

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
КАФЕДРА ИХТИОЛОГИИ И ГИДРОБИОЛОГИИ

На правах рукописи
УДК xxx.xxx

НАЗАРОВА
София Александровна

**ОРГАНИЗАЦИЯ ПОСЕЛЕНИЙ *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758)
В ГРАДИЕНТАХ КЛЮЧЕВЫХ ПЕРЕМЕННЫХ СРЕДЫ
ОСУШНОЙ ЗОНЫ БЕЛОГО И БАРЕНЦЕВА МОРЕЙ**

Специальность 03.02.10 —
«Гидробиология»

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н., доцент
Максимович Н.В.

Санкт-Петербург – 2014

Содержание

| | |
|---|-----------|
| 1 Введение | 4 |
| 2 Материал и методика | 6 |
| 2.1 География исследований | 6 |
| 2.2 Характеристика местообитаний | 6 |
| 2.3 Описание сообществ, включающих <i>Macoma balthica</i> | 8 |
| 2.4 Изучение микрораспределения <i>Macoma balthica</i> | 9 |
| 2.5 Изучение структуры поселений <i>Macoma balthica</i> | 9 |
| 2.6 Изучение динамики поселений <i>Macoma balthica</i> | 10 |
| 2.7 Баренцево море | 11 |
| 2.8 Изучение линейного роста <i>Macoma balthica</i> | 12 |
| 3 Характеристика района исследования | 14 |
| 3.1 Географическое и физиономическое описание | 14 |
| 3.2 Характеристики грунта | 16 |
| 4 Биотический фон в сообществах <i>Macoma balthica</i> | 18 |
| 5 Микрораспределение | 24 |
| 5.1 Пала-губа | 24 |
| 5.2 Дальнезеленецкая | 25 |
| 5.3 Ярнышная | 25 |
| 6 Численность <i>Macoma balthica</i> | 30 |
| 6.1 Белое море | 30 |
| 6.2 Баренцево море | 36 |
| 6.3 Влияние состава грунта на численность <i>Macoma balthica</i> | 39 |
| 7 Размер моллюсков <i>M. balthica</i> в возрасте 1 года | 40 |
| 8 Линейный рост <i>Macoma balthica</i> | 44 |
| 9 Динамика обилия <i>M. balthica</i>. | 52 |
| 9.1 Эстуарий реки Лувеньги. | 52 |
| 9.2 Илистая губа острова Горелый. | 53 |
| 9.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга | 53 |
| 9.4 Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова. | 54 |
| 9.5 Южная губа острова Ряшкова | 55 |
| 9.6 Остров Ломнишний | 55 |
| 9.7 Анализ динамики численности <i>Macoma balthica</i> в Кандалакшском заливе Белого моря | 55 |

| | |
|--|-----------|
| 9.8 Синхронность динамики численности <i>Macoma balthica</i> в Кандалакшском заливе Белого моря | 56 |
| 9.9 Дальний пляж губы Дальнезеленецкая | 58 |
| Список литературы | 66 |
| А Приложение. Ростовые характеристики <i>Macoma balthica</i> на Мурманском побережье Баренцева моря | 69 |

1 Введение

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

Macoma balthica — хорошо изученный вид в других частях ареала (см. например: **Segerstrale _ 1960; Lavoie _ 1970; Gilbert _ 1978**; Vincent, Joly, Brassard, 1989). Из арктических морей в настоящий момент поселения маком хорошо изучены лишь в Белом море.

В Белом море макомы относятся к наиболее многочисленным обитателям илистопесчаных пляжей. Эти моллюски являются одним из основных пищевых объектов для многих видов рыб и птиц Белого моря (**Bianki _ et _ al _ 2003**; Азаров, 1963; Гольцов, Полозов, А. Полоскин, 1997; Перцов, 1963). Также массовость и доступность для изучения позволяет использовать данный вид как удобный модельный вид при анализе закономерностей развития поселений двустворчатых моллюсков. Именно поэтому локальные скопления маком Белого моря широко используются как объекты мониторинговых исследований, которые проводились и проводятся на всех крупных биологических стационарах на Белом море (Н. Максимович, Герасимова, Кунина, 1991; Н. Максимович, Кунина, 1982; Назарова, 2003; Назарова, А. В. Полоскин, 2005; Николаева, 1998; А. Полоскин, 1996; Семенова, 1974).

В результате к настоящему моменту получены многолетние ряды данных, характеризующих популяционные показатели маком на Белом море. При этом была отмечена существенность различий в организации локальных поселений маком. Стационарные во времени плотные поселения маком (Н. Максимович, Герасимова, Кунина, 1991; Семенова, 1974) с обилием 200-2500 экз./м², описаны как поселения с ежегодно повторяющейся структурой (Н. Максимович, Герасимова, Кунина, 1991). Поселения, отличающиеся значительные флюктуации численности *Macoma balthica* (Н. Максимович, 1985; Назарова, А. В. Полоскин, 2005), возникают как результат многолетней цикличности при смене генераций (Н. Максимович, Герасимова, Кунина, 1991; Назарова, 2003).

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

съемка бентоса и начат мониторинг сообществ (Генельт-Яновский, Назарова, 2008)

В настоящее время вид *Macoma balthica* (*sensu lato*) по результатам аллозимного анализа разделяют на два подвида: *M. b. balthica*, обитающий в северной части Тихоокеанского региона, и *M. b. rubra* из Северо-Восточной Атлантики. Однако в морях, связанных с Атлантикой, существуют очаги распространения тихоокеанской формы. Так, в Балтийском и Баренцевом море Атлантическая и Тихоокеанская формы сосуществуют и образуют гибриды (Väinölä, 2003). В Белом море встречается *M. b. balthica*, и лишь в устье Онеги было обнаружено два экземпляра *M. b. rubra* (Nikula, Strelkov, Väinölä, 2007).

Тут должно быть что-то про: актуальность темы степень ее разработанности цели и задачи научная новизна теоретическая и практическая значимости работы методология и методы исследования положения, выносимые на защиту степень достоверности и апробацию результатов

2 Материал и методика

2.1 География исследований

2.1.1 Белое море

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

В районе губы Чупа исследования проводили на 4 участках (рис. 2) в ходе экспедиций кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Два участка были расположены на литорали острова Кереть — в Сухой салме и бухте Ключиха. Один участок был расположен на материковой литорали пролива Подпахта и один — в бухте Лисьей.

Также в работе использованы данные ББС «Картеш» ЗИН РАН по обилию маком в губах Медвежья и Сельдянная (Varfolomeeva, Naumov, 2013) (рис. 2).

2.1.2 Баренцево море

Материал в акватории Баренцева моря был собран в ходе студенческой баренцевоморской экспедиции СПбГУ. Всего было исследовано 8 участков — 2 в Кольском заливе (рис. ??) и 6 в прибрежной зоне Восточного Мурмана (рис. ??). Участки литорали в Кольском заливе были расположены на побережье в районе Абрам-мыса и в Пала-губе, в районе города Полярный. На Восточном Мурмане исследованные участки литорали были расположены в губах Гавриловская, Ярнышная, Дальнезеленецкая, Шельпинская, Порчиха и Ивановская.

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

2.2 Характеристика местообитаний

Для всех участков было составлено физиономическое описание.

Удобной комплексной оценкой гидродинамики региона и условий питания детритофагов служат показатели состава грунта. Поэтому на ряде исследованных участков были отобраны образцы грунта. В экспедиции после отбора из грунта выбирали крупных животных (червей, раков, моллюсков, приапулид), образцы высушивали и упаковывали для отправки в город. В городе образцы досушивали в термостате при температуре 105°C до момента, когда масса образца переставала изменяться. Из каждого образца брали по три

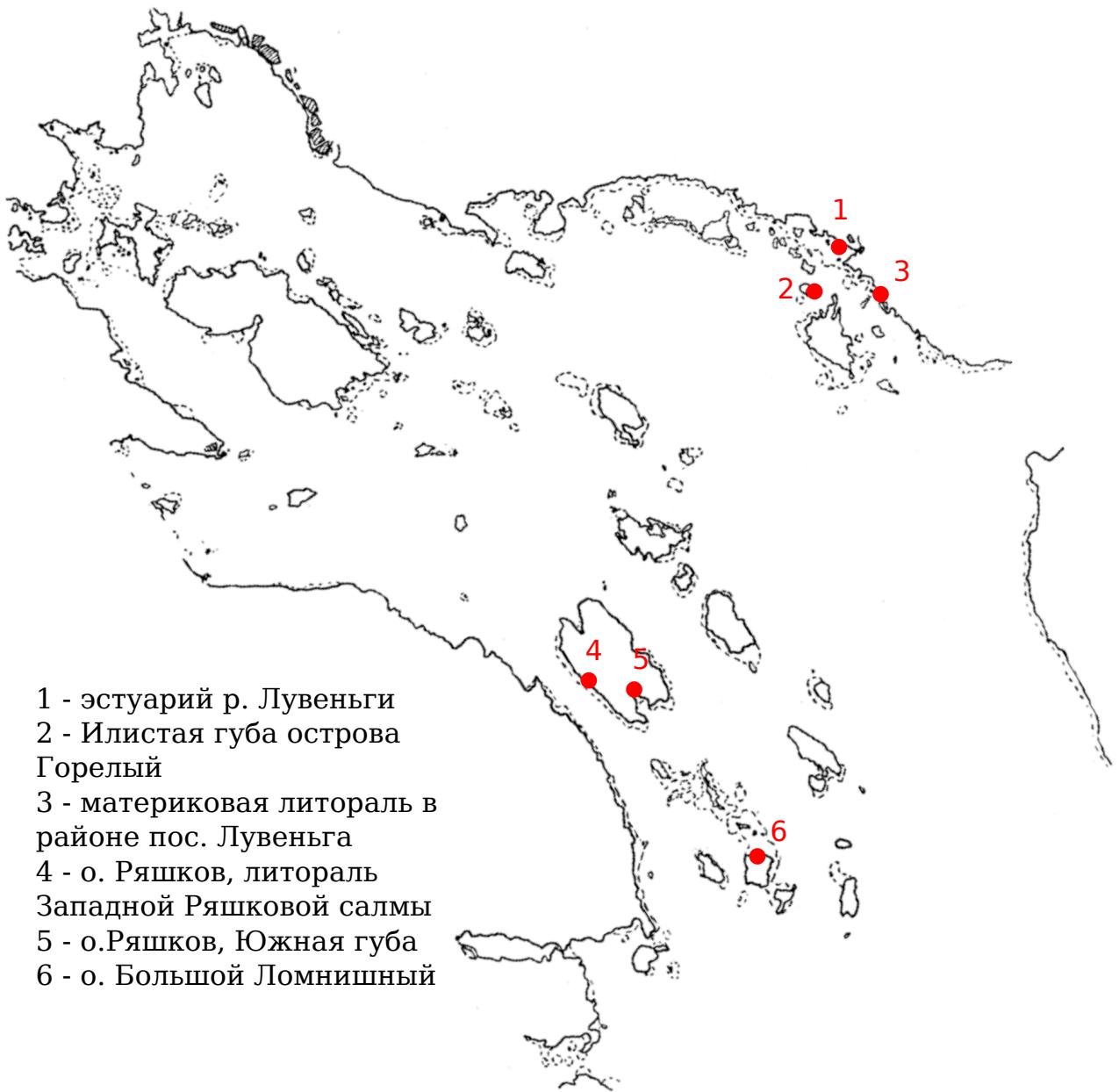


Рис. 1. Исследованные участки в вершине Кандалакшского залива Белого моря



Рис. 2. Исследованные участки в районе губы Чупа Белого моря

навески грунта для определения содержания органических веществ. Навески помещали в муфельную печь с температурой 450°C на 8 часов. После сжигания навески повторно взвешивали, и по разнице масс определяли массовую долю органических веществ в грунте. По трем навескам рассчитывали среднюю массовую долю для каждого образца.

Оставшийся грунт использовали для определения гранулометрического состава. Для этого грунт взвешивали, после чего просеивали в сухом состоянии через колонку сит (диаметр ячеи: 10 – 5 – 3 – 1 – 0,5 – 0,25 мм). Частицы размером менее 0,25 мм просеивали через сито с диаметром ячей 0,1 мм с использованием струи воды, после чего оставшиеся на сите — высушивали при температуре 105°C. Каждую фракцию частиц взвешивали, и определяли их массовую долю. Поскольку доля частиц размером менее 0,1 мм составила менее 5% во всех образцах, то дальнейшее разделение этой фракции по размеру не проводили. При описании гранулометрического состава грунта использовали классификацию И. Л. Безрукова и А. Н., Лисицына для морских водоемов (таблица 1, Безруков, Лисицын, 1960).

Таблица 1. Классификация фракций грунта по размеру частиц (Безруков, Лисицын, 1960)

| Размер фракции, мм | Название фракции |
|--------------------|--------------------------|
| > 10 | Крупный и средний гравий |
| 10 – 5 | Мелкий гравий |
| 5 – 3 | Очень мелкий гравий |
| 3 – 1 | Очень крупный песок |
| 1 – 0,5 | Крупный песок |
| 0,5 – 0,25 | Средний песок |
| 0,25 – 0,1 | Мелкий песок |
| 0,1 – 0,05 | Крупный алеврит |
| 0,05 – 0,01 | Средний алеврит |
| 0,01 – 0,005 | Мелкий алеврит |
| < 0,005 | Пелит |

2.3 Описание сообществ, включающих *Macoma balthica*

А что тут про Беломорских?..

На каждом участке в акватории Баренцева моря исследовали все горизонты литорали, представленные мягкими грунтами. На каждом горизонте отбирали от 5 до 87 проб (табл. ??). Таким образом, всего было составлено 16 описаний.

Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью 1/30 м², из которой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата 1/20 м². Отобранные пробы промывали на сите с диаметром ячей 1 мм. После промывки из проб выбирали всех особей *Macoma balthica* и представителей сопутствующего макрозообентоса для определения состава сообщества. Представителей сопутствующего макрозообентоса определяли до минимально возможного таксона.

Для сравнения видового состава сообщества использовали коэффициент Жаккара. Результаты визуализировали при помощи кластерного анализа методом ближайшего соседа. Для оценки влияния факторов использовали многомерное шкалирование MDS в сочетании с анализом сходства ANOSIM. Анализы проводили в программе PaSt (Hammer, Harper, Ryan, 2001).

2.4 Изучение микрораспределения *Macoma balthica*

квадраты на Белом

квадраты на Баренцевом При оценке распределения особей в губе Порчиха в 2007 г. было отобрано 32 пробы рамкой 1/30м², причем пробы брались вплотную друг к другу 4 рядами по 8 шт.

Вторая схема изучения распределения особей *Macoma baltica* была проведена по методике, описанной Трэшем (Thrush, Hewitt, Pridmore, 1989) с изменением масштаба. Исследования были проведены в августе 2007 г. на илисто-песчаной литорали кутовых участков губ Восточного Мурмана — Ярнышной и Дальнезеленецкой, и в октябре 2007 г. на литорали Пала-губы (Кольский залив). Для Дальнезеленецкой губы съемка была повторена в августе 2008 года двукратно.

В каждой точке отбиралось по 36 проб площадью 1/30 м², расположенных в пределах участка размером 7,5 × 12 м. Координаты каждой пробы были определены в декартовой системе координат в метрах, один из углов участка служил точкой отсчета. В дальнейшем пробы промывали на сите с диаметром ячей 1 мм. В лаборатории были выбраны и подсчитаны все моллюски, ракообразные и приапулиды.

При дальнейшей обработке данных для каждого участка подсчитывали индекс структурности (отношение дисперсии к средней арифметической). Для анализа размеров агрегаций были построены коррелограммы, основанные на коэффициенте пространственной автокорреляции Морана (Bjornstad, 2013). Достоверность коэффициентов определяли пермутационным методом. Наличие градиентов определяли с использованием корреляционного анализа Кенделла между координатами проб и обилием вида в каждой пробе. Все статистические анализы проводили в статистической среде R (R Core Team, 2014) с 95% доверительной вероятностью ($P < 0,05$).

2.5 Изучение структуры поселений *Macoma balthica*

Изучение размерной структуры поселений маком проводили на всех участках. Для этого у всех моллюсков в пробах под бинокуляром измеряли максимальный линейный размер (длину) с точностью 0,1 мм.

На каждом участке в акватории Баренцева моря исследовали все горизонты литорали, представленные мягкими грунтами. На каждом горизонте отбирали от 5 до 87 проб (табл. ??). Всего было составлено 16 описаний.

Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью 1/30 м², из

| участок | годы наблюдения | обследованные горизонты литорали | количество проб в однократной съемке | площадь пробоотборника |
|---|-----------------------|----------------------------------|--------------------------------------|------------------------|
| о. Горелый Лувенъгских шхер | 1992 – 2012 | ВГЛ, СГЛ, НГЛ | 1-3 | 1/30, 1/10 |
| Материковая литораль в районе пос. Лувенъга | 1992-2000, 2002, 2004 | ВГЛ, СГЛ, НГЛ | 12-20 | 1/30 |
| Эстуарий р. Лувенъги | 1992 – 2012 | СГЛ | 3 | 1/10 |
| Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова | 1994 – 2012 | СГЛ | 2 | 1/10 |
| Южная губа о. Ряшкова | 2001 – 2012 | НГЛ | 9-16 | 1/30 |
| о. Ломнишный | 2007 – 2012 | НГЛ | 5-10 | 1/30 |

Таблица 2. Структура материала по динамике поселений *Macoma balthica* вершины Кандалакшского залива

которой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата 1/20 м². Отобранные пробы промывали на сите с диаметром ячей 1 мм. После промывки из проб выбирали всех особей *Macoma balthica*.

Маком измеряли с точностью 0,1 мм и взвешивали с точностью 10 мг. У всех особей измеряли максимальный линейный размер (длину). В дальнейшем по этим данным строили графики размерной структуры поселений.

Кроме того, у моллюсков подсчитывали количество меток зимней остановки роста, которое принимали как возраст моллюсков — число прожитых зим (например, 4+ это особи возрастом от 4 до 5 лет). Таким образом были получены оценки возрастной структуры поселений *M. balthica*.

2.6 Изучение динамики поселений *Macoma balthica*

2.6.1 Белое море

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

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

Структура материала представлена в таблице 2.

На каждом исследованном участке отбирали 3 – 25 проб площадью 1/30 – 1/10 м²,

которые затем промывали на сите с диаметром ячей 0,5 – 1 мм. В пробах учитывали всех особей *Macoma balthica*, у которых в дальнейшем измеряли максимальный линейный размер (длину) с точностью 0,1 мм.

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

В дальнейшем рассчитывали показатели средней численности маком на квадратный метр (плотность поселения) и размерно-частотное распределение особоей. Для построения размерно-частотного распределения шаг размерного класса составлял 1 мм.

В дальнейшем при анализе мы работали с особями с длиной раковины более 1,0 мм по двум причинам. Во-первых, для того чтобы сделать сравнимыми результаты с разных участков, где пробы промывались на ситах с разным диаметром ячей. Во-вторых, пробы отбирали в середине лета, то есть к этому моменту молодь этого года частично осела, то есть оценка численности данной группы будет некорректна. Мы считаем корректной такую редукцию материала, поскольку для Белого моря показано, что успешность пополнения поселений молодью в первую очередь зависит от выживаемости спата зимой ([тут ссылка на каких-то Максимовича-Герасимову. 2004 - БиНИИ? или 2012 - Hydrobiology](#)).

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

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

2.7 Баренцево море

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

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

В 2002 году была заложена сетка из 8 станций (рис. ??). В пределах каждой станции отбирали 3 пирамиды рамок $1/245 + 1/30 \text{ м}^2$. Пробы площадью $1/245 \text{ м}^2$ промывали на сите с диаметром ячей 0,5 мм, внешние пробы площадью $1/30 \text{ м}^2$ — на сите с диаметром

ячей 1 мм. Для проб площадью $1/245 \text{ м}^2$ проводили полную количественную разборку с последующей таксономический идентификацией особей и их подсчетом. В пробах площадью $1/30 \text{ м}^2$ учитывали крупные виды Polychaeta и всех Bivalvia. Также в районе каждой станции отбирали по 3 – 5 проб площадью $1/10 \text{ м}^2$, которые также промывали на сите с диаметром ячей 1 мм, для учета двустворчатых моллюсков. У всех двустворчатых моллюсков измеряли длину раковины с точностью 0,1 мм. На каждой станции в 5 рамках площадью $1/4 \text{ м}^2$ проводился визуальный учет *Arenicola marina*.

В 2003 году съемка была повторена в полном объеме и введена 9 станция, на которой отбирали только пробы для учета моллюсков (рис. ??). В последующие годы отбирали пробы на трех станциях из 8 (№1 – 3, рис. ??). В 2008 году отбирали пробы только для исследования двустворчатых моллюсков.

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

2.8 Изучение линейного роста *Macoma balthica*

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

У всех особей *Macoma balthica* в пробах ($1/30$ или $1/20 \text{ м}^2$, промывка на сите с диаметром ячей 1 мм) измеряли длину (наибольший линейный размер) раковины и (по меткам роста) ее значения в период каждой зимней остановки роста с точностью 0,1 мм. Полученные для каждой станции измерения особей были сведены в описание возрастной структуры по схеме, представленной в табл. 3. Таким образом, всего было получено 14 описаний, условно характеризующих отдельные поселения маком. Как видно из данных табл. 3, каждое из описаний содержало результаты реконструкции динамики средней длины раковины маком в генерациях. Эти данные мы использовали для сравнительного анализа характера линейного роста моллюсков в поселениях и расчета величин группового годового прироста особей в генерации (как разность средних длин раковин моллюсков в последовательные моменты зимней остановки роста).

Возрастные ряды аппроксимировали при помощи линейной модификации уравнения Берталанфи: $L_t = L_{max} \times (1 - e^{(-k(t-t_0))})$, где L_{max} , k , t_0 – коэффициенты, t – возраст, а L_t – длина раковины моллюска в возрасте t . Сравнительный анализ кривых роста произведен с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели. В качестве меры расстояния использовали отношение величины статистики F (частное от деления остаточной варианса относительно кривой роста на сумму остаточных вариансов относительно частных моделей роста) к 5%-ному квантилю F -распределения (Н. Максимович, 1989).

Структуру вариансы величин группового годового прироста анализировали при по-

Таблица 3. Пример треугольной матрицы с данными по росту моллюсков

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

Примечания: t — возраст моллюска; N — количество особей данного возраста, экз.; L_{min} — минимальная длина особей данного возраста, мм; L_{max} — максимальная длина особей данного возраста, мм; L_{aver} — средняя длина моллюсков данного возраста, мм; m_L — ошибка средней; L_k 1к – 13к — длина колец остановки роста; L_{kaver} — средняя длина данного кольца остановки роста, мм; m_{L_k} — ошибка средней; L_{kmin} — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм; L_{kmax} — максимальная длина данного кольца остановки роста. В таблице приведены средние длины данного кольца у моллюсков определенного возраста.

Выделения: синий — средневзвешенный возрастной ряд для маком в данном поселении; красный — возрастной ряд отдельной генерации маком; желтый — средний годовой прирост моллюсков в определенном возрасте

мощи двухфакторного дисперсионного анализа. Как факторы влияния рассматривали начальную для данного интервала среднюю длину раковины, местообитания (участок) и метеографический уровень положения станции (горизонт литорали). В статистических расчетах ориентировались на уровень значимости критерия $\alpha < 0,05$.

3 Характеристика района исследования

3.1 Географическое и физиономическое описание

3.1.1 Баренцево море

Северное Нагорное

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

Ретинское

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

Печенга

Губа Гаврилово Гаврилово — наиболее западная губа из исследованных нами участков на Восточном Мурмане. Эта губа с достаточно широким входом, свободно открывающаяся в Баренцево море. Восточную ее часть несколько закрывает от прибоя мыс, формирующий

«горло», несколько суженное относительно основной части. В восточной части кута губа формирует узкий отрог длиной около 200 м, по которому течет ручей, распадающийся в центральной части губы в среднем горизонте литорали на два рукава, и сливающиеся ниже обратно в единое русло. Ширина литорали в данной губе составляет 500 м (без учета отрога, дно которого полностью обнажается в отлив) Верхний горизонт литорали на данном участке представлен каменисто-галечной россыпью. Средний горизонт литорали представляет собой обширную илисто-песчаную отмель с отдельными камнями и валунами. В основном камни и валуны сконцентрированы вдоль русла ручья. Нижний горизонт литорали представлен песчаным пляжем.

Губа Ярнышная Губа Ярнышная представляет собой одну из крупнейших губ Восточного Мурмана, ее длина составляет около 5 км. Вход в губу свободно открыт в Баренцево море. Берега губы сильно изрезаны. В кут губы Ярнышной впадает два крупных ручья — Ярнышный и Бобровый. По мере продвижения в кут губы, скальная и каменистая литораль переходит в каменисто-песчаную и илисто-песчаную. Исследованный участок расположен в юго-восточной части кута губы в районе впадения ручья Ярнышный. На участке исследования средний горизонт литорали представлен илисто-песчанным пляжем с отдельными валунами, поросшими фукоидами (*Fucus vesiculosus*). В среднем и нижнем горизонте литорали вдоль русла ручья были остатки умершего плотного поселения *Mytilus edulis* («мидиевая банка»), поэтому в период исследования в данном биотопе грунт был черный с запахом сероводорода.

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

Губа Шельцино Шельцино представляет собой большую губу с широким горлом, в котором расположен один крупный и несколько мелких островов. В юго-восточной части губа продолжается длинным (около 400 м) узким отрогом, полностью обнажающимся в отлив. Именно в этом отроге и происходил пробоотбор. По литорали отрога протекает

небольшой ручей, не формирующий четкого русла. Летом вдоль ручья развиваются мас-совые скопления зеленой водоросли рода *Enteromorpha*. Верхняя и средняя литораль пред-ставляют собой песчаный пляж с отдельными камнями и валунами. В среднем горизонте на камнях появляются водоросли. Нижний горизонт литорали оккупирован плотным по-селением мидий *Mytilus edulis* на грунте.

Губа Порчиха Порчиха — крупная губа, закрытая от моря островом Большой Оле-ний. Кутовая часть разделена скальным мысом на две части. Одна из них направлена на юг, вторая на запад. Наши исследования проводились в западной части губы. В эту часть губы впадает полноводный ручей, имеющий на литорали оформленное русло. Верхний гори-зонт литорали представлен гравийной россыпью. Средний горизонт — илисто-песчаным пляжем с отдельными лежащими на поверхности камнями, поросшими бурыми водорос-лями *Fucus vesiculosus*. При этом в грунте также присутствует гравий и крупная галька, полностью погруженная в песок. Нижний горизонт литорали представлен плотным посе-лением *Fucus vesiculosus*.

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

3.2 Характеристики грунта

3.2.1 Баренцево море

Анализ гранулометрического состава грунта позволяет косвенно оценивать интенсив-ность гидродинамики и, следовательно, условия питания моллюсков на исследованных участках. Кроме того, наличие доступного дегрита можно оценивать с помощью опреде-ления концентрации органических веществ в грунте. По соотношению частиц различного размера в грунте на всех участках преобладает (более 50 %) песчаная фракция (табл. 4).

Гравий присутствует на всех участках, кроме Пала-губы. Доля гравия может дости-гать 30 %. Интересно, что участки со значительным ($> 10\%?$) содержанием гравия — на-более восточные из всех изученных. Доля илистых фракций обычно невелика, лишь на литорали Абрам-мыса и в сублиторали губы Ивановская она превышает 10 %. Из всех ис-

Таблица 4. Соотношение основных включений в грунте на участках

| Участок | гравий | песок | алевриты и пелиты |
|------------------|--------|-------|-------------------|
| Абрам-мыс | 1,13 | 52,41 | 44,16 |
| Пала-губа | 0 | 99,00 | 1,0 |
| Гаврилово | 0,04 | 98,41 | 0,74 |
| Ярнышная | 3,09 | 95,02 | 0,99 |
| Дальнезеленецкая | 0,31 | 98,27 | 0,82 |
| Шельпино | 30,10 | 67,62 | 1,60 |
| Порчиха | 25,63 | 74,78 | 1,68 |
| Ивановская | 17,22 | 70,50 | 11,09 |

Примечание: указана доля частиц, %

следованных участков только Абрам-мыс представляет собой типичную илисто-песчаную отмель, поскольку доля песка и алевритов и пелитов практически одинаковая и близка к 50 %. Более детальное рассмотрение гранулометрического состава грунта показало, что по соотношению различных песков участки неоднородны (табл. 6).

Таблица 5. Гранулометрический состав грунта на исследованных участках в Баренцевом море

| Участок | крупный и средний гравий > 10 | мелкий гравий 10 – 5 | очень мелкий гравий 5 – 3 | очень крупный песок 3 – 1 | крупный песок 1 – 0,5 | средний песок 0,5 – 0,25 | мелкий песок 0,25 – 0,1 | алевриты и пелиты < 0,1 |
|------------------|----------------------------------|-------------------------|------------------------------|------------------------------|--------------------------|-----------------------------|----------------------------|----------------------------|
| Абрам-мыс | 0 | 0,77 | 0,35 | 2,84 | 6,82 | 6,74 | 36,01 | 44,16 |
| Пала-губа | 0 | 0 | 0 | 24,45 | 13,91 | 26,00 | 34,63 | 1,00 |
| Гаврилово | 0 | 0 | 0,04 | 4,58 | 23,80 | 58,42 | 11,61 | 0,74 |
| Ярнышная | 0,20 | 0,17 | 2,72 | 32,03 | 29,66 | 19,02 | 14,31 | 0,99 |
| Дальнезеленецкая | | 0,08 | 0,22 | 7,81 | 36,20 | 38,26 | 16,00 | 0,82 |
| Шельпино | 16,06 | 10,28 | 3,77 | 7,96 | 22,76 | 22,45 | 14,46 | 1,60 |
| Порчиха | 7,48 | 11,62 | 6,54 | 26,17 | 16,84 | 12,74 | 19,03 | 1,68 |
| Ивановская | 6,06 | 7,10 | 4,06 | 16,70 | 9,27 | 8,88 | 35,65 | 11,09 |

Примечание: указана доля частиц, %

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

Таблица 6. Содержание органических веществ в грунте на исследованных участках в Баренцевом море

| участок | Абрам-мыс | Пала-губа | Гаврилово | Ярнышная | Дальнезеленецкая | Шельпино | Порчиха | Ивановская |
|---------|-----------|-----------|-----------|----------|------------------|----------|---------|------------|
| | 1,58 | 0,12 | 0,50 | 0,65 | 0,39 | 0,82 | 0,70 | 1,38 |

Примечание: указано содержание органических веществ в грунте, %

4 Биотический фон в сообществах *Macoma balthica*

Всего на исследованных участках нами было обнаружено 48 таксонов беспозвоночных (таблица 7). При этом в пределах каждого из горизонтов литорали были встречены все таксоны.

Таблица 7: Состав сообществ на исследованный участках литорали Баренцева моря

| участок | Абрам-мыс | Пала-губа | Гаврилово | Ярнышная | Дальне-зеле-нейц-кая | Шельпино | Порч-ниха | Ива-нов-ская |
|-------------------------|-----------|-----------|-----------|----------|----------------------|----------|-----------|--------------|
| горизонт литорали | C H | C H | C H | B C H | C | B C | C | ВСЛ |
| Turbellaria | | | | | | | | |
| Turbellaria varia | | | | | | + | + | |
| Nemertini | | | | | | | | |
| Amphiporus lactiflorens | | | | + | | | | |
| Lineus gesserensis | | + | | | | | + | |
| Lineus ruber | | | | | | | + | |
| Nemertini varia | + | | ++ | ++ | + | + | + | |
| Priapulida | | | | | | | | |
| Priapulus caudatus | | + | | | + | | | + |
| Oligochaeta | | | | | | | | |
| Capitella capitata | + | ++ | + | | + | | + | |
| Enchytraeidae varia | | + | ++ | ++ | + | + | + | |
| Nais sp. | | | | | | ++ | | |
| Oligochaeta gen. sp. | | | | | + | | | |
| Paranais littoralis | | | | + | + | | | |
| Tubifex costatus | ++ | + | + | ++ | + | | | + |
| Tubificidae varia | + | | | | | | | |
| Tubificoides benedeni | | ++ | + | + | + | | + | + |
| Polychaeta | | | | | | | | |
| Alitta virens | + | | | | | | | |

продолжение таблицы 7 на следующей странице

продолжение таблицы 7

| участок | Абрам-мыс | Пала-губа | Гаврилово | Ярнышная | Дальне-зеле-ненец-кая | Шельпино | Порч-ниха | Ива-нов-ская |
|----------------------------------|-----------|-----------|-----------|----------|-----------------------|----------|-----------|--------------|
| горизонт литорали | C H | C H | C H | B C H | C | B C | C | ВСЛ |
| <hr/> | | | | | | | | |
| <i>Arenicola marina</i> | | | | + | + | ++ | | |
| <i>Clitellio arenarius</i> | + | | ++ | ++ | + | + | + | |
| <i>Eteone longa</i> | | ++ | | | | | | |
| <i>Fabricia sabella</i> | + | + | + | ++ | + | ++ | | + |
| <i>Nainereis quadricuspida</i> | | | | | + | | + | |
| <i>Nereis pelagica</i> | | + | | | | | | |
| <i>Nereis sp.</i> | | ++ | | | | | | |
| <i>Pectinaria koreni</i> | | + | | | | | | |
| <i>Phyllodoce groenlandica</i> | | + | | | + | | | |
| <i>Polydora quadrilobata</i> | | | | | + | | | |
| <i>Pygospio elegans</i> | + | ++ | ++ | + | + | ++ | + | |
| <i>Sabellidae varia</i> | | ++ | | | | | | |
| <i>Scalibregma infundibulum</i> | | | | | + | | | |
| <i>Scoloplos armiger</i> | + | | + | + | + | | + | |
| <i>Spio sp.</i> | | | | | | | | + |
| <i>Travisia forbesii</i> | | | | ++ | | | | |
| Isopoda | | | | | | | | |
| <i>Jaera sp.</i> | | | | + | | + | | |
| Amphipoda | | | | | | | | |
| <i>Gammarus sp.</i> | ++ | ++ | | ++ | + | | | |
| <i>Hyale prevosti</i> | | + | | | | | | |
| <i>Pseudolibrotus littoralis</i> | | | | | + | | | |

продолжение таблицы 7 на следующей странице

продолжение таблицы 7

| участок | Абрам-мыс | Пала-губа | Гаврилово | Ярнышная | Дальнезеленецкая | Шельпино | Порчниха | Ивановская |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------|----------|------------------|----------|----------|------------|
| горизонт литорали | C H | C H | C H | B C H | C | B C | C | ВСЛ |
| Decapoda | | | | | | | | |
| Crangon crangon | | + | | | | | | |
| Diptera | | | | | | | | |
| Chironomidae varia | ++ | + | + | +++ | + | ++ | + | |
| Gastropoda | | | | | | | | |
| Epheria vincta | | + | | | | | | |
| Hydrobia ulvae | + | ++ | | + | | | + | |
| Littorina gr. obtusata | | | | | | | | |
| Littorina gr. saxatilis | + | ++ | | + | | + | | |
| Onoba aculeas | | + | | + | | | | |
| Skineopsis planorbis | | | | + | | | | |
| Bivalvia | | | | | | | | |
| Cerastoderma edule | | ++ | | + | + | | + | |
| Macoma balthica | ++ | ++ | ++ | +++ | + | ++ | + | + |
| Mya arenaria | | | | ++ | + | | + | + |
| Mytilus edulis | ++ | ++ | + | +++ | + | ++ | + | |
| Turtonia minuta | | | | | | | + | |

Более трети таксонов (17 из 48) - это редкие виды (встречены в одном описании), и лишь *Macoma balthica* встречается во всех описаниях. Количество таксонов на участке колебалось от 6 (верхняя сублитораль губы Ивановская) до 22 (средний горизонт литорали губы Дальнезеленецкая). По соотношению таксонов на всех участках преобладали Polychaeta.

Классификация участков по видовому составу была проведена при помощи кластеризации методом ближайшего соседа по коэффициенту Жаккара. Сходство по видовому со-

ставу чрезвычайно низко. Так, даже на уровне 50% сходства выделяется лишь две группы — литораль губы Шельпино и средний горизонт литорали губ Дальнезеленецкая и Порчниха (рис. 3). На еще более низком уровне сходства (40%) выделяется литораль Пала-губы и губы Гаврилово.

Возможно, что была выбрана слишком дробная единица анализа, и посмотрим как разложатся полные описания сообществ по изученных участкам литорали (рис. 4. На 50% уровне сходства было выделено одна группа участков — губы Ярнышная, Дальнезеленецкая и Порчниха. На более низком уровне сходства (40%) к первой группе участков добавляется губа Гаврилово, и выделяется вторая группа сходных участков — Абрам-мыс и губа Шельпино. Однако если в первой группе находятся участки, сближенные географически, то во вторую попали участки из разных акваторий.

Влияние фактора гранулометрического состава грунта на состав сообщества было оценено с помощью анализа сходства ANOSIM. Градации фактора были заданы как илистопесчаная, песчаная и гравийно-песчаная литораль, а в качестве меры сходства использовали коэффициент Жаккара. В результате не было обнаружено достоверного влияния данного показателя на видовой состав сообщества ($R = 0,053, p = 0,36$).

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

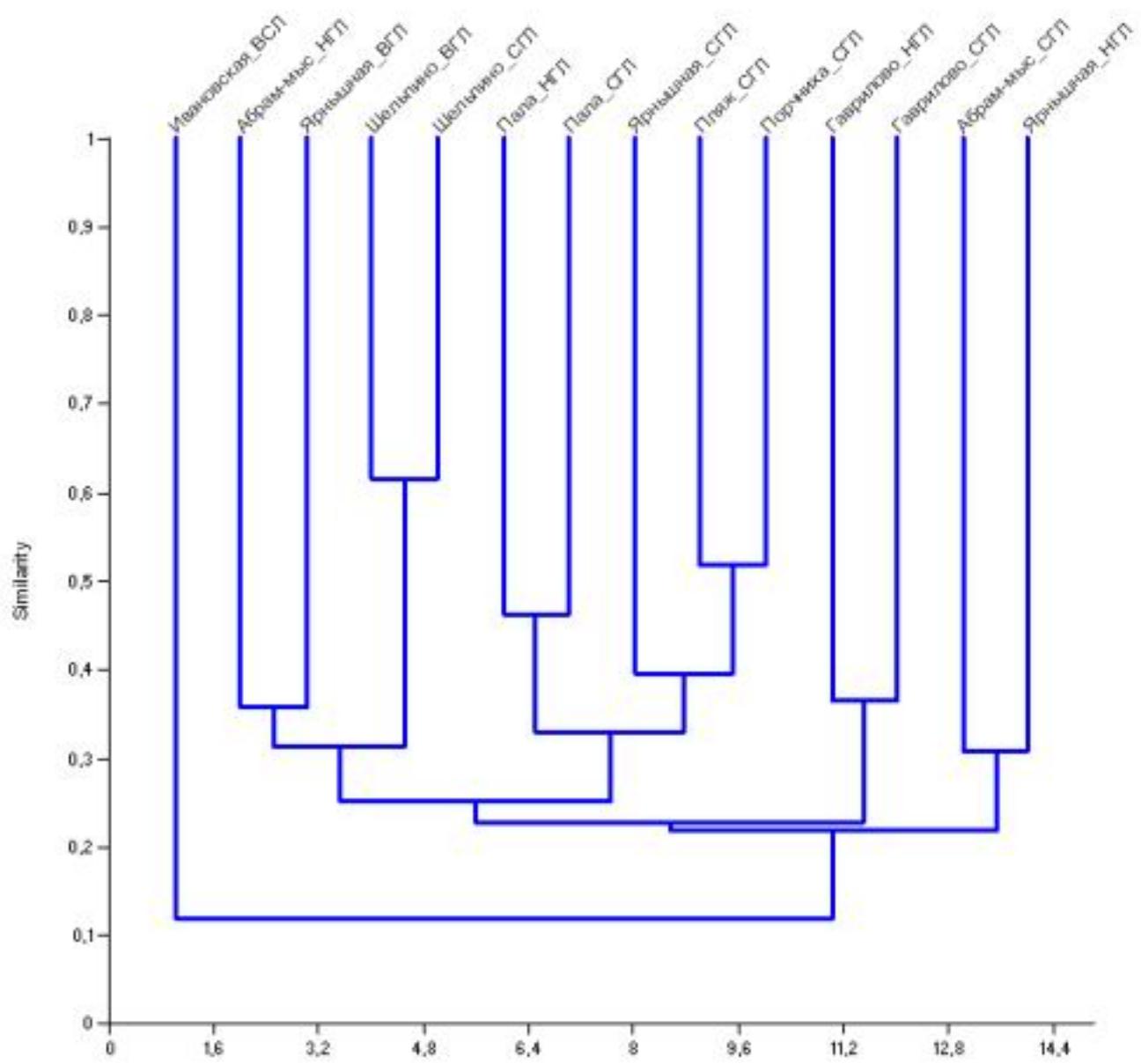


Рис. 3. Классификация отдельных горизонтов литорали по видовому составу
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара

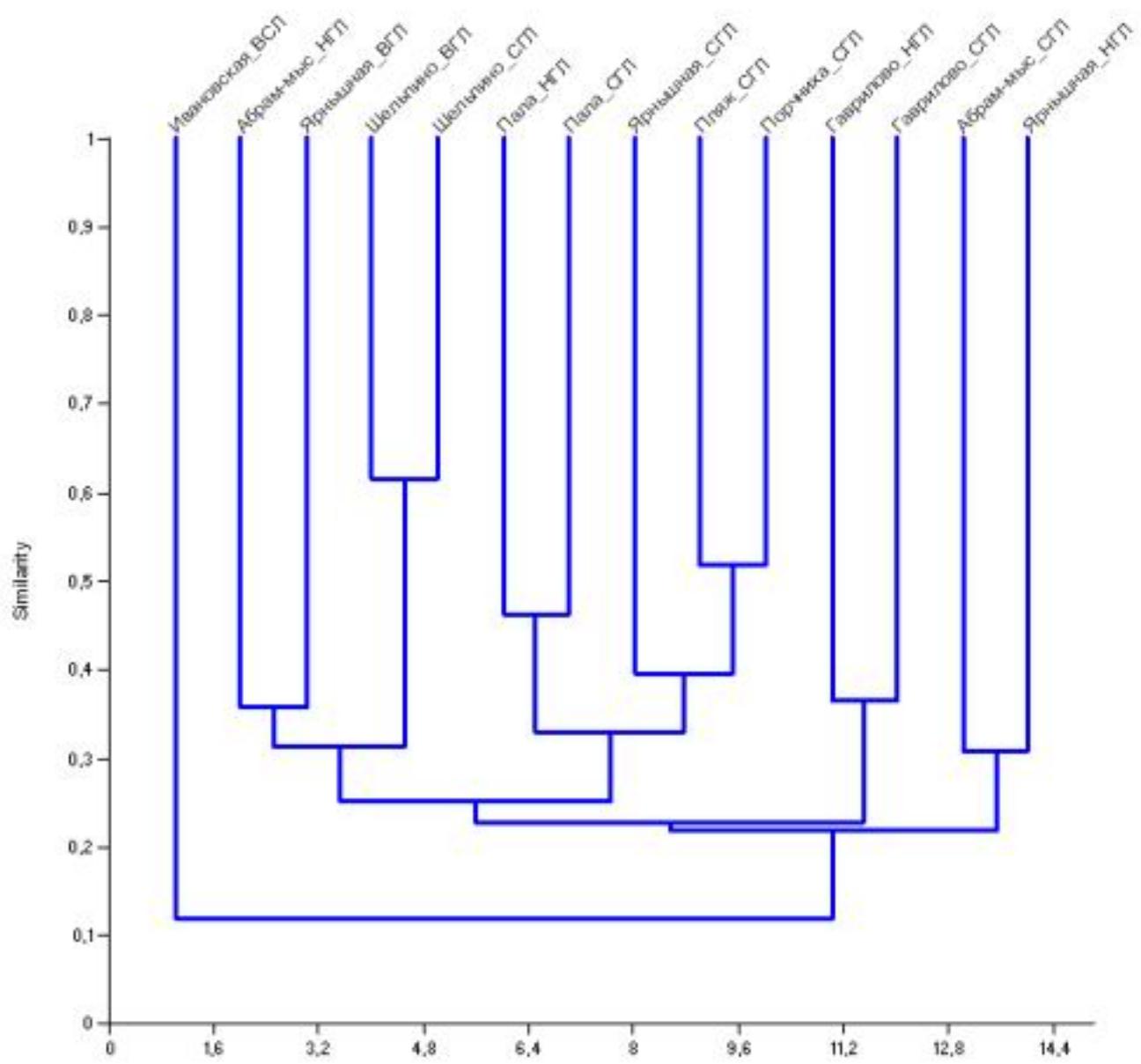


Рис. 4. Классификация участков по видовому составу
Кластеризация по методу ближайшего соседа с использованием коэффициента Жаккара. По оси ординат — коэффициент Жаккара

5 Микрораспределение

5.1 Пала-губа

Описание микрораспределения макробентоса проводили при помощи метода пространственных автокорреляций с использованием индекса Морана (Thrush, Hewitt, Pridmore, 1989). На литорали Пала-губы достоверные пятна агрегации были обнаружены для *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule* и *Priapulus caudatus*.

Особи *M. balthica* формируют скопления размером около 2 – 4 м (рис. 5). Наличие серии достоверно отрицательных значений индекса автокорреляции Морана для больших расстояний свидетельствует о наличии либо градиентного изменения численности, либо крупной агрегации с нечеткими краями. Наличие градиентного изменения обилия в направлении к руслу ручья было показано с использованием коэффициента корреляции Кендалла ($\tau = 0,55$; $p = 3,48 \times 10^{-6}$). Распределение маком по биомассе соответствует распределению по численности. Также корреляционный анализ Кендалла показал градиентное уменьшение биомассы в направлении от моря ($\tau = -0,4$; $p = 0,0005$).

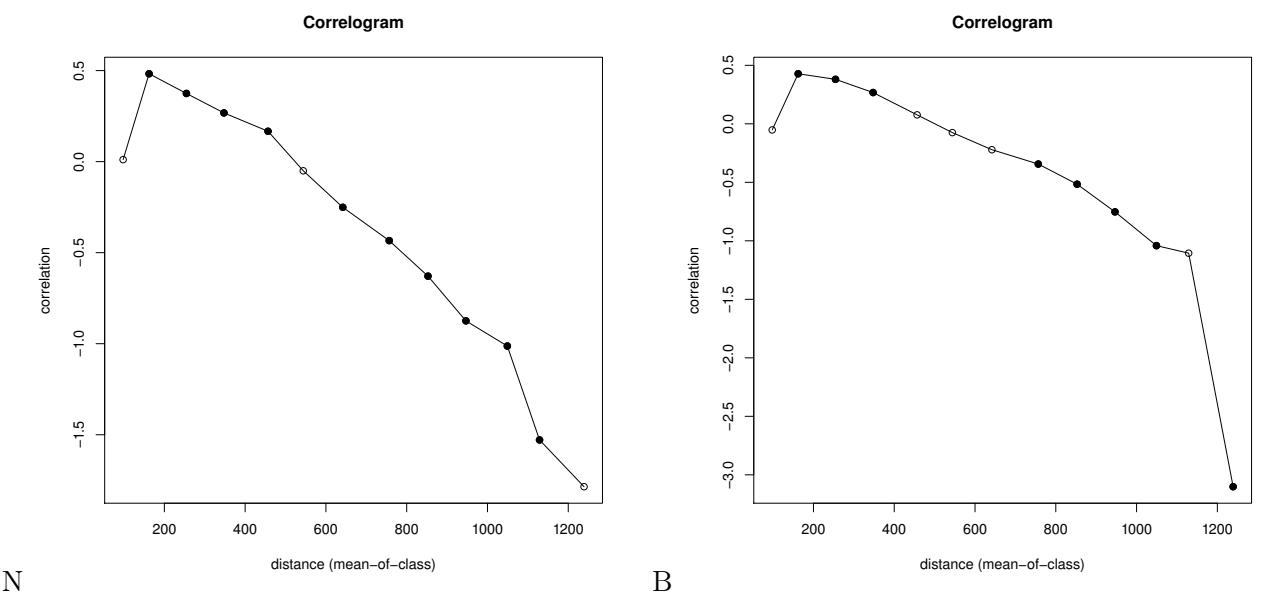


Рис. 5. Микрораспределение *Macoma balthica* на литорали Пала-губы

С *C. edule* непонятно что (рис. 6). По биомассе – агрегация около 4 м. А численность – при тех же 4 м – отрицательная автокорреляция. Я было решила что это значит что они сидят по штуке на расстоянии 4м? но кажется это фигня. И такие же картинки для Макомы, Церастодермы и Гаммаруса в Дальнезеленецкой (рис. 7).

P. caudatus на литорали Пала-губы формирует агрегации размером 2 и 4 м (рис. 8). Наличие градиента численности, предполагаемого по значениям индекса Морана было подтверждено коэффициентом Кендалла ($\tau = -0,4$; $p = 0,001$) – градиент был направлен от ручья.

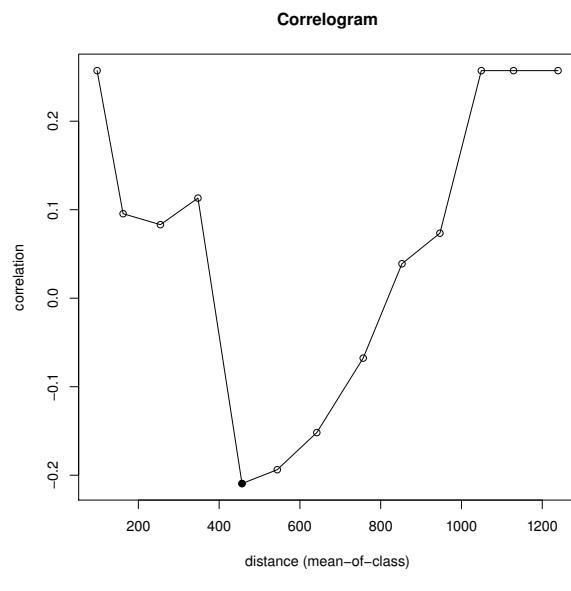


Рис. 6. Микрораспределение *Cerastoderma edule* на литорали Пала-губы

5.2 Дальнезеленецкая

По данным 2007 – 2008 годов на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкая достоверные пятка агрегации были обнаружены для следующих видов: *Mya arenaria* (2007, 2008 годы), *Mytilus edulis* (2008), *Pseudalibrotus littoralis* (2008).

Mya arenaria формирует устойчивые скопления размером 1,5 – 2,5 м (рис. 9). Кроме того, встречаются пятна размером около 9 метров.

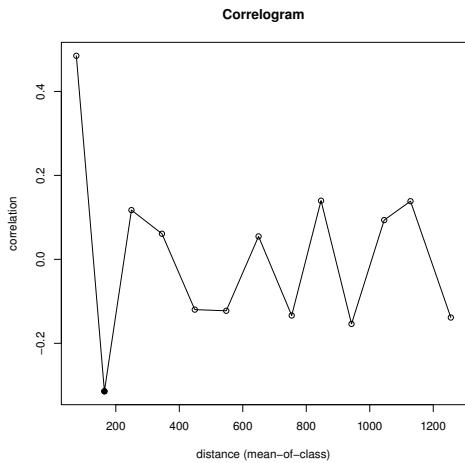
Mytilus edulis формирует пятна агрегации размером около 10 м (рис. 10). Интересно, что для мидий коррелограммы, полученные по данным о численности и о биомассе, не совпадают. По данным о биомассе мидий, скопления данных моллюсков размером около 1 метра на литорали располагаются на расстоянии около 7 метров.

P. littoralis формирует скопления размером около 3 метров (рис. 11).

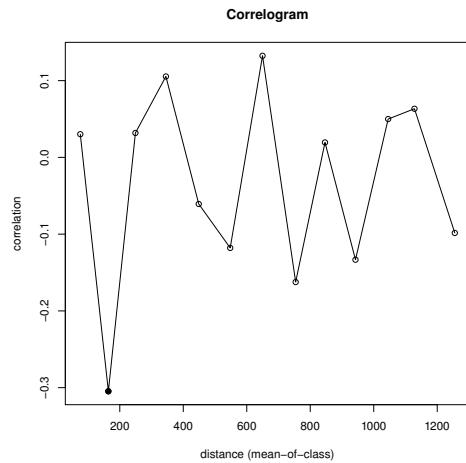
5.3 Ярнышная

В губе Ярнышная агрегированное распределение было отмечено только для *Mytilus edulis* (рис. 12), размер пятен составлял 1 – 5 метров. Наличие серии достоверно отрицательных значений индекса автокорреляции Морана для больших расстояний свидетельствует о наличии либо градиентного изменения численности, либо крупной агрегации с нечеткими краями. Градиент в направлении к ручью был подтверждён в ходе корреляционного анализа методом Кендалла ($\tau = 0,49; p = 3,24 \times 10^{-5}$).

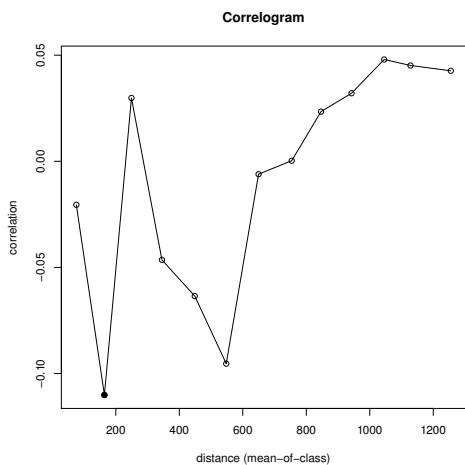
N *Macoma balthica* Квадарт 1, 2008



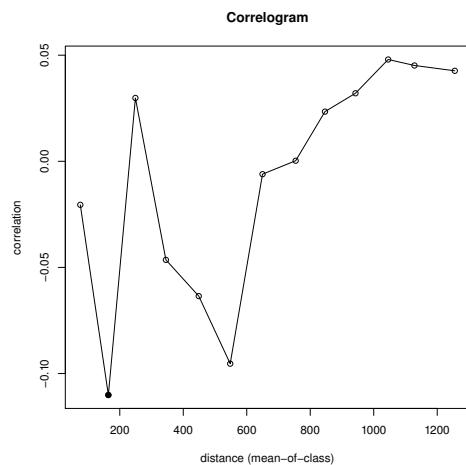
B *Macoma balthica* Квадарт 1, 2008



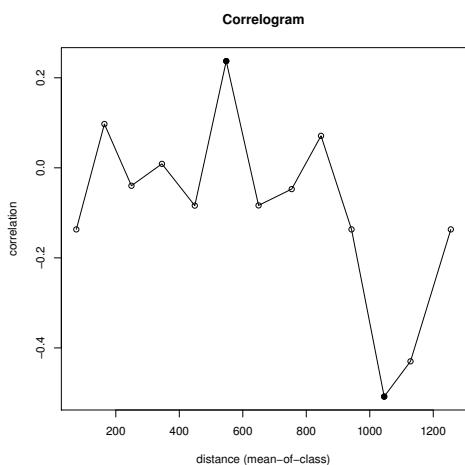
N *Cerastoderma edule* Квадарт 1, 2008



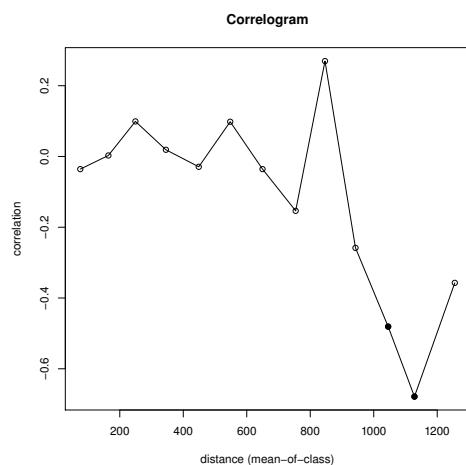
B *Cerastoderma edule* Квадарт 1, 2008



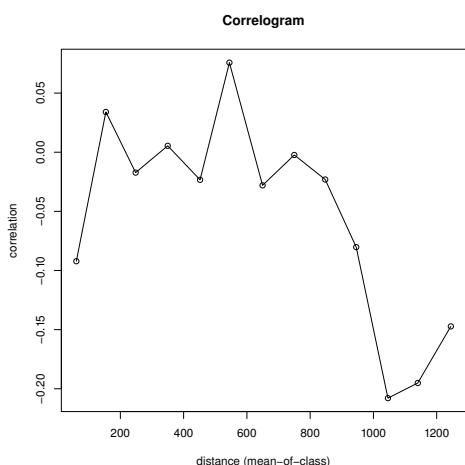
N *Gammarus sp.* Квадарт 1, 2008



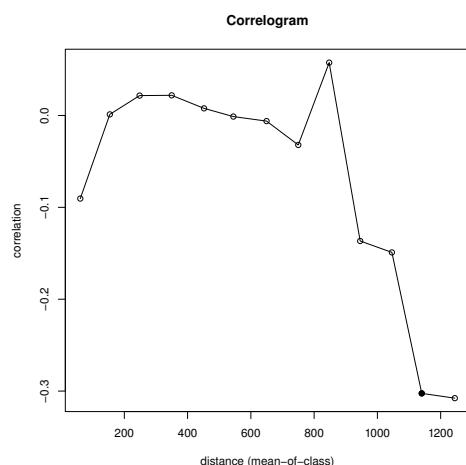
B *Gammarus sp.* Квадарт 1, 2008



N *Gammarus sp.* 1+2 квадрат, 2008



B *Gammarus sp.* 1+2 квадрат, 2008



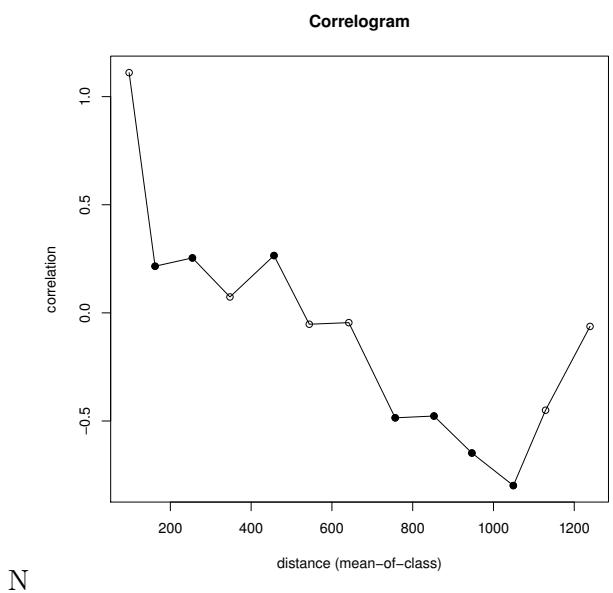


Рис. 8. Микрораспределение *Priapulus caudatus* на литорали Пала-губы

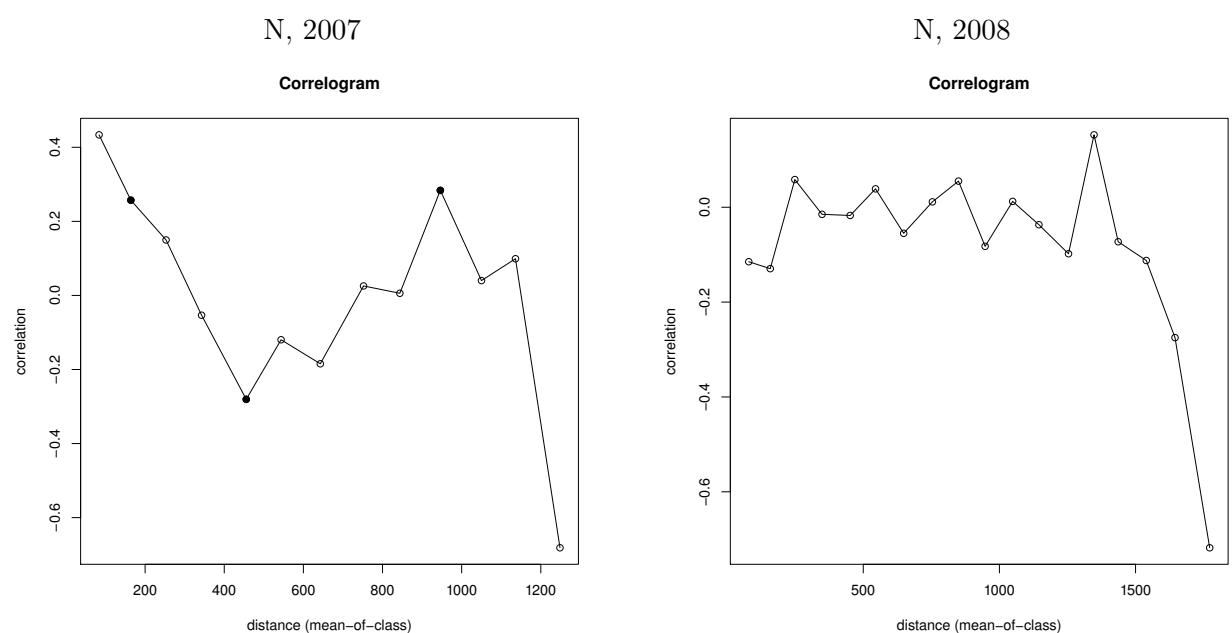


Рис. 9. Микрораспределение *Mya arenaria* на литорали губы Дальнезеленецкая

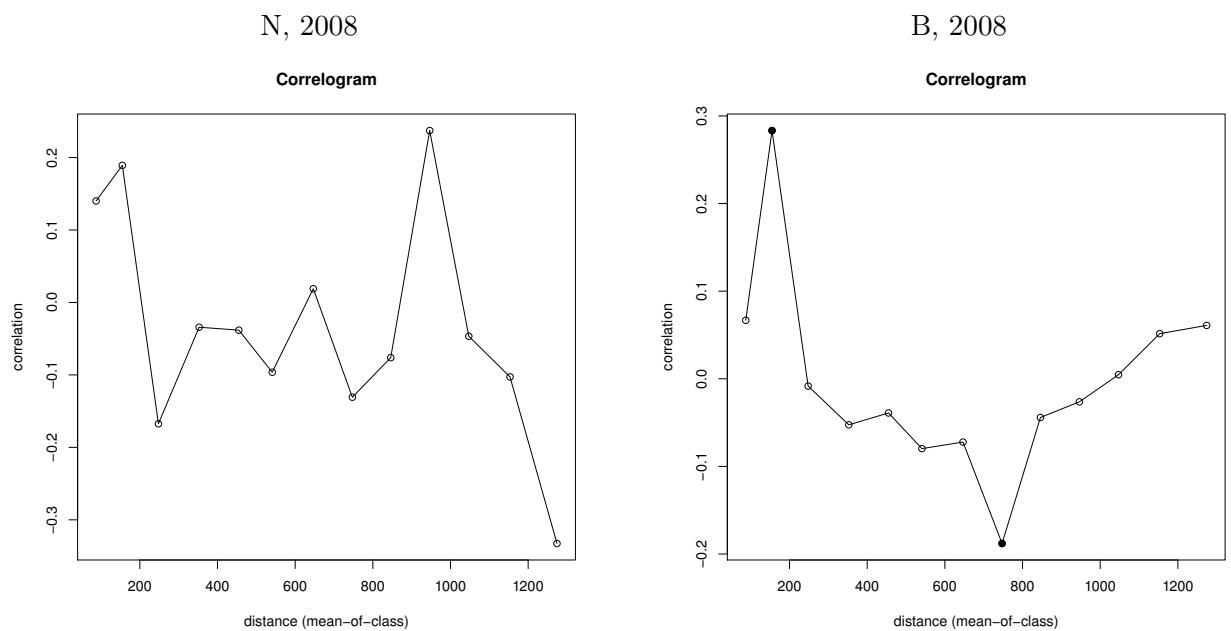


Рис. 10. Микрораспределение *Mytilus edulis* на литорали губы Дальнезеленецкая

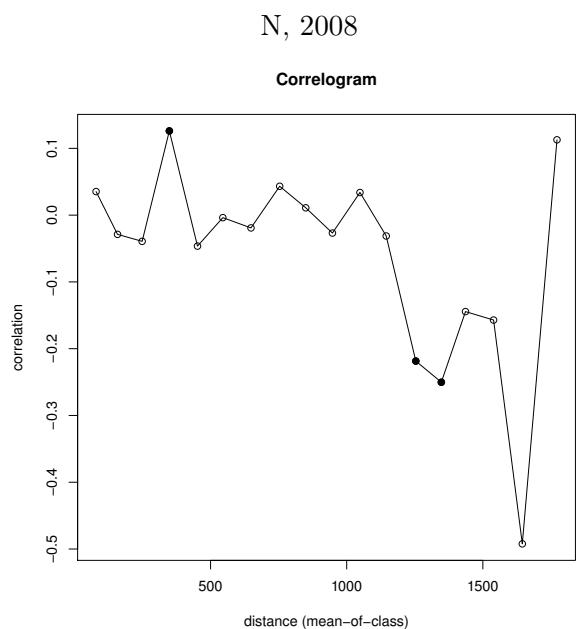


Рис. 11. Микрораспределение *Pseudalibrotus littoralis* на литорали губы Дальнезеленецкая

N, 2008

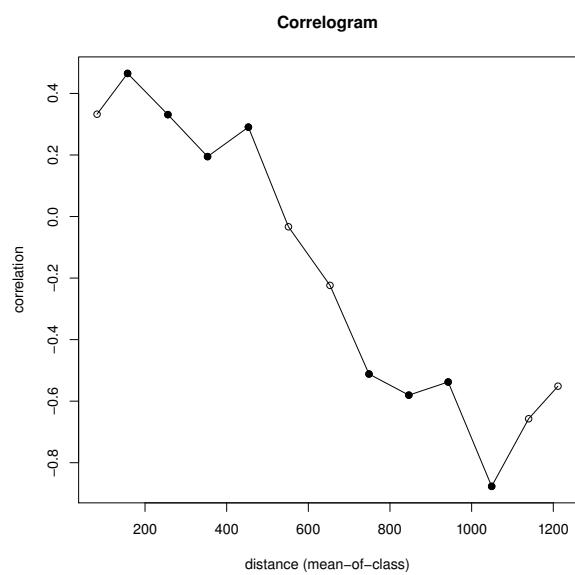


Рис. 12. Микрораспределение *Mytilus edulis* на литорали губы Ярнышная

6 Численность *Macoma balthica*

6.1 Белое море

Данные по обилию маком в Кандалакшском заливе Белого моря получены для 10 участков, всего 140 пространственно-временных точек оценки. Средняя численность особей *M. balthica* была представлена в диапазоне от 10 (о. Горелый) до 8500 экз./м²(Западная Ряшкова салма) (табл. 8).

Таблица 8: Средняя численность *Macoma balthica* на различных участках Белого моря

| Район | Участок | год | маре- ографи- ческий уровень | число повтор- ностей | площадь учета | N , экз./м ² | S_x | $D, \%$ |
|----------|--------------------------------------|------|---------------------------------------|----------------------------|------------------|---------------------------|-------|---------|
| г. Чупа | б. Ключиха | 2006 | СГЛ | 10 | 1/20 | 444 | 53,7 | 12 |
| | | 2006 | НГЛ | 10 | 1/20 | 362 | 26,4 | 7 |
| | | 2006 | ВСЛ | 10 | 1/20 | 1136 | 55,4 | 5 |
| | Сухая салма | 2006 | СГЛ | 10 и | 2/20 | 1165 | 169,3 | 15 |
| | | 2006 | НГЛ | 5 | 1/20 | 1132 | 82,6 | 7 |
| | | 2006 | НГЛ, пояс зостеры | 5 | 1/20 | 992 | 174,4 | 18 |
| | б. Лисья | 2006 | СГЛ | 10 | 1/20 | 1346 | 209,8 | 16 |
| | | 2006 | НГЛ | 10 | 1/20 | 2832 | 277,8 | 10 |
| | | 2006 | ВСЛ | 10 | 1/20 | 1006 | 159,8 | 16 |
| | пр. Подпахта | 2006 | СГЛ | 10 | 1/20 | 688 | 145,2 | 21 |
| | | 2006 | НГЛ | 10 | 1/20 | 372 | 57,9 | 16 |
| Лувенъга | материковая литораль, Лувенъга | 1992 | верхний пляж | 7 | 1/30 | 94 | 35,5 | 38 |
| | | | пояс фукоидов | 5 | 1/30 | 114 | 55,6 | 49 |
| | | | пояс зостеры | 5 | 1/30 | 222 | 103,3 | 47 |
| | | | нижний пляж | 3 | 1/30 | 560 | 457,1 | 82 |
| | | 1993 | верхний пляж | 4 | 1/30 | 413 | 127,5 | 31 |
| | | | пояс фукоидов | 5 | 1/30 | 336 | 120,9 | 36 |
| | | | пояс зостеры | 6 | 1/30 | 405 | 80,0 | 20 |
| | | | нижний пляж | 5 | 1/30 | 354 | 77,3 | 22 |
| | | 1994 | верхний пляж | 5 | 1/30 | 462 | 179,1 | 39 |

продолжение таблицы 8 на следующей странице

продолжение таблицы 8

| Район | Участок | год | маре- ографи- ческий уровень | число повтор- ностей | площадь учета | N , экз./м ² | S_x | $D, \%$ |
|-------|---------|------|---------------------------------------|----------------------------|------------------|---------------------------|--------|---------|
| | | | пояс фукоидов | 6 | 1/30 | 745 | 220,6 | 30 |
| | | | пояс зостеры | 6 | 1/30 | 765 | 112,7 | 15 |
| | | | нижний пляж | 3 | 1/30 | 930 | 170,6 | 18 |
| | | 1995 | верхний пляж | 4 | 1/30 | 908 | 222,3 | 24 |
| | | | пояс фукоидов | 5 | 1/30 | 1134 | 269,7 | 24 |
| | | | пояс зостеры | 5 | 1/30 | 660 | 117,7 | 18 |
| | | | нижний пляж | 6 | 1/30 | 685 | 154,8 | 23 |
| | | 1996 | верхний пляж | 4 | 1/30 | 698 | 257,0 | 37 |
| | | | пояс фукоидов | 6 | 1/30 | 770 | 214,9 | 28 |
| | | | пояс зостеры | 4 | 1/30 | 645 | 71,9 | 11 |
| | | | нижний пляж | 6 | 1/30 | 870 | 68,8 | 8 |
| | | 1997 | верхний пляж | 3 | 1/30 | 620 | 130,0 | 21 |
| | | | пояс фукоидов | 6 | 1/30 | 720 | 265,6 | 37 |
| | | | пояс зостеры | 5 | 1/30 | 702 | 70,7 | 10 |
| | | | нижний пляж | 6 | 1/30 | 880 | 97,0 | 11 |
| | | 1998 | верхний пляж | 4 | 1/30 | 2130 | 623,9 | 29 |
| | | | пояс фукоидов | 6 | 1/30 | 2750 | 820,0 | 30 |
| | | | пояс зостеры | 5 | 1/30 | 2424 | 437,1 | 18 |
| | | | нижний пляж | 5 | 1/30 | 1182 | 239,0 | 20 |
| | | 1999 | верхний пляж | 3 | 1/30 | 7240 | 5833,7 | 81 |
| | | | пояс фукоидов | 6 | 1/30 | 3895 | 1354,6 | 35 |

продолжение таблицы 8 на следующей странице

продолжение таблицы 8

| Район | Участок | год | маре- ографи- ческий уровень | число повтор- ностей | площадь учета | N , экз./м ² | S_x | $D, \%$ |
|-------|------------|------|---------------------------------------|----------------------------|------------------|---------------------------|--------|---------|
| | | | пояс зосте- ры | 6 | 1/30 | 2405 | 498,8 | 21 |
| | | | нижний пляж | 5 | 1/30 | 2328 | 623,8 | 27 |
| | | 2000 | верхний пляж | 2 | 1/30 | 2640 | 870,0 | 33 |
| | | | пояс фукои- дов | 4 | 1/30 | 2760 | 373,1 | 14 |
| | | | пояс зосте- ры | 5 | 1/30 | 2562 | 721,0 | 28 |
| | | | нижний пляж | 4 | 1/30 | 2018 | 394,3 | 20 |
| | | 2002 | верхний пляж | 3 | 1/30 | 1360 | 401,5 | 30 |
| | | | пояс фукои- дов | 3 | 1/30 | 3250 | 337,8 | 10 |
| | | | пояс зосте- ры | 4 | 1/30 | 2498 | 952,6 | 38 |
| | | | нижний пляж | 2 | 1/30 | 810 | 240,0 | 30 |
| | | 2004 | верхний пляж | 3 | 1/30 | 2800 | 1066,6 | 38 |
| | | | пояс фукои- дов | 4 | 1/30 | 3090 | 889,0 | 29 |
| | | | пояс зосте- ры | 5 | 1/30 | 1818 | 302,6 | 17 |
| | о. Горелый | 1992 | ВГЛ | 7 | 1/30 | 73 | 23,7 | 32 |
| | | | СГЛ | 5 | 1/30 | 108 | 9,7 | 9 |
| | | | НГЛ | 2 | 1/30 | 50 | 20,0 | 40 |
| | | | ноль глубин | 3 | 1/30 | 13 | 3,3 | 25 |
| | | 1993 | ВГЛ | 3 | 1/30 | 143 | 29,1 | 20 |
| | | | СГЛ | 3 | 1/30 | 480 | 11,5 | 2 |
| | | | НГЛ | 4 | 1/30 | 183 | 34,5 | 19 |
| | | | ноль глубин | 3 | 1/30 | 97 | 43,7 | 45 |
| | | 2004 | ВГЛ | 3 | 1/30 | 2620 | 219,3 | 8 |
| | | | СГЛ | 3 | 1/30 | 1700 | 208,8 | 12 |
| | | | НГЛ | 3 | 1/30 | 1040 | 176,9 | 17 |
| | | | ноль глубин | 3 | 1/30 | 1540 | 60,8 | 4 |
| | | 2006 | ВГЛ | 3 | 1/30 | 2200 | 353,4 | 16 |
| | | | СГЛ | 3 | 1/30 | 1910 | 342,2 | 18 |
| | | | НГЛ | 3 | 1/30 | 650 | 87,2 | 13 |
| | | | ноль глубин | 3 | 1/30 | 760 | 160,9 | 21 |

продолжение таблицы 8 на следующей странице

продолжение таблицы 8

| Район | Участок | год | маре- ографи- ческий уровень | число повтор- ностей | площадь учета | N , экз./м ² | S_x | $D, \%$ |
|--------------------|-------------------------|----------------------|---------------------------------------|----------------------------|------------------|---------------------------|-------|---------|
| Северный архипелаг | Западная Ряпшкова салма | 2007 | ВГЛ | 3 | 1/30 | 1940 | 341,8 | 18 |
| | | | СГЛ | 3 | 1/30 | 1990 | 449,8 | 23 |
| | | | НГЛ | 3 | 1/30 | 540 | 195,2 | 36 |
| | | | ноль глубин | 3 | 1/30 | 660 | 45,8 | 7 |
| | | 2008 | ВГЛ | 3 | 1/30 | 1100 | 98,5 | 9 |
| | | | СГЛ | 3 | 1/30 | 2740 | 125,3 | 5 |
| | | | НГЛ | 3 | 1/30 | 1030 | 404,5 | 39 |
| | | | ноль глубин | 3 | 1/30 | 740 | 147,3 | 20 |
| | | 2011 | ВГЛ | 3 | 1/30 | 2000 | 926,0 | 46 |
| | | | СГЛ | 3 | 1/30 | 1210 | 216,6 | 18 |
| | | | НГЛ | 3 | 1/30 | 1590 | 199,7 | 13 |
| | | | ноль глубин | 3 | 1/30 | 1100 | 208,8 | 19 |
| | | Эстуарий р. Лувенъги | НГЛ | 6 | 1/30 | 55 | 14,8 | 27 |
| | | | НГЛ | 6 | 1/30 | 202 | 31,3 | 16 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 777 | 129,9 | 17 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 473 | 44,8 | 9 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 337 | 29,1 | 9 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 213 | 14,5 | 7 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 750 | 15,3 | 2 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 2073 | 633,3 | 31 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 1913 | 86,5 | 5 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 2607 | 139,6 | 5 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 1917 | 209,0 | 11 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 2220 | 235,4 | 11 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 3330 | 315,0 | 9 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 1623 | 161,8 | 10 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 993 | 131,3 | 13 |
| | | | НГЛ | 9 | 1/30 | 2547 | 341,8 | 13 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 1683 | 343,5 | 20 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 1860 | 146,4 | 8 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 2057 | 231,5 | 11 |
| | | | НГЛ | 9 | 1/30 | 1637 | 60,2 | 4 |
| | | | НГЛ | 3 и | 3/30 | 1170 | 23,1 | 2 |
| | | | СГЛ | 2 и | 3/30 | 450 | 100,0 | 22 |
| | | 1995 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 490 | 10,0 | 2 |
| | | 1996 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 260 | 130,0 | 50 |
| | | 1997 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 220 | 90,0 | 41 |
| | | 1998 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 755 | 185,0 | 25 |
| | | 1999 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 8530 | 800,0 | 9 |

продолжение таблицы 8 на следующей странице

продолжение таблицы 8

| Район | Участок | год | маре- ографи- ческий уровень | число повтор- ностей | площадь учета | N , экз./м ² | S_x | $D, \%$ |
|-------|--------------------------|-------------|---------------------------------------|----------------------------|------------------|---------------------------|-------|---------|
| | | 2000 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 2910 | 440,0 | 15 |
| | | 2001 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 2515 | 295,0 | 12 |
| | | 2002 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 2690 | 570,0 | 21 |
| | | 2003 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 1930 | 300,0 | 16 |
| | | 2004 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 2355 | 55,0 | 2 |
| | | 2005 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 1825 | 115,0 | 6 |
| | | 2006 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 795 | 165,0 | 21 |
| | | 2007 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 1055 | 185,0 | 18 |
| | | 2008 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 1840 | 460,0 | 25 |
| | | 2009 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 1745 | 65,0 | 4 |
| | | 2010 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 1680 | 460,0 | 27 |
| | | 2011 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 1455 | 535,0 | 37 |
| | | 2012 | СГЛ | 2 и | 3/30 | 910 | 340,0 | 37 |
| | Южная губа о. Ряшкова | 2001 | ноль глубин | 9 | 1/30 | 1257 | 174,8 | 14 |
| | 2002 | ноль глубин | 16 | 1/30 | 1196 | 212,5 | 18 | |
| | 2003 | ноль глубин | 15 | 1/30 | 1758 | 333,3 | 19 | |
| | 2004 | ноль глубин | 13 | 1/30 | 1913 | 576,0 | 30 | |
| | 2005 | ноль глубин | 15 | 1/30 | 860 | 178,0 | 21 | |
| | 2006 | ноль глубин | 12 | 1/30 | 843 | 203,9 | 24 | |
| | 2007 | ноль глубин | 15 | 1/30 | 1412 | 387,8 | 27 | |
| | 2008 | ноль глубин | 10 | 1/30 | 1434 | 333,4 | 23 | |
| | 2009 | ноль глубин | 15 | 1/30 | 1122 | 198,5 | 18 | |
| | 2010 | ноль глубин | 15 | 1/30 | 682 | 106,5 | 16 | |
| | 2011 | ноль глубин | 15 | 1/30 | 364 | 151,5 | 42 | |
| | 2012 | ноль глубин | 15 | 1/30 | 142 | 39,1 | 28 | |
| | о. Ломниш- ный | 2007 | ноль глубин | 10 | 1/30 | 501 | 88,7 | 18 |
| | 2008 | ноль глубин | 5 | 1/30 | 1530 | 295,0 | 19 | |
| | 2009 | ноль глубин | 10 | 1/30 | 813 | 241,1 | 30 | |
| | 2010 | ноль глубин | 10 | 1/30 | 540 | 168,1 | 31 | |
| | 2011 | ноль глубин | 10 | 1/30 | 378 | 118,4 | 31 | |
| | 2012 | ноль глубин | 10 | 1/30 | 513 | 90,9 | 18 | |

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

N , экз./м² — средняя численность *M. balthica*. S_x — ошибка среднего. $D, \%$ — точность учета.

В обозначении числа повторностей индекс "и" означает интегральную пробу, в этом случае в графе площадь учета указано сколько проб какой площади объединялись в одну.

Однако экстремально высокие численности — более 2800 экз./м² — встречаются единично, всего 8 наблюдений из 140 (рис. 13). Наиболее часто встречаются поселения со средней численностью 700 — 800 экз./м². Отдельные районы Кандалакшского залива Белого моря не

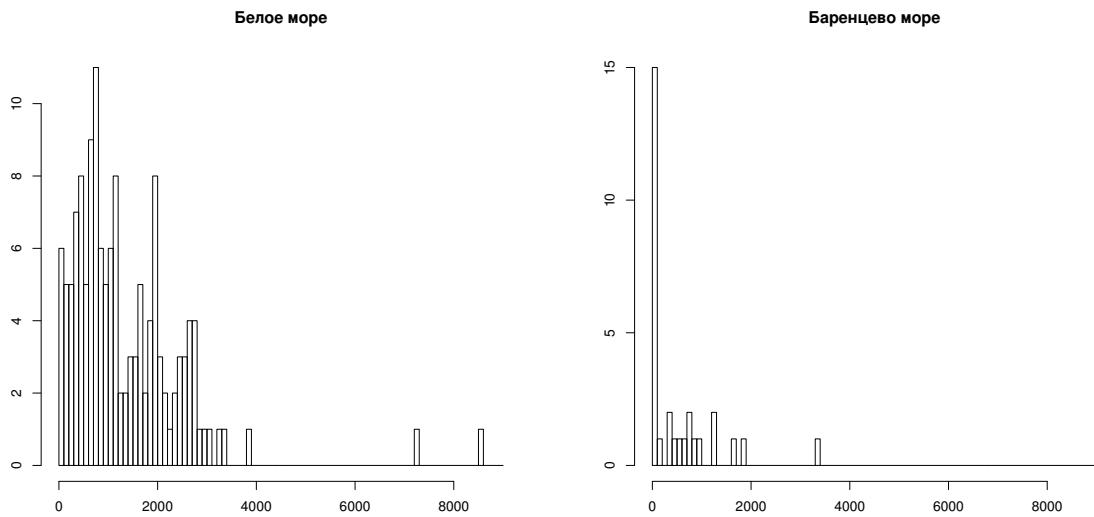


Рис. 13. Частота встречаемости поселений с различным обилием *Macoma balthica*
Примечание: по оси X — средняя численность *Macoma balthica*, экз./м² (шаг — 100 экз./м²), по оси Y — частота встречаемости

отличались по средней численности маком (*Kruskal-Wallis* $\chi^2 = 5,6$, $p = 0,2$). При сравнении средних обилий маком на разных участках в пределах одного горизонта не показало достоверных отличий (табл. 9). Сравнение средних численностей на разных горизонтах в

Таблица 9. Сравнение среднего обилия *M. balthica* в пределах одного метеографического уровня в Белом море

| метеографический уровень | <i>Kruskal-Wallis</i> χ^2 | — | <i>df</i> | <i>p</i> |
|--------------------------|--------------------------------|---|-----------|----------|
| СГЛ | 2,7 | | 5 | 0,7 |
| НГЛ | 5,8 | | 4 | 0,2 |
| ноль глубин | 0,16 | | 1 | 0,7 |
| ВСЛ | 1 | | 1 | 0,3 |

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

пределах одного участка показало различные результаты (табл. 10). Для участков в Сухой салме, проливе Подпахта, материковой литорали в Лувенъге варьирование численности между пробами перекрывало варьирование между горизонтами литорали. При этом для участков в бухтах Ключиха и Лисья и на о. Горелом Лувенъгских шхер было показано достоверное влияние метеографического уровня на обилие маком. Интересно отметить, что в бухте Ключиха численность маком на нижнем и среднем горизонтах литорали не отличается (403 (7) экз./м²), но в сублиторали она значительно выше (1136 (5) экз./м²). В бухте Лисья ситуация отличается, обилие маком на нижнем горизонте достоверно выше (2832 (10) экз./м²), чем в среднем и в сублиторали (1346 (16) и 1006 (16) экз./м², соответственно).

Таблица 10. Сравнение обилия *M. balthica* в поселениях на разном метеографическом уровне в Белом море

| участок | <i>Kruskal – Wallis</i> χ^2 | <i>df</i> | <i>p</i> | |
|---------------------------|----------------------------------|-----------|----------------------|-----|
| Ключица | 19,7 | 2 | $5,2 \times 10^{-5}$ | *** |
| Ключица (только литораль) | 1,1 | 1 | 0,31 | |
| Сухая | 0,0057 | 1 | 0,94 | |
| Лисья | 17,5 | 2 | 0,00016 | *** |
| Лисья (только литораль) | 11,06 | 1 | 0,00088 | *** |
| Подпахта | 2,3 | 1 | 0,13 | |
| Горелый | 10,2 | 3 | 0,01658 | ** |
| материк, Лувенъга | 2,4 | 3 | 0,50 | |

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

6.2 Баренцево море

В Баренцевом море данные по обилию маком были получены для 12 участков Мурманского побережья. Минимальная средняя численность составляла 30 экз./м² (г. Дальнезеленецкая), что сравнимо с показателями для Белого моря. Максимальная средняя численность была значительно меньше, чем беломорская — 3350 экз./м² (Абрам-мыс) (табл. 11).

Таблица 11: Средняя численность *Macoma balthica* на различных участках Баренцева моря

| Район | Участок | год | метеографический уровень | число повторностей | площадь учета | <i>N</i> , экз./м ² | <i>S_x</i> | <i>D</i> , % |
|-----------------|-------------------|------------|--------------------------|--------------------|---------------|--------------------------------|----------------------|--------------|
| Западный Мурман | Ура-губа | 2005 | СГЛ | 3 | 1/30 | 1267 | 288,8 | 23 |
| | Печенга | 2005 | СГЛ | 3 | 1/30 | 767 | 218,6 | 29 |
| Кольский Залив | Северное Нагорное | 2005 | СГЛ | 2 | 1/30 | 390 | 90,0 | 23 |
| | Абрам-мыс | 2005 | СГЛ | 2 | 1/30 | 3350 | 520,0 | 16 |
| | | 2008 | СГЛ | 5 | 1/20 | 540 | 208,5 | 39 |
| | | | НГЛ | 5 | 1/20 | 1804 | 78,6 | 4 |
| | Ретинское | 2005 | СГЛ | 2 | 1/30 | 660 | 300,0 | 45 |
| | Пала-губа | 2007 | СГЛ | 16 | 1/30 | 936 | 76,4 | 8 |
| | | 2007 осень | НГЛ | 36 | 1/30 | 790 | 61,7 | 8 |
| | | 2008 зима | НГЛ | 11 | 1/20 | 864 | 154,4 | 18 |
| | | 2008 | НГЛ | 10 | 1/30 | 1644 | 192,5 | 12 |

продолжение таблицы 11 на следующей странице

продолжение таблицы 11

| Район | Участок | год | маре-ографи-ческий уровень | число повтор-ностей | площадь учета | N , экз./м ² | S_x | $D, \%$ |
|------------------|------------------|------|----------------------------|---------------------|---------------|---------------------------|-------|---------|
| Восточный Мурман | Гаврилово | 2008 | СГЛ | 5 | 1/30 | 138 | 20,3 | 15 |
| | | 2008 | НГЛ | 5 | 1/30 | 24 | 11,2 | 47 |
| | Ярнышная | 2007 | СГЛ | 36 | 1/30 | 70 | 9,6 | 14 |
| | | 2008 | ВГЛ | 5 | 1/30 | 414 | 47,8 | 12 |
| | | | НГЛ | 5 | 1/30 | 387 | 109,1 | 28 |
| | Дальнезеленецкая | 2002 | СГЛ | 43 | 1/30 | 52 | 7,0 | 13 |
| | | 2003 | СГЛ | 48 | 1/30 | 34 | 6,6 | 20 |
| | | 2004 | СГЛ | 44 | 1/30 | 32 | 5,3 | 16 |
| | | 2005 | СГЛ | 30 | 1/30 | 30 | 4,5 | 15 |
| | | 2006 | СГЛ | 28 | 1/30 | 39 | 6,0 | 16 |
| | | 2007 | СГЛ | 33 | 1/30 | 72 | 6,6 | 9 |
| | | 2008 | СГЛ | 72 | 1/30 | 72 | 5,5 | 8 |
| | | | ВГЛ | 10 | 1/30 | 30 | 8,9 | 30 |
| | | | НГЛ | 5 | 1/30 | 42 | 7,3 | 17 |
| | Шельпино | 2008 | СГЛ | 5 | 1/30 | 54 | 11,2 | 21 |
| | | | ВГЛ | 5 | 1/30 | 36 | 17,5 | 49 |
| | Порчиха | 2007 | СГЛ | 32 | 1/30 | 87 | 10,8 | 12 |
| | | 2008 | СГЛ | 5 | 1/30 | 60 | 13,4 | 22 |
| | Ивановская | 2008 | ВСЛ | 5 | 1/20 | 1208 | 72,8 | 6 |

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

N , экз./м² — средняя численность *M. balthica*. S_x — ошибка среднего. $D, \%$ — точность учета.

В обозначении числа повторностей индекс "и" означает интегральную пробу, в этом случае в графике площадь учета указано сколько проб какой площади объединялись в одну.

Среди исследованных, наиболее часто встречались поселения со средним обилием менее 100 экз./м² (рис. 14).

Важно отметить, что для Мурманского побережья Баренцева моря показаны различия между отдельными районами: Западным, Восточным Мурманом и Кольским заливом (Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930; Гурьянова, Ушаков, 1929). Это подтверждается нашими данными (рис. 14) по размаху варьирования среднего обилия в пределах районов (*Kruskal-Wallis* $\chi^2 = 17,6$, $p = 0,00015$). На литорали Восточного Мурмана численность *M. balthica* в основном не превышала 100 экз./м². Единственное исключение — литораль губы Ярнышная, где численность маком достигала 410 (12) экз./м². Между тем, на единственном участке, где были учёты в сублиторали, в губе Ивановской, численность на порядок выше, чем ее значения на литорали Восточного мурмана, и составляет 1200 экз./м². В Кольском заливе минимальные значения обилия были отмечены на литорали в районе Северного Нагорного (390 (23) экз./м²). Максимальных значений численности как для

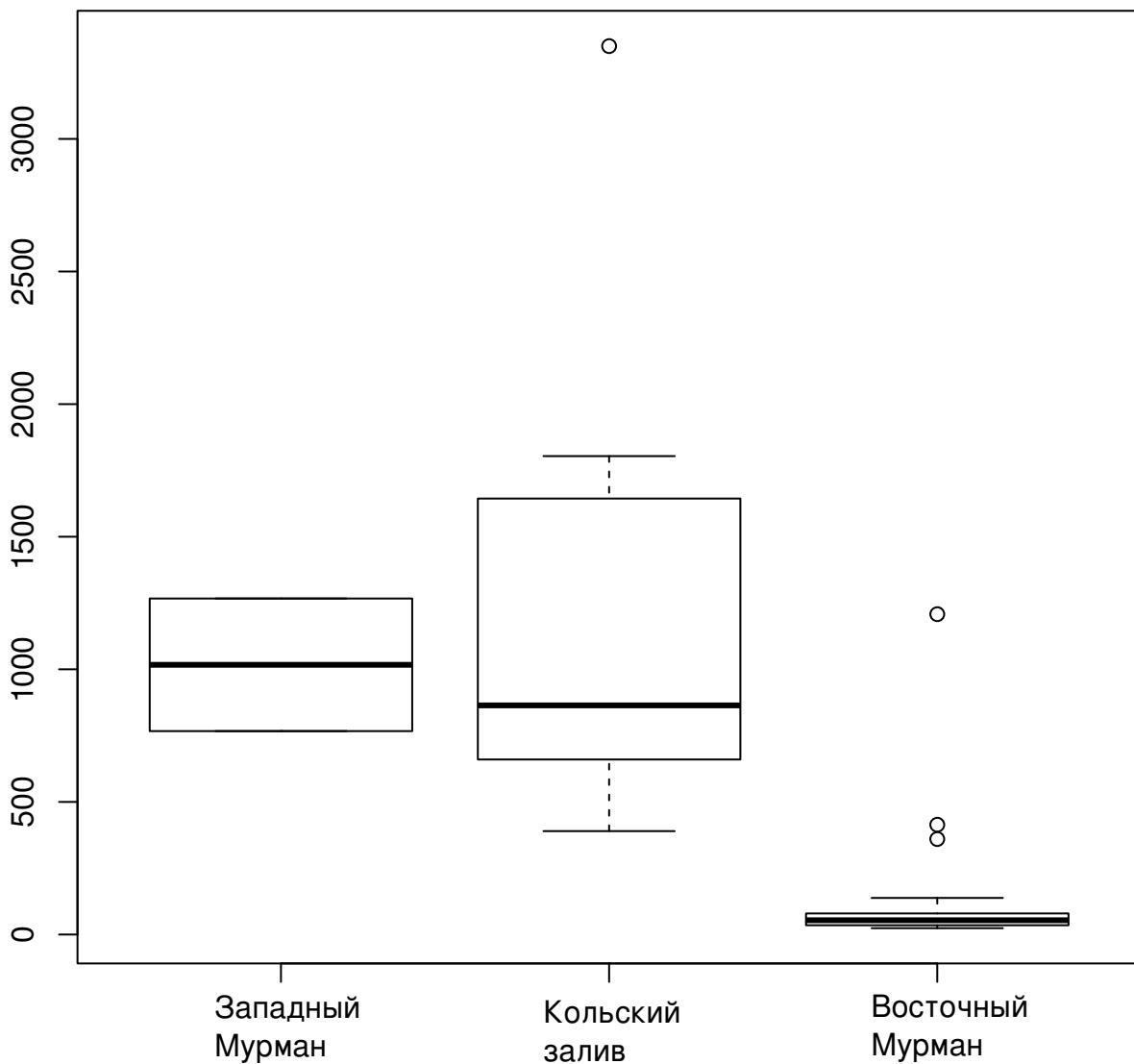


Рис. 14. Варьирование среднего обилия *Macoma balthica* в разных районах Мурманского побережья Баренцева моря

Примечание: По оси абсцисс — численность *M. balthica*, экз./ м^2 .

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

региона, так и для всей исследованной части Мурманского побережья, достигали поселения маком на участке в районе Абрам-мысса (3350 (16) экз./ м^2). На Западном Мурмане обилие флюкутировало вокруг 1000 экз./ м^2 .

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

Таблица 12. Сравнение обилия *Macoma balthica* в поселениях на разном метеографическом уровне в Баренцевом море

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

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

6.3 Влияние состава грунта на численность *Macoma balthica*

Нет сомнений, что основной параметр, определяющий обилие маком — это доступные пищевые ресурсы. Косвенным показателем наличия пищевых ресурсов служит гранулометрический состав грунта и общее содержание органических веществ. Поэтому по полученным для участков на Баренцевом море данным мы провели корреляционный анализ связи среднего обилия маком на участке с характеристиками грунта. В результате оказалось, что соотношение песчаных фракций различного размера влияет на обилие *M. balthica* (табл. 13). При этом наблюдается достоверная отрицательная корреляция численности

Таблица 13. Сравнение обилия *Macoma balthica* в поселениях на разном метеографическом уровне в Баренцевом море

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

Примечание: R_s — корреляция Спирмена.

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

маком с долей крупного песка и положительная — с долей мелкого.

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

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

Таблица 14. Результаты множественного сравнения длины годовалых *Macoma balthica* на различных участках методом Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference').

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

При изучении динамики поселений бентосных организмов с планктонной личинкой важную роль играет пополнение поселений молодью. Оседание *M. balthica* в Белом море происходит с июля по сентябрь ([сюда бы ссылку видимо на Максимовича и м.б. на Семенову?](#)), поэтому данные, собранные в июле, не описывают величину оседания в текущем году. Однако мы можем оценить пополнение предыдущего года по обилию особей возрастом 1+. Для Северного моря показано, что в пополнении поселений молодью выживаемость спата в первую зиму не менее важна, чем непоследственно количество осевших особей ([сюда бы ссылку не помню на кого. На Букму? вроде в Белом про это есть - Максимовича-Герасимову. 2004 - БиНИИ? или 2012 - Hydrobiology](#)), поэтому, на наш взгляд, с точки зрения существования поселения оценка пополнения поселения как численности особей, переживших первую зиму, более информативна.

Поскольку в мониторинговых исследованиях в вершине Кандалакшского залива фиксировалась только длина раковины без определения возраста, то в 2012 – 2013 году были проведены измерения длин колец зимней остановки роста у особей длиной менее 3 мм (рис. 15, А). Данные получены для участков на о. Горелый, в эстуарии р. Лувеньги и в Западной Ряшковой салме. Распределение измеренных особей по возрастам представлено на рис. 15, В.

Особи возрастом 1+ с различных горизонтов литорали острова Горелый не различаются по размеру (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 3,12, p = 0,37$), поэтому в дальнейшем мы рассматриваем их как одну выборку (рис. 16).

По результатам теста Краскел-Уоллиса годовалые моллюски с разных участков различались по длине (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 17,6, p = 0,00015$) ([17](#), поэтому было проведено попарное сравнение участков (табл. 14). Размер годовалых особей не различался на участках, расположенных в районе Лувеньгских шхер (о. Горелый и эстуарий р. Лувеньги), и отличался от особей из Западной Ряшковой салмы.

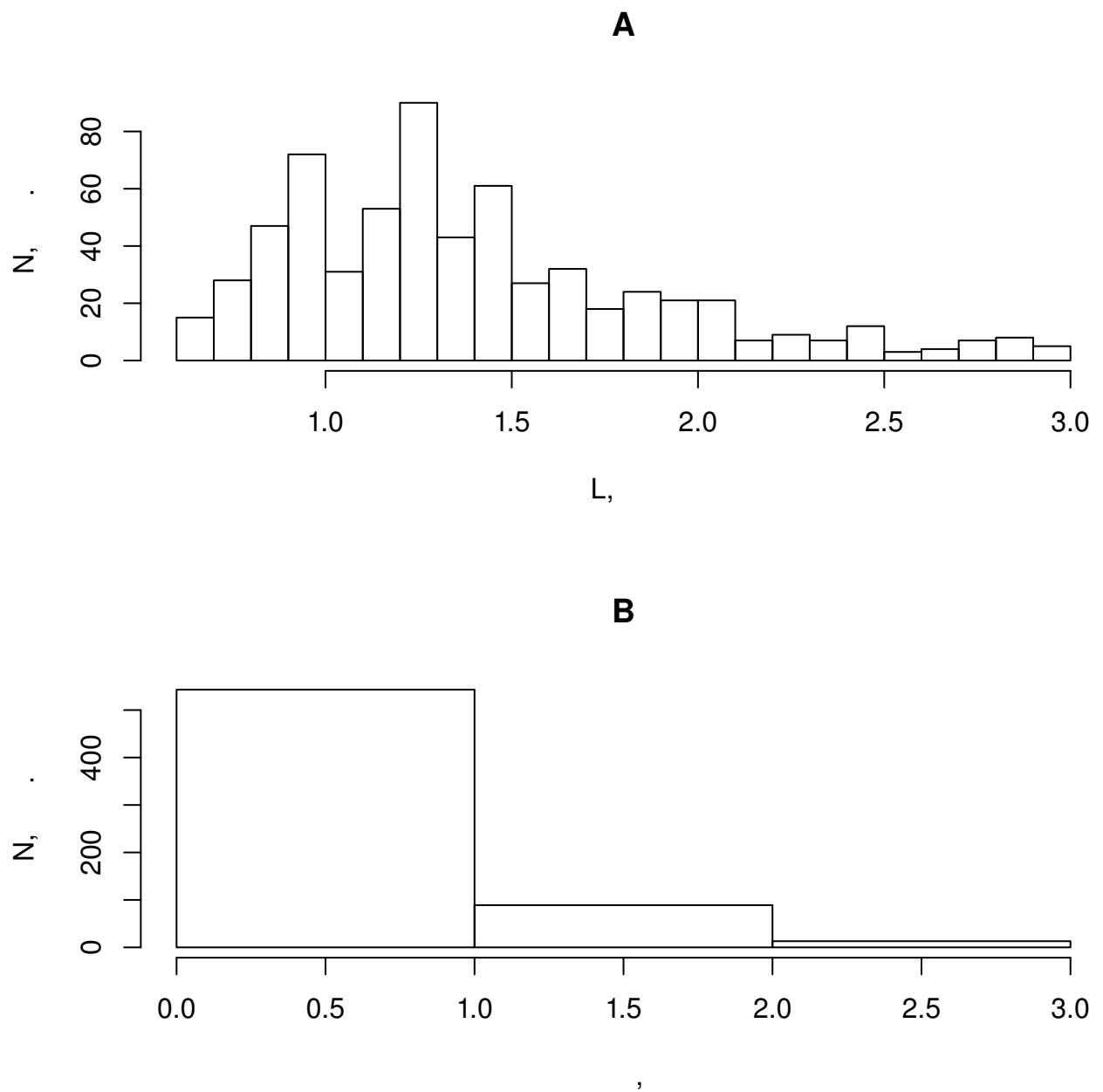


Рис. 15. Распределение моллюсков *M. balthica* длиной менее 3 см по размеру (A) и возрасту (B)

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

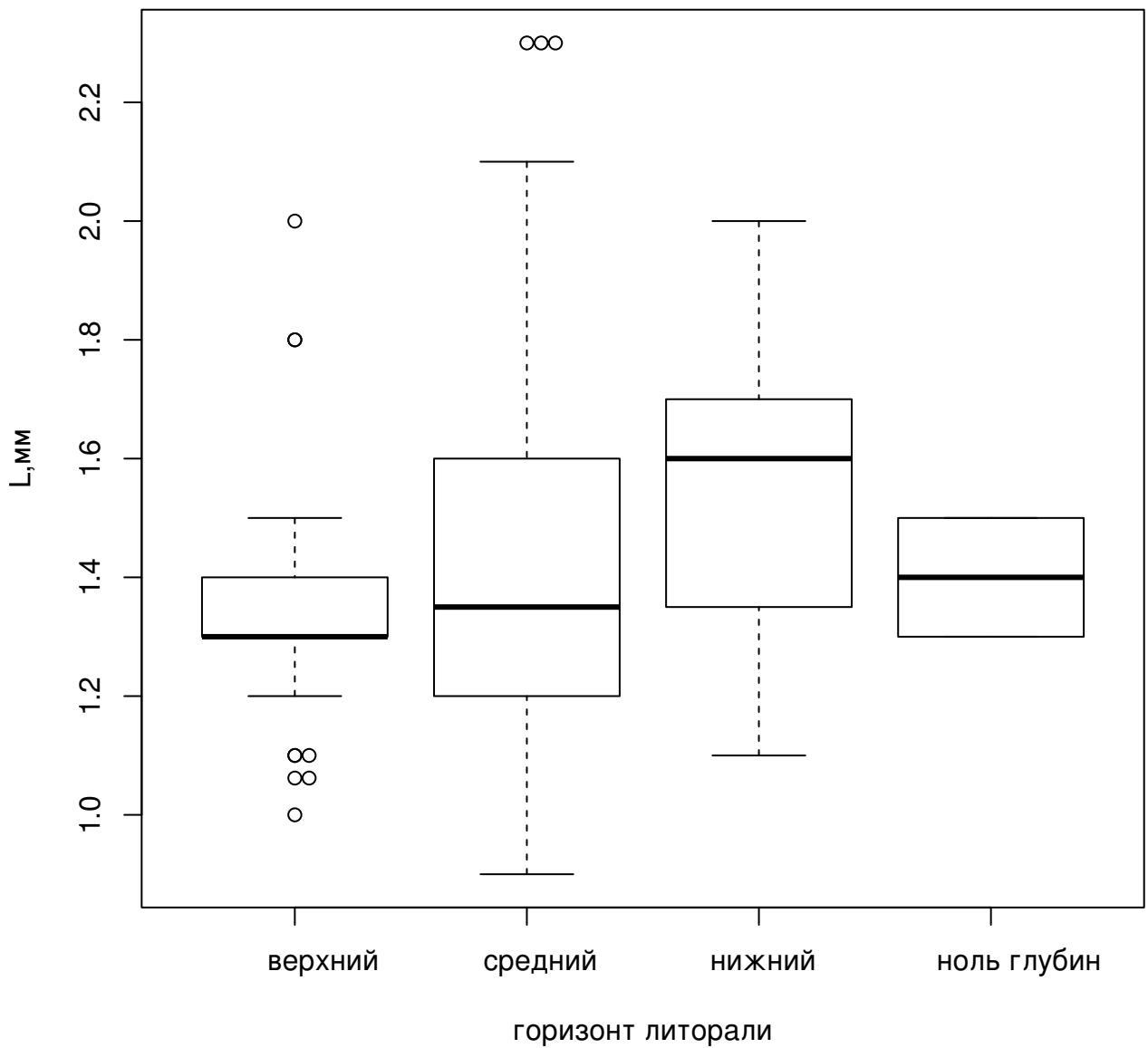


Рис. 16. Размеры годовалых моллюсков *M. balthica* на разных горизонтах литорали о. Горелый

Примечание: L, мм — длина раковины. "Ящик" на графике соответствует 1 и 3 квартилю, жирная горизонтальная линия — медиана, "усы" — 1,5 межквартильных размаха

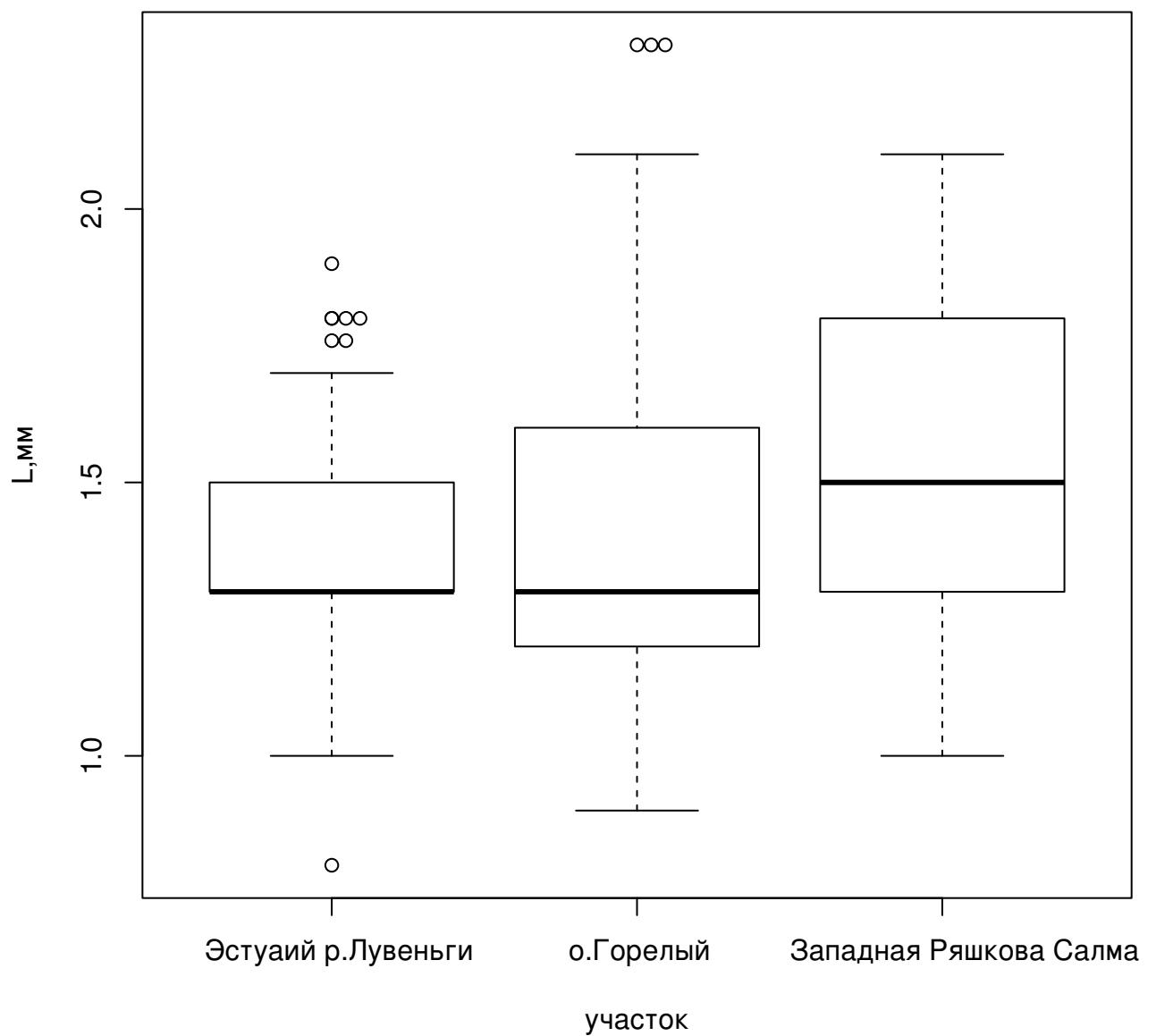


Рис. 17. Размеры годовых моллюсков *M. balthica* на разных участках литорали
Примечание: L, мм —длина раковины. "Ящик"на графике соответствует 1 и 3 квартилю, жирная горизонтальная линия —медиана, "усы"—1,5 межквартильных размаха

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

Примечание: В ячейках указано среднее арифметическое с ошибкой.

Таблица 15. Средний размер *Macoma balthica* в возрасте до 2 лет на различных участках.

Для определения границ размерно-возрастных классов *Macoma balthica* возрастом 0+, 1+ и 2+ были рассчитаны средние размеры особей каждого возраста (табл 15). Пограничный размер между двумя когортами рассчитывали как середину между средними размерами особей в когорте. Таким образом, в дальнейшем для участков, расположенных в акватории Лувеньгских шхер, маком длиной менее 1,2 мм рассматривали как спат, а длиной от 1,2 до 1,8 мм — как особей возрастом 1+. Для участков на о. Ряшков пограничные значения составили 1,3 и 1,9, мм соответственно. Для участка на о.Ломнишном мы использовали данные, полученные для о. Ряшкова.

8 Линейный рост *Macoma balthica*

Рост особей рассматривается как отклик особей на совокупность условий обитания. Анализ роста проводили по усредненным возрастным рядам. Для их получения по каждому описанию были построены треугольные матрицы (табл. I – XIV, Приложение А), полностью описывающие рост особей в поселении.

В первую очередь анализ был проведен по усредненным возрастным рядам, построенным как взвешенная оценка (с учетом числа особей) характера роста всех генераций по результатам измерений размеров моллюсков в периоды зимней остановки роста. Такая кумулятивная характеристика должна в наибольшей мере отражать особенности условий роста маком в каждом местообитании. Наиболее длинный возрастной ряд удалось получить для среднего горизонта литорали губы Гаврилово — 15 лет при длине 17,9 мм (табл. V, Приложение А). Однако максимальный размер особей был отмечен в верхнем горизонте литорали губы Ярнышная — 20,1 мм при возрасте 13 лет (табл. VII, Приложение А)).

Полученные возрастные ряды были аппроксимированы с помощью уравнения Берталланфи (рис. 18).

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

В ходе классификации было выделено три кластера. В первый вошли следующие описания (уровень различий внутри кластера менее 0,87): Абрам-мыс, Пала-губа НГЛ, губа

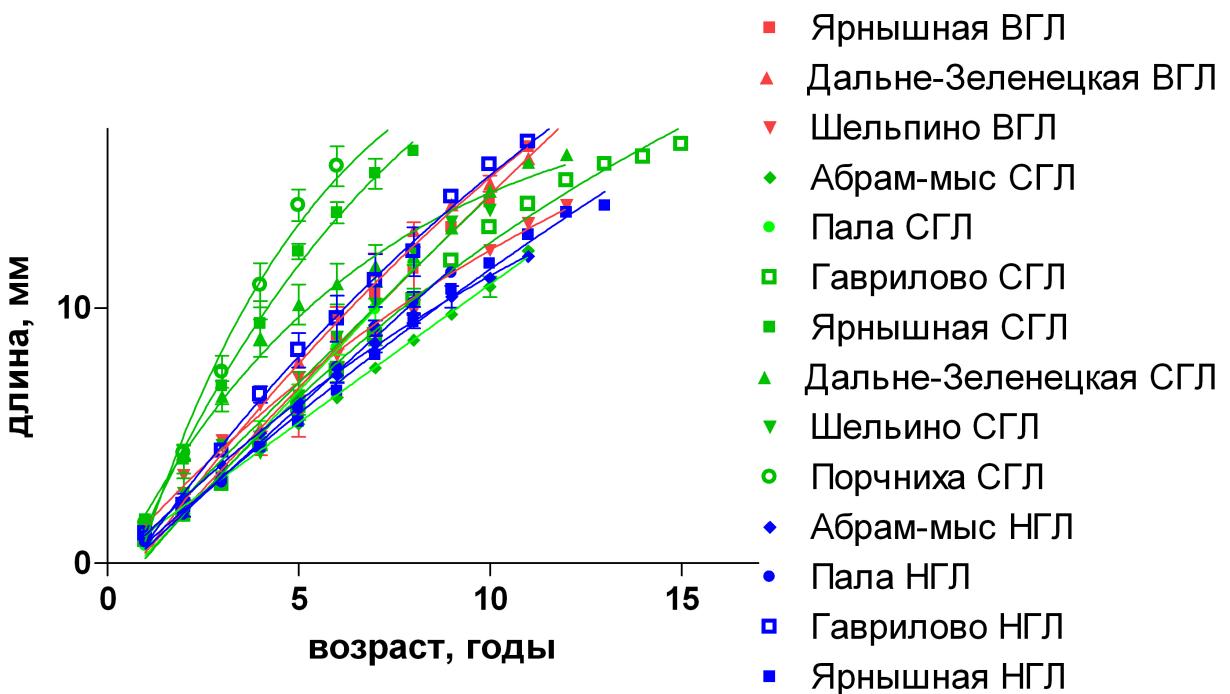


Рис. 18. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций в изученных поселениях маком

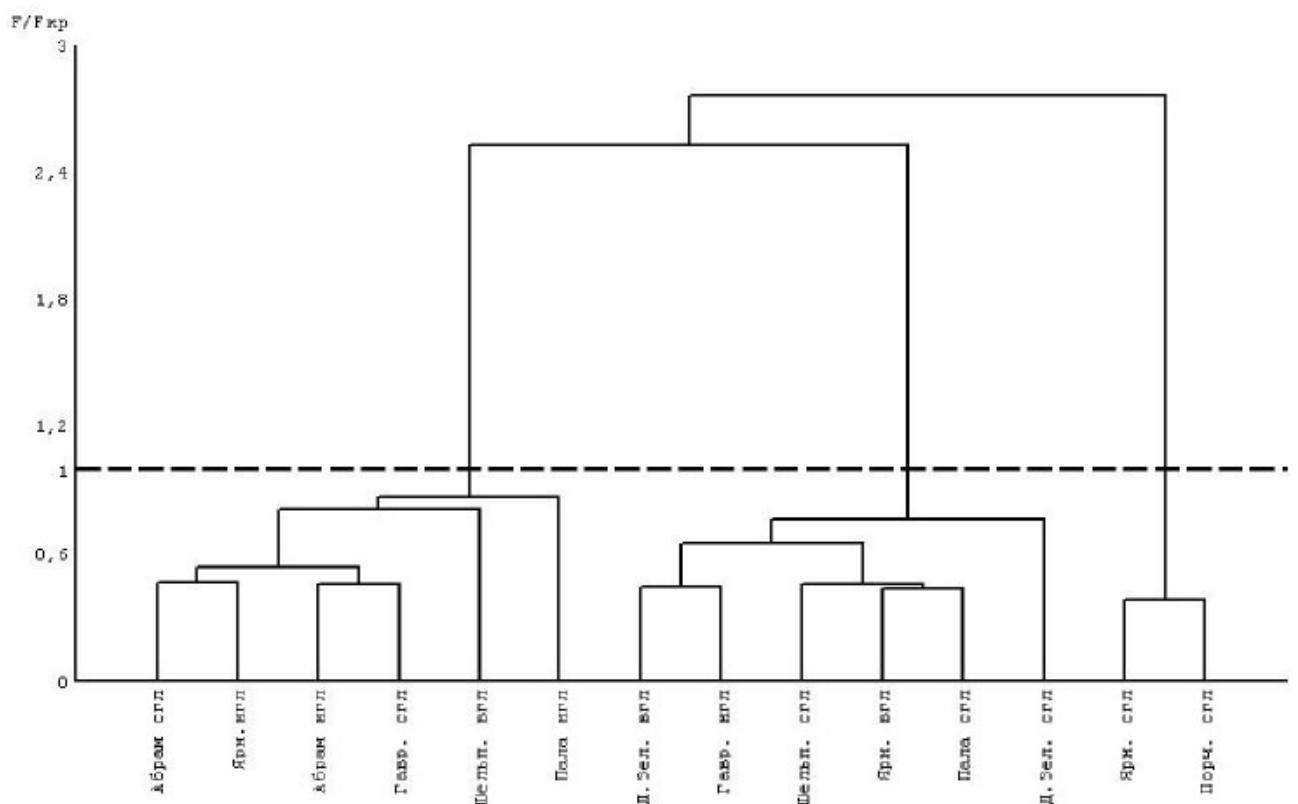


Рис. 19. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций

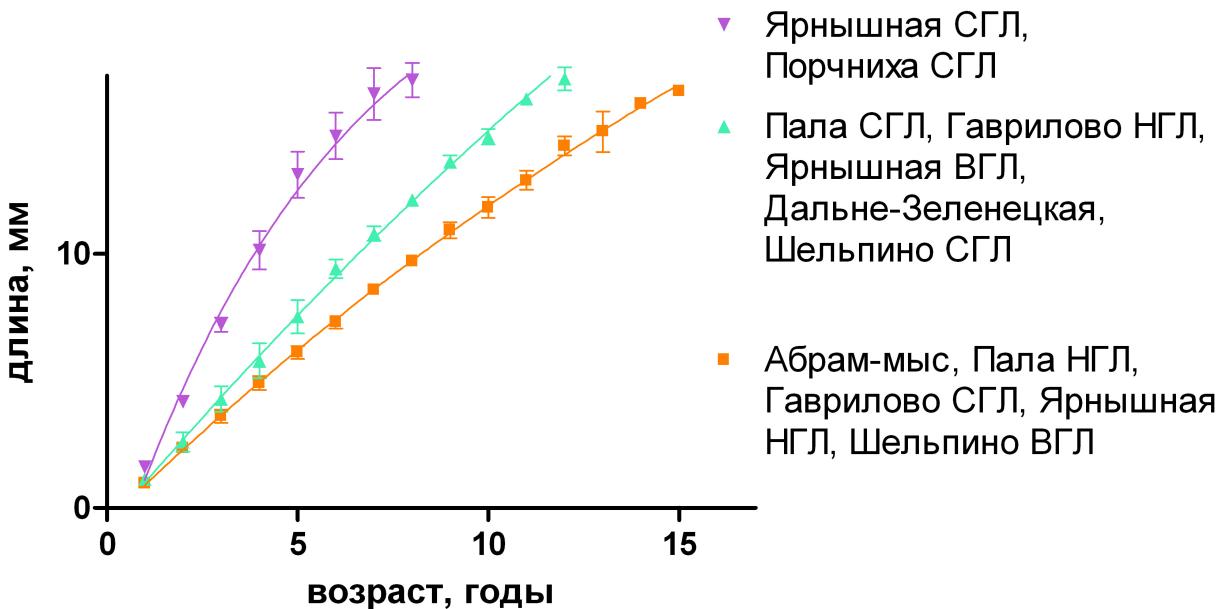


Рис. 20. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в изученных местообитаниях

Гаврилово СГЛ, губа Ярнышная НГЛ, Шельпино ВГЛ. Второй кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,76) составили участки Пала-губа СГЛ, губа Гаврилово НГЛ, губа Дальнезеленецкая, губа Ярнышная ВГЛ, Шельпино СГЛ. В последний кластер (уровень различий внутри кластера менее 0,38) вошли участки губа Ярнышная СГЛ и губа Порчиха СГЛ. На участках Абрам-мыс и губа Дальнезеленецкая характер роста был одинаковый на всех горизонтах литорали.

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

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

По итогам классификации было выделено три группы маком, отличающиеся по характеру роста (рис. 20). Первая группа — особи с наименьшей скоростью роста достигали длины 16,4 мм за 14 лет, обитавшие на относительно более низком уровне осушки. Макомы с промежуточной скоростью роста вырастали за 13 лет 19,3 мм. Особи с максимальной скоростью роста за 9 лет достигали длины 18 мм.

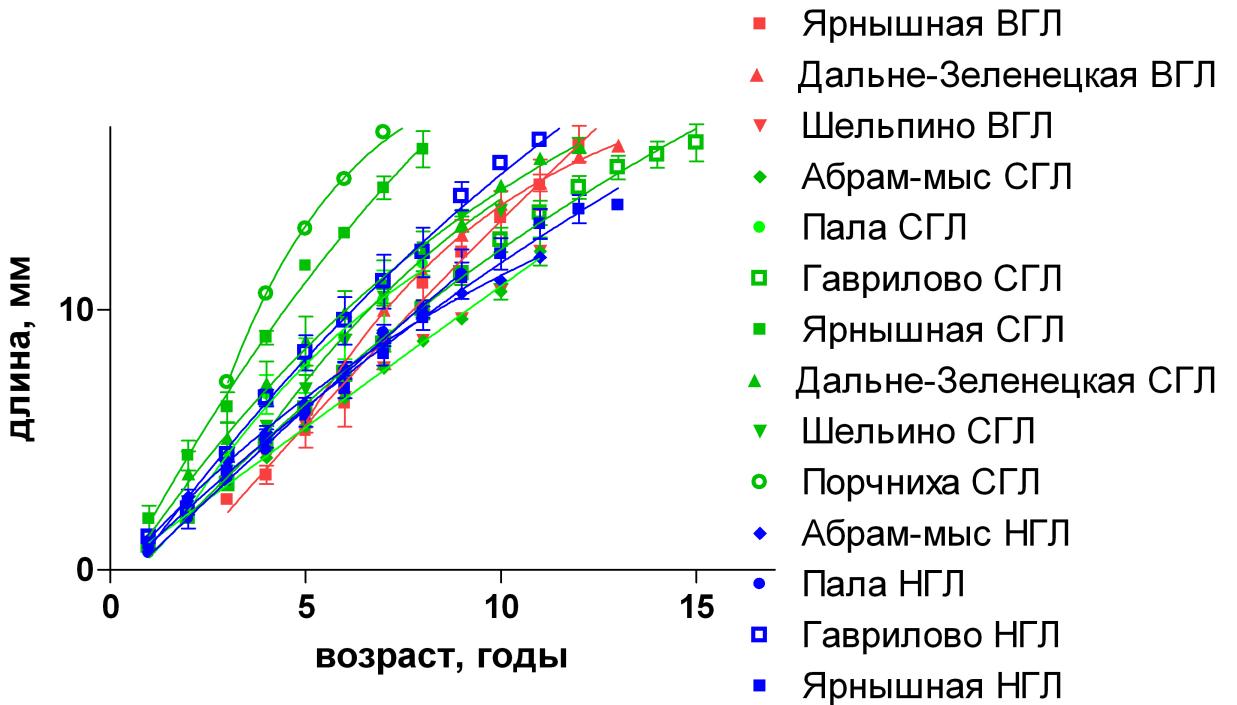


Рис. 21. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

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

Для того, чтобы снять эти влияния, следующий анализ проводили с купированием исходных данных до объединения нескольких описаний возрастных рядов только старших ($>8+$) генераций (рис. 21). Полученная картина аналогична полученной по интегральным описаниям: быстрее всего росли макомы в среднем горизонте литорали губы Порчниха и в среднем горизонте литорали губы Ярнышная, в то время как остальные кривые не расходятся на очевидные группы, и некоторые пересекают друг друга. Однако при сравнении полученных кривых роста с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели было выделено 4 кластера (рис. 22).

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

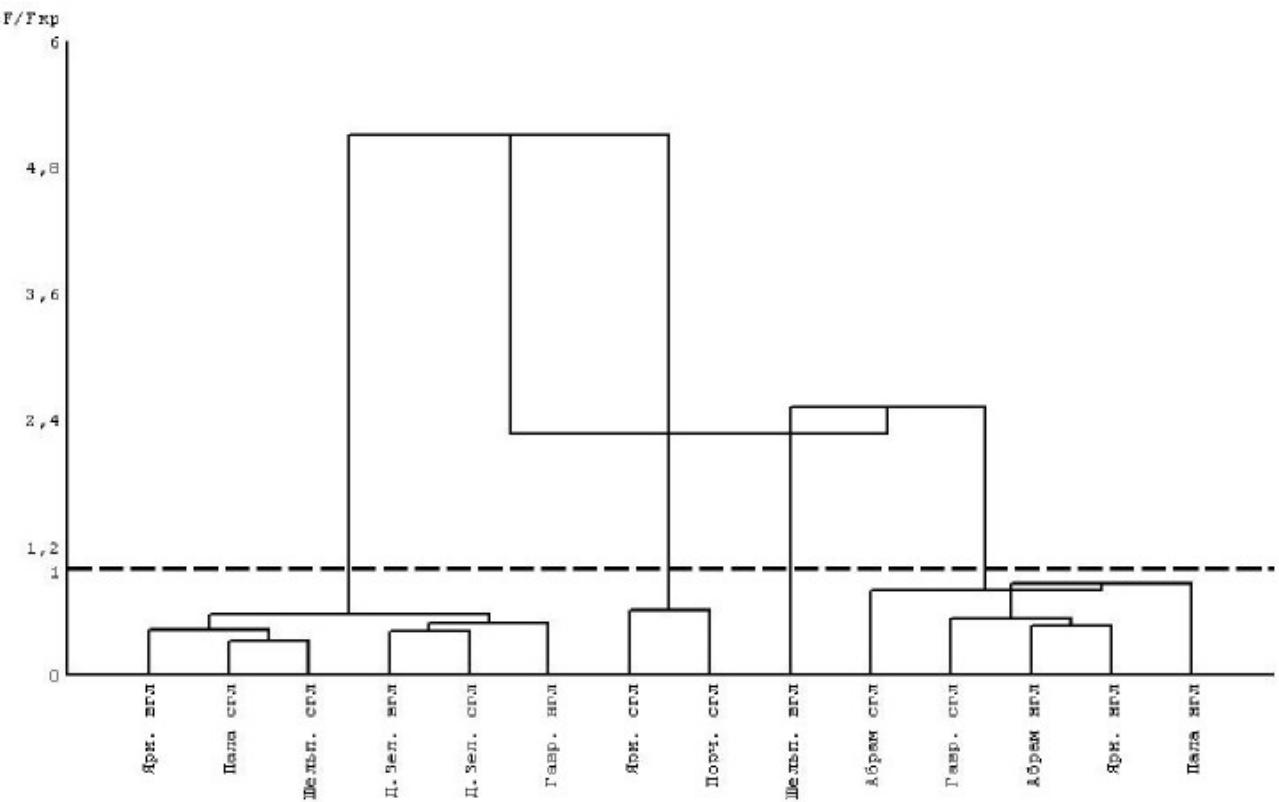


Рис. 22. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

ственное изменение относительно результатов, полученных при сравнении усредненных кривых роста — это выделение верхнего горизонта литорали губы Шельпино в отдельный кластер. Однако, коэффициенты различия значительно изменились. В два раза увеличилось различие между описаниями внутри кластера 3, различие внутри кластера 2 уменьшилось. Максимальное различие было отмечено между кластерами два и три (5,1).

По итогам классификации было выделено четыре группы маком, отличающиеся по характеру роста (рис. 23). Особи с минимальной скоростью роста (14 мм за 12 лет) обитали в верхнем горизонте литорали губы Шельпино. Среди групп с промежуточной скоростью роста более низкой скоростью роста (16,4 мм за 14 лет) обладали моллюски, обитавшие на относительно более низком уровне осушки. Особи с максимальной скоростью роста за 9 лет достигали длины 18 мм.

Использование интегральных моделей роста маком вполне отвечает задаче сравнительного анализа их поселений. Однако скорость роста моллюсков зависит не только от внешних, общих для всего поселения, факторов, но и от локальных микроусловий. Материалы настоящей работы не позволяют нам провести анализ вариации индивидуальных особенностей роста маком как отклика на условия их роста. Для этого нужны специальные экспериментальные исследования. Однако можно попытаться выделить групповые эффекты. Речь идет о снижении уровня рассматриваемой биосистемы до возрастной группы.

В таблицах приложения А приведены усредненные для каждой возрастной группы результаты измерений расстояния от верхушки раковины до каждой метки зимней оста-

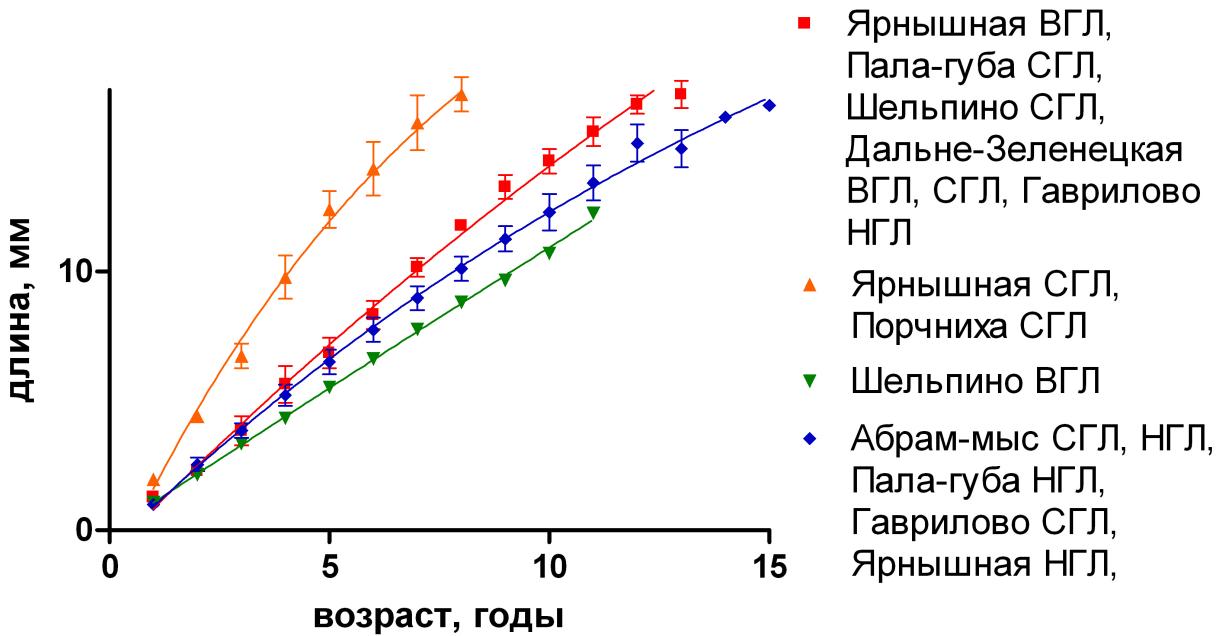


Рис. 23. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком старше 8 лет в изученных местообитаниях

новки роста. Используем их для анализа характера вариации средних величин годового прироста. Величины годового прироста варьировали от 0,05 до 3,58 мм (табл. 16).

Таблица 16. Размах варьирования годового прироста *Macoma balthica* в зависимости от участка, горизонта литорали и начального размера особи

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

В качестве переменных воздействия в контексте данной работы логично обратиться к таким причинам вариации скорости маком как география положения местообитаний, метеография положения станций наблюдений. Кроме того, нельзя не учесть очевидную связь величины годового прироста маком с их возрастом.

В проведенном выше сравнительном анализе интегральных кривых роста мы выравнивали эмпирические возрастные ряды с помощью линейной модификации уравнения роста Берталанфи. При этом очевидным образом снижается объективность представлений о межгодовых различиях годовых приростов особей в возрастных группах. Попробуем отой-

ти от возраста как от условия, организующего скорость роста маком, и в качестве одного из предикторов величины годового прироста возьмём начальный (к данному годовому интервалу) средний размер особей возрастной группы. Такой анализ логично провести с помощью дисперсионного анализа.

На первом этапе анализа (факторы «горизонт литорали», «начальный средний размер особей в возрастной группе») установлено (табл. 17), что каждая из назначенных причин вариации достоверно определяет величину годового прироста. Весьма примечательно,

Таблица 17. Структура вариансы средних величин годового прироста *M. balthica* в возрастных группах в градиентах величины начального среднего размера особей в возрастной группе и метеографического уровня положения станций наблюдения

| Источник вариации | <i>SS</i> | <i>ν</i> | <i>M_S</i> | <i>F</i> | <i>α</i> |
|-------------------|-----------|----------|----------------------|----------|----------|
| A | 4,74 | 3 | 1,58 | 4,2 | 0,006 |
| B | 11,98 | 2 | 5,99 | 15,92 | 0 |
| AB | 2,75 | 6 | 0,46 | 1,22 | 0,295 |
| W | 193,82 | 515 | 0,38 | | |

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

B — метеографический уровень положения станций наблюдения (три градации)

W — внутригрупповая вариация.

SS — общий квадрат, *ν* — степень свободы, *M_S* — средний квадрат (варианса), *F* — значение статистики Фишера, *α* — уровень значимости критерия.

что при этом наибольшая доля вариации величин годового прироста определяется не начальным размером маком (*SS* = 4,74), а метеографическим уровнем положения станции (*SS* = 11,98). При анализе структуры вариансы исходного комплекса в градиентах начального среднего размера особей в возрастной группе и географии местообитаний выяснилось, что достоверное влияние на величину среднего годового прироста маком оказывают также оба фактора (табл. 18). Причем и в этом случае наибольшая доля вариации обусловле-

Таблица 18. Структура вариансы средних величин годового прироста *M. balthica* в возрастных группах в градиентах величины начального среднего размера особей в возрастной группе и географического положения участка наблюдений

| Источник вариации | <i>SS</i> | <i>ν</i> | <i>M_S</i> | <i>F</i> | <i>α</i> |
|-------------------|-----------|----------|----------------------|----------|----------|
| A | 8,23 | 2 | 4,12 | 13,14 | 0,000003 |
| C | 14,44 | 5 | 2,89 | 9,22 | 0 |
| AC | 14,16 | 17 | 0,83 | 2,66 | 0,000351 |
| W | 156,62 | 500 | 0,31 | | |

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

C — географическое положение участка наблюдений (шесть градаций))

W — внутригрупповая вариация.

SS — общий квадрат, *ν* — степень свободы, *M_S* — средний квадрат (варианса), *F* — значение статистики Фишера, *α* — уровень значимости критерия.

на не начальным размером раковины, а фактором «участок» ($SS = 14,44$). Общим для проведенных вариантов двухфакторного дисперсионного анализа оказалось, что в обоих случаях внутригрупповая вариация на порядок превышает факторную составляющую. Это говорит о том, что основной причиной вариации величины годового прироста маком в изученных акваториях является крайняя степень разнокачественности особей в местообитаниях. В качестве рабочей гипотезы можно предположить, что в краевой части ареала резкой дифференциации особей *M. balthica* по скорости роста могут способствовать любые проявления микрорельефной гетеротопности локальных местообитаний. Полученные положительные итоги дисперсионного анализа интересно визуализировать для выявления характера метеографического и географического трендов в изменении величины годового прироста маком. Для этого представим итоги двухфакторных дисперсионных анализов в виде соответствующих поверхностей отклика. Весьма показательно, что величины годового прироста маком по мере роста начального среднего размера особей в возрастных группах меняются куполообразно (рис. ??). Во всех исследованных поселениях макси-

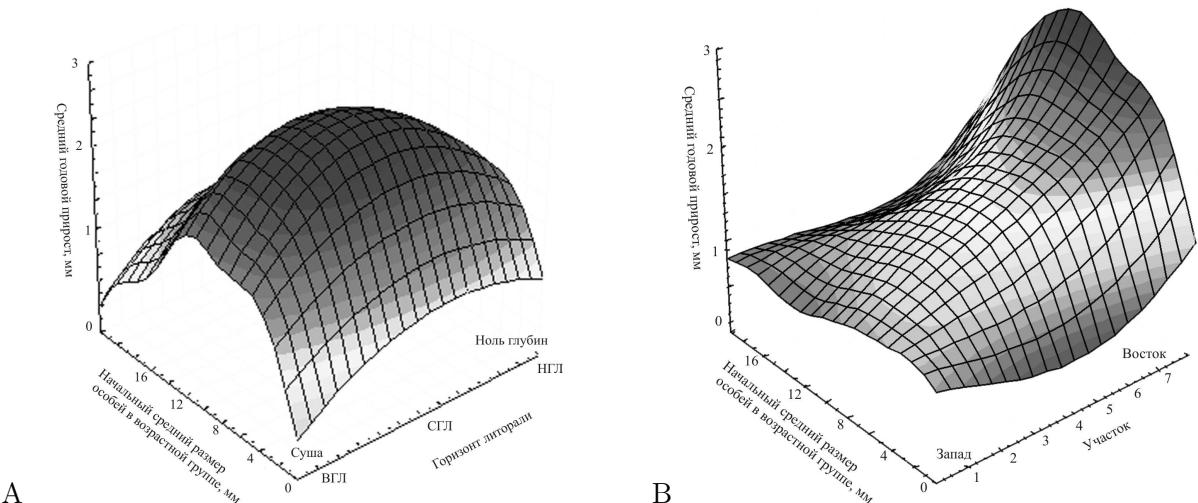


Рис. 24. Характер изменений средней величины годового прироста особей *Macoma balthica* возрастной группы в зависимости от начальной средней длины их раковин, метеографического уровня обитания и условного смещения участка по побережью Мурмана на восток
Примечания: Участки: 1 — Абрам-мыс, 2 — Пала-губа, 3 — Гаврилово, 4 — Ярнышная, 5 — Дальнезеленецкая, 6 — Шельпино, 7 — Порчиха
ВГЛ — верхний горизонт литорали, СГЛ — средний горизонт литорали, НГЛ — нижний горизонт литорали

мальный прирост наблюдается у особей размерного класса 6 – 9 мм. Таким образом, в изученных поселениях максимальную скорость роста следует ожидать у маком среднего возраста (размера). Совершенно неожиданным для нас было явление максимальной скорости роста маком не в нижнем, а в среднем горизонте осушной зоны (см. рис. 24, А). По-видимому, в условиях Мурмана фактор осушки начинает оказывать заметное влияние на скорость роста маком только в верхнем горизонте литорали. Причины снижения скорости роста маком в условиях нижнего горизонта литорали на данном этапе исследований нам не ясны.

| годы | различия средних | p-value | достоверность различий |
|-------------|------------------|-----------------------|------------------------|
| 1993 – 1992 | 147 | 0,11 | |
| 1994 – 1993 | 575 | $2,47 \times 10^{-7}$ | *** |
| 1995 – 1994 | -303 | 0,0069 | ** |
| 1996 – 1995 | -137 | 0,51 | |
| 1997 – 1996 | -123 | 0,62 | |
| 1998 – 1997 | 537 | $6,73 \times 10^{-6}$ | *** |

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

Таблица 19. Результаты множественного сравнения средних численностей *Macoma balthica* методом Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference') в эстуарии реки Лувенъги в 1992 – 1998 годах.

9 Динамика обилия *M. balthica*.

9.1 Эстуарий реки Лувенъги.

На литорали в эстуарии р. Лувенъги средняя плотность поселений маком за период с 1992 по 2012 год колебалась от 55 (26,8) в 1992 до 9200 (39,8) экз./м² в 1998 году (рис. 25). При этом столь высокая численность в 1998 году была связана с особями длиной менее 1 мм (рис. 26) — средняя численность моллюсков крупнее 1 мм составляла всего 750 (2,03) экз./м².

Для анализа динамики обилия, на наш взгляд, более информативно рассматривать численность без учета вновь осевших особей. **ОБЪЯСНЯТЬ ПРО ПОПОЛНЕНИЕ ПОСЕЛЕНИЯ ТУТ ИЛИ ГДЕ?** Поскольку материал собирали в конце июля — начале августа, то мы считаем спатом всех особей длиной менее 1 мм. **сюда бы ссылку на размер спата в белом? Зубаха, Полоскин, Гольцев? Флячинская?** В этом случае можно говорить по крайней мере о двух периодах: с 1992 по 1998 год — период относительно низкой численности (менее 800 экз./м²) моллюсков, и с 1999 по 2012 год — относительно высокой (более 1000 экз./м²) (достоверные различия по критерию Манна-Уитни, $W = 6$, $p-value = 4,5 \times 10^{-13}$) (рис. 26).

В период с 1992 по 1998 год численность *M. balthica* достоверно изменялась (*Kruskal-Wallis* $\chi^2 = 24,1$, $p-value = 0,00049$). Результаты попарного сравнения представлены в таблице 19.

Численность моллюсков в эстуарии р. Лувенъги в 1992–1993 годах оставалась стабильной ($\bar{N} = 128$ (21,5) экз./м²), затем произошло ее увеличение в 1994 году, после чего снова произошло некоторое ее снижение и в 1995–1997 годах она стабилизировалась на более высоком уровне ($\bar{N} = 341$ (9,3) экз./м²) по сравнению с 1992–93 гг. В 1998 году вновь происходит увеличение численности *M. balthica* до уровня 1994 года (около 750–800 экз./м²), после чего в 1999 году средняя численность возросла ещё в три раза. С 1999 по 2003 год численность оставалась относительно стабильной (*Kruskal-Wallis* $\chi^2 = 5,0$, $p-value = 0,28$) и в среднем составляла 2146 (5,5) экз./м². В 2004 году обилие маком увеличилось в полтора раза и достигло максимума для данного участка за весь период наблюдений. С 2004 по 2006 год численность моллюсков последовательно снижалась (табл. 20). В 2006 году она

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

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

Таблица 20. Результаты множественного сравнения средних численностей *Macoma balthica* методом Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference') в эстуарии реки Лувеньги в 2004 – 2007 годах.

достигла локального минимума и составляла 993 (13,2) экз./м²). В 2007 году произошло достоверное увеличение численности *Macoma balthica* (табл. 20). К 2008 году численность моллюсков снова снижается, после чего до 2012 года были отмечены недостоверные флюктуации (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 6,8429$, $p – value = 0,14$).

9.2 Илистая губа острова Горелый.

посчитать и вписать относительные ошибки На данном участке рассматривали отдельно 4 зоны, различающиеся по осушке и биотическим условиям. Максимальная численность маком на всех горизонтах литорали была отмечена в 1998 году (рис. 25). Более чем на 75% такая высокая численность была связана с обилием особей длиной менее 1 мм. Максимальная численность моллюсков наблюдалась на границе среднего и нижнего горизонта в зарослях фукоидов, здесь она составляла более 44 тысяч экз./м².

При исключении из анализа особей размером менее 1 мм, численность особей *M. balthica* стала максимальной в 1999 году для всех горизонтов, кроме среднего, на котором максимальная численность отмечена в 2000 году (рис. 26). Самая низкая численность за весь период исследований была отмечена в начале интервала наблюдений (1992 – 1993 года) – менее 100 экз./м². С 1994 по 1996 год происходило некоторое увеличение численности маком, однако она на всех горизонтах не превышала 500 экз./м². В 1997 году произошло локальное снижение численности, и с 1998 года происходил ее рост. В 1999 году численность маком составляла 900, 2000 и 1050 экз./м² на среднем горизонте, в поясе фукоидов и у нуля глубин, соответственно. В 2000 году на верхнем горизонте литорали численность особей достигла максимума за весь период наблюдений и составила 1500 экз./м², в то время как на остальных горизонтах литорали произошло снижение численности. В дальнейшем были отмечены менее значительные колебания, и, как показывают данные в 2004, 2006 – 2008 и 2011 годах (когда на станциях брали индивидуальные пробы, а не интегрированные) эти колебания недостоверны (табл. 21).

9.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга

На материковой литорали в районе поселка Лувеньга отдельно рассматривали динамику поселений *M. balthica* в четырех зонах, отличающихся по осушке и биотическим

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

Примечание: Kruskal-Wallis χ^2 — значения критерия Краскелл-Уоллиса; \bar{N} — средняя численность *M. balthica*, экз./м²; *D* — относительная ошибка средней, %.

Таблица 21. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на литорали о. Горелый по данным 2004, 2006 – 2008 и 2011 годов.

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

Примечание: Kruskal-Wallis χ^2 — значения критерия Краскелл-Уоллиса; \bar{N} — средняя численность *M. balthica*, экз./м²; *D* — относительная ошибка средней, %.

Таблица 22. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на материковой литорали в районе поселка Лувенъга с 1992 по 1998 год.

условиям. За весь период наблюдений максимальные флюктуации численности маком были отмечены для зоны верхнего пляжа: от 94 (38 %) экз./м² в 1992 до 16365 (53 %) экз./м² в 1998 году (25). Доля спата в большинстве выборок составляет менее 20 %, исключение составляет зона верхнего пляжа в 1998, где доля спата была 87 %. В дальнейшем мы рассматриваем динамику обилия без учета спата (рис. 26).

В начале периода наблюдения численность на всех трех участках не превышала 1000 экз./м² и колебания носили случайный характер (табл. 22).

9.4 Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова.

На данном участке литорали средняя плотность поселений *M. balthica* за период с 1994 по 2012 год колебалась от 220 (40,9) экз./м² в 1997 до 9285 (16,4) экз./м² в 1999 году (рис. 25). При исключение из рассмотрения особей длиной менее 1 мм минимальная средняя численность не изменилась, а максимальная в 1999 составила 8530 (9,4) экз./м² (рис. 26). Однако столь высокая численность не сохранилась дольше одного года, и в период с 2000 по 2012 колебалась в пределах 1–2,5 тысяч экз./м², в среднем составляя 1823 (8,0) экз./м². Тем не менее, после 1999 года средняя численность маком достоверно больше ($W = 4,5, p – value = 1,007 \times 10^{-5}$), чем до — 2145 (4,5) и 435 (17,2), соответственно.

Минимальная численность в период после 2000 года была отмечена в 2006 году и составляла 795 (20,8) экз./м². Периоды с 2000 по 2006 и с 2007 по 2012 годы достоверно различаются ($W = 131,5, p – value = 0,016$) по средней численности маком (2146 (9,5) и 1448 (10,8), соответственно).

Внутри каждого периода времени численность *M. balthica* не различается достоверно от года к году (табл. 23).

| годы наблюдения | <i>Kruskal – Wallis</i> χ^2 | p – value | \bar{N} (D) |
|-----------------|----------------------------------|-----------|---------------|
| 1994 – 1998 | 7,2 | 0,12 | 435 (17,2) |
| 2000 – 2006 | 9,8 | 0,13 | 2146 (9,5) |
| 2007 – 2012 | 4,9 | 0,43 | 1448 (10,8) |

Примечание: Kruskal-Wallis χ^2 — значения критерия Краскелл-Уоллиса; \bar{N} — средняя численность *M. balthica*, экз./м²; D — относительная ошибка средней, %.

Таблица 23. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на литорали Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова в разные годы.

9.5 Южная губа острова Ряшкова

Поскольку на литорали Южной губы о. Ряшкова использовали для промывки сито с диаметром ячей 1 мм, то доля моллюсков размером менее 1 мм не превышала 1,2 % и их исключение из анализа не изменило общей картины. На данном участке с 2001 по 2010 год численность *Macoma balthica* была относительно стабильна, все флукутации были недостоверны (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 12,07$, p – value = 0,21). Средняя численность за данный период составила 1239 (7,9) экз./м². Однако намечается некоторая тенденция к увеличению численности в 2003 – 2004 и 2007 – 2008 году. После 2008 года численность постепенно снижается и в 2012 году она составила 142 (27,5) экз./м².

9.6 Остров Ломнишный

На литорали о. Ломнишный для промывки также использовали сито с диаметром ячей 1 мм, моллюски длиной менее 1 мм в пробах отсутствовали. На данном участке численность маком оставалась относительно стабильной в течении всего периода исследований (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 9,9$, p – value = 0,077) и в среднем составляла 638 (12) экз./м². Некоторое увеличение численности было отмечено в 2008 году (численность составляла 1530 (19) экз./м²).

9.7 Анализ динамики численности *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря

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

Мы проанализировали динамику численности *M. balthica* на каждом участке на наличие тренда при помощи теста Мантелля (табл. 24).

Было показано наличие тренда на 4 участках: эстуарий р. Лувеньга, материковая литораль в районе пос. Лувеньга, Южная губа о. Ряшкова, г. Сельдянская. Для удаления

Таблица 24. Выявление трендов в динамике численности *Macoma balthica* на различных участках Белого моря.

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

тренда из исходных значений были вычтены предсказанные значения из регрессионной модели $N = a + b * T$, где N — численность, экз./м², T — годы. По детрендированному ряду были рассчитаны частные автокорреляции (*PRCF* - partial rate correlation function). Коррелограммы представлены на рисунке 27.

Для большинства временных рядов значение максимального значения достигает *PRCF* с лагом 1, что характерно для динамики в отсутствие тренда. Достоверность частных автокорреляций оценивалась пермутационным методом. Для участков в Южной губе о. Ряшкова и на материковой литорали в Лувенъге были показаны достоверные значений *PRCF*[2], причем в Южной губе *PRCF*[2] > *PRCF*[1]. Это показывает наличие в поселении плотностнозависимых процессов второго порядка. Предположительно, это может быть воздействие хищников. Мы надеемся проверить эту гипотезу в ходе дальнейших наблюдений. Биологическая интерпретация *PRCF* с большим лагом на настоящий момент представляется нам сомнительной.

9.8 Синхронность динамики численности *Macoma balthica* в Кандакашском заливе Белого моря

Для изучения синхронности колебаний численности маком мы использовали тест Мантелля. Для включения большего количества рядов в анализ, он был проведен по двум наборам данных. Первый набор данных включал участки, где при отборе проб промывка была на сите с диаметром ячии 0,5 мм. Сюда вошли участки в эстуарии р. Лувенъги, на материковой литорали в районе Лувенъги, на о. Горелый, в Западной Ряшковой салме и в губах Медвежья и Сельдянная. Результаты корреляционного анализа представлены в таблице 25. Три участка в районе Лувенъгских шхер (эстуарий р. Лувенъги, о. Горелый, материковая литораль) демонстрировали синхронную динамику поселений. С данными участками была синхронна динамика поселения маком в г. Медвежья. Низкая, хотя и достоверная корреляция была показана между динамикой на материковой литорали в

Таблица 25. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*.

| <i>Mantelr \ p_{perm}</i> | [1] | [2] | [3] | [4] | [5] | [6] | [7] | [8] |
|-------------------------------------|--------|--------|--------|--------|-------|--------|--------|-------|
| [1] эстуарий р. Лувенъги | | 0,002 | 0,989 | 0,009 | 0,001 | 0,264 | 0,018 | 0,441 |
| [2] о. Горелый | 0,929 | | 0,393 | 0,014 | 0,001 | 0,388 | 0,992 | 0,089 |
| [3] о. Ломнишный | -0,439 | -0,067 | | 0,208 | NA | 0,79 | 0,082 | 0,399 |
| [4] г. Медвежья | 0,821 | 0,86 | -0,028 | | 0,001 | 0,184 | 0,932 | 0,441 |
| [5] материковая лitorаль (Лувенъга) | 0,781 | 0,784 | NA | 0,704 | | 0,044 | NA | 0,123 |
| [6] г. Сельдяная | 0,089 | -0,009 | -0,303 | 0,087 | 0,364 | | 0,763 | 0,818 |
| [7] Южная губа о. Ряшкова | 0,427 | -0,309 | 0,333 | -0,213 | NA | -0,127 | | 0,585 |
| [7] Западная Ряшкова салма | -0,045 | 0,057 | 0 | -0,05 | 0,284 | -0,141 | -0,038 | |

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

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

районе Лувенъги и в г. Сельдяной (0,36) и между эстуарием р. Лувенъги и Южной губой о. Ряшкова (0,43).

Второй набор данных включал участки, где при отборе проб промывку проводили на сите с диаметром ячей 1 мм. Также сюда вошли те участки из предыдущего набора данных, где была известна размерная структура моллюсков — из общей численности были вычтены численность особей длиной менее 1 мм для возможности сравнения. Всего в данный анализ вошло 8 рядов данных: эстуарий р. Лувенъги, материковая лitorаль в районе Лувенъги, о. Горелый, Западная Ряшкова салма, Южная губа о. Ряшкова, о. Ломнишный, б. Ключиха и Сухая салма (табл. 26). Интересно отметить, что при редукции данных до численности особей длиной более 1 мм картина меняется. Без изменения остается синхронность динамик поселений маком на материковой лitorали в Лувенъге с о. Горелый и эстуарием р. Лувенъги. Такжесохранился синхронность динамик численности в поселениях в эстуарии р. Лувенъга и Южной губе о. Ряшкова. В то же время поселение в Западной Ряшковой салме, который в предыдущем анализе показывало асинхронность по сравнению с остальными участками, в данном случае демонстрирует синхронность с поселениями на о. Горелый и материковой лitorали в Лувенъге. Также показана синхронность динамик поселений на материковой лitorали в Лувенъге и в бухте Ключиха.

Мы использовали значение теста Мантеля как меру сходства рядов данных для тестирования гипотезы, что на более близкорасположенных участках динамика численности *Macoma balthica* более сходна. Для этого по координатам участков была рассчитана матрица расстояний между участками (табл. 27).

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

Таблица 26. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*.

| <i>Mantelr \ p_{perm}</i> | [1] | [2] | [3] | [4] | [5] | [6] | [7] | [8] |
|--------------------------------------|--------|--------|-------|-------|-------|--------|--------|-------|
| [1] эстуарий р. Лувеньги | | 0,082 | 0,646 | 0,995 | 0,029 | 0,482 | 0,013 | 0,19 |
| [2] о. Горелый | 0,176 | | 0,067 | 0,73 | 0,001 | 0,261 | 0,986 | 0,001 |
| [3] б. Ключиха | -0,046 | 0,52 | | 0,673 | 0,034 | 0,213 | 0,062 | 0,065 |
| [4] о. Ломнишный | -0,451 | -0,181 | -0,22 | | NA | 1 | 0,088 | 0,341 |
| [5] материко-вая лitorаль (Лувеньга) | 0,32 | 0,862 | 0,577 | NA | | 0,117 | NA | 0,006 |
| [6] Сухая салма | -0,019 | 0,067 | 0,085 | -1 | 0,443 | | 0,688 | 0,314 |
| [7] Южная губа о. Ряшкова | 0,419 | -0,332 | 0,434 | 0,333 | NA | -0,243 | | 0,605 |
| [8] Западная Ряшкова салма | 0,114 | 0,86 | 0,72 | 0,093 | 0,755 | 0,088 | -0,048 | |

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

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

NA — ряды не пересекаются во времени.

9.9 Дальний пляж губы Дальнезеленецкая

На данном участке использовали для промывки сито с диаметром ячей 1 мм и особи длиной менее 1 мм в пробах отмечены не были. В течении всего периода времени плотность поселения *Macoma balthica* не превышала 100 экз./м² (28). В 2003 году произошло уменьшение обилия маком (с 52 (13) до 34 (20) экз./м², критерий Манна-Уитни $W = 854, p - value = 0,001$), после чего численность в 2003 – 2006 оставалась относительно стабильной (в среднем 33 (0,8) экз./м², критерий Краскела-Уоллиса $Kruskal - Wallis\chi^2 = 4,03, p = 0,26$). В 2007 году численность еще увеличилась относительно предыдущего периода ($W = 1155, p - value = 8,7 \times 10^{-8}$) и оставалась стабильной к 2008 году ($W = 516,5, p - value = 0,76$) при этом достигла уровня, максимального для всего периода (72 (0,9) экз./м²).

В качестве точки сравнения использовали количественные данные из статьи ?? (28). Плотность поселения *Macoma balthica* на Дальнем пляже в 1973 году была сравнима с таковой в 2002 – 2006 годах (28).

Таблица 27. Расстояние между исследованными участками литорали.

| | [1] | [2] | [3] | [4] | [5] | [6] | [7] | [8] | [9] | [10] |
|--|-------|-------|-------|------|------|------|-----|-----|-----|------|
| [1] материковая литораль (Лувенъга) | 0,0 | | | | | | | | | |
| [2] о. Горелый | 1,5 | 0,0 | | | | | | | | |
| [3]эстуарий р. Лувенъги | 1,0 | 1,0 | 0,0 | | | | | | | |
| [4] Южная губа о. Ряшкова | 11,7 | 10,7 | 11,7 | 0,0 | | | | | | |
| [5] о. Ломнишный | 13,5 | 12,9 | 13,8 | 3,7 | 0,0 | | | | | |
| [6] Западная Ряшкова салма | 11,9 | 10,8 | 11,8 | 1,7 | 5,3 | 0,0 | | | | |
| [7] г. Сельдянская | 93,6 | 94,0 | 94,5 | 87,8 | 84,1 | 89,3 | 0,0 | | | |
| [8] г. Медвежья | 91,9 | 92,4 | 92,8 | 86,1 | 82,4 | 87,6 | 1,7 | 0,0 | | |
| [9] Сухая салма | 97,1 | 97,5 | 97,9 | 91,2 | 87,6 | 92,7 | 3,5 | 5,1 | 0,0 | |
| [10] б. Ключиха | 100,1 | 100,6 | 101,0 | 94,8 | 91,1 | 96,3 | 8,1 | 9,7 | 5,8 | 0,0 |

Примечание:Расстояние дано в километрах.

| годы сравнения | W | p – value | достоверность различий |
|--------------------|-----------|-----------|------------------------|
| 1973 – 2002 | 31,5 | 0,08 | * |
| 1973 – 2003 | 80,5 | 0,86 | |
| 1973 – 2004 : 2006 | 214 | 0,44 | |
| 1973 – 2007 : 2008 | 22 0,0048 | ** | |

Примечание: W - значение критерия Вилкоксона, достоверность различий *** – $p < 0,001$; ** – $p < 0,05$; * – $p < 0,1$.

Таблица 28. Сравнение численности *Macoma balthica* на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкой в 1973 году и 2002 – 2008.

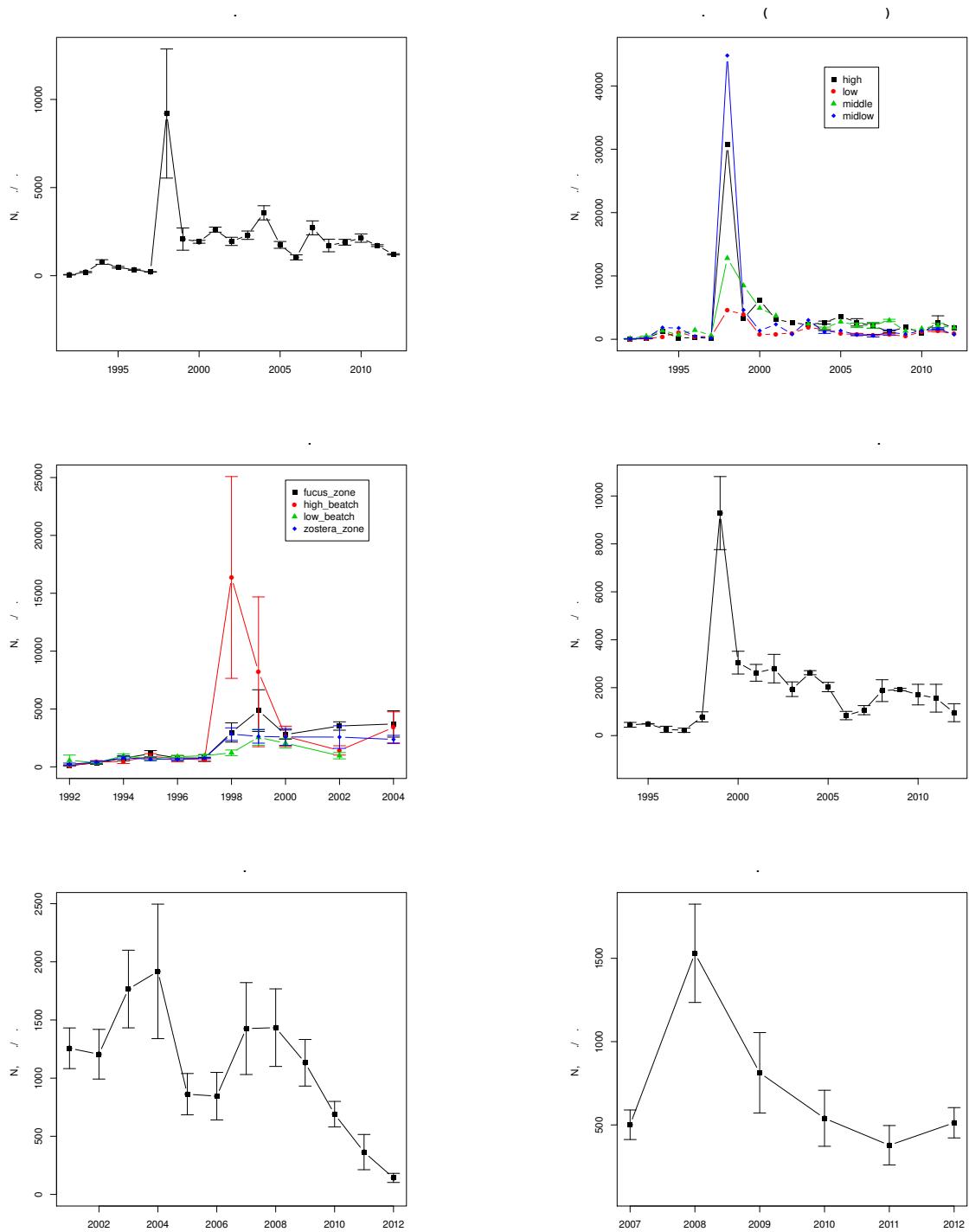


Рис. 25. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива.

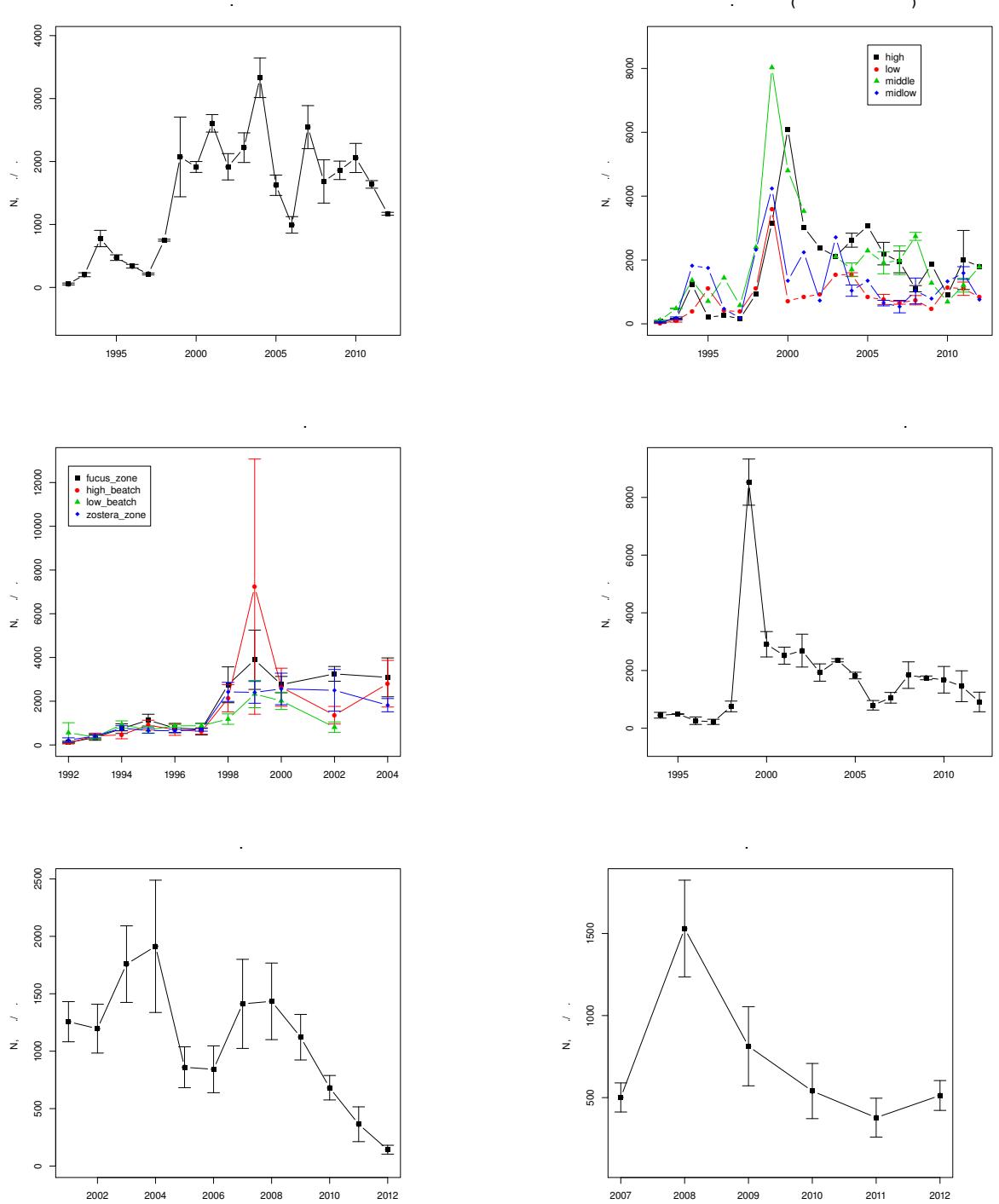


Рис. 26. Динамика численности *Macoma balthica* с длиной раковины более 1 мм в поселениях вершины Кандалакшского залива

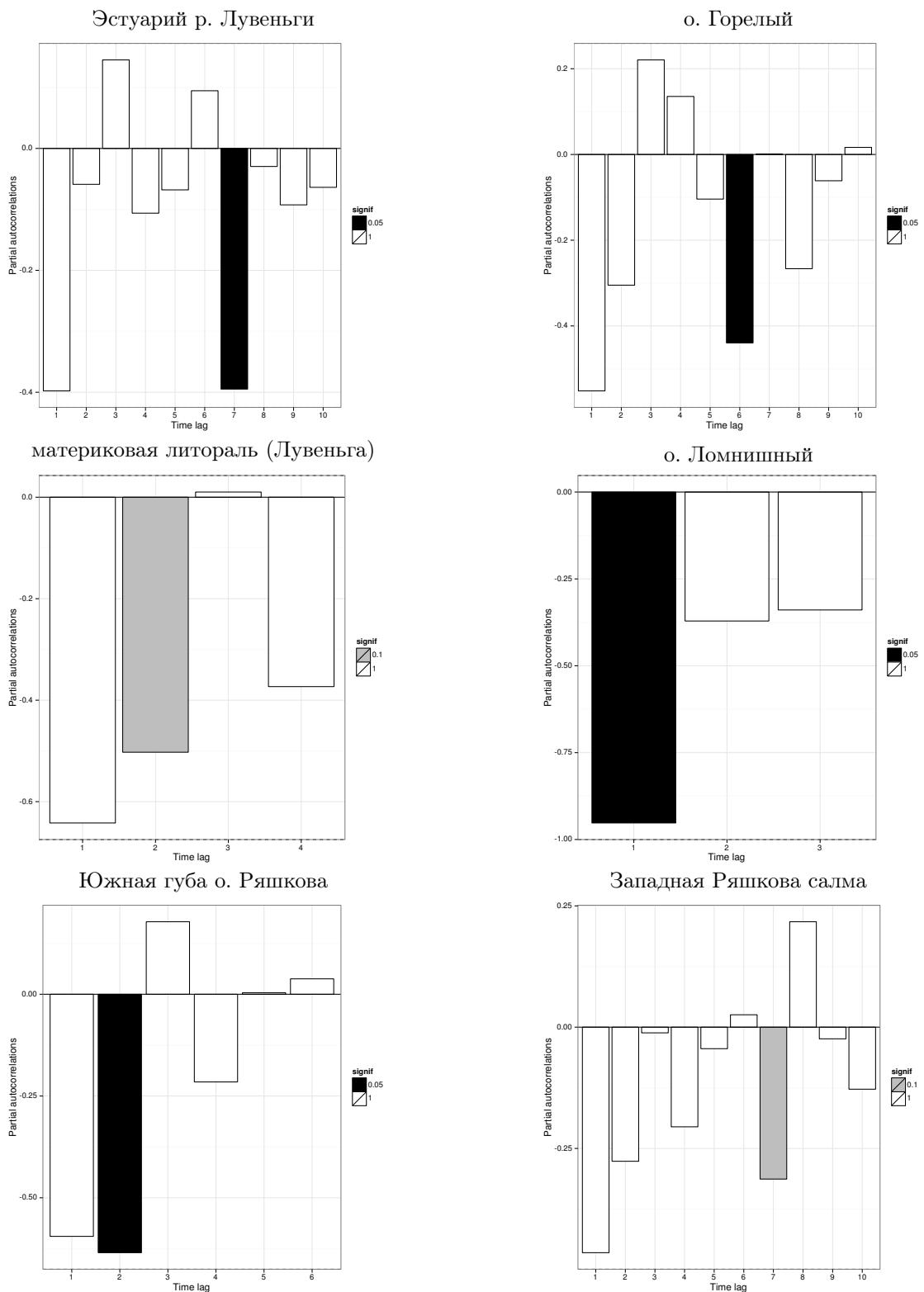


Рис. 27. Частные корреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детрендированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

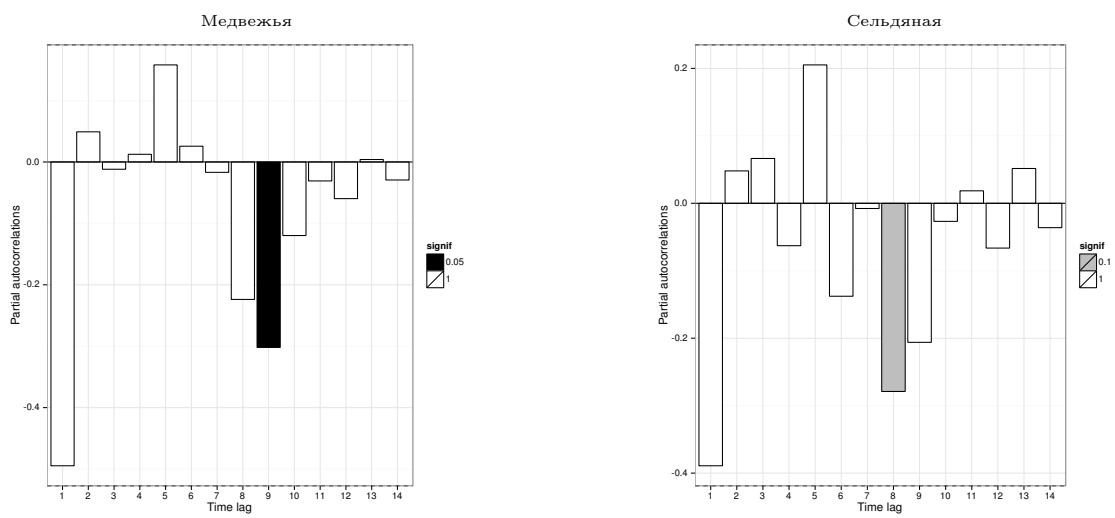


Рисунок 27, продолжение. Частные автокорреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детреднированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

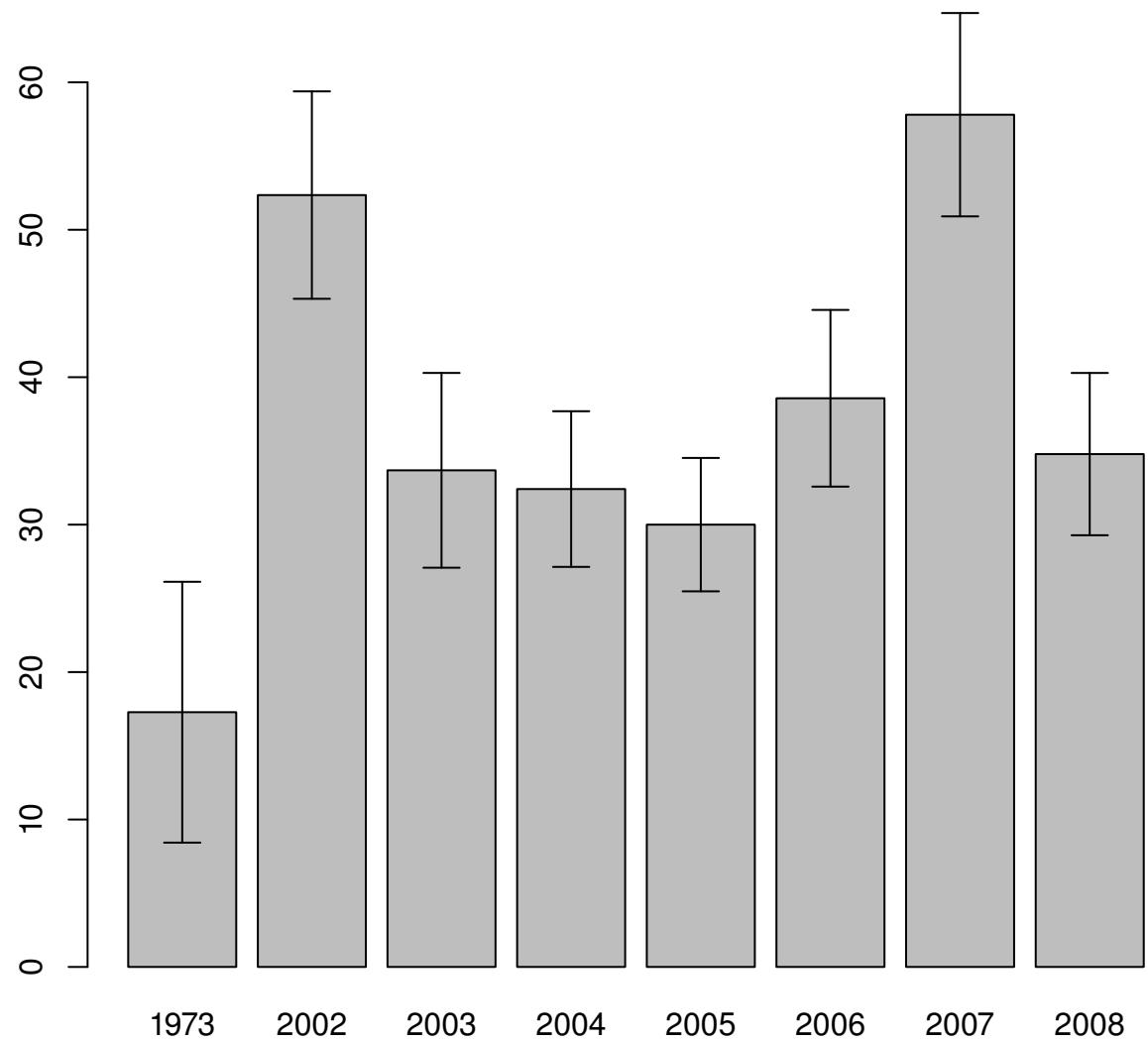


Рис. 28. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* на литорали Дальнего пляжа г. Дальнезеленецкой (Баренцево море)

Примечание: по оси X — годы наблюдений, по оси Y — средняя плотность поселения, экз./м². Данные 1973 года взяты из статьи ??

Благодарности

В заключение я хочу поблагодарить администрацию Кандалакшского заповедника и лично А. С. Корякина за поддержку наших экспедиций на Белом и Баренцевом морях. Я благодарна администрации СПбГУ, биологического факультета и кафедры ихтиологии и гидробиологии за возможность работы на Морской биологической станции СПбГУ.

На Баренцевом море мы работали вместе с сотрудниками Мурманского морского биологического института, Мурманского государственного технического университета и Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии: М.В. Макаров, С.В Малавенда, С. С. Малавенда, О. Тюкина, И. П. Прокопчук, которые оказывали нам всяческую поддержку.

Эта работа не могла бы состояться без моих коллег по экспедициям: Беломорской экспедиции ГИПС ЛЭМБ, студенческой Баренцевоморской экспедиции СПбГУ, Беломорской экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Отдельное спасибо руководителям экспедиций: А. В. Полоскину, И. А. Коршуновой, Д. А. Аристову, Е. А. Генельтьевскому, М.В. Иванову за возможность работы в экспедиционных командах и помочь в сборе материала.

Я благодарю А. В. Полоскина, Д. А. Аристова, К. В. Шунькину, А. В. Герасимову (кафедра ихтиологии и гидробиологии СПбГУ), А. Д. Наумова (ББС ЗИН РАН) за предоставленные материалы.

Постоянные обсуждения с Ю. Ю. Тамберг и В. М. Хайтовым значительно улучшили мои навыки в статистической обработке материала и помогло мне в работе. На этапе обработки данных неоценимую помочь идеями и разъяснениями мне оказали В. М. Хайтов и Д. А. Аристов.

Кроме того, я не могу не поблагодарить руководителей Лаборатории экологии морского бентоса И. А. Коршуновой, А. В. Полоскину, Е. А. Нинбургу и В. М. Хайтову, которые 13 лет назад убедили меня, что морская биология это очень интересно и вложили много сил в мое обучение и воспитание. Без них меня бы тут просто не было.

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

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

Список литературы

- Bjornstad O. N.* ncf: spatial nonparametric covariance functions. — 2013. — R package version 1.1-5.
- Gerasimova A. V., Maximovich N. V.* Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability // *Hydrobiologia*. — 2013. — Т. 706, № 1. — С. 119—137.
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P.* PAS: Palaeontological Statistical package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. — 2001. — Т. 4, № 9. — С. 9.
- Nikula R., Strelkov P., Väinölä R.* Diversity and Trans-Arctic Invasion History of Mitochondrial Lineages in the North Atlantic Macoma balthica Complex (Bivalvia: Tellinidae) // *Evolution*. — 2007. — Т. 61, № 4. — С. 928—941.
- R Core Team R:* A Language and Environment for Statistical Computing / R Foundation for Statistical Computing. — Vienna, Austria, 2014.
- Thrush S., Hewitt J., Pridmore R.* Patterns in the spatial arrangements of polychaetes and bivalves in intertidal sandflats // *Marine biology*. — 1989. — Т. 102, № 4. — С. 529—535.
- Väinölä R.* Repeated trans-Arctic invasions in littoral bivalves: molecular zoogeography of the Macoma balthica complex // *Marine Biology*. — 2003. — Т. 143, № 5. — С. 935—946.
- Varfolomeeva M., Naumov A.* Long-term temporal and spatial variation of macrobenthos in the intertidal soft-bottom flats of two small bights (Chupa Inlet, Kandalaksha Bay, White Sea) // *Hydrobiologia*. — 2013. — Т. 706, № 1. — С. 175—189. — ISSN 0018-8158.
- Vincent B., Joly D., Brassard C.* Effets de la densité sur la croissance du bivalve Macoma balthica (L.) en zone intertidale // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. — 1989. — Т. 126. — С. 145—162. — ЗИН: ИП 2629.
- Агарова И. [и др.]* Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Дальнего Пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. — С. 95—186.
- Азаров В.* Питание рыб на литорали островов Ряжкова и Лодейного в Белом море (Кандалакшский залив) // Труды ББС МГУ — Труды Кандалакшского государственного заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЗ. Воронеж, 1963. — С. 35—53.
- Безруков П., Лисицын А.* Классификация осадков современных морских водоемов // Тр. ИО АН СССР. — 1960. — Т. 32. — С. 3—14.
- Генельт-Яновский Е. А., Назарова С. А.* Сообщества илисто-песчаной литорали губы Дальне-Зеленецкая (Восточный Мурман) в 2002-2007 гг // Материалы X научного семинара "Чтения памяти К.М. Дерюгина". — 2008. — С. 16—28.
- Гольцев Н., Полозов Ю., Полоскин А.* К вопросу об избирательности питания речной камбалы *Pleuronectes flessus* на литорали Кандалакшского залива Белого моря // Аничковский вестник. — 1997. — Т. 1. — С. 9—22.
- Гурьянова Е., Закс И., Ушаков П.* Литораль Западного Мурмана // Исслед. морей СССР. — 1930. — Т. 11. — С. 47—162.

- Гурьянова Е., Ушаков П.* Литораль Восточного Мурмана // Исслед. морей СССР. — 1929. — Т. 10. — С. 5—40.
- Засепин В., Филатова З.* Жизнь животных //. — М., 1968. — Гл. Класс двустворчатые (Bivalvia). С. 95—155.
- Максимович Н.* Особенности экологии и репродуктивный цикл *Macoma balthica* L. в губе Чупа // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Исследования фауны морей. 31 (39). — Л, 1985. — С. 230—243.
- Максимович Н.* Статистическое сравнение кривых роста // Вестник Ленинградского университета. — 1989. — Т. 4. — С. 18—25.
- Максимович Н., Герасимова А., Кунина Т.* Динамика структурных характеристик литоральных поселений *Macoma balthica* L. в губе Чупа (Белое море) // Вестник ЛГУ. — 1991. — Т. вып. 2, № 10. — С. 23—31.
- Максимович Н., Кунина Т.* Биология шельфовых зон мирового океана, тезисы докладов //. — Владивосток : Владивосток, 1982. — Гл. Структура поселений и рост *Macoma balthica* на литорали губы Чупа (Белое море). С. 148—150.
- Максимович Н. В., А.В. Г., Кунина Т.* Продукционные свойства поселений *Macoma balthica* L. в губе Чупа (Белое море). II. Продукция // Вестник СПбГУ. — 1993. — Т. 1, № 3. — С. 3—10.
- Назарова С. А.* Анализ многолетней динамики структуры поселений *Macoma balthica* (L., 1758) в районе Лувеньгских шхер (Кандалакшский залив Белого моря) // Аничковский Вестник. Материалы XIII открытой научно-практической конференции Аничкова лицея. Математическая физика, биология, психология. — 2003. — Т. 34. — С. 55—61.
- Назарова С. А., Полоскин А. В.* О флуктуациях численности *Macoma balthica* L. В популяциях кутовой части Кандалакшского залива (Белое море) // Тезисы докладов VI научной сессии Морской биологической станции СПбГУ (8 февраля 2005 г.) — 2005. — С. 51—52.
- Николаева Д.* Структура поселения двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) на литорали и в сублиторали Илистой губы острова Горелого (Лувеньгский архипелаг, Кандалакшский залив, Белое море). Тех. отч. / Лаборатория экологии морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ. — 1998.
- Перцов Н.* Некоторые данные о питании птиц, населяющих острова Северного архипелага Кандалакшского заповедника // Труды ББС МГУ – Труды Кандалакшского государственного заповедника. Т. 2. — ББС МГУ, КГЭ. Воронеж, 1963. — С. 29—34.
- Полоскин А.* Макробентос литорали Лувеньгских шхер Кандалакшского залива Белого моря и некоторые аспекты его динамики: дис. . . .маг. / Полоскин А.В. — ЛГУ, 1996.
- Семенова Н.* Распределение двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (L.) в некоторых губах Кандалакшского залива Белого моря // Труды ББС МГУ. — 1974. — С. 87—102.
- Стрельцов В., Агарова И., Петухов В.* Зообентос и оценка органического вещества в морских донных осадках песчаной литорали Дальнего Пляжа (Баренцево море) //

Донные отложения и биогеоценозы Баренцева и Белого морей. — Апатиты, 1974. — С. 129—141.

A Приложение. Ростовые характеристики *Macoma balthica* на Мурманском побережье Баренцева моря

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

Обозначения во таблицах:

N — количество особей данного возраста, экз.;

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

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

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

m_L — ошибка средней,

1к – 13к — длина колец остановки роста;

L_{kaver} — средняя длина данного кольца остановки роста, мм;

m_{L_k} — ошибка средней;

L_{kmin} — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм;

L_{kmax} — максимальная длина данного кольца остановки роста.

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>m_L</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к | 9к | 10к | 11к |
|---------|----------|-------------|-------------|----------------------------------|------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|
| 0+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 2+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 3+ | 1 | 4,5 | 4,5 | 4,5 | | 0,7 | 2,0 | 3,5 | | | | | | | | |
| 4+ | 4 | 5,3 | 8,5 | 6,2 | 0,4 | 1,4 | 2,6 | 4,3 | 5,1 | | | | | | | |
| 5+ | 8 | 5,3 | 8,0 | 6,8 | 0,4 | 1,0 | 2,0 | 3,3 | 4,4 | 5,5 | | | | | | |
| 6+ | 5 | 6,6 | 8,0 | 7,1 | 0,3 | 1,4 | 2,7 | 3,4 | 4,4 | 5,2 | 6,1 | | | | | |
| 7+ | 11 | 7,1 | 11,4 | 9,0 | 0,3 | 1,3 | 2,0 | 3,3 | 4,6 | 5,6 | 6,8 | 7,9 | | | | |
| 8+ | 11 | 8,8 | 11,8 | 10,0 | 0,3 | 1,0 | 2,1 | 3,2 | 4,4 | 5,7 | 6,9 | 8,1 | 9,0 | | | |
| 9+ | 6 | 9,6 | 12,7 | 10,8 | 0,5 | 1,0 | 2,2 | 3,6 | 4,3 | 5,4 | 6,7 | 7,8 | 8,9 | 9,9 | | |
| 10+ | 6 | 10,2 | 12,8 | 11,4 | 0,4 | 1,2 | 2,3 | 3,5 | 4,2 | 5,1 | 6,1 | 7,4 | 8,4 | 9,4 | 10,4 | |
| 11+ | 3 | 12,5 | 14,5 | 13,2 | 0,6 | | | 3,5 | 4,6 | 5,6 | 6,3 | 7,0 | 8,6 | 10,0 | 11,2 | 12,2 |
| | | | | <i>L_kaver</i> | | 1,1 | 2,2 | 3,5 | 4,5 | 5,4 | 6,5 | 7,6 | 8,7 | 9,7 | 10,8 | 12,2 |
| | | | | <i>m_{L_k}</i> | | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,2 | 0,1 | 0,2 | 0,4 | | |
| | | | | <i>L_kmin</i> | | 0,7 | 2,0 | 3,2 | 4,2 | 5,1 | 6,1 | 7,0 | 8,4 | 9,4 | 10,4 | 12,2 |
| | | | | <i>L_kmax</i> | | 1,4 | 2,7 | 4,3 | 5,1 | 5,7 | 6,9 | 8,1 | 9,0 | 10,0 | 11,2 | 12,2 |

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>m_L</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к | 9к | 10к | 11к |
|---------|----------|-------------|-------------|----------------------------------|----------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|
| 0+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 12 | 1,5 | 2,3 | 1,9 | 0,1 | 0,9 | | | | | | | | | | |
| 2+ | 1 | 3,4 | 3,4 | 3,4 | | | 1,3 | 2,4 | | | | | | | | |
| 3+ | 7 | 3,9 | 5,1 | 4,6 | 0,2 | 1,4 | 2,6 | 3,6 | | | | | | | | |
| 4+ | 6 | 5,2 | 6,5 | 5,8 | 0,2 | 1,0 | 1,9 | 3,2 | 4,5 | | | | | | | |
| 5+ | 6 | 7,1 | 8,0 | 7,6 | 0,2 | 1,1 | 2,9 | 4,0 | 5,4 | 6,4 | | | | | | |
| 6+ | 5 | 7,3 | 8,5 | 8,0 | 0,2 | 1,4 | 2,3 | 3,3 | 4,8 | 5,9 | 6,9 | | | | | |
| 7+ | 4 | 8,7 | 11,5 | 9,7 | 0,6 | 1,0 | 2,6 | 4,2 | 5,1 | 6,4 | 7,5 | 8,5 | | | | |
| 8+ | 4 | 9,8 | 12,3 | 11,3 | 0,6 | | 2,9 | 4,4 | 5,4 | 6,6 | 8,0 | 9,3 | 10,3 | | | |
| 9+ | 3 | 11,7 | 12,2 | 12,0 | 0,1 | 1,2 | 2,4 | 4,0 | 5,4 | 6,2 | 8,0 | 9,1 | 10,2 | 11,2 | | |
| 10+ | 4 | 11,2 | 12,6 | 11,9 | 0,3 | | 3,0 | 4,1 | 5,2 | 6,3 | 7,7 | 8,6 | 9,5 | 10,4 | 11,1 | |
| 11+ | 1 | 13,0 | 13,0 | 13,0 | | | | | | 6,1 | 7,5 | 8,9 | 9,7 | 11,2 | 12,0 | |
| | | | | <i>L_{kaver}</i> | | 1,2 | 2,5 | 3,8 | 5,1 | 6,3 | 7,4 | 8,6 | 9,7 | 10,4 | 11,2 | 12,0 |
| | | | | <i>m_{L_k}</i> | | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,4 | 0,0 | |
| | | | | <i>L_{kmin}</i> | | 0,9 | 1,9 | 3,2 | 4,5 | 5,9 | 6,1 | 7,5 | 8,9 | 9,7 | 11,1 | 12,0 |
| | | | | <i>L_{kmax}</i> | | 1,4 | 3,0 | 4,4 | 5,4 | 6,6 | 8,0 | 9,3 | 10,3 | 11,2 | 11,2 | 12,0 |

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>m_L</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к |
|---------|----------|-------------|-------------|----------------------------------|----------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 0+ | 0 | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 22 | 1,0 | 2,5 | 1,7 | 0,1 | 0,6 | | | | | | | |
| 2+ | 346 | 1,7 | 15,0 | 3,0 | 0,0 | 0,6 | 1,7 | | | | | | |
| 3+ | 70 | 3,1 | 7,3 | 4,4 | 0,1 | 0,6 | 1,6 | 2,8 | | | | | |
| 4+ | 15 | 4,6 | 9,2 | 7,3 | 0,4 | 0,7 | 1,7 | 3,2 | 5,3 | | | | |
| 5+ | 3 | 7,2 | 9,2 | 8,2 | 0,6 | 0,8 | 1,6 | 3,4 | 4,6 | 6,4 | | | |
| 6+ | 1 | | | 9,7 | | | 1,5 | 2,6 | 3,5 | 5,5 | 8,4 | | |
| 7+ | 5 | 9,4 | 11,5 | 10,1 | 0,4 | 0,7 | 2,4 | 3,6 | 4,9 | 6,3 | 8,0 | 9,5 | |
| 8+ | 3 | 12,7 | 13,9 | 13,3 | 0,6 | | 2,2 | 4,4 | 6,8 | 7,9 | 8,9 | 10,4 | 11,8 |
| | | | | <i>L_kaver</i> | | 0,7 | 1,8 | 3,3 | 5,0 | 6,5 | 8,4 | 9,9 | 11,8 |
| | | | | <i>m_{L_k}</i> | | 0,0 | 0,1 | 0,3 | 0,5 | 0,5 | 0,3 | 0,4 | |
| | | | | <i>L_kmin</i> | | 0,6 | 1,5 | 2,6 | 3,5 | 5,5 | 8,0 | 9,5 | 11,8 |
| | | | | <i>L_kmax</i> | | 0,8 | 2,4 | 4,4 | 6,8 | 7,9 | 8,9 | 10,4 | 11,8 |

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>m_L</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к | 9к |
|---------|----------|-------------|-------------|----------------------------------|----------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|
| 0+ | 0 | | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 9 | 1,8 | 2,5 | 2,2 | 0,1 | 1,1 | | | | | | | | |
| 2+ | 76 | 1,6 | 7,9 | 3,1 | 0,1 | 0,7 | 2,0 | | | | | | | |
| 3+ | 40 | 2,1 | 5,8 | 3,8 | 0,1 | 0,7 | 1,8 | 2,9 | | | | | | |
| 4+ | 34 | 2,1 | 8,5 | 5,4 | 0,2 | 0,7 | 1,8 | 3,1 | 4,6 | | | | | |
| 5+ | 37 | 3,5 | 9,8 | 6,8 | 0,2 | 0,8 | 1,9 | 3,1 | 4,6 | 6,2 | | | | |
| 6+ | 44 | 4,6 | 11,5 | 8,2 | 0,2 | 0,8 | 1,8 | 2,9 | 4,1 | 5,5 | 7,3 | | | |
| 7+ | 48 | 7,4 | 12 | 9,9 | 0,2 | 0,9 | 2,1 | 3,3 | 4,6 | 6,0 | 7,7 | 9,1 | | |
| 8+ | 61 | 8 | 13,7 | 10,6 | 0,1 | 0,7 | 2,0 | 3,4 | 4,6 | 6,1 | 7,5 | 8,9 | 9,9 | |
| 9+ | 44 | 8,6 | 14,2 | 11,1 | 0,2 | | | 3,4 | 4,7 | 6,5 | 8,2 | 9,7 | 10,5 | 11,4 |
| 10+ | 39 | 10,3 | 15,3 | 12,6 | 0,2 | | | | | | | | | |
| 11+ | 7 | 12 | 15,2 | 13,2 | 0,5 | | | | | | | | | |
| 12+ | 5 | 14,4 | 18 | 16,1 | 0,6 | | | | | | | | | |
| 13+ | 3 | 13,9 | 16,8 | 15,4 | 0,8 | | | | | | | | | |
| 14+ | 1 | | | 17,8 | | | | | | | | | | |
| | | | | <i>L_{kaver}</i> | | 0,8 | 1,9 | 3,1 | 4,5 | 6,0 | 7,7 | 9,2 | 10,2 | 11,4 |
| | | | | <i>m_{L_k}</i> | | 0,0 | 0,0 | 0,1 | 0,1 | 0,2 | 0,2 | 0,3 | 0,4 | |
| | | | | <i>L_{kmin}</i> | | 0,7 | 1,8 | 2,9 | 4,1 | 5,5 | 7,3 | 8,9 | 9,9 | |
| | | | | <i>L_{kmax}</i> | | 1,1 | 2,1 | 3,4 | 4,7 | 6,5 | 8,2 | 9,7 | 10,5 | |

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>m_L</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к | 9 к | 10 к | 11 к | 12 к | 13 к | 14к | 15к |
|---------|----------|-------------|-------------|--------------|----------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 0+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 1 | 2,3 | 2,3 | 2,3 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 2+ | 1 | 2,7 | 2,7 | 2,7 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 3+ | 1 | 3,2 | 3,2 | 3,2 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 4+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 5+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 6+ | 1 | 6,2 | 6,2 | 6,2 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 7+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 8+ | 1 | 10,0 | 10,0 | 10,0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 9+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 10+ | 1 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 11+ | 2 | 15,0 | 17,9 | 16,5 | 1,5 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 12+ | 2 | 17,2 | 17,5 | 17,4 | 0,2 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 13+ | 2 | 16,6 | 18,2 | 17,4 | 0,8 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 14+ | 5 | 14,3 | 18,4 | 16,9 | 0,8 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 15+ | 4 | 16,2 | 18,8 | 17,1 | 0,6 | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | <i>L_{kaver}</i> | 0,9 | 1,9 | 3,1 | 4,7 | 6,2 | 7,5 | 8,9 | 10,3 | 11,8 | 13,1 | 14,1 | 15,0 | 15,6 | 15,9 | 16,4 |
| | | | | | <i>m_{L_k}</i> | 0,1 | 0,1 | | 0,3 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 0,5 | | | | | | | |
| | | | | | <i>L_{kmin}</i> | 0,7 | 1,4 | 2,3 | 3,5 | 4,5 | 6,0 | 7,6 | 8,7 | 9,8 | 10,9 | 12,2 | 13,5 | 14,8 | 15,6 | 16,4 |
| | | | | | <i>L_{kmax}</i> | 1,3 | 2,6 | 3,7 | 5,8 | 7,3 | 9,4 | 10,4 | 12,1 | 13,5 | 14,7 | 15,9 | 16,7 | 16,5 | 16,3 | 16,4 |

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>m_L</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к | 9 к | 10 к | 11 к | 12 к |
|---------|----------|-------------|-------------|--------------|----------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|------|------|------|
| 0+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 2+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 3+ | 1 | 4,8 | 4,8 | 4,8 | | 0,8 | 2,1 | 4,3 | | | | | | | | | |
| 4+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 5+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 6+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 7+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 8+ | 1 | 11,8 | 11,8 | 11,8 | | 1,0 | 1,6 | 3,9 | 6,0 | 7,0 | 7,8 | 9,0 | 10,3 | | | | |
| 9+ | 1 | 14,8 | 14,8 | 14,8 | | 1,3 | 3,1 | 4,5 | 6,7 | 8,8 | 10,1 | 12,0 | 13,0 | 13,8 | | | |
| 10+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 11+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 12+ | 1 | 17,9 | 17,9 | 17,9 | | 1,5 | | 4,9 | 7,1 | 9,2 | 10,8 | 12,2 | 13,3 | 14,9 | 15,6 | 16,5 | 17,1 |
| | | | | | <i>L_kaver</i> | 1,2 | 2,3 | 4,4 | 6,6 | 8,3 | 9,6 | 11,1 | 12,2 | 14,4 | 15,6 | 16,5 | 17,1 |
| | | | | | <i>m_{L_k}</i> | 0,2 | 0,4 | 0,3 | 0,7 | 0,9 | 1,0 | 1,0 | | | | | |
| | | | | | <i>L_kmin</i> | 0,8 | 1,6 | 3,9 | 6,0 | 7,0 | 7,8 | 9,0 | 10,3 | 13,8 | 15,6 | 16,5 | 17,1 |
| | | | | | <i>L_kmax</i> | 1,5 | 3,1 | 4,9 | 7,1 | 9,2 | 10,8 | 12,2 | 13,3 | 14,9 | 15,6 | 16,5 | 17,1 |

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>m_L</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к | 9 к | 10 к | 11 к | 12 к | 13 к |
|---------|----------|-------------|-------------|----------------------------------|----------------------|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 0+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 2+ | 2 | 3,1 | 3,3 | 3,2 | 0,1 | 1,3 | 2,5 | | | | | | | | | | | |
| 3+ | 17 | 3,4 | 5,5 | 4,4 | 0,1 | 1,1 | 2,3 | 3,4 | | | | | | | | | | |
| 4+ | 33 | 4,2 | 6,1 | 5,2 | 0,1 | 1,2 | 2,2 | 3,3 | 4,2 | | | | | | | | | |
| 5+ | 1 | 5,6 | 5,6 | 5,6 | | 0,7 | 1,5 | 2,7 | 3,9 | 4,5 | | | | | | | | |
| 6+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 7+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 8+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 9+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 10+ | 2 | 10,3 | 16,1 | 13,2 | 2,9 | | 3,3 | 4,7 | 5,5 | 6,7 | 7,3 | 7,9 | 9,0 | 9,9 | | | | |
| 11+ | 1 | 16,4 | 16,4 | 16,4 | | | | | | 10,7 | 12,5 | 13,5 | 14,0 | 14,8 | 15,5 | | | |
| 12+ | 4 | 16,4 | 20,2 | 17,9 | 0,9 | 2,7 | 4,0 | 6,0 | 7,3 | 9,2 | 11,7 | 13,2 | 14,2 | 15,1 | 15,9 | 16,6 | | |
| 13+ | 2 | 19,8 | 20,3 | 20,1 | 0,3 | | | | | | | | 15,4 | 16,7 | 17,5 | 18,5 | 19,3 | |
| | | | | <i>L_{kaver}</i> | | 1,1 | 2,2 | 3,3 | 4,7 | 5,8 | 8,9 | 10,5 | 11,5 | 13,2 | 14,1 | 16,3 | 17,5 | 19,3 |
| | | | | <i>m_{L_k}</i> | | 0,1 | 0,2 | 0,5 | 0,8 | 1,2 | 1,6 | 1,8 | | | | | | |
| | | | | <i>L_{kmin}</i> | | 0,7 | 1,5 | 2,7 | 3,9 | 4,5 | 6,7 | 7,3 | 7,9 | 9,0 | 9,9 | 15,5 | 16,6 | 19,3 |
| | | | | <i>L_{kmax}</i> | | 1,3 | 2,7 | 4,0 | 6,0 | 7,3 | 10,7 | 12,5 | 13,5 | 15,4 | 16,7 | 17,5 | 18,5 | 19,3 |

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>m_L</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к |
|---------|----------|-------------|-------------|----------------------------------|----------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 0+ | | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 16 | 2,3 | 4,8 | 3,4 | 0,17 | 1,1 | | | | | | | |
| 2+ | 18 | 3,1 | 6,3 | 4,7 | 0,19 | 1,0 | 2,5 | | | | | | |
| 3+ | 4 | 4,2 | 9,4 | 6,4 | 1,09 | 2,4 | 5,7 | 7,5 | | | | | |
| 4+ | 10 | 7,3 | 10,8 | 8,7 | 0,35 | 0,9 | 2,0 | 4,1 | 6,5 | | | | |
| 5+ | 9 | 8,3 | 17,1 | 13,1 | 0,88 | 2,5 | 5,8 | 9,4 | 11,9 | 13,1 | | | |
| 6+ | 6 | 11,9 | 17,7 | 14,8 | 0,79 | 1,9 | 4,2 | 7,3 | 10,0 | 12,1 | 13,9 | | |
| 7+ | 7 | 14,6 | 17,3 | 15,9 | 0,43 | 1,7 | 3,8 | 7,0 | 9,6 | 12,0 | 14,3 | 15,9 | |
| 8+ | 6 | 14,8 | 19,5 | 16,7 | 0,69 | 2,0 | 4,4 | 6,3 | 8,9 | 11,7 | 12,9 | 14,7 | 16,2 |
| 9+ | 1 | | | 16,8 | | | | | | | | | |
| 10+ | 3 | 17,7 | 18 | 17,8 | 0,09 | | | | | | | | |
| 11+ | 1 | | | 17,6 | | | | | | | | | |
| | | | | <i>L_{kaver}</i> | 1,7 | 4,1 | 6,9 | 9,4 | 12,2 | 13,7 | 15,3 | 16,2 | |
| | | | | <i>m_{L_k}</i> | 0,22 | 0,55 | 0,70 | 0,87 | 0,31 | 0,41 | 0,59 | | |
| | | | | <i>L_{kmin}</i> | 0,9 | 2,0 | 4,1 | 6,5 | 11,7 | 12,9 | 14,7 | | |
| | | | | <i>L_{kmax}</i> | 2,5 | 5,8 | 9,4 | 11,9 | 13,1 | 14,3 | 15,9 | | |

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>ml</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к | 9 к | 10 к | 11 к | 12 к | 13 к |
|---------|----------|-------------|-------------|----------------------------------|-----------|------|------|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 0+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 2+ | 7 | 2,5 | 3,5 | 3,0 | 0,14 | 0,8 | 1,8 | | | | | | | | | | | |
| 3+ | 38 | 3,0 | 4,8 | 3,7 | 0,07 | 1,0 | 2,0 | 3,0 | | | | | | | | | | |
| 4+ | 1 | 4,8 | 4,8 | 4,8 | | 0,9 | 1,7 | 2,8 | 3,8 | | | | | | | | | |
| 5+ | 2 | 5,6 | 6,0 | 5,8 | 0,20 | 0,9 | 2,2 | 3,2 | 4,4 | 5,2 | | | | | | | | |
| 6+ | 2 | 7,5 | 7,7 | 7,6 | 0,10 | 1,2 | 2,2 | 3,3 | 4,4 | 5,3 | 6,5 | | | | | | | |
| 7+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 8+ | 2 | 9,7 | 11,2 | 10,5 | 0,75 | 1,0 | 2,6 | 3,9 | 5,0 | 6,1 | 7,1 | 8,4 | 9,6 | | | | | |
| 9+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 10+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 11+ | 3 | 12,5 | 18,0 | 14,8 | 1,64 | | | | 5,5 | 6,5 | 7,7 | 8,9 | 10,3 | 11,1 | 12,0 | | | |
| 12+ | 5 | 13,5 | 17,6 | 15,7 | 0,68 | | 2,5 | 3,8 | 5,1 | 6,2 | 7,2 | 8,5 | 10,1 | 11,8 | 12,7 | 13,9 | 14,0 | |
| 13+ | 1 | 14,4 | 14,4 | 14,4 | | | | | 5,0 | 6,5 | 8,0 | 9,3 | 10,1 | 11,4 | 12,7 | 13,5 | 14,0 | |
| | | | | <i>L_kaver</i> | | 1,0 | 2,1 | 3,3 | 4,5 | 5,5 | 6,8 | 8,2 | 9,5 | 10,7 | 11,7 | 12,9 | 13,7 | 14,0 |
| | | | | <i>m_{L_k}</i> | | 0,05 | 0,13 | | 0,24 | 0,20 | 0,16 | 0,19 | 0,26 | | | | | |
| | | | | <i>L_kmin</i> | | 0,8 | 1,7 | 2,8 | 3,8 | 5,0 | 6,5 | 7,7 | 8,9 | 10,1 | 11,1 | 12,0 | 13,5 | 14,0 |
| | | | | <i>L_kmax</i> | | 1,2 | 2,6 | 3,9 | 5,1 | 6,2 | 7,2 | 8,5 | 10,1 | 11,8 | 12,7 | 13,9 | 14,0 | 14,0 |

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>m_L</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к | 9 к | 10 к | 11 к | 12 к |
|---------|----------|-------------|-------------|----------------------------------|----------------------|------|------|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 0+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 2 | 2,2 | 3,5 | 2,9 | 0,65 | 1,1 | | | | | | | | | | | |
| 2+ | 1 | | | 4,0 | | 1,1 | 1,8 | | | | | | | | | | |
| 3+ | 1 | | | 5,8 | | 1,5 | 2,5 | 3,5 | | | | | | | | | |
| 4+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 5+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 6+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 7+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 8+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 9+ | 1 | | 14,9 | | | | | 5,1 | 7,7 | 10,0 | 11,6 | 13,0 | 14,3 | | | | |
| 10+ | 1 | | 15,1 | | | | | 5,5 | 8,3 | 9,9 | 11,5 | 13,3 | 14,0 | 14,5 | | | |
| 11+ | 1 | | 16,2 | | | | | 7,5 | 10,0 | 11,7 | 13,2 | 14,5 | 15,5 | 16,0 | | | |
| 12+ | 1 | | 16,6 | | | | | 8,0 | 9,3 | 11,0 | 12,6 | 13,4 | 14,6 | 15,7 | 16,3 | | |
| | | | | <i>L_kaver</i> | | 1,2 | 2,2 | 3,5 | 5,3 | 7,9 | 9,8 | 11,5 | 13,0 | 14,1 | 14,9 | 15,9 | |
| | | | | <i>m_{L_k}</i> | | 0,13 | 0,35 | | 0,20 | 0,18 | 0,17 | 0,16 | 0,15 | 0,24 | 0,32 | | |
| | | | | <i>L_kmin</i> | | 1,1 | 1,8 | 3,5 | 5,1 | 7,5 | 9,3 | 11,0 | 12,6 | 13,4 | 14,5 | 15,7 | |
| | | | | <i>L_kmax</i> | | 1,5 | 2,5 | 3,5 | 5,5 | 8,3 | 10,0 | 11,7 | 13,3 | 14,5 | 15,5 | 16,0 | |

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>m_L</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к | 9к | 10к | 11к | 12к |
|---------|----------|-------------|-------------|----------------------------------|----------------------|-----|-----|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 0+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 3 | 2,5 | 5,8 | 3,8 | 1,0 | 1,1 | | | | | | | | | | | |
| 2+ | 17 | 2,1 | 9,8 | 7,2 | 0,6 | 1,3 | 4,7 | | | | | | | | | | |
| 3+ | 1 | 10,2 | 10,2 | 10,2 | | 1,5 | 4,0 | 7,0 | | | | | | | | | |
| 4+ | 4 | 9,4 | 15,2 | 13,0 | 1,3 | 1,2 | 5,2 | 9,4 | 11,4 | | | | | | | | |
| 5+ | 6 | 12,4 | 16,5 | 14,9 | 0,6 | | 4,5 | 8,9 | 11,7 | 13,3 | | | | | | | |
| 6+ | 14 | 6,8 | 17,6 | 14,8 | 0,7 | 3,0 | 4,9 | 7,9 | 10,3 | 12,1 | 13,4 | | | | | | |
| 7+ | 7 | 13,7 | 18,4 | 16,8 | 0,6 | 2,0 | 5,0 | 7,6 | 10,6 | 12,5 | 14,2 | 15,4 | | | | | |
| 8+ | 3 | 9,0 | 17,7 | 13,5 | 2,5 | 1,1 | 4,1 | 5,9 | 8,1 | 9,8 | 11,0 | 12,0 | 12,7 | | | | |
| 9+ | 2 | 13,0 | 13,8 | 13,4 | 0,4 | | | 4,1 | 5,7 | 7,6 | 8,9 | 10,4 | 11,7 | 12,7 | | | |
| 10+ | 1 | 15,0 | 15,0 | 15,0 | | 1,0 | 2,6 | 5,5 | 7,7 | 9,4 | 10,5 | 11,7 | 12,5 | 13,2 | 14,3 | | |
| 11+ | 1 | 16,5 | 16,5 | 16,5 | | | | 4,5 | 6,5 | 7,8 | 8,8 | 9,8 | 10,8 | 13,0 | 14,9 | 15,9 | |
| 12+ | 1 | 16,5 | 16,5 | 16,5 | | | | 4,7 | 7,5 | 8,5 | 9,8 | 10,6 | 12,4 | 13,7 | 14,5 | 15,5 | 16,0 |
| | | | | <i>L_{kaver}</i> | | 1,5 | 4,4 | 6,5 | 8,8 | 10,1 | 10,9 | 11,6 | 12,0 | 13,1 | 14,6 | 15,7 | |
| | | | | <i>m_{L_k}</i> | | 0,2 | 0,3 | 0,6 | 0,7 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 0,4 | 0,2 | 0,2 | | |
| | | | | <i>L_{kmin}</i> | | 1,0 | 2,6 | 4,1 | 5,7 | 7,6 | 8,8 | 9,8 | 10,8 | 12,7 | 14,3 | 15,5 | |
| | | | | <i>L_{kmax}</i> | | 3,0 | 5,2 | 9,4 | 11,7 | 13,3 | 14,2 | 15,4 | 12,7 | 13,7 | 14,9 | 15,9 | |

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>m_L</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к | 9 к | 10 к | 11 к | 12 к | |
|---------|----------|-------------|-------------|--------------|----------------------|----------------------------------|------|------|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 0+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 2+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 3+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 4+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 5+ | 1 | 8,2 | 8,2 | 8,2 | | 0,7 | 4 | 5,1 | 6,4 | 7,3 | | | | | | | | |
| 6+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 7+ | 1 | 10,9 | 10,9 | 10,9 | | 1,1 | 2,2 | 4,3 | 6,2 | 7,4 | 8,6 | 9,3 | | | | | | |
| 8+ | 1 | 10,1 | 10,1 | 10,1 | | | 4,1 | 5,0 | 6,0 | 6,8 | 7,7 | 8,5 | 9,4 | | | | | |
| 9+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 10+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 11+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 12+ | 2 | 14,9 | 15,4 | 15,2 | 0,25 | | | | 7,5 | 8,1 | 9,0 | 10,3 | 11,5 | 12,3 | 13,3 | 14,0 | | |
| | | | | | | <i>L_kaver</i> | 0,9 | 3,4 | 4,8 | 6,2 | 7,3 | 8,1 | 8,9 | 9,9 | 11,5 | 12,3 | 13,3 | 14,0 |
| | | | | | | <i>m_{L_k}</i> | 0,20 | 0,62 | | 0,12 | 0,16 | 0,26 | 0,23 | 0,45 | | | | |
| | | | | | | <i>L_kmin</i> | 0,7 | 2,2 | 4,3 | 6,0 | 6,8 | 7,7 | 8,5 | 9,4 | 11,5 | 12,3 | 13,3 | 14,0 |
| | | | | | | <i>L_kmax</i> | 1,1 | 4,1 | 5,1 | 6,4 | 7,5 | 8,6 | 9,3 | 10,3 | 11,5 | 12,3 | 13,3 | 14,0 |

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>m_L</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к | 9 к | 10 к |
|---------|----------|-------------|-------------|----------------------------------|----------------------|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|------|------|
| 0+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | |
| 2+ | 1 | | | 5,8 | | 1,8 | 3 | | | | | | | | |
| 3+ | 1 | | | 8,6 | | 1,2 | 3,6 | 6,7 | | | | | | | |
| 4+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | |
| 5+ | 1 | | | 7 | | 0,7 | 1,6 | 2,5 | 4,3 | 5,6 | | | | | |
| 6+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | |
| 7+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | |
| 8+ | 0 | | | | | | | | | | | | | | |
| 9+ | 1 | | | 14,6 | | | | | 8,9 | 10,1 | 12,0 | 13,5 | | | |
| 10+ | 1 | | | 14,3 | | | | | 7,5 | 8,8 | 10,2 | 12,3 | 13,2 | 13,8 | |
| | | | | <i>L_kaver</i> | | 1,2 | 2,7 | 4,6 | 4,3 | 6,6 | 8,9 | 10,2 | 12,2 | 13,4 | 13,8 |
| | | | | <i>m_{L_k}</i> | | 0,3 | 0,6 | | | 1,0 | 0,0 | 0,0 | 0,2 | | |
| | | | | <i>L_kmin</i> | | 0,7 | 1,6 | 2,5 | 4,3 | 5,6 | 8,8 | 10,1 | 12,0 | 13,2 | 13,8 |
| | | | | <i>L_kmax</i> | | 1,8 | 3,6 | 6,7 | 4,3 | 7,5 | 8,9 | 10,2 | 12,3 | 13,5 | 13,8 |

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

| возраст | <i>N</i> | <i>Lmin</i> | <i>Lmax</i> | <i>Laver</i> | <i>m_L</i> | 1 к | 2к | 3к | 4к | 5к | 6к | 7к | 8к | 9к |
|---------|----------|-------------|-------------|----------------------------------|----------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 0+ | 0 | | | | | | | | | | | | | |
| 1+ | 2 | 3,4 | 3,6 | 3,5 | 0,10 | 1,5 | | | | | | | | |
| 2+ | 24 | 3,2 | 6,9 | 4,7 | 0,21 | 1,1 | 3,2 | | | | | | | |
| 3+ | 29 | 4,5 | 13,3 | 7,5 | 0,48 | 1,4 | 3,8 | 5,8 | | | | | | |
| 4+ | 12 | 5,4 | 15,1 | 9,3 | 0,80 | 1,4 | 3,9 | 5,7 | 7,9 | | | | | |
| 5+ | 10 | 6,8 | 18,9 | 14,5 | 1,19 | 1,9 | 4,6 | 8,0 | 10,8 | 12,8 | 13,6 | | | |
| 6+ | 6 | 16,8 | 20,5 | 18,5 | 0,57 | 2,1 | 4,8 | 8,9 | 13,0 | 15,3 | 17,2 | | | |
| 7+ | 1 | | | 18,5 | | 5,5 | 9,4 | 12,2 | 14,8 | 16,4 | 17,8 | | | |
| 8+ | 0 | | | | | | | | | | | | | |
| 9+ | 1 | | | 19,4 | | 7,2 | 10,6 | 13,1 | 15,0 | 16,8 | 17,5 | 18,0 | | |
| 10+ | 1 | | | 19,0 | | | | | | | | | | |
| | | | | <i>L_{kaver}</i> | | 1,6 | 4,3 | 7,5 | 10,9 | 14,0 | 15,5 | 17,3 | 17,5 | 18,0 |
| | | | | <i>m_{L_k}</i> | | 0,14 | 0,34 | 0,63 | 0,87 | 0,62 | 0,79 | 0,50 | | |
| | | | | <i>L_{kmin}</i> | | 1,1 | 3,2 | 5,7 | 7,9 | 12,8 | 13,6 | 16,8 | | |
| | | | | <i>L_{kmax}</i> | | 2,1 | 5,5 | 9,4 | 13,0 | 15,3 | 17,2 | 17,8 | | |