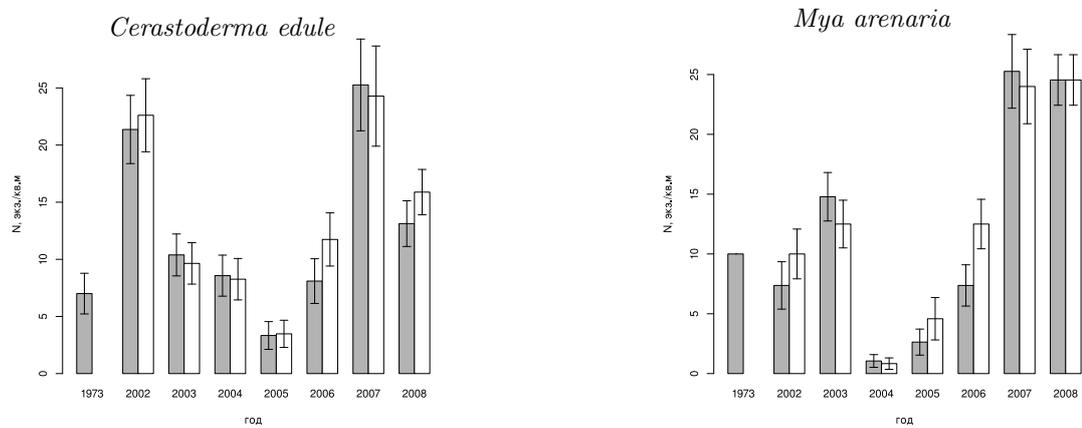


Рисунок 4.7. Динамика обилия инфаунных моллюсков, обитающих совместно с *Masota balthica*, на литорали Дальнего пляжа губы Дальне-Зеленецкой  
 Примечание: N — плотность поселения, экз./м<sup>2</sup>: белые столбцы — всех особей, серые столбцы — особей крупнее 5 мм.

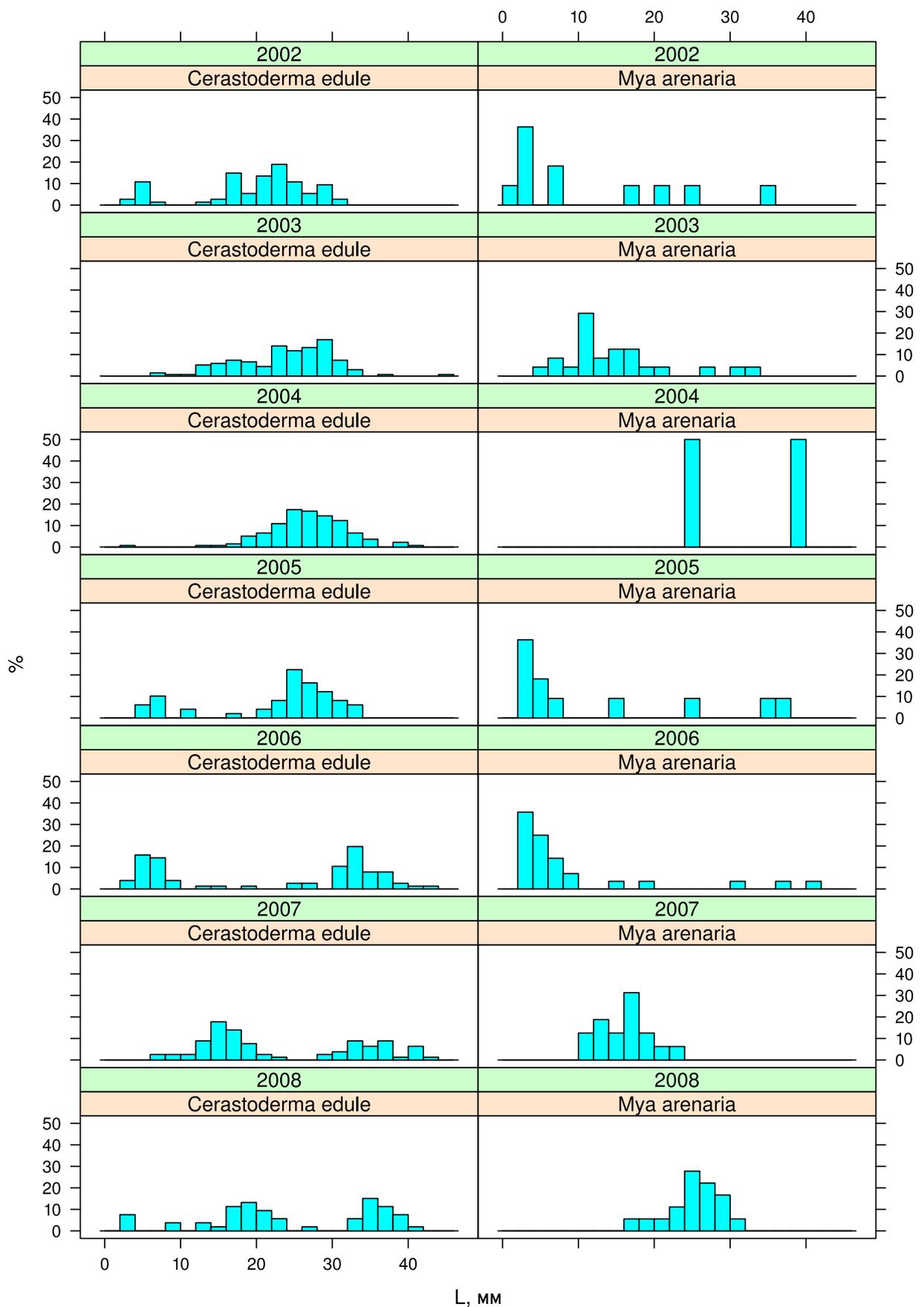


Рисунок 4.8. Размерная структура инфаунных моллюсков, обитающих совместно с *Macoma balthica*, на литорали Дальнего пляжа губы Дальне-Зеленецкой  
 Примечание: L, мм — длина раковины, по оси ординат указана доля особей с соответствующей длиной раковины в сборах

## Глава 5

# Обилие *Macoma balthica*

### 5.1 Белое море

Данные по плотности поселения маком в Кандалакшском заливе Белого моря получены для 10 участков (рис. 5.1), всего 140 пространственно-временных точек оценки. Средняя плотность поселения особей *M. balthica* была представлена в диапазоне от 10 (о. Горелый) до 8500 экз./м<sup>2</sup> (Западная Ряшкова салма) (табл. I, Приложение А).

Однако экстремально высокие плотности поселений — более 2800 экз./м<sup>2</sup> — встречаются единично, всего 8 наблюдений из 140 (рис. 5.2). Наиболее часто встречаются поселения со средней плотностью 700–800 экз./м<sup>2</sup>. Отдельные районы Кандалакшского залива Белого моря не отличались по средней плотности поселения маком (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 5,6$ ,  $p = 0,2$ ). При сравнении средних обилий маком на разных участках в пределах одного горизонта не показало достоверных отличий (табл. 5.1). Сравнение средних плотностей поселений на разных горизонтах в пределах одного участка показало различные результаты (табл. 5.2). Для участков в Сухой салме, проливе Подпахта, материковой литорали в Лувеньге варьирование плотности поселений между пробами перекрывало варьирование между горизонтами литорали. При этом для участков в бухтах Ключиха и Лисья и на о. Горелом Лувеньгских шхер было показано достоверное влияние мареографического уровня на обилие маком. Интересно отметить, что в бухте Ключиха плотность поселения маком на нижнем и среднем горизонтах литорали не отличается (403 (7%)<sup>1</sup> экз./м<sup>2</sup>), но в сублиторали она значительно выше (1136 (5%) экз./м<sup>2</sup>). В бухте Лисья ситуация отличается, обилие маком на нижнем горизонте достоверно выше (2832 (10%) экз./м<sup>2</sup>), чем в среднем и в сублиторали (1346 (16%) и 1006 (16%) экз./м<sup>2</sup>, соответственно).

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

Средняя биомасса маком на участках в губе Чупа по нашим данным была ниже, чем в остальных двух районах (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 12,5$ ;  $p = 0,002$ ) (рис. 5.3).

### 5.2 Баренцево море

В Баренцевом море данные по обилию маком были получены для 12 участков Мурманского побережья (рис. 5.4). Минимальная средняя плотность поселения составляла 30 экз./м<sup>2</sup> (г. Дальне-Зеленецкая), что сравнимо с показателями для Белого моря. Максимальная средняя плотность поселения была значительно меньше, чем беломорская —

<sup>1</sup>здесь и далее в скобках указана точность учета d, %

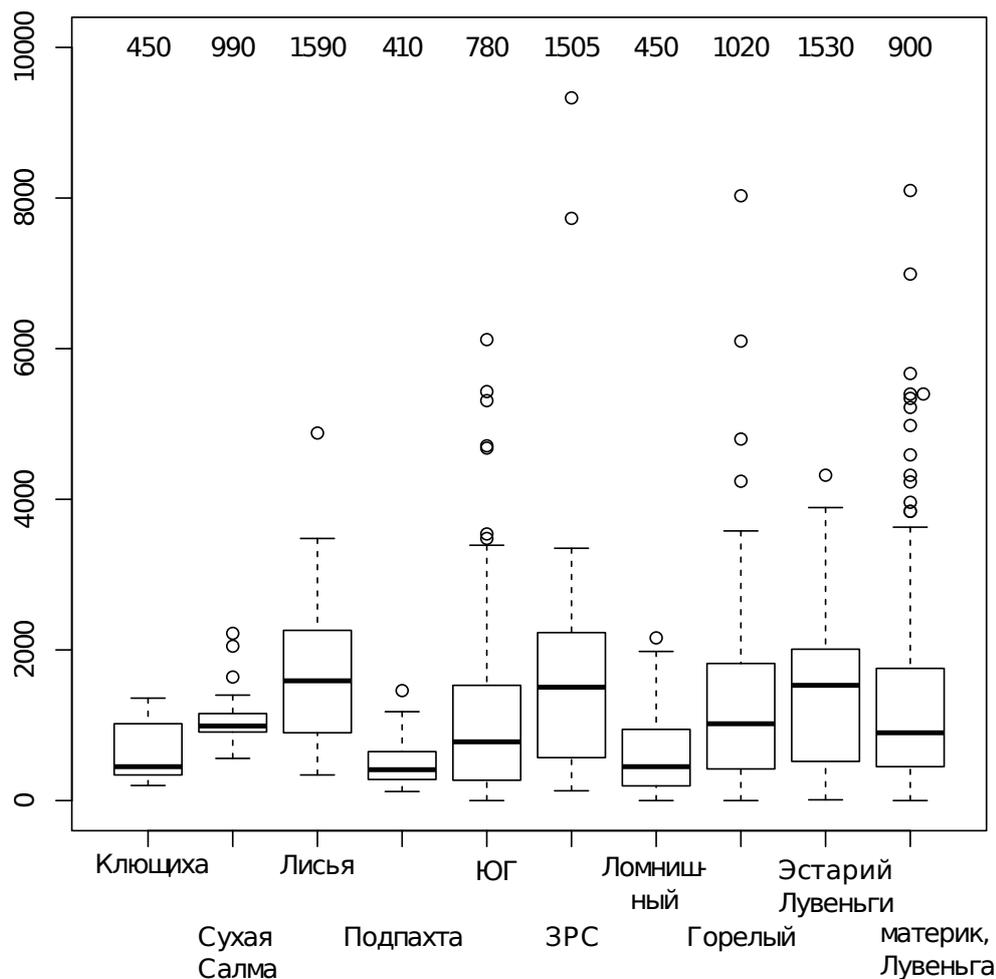


Рисунок 5.1. Варьирование средней плотности поселения *Macoma balthica* на различных участках Кандалакшского залива Белого моря

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

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

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

Таблица 5.1. Сравнение средней плотности поселения *M. balthica* в пределах одного мареографического уровня в Белом море

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

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

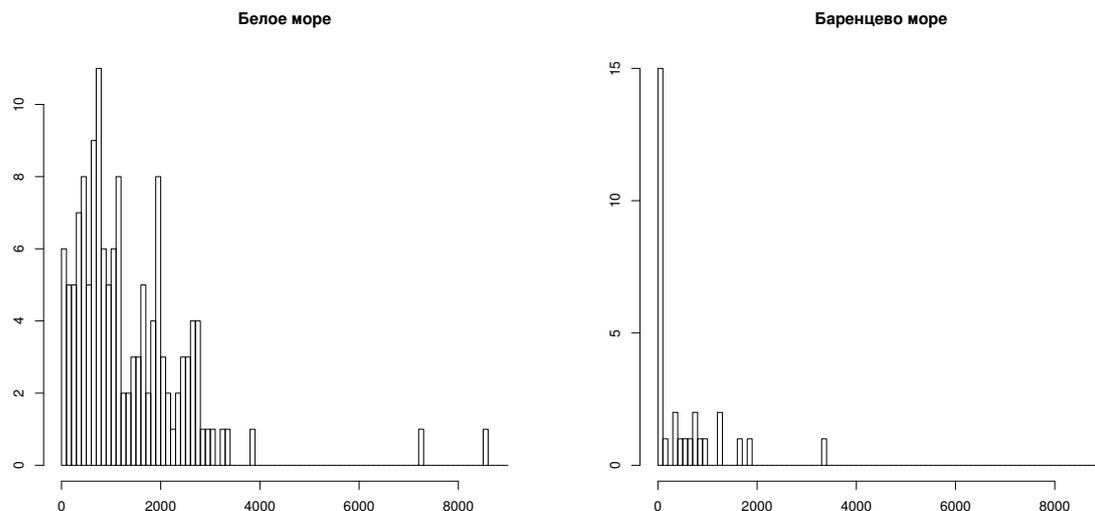


Рисунок 5.2. Частота встречаемости поселений с различным обилием *Macoma balthica*  
 Примечание: по оси  $X$  — средняя плотность поселения *Macoma balthica*, экз./м<sup>2</sup> (шаг — 100 экз./м<sup>2</sup>), по оси  $Y$  — частота встречаемости

Таблица 5.2. Сравнение плотности поселения *M. balthica* в поселениях на разном мареографическом уровне в Белом море

участок	<i>Kruskal Wallis</i> $\chi^2$	$df$	$p$	
Ключиха	19,7	2	$5,2 \times 10^{-05}$	***
Ключиха (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 материк, Лувеньга	10,2	3	0,01658	**
материк, Лувеньга	2,4	3	0,50	

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

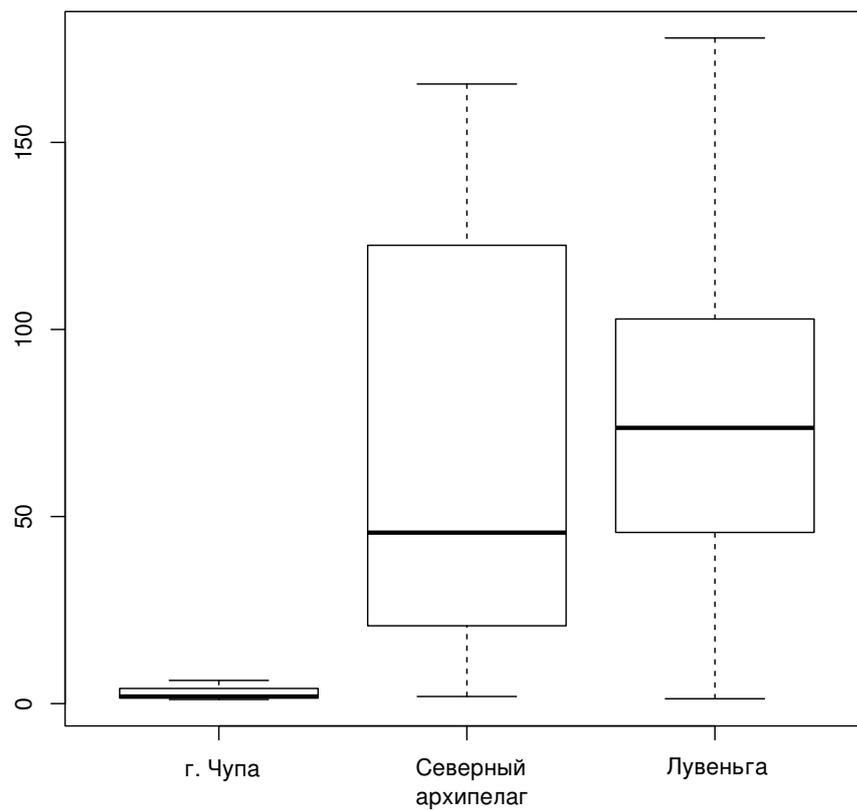


Рисунок 5.3. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Канда-лакшского залива Белого моря

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

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

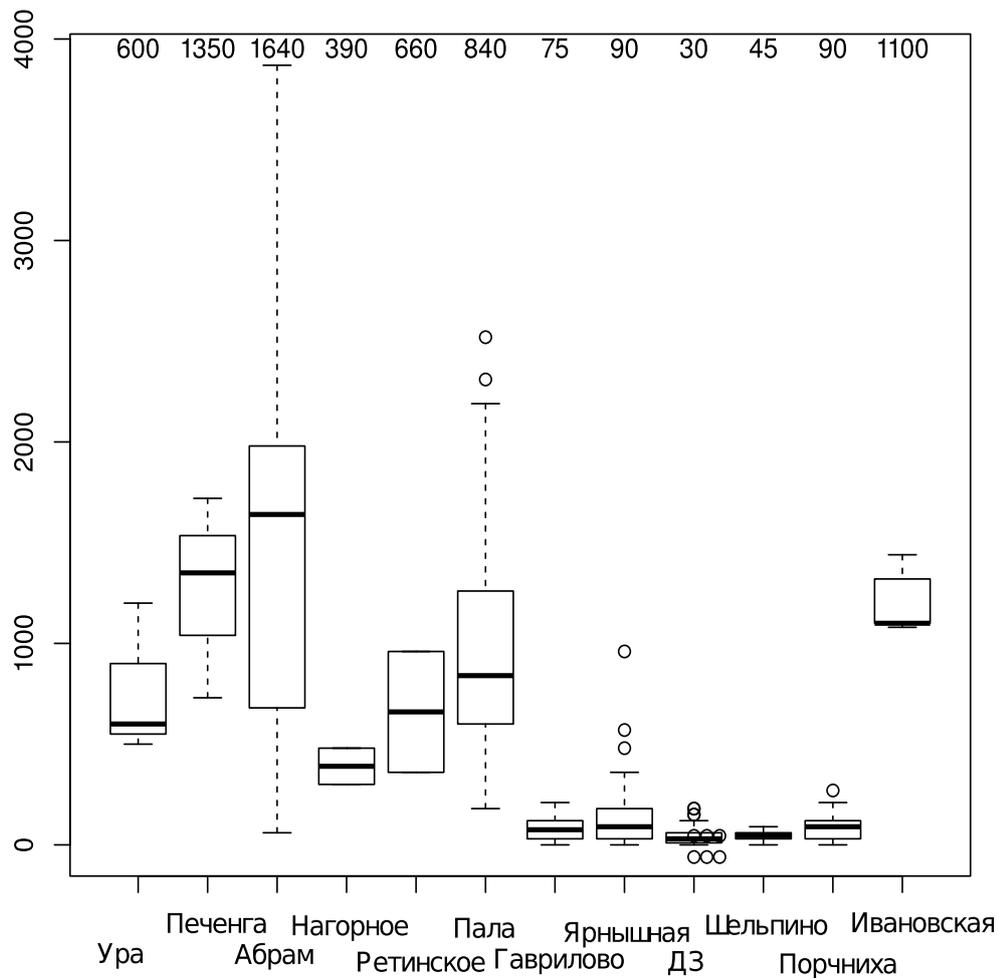


Рисунок 5.4. Варьирование средней плотности поселения *Macoma balthica* на различных участках Мурманского побережья Баренцева моря

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

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

3350 экз./м<sup>2</sup> (Абрам-мыс) (табл. II, Приложение А). Среди исследованных, наиболее часто встречались поселения со средним обилием менее 100 экз./м<sup>2</sup> (рис. 5.2).

Для Мурманского побережья Баренцева моря показаны различия между отдельными районами: Западным, Восточным Мурманом и Кольским заливом (Гурьянова, Ушаков, 1929; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930). Это подтверждается нашими данными (рис. 5.5) по размаху варьирования среднего обилия в пределах районов (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 17,6$ ,  $p = 0,00015$ ). На литорали Восточного Мурмана плотность поселения *M. balthica* в основном не превышала 100 экз./м<sup>2</sup>. Единственное исключение — литораль губы Ярнышная, где плотность поселения маком достигала 410 (12%) экз./м<sup>2</sup>. Между тем, на единственном участке, где были учеты в sublиторали, в губе Ивановской, плотность поселения на порядок выше, чем ее значения на литорали Восточного Мурмана, и составляет 1200 экз./м<sup>2</sup>. В Кольском заливе минимальные значения обилия были отмечены на литорали в районе Северного Нагорного (390 (23%) экз./м<sup>2</sup>). Максимальных значений плотности поселения как для региона, так и для всей исследованной части Мурманского побережья, достигали поселения маком на участке в районе Абрам-мыса (3350 (16%) экз./м<sup>2</sup>). На Западном Мурмане обилие флуктуировало вокруг значения 1000 экз./м<sup>2</sup>.

При сравнении плотности поселения маком на различных мареографических уровнях различия между горизонтами литорали были показаны для губ Гаврилово и Ярнышная (табл. 5.3). В Гаврилово средняя плотность поселения *M. balthica* в среднем горизонте литорали превышала аналогичные значения для нижнего горизонта на порядок (138 (15%) и 24 (47%) экз./м<sup>2</sup>, соответственно). В губе Ярнышная плотность поселения маком в верхнем и нижнем горизонтах не различалась (414 (12%) и 360 (43%) экз./м<sup>2</sup>, соответственно), в то время как в среднем горизонте литорали она была значительно ниже (70 (14%) экз./м<sup>2</sup>).

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

Средняя биомасса в Кольском заливе была выше, чем на Восточном Мурмане (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 6,8$ ;  $p = 0,009$ ) (рис. 5.6).

### 5.3 Влияние состава грунта на плотность поселения *Macoma balthica*

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

Поскольку для Белого моря были доступны многолетние ряды, то для анализа связи обилия маком с гранулометрическим составом грунта мы использовали средние многолетние и максимальные значения плотности поселения маком на участках. Для литорали на о. Горелом мы использовали данные по отдельным горизонтам литорали. Достоверная положительная корреляция обилия маком была обнаружена с гравием и крупным песком (табл. 5.4).

Для Баренцева моря мы провели корреляционный анализ связи среднего обилия маком на участке с характеристиками грунта. В результате оказалось, что соотношение песчаных фракций различного размера влияет на обилие *M. balthica* (табл. 5.5). При этом наблюдается достоверная отрицательная корреляция плотности поселения маком с долей крупного песка и положительная — с долей мелкого.

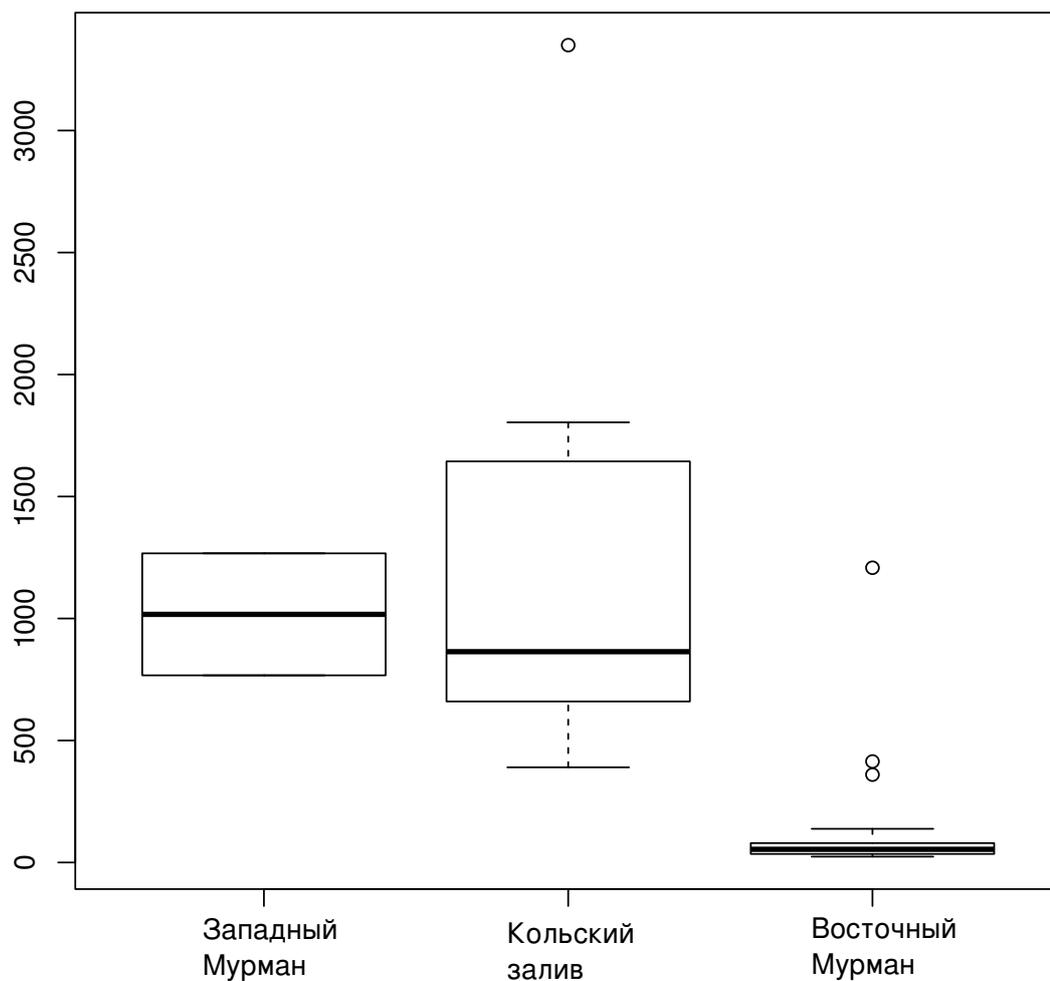


Рисунок 5.5. Варьирование средней плотности поселения *Macoma balthica* в разных районах Мурманского побережья Баренцева моря

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

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

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

Таблица 5.3. Сравнение плотности поселения *Macoma balthica* в поселениях на разном мареографическом уровне в Баренцевом море

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

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

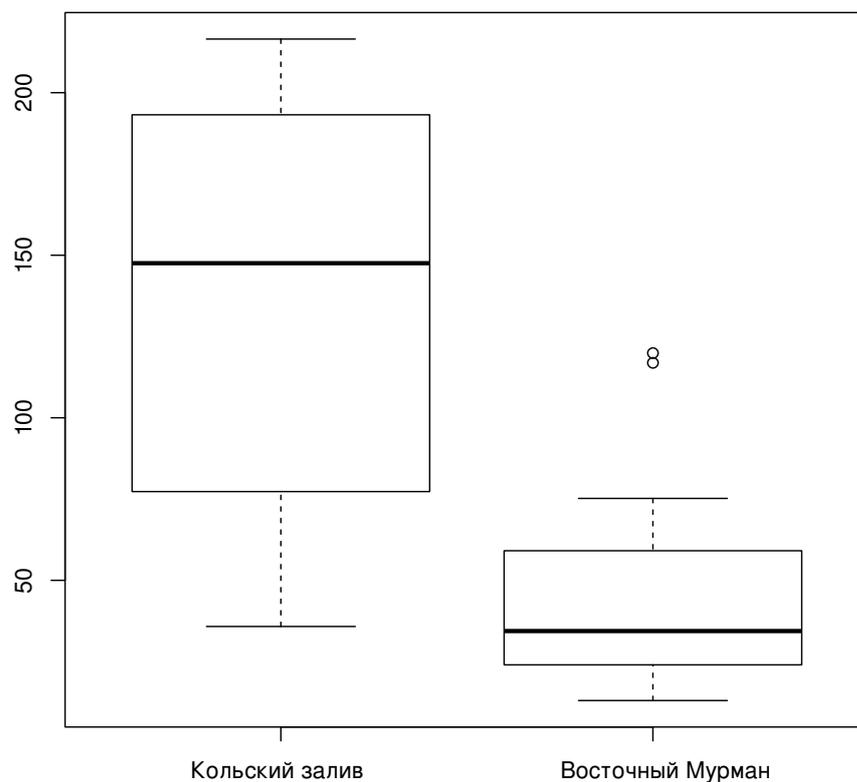


Рисунок 5.6. Варьирование средней биомассы *Macoma balthica* в разных районах Баренцева моря

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

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

Таблица 5.4. Сравнение средней ( $N_{mean}$ ) и максимальной ( $N_{max}$ ) плотности поселения *Macoma balthica* на литорали с различным гранулометрическим составом грунта в Белом море

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

Примечание:  $R_s$  — корреляция Спирмена.

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

Таблица 5.5. Сравнение плотности поселения *Macoma balthica* на литорали с различным гранулометрическим составом грунта в Баренцевом море

фракция	$R_s$	$p - value$	
> 10 мм	-0,2	0,36	
10 – 5 мм	-0,01	0,98	
5 – 3 мм	0,07	0,87	
3 – 1 мм	0,12	0,78	
1 – 0,5 мм	-0,74	0,04	**
0,5 – 0,25 мм	-0,67	0,07	*
0,25 – 0,1 мм	0,71	0,04	**
< 0,1 мм	0,6	0,12	
доля органических веществ	0,36	0,38	

Примечание:  $R_s$  – корреляция Спирмена.  
 достоверность корреляции \*\*\* –  $p < 0,001$ ; \*\* –  $p < 0,05$ ; \* –  $p < 0,1$ .

Таким образом, обилие *M. balthica* значительно варьирует в исследованных акваториях. В Белом море плотность поселений маком может достигать нескольких тысяч экз./м<sup>2</sup>, однако более характерны поселения с плотностью маком в несколько сотен экз./м<sup>2</sup>. В Баренцевом море для разных районов Мурманского побережья типичные поселения *M. balthica* различаются по обилию. Поселения Западного Мурмана и Кольского залива сравнимы по плотности поселений с беломорскими, в то время как в поселениях Восточного Мурмана данный показатель редко превышает 100 экз./м<sup>2</sup>. Влияние мареографического уровня и гранулометрического состава грунта на плотность поселения неоднозначно.

## Глава 6

# Размерная структура поселений *Macoma balthica*

### 6.1 Белое море

#### Эстуарий реки Лувеньги

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

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

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

#### Остров Горелый

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

В верхнем горизонте литорали (ВГЛ) размерная структура поселения до 1997 года (приложение Г, рис. III) представляла собой бимодальное распределение с модальными классами 2–5 мм и 7–13 мм. В 1998 году появилось значительное количество особей длиной 1–4 мм. В дальнейшем можно было наблюдать смещение по оси размеров данного модального класса. В 2001 году в поселении вновь сформировалась бимодальная размерная структура (модальные классы 1–3 и 5–6 мм), и в дальнейшем такое распределение

сохранялось до 2007 года. В 2008 – 2009 годах распределение было мономодальное с модальным классом 1 – 2 мм. Интересно отметить, что с 2002 по 2009 год доминирующим размерным классом в поселении были особи длиной 1 – 2 мм. В 2011 – 2012 году восстановилась бимодальная размерная структура с модальными классами 1 – 4 и 9 – 11 мм.

В среднем горизонте литорали (СГЛ) до 1996 года в этой зоне выделялась бимодальная размерная структура (приложение Г, рис. IV) (модальные классы — моллюски длиной 1–4 мм и 6–13 мм). В 1997 году распределение было практически равномерное при общей низкой численности. В 1998 году появилось значительное количество моллюсков длиной до 1 мм. После чего наблюдалось смещение модального класса до 2003 года. До 2001 года размерная структура поселения оставалась мономодальной, но в 2002 – 03 годах появился еще один модальный класс – моллюски длиной до 2 мм. Таким образом, после 2002 года в поселении вновь восстановилась бимодальная размерная структура, которая сохраняется вплоть до 2007 года. В 2008 году распределение особей по размерам становится мономодальным за счет элиминирования особей крупных размеров. В 2011 – 2012 году восстанавливается бимодальное распределение.

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

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

## Материковая литораль в районе поселка Лувеньга

На данном участке размерную структуру поселения маком отслеживали на протяжении 10 лет (1992 – 2004) в пределах четырех биотопов. За все время наблюдения максимальная длина особи, отмеченная в поселении составляла 24 мм.

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

В поясе фукоидов размерная структура поселения (приложение Г, рис. VIII) в 1992 – 1997 году характеризовалась наличием двух модальных классов: 1 – 6 и 7 – 12 мм. С 1998 по 2000 года размерная структура поселения была мономодальной, причем все 3 года пик

формировали особи длиной 1–2 мм. В 2002 году вновь выделялось два модальных класса: 1–2 и 7–8 мм.

В поясе zostеры до 1998 года в размерной структуре поселения пояса zostеры выделялись незначительные пики и можно говорить о равномерном распределении моллюсков (приложение Г, рис. IX). После 1998 года она стала мономодальной, причем пик формировали моллюски длиной 1–2 мм.

В зоне нижнего пляжа до 1999 года размерная структура поселения была полимодальная, хотя эти пики нельзя было четко выделить (приложение Г, рис. X). В 1999–2000 годах практически не осталось крупных особей, но появилось значительное число моллюсков размером 1–2 мм.

## Южная губа о. Ряшкова

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

В Южной губе на протяжении всего периода наблюдений размерная структура (приложение Г, рис. XI) поселения была мономодальной с преобладанием особей длиной 1–3 мм.

## Западная Ряшкова салма

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

На данном участке до 1998 года размерная структура была полимодальной (приложение Г, рис. XII). В 1999 году крупные особи в основном элиминировали, и размерная структура стала мономодальной с доминированием моллюсков длиной 1–2 мм. В дальнейшем 2001 года до конца наблюдений размерная структура была бимодальной с модальными классами 1–3 и 9–11 мм.

## о. Ломнишный

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

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

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

Среди 6 мониторинговых участков в Кандалакшском заливе Белого моря для двух из них — в Южной губе острова Ряшков и на о. Ломнишный — динамика размерной структуры принципиально отличалась, и мы ежегодно видим мономодальное распределение особей по размерам с доминированием мелких особей.

## 6.2 Баренцево море

### 6.2.1 Губы Кольского залива

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

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

### 6.2.2 Губы побережья Восточного Мурмана

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

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

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

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

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

### 6.2.3 Дальний пляж губы Дальне-Зеленецкой (Восточный Мурман)

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

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

Таким образом, на исследованных участках были представлены все возможные варианты размерной структуры: мономодальное (участки: Абрам-мыс СГЛ, Пала-губа СГЛ,

губа Гаврилово СГЛ), бимодальное (участки: Абрам-мыс НГЛ, Пала-губа НГЛ, губа Ярышная, губа Дальне-Зеленецкая СГЛ, губа Порчниха СГЛ) и практически равномерное (участки: губа Гаврилово НГЛ, губа Дальне-Зеленецкая ВГЛ и НГЛ, губа Шельпино ВГЛ и СГЛ, губа Ивановская ВСЛ) распределение особей по размерам.

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.

## Глава 7

### 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. V – XVIII, Приложение E), 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. IX, Приложение E). Однако максимальный размер особей был отмечен в верхнем горизонте литорали губы Ярнышная — 20,1 мм при возрасте 13 лет (табл. XII, Приложение E).

Полученные возрастные ряды были аппроксимированы с помощью уравнения Берталанфи (рис. 7.1).

Быстрее всего росли макомы в среднем горизонте литорали губы Порчниха, достигая длины 19,4 мм за 9 лет и в среднем горизонте литорали губы Ярнышная — 16,7 мм за 8 лет. Остальные кривые не распадаются на очевидные группы, и некоторые пересекают друг друга. Поэтому была использована формальная процедура сравнения полученных кривых роста с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели (рис. 7.2).

В ходе классификации было выделено три кластера. В первый вошли следующие описания (уровень различий внутри кластера менее 0,87): Абрам-мыс, Пала-губа НГЛ, губа Гаврилово СГЛ, губа Ярнышная НГЛ, Шельпино ВГЛ. Второй кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,76) составили участки Пала-губа СГЛ, губа Гаврилово НГЛ, губа Дальне-Зеленецкая, губа Ярнышная ВГЛ, Шельпино СГЛ. В последний кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,38) вошли участки губа Ярнышная СГЛ и губа Порчниха СГЛ.

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

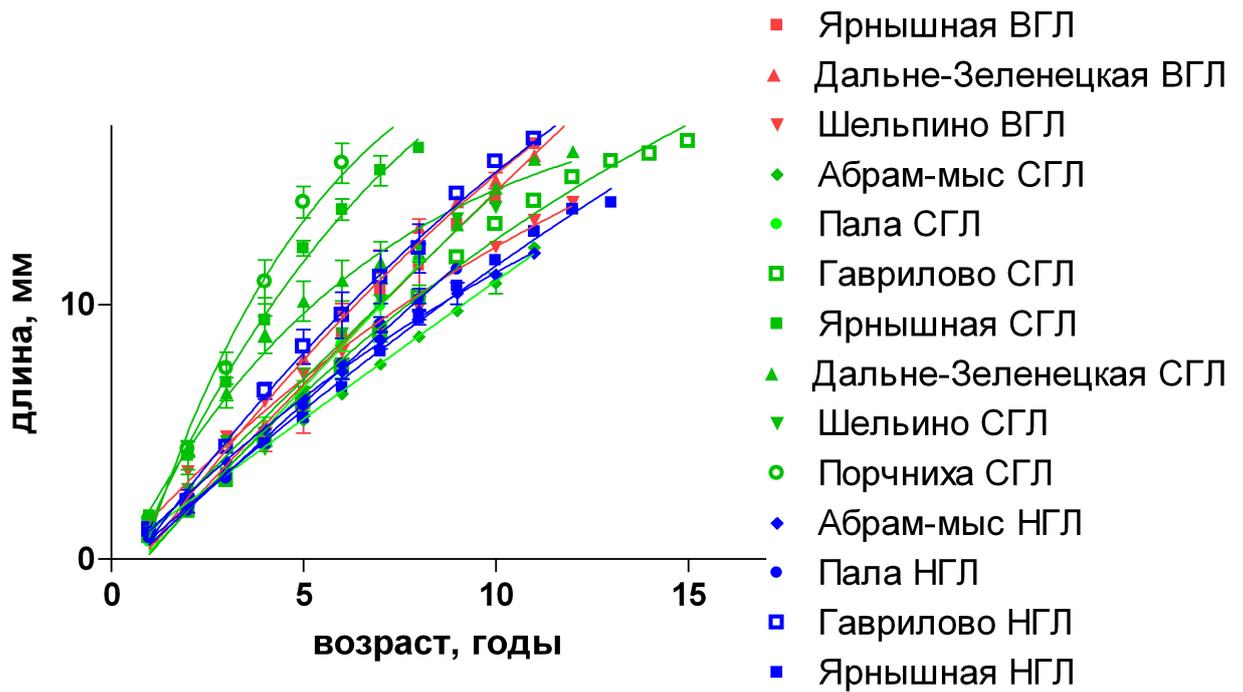


Рисунок 7.1. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций в изученных поселениях маком

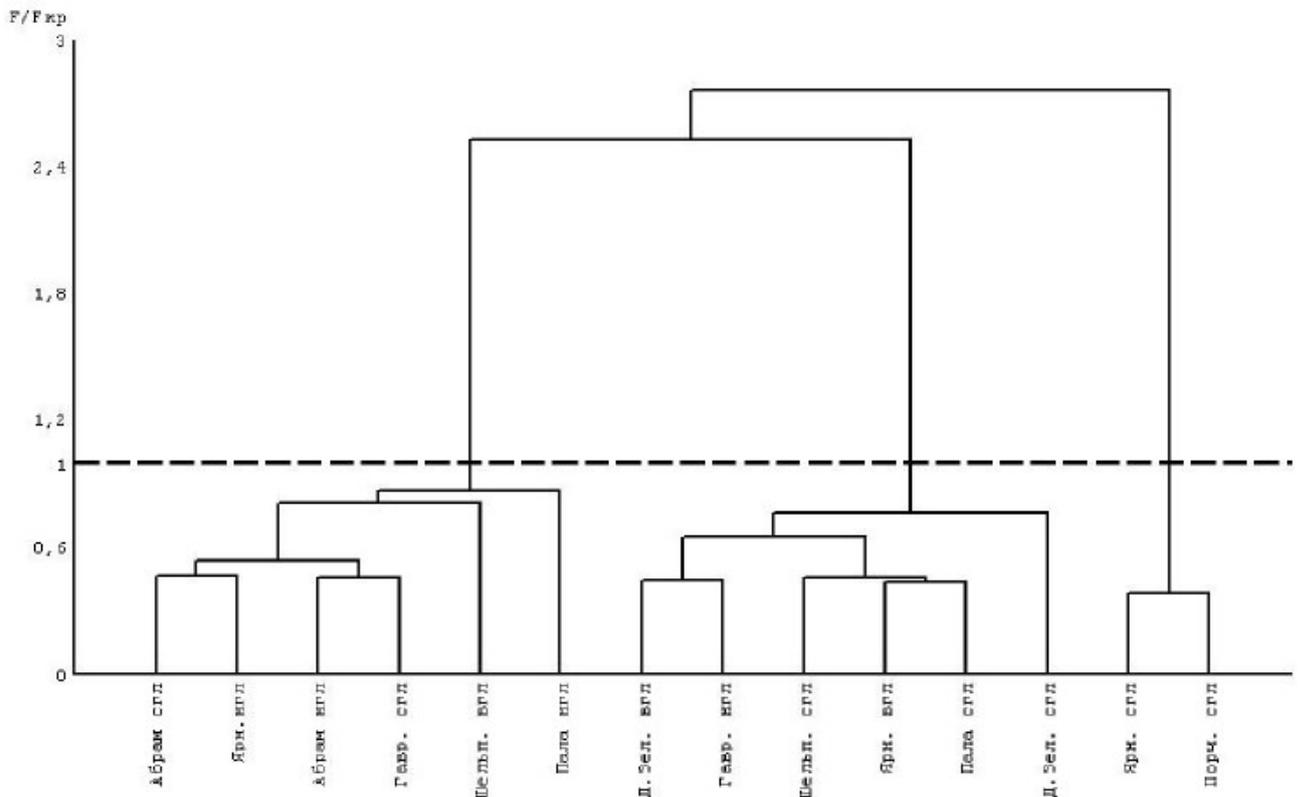


Рисунок 7.2. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций

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

По итогам классификации было выделено три группы маком, отличающиеся по характеру роста (рис. 7.3). Первая группа — особи с наименьшей скоростью роста достигали длины 16,4 мм за 14 лет, обитавшие на относительно более низком уровне осушки. Макомы с промежуточной скоростью роста вырастали за 13 лет 19,3 мм. Особи с максимальной скоростью роста за 9 лет достигали длины 18 мм.

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

Для того, чтобы снять эти влияния, следующий анализ проводили с купированием исходных данных до объединения нескольких описаний возрастных рядов только старших (>8+) генераций (рис. 7.4). Полученная картина аналогична полученной по интегральным описаниям: быстрее всего росли макомы в среднем горизонте литорали губы Порчниха и в среднем горизонте литорали губы Ярнышная, в то время как остальные кривые не распадаются на очевидные группы, и некоторые пересекают друг друга. Однако при сравнении полученных кривых роста с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели было выделено 4 кластера (рис. 7.5).

В первый кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,86) вошли следующие описания: Абрам-мыс, Пала-губа НГЛ, губа Гаврилово СГЛ, губа Ярнышная НГЛ. Вторым кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,57) составили участки Пала-губа СГЛ, губа Гаврилово НГЛ, губа Дальне-Зеленецкая, губа Ярнышная ВГЛ, Шельпино СГЛ. В третий кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,61) вошли участки губа Ярнышная СГЛ и губа Порчниха СГЛ. В отдельный кластер попал участок губа Шельпино ВГЛ (минимальное различие 2,53 — с кластером 1). Таким образом, единственное качественное 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. 7.6). 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.

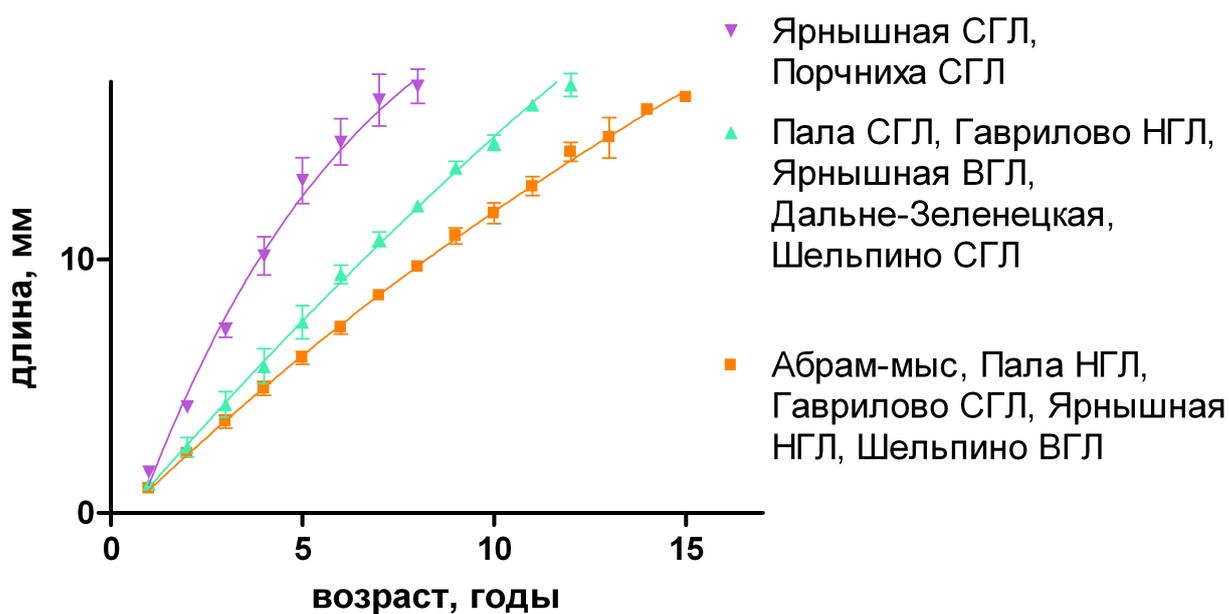


Рисунок 7.3. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в изученных местообитаниях

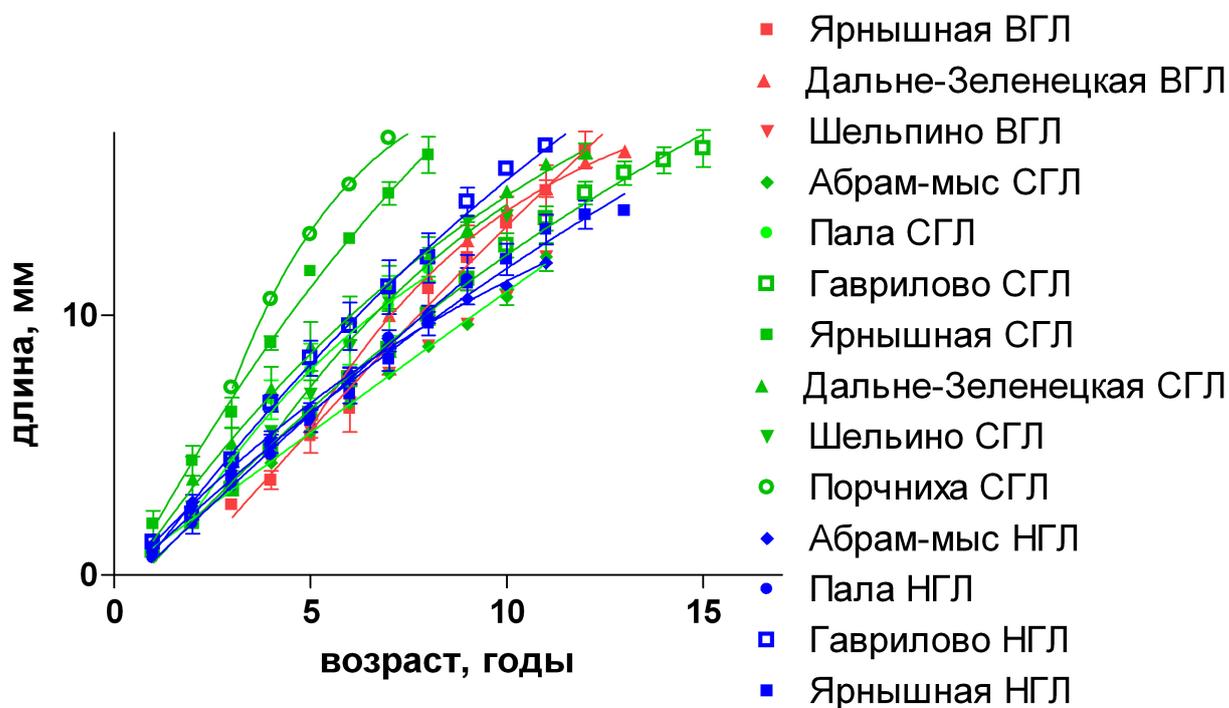


Рисунок 7.4. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

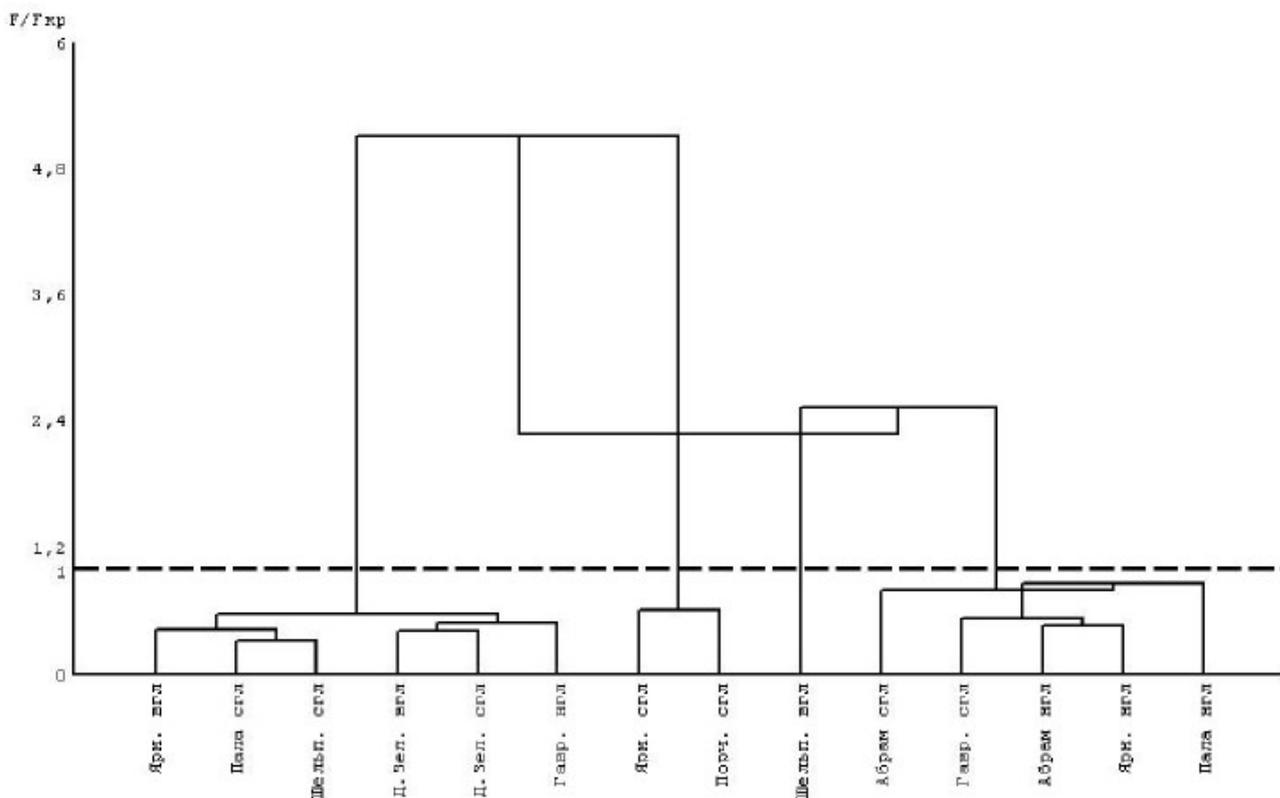


Рисунок 7.5. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

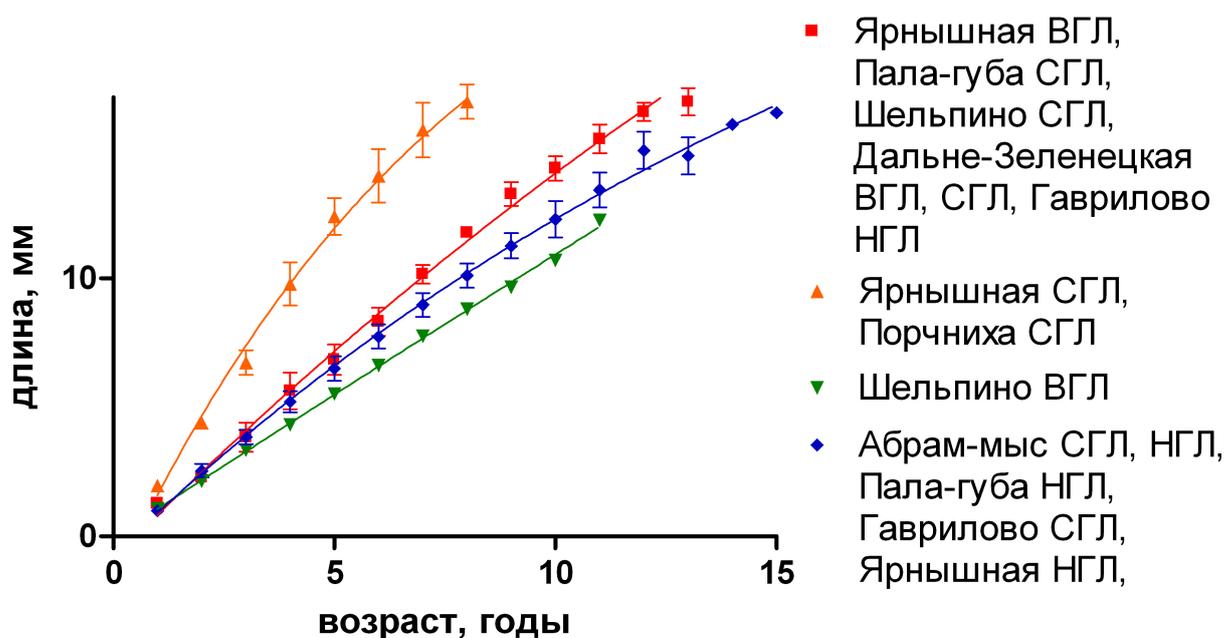


Рисунок 7.6. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком старше 8 лет в изученных местообитаниях

В таблицах приложения **Е** приведены усредненные для каждой возрастной группы результаты измерений расстояния от верхушки раковины до каждой метки зимней остановки роста. Используем их для анализа характера вариации средних величин годового прироста. Величины годового прироста варьировали от 0,05 до 3,58 мм (табл. 7.1).

В качестве переменных воздействия в контексте данной работы логично обратиться к таким причинам вариации скорости маком как география положения местообитаний, мареография 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 выравняли 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 отойти 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. 7.2), что каждая из назначенных причин вариации достоверно определяет величину годового прироста. Весьма примечательно, что при этом наибольшая доля вариации величин годового прироста определяется не начальным размером маком ( $SS = 4,74$ ), а мареографическим уровнем положения станции ( $SS = 11,98$ ). При анализе структуры вариации 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. 7.3). Причем и в этом случае наибольшая доля вариации обусловлена 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 местообитаниях. 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 мареографического 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 увеличения начального среднего размера особей в возрастных группах меняются куполообразно (рис. 7.7). Во всех исследованных поселениях максимальный 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 осушной зоны (см. рис. 7.7, А).

Таким образом, на литорали Баренцева моря особи *M. balthica* гетерогенны по скорости роста. При сравнении кривых роста не было отмечено сходства роста у особей из одного поселения или с одного уровня осушки. Однако анализ среднего годового прироста в различных размерных группах показал, что в более восточных поселениях данный показатель выше, чем в более западных. Также было показано, что в среднем горизонте литорали средний годовой прирост оказывается выше, чем в верхнем и нижнем. Данные закономерности были выражены в разной степени у особей, отличающихся по длине рако-

Таблица 7.1. Размах варьирования годового прироста *Macoma balthica* в зависимости от участка, горизонта литорали и начального размера особи

Участок	начальный размер								
	< 3 мм		3 – 6 мм		6 – 9 мм		> 9 мм		
годовой прирост	мин	макс	мин	макс	мин	макс	мин	макс	
Абрам-мыс	сгл	0,69	1,68	0,69	1,31	0,73	1,57	1,00	1,23
	нгл	0,90	1,77	0,88	1,48	0,80	1,73	0,67	1,50
Пала-губа	сгл	0,77	2,15	1,20	2,90	1,05	1,68	1,40	1,40
	нгл	1,01	1,43	1,01	1,86	0,83	1,73	0,85	0,85
губа Гаврилово	сгл	0,70	2,10	0,93	2,40	0,80	2,10	0,70	1,75
	нгл	0,60	2,30	1,00	2,20	0,80	2,10	0,60	1,90
губа Ярнышная	сгл	1,08	3,30	1,80	3,58	2,60	2,75	1,22	2,52
	нгл	0,80	1,60	0,80	1,50	0,95	1,56	0,05	1,72

Таблица 7.2. Структура вариации средних величин годового прироста *M. balthica* в возрастных группах в градиентах величины начального среднего размера особей в возрастной группе и мареографического уровня положения станций наблюдения

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

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

B — мареографический уровень положения станций наблюдения (три градации)

W — внутригрупповая вариация.

$SS$  — общий квадрат,  $\nu$  — степень свободы,  $M_S$  — средний квадрат (варианса),  $F$  — значение статистики Фишера,  $\alpha$  — уровень значимости критерия.

Таблица 7.3. Структура вариации 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	$SS$	$\nu$	$M_S$	$F$	$\alpha$
A	8,23	2	4,12	13,14	0,000003
C	14,44	5	2,89	9,22	0
AC	14,16	17	0,83	2,66	0,000351
W	156,62	500	0,31		

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

C — географическое положение участка наблюдений (6 градаций)

W — внутригрупповая вариация.

$SS$  — общий квадрат,  $\nu$  — степень свободы,  $M_S$  — средний квадрат (варианса),  $F$  — значение статистики Фишера,  $\alpha$  — уровень значимости критерия.

вины. Во всех случаях наибольший средний годовой прирост наблюдали у особей с длиной раковины 6 – 9 мм.

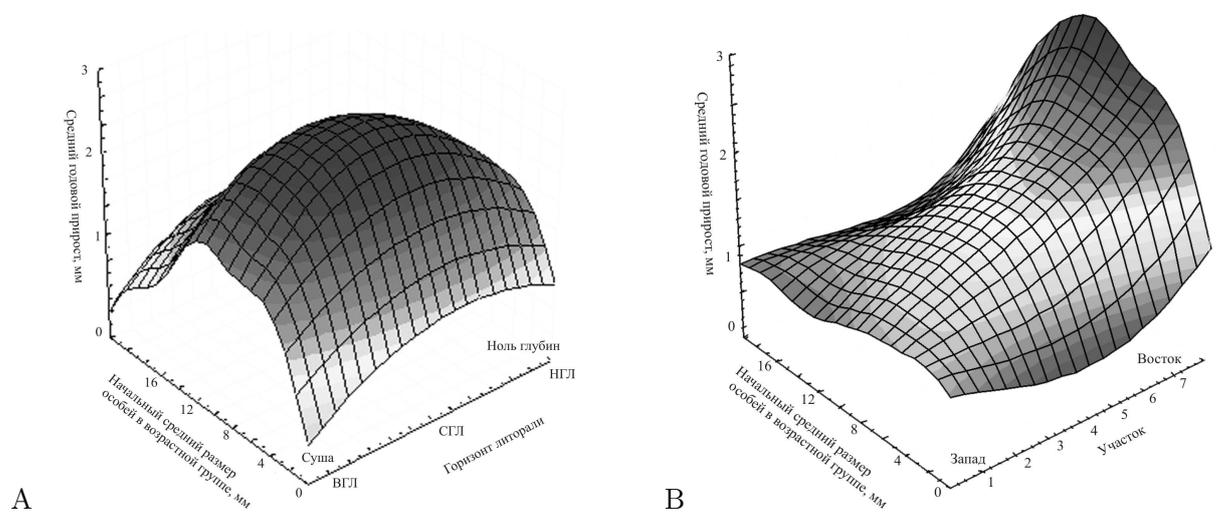


Рисунок 7.7. Характер изменений средней величины годового прироста особей *Mactra balthica* возрастной группы в зависимости от начальной средней длины их раковин, мареографического уровня обитания (А) и условного смещения участка по побережью Мурманна на восток (В)

Примечания: Участки: 1 — Абрам-мыс, 2 — Пала-губа, 3 — Гаврилово, 4 — Ярнышная, 5 — Дальне-Зеленецкая, 6 — Шельпино, 7 — Порчниха

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

## Глава 8

# Динамика обилия *Macoma balthica* в литоральных поселениях.

### 8.1 Эстуарий реки Лувеньги.

На литорали в эстуарии р. Лувеньги средняя плотность поселений маком за период с 1992 по 2012 год колебалась от 55 (26, 8) в 1992 до 9200 (39, 8) экз./м<sup>2</sup> в 1998 году (рис. 8.1). При этом столь высокая плотность поселения в 1998 году была связана с особями длиной менее 1 мм (рис. 8.2) — средняя плотность поселения моллюсков крупнее 1 мм составляла всего 750 (2, 03) экз./м<sup>2</sup>.

Для анализа динамики обилия, на наш взгляд, более информативно рассматривать плотность поселения без учета вновь осевших особей. Поскольку материал собирали в конце июля — начале августа, то мы считаем спатом всех особей длиной менее 1 мм (Зубаха, Полоскин, Гольцев, 2000). В этом случае можно говорить по крайней мере о двух периодах: с 1992 по 1998 год — период относительно низкой плотности поселения (менее 800 экз./м<sup>2</sup>) моллюсков, и с 1999 по 2012 год — относительно высокой (более 1000 экз./м<sup>2</sup>) (достоверные различия по критерию Манна-Уитни,  $W = 6, p - value = 4, 5 \times 10^{-13}$ ) (рис. 8.2).

В период с 1992 по 1998 год плотность поселения *M. balthica* достоверно изменялась (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 24, 1, p - value = 0, 00049$ ). Результаты попарного сравнения представлены в таблице 8.1.

Плотность поселения моллюсков в эстуарии р. Лувеньги в 1992–1993 годах оставалась стабильной ( $\bar{N} = 128$  (21, 5) экз./м<sup>2</sup>), затем произошло ее увеличение в 1994 году, после чего снова произошло некоторое ее снижение и в 1995–1997 годах она стабилизировалась на более высоком уровне ( $\bar{N} = 341$  (9, 3) экз./м<sup>2</sup>) по сравнению с 1992–93 гг. В 1998 году вновь происходит увеличение плотности поселения *M. balthica* до уровня 1994 года (около 750–800 экз./м<sup>2</sup>), после чего в 1999 году средняя плотность поселения возросла ещё в три раза. С 1999 по 2003 год плотность поселения оставалась относительно стабильной (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 5, 0, p - value = 0, 28$ ) и в среднем составляла 2146 (5, 5) экз./м<sup>2</sup>. В 2004 году обилие маком увеличилось в полтора раза и достигло максимума для данного участка за весь период наблюдений. С 2004 по 2006 год плотность поселения моллюсков последовательно снижалась (табл. 8.2). В 2006 году она достигла локального минимума и составляла 993 (13, 2) экз./м<sup>2</sup>. В 2007 году произошло достоверное увеличение плотности поселения *Macoma balthica* (табл. 8.2). К 2008 году плотность поселения моллюсков снова снижается, после чего до 2012 года были отмечены недостоверные флуктуации (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 6, 8429, p - value = 0, 14$ ).

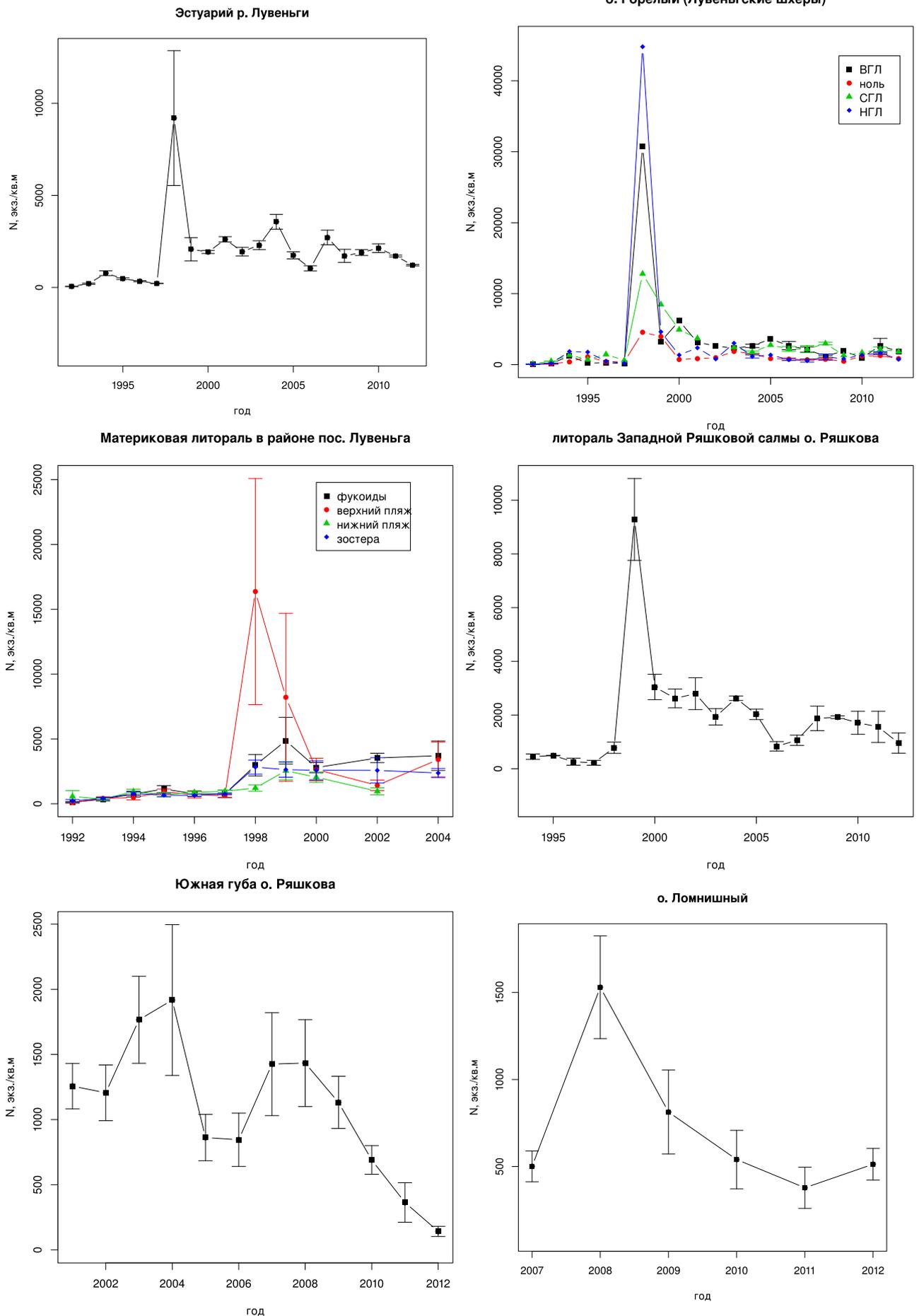


Рисунок 8.1. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива

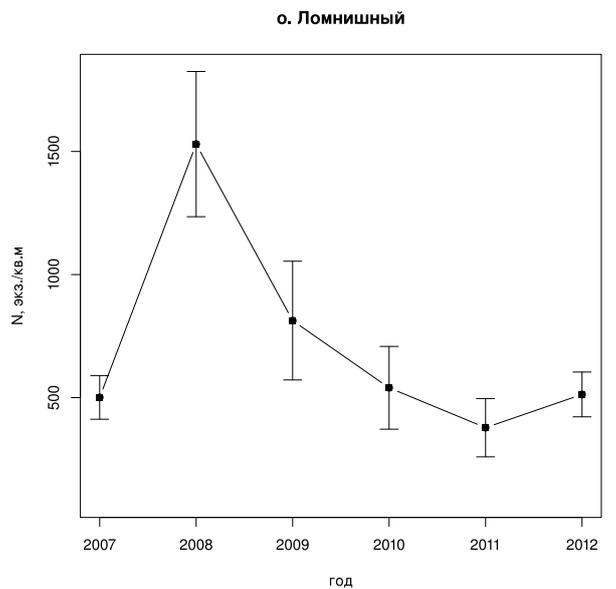
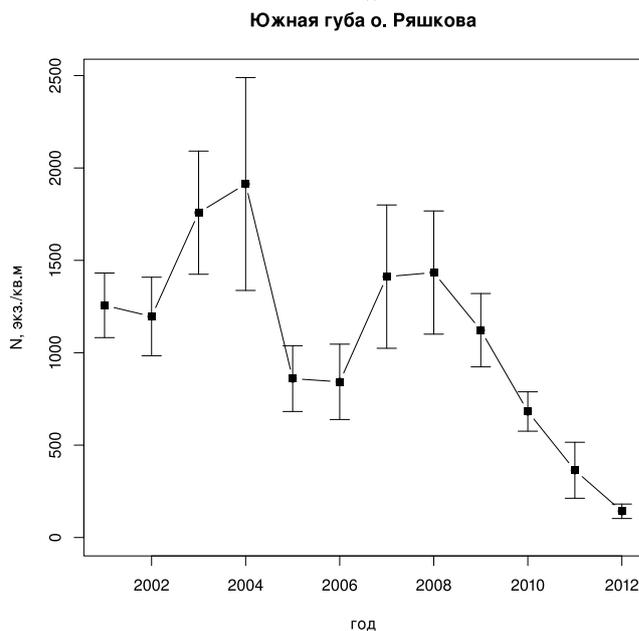
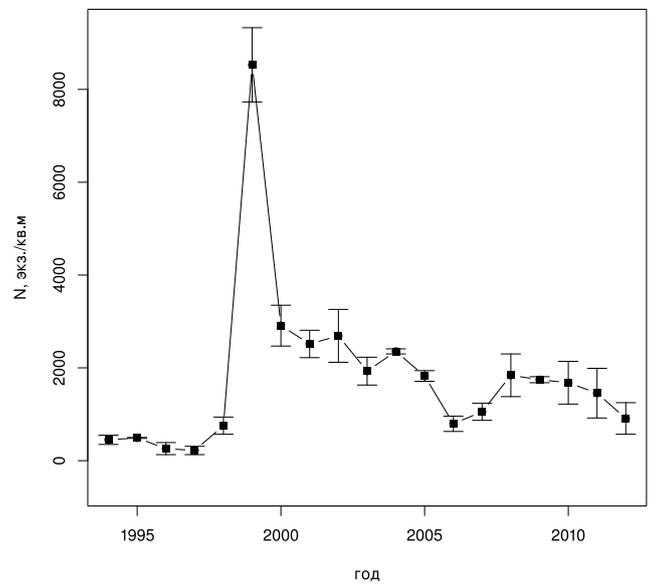
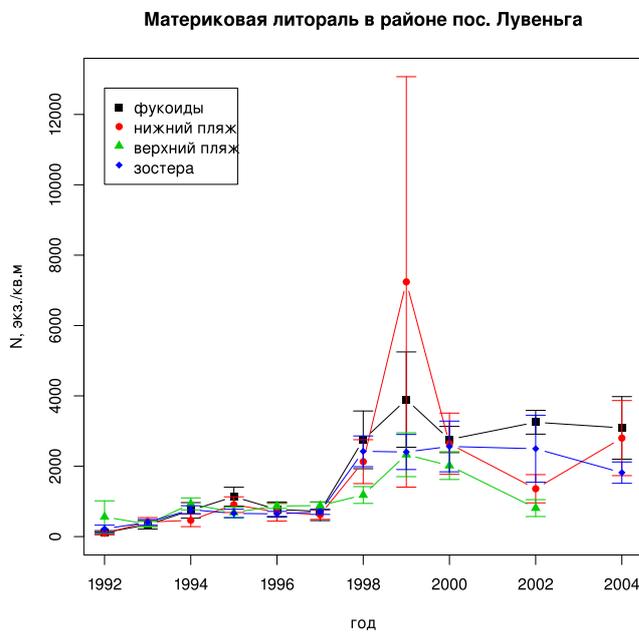
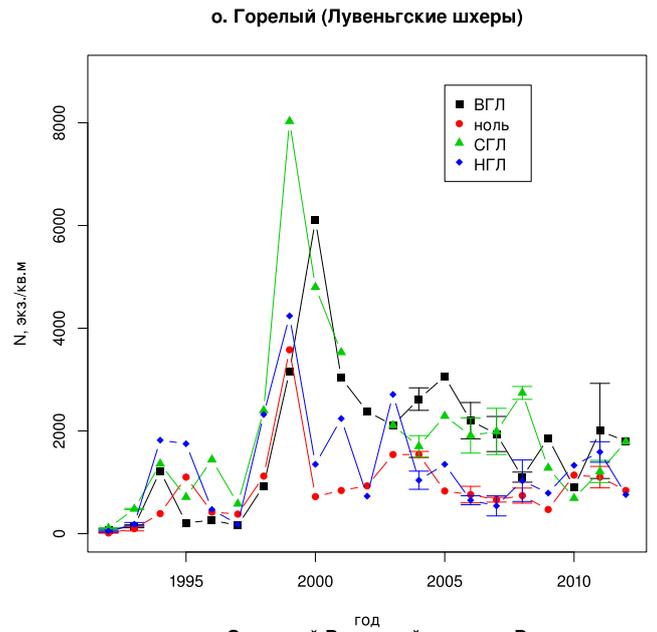
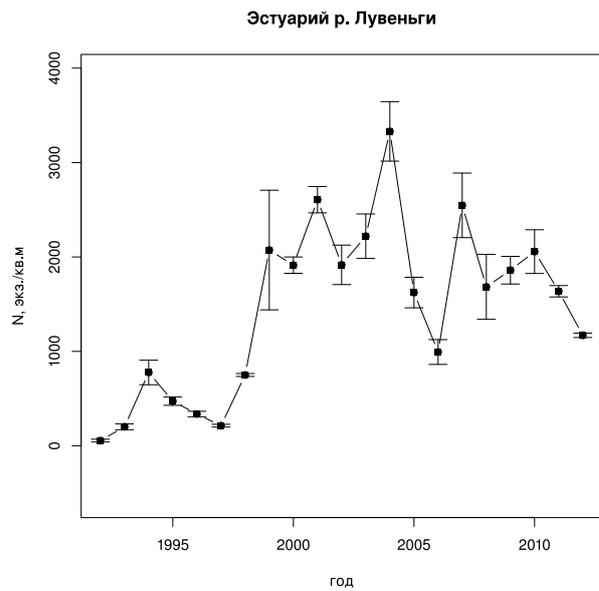


Рисунок 8.2. Динамика плотности поселения *Macoma balthica* с длиной раковины более 1 мм в поселениях вершины Кандалакшского залива

## 8.2 Илистая губа острова Горелый.

На данном участке рассматривали отдельно 4 зоны, различающиеся по осушке и биотическим условиям. Максимальная плотность поселения маком на всех горизонтах литорали была отмечена в 1998 году (рис. 8.1). Более чем на 75% такая высокая плотность поселения была связана с обилием особей длиной менее 1 мм. Максимальная плотность поселения моллюсков наблюдалась на границе среднего и нижнего горизонта в зарослях фукоидов, здесь она составляла более 44 тысяч экз./м<sup>2</sup>.

При исключении из анализа особей размером менее 1 мм, плотность поселения особей *M. balthica* стала максимальной в 1999 году для всех горизонтов, кроме среднего, на котором максимальная плотность поселения отмечена в 2000 году (рис. 8.2). Самая низкая плотность поселения за весь период исследований была отмечена в начале интервала наблюдений (1992 – 1993 года) — менее 100 экз./м<sup>2</sup>. С 1994 по 1996 год происходило некоторое увеличение плотности поселения маком, однако она на всех горизонтах не превышала 500 экз./м<sup>2</sup>. В 1997 году произошло локальное снижение плотности поселения, и с 1998 года происходил ее рост. В 1999 году плотность поселения маком составляла 900, 2000 и 1050 экз./м<sup>2</sup> на среднем горизонте, в поясе фукоидов и у нуля глубин, соответственно. В 2000 году на верхнем горизонте литорали плотность поселения особей достигала максимума за весь период наблюдений и составила 1500 экз./м<sup>2</sup>, в то время как на остальных горизонтах литорали произошло снижение плотности поселения. В дальнейшем были отмечены менее значительные колебания, и, как показывают данные в 2004, 2006 – 2008 и 2011 годах (когда на станциях брали индивидуальные пробы, а не интегрированные) эти колебания недостоверны (табл. 8.3).

## 8.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга

На материковой литорали в районе поселка Лувеньга отдельно рассматривали динамику поселений *M. balthica* в четырех зонах, отличающихся по осушке и биотическим условиям. За весь период наблюдений максимальные флуктуации плотности поселения маком были отмечены для зоны верхнего пляжа: от 94 (38 %) экз./м<sup>2</sup> в 1992 до 16365 (53 %) экз./м<sup>2</sup> в 1998 году (8.1). 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. 8.2).

В начале периода наблюдения плотность поселения на всех трех участках не превышала 1000 экз./м<sup>2</sup> и колебания носили случайный характер (табл. 8.4).

## 8.4 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./м<sup>2</sup> в 1997 до 9285 (16,4) экз./м<sup>2</sup> в 1999 году (рис. 8.1). При исключении из рассмотрения особей длиной менее 1 мм минимальная средняя плотность поселения не изменилась, а максимальная в 1999 составила 8530 (9,4) экз./м<sup>2</sup> (рис. 8.2). Однако столь высокая плотность поселения не сохранилась дольше одного года, и в период с 2000 по 2012 колебалась в пределах 1 – 2,5 тысяч экз./м<sup>2</sup>, в среднем составляя 1823 (8,0) экз./м<sup>2</sup>. Тем не менее, после 1999 года средняя плотность поселения маком достоверно больше ( $W = 4,5, p - value = 1,007 \times 10^{-5}$ ) — 2145 (4,5) и 435 (17,2), соответственно.

Минимальная плотность поселения в период после 2000 года была отмечена в 2006 году и составляла 795 (20,8) экз./м<sup>2</sup>. Периоды с 2000 по 2006 и с 2007 по 2012 годы

Таблица 8.1. Результаты множественного сравнения средних плотностей поселения *Macoma balthica* методом Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference') в эстуарии реки Лувеньги в 1992 – 1998 годах.

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

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

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

Таблица 8.3. Межгодовое различие плотности поселения *Macoma balthica* на литорали о. Горелый по данным 2004, 2006 – 2008 и 2011 годов.

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

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

Таблица 8.4. Межгодовое различие плотности поселения *Macoma balthica* на материковой литорали в районе поселка Лувеньга с 1992 по 1998 год.

зона	<i>Kruskal – Wallis</i> $\chi^2$	<i>p – value</i>	$\bar{N}$ ( <i>D</i> )
верхний пляж	3,57	0,61	477 (16,6)
пояс фукоидов	12,8	0,02	114(48,8) 2750(29,8)
пояс зостеры	2,13	0,71	970 (13,7)
нижний пляж	3,45	0,49	960 (10,6)

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

достоверно различаются ( $W = 131,5, p - value = 0,016$ ) по средней плотности поселения маком (2146 (9,5) и 1448 (10,8), соответственно).

Внутри каждого периода времени плотность поселения *M. balthica* не различается достоверно от года к году (табл. 8.5).

## 8.5 Южная губа острова Ряшкова

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

## 8.6 Остров Ломнишный

На литорали о. Ломнишный для промывки также использовали сито с диаметром ячеей 1 мм, моллюски длиной менее 1 мм в пробах отсутствовали. На данном участке плотность поселения маком оставалась относительно стабильной в течении всего периода исследований ( $Kruskal - Wallis \chi^2 = 9,9, p - value = 0,077$ ) и в среднем составляла 638 (12) экз./м<sup>2</sup>. Некоторое увеличение плотности поселения было отмечено в 2008 году (она составляла 1530 (19) экз./м<sup>2</sup>).

## 8.7 Дальний пляж губы Дальне-Зеленецкая

На данном участке использовали для промывки сито с диаметром ячеей 1 мм и особи длиной менее 1 мм в пробах отмечены не были. В течении всего периода времени плотность поселения *Macoma balthica* не превышала 100 экз./м<sup>2</sup> (рис. 8.3).

В 2003 году произошло уменьшение обилия маком (с 52 (13) до 34 (20) экз./м<sup>2</sup>, критерий Манна-Уитни  $W = 854, p - value = 0,001$ ), после чего плотность поселения в 2003 – 2006 оставалась относительно стабильной (в среднем 33 (0,8) экз./м<sup>2</sup>, критерий Краскела-Уоллиса  $Kruskal - Wallis \chi^2 = 4,03, p = 0,26$ ). В 2007 году плотность поселения еще увеличилась относительно предыдущего периода ( $W = 1155, p - value = 8,7 \times 10^{-8}$ ) и оставалась стабильной к 2008 году ( $W = 516,5, p - value = 0,76$ ) при этом достигла уровня, максимального для всего периода (72 (0,9) экз./м<sup>2</sup>).

Таким образом, на протяжении 20 лет во всех исследованных поселениях *M. balthica* были отмечены колебания плотности поселения с амплитудой, достигающей двух порядков (от сотен до десяти тысяч особей). При менее длительных наблюдениях динамика обилия маком в поселениях могла быть относительно стабильной. Локальные повышения плотности поселения *M. balthica* были отмечены в 1999 – 2000, 2004 – 2005 и 2008 годах. Однако только увеличение плотности поселения моллюсков в 1999 – 2000 привело к формированию стабильных поселений маком с высокой плотностью, в остальных случаях локальное повышение плотности поселения нивелировалось за следующий год.

Таблица 8.5. Межгодовое различие плотности поселения *Macoma balthica* на литорали Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова в разные годы.

годы наблюдения	<i>Kruskal – Wallis</i> $\chi^2$	<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*  $\chi^2$  – значения критерия Краскела-Уоллиса;  $\bar{N}$  – средняя плотность поселения *M. balthica*, экз./м<sup>2</sup>; *D* – относительная ошибка средней, %.

### г. Дальнезеленецкая

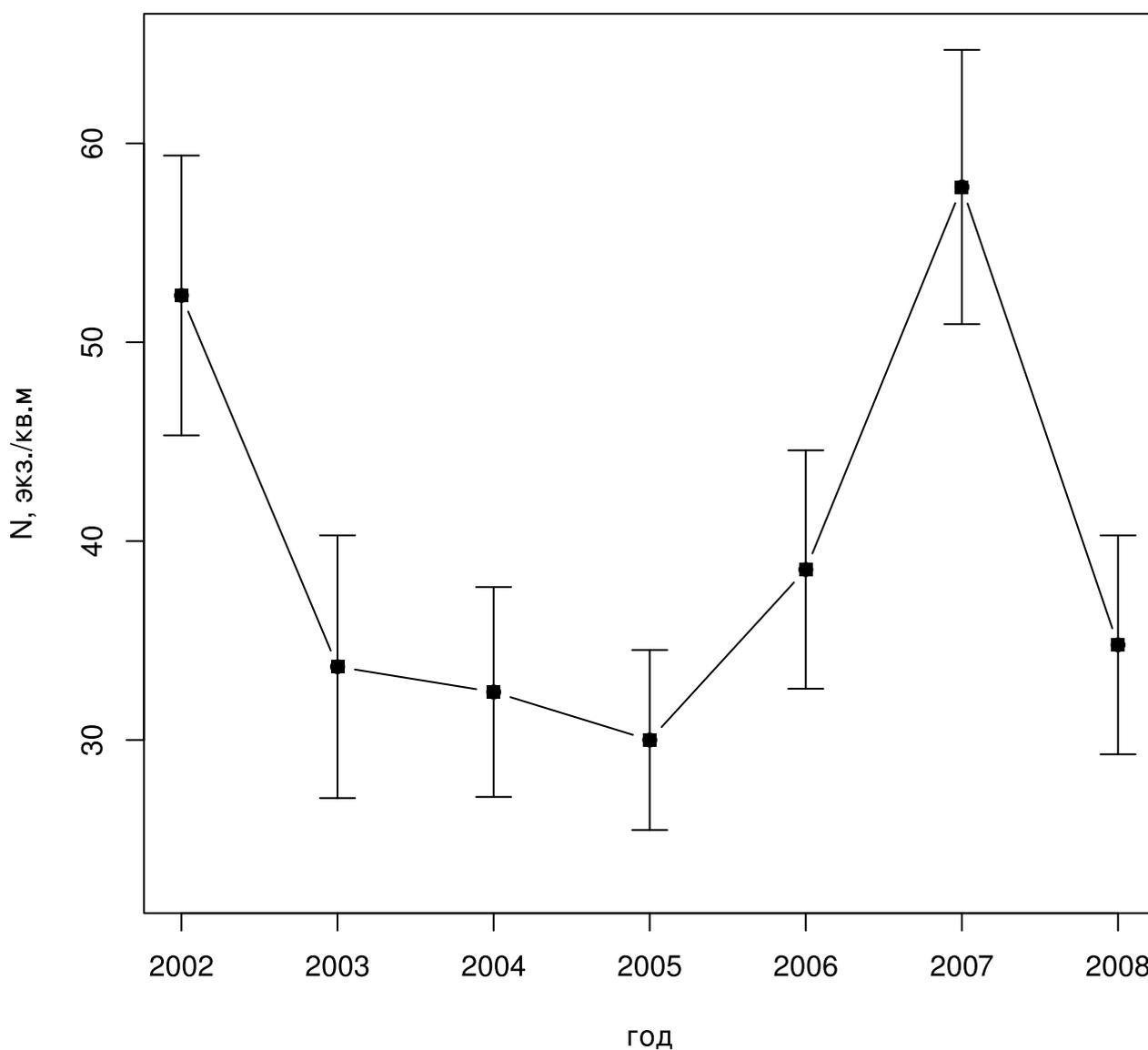


Рисунок 8.3. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* на литорали Дальнего пляжа г. Дальне-Зеленецкой (Баренцево море)

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

Единственное поселение в Баренцевом море, где были проведены многолетние наблюдения — в губе Дальне-Зеленецкой, характеризовалось низкой плотностью поселения особей (десятки особей) и относительной стабильностью динамики плотности поселения.

## Глава 9

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

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

Обилие *Macoma balthica* на исследованных участках варьировало в значительных пределах. Так, плотность поселений на разных участках составляла от 228 до 1230 экз./м<sup>2</sup>, а биомасса от 1,1 до 6,2 г/м<sup>2</sup> (табл. 9.1).

Плотность поселения взрослых особей *M. balthica* на участке в Сухой салме составляла  $1230 \pm 207$  экз./м<sup>2</sup>, а биомасса —  $6,2 \pm 1,17$  г/м<sup>2</sup>. На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от 1,1 до 15,7 мм. Размерная структура в Сухой салме характеризовалась бимодальностью с модальными классами 1,1 – 2,0 мм и 6,1 – 8,0 мм (рис. 9.1). Плотность поселения спата составляла  $4980 \pm 618$  экз./м<sup>2</sup>. Размерная структура спата на данном участке была мономодальная с максимумом при длине раковины 0,6 мм (рис. 9.1).

Плотность поселения взрослых моллюсков в Лисьей бухте составляла  $1200 \pm 199$  экз./м<sup>2</sup>, а биомасса —  $1,9 \pm 0,76$  г/м<sup>2</sup>. На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от 1,0 до 14,3 мм. Размерная структура в Лисьей бухте характеризовалась бимодальностью с модальными классами 1,1 – 3,0 мм и 8,1 – 10,0 мм (рис. 9.1). Плотность поселения спата составляла  $4040 \pm 832$  экз./м<sup>2</sup> (рис. 5). Размерная структура спата на данном участке была мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. 9.1).

Плотность поселения взрослых маком на участке в бухте Ключиха составляла  $476 \pm 291$  экз./м<sup>2</sup>, а биомасса —  $1,1 \pm 0,27$  г/м<sup>2</sup>. На участке были представлены моллюски с раковиной длиной от 1,3 до 11,5 мм. Размерная структура в бухте Ключиха характеризовалась бимодальностью с модальными классами 1,1 – 2,0 мм и 6,1 – 8,0 мм (рис. 9.1). Плотность поселения спата составляла  $4240 \pm 441$  экз./м<sup>2</sup>. Размерная структура спата на данном участке была мономодальная с максимумом при длине раковины 0,75 мм (рис. 9.1).

Плотность поселения *M. balthica* в проливе Подпахта составляла  $228 \pm 69$  экз./м<sup>2</sup>, а биомасса —  $1,9 \pm 1,21$  г/м<sup>2</sup>. 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. 9.1). Плотность

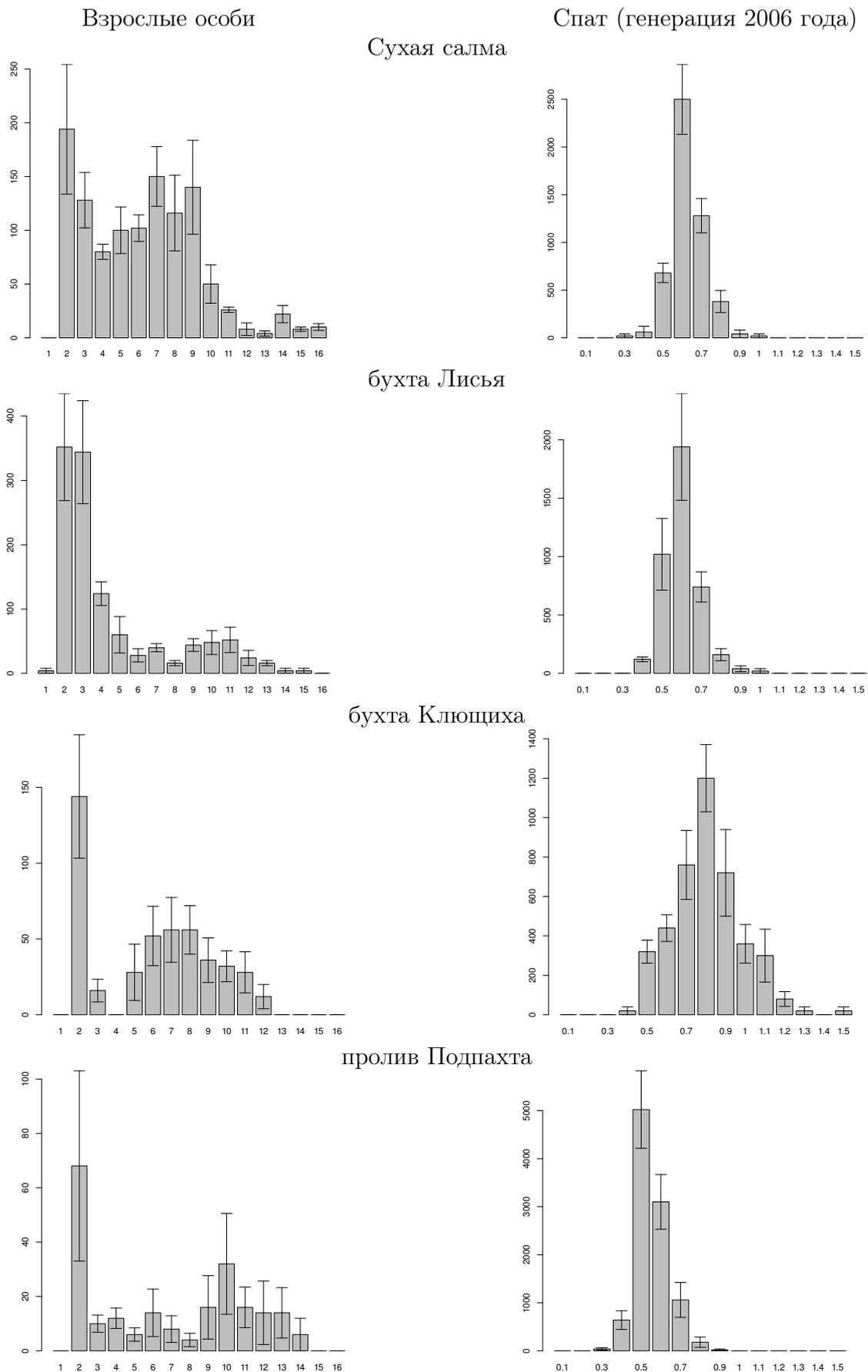


Рисунок 9.1. Размерная структура поселений *Mactra balthica* на участках в губе Чуца в 2006 году и спата, осевшего в данных поселениях

Примечание: по оси абсцисс — длина раковины, мм; по оси ординат — плотность поселения, экз./м<sup>2</sup>. Планки погрешностей соответствуют ошибкам средних

поселения спата составляла  $10060 \pm 1493$  экз./м<sup>2</sup>. Размерная структура спата на данном участке была мономодальная с максимумом при длине раковины 0,5 мм (рис. 9.1).

Для выявления связи плотности поселения спата с обилием (плотностью поселения и биомассой) взрослых маком был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. 9.2). Достоверная корреляция ( $r_S = -0,46$ ) была показана между плотностью поселения спата и средней плотностью поселения 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 плотности поселения отдельных размерных групп взрослых маком. Для этого были выделены размерные группы с шагом 3 мм (рис. 9.2, А). Достоверный отрицательный 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 плотностью поселения 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 плотностью поселения спата, то группа 12 – 14 мм, хотя и положительно коррелирует, но эта связь уже не достоверна (рис. 9.2, Б).

Поскольку объем выборки небольшой, то мощность корреляционного анализа невелика. Поэтому для оценки влияния плотности поселения взрослых маком на размеры пополнения был проведен дисперсионный анализ и оценена сила влияния факторов (табл. 9.3). Поскольку невозможно изолировать влияние условий на локальном участке и анализировать влияние только плотности поселения взрослых маком, то была выбрана иерархическая схема дисперсионного анализа, в которой фактор «участок» был вложен в фактор «плотность поселения крупных маком». По результатам дисперсионного анализа как плотность поселения взрослых особей, так и уникальный набор условий каждого участка достоверно влияют на количество маком, осевших в поселении, причем вариабельность от участка к участку выше, чем вариабельность, обусловленная высокой или низкой плотностью поселения взрослых особей в поселении.

Также исследованные участки отличались по суммарному обилию макрозообентоса (табл. 9.4). Наименьшее обилие макрозообентоса было отмечено на участке в бухте Ключиха ( $N = 1344 \pm 256,2$  экз./м<sup>2</sup>;  $B = 37,8 \pm 12,9$  г/м<sup>2</sup>). Большие плотности поселения были отмечены в Сухой Салме ( $N = 9381 \pm 2678$  экз./м<sup>2</sup>) и проливе Подпахта ( $N = 7169 \pm 4545$  экз./м<sup>2</sup>), но различия между этими участками недостоверное. Однако по биомассе макрозообентоса участок в Сухой Салме на порядок отличается от пролива Подпахта ( $B = 147,1 \pm 17,3$  г/м<sup>2</sup> и  $46,6 \pm 9,0$  г/м<sup>2</sup>, соответственно). Максимальное обилие макробентоса отмечено на участке в бухте Лисьей, где плотность поселения ( $42544 \pm 4753,4$ ) достоверно отличается от всех других участков, а биомасса достоверно больше, чем в проливе Подпахта и бухте Ключиха, но не отличается от аналогичного показателя в Сухой Салме.

Для выявления связи плотности поселения и биомассы макрозообентоса с плотностью поселения спата *M. balthica* был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. 9.5). Достоверной корреляции между плотностью поселения спата макомы с суммарными плотностью поселения и биомассой макрозообентоса обнаружено не было.

Таким образом, оседание спата широко варьирует в пределах локальных акваторий. Причем уникальное сочетание условий, характерных для каждого поселения, то есть локальный участок, оказывает значительное влияние на плотность поселения спата. В то же время удалось показать влияние плотности поселения крупных маком на величину оседания.

Таблица 9.1. Характеристики обилия взрослых *Macoma balthica* и спата на участках в губе Чула 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 плотность поселения взрослых маком в поселении, экз./м<sup>2</sup>;  $B_{ad}$  — средняя биомасса взрослых маком в поселении, г/м<sup>2</sup>;  $N_{juv}$  — средняя плотность поселения спата маком в поселении, экз./м<sup>2</sup>. В скобках приведена точность учета  $d$  в процентах.

Таблица 9.2. Корреляция плотности поселения 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 плотность поселения 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.

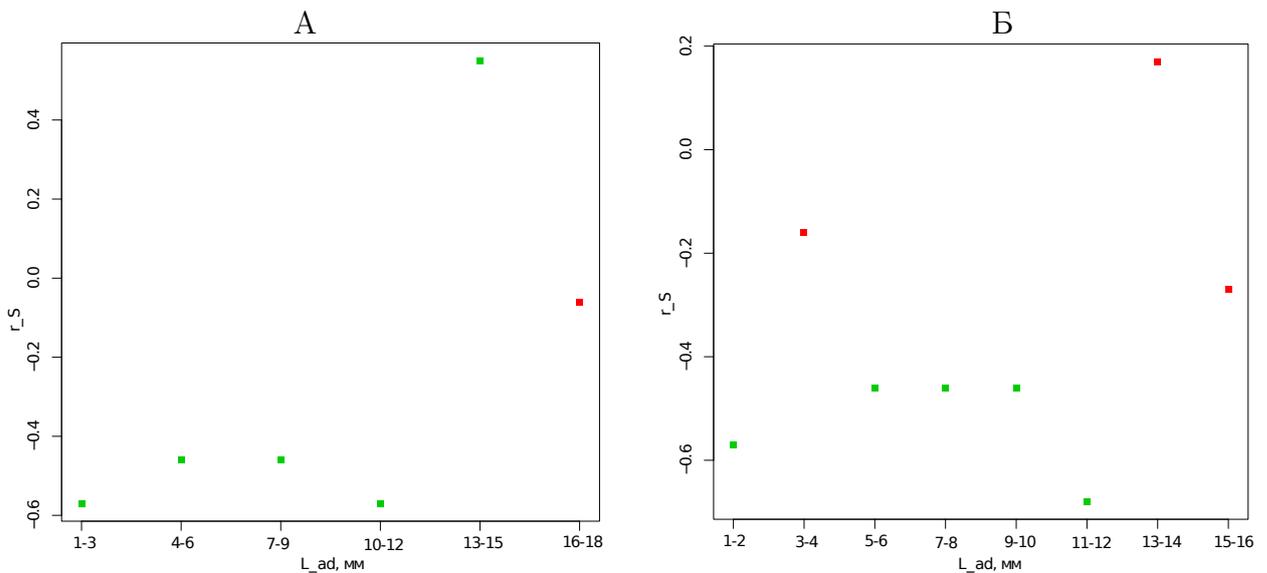


Рисунок 9.2. Изменение силы и характера корреляции плотности поселений спата с плотностью поселений взрослых особей, с учетом размерной характеристики последних  
Примечание:  $r_S$  — значение рангового коэффициента корреляции Спирмена;  $L_{ad}$  — длина взрослых особей, мм.

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

Таблица 9.3. Анализ структуры варiances (иерархический дисперсионный анализ) показателей плотности поселения спата маком в градиентах плотности взрослых маком в поселениях и местоположения участка

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

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

Таблица 9.4. Характеристики общего обилия макрозообентоса на участках в губе Чуша в 2006 году

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

Таблица 9.5. Корреляция плотности поселения спата *M. balthica* с обилием макробентоса в поселениях

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

Примечание:  $N_{fauna}$  — средняя плотность поселения 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.

## Глава 10

# Динамика пополнения поселений *Macoma balthica* в Белом море

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

### Размер моллюсков *M. balthica* в возрасте 1 года

Поскольку в мониторинговых исследованиях в вершине Кандалакшского залива фиксировалась только длина раковины без определения возраста, то в 2012 – 2013 году были проведены измерения длин колец зимней остановки роста у особей длиной менее 3 мм (рис. 10.1, А). Данные получены для участков на о. Горелый, в эстуарии р. Лувеньги и в Западной Ряшковой салме. Распределение измеренных особей по возрастам представлено на рис. 10.1, В.

Особь возрастом 1+ с различных горизонтов литорали острова Горелый не различаются по размеру (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 3,12, p = 0,37$ ), поэтому в дальнейшем мы рассматриваем их как одну группу (рис. 10.2).

По результатам теста Краскел-Уоллиса однолетние моллюски с разных участков различались по длине (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 17,6, p = 0,00015$ ) (рис. 10.3, поэтому было проведено попарное сравнение участков (табл. 10.1). Размер однолетних особей не различался на участках, расположенных в районе Лувеньгских шхер (о. Горелый и эстуарий р. Лувеньги), и отличался от особей из Западной Ряшковой салмы.

Для определения границ размерно-возрастных классов *Macoma balthica* возрастом 0+, 1+ и 2+ были рассчитаны средние размеры особей каждого возраста (табл. 10.2). Пограничный размер между двумя когортами рассчитывали как середину между средними размерами особей в когорте. Таким образом, в дальнейшем маком из поселений в акватории Лувеньгских шхер длиной менее 1,2 мм рассматривали как спат, а длиной от 1,2 до 1,8 мм — как особей возрастом 1+. Для поселений на о. Ряшков пограничные значения составили 1,3 и 1,9, мм соответственно. Для поселения на о. Ломнишном мы использовали данные, полученные для о. Ряшкова, как географически наиболее близкой акватории.

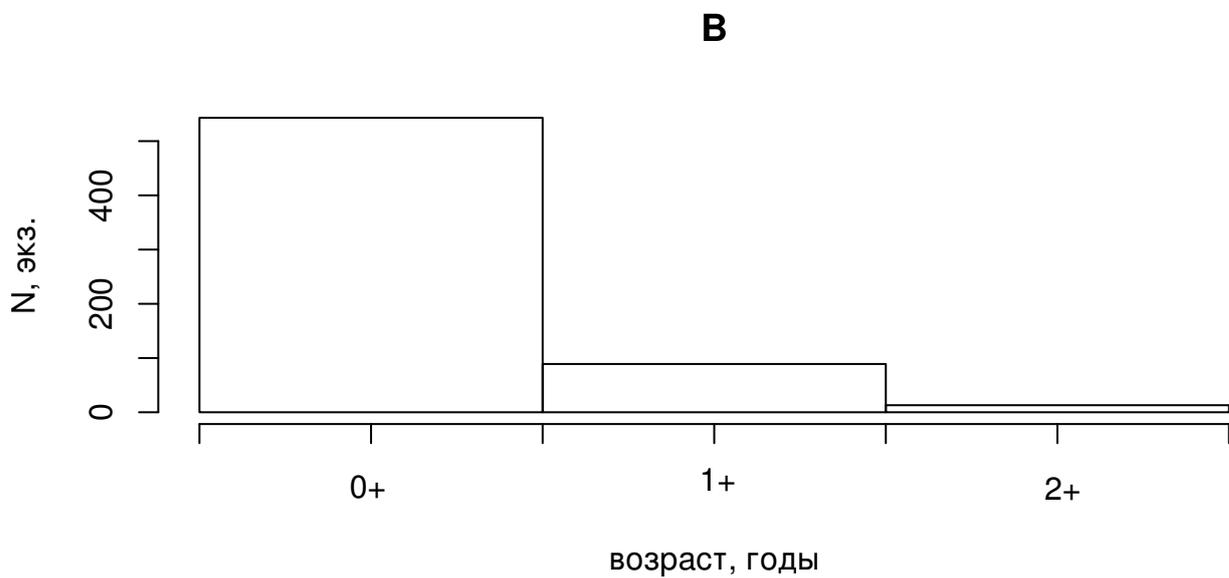
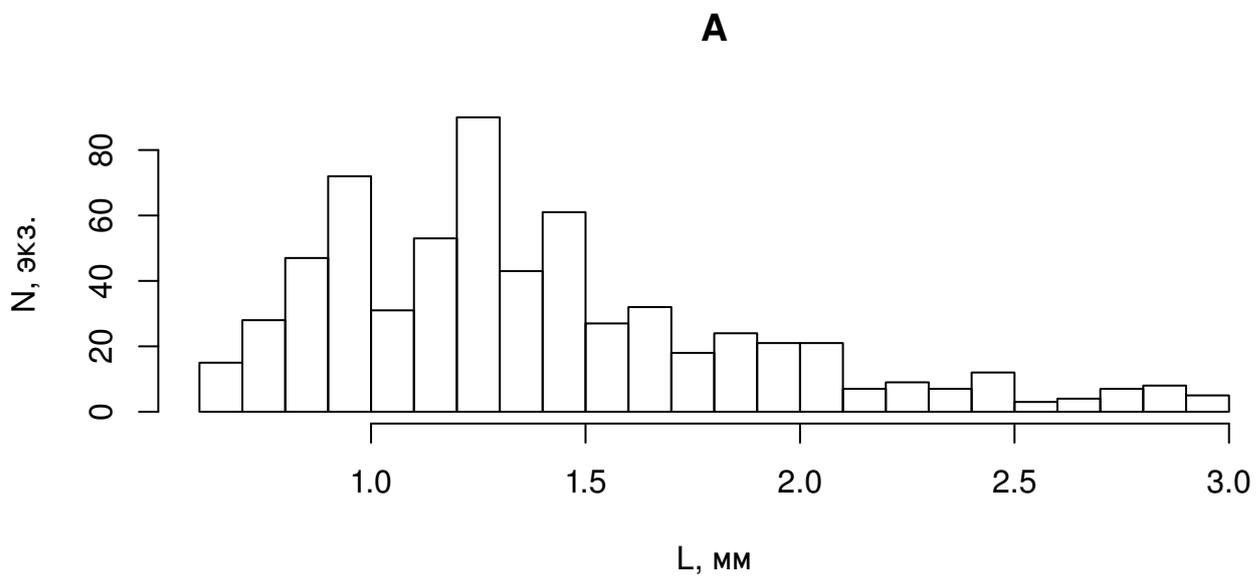


Рисунок 10.1. Распределение моллюсков *M. balthica* длиной менее 3 см по размеру (А) и возрасту (В)

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

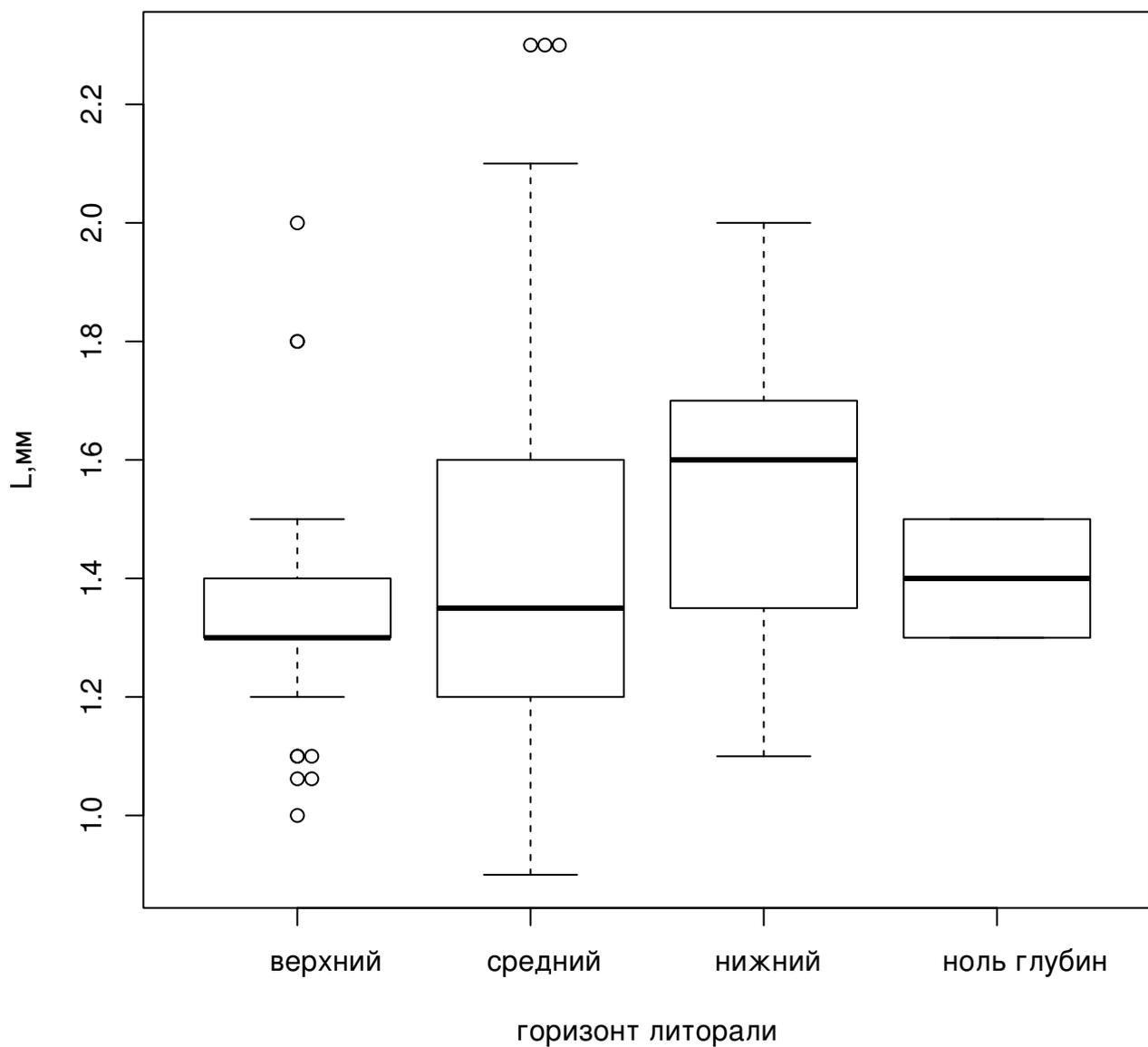


Рисунок 10.2. Размеры однолетних моллюсков *M. balthica* на разных горизонтах литорали о. Горелый

Примечание: L, мм —длина раковины. «Ящик» на графике соответствует 1 и 3 квантилю, жирная горизонтальная линия —медиана, «усы» —1,5 межквартильных размаха. Точками обозначены отскакивающие варианты, выпадающие за 1,5 межквартильных размаха

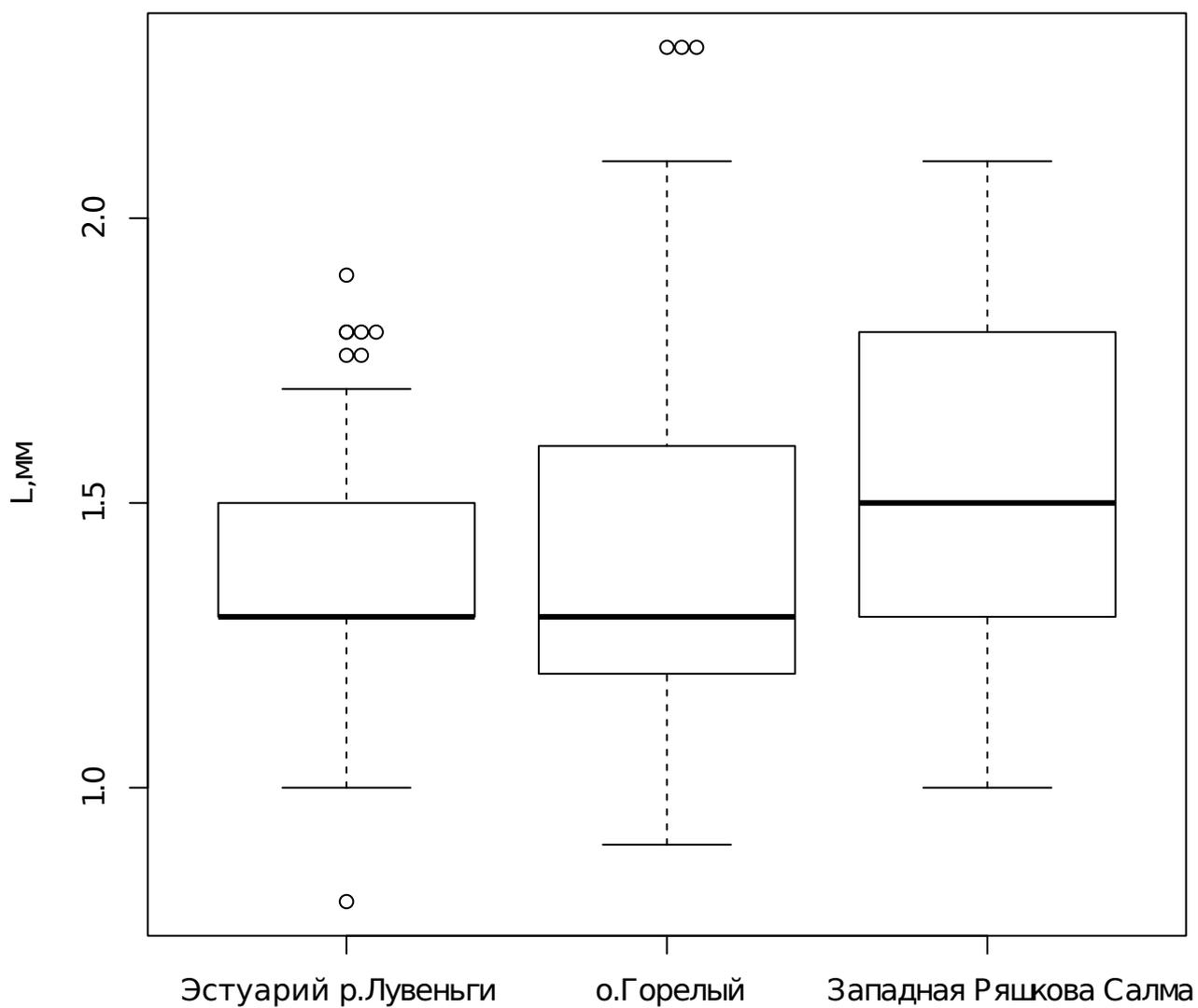


Рисунок 10.3. Размеры однолетних моллюсков *M. balthica* на разных участках литорали  
 Примечание: L, мм —длина раковины. «Ящик» на графике соответствует 1 и 3 квартилю, жирная горизонтальная линия —медиана, «усы» —1,5 межквартильных размаха

Таблица 10.1. Результаты множественного сравнения длины однолетних *Macoma balthica* на различных участках методом Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference').

участки	различия средних	p-value	достоверность различий
о. Горелый — эстуарий р. Лувеньги	0,053	0,2	
о. Горелый — Западная Ряшкова салма	0,11	0,005	**
эстуарий р. Лувеньги — Западная Ряшкова салма	0,17	0.00002	***

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

Таблица 10.2. Средние размеры *Macoma balthica* в возрасте до 3 лет на различных участках.

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

Примечание: В ячейках указано среднее арифметическое с ошибкой.

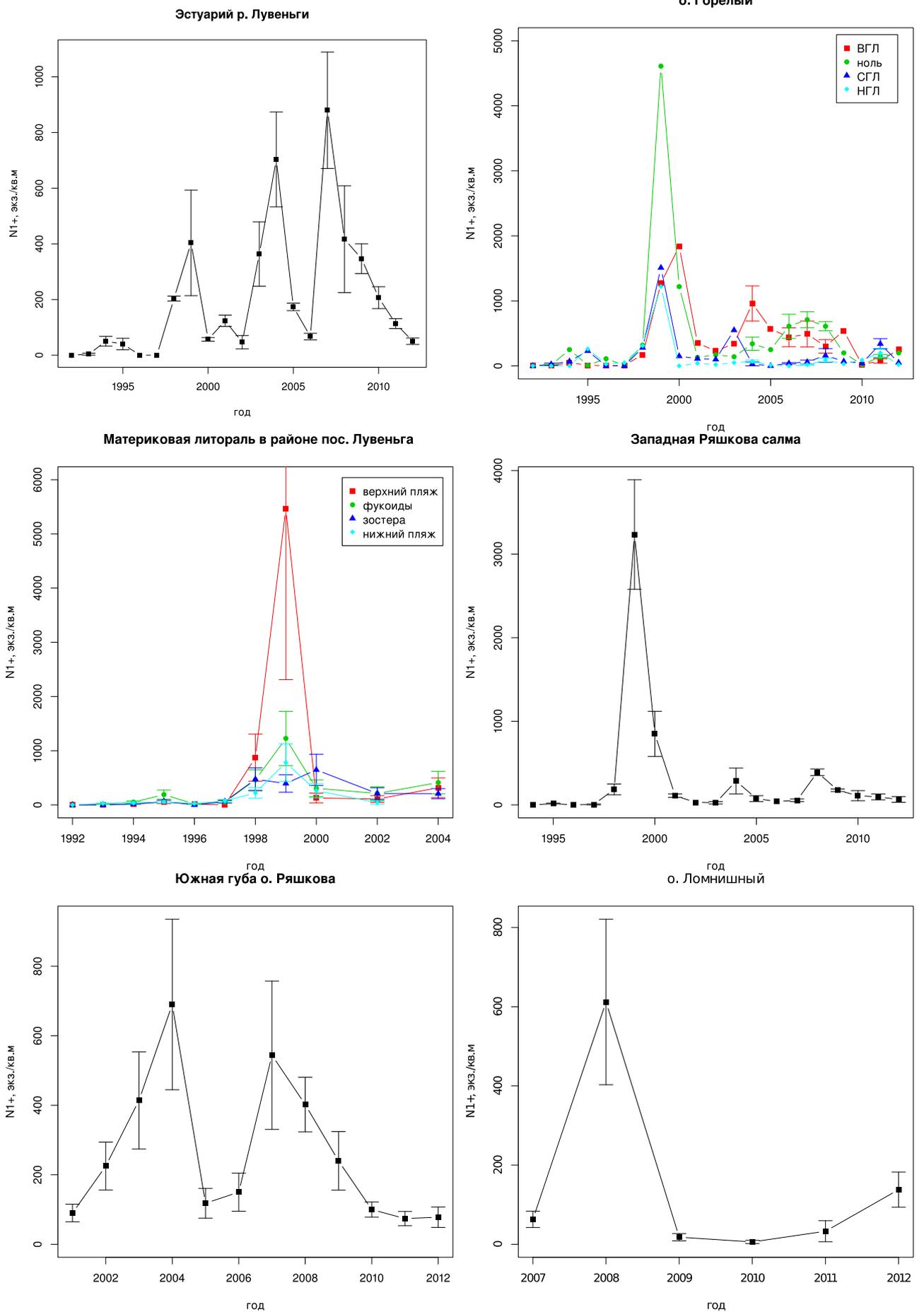


Рисунок 10.4. Динамика плотность поселения однолетних особей *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива

Таким образом были получены данные по динамике плотности поселения однолетних маком на 6 мониторинговых участках (рис. 10.4). Плотность поселения однолетних особей значительно варьирует год от года. В некоторые годы макомы возрастом 1+ отсутствуют в поселениях. Максимальные плотности поселений однолетних особей варьировали между участками от 600 на Ломнишном до 5500 экз./м<sup>2</sup> на верхнем горизонте материковой литорали в Лувеньге.

Важно отметить, что именно флуктуации плотности поселения однолетних особей во многом определяют изменения общего обилия маком (рис. 10.5). Корреляция между данными показателями показывает сильную связь (*Spearman*  $\rho = 0,83, p < 0,0001$ ).

Для проверки связи размера пополнения с плотностью поселения половозрелых особей в поселении мы использовали плотность поселения маком крупнее 8 мм, поскольку в Белом море показано (Семенова, 1980; Максимович, 1985), что ключевым фактором для возможности половозрелости является именно размер (рис. 10.6). Коэффициент корреляции Спирмена между указанными параметрами был достоверный, но низкий (*Spearman*  $\rho = 0,39, p < 0,0001$ ).

Если при размножении формируется общий личиночный пул, а в дальнейшем на выживаемость влияют зимние условия, можно предположить, что географически близкие поселения должны пополняться синхронно. Мы проверили гипотезу о синхронности пополнения поселений при помощи корреляции Мантеля (табл. 10.3). Синхронность в пополнении была показана для ряда участков. В поселении на о. Горелом успешные пополнения происходили синхронно с поселениями на материковой литорали в Лувеньге и двумя участками литорали на о. Ряшкове (Южная губа и Западная Ряшкова салма). Также элементы синхронности были отмечены для поселений на о. Ряшкове с участком в эстуарии р. Лувеньги, и участка в Западной Ряшковой Салме с Лувеньгой.

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

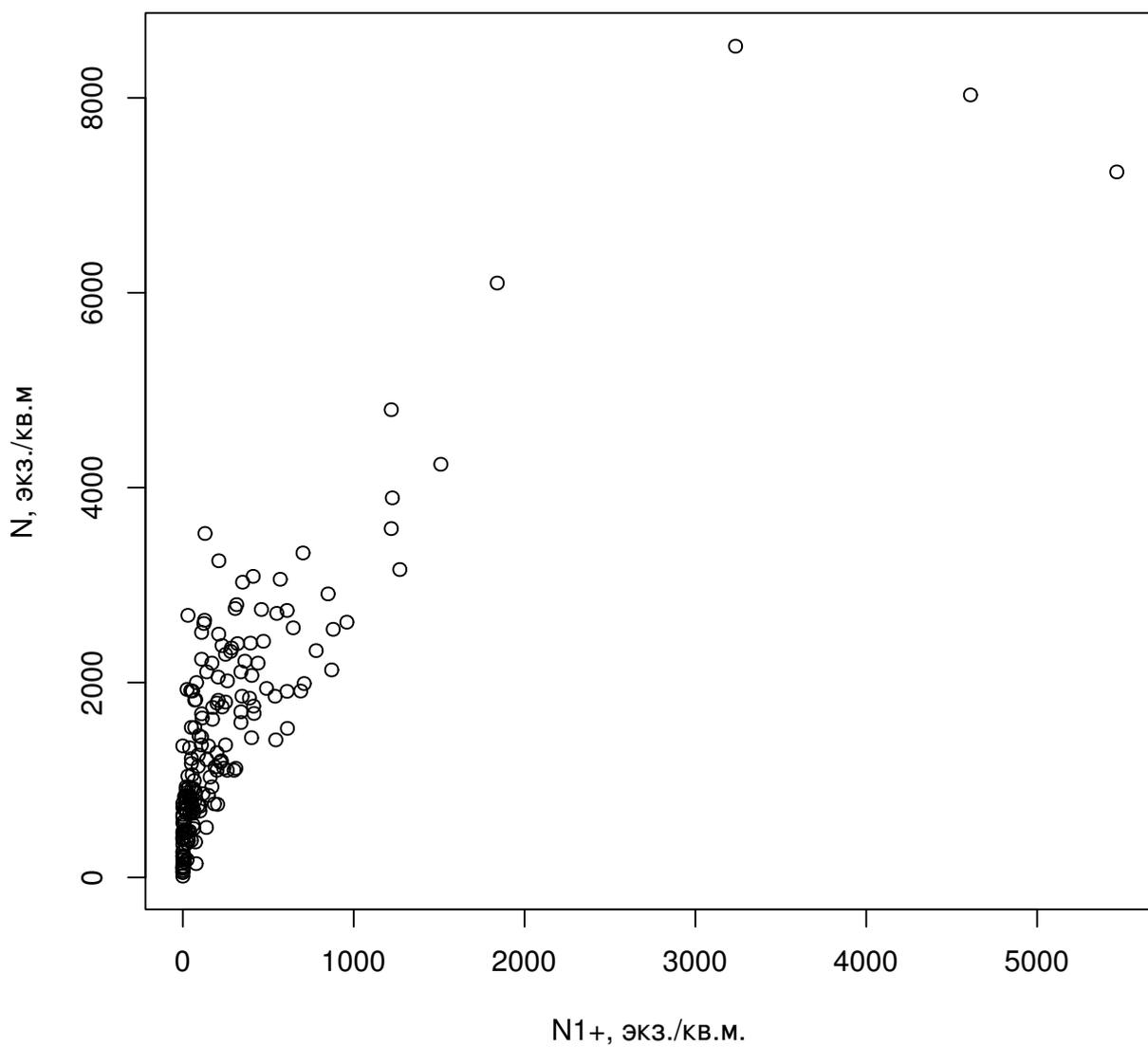


Рисунок 10.5. Соотношение общей плотности поселения *Macoma balthica* и плотности поселения особей возрастом 1+

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

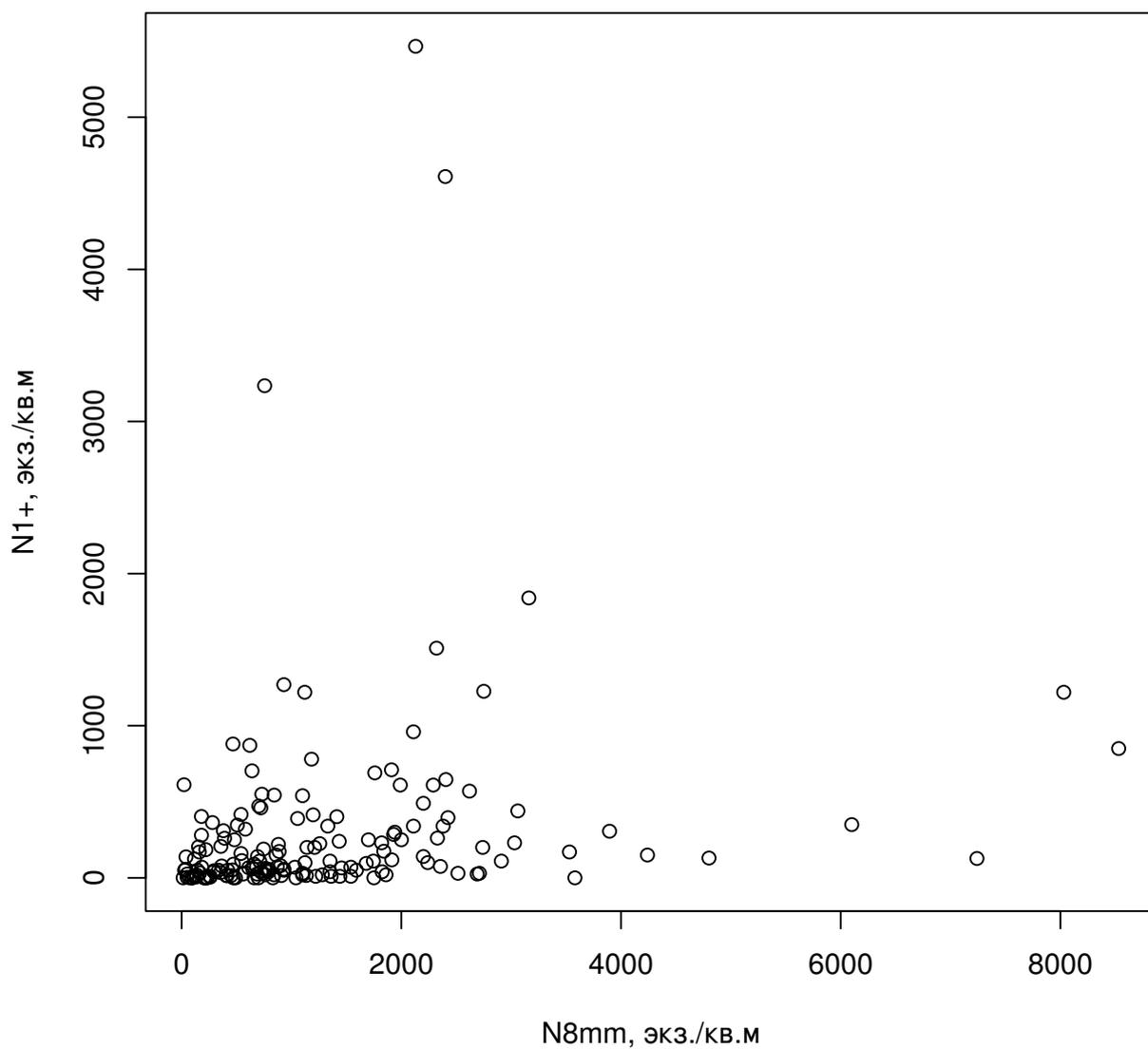


Рисунок 10.6. Связь плотности поселения однолетних особей *Macoma balthica* и количества половозрелых особей в год их оседания

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

Таблица 10.3. Синхронность динамики пополнения поселений *Macoma balthica*

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

Примечание: нижняя треугольная матрица — значение теста Мантеля, верхняя треугольная матрица — уровень значимости, определенный пермутационным методом.

Желтым выделены значения с уровнем значимости < 0,05.

NA — ряды не пересекаются во времени.

# Глава 11

## Обсуждение результатов.

Исследованные нами поселения были достаточно разнообразны по географии и абиотическим характеристикам. В Белом море изучаемые поселения были расположены в основном в вершине Кандалакшского залива, кроме того, мы располагаем данными о поселениях маком в губе Чуна. В Баренцевом море обследованы поселения вдоль значительной части Мурманского побережья. Наиболее полно были обследованы губы Восточного Мурмана.

В исследовании представлены поселения, расположенные как на материковой литорали (бухта Лисья, пролив Подпахта, Лувеньга), так и на островах (два участка на о. Кереть, два участка на о. Ряшков, о. Ломнишный, о. Горелый Лувеньгских шхер). Два участка (эстуарий р. Лувеньги, Сухая салма) расположены в области влияния эстуариев рек (Лувеньга и Кереть, соответственно) и характеризуются пониженной соленостью по сравнению с остальными. Разнообразна и степень прибойности: от прибойной литорали в б. Ключиха до затишных губ (участки в Сухой салме, в Южной губе о. Ряшкова, на о. Горелом). Таким образом, участки биотопически разнородны и относительно полно характеризуют разнообразие илисто-песчаных литоралей в Кандалакшском заливе.

В Баренцевом море исследованные нами поселения расположены в основном в относительно крупных материковых губах. Согласно представлениям Е.Ф. Гурьяновой и П.В. Ушакова (Гурьянова, Ушаков, 1929) на Восточном Мурмане преобладают открытые неглубокие губы с крайне обедненной фауной, и лишь в отдельных более закрытых губах наблюдается развитие богатых сообществ на мягких грунтах. Все исследованные нами губы относились к достаточно закрытым акваториям, то есть в местах, где можно ожидать максимального развития поселений маком.

Соленостная толерантность взрослых особей *M. balthica* достаточно высока (Наумов, 2006), однако соленость может играть роль на начальных стадиях развития. В целом, исследованный район в Баренцевом море характеризуется соленостью близкой к океанической. Характерно, что все поселения на Западном и Восточном Мурмане расположены в губах, в которые впадают небольшие реки или ручьи, то есть находятся в распресненных условиях. Соленость в Кольском заливе ниже океанической за счет впадения в кут залива крупных рек Колы и Туломы, и таким образом участки, расположенные вне губ с локальным стоком, тоже находились в распресненных условиях. Тем не менее, невозможно утверждать, что распределение маком на Мурмане находится под влиянием солености, так как невозможно изолировать несколько важных абиотических фактора: соленость, характер грунта и степень прибойности/закрытости акватории, поскольку для Мурманского побережья характерно наличие берегового стока в закрытых губах (Гурьянова, Ушаков, 1929; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930). Белое море в целом характеризуется пониженной соленостью и ее среднегодовое значение не превышает 25‰. В данной акватории нельзя говорить о приуроченности поселений маком в локальному береговому стоку, и среди ис-

следованных участков были как участки, находящиеся под влиянием рек и ручьев, так и вне зоны влияния оных.

*M. balthica* — обитатель мягких грунтов. По данным А. Д. Наумова, в Белом море 35% находок данного вида относятся к биотопам с илистыми грунтами и 46% — с песчаными. Исследованные нами участки представляли собой песчаные отмели с различной примесью ила, то есть относились к типичным местообитаниям маком. Интересно, что в Белом море максимальные биомассы *M. balthica* отмечены на мелко-гравийном грунте (Наумов, 2006), что хорошо прослеживается на наших данных: биомасса на литорали в Западной Ряшковой салме выше, чем на других участках.

Моллюски *M. balthica* — амфибореальный вид. По Американскому побережью Атлантики вид распространен на север до Лабрадора. В Европейской части ареала *M. balthica* заходит в арктические моря, и встречается в Норвежском, Баренцевом, Белом и Карском морях. Наиболее северной точкой считается Шпицберген (Зацепин, Филатова, 1968).

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

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

Таким образом, абиотические и биотические характеристики в изученных местообитаниях позволяет говорить, что мы имели дело с типичными для исследованных акваторий биосистемами.

## 11.1 Структура поселений *Macoma balthica*

### 11.1.1 Обилие *Macoma balthica* в европейской части ареала

Полученные для Белого и Баренцева данные хорошо согласуются с литературными данными об этих регионах. Так, по нашим данным, на литорали Кольского залива плотность поселений *M. balthica* составляла около 1000 экз./м<sup>2</sup>, что хорошо соотносится с результатами, полученными ранее для других областей данной акватории. Л. Басова, обладая данными по большему количеству участков в Кольском заливе, приводит средние показатели плотности поселения маком  $802 \pm 273$  экз./м<sup>2</sup> при максимальном значении 2900 экз./м<sup>2</sup> (Басова, 2004). На Восточном Мурмане плотность поселения *M. balthica* в основном не превышала 100 экз./м<sup>2</sup>, лишь на одном участке достигая 500 экз./м<sup>2</sup>. И. Я. Агарова с соавторами (Агарова [и др.], 1976) даёт оценку плотности поселения *M. balthica* крупнее 5 мм для разных сообществ Дальнего пляжа губы Дальне-Зеленецкой в 1973 году от 12 до 42 экз./м<sup>2</sup> (рис. 11.1). Плотность поселения *Macoma balthica* на Дальнем пляже в 1973 году была сравнима с таковой в 2002 – 2006 годах (табл. 11.1).

Для Белого моря максимальные плотности поселения по нашим данным сравнимы с приводимыми в работе А.Д. Наумова (Наумов, 2006) максимальными значениями для

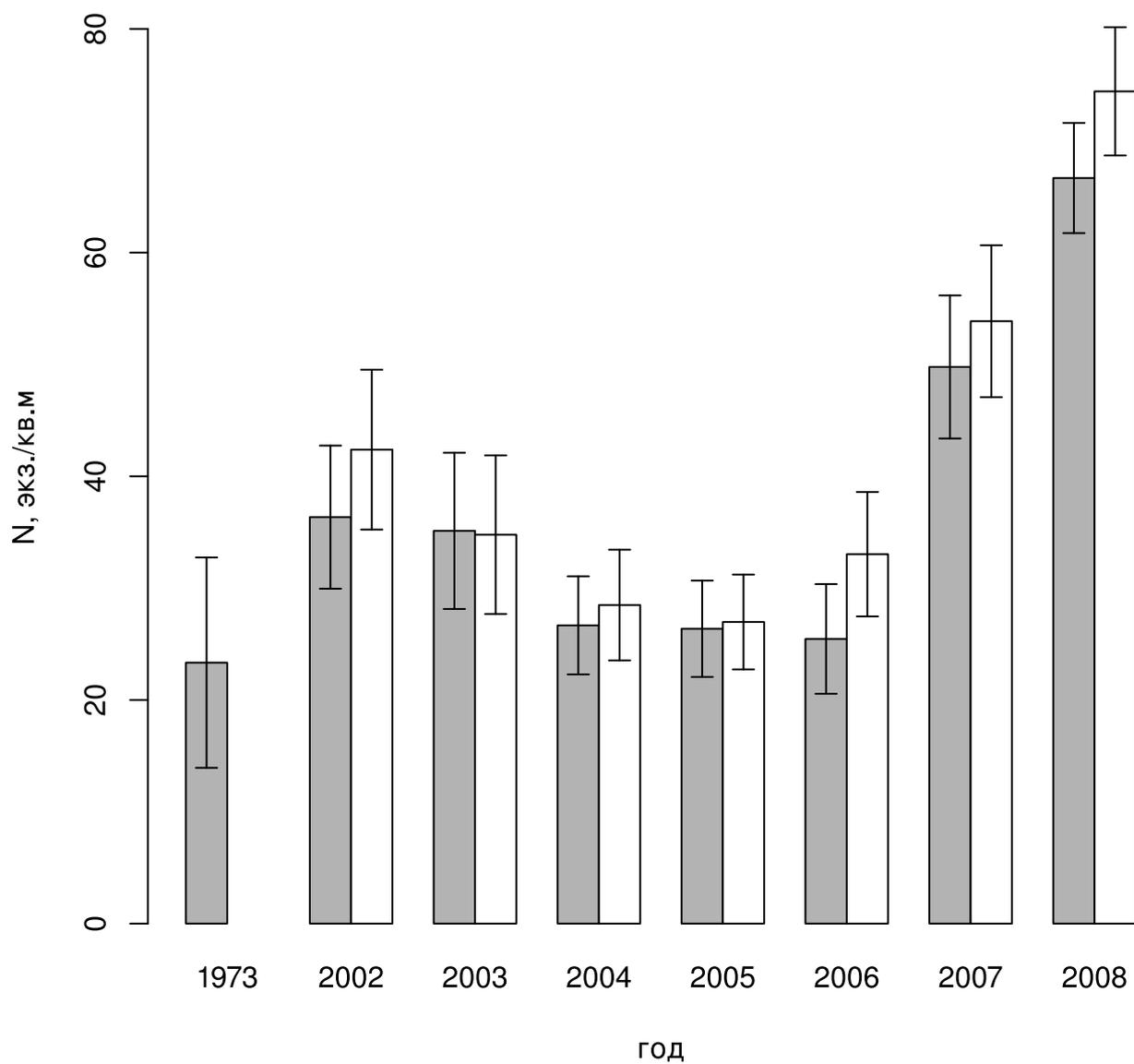


Рисунок 11.1. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* на литорали Дальнего пляжа г. Дальне-Зеленецкой (Баренцево море)

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

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

Таблица 11.1. Сравнение плотности поселения *Macomia balthica* на Дальнем пляже губы Дальне-Зеленецкой в 1973 году и 2002 – 2008.

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

Белого моря (4581 экз./м<sup>2</sup> в Оленьей салме в куту Кандалакшского залива). Размах варьирования плотности поселения маком по данным других мониторинговых программ в Кандалакшском заливе Белого моря аналогичен нашим наблюдениям — от нескольких десятков особей до 1 – 3 тысяч особей на квадратный метр (Семенова, 1974; Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Varfolomeeva, Naumov, 2013).

Для сравнения наших данных по Белому и Баренцеву морям с данными по обилию маком в других частях европейской части ареала была собрана опубликованная информация о среднем обилии особей *M. balthica* в различных акваториях (прил. Ж). Из анализа исключали данные об обилии сеголетков, и учитывали только информацию об обилии особей старше 1 года. Полученные данные визуализировали на карте (рис. 11.2). Плотность поселения *M. balthica* на Западном Мурмане и в Кольском заливе была сравнима с аналогичными показателями для Белого моря, Балтийского моря и северной части Норвежского моря (Семенова, 1974; Aschan, 1988; Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Bonsdorff, Norkko, Boström, 1995; Boström, Bonsdorff, 2000; Oug, 2001; Laine [et al.], 2003; Хайтов [и др.], 2007; Varfolomeeva, Naumov, 2013). Плотности поселения маком, сходные по величине с отмеченными на Восточном Мурмане, характерны для Норвежского и Северного морей (включая Ваттово море) (Brady, 1943; Sneli, 1968; Strömngren, Lande, Engen, 1973; Beukema, 1976; K. Jensen, J. Jensen, 1985; J. Jensen, Nøst, Stokland, 1985; Madsen, K. Jensen, 1987; Beukema, 1979; Zwarts, Wanink, 1993; Reise, Herre, Sturm, 1994) (рис. 11.2).

Плотность поселения в сублиторали Восточного Мурмана (Ивановская губа) была выше, чем плотность поселения моллюсков на литорали (рис. 5.4). В верхней сублиторали Печорского моря (восточная часть Баренцева моря, Denisenko [et al.], 2003) плотность поселения маком была в два раза ниже, чем отмеченная нами, однако также была значительно выше обилия данного вида на литорали Восточного Мурмана (см. приложение Ж). Более высокие плотности поселения маком в верхней сублиторали относительно литорали отмечены для некоторых участков в Белом море (Семенова, 1974), хотя чаще отмечается обратный эффект (Семенова, 1974; Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991).

При описании распределения обилия видов в ареале часто используют т. н. гипотезу об обилии в центре «abundant centre hypothesis», постулирующую, что максимальное обилие вида характерно для центральной части ареала, но снижается по направлению к границам ареала (Sagarin, Gaines, Gaylord, 2006). Корреляция между географической широтой и средним обилием маком оказалась слабой, но достоверной (коэффициент Спирмена:  $r_s = 0,38$ ,  $p = 0,003$ ). Слабость данной связи определяется большим размахом варьирования плотности поселения моллюсков не только в пределах одного региона, но и для одного поселения в разные периоды времени (рис. 11.3). Возможно, более показательнее рассматривать максимальные средние значения, поскольку они показывают, какого максимального значения может достигать обилие в данном регионе. По данным, представленным на рисунке 11.3, видно, что максимальная средняя плотность поселения маком монотонно увеличивается с широтой. Таким образом, распределение вида *M. balthica* в европейской части ареала может быть описано как увеличивающееся к северу («ramped north») (Sagarin, Gaines, 2002).

Максимальные средние плотности поселения маком в пределах европейской части ареала отмечены для Белого и Балтийского морей (рис. Ж). Интересно, что оба этих водоема характеризуются пониженной соленостью (Добровольский, Залогин, 1982). Возможно, в условиях пониженной солености конкуренция оказывается ниже, за счет исчезновения более стеногалинных видов, и макома может достигать большего обилия. Также на обилие может влиять доступность пищевых ресурсов. Такой эффект известен при сравнении условий обитания в отдельных поселениях. Л. Басовой для Кольского залива была показана достоверная положительная корреляция между плотностью поселения *M. balthica* и содержанием органических веществ в грунте (Басова, 2004). Мы не обнаружили подобной

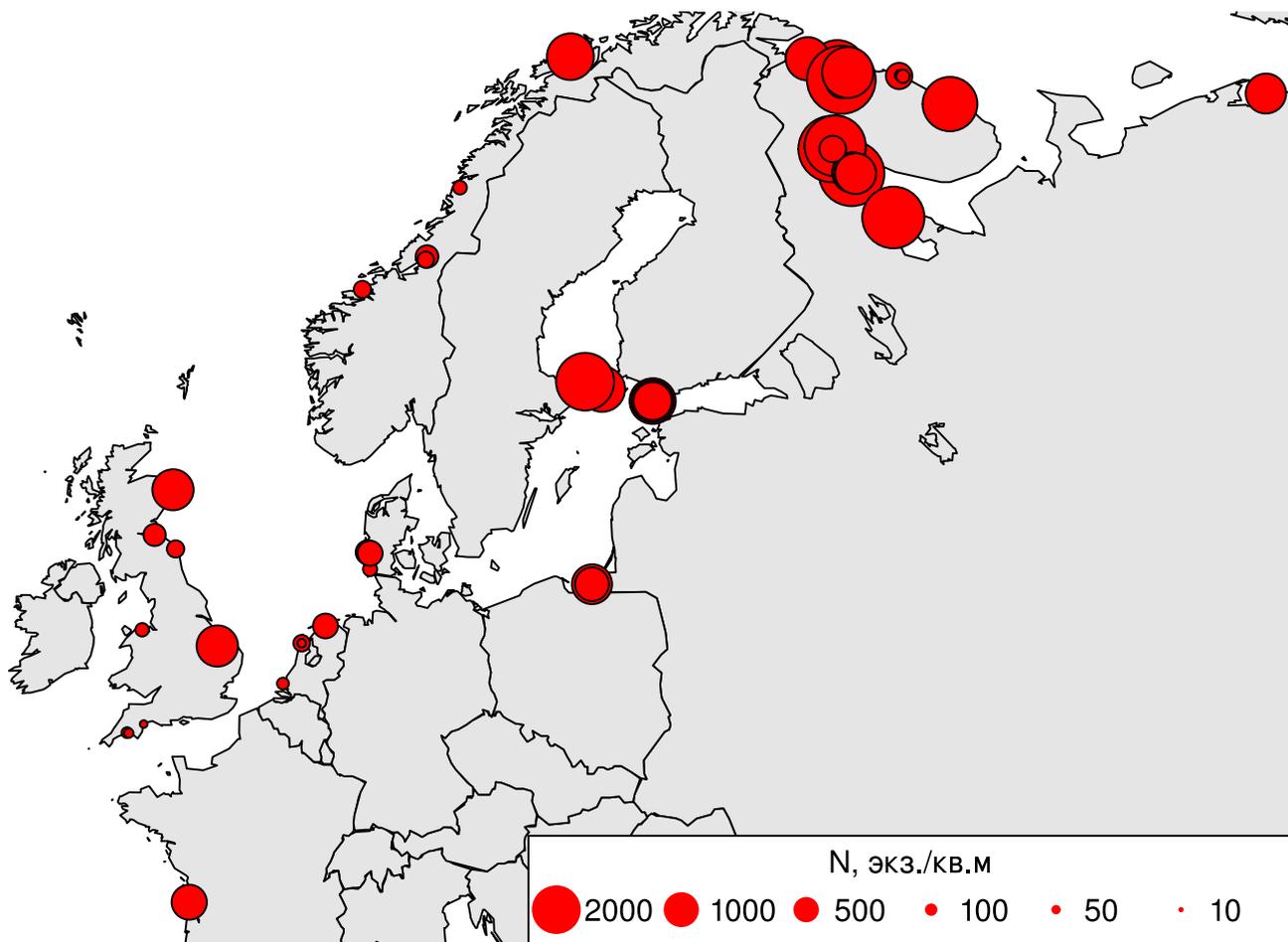


Рисунок 11.2. Плотность поселения *Macoma balthica* в европейской части ареала  
 Примечание: Площадь кругов пропорциональна средней плотности поселения (N) моллюсков, экз./м<sup>2</sup>  
 Источники данных см. в прил. Ж.

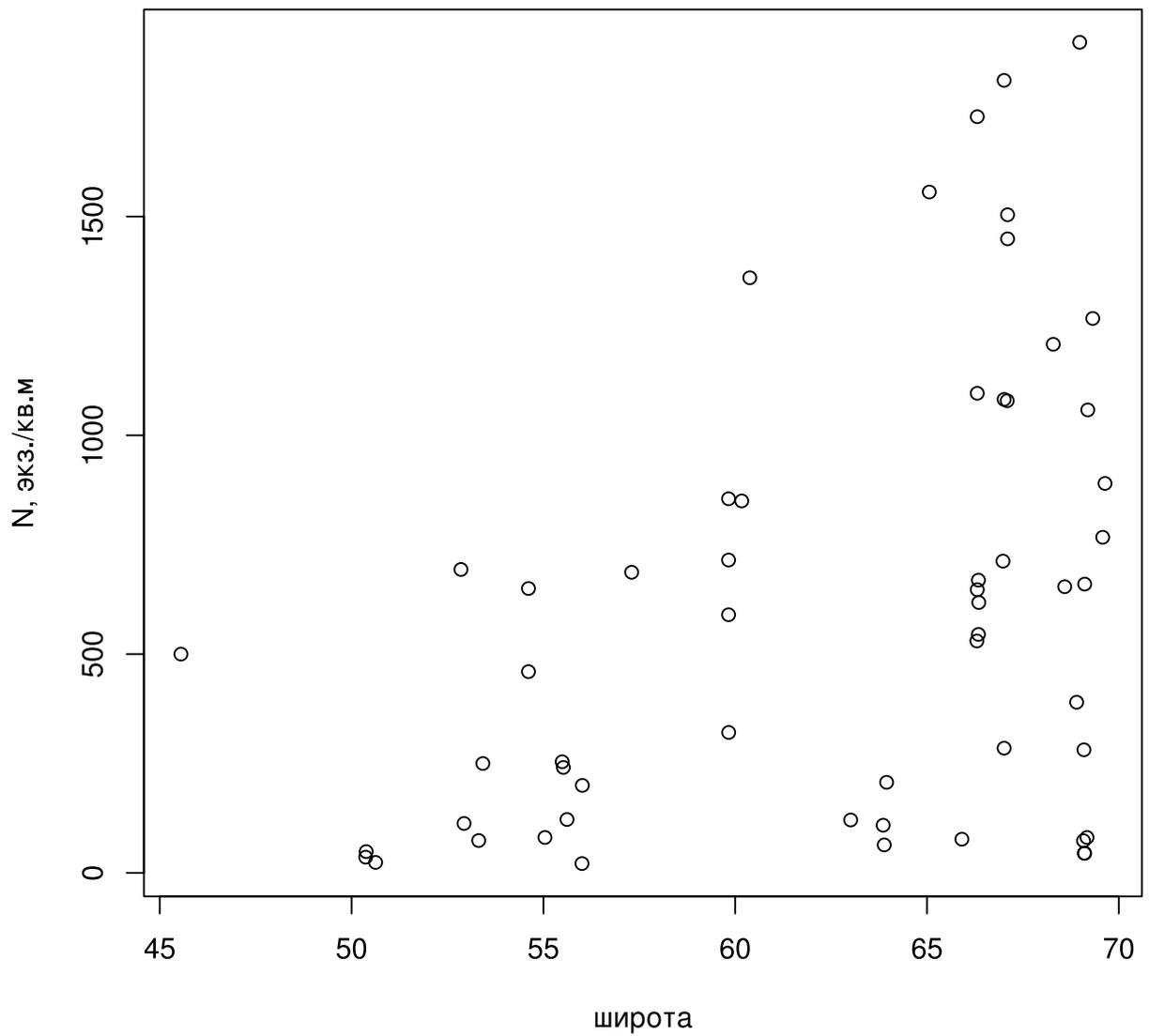


Рисунок 11.3. Изменение плотности поселений *Macoma balthica* с географической широтой  
 Примечание: N — средняя плотность поселения *M. balthica*, экз./м<sup>2</sup>

закономерности, в то же время, по нашим данным, плотность поселения маком достоверно коррелировала с долей песчаной фракции. Была показана прямая связь с мелким песком и обратная — с крупным (табл. 5.5). Обычно предполагается, что предпочтение особями более мелкодисперсных грунтов связано с более высокой концентрацией органических веществ в таком грунте. Хотя часто концентрация органических веществ положительно коррелирует с долей мелкого песка и алевро-пелита (Бубнова, 1972; Басова, 2004), для исследованных участков на статистическом уровне этого не показано, хотя и наблюдается тенденция к этому. Показано (Olafsson, 1989), что на песчаном грунте *M. balthica* начинают питаться не как собирающие детритофаги, а как фильтраторы. Таким образом, основную роль начинают играть не органические вещества в осадках, растворенные в воде. В таком случае наличие в Кольском заливе поселков и городов, в которых есть бытовые стоки, может объяснять более высокое обилие маком именно в данной акватории.

Для сравнения оценок биомассы моллюсков *M. balthica*, полученных в ходе данного исследования, с данными по европейской части ареала была собрана опубликованная информация о средней биомассе особей *M. balthica* в различных акваториях (прил. Ж). Мы использовали данные о биомассе, измеренной как суммарный сырой вес особей в поселении. Для того чтобы расширить географию наблюдений, данные о сухом весе и беззольном сухом весе были пересчитаны в сырой вес с использованием пересчетных коэффициентов (Ricciardi, Bourget, 1998). Максимальная биомасса была отмечена в центральной части ареала — в Северном и Балтийском морях (рис. 11.4). 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. Таким образом, распределение поселений с различной биомассой в целом соответствует гипотезе об обилии в центре (Sagarin, Gaines, 2002).

### 11.1.2 Особенности структуры поселений *Macoma balthica*

Для *M. balthica* описано бимодальное и мономодальное распределение особей (Segerstråle, 1969; Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Николаева, 1997; 1998). При массовом оседании личинок *M. balthica*, в зависимости от выживаемости сеголеток, возможно два варианта развития поселения. Если выживаемость хорошая, то можно наблюдать ежегодное смещение модального класса по оси размеров. При новом оседании личинок до полного отмирания особей первой генерации формируется бимодальное распределение. Другой описанный вариант — к следующему сезону сеголетки практически исчезают, и происходит новое оседание личинок. При повторении этой схемы наблюдается мономодальное распределение с доминированием по численности самых мелких особей (сеголеток) при практически полном отсутствии крупных особей. Естественно, при плохой выживаемости и отсутствии значительного оседания личинок поселение достаточно быстро отмирает (Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991).

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

Рассматривая динамику размерной структуры, можно говорить о двух ситуациях, которые мы наблюдали в исследованных поселениях. Наиболее распространена ситуация, в которой наблюдается смена типа структуры со временем. Сначала в поселении наблюдается мономодальная структура с преобладанием относительно молодых, и со временем мы можем наблюдать смещение модального класса по оси размеров. Через несколько лет происходит следующее успешное пополнение поселения молодью и формируется бимодальное распределение. Со временем происходит элиминация старших особей и, в зависи-

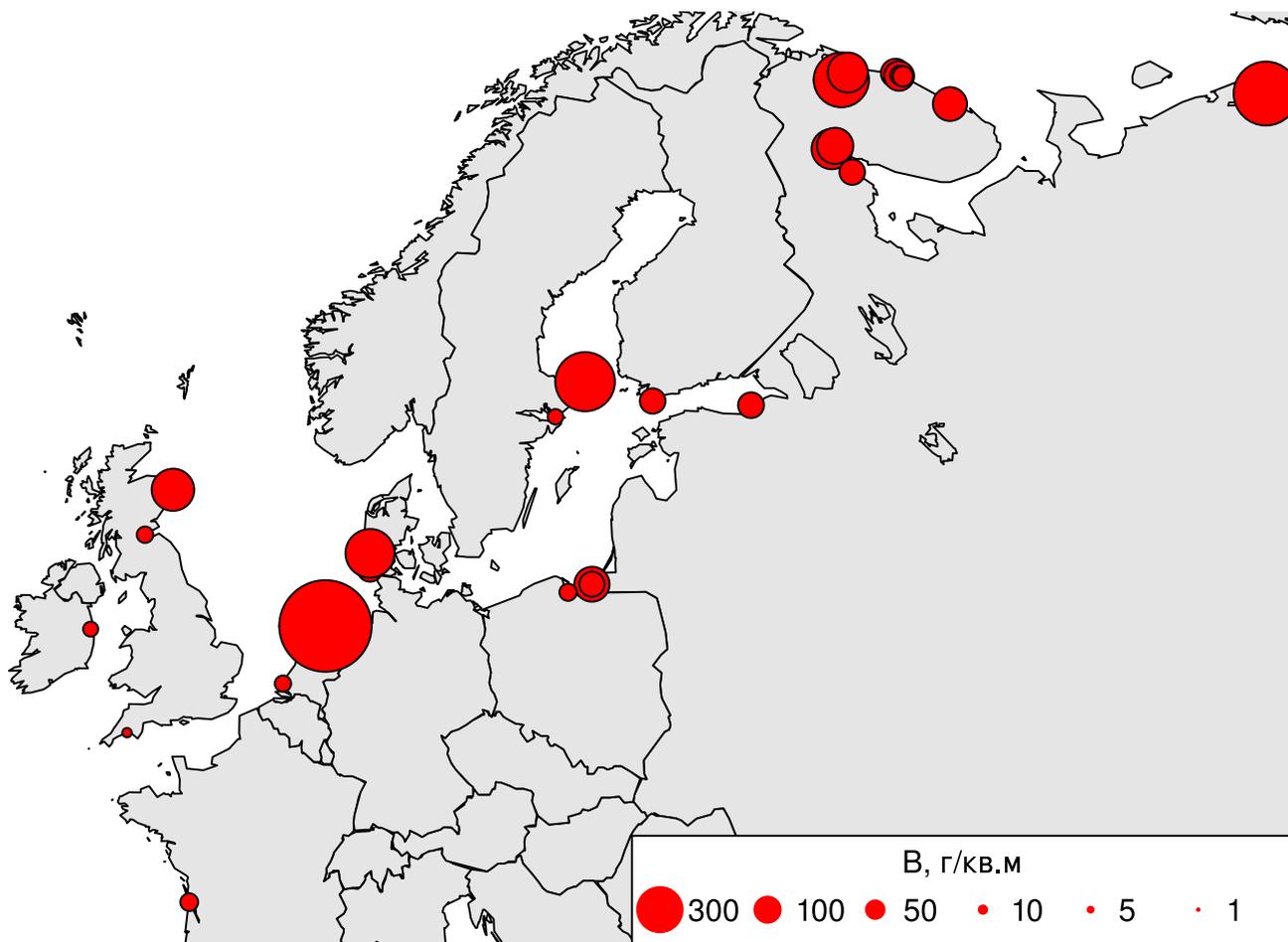


Рисунок 11.4. Биомасса *Macoma balthica* в европейской части ареала

Примечание: Площадь кругов пропорциональна средней биомассе (В) моллюсков, г/м<sup>2</sup>

Источники данных см. в прил. Ж.

мости от периода через который происходит следующее успешное пополнение поселения молодью, мы либо продолжаем наблюдать бимодальное распределение, либо оно вновь становится мономодальным. Такой тип динамики отмечен нами для всех поселений в районе Лувеньгских шхер, Западной Ряшковой салмы (прил. Г) и для Дальнего пляжа губы Дальне-Зеленецкая (прил. Д). Подобная картина была ранее описана для Сухой салмы в губе Чула Белого моря (Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991). В Балтийском море описан аналогичный тип динамики (Segerstråle, 1969).

Другой вариант динамики размерной структуры, по-видимому, менее распространен. Он выглядит как ежегодное повторение мономодальной размерной структуры в течение нескольких лет. Такой вариант был описан для поселений *M. balthica* в Южной губе о. Ряшкова и на о. Ломнишном (прил. Г). Интересно отметить, что оба поселения находились под влиянием хищной улитки *Amauropsis islandica* (Аристов, Гранович, 2011). Однако для того чтобы аргументированно говорить о влиянии хищников, необходимы отдельные исследования. Сходный тип динамики был описан для бухты Ключиха в губе Чула Белого моря (Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Gerasimova, Maximovich, 2013). Все участки, на которых описан подобный тип развития поселения, сходны по топическим условиям — песчаный пляж с минимальным заилением. Это подтверждает предположение, высказанное ранее (Gerasimova, Maximovich, 2013), что возможность формирования такого типа динамики может быть связана с расхождением по типу питания у молодых и взрослых маком. Для Балтийского моря было показано, что на илисто-песчаном грунте и взрослые, и молодые моллюски питаются как собирающие детритофаги, в то время как на песчаном грунте, в условиях активной гидродинамики, где молодь питаются как собирающие детритофаги, а взрослые — как фильтраторы (Olafsson, 1989). Аналогичное различие в пищевом поведении было показано и для Белого моря (О. Герасимова, 1988).

## 11.2 Скорость роста *Macoma balthica* как отражение условий обитания

Закономерности линейного роста двустворчатых моллюсков неоднократно являлись предметом специальных исследований. При этом с одной стороны рассматривают различия в ростовых характеристиках моллюсков одного вида в разных поселениях, а с другой анализируют неоднородность в характере роста особей в пределах локального местообитания (например, Segerstråle, 1960; Beukema, Cadee, Jansen, 1977; R. Thompson, Bayne, 1974; K. Jensen, 1993; Grant, Thorpe, 1991).

Известно, что на скорость роста влияют условия питания (Beukema, Meehan, 1985; J. Thompson, Nichols, 1988). Поскольку время питания зависит от осушки, для Баренцева моря было проведено сравнение ростовых характеристик по горизонтам литорали. Однако выделяющиеся группы не были связаны с мареографическим уровнем.

Межгодовые различия в условиях обитания (например, масштабные температурные и соленостные колебания, характерные для Баренцева моря (Терещенко, 1997) могут вносить значительный шум в наблюдаемую картину сравнений темпов роста. Для того, чтобы снять их влияние, необходимо проанализировать рост особей из одной или максимально близких генераций. Однако, при анализе особей старше 8 лет наблюдаемая картина не отличалась от сравнения тотальных выборок.

Для ряда видов *Bivalvia* отмечалось определяющее влияние стартовых (ко второму сезону роста) средних размеров моллюсков на темп их роста впоследствии (в течение всего жизненного цикла). Так, это было показано для *Macoma incongrua* в Японском море (Максимович, Лысенко, 1986), *Mytilus trossulus septentrionalis* в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря (Гагаев [и др.], 1994) и *Mytilus edulis* в Кандалакшском заливе (Мак-

симович, А. Герасимова, Кунина, 1993). Для *M. balthica* аналогичная зависимость было показана на поселениях в заливе Сан-Франциско (Cloern, Nichols, 1978).

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

В рамках анализа полученных нами данных по росту маком в Баренцевом море, мы провели анализ широтных изменений параметра  $\omega$  с использованием доступных литературных источников, добавив работы по российской части Балтийского моря и данные по Белому морю (рис. 11.5). Наши данные подтверждают гипотезу о снижении скорости роста в северных частях ареала маком (корреляция Спирмена:  $r_s = -0,60$ ,  $p < 0,0001$ ).

Однако, в Балтийском море присутствуют поселения со скоростью роста, сравнимыми с характеристиками для арктических морей — Белого и Баренцева (рис. 11.5). По-видимому, это связано с влиянием низкой солености на скорость роста (Segerstråle, 1960; Kube, Peters, Powilleit, 1996). Данные по Балтийскому морю наиболее разнородны: параметр  $\omega$  варьирует от 1,7 до 8,6 (приложение 3), при этом даже оценки для одного района, данные разными исследователями, могут значительно отличаться.

Для учета варьирования реальных ростовых характеристик мы сравнили имеющиеся в литературе данные и полученные нами данные с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели. Всего было использовано 33 описания с 23 географических точек на Европейском побережье Северной Атлантики (приложение II). Мы использовали данные о первых 6 годах роста особей, для унификации длины сравниваемых рядов. Было выделено 6 групп моллюсков, различающихся по ростовым характеристикам (рис. 11.6).

Максимальная скорость роста была отмечена для группы 6 (рис. 11.7) — 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). Интересно отметить, что более южные поселения (входящие в состав групп 2 и 5 — «Балтийский» кластер), в Бискайском заливе (Bachelet, 1980), характеризуются более низкой скоростью роста, чем в центральной части ареала (рис. 11.7). Данный результат хорошо согласуется с «гипотезой об обилии в центре» («abundant-centre hypothesis», Sagarin, Gaines, Gaylord, 2006) и ранее проведенными исследованиями (Beukema, Meehan, 1985; Hummel [et al.], 1998).

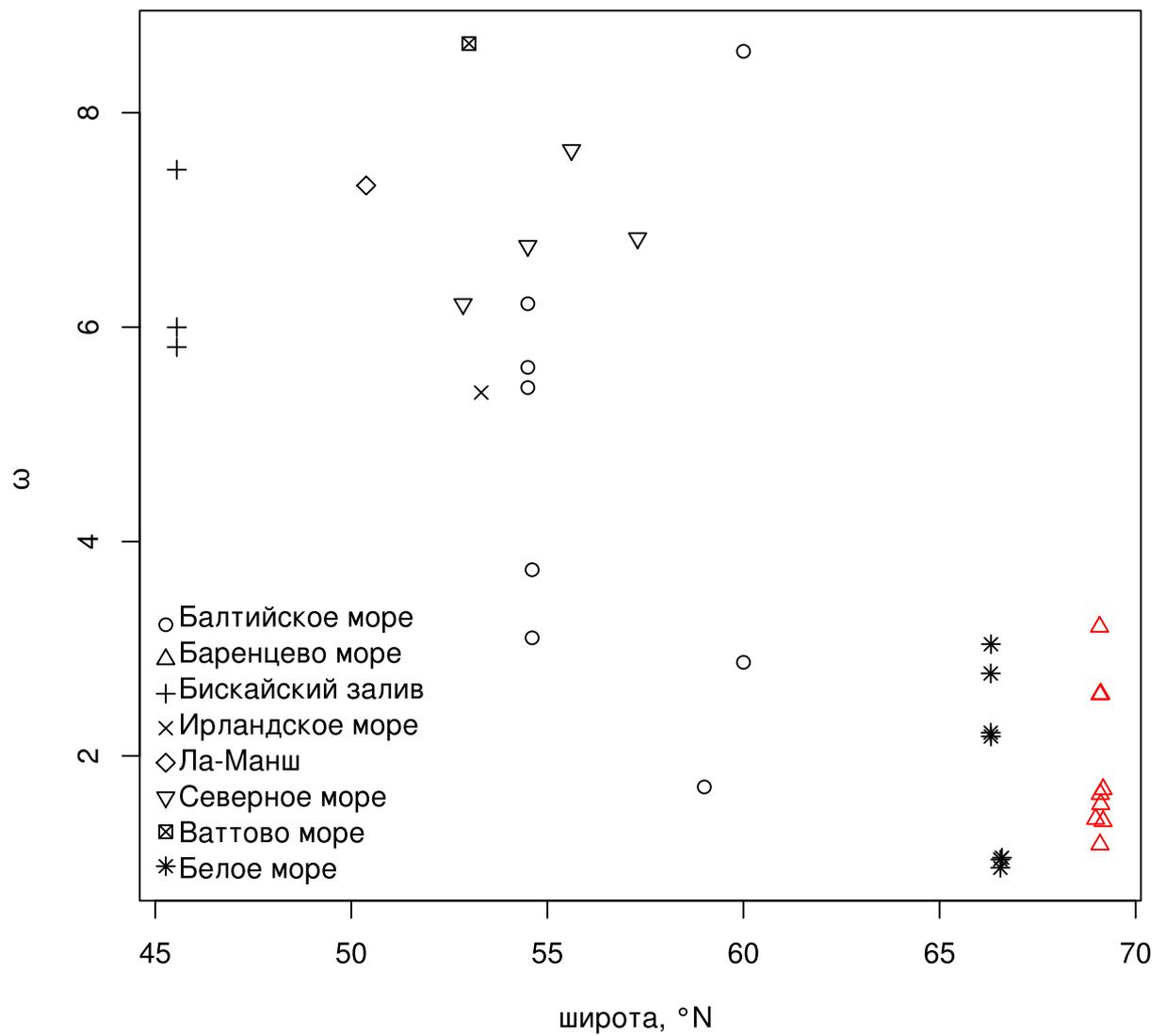


Рисунок 11.5. Широтное изменение ростовых характеристик *M. balthica* в европейской части ареала

Примечание:  $\omega = L_{\infty} \times k$ , где  $L_{\infty}$  и  $k$  — коэффициенты уравнения роста Берталанфи.

Источники см. в приложении 3

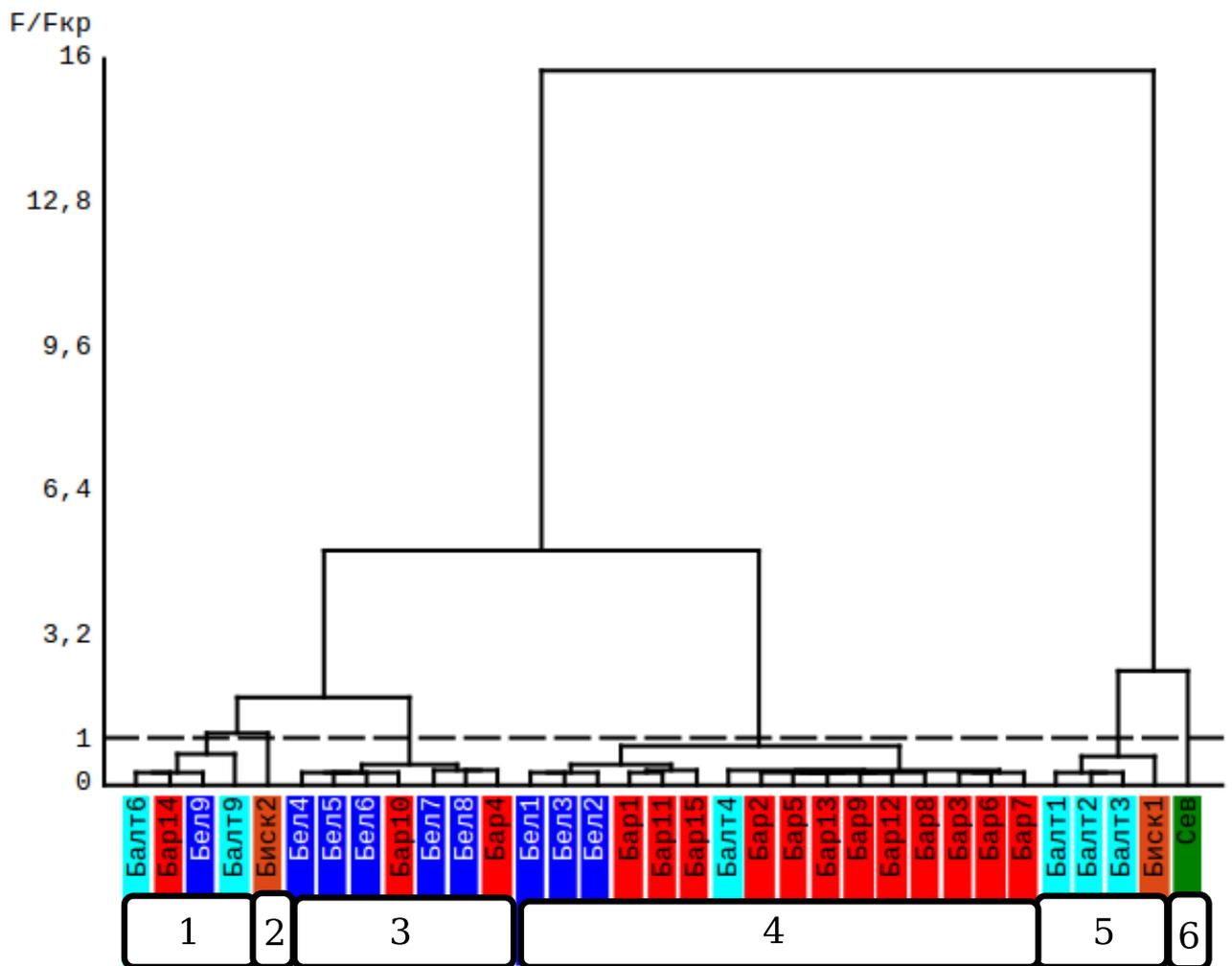


Рисунок 11.6. Классификация поселений макром на Европейском побережье в Северной Атлантике по моделям линейного роста

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

Обозначения поселений указаны в приложении И

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

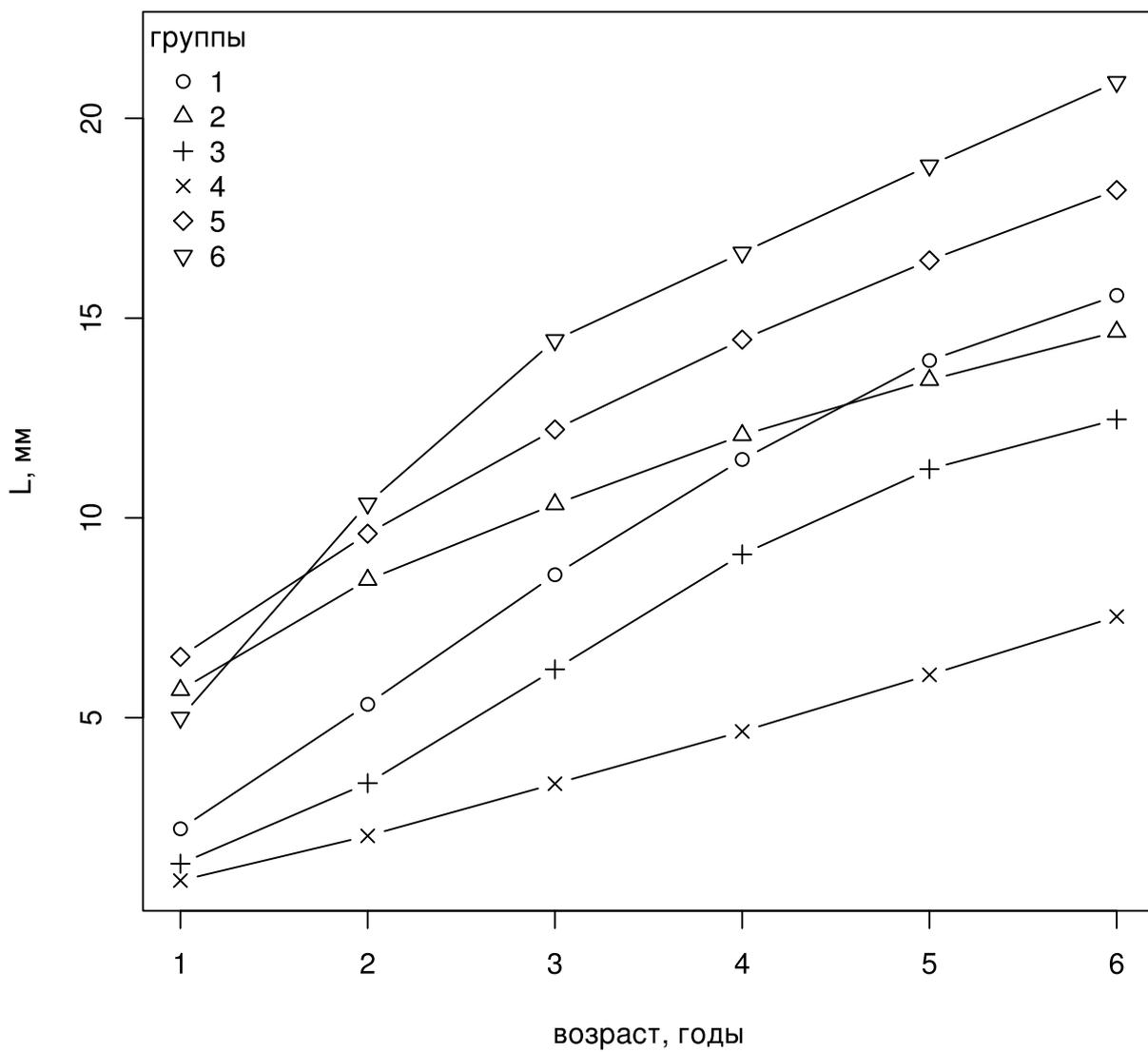


Рисунок 11.7. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста макров в Европейской части ареала  
 Примечание: L, мм — длина раковины. Номера групп в легенде соответствуют рис. 11.6)

## 11.3 Долговременные тренды в поселениях *Macoma balthica*

### 11.3.1 Анализ динамики плотности поселений *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря

При изучении динамики плотности поселения можно анализировать несколько компонентов. Первый компонент — наличие или отсутствие тренда как направленного изменения плотности поселения. При убирании тренда остается компонент динамики, для которого двумя крайними случаями будет: стабильная плотность поселения, которая поддерживается за счет плотностнозависимых процессов как систем обратной связи и неконтролируемый рост плотности поселения популяции по экспоненте.

Мы проанализировали динамику плотности поселения *M. balthica* на каждом участке на наличие тренда при помощи теста Мантеля (табл. 11.2).

Было показано наличие тренда на 4 участках: эстуарий р. Лувеньга, материковая литораль в районе пос. Лувеньга, Южная губа о. Ряшкова, г. Сельдяная. Для удаления тренда из исходных значений были вычтены предсказанные значения из регрессионной модели  $N = a + b * T$ , где  $N$  — плотность поселения, экз./м<sup>2</sup>,  $T$  — годы. По детрендрованному ряду были рассчитаны частные автокорреляции (*PRCF* - partial rate correlation function). Коррелограммы представлены на рисунке 11.8.

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 Лувеньге были показаны достоверные значения *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.

### 11.3.2 Синхронность динамики плотности поселений *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря

Для изучения синхронности колебаний плотности поселений маком мы использовали тест Мантеля. 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 ячеек 0,5 мм. Сюда вошли участки в эстуарии р. Лувеньги, на материковой литорали в районе Лувеньги, на о. Горелый, в Западной Ряшковой салме и в губах Медвежья и Сельдяная (данные по последним двум губам взяты из работы Varfolomeeva, Naumov, 2013). Результаты корреляционного анализа представлены в таблице 11.3. Три участка в районе Лувеньгских шхер (эстуарий р. Лувеньги, 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 районе Лувеньги и в г. Сельдяной (0,36).

Второй набор данных включал участки, где при отборе проб промывку проводили на сите с диаметром ячеек 1 мм. Также сюда вошли те участки из предыдущего набора данных, где была известна размерная структура моллюсков — из общей плотности поселения были вычтены обилие особей длиной менее 1 мм для возможности сравнения.

Таблица 11.2. Выявление трендов в динамике плотности поселения *Macoma balthica* на различных участках Белого моря.

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

Таблица 11.3. Синхронность динамики плотности поселений *Macoma balthica*

<i>Mantel r \ p<sub>perm</sub></i>	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]
[1] эстуарий р. Лувеньги		0,002	0,009	0,001	0,264	0,441
[2] о. Горелый	0,929		0,014	0,001	0,388	0,089
[3] г. Медвежья	0,821	0,86		0,001	0,184	0,441
[4] материковая литораль (Лувеньга)	0,781	0,784	0,704		0,044	0,123
[5] г. Сельдяная	0,089	-0,009	0,087	0,364		0,818

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

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

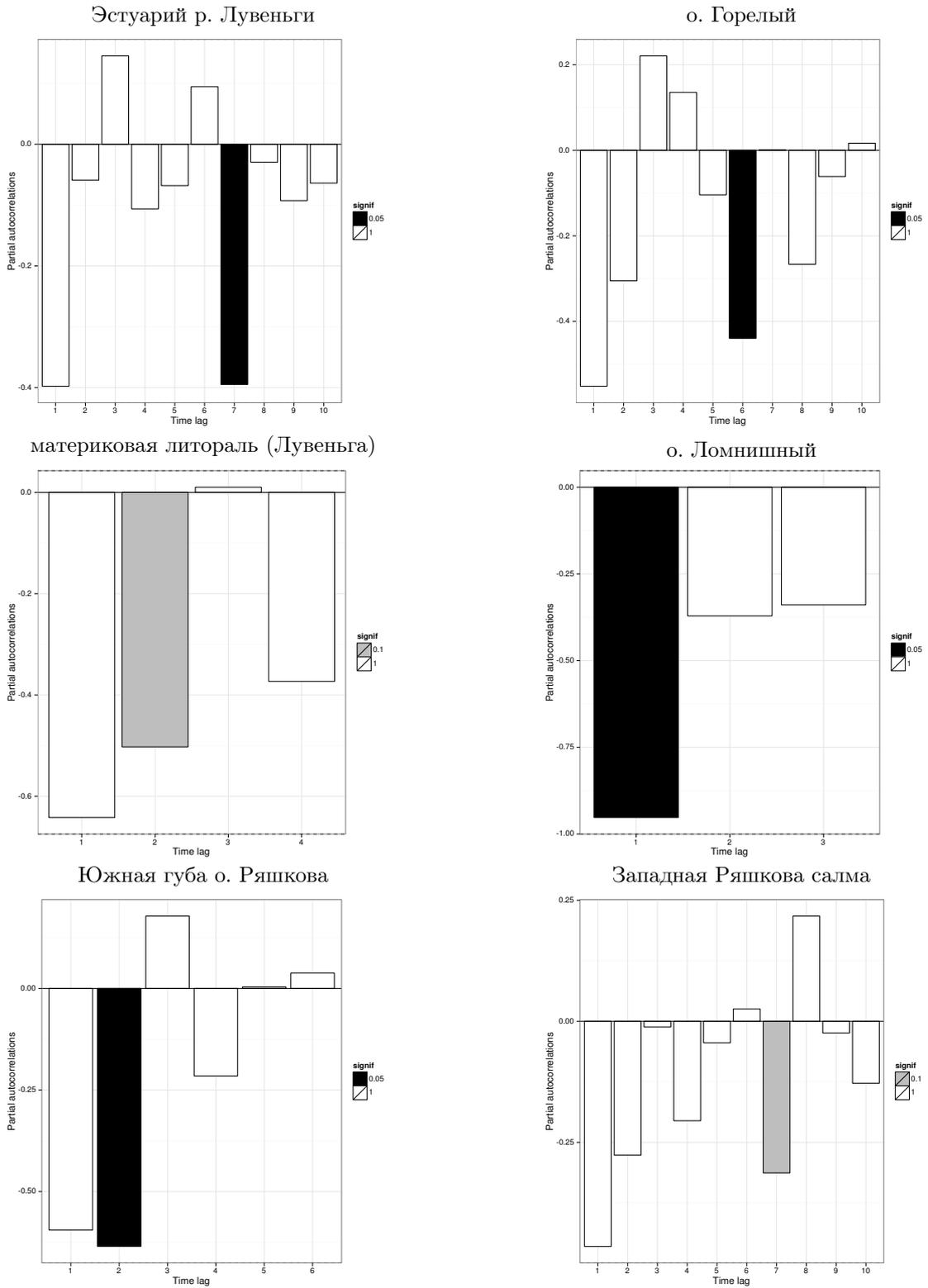


Рисунок 11.8. Частные корреляции плотности поселения *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детрендрированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

Всего в данный анализ вошло 8 рядов данных: эстуарий р. Лувеньги, материковая литораль в районе Лувеньги, о. Горелый, Западная Ряшкова салма, Южная губа о. Ряшкова, о. Ломнишний, б. Ключиха и Сухая салма (данные по последним двум участкам взяты из работ Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Максимович, А. Герасимова, 2004; Gerasimova, Maximovich, 2013) (табл. 11.4). Интересно отметить, что при редукции данных до плотности поселений особей длиной более 1 мм картина меняется. Без изменения остается синхронность динамик поселений маком на материковой литорали в Лувеньге с о. Горелый и эстуарием р. Лувеньги. Также сохраняется синхронность динамик плотности поселений в поселениях в эстуарии р. Лувеньга 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 литорали в Лувеньге. Также показана синхронность динамик поселений на материковой литорали в Лувеньге и в бухте Ключиха.

Мы использовали значение теста Мантеля как меру сходства рядов данных для тестирования гипотезы, что на более близко расположенных участках динамика плотности поселений *Macoma balthica* более сходна. Для этого по координатам участков была рассчитана матрица расстояний между участками (табл. 11.5).

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

### 11.3.3 Влияние температуры на обилие *Macoma balthica*

*M. balthica* — вид, обладающий планктонной личинкой, при этом в условиях Белого моря от стадии велигера до метаморфоза и оседания проходит около месяца (25–30 суток) (Флячинская, 1999). Известно, что общий личиночный пул формируется для достаточно крупных акваторий (Максимович, Шилин, 2012). Поэтому расположенные на расстоянии около километра исследованные поселения, скорее всего, пополняются за счет общего личиночного пула, что влияет на синхронизацию динамики поселений. Однако данные по другим акваториям (Varfolomeeva, Naumov, 2013; А.В. Герасимова, личное сообщение) показывают, что по крайней мере в 1998 – 1999 году увеличение плотности поселений наблюдалось в разных районах Кандалакшского залива. Это дает основание предполагать влияние глобальных абиотических факторов, первым из которых может быть температура.

Для проверки влияния температуры на динамику обилия *M. balthica* было проведено моделирование и использованием линейных моделей. Были использованы данные о температуре воздуха в Кандалакше. Полная модель включала в себя независимую переменную среднюю плотность поселения маком в данный год ( $N_{t1}$ ) и независимые факторы: плотность поселения маком в предыдущий год ( $N_t$ ), среднелетнюю температуру в предыдущий год ( $T_{st}$ ) как отражение условий созревания гонад и формирования спата и среднезимнюю температуру в текущий год ( $T_{wt1}$ ) как отражение критических условий первой зимы для сеголетков. Для выполнения условия о линейности зависимости, а также уменьшения воздействия влиятельных наблюдений в модели были использованы логарифмированные значения плотности поселения. В дальнейшем модель была редуцирована (полная и минимальная модели, ANOVA:  $F = 0,43$ ;  $p = 0,79$ ) и в минимальную модель в качестве факторов были включены  $N_t$  и  $T_{wt1}$ . Характеристики полученной модели приведены в таблице 11.6. Построенная модель удовлетворяла условиям применимости линейных моделей: отсутствия автокорреляций (критерий Дарбина-Уотсона: 1,71;  $p = 0,27$ ), нормальности распределения остатков (критерий Шапиро-Уилка:  $W = 0,99$ ;  $p = 0,86$ ) и гомогенности

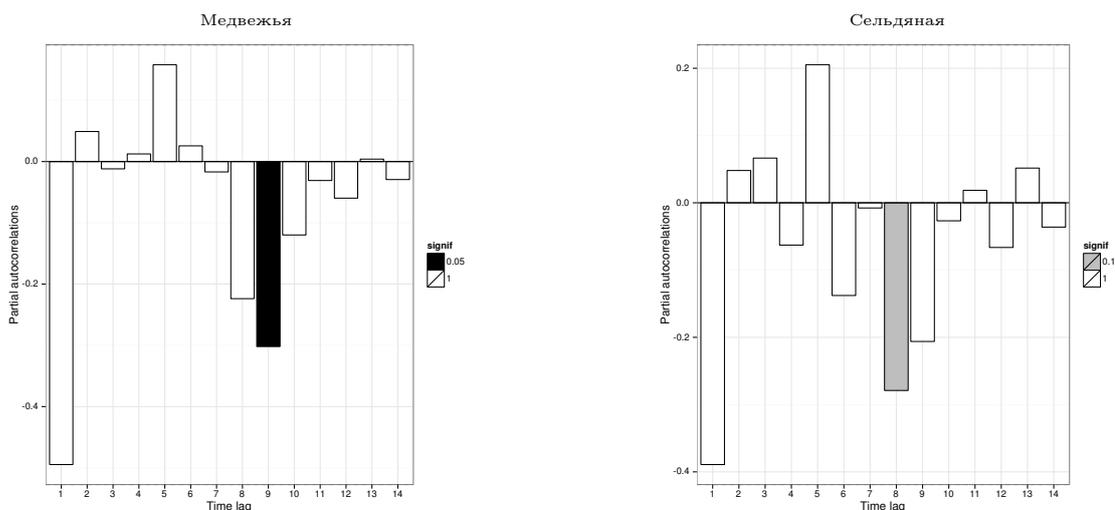


Рисунок 11.8, продолжение. Частные автокорреляции плотности поселения *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детрендрованные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

Таблица 11.4. Синхронность динамики плотности поселения *Macoma balthica*.

<i>Mantel r</i> \ $p_{perm}$	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]
[1] эстуарий р. Лувеньги		0,082	0,646	0,995	0,029	0,482	0,013	0,19
[2] о. Горелый	0,176		0,067	0,73	0,001	0,261	0,986	0,001
[3] б. Ключиха	-0,046	0,52		0,673	0,034	0,213	0,062	0,065
[4] о. Ломнишный	-0,451	-0,181	-0,22		NA	1	0,088	0,341
[5] материковая литораль (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 Мантеля, верхняя половина — уровень значимости, определенный пермутационным методом.

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

Таблица 11.5. Расстояние между исследованными участками литорали.

	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]	[9]	[10]
[1] материковая литораль (Лувеньга)	0,0									
[2] о. Горелый	1,5	0,0								
[3] эстуарий р. Лувеньги	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. Сельдяная	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.

Таблица 11.6. Характеристики модели зависимости обилия маком от их обилия в предыдущий год и зимней температуры.

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

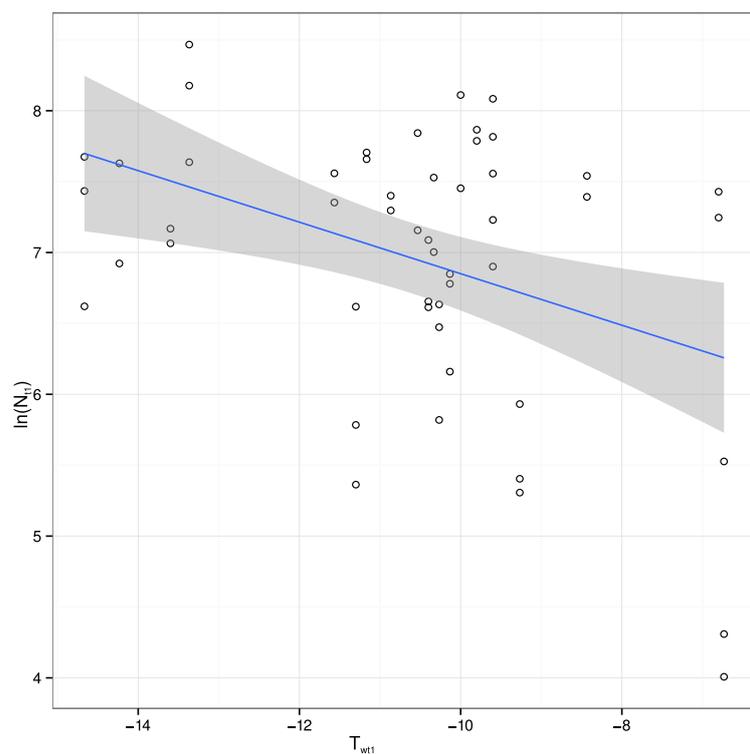
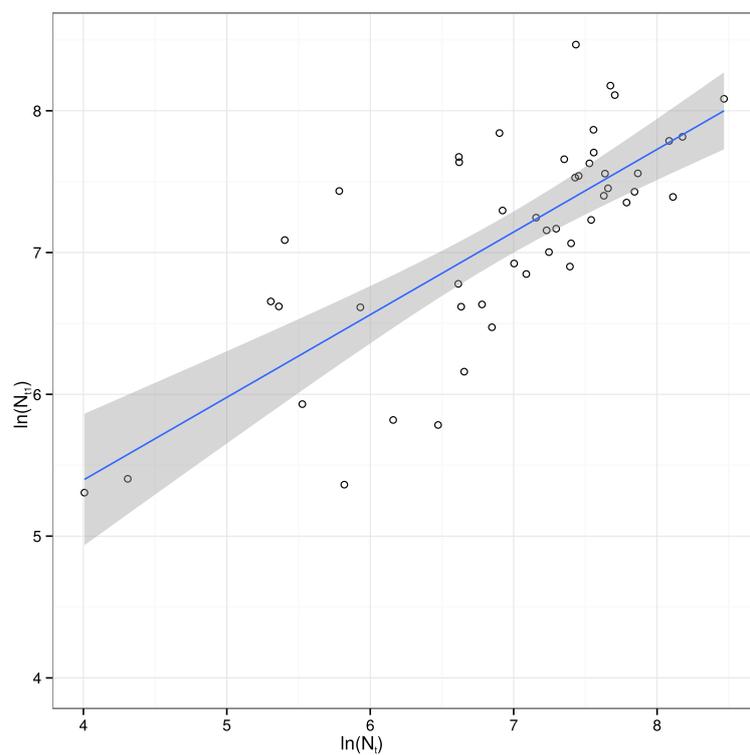


Рисунок 11.9. Зависимость плотности поселения *Macoma balthica* ( $\ln(N_{t1})$ ) от плотности поселения в предыдущий год ( $\ln(N_t)$ ) и зимней температуры ( $T_{wt1}$ ). Показаны линейная модель (синяя линия) и ее 95% доверительный интервал (серая область).

дисперсий (критерий Бройша-Пагана:  $BP = 5,25$ ;  $p\text{-value} = 0,15$ ). Таким образом, связь между обилием маком в текущий и в предыдущий год и зимней температурой описывается моделью вида:  $\ln(N_{t1}) = 1,96 + 0,60 \times \ln(N_t) - 0,09 \times T_{wt1}$  ( $F = 37,04$ ;  $p < 0,0001$ .  $R^2 = 0,6$ ) (рис. 11.9).

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 (рис. 11.9). Данный результат хорошо согласуется с результатами полученными Бьёкема с соавторами (Beukema, Nonkoop, Dekker, 1998; Beukema, Dekker, Jansen, 2009) для Ваттового моря.

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

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

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

Для видов с планктонной личинкой пополнение молодью является основным фактором, влияющим на динамику поселений. Поэтому мы рассматривали количественные характеристики формирования спата и обилие годовалых особей, как отражения различных стадий процесса пополнения.

По нашим данным плотность поселения спата была одного порядка на трех исследованных участках (4–5 тыс. экз./м<sup>2</sup>), но в проливе Подпахта была выше на порядок (более 10 тыс. экз./м<sup>2</sup>). Интересно отметить, что высокая плотность спата была отмечена именно в Подпахте, т.е. на участке с минимальной плотностью поселения взрослых особей.

Учитывая имеющиеся оценки смертности спата нам показалось интересным посмотреть соотношение спата этого года и сеголетков. Сеголетками (возраст 1+) считали особей длиной 1,1–2,0 мм в соответствии с работой Н.В.Максимовича с соавторами, выполненной в исследованной акватории (Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1992). Смертность спата маком за сезон оценивается в 59.1% (Бурковский, Столяров, Удалов, 1998). Полученные расчетные величины представлены в табл. 11.7 и 11.8.

Таким образом, расчетные величины обилия спата в 2005 году на порядок отличаются от величин, показанных для 2006 года. Возможно, это связано с значительными межгодовыми различиями в пополнении поселений, показанных для других участков (рис. 10.4).

Таблица 11.7. Предположительное пополнение исследованных поселений *Macoma balthica* в 2005 году, рассчитанные на основе оценки смертности спата.

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

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

Таблица 11.8. Предположительная эффективность пополнения исследованных поселений *Macoma balthica* к 2007 году, рассчитанные на основе оценки смертности спата.

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

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

Также это может быть связано с тем, что приведенная оценка сделана для смертности за сезон, и смертность за последующую зиму может значительно занижать нашу оценку пополнения в 2005 году.

Размерная структура спата на всех исследованных участках характеризуется мономодальностью. Подобные данные были получены М.А. Зубахой с соавторами (2000), однако в данной работе было показано, что мономодальное распределение спата формируется в конце лета. Изначально при оседании формируется бимодальная размерная структура, связанная с двумя пиками численности личинок в планктоне, и затем за счет различной скорости роста личинок два пика постепенно сливаются (Зубаха, Полоскин, Гольцев, 2000). На исследованных участках максимальный размер плантиграды имели на участке в бухте Ключиха (0,4 – 1,5 мм с модой 0,75 мм), а минимальный в проливе Подпахта (0,35 – 0,8 мм с модой 0,5 мм). Это хорошо согласуется с данными Е. Олафссона, который показал, что на песчаных грунтах нет подавления роста спата взрослыми особями, наблюдаемого на илисто-песчаном грунте (Olafsson, 1989). Участок в бухте Ключиха отличался отсутствием алевритов и пелитов (табл. 3.1), в то время как остальные характеризовались значительным заилением. В 1998 году на участке Сухая салма к 25 августа моду формировали особи длиной 0,55 – 0,75 мм с небольшим преобладанием группы 0,65 мм (Зубаха, Полоскин, Гольцев, 2000). По нашим данным к 20 августа структура поселения была с выраженным пиком при длине спата 0,65 мкм. Разброс размеров в 1998 году был от 0,35 до 0,95 мм, а в 2006 от 0,3 до 0,85 мм, то есть в 2006 году особи были более мелкие, не смотря на более поздние сроки сбора материала.

При анализе корреляции количества спата и обилием взрослых особей *M. balthica* было показано, что с биомассой достоверной корреляции нет, а есть отрицательная с плотностью поселения. Между тем, если предполагать трофическую или топическую конкуренцию, то следовало бы ожидать наличия именно отрицательной корреляции с биомассой, поскольку более крупные макомы имеют больший радиус облова и отбирают на себя больший поток энергии (Olafsson, 1989; Zwartz, Blomert, [et al.], 1994). Тогда возникло предположение, что такая картина может объясняться взаимодействием спата с более мелкими, но более многочисленными макомами. Однако при анализе корреляции плотности поселения спата и количества маком различных размеров это показать не удалось.

Дисперсионный анализ показал, что плотность поселения спата сильно варьирует в зависимости от участка, и фактор участок определяет  $45 \pm 6,8\%$  вариации. Это может быть связано с сильной вариабельностью плотности поселения личинок в планктоне на различных участках (Максимович, Шилин, 2012). Кроме того, поскольку в данном исследовании не проводилось наблюдение за динамикой оседания спата, то наблюдаемая картина является результирующей оседания и последующего перераспределения маком за счет биссусного дрефта (Armonies, Hellwig-Armonies, 1992; Huxham, Richards, 2003). Хотя для фактора плотность поселения взрослых маком сила влияния не достоверна, но поскольку анализ силы влияния фактора более слабый, чем дисперсионный анализ, то можно говорить о влиянии плотности поселения взрослых маком на количество спата. Но оценить влияние на имеющемся материале невозможно.

Интересные результаты получились при анализе влияния местообитания и плотности поселения взрослых маком на отдельные размерные группы маком. Для особей длиной более 5 мм характер влияния факторов аналогичен таковому у спата, в то время как для особей длиной 1,1 – 5,0 мм влияние фактора «участок» не достоверно, а влияние плотности поселения взрослых маком больше. Можно было бы предположить, что именно количество особей длиной 1,1 – 5,0 мм определяет плотность поселения маком в поселении, однако корреляция между этими параметрами оказалась не достоверной.

Попытка выявить влияние на плотность поселения спата маком обилия макрозообентоса, что было показано в Ваттовом море (Flach, 2003), не показала достоверной связи между

данными показателями. Возможно, это связано с тем, что в Ваттовом море в исследованных поселениях обилие определялось количеством двустворчатого моллюска *Cerastoderma edule* и пескожила *Arenicola marina*, в то время как в исследованных нами поселениях не было столь крупных и активно изменяющих среду организмов.

В данной работе мы оценивали успешность пополнения беломорских поселений *M. balthica* по плотности поселения годовалых особей. Данный показатель варьировал в значительных пределах: от 0 до 5, 5 тыс. экз./м<sup>2</sup>. Таким образом, исследованные поселения демонстрируют характерную для Белого моря нерегулярность пополнения (Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Максимович, А. Герасимова, 2004; А. Герасимова, Максимович, 2009).

Считается, что пополнение локальных поселений массовых бентосных организмов с планктонной личинкой не зависит от количества половозрелых особей в нем, поскольку единый личиночный пул в планктоне формируется за счет всех половозрелых особей в гидрологически-замкнутой акватории (Максимович, Шилин, 2012). Мы попробовали на имеющихся материалах проверить данную гипотезу. Поскольку для маком в Белом море показано (Семенова, 1980; Максимович, 1985), что ключевым фактором для возможности половозрелости является именно размер, а не возраст животного, и этот размер для макомы составляет 8 мм, мы оценивали корреляцию плотности поселения годовалых особей с плотностью поселения особей длиной более 8 мм в предыдущий год (т.е. в год оседания). Хотя была обнаружена низкая достоверная корреляция данных параметров, очевидно (рис. 10.6) что разброс данных величин достаточно высокий и влияние данного фактора невелико. В пользу гипотезы о формировании общего личиночного пула на значительной акватории говорит и синхронность пополнения, наблюдаемая в ряде исследованных поселений (табл. 10.3). Единственное поселение, для которого не показана синхронность с остальными — на острове Ломнишном, наиболее удаленном поселении от остальных участков. Однако прямой связи расстояния со степенью синхронности пополнения поселений обнаружено не было.

В Баренцевом море мы не проводили анализа пополнения, однако по данным размерной структуры можно сделать некоторые выводы. На Дальнем пляже особи размером 2 – 3 мм встречаются ежегодно, хотя бы в единичном количестве. В данном районе такой размер характерен для маком возрастом 1+ (Назарова, Генельт-Яновский, Максимович, 2010), таким образом, можно говорить о регулярном пополнении поселений молодью. Однако эффективность пополнения различается год от года. Наиболее успешные пополнения поселения молодью, по-видимому, происходили в 2005 – 2007 годах, что и обусловило увеличение плотности поселения маком в 2006 – 2008 годах на данном участке. Таким образом, значительные межгодовые различия в эффективности пополнения поселений маком молодью характерны как для Белого, так и для Баренцева морей.

## Заключение

Двустворчатый моллюск *Macoma balthica* является типичным представителем литоральной фауны в Белом и Баренцевом морях. В Белом море данный вид формирует плотные скопления, причем поселения в Кандалакшском заливе характеризуются максимальной средней плотностью в европейской части ареала вида. В то же время биомасса в данном районе остается сравнимой с другими поселениями в европейской части ареала. Такое распределение может быть связано с тем что в центральной части ареала молодь может практически полностью выедаться хищниками, и это обуславливает низкую численность в поселениях. В то же время, поскольку биомасса связана в первую очередь с обилием взрослых особей, то она остается сравнимой. В Баренцевом море *M. balthica* на литорали Западного Мурмана и Кольского залива также формирует плотные поселения, в то время как на литорали Восточного Мурмана плотность поселений данного вида редко превышает 100 экз./м<sup>2</sup>.

Динамика размерной структуры поселений *M. balthica* в Белом и Баренцевом представлена двумя типами. Более распространенный вариант: чередование бимодального и мономодального распределение особей по размерам. При этом первый пик формируют молодые особи (обычно длиной до 5 мм), а в случае бимодальной добавляется второй модальный класс из взрослых особей (в Белом море длиной 9 – 12 мм, в Баренцевом — 10 – 17 мм). В Баренцевом море часто новое пополнение происходит до ухода старшей генерации и наблюдается три модальных группы. Такой тип динамики связан с различной успешностью ежегодного пополнения поселений молодь и, по-видимому, наличием внутривидовой конкуренции между взрослыми и молодыми особями. В некоторых условиях формируется более редкий тип динамики с ежегодным повторением мономодальной размерной структуры. Возможно, это связано со специфическими условиями гидродинамики, в которых происходит разделение молодых и старых особей по способу питания и, таким образом, снижение внутривидовой конкуренции и возможность большего успеха ежегодного пополнения поселения молодь. Другое возможное объяснение — формирование такого типа динамики в поселениях, находящихся под прессом хищников, которые уменьшают численность взрослых особей.

Макомы в Баренцевом море гетерогенны по скорости роста. Более высокая скорость роста была отмечена у особей *M. balthica* обитающих в среднем горизонте литорали. Возможно, это связано с соотношением времени питания и прогрева литорали, в результате чего особи в среднем горизонте оказываются в наиболее выигрышных условиях. Также показано увеличение среднего годового прироста в более восточных поселениях на Мурманском побережье, однако на данном этапе исследований этот градиент сложно интерпретировать. При рассмотрении региональной изменчивости скорости роста было показано, что в Белом и баренцевом море данный показатель не различается. Анализ скорости роста в европейской части ареала показывает снижение данного показателя в краевых популяциях, причем на севере это снижение более выражено.

Динамика численности поселений *M. balthica* в Белом море характеризуется значительными колебаниями, связанными в первую очередь с численностью сеголетков. Изменения плотности поселений маком оказываются синхронными в пределах значительной

акватории. Численность маком оказывается выше после холодных зим, таким образом, по-видимому, основное влияние оказывают ледовые условия. Предположительно, в более холодные зимы устойчивый ледовый покров формируется раньше и надежнее, поэтому выживаемость спата в зимний период выше, что фиксируется в наших наблюдениях, как более эффективное пополнение поселения, приводящее к увеличению общей численности *M. balthica*.

Обнаружение в поселениях, обитающих в присутствии беспозвоночных хищников, плотностно-зависимых процессов второго порядка позволяет говорить о том, что традиционно-предполагаемое минимальное влияние хищников на бентосные популяции в Арктических морях не соответствует действительности, и оказываемое на конкретное поселение воздействие может быть значимо.

Численность спата на порядок варьирует в пределах незначительной акватории. Основное влияние оказывает топоология местности. Также, по-видимому, оседание спата снижено в поселениях в высокой численностью взрослых особей *M. balthica*, хотя масштабы этого явления и конкретные механизмы остаются неизвестными.

# Выводы

1. В Кольском заливе Баренцева моря и Кандалакшском заливе Белого моря значения биомассы (до 200 г/м<sup>2</sup>) поселений *Macoma balthica* сопоставимы с аналогичным показателем в европейской части ареала, а плотность поселений нередко оказывается выше (до 8 тыс. экз./м<sup>2</sup>). Для литорали восточной части Мурманского побережья Баренцева моря типичны поселения *M. balthica* с численностью менее 100 экз./м<sup>2</sup>.
2. Плотность поселений спата *Macoma balthica* в Белом море может варьировать на порядок в пределах незначительной акватории, и достигать десятков тысяч экз./м<sup>2</sup>.
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 преобладанием молодежи.
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 молодеью.

# Литература

- Агарова И. Гаметогенез и особенности репродуктивного цикла *Macoma balthica* (L.) (Tellinacea, Eulamellibranchiata) на песчаной литорали южной части Баренцева моря. // Биология развития морских организмов. — Апатиты, 1974. — С. 143—157.
- Агарова И. [и др.] Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Дальнего Пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. — С. 95—186.
- Адров Н. Два аспекта для формирования благоприятных для первичного продуцирования условий в водных массах полярных районов океана // Теоретические подходы к изучению экосистем морей Арктики и Субарктики. — Апатиты, 1992. — С. 9—18.
- Азаров В. Питание рыб на литорали островов Рязжова и Лодейного в Белом море (Кандалакшский залив) // Труды ББС МГУ — Труды Кандалакшского государственного заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЗ. Воронеж, 1963. — С. 35—53.
- Алексеев В. Приливно-отливное и волновое воздействие на отложения литоральной отмели Дальнего пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. — С. 26—29.
- Аристов Д., Гранович А. Рацион хищного моллюска *Amauropsis islandica* (Muller, 1776) (Caenogastropoda: Naticidae) на Беломорской литорали // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3: Биология. — 2011. — № 4. — С. 10—18. — ISSN 1025-8604.
- Архив погоды в Кандалакше / ООО "Расписание Погоды". — Февр. 2014. — URL: <http://rp5.ru>.
- Бабков А. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. — Л, 1982. — Гл. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря. С. 3—16.
- Бабков А., Голиков А. Гидробиокомплексы Белого моря. — 5. Л.: Изд. Зоол. ин-та РАН, 1984. — С. 104.
- Басова Л. Экологическая изменчивость *Macoma balthica* (L.) (Bivalvia, Tellinidae) Белого и Баренцева морей: магистерская диссертация. — СПб, 2004.
- Безруков П., Лисицын А. Классификация осадков современных морских водоемов // Тр. ИО АН СССР. — 1960. — Т. 32. — С. 3—14.
- Бианки В., Бойко Н., Хайтов В. Питание гоголей *Viscophala clangula* в Кандалакшском заливе // Русский орнитологический журнал. — 2003. — Т. 12, № 225. — С. 615—629.
- Бубнова Н. Питание детритоядных моллюсков *Macoma balthica*(L.) и *Portlandia arctica* (Gray.) и их влияние на донные осадки // Океанология. — 1972. — Т. 12, № 6. — С. 1084—1090.
- Бурковский И., Столяров А., Удалов А. Личинки как фактор формирования сообщества илисто-песчаной литорали Белого моря // Зоологический журнал. — 1998. — Т. 77, № 11. — С. 1229—1241.

- Воронков П., Уралов Н., Черновская Е. Основные черты гидрохимического режима прибрежной зоны Баренцева моря в районе Центрального Мурмана // Труды Мурманского морского биол. ин-та АН СССР. — 1948. — Т. 1. — С. 39—101.
- Гагаев С. [и др.] Экология и распределение мидии *Mytilus trossulus septentrionalis* Clessin, 1889 в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря // Экосистемы, флора и фауны Чаунской губы Восточно-Сибирского моря. Ч. I. — СПб, 1994. — С. 254—263.
- Генельт-Яновский Е., Назарова С. Сообщества илисто-песчаной литорали губы Дальне-Зеленецкая (Восточный Мурман) в 2002-2007 гг // Материалы X научного семинара "Чтения памяти К.М. Дерюгина". — 2008. — С. 16—28.
- Герасимова А., Максимович Н. О закономерностях орагнизации поселений массовых видов двустворчатых моллюсков Белого моря // Вестник Санкт-Петербургского университета. — 2009. — С. 82—97.
- Герасимова А., Максимович Н. [и др.] О закономерностях организации донных сообществ мягких грунтов в литоральной и сублиторальной зоне Белого моря (Керетский архипелаг) // Проблемы изучения , рационального использо - ния и охраны природных ресурсов Белого моря (XI всероссийская конференция с международным участием). — СПб, 2010. — С. 33.
- Герасимова О. Пищевое поведение *Macoma balthica* (L.) и его зависимость от некоторых факторов внешней среды // Количественное и качественное распределение бентоса : кормовая база бентосоядных рыб. — М, 1988. — С. 149—153.
- Гольцев Н., Полозов Ю., Полоскин А. К вопросу об избирательности питания речной камбалы *Pleuronectes flossus* на литорали Кандалакшского залива Белого моря // Аничковский вестник. — 1997. — Т. 1. — С. 9—22.
- Гуревич В., Яковлева Т. К изучению геохимических параметров биогеоценозов илисто-песчаной литорали Дальнего пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. — С. 40—54.
- Гурьянова Е., Закс И., Ушаков П. Литораль Кольского залива // Тр. Ленинград. о-ва естествоиспыт. — 1928. — Т. 60, № 2. — С. 17—107.
- Гурьянова Е., Закс И., Ушаков П. Литораль Западного Мурмана // Исслед. морей СССР. — 1930. — Т. 11. — С. 47—162.
- Гурьянова Е., Ушаков П. Литораль Восточного Мурмана // Исслед. морей СССР. — 1929. — Т. 10. — С. 5—40.
- Гусев А. Влияние факторов среды на распределение *Macoma balthica* (L, 1758) и *Mytilus edulis* (L, 1758) в Юго-Восточной части Балтийского моря // Вестник Российского государственного университета им. И. Канта. — 2010. — Т. 7. — С. 34—39.
- Деревенщиков А., Кравец П. Исследование зообентосных сообществ литорали губ Чупа и Колвица Кандалакшского залива Белого моря // Проблемы изучения , рационального использо - ния и охраны природных ресурсов Белого моря (XI всероссийская конференция с международным участием). — СПб : ЗИН РАН, 2010. — С. 43—44.
- Дерюгин К. Фауна Кольского залива и условия ее существования // Зап. Имп. Акад. наук. Сер. — 1915. — Т. 8. — С. 1—929.
- Добровольский А., Залогин Б. Моря СССР // М.: изд-во МГУ. — 1982.
- Жуков Е. Материалы по экологии *Arenicola marina* L. на литорали Дальнего пляжа // Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. — Апатиты : изд-во КФ АН СССР, 1984. — С. 87—92.
- Зацепин В., Филатова З. Жизнь животных //. — М., 1968. — Гл. Класс двустворчатые (*Bivalvia*). С. 95—155.
- Зенкевич Л. Биология морей СССР. — Изд-во Академии наук СССР, 1963.
- Золотарев В. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. — Киев : Наукова думка, 1989. — 112 с.

- Зубаха М., Полоскин А., Гольцев Н. Особенности размножения и пополнения поселений *Macoma balthica* L. в Белом море // Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология. — 2000. — Т. 2, № 11. — С. 108—115.
- Карневич А. Влияние солености и иона марганца на размножение и развитие *Macoma balthica* (L.) // Моллюски и их роль в экосистемах. Т. 3. — Л., 1978. — С. 48—49.
- Карневич А., Шурин А. Влияние воды разной солености и иона марганца на *Macoma balthica* L. // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Т. 5. — Рига, 1970. — С. 43—59.
- Кауфман З. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт: Морфоэкологические и эволюционные аспекты проблемы. — Наука. Ленингр. отд-ние, 1977.
- Кузнецов В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. — М. - Л. : издательство АН СССР, 1960. — С. 322.
- Летопись природы Кандалакшского заповедника / под ред. А. Корякин. — Кандалакша, 1991—2000.
- Максимов А. Изменения в донных сообществах восточной части Финского залива после вселения полихеты *Marenzelleria neglecta* // Российский Журнал Биологических Инвазий. — 2009. — Т. 2. — С. 14—22.
- Максимович Н. Особенности экологии и репродуктивный цикл *Macoma balthica* L. в губе Чула // Биоценозы губы Чула Белого моря и их сезонная динамика. Исследования фауны морей. 31 (39). — Л, 1985. — С. 230—243.
- Максимович Н. Статистическое сравнение кривых роста // Вестник Ленинградского университета. — 1989. — Т. 4. — С. 18—25.
- Максимович Н., Герасимова А. Долговременный мониторинг литоральных поселений двустворчатых моллюсков (*Mollusca*, *Bivalvia*) в губе Чула (Белое море) // Морские и пресноводные биосистемы севера Карелии. Труды БиНИИ. Т. 51 / под ред. А. Раилкин. — СПбГУ. Издательство СПбГУ, 2004. — С. 95—120.
- Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т. Динамика структурных характеристик литоральных поселений *Macoma balthica* L. в губе Чула (Белое море) // Вестник ЛГУ. — 1991. — Т. вып. 2, № 10. — С. 23—31.
- Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т. Продукционные свойства поселения *Macoma balthica* L. в губе Чула (Белое море). I. Линейный рост. // Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология. — 1992. — 4 (24). — С. 12—19.
- Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т. Продукционные свойства поселений *Macoma balthica* L. в губе Чула (Белое море). II. Продукция // Вестник СПбГУ. — 1993. — Т. 1, № 3. — С. 3—10.
- Максимович Н., Кунина Т. Биология шельфовых зон мирового океана, тезисы докладов // — Владивосток : Владивосток, 1982. — Гл. Структура поселений и рост *Macoma balthica* на литорали губы Чула (Белое море). С. 148—150.
- Максимович Н., Лысенко В. Рост и продукция двустворчатого моллюска *Macoma incongrua* в зарослях зостеры бухты Витязь Японского моря // Биология моря. — 1986. — Т. 1. — С. 25—30.
- Максимович Н., Шилин М. Пространственно-временное распределение планктонных личинок двустворчатых моллюсков в полуизолированных акваториях (на примере губы Чула Белого моря) // Биосфера. — 2012. — Т. 4, № 2. — С. 293—306.
- Матвеева Т., Никитина Н., Черновская Е. Причины и следствия неравномерности распределения червей *Fabricia sabella* Ehr. и *Arenicola marina* L. на литорали // Доклады АН СССР. — 1955. — Т. 105, № 2.
- Назарова С. Анализ многолетней динамики структуры поселений *Macoma balthica* (L., 1758) в районе Лувеньгских шхер (Кандалакшский залив Белого моря) // Аничков-

- ский Вестник. Материалы XIII открытой научно-практической конференции Аничкова лица. Математическая физика, биология, психология. — 2003. — Т. 34. — С. 55—61.
- Назарова С., Генельт-Яновский Е., Максимович Н. Линейный рост *Macoma balthica* в осушной зоне Мурманского побережья Баренцева моря // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Серия 3. Биология. — 2010. — Т. 4. — С. 35—43.
- Назарова С., Полоскин А. О флуктуациях численности *Macoma balthica* L. в популяциях кутовой части Кандалакшского залива (Белое море) // Тезисы докладов VI научной сессии Морской биологической станции СПбГУ (8 февраля 2005 г.) — 2005. — С. 51—52.
- Наумов А. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. СПб., 2006. 58(67). — СПб : ЗИН, 2006. — 367 с. — (Исследования фауны морей).
- Наумов А., Федяков В. Вечно живое Белое море. — Изд-во Санкт-Петербургского гор. дворца творчества юных, 1993.
- Николаева Д. Некоторые закономерности микрораспределения двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) на литорали Белого моря: тех. отч. / Лаборатория экологии морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ. — 1997.
- Николаева Д. Структура поселения двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) на литорали и в сублиторали Илистой губы острова Горелого (Лувеньгский архипелаг, Кандалакшский залив, Белое море). Тех. отч. / Лаборатория экологии морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ. — 1998.
- Павлова Л. Физико-химические параметры и их динамика в осадках литоральной отмели // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. — С. 30—39.
- Перцов Н. Некоторые данные о питании птиц, населяющих острова Северного архипелага Кандалакшского заповедника // Труды ББС МГУ – Труды Кандалакшского государственного заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЗ. Воронеж, 1963. — С. 29—34.
- Полоскин А. Макробентос литорали Лувеньгских шхер Кандалакшского залива Белого моря и некоторые аспекты его динамики: дис. ... маг. / Полоскин А. — ЛГУ, 1996.
- Пригоровский Б. Фауна мягких грунтов литорали губы Дальне-Зеленецкой // Труды Мурманской биологической станции АН СССР. — 1948. — Т. 1. — С. 146—154.
- Пропп М. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря. По материалам водолазных гидробиологических работ. — Л. : Наука, 1971. — С. 128.
- Разрез «Кольский меридиан» / Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М.Книповича. — Февр. 2014. — URL: <http://www.pinro.ru>.
- Свешников В. Биоценотические связи и условия существования некоторых кормовых беспозвоночных инфауны литорали Кандалакшского залива Белого моря // Труды Кандалакшского государственного заповедника, выпуск IV, Труды беломорской биологической станции московского государственного университета. — 1963. — Т. 2. — С. 125—130.
- Семенова Н. Линейный рост *Macoma balthica* (L.) в Кандалакшском заливе Белого моря // . — 1970.
- Семенова Н. Распределение двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) в некоторых губах Кандалакшского залива Белого моря // Труды ББС МГУ. — 1974. — С. 87—102.
- Семенова Н. Особенности размножения беломорской *Macoma balthica* (L.) (Mollusca, Lamellibranchiata), позволяющие ей жить в сезонном биотопе // Биология Белого моря. Труды ББС МГУ. Т. 5. — ББС МГУ. Издательство МГУ, 1980. — С. 115—123.
- Столяров А. Пространственная структура литорального сообщества Лапшагинского эстуария и ее изменения в летний период (Кандалакшский залив, Белое море) // Проблемы

- изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (XI всероссийская конференция с международным участием). — СПб : ЗИН РАН, 2010. — С. 183.
- Стрелков П. [и др.] Динамика макрозообентоса на литорали Дальнего пляжа (Восточный Мурман) // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем. Тезисы докладов международной конференции. — Апатиты, 2001. — С. 221—222.
- Стрельцов В., Агарова И. Потоки биогенных веществ в зоне развития литоральных донных сообществ с преобладанием детритофагов (Баренцево море) // Океанология. — 1978. — Т. 18, № 5. — С. 918—925.
- Стрельцов В., Агарова И., Петухов В. Зообентос и оценка органического вещества в морских донных осадках песчаной литорали Дальнего Пляжа (Баренцево море) // Донные отложения и биогеоценозы Баренцева и Белого морей. — Апатиты, 1974. — С. 129—141.
- Табунков В. Рост, продукционные свойства и развитие популяции *Nuculana pernula* (Taxodonta, Nuculanidae) у юго-восточного Сахалина // Зоологический журнал. — 1974. — Т. 53, № 11. — С. 1616—1622.
- Флячинская Л. Особенности эмбрионального и личиночного развития и формирования общеорганизменных регуляторных систем в онтогенезе беломорских двустворчатых моллюсков: *Mytilus edulis* L., *Mya arenaria* L., *Hiatella arctica* L., *Macoma balthica* L. (Mollusca, Bivalvia): Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Флячинская Л. — СПб : ЗИН РАН, 1999. — 23 с.
- Хайтов В. [и др.] Роль мидиевых друз в структурировании сообществ илисто-песчаных пляжей. II. Формирование сообщества в эксперименте // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3: Биология. — 2007. — № 4. — С. 13—26.
- Чертопруд М. [и др.] Разнообразие сообществ макробентоса эстуариев Белого моря // Океанология. — 2004. — Т. 44, № 5.
- Appeldoorn R. Variation in the growth rate of *Mya arenaria* and its relationship to the environment as analyzed through principal components analysis and the omega parameter of the von Bertalanffy equation [Soft shell clam populations]. // Fishery bulletin United States, National Marine Fisheries Service. — 1983.
- Armonies W., Hellwig-Armonies M. Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles // Netherlands Journal of Sea Research. — 1992. — Т. 29, № 4. — С. 371—378.
- Aschan M. Soft bottom macrobenthos in a Baltic archipelago: Spatial variation and optimal sampling strategy. // Annales Zoologici Fennici. Vol. 25. — 1988. — Pp. 153—164.
- Bachelet G. Growth and recruitment of the tellenid bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde estuary (SW France) // Marine biology. — 1980. — Vol. 59. — Pp. 105—117.
- Bachelet G. Quelques problèmes liés à l'estimation de la production secondaire. Cas des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* // Oceanologica Acta. — 1982. — Vol. 5, no. 4. — Pp. 421—431.
- Bachelet G. Recruitment and year-to-year variability in a population of *Macoma balthica* (L.) // Hydrobiologia. — 1986. — Vol. 142, no. 1. — Pp. 233—248.
- Berger V. [et al.] 36-year time series (1963-1998) of zooplankton, temperature, and salinity in the White Sea // International Ocean Atlas and Information Series. — 2003. — Vol. 7. — P. 362.
- Bergh G. Production of *Macoma balthica* (L.) (Lamellibranchiata) and notes on other ecologically important animals in Tvaren Bay in the Baltic // Zoon. — 1974. — Vol. 2. — Pp. 143—152.

- Berryman A., Turchin P. Identifying the density-dependent structure underlying ecological time series // *Oikos*. — 2001. — Vol. 92, no. 2. — Pp. 265–270.
- Beukema J. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea // *Netherlands Journal of Sea Research*. — 1976. — Vol. 10, no. 2. — Pp. 236–261.
- Beukema J. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter // *Netherlands Journal of Sea Research*. — 1978. — Vol. 13, no. 2. — Pp. 203–223.
- Beukema J. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter // *Netherlands Journal of Sea Research*. — 1979. — Vol. 13, no. 2. — Pp. 203–223.
- Beukema J., Cadee G., Jansen J. Variability of growth rate of *Macoma balthica*(L.) in the Wadden Sea in relation to availability of food // *Biology of benthic organisms*, 11th Eur. Mar. Biol. Symp. 69 – 77. — 1977.
- Beukema J., De Vlas J. Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. // *Marine ecology progress series*. Oldendorf. — 1989. — Vol. 52, no. 2. — Pp. 193–200.
- Beukema J., Dekker R. Redistribution of spat-sized *Macoma balthica* in the Wadden Sea in cold and mild winters // *Marine ecology Progress series*. — 2003. — Vol. 265. — Pp. 117–122.
- Beukema J., Dekker R. Variability in predator abundance links winter temperatures and bivalve recruitment: correlative evidence from long-term data in a tidal flat // *Mar Ecol Prog Ser*. — 2014. — T. 513. — C. 1–15.
- Beukema J., Dekker R., Essink K., [et al.] Synchronized reproductive success of the main bivalve species in the Wadden Sea: causes and consequences // *Marine ecology. Progress series*. — 2001. — Vol. 211. — Pp. 143–155.
- Beukema J., Dekker R., Jansen J. Some like it cold: populations of the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) suffer in various ways from a warming climate // *Marine Ecology Progress Series*. — 2009. — Vol. 384. — Pp. 135–145.
- Beukema J., Essink K., [et al.] Year-to-year variability in the biomass of macrobenthic animals on tidal flats of the Wadden Sea: how predictable is this food source for birds? // *Netherlands Journal of Sea Research*. — 1993. — Vol. 31, no. 4. — Pp. 319–330.
- Beukema J., Honkoop P., Dekker R. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation // *Recruitment, Colonization and Physical-Chemical Forcing in Marine Biological Systems*. — Springer, 1998. — Pp. 23–34.
- Beukema J., Meehan B. Latitudinal variation in linear growth and other shell characteristics of *Macoma balthica* // *Marine Biology*. — 1985. — Vol. 90, no. 1. — Pp. 27–33.
- Bonsdorff E., Norkko A., Boström C. Recruitment and population maintenance of the bivalve *Macoma balthica* (L.)—factors affecting settling success and early survival on shallow sandy bottoms // *Biology and ecology of shallow coastal waters*. Olsen & Olsen, Fredensborg. — 1995. — Pp. 253–260.
- Boström C., Bonsdorff E. Zoobenthic community establishment and habitat complexity—the importance of seagrass shoot-density, morphology and physical disturbance for faunal recruitment // *Marine Ecology Progress Series*. — 2000. — Vol. 205. — Pp. 123–138.
- Brady F. The distribution of the fauna of some intertidal sands and muds on the Northumberland coast // *The Journal of Animal Ecology*. — 1943. — Pp. 27–41.
- Brousseau D. Analysis of growth rate in *Mya arenaria* using the Von Bertalanffy equation // *Marine Biology*. — 1979. — Vol. 51, no. 3. — Pp. 221–227.
- Caddy J. Maturation of gametes and spawning in *Macoma balthica* (L.) // *Canadian journal of zoology*. — 1967. — Vol. 45, no. 6. — Pp. 955–965.

- Chambers J., Hastie T. Statistical models in S. — CRC Press, Inc., 1991.
- Chambers M., Milne H. The production of *Macoma balthica* (L.) in the Ythan Estuary // Estuarine and Coastal Marine Science. — 1975. — Vol. 3, no. 4. — Pp. 443–455.
- Clarke K., Somerfield P., Gorley R. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. — 2008. — Vol. 366, no. 1. — Pp. 56–69.
- Cloern J., Nichols F. A von Bertalanffy growth model with a seasonally varying coefficient // Journal of the Fisheries Board of Canada. — 1978. — T. 35, № 11. — C. 1479–1482.
- Dekker R., Beukema J. Phenology of abundance of bivalve spat and of their epibenthic predators: limited evidence for mismatches after cold winters // Marine Ecology Progress Series. — 2014. — T. 513. — C. 17–27.
- Denisenko S. [et al.] Macrozoobenthos of the Pechora Sea (SE Barents Sea): community structure and spatial distribution in relation to environmental conditions // Marine Ecology Progress Series. — 2003. — Vol. 258. — Pp. 109–123.
- Eleftheriou A. Methods for the study of marine benthos. — John Wiley & Sons, 2013.
- Elliott M. Studies on the production ecology of several mollusc species in the estuarine Firth of Forth.
- Flach E. The separate and combined effects of epibenthic predation and presence of macroinfauna on the recruitment success of bivalves in shallow soft-bottom areas on the Swedish west coast // Journal of Sea Research. — 2003. — Vol. 49, no. 1. — Pp. 59–67. — ISSN 1385-1101.
- Freestone A. [et al.] Stronger predation in the tropics shapes species richness patterns in marine communities // Ecology. — 2011. — Vol. 92, no. 4. — Pp. 983–993.
- Genelt-Yanovskiy E. [et al.] Population structure and growth rates at biogeographic extremes: A case study of the common cockle, *Cerastoderma edule* (L.) in the Barents Sea // Marine Pollution Bulletin. — 2010. — Vol. 61. — Pp. 247–253.
- Gerasimova A., Maximovich N. Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability // Hydrobiologia. — 2013. — Vol. 706, no. 1. — Pp. 119–137.
- Gilbert M. Growth rate, longevity and maximum size of *Macoma balthica* (L.) // Biological bulletin. — 1973. — Vol. 145, no. 1. — Pp. 119–126.
- Gilbert M. Growth rate, longevity and aspects of reproductive cycle in *Macoma balthica* (Bivalvia) // Nautilus. — 1978. — Vol. 92. — Pp. 21–24.
- Grant J., Thorpe B. Effects of suspended sediment on growth, respiration, and excretion of the soft-shell clam (*Mya arenaria*) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. — 1991. — Vol. 48, no. 7. — Pp. 1285–1292.
- Green R. Growth and mortality in an arctic intertidal population of *Macoma balthica* (Pelecypoda, Tellinidae) // J. Fish. Res. Bd Can. — 1973. — Vol. 30. — Pp. 1345–1348.
- Gusev A., Jurgens-Markina E. Growth and production of the bivalve *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758)(Cardiida: Tellinidae) in the southeastern part of the Baltic Sea // Russian Journal of Marine Biology. — 2012. — Vol. 38, no. 1. — Pp. 56–63.
- Hammer Ö., Harper D., Ryan P. PAS: Palaeontological Statistical package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. — 2001. — T. 4, № 9. — C. 9.
- Harvey M., Vincent B. Density, size distribution, energy allocation and seasonal variations in shell and soft tissue growth at two tidal levels of a *Macoma balthica* (L.) population // Journal of experimental marine biology and ecology. — 1990. — Vol. 142, no. 3. — Pp. 151–168.
- Hiddink J. Effects of suction-dredging for cockles on non-target fauna in the Wadden Sea // Journal of Sea Research. — 2003. — Vol. 50, no. 4. — Pp. 315–323. — ISSN 1385-1101.

- Hiddink J., Marijnissen S.*, [et al.] Predation on 0-group and older year classes of the bivalve *Macoma balthica*: interaction of size selection and intertidal distribution of epibenthic predators // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. — 2002. — Vol. 269, no. 2. — Pp. 223–248. — ISSN 0022-0981.
- Hiddink J., ter Hofstede R., Wolff W.* Predation of intertidal infauna on juveniles of the bivalve *Macoma balthica* // *Journal of Sea Research*. — 2002. — Vol. 47, no. 2. — Pp. 141–159. — ISSN 1385-1101.
- Hollander M., Wolfe D., Chicken E.* Nonparametric statistical methods. — 3rd ed. — John Wiley & Sons, 2013. — 848 pp.
- Hummel H.* [et al.] Growth in the bivalve *Macoma balthica* from its northern to its southern distribution limit: a discontinuity in North Europe because of genetic adaptations in Arctic populations? // *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*. — 1998. — Vol. 120, no. 1. — Pp. 131–141.
- Huxham M., Richards M.* Can postlarval bivalves select sediment type during settlement? A field test with *Macoma balthica*(L.) and *Cerastoderma edule*(L.) // *Journal of experimental marine biology and ecology*. — 2003. — Vol. 288, no. 2. — Pp. 279–293.
- Jensen J., Nøst T., Stokland Ø.* The invertebrate fauna of a small fjord subject to wide ranges of salinity and oxygen content // *Sarsia*. — 1985. — T. 70, № 1. — C. 33–43.
- Jensen K.* Density-dependent growth in cockles (*Cerastoderma edule*): evidence from interannual comparisons // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. — 1993. — Vol. 73, no. 02. — Pp. 333–342.
- Jensen K., Jensen J.* The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden sea // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. — 1985. — Vol. 89. — Pp. 157–174.
- Kube J., Peters C., Powilleit M.* Spatial variation in growth of *Macoma balthica* and *Mya arenaria* (Mollusca, Bivalvia) in relation to environmental gradients in the Pomeranian Bay (Southern Baltic Sea) // *Archive of fishery and marine research/Archiv fuer Fischerei- und Meeresforschung*. — 1996. — Vol. 44, no. 1. — Pp. 81–93.
- Laine A.* [et al.] A comparison between 1928 and 2000 indicates major changes in the macrozoobenthos species composition and abundance on the SW coast of Finland (Baltic Sea) // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* — 2003. — Vol. 52. — Pp. 3–16.
- Lammens J.* Growth and reproduction in a tidal flat population of *Macoma balthica*(L.) // *Netherlands Journal of Sea Research*. — 1967. — T. 3, № 3. — C. 315–382.
- Lavoie R.* Contribution à la biologie et à l'écologie de *Macoma balthica* L. de l'estuaire du Saint-Laurent: PhD thesis / Lavoie R. — Université Laval, Québec, 1970.
- Legendre P., Legendre L.* Numerical ecology. T. 24. — Elsevier, 2012.
- Madsen P., Jensen K.* Population dynamics of *Macoma balthica* in the Danish Wadden Sea in an organically enriched area // *Ophelia*. — 1987. — Vol. 27, no. 3. — Pp. 197–208.
- Mardia K., Kent J., Bibby J.* Multivariate analysis. — Academic press, 1979.
- Nikula R., Strelkov P., Väinölä R.* Diversity and Trans-Arctic Invasion History of Mitochondrial Lineages in the North Atlantic *Macoma balthica* Complex (Bivalvia: Tellinidae) // *Evolution*. — 2007. — Vol. 61, no. 4. — Pp. 928–941.
- Olafsson E.* Contrasting influences of suspension-feeding and deposit-feeding populations of *Macoma balthica* on infaunal recruitment. // *Marine ecology progress series*. — 1989. — Vol. 55, no. 2. — Pp. 171–179.
- Ostrowski J.* Biomass and production of the crustacean *Pontoporeia femorata* (Kröyer) and the bivalve *Macoma balthica* (Linne) in the Gulf of Gdansk // *Pr. Mor. Inst. Ryb.* — 1976. — Vol. 18. — Pp. 91–94.
- Oug E.* Polychaetes in intertidal rocky and sedimentary habitats in the region of Tromsø, northern Norway // *Sarsia*. — 2001. — Vol. 86, no. 1. — Pp. 75–83.

- Parsons N., Thomas M.* Notes on the ecology of the Clwyd estuary, north Wales // *Journal of Natural History*. — 1979. — Vol. 13, no. 6. — Pp. 725–734.
- Pianka E.* Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts // *American Naturalist*. — 1966. — C. 33–46. — JSTOR: [2459377](#).
- R Core Team* R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Foundation for Statistical Computing. — Vienna, Austria, 2014.
- Ralph R., Maxwell J.* Growth of two Antarctic lamellibranchs: *Adamussium colbecki* and *Laternula elliptica* // *Marine Biology*. — 1977. — Vol. 42, no. 2. — Pp. 171–175.
- Reading C.* Changes in the downshore distribution of *Macoma balthica* (L.) in relation to shell length // *Estuarine and coastal marine science*. — 1979. — Vol. 8, no. 1. — Pp. 1–13.
- Reise K., Herre E., Sturm M.* Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea // *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. — 1994. — Vol. 48, 2-3. — Pp. 201–215.
- Ricciardi A., Bourget E.* Weight-to-weight conversion factors for marine benthic macroinvertebrates // *Marine Ecology Progress Series*. — 1998. — Vol. 163. — Pp. 245–251.
- Richards M., Edwards F., Huxham M.* The effects of the adult density of *Macoma balthica* on the recruitment of juvenile bivalves: a field experiment // *Journal of Sea Research*. — 2002. — Vol. 47, no. 1. — Pp. 41–54.
- Sagarin R., Gaines S.* The ‘abundant centre’ distribution: to what extent is it a biogeographical rule? // *Ecology letters*. — 2002. — Vol. 5, no. 1. — Pp. 137–147.
- Sagarin R., Gaines S., Gaylord B.* Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species // *Trends in Ecology & Evolution*. — 2006. — Vol. 21, no. 9. — Pp. 524–530.
- Segerstråle S.* Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern: I. — 1933.
- Segerstråle S.* Investigation on baltic populations of the bivalve *Macoma balthica* (L.) // *Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol.* — 1960. — Vol. 23, no. 2. — Pp. 3–72.
- Segerstråle S.* Biological fluctuations in the Baltic Sea // *Progress in Oceanography*. — 1969. — Vol. 5. — Pp. 169–184.
- Sneli J.* The intertidal distribution of polychaetes and molluscs on a muddy shore in Nord-Møre, Norway // *Sarsia*. — 1968. — Vol. 31, no. 1. — Pp. 63–68.
- Stephen A.* Notes on the biology of certain lamellibranchs on the Scottish coast // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom (New Series)*. — 1931. — Vol. 17, no. 02. — Pp. 277–300.
- Strasser M., Dekker R., [et al.]* How predictable is high bivalve recruitment in the Wadden Sea after a severe winter? // *Journal of Sea Research*. — 2003. — Vol. 49, no. 1. — Pp. 47–57.
- Strasser M., Günther C.* Larval supply of predator and prey: temporal mismatch between crabs and bivalves after a severe winter in the Wadden Sea // *Journal of Sea Research*. — 2001. — Vol. 46, no. 1. — Pp. 57–67.
- Strömberg T., Lande R., Engen S.* Intertidal distribution of the fauna on muddy beaches in the Borgenfjord area // *Sarsia*. — 1973. — Vol. 53. — Pp. 49–70.
- Thompson J., Nichols F.* Food availability controls seasonal cycle of growth in *Macoma balthica*(L.) in San Francisco Bay, California // *Journal of experimental marine biology and ecology*. — 1988. — Vol. 116, no. 1. — Pp. 43–61.
- Thompson R., Bayne B.* Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis* // *Marine Biology*. — 1974. — Vol. 27, no. 4. — Pp. 317–326.
- Thorson G.* Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates // *Med. Komm. Damn. Fisk-og Havunders.* — 1946. — Vol. 4. — Pp. 1–523.
- Tukey J., Smith J., Griffin M.* Exploratory Data Analysis. — 18th ed. — Addison-Wesley Publishing Company, 1977. — 688 pp.

- Väinölä R. Repeated trans-Arctic invasions in littoral bivalves: molecular zoogeography of the *Macoma balthica* complex // Marine Biology. — 2003. — Vol. 143, no. 5. — Pp. 935–946.
- Varfolomeeva M., Naumov A. Long-term temporal and spatial variation of macrobenthos in the intertidal soft-bottom flats of two small bights (Chupa Inlet, Kandalaksha Bay, White Sea) // Hydrobiologia. — 2013. — Vol. 706, no. 1. — Pp. 175–189. — ISSN 0018-8158.
- Vincent B., Joly D., Brassard C. Effets de la densité sur la croissance du bivalve *Macoma balthica* (L.) en zone intertidale // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. — 1989. — T. 126. — C. 145–162.
- Vogel K. Wachstumsunterbrechungen bei Lamellibranchiaten und Brachiopoden // N.Jb.Geol.Palaeont. — 1959. — Vol. 109. — Pp. 109–129.
- Von Oertzen J. Cycles and rates of reproduction of six Baltic Sea bivalves of different zoogeographical origin // Marine Biology. — 1972. — Vol. 14, no. 2. — Pp. 143–149.
- Warwick R., Price R. Macrofauna production in an estuarine mud-flat // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. — 1975. — Vol. 55, no. 01. — Pp. 1–18.
- Wenne R., Klusek Z. Longevity, growth and parasites of *Macoma balthica* L. in Gdansk Bay (South Baltic) // Polish archives of hydrobiology. — 1985. — Vol. 32, no. 1. — Pp. 31–45.
- Wilde P. de Influence of temperature on behaviour, energy metabolism and growth of *Macoma balthica* (L.) // Proceedingd of 9th European Marine Biology Symposium. — 1975. — Pp. 239–256.
- Wilson J. Distribution, biomass and production of bivalves in Dublin Bay. // Malacologia. 1982. — 1982.
- Wolff W., De Wolf L. Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen estuary, The Netherlands // Estuarine and Coastal Marine Science. — 1977. — Vol. 5, no. 1. — Pp. 1–24.
- WoRMS Editorial Board World Register of Marine Species. — Oct. 2014. — URL: <http://www.marinespecies.org/>.
- Zwarts L., Blomert A., [et al.] Feeding radius, burying depth and siphon size of *Macoma balthica* and *Scrobicularia plana* // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. — 1994. — Vol. 183, no. 2. — Pp. 193–212.
- Zwarts L., Wanink J. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates // Netherlands Journal of Sea Research. — 1993. — Vol. 31, no. 4. — Pp. 441–476.

# Приложение

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

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

Район	Участок	год	мареографический уровень	число повторностей	площадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$	
г. Чуша	б. Ключиха	2006	СГЛ	10	1/20	444	53,7	1,1	0,27	
		2006	НГЛ	10	1/20	362	26,4	–	–	
		2006	ВСЛ	10	1/20	1136	55,4	–	–	
	Сухая салма	2006	СГЛ	10 и	2/20	1165	169,3	6,2	1,17	
		2006	НГЛ		5	1/20	1132	82,6	–	–
		2006	НГЛ, зостера		5	1/20	992	174,4	–	–
	б. Лисья	2006	СГЛ		10	1/20	1346	209,8	1,9	0,76
		2006	НГЛ		10	1/20	2832	277,8	–	–
		2006	ВСЛ		10	1/20	1006	159,8	–	–
	пр. Подпахта	2006	СГЛ		10	1/20	688	145,2	1,9	1,21
		2006	НГЛ		10	1/20	372	57,9	–	–
	Лувеньга	материковая литораль, Лувеньга	1992	верхний пляж	7	1/30	94	35,5	12,4	3,73
1992			пояс фукоидов	5	1/30	114	55,6	23,9	10,73	
1992			пояс зостеры	5	1/30	222	103,3	22,5	10,95	
1992			нижний пляж	3	1/30	560	457,1	52,0	34,64	
1993			верхний пляж	4	1/30	413	127,5	11,5	4,56	
1993			пояс фукоидов	5	1/30	336	120,9	25,6	11,27	
1993			пояс зостеры	6	1/30	405	80	73,7	12,88	
1993			нижний пляж	5	1/30	354	77,3	50,5	15,95	
1994			верхний пляж	5	1/30	462	179,1	24,6	2,06	
1994			пояс фукоидов	6	1/30	745	220,6	66,9	16,81	
1994			пояс зостеры	6	1/30	765	112,7	108,9	24,64	
1994			нижний пляж	3	1/30	930	170,6	121,1	2,89	
1995			верхний пляж	4	1/30	908	222,3	68,8	9,20	
1995			пояс фукоидов	5	1/30	1134	269,7	83,0	19,32	
1995			пояс зостеры	5	1/30	660	117,7	61,5	9,75	
1995			нижний пляж	6	1/30	685	154,8	113,7	4,21	
1996			верхний пляж	4	1/30	698	257	62,2	20,58	

продолжение таблицы I на следующей странице

продолжение таблицы I									
Район	Участок	год	мареографический уровень	число повторностей	площадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$
		1996	пояс фукоидов	6	1/30	770	214,9	94,2	23,14
		1996	пояс zostеры	4	1/30	645	71,9	65,2	8,55
		1996	нижний пляж	6	1/30	870	68,8	153,0	19,42
		1997	верхний пляж	3	1/30	620	130	74,2	32,49
		1997	пояс фукоидов	6	1/30	720	265,6	88,4	22,91
		1997	пояс zostеры	5	1/30	702	70,7	96,7	18,36
		1997	нижний пляж	6	1/30	880	97	160,6	21,58
		1998	верхний пляж	4	1/30	2130	623,9	25,6	8,52
		1998	пояс фукоидов	6	1/30	2750	820	93,0	27,49
		1998	пояс zostеры	5	1/30	2424	437,1	136,8	22,56
		1998	нижний пляж	5	1/30	1182	239	174,8	17,02
		1999	верхний пляж	3	1/30	7240	5833,7	14,5	11,84
		1999	пояс фукоидов	6	1/30	3895	1354,6	88,8	29,72
		1999	пояс zostеры	6	1/30	2405	498,8	95,7	12,27
		1999	нижний пляж	5	1/30	2328	623,8	140,1	19,60
		2000	верхний пляж	2	1/30	2640	870	71,3	6,22
		2000	пояс фукоидов	4	1/30	2760	373,1	91,8	20,69
		2000	пояс zostеры	5	1/30	2562	721	117,7	11,30
		2000	нижний пляж	4	1/30	2018	394,3	133,6	30,76
		2002	верхний пляж	3	1/30	1360	401,5	63,3	12,48
		2002	пояс фукоидов	3	1/30	3250	337,8	150,0	36,88
		2002	пояс zostеры	4	1/30	2498	952,6	140,2	43,61
		2002	нижний пляж	2	1/30	810	240	76,7	27,47
		2004	верхний пляж	3	1/30	2800	1066,6	62,5	26,54
		2004	пояс фукоидов	4	1/30	3090	889	151,9	23,16
		2004	пояс zostеры	5	1/30	1818	302,6	117,0	10,28
	о. Горелый	1992	ВГЛ	7	1/30	73	23,7	11,8	2,64
		1992	СГЛ	5	1/30	108	9,7	9,3	1,10
		1992	НГЛ	2	1/30	50	20	3,2	2,42

продолжение таблицы I на следующей странице

продолжение таблицы I									
Район	Участок	год	мареографический уровень	число повторностей	площадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$
		1992	ноль глубин	3	1/30	13	3,3	1,3	0,58
		1993	ВГЛ	3	1/30	143	29,1	7,8	3,59
		1993	СГЛ	3	1/30	480	11,5	25,8	5,33
		1993	НГЛ	4	1/30	183	34,5	10,9	2,65
		1993	ноль глубин	3	1/30	97	43,7	9,8	5,04
		2004	ВГЛ	3	1/30	2620	219,3	70,4	11,71
		2004	СГЛ	3	1/30	1700	208,8	91,3	8,00
		2004	НГЛ	3	1/30	1040	176,9	85,5	3,09
		2004	ноль глубин	3	1/30	1540	60,8	177,9	16,77
		2006	ВГЛ	3	1/30	2200	353,4	86,7	23,82
		2006	СГЛ	3	1/30	1910	342,2	74,0	16,22
		2006	НГЛ	3	1/30	650	87,2	66,2	9,79
		2006	ноль глубин	3	1/30	760	160,9	88,2	18,32
		2007	ВГЛ	3	1/30	1940	341,8	61,0	6,55
		2007	СГЛ	3	1/30	1990	449,8	50,1	3,74
		2007	НГЛ	3	1/30	540	195,2	45,9	16,56
		2007	ноль глубин	3	1/30	660	45,8	85,9	4,57
		2008	ВГЛ	3	1/30	1100	98,5	50,2	6,27
		2008	СГЛ	3	1/30	2740	125,3	50,9	2,57
		2008	НГЛ	3	1/30	1030	404,5	45,6	15,77
		2008	ноль глубин	3	1/30	740	147,3	81,3	44,67
		2011	ВГЛ	3	1/30	2000	926	23,9	10,41
		2011	СГЛ	3	1/30	1210	216,6	54,6	21,70
		2011	НГЛ	3	1/30	1590	199,7	77,2	16,54
		2011	ноль глубин	3	1/30	1100	208,8	69,5	9,22
	Эстуарий р.Лувеньги	1992	НГЛ	6	1/30	55	14,8	13,7	3,33
		1993	НГЛ	6	1/30	202	31,3	12,2	2,98
		1994	НГЛ	3 и	3/30	777	129,9	73,7	13,23
		1995	НГЛ	3 и	3/30	473	44,8	47,7	7,62
		1996	НГЛ	3 и	3/30	337	29,1	45,1	5,10
		1997	НГЛ	3 и	3/30	213	14,5	38,1	8,15
		1998	НГЛ	3 и	3/30	750	15,3	54,6	5,50
		1999	НГЛ	3 и	3/30	2073	633,3	18,2	3,38
		2000	НГЛ	3 и	3/30	1913	86,5	54,1	4,83
		2001	НГЛ	3 и	3/30	2607	139,6	109,0	8,74
		2002	НГЛ	3 и	3/30	1917	209	90,6	11,61
		2003	НГЛ	3 и	3/30	2220	235,4	120,5	11,27
		2004	НГЛ	3 и	3/30	3330	315	141,4	7,73
		2005	НГЛ	3 и	3/30	1623	161,8	90,3	5,88
		2006	НГЛ	3 и	3/30	993	131,3	86,4	6,71
		2007	НГЛ	9	1/30	2547	341,8	111,0	13,18
		2008	НГЛ	3 и	3/30	1683	343,5	113,8	14,63
		2009	НГЛ	3 и	3/30	1860	146,4	95,1	26,69
		2010	НГЛ	3 и	3/30	2057	231,5	125,1	2,97
		2011	НГЛ	9	1/30	1637	60,2	159,5	8,50
		2012	НГЛ	3 и	3/30	1170	23,1	111,0	9,20

продолжение таблицы I на следующей странице

продолжение таблицы I											
Район	Участок	год	маре- графи- ческий уровень	число по- втор- ностей	пло- щадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$		
Северный архипе- лаг	Западная Ряшкова салма	1994	СГЛ	2 и	3/30	450	100	58,3	5,38		
		1995	СГЛ	2 и	3/30	490	10	74,1	6,42		
		1996	СГЛ	2 и	3/30	260	130	45,7	14,62		
		1997	СГЛ	2 и	3/30	220	90	37,1	15,07		
		1998	СГЛ	2 и	3/30	755	185	101,7	13,83		
		1999	СГЛ	2 и	3/30	8530	800	134,4	59,88		
		2000	СГЛ	2 и	3/30	2910	440	58,8	28,01		
		2001	СГЛ	2 и	3/30	2515	295	130,5	29,17		
		2002	СГЛ	2 и	3/30	2690	570	165,6	24,94		
		2003	СГЛ	2 и	3/30	1930	300	139,2	25,66		
		2004	СГЛ	2 и	3/30	2355	55	133,0	16,36		
		2005	СГЛ	2 и	3/30	1825	115	137,4	2,63		
		2006	СГЛ	2 и	3/30	795	165	75,1	16,79		
		2007	СГЛ	2 и	3/30	1055	185	122,7	12,00		
		2008	СГЛ	2 и	3/30	1840	460	122,5	53,38		
		2009	СГЛ	2 и	3/30	1745	65	110,5	13,99		
		2010	СГЛ	2 и	3/30	1680	460	154,5	30,87		
		2011	СГЛ	2 и	3/30	1455	535	136,5	55,75		
		2012	СГЛ	2 и	3/30	910	340	88,8	28,64		
		Южная губа о. Ряшкова		2001	ноль глубин	9	1/30	1257	174,8	33,0	7,53
				2002	ноль глубин	16	1/30	1196	212,5	37,0	10,80
				2003	ноль глубин	15	1/30	1758	333,3	26,7	9,10
2004	ноль глубин			13	1/30	1913	576	9,4	2,35		
2005	ноль глубин			15	1/30	860	178	7,3	1,38		
2006	ноль глубин			12	1/30	843	203,9	5,6	1,32		
2007	ноль глубин			15	1/30	1412	387,8	11,3	2,49		
2008	ноль глубин			10	1/30	1434	333,4	20,8	3,77		
2009	ноль глубин			15	1/30	1122	198,5	42,7	10,79		
2010	ноль глубин			15	1/30	682	106,5	30,4	5,42		
2011	ноль глубин			15	1/30	364	151,5	19,1	10,56		
2012	ноль глубин			15	1/30	142	39,1	1,9	1,36		
о. Ломниш- ный		2007	ноль глубин	10	1/30	501	88,7	7,8	4,08		
		2008	ноль глубин	5	1/30	1530	295	29,5	8,71		
		2009	ноль глубин	10	1/30	813	241,1	41,3	13,29		
		2010	ноль глубин	10	1/30	540	168,1	49,2	13,93		
		2011	ноль глубин	10	1/30	378	118,4	13,8	7,78		

продолжение таблицы I на следующей странице

продолжение таблицы I									
Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число по- втор- ностей	пло- щадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$
		2012	ноль глу- бин	10	1/30	513	90,9	8,7	5,39

Примечания: градации мареографического уровня: ВГЛ — верхний горизонт литорали, СГЛ — средний горизонт литорали, НГЛ — нижний горизонт литорали, ВСЛ — верхняя сублитораль.  $N$ , экз./м<sup>2</sup> — средняя плотность поселения *M. balthica*,  $SEM_N$  — ошибка среднего для плотности поселения,  $B$ , г/м<sup>2</sup> — средняя биомасса *M. balthica*,  $SEM_B$  — ошибка среднего для биомассы. В обозначении числа повторностей индекс "и" означает интегральную пробу, в этом случае в графе площадь учета указано сколько проб какой площади объединялись в одну. Прочерк в ячейке — отсутствие данных.

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

Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число по- втор- ностей	пло- щадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$
Западный Мурман	Ура-губа	2005	СГЛ	3	1/30	1267	288,8	—	—
	Печенга	2005	СГЛ	3	1/30	767	218,6	—	—
Кольский Залив	Северное На- горное	2005	СГЛ	2	1/30	390	90	—	—
	Абрам-мыс	2005	СГЛ	2	1/30	3350	520	—	—
		2008	СГЛ	5	1/20	540	208,5	123,1	41,12
		2008	НГЛ	5	1/20	1804	78,6	216,5	54,99
	Ретинское	2005	СГЛ	2	1/30	660	300	—	—
	Пала-губа	2007	СГЛ	16	1/30	936	76,4	35,8	4,02
		2007	НГЛ	36	1/30	790	61,7	172	13,02
		осень 2008	СГЛ	11	1/20	864	154,4	77,3	13,09
зима 2008		НГЛ	10	1/30	1644	192,5	193,2	29,14	
Восточный Мурман	Гаврилово	2008	СГЛ	5	1/30	99	24,5	119,9	33,26
		2008	НГЛ	5	1/30	74	26,3	13,02	6,89
	Ярнышная	2007	СГЛ	36	1/30	70	9,6	24,5	5,62
		2008	ВГЛ	5	1/30	219	97,6	116,9	20,92
		2008	НГЛ	5	1/30	387	109,1	41,1	21,99
	Дальне-Зеле- нецкая	2002	СГЛ	43	1/30	52	7	—	—
		2003	СГЛ	48	1/30	34	6,6	—	—
		2004	СГЛ	44	1/30	32	5,3	—	—
		2005	СГЛ	30	1/30	30	4,5	—	—
		2006	СГЛ	28	1/30	39	6	—	—
		2007	СГЛ	33	1/30	72	6,6	34,4	5,57
		2008	СГЛ	72	1/30	72	5,5	—	—
		2008	ВГЛ	10	1/30	30	8,9	—	—
Шельпино	2008	ВГЛ	5	1/30	36	17,5	14,6	8,02	
	2008	СГЛ	5	1/30	54	11,2	23,5	10,15	
Порчниха	2007	СГЛ	32	1/30	87	10,8	26,8	5,57	
	2008	СГЛ	5	1/30	48	15,7	—	—	

продолжение таблицы II на следующей странице

продолжение таблицы II									
Район	Участок	год	маре- ографи- ческий уровень	число по- втор- ностей	пло- щадь учета	$N$ , экз./м <sup>2</sup>	$SEM_N$	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$SEM_B$
	Ивановская	2008	ВСЛ	5	1/20	1208	72,8	75,2	1,94

Примечания: градации мареографического уровня: ВГЛ – верхний горизонт литорали, СГЛ – средний горизонт литорали, НГЛ – нижний горизонт литорали, ВСЛ – верхняя сублитораль.  $N$ , экз./м<sup>2</sup> – средняя плотность поселения *M. balthica*,  $SEM_N$  – ошибка среднего для плотности поселения,  $B$ , г/м<sup>2</sup> – средняя биомасса *M. balthica*,  $SEM_B$  – ошибка среднего для биомассы. В обозначении числа повторностей индекс "и" означает интегральную пробу, в этом случае в графе площадь учета указано сколько проб какой площади объединялись в одну. Прочерк в ячейке – отсутствие данных.

## Б Таксономический состав сообществ макробентоса на исследованных участках

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

Таблица III. Состав сообществ на исследованный участках литорали Белого моря

участок	Западная Ряшкова салма	о. Горелый				Эстуарий р. Лувеньги	Южная губа о. Ряшкова	Ломнишный	материк (Лувеньга)			
		В	С	Н	ноль				С	ноль	ноль	В
Nemertini												
Nemertini indet.						+	+					
Priapulida												
<i>Halicryptus spinulosus</i>						+	+					
<i>Priapulus caudatus</i>							+			+	+	
Oligochaeta												
<i>Clitellio arenarius</i>						+						
Enchytraeidae gen. sp.		+		+		+	+					
Oligochaeta varia						+						
<i>Paranais littoralis</i>	+					+		+				
<i>Tubifex costatus</i>	+						+	+				
Polychaeta												
<i>Alitte virens</i>												
<i>Arenicola marina</i>	+			+		+	+	+				
<i>Capitella capitata</i>							+					
<i>Eteone longa</i>			+	+	+		+	+		+	+	
<i>Fabricia sabella</i>	+	+	+	+		+	+	+		+	+	
<i>Harmathoe imbricata</i>							+					
<i>Micronephthys minuta</i>							+					
<i>Microspio theli</i>	+						+	+				
<i>Nephthys sp.</i>							+					
<i>Ophelia limacina</i>							+	+				
<i>Pectinaria sp.</i>							+					
<i>Phyllodoce groenlandica</i>							+	+				
продолжение таблицы III на следующей странице												

продолжение таблицы III												
участок	Западная Ряшкова салма	о. Горелый				Эстуарий р. Лувеньги	Южная губа о. Ряшкова	Ломнишный	материк (Лувеньга)			
горизонт литорали	С	В	С	Н	ноль	С	ноль	ноль	В	С	Н	ноль
<i>Polydora quadrilobata</i>							+	+				+
<i>Pygospio elegans</i>	+				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Scalibregma inflatum</i>							+	+				
<i>Scoloplos armiger</i>							+	+				
<i>Spio filicornis</i>							+					
Spionidae gen. sp.							+					
<i>Travisia forbesii</i>							+	+				
<i>Tubificoides benedeni</i>	+			+	+		+	+				
<i>Nereimyra punctata</i>								+				
<i>Chaetozone setosa</i>								+				
Isopoda												
<i>Jaera sp.</i>			+									
Amphipoda												
<i>Atylus carinatus</i>							+	+				
<i>Classicorophium bonelli</i>							+	+				
<i>Gammarus sp.</i>	+	+	+	+		+	+		+	+	+	+
<i>Monoculodes sp.</i>						+	+	+			+	+
<i>Pontoporea affinis</i>						+						
<i>Pseudalibrotus littoralis</i>	+					+	+				+	+
<i>Priscillina armata</i>								+				
<i>Pontoporea femorata</i>											+	+
Cumacea												
<i>Diastylis sulcata</i>							+				+	+
Decapoda												
<i>Crangon crangon</i>							+	+				
Diptera												
Chironomidae larvae		+		+		+	+	+				
Dolichopodidae larvae		+					+					

продолжение таблицы III на следующей странице

продолжение таблицы III												
участок	Западная Ряшкова салма	о. Горелый				Эстуарий р. Лувеньги	Южная губа о. Ряшкова	Ломнишный	материк (Лувеньга)			
горизонт литорали	С	В	С	Н	ноль	С	ноль	ноль	В	С	Н	ноль
Gastropoda												
<i>Cylichna alba</i>							+	+				
<i>Cylichna occulta</i>							+	+				
<i>Epheria vincta</i>							+					
<i>Hydrobia ulvae</i>	+	+	+	+	+	+	+	+				
<i>Limaponlia cocksi</i>		+										
<i>Littorina littorea</i>							+	+				
<i>Littorina gr. obtusata</i>							+	+				
<i>Littorina gr. saxatilis</i>	+	+		+		+	+	+				
<i>Skeneopsis planorbis</i>								+				
Bivalvia												
<i>Macoma balthica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mya arenaria</i>					+							
<i>Mytilus edulis</i>	+	+	+	+		+						
<i>Serripes groenlandica</i>								+				

Таблица IV. Состав сообществ на исследованных участках литорали Баренцева моря

участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальне-зеленецкая	Шельпино	Порч-ниха	Ивановская
горизонт литорали	С Н	С Н	С Н	В С Н	С	В С	С	ВСЛ
Turbellaria								
<i>Turbellaria varia</i>						+	+	
Nemertini								
<i>Amphiporus lactiflorens</i>				+				
<i>Lineus gesserensis</i>		+					+	
<i>Lineus ruber</i>							+	
Nemertini varia	+		+	+	+	+	+	
Priapulida								
<i>Priapulus caudatus</i>		+			+		+	

продолжение таблицы IV на следующей странице

продолжение таблицы IV														
участок	Абрам-мыс		Пала-губа		Гаврилово		Ярнышная		Дальне- зеле- нец- кая	Шельпино	Порч- ниха	Ива- нов- ская		
горизонт ли- торали	С	Н	С	Н	С	Н	В	С	Н	С	В	С	С	ВСЛ
Oligochaeta														
<i>Capitella capitata</i>	+		+	+		+				+			+	
Enchytraeidae varia			+		+	+	+	+		+	+		+	
<i>Nais sp.</i>											+	+		
Oligochaeta gen. sp.										+				
<i>Paranais littoralis</i>								+		+				
<i>Tubifex costatus</i>	+	+	+		+			+	+	+				+
Tubificidae varia	+													
<i>Tubificoides benedeni</i>			+	+	+			+		+			+	+
Polychaeta														
<i>Alitta virens</i>		+												
<i>Arenicola marina</i>								+		+	+	+		
<i>Clitellio arenarius</i>		+			+	+	+	+		+			+	
<i>Eteone longa</i>			+	+										
<i>Fabricia sabella</i>		+	+		+		+	+		+	+			+
<i>Nainereis quadricuspida</i>										+			+	
<i>Nereis pelagica</i>				+										
<i>Nereis sp.</i>			+	+										
<i>Pectinaria koreni</i>				+										
<i>Phyllodoce groenlandica</i>				+						+				
<i>Polydora quadrilobata</i>									+					
<i>Pygospio elegans</i>	+		+	+	+	+		+		+	+		+	
Sabellidae varia			+	+										
<i>Scalibregma infundibulum</i>									+					
<i>Scoloplos armiger</i>	+				+				+	+			+	
<i>Spio sp.</i>														+
<i>Travisia forbesii</i>								+	+					
Isopoda														
<i>Jaera sp.</i>								+			+			
Amphipoda														
продолжение таблицы IV на следующей странице														

продолжение таблицы IV														
участок	Абрам-мыс		Пала-губа		Гаврилово		Ярнышная		Дальне- зеле- нец- кая	Шельпино		Порч- ниха	Ива- нов- ская	
горизонт ли- торали	С	Н	С	Н	С	Н	В	С	Н	С	В	С	С	ВСЛ
<i>Gammarus</i> <i>sp.</i>	+	+	+	+			+	+	+					
<i>Hyale</i> <i>prevosti</i>				+										
<i>Pseudolibrotus</i> <i>littoralis</i>									+					
Decapoda														
<i>Crangon</i> <i>crangon</i>				+										
Diptera														
Chironomidae <i>varia</i>	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	
Gastropoda														
<i>Epheria</i> <i>vincta</i>				+										
<i>Hydrobia</i> <i>ulvae</i>		+		+	+			+					+	
<i>Littorina</i> gr. <i>obtusata</i>														
<i>Littorina</i> gr. <i>saxatilis</i>		+		+	+			+			+			
<i>Onoba</i> <i>aculeas</i>				+				+						
<i>Skineopsis</i> <i>planorbis</i>								+						
Bivalvia														
<i>Cerastoderma</i> <i>edule</i>				+	+			+		+			+	
<i>Macoma</i> <i>balthica</i>	+	+		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mya</i> <i>arenaria</i>								+	+	+			+	+
<i>Mytilus</i> <i>edulis</i>	+	+		+	+		+	+	+	+	+	+	+	
<i>Turtonia</i> <i>minuta</i>													+	

## В Структура сообщества на литорали губы Дальне-Зеленецкой (Восточный Мурман Баренцева моря)

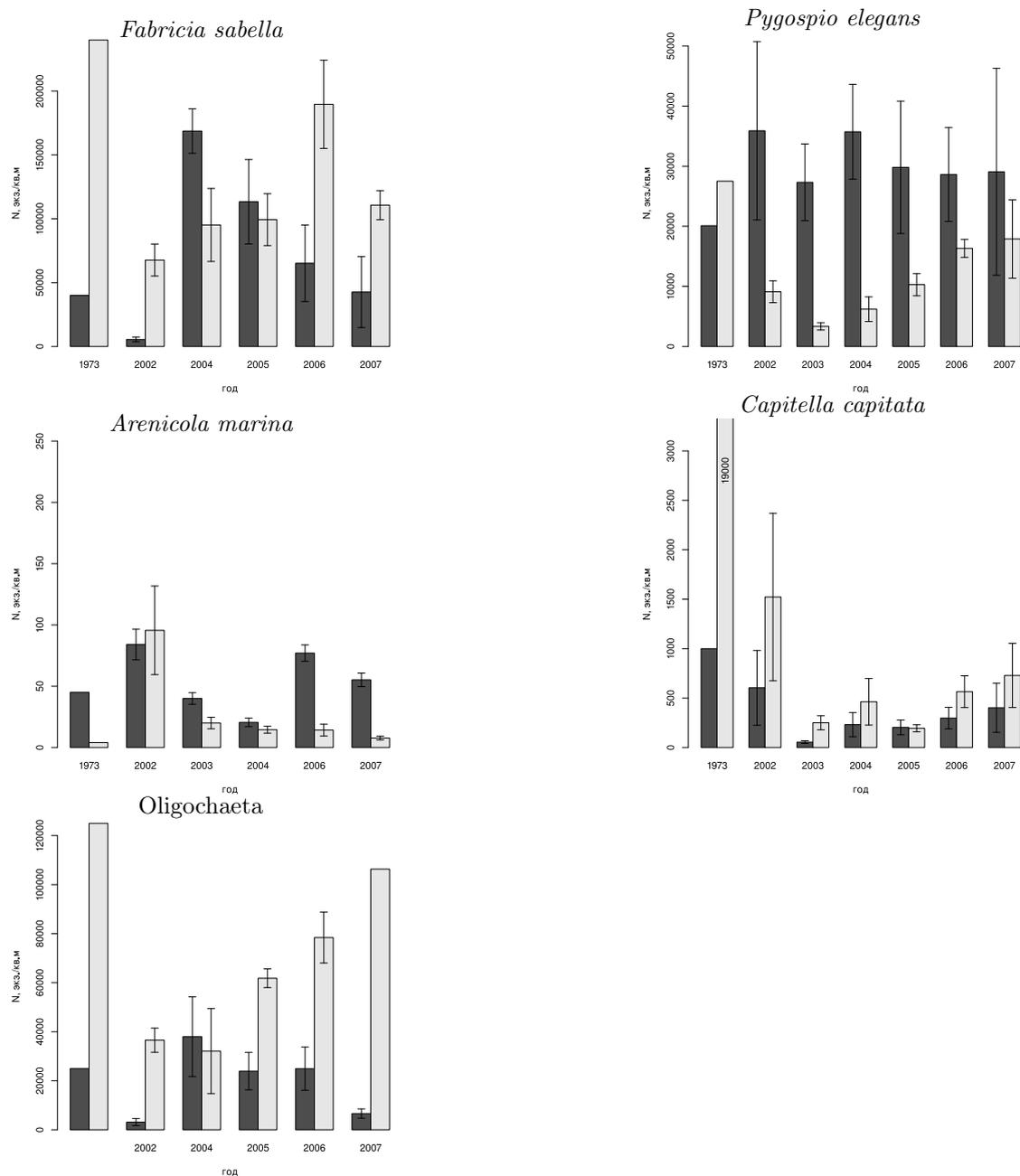


Рисунок I. Динамика обилия массовых видов на литорали Дальнего пляжа губы Дальне-Зеленецкой

Примечание: N — плотность поселения, экз./м<sup>2</sup>: темные столбцы — в сообществе пескожилы, светлые — в сообществе трубкостроителей.

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

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

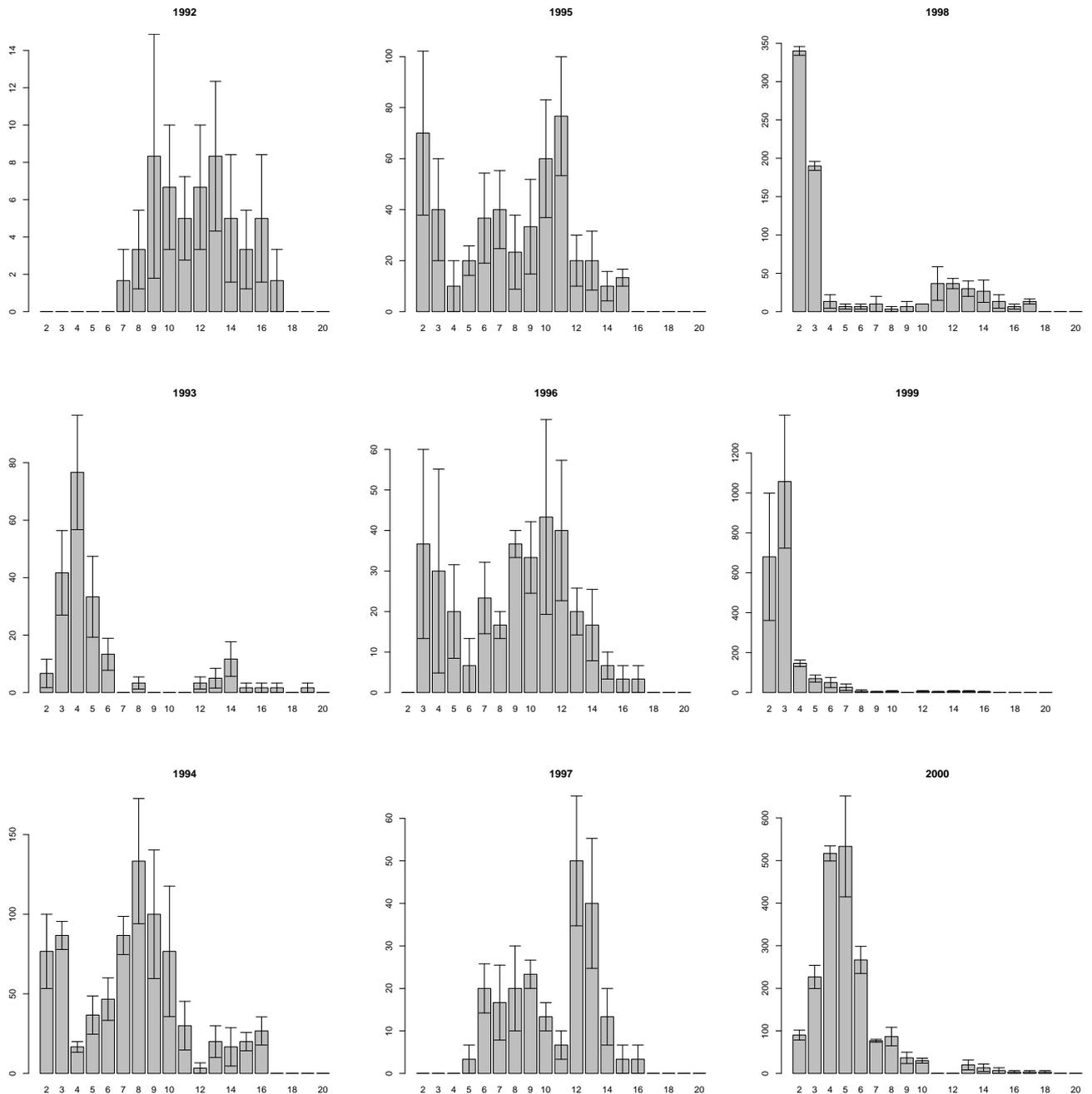


Рисунок II. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Лувеньги

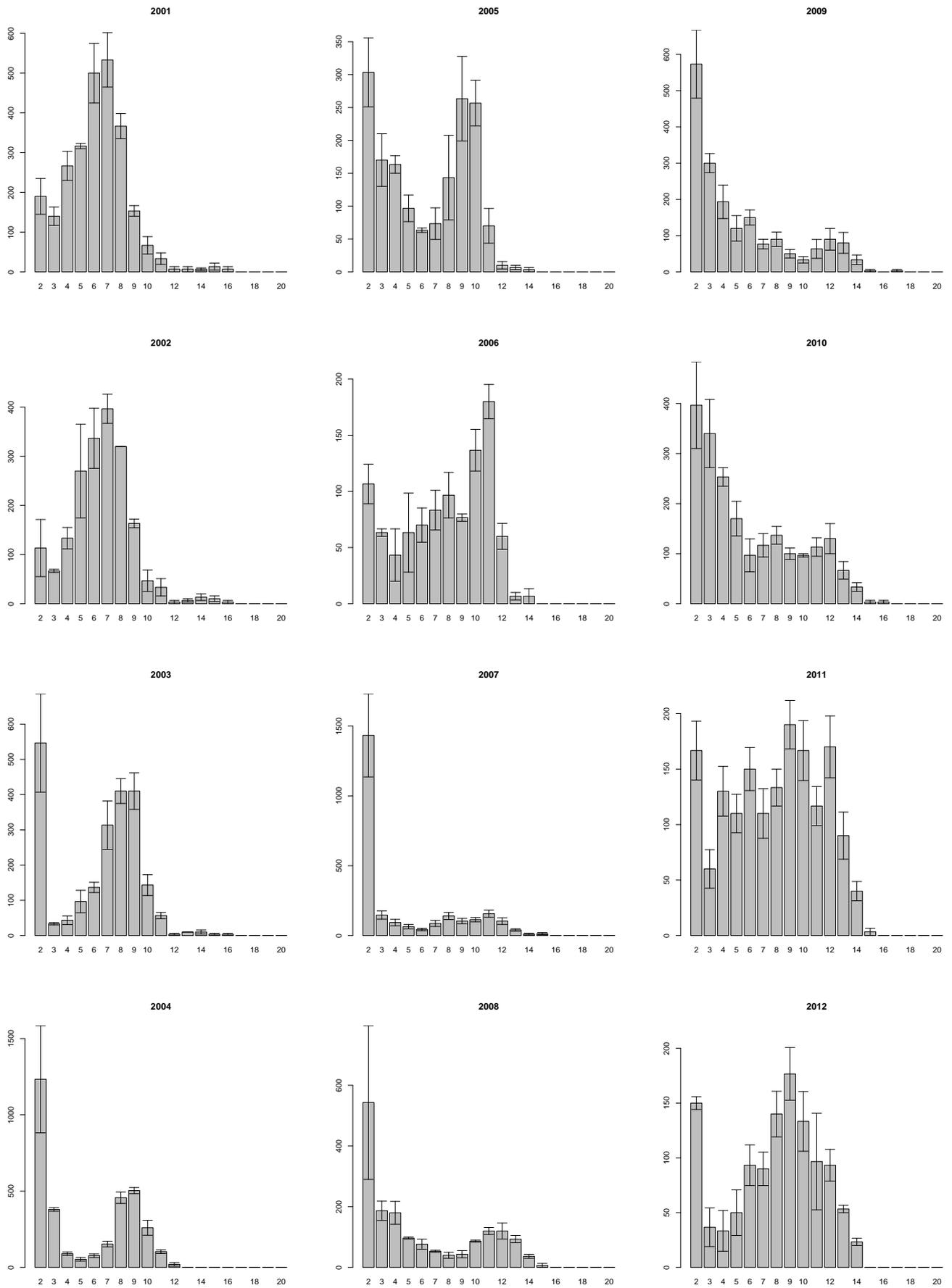


Рис. II (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ эстуария р. Лувеньги

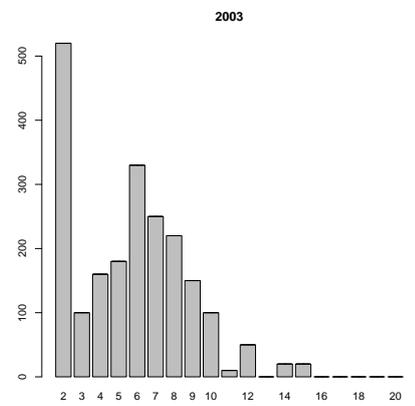
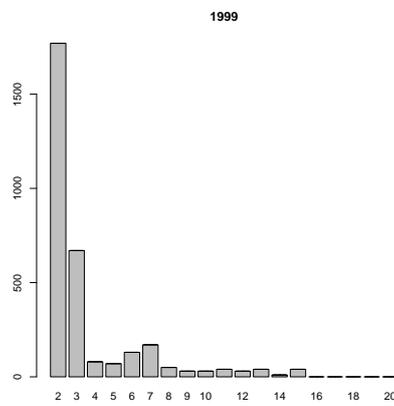
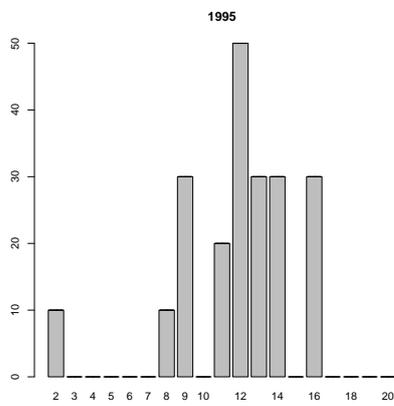
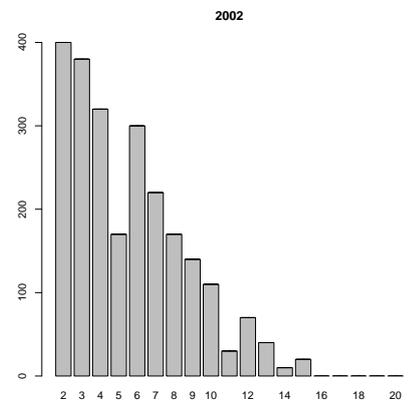
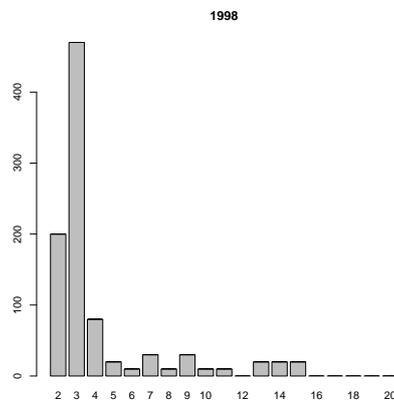
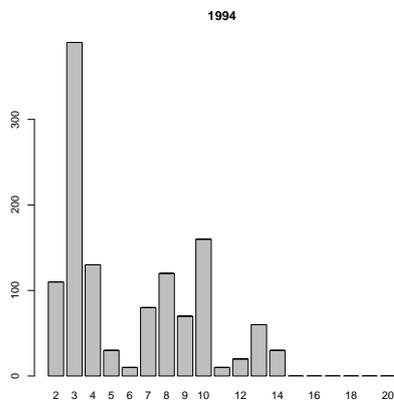
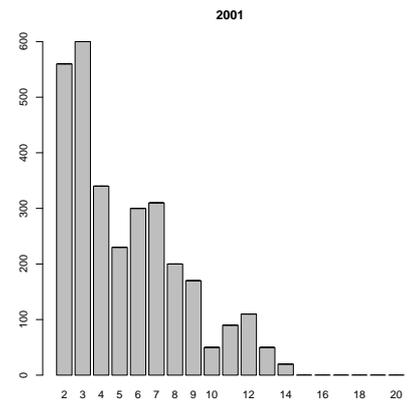
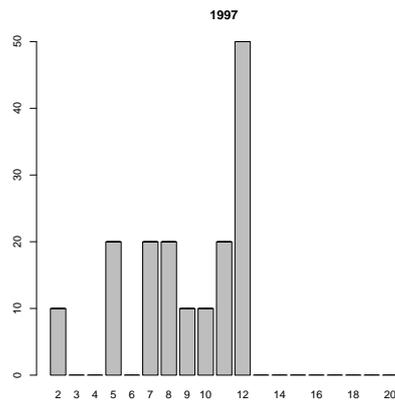
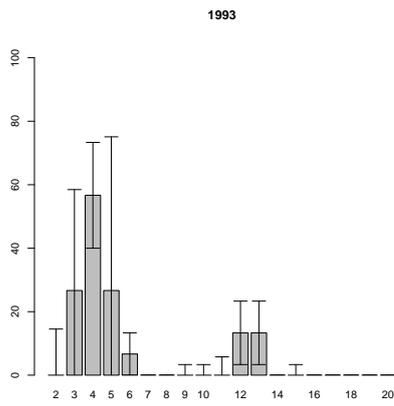
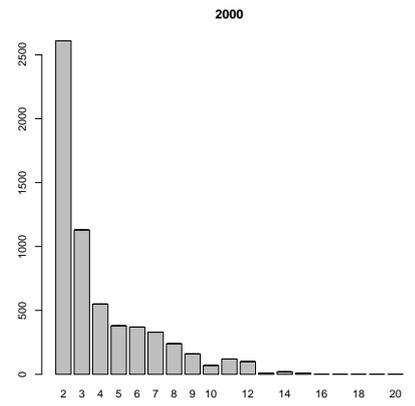
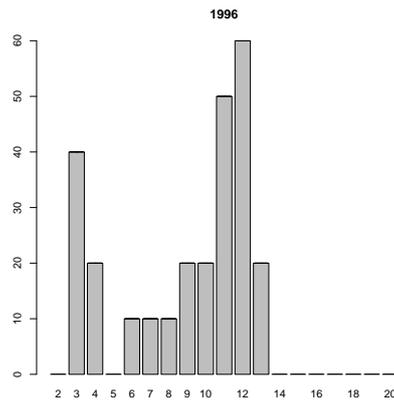
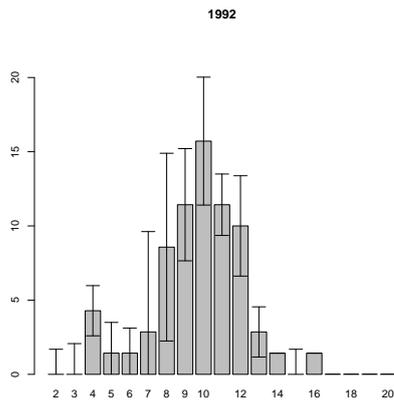


Рисунок III. Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

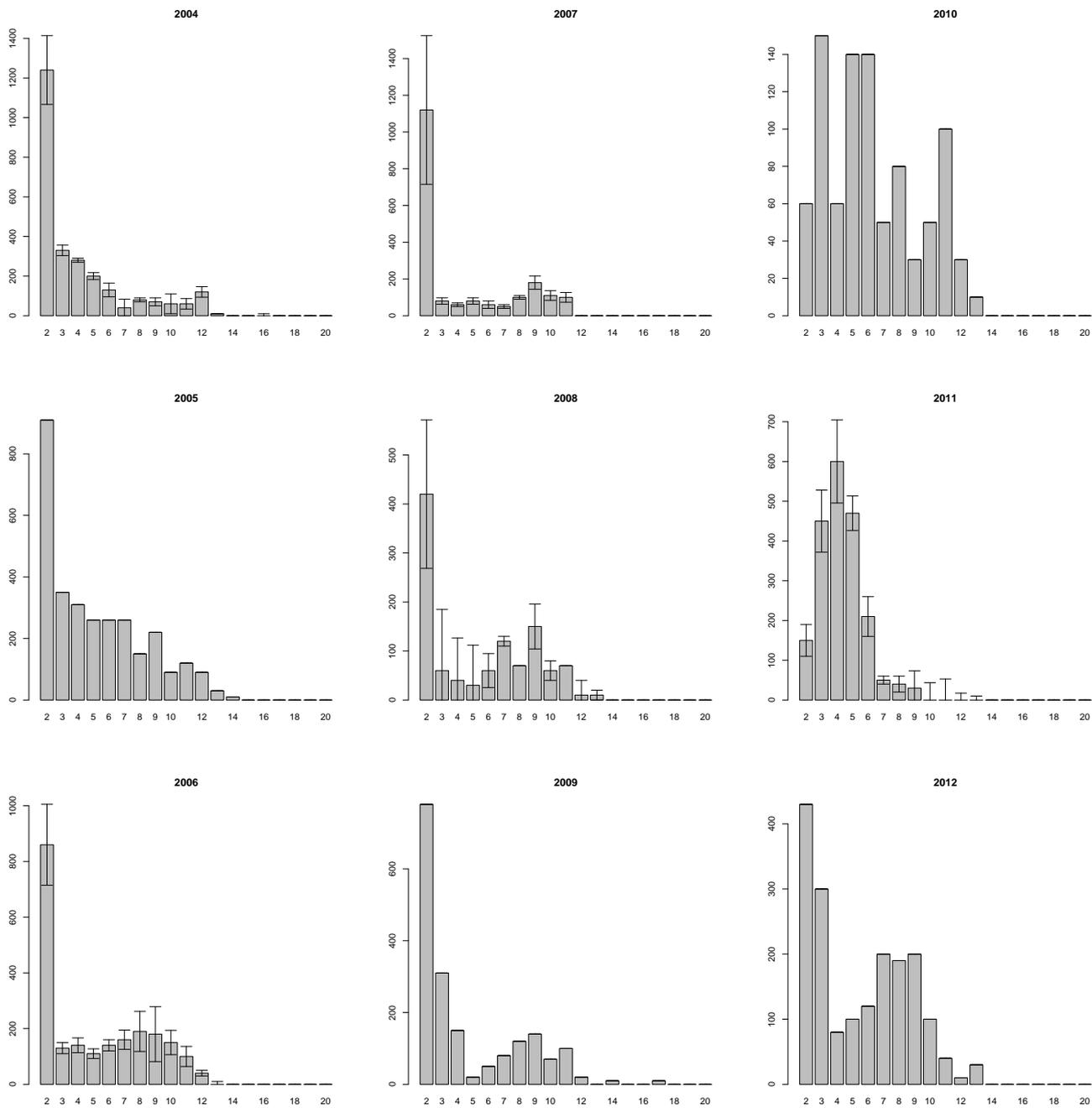


Рис. III (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в ВГЛ о. Горелого

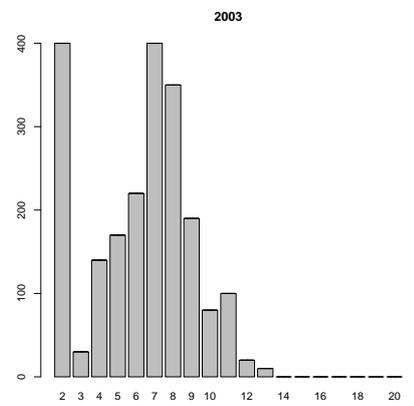
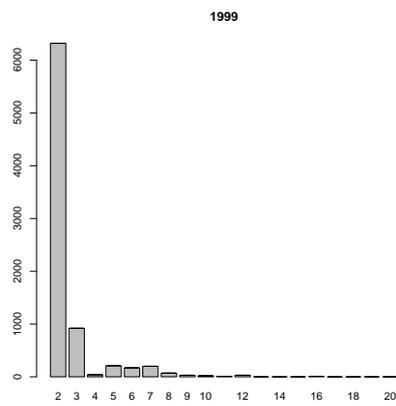
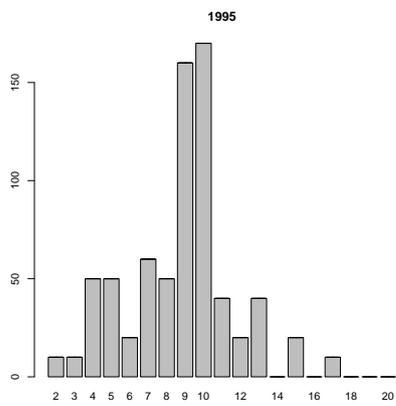
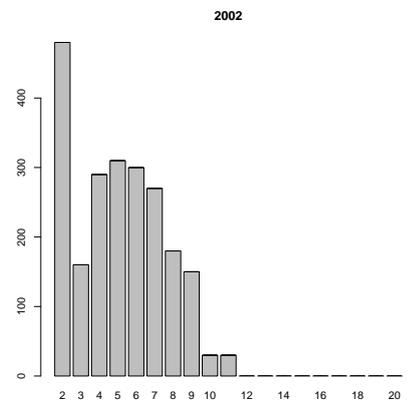
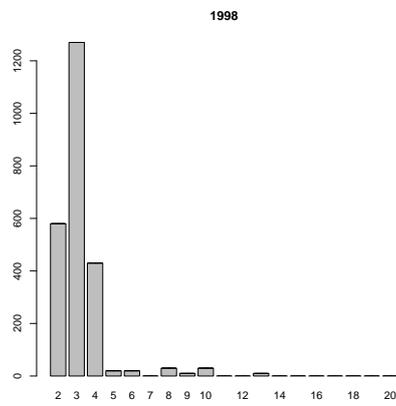
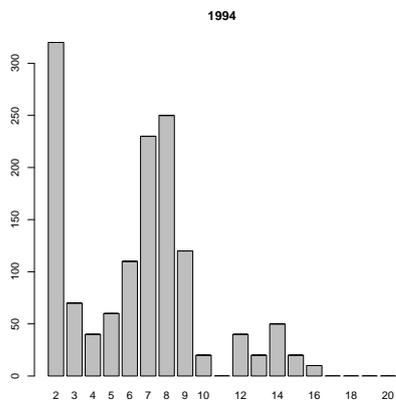
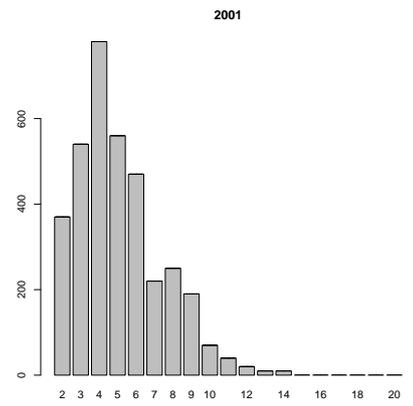
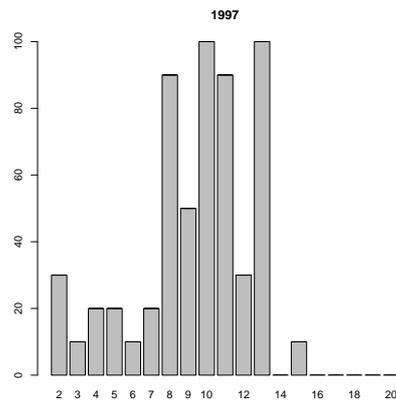
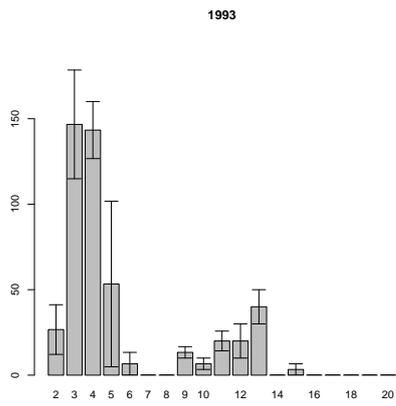
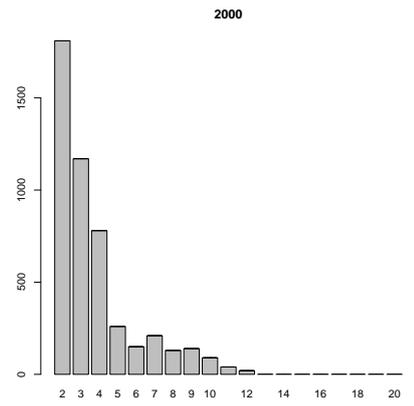
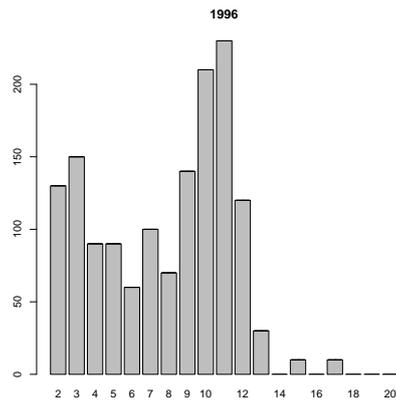
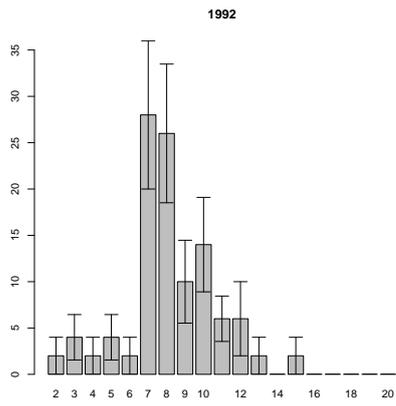


Рисунок IV. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

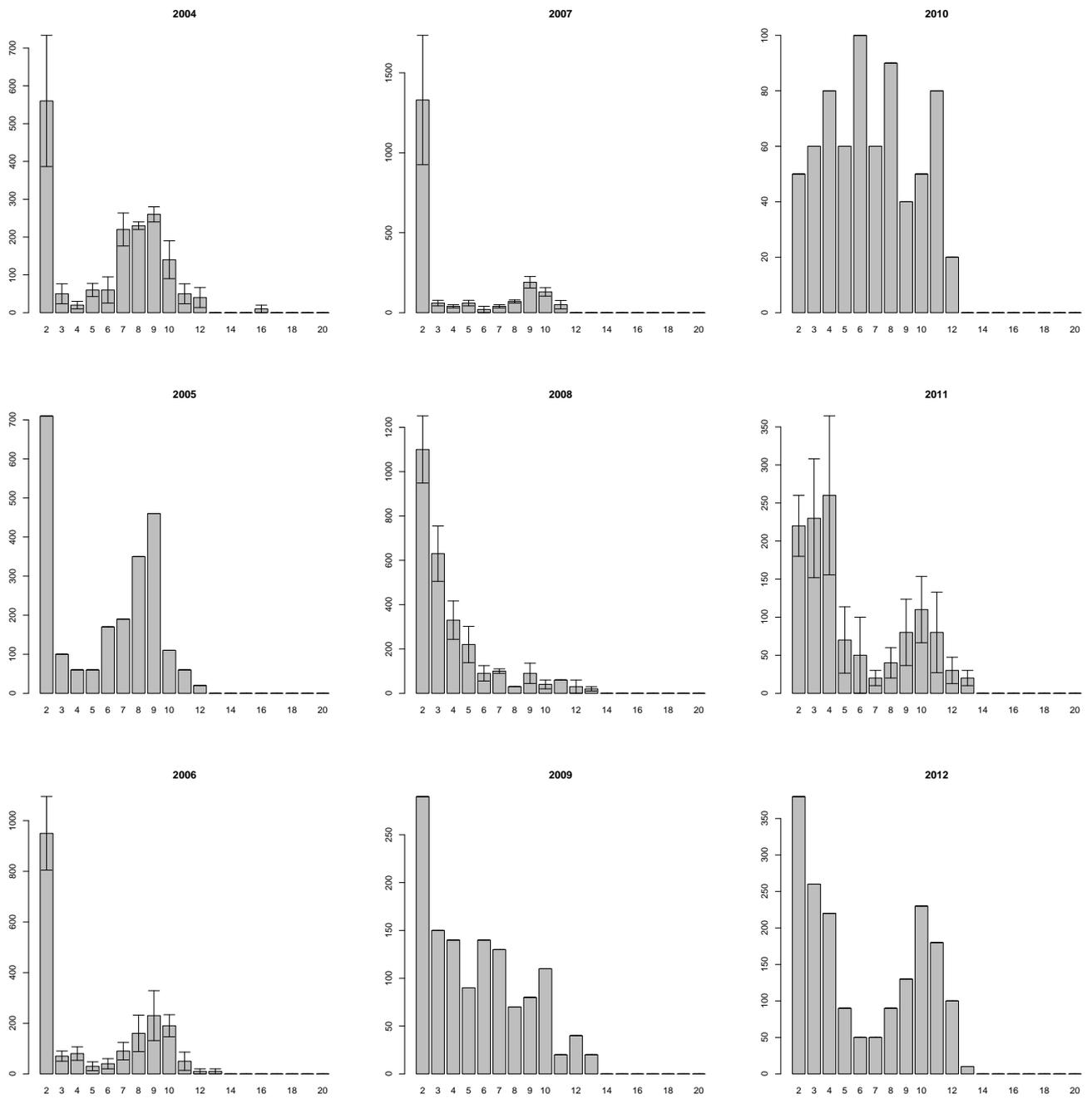


Рис. IV (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ о. Горелого

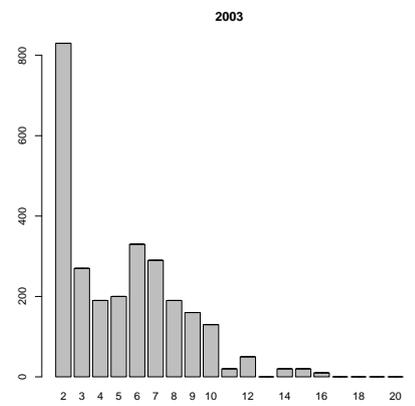
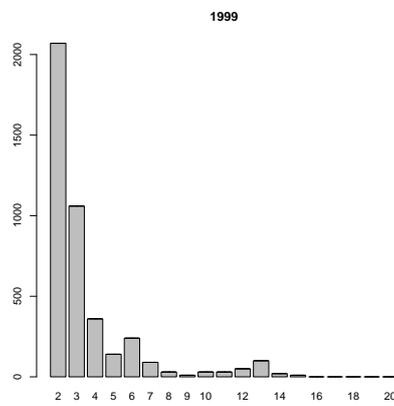
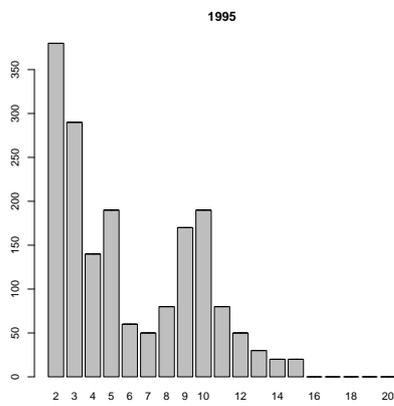
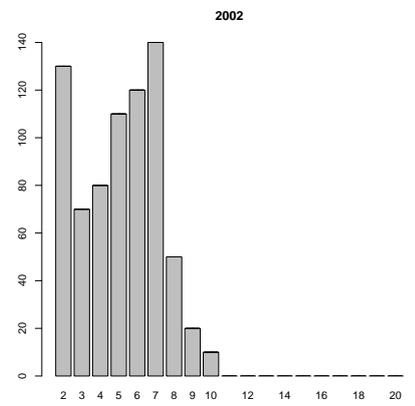
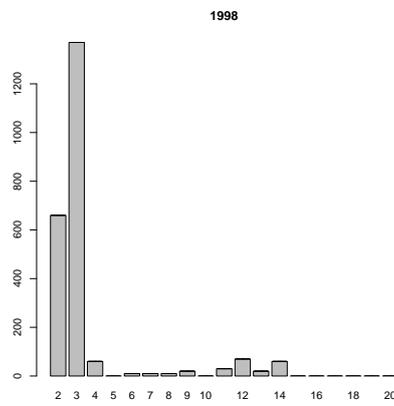
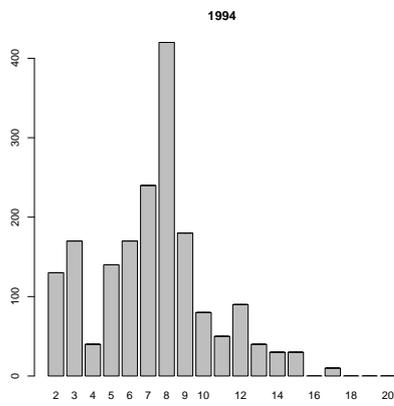
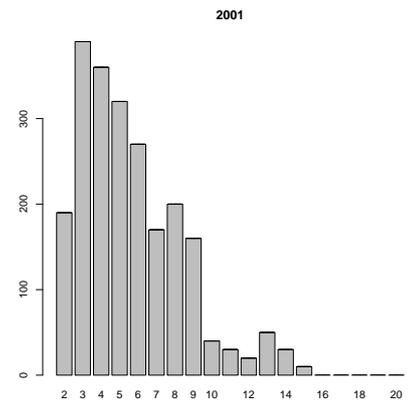
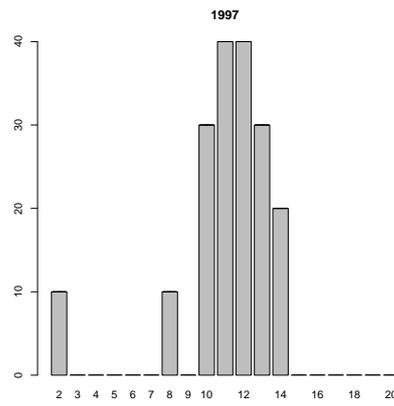
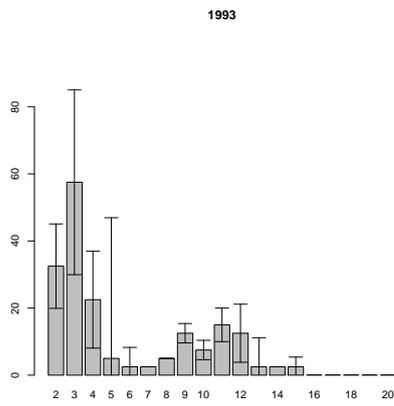
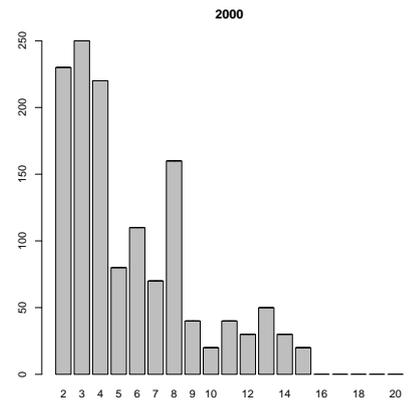
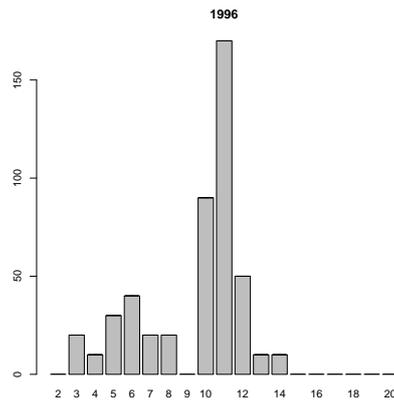
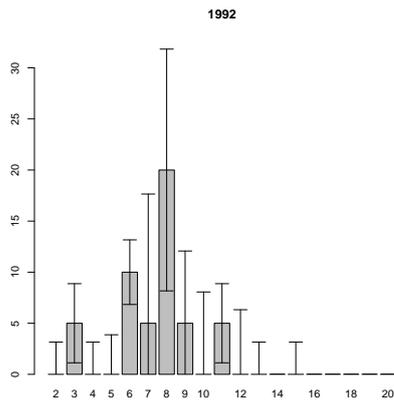


Рисунок V. Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

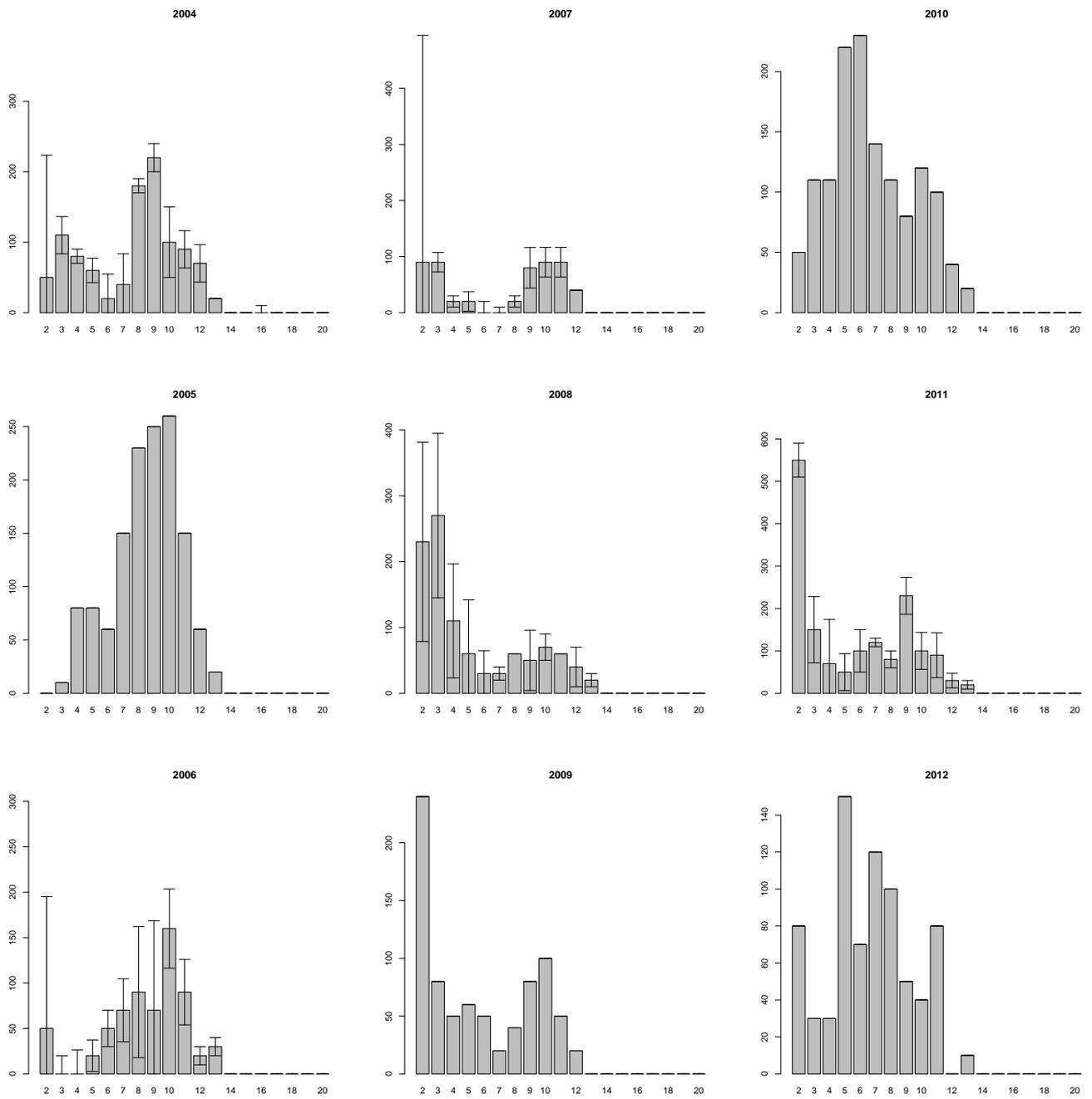


Рис. V (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в НГЛ о. Горелого

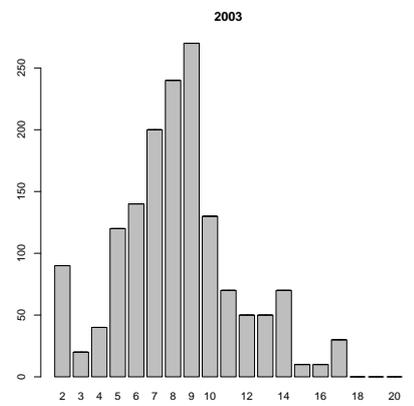
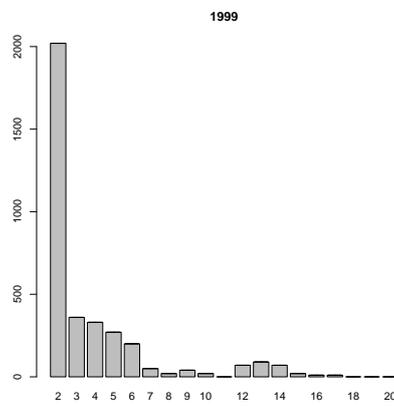
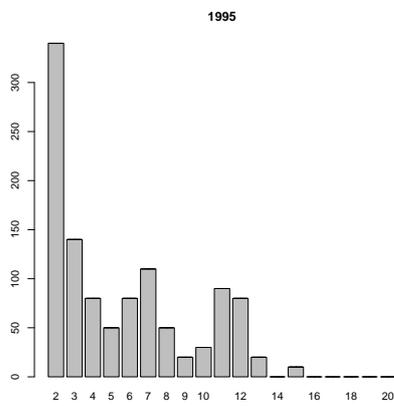
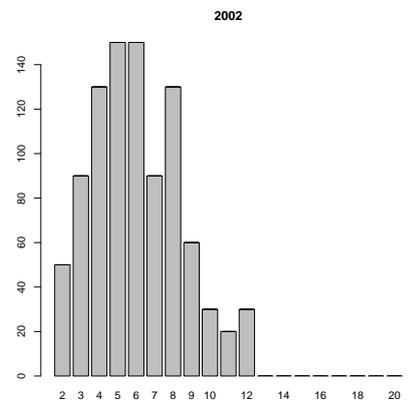
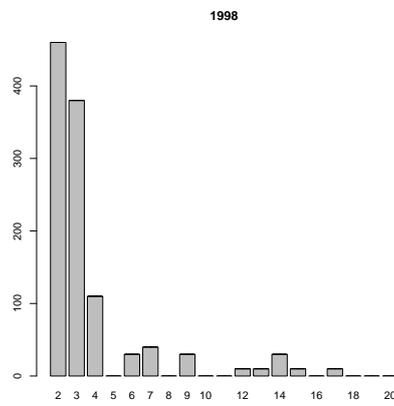
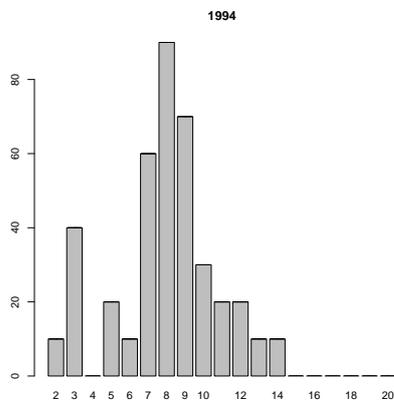
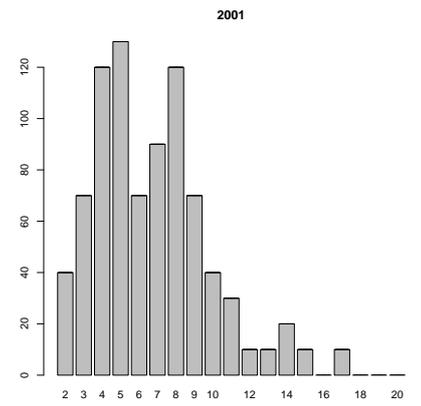
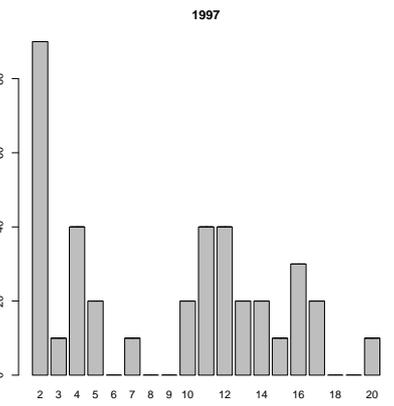
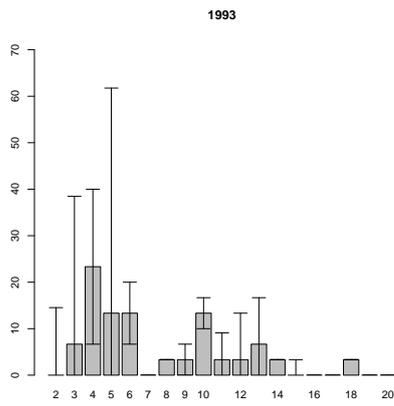
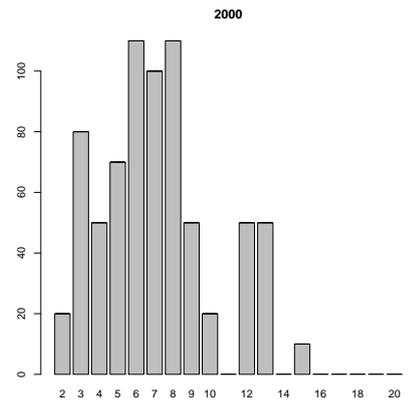
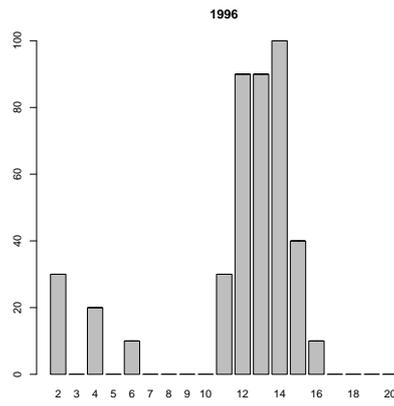
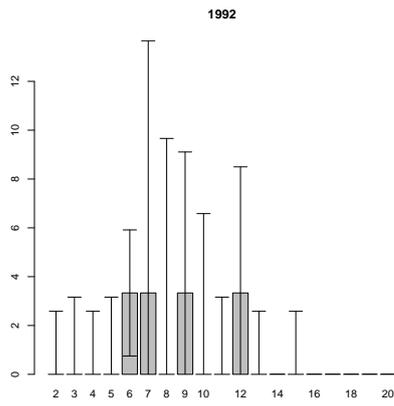


Рисунок VI. Размерная структура *Macoma balthica* в районе нуля глубин о. Горелого

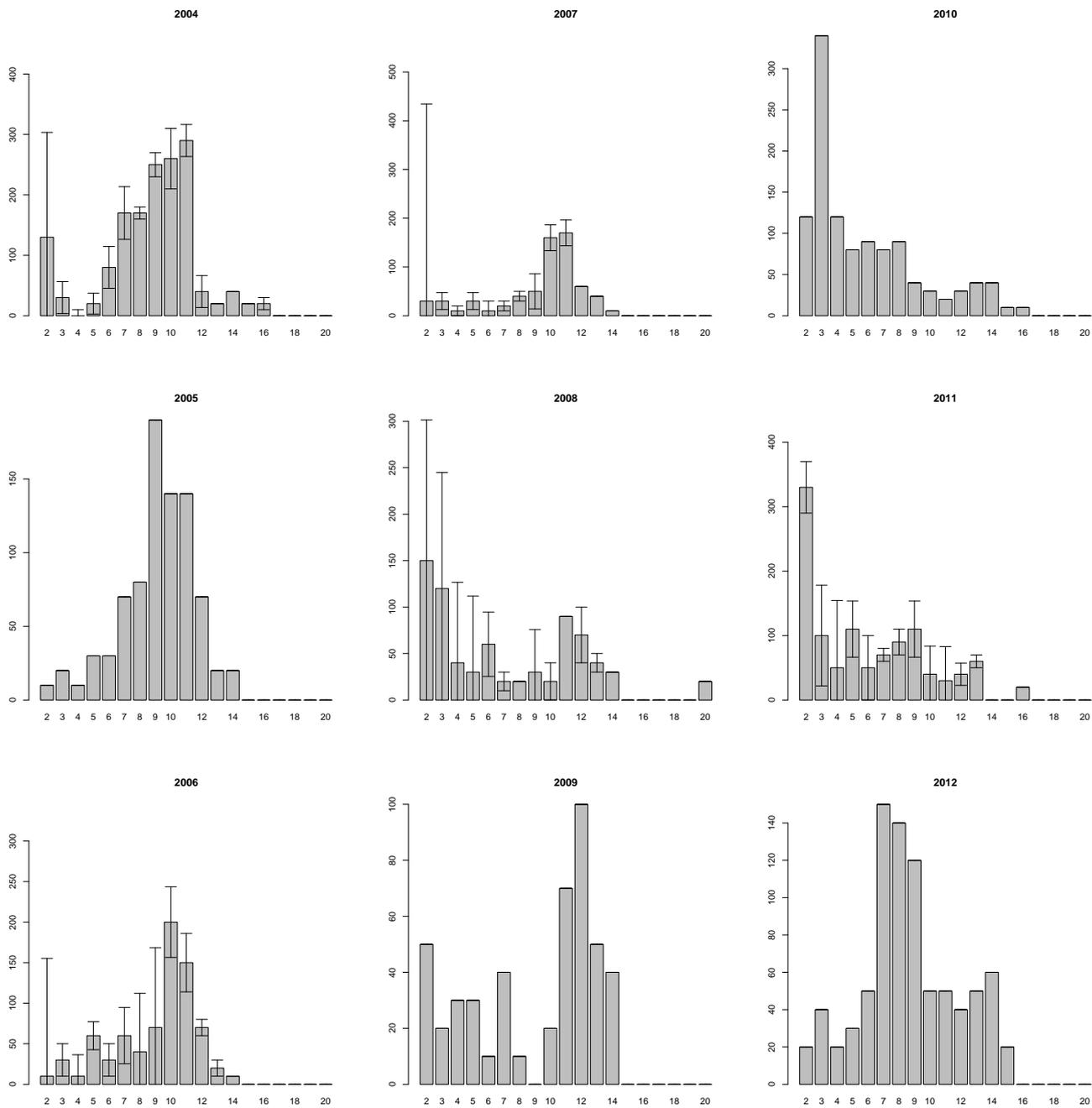


Рис. VI (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин о. Горелого

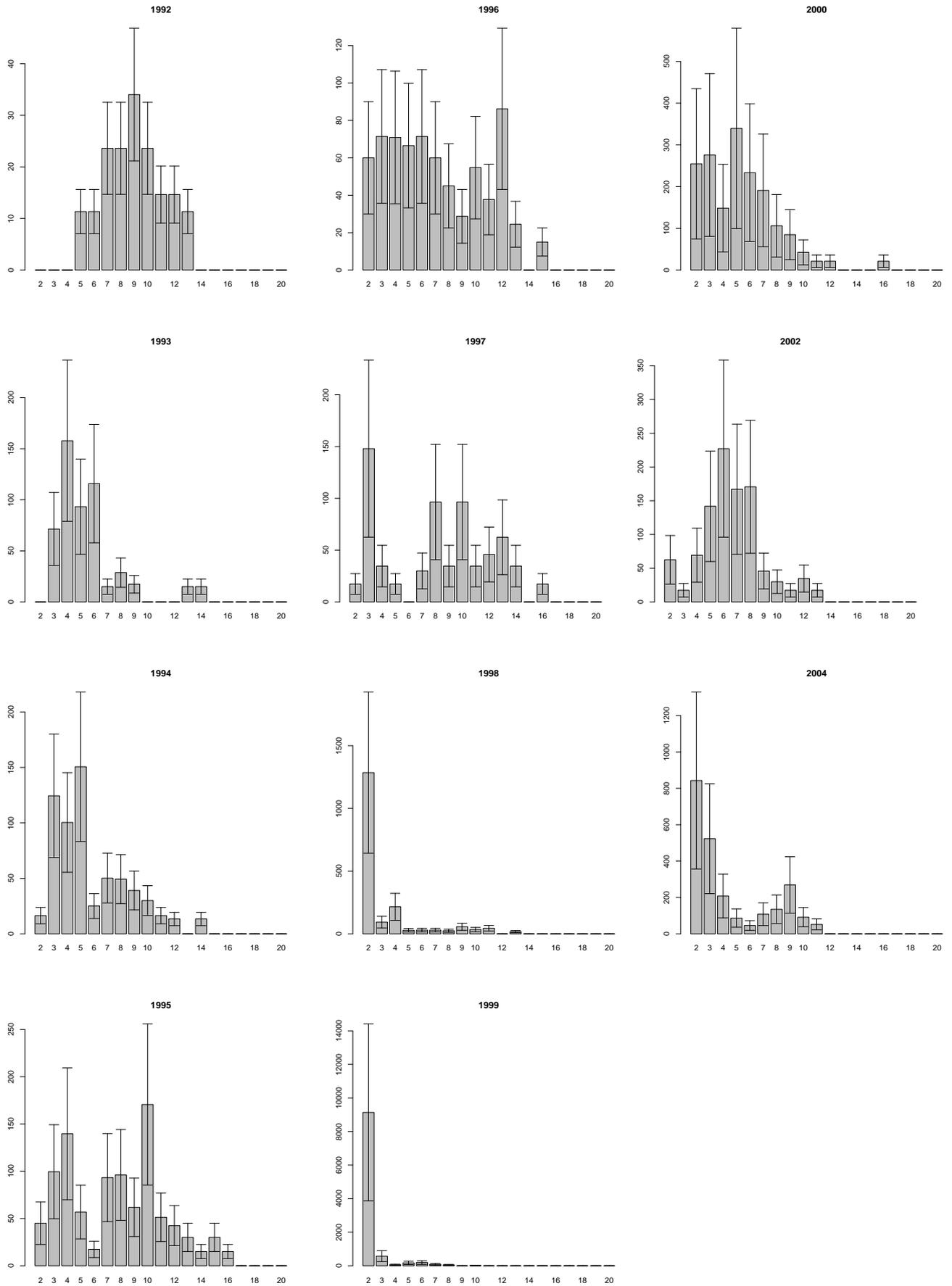


Рисунок VII. Размерная структура *Macoma balthica* на верхнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувеньга

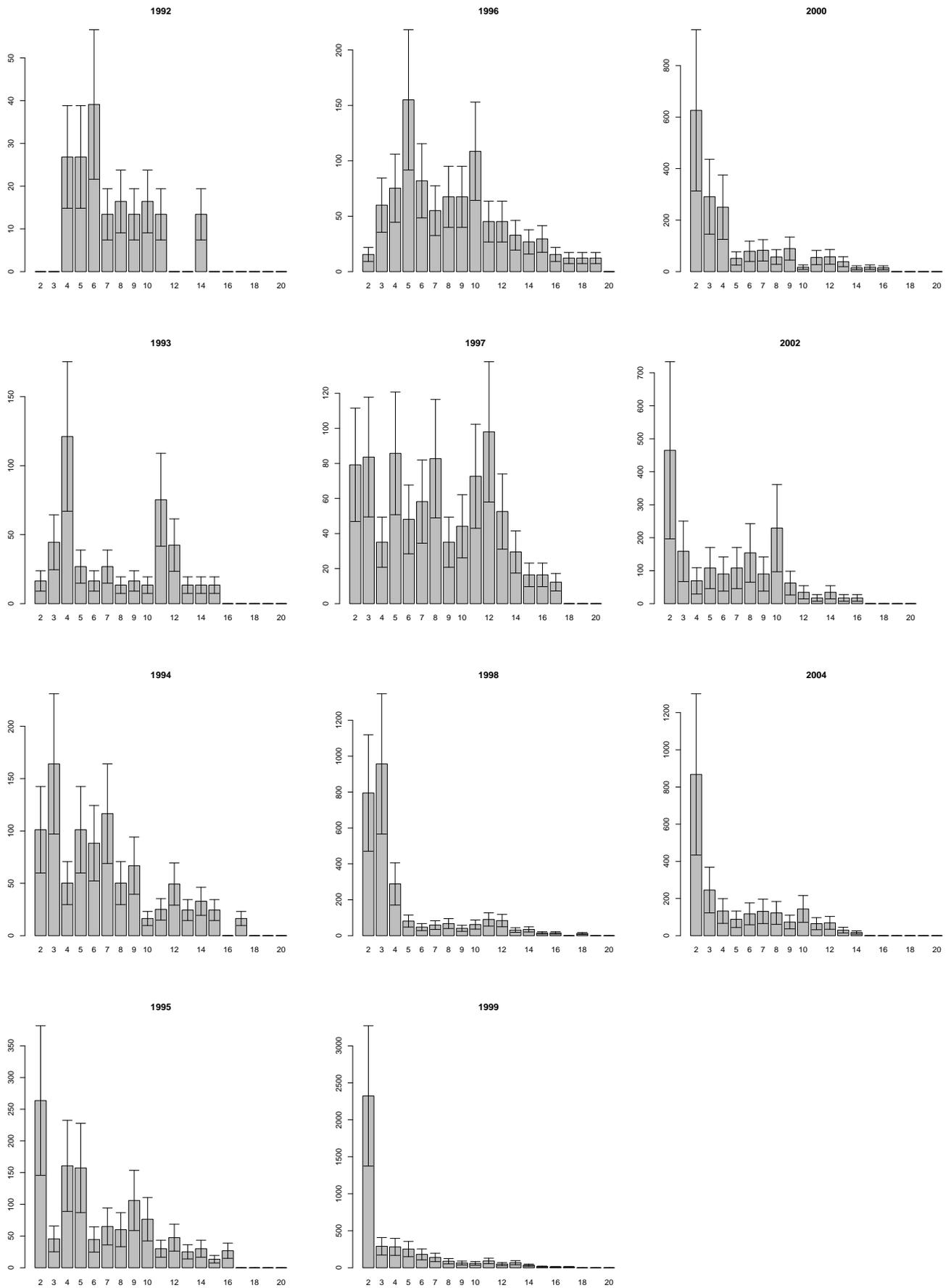


Рисунок VIII. Размерная структура *Macoma balthica* в поясе фукоидов материковой литорали в районе пос. Лувеньга

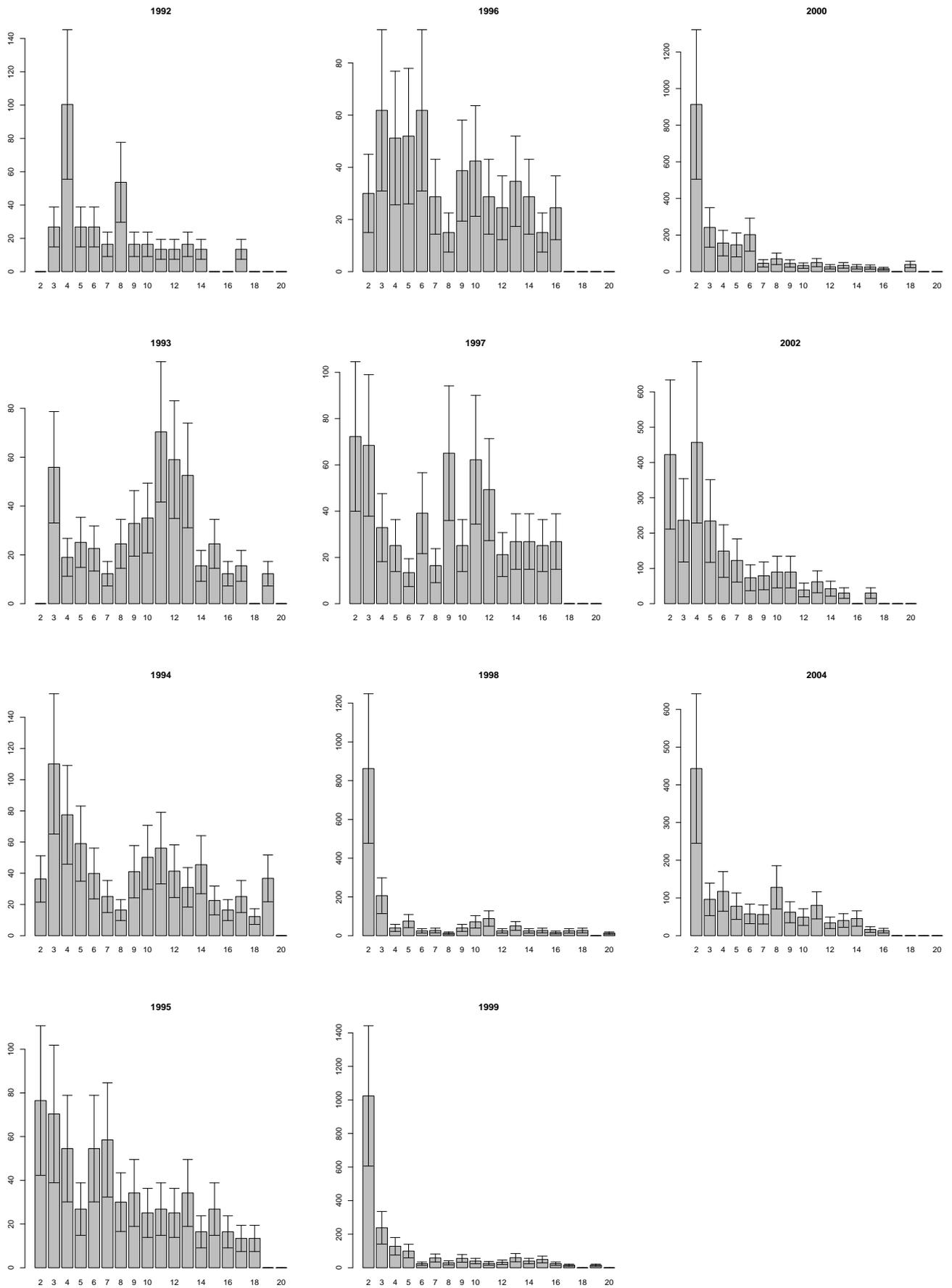


Рисунок IX. Размерная структура *Macoma balthica* в поясе взморника *Zostera marina* материковой литорали в районе пос. Лувеньга

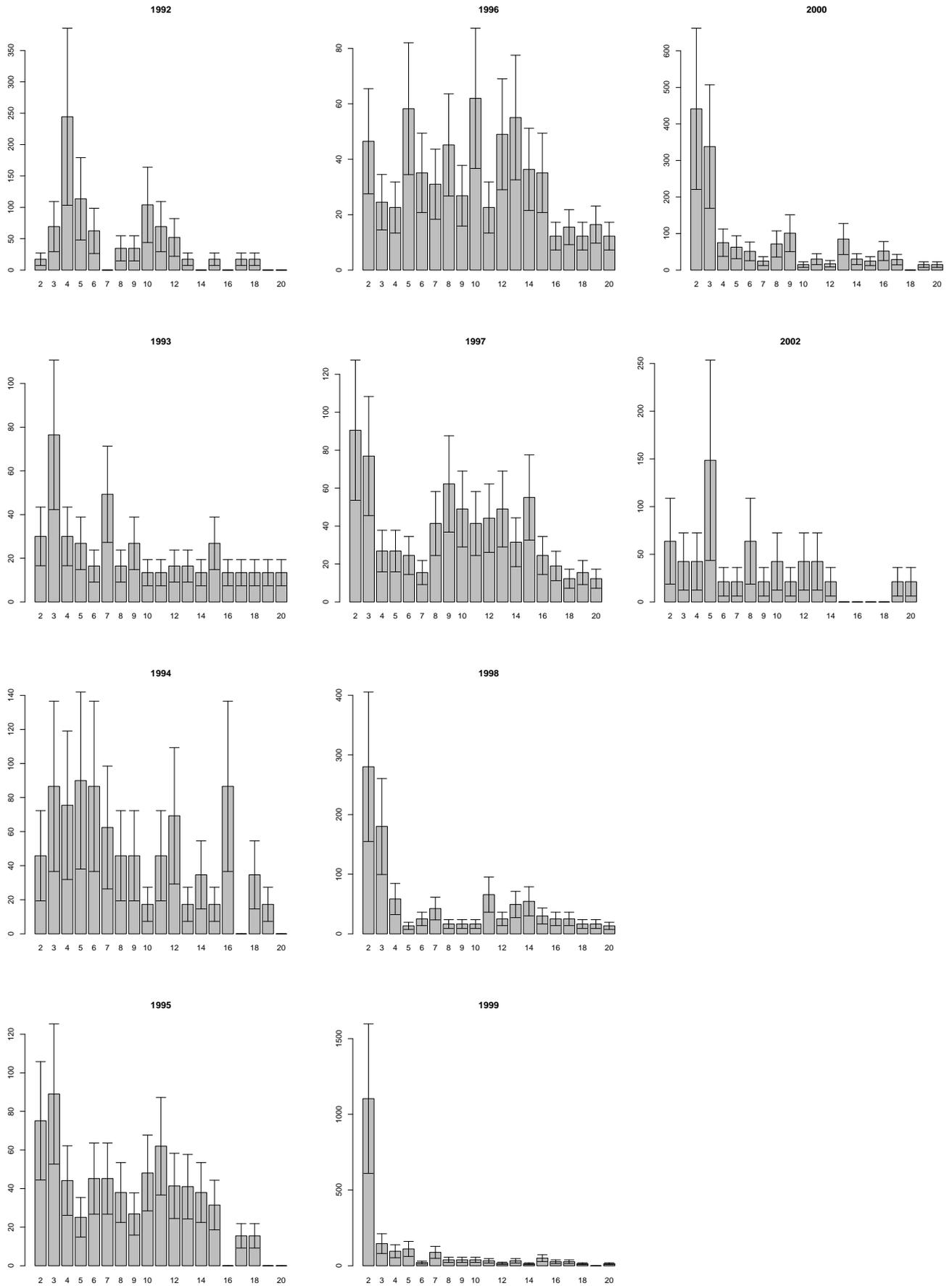


Рисунок X. Размерная структура *Macoma balthica* на нижнем пляже материковой литорали в районе пос. Лувеньга

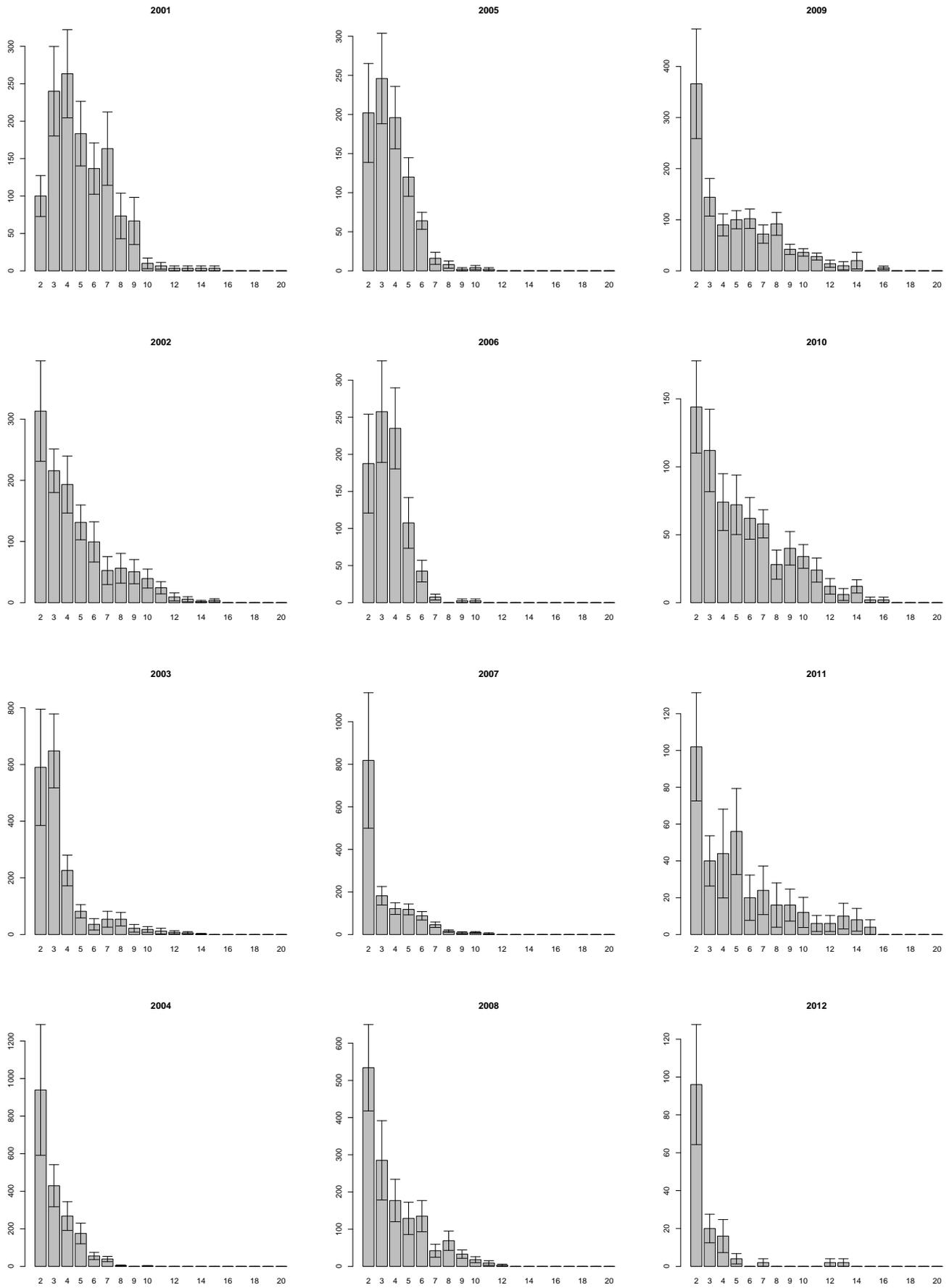


Рисунок XI. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин в Южной губе о. Ряшкова

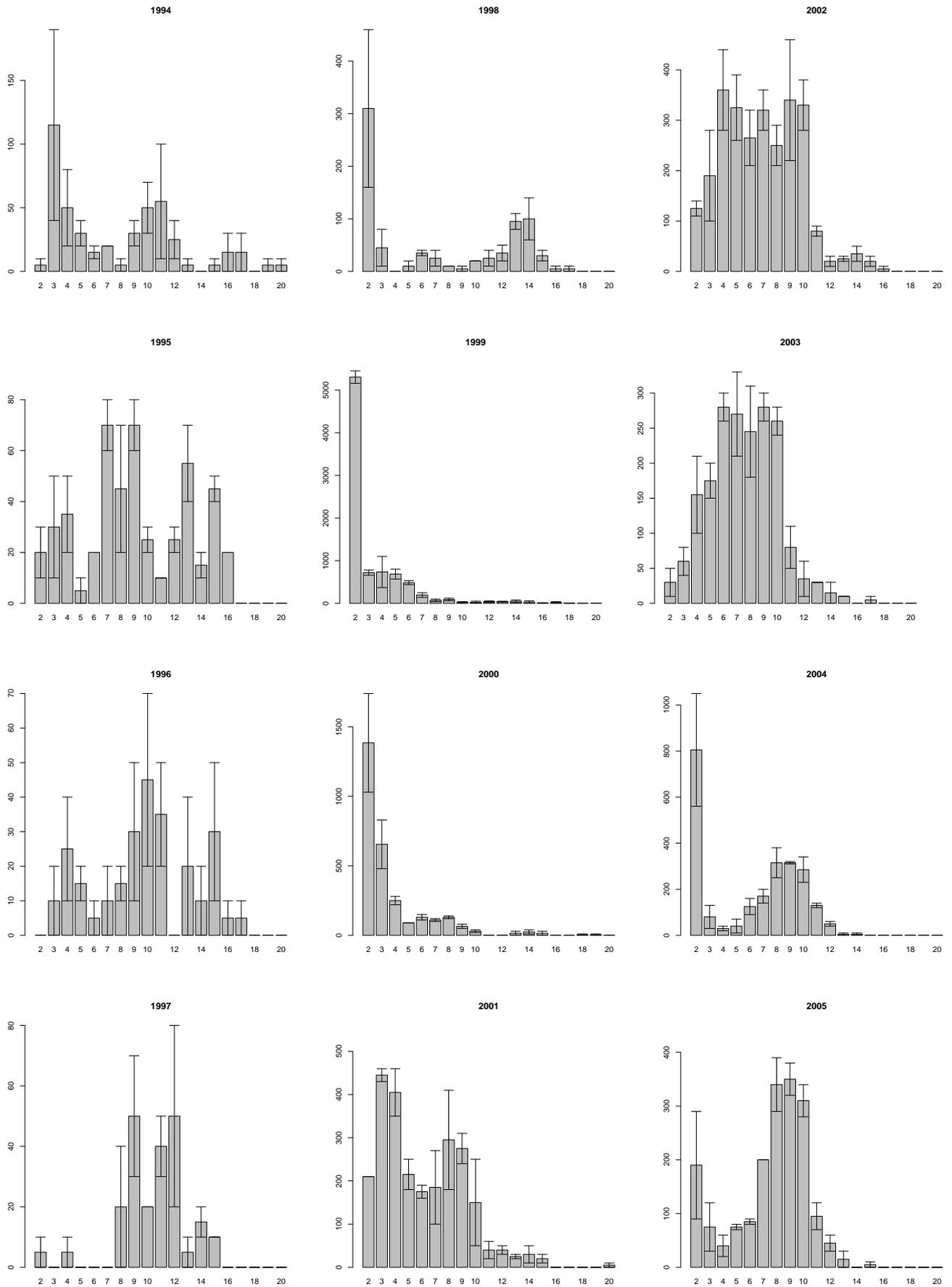


Рисунок XII. Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Рязковской салмы

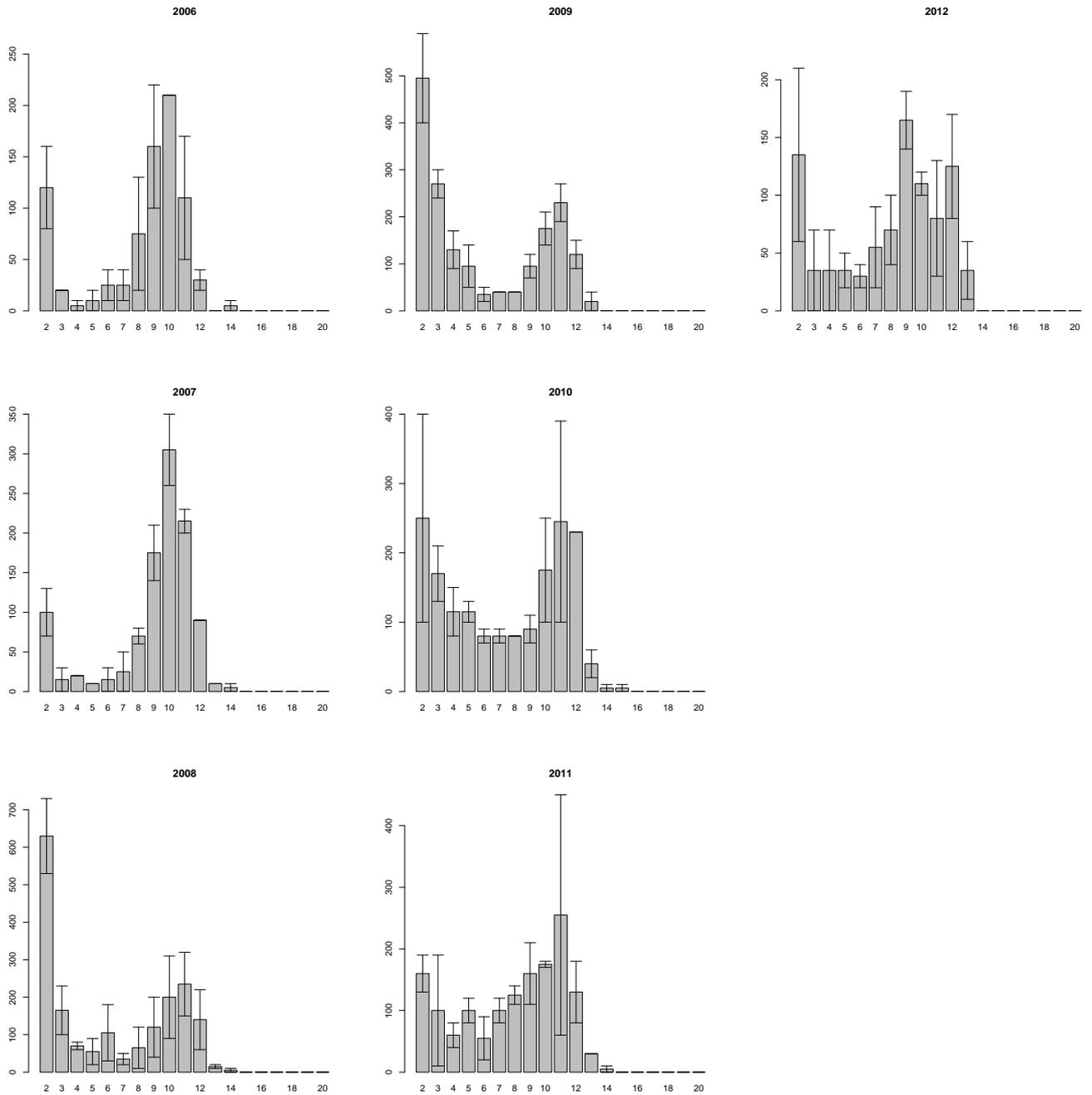


Рис. XII (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в СГЛ Западной Ряшковой салмы

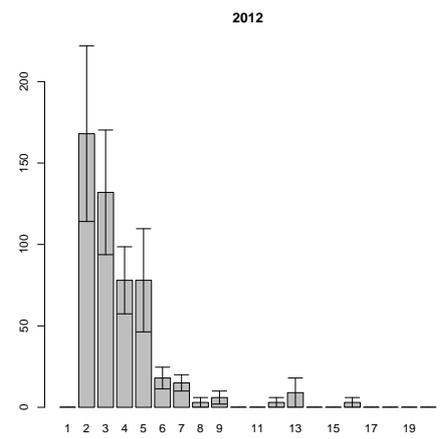
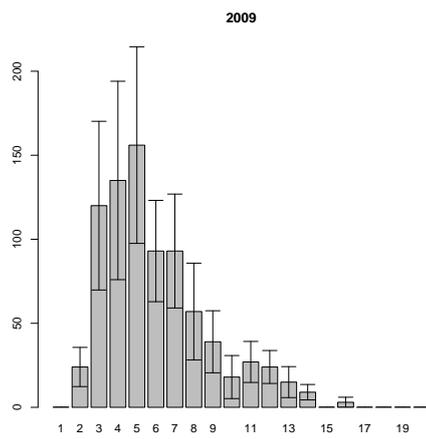
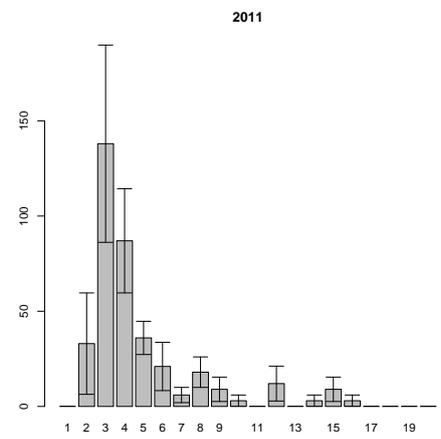
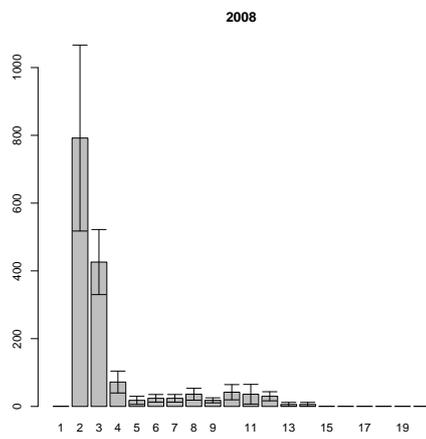
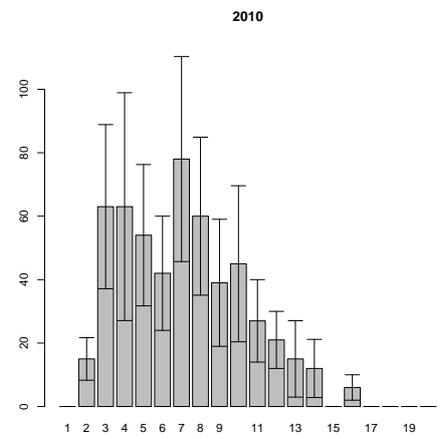
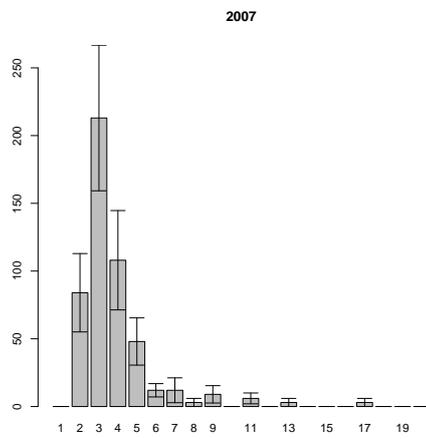


Рисунок XIII. Размерная структура *Macoma balthica* у нуля глубин литорали о. Ломнишний

## Д Размерная структура *Macoma balthica* в исследованных поселениях Баренцева моря

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

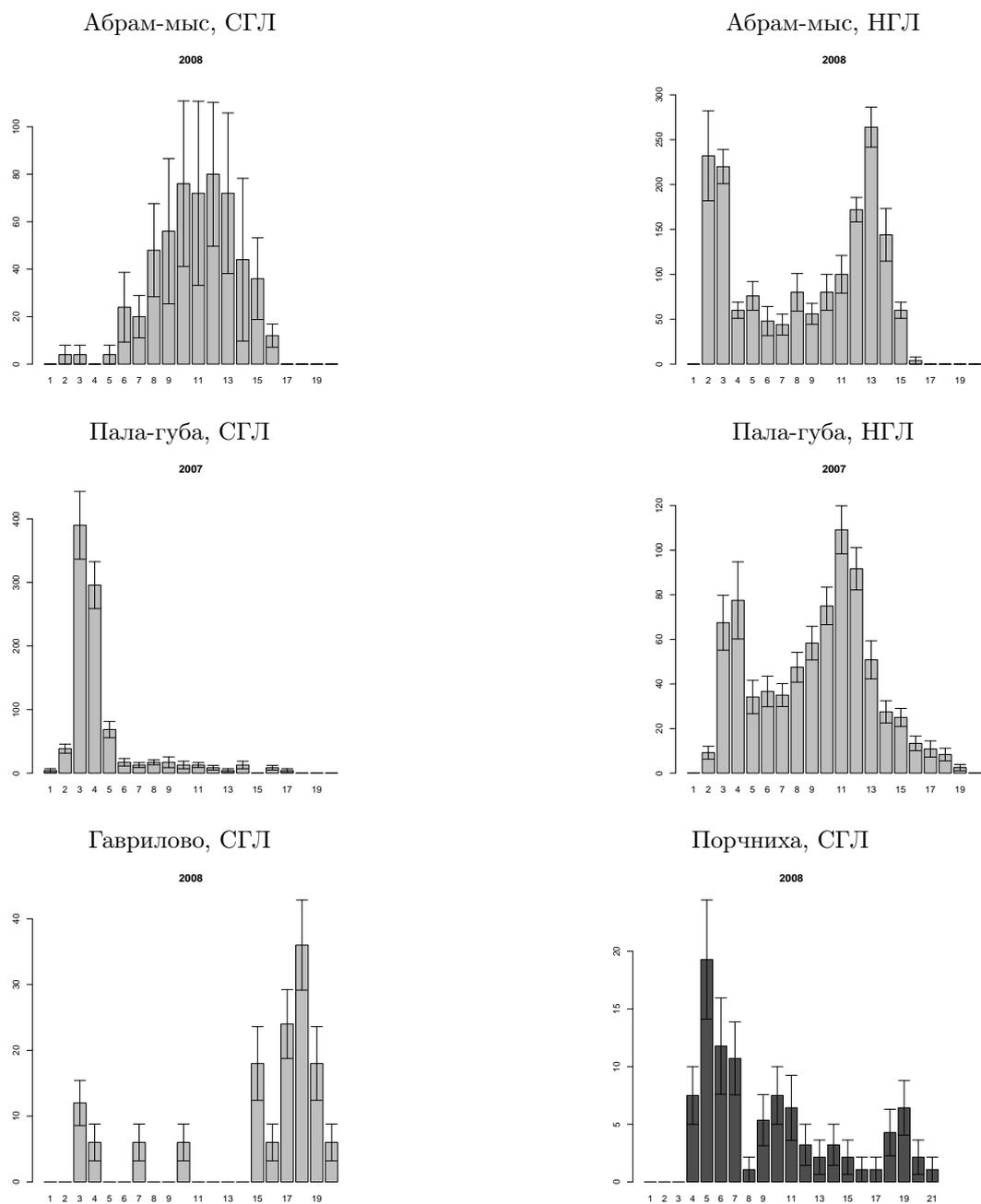


Рисунок XIV. Размерная структура *Macoma balthica* в поселениях Мурманского побережья Баренцева моря

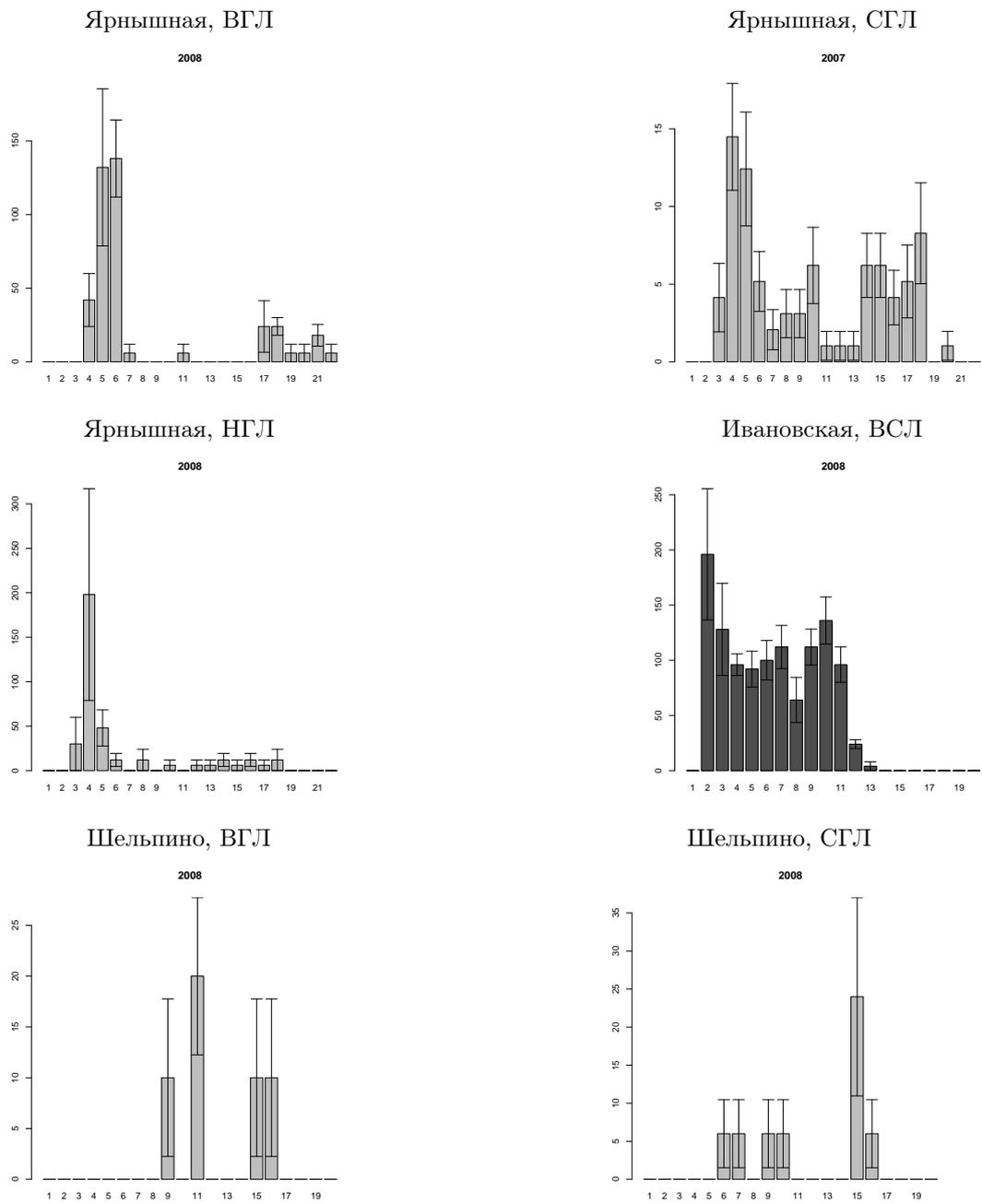


Рис. XIV (продолжение). Размерная структура *Macoma balthica* в поселениях Мурманского побережья Баренцева моря

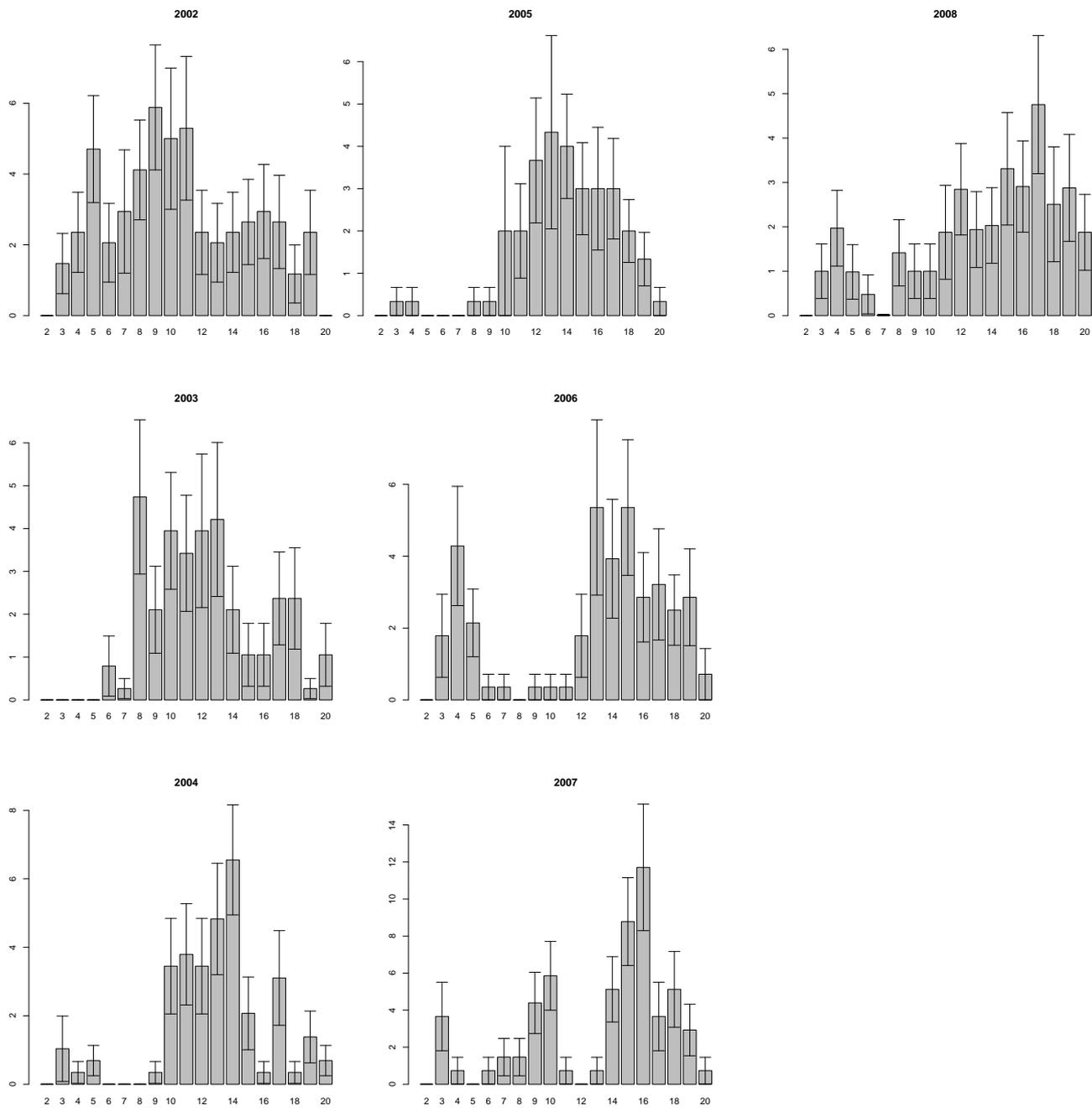


Рисунок XV. Размерная структура *Macoma balthica* на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкая

## Е Ростовые характеристики *Macoma balthica* на Мурманском побережье Баренцева моря

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

Обозначения во таблицах:

$N$  — количество особей данного возраста, экз.;

$L_{min}$  — минимальная длина особей данного возраста, мм;

$L_{max}$  — максимальная длина особей данного возраста, мм;

$L_{aver}$  — средняя длина моллюсков данного возраста, мм;

$m_L$  — ошибка средней,

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.

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

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

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

возраст	$N$	$L_{min}$	$L_{max}$	$L_{aver}$	$m_L$	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
					$L_{kaver}$	1,2	2,5	3,8	5,1	6,3	7,4	8,6	9,7	10,4	11,2	12,0
					$m_{L_k}$	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,3	0,3	0,3	0,4	0,0	
					$L_{kmin}$	0,9	1,9	3,2	4,5	5,9	6,1	7,5	8,9	9,7	11,1	12,0
					$L_{kmax}$	1,4	3,0	4,4	5,4	6,6	8,0	9,3	10,3	11,2	11,2	12,0

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

возраст	$N$	$L_{min}$	$L_{max}$	$L_{aver}$	$m_L$	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
				$L_{kaver}$		0,7	1,8	3,3	5,0	6,5	8,4	9,9	11,8
				$m_{L_k}$		0,0	0,1	0,3	0,5	0,5	0,3	0,4	
				$L_{kmin}$		0,6	1,5	2,6	3,5	5,5	8,0	9,5	11,8
				$L_{kmax}$		0,8	2,4	4,4	6,8	7,9	8,9	10,4	11,8

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

возраст	$N$	$L_{min}$	$L_{max}$	$L_{aver}$	$m_L$	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9к
0+	0													
1+	9	1,8	2,5	2,2	0,1	1,1								
2+	76	1,6	7,9	3,1	0,1	0,7	2,0							
3+	40	2,1	5,8	3,8	0,1	0,7	1,8	2,9						
4+	34	2,1	8,5	5,4	0,2	0,7	1,8	3,1	4,6					
5+	37	3,5	9,8	6,8	0,2	0,8	1,9	3,1	4,6	6,2				
6+	44	4,6	11,5	8,2	0,2	0,8	1,8	2,9	4,1	5,5	7,3			
7+	48	7,4	12	9,9	0,2	0,9	2,1	3,3	4,6	6,0	7,7	9,1		
8+	61	8	13,7	10,6	0,1	0,7	2,0	3,4	4,6	6,1	7,5	8,9	9,9	
9+	44	8,6	14,2	11,1	0,2			3,4	4,7	6,5	8,2	9,7	10,5	11,4
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										
				$L_kaver$		0,8	1,9	3,1	4,5	6,0	7,7	9,2	10,2	11,4
				$m_{L_k}$		0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,4	
				$L_kmin$		0,7	1,8	2,9	4,1	5,5	7,3	8,9	9,9	
				$L_kmax$		1,1	2,1	3,4	4,7	6,5	8,2	9,7	10,5	

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

возраст	$N$	$L_{min}$	$L_{max}$	$L_{aver}$	$m_L$	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		0,8														
2+	1	2,7	2,7	2,7		0,7	1,4													
3+	1	3,2	3,2	3,2		0,7	1,6	2,3												
4+	0																			
5+	0																			
6+	1	6,2	6,2	6,2		0,9	1,9	2,7	3,8	5,4	6,5									
7+	0																			
8+	1	10,0	10,0	10,0		0,7	1,5	2,7	3,5	4,5	6,0	8,0	9,1							
9+	0																			
10+	1	15,0	15,0	15,0		1,2	2,5	3,2	4,9	7,3	8,3	9,7	11,1	12,7	14,0					
11+	2	15,0	17,9	16,5	1,5	1,3	2,6	3,5	5,8	7,3	9,4	10,4	12,1	13,5	14,6	15,4				
12+	2	17,2	17,5	17,4	0,2	0,7	1,6	3,7	5,1	6,7	8,1	9,9	11,5	13,0	14,7	15,9	16,7			
13+	2	16,6	18,2	17,4	0,8	1,1	2,1		5,2	6,6	7,7	8,5	9,9	10,9	12,3	13,4	15,1	16,5		
14+	5	14,3	18,4	16,9	0,8	1,0	2,0	3,6	4,8	5,9	7,5	8,4	9,6	11,1	12,4	13,6	14,7	15,6	16,3	
15+	4	16,2	18,8	17,1	0,6	0,7	1,9	3,1	4,4	5,7	6,6	7,6	8,7	9,8	10,9	12,2	13,5	14,8	15,6	16,4
					$L_{kaver}$	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
					$m_{L_k}$	0,1	0,1		0,3	0,3	0,4	0,4	0,5							
					$L_kmin$	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
					$L_kmax$	1,3	2,6	3,7	5,8	7,3	9,4	10,4	12,1	13,5	14,7	15,9	16,7	16,5	16,3	16,4

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

возраст	$N$	$L_{min}$	$L_{max}$	$L_{aver}$	$m_L$	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
					$L_kaver$	1,2	2,3	4,4	6,6	8,3	9,6	11,1	12,2	14,4	15,6	16,5	17,1
					$m_{L_k}$	0,2	0,4		0,3	0,7	0,9	1,0	1,0				
					$L_kmin$	0,8	1,6	3,9	6,0	7,0	7,8	9,0	10,3	13,8	15,6	16,5	17,1
					$L_kmax$	1,5	3,1	4,9	7,1	9,2	10,8	12,2	13,3	14,9	15,6	16,5	17,1

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

возраст	$N$	$L_{min}$	$L_{max}$	$L_{aver}$	$m_L$	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
					$L_kaver$	1,2	2,7	4,6	4,3	6,6	8,9	10,2	12,2	13,4	13,8
					$m_{L_k}$	0,3	0,6			1,0	0,0	0,0	0,2		
					$L_kmin$	0,7	1,6	2,5	4,3	5,6	8,8	10,1	12,0	13,2	13,8
					$L_kmax$	1,8	3,6	6,7	4,3	7,5	8,9	10,2	12,3	13,5	13,8

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

возраст	$N$	$L_{min}$	$L_{max}$	$L_{aver}$	$m_L$	1к	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										
					$L_kaver$	1,6	4,3	7,5	10,9	14,0	15,5	17,3	17,5	18,0
					$m_{L_k}$	0,14	0,34	0,63	0,87	0,62	0,79	0,50		
					$L_kmin$	1,1	3,2	5,7	7,9	12,8	13,6	16,8		
					$L_kmax$	2,1	5,5	9,4	13,0	15,3	17,2	17,8		

## Ж Обилие *Macoma balthica* в европейской части ареала

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

участок	акватория	широта	долгота	$N_{min}$	$N_{max}$	$N_{mean}$	$B_{mean}$	источник
Gironde	Бискайский залив	45,55	-1,05			500		Bachelet, 1986
Gironde	Бискайский залив	45,55	-1,05				20,52	Bachelet, 1982
St John s Lake	Ла Манш	50,37	-4,21		36	36		Warwick, Price, 1975
Lynher estuary	Ла Манш	50,38	-4,30			49	5,81	ibid.
river Exe	Ла Манш	50,63	-3,43			24		ibid.
Grevelingen Estuary	Северное	51,78	3,85			57	17,22	Wolff, De Wolf, 1977
Wash	Северное	52,85	0,42	48	1667	693		Reading, 1979
between Den Helder and Delfzijl	Ваттовое	52,93	4,83			113	37,93	Beukema, 1976
between Den Helder and Delfzijl	Ваттовое	52,93	4,83	29	30	30	20,00	Beukema, 1978
Balgzand	Ваттовое	52,93	4,83				31,03	Beukema, 1979
river Clwyd	Ирландское	53,31	-3,51	2	184	74		Parsons, Thomas, 1979
Dublin Bay	Ирландское	53,33	-6,20				14,69	Wilson, 1982, цит. по Gusev, Jurgens-Markina, 2012
Friesland	Ваттовое	53,42	6,07		300	250	549,31	Zwarts, Wanink, 1993
Гданьский залив	Балтийское	54,38	18,75				19,40	Ostrowski, 1976 цит. по Gusev, Jurgens-Markina, 2012
Юго-Западная часть Балтийского моря	Балтийское	54,61	20,00	20	1000	650	80,00	Гусев, 2010
Калининградский залив	Балтийское	54,61	20,00			460	40,85	Gusev, Jurgens-Markina, 2012
Königshafen of Sylt	Ваттовое	55,04	8,40	5	265	81	41,55	Reise, Herre, Sturm, 1994
Ho Bay	Северное	55,49	8,40			254	155,58	Madsen, K. Jensen, 1987
Skallingen	Ваттовое	55,52	8,29			241		K. Jensen, J. Jensen, 1985
Budle Bay	Северное	55,62	-1,76	2	554	122		Brady, 1943
Black Middens	Северное	56,01	-2,59	4	102	21		ibid.

продолжение таблицы XIX на следующей странице

продолжение таблицы XIX								
участок	акватория	широта	долгота	$N_{min}$	$N_{max}$	$N_{mean}$	$B_{mean}$	источник
Aberlady bay	Северное	56,01	-2,86			200		Stephen, 1931
Firth of Forth	Северное	56,02	-3,36				17,76	Elliott, 1980
Ythan river estuary	Северное	57,30	-1,90			687	116,67	M. Cham- bers, Milne, 1975
Tvären Bay	Балтийское	59,38	18,09				15,50	Bergh, 1974
Копорская и Луж- ская губы	Балтийское	59,71	28,31				43,20	Максимов, 2009
Tvärminne	Балтийское	59,83	23,17			855		Segerstråle, 1969
Tvärminne	Балтийское	59,83	23,17	62	1084	321	42,20	Aschan, 1988
Tvärminne	Балтийское	59,83	23,17	353	1078	715		Segerstrale, 1933 цит. по Laine [et al.], 2003
Tvärminne	Балтийское	59,83	23,17	190	990	590		ibid.
Aland Islands	Балтийское	60,17	20,53	600	1200	850		Boström, Bonsdorff, 2000
Aland Islands	Балтийское	60,38	19,64			1360	230,00	Bonsdorff, Norkko, Boström, 1995
Skjellvika, Oydegard	Norway	63,01	8,00			121		Sneli, 1968
Borgenfjord, Sund	Норвежское	63,86	11,31	8	270	109		Strömgren, Lande, Engen, 1973
Borgenfjord, Lorvikleiret	Норвежское	63,88	11,37	0	139	64		ibid.
Borgenfjord, Korsen	Норвежское	63,95	11,38	62	370	207		ibid.
Долгая губа, со- ловки	Белое	65,06	35,75			1556		Хайтов [и др.], 2007
Lakselvvatn	Норвежское	65,91	13,10		142	77		J. Jensen, Nøst, Stokland, 1985
пролив подпахта	Белое	66,30	33,62	372	688	530	1,80	авторские данные
бухта Ключиха, Кереть	Белое	66,31	33,78	362	1136	647	1,10	авторские данные
бухта Ключиха, Кереть	Белое	66,31	33,78	130	1607	678		Gerasimova, Maximovich, 2013
Сухая салма, Ке- реть	Белое	66,31	33,65	992	1165	1096	6,20	авторские данные
Сухая салма, Ке- реть	Белое	66,31	33,65	22	1114	410		ibid.
Лисья бухта	Белое	66,31	33,57	1006	2832	1728	1,90	авторские данные
Сельдяная губа	Белое	66,34	33,62	42	2089	669	20,25	Varfolomeeva, Naumov, 2013

продолжение таблицы XIX на следующей странице

продолжение таблицы XIX									
участок	акватория		широта	долгота	$N_{min}$	$N_{max}$	$N_{mean}$	$B_{mean}$	источник
Круглая Картеш	губа,	Белое	66,34	33,64			545		Хайтов [и др.], 2007
Медвежья	губа	Белое	66,35	33,60	53	3300	618	41,96	Varfolomeeva, Naumov, 2013
губа Подволочье		Белое	66,52	33,20	120	1240			Семенова, 1974
ББС МГУ		Белое	66,55	33,10	80	2760			там же
Ермолинская	губа	Белое	66,55	33,05	75	400			там же
губа Лобаниха, Великий		Белое	66,56	33,20	20	810			там же
Пеккелинская губа	гу-	Белое	66,59	32,96	43	980			там же
о. Ломнишный		Белое	66,98	32,62	378	1530	713	25,03	авторские данные
Южная Ряшков	губа,	Белое	67,01	32,57	142	1913	1082	20,42	авторские данные
Фукусовая Ряшков	губа,	Белое	67,01	32,58			285		Хайтов [и др.], 2007
Западная Ряшкова салма, Ряшков		Белое	67,01	32,54	220	8530	1811	106,67	авторские данные
о. Горелый, Лу- веньга		Белое	67,09	32,68	13	2740	1079	68,83	авторские данные
Лувеньга		Белое	67,10	32,71	94	7240	1504	85,13	авторские данные
эстуарий р. Лу- веньги		Белое	67,10	32,69	55	3330	1449	81,49	авторские данные
Ивановская	губа	Баренцево	68,29	38,71	1208	1208	1208	75,00	авторские данные
Печорская	губа	Печорская губа	68,59	55,22			654	267,84	Denisenko [et al.], 2003
Нагорное		Баренцево	68,90	33,06	390	390	390		авторские данные
Абрам-мыс		Баренцево	68,98	33,03	540	3350	1898	197,00	авторские данные
Губа Порчниха		Баренцево	69,08	36,25	60	87	74	27,00	авторские данные
Губа Ярнышная		Баренцево	69,09	36,05	70	414	281	57,70	авторские данные
Шельпино		Баренцево	69,10	36,21	36	54	45	19,50	авторские данные
Регинское		Баренцево	69,11	33,38	660	660	660		авторские данные
Дальне- Зеленецкая	губа	Баренцево	69,11	36,10	30	72	45	24,60	авторские данные
Губа Гаврилово		Баренцево	69,17	35,86	24	138	81	54,50	авторские данные
Пала-губа		Баренцево	69,19	33,37	790	1644	1058	104,00	авторские данные
Ура-губа		Баренцево	69,32	32,82	1267	1267	1267		авторские данные
Губа Печенга		Баренцево	69,58	31,27	767	767	767		авторские данные
Tromsø		Norway	69,64	18,87	10	3360	890		Oug, 2001

Примечание:  $N_{min}$  — минимальная численность, экз./м<sup>2</sup>;  $N_{max}$  — максимальная численность, экз./м<sup>2</sup>;  $N_{mean}$  — средняя численность, экз./м<sup>2</sup>;  $B_{mean}$  — средняя биомасса, г/м<sup>2</sup>.

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

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

место	море	широта	$L_{\infty}$	$k$	$\omega$	источник
Gironde Estuary	Бискайский залив	45,55	17,15	0,4354	7,47	Bachelet, 1980
Gironde Estuary	Бискайский залив	45,55	15,95	0,3644	5,81	ibid.
Gironde Estuary	Бискайский залив	45,55	15,92	0,3769	6,00	ibid.
Lynher estuary	Ла-Манш	50,38	14,33	0,5109	7,32	Warwick, Price, 1975
Wash	Северное море	52,85	18,03	0,3447	6,22	Reading, 1979
Der Helder	Ваттово море	53	25,56	0,3382	8,65	Lammens, 1967
Clwyd	Ирландское море	53,3	42,37	0,1272	5,39	Parsons, Thomas, 1979
Гданьский залив	Балтийское море	54,5	21,80	0,2852	6,22	Wenne, Klusek, 1985
Гданьский залив	Балтийское море	54,5	28,69	0,1895	5,44	ibid.
Гданьский залив	Балтийское море	54,5	27,45	0,2049	5,63	ibid.
List, Sylt, Nordernay	Северное море	54,5	25,66	0,2634	6,76	Vogel, 1959
Калининградский залив	Балтийское море	54,61	23,99	0,1293	3,10	Gusev, Jurgens-Markina, 2012
Калининградский залив	Балтийское море	54,61	20,61	0,1813	3,74	ibid.
Budle Bay	Северное море	55,62	27,18	0,2815	7,65	Brady, 1943
Ythan estuary	Северное море	57,3	15,62	0,4372	6,83	M. Chambers, Milne, 1975
Tvaren Bay	Балтийское море	59	32,92	0,0520	1,71	Bergh, 1974
Tvarminne	Балтийское море	60	64,38	0,0446	2,87	Segestråle, 1960
Tvarminne	Балтийское море	60	9,72	0,8819	8,57	Vogel, 1959
б. Ключиха	Белое море	66,31	45,24	0,0490	2,22	Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1992
б. Ключиха	Белое море	66,31	475,00	0,0058	2,77	там же
Сухая салма	Белое море	66,31	22,22	0,1369	3,04	там же
Сухая салма	Белое море	66,31	351,00	0,0062	2,18	там же
Ермолинская губа	Белое море	66,55	18,61	0,0556	1,03	Семенова, 1970

продолжение таблицы XX на следующей странице

продолжение таблицы XX						
место	море	широта	$L_{inf ty}$	$k$	$\omega$	источник
ББС МГУ	Белое море	66,55	22,57	0,0424	0,96	Семенова, 1970
Пеккелинская гу-ба	Белое море	66,59	22,20	0,0473	1,05	там же
Абрам-мыс	Баренцево море	68,98	30,17	0,0468	1,41	наши дан- ные
Порчниха	Баренцево море	69,08	33,03	0,0970	3,21	наши дан- ные
Ярнышная	Баренцево море	69,09	193,00	0,0061	1,17	наши дан- ные
Ярнышная	Баренцево море	69,09	49,50	0,0520	2,57	наши дан- ные
Шельпино	Баренцево море	69,1	26,55	0,0619	1,64	наши дан- ные
Дальне- Зеленецкая	Баренцево море	69,11	352,89	0,0044	1,55	наши дан- ные
Дальне- Зеленецкая	Баренцево море	69,11	20,09	0,1284	2,58	наши дан- ные
Гаврилово	Баренцево море	69,17	75,80	0,0223	1,69	наши дан- ные
Гаврилово	Баренцево море	69,17	55,27	0,0252	1,39	наши дан- ные

## И Источники данных о росте *Macoma balthica* в европейской части ареала

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