



УДК 574.587

Организация сообществ макробентоса мягких грунтов литорали губы Чупа Белого моря: многолетний аспект

Н.А. Филиппова*, А.В. Герасимова, В.В. Козин, А.И. Кайров и Н.В. Максимович

Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7, Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: n.a.filipova@spbu.ru

Представлена 6 апреля 2023; после доработки 30 апреля 2023; принята 10 мая 2023.

РЕЗЮМЕ

Исследование межгодовых изменений структуры сообществ макробентоса мягких грунтов было проведено на основе материала, собранного на трех литоральных участках в акватории Керетского архипелага Белого моря в 1983–2013 гг. Анализируемые участки отличались биотопической неоднородностью (характеристики грунта, степень закрытости акваторий, соленостный режим). Это – песчаный пляж в мористой прибойной зоне и два илисто-песчаных пляжа в полузамкнутой и практически замкнутой акваториях. Последний расположен вблизи устья реки Кереть, а также находится под влиянием стока из озера и, соответственно, испытывает небольшое распреснение. Расстояние между участками не превышает нескольких километров. На двух участках были отмечены значительные изменения в структуре макробентоса вплоть до смены доминирующих по биомассе видов. Исследование сопряженности колебаний численности и биомассы массовых видов показало, что большинство таксонов демонстрируют независимое изменение показателей обилия. Однако на участках, где по биомассе доминировали морские травы, изменение в отдельные годы количества обнаруженных достоверных корреляций между таксонами (как по численности, так и по биомассе) происходило в соответствии с колебаниями биомассы *Zostera marina* Linnaeus, 1753. Не удалось обнаружить климатические и гидрологические показатели или сочетания последних, которые бы объясняли межгодовые изменения показателей обилия макробентоса сразу на всех контрольных участках, несмотря на их незначительную удаленность друг от друга. Таким образом, проведенные исследования показали, что структура макробентоса мягких грунтов в осушной зоне и верхней sublittoralis в районе Керетского архипелага отличалась пространственно-временной гетерогенностью, в которой можно видеть отражение биотопической неоднородности местообитаний, особенностей межвидовых отношений и динамики структуры поселений доминирующих видов. На фоне относительно стабильных климатических, гидрологических и эдафических условий значимые изменения в структуре беломорских литоральных донных сообществ мягких грунтов в основном были определены биологическими факторами, а именно – изменениями структуры поселений доминирующих таксонов.

Ключевые слова: макробентос, литораль, сообщества, Белое море, многолетние изменения

Organization of soft soils macrobenthic communities in the littoral of the Chupa Bay of the White Sea: a long-term aspect

N.A. Filippova*, A.V. Gerasimova, V.V. Kozin, A.I. Kairov, and N.V. Maximovich

Biological Faculty, Saint Petersburg State University, Universitetskaya emb. 7, Saint Petersburg, Russia;
e-mail: n.a.filipova@spbu.ru

Submitted April 6, 2023; revised April 30, 2023; accepted May 10, 2023.

* Автор-корреспондент / Corresponding author

ABSTRACT

The study of interannual changes in the structure of soft soil macrobenthic communities was carried out on the basis of material collected in three littoral sites in the waters of the Keret archipelago of the White Sea in 1983–2013. The analyzed sites differed in biotopic heterogeneity (characteristics of the soil, degree of closure of water areas, salinity regime). This is a sandy beach in a seaward zone, and two silt-sandy beaches in a semi-enclosed and practically closed water area. The latter is located near the mouth of the Keret River, and is also under the influence of lake runoff, respectively, experiencing a slight freshening. The distance between the sites does not exceed a few kilometers. At two sites, significant changes in the structure of macrobenthos were noted, up to a change in the species dominating in biomass. The study of conjugation of fluctuations in abundance and biomass of common species showed that most taxa demonstrate an independent change in abundance indicators. However, in areas where sea grasses dominated in biomass, the change in the number of significant correlations between taxa, both in abundance and biomass, in some years occurred in accordance with fluctuations in the biomass of *Zostera marina* Linnaeus, 1753. It was not possible to find climatic and hydrological indicators that would explain the interannual changes in macrobenthos abundance indicators at once in all sites, despite their slight distance from each other. Thus, the conducted studies showed that the structure of macrobenthos of soft soils in the dry zone and the upper sublittoral in the region of the Keret archipelago was distinguished by spatial and temporal heterogeneity, in which one can see a reflection of the biotopic heterogeneity of habitats, features of interspecific relationships, and dynamics of the structure of settlements of dominant species. Under relatively stable climatic, hydrological, and edaphic conditions, significant changes in the structure of the White Sea littoral bottom communities of soft bottoms were mainly determined by natural changes in the structure of settlements of dominant taxa.

Key words: macrobenthos, littoral, communities, White Sea, long-term changes

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия все чаще говорят о важности долговременных экологических исследований ненарушенных сообществ для понимания естественных процессов (Ingólfsson 1999; Underwood et al. 2000; French et al. 2004; Sukhotin and Berger 2013). В полной мере это относится и к Белому морю, до сих пор слабо подверженному антропогенному воздействию (Solyanko et al. 2011). Разумеется, специфика сообществ осушной зоны Белого моря была предметом многих исследований. Среди них необходимо выделить циклы многолетних наблюдений (Беклемишев и др. [Beklemishev et al.] 1975; Бабков и Голиков [Babkov and Golikov] 1984; Максимович [Maximovich] 1989; Бурковский [Burkovsky] 1992; Наумов и Федяков [Naumov and Fedyakov] 1993; Maximovich, Guerassimova, 2003; Gerasimova and Maximovich 2013; Khaitov 2013; Naumov 2013; Varfolomeeva and Naumov 2013) и фундаментальные обобщения (Гурьянова [Guryanova] 1948; Бурковский [Burkovsky] 2002). В результате были описаны типичные для литорали Белого моря сообщества макробентоса (Бабков и Голиков [Babkov and Golikov] 1984; Бергер [Berger] 1995; Berger et al. 2001) и выявлены эффекты как многолетней нестабильности структуры

сообществ, вплоть до смены доминирующих таксонов на фоне относительно стабильных условий окружающей среды (Наумов и Федяков [Naumov and Fedyakov] 1993; Максимович и Герасимова [Maximovich and Guerassimova] 2004; Maximovich and Gerasimova 2003; Khaitov 2013), так и проявления существенной устойчивости надвидовых биосистем (Бурковский [Burkovsky] 1992; Naumov 2013; Varfolomeeva and Naumov 2013). В итоге возникли вопросы о механизмах организации донных сообществ мягких грунтов осушной зоны Белого моря, причинах сукцессионных перестроек, роли доминирующих таксонов. Прогресс в их решении возможен только в ходе специально спланированного анализа распределения литорального бентоса в пространстве и времени.

С семидесятых годов прошлого века сотрудники и студенты кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ проводят многолетние наблюдения за бентосными сообществами в литоральной зоне в окрестностях МБС СПбГУ (Кандалакшский залив, Белое море) (Максимович [Maximovich] 1989; Максимович и др. [Maximovich et al.] 1991; Максимович и Герасимова [Maximovich and Gerasimova] 2004). Основное внимание при многолетнем мониторинге уделялось анализу динамики структуры поселений

массовых видов. Описание структуры сообществ играло, скорее, вспомогательную роль – как характеристика биотического окружения. Число повторностей при таком пробоотборе не превышало 3–5 проб. С 2008 г. предметом изучения на нескольких литоральных илисто-песчаных пляжах стала именно структура донных сообществ. При этом объем выборок на станциях был намеренно увеличен до 10 проб, и все работы по сбору и обработке данных с этого момента были произведены автором настоящей статьи. Таким образом, по совокупности всех материалов, собранных за продолжительный (более 30 лет) период, в нашем распоряжении оказался весьма большой объем данных, позволяющий выявить характерные черты в организации сообществ макробентоса литорали мягких грунтов Белого моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характер и объем материалов

Материалы были получены в результате многолетних (1983–2008 гг.) сборов на трех участках литоральной зоны в окрестностях УНБ СПбГУ (учебно-научная база СПбГУ), расположенной в устье губы Чупа Кандалакшского залива (Белое море, Рис. 1). Материал собран в конце июня – начале июля отдельно в среднем (СГЛ), нижнем (НГЛ) горизонтах литорали и в верхней сублиторали (до глубины 0.5 м) (ВСЛ) (в дальнейшем это – станции) с интервалом 1–4 года (Табл. 1). Размер выборочной площадки составил 0.01–1 м². В исследованиях до 2008 г. использовали различные орудия сбора и чаще всего применяли пирамиду выборочных площадок (0.01, 0.1 и 1 м²). С 2008 г. сбор

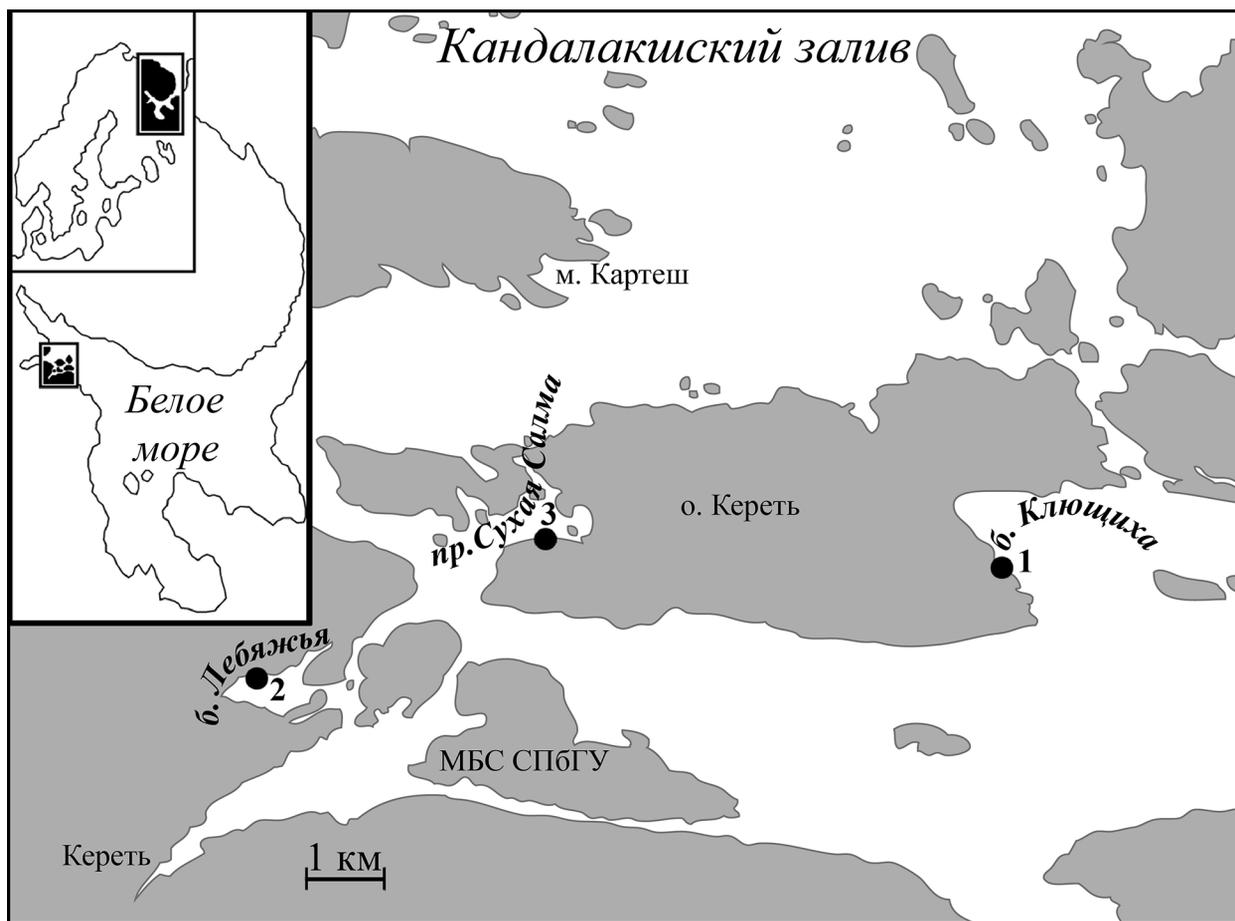


Рис. 1. Карта-схема района исследования. Цифрами (1–3) отмечено положение участков мониторинга.

Fig. 1. Map of the study area. Numbers (1–3) indicate the position of monitoring sites.

материала происходил единообразно, в основном с помощью зубчатого водолазного дночерпателя, с выборочной площади 0.1 м². Грунт изымали до глубины 7–10 см, промывали через сито с диаметром ячеек 1 мм. На участке 2 из-за специфики образа жизни двустворчатых моллюсков *Mya arenaria* Linnaeus, 1758 (доминирующий вид в данном местообитании), для учета особей меньше 25 мм применялась вышеописанная процедура. При сборе песчаных ракушек крупнее 25 мм на каждом вертикальном горизонте участка использовали рамку размером 0.25 м². В этом случае грунт изымали до глубины до 30–40 см и выбирали из него моллюсков. Аналогичная процедура использована для учета многощетинковых червей *Arenicola marina* (Linnaeus, 1758) на участке 1 – из выборочной площадки размером 0.25 м² из грунта с глубины 30–40 см выбирали особей. Объем отдельных выборок колебался от 3 до 10 повторностей на каждой выборочной площадке (Табл. 1). Организмы макробентоса в пробах определены по возможности до вида. Брюхоногие моллюски гидробины на исследованных участках представлены двумя

видами: *Peringia ulvae* (Pennant, 1777) и *Ecrobia ventrosa* (Montagu, 1803), но до 2008 г. они были объединены в таксон *Hydrobia* sp. (*Hydrobia* W. Hartmann, 1821), и в исследованиях последующих годов, в том числе из-за сложности их идентификации, придерживались аналогичного подхода. *Ecrobia ventrosa* не является массовым видом и был отмечен в значительном количестве только на участке 2 в г. Лебяжья.

Анализ данных

В качестве характеристик макробентоса на станциях использованы видовой состав и стандартизированные показатели обилия (численность и биомасса) представителей макробентоса по формуле: $y' = \frac{y - y_{min}}{y_{max} - y_{min}}$. Станции (отдельные вертикальные горизонты участков), характеризующиеся сходством структуры макробентоса и, прежде всего, доминирующих по биомассе таксонов, мы рассматривали как относящиеся к одному и тому же сообществу. Дальнейший анализ был направлен на изучение причин межгодовой динамики структуры сообществ.

Изучение согласованности временных изменений показателей обилия таксонов с встречаемостью более 50% на станции на отдельных горизонтах каждого из участков, а также между участками проведено с помощью корреляционного анализа (ранговый коэффициент корреляции Спирмена). Поскольку число наблюдений было мало (не больше 9), полученные коэффициенты корреляции редко оказывались достоверными, и в расчет принимали только значения самих показателей.

Изучение микрораспределения часто встречающихся таксонов было проведено отдельно для каждого вертикального горизонта рассматриваемых участков с помощью кластерного анализа (коэффициент Брэя-Кертиса, кластеризация по методу среднего соседа), многомерного шкалирования (коэффициент Брэя-Кертиса) и корреляционного анализа (коэффициент корреляции Пирсона, уровень значимости $\alpha \leq 0.05$). В ходе корреляционного анализа для отдельных горизонтов участков в каждый год наблюдений были построены матрицы корреляций численности и биомассы представителей макробентоса. Дальнейший анализ полученных результатов был связан с выявлением повторяемости в ряду многолетних наблюдений пар достоверно

Таблица 1. Объем использованного материала (количество проб, взятых на отдельных горизонтах участков).

Table 1. Material used (number of samples taken at each station).

Участки/ Site	1			2			3		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
1983	5	5	5	5	5	5	5	5	5
1991	5	5	5						
1992	3	4	3				5	5	5
1998				5	5				
1999				5	5			5	5
2001				5	5				
2003				5					
2006				5	5				
2008	10	10	10	10	10	10	10	10	10
2009	10	10	10						
2010	10	10	10						
2011	10	10	10	10	10	10			
2012	10	10	10	10	10	10	10	10	10
2013	10	10	10	10	10	10	10	10	10

Примечание. А – средний и В – нижний горизонты литорали, С – горизонт верхней sublittoral.

Note. A – middle and B – lower littoral horizons, C – upper sublittoral horizon.

скоррелированных (по показателям обилия) таксонов. Аналогично, с помощью классификационных процедур для отдельных вертикальных горизонтов участков, в каждый год наблюдений были выявлены повторяющиеся группы ассоциированных (по показателям обилия) таксонов.

Для выявления климатических и гидрологических переменных, объясняющих межгодовые изменения показателей обилия макробентоса на контрольных участках, была использована процедура BEST пакета Primer v.6, позволяющая из всего множества внешних по отношению к биоте переменных выделить наиболее значимые. Данные сезонных наблюдений за температурой и соленостью поверхностной воды в устье губы Чупа были любезно предоставлены сотрудниками Биологической станции Зоологического института РАН («Многолетний мониторинг гидрологии и зоопланктона в Белом море: Каргеш Д1»). Сезонные изменения температуры воздуха в 1982–2013 гг. взяты из доступных интернет-источников (Лаборатория МЕТЕОТЕХНОЛОГИЙ/Архив погоды [Электронный ресурс]) (архив данных по температуре воздуха в гор. Кандалакша).

Все вычисления проводили с помощью программного обеспечения PAST 3 (Hammer et al. 2001) и Primer v. 6.

Физико-географическая характеристика района исследования

Все анализируемые участки расположены на мягких грунтах в литоральной зоне акватории Керетского архипелага (юго-восточная часть Кандалакшского залива Белого моря, г. Чупа) (Рис. 1). Участки различались по соленостным условиям, степени прибойности и гранулометрическому составу грунта. В силу близости к устью р. Кереть, опресняющего влияния стока из озера и слабой связи с открытыми морскими акваториями участок 2 отличался пониженной соленостью воды (менее 20‰ в летнее время). Анализ характеристик донных отложений показал, что на участках 2 и 3 отмечена значительная доля алевритов и пелитов (до 45%) в составе грунта. На расположенном в прибойной зоне участке 1 данная фракция не обнаружена, около 90% грунта приходилось на фракцию мелкого песка.

В рассматриваемый период наиболее значительными межгодовыми смещениями отли-

чалась среднегодовая температуры воздуха (от -3.3°C в 1991 г. до 2.22°C в 2005 г.) (Лаборатория МЕТЕОТЕХНОЛОГИЙ, Санкт-Петербург; архивные данные). Среднегодовые значения температуры и солености поверхностной воды варьировали в меньшей степени (от 5.94°C в 1991 г. до 9.9°C в 1997 г. и от 19.4‰ в 1987 г. до 25.5‰ в 2011 г., соответственно) (данные Биологической станции Зоологического института РАН). В целом за время наблюдений (1983–2013 гг.) существенных изменений основных климатических и гидрологических характеристик в районе исследования в целом отмечено не было.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура сообществ

За изученный период в целом на участках обнаружены 65 таксонов макробентоса, и только 18 из них были общими для всех участков (без учета многощетинковых червей: их идентификация до 2008 г. проводилась крайне редко, и они объединялись в общий таксон *Polychaeta* var.), а 10 таксонов – общими для всех станций. Лишь 1 вид – *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758), обнаружен на станциях всех участков в течение всех лет наблюдений. Наименьшее таксономическое разнообразие бентоса отмечено на самом распресненном участке 2 (31 таксон), а наибольшее – на самом мористом участке 1 (55 таксонов).

На открытом песчаном пляже, расположенном в прибойной зоне (участок 1), где грунт в основном представлен мелким песком, было развито относительно редкое в изученной акватории сообщество *M. balthica*+*Arenicola marina*+*Zostera marina*. Заиленный песчаный пляж в замкнутой акватории в распресненных условиях (участок 2) был занят сообществом *Mya arenaria*+*Mytilus edulis* Linnaeus, 1758. В затишной неприбойной зоне полузамкнутой акватории на илисто-песчаном пляже (участок 3) было развито сообщество *Z. marina*+нитчатые водоросли+*M. balthica*.

Межгодовые изменения структуры сообществ макробентоса

Участок 1. В данный анализ вошли материалы девяти лет наблюдений (1983, 1991, 1992 и 2008–2013 гг.). В составе макробентоса на участке в рассмотренный период обнаружены

53 таксона. Суммарные биомасса и численность макробентоса варьировали в широких пределах практически на всем участке, от 18.5 до 295 г/м² в нижней литорали, в 1991 и 2010 гг. соответственно. Увеличение суммарной биомассы бентоса, начиная с 2010 г., происходило в основном за счет возрастания представленности в нижних вертикальных горизонтах участка взморника морской *Z. marina* (Рис. 2). Численность макробентоса между годами варьировала в широких пределах: от 527 экз./м² (2011 г.) до 11530 экз./м² (1992 г.) в средней литорали. Последнее, как правило, было обусловлено межгодовыми флуктуациями численности мелких брюхоногих моллюсков *Hydrobia* sp.

До 2008 г. весь участок был занят сообществом *M. balthica*+*Polychaeta* var. (*Polychaeta* Grube, 1850) (среди многощетинковых червей, как правило, по биомассе доминировали пескожилы *A. marina*) (69–99.7% суммарной био-

массы сообщества, Рис. 2). С 2009 г. в качестве субдоминантного вида появилась морская трава *Z. marina*, которая с 2010 г. стала преобладать по биомассе в нижнем горизонте литорали, а с 2012 г. – и в верхней сублиторали и, соответственно, потеснила с доминирующих позиций макром и пескожилов (Рис. 2).

Изучение изменений показателей обилия отдельных относительно надежно учтенных видов на участке в 2008–2013 гг. выявило для некоторых представителей макробентоса определенную согласованность колебаний их численности и биомассы на разных вертикальных горизонтах (Рис. 3–4). В большинстве случаев изменения биомассы и численности видов были скоррелированы либо на всех трех горизонтах литорали (*A. marina*, *Hydrobia* sp., *Pygospio elegans* Claparède, 1863 и *Spio theeli* (Söderström, 1920)), либо только в нижней литорали и верхней сублиторали участка (*Eteone flava* (Fabricius,

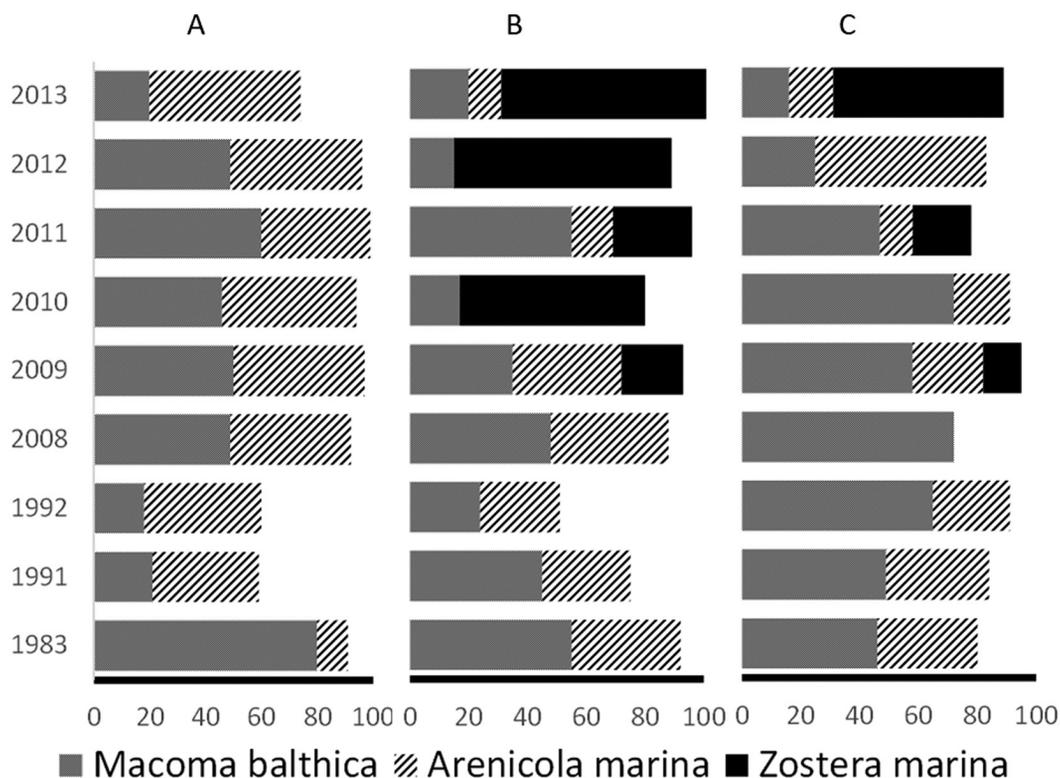


Рис. 2. Изменение по годам доли биомассы доминирующих таксонов в общей биомассе макробентоса на станциях участка 1. По оси абсцисс отложена относительная биомасса (%), по оси ординат – годы наблюдений. А – средний горизонт литорали, В – нижний горизонт литорали, С – верхняя сублитораль.

Fig. 2. Relative biomass of dominant taxa at the stations of site 1. The abscissa shows the relative biomass (%), the ordinate shows the years of observations. А – middle littoral horizon, В – lower littoral horizon, С – upper sublittoral.

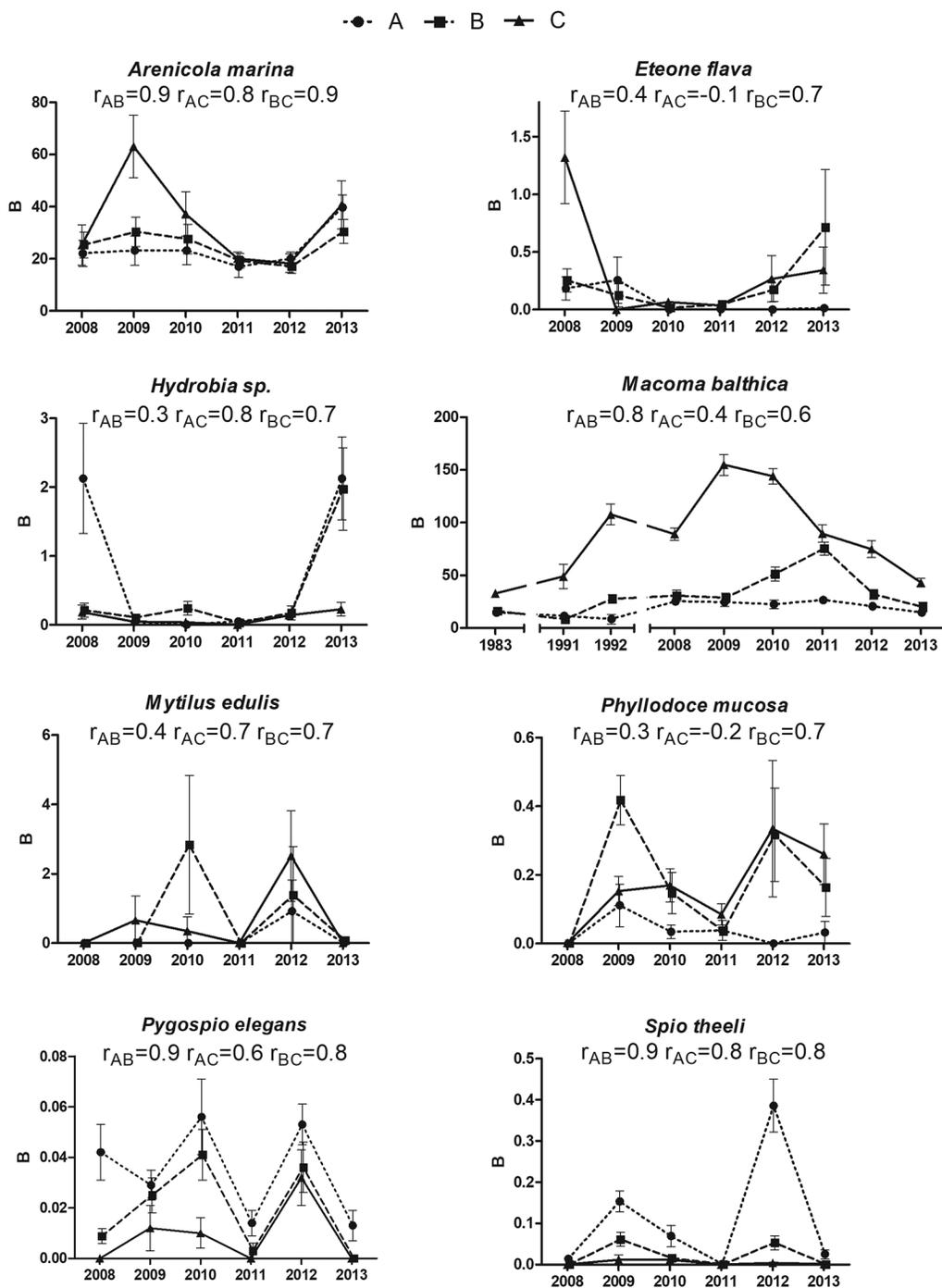


Рис. 3. Изменение биомассы массовых видов на трех горизонтах участка 1 в 1983–2013 гг. По оси абсцисс – год наблюдений, по оси ординат – биомасса представителей макробентоса, г/м². В качестве планок погрешностей указаны значения стандартной ошибки. А – средний горизонт литорали, В – нижний горизонт литорали, С – верхняя сублитораль; r – ранговый коэффициент корреляции Спирмена.

Fig. 3. Biomass of mass species on three horizons of site 1 in 1983–2013. The abscissa shows the year of observations, the ordinate shows the biomass of species, g/m². The values of the standard error are given as error bars. А – middle littoral horizon, В – lower littoral horizon, С – upper sublittoral; r – Spearman's rank correlation.

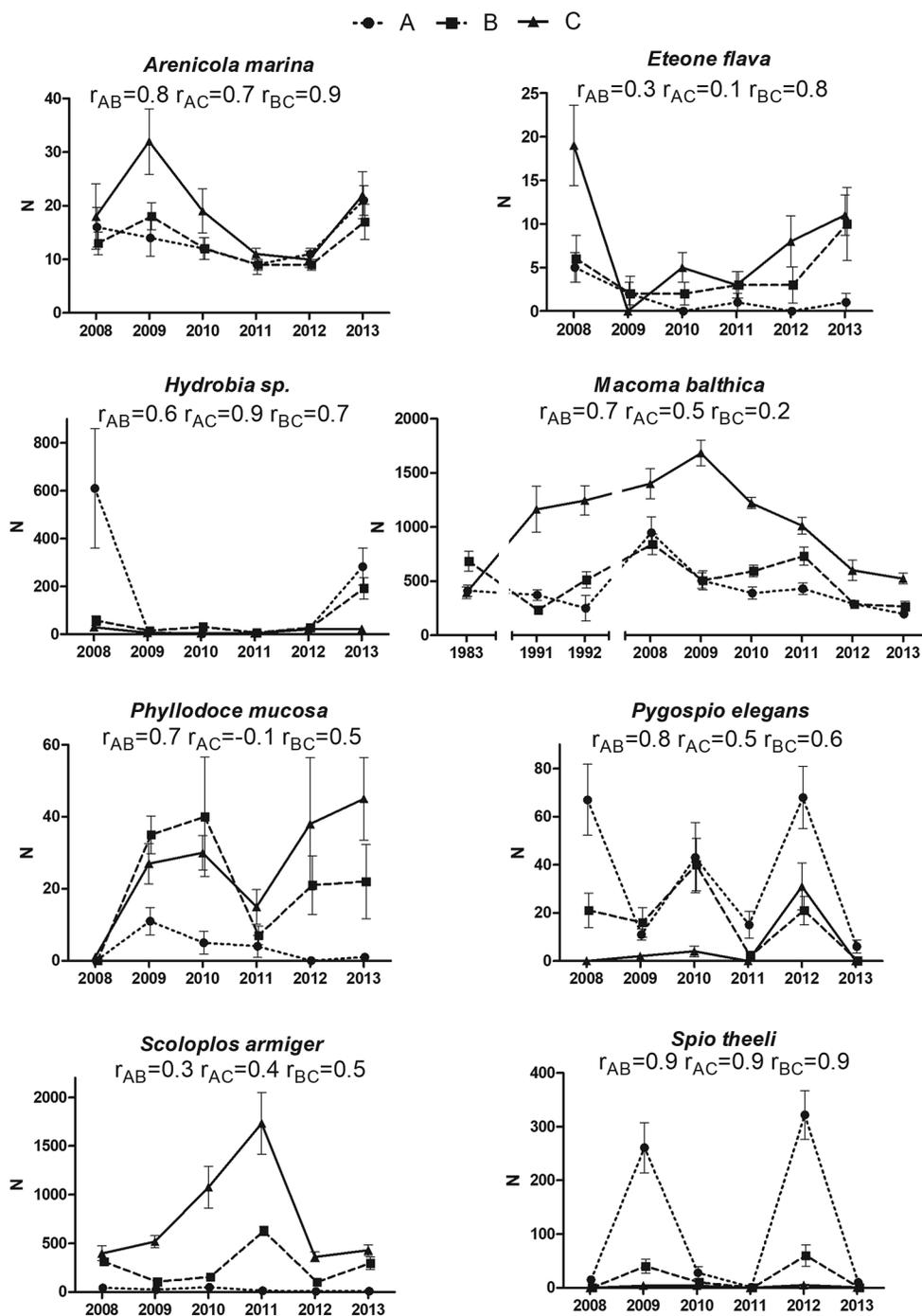


Рис. 4. Изменение численности массовых видов на трех горизонтах участка 1 в 1983–2013 гг. По оси абсцисс – год наблюдений, по оси ординат – численность представителей макробентоса, экз./м². В качестве планок погрешностей указаны значения стандартной ошибки. А – средний горизонт литорали, В – Нижний горизонт литорали, С – верхняя сублитораль.

Fig. 4. Abundance of mass species on three horizons of site 1 in 1983–2013. The abscissa shows the year of observations, the ordinate shows the abundance of species, ind./m². The values of the standard error are given as error bars. A – middle littoral horizon, B – lower littoral horizon, C – upper sublittoral; r – Spearman's rank correlation.

1780), *Phyllodoce mucosa* Örsted, 1843, *Scoloplos armiger* (Müller, 1776); в последнем случае – только численности) (Рис. 3–4).

Участок 2. В данный анализ вошли материалы наблюдений 1983, 1998 (СГЛ и НГЛ), 1999 (СГЛ и НГЛ), 2001 (СГЛ и НГЛ), 2003 (только НГЛ), 2006 (СГЛ и НГЛ), 2008 и 2011–2013 гг. Планомерные исследования макробентоса в верхней сублиторали были предприняты только начиная с 2008 г. В рассматриваемый период на участке в составе макробентоса обнаружен 31 таксон. Суммарные численность и биомасса макробентоса во всех вертикальных горизонтах, прежде всего на литорали, варьировали в широких пределах вплоть до порядковых различий (от 183 г/м² (СГЛ 2006) до 1046 г/м² (СГЛ 1983)). Однако в относительных показателях межгодовые изменения в структу-

ре макробентоса были выражены относительно слабо (Рис. 5). В течение всего периода исследований в осушной зоне по биомассе доминировали двустворчатые моллюски *M. arenaria*, достигающие от 30 до 98 % от суммарной биомассы макробентоса. Соответственно, межгодовые смещения последней во многом были обусловлены динамикой биомассы данного вида. В последние годы (в основном начиная с 2008 г.) на литорали наблюдалось усиление позиций двустворчатых моллюсков *M. edulis*, а в среднем горизонте осушной зоны – и бурых водорослей *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753, которые вместе с песчаными ракушками стали доминировать по биомассе (Рис. 5). В верхней сублиторали участка, регулярно обследуемой лишь с 2008 г., мии и мидии делили доминирующие по биомассе позиции (Рис. 5). По численности на участке,

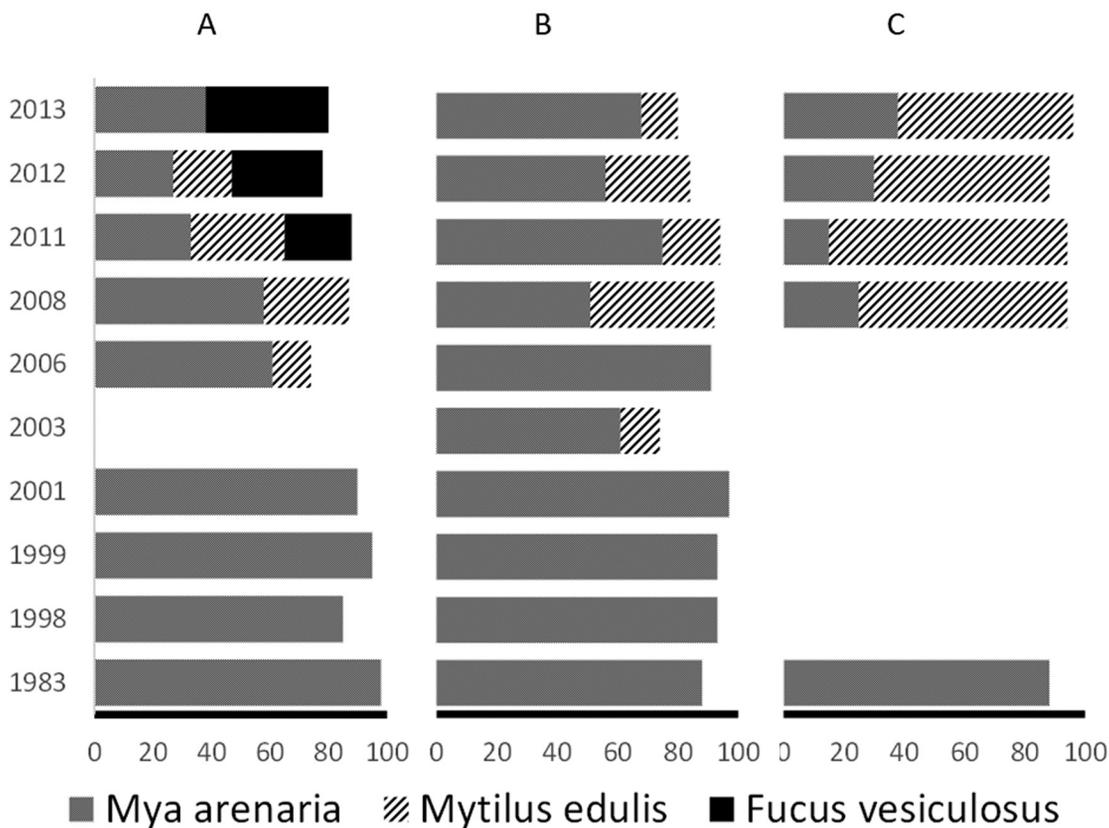


Рис. 5. Изменение по годам относительной биомассы доминирующих таксонов на станциях участка 2. По оси абсцисс отложена относительная биомасса (%), по оси ординат – годы наблюдений. А – средний горизонт литорали, В – нижний горизонт литорали, С – верхняя сублитораль.

Fig. 5. Relative biomass of dominant taxa at the stations of site 2. The abscissa shows the relative biomass (%), the ordinate shows the years of observations. А – middle littoral horizon, В – lower littoral horizon, С – upper sublittoral.

как правило, преобладали мелкие брюхоногие моллюски *Hydrobia* sp. Они же и были в основном ответственны за межгодовые колебания абсолютных значений данного показателя.

Изучение изменений показателей обилия отдельных относительно надежно учтенных видов на участке выявило для некоторых представителей макробентоса определённую согла-

сованность колебаний их численности и биомассы на разных вертикальных горизонтах в период наблюдений (Рис. 6–7). В большинстве случаев изменения биомассы и численности видов были скоррелированы на всех анализируемых горизонтах (*Hydrobia* sp., *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792), *M. balthica* и *M. arenaria*).

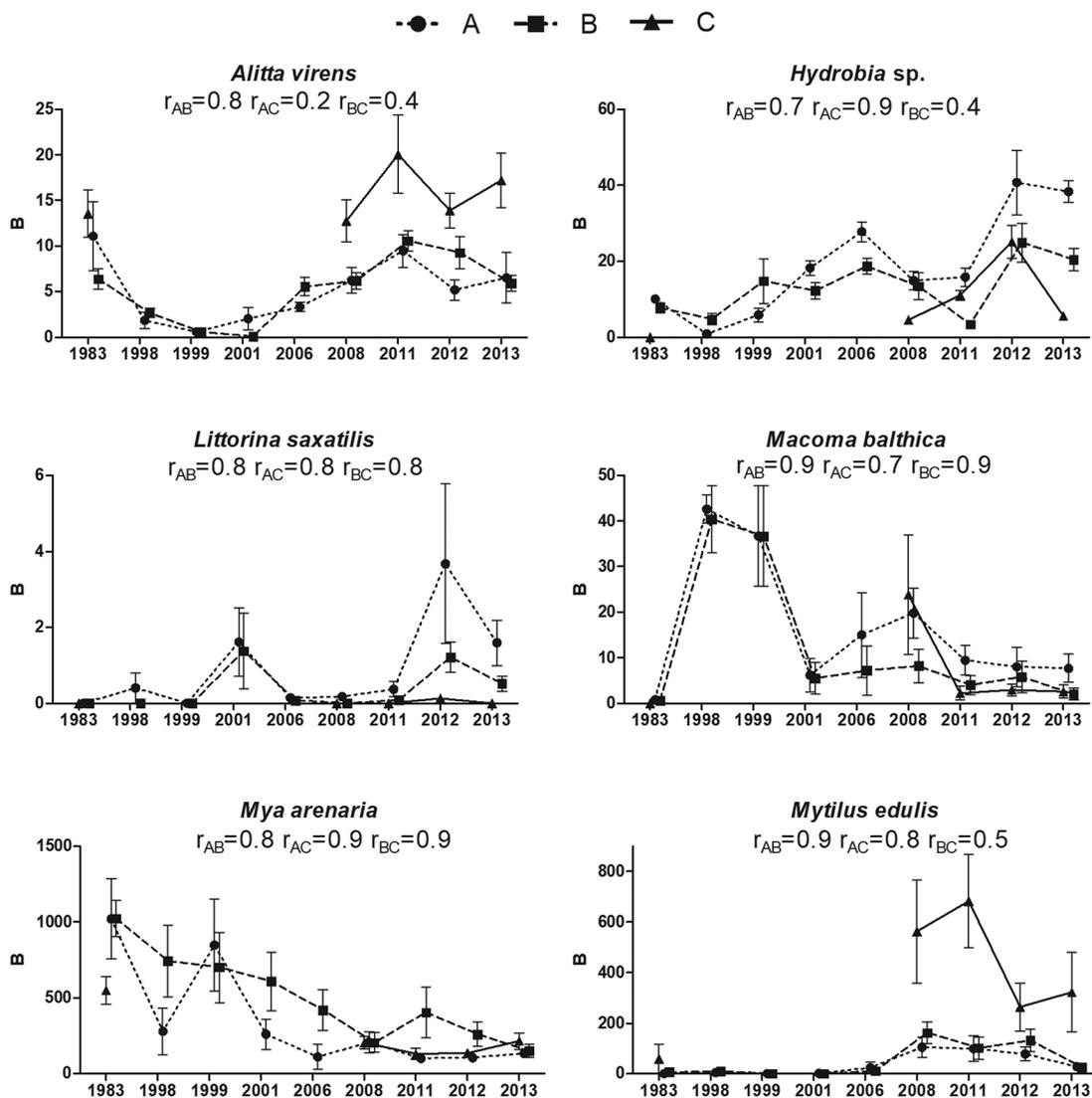


Рис. 6. Изменение биомассы массовых видов на трех горизонтах участка 2 в 1983–2013 гг. По оси абсцисс – год наблюдений, по оси ординат – биомасса представителей макробентоса, г/м². В качестве планок погрешностей указаны значения стандартной ошибки. А – средний горизонт литорали, В – Нижний горизонт литорали, С – верхняя сублитораль; r – ранговый коэффициент корреляции Спирмена.

Fig. 6. Biomass of mass species on three horizons of site 2 in 1983–2013. The abscissa shows the year of observations, the ordinate shows the biomass of species, g/m². The values of the standard error are given as error bars. A – middle littoral horizon, B – lower littoral horizon, C – upper sublittoral; r – Spearman's rank correlation.

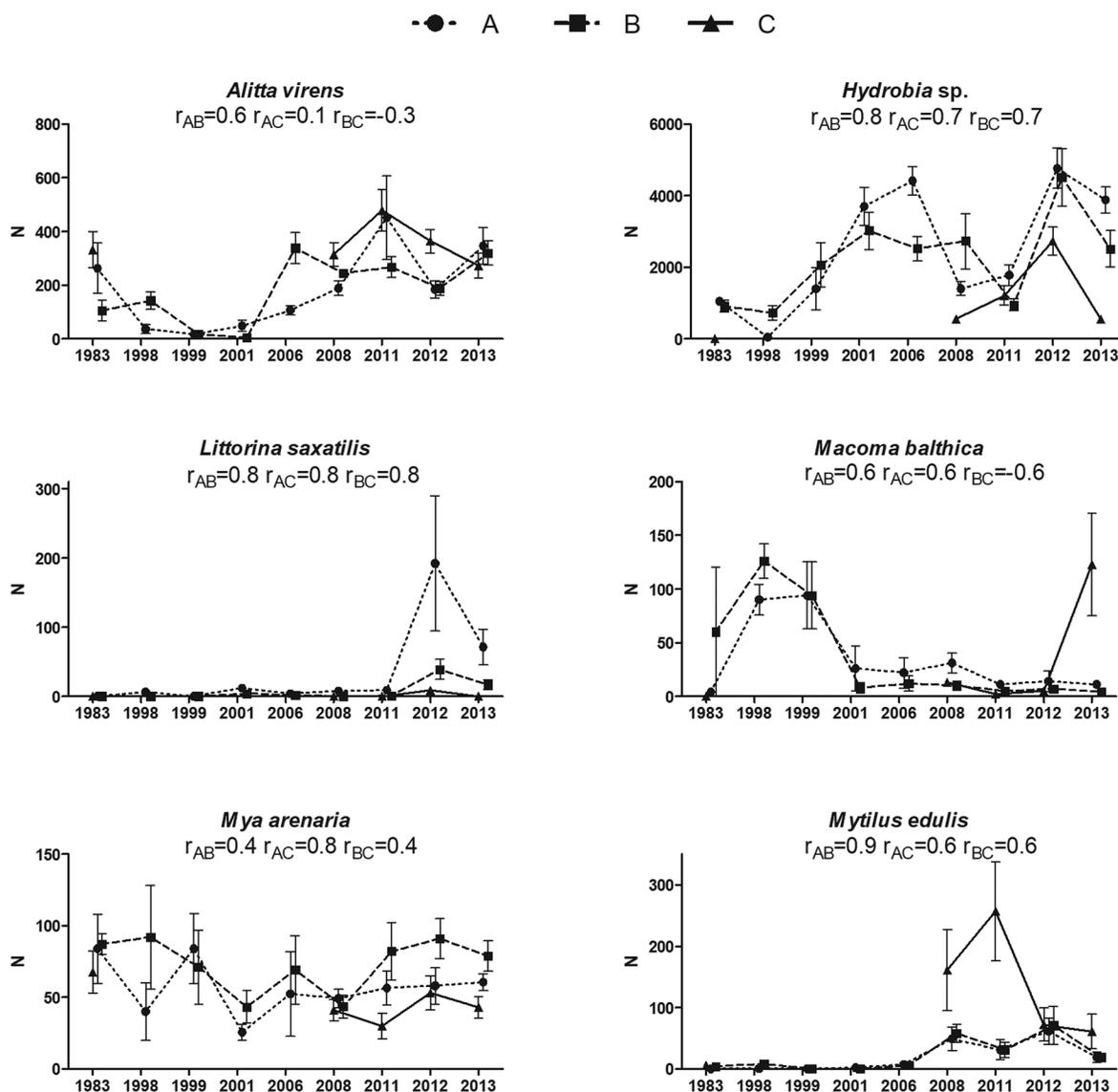


Рис. 7. Изменение численности массовых видов на трех горизонтах участка 2 в 1983–2013 гг. По оси абсцисс – год наблюдений, по оси ординат – численность представителей макробентоса, экз./м². В качестве планок погрешностей указаны значения стандартной ошибки. А – средний горизонт литорали, В – Нижний горизонт литорали, С – верхняя сублитораль.

Fig. 7. Abundance of mass species on three horizons of site 2 in 1983–2013. The abscissa shows the year of observations, the ordinate shows the abundance of species, ind./m². The values of the standard error are given as error bars. A – middle littoral horizon, B – lower littoral horizon, C – upper sublittoral; r – Spearman's rank correlation.

Участок 3. В анализ межгодовых изменений в структуре бентоса на участке в проливе Сухая Салма вошли материалы всего шести лет наблюдений (1983, 1992, 1999 (СГЛ и НГЛ), 2008, 2012 и 2013 гг.). В рассматриваемые года на участке обнаружены 37 таксонов.

На протяжении большей части наблюдений в среднем горизонте литорали участка основная часть биомассы приходилась на *Fucus vesiculosus*, субстратом для которого служили многочисленные мелкие камни (Рис. 8). В определенные годы эти макрофиты достигали значительной

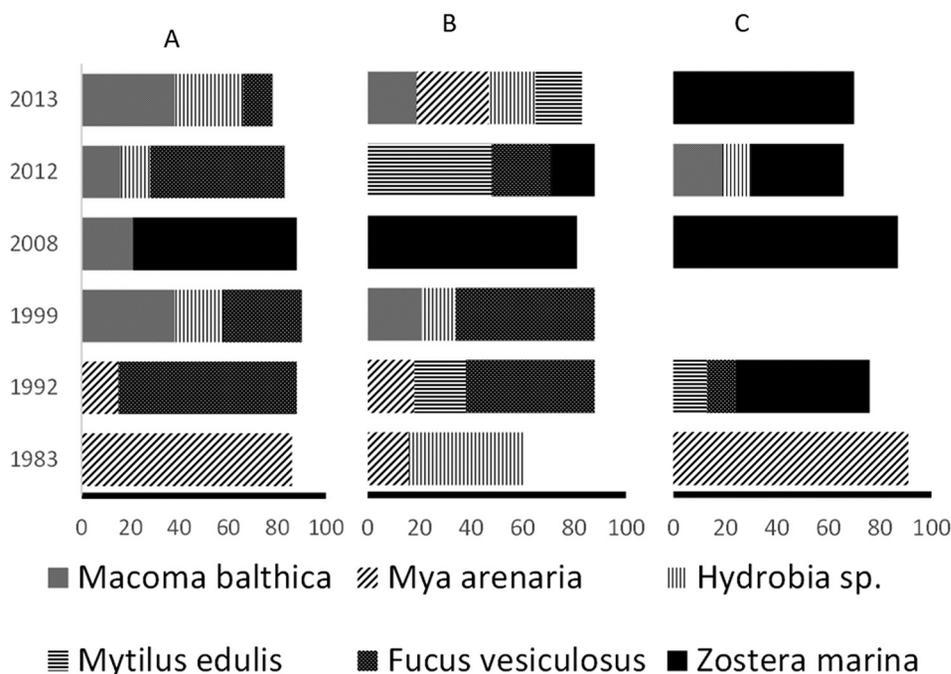


Рис. 8. Изменение по годам относительной биомассы доминирующих таксонов на станциях участка 3. По оси абсцисс отложена относительная биомасса (%), по оси ординат – годы наблюдений. А – средний горизонт литорали, В – нижний горизонт литорали, С – верхняя сублитораль.

Fig. 8. Relative biomass of dominant taxa at the stations of site 3. The abscissa shows the relative biomass (%), the ordinate shows the years of observations. А – middle littoral horizon, В – lower littoral horizon, С – upper sublittoral.

биомассы и в нижнем горизонте литорали (до 50% от суммарной биомассы бентоса) (Рис. 8). Однако для данного горизонта был более характерен неширокий (5–10 м) пояс морских трав *Z. marina*, захватывающий и верхнюю сублитораль. Степень развития зарослей zostеры на участке варьировала в разные годы. Так, взморник морской был практически не обнаружен на литорали во второй половине 1990-х гг., а в 2008 г. он доминировал во всех вертикальных горизонтах участка (Рис. 8). Наибольшие величины суммарной биомассы макробентоса отмечены в верхней сублиторали, наименьшие – в средней литорали (1548 и 84 г/м² соответственно в 2008 и 1999 гг.). При этом в каждом вертикальном горизонте межгодовые изменения суммарной биомассы макробентоса были велики (порядковые различия) и, как правило, обусловлены степенью развития зарослей макрофитов (зостеры, фукусов). Наибольшей численности в макробентосе всего участка достигали, как правило, представители эпифауны, мелкие брюхоногие моллюски *Hydrobia* sp.

(до 90% от суммарной численности донных животных), межгодовые колебания обилия которых в значительной степени определяли флуктуации суммарной численности макробентоса в разные годы (порядковые различия) (Рис. 10). По биомассе в макрозообентосе участка доминировали несколько видов: представители эпифауны *Hydrobia* sp., прикрепленные к отдельным камням *M. edulis* (только в НГЛ) и представители инфауны *M. arenaria*, *M. balthica* (Рис. 8). Следует отметить, что роль вышеназванных таксонов в структуре сообществ существенно менялась на протяжении периода исследований, а среди организмов инфауны наблюдалась практически последовательная смена доминирующих по биомассе видов.

Изучение изменений показателей обилия отдельных относительно надежно учтенных видов на участке выявило для некоторых представителей макробентоса определенную согласованность колебаний их численности и биомассы на разных вертикальных горизонтах в период наблюдений (Рис. 9–10).

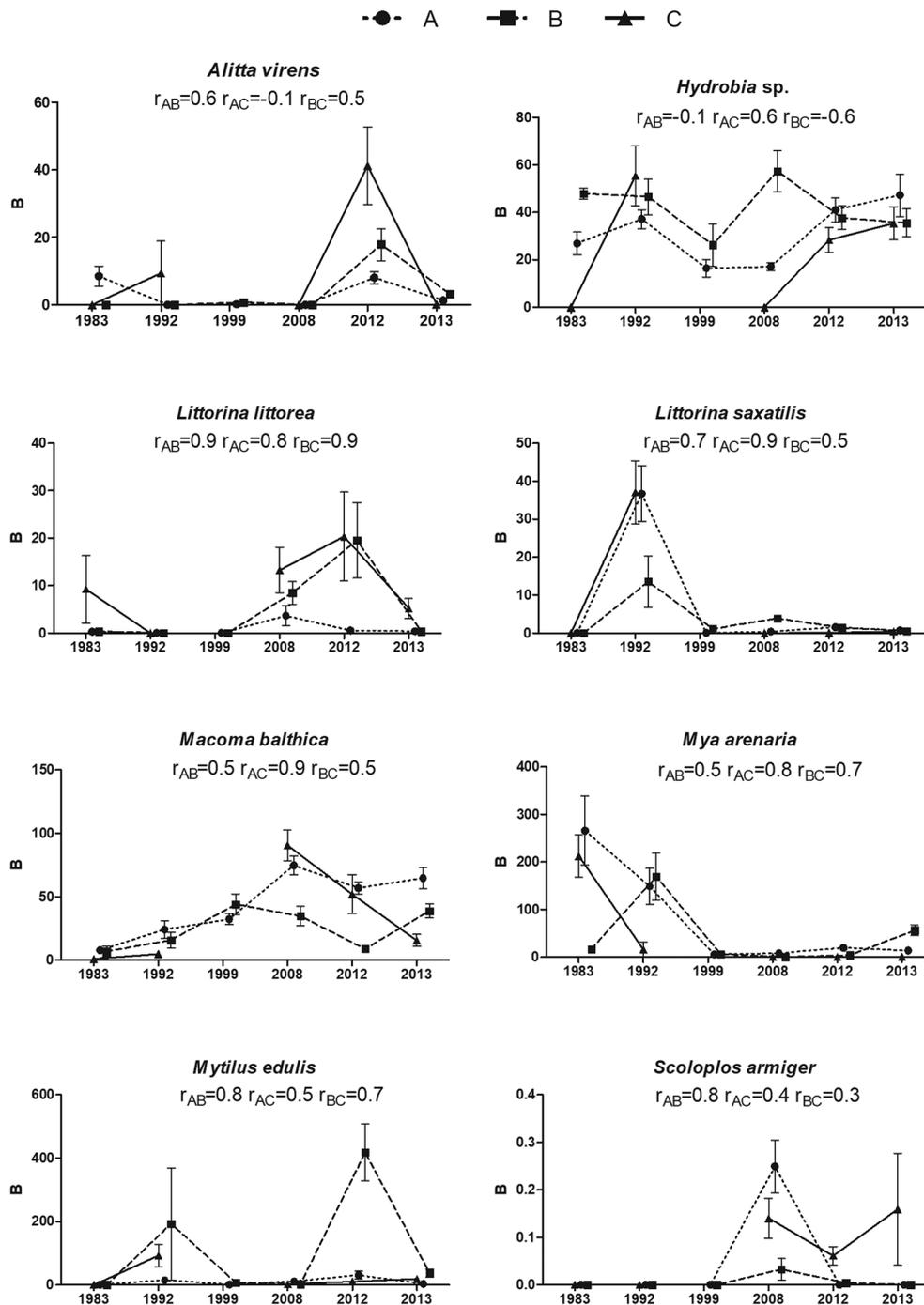


Рис. 9. Изменение биомассы массовых видов на трех горизонтах участка 3 в 1983–2013 гг. По оси абсцисс – год наблюдений, по оси ординат – биомасса представителей макробентоса, г/м². В качестве планок погрешностей указаны значения стандартной ошибки. А – средний горизонт литорали, В – Нижний горизонт литорали, С – верхняя сублитораль; r – ранговый коэффициент корреляции Спирмена.

Fig. 9. Biomass of mass species of site 3 in 1983–2013. The abscissa shows the year of observations, the ordinate shows the biomass of species, g/m². The values of the standard error are given as error bars. A – middle littoral horizon, B – lower littoral horizon, C – upper sublittoral; r – Spearman's rank correlation.

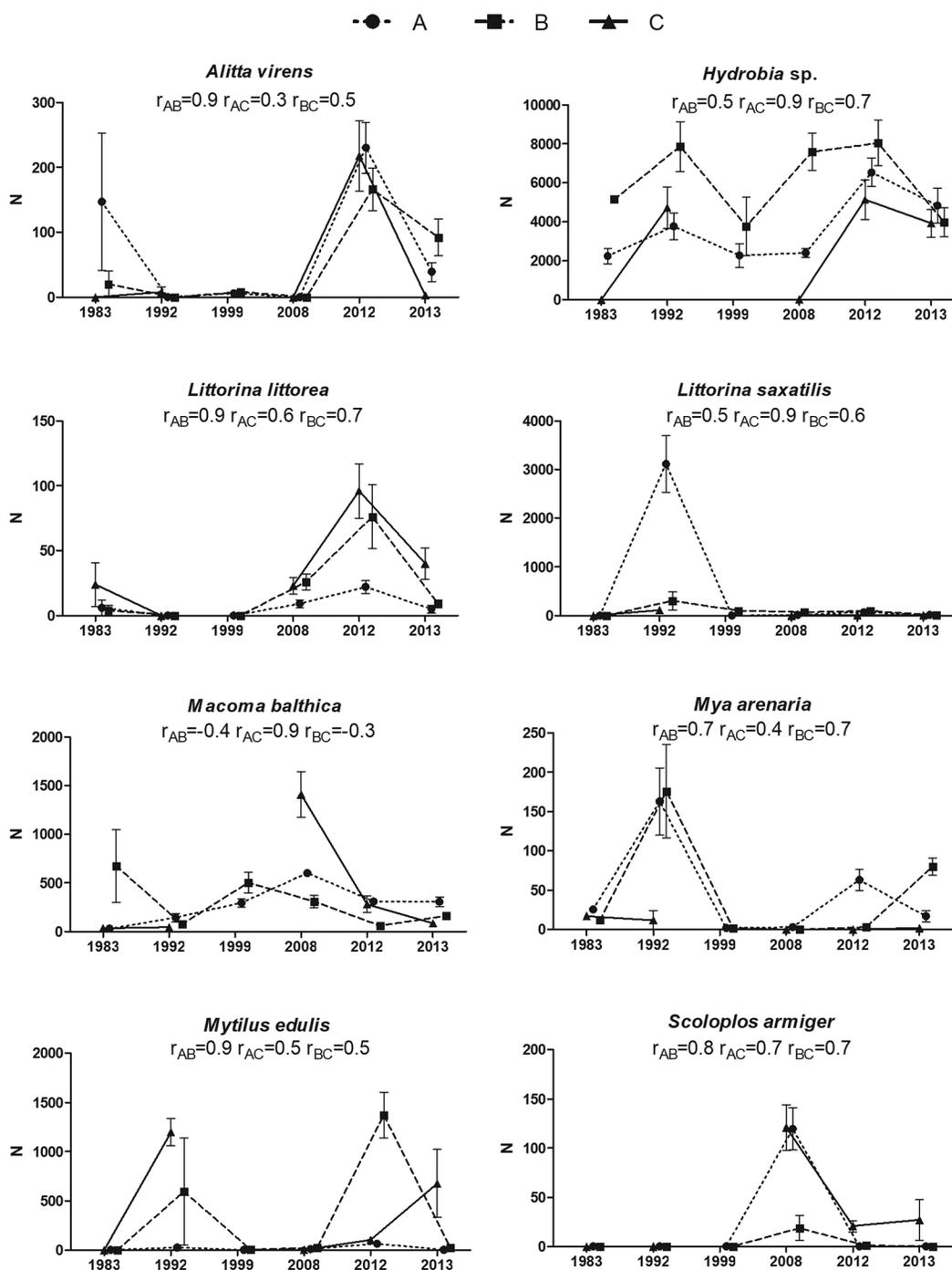


Рис. 10. Изменение численности массовых видов на трех горизонтах участка 3 в 1983–2013 гг. По оси абсцисс – год наблюдений, по оси ординат – численность представителей макробентоса, экз./м². В качестве планок погрешностей указаны значения стандартной ошибки. А – средний горизонт литорали, В – Нижний горизонт литорали, С – верхняя сублитораль.

Fig. 10. Abundance of mass species on three horizons of site 3 in 1983–2013. The abscissa shows the year of observations, the ordinate shows the abundance of species, ind./m². The values of the standard error are given as error bars. A – middle littoral horizon, B – lower littoral horizon, C – upper sublittoral; r – Spearman's rank correlation.

При сопоставлении межгодовых флуктуаций обилия разных видов многощетинковых червей на участке в 2008–2013 гг. удалось подметить интересное обстоятельство. На фоне повышения обилия *Alitta virens* (M. Sars, 1835) в 2012 г. наблюдалось резкое снижение видового разнообразия или (и) обилия других представителей данной таксономической группы (Рис. 11).

Согласованность межгодовых изменений показателей обилия массовых видов на участках 1–3

Изучение изменений показателей обилия отдельных видов (рассматривали только относительно надежно учтенные) выявило для некоторых из них определенную согласованность колебаний численности и биомассы на разных

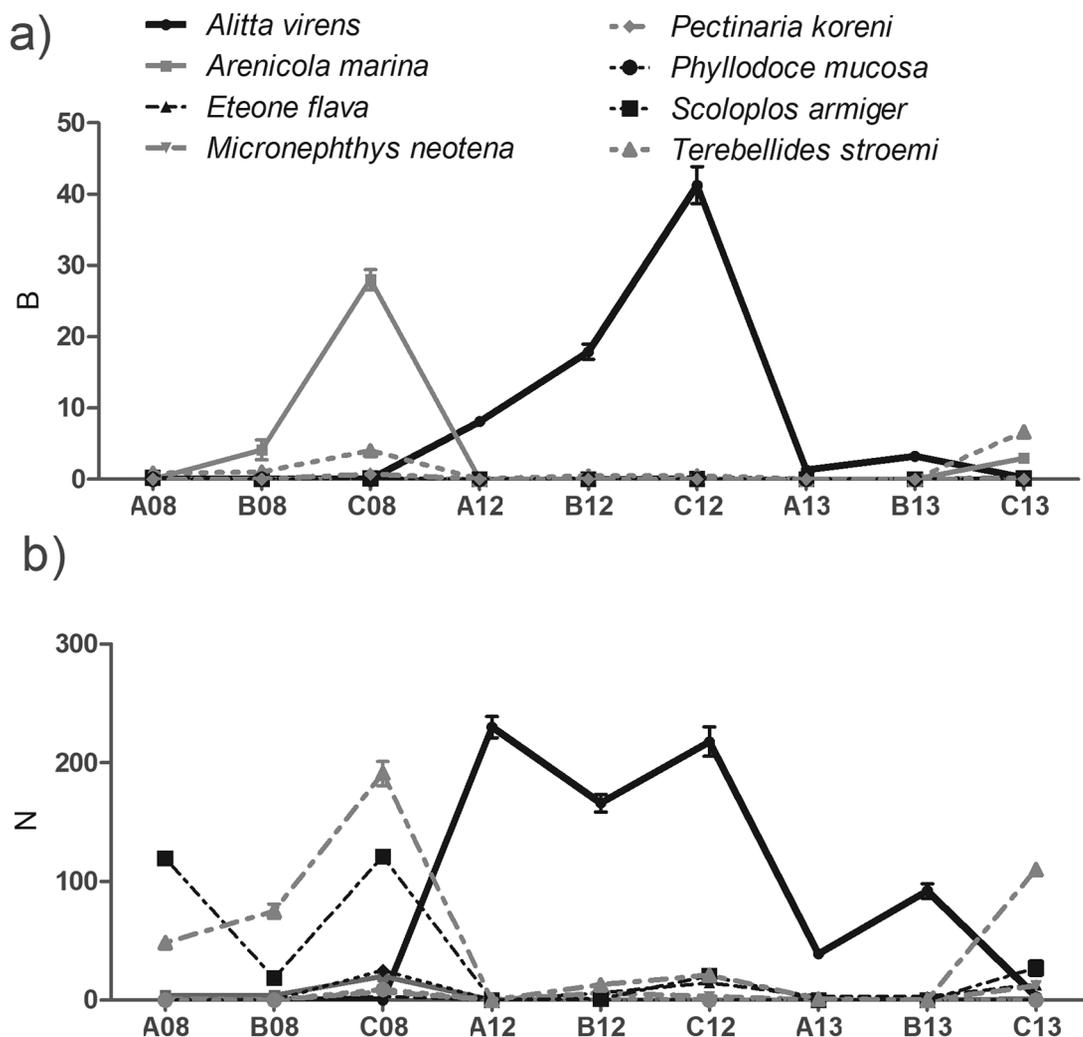


Рис. 11. Изменение показателей обилия многощетинковых червей на участке 3 в 2008–2013 гг. По оси абсцисс отложены станции (А – средний горизонт литорали, В – Нижний горизонт литорали, С – верхняя сублитораль, цифрами обозначен год наблюдений), по оси ординат – а) биомасса, г/м²; б) численность, экз./м². В качестве планок погрешностей указаны значения 95%-ого доверительного интервала.

Fig. 11. Abundance and biomass of polychaete worms at site 3 in 2008–2013. Stations are plotted along the abscissa (А – middle littoral horizon, В – lower littoral horizon, С – upper sublittoral, the year of observations is indicated by numbers), along the ordinate – а) biomass, g/m²; б) abundance, ind./m². The values of the 95% confidence interval are given as error bars.

участках (Рис. 12). Так, сходным образом на всех трех участках менялось обилие *Hydrobia* sp.: относительно низкие показатели в 1983 и 2008 гг., высокие – в 1992 и 2012–2013 гг. (Рис. 15). Аналогично выявлена согласованность колебаний биомассы *M. balthica* (прежде всего на участках 1 и 2 и, в меньшей степени, на участках 1 и 3) и *M. edulis* (главным образом на участках 1 и 3 и, в меньшей степени, на участках 2 и 3). Для макром на всех трех участках отмечены низкие значения биомассы в 1983 г. и повышение данного показателя в 1992–2011 гг. Мидии также отличались минимальными величинами биомассы в 1983 г. на всех трех участках. Увеличение данного показателя наблюдалось на участках 1 и 3 в 1992 и 2012 гг. и на участке 2 в 2008–2013 гг. (Рис. 12).

Анализ сопряженности в распределении таксонов

В результате изучения сходства в распределении отдельных таксонов по численности и биомассе (кластерный анализ и многомерное шкалирование) оказалось, что во многих случаях весьма сложно выделить четкие группы ассоциированных таксонов, а выделенные кластеры, как правило, были весьма неустойчивы в ряду последовательных наблюдений: не было ни одной пары видов, объединяющихся в одну группировку на всех изученных станциях. Однако на отдельных участках встречаемость некоторых пар ассоциированных таксонов доходила практически до 90–100%. Особое внимание было уделено анализу объединений с другими

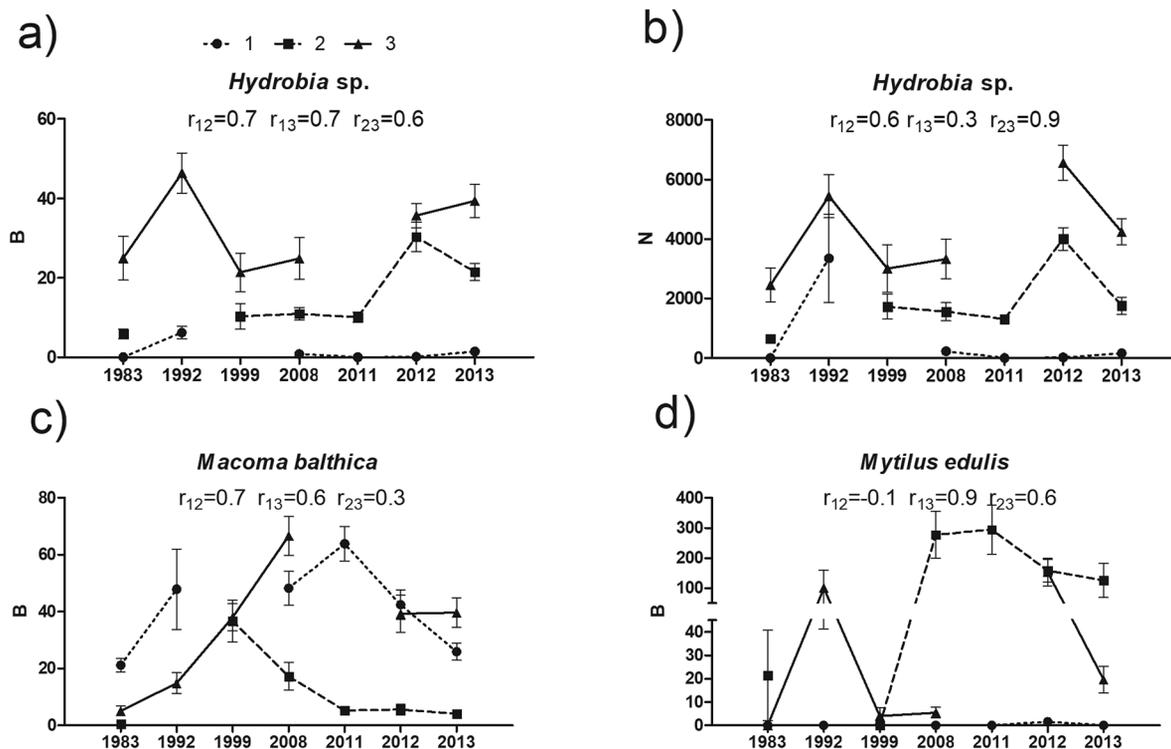


Рис. 12. Изменение биомассы и численности массовых видов на участках 1–3 в 1983–2013 гг. По оси абсцисс – год наблюдений; по оси ординат: N – численность представителей макробентоса, экз./м², B – биомасса представителей макробентоса, г/м²; 1–3 – номера участков; r – ранговый коэффициент корреляции Спирмена. В качестве планок погрешностей указаны значения стандартной ошибки.

Fig. 12. Biomass and abundance of mass species at site 1–3 in 1983–2013. The abscissa is the year of observations; the ordinate is: N – abundance, ind./m²; B – biomass, g/m²; 1–3 – numbers of sites; r – Spearman's rank correlation. The values of the standard error are given as error bars.

таксонами форм, доминирующих на станциях по биомассе. Так, на участке 1 при сравнении распределения таксонов по численности и по биомассе была неоднократно отмечена группировка (в том или ином составе, в среднем в 50% случаев), объединяющая преобладающих в данном биотопе *M. balthica*, *Arenicola marina* и *Zostera marina* со следующими таксонами: *Capitella capitata* (Fabricius, 1780), *Chaetozone setosa* Malmgren, 1867, *Scoloplos armiger*, *Spio theeli*, *Pygospio elegans*, *Oligochaeta* var. (*Oligochaeta* Grube, 1850), *Nemertea* var. (*Nemertea* Schultzze, 1851), *Hydrobia* sp. При этом встречаемость отдельных пар сгруппированных видов не превышала 74% для биомассы и 84% для численности (в обоих случаях *M. balthica*+*C. capitata*). На станциях, где по биомассе преобладали двустворчатые моллюски *M. arenaria* (участки 2 и 4–6), наиболее часто были отмечены случаи сопряженности их распределения с *M. balthica* (в 100% случаев для биомассы и 70% для численности), *Hydrobia* sp. (в 78% случаев для биомассы и 100% для численности) и *Alitta virens* (в 60% случаев для биомассы и 80% для численности). На участке 3 относительно регулярно было отмечено объединение *M. balthica*+*Hydrobia* sp. (в 80% случаев для биомассы и 90% для численности). Доминирующие здесь макрофиты практически не образовывали повторяющихся объединений с представителями зообентоса.

Несколько отличающиеся результаты были получены в ходе корреляционного анализа сопряженности распределения донных организмов. Показано, что лишь в относительно редких случаях (от 0 до 25% в разные годы и на разных станциях) вычисленные коэффициенты корреляции Пирсона были статистически значимыми и варьировали от 0.63 до 0.99. Межгодовые изменения общего количества статистически значимых корреляций донных организмов по показателям численности и биомассы в большинстве случаев следовали изменениям количества обнаруженных таксонов макробентоса. Не удалось обнаружить ни одной пары видов, достоверная корреляция между которыми была бы отмечена во все года наблюдений. Так, на станции 1А только для одной пары видов многощетинковых червей *Scoloplos armiger* и *Phyllodoce mucosa* в половине случаев совместной встречаемости была отмечена статистически

значимая положительная корреляция по биомассе ($r=0.73-0.75$). По численности повторяющиеся достоверные корреляции отмечены у нескольких пар таксонов в 30% случаев совместной встречаемости: *Hydrobia* sp. + *M. balthica* ($r=0.67-0.89$), *Hydrobia* sp. + *Nemertea* var. ($r=0.72-0.76$), *Nemertea* var. + *M. balthica* ($r=0.65-0.79$), *M. balthica* + *Pygospio elegans* ($r=0.64-0.66$), *P. elegans* + *Spio theeli* ($r=0.75-0.89$). На станции 1В достоверная корреляция ($r=0.71-0.97$) биомассы нитчатых водорослей и биомассы и численности *Chironomida* var. (*Chironomidae* Newman, 1834) наблюдалась во всех четырех случаях совместной встречаемости этих таксонов. Для станции 1С повторяющиеся достоверные корреляции отмечены у немногих пар таксонов. При этом можно выделить пару *Jaera* (*Jaera*) *albifrons* Leach, 1814 + *Asterias rubens* Linnaeus, 1758, достоверная корреляция которых как по численности, так и по биомассе отмечена в 2 из 2 случаев совместной встречаемости данных таксонов ($r=0.75-0.99$).

Примечательно, что на участке 2 повторяющихся корреляций между видами практически отмечено не было. Как исключение можно отметить достоверные корреляции по биомассе *Fucus vesiculosus* с представителями макрозообентоса: *Littorina saxatilis* ($r=0.68-0.95$), *L. obtusata* (Linnaeus, 1758) ($r=0.69-0.99$), *L. littorea* (Linnaeus, 1758) ($r=0.83-0.99$) и *M. edulis* ($r=0.73-0.94$).

На станции 3А повторяющиеся статистически значимые корреляции по биомассе были отмечены не более двух раз, по численности таковые отсутствовали. Можно выделить корреляции биомассы макрофитов *Z. marina* с биомассой и численностью представителей макрозообентоса: *Hydrobia* sp. ($r=0.70-0.75$), *Terebellides stroemii* Sars, 1835 ($r=0.70-0.99$) (отмеченных в 60% случаев совместной встречаемости таксонов на станции), а также биомассы нитчатых водорослей и биомассы и численности *Nemertea* var. ($r=0.87-0.99$) (отмеченных в 100% случаев совместной встречаемости таксонов на станции). На станции 3В по биомассе для двух пар видов: *Oligochaeta* var. + *Eteone flava* ($r=0.88-0.92$) и нитчатые водоросли + *T. stroemi* ($r=0.64-0.97$) во всех случаях совместной встречаемости была отмечена статистически значимая положительная корреляция. Причем пара *Oligochaeta* var. + *Eteone flava* была также

достоверно скоррелирована по численности ($r=0.68-0.84$). На станции 3С единственная достоверная корреляция, отмеченная в 100% случаях совместной встречаемости, относилась к паре таксонов *Z. marina* + Нитчатые водоросли (корреляция по биомассе $r=0.64-0.75$).

В целом, как правило, доминирующие по численности и биомассе таксоны в редких случаях коррелировали по показателям обилия с другими представителями бентоса. Так, на преобладающие по численности таксоны приходилось в разные годы и на разных горизонтах от 0 до 29% всех достоверных корреляций по численности, а на доминирующие по биомассе – от 0 до 38% всех достоверных корреляций по биомассе. Однако в нижней литорали и верхней суб-

литорали участка 1, а также в средней и нижней литорали участка 3 изменение количества достоверных корреляций как по численности, так и по биомассе, в разные годы наблюдений происходило в соответствии с изменением биомассы *Z. marina* (Рис. 13). При этом, как наиболее часто встречающиеся, можно отметить корреляции между представителями фито и зообентоса: между биомассой *Z. marina* и биомассой и численностью Chironomidae var., Oligochaeta var., *Terebellides stroemi* и *M. balthica*, только биомассой *M. edulis* и *Hydrobia* sp.; между биомассой нитчатых водорослей и биомассой и численностью Chironomidae var., Nemertea var., только биомассой *M. balthica*; между биомассами *Fucus vesiculosus* и *L. saxatilis*.

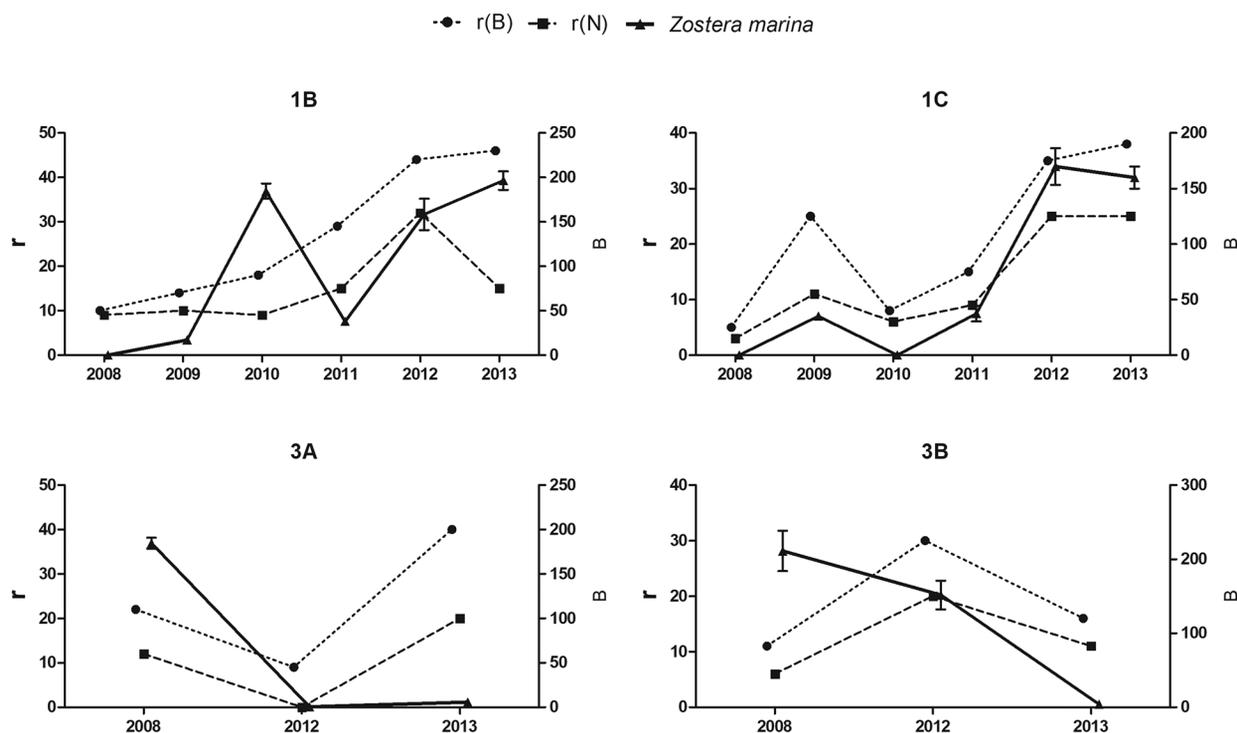


Рис. 13. Изменение биомассы *Zostera marina*, количества достоверных корреляций по биомассе ($r(B)$) и количества достоверных корреляций по численности ($r(N)$) по годам наблюдения на станциях участков 1 и 3. По оси абсцисс отложены годы наблюдений; по левой оси ординат – количество достоверных ($p<0,05$) корреляций, по правой – биомасса *Z. marina* на станции. Буквенное обозначение станций: горизонты литорали (А – СГЛ, В – НГЛ, С – ВСЛ); цифрами обозначен номер участка. В качестве планок погрешностей указаны значения 95% доверительного интервала.

Fig. 13. Biomass of *Zostera marina*, the number of significant correlations in biomass ($r(B)$) and the number of significant correlations in abundance ($r(N)$) over the years at stations at sites 1 and 3. The abscissa shows the years of observations, the left ordinate shows the number of significant ($p<0.05$) correlations, and the right one shows the biomass of *Z. marina* at the station. A – middle littoral horizon, B – lower littoral horizon, C – upper sublittoral; numbers indicate the site number. The values of the 95% confidence interval are given as error bars.

Влияние климатических и гидрологических показателей на межгодовые изменения структуры сообществ макробентоса на контрольных участках

Нами были предприняты попытки выявить климатические и гидрологические переменные, которые бы объясняли межгодовые колебания показателей обилия представителей макробентоса (процедура Best). Всего были рассмотрены 38 абиотических показателей, отражающих условия в районе исследования в год, предшествующий пробоотбору: средние, минимальные и максимальные значения температуры и солености поверхностной воды, температуры воздуха отдельно в осенний, зимний, весенний и летний периоды, а также суммы градусо-дней за год (отдельно по температурам воды и воздуха). Результаты корреляционного анализа показали, что большинство показателей сильно скоррелированы друг с другом (коэффициент корреляции Пирсона > 0.7). В итоге всего 16 абиотических характеристик было оставлено для дальнейшего рассмотрения (Табл. 2). Процедура BEST проведена как отдельно для каждого вертикального горизонта на участке, так и в целом для всего участка (в этом случае показатели обилия таксонов на станциях за каждый год наблюдения были усреднены). В результате процедуры BEST для каждой станции и для каждого участка были получены 10 сочетаний абиотических переменных, наилучшим образом объясняющих изменение структуры численности или биомассы макробентоса (Табл. 3). Нам не удалось выявить одинаковые переменные или их сочетания, которые бы объясняли межгодовые изменения показателей обилия макробентоса сразу на всех контрольных участках, несмотря на их незначительную удаленность друг от друга. В лучшем случае колебаниями значений одних и тех же факторов можно было объяснить вариацию биоты на вертикальных горизонтах в пределах отдельного участка. Однако даже в такой ситуации межгодовые смещения численности и биомассы на одной и той же станции, как правило, коррелировали с изменениями разных абиотических переменных или их сочетаниями (Табл. 3). Так, например, на участке 1 наилучшие сочетания климатических и гидрологических переменных для объяснения

динамики биомассы организмов на станциях НГЛ и ВСЛ включали средние значения температуры воды осенью и зимой, средние и максимальные величины температуры воздуха летом (Табл. 3). В свою очередь, межгодовые изменения численности представителей макробентоса на всех горизонтах этого же участка в наибольшей степени коррелировали с характеристиками средней и максимальной температуры воды весной, максимальной температуры воздуха летом и годовой суммы градусо-дней (по температуре воды, Табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Описанные исследования проведены на примере сообществ макробентоса мягких грунтов всего на трех литоральных участках в окрестностях Морской биологической станции СПбГУ. Однако биотопические характеристики анализируемых местообитаний (гидродинамические условия, соленостный режим, характеристики донных отложений), структура развитых на них бентосных сообществ оказались близки не только аналогичным показателям мягких грунтов в верхних вертикальных горизонтах губы Чупа (расположенной в непосредственной близости к району исследований), но и в других районах Белого моря (Бабков и Голиков [Babkov and Golikov] 1984; Бурковский [Burkovsky] 1992; Голиков и др. [Golikov et al.] 1985; Berger et al. 2001; Бергер [Berger] 1995; Бурковский и др. [Burkovsky et al.] 1997; Naumov 2013; Varfolomeeva and Naumov 2013). Более того, похожие по структуре и доминирующим видам сообщества описаны в Баренцевом, Северном и Ваттовом морях (Beukema 1976, 1989; Beukema et al. 1993; Зенкевич [Zenkevich] 1963; Kulakov et al. 2004; Sakshaug et al. 2009). Соответственно, отмеченные в работе особенности пространственно-временной организации сообществ мягких грунтов в районе Керетского архипелага могут иметь более широкое географическое распространение.

Различия доминирующих по биомассе таксонов в выявленных сообществах в значительной степени совпадали с расхождениями характеристик изучаемых биотопов. Последнее весьма характерно для беломорского литорального бентоса и указано во многих работах (Бабков и Голиков [Babkov and Golikov] 1984; Азовский

Таблица 2. Абиотические переменные, учитываемые при проведении процедуры BEST, и значения, которые они принимали в исследуемой акватории в различные года наблюдений.

Table 2. Abiotic factors used in the BEST procedure and the values they took in the study area during years of observation.

Показатели/ Factor		Год/Year													Скоррелированные (r>0.7) показатели/ Correlated (r>0.7) factors	
		1983	1991	1992	1998	1999	2001	2003	2006	2008	2009	2010	2011	2012		2013
Температура воды, °C	средняя осенняя average autumn	4.36	6.81	4.23	5.38	6.37	7.20	5.21	6.19	6.91	5.74	5.18	6.23	8.75	7.38	Темп. воды осенняя (макс.) Water temp. autumn (max.)
	средняя зимняя average winter	-0.20	-1.40	-0.10	-1.10	-1.10	1.00	-1.00	0.95	0.73	0.14	-0.11	-1.16	-1.20	-0.86	Темп. воды зимняя (мин., макс.), темп. воздуха осенняя (мин.) Water temp. winter (min., max.), air temp. autumn (min.)
	средняя весенняя average spring	1.15	0.90	7.00	-0.65	0.23	0.85	2.34	2.68	2.80	2.37	3.39	1.99	1.69	3.31	Темп. воды весенняя (мин.) Water temp. spring (min.)
	средняя летняя average summer	12.9	12.5	10.0	12.0	12.1	11.8	14.1	12.1	11.8	11.8	12.0	14.4	13.4	15.5	Темп. воды летняя (макс.) Water temp. summer (max.)
	мин. осенняя min autumn	1.50	1.50	2.60	-0.90	1.30	3.00	0.50	3.50	3.61	2.14	1.04	1.49	3.21	3.04	Темп. воздуха осенняя (средн.), темп. воздуха зимняя (средн., мин., макс.) Air temp. autumn (average), air temp. winter (average, min., max.)
	мин. летняя min. summer	10.40	8.00	7.20	5.20	5.40	8.50	6.50	8.30	8.33	4.86	7.06	9.88	10.65	12.11	
	макс. весенняя max. spring	5.20	5.10	7.00	-0.50	1.60	2.50	5.00	6.30	7.00	8.23	7.95	6.18	7.61	8.09	Темп. воздуха весенняя (макс.) Air temp. spring (max.)
Соленость, ‰	средняя осенняя average autumn	25.3	25.2	26.1	25.9	24.0	25.4	23.4	24.6	24.8	24.8	25.5	25.9	26.0	24.7	Соленость осенняя (мин., макс.), темп. воздуха осенняя (макс.) Salinity autumn (min., max.), air temp. autumn (max.)
	средняя весенняя average spring	14.5	21.6	20.1	13.6	13.2	16.6	20.1	21.6	19.9	13.9	17.8	25.4	24.9	17.2	Соленость весенняя (мин., макс.) Salinity spring (min., max.)
	средняя летняя average summer	20.2	22.4	24.0	24.3	22.9	23.1	23.8	24.8	22.4	23.3	23.1	25.5	23.1	23.5	Соленость летняя (мин., макс.) Salinity summer (min., max.)
Температура воздуха, °C	средняя летняя average summer	12.1	10.8	11.4	12.4	12.9	13.4	13.2	13.6	12.0	12.8	13.0	14.2	12.4	14.7	Соленость зимняя (средн., мин., макс.) Salinity winter (average, min., max.)
	средняя весенняя average spring	-0.43	-2.13	-0.13	-3.30	-1.83	-2.23	1.40	-0.90	-1.40	-0.57	0.17	1.23	0.30	-2.02	Темп. воздуха весенняя (мин.) Air temp. spring (min.)
	мин. летняя min. summer	-7.10	-10.00	-5.00	-9.70	-7.00	-11.00	-3.00	-9.60	-7.00	-6.90	-8.70	-5.10	-4.90	-12.59	
	макс летняя max. summer	15.3	10.8	12.0	16.3	14.7	15.6	17.1	14.1	13.9	13.9	16.4	16.3	14.1	15.5	
Сумма градусодней темп. воды, °C Sum of degree days for water temperature, °C		1273	1341	1632	1064	1242	1545	1461	1631	1669	1473	1504	1526	1657	1846	
Сумма градусодней темп. воздуха, °C Sum of degree days for air temperature, °C		-55.3	-525	-56.0	-746	-594	171	-318	182	252	156	-152	-179	222	-36.2	

и др. [Azovsky et al.] 2000). Соответственно вполне логичным представляются плотные поселения на песчаном пляже (бухта Ключиха) пескожилов *A. marina*, которые, как известно, предпочитают селиться на самых чистых, промытых песках (Азовский и др. [Azovsky et al.] 2000) и избегают участков с мелкодисперсными осадками (где средний размер частиц менее 0.08 мм) (Longbottom 1970). Двустворчатые моллюски *Mya arenaria* доминировали по биомассе в биотопе (губа Лебяжья), где мелкозернистая фракция в грунте (частицы размером менее 0.25 мм) составляла около 50%, а доля алевритов и пелитов – менее 30%. Известно, что *M. arenaria* чувствительна к степени заиленности грунта и обычно поселяется на участках, где содержание илистых фракций менее 50% (Abraham and Dillon 1986). На участке, где мелкозернистая фракция в донных отложениях превышала 90% (участок 3), в макрозообентосе (по крайней мере, большую часть рассматриваемого промежутка времени) преобладал по биомассе другой представитель *Bivalvia Linnaeus, 1758* – *M. balthica*.

В течение периода наблюдений отмечены значительные межгодовые смещения в структуре макробентоса на всех участках, в отдельных случаях – вплоть до смены доминирующих по биомассе и численности видов. Существенные перестройки в структуре макробентоса, очевидно, являются нормой в организации сообществ осушной зоны Белого моря (Бабков и Голиков [Babkov and Golikov] 1984). В качестве причин нестабильности структуры донных сообществ в основном называют биотические взаимодействия (как внутривидовые, так и межвидовые), нехватку пищевых ресурсов, изменения состава грунта, смещения в солевом и температурном режимах акваторий, влияние паразитов или случайные события (Gerasimova and Maximovich 2013; Granovitch and Maximovich 2013; Khaitov 2013; Khalaman 2013; Kozminsky 2013; Marfenin et al. 2013; Skazina et al. 2013; Sukhotin and Berger 2013; Yakovis et al. 2013). Известны примеры, когда, несмотря даже на выявленную стабильность структуры (в относительных показателях) беломорских донных сообществ и постоянство их видового состава, наблюдались значительные межгодовые изменения показателей обилия и пространственного распределения отдельных

видов (Бурковский [Burkovsky] 1992, Naumov 2013; Varfolomeeva and Naumov 2013). Близкая ситуация оказалась характерна для изучаемого нами сообщества на илисто-песчаном пляже в практически замкнутой акватории губы Лебяжья (участок 2). Здесь большую часть периода наблюдений по биомассе преобладали крупные двустворчатые моллюски *M. arenaria* (до 97% от суммарной биомассы сообщества в отдельные годы), в относительных показателях межгодовые изменения в структуре макробентоса были выражены сравнительно слабо, однако в абсолютных значениях показатели обилия донной биоты варьировали в широких пределах, вплоть до порядковых различий. Значительные колебания показателей обилия массовых форм были характерны практически для всех рассмотренных участков. Изменения в суммарных показателях обилия изученных донных сообществ оказались в основном обусловлены межгодовыми флуктуациями численности и (или) биомассы доминирующих на участках таксонов: моллюсков *M. arenaria*, *Hydrobia* sp., *M. balthica*, морских трав *Z. marina*.

Следует отметить, что эти изменения происходили на фоне относительно стабильных климатических, гидрологических и эдафических показателей анализируемых местообитаний. В результате проведенного анализа не удалось обнаружить одинаковые климатические и гидрологические показатели или сочетания последних, которые бы объясняли межгодовые изменения показателей обилия макробентоса сразу на всех контрольных участках, несмотря на их незначительную удаленность друг от друга. В лучшем случае колебаниями значений одних и тех же факторов можно было объяснить вариацию структуры биоты на вертикальных горизонтах в пределах отдельного участка. Однако даже в такой ситуации межгодовые смещения численности и биомассы на одной и той же станции, как правило, коррелировали с изменениями разных абиотических переменных или их сочетаниями. К тому же было показано, что большинство таксонов не демонстрировали согласованность межгодовых изменений показателей обилия даже на станциях одного участка. Всего для 3-х видов (*Hydrobia* sp., *M. balthica* и *M. edulis*) обнаружена некоторая согласованность колебаний по годам

численности и биомассы на разных участках. Данное обстоятельство также говорит о том, что маловероятно наличие единой глобальной причины, приводящей к изменению структуры литоральных сообществ, даже расположенных сравнительно недалеко друг от друга.

Возможно, флуктуации в структуре донных сообществ могли быть в большей мере обусловлены естественными трендами в структуре поселений доминирующих таксонов. Примером могут служить ситуации, связанные с появлением-исчезновением в анализируемых местообитаниях морских трав *Z. marina*, что наблюдалось в условиях открытого прибойного песчаного пляжа в бухте Ключиха (участок 1) и илисто-песчаного биотопа в полузамкнутой акватории пр. Сухая Салма (участок 3). Согласно литературным данным, сильные колебания биомассы *Z. marina* на литорали – обычное явление, возможно, во многом аналогичное естественным трендам в динамике поселений представителей зообентоса (Наумов [Naumov] 2007; Vorum et al. 1984; Middelboe et al. 2003). В частности А.Д. Наумов [Naumov] (2007) отмечал 5-летние тренды колебания биомассы *Z. marina* и связывал их с температурными условиями 3-летней давности. Описанный в его работе последний пик биомассы морских трав наблюдался в 2001–2003 гг. В наших исследованиях на участке 3 наиболее массовое развитие зарослей морских трав пришлось на 2008 г., что неплохо согласуется с гипотезой о пятилетних циклах, однако в 2012–2013 гг. запасы зостеры на участке сильно сократились. Напротив, в эти же годы отмечено максимальное развитие зарослей зостеры в песчаном биотопе участка 1 (бухта Ключиха), а до 2009 г. взморник морской не играл значимой роли в донных сообществах этого местообитания.

Самые длительные наблюдения на контрольных участках были связаны с изучением динамики структуры поселений массовых видов двустворчатых моллюсков *M. arenaria* и *M. balthica* (Максимович и др. [Maximovich et al.] 1991; Максимович и Герасимова [Maximovich and Guerassimova] 2004; Герасимова и Максимович [Gerasimova and Maximovich] 2009; Герасимова и др. [Gerasimova et al.] 2017; Maximovich and Guerassimova 2003; Gerasimova and Maximovich 2013). В результате этих исследований также

было показано, что многолетняя стабильность не являлась характерной чертой поселений данных видов, и колебания в их структуре наблюдали даже в относительно неизменных условиях окружающей среды. На основе длительного ряда наблюдений были высказаны предположения, что основные причины отсутствия стабильности структуры поселений моллюсков связаны с межгодовыми вариациями объемов пополнения. Такая ситуация типична для многих видов *Bivalvia*, в том числе и для обитателей литорали (Шкляревич и Щербаклова [Shklyarevich and Shcherbakova] 2004; Beukema et al. 1998; Beukema et al. 2001; Flach 2003; Strasser et al. 2003; Bowen and Hunt 2009). В условиях Белого моря колебания уровня ежегодного пополнения поселений моллюсков оказались определены, с одной стороны, напряженностью внутривидовых отношений моллюсков, с другой (в не меньшей степени) – особенностями выживания молоди в первую зиму (Gerasimova and Maximovich 2013). Для инфаунных литоральных моллюсков Белого моря весьма негативное влияние на выживание молоди, населяющей верхние слои грунта, может оказывать зимний ледяной покров, о чем неоднократно писали в литературе (Kühl 1951; Strasser and Günther 2001; Bowen and Hunt 2009). К сожалению, мы не располагали информацией о степени развития ледяного покрова на контрольных участках в период исследования и не могли сопоставить эти данные с межгодовыми изменениями в структуре бентоса и поселений массовых видов.

В организации пространственно-временной гетерогенности сообществ, помимо влияния абиотических факторов, прослеживаются и эффекты межвидовых отношений. Интересно рассмотреть практически последовательную смену доминирующих по биомассе среди макрозообентоса двустворчатых моллюсков *M. balthica* и *M. arenaria* в илисто-песчаном биотопе в проливе Сухая Салма (участок 3). Возможно, что здесь проявились отмеченные в литературе (Rasmussen 1973) конкурентные отношения между *M. balthica* и *M. arenaria*, при которых даже минимальные и временные преимущества одного из видов в адаптациях к абиотической среде оказывались решающими в направлении сукцессии сообщества. Известно, что степень перекрытия пищевых спектров

у пары мия–макома в условиях беломорской литорали достаточно высока (0.93) (Бурковский [Burkovsky] 1992). Многолетние наблюдения за поселениями этих моллюсков в акваториях Керетского архипелага показали, что *M. arenaria* и *M. balthica* не формируют плотные поселения при совместном проживании.

Примерами возможных негативных межвидовых отношений также может служить отсутствие плотных поселений *M. arenaria* в местообитаниях с развитыми зарослями *Z. marina* и массовыми скоплениями *Arenicola marina*, единичная представленность *Alitta virens* в биотопах с плотными поселениями *A. marina*. В случае развития относительно плотных поселений *A. virens* наблюдалось снижение видовой разнообразия или (и) показателей обилия других представителей многощетинковых червей. Изменение структуры сообществ макробентоса под влиянием хищных многощетинковых червей, в частности *A. virens*, неоднократно описано в литературе (Commito 1982; Ambrose 1984; Tita et al. 2000; Khalaman 2013; Jumars et al. 2015), однако авторы не исключают и иные обстоятельства (периодическое опреснение отдельных участков литорали (Zipperle and Reise 2005), выедание бентоса рыбами (Воробьев [Vorobyov] 1949) и др.).

В пределах отдельных участков, как правило, не удалось обнаружить явной выраженной сопряженности в распределении отдельных таксонов и, прежде всего, доминирующих по биомассе или численности таксонов с другими представителями макробентоса. В основном, продемонстрированные примеры сходства в распределении таксонов можно вполне отнести к случайным эффектам. Такая ситуация могла быть связана и с недостатками примененной схемы пробоотбора, поскольку известно, что биотические взаимодействия преимущественно проявляются в малом масштабе. Известно мнение, что плотность поселений литорального бентоса в таких биотопах слабо регулируется отношениями между составляющими видами, а, скорее, определена действием внешних факторов, таких как абиотические условия, хищничество (Бурковский [Burkovsky] 1992). Считается, что независимость распределения в целом характерна для представителей детритоядного макробентоса. Наиболее распространенное

объяснение такой ситуации – на мягких грунтах меньше выражена конкуренция за пищу и пространство (Constable 1999). В биотопах, где доминировали по биомассе представители зообентоса, а сопряженность в распределении таксонов практически не удалось обнаружить, межгодовые изменения в структуре сообществ лишь следовали изменениям обилия преобладающих таксонов (в основном *M. balthica*, *M. arenaria*, *A. marina*, *A. virens*) и практически не затрагивали второстепенные формы. Однако совсем иная ситуация наблюдалась в сообществах, где межгодовые изменения в структуре макробентоса (в том числе и смена доминирующих по биомассе видов) были связаны с флуктуациями обилия морских трав *Z. marina*, что в принципе не удивительно, поскольку эдификационный эффект этих форм хорошо известен и описан в литературе. В данном случае отмечены изменения в видовой разнообразии макробентоса и в количественных показателях второстепенных таксонов. Характерно, что в процессе исследования неоднократно была выявлена сопряженность в распределении *Z. marina* и отдельных представителей макрозообентоса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенные исследования показали, что структура макробентоса мягких грунтов в осушной зоне и верхней сублиторали в районе Керетского архипелага отличалась пространственно-временной гетерогенностью, в которой можно видеть отражение биотической неоднородности местообитаний, особенностей межвидовых отношений и динамики структуры поселений доминирующих видов. На фоне относительно стабильных климатических, гидрологических и эдафических условий значимые изменения в структуре беломорских литоральных донных сообществ мягких грунтов в основном были определены изменениями структуры поселений доминирующих таксонов. Как правило, выявленные примеры сопряженности в распределении таксонов в пределах отдельных биотопов можно вполне отнести к случайным эффектам. В условия слабых межвидовых связей флуктуации обилия преобладающих форм (вплоть до смены доминирующих

таксонов) приводили лишь к колебаниям суммарных величин численности и биомассы макробентоса, не вызывая серьезных перестроек в структуре сообществ. Напротив, в случае если изменения в бентосе были связаны с динамикой обилия форм, отличающихся эдификационными свойствами (например *Z. marina*), то наблюдались серьезные перестройки в структуре сообществ, сопровождающиеся изменениями в видовом разнообразии и показателях обилия второстепенных форм.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-00204, <https://rscf.ru/project/23-24-00204/>

ЛИТЕРАТУРА

- Abraham B.J. and Dillon P.L. 1986.** Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Mid-Atlantic): Softshell clam. U. S. Fish Wildlife Service Biological Report **82** (11.68). U. S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4, Washington, D.C.). 18 p.
- Ambrose W. 1984.** Role of predatory infauna in structuring marine soft-bottom communities. *Marine Ecology Progress Series*, **17**(2): 109–15. <https://doi.org/10.3354/meps017109>
- Azovsky A.I., Chertoprod M.V., Kucheruk N.V., Rybnikov P.V. and Sapozhnikov F.V. 2000.** Fractal properties of spatial distribution of intertidal benthic communities. *Marine Biology*, **136**(3): 581–90. <https://doi.org/10.1007/s002270050718>
- Babkov A.I. and Golikov A.N. 1984.** Hydrobiocomplexes of the White Sea. Publishing house of Zoological Institute, Leningrad, 104 p. [In Russian].
- Beklemishev K.V., Valovaya N.A., Ivanova V.L., Mayer E.M., Pantyulin A.N., Semenova N.L. and Sergeeva O.M. 1975.** New understanding about the oceanological and biological structure of the White Sea. *Doklady AN SSSR*, **224**(1): 209–211. [In Russian].
- Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V. and Savinova T. 2001.** White Sea. Ecology and Environment. Derzavets Publisher, Saint Petersburg, Tromso, 157 p.
- Berger V.J. 1995.** White Sea. Biological resources and problems of their rational exploitations. Part 1. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **42**(50): 1–250. [In Russian].
- Beukema J.J. 1976.** Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, **10**(2): 236–261. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(76\)90017-X](https://doi.org/10.1016/0077-7579(76)90017-X)
- Beukema J.J. 1989.** Long-term changes in macrozoobenthic abundance on the tidal flats of the western part of the Dutch Wadden Sea. *Helgoland Marine Research*, **43**(3): 405–415. <https://doi.org/10.1007/BF02365900>
- Beukema J.J., Dekker R., Essink K. and Michaelis H. 2001.** Synchronized reproductive success in the main bivalve species in the Wadden Sea: causes and consequences. *Marine Ecology Progress Series*, **211**: 143–155. <https://doi.org/10.3354/meps211143>
- Beukema J.J., Essink K., Michaelis H. and Zwartz L. 1993.** 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*, **31**(4): 319–330. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(93\)90051-S](https://doi.org/10.1016/0077-7579(93)90051-S)
- Beukema J.J., Honkoop P.J.C. and Dekker R. 1998.** Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation. *Hydrobiologia*, **375/376**: 23–34. <https://doi.org/10.1023/A:1017025526098>
- Borum J., Kaas H. and Wium-Andersen S. 1984.** Biomass variation and autotrophic production of an epiphyte-macrophyte community in a coastal Danish area: II. Epiphyte species composition, biomass and production. *Ophelia* **23**(2): 165–179. <https://doi.org/10.1080/00785326.1984.10426612>
- Bowen J. and Hunt H. 2009.** Settlement and recruitment patterns of the soft-shell clam, *Mya arenaria*, on the northern shore of the Bay of Fundy, Canada. *Estuaries and Coasts*, **32**(4): 758–772. <https://doi.org/10.1007/s12237-009-9151-2>
- Burkovsky I.V. 1992.** Structural and functional organization and sustainability of marine bottom communities. Publishing House of Moscow State University, Moscow, 208 p. [In Russian].
- Burkovskiy I.V. 2006.** Marine biogeocoenology. Organization of associations and ecosystems. KMK, Moscow, 285 p. [In Russian].
- Burkovsky I.V., Stolyarov A.P. and Kolobov M.Y. 1997.** Spatial heterogeneity of macrobenthos structure in the sandy-silt littoral of the White Sea. *Uspekhi sovremennoy biologii*, **117**(4): 466–479. [In Russian].
- Commito J.A. 1982.** Effects of *Lunatia heros* predation on the population dynamics of *Mya arenaria* and *Macoma balthica* in Maine, USA. *Marine Biology*, **69**(2): 187–193. <https://doi.org/10.1007/BF00396898>
- Constable A.J. 1999.** Ecology of benthic macro-invertebrates in soft-sediment environments: A review of progress towards quantitative models and predictions. *Australian Journal of Ecology*, **24**(4): 452–476. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.1999.00977.x>
- Flach E.C. 2003.** The separate and combined effects of epibenthic predation and presence of macro-infauna

- on the recruitment success of bivalves in shallow soft-bottom areas on the Swedish west coast. *Journal of Sea Research*, **49**(1): 59–67. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00199-5](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00199-5)
- French K., Robertson S. and O'Donnell M.A. 2004.** Differences in invertebrate infaunal assemblages of constructed and natural tidal flats in New South Wales, Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **61**(1): 173–183. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.04.013>
- Gerasimova A.V. and Maximovich N.V. 2009.** About the bed organization patterns of the White Sea bivalve common species. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya*, **3**: 82–97. [In Russian].
- Gerasimova A. and Maximovich N. 2013.** Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability. *Hydrobiologia*, **706**(1): 119–137. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1415-3>
- Gerasimova A.V., Grigorieva A.S. and Maximovich N.V. 2018.** Mechanisms of the organization of beds of *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767) in the White Sea: long-term rotation or imaginary stationarity. Proceedings of the XX scientific seminar “Readings in memory of K.M. Deryugin”, 01 December 2017. Saint Petersburg State University, Saint Petersburg: 35–57. [In Russian].
- Golikov A.N., Scarlato O.A., Galtsova V.V. and Menshutkina T.V. 1985.** Ecosystems of the Chupa Inlet of the White Sea and their seasonal dynamics. Biocenoses of the White Sea Chupa Inlet and their seasonal dynamics. *Exploration of fauna of the seas*, **31**(39): 5–83. [In Russian].
- Granovitch A.I. and Maximovich A.N. 2013.** Long-term population dynamics of *Littorina obtusata*: the spatial structure and impact of trematodes. *Hydrobiologia*, **706**(1): 91–101. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1411-7>
- Guryanova E.F. 1948.** The White Sea and Its Fauna. Gosizdat, Petrozavodsk, 32 p. [In Russian].
- Hammer Ø., Harper D.A.T. and Ryan P.D. 2001.** Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**: 1–9.
- Ingólfsson A. 1999.** The macrofauna of the tidal flats at Blikastaðir, southwestern Iceland, during a 27-year period. *Rit Fiskideildar*, **16**: 141–154.
- Jumars P.A., Dorgan K.M., and Lindsay S.M. 2015.** Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. *Annual Review of Marine Science*, **7**: 497–520. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-020007>
- Khaitov V. 2013.** Life in an unstable house: community dynamics in changing mussel beds. *Hydrobiologia*, **706**(1): 139–158. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1283-x>
- Khalaman V.V. 2013.** Regular and irregular events in fouling communities in the White Sea. *Hydrobiologia*, **706**(1): 205–219. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1432-2>
- Kozminsky E.V. 2013.** Effects of environmental and biotic factors on the fluctuations of abundance of *Littorina obtusata* (Gastropoda: Littorinidae). *Hydrobiologia*, **706**(1): 81–90. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1418-0>
- Kulakov M.Y., Pogrebov V.B., Timofeyev S.F., Chernova N.V. and Kiyko O.A. 2004.** Ecosystem of the Barents and Kara Seas coastal segment. In: A.R. Robinson and K.H. Brink (Eds). The Global Coastal Ocean. *Interdisciplinary Regional Studies and Syntheses*, **14**. The Sea: Ideas and Observations on Progress in the Study of the Seas. Harvard University Press, Massachusetts: 1139–1176.
- Kühl H. 1951.** Über die siedlungsweise von *Mya arenaria*. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, **25**: 358–391.
- Longbottom M.R. 1970.** The distribution of *Arenicola marina* (L.) with particular reference to the effects of particle size and organic matter of the sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **5**(2): 138–157. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(70\)90013-4](https://doi.org/10.1016/0022-0981(70)90013-4)
- Marfenin N.N., Bolshakov F. and Mardashova M. 2013.** Fluctuations in settlement and survival of a barnacle *Semibalanus balanoides* in the White Sea intertidal. *Hydrobiologia*, **706**(1): 51–68. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1377-5>
- Maximovich N.V. 1989.** Dynamics of production traits in littoral bed of *Mya arenaria* L. (The Chupa Inlet, The White Sea). *Vestnik Leningradskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya*, **1**: 19–24. [In Russian].
- Maximovich N.V. and Gerasimova A.V. 2003.** Life History characteristics of the clam *Mya arenaria* in the White Sea. *Helgoland Marine Research*, **57**: 91–99. <https://doi.org/10.1007/s10152-003-0137-3>
- Maximovich N.V. and Gerasimova A.V. 2004.** Long-term monitoring bivalve (Mollusca, Bivalvia) intertidal beds in the Chupa Inlet (White Sea). Marine and freshwater biological systems North Karelia. *Proceedings of the Biological Institute of Saint Petersburg State University*, **51**: 94–120. [In Russian].
- Maximovich N.V., Gerasimova A.V. and Kunina T.A. 1991.** Dynamics of structural characteristics in littoral beds of *Macoma balthica* L. in the Chupa Inlet (the White Sea). *Vestnik Leningradskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya*, **2**(10): 23–31. [In Russian].
- Middelboe A.L., Sand-Jensen K. and Krause-Jensen D. 2003.** Spatial and interannual variations with depth in eelgrass populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **291**(1): 1–15. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(03\)00098-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(03)00098-4)
- Naumov A.D. 2007.** Long-term studies of the littoral benthos of the White Sea in the Chupa Bay (Kandalaksha Bay): seasonal and long-term dynamics of the biomass

- of the eelgrass *Zostera marina*. In: Comprehensive studies of the processes, characteristics and resources of the Russian seas of the North European basin (project of the subprogram “Research on the nature of the World Ocean” of the federal target program “World Ocean”). Publishing House of the Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Apatity: 493–502.
- Naumov A.D. 2013.** Long-term fluctuations of soft-bottom intertidal community structure affected by ice cover at two small sea bights in the Chupa Inlet (Kandalaksha Bay) of the White Sea. *Hydrobiologia*, **706**(1): 159–173. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1339-y>
- Naumov A.D. and Fedyakov V.V. 1993.** Ever-living the White Sea. Sankt-Peterburgskiy gorodskoy dvorets tvorchestva yunikh, Saint Petersburg, 338 p. [In Russian].
- Rasmussen E. 1973.** Systematics and ecology of the Ice-Fjord Marine Fauna (Denmark). *Ophelia*, **11**: 1–507. <https://doi.org/10.1080/00785326.1973.10430115>
- Sakshaug E., Johnsen G.H. and Kovacs K.M. (Eds). 2009.** Ecosystem Barents Sea. Tapir Academic Press, Trondheim, Norway, 586 p.
- Shklyarevich G.A. and Shcherbakova I.B. 2004.** Some aspects of ecology and biology of the bivalve mollusk *Mya arenaria* in the littoral of the Porya Bay of the Kandalaksha Bay of the White Sea. Materials of the VI-VII international seminars “Rational use of the coastal zone of the northern seas”, Kandalaksha. Rossiyskiy gosudarstvenniy gidrometeorologicheskiy universitet, Saint Petersburg: 141–142. [In Russian].
- Skazina M., Sofronova E. and Khaitov V. 2013.** Paving the way for the new generations: *Astarte borealis* population dynamics in the White Sea. *Hydrobiologia*, **706**(1): 35–49. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1271-1>
- Solyanko K., Spiridonov V. and Naumov A. 2011.** Biomass, commonly occurring and dominant species of macrobenthos in Onega Bay (White Sea, Russia): data from three different decades. *Marine Ecology*, **32**(1): 36–48. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00438.x>
- Strasser M., Dekker R., Essink K., Günther C-P., Jaklin S., Kroncke I., Madsen P.B., Michaelis H. and Vedel G. 2003.** How predictable is high bivalve recruitment in the Wadden Sea after a severe winter? *Journal of Sea Research*, **49**(1): 47–57. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00198-3](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00198-3)
- Strasser M. and Günther C-P. 2001.** Larval supply of predator and prey: temporal mismatch between crabs and bivalves after a severe winter in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research*, **46**(1): 57–67. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(01\)00063-6](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(01)00063-6)
- Sukhotin A. and Berger V. 2013.** Long-term monitoring studies as a powerful tool in marine ecosystem research. *Hydrobiologia*, **706**(1): 1–9. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1456-2>
- Tita G., Desrosiers G., Vincx M. and Nozais C. 2000.** Predation and sediment disturbance effects of the intertidal polychaete *Nereis virens* (Sars) on associated meiofaunal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **243**(2): 261–282. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00116-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00116-1)
- Underwood A.J., Chapman M.G. and Connell S.D. 2000.** Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **250**(1): 97–115. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00181-7](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00181-7)
- Varfolomeeva M. and Naumov A. 2013.** 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*, **706**(1): 175–189. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1341-4>
- Vorobyov V.P. 1949.** Benthos of the Sea of Azov. Proceedings of AzCherNIRO, **13**: 1–195. [In Russian].
- Yakovis E.L., Artemieva A.V., Fokin M.V., Varfolomeeva M.A. and Shunatova N.N. 2013.** Synchronous annual recruitment variation in barnacles and ascidians in the White Sea shallow subtidal 1999–2010. *Hydrobiologia*, **706**(1): 69–79. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1340-5>
- Zenkevich L.A. 1963.** Biology of the Seas of the USSR. George Allen and Unwin, London, 955 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.6447>
- Zipperle A. and Reise K. 2005.** Freshwater springs on intertidal sand flats cause a switch in dominance among polychaete worms. *Journal of Sea Research*, **54**(2): 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2005.01.003>