

НАЗВАНИЕ УЧРЕЖДЕНИЯ, В КОТОРОМ ВЫПОЛНЯЛАСЬ  
ДАННАЯ ДИССЕРТАЦИОННАЯ РАБОТА

На правах рукописи  
УДК xxx.xxx

Назарова София Александровна

**НАЗВАНИЕ ДИССЕРТАЦИОННОЙ РАБОТЫ**

Специальность ХХ.ХХ.ХХ —  
«Гидробиология»

Диссертация на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

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

Санкт-Петербург – 2014

# Содержание

<b>1 Материал и методика</b>	<b>3</b>
1.1 География исследований . . . . .	3
1.1.1 Белое море . . . . .	3
1.1.2 Баренцево море . . . . .	3
1.2 Описание сообществ, включающих <i>Macoma balthica</i> . . . . .	3
1.3 Изучение микрораспределения <i>Macoma balthica</i> . . . . .	5
1.4 Изучение структуры поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .	5
1.5 Изучение динамики поселений <i>Macoma balthica</i> . . . . .	6
1.5.1 Белое море . . . . .	6
1.6 Баренцево море . . . . .	7
1.7 Изучение линейного роста <i>Macoma balthica</i> . . . . .	8
<b>2 Характеристика района исследования</b>	<b>9</b>
2.1 Географическое и физиономическое описание . . . . .	9
2.1.1 Баренцево море . . . . .	9
2.2 Характеристики грунта . . . . .	12
2.2.1 Баренцево море . . . . .	12
<b>3 Микрораспределение</b>	<b>12</b>
3.1 Пала-губа . . . . .	12
3.2 Дальнезеленецкая . . . . .	14
3.3 Ярнышная . . . . .	15
<b>4 Размер моллюсков <i>M. balthica</i> в возрасте 1 года</b>	<b>15</b>
<b>5 Динамика обилия <i>M. balthica</i>.</b>	<b>24</b>
5.1 Эстуарий реки Лувеньги. . . . .	24
5.2 Илистая губа острова Горелый. . . . .	28
5.3 Материковая литораль в районе пос. Лувеньга . . . . .	28
5.4 Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова. . . . .	29
5.5 Южная губа острова Ряшкова . . . . .	30
5.6 Остров Ломнишный . . . . .	30
5.7 Анализ динамики численности <i>Macoma balthica</i> в Кандалакшском заливе Белого моря . . . . .	30
5.8 Синхронность динамики численности <i>Macoma balthica</i> в Кандалакшском заливе Белого моря . . . . .	31
5.9 Дальний пляж губы Дальнезеленецкая . . . . .	32
<b>А Приложение. Возрастная структура <i>Macoma balthica</i> на исследованных участках</b>	<b>39</b>

# 1 Материал и методика

## 1.1 География исследований

### 1.1.1 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 Лувенъгских шхер: эстуарий реки Лувенъги, Илистая губа острова Горелого и участок материковой литорали в 800 метрах западнее поселка Лувенъга. 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 Клющиха. 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).

### 1.1.2 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. ??).

## 1.2 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  $1/30 \text{ м}^2$ , из которой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата  $1/20 \text{ м}^2$ . Отобранные пробы промывали на сите с диаметром ячеи 1 мм. После промывки из проб выбирали всех особей *Macoma balthica* и представителей

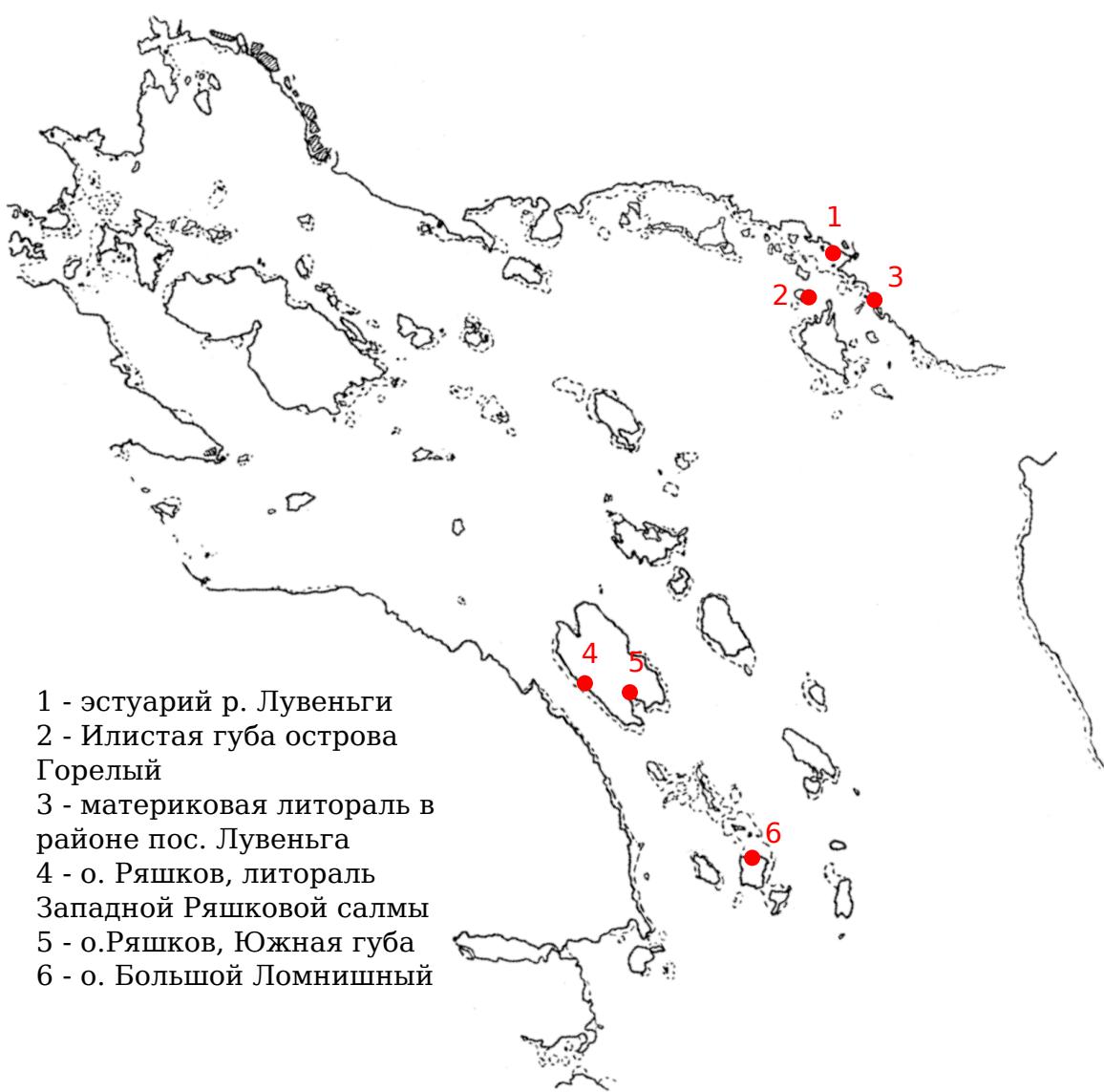


Рис. 1. Исследованные участки в вершине Кандалакшского залива Белого моря

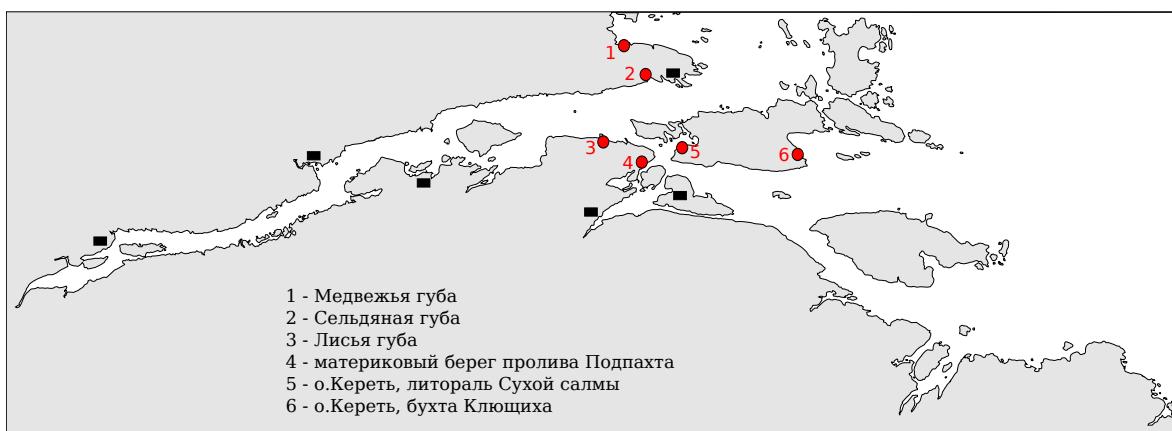


Рис. 2. Исследованные участки в районе губы Чупа Белого моря

сопутствующего макрозообентоса для определения состава сообщества. Представителей сопутствующего макрозообентоса определяли до минимально возможного таксона.

### 1.3 Изучение микрораспределения *Macoma balthica*

квадраты на Белом

квадраты на Баренцевом

схема Траша на Баренцевом

Вторая схема изучения распределения особей *Macoma balthica* была проведена по методике, описанной Трашем 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  $1/30 \text{ м}^2$ , расположенных в пределах участка размером  $7,5 \times 12 \text{ м}$ . 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 участках подсчитывали индекс структурности (отношение дисперсии к средней арифметической). Для анализа размеров агрегаций были построены коррелограммы, основанные на коэффициенте пространственной автокорреляции Морана. Наличие градиентов определяли с использованием корреляционного анализа Кенделла между координатами проб и обилием вида в каждой пробе. Все статистические анализы проводили с 95% доверительной вероятностью ( $P < 0,05$ ).

### 1.4 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  $1/30 \text{ м}^2$ , из которой изымали грунт на глубину 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата  $1/20 \text{ м}^2$ . Отобранные пробы промывали на сите с диаметром 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.

участок	годы наблюдения	обследованные горизонты литорали	количество проб в однократной съемке	площадь про-боотборника
о. Горелый Лувеньгских 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. Ломнишний	2007 – 2012	НГЛ	5-10	1/30

Таблица 1. Структура материала по динамике поселений *Macoma balthica* вершины Кандалакшского залива

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*.

## 1.5 Изучение динамики поселений *Macoma balthica*

### 1.5.1 Белое море

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

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

Структура материала представлена в таблице 1.

На каждом исследованном участке отбирали 3 – 25 проб площадью 1/30 – 1/10 м<sup>2</sup>, 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 серии проб, где не проводили взвешивание моллюсков, биомассу определяли расчетным методом с использованием аллометрической за-

висимости 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 многолетие данные ББС «Картеш» ЗИН РАН по обилию маком в губах Медвежья и Сельдянская (Varfolomeeva, Naumov, 2013) (рис. 2).

## 1.6 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.

## 1.7 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 м<sup>2</sup>, 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. 2. Таким

Таблица 2. Пример треугольной матрицы с данными по росту моллюсков

<i>t</i>	<i>N</i>	<i>L</i>			<i>L<sub>k</sub></i>									
		<i>min</i>	<i>max</i>	<i>aver</i>	<i>m<sub>L</sub></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
					<i>L<sub>kaver</sub></i>	0,8	1,9	3,1	4,5	6,0	7,7	9,2	10,2	11,4
					<i>m<sub>L</sub></i>	0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,4	
					<i>L<sub>kmin</sub></i>	0,7	1,8	2,9	4,1	5,5	7,3	8,9	9,9	
					<i>L<sub>kmax</sub></i>	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<sub>min</sub>* — минимальная длина особей данного возраста, мм; *L<sub>max</sub>* — максимальная длина особей данного возраста, мм; *L<sub>aver</sub>* — средняя длина моллюсков данного возраста, мм; *m<sub>L</sub>* — ошибка средней, *L<sub>k</sub>* 1к – 13к — длина колец остановки роста; *L<sub>kaver</sub>* — средняя длина данного кольца остановки роста, мм; *m<sub>L<sub>k</sub></sub>* — ошибка средней; *L<sub>kmin</sub>* — минимальная длина данного кольца остановки роста, мм; *L<sub>kmax</sub>* — 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

образом, всего было получено 14 описаний, условно характеризующих отдельные поселения маком. Как видно из данных табл. 2, 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 вариансы относительно кривой роста на сумму остаточных варианс относительно частных моделей роста) к 5%-ному квантилю  $F$ -распределения (Н. Максимович, 1989).

Структуру вариансы величин группового годового прироста анализировали при помощи двухфакторного дисперсионного анализа. Как факторы влияния рассматривали начальную для данного интервала среднюю длину раковины, местообитания (участок) и мореографический уровень положения станции (горизонт литорали). В статистических расчетах ориентировались на уровень значимости критерия  $\alpha < 0,05$ .

## 2 Характеристика района исследования

### 2.1 Географическое и физиономическое описание

#### 2.1.1 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 литорали находился в 1,5 км к выходу из залива от причала, куда приходит пассажирский катер. Ширина литорали на данном участке составляет 45 м. Верхний горизонт литорали представлен каменисто-галичной россыпью. В среднем горизонте литорали на поверхности илисто-песчаного грунта располагаются валуны, покрытые фукоидами (*Fucus vesiculosus*), которые формируют практически сплошной покров с отдельными «окнами» грунта (проективное покрытие фукоидов 90 %). При приближении к нижнему горизонту литорали количество валунов уменьшается, и проективное покрытие фукоидов составляет здесь не более 10 %.

##### Ретинское

**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 литорали во время отлива оформленное русло, положение которого за два года наблюдений не изменилось. Ширина литорали на данном участке составляет 130 м. Верхний горизонт литорали представлен каменисто-валунной россыпью, которая на границе со средним горизонтом становится более разреженной, и покрыта зарослями фукоидов (*Fucus vesiculosus*). Средний и нижний горизонты представлены двумя илистыми пляжами, разделенными каменисто-валунной грядой на месте резкого локального увеличения угла уклона свала. На нижней литорали 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, расходящийся 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 илистую 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 илистую. Исследованный участок расположен в юго-восточной части кута губы в районе впадения ручья Ярнышный. На участке исследования средний горизонт литорали представлен илистым 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-песчаным пляжем с зарослями бурых (*Fucus vesiculosus*, *Fucus serratus*) и красных (*Palmaria palmata*) водорослей на камнях.

**Губа Шельпино** Шельпино представляет собой большую губу с широким горлом, в котором расположен один крупный и несколько мелких островов. В юго-восточной части губа продолжается длинным (около 400 м) узким отрогом, полностью обнажающимся в отлив. Именно в этом отроге и происходил пробоотбор. По литорали отрога протекает небольшой ручей, не формирующий четкого русла. Летом вдоль ручья развиваются массовые скопления зеленой водоросли рода *Enteromorpha*. Верхняя и средняя литораль представляют собой песчаный пляж с отдельными камнями и валунами. В среднем горизонте на камнях появляются водоросли. Нижний горизонт литорали оккупирован плотным поселением мидий *Mytilus edulis* на грунте.

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

**Губа Ивановская** Губа Ивановская с 2009 года является памятником природы областного значения. Это сама восточная из исследованных нами акваторий в Баренцевом море. Длина губы составляет около 20 км. Вход в губу закрывает остров Нокуев. В связи с закрытостью губы и ее размерами приливно-отливная волна распространяется в губе медленно и задержка приливов и отливов в куту губы относительно прилегающей морской акватории достигает нескольких часов. Губа разделена поперечными рядами на три части, называемых «ковшами». Исследования проводили во втором ковше на северном берегу. Исследованный участок

представлял собой верхнюю сублитораль (глубина 0,8 м) с небольшим уклоном свала. Физиономически участок представлял собой илисто-песчаный «пляж» с отдельными камнями, лишенными растительности. Ниже исследованного участка начинался пояс взморника *Zostera sp.*

## 2.2 Характеристики грунта

### 2.2.1 Баренцево море

Анализ гранулометрического состава грунта позволяет косвенно оценивать интенсивность гидродинамики и, следовательно, условия питания моллюсков на исследованных участках. Кроме того, наличие доступного детрита можно оценивать с помощью определения концентрации органических веществ в грунте. По соотношению частиц различного размера в грунте на всех участках преобладает (более 50 %) песчаная фракция (табл. 3).

Таблица 3. 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, %

Гравий присутствует на всех участках, кроме Пала-губы. Доля гравия может достигать 30 %. Интересно, что участки со значительным ( $> 10\%$ ?) содержанием гравия — наиболее восточные из всех изученных. Доля илистых фракций обычно невелика, лишь на литорали Абрам-мыса и в сублиторали губы Ивановская она превышает 10 %. Из всех исследованных участков только Абрам-мыс представляет собой типичную илисто-песчаную отмель, поскольку доля песка и алевритов и пелитов практически одинаковая и близка к 50 %. Более детальное рассмотрение гранулометрического состава грунта показало, что по соотношению различных песков участки неоднородны (табл. 5).

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

## 3 Микрораспределение

### 3.1 Пала-губа

Описание микрораспределения макробентоса проводили при помощи метода пространственных автокорреляций с использованием индекса Морана (\*\*\*)). На

Таблица 4. 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
Дальнезеленейская	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, %

Таблица 5. Содержание органических веществ в грунте на исследованных участках в Баренцевом море

участок	Абрам-мыс	Пала-губа	Гаврилово	Ярнышная	Дальнезеленейская	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, %

литорали Пала-губы достоверные пятна агрегации были обнаружены для *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule* и *Priapulus caudatus*.

*M. balthica* формирует скопления размером около 2 – 4 м (рис. 3). 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 ( $\tau = -0,4; p = 0,0005$ ).

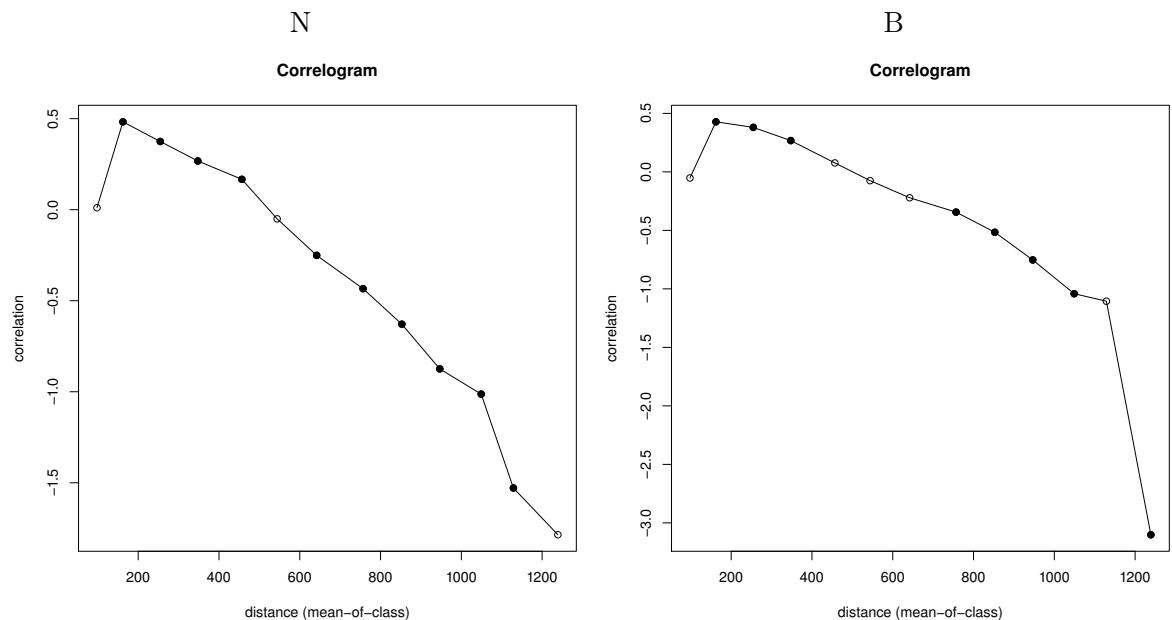


Рис. 3. Микрораспределение *Macoma balthica* на литорали Пала-губы

С *C. edule* непонятно что (рис. 4). 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. 5).

*P. caudatus* на литорали Пала-губы формирует агрегации размером 2 и 4 м (рис. 6). Наличие градиента численности, предполагаемого по значениям индекса Морана было подтверждено коэффициентом Кендалла ( $\tau = -0,4; p = 0,001$ ) — градиент был направлен от ручья.

### 3.2 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).

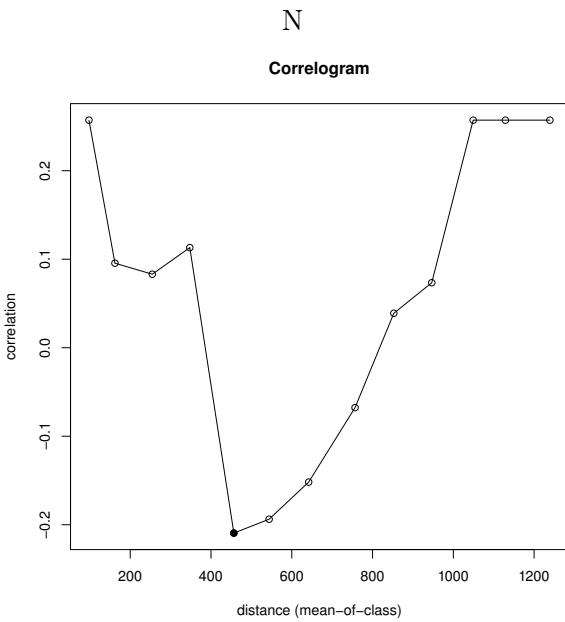


Рис. 4. Микрораспределение *Cerastoderma edule* на литорали Пала-губы

*Mya arenaria* формирует устойчивые скопления размером 1,5 – 2,5 м (рис. 7). Кроме того, встречаются пятна размером около 9 метров.

*Mytilus edulis* формирует пятна агрегации размером около 10 м (рис. 8). 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. 9).

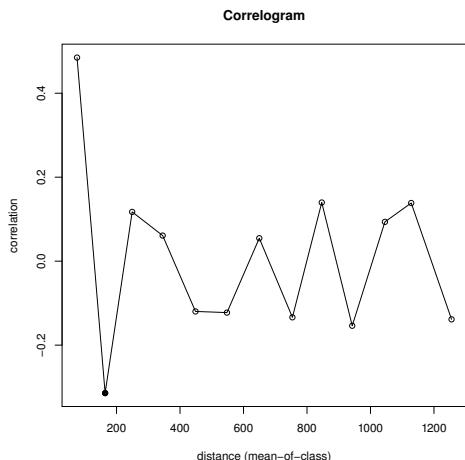
### 3.3 Ярнышная

В губе Ярнышная агрегированное распределение было отмечено только для *Mytilus edulis* (рис. 10), 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 подтвержден в ходе корреляционного анализа методом Кендалла ( $\tau = 0,49; p = 3,24 \times 10^{-5}$ ).

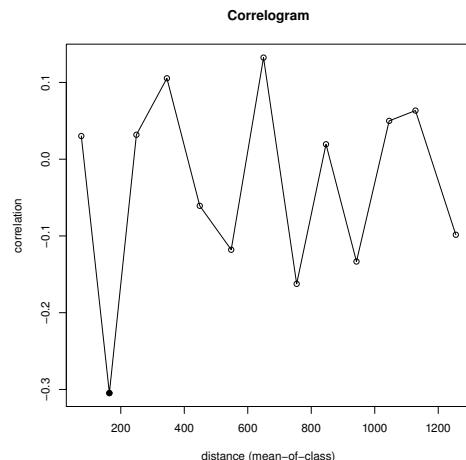
## 4 Размер моллюсков *M. balthica* в возрасте 1 года

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 преды-

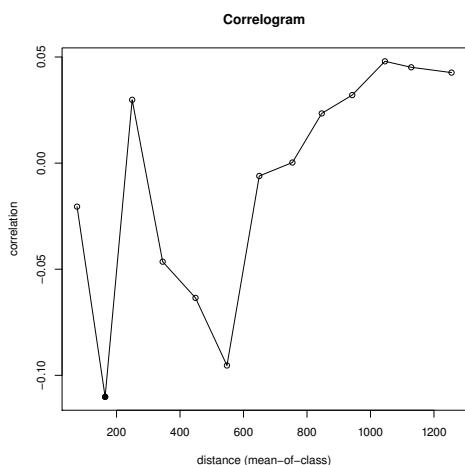
N *Macoma balthica* Квадарт 1, 2008



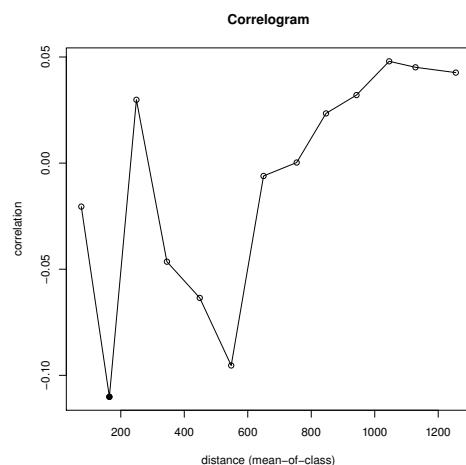
B *Macoma balthica* Квадарт 1, 2008



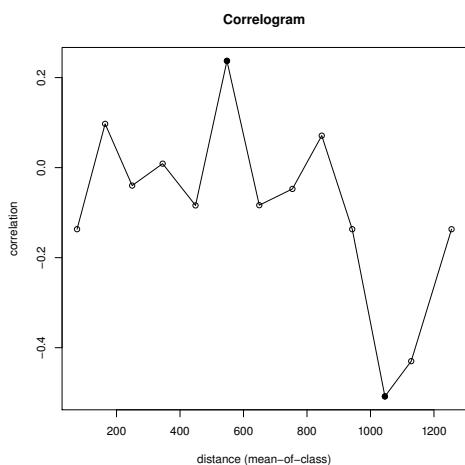
N *Cerastoderma edule* Квадарт 1, 2008



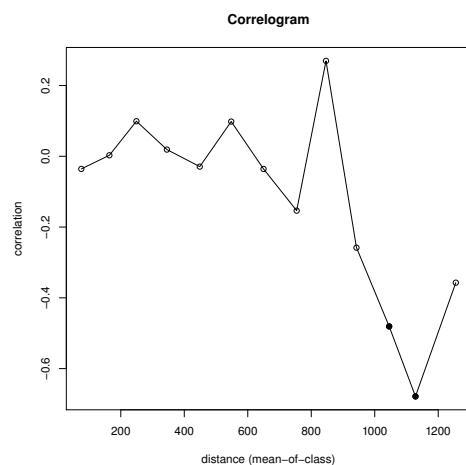
B *Cerastoderma edule* Квадарт 1, 2008



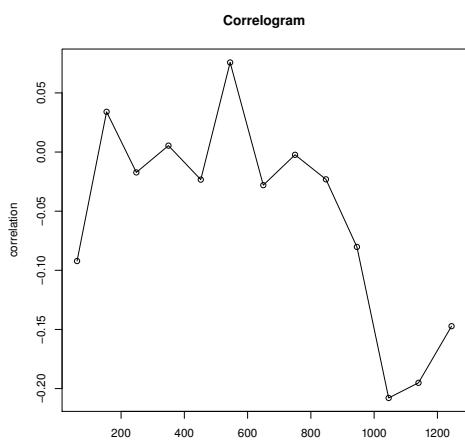
N *Gammarus sp.* Квадарт 1, 2008



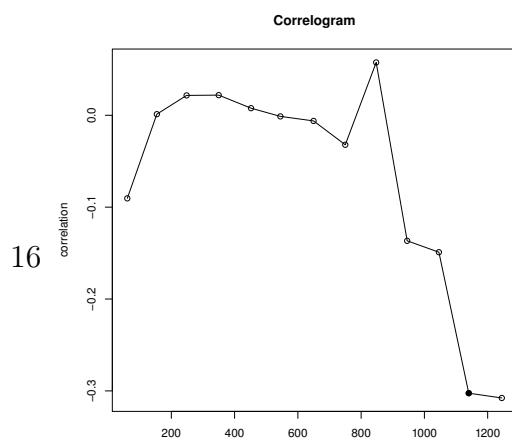
B *Gammarus sp.* Квадарт 1, 2008



N *Gammarus sp.* 1+2 квадрат, 2008



B *Gammarus sp.* 1+2 квадрат, 2008



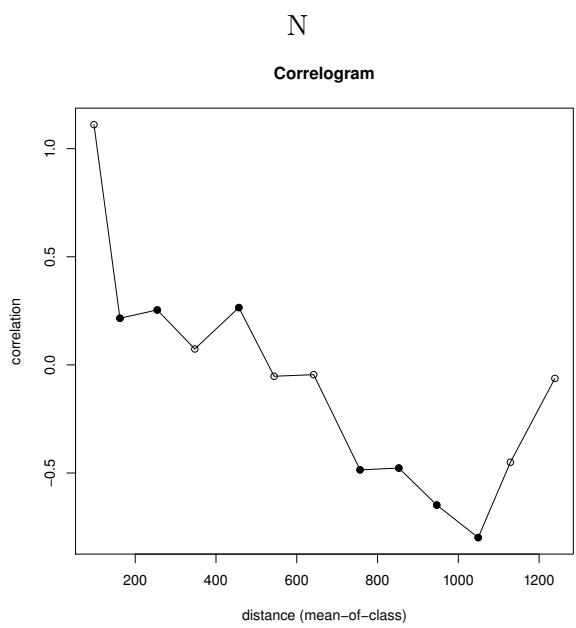


Рис. 6. Микрораспределение *Priapulus caudatus* на литорали Пала-губы

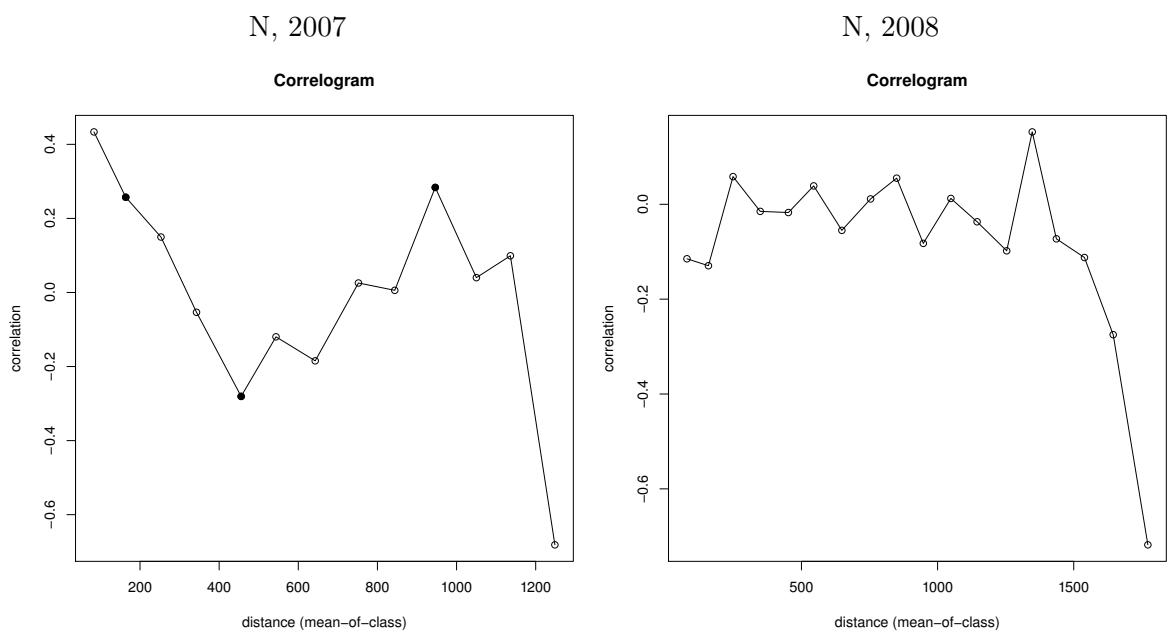
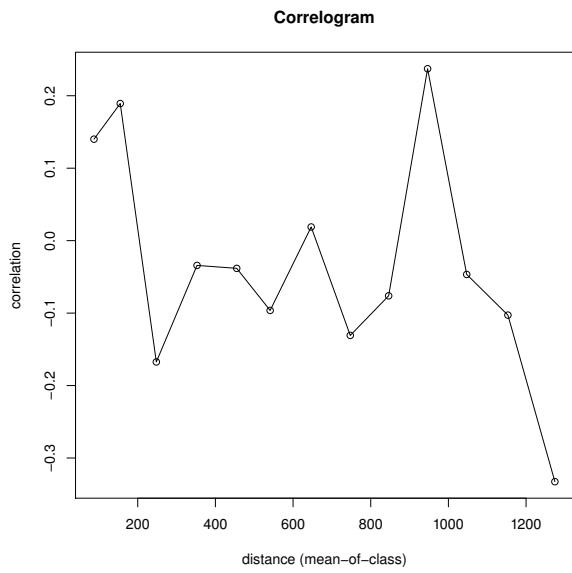


Рис. 7. Микрораспределение *Mya arenaria* на литорали губы Дальнезеленецкая

N, 2008



B, 2008

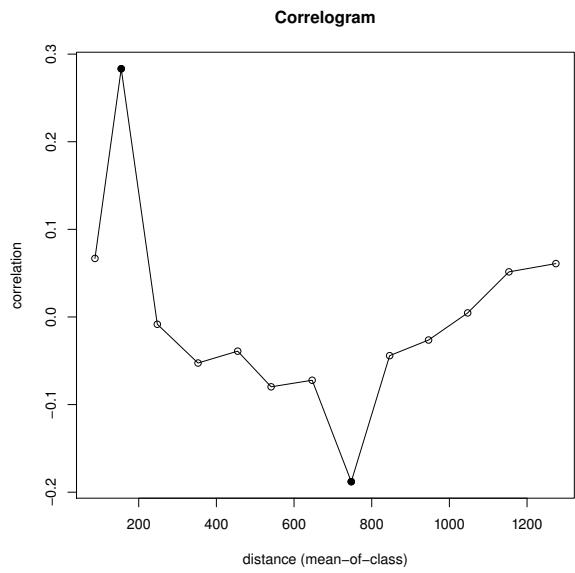


Рис. 8. Микрораспределение *Mytilus edulis* на литорали губы Дальнезеленецкая

N, 2008

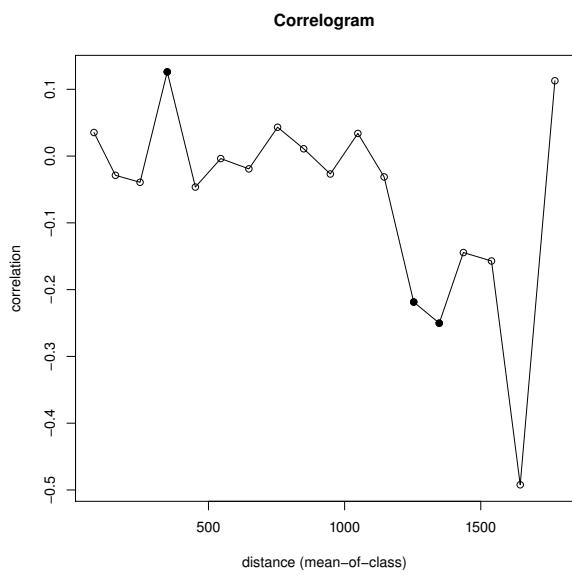


Рис. 9. Микрораспределение *Pseudalibrotus littoralis* на литорали губы Дальнезеленецкая

N, 2008

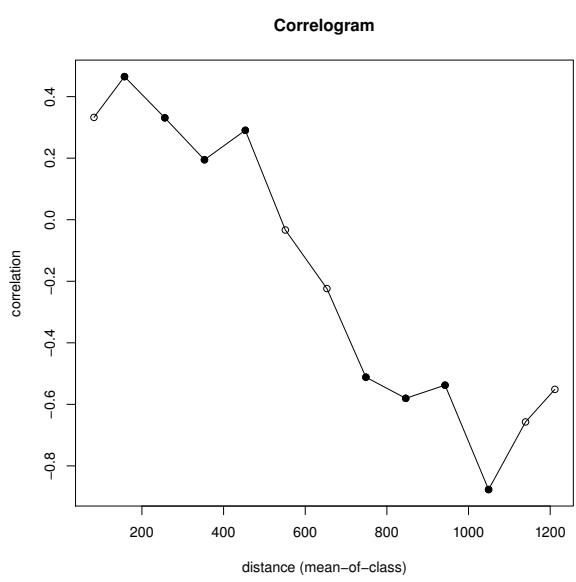


Рис. 10. Микрораспределение *Mytilus edulis* на литорали губы Ярнышная

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

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

Таблица 6. Результаты множественного сравнения длины годовалых *Macoma balthica* на различных участках методом Тьюки (Tukey's ‘Honest Significant Difference’).

дущего 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 Букмур? 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. 11, А). Данные получены для участков на о. Горелый, в эстуарии р. Лувенъги и в Западной Ряшковой салме. Распределение измеренных особей по возрастам представлено на рис. 11, 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. 12).

По результатам теста Краскел-Уоллиса годовалые моллюски с разных участков различались по длине (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 17,6, p = 0,00015$ ) (13, поэтому было проведено попарное сравнение участков (табл. 6). Размер годовалых особей не различался на участках, расположенных в районе Лувенъгских шхер (о. Горелый и эстуарий р. Лувенъги), и отличался от особей из Западной Ряшковой салмы.

Для определения границ размерно-возрастных классов *Macoma balthica* возрастом 0+, 1+ и 2+ были рассчитаны средние размеры особей каждого возраста (табл. 7). Пограничный размер между двумя когортами рассчитывали как середину между средними размерами особей в когорте. Таким образом, в дальнейшем для участков, расположенных в акватории Лувенъгских 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

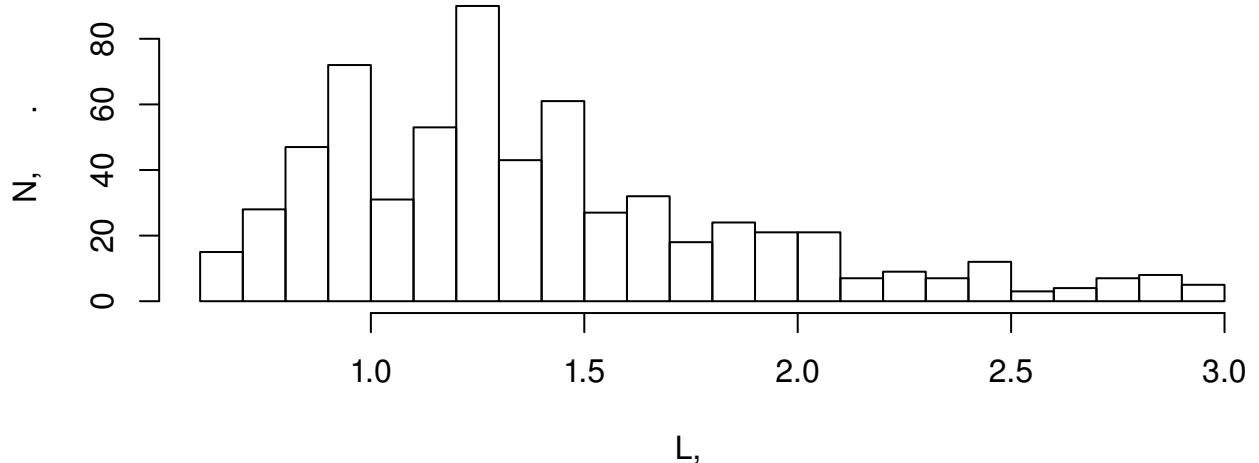
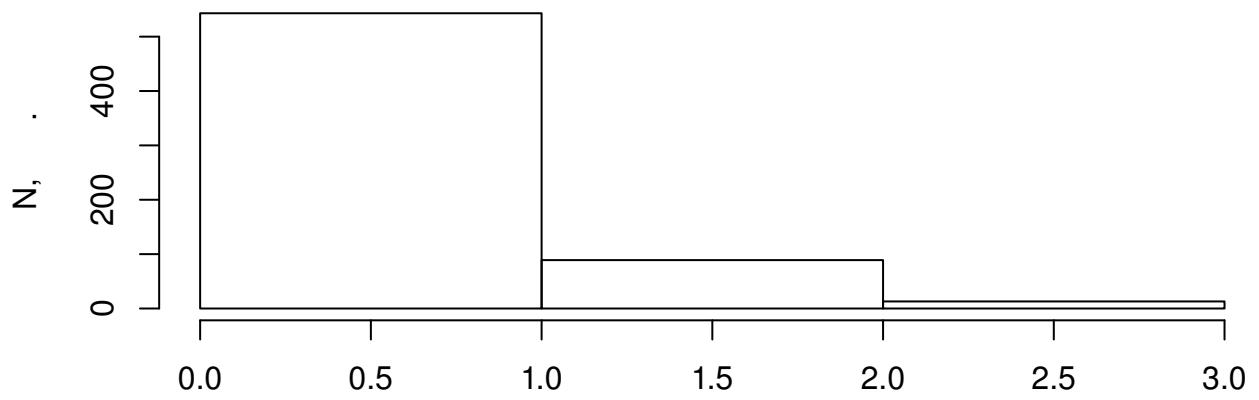
**A****B**

Рис. 11. Распределение моллюсков *M. balthica* длиной менее 3 см по размеру (А) и возрасту (Б)

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

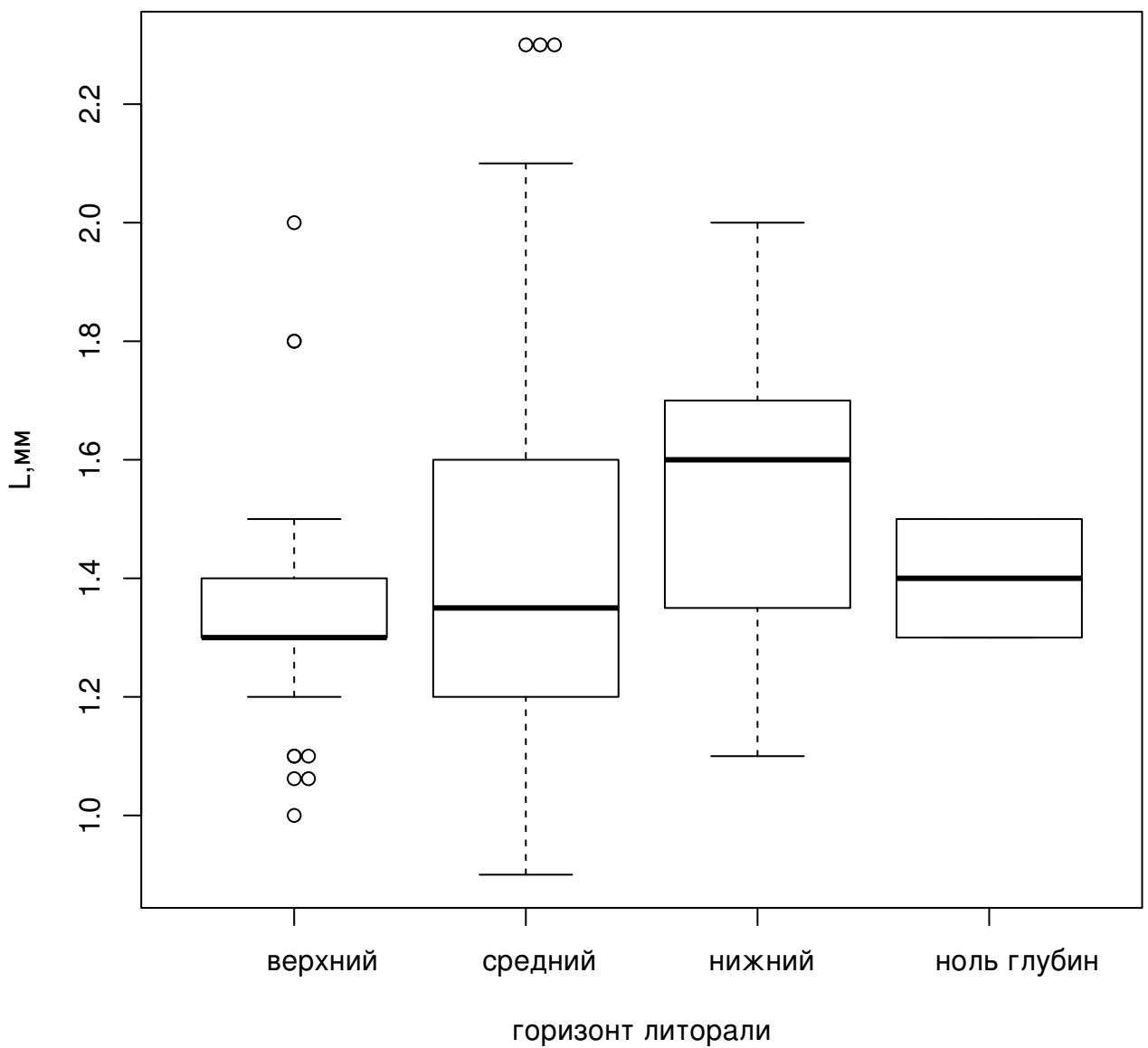


Рис. 12. Размеры годовых моллюсков *M. balthica* на разных горизонтах литорали о. Горелый

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

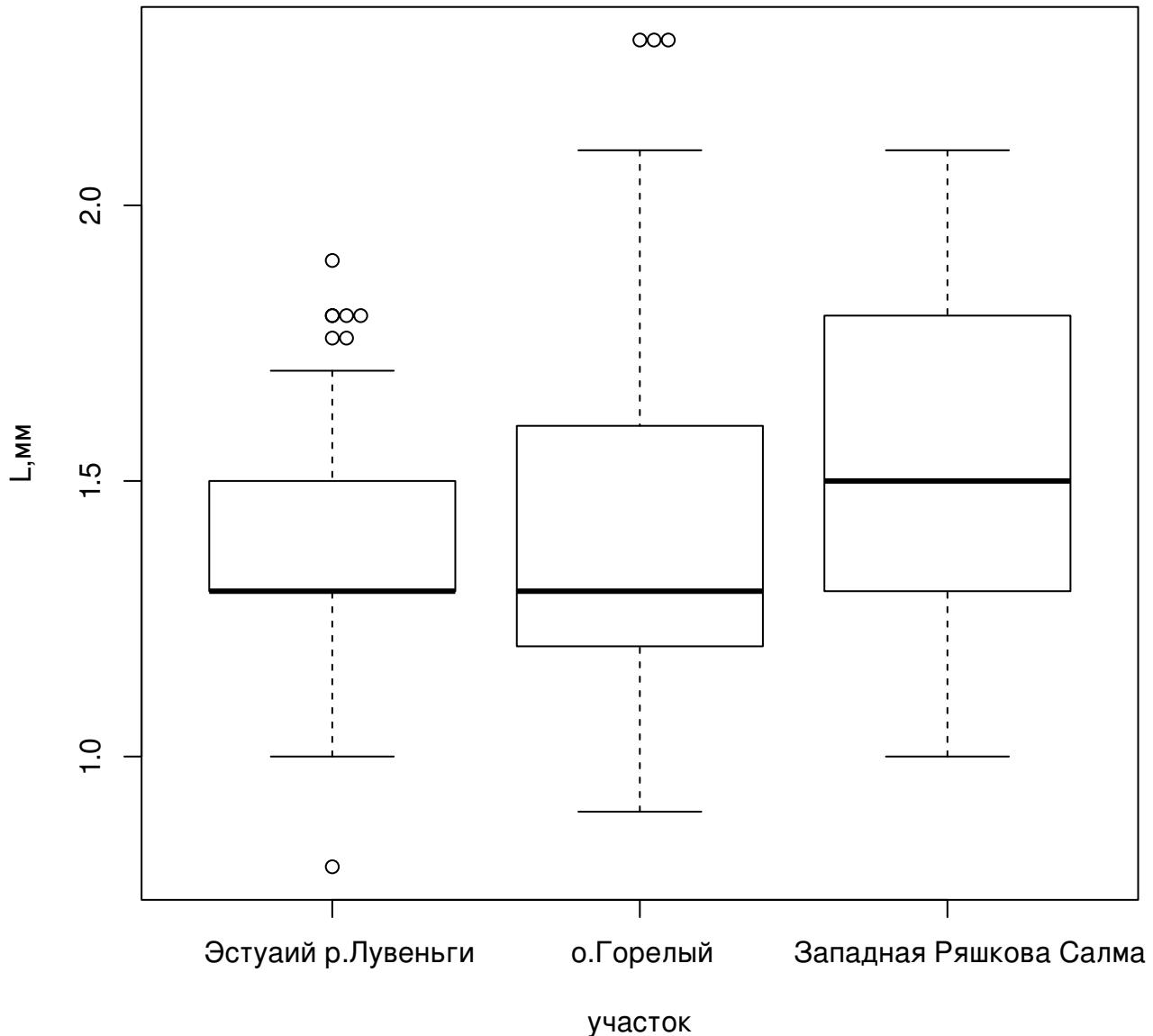


Рис. 13. Размеры годовых моллюсков *M. balthica* на разных участках литорали  
Примечание: L, мм — длина раковины. "Ящик" на графике соответствует 1 и 3 кварттилю, жирная  
горизонтальная линия — медиана, "усы"—1,5 межквартильных размаха

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

1,9, мм соответственно. Для участка на о.Ломнишном мы использовали данные, полученные для о. Ряшкова.

## 5 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. XVIII – XXXI, 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. XXII, Приложение А). Однако максимальный размер особей был отмечен в верхнем горизонте литорали губы Ярнышная – 20,1 мм при возрасте 13 лет (табл. XXV, Приложение А)).

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

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. ??).

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

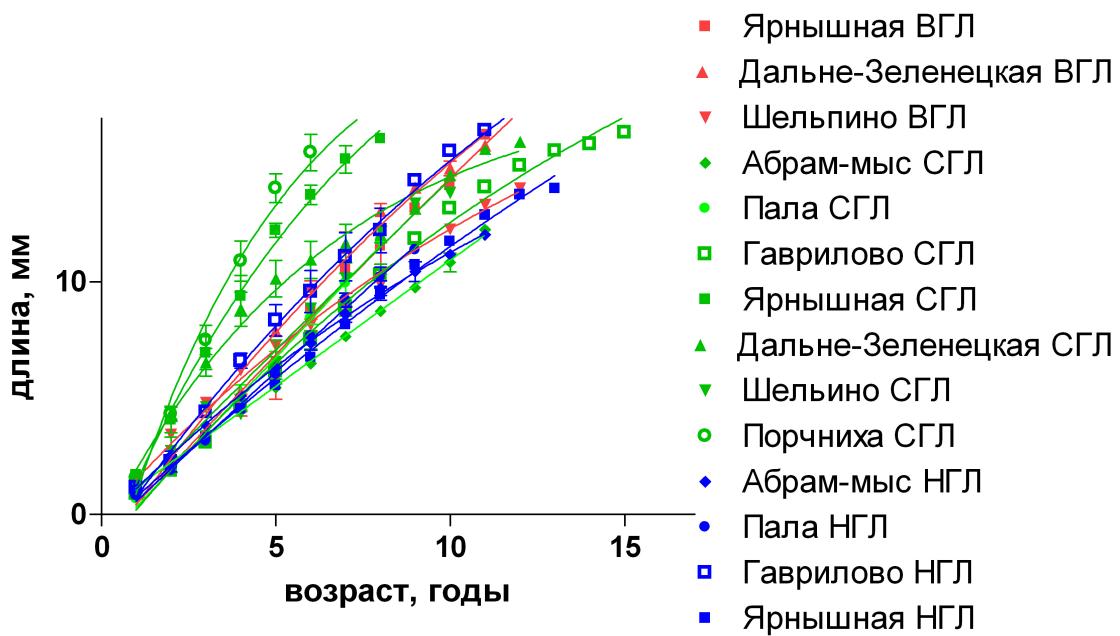


Рис. 14. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций в изученных поселениях маком

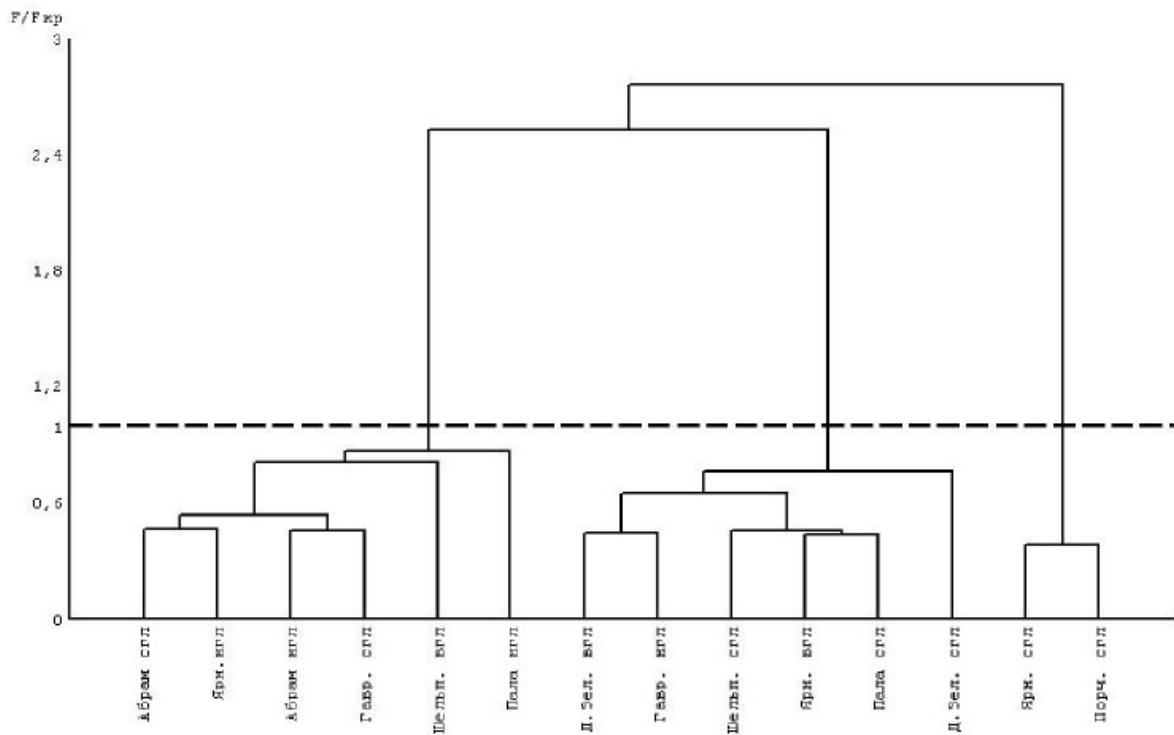


Рис. 15. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих взвешенные характеристики возрастных рядов генераций

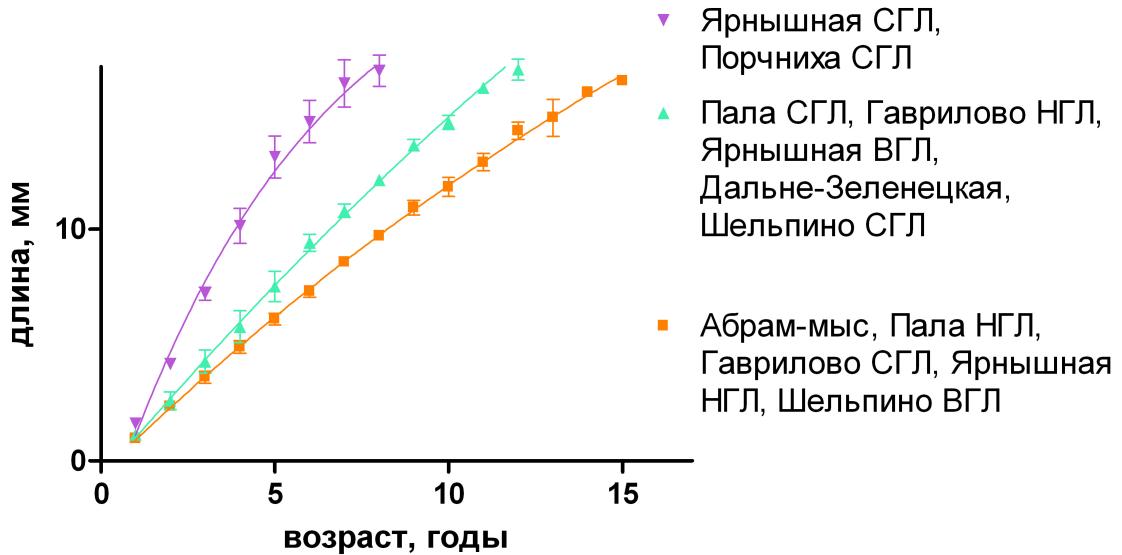


Рис. 16. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в изученных местообитаниях

ной и губы Порчниха выделились в отдельный кластер. Низкий уровень различий (0,38) говорит о большом разбросе наблюдаемых значений относительно модели роста. Это могло бы свидетельствовать об относительно грубоом 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. ??). Первая группа — особи с наименьшей скоростью роста достигали длины 16,4 мм за 14 лет, обитавшие на относительно более низком уровне осушки. Макомы с промежуточной скоростью роста вырастали за 13 лет 19,3 мм. Особи с максимальной скоростью роста за 9 лет достигали длины 18 мм.

Таким образом, не удалось выделить ни географической, ни мореографической 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. ??). Полученная картина аналогична полученной по интегральным описаниям: быстрее всего росли макомы в среднем гори-

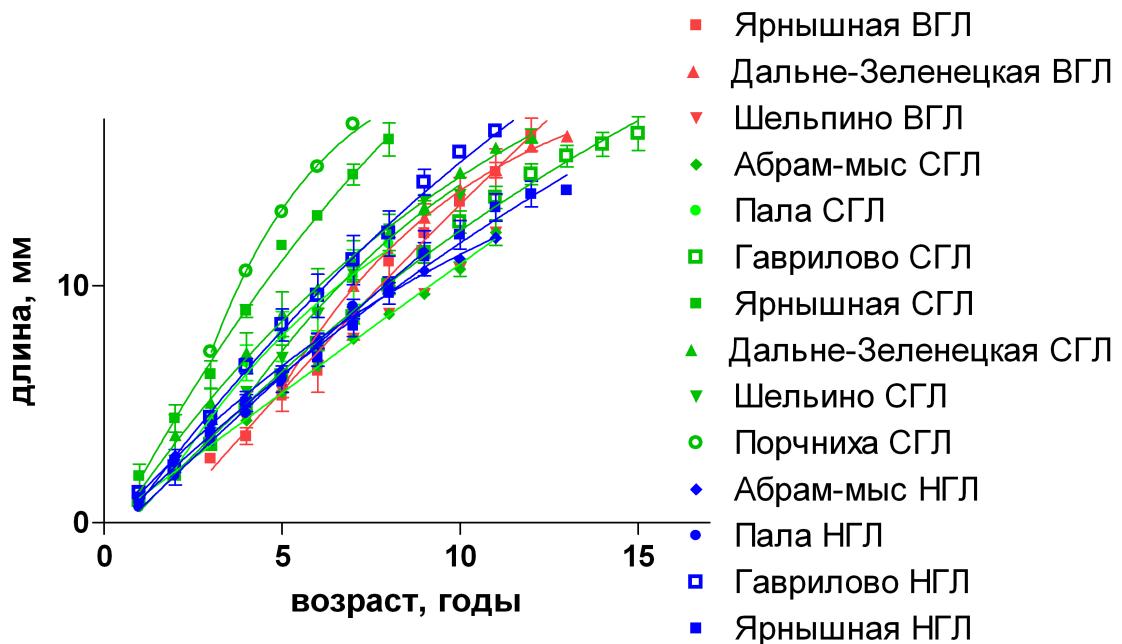


Рис. 17. Разнообразие моделей линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

зонте литорали губы Порчниха и в среднем горизонте литорали губы Ярнышная, в то время как остальные кривые не распадаются на очевидные группы, и некоторые пересекают друг друга. Однако при сравнении полученных кривых роста с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели было выделено 4 кластера (рис. ??).

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

По итогам классификации было выделено четыре группы маком, отличающиеся по характеру роста (рис. ??). 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

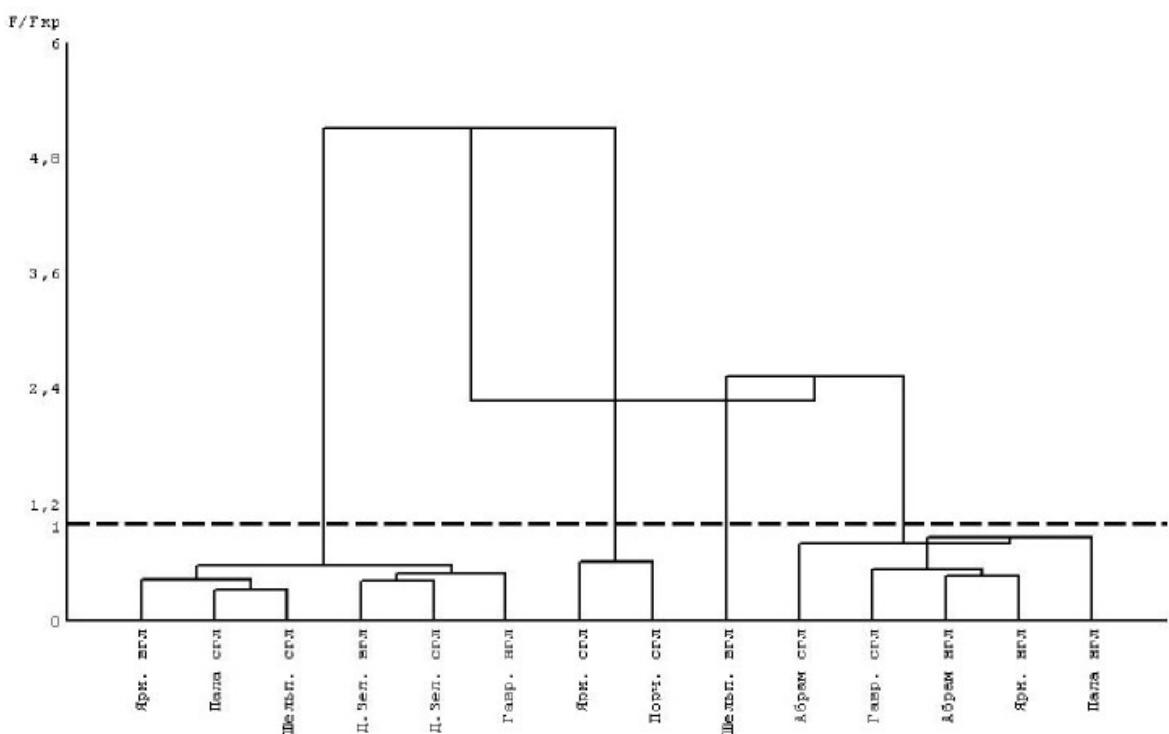


Рис. 18. Классификация поселений маком по моделям линейного роста, описывающих усредненные возрастные ряды генераций маком старше 8 лет

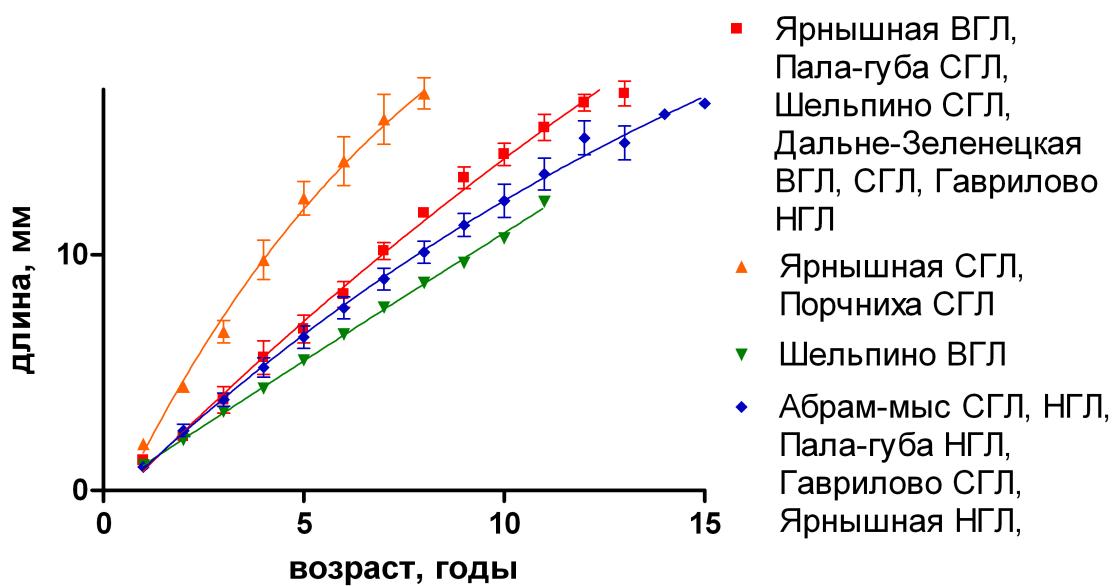


Рис. 19. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком старше 8 лет в изученных местообитаниях

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

Таблица 8. 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, мариография 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 отойти от возраста как от условия, организующего скорость роста маком, и в качестве одного из предикторов величины годового прироста возьмём начальный (к данному годовому интервалу) средний размер особей возрастной группы. Такой анализ логично провести с помощью дисперсионного анализа.

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

Таблица 9. 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>	$\nu$	$M_S$	<i>F</i>	$\alpha$
A	4,74	3	1,58	4,2	0,006
B	11,98	2	5,99	15,92	0
AB	2,75	6	0,46	1,22	0,295
W	193,82	515	0,38		

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

B — метеографический уровень положения станций наблюдения (три градации)

W — внутригрупповая вариация.

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

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. ??). Причем и в этом случае наибольшая доля вариации обусловлена не на-

Таблица 10. 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>	$\nu$	$M_S$	<i>F</i>	$\alpha$
A	8,23	2	4,12	13,14	0,000003
C	14,44	5	2,89	9,22	0
AC	14,16	17	0,83	2,66	0,000351
W	156,62	500	0,31		

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

C — географическое положение участка наблюдений (шесть градаций)

W — внутригрупповая вариация.

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

чальным 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 мореографического 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 максимальный прирост наблюдается у особей размерного класса 6 – 9 мм. Таким образом, в изученных поселениях максимальную скорость роста следует ожидать у маком среднего возраста (размера). Совершенно неожиданным для нас было явление максимальной скорости роста маком не в нижнем, а в среднем горизонте осушной зоны (см. рис. ??, 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.

## 6 Динамика обилия *M. balthica*.

### 6.1 Эстуарий реки Лувеньги.

На литорали в эстуарии р. Лувеньги средняя плотность поселений маком за период с 1992 по 2012 год колебалась от 55 (26,8) в 1992 до 9200 (39,8) экз./ $m^2$  в 1998 году (рис. 14). При этом столь высокая численность в 1998 году была связана с особями длиной менее 1 мм (рис. 15) — средняя численность моллюсков крупнее 1 мм составляла всего 750 (2,03) экз./ $m^2$ .

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./ $m^2$ ) моллюсков, и с 1999 по 2012 год — относительно высокой (более 1000 экз./ $m^2$ ) (достоверные различия по критерию Манна-Уитни,  $W = 6, p - value = 4,5 \times 10^{-13}$ ) (рис. 15).

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 8.

Численность моллюсков в эстуарии р. Лувеньги в 1992 – 1993 годах оставалась стабильной ( $\bar{N} = 128$  (21,5) экз./ $m^2$ ), затем произошло ее увеличение в 1994 году, после чего снова произошло некоторое ее снижение и в 1995 – 1997 годах она стабилизовалась на более высоком уровне ( $\bar{N} = 341$  (9,3) экз./ $m^2$ ) по сравнению с 1992 – 93 гг. В 1998 году вновь происходит увеличение численности *M. balthica* до уровня 1994 года (около 750 – 800 экз./ $m^2$ ), после чего в 1999 году средняя численность возросла ещё в три раза. С 1999 по 2003 год численность оставалась отно-

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

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

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

Таблица 12. Результаты множественного сравнения средних численностей *Macoma balthica* методом Тьюки (Tukey's 'Honest Significant Difference') в эстуарии реки Лувенъги в 2004 – 2007 годах.

сительно стабильной ( $Kruskal-Wallis \chi^2 = 5,0, p-value = 0,28$ ) и в среднем составляла 2146 (5,5) экз./м<sup>2</sup>. В 2004 году обилие маком увеличилось в полтора раза и достигло максимума для данного участка за весь период наблюдений. С 2004 по 2006 год численность моллюсков последовательно снижалась (табл. 9). В 2006 году она достигла локального минимума и составляла 993 (13,2) экз./м<sup>2</sup>). В 2007 году произошло достоверное увеличение численности *Macoma balthica* (табл. 9). К 2008 году численность моллюсков снова снижается, после чего до 2012 года были отмечены недостоверные флюктуации ( $Kruskal-Wallis \chi^2 = 6,8429, p-value = 0,14$ ).

## 6.2 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. 14). 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./м<sup>2</sup>.

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. 15). Самая низкая численность за весь период исследований была отмечена в начале интервала

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

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

Таблица 13. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на литорали о. Гогрельй по данным 2004, 2006 – 2008 и 2011 годов.

зона	<i>Kruskal – Wallis</i> $\chi^2$	<i>p – value</i>	$\bar{N}$ ( $D$ )
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  $\chi^2$  — значения критерия Краскелл-Уоллиса;  $\bar{N}$  — средняя численность *M. balthica*, экз./м<sup>2</sup>;  $D$  — относительная ошибка средней, %.

Таблица 14. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на материковой литорали в районе поселка Лувенъга с 1992 по 1998 год.

наблюдений (1992 – 1993 года) — менее 100 экз./м<sup>2</sup>. С 1994 по 1996 год происходило некоторое увеличение численности маком, однако она на всех горизонтах не превышала 500 экз./м<sup>2</sup>. 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./м<sup>2</sup> 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./м<sup>2</sup>, 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. 10).

### 6.3 Материковая литораль в районе пос. Лувенъга

На материковой литорали в районе поселка Лувенъга отдельно рассматривали динамику поселений *M. balthica* в четырех зонах, отличающихся по осушке и биотическим условиям. За весь период наблюдений максимальные флюктуации численности маком были отмечены для зоны верхнего пляжа: от 94 (38 %) экз./м<sup>2</sup> в 1992 до 16365 (53 %) экз./м<sup>2</sup> в 1998 году (14). 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. 15).

В начале периода наблюдения численность на всех трех участках не превышала 1000 экз./м<sup>2</sup> и колебания носили случайный характер (табл. 11).

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

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

Таблица 15. Межгодовое различие численности *Macoma balthica* на литорали Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова в разные годы.

#### 6.4 Литораль Западной Ряшковой салмы о. Ряшкова.

На данном участке литорали средняя плотность поселений *M. balthica* за период с 1994 по 2012 год колебалась от 220 (40,9) экз./м<sup>2</sup> в 1997 до 9285 (16,4) экз./м<sup>2</sup> в 1999 году (рис. 14). При исключение из рассмотрения особей длиной менее 1 мм минимальная средняя численность не изменилась, а максимальная в 1999 составила 8530 (9,4) экз./м<sup>2</sup> (рис. 15). Однако столь высокая численность не сохранилась дольше одного года, и в период с 2000 по 2012 колебалась в пределах 1–2,5 тысячи экз./м<sup>2</sup>, в среднем составляя 1823 (8,0) экз./м<sup>2</sup>. 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./м<sup>2</sup>. 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. 12).

#### 6.5 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 флуктуации были недостоверны (*Kruskal – Wallis*  $\chi^2 = 12,07, p – value = 0,21$ ). Средняя численность за данный период составила 1239 (7,9) экз./м<sup>2</sup>. 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./м<sup>2</sup>.

#### 6.6 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./м<sup>2</sup>. Некоторое увеличение численности было отмечено в 2008 году (численность составляла 1530 (19) экз./м<sup>2</sup>).

## 6.7 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 убиании 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 Мантеля (табл. 13).

Таблица 16. Выявление трендов в динамике численности *Macoma balthica* на различных участках Белого моря.

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

Было показано наличие тренда на 4 участках: эстуарий р. Лувеньга, материковая литораль в районе пос. Лувеньга, Южная губа о. Ряшкова, г. Сельдянская. Для удаления тренда из исходных значений были вычтены предсказанные значения из регрессионной модели  $N = a + b * T$ , где  $N$  — численность, экз./м<sup>2</sup>,  $T$  — годы. По детрендированному ряду были рассчитаны частные автокорреляции (*PRCF* - partial rate correlation function). Коррелограммы представлены на рисунке 16.

Для большинства временных рядов значение максимального значения достигает *PRCF* с лагом 1, что характерно для динамики в отсутствие тренда. Достоверность частных автокорреляций оценивалась пермутационным методом. Для участков в Южной губе о. Ряшкова и на материковой литорали в Лувеньге были показаны достоверные 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 интерпре-

тация  $PRCF$  с большим лагом на настоящий момент представляется нам сомнительной.

## 6.8 Синхронность динамики численности *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря

Для изучения синхронности колебаний численности маком мы использовали тест Мантеля. Для включения большего количества рядов в анализ, он был проведен по двум наборам данных. Первый набор данных включал участки, где при отборе проб промывка была на сите с диаметром ячей 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 14. Три участка в рай-

Таблица 17. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*.

<i>Mantelr \ p<sub>perm</sub></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. Ломнишний	-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 литораль (Лувенъга)	0,781	0,784	NA	0,704		0,044	NA	0,123
[6] г. Сельдянная	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.

оне 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 районе Лувенъги и в г. Сельдянной (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 литораль в районе Лувенъги, о. Горелый, Западная Ряшкова салма, Южная губа о. Ряшкова, о. Ломнишный, б. Ключиха и Сухая салма (табл. 15). Интересно отметить, что при редукции данных до численности осо-

Таблица 18. Синхронность динамики численности *Macoma balthica*.

<i>Mantelr \ p<sub>perm</sub></i>	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]
[1] эстуарий р. Лувенъги		0,082	0,646	0,995	0,029	0,482	0,013	0,19
[2] о. Горелый	0,176		0,067	0,73	0,001	0,261	0,986	0,001
[3] б. Ключиха	-0,046	0,52		0,673	0,034	0,213	0,062	0,065
[4] о. Ломнишный	-0,451	-0,181	-0,22		NA	1	0,088	0,341
[5] материковая литораль (Лувенъга)	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.

бей длиной более 1 мм картина меняется. Без изменения остается синхронность динамик поселений маком на материковой литорали в Лувенъге с о. Горелый и эстуарием р. Лувенъги. Так же сохраняется 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 литорали в Лувенъге. Также показана синхронность динамик поселений на материковой литорали в Лувенъге и в бухте Ключиха.

Мы использовали значение теста Мантелля 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. 16).

Для обоих наборов данных тест Мантелля 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 19. Расстояние между исследованными участками литорали.

	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]	[9]	[10]
[1] материковая литораль (Лувеньга)	0,0									
[2] о. Горелый	1,5	0,0								
[3] эстуарий р. Лувеньги	1,0	1,0	0,0							
[4] Южная губа о. Ряшкова	11,7	10,7	11,7	0,0						
[5] о. Ломнишный	13,5	12,9	13,8	3,7	0,0					
[6] Западная Ряшкова салма	11,9	10,8	11,8	1,7	5,3	0,0				
[7] г. 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. Клющица	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 20. Сравнение численности *Macoma balthica* на Дальнем пляже губы Дальнезеленецкой в 1973 году и 2002 – 2008.

## 6.9 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./ $m^2$  (17). В 2003 году произошло уменьшение обилия маком (с 52 (13) до 34 (20) экз./ $m^2$ , критерий Манна-Уитни  $W = 854$ ,  $p - value = 0,001$ ), после чего численность в 2003 – 2006 оставалась относительно стабильной (в среднем 33 (0,8) экз./ $m^2$ , 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./ $m^2$ ).

В качестве точки сравнения использовали количественные данные из статьи ?? (17). Плотность поселения *Macoma balthica* на Дальнем пляже в 1973 году была сравнима с таковой в 2002 – 2006 годах (17).

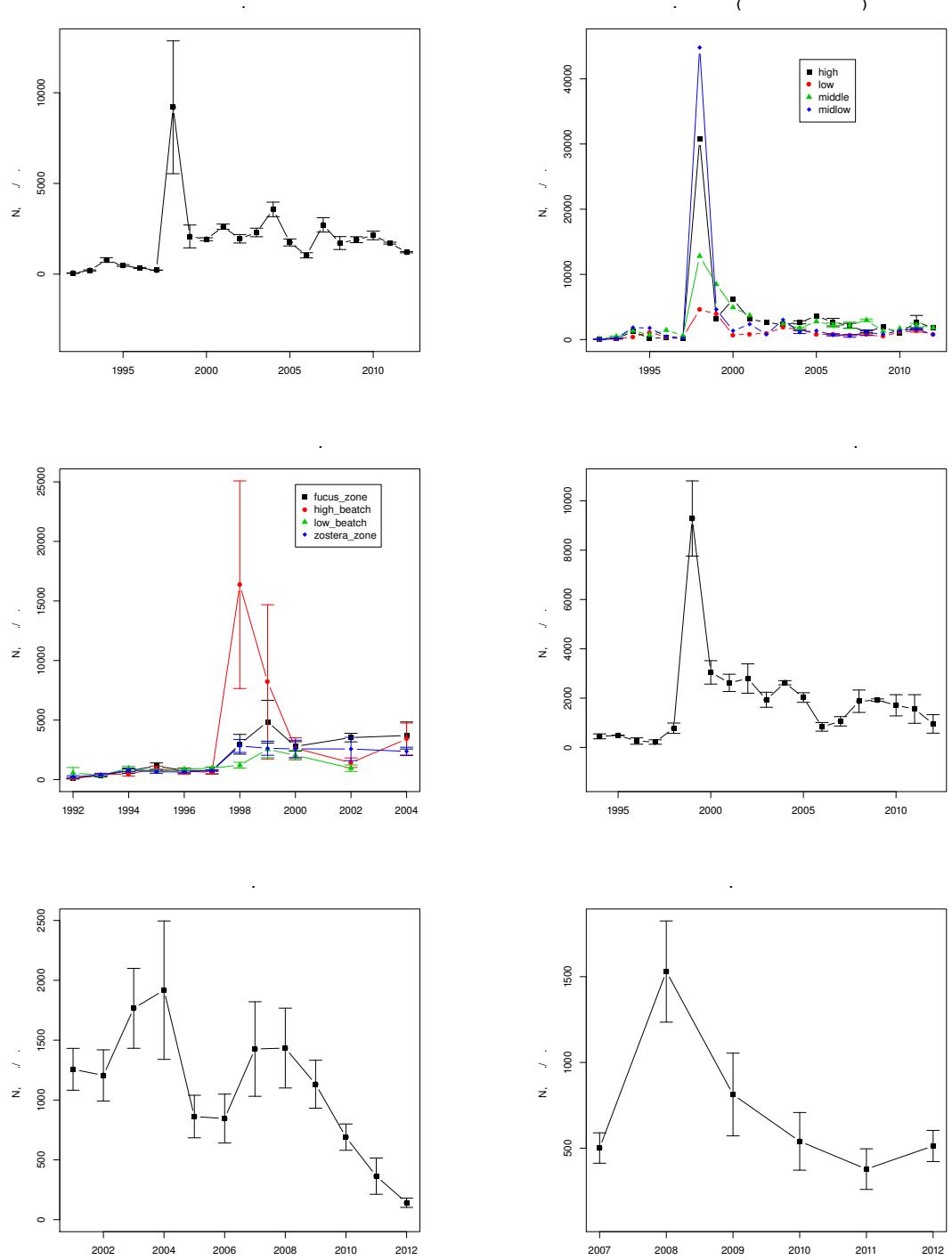


Рис. 20. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* в вершине Кандалакшского залива

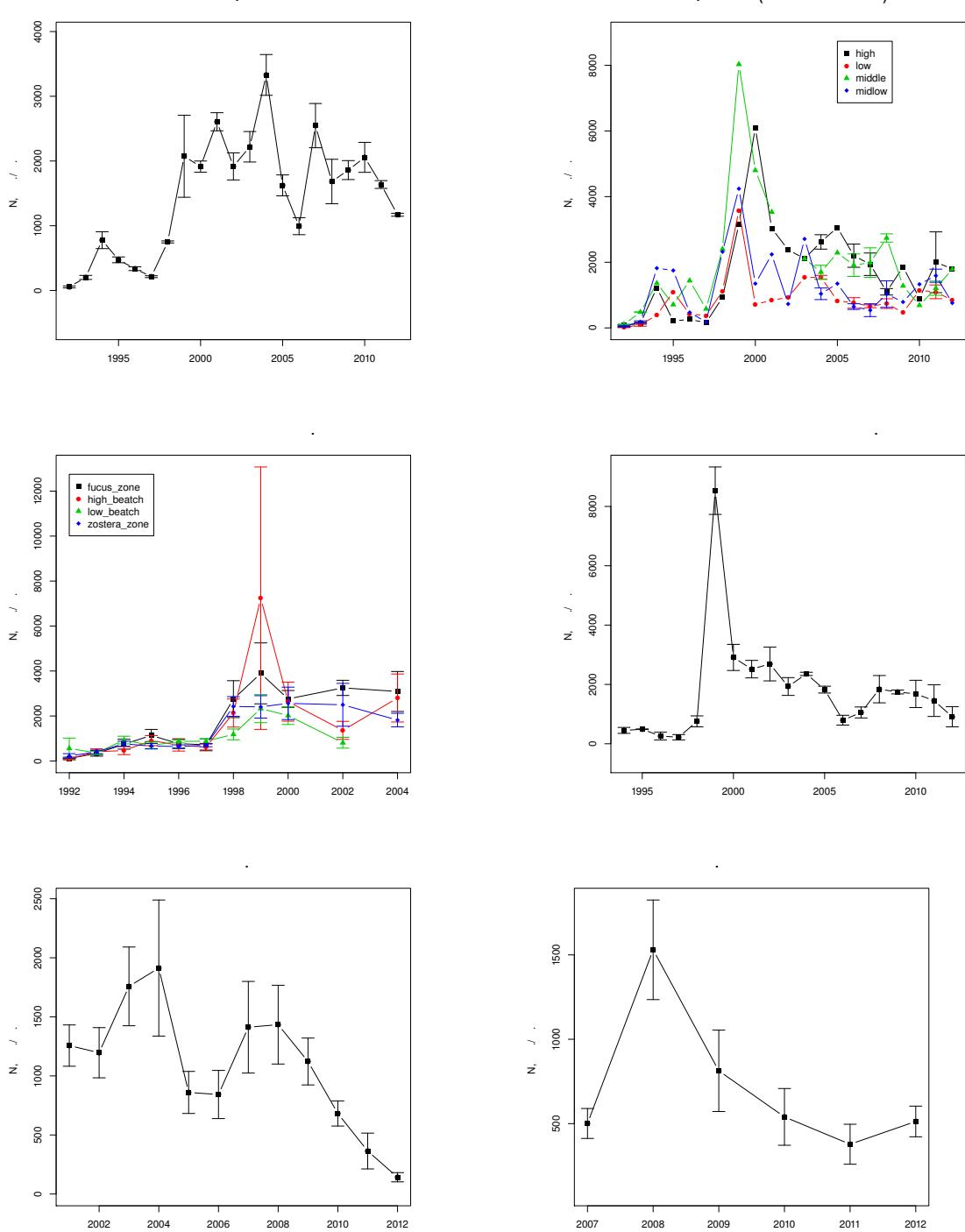


Рис. 21. Динамика численности *Macoma balthica* с длиной раковины более 1 мм в поселениях вершины Кандалакшского залива

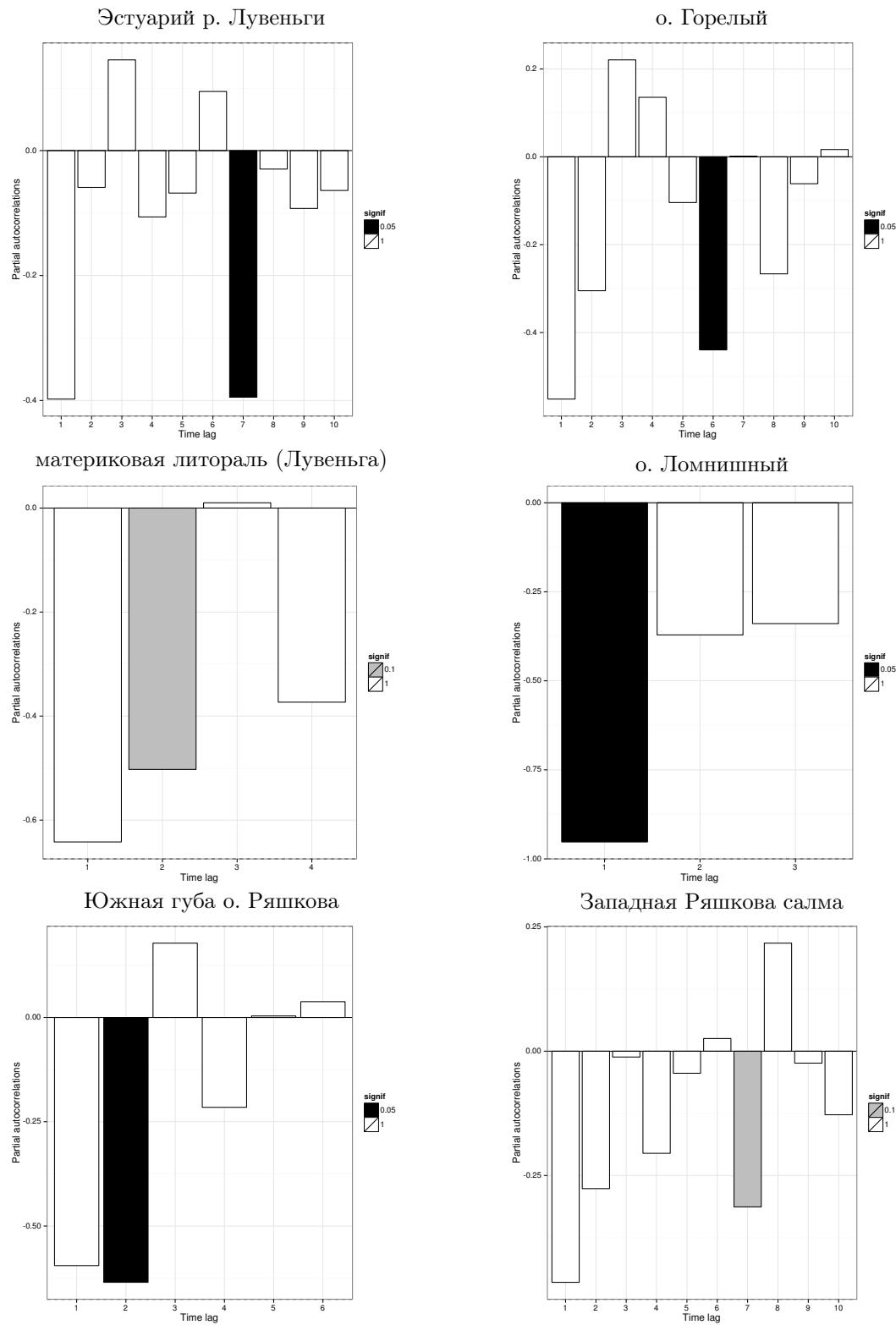


Рис. 22. Частные корреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе. Детрендированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

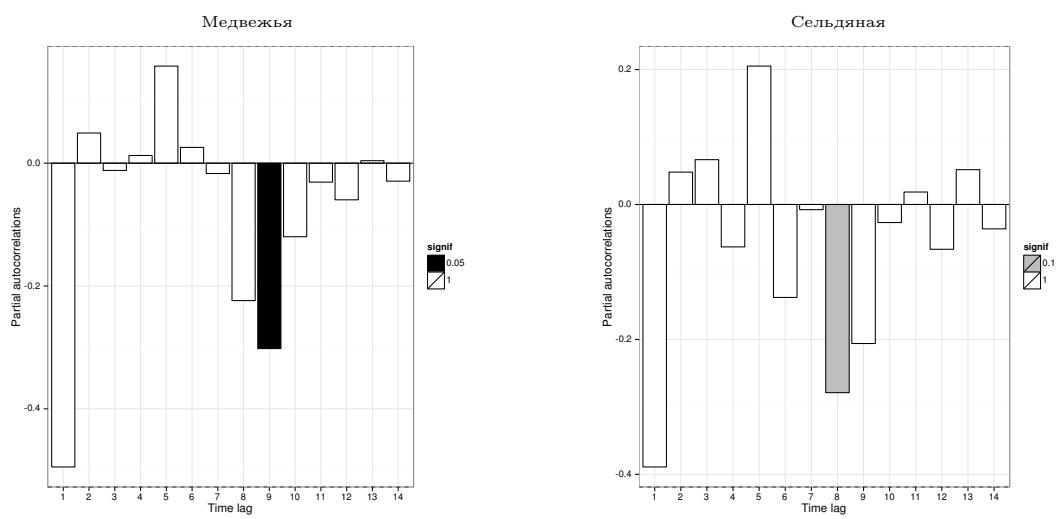


Рисунок 16, продолжение. Частные автокорреляции численности *Macoma balthica* (без учета особей длиной менее 1 мм) в Кандалакшском заливе.  
Детреднированные данные. Оценка достоверности пермутационным методом.

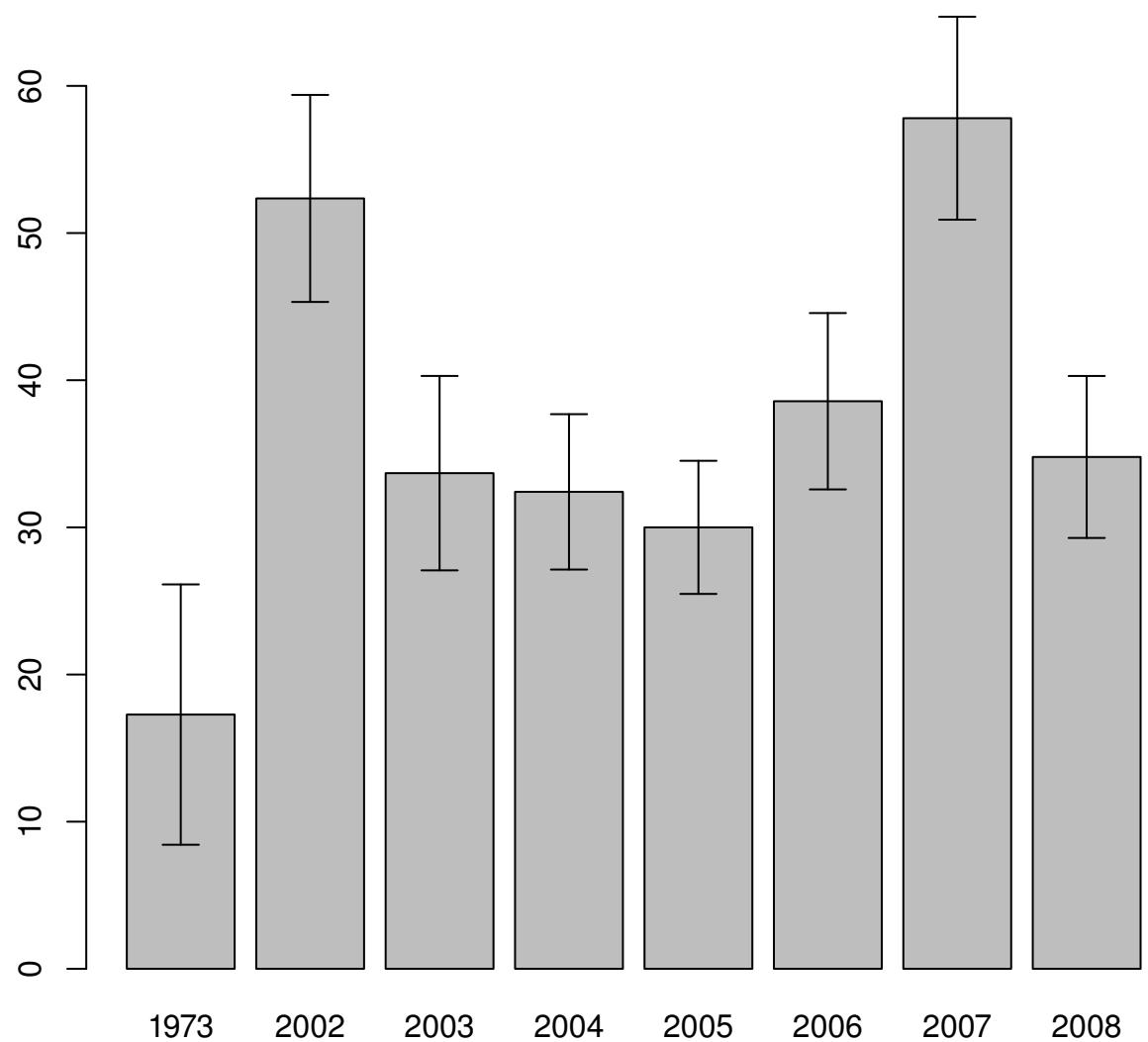


Рис. 23. Динамика плотности поселений *Macoma balthica* на литорали Дальнего пляжа г. Дальнезеленецкой (Баренцево море)  
 Примечание: по оси X — годы наблюдений, по оси Y — средняя плотность поселения, экз./м<sup>2</sup>.  
 Данные 1973 года взяты из статьи ??

## Список литературы

- 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.
- 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.
- 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.
- Агарова И.* [и др.] Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Дальнего Пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. — Апатиты, 1976. — С. 95—186.
- 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. 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.
- 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. Возрастная структура *Macoma balthica* на исследованных участках**

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,

$1\text{k} - 13\text{k}$  — 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 XXI. Возрастная структура *M. balthica* в среднем горизонте литорали в районе Абрам-мыса

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

Таблица XXII. 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<sub>L</sub></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<sub>k</sub>aver</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<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,3	0,3	0,3	0,4	0,0	
				<i>L<sub>k</sub>min</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<sub>k</sub>max</i>		1,4	3,0	4,4	5,4	6,6	8,0	9,3	10,3	11,2	11,2	12,0

Таблица XXIII. 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<sub>L</sub></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<sub>k</sub>aver</i>		0,7	1,8	3,3	5,0	6,5	8,4	9,9	11,8
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,0	0,1	0,3	0,5	0,5	0,3	0,4	
				<i>L<sub>k</sub>min</i>		0,6	1,5	2,6	3,5	5,5	8,0	9,5	11,8
				<i>L<sub>k</sub>max</i>		0,8	2,4	4,4	6,8	7,9	8,9	10,4	11,8

Таблица XXIV. 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<sub>L</sub></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<sub>kaver</sub></i>		0,8	1,9	3,1	4,5	6,0	7,7	9,2	10,2	11,4
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,4	
				<i>L<sub>kmin</sub></i>		0,7	1,8	2,9	4,1	5,5	7,3	8,9	9,9	
				<i>L<sub>kmax</sub></i>		1,1	2,1	3,4	4,7	6,5	8,2	9,7	10,5	

Таблица XXV. 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<sub>L</sub></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<sub>kaver</sub></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<sub>L<sub>k</sub></sub></i>	0,1	0,1	0,3	0,3	0,4	0,4	0,5								
						<i>L<sub>kmin</sub></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<sub>kmax</sub></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 XXVI. 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<sub>L</sub></i>	1 к	2к	3к	4к	5к	6к	7к	8к	9 к	10 к	11 к	12 к
0+	0																
1+	0																
2+	0																
3+	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<sub>kaver</sub></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<sub>L<sub>k</sub></sub></i>	0,2	0,4	0,3	0,7	0,9	1,0	1,0					
					<i>L<sub>kmin</sub></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<sub>kmax</sub></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 XXVII. Возрастная структура *M. balthica* в верхнем горизонте литорали губы Ярнышная

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

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

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

Таблица XXIX. 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<sub>k</sub>aver</i>		1,0	2,1	3,3	4,5	5,5	6,8	8,2	9,5	10,7	11,7	12,9	13,7	14,0
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,05	0,13		0,24	0,20	0,16	0,19	0,26					
				<i>L<sub>k</sub>min</i>		0,8	1,7	2,8	3,8	5,0	6,5	7,7	8,9	10,1	11,1	12,0	13,5	14,0
				<i>L<sub>k</sub>max</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 XXX. Возрастная структура *M. balthica* в верхнем горизонте литорали Дальнего пляжа губа Дальнезеленецкая

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

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

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

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

Таблица XXXIII. 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<sub>L</sub></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<sub>kaver</sub></i>	1,2	2,7	4,6	4,3	6,6	8,9	10,2	12,2	13,4	13,8
					<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>	0,3	0,6			1,0	0,0	0,0	0,2		
					<i>L<sub>kmin</sub></i>	0,7	1,6	2,5	4,3	5,6	8,8	10,1	12,0	13,2	13,8
					<i>L<sub>kmax</sub></i>	1,8	3,6	6,7	4,3	7,5	8,9	10,2	12,3	13,5	13,8

Таблица XXXIV. 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<sub>L</sub></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<sub>kaver</sub></i>		1,6	4,3	7,5	10,9	14,0	15,5	17,3	17,5	18,0
				<i>m<sub>L<sub>k</sub></sub></i>		0,14	0,34	0,63	0,87	0,62	0,79	0,50		
				<i>L<sub>kmin</sub></i>		1,1	3,2	5,7	7,9	12,8	13,6	16,8		
				<i>L<sub>kmax</sub></i>		2,1	5,5	9,4	13,0	15,3	17,2	17,8		