

Н. А. Филиппова, Н. В. Максимович, А. В. Герасимова

К ПРАКТИКЕ АНАЛИЗА НЕОДНОРОДНОСТИ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА МЯГКИХ ГРУНТОВ ЛИТОРАЛИ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)*

В 2008 г. по гидробиологическим разрезам на трех участках осушной зоны Керетского архипелага Белого моря описана структура сообществ макробентоса. Показано, что по принципу доминирования изученные участки следует отнести к типичным для исследованной акватории биотопам разных биоценозов: *Macoma balthica* + *Arenicola marina*, *Mytilus edulis* + *Mya arenaria* и *Zostera marina*. Основная идея работы состоит в определении единого для всех станций объема выборки, при котором достигается этот же результат картирования, но с использованием разных показателей при классификации таксономических описаний макробентоса на станциях. Проведены повторные серии классификаций описаний, составленных для каждой станции с перебором всех вариаций объема (1–10 проб) и состава выборок. Определено, что для однозначного обнаружения исходного вывода о биотопическом разнообразии изученных участков при разных подходах требуются разные объемы выборок: принцип доминирования — 3 пробы, классификация по составу и биомассе — соответственно 5 и 4 пробы. При классификации станций наиболее адекватный показатель для выделения биоценозов — стандартизированные величины биомассы таксонов. Библиогр. 34 назв. Ил. 3. Табл. 2.

Ключевые слова: Белое море, литораль, макробентос, сообщества, методы гидробиологических исследований.

N. A. Filippova, N. V. Maximovich, A. V. Guerasimova

ON THE PRACTICE OF HETEROGENEITY ANALYSIS OF MACROBENTHIC SOFT BOTTOM COMMUNITIES (KANDALAKSHA BAY, WHITE SEA)

St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russian Federation;
naticaf@gmail.com, nicmax1950@mail.ru, agerasimova64@mail.ru

In 2008 the structure of macrobenthic communities was described at three sites of the White Sea Keret' archipelago littoral zone. According to the principle of dominance, it is shown that studied sites should be acknowledged as the typical habitats in the White Sea littoral zone for different biocenoses: *Macoma balthica* + *Arenicola marina*, *Mytilus edulis* + *Mya arenaria* and *Zostera marina*. The main goal of this work is to estimate a uniform number of replicates for all stations sufficient for achieving the same result of biocenosis differentiation, but using various characteristics for classification of macrobenthos descriptions at stations. The repeated procedures of macrobenthos descriptions comparison based on different numbers of samples (1–10) were performed. It was shown that we can talk about the difference in required number of replicates for different approaches for description of macrobenthic communities. When community descriptions are based only on dominant taxa 3 replicates is quite sufficient. When using classification procedure if the station characteristics represent data on species composition we need 5 and more samples, species biomass — 4 and more samples. The most adequate characteristic of macrobenthos for the classification are standardized biomass values of taxa. Refs 34. Figs 3. Tables 2.

Keywords: White Sea, littoral, macrobenthos, community, hydrobiological research methods.

Картирование биотопов с выделением характерных сообществ (биоценозов) можно отнести к типичным задачам гидробиологического мониторинга. Очевидно, что методическая состоятельность мониторинга сообществ макробентоса

Н. А. Филиппова (naticaf@gmail.com), Н. В. Максимович (nicmax1950@mail.ru), А. В. Герасимова (agerasimova64@mail.ru): Санкт-Петербургский государственный университет; Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9.

*Работа выполнена при поддержке СПбГУ (грант № 1.38.253.2014).

прямо связана с достижением объективности выборочных оценок показателей состава и обилия гидробионтов. Есть методические рекомендации [1], основываясь на которых можно оптимизировать режим пробоотбора, ориентируясь на необходимую точность учета видовых группировок в локальных местообитаниях. Однако такой подход не применим для оценки степени объективности в выделении многовидовых совокупностей, и типичная рекомендация в таких случаях сводится к оценке объема выборки исходя из особенностей биотопа и распределения фонообразующих видов и задач исследования [2–5].

С другой стороны, важность решения этой проблемы для практики мониторинга привела к разработке ряда частных рекомендаций, основанных на свойствах исследуемых биосистем. Так, например, для мониторинга бентоса водохранилищ А. И. Баканов [6] предложил номограммы с превентивной оценкой объема проб, а В. Н. Максимов и Н. А. Кузнецова [7] предлагают решать проблему адекватности результатов сравнения сообществ на основе перехода к сравнению отдельных проб. Для формирования суждения о степени гетерогенности сообществ Белого моря нами ранее [8] была предложена оценка надежности (как полной повторяемости) результатов картирования биотопов по выборочным характеристикам состава организмов. Было показано, что при классификации биотопов по видовому составу макробентоса даже пятикратная повторность пробоотбора на станциях не гарантирует абсолютной повторяемости итоговых представлений о степени гетерогенности сообществ макробентоса осушной зоны. Как главные причины такого результата были выделены: агрегированный характер распределения организмов макробоентоса в местообитаниях (недостаточный объем выборок) и участие разных исследователей в сборе и обработке результатов полевых наблюдений в различные годы. Отсюда возникла идея данной работы — оценить вариацию результатов картирования биотопов по показателям состава и обилия организмов макробентоса при регулируемом режиме пробоотбора.

Материалы и методы

В основу работы легли наблюдения за структурой макробентоса на трех контрольных участках осушной зоны в акваториях Керетского архипелага Белого моря. Участки (1 — б. Ключиха, 2 — б. Лебяжья и 3 — пр. Сухая Салма) относительно мало удалены друг от друга (рис. 1), имеют примерно одинаковый уклон дна (5–6 градусов), но заметно различаются между собой по прибойности, термогалинному режиму и характеру грунта. Состав грунта определен с помощью системы почвенных сит.

Участок 1 (см. рис. 1) расположен в открытой прибойной зоне и представляет собой песчаный пляж длиной около 60 м, который занимает средний и нижний горизонты литорали и заходит в сублитораль на глубину 0,5 м. С обеих сторон он ограничен каменистыми грядами, которые смыкаются в зоне верхнего горизонта осушной зоны. Тип осадка — мелкий песок, на 90% состоящий из фракций 0,5–0,1 мм.

Участок 2 расположен в замкнутой акватории ковшового типа, отделенной от открытого моря системой узких проливов. Наибольшая глубина бухты — 10 м. Участок занимает примерно 80 м отрезка глинисто-песчаной литорали. Грунт на 53% состоит из фракций меньше 0,25 мм (30% из них меньше 0,1 мм) и на 20% из гравия.

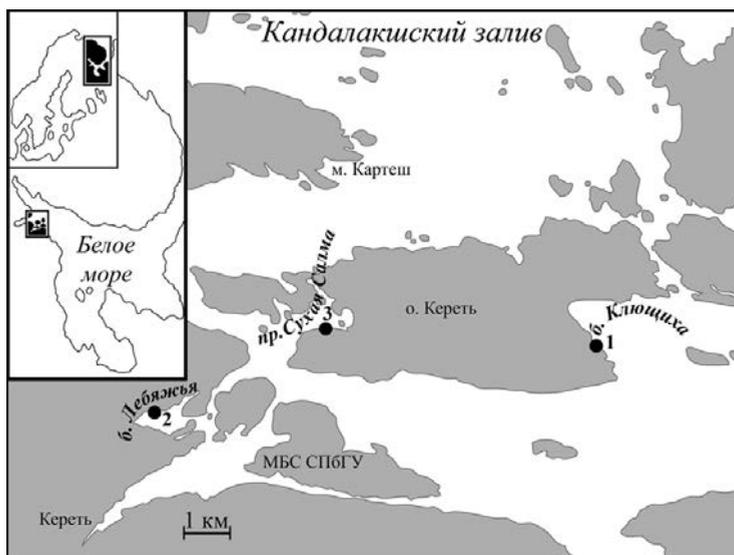


Рис. 1. Карта-схема района исследования
Цифрами (1, 2 и 3) отмечено положение участков мониторинга.

Участок 3 расположен в полузамкнутой акватории. Это примерно 100-метровый отрезок глинисто-песчаного заиленного пляжа. Грунт на 95% состоит из фракций меньше 0,25 мм, 33% из них — алевриты (размер зерна менее 0,1 мм).

Динамика термогалинного режима поверхностных вод изученных акваторий в целом соответствует закономерностям, характерным для губы Чупа: самый теплый месяц — июль (среднегодовая температура $\sim 14^{\circ}\text{C}$), соленость поверхностных вод в течение года меняется от 14 ppt до 26 ppt [9]. Акватории участков условно можно выстроить по градиенту близости к открытой части Кандалакшского залива (см. рис. 1). По многолетним (1979–2012) наблюдениям специфику их термогалинного режима в период гидрологического лета (июль—август) можно описать следующим образом: участок 1 заливается водами при солености 23–28 ppt и температуре $12\text{--}18^{\circ}\text{C}$; для участка 3 характерны соленость воды 20–27 ppt и прогрев до $15\text{--}20^{\circ}\text{C}$; соленость вод участка 2 составляет 11–20 ppt (в силу близости к устью р. Кереть), а температура $15\text{--}22^{\circ}\text{C}$.

Сбор материала осуществлен в конце июня — начале июля 2008 г. отдельно в среднем и нижнем горизонтах литорали и в верхней сублиторали на глубине 0–0,5 м (в дальнейшем — станции соответственно А, В и С). Объем выборки на станции составил 10 проб: проба — два расположенных рядом изъятия грунта на глубину до 8–10 см с помощью зубчатого водолазного дночерпателя [10] площадью захвата $0,05\text{ м}^2$ (таким образом площадь изъятия грунта для одной пробы составила $0,1\text{ м}^2$). На участке 2 такую пробу получали в пределах выборочной площадки размером $0,25\text{ м}^2$, из которой затем выкапывали всех крупных *Mya arenaria*. На участке 1 плотность поселения доминирующего вида *Arenicola marina* на станциях оценивали отдельно: по среднему числу норок особей в 10 выборочных площадках размером 1 м^2 , а их биомассу рассчитывали с учетом средней массы 15–20 выкопанных червей. Организмы макробентоса в каждой пробе определены по возможности до вида,

оценены их численность и масса в пробах. По этим данным на каждой станции были определены состав организмов макробентоса и показатели их обилия: плотность поселения (экз./м²) и биомасса (г/м²).

Объект анализа — описания станций по составу и показателям обилия организмов макробентоса (в дальнейшем просто описания). В логике анализа исходили из первичности модели биоценотической организации сообществ в изученных биотопах. Все остальные оценки структуры сообществ в контексте данной работы следует рассматривать как надстройку — результат манипулирования исходными данными. Сообщества выделяли по итогам сравнительного анализа описаний как по принципу доминирования (преобладания таксона по биомассе), так и по итогам их классификации (кластерный анализ) по показателям состава и обилия таксонов [11], поскольку именно кластерный анализ традиционно наиболее часто используется в практике картирования водных биотопов. Как меру различия описаний использовали индекс Брея—Куртиса, наиболее часто используемый в такого рода исследованиях [12, 13]:

$$D_{cs} = \left[2 \sum_{i=1}^n \min(X_{ij}; X_{ik}) \right] / \left[\sum_{i=1}^n (X_{ij} + X_{ik}) \right].$$

Объединение элементов матрицы индексов осуществлено по методу среднего соседа (невзвешенное попарное среднее) [14]. Характер различий между станциями и участками оценивали с помощью метода многомерного шкалирования, а достоверность дистанций с помощью процедуры ANOSIM.

Перед проведением многомерных анализов для минимизации влияния абсолютных значений показателей обилия таксонов, их характеристики стандартизировали (нормировали) в описаниях по формуле [14, 15]:

$$X_i' = [X_i - X_{\min}] / [X_{\max} - X_{\min}].$$

Изменения режима пробоотбора стимулировали повторными процедурами сравнения описаний, составленных вручную при последовательном синхронном купировании числа проб (от 10 до 1) в выборках. Общее число возможных сочетаний составляет 1022. Однако с помощью метода случайных чисел выбирали только по 20 (в случае 1 и 9 проб — 10) из всех возможных вариантов сочетаний проб в пределах каждого объема выборки. Таким образом, было получено 480 вариантов классификаций. Характер группировки полных (по 10 пробам) описаний принят как точка отсчета — объективный результат (эталон). На каждом шаге последовательного купирования объема выборок отмечали только долю совпадений полученных групп описаний с эталонными, не учитывая изменения дистанции между группами. Для выборок, начиная с которых все варианты классификации совпадали с эталоном (4 пробы: признак — биомасса таксонов; 6 проб: признак — состав таксонов; 8 проб: признак — численность таксонов), повторяли случайный перебор 20 вариантов классификации для повышения уверенности в достигнутом результате. Более того, для каждого признака и каждого варианта классификации описаний по тесту Мантеля была определена корреляция матрицы индексов с матрицей индексов

соответствующего эталонного описания. Встречаемость таксона в выборке при изменении ее объема рассчитывали с помощью процедуры комбинаторики.

Вычисления и операции с массивами исходных данных проведены с помощью пакетов статистических программ Statistica 8 и PAST 3.

Результаты

При планировании пробоотбора мы умышленно завысили объем выборки с тем, чтобы относительно надежно описать гетерогенность макробентоса на участках, а затем определить, как эти представления будут меняться при изменении объема выборки.

Структура сообществ

Всего обнаружено 34 формы макробентоса, но только два таксона (*Macoma balthica* и *Hydrobia* sp.) оказались общими для всех 9 станций (табл. 1). Наименьшее таксономическое разнообразие отмечено на участке 2 (12 таксонов). Состав макробентоса и показатели обилия на станциях в пределах одного участка меняются не существенно, но только около 50% видов оказались общими для всех станций одного и того же участка. По биомассе на станциях 1-го участка доминируют *M. balthica* и *Arenicola marina* (соответственно 48–71 и 21–42% от общей биомассы сообщества), на 2-м участке — *Mytilus edulis* и *Mya arenaria* (соответственно 34–69% и 25–52% от общей биомассы сообщества), на 3-м участке — *Zostera marina* (34–87% от общей биомассы сообщества). На последнем участке из беспозвоночных по биомассе преобладают *M. balthica*, а в среднем и нижнем горизонтах литорали летом появляется второй (суб)доминантный компонент — маты нитчатых водорослей (в основном — *Cladophora* sp. и *Polysiphonia* sp.).

Таким образом, по принципу доминирования (см. табл. 1) каждый из участков можно рассматривать как биотоп отдельного биоценоза: участок 1 — биоценоз *M. balthica* + *A. marina*, участок 2 — биоценоз *M. edulis* + *M. arenaria* и участок 3 — биоценоз *Z. marina* + нитчатые водоросли. Характерные для каждого биоценоза таксоны (ядро биоценоза) были выделены условно по их 50%-ной границе встречаемости на каждой станции (см. табл. 1).

Участок 1: *A. marina*, *M. balthica*, *Hydrobia* sp., *S. armiger*.

Участок 2: *M. edulis*, *M. arenaria*, *Hydrobia* sp., *A. virens*.

Участок 3: *H. spinulosus*, *Hydrobia* sp., *L. littorea*, *M. balthica*, *Z. marina*, *Oligochaeta* var., *T. stroemi*.

При классификации этих же полных по числу проб описаний станций как по составу, так и по биомассе таксонов они также группируются по участкам (рис. 2, I). Примечательно, что даже при таких резких различиях участков по составу форм макробентоса, сравнение описаний станций по численности организмов макрозообентоса привело к иному результату: sublиторальная станция 3-го участка попала в одну группу со станциями 1-го участка, а все остальные станции образовали второй кластер.

В табл. 1 и на рис. 2, I представлен обычный итог описательных мониторинговых исследований. Однако для осуществления целей данной работы интересно

Таблица 1. Показатели обилия и встречаемости

Организмы		Участок 1 (бухта Ключиха)		
		1А	1В	1С
		N/B/%	N/B/%	N/B/%
Po	<i>Alitta virens</i> (Sars, 1835)	–	–	1/0,01/10
Po	<i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	16/21,5/80	13/25,4/90	18/25,9/70
Po	<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	67/0,08/80	43/0,05/80	–
Po	<i>Chaetozone setosa</i> (Malmgren, 1867)	–	–	314/1,8/100
Po	<i>Eteone flava</i> (Fabricius, 1780)	5/0,18/50	6/0,25/40	19/1,32/90
Po	<i>Micronephthys</i> sp. (Friedrich, 1939)	1/0,001/10	–	–
Po	<i>Nephtys ciliata</i> (Müller, 1788)	–	–	–
Po	<i>Pectinaria hyperborea</i> (Malmgren, 1866)	–	–	–
Po	<i>Phyllococe mucosa</i> (Linnaeus, 1767)	–	–	1/0,002/10
Po	<i>Pygospio elegans</i> (Claparède, 1863)	67/0,04/90	21/0,01/80	–
Po	<i>Scoloplos armiger</i> (Müller, 1776)	42/1,23/90	311/7/100	396/1,04/100
Po	<i>Spio theeli</i> (Söderström, 1920)	15/0,014/60	–	–
Po	<i>Terebellides stroemi</i> (Sars, 1835)	–	–	–
Po	<i>Travisia forbesii</i> (Johnston, 1840)	–	–	2/0,83/20
G	<i>Hydrobia</i> sp. (Hartmann, 1821)	610/2,13/100	57/0,21/80	30/0,19/70
G	<i>Littorina littorea</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	1/1,60/10
G	<i>Littorina obtusata</i> (Linnaeus, 1758)	1/0,004/10	–	–
G	<i>Littorina saxatilis</i> (Olivi, 1792)	–	–	–
G	<i>Skeneopsis planorbis</i> (Fabricius, 1780)	–	1/0,006/10	–
G	<i>Testudinalia testudinalis</i> (Müller, 1776)	–	–	–
B	<i>Macoma balthica</i> (Linnaeus, 1758)	948/25,2/100	840/30/100	1401/89/100
B	<i>Mya arenaria</i> (Linnaeus, 1758)	9/0,59/50	2/0,08/20	7/0,11/50
B	<i>Mytilus edulis</i> (Linnaeus, 1758)	–	1/0,001/10	–
C	<i>Crangon crangon</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–
C	<i>Gammarus</i> sp. (Fabricius, 1775)	–	12/0,02/40	–
Pr	<i>Halicryptus spinulosus</i> (von Siebold, 1849)	–	–	–
Pr	<i>Priapulidus caudatus</i> (Lamarck, 1816)	–	–	–
E	<i>Asterias rubens</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	1/0,11/10
	Nemertea var.	5/0,07/30	1/0,05/10	3/2,62/30
	Oligochaeta var.	3/0,002/10	51/0,03/70	293/0,3/90
	Chironomidae var.	1/0,001/10	3/0,002/30	25/0,02/40
Pl	<i>Fucus vesiculosus</i> (Linnaeus, 1754)	–	–	–
Pl	<i>Zostera marina</i> (Linnaeus, 1754)	–	–	–
Pl	Нитчатые водоросли	–	–	–

Примечания. А, В, С — станции; 1, 2, 3 — участки (как на рис. 1); N — плотность поселения наблюдений; жирным шрифтом выделены характеристики таксонов с не менее чем 50%-ной сеа; Pr — Priapulida; E — Echinodermata; Pl — Plantae.

организмов макробентоса на станциях

Участок 2 (бухта Лебяжья)			Участок 3 (пролив Сухая Салма)		
2А	2В	2С	3А	3В	3С
N/B/%	N/B/%	N/B/%	N/B/%	N/B/%	N/B/%
188/6,2/100	244/6,2/100	314/12,8/100	–	–	–
–	–	–	4 /0,03/30	4/4,16/30	20/28/60
–	–	–	–	–	1/0,001/10
–	–	–	–	–	–
–	–	–	–	–	3/0,05/30
–	–	–	1/0,001/10	–	7/0,008/50
–	–	2/0,43/20	–	–	–
–	–	–	–	–	25/0,74/70
–	–	–	–	–	9/0,005/40
–	–	–	–	–	–
–	–	–	120/0,25/100	18,67/0,03/20	121/0,14/100
–	–	–	–	–	–
–	–	–	48/0,86/80	75/1,02/80	191/4,04/100
–	–	–	–	–	–
1403/15/100	2730/13,4/100	555/4,6/100	2393/17/100	7584/57,4/100	9/0,05/50
25/1,85/70	3/0,66/20	3/2,89/20	9/3,65/60	26/8,47/80	23/13,3/80
29/0,9/60	6/0,27/20	–	1/0,07/10	3/0,2/30	–
8/0,18/50	–	–	15/0,38/50	71/3,89/100	–
–	–	–	–	–	–
–	–	1/0,14/10	–	–	–
31/19,8/80	10/8,2/40	13/23,8/70	603/74,6/100	310/34,7/100	1408/90,6/100
43/161/100	40/169/90	41/205/100	3/7,8/20	–	–
49/104/80	58/162/100	161/563/90	10/11,4/50	25/2,25/100	3/2,81/20
–	–	–	–	–	2/0,58/20
–	–	3/0,03/30	–	2/0,02/20	51/0,48/100
–	–	–	26/1,98/80	65/1,48/100	146/4,3/100
–	–	–	7/0,86/30	13/1,61/80	75/4,86/100
–	–	–	–	–	11/0,52/80
–	–	–	5/0,005/10	2/0,006/20	7/0,303/50
–	–	–	1577/0,5/100	583/0,17/100	25/0,013/70
–	–	–	34/0,04/70	10/0,03/30	17/0,05/80
–/1,2/20	–/3,96/20	–	–/3,100/10	–/3,59/40	–/42/10
–	–	–	–/185/100	–/211/100	–/1353/100
–	–	–	–/47,8/100	–/286/80	–/1,57/10

(экз./м²), В — биомасса (г/м²) и % — встречаемость организмов в пробах; прочерк — отсутствие встречаемостью на всех станциях участка. Po — Polychaeta; G — Gastropoda; B — Bivalvia; C — Crusta-

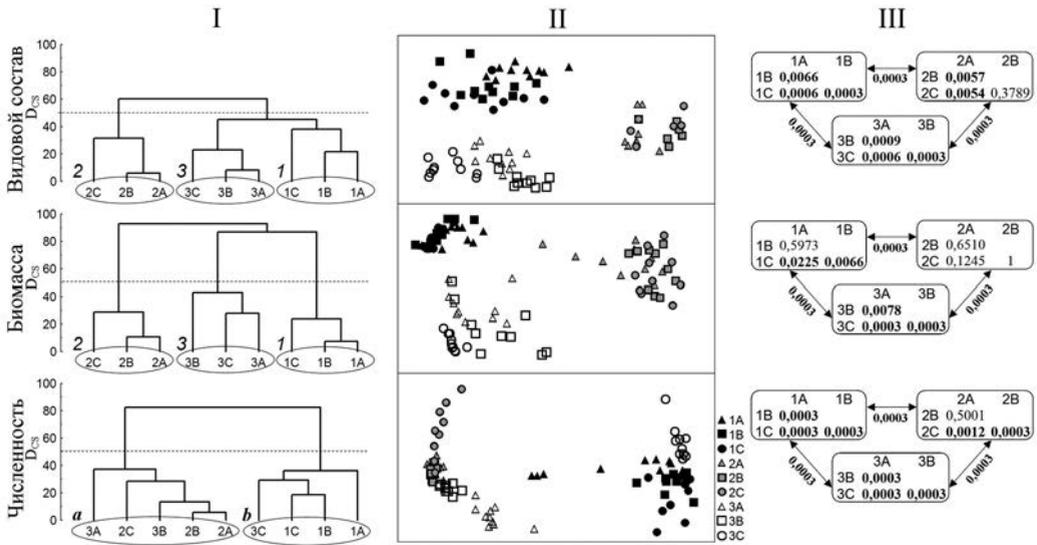


Рис. 2. Анализ структуры комплексов описаний сообществ по составу, биомассе и численности таксонов:

I — кластерный анализ (варианта — станция); II — многомерное шкалирование (варианта — проба); III — тест ANOSIM (варианта — проба).

1A — 3C — станции как в табл. 1. I: по оси ординат — индекс Брея—Куртиса (%); по оси абсцисс — станции; III — вероятности (p-value), полученные при попарном сопоставлении участков и станций в пределах участков и скорректированные для снятия эффекта множественных сравнений. Случаи достоверных различий описаний выделены жирным шрифтом. На рис. 2, I: 1, 2, 3 и a, b — кластеры, выделенные на уровне сходства описаний 50% (обозначен пунктирными линиями).

проследить, насколько выражена вариация показателей в пределах выборок. По результатам многомерного шкалирования комплекса из всех 90 проб видно, что только описания по составу и биомассе таксонов каждого участка образуют отчетливые относительно компактные группы (рис. 2, II). При использовании в качестве показателя численности таксонов пробы разошлись в полном соответствии с дендрограммой (см. рис. 2, I), образовав две удаленные и относительно сплоченные группы. Этот результат соответствует делению станций на две группы: в одной преобладают *Hydrobia* sp. (49–88% суммарной численности макробентоса — все станции участка 2 и станции 3A и 3B), в другой — *M. balthica* (53–65% численности таксонов макрозообентоса на станциях участка 1 и станции 3C) (см. табл. 1).

Как и следовало ожидать, согласно процедуре ANOSIM все три участка с высокой достоверностью разнятся между собой по всем трем признакам: состав, биомасса и численность таксонов в пробах (рис. 2, III). Более того, за небольшим исключением и станции в пределах одного участка в большинстве случаев также достоверно расходятся. Различия не доказаны: по составу таксонов в пробах между станциями нижней литорали и верхней сублиторали участка 2; по биомассе таксонов в пробах между станциями среднего и нижнего горизонтов литорали участка 1 и всеми станциями участка 2; по численности таксонов в пробах между станциями среднего и нижнего горизонтов литорали участка 2.

Объем выборки и характер группировки станций

Примем описанную выше по полным выборкам структуру сообществ на участках (см. рис. 2, I) как объективную черту организации макробентоса в изученных биотопах (эталон), и рассмотрим, как эта картина станет меняться при изменении объема выборок и при использовании разных подходов и показателей.

Выделение биоценозов по принципу доминирования. Уже при объединении всего двух из 10 проб, только в описании станции 3В при немногих вариантах сочетания проб сменилась преобладающая по биомассе форма (табл. 2, А). Начиная с объема выборки в три пробы, в описаниях всех станций доминируют те же таксоны, что и в описаниях, составленных по десяти пробам.

Таблица 2. Встречаемость характерных для выделенных сообществ показателей (доминирующие формы — А и ядро таксонов — В) в сериях описаний сообществ, полученных в ходе последовательного синхронного купирования объема выборок

(А)

Объем выборки	Доля совпадающих с эталоном исходов (в % от общего числа попыток)								
	1А	1В	1С	2А	2В	2С	3А	3В	3С
2	100	100	100	100	100	100	100	98	100
3–9	100	100	100	100	100	100	100	100	100

(Б)

Объем выборки	Доля совпадающих с эталоном исходов (в % от общего числа попыток)								
	1А	1В	1С	2А	2В	2С	3А	3В	3С
2	98	98	87	97	100	100	82	96	71
4	100	100	93	100	100	100	88	100	72
6	100	100	100	100	100	100	93	100	74
8	100	100	100	100	100	100	100	100	78

Выделение ядра таксонов биоценозов. С учетом выбранного ограничения (не ниже чем 50%-ная встречаемость таксонов в пробах на каждой станции участка) надежность представлений о составе ядра видов биоценозов удобно рассмотреть по четным градациям купирования объема выборки. Надежность определения ядра ценопопуляций определена с помощью комбинаторики как вероятность попадания в выборку проб с определенным составом таксонов (см. табл. 1 и 2). Мы описываем ядро таксонов биоценоза (участка), следовательно, критичным будем считать неуспех в обнаружении ожидаемого набора таксонов хотя бы на одной станции. На участке 2 (минимальный показатель встречаемости таксонов ядра — 80%) надежность выделения ядра биоценоза была достигнута уже при объеме выборки в две пробы. На участке 1 (минимальный показатель встречаемости на станции таксонов ядра — 70%) надежность выделения ядра биоценоза была достигнута только при объеме выборки в шесть проб. На участке 3 (минимальный показатель встречаемости на станции таксонов ядра — 50%) при любом купировании объема

выборки исходные (эталонные) представления о ядре таксонов оказываются смещены в 21–29% вариаций состава выборок.

Классификация описаний таксономического состава. Изученные участки осушной зоны очень резко расходятся по таксономическому составу организмов макробентоса (см. табл. 1). Поэтому даже при сравнении описаний, составленных по отдельно взятым первым, вторым, третьим и т. д. пробам, эталонные кластеры в целом были выделены в 80% случаев. При этом станции 2-го и 3-го участков во всех случаях продемонстрировали «верность» своему участку (рис. 3, I). Только при объемах выборок в 5 и более проб классификация описаний при всех вариантах комбинации проб в выборках приводила к эталонному результату — выводу об их группировке по участкам.

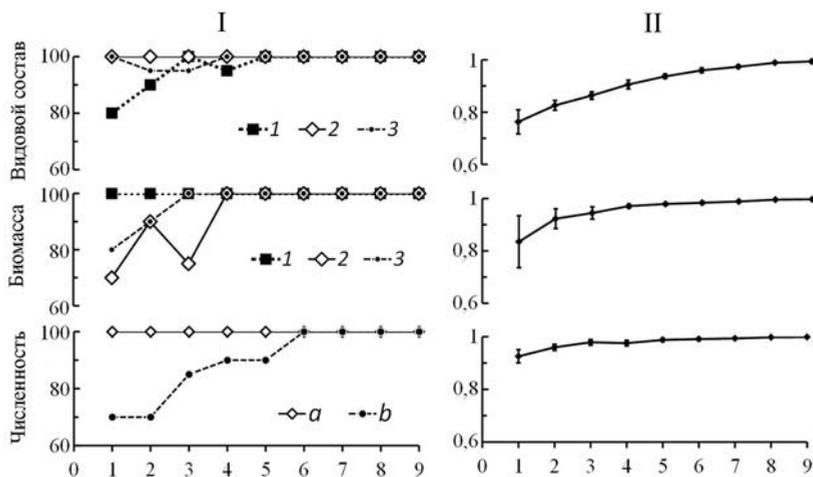


Рис. 3. Встречаемость эталонных кластеров в сериях классификаций описаний станций, полученных в ходе последовательного синхронного купирования объема выборок (I) и результаты сравнения соответствующих матриц индексов (II)

По оси абсцисс — объем выборки; по осям ординат: I — встречаемость эталонных кластеров (%); II — коэффициент корреляции Пирсона (r). На графике приведены средние значения коэффициента корреляции с 95%-ным доверительным интервалом. Остальные обозначения как на рис. 2 и в табл. 1.

Классификация описаний нормированных значений биомассы. При сравнении описаний станций по отдельным пробам все эталонные кластеры в целом были отмечены только на 60% дендрограмм (см. рис. 3, I). При этом описания станций участка 1 при любых вариантах состава выборки образовывали отдельную группу. Как отличительную черту этого участка следует отметить практически ровное доминирование на всех станциях *M. balthica* и *A. marina* (см. табл. 1). При объемах выборок в 4–9 проб группировка описаний происходит по участкам при любых вариантах состава выборки.

Классификация описаний нормированных значений численности. При сравнении описаний станций по отдельным пробам все эталонные кластеры (как на рис. 2, I) в целом были отмечены на 70% дендрограмм (см. рис. 3, I). При этом опи-

сания станций участков 2 и 3 (кроме станции 3С) при любых вариантах состава выборки образовывали отдельную группу. При объемах выборок в 6 и более проб группировка описаний происходит в соответствии с эталоном при любых вариантах состава выборки. Расхождения станций по своим участкам не было отмечено ни в одном из вариантов состава выборок.

Во всех вариантах проведенного анализа (см. рис. 3, I) наблюдается высокая (в среднем не ниже 0,7) корреляция экспериментальных и эталонных матриц индексов (рис. 3, II). При этом наибольшие значения показателя Мантеля, как и наименьшая его вариация характерна как раз для классификации описаний по численности таксонов. При использовании в качестве показателя таксономического состава и биомассы организмов макробентоса начиная с критических объемов выборок (соответственно 5 и 4) можно отметить в среднем очень высокую ($r > 0,9$) скоррелированность экспериментальных и эталонных матриц коэффициентов при крайне низком уровне вариации значений теста Мантеля.

Обсуждение

Выборочный метод сам по себе не выделяет ни сообщества, ни биоценозы, но на его основе по организованной системе наблюдений технически можно выявить эффекты неоднородности в распределении организмов макробентоса. Интерпретация такой неоднородности зависит от ее выраженности, характера исходных данных, задач исследования и исходной модели организации сообществ.

В методических сводках [2–4] вопрос о необходимом объеме выборки при изучении бентосных экосистем обычно не конкретизируется, поскольку его решение зависит от реальной ситуации. Однако итоги не только проведенной нами работы показывают, что при картировании морских акваторий по бентосу — это далеко не праздный вопрос. В ряде специальных исследований по поиску оптимальных решений в планировании режима пробоотбора вполне оправданно опираются на характер вариации исходных данных по пробам и на результаты предварительных исследований [6, 12, 16]. В этом плане интересно решение, предложенное В. Н. Максимовым и Н. А. Кузнецовой [7]. Авторы вводят понятие эталон сходства как любую сосовокупность параллельных проб и предлагают решать проблему адекватности результатов сравнения сообществ на основе перехода к сравнению отдельных проб, а в качестве критерия оценки использовать эмпирическую сосовокупность значений индекса сходства, полученных в условиях реальной биосистемы. Очевидно, что такие подходы заземлены на характер исходной выборки, и в результате формируется частный вывод для конкретной ситуации, и только на основании большого опыта можно составить относительно широкое представление об оптимальном режиме пробоотбора, например, номограммы А. И. Баканова [6] для водохранилищ. Предлагаемые процедуры очень трудоемки, и трудоемкость часто не соизмерима с целью анализа — группировка описаний при картировании. Наверное, именно поэтому не получили развития такие подходы, как методическая база мониторинга, особенно проводимого в режиме экспедиции.

И в оптимизировании режима пробоотбора [6, 12, 16], и в попытках выбрать более «показательный» показатель структуры сообщества [4, 17–19] или более адекватную меру различия [13], остается неясным главный вопрос, что именно мы

классифицируем? Часто при этом в угоду задаче выделения сообществ утрачивается (или вообще не формируется) представление об исходной модели организации бентосных сообществ.

В классической гидробиологии минимальной единицей организации макробентоса традиционно считают биоценоз. На основе работ К. Мебиуса [20] и К. Петерсена [21, 22] и их развития [23] биоценоз следует рассматривать как комплекс организмов, присутствие и величины обилия каждого из которых в биотопе определены их абиотическими и биотическими предпочтениями. В практике мониторинга такие биоценозы описывают по характеристикам ценопопуляций форм макробентоса и воспринимают как биотопически предопределенные облигатные биосистемы в организации донной биоты [23–27] с преобладанием доминирующего таксона по биомассе на порядок [28]. Степень доминирования организмов в биоценозах бентоса оценивают по-разному: классически, с учетом только биомассы видов, их биомассы и численности или даже по энтропийным показателям [4, 17–19]. Мы остановились на классической схеме выделения биоценозов. Как отражение неполного соответствия этой модели реальному характеру распределения форм макробентоса в местообитаниях возникли отказ от типологической концепции в пользу ординационной модели [29] и практика названия биоценозов по двум и даже более таксонам так, как это сделано и в данной работе.

В биоценозе, по определению, должны проявляться облигатные связи между видами. Поэтому уже давно для выделения биоценозов предлагают использовать также классификацию характеристик таксонов. В. В. Федяков и А. Д. Наумов в своей статье [11] прямо указывают на то, что «...применяемые способы выделения донных биоценозов условно можно разделить на две группы... первая — различные коэффициенты сходства (Жаккара, Чекановского)... вторая группа — метод Воробьева и иже с ним...» [11, с. 3]. Очевидно, что эти подходы раскрывают разные стороны организации сообществ макробентоса, что делает интересной оценку сходности результатов выделения биоценозов по принципу доминирования и по итогам классификации сообществ с учетом характеристик таксонов.

Изученные участки осушной зоны мы рассматриваем как биотопы разных биоценозов уже потому, что сообщества макробентоса расходятся сильнее между участками, чем по станциям (мареографическим горизонтам) в пределах участка. В их составе отмечено от 12 до 26 форм макрозообентоса, по биомассе преобладают *M. edulis* и *M. arenaria* (б. Лебязья), *M. balthica* и *A. marima* (б. Ключиха), *M. balthica*, *Z. marina* и нитчатые водоросли (пр. Сухая Салма), а по численности наиболее массового развития достигают *Hydrobia* sp. Это не противоречит известным представлениям об организации биоты мягких грунтов осушной зоны Кандалакшского залива Белого моря [24, 30]. К оценке типичности этих биосистем для изученных акваторий следует добавить, что доминирование отмеченных форм было неоднократно описано на наших участках в ходе многолетнего мониторинга [31–34]. Показательно, что формирование представлений о характере пространственной неоднородности сообществ на станциях произошло одинаково как при опоре на принцип доминирования, так и по итогам классификации описаний станций по составу и нормированным величинам биомассы таксонов. Относительно состава таксонов нельзя не отметить, что этот вывод был получен всего при двух общих для всех участков видах. Как и следовало ожидать, по численности форм макробентоса нам не удалось

подтвердить вывод о каждом из участков как биотопе отдельного биоценоза. В данном случае это произошло благодаря резкой гетерогенности распределения на станциях мелких многочисленных моллюсков — *Hydrobia* sp. В целом это известный феномен, хотя есть примеры удачного использования показателя численности при описании биоценозов гидробионтов [7].

Итак, выделенные нами биоценозы типичны для осушной зоны изученной акватории, и существенно расходятся по выборочным показателям структуры. Именно свойства биоценоза как биосистемы позволили нам получить тот же результат при классификации постационных описаний таких показателей, как состав и нормированные величины биомассы таксонов. Однако при этом возникает условие различных требований к объему выборок на станциях. По простому доминированию таксонов 100%-ная надежность результата картирования была достигнута уже при объеме выборки более двух проб. Для достижения того же результата при классификации описаний по нормированным величинам биомассы организмов минимальный объем выборки составил 4 пробы, а при классификации описаний по составу организмов — 5 проб. Последнее подтверждает вывод, сделанный нами ранее по итогам анализа многолетних рядов наблюдений на тех же участках [8].

Данный анализ субъективен по многим позициям: по специфике выбранных участков осушной зоны и по выбору кластерного анализа и меры расстояния как средств группировки описаний. Для целей мониторинга бентоса осушной зоны Белого моря здесь следует выделить следующее. Помимо отмеченной выше дистанции между показателями по их способности обнаруживать биоценотическую структуру, интересен сам факт относительно высоких требований к объему выборок при сравнительном анализе даже очень различных по составу биосистем. При этом при классификации описаний закономерно наиболее надежным показателем для картирования биоценозов следует признать нормированные значения биомассы. Тот же результат, но при более высоких требованиях к объему выборок может быть получен и по таксономическому составу макробентоса.

* * *

Пользуемся случаем и благодарим всех студентов, аспирантов и сотрудников, кафедры ихтиологии и гидробиологии, принимавших участие в работах по организации долговременного (1979–2013) мониторинга донных биосистем в акваториях Керетского архипелага Белого моря.

Литература

1. Elliott J. M. Statistical analysis of samples of benthic invertebrates // Fresh. Biol. Ass. Sci. Publ. 1971. № 25. 144 p.
2. Максимович Н. В., Погребов В. Б. Анализ количественных гидробиологических материалов. Л.: Из-во ЛГУ, 1986, 96 с.
3. Пашкевич М. А., Шуйский В. Ф. Экологический мониторинг / Санкт-Петербургский государственный горный институт. СПб., 2002. 75 с.
4. Шитников В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидрoэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
5. Eleftheriou A. Methods for the study of marine benthos. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd., 2013. 477 p.

6. Баканов А. И. Номограмма для оценки необходимого количества проб бентоса // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1978. № 39. С. 86–89.
7. Максимов В. Н., Кузнецова Н. А. Эталон сходства: использование при сравнении состава и структуры сообществ. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 89 с.
8. Филиппова Н. А., Максимович Н. В. Влияние режима пробоотбора на результаты классификации описаний сообществ литорального макробентоса // Материалы «Научной конференции, посвященной 70-летию Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова (9–10 августа 2008)». М., 2008. С. 123–126.
9. Бабков А. И. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. Л., 1982. С. 3–17.
10. Скарлато О. А., Голиков А. Н., Грузов Е. Н. Водолазный метод гидробиологических исследований // Океанология. 1964. Т. 4, № 4. С. 707–719.
11. Федяков В. В., Наумов А. Д. Автоматический метод выделения биоценозов // Бентос Белого моря: популяции, биоценозы, фауна. Серия: Труды Зоологического института. Л.: ЗИН АН СССР, 1991. Т. 233. С. 31–34.
12. Chapman M. G., Underwood A. J. Biological monitoring of macrofauna in artificial units of habitat on intertidal rocky shores in berowra creek // Final report for hornsby shire council. Centre for Research on Ecological Impacts of Coastal Cities. Sydney, 2005. 23 p.
13. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
14. Clarke K. R., Warwick R. M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E. Plymouth: Natural Environment Research Council, 2001. 190 p.
15. Quinn G. P., Keough M. J. Experimental design and data analysis for biologists // Ecology and conservation. New York: Cambridge University Press, 2002. 533 p.
16. Andrew N. L., Mapstone B. D. Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology // Oceanogr. and Mar. Biol. Annu. Rev. 1987. Vol. 25. P. 39–90.
17. Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии: сб. науч. трудов, посвященный памяти А. И. Баканова. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 37–67.
18. Вайнштейн Б. А. О некоторых методах оценки сходства биоценозов // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 7. С. 981–986.
19. Дружков Н. В., Макаревич П. П. Методические рекомендации по анализу количественных и функциональных характеристик морских биоценозов северных морей. Апатиты, 1989. 57 с.
20. Mobius K. A. Zum Biozonose-Begriff: die Auster und die Austernwirtschaft (1877) // Ostwalds Klassiker. Frankfurt a.M.: Verlag Harri Deutsch, 2006. Bd 268. 204 p.
21. Petersen C. G. J. Valuation of the sea II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography // Report of the Danish Biological Station to the Board of Agriculture (Ministry of Fisheries). Copenhagen, 1914. Vol. 21. P. 1–44.
22. Petersen C. G. J., Boysen-Jensen P. Valuation of the sea. I. Animal life of the sea-bottom, its food and quantity // Report of the Danish Biological Station to the Board of Agriculture (Ministry of Fisheries). Copenhagen, 1911. Vol. 20. 81 p.
23. Воробьев В. П. Бентос Азовского моря // Труды. АзЧерНИРО. 1949. Т. 13. С. 1–195.
24. Голиков А. Н., Скарлато О. А., Гальцова В. В., Меншуткина Т. В. Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Л.: Наука, 1985. С. 5–83.
25. Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива. Ч. 1: Описание основных площадок литорали // Труды Отделения зоологии и физиологии Ленинградского общества естествоиспытателей. 1928. Т. 58, вып. 2. С. 89–143.
26. Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива. Ч. 2: Сравнительное описание литорали Кольского залива на всем его протяжении // Труды Отделения зоологии и физиологии Ленинградского общества естествоиспытателей. 1929. Т. 59, вып. 2. С. 47–71.
27. Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива. Ч. 3: Условия существования на литорали Кольского залива // Труды Отделения зоологии и физиологии Ленинградского общества естествоиспытателей. 1930. Т. 60, вып. 2. С. 17–107.
28. Golicov A. N., Dolgolenko M. A., Maximovich N. V., Scarlato O. A. Some theoretical approaches to marine biogeography // Mar. Ecol. P.S. 1990. Vol. 63. P. 289–301.
29. Погребов В. Б. Литораль полузамкнутой акватории Белого моря в условиях распреснения. III. Ординация видов и градиентный анализ // Вестн. Ленингр. ун-та. 1988. Сер. 3. Биология. Вып. 4. С. 8–17.

30. Бурковский И. В. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. М., 1992. 208 с.
31. Герасимова А. В., Максимович Н. В. Анализ долговременных изменений структурных характеристик в поселениях двусторчатых моллюсков (Белое море) // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. 2000. Вып. 2 (11). С. 24–27.
32. Gerasimova A. V., Maximovich N. V. Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability // *Hydrobiologia*. 2013. Vol. 703. P. 119–137.
33. Maximovich N. V., Gerasimova A. V. Prolonged monitoring of intertidal settlements of bivalves molluscs (in the White Sea) // 31th Eur. Mar. Biol. Symp. St. Petersburg, 1996. P. 90.
34. Maximovich N. V., Guerasimova A. V. Life history characteristics of the *Mya arenaria* in the White Sea // *Helgol. Mar. Res.* 2003. Vol. 57. P. 91–99.

References

1. Elliott J.M. Statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Fresh. Biol. Ass. Sci. Publ.*, 1971, no. 25, 144 p.
2. Maksimovich N. V., Pogrebov V. B. *Analiz kolichestvennykh gidrobiologicheskikh materialov* [Analysis of quantitative hydrobiological materials]. Leningrad: Iz-vo LGU, 1986, 96 p. (In Russian)
3. Pashkevich M. A., Shuiskii V. F. *Ekologicheskii monitoring* [Environmental monitoring]. St. Petersburg, Sankt-Peterburgskii gosudarstvennyi gornyi institute, 2002. 75 p. (In Russian)
4. Shitnikov V. K., Rozenberg G. S., Zinchenko T. D. *Kolichestvennaia gidroekologiya: metody sistemnoi identifikatsii* [Quantitative hydroecology: methods of system identification]. Tolyatti: IEVB RAN Publ., 2003, 463 p. (In Russian)
5. Eleftheriou A. *Methods for the study of marine benthos*. Chichester, John Wiley & Sons, Ltd., 2013, 477 p.
6. Bakanov A. I. Nomogramma dlia otsenki neobkhodimogo kolichestva prob bentosa [A nomogram to estimate the required number of benthic samples]. *Biologiya vnutrennikh vod: Inform. Bul.* [Biology of Inland Waters: information bulletin]. Leningrad, 1978, no. 39, pp. 86–89. (In Russian)
7. Maksimov V. N., Kuznetsova N. A. *Etalon skhodstva: ispol'zovanie pri sravnenii sostava i struktury soobshchestv* [Standard of similarity: use the composition and structure when comparing communities]. Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2013. 89 p. (In Russian)
8. Filippova N. A., Maksimovich N. V. Vliianie rezhima probootbora na rezul'taty klassifikatsii opisaniy soobshchestv litoral'nogo makrobentosa [Influence of sampling regime on the results of the classification of the littoral macrobenthic community descriptions]. *Materialy "Nauchnoi konferentsii, posviashchennoi 70-letiiu Belomorskoj biologicheskoi stantsii im. N. A. Pertsova (9–10 avgusta 2008)"* [Materials of scientific conference devoted to the 70th anniversary of the White Sea Biological Station behalf of N. A. Pertsov (9–10 august 2008)]. Moscow, 2008, pp. 123–126. (In Russian)
9. Babkov A. I. Kratkaia gidrologicheskaya kharakteristika guby Chupa Belogo moria [A brief hydrological description of the White Sea Chupa Bay]. *Ekologicheskie issledovaniia perspektivnykh ob'ektov marikul'tury fauny Belogo moria*. [Environmental studies of the perspective mariculture fauna of the White Sea]. Leningrad, 1982, pp. 3–17. (In Russian)
10. Skarlato O. A., Golikov A. N., Gruzov E. N. Vodolaznyi metod gidrobiologicheskikh issledovaniy [Diving method of hydrobiological research]. *Okeanologiya* [Oceanology], 1964, vol. 4, no. 4, pp. 707–719. (In Russian)
11. Fediakov V. V., Naumov A. D. [Automatic method of biocenosis delineation]. *Seriia: Trudy Zoologicheskogo instituta "Bentos Belogo moria: populatsii, biotsenozy, fauna"* [Ser.: Proceedings of the Zoological Institute "Benthos of the White Sea: population, biocenosis, fauna"]. Leningrad, ZIN AN SSSR, 1991, vol. 233, pp. 31–34. (In Russian)
12. Chapman M. G., Underwood A. J. *Biological monitoring of macrofauna in artificial units of habitat on intertidal rocky shores in berowra creek. Final report for hornby shire council*. Centre for Research on Ecological Impacts of Coastal Cities. Sydney, 2005. 23 p.
13. Pesenko Iu. A. *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniakh* [Principles and methods for the quantitative analysis in faunal studies]. Moscow, Nauka Publ., 1982. 288 p. (In Russian)
14. Clarke K. R., Warwick R. M. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. PRIMER-E. Plymouth: Natural Environment Research Council, 2001. 190 p.
15. Quinn G. P., Keough M. J. *Experimental design and data analysis for biologists. Ecology and conservation*. New York, Cambridge University Press, 2002. 533 p.

16. Andrew N.L., Mapstone B.D. Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology. *Oceanogr. and Mar. Biol. Annu. Rev.*, 1987, vol. 25, pp. 39–90.
17. Bakanov A. I. Kolichestvennaia otsenka dominirovaniia v ekologicheskikh soobshchestvakh [Quantitative assessment of dominance in ecological communities]. *Kolichestvennye metody ekologii i gidrobiologii: sb. nauch. trudov, posviashchennyi pamiati A. I. Bakanova* [Quantitative methods of ecology and Hydrobiology (collection of scientific papers dedicated to the memory of A. I. Bakanov)]. Tolyatti, SamNTs RAN Publ., 2005, pp. 37–67. (In Russian)
18. Vainshtein B. A. O nekotorykh metodakh otsenki skhodstva biotsenozov [Some methods of evaluating similarity of biocenosis]. *Zool. Zhurnal* [Russian Journal of Zoology], 1967, vol. 46, issue 7, pp. 981–986. (In Russian)
19. Druzhkov N. V., Makarevich P. R. *Metodicheskie rekomendatsii po analizu kolichestvennykh i funktsionalnykh kharakteristik morskikh biotsenozov severnykh morei* [Guidelines for the analysis of quantitative and functional characteristics of marine biocenosis of the northern seas]. Apatity, 1989. 57 p. (In Russian)
20. Mobius K. A. *To biocenosis perspective: oysters and oyster industry (1877). Ostwalds Klassiker*. Frankfurt a.M., Verlag Harri Deutsch, 2006, Bd. 268. 204 S. (In German)
21. Petersen C. G. J. Valuation of the sea II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. *Report of the Danish Biological Station to the Board of Agriculture (Ministry of Fisheries)*. Copenhagen, 1914, vol. 21, pp. 1–44.
22. Petersen C. G. J., Boysen-Jensen P. Valuation of the sea. I. Animal life of the sea-bottom, its food and quantity. *Report of the Danish Biological Station to the Board of Agriculture (Ministry of Fisheries)*. Copenhagen, 1911, vol. 20, 81 p.
23. Vorobev V. P. Bentos Azovskogo moria [Benthos of the Sea of Azov]. *Trudy AzCherNIRO* [Proc. of the AzCherNIRO], 1949, vol. 13, pp. 1–195. (In Russian)
24. Golikov A. N., Skarlato O. A., Gal'tsova V. V., Menshutkina T. V. Ekosistemy guby Chupa Belogo moria i ikh sezonnaia dinamika [Ecosystems of the White Sea Chupa Bay and their seasonal dynamics]. *Biotsenozy guby Chupa Belogo moria i ikh sezonnaia dinamika* [Biocenosis of the White Sea Chupa Bay and their seasonal dynamics]. Leningrad, Nauka Publ., 1985, pp. 5–83. (In Russian)
25. Gur'ianova E. F., Zaks I. G., Ushakov P. V. Litoral' Kol'skogo zaliva. Ch. 1: Opisanie osnovnykh ploshchadok litoral' [Littoral of the Kola Bay. P. 1. Description of the main littoral areas]. *Trudy Otdeleniia zoologii i fiziologii Leningradskogo obshchestva estestvoispytatelei* [Proceedings of the Department of Zoology and Physiology of the Leningrad Society of Naturalists], 1928, vol. 58, issue 2, pp. 89–143. (In Russian)
26. Gur'ianova E. F., Zaks I. G., Ushakov P. V. Litoral' Kol'skogo zaliva. Ch. 2: Sravnitel'noe opisanie litali Kol'skogo zaliva na vsem ego protiazhenii [Littoral of the Kola Bay. P. 2. Comparative description of the Kola Bay littoral along its entire length]. *Trudy Otdeleniia zoologii i fiziologii Leningradskogo obshchestva estestvoispytatelei* [Proceedings of the Department of Zoology and Physiology of the Leningrad Society of Naturalists], 1929, vol. 59, issue 2, pp. 47–71. (In Russian)
27. Gur'ianova E. F., Zaks I. G., Ushakov P. V. Litoral' Kol'skogo zaliva. Ch. 3: Usloviia sushchestvovaniia na litali Kol'skogo zaliva [Littoral of the Kola Bay. P. 3. The conditions of existence in the intertidal zone of the Kola Bay]. *Trudy Otdeleniia zoologii i fiziologii Leningradskogo obshchestva estestvoispytatelei* [Proceedings of the Department of Zoology and Physiology of the Leningrad Society of Naturalists], 1930, vol. 60, issue 2, pp. 17–107. (In Russian)
28. Golicov A. N., Dolgolenko M. A., Maximovich N. V., Scarlato O. A. Some theoretical approaches to marine biogeography. *Mar. Ecol. P.S.*, 1990, vol. 63, pp. 289–301.
29. Pogrebov V. B. Litoral' poluzamknutoi akvatorii Belogo moria v usloviakh raspresneniia. III. Ordinatsiia vidov i gradientnyi analiz [Littoral of semiclosed White Sea in the conditions of freshening. III. Ordination of species and gradient analysis]. *Vestn. Leningr. un-ta* [Vestnik of Leningrad University. Series 3. Biology], 1988, issue 4, pp. 8–17. (In Russian)
30. Burkovskii I. V. *Strukturno-funktsional'naiia organizatsiia i ustoiichivost' morskikh donnykh soobshchestv* [Structural and functional organization and sustainability of marine benthic communities]. Moscow, 1992, 208 p. (In Russian)
31. Gerasimova A. V., Makimovich N. V. Analiz dolgovremennykh izmenenii strukturnykh kharakteristik v poseleniakh dvustvorchatykh molliuskov (Beloe more) [Analysis of long-term changes in the structural characteristics of the populations of bivalve molluscs (the White Sea)]. *Vestn. St. Peterb. un-ta. Ser. 3. Biologiia* [Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology], 2000, issue 2 (11), pp. 24–27. (In Russian)
32. Gerasimova A. V., Maximovich N. V. Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability. *Hydrobiologia*, 2013, vol. 703, pp. 119–137.

33. Maximovich N. V., Gerasimova A. V. Prolonged monitoring of intertidal settlements of bivalves mollusks (in the White Sea). *31th Eur. Mar. Biol. Symp. St. Petersburg*, 1996, p. 90.

34. Maximovich N. V., Guerasimova A. V. Life history characteristics of the *Mya arenaria* in the White Sea. *Helgol. Mar. Res.*, 2003, vol. 57, pp. 91–99.

Статья поступила в редакцию 7 августа 2014, принята 11 февраля 2015 г.

Сведения об авторах:

Филиппова Надежда Андреевна — аспирант

Максимович Николай Владимирович — доктор биологических наук, профессор

Герасимова Александра Владимировна — кандидат биологических наук, доцент

Filippova Nadezhda A. — post graduate student

Maximovich Nikolay V. — Doctor of Biology, Professor

Guerasimova Alexandra V. — Ph.D., Associate Professor