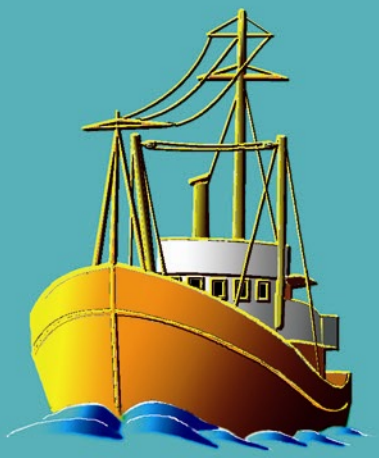
ISSN 0386 – 077X

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

А. Д. НАУМОВ

ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ БЕЛОГО МОРЯ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ МОРЕЙ
59(67)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE

EXPLORATIONS OF FAUNA OF THE SEAS
59 (67)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE

EXPLORATIONS OF FAUNA OF THE SEAS
59 (67)

A.D. NAUMOV

CLAMS OF THE WHITE SEA
ECOLOGICAL AND FAUNISTIC ANALYSIS

...why, irrespective of all latitudes and longitudes, does the name of the White Sea exert such a spectralness over the fancy... ?
Herman Melville, 1851. "Moby Dick".

ST. PETERSBURG
2006

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ МОРЕЙ
59 (67)

А.Д. НАУМОВ

ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ БЕЛОГО МОРЯ
ОПЫТ ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

...почему, безотносительно ко всем широтам и долготам, название Белого моря так будоражит воображение своей призрачностью... ?
Герман Мелвилл, 1851. «Моби Дик».

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2006

УДК: 594.1:591.553+591.9

Наумов А. Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. – СПб., 2006. 367 с.

В книге рассматривается история изучения двустворчатых моллюсков Белого моря, приводятся сведения об их ауто-, дем- и синэкологии на основе оригинальных данных. Особое внимание уделяется вопросам математической обработки такого рода материалов. Высказываются оригинальные соображения о характере фауны беломорских двустворок и о путях ее формирования, а также об истории Белого моря в голоцене. В систематической части приводятся подробные видовые диагнозы всех известных на 1 января 2006 г. двустворчатых моллюсков, обитающих в Белом море, а также сведения об их обнаружении и отношении к основным факторам среды. Имеется таблица для их определения и атлас акварельных рисунков всех видов, выполненных автором.

Книга предназначена для специалистов по малакологии, систематике, фаунистике и биогеографии, а также для студентов и аспирантов соответствующих специальностей.

Библиогр. 499 назв. Ил. 138. Табл. 67. Приложений 2. Атлас (12 табл.).

Главный редактор—

директор Зоологического института РАН
академик РАН *А. Ф. Алимов*

Редакционная коллегия:

Б. И. Сиренко (редактор серии)*, А. П. Андрияшев, А. В. Балушкин, Г. Н. Бужинская, А. Д. Наумов, А. В. Неелов, Е. Л. Мархасева, С. Д. Степаньянц*

Ответственный редактор—*В. Я. Бергер*

Рецензенты:

Б. И. Сиренко, А. Б. Цетлин

Издание осуществлено при поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
по проекту № 06-0462055

РФФИ

ISBN 5-98092-010-2

© А. Д. Наумов, 2006
© Зоологический институт РАН, 2006

Никакая часть этой книги не может быть воспроизведена ни фотоспособом, ни микрофильмированием или каким-либо другим методом без письменного разрешения
Зоологического института РАН

ПРЕДИСЛОВИЕ

Двустворчатые моллюски – важнейший компонент донной фауны Белого моря. Хотя по числу видов они занимают довольно скромное место и не превышают 5% от общего числа видов макробентосных форм, по биомассе они составляют около 40% в сублиторали и приблизительно вдвое больше на литорали, достигая иногда 90% и даже более (Naumov, 2001). Ясно, что в энергетическом балансе морской биоты этого региона они играют одну из ведущих ролей. Хотя двустворчатые моллюски по большей части – довольно долго живущие формы, быстрый темп роста обеспечивает им достаточно высокий уровень годовой продукции, что делает их весьма ценной кормовой базой для консументов второго порядка, занимающих относительно высокие места в пищевых цепях. Двустворчатыми моллюсками питаются некоторые беспозвоночные, рыбы и птицы (Berger, 2001; Galaktionov, 2001*a*). Практически исключительно двустворчатыми моллюсками питается гага (Перцов, Флинт, 1963). Входят они и в рацион морского зайца (Galaktionov, 2001*b*). Многие двустворчатые моллюски являются промежуточными хозяевами различных паразитических организмов (Galaktionov, 2001*c*).

Большинство двустворчатых моллюсков питается, активно профильтровывая значительные объемы воды (Кулаковский, 1987), извлекая из нее фитопланктон и взвешенный детрит. Прошедший через пищеварительный тракт и мантийную полость моллюсков детрит заключается в фекалии и псевдофекалии и оседает затем на дно. Таким образом, эти организмы принимают активное участие в биологической очистке воды и играют роль важную роль в осадконакоплении.

Процессы, протекающие в сообществах с доминированием двустворчатых моллюсков, иногда приводят к довольно неожиданным последствиям. Так, как показали наши исследования, аномальный выброс морских звезд в Двинском заливе в 1990 г. был спровоцирован особенностями циклических изменений биомассы и плотности мидий в массовых поселениях этих моллюсков вблизи Летнего берега (Буряков, Наумов, 1991; Naumov, Buryakov, 1994).

Двустворчатые моллюски, будучи весьма заметным элементом морского населения, играют существенную роль в деятельности человека. Их раковины, хорошо сохраняющиеся в фоссильном и субфоссильном состояниях, часто оказываются руководящими ископаемыми. Это в полной мере относится и к Белому морю, где условия фоссилизации, изо всех макробентосных организмов, благоприятствуют сохранению именно раковин двустворчатых моллюсков, практически не оставляя останков других донных животных. Таким образом, они имеют первостепенное значение в биостратиграфическом описании четвертичных отложений Кольского полуострова и Карелии (Говберг, 1968, 1970; Невесский и др., 1977).

Соотношение изотопов кислорода ^{18}O и ^{16}O в морской воде зависит от глобальных изменений климата, поэтому по включению этих изотопов в карбонат кальция раковины моллюсков можно судить о температуре, при которой она формировалась (Бор-

зенкова, 1992). Понятно, что двустворчатые моллюски широко используются при палеоклиматологических исследованиях.

В последние десятилетия в сфере эксплуатации морских ресурсов наметилась отчетливая тенденция к переходу от собирательства к производящей экономике. Как известно, на суше этот переход произошел в начале неолита и послужил основой неолитической экономической революции, в результате которой сформировался облик современного человечества. Отсюда ясно, насколько перспективно культивирование морских организмов. Двустворчатые моллюски и здесь занимают важное место. Собственно, морское сельское хозяйство начиналось с промышленного разведения устриц. Необходимо отметить, что и Белое море охвачено процессом перехода к производящей экономике, и в его рамках в этом водоеме начинает развиваться культивирование мидии – одного из наиболее значимых компонентов не только беломорской малакофауны, но и всей биоты этого небольшого, но весьма своеобразного моря (Кулаковский, 2000; Кулаковский и др., 2003).

Из сказанного понятно, почему двустворчатые моллюски Белого моря издавна были предметом пристального интереса многих исследователей, и им посвящена обильная литература. К сожалению, далеко не все виды привлекают одинаковое внимание малакологов. В первую очередь оказываются изученными либо хозяйственно важные, либо массовые, либо легко доступные литоральные виды. Таковых на Белом море на так уж много, причем всем трем условиям отвечает только одна мидия – она и изучена подробнее остальных.

Сведения о других формах, часто неполные и разрозненные, разбросаны по многочисленным статьям, а зачастую, и тезисам докладов на различных конференциях. Более или менее полно фауна двустворчатых моллюсков Белого моря освещена всего в нескольких работах (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1928; Филатова, 1948; Федяков, 1986; Наумов и др., 1987). Однако даже со времени публикации последней из них прошло почти двадцать лет, и за этот период накопилось много новых сведений. Совершенно очевидно, что в настоящее время требуется новая, современная сводка по этой важнейшей группе беломорских донных организмов.

Работа выполнялась в основном в рамках плановой тематики Зоологического института РАН. Кроме того, частично она финансировалась по проекту ГКНТ «Белое море», Федеральной целевой научно-технической программой «Исследования и разработки по приоритетным направлениям науки и техники» (блок 2 «Поисково-прикладные исследования и разработки», тема «*Структурно-функциональная оценка экосистемы Белого моря как основа многоплановой марикультуры и повышения его биопродуктивности*», Бюро по международному сотрудничеству между Германией и Россией в Карлсруе, грантами INTAS № 94-391 «*Биоразнообразие и стратегии адаптаций прибрежного морского бентоса*» и № 96-1359 «*Экология глубоководного бентоса Белого моря*», грантом Комиссии Европейских сообществ Коперник II № I CA2-CT-2000-10053 «*Потоки органического вещества и их роль в поддержании биоразнообразия и устойчивого природопользования*», договорами с нефтяной компанией Пс-Балт об отслеживании экологической ситуации в районе Беломорского ПОН от 1994 и 2002 гг. и договором на выполнение научно-исследовательских работ между Институтом проблем экологии и эволюции РАН им. А. Н. Северцова (организацией-исполнителем государственного контракта № 43.073.1.1.1507 от 31 января 2002 г.) и Зоологическим институтом РАН по теме «*Основы мониторинга биоразнообразия планктона и литорального бентоса Белого моря*», входящей в тему «Основы мониторинга биоразнообразия» Федеральной целевой научно-технической програм-

мы «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники» на 2002-2006 гг., блок 1 «Ориентированные фундаментальные исследования» подраздела «Биология».

Я благодарен своим учителям. В числе первых из них должен назвать своего светлой памяти отца Доната Владимировича Наумова, который во многом оказал влияние на мой выбор профессии и советами которого я пользовался до последних дней его жизни.

Я благодарю своих университетских учителей, в первую очередь замечательного ученого и благородного человека, под руководством которого мне выпало счастье обучаться на кафедре зоологии беспозвоночных Ленинградского университета, члена-корреспондента АН СССР Юрия Ивановича Полянского. Андрей Александрович Добровольский и Наталья Семеновна Ростова много содействовали воспитанию во мне профессионального подхода к решению биологических задач. Я благодарен всему коллективу кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ, на которой я получил зоологическое образование.

Я не могу не вспомнить с глубокой благодарностью моих старших коллег по Зоологическому институту РАН, которые по сути дела тоже были моими учителями – Павла Владимировича Ушакова, Евпраксию Федоровну Гурьянову, Ореста Александровича Скарлато, Владислава Вильгельмовича Хлебовича и Александра Николаевича Голикова.

Я благодарю весь коллектив лаборатории морских исследований Зоологического института РАН, где я проработал больше десяти лет и где окончательно сформировались мои научные интересы. В особенности я должен отметить Валентину Ивановну Гонтарь, которая обратила мое внимание на проблемы расселения фаун, и лаборантов отделения моллюсков Саиду Иляжетдиновну Ягудину, Софью Ивановну Стрельцову, Марину Анатольевну Долголенко и Раису Антоновну Кармушкину, без помощи которых была бы невозможной работа с коллекциями Зоологического института РАН.

Моя особая благодарность всему коллективу Беломорской биологической станции им. акад. О. А. Скарлато, с которой тесно связана практически вся моя сознательная жизнь. В течение десятилетий я пользовался неоценимой помощью в полевой работе Владимира Васильевича Луканина, Вячеслава Викторовича Федякова, Виктора Яковлевича Бергера, Владимира Юрьевича Бурякова, Вячеслава Вячеславовича Халамана, Кирилла Владимировича Галактионова, Михаила Владимировича Фокина и многих других моих друзей и коллег. Не могу не отметить с глубокой благодарностью мое тесное научное сотрудничество с Вячеславом Викторовичем Федяковым на протяжении 20 лет. Я чрезвычайно благодарен также Алексею Ивановичу Бабкову за помощь в обработке гидрологического материала и за консультации в области гидрологии.

Благодарю также Людмилу Павловну Флячинскую, советами которой я пользовался при написании разделов о размножении и развитии беломорских двустворок.

Текст английского резюме любезно согласился отредактировать мистер Брендон Дж. Готтунг.

Я крайне признателен Владимиру Юрьевичу Бурякову за его самоотверженную помощь в ремонте и обновлении моей вычислительной техники.

Работа не могла быть выполнена без четкой и слаженной работы судов Беломорской биологической станции Зоологического института. Я благодарю экипажи во главе с их капитанами – Эмилем (Ефимом) Даниловичем Стельмахом (судно «Онега»), Анатолием Ивановичем Максимовым (суда «Ладога» и «Профессор Владимир Кузнецов»), Яном Ефимовичем Стельмахом (судно «Картеш») и Павлом Ивановичем Величко (судно «Беломор»).

Я искренне благодарен Нине Леонтьевне Семеновой, Евгению Александровичу Нинбургу и Вадиму Михайловичу Хайтову за то, что они любезно предоставили в мое распоряжение часть своих материалов.

Я глубоко признателен своим друзьям и коллегам по Клубу-102, где я всегда находил помощь, понимание и поддержку.

Наконец, я не могу не выразить свою признательность членам моей семьи – моей матери Татьяне Александровне Гинецинской, жене Наталии Михайловне Наумовой и дочери Софье Андреевне Наумовой за их чуткое отношение к моей работе и готовность всегда и во всем поддержать меня.

А. Наумов
10 февраля 2006 г.
Санкт-Петербург

Глава 1
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Общие сведения

Материалом для настоящего труда в основном послужили сборы бентоса из различных частей Белого моря. Исследованиями были охвачены все четыре залива – Кандалакшский, Онежский, Двинский и Мезенский, а также Горло и примыкающая к Терскому берегу часть Бассейна (рис. 1). Материал собирался А. Д. Наумовым совместно с коллегами – В. В. Луканиным и В. В. Федяковым – в 1981–1986 гг. с борта научно-исследовательских судов (НИС) Беломорской биологической станции (ББС) им. акад. О. А. Скарлато Зоологического института Российской академии наук (ЗИН РАН) «Ладога», «Онега» и «Картеш». В 1987–2003 гг. материал собирал А. Д. Наумов как с помощью различных лиц, из которых хотелось бы особо отметить В. В. Федякова, В. Ю. Бурякова и В. Я. Бергера (ББС), а также Р. Палеруда (Аквапланнива, Тромсё, Норвегия), так и в одиночку с борта судов «Картеш», «Профессор Владимир Кузнецов» и «Беломор». Всего было взято 540 бентосных станций. Помимо указанных данных, в работу включены сведения, любезно предоставленные в 1985 г. тогдашней заведующей Беломорской биостанцией Московского государственного университета Н. Л. Семеновой. Этот материал (31 станция) был получен во время VI рейса экспедиционного судна этой организации СЧС-2032 в Двинский залив летом 1974 г. и вошел в публикации, совместные с московскими коллегами (Семенова и др. 1995, *а*, *б*; Семенова, Наумов, 1995). Кроме того, ряд фактических данных был передан Е. А. Нинбургом и В. М. Хайтовым, в разные годы руководившими Лабораторией экологии морского бентоса Санкт-Петербургского городского Дворца творчества юных. Этот материал собирался в течение ряда лет в Илистой губе о. Горелого (Лувеньгские шхеры, Кандалакшский залив), в Вороньей губе (Кандалакшский залив) и в Долгой губе Соловецкого острова. В его состав входит 267 станций.

Помимо названных материалов, для уточнения распространения двустворчатых моллюсков в Белом море в работе использованы материалы фондовых коллекций ЗИН РАН. Ряд фактических данных почерпнут из классической монографии К. М. Дерюгина (1928).

Кроме того, в работу вошли данные по многолетней и сезонной динамике обилия *Macoma balthica* и *Mya arenaria*, собиравшиеся в течение 17 лет на литорали губ Сельдяной и Медвежьей вначале совместно с В. В. Федяковым, а с 1999 г. – со студентами кафедры зоологии беспозвоночных Санкт-Петербургского университета. Здесь нужно особо отметить помощь аспиранта ББС М. В. Фокина. Объем этого материала составляет более 1500 бентосных станций.

Весь материал подвергался статистической обработке. Применялись методы линейной статистики и различные приемы многомерных анализов. Пороговым значе-

нием, при котором отвергается нулевая гипотеза, во всей работе принят 95% уровень вероятности. Подробное описание использовавшихся математических методов, если они отличались от общепринятых, приводятся в главе 2.

Материал по донным организмам

Пробы бентоса в зависимости от условий брались различными способами. На глубоких местах применялся дночерпатель «Океан» с площадью захвата 0.25 м^2, а на мелководьях – водолазный пробоотборник Е. Н. Грузова и А. Ф. Пушкина (1967) площадью захвата 0.05 м^2. На литорали сборы проводились вручную с помощью рамки 0.025 м^2 или же (на песчаных и илистых грунтах) тем же самым водолазным пробоотборником. На каждой станции бралось от 1 до 5 проб, каждая из которых в последующем анализе рассматривалась как самостоятельная станция. Места взятия проб показаны на рис. 1.

При изучении многолетней и сезонной динамики поселений *Macoma balthica* и *Mya arenaria* в губах Сельдяной и Медвежьей бентосные станции брались 4 раза в год (в конце мая – начале июня, в конце июля – начале августа, в конце октября – начале ноября и в конце марта – начале апреля, т. е. во время гидрологической весны, лета, осени и зимы соответственно). В каждой из губ материал собирался на четырех стандартных точках (рис. 2), по 3 пробы в каждую съемку.

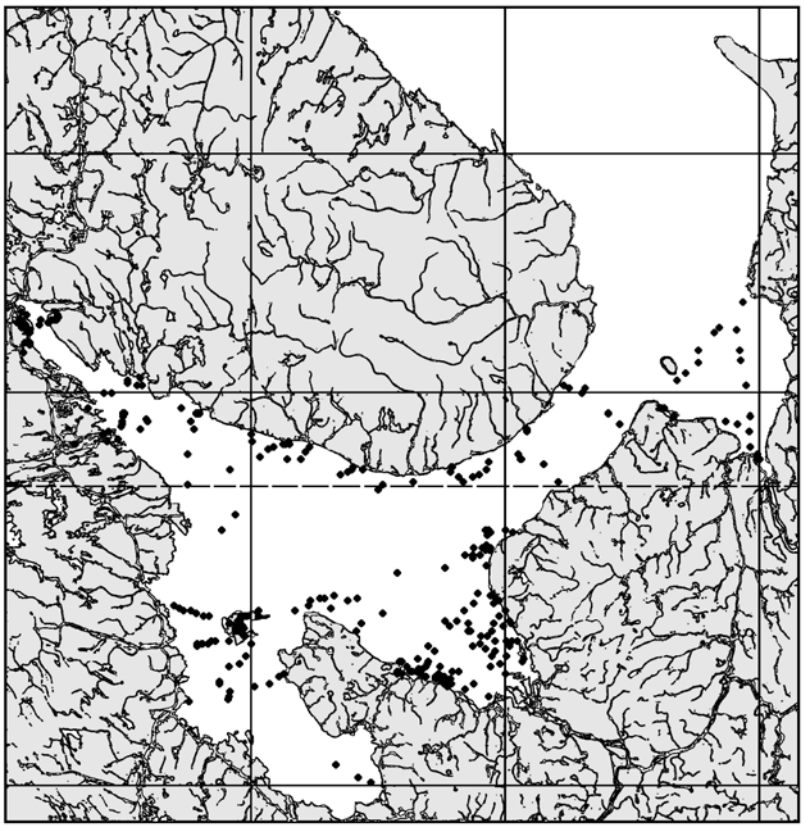


Рис. 1. Места сбора материала.

Fig. 1. Sampling points.

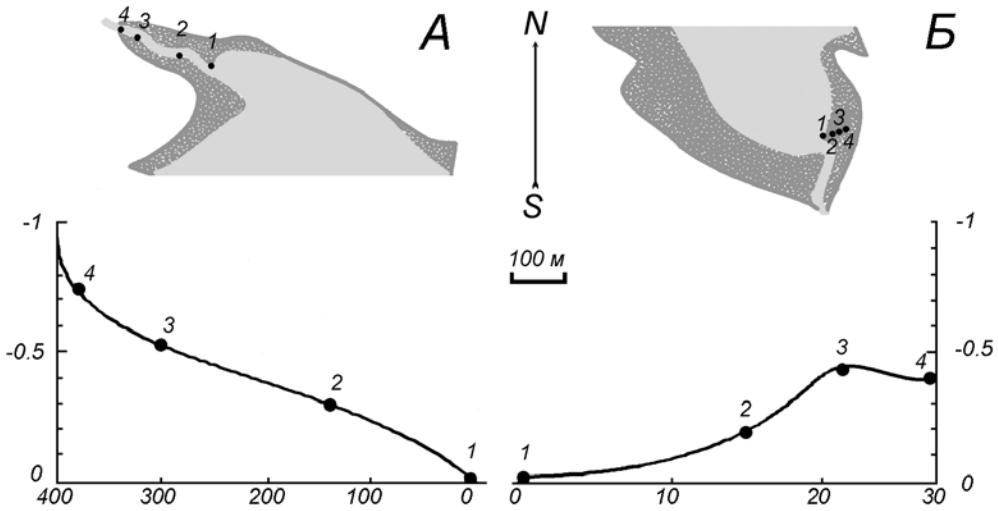


Рис. 2. План и профиль разрезов в губах Сельдяная (*А*) и Медвежья (*Б*).
Цифрами обозначена номера стандартных бентосных станций. *По оси абсцисс* – длина разреза, м; *по оси ординат* – глубина, м. По: Федяков, Шереметевский, 1991 с изменениями.

Fig. 2. Plan and profile of transactions in Seldyanaya Bay (*А*) and Medvezhya Bay (*Б*).
Station numbers are marked by *numeric chars*. *X-axis* – the length of transaction (m), *Y-axis* – depth (m). Modified from: Fedyakov and Sheremetevsky, 1991.

Растения и животные из всех проб определялись до вида. Исключения составляли некоторые семейства Hydrozoa и Bryozoa, также Nemertini, Oligochaeta, корковые мшанки и некоторые губки. Полихеты обработаны в основном В. В. Федяковым и М. В. Фокиным, гидроиды частично обработаны В. В. Луканиным, остальные группы – А. Д. Наумовым совместно с участниками бентосных рейсов. В сомнительных случаях материал просматривали специалисты ЗИН РАН по соответствующим группам. Весь собранный материал просчитывался и взвешивался. Мелкие организмы (массой менее 1 г) взвешивались на торсионных весах ВТ-500 с точностью до 0.001 г, средние (массой до 10 г) – на аптекарских весах с точностью до 0.01 г, а более крупные – на чашечных весах с точностью до 0.1 г. Определялся живой вес после подсушивания объекта на фильтровальной бумаге.

Моллюски взвешивались вместе с раковиной, кольчатые черви (за исключением Serpulidae и Spirorbidae) извлекались из домиков. Для организмов с нечетко выраженной индивидуальностью, таких как растения и колониальные животные, плотность поселения не учитывалась. В геоботанических исследованиях в этом случае применяется весьма удобный показатель – проективное покрытие. Однако при изучении морского бентоса он может быть использован только в тех биотопах, где исследователь имеет возможность оценить его визуально, т. е. на литорали и в верхней сублиторали, доступной водолазу. Между тем в большинстве случаев гидробиолог работает на глубинах, значительно превышающих возможности аквалангиста. В такой ситуации для сравнимости данных лучше вовсе отказаться от этого показателя обилия и оперировать одной биомассой, как это сделано в настоящей работе.

После первичной обработки материала биомассы и плотности поселения всех видов приводились к 1 м^2. В дальнейшем тексте во всех таблицах приводятся именно эти величины без указания размерности.

Весь имеющийся материал был занесен в базу данных «Бентос Белого моря» (БентБоМ), реализованную на алгоритмическом языке «Clipper 5.0».

Изучение обрастаний раковин двустворчатых моллюсков

Материалом для изучения обрастаний двустворчатых моллюсков послужили сборы сотрудников ББС ЗИН АН СССР 1961–1964 гг. с борта НИС «Профессор Месяцев» и «Онега», коллекции, любезно предоставленные экспедицией ЗИН АН СССР 1982 г. под руководством А. Н. Голикова, а также описанные выше количественные сборы 1974–1982 гг. из различных районов Белого моря. Бóльшая часть этого материала обрабатывалась совместно с В. В. Федяковым (Наумов, Федяков, 1985, *а*, *б*, *в*; Наумов, 1990).

В процессе обработки измерялась длина раковины каждого моллюска, определялись животные-обрастатели и оценивалась их численность или проективное покрытие суммарно на обеих створках (интенсивность седвазии[1]). Левая и правая створки раковины *Chlamys islandica* рассматривались отдельно, так как они по отношению к грунту ориентированы по-разному. В связи с тем, что в нашем распоряжении был весьма разнородный фиксированный материал, на части которого сохранились лишь следы прикрепления организмов-обрастателей, определение их до вида в ряде случаев было невозможно, поэтому в дальнейшем будет использоваться несколько условное понятие *группы сессильных организмов*. Группы эти весьма неоднородны в систематическом отношении: иногда это один вид *(Verruca stroemia),* иногда целый тип (Bryozoa), однако в пределах каждой из этих групп отдельные виды относятся к одной жизненной форме и обрастают раковины моллюсков более или менее сходным образом. Обрастание пустых раковин не рассматривалось.

Выборка из того или иного местообитания разбивалась на 4 равных размерных класса, границы между которыми определялись, исходя из максимальной длины животных в той или иной популяции.

Для каждой выделенной таким образом группы особей рассчитывалась доля обросших моллюсков (экстенсивность седвазии). В анализ включены данные по обрастанию раковин и распределению 4 видов двустворчатых моллюсков. Всего просмотрено более 3 тыс. экз. (*Modiolus modiolus* – 163, *Chlamys islandica* – 67, *Mytilus edulis* – более 2 тыс., *Elliptica elliptica* – 423).

Гидрологический материал

Гидрологические данные имеются не для всех станций. В тех случаях, когда такой материал собирался, измерялась температура и соленость воды на стандартных горизонтах (0, 5, 10, 25, 50, 100, 200 м и придонный слой), а также температура грунта. Для этой цели использовались автоматический батометр-батитермограф ГМ-7-Ш, родниковые и глубоководные опрокидывающиеся ртутные термометры, батометр Нансена и другие приборы.

Соленость проб воды определялась чаще всего прямо на борту судна ареометрированием. Повторное контрольное измерение солености тех же самых проб на лабораторном солемере ГМ-65 и при помощи титрования азотнокислым серебром показало, что разброс данных, полученных всеми тремя способами, не превышает 0.5‰. Таким образом, можно считать, что для гидробиологических целей точность примененного метода вполне достаточна.

---

[1] Термин образован по аналогии с термином экологической паразитологии «инвазия». Он состоит из двух латинских корней – *sed*, имеющего значение *оседание*, *сидение*, и *vas* – *сосуд*, *помещение*. Слово, таким образом, обозначает оседание (сидение) на сосуде, помещении (живом организме). Выражения *экстенсивность (интенсивность) седвазии* и *множественная седвазия* имеют тот же смысл, что и аналогичные словосочетания в экологической паразитологии. *Седвазионты* – сессильные организмы, поселяющиеся на створках раковин живых двустворчатых моллюсков.

Для уточнения схемы В. В. Тимонова мы воспользовались многочисленными данными наблюдений различных ученых (Дерюгин, 1923, 1928; Тимонов, 1925, 1929, 1947, 1950; Бабков, Голиков, 1984), материалами гидрологических серий 1961–1968 гг. СУГКС, а также сведениями, полученными в ходе различных экспедиций ББС ЗИН РАН. Всего было проанализировано около 500 гидрологических серий, взятых в различные сезоны года. Такое обилие материала вызвало необходимость его статистической обработки, поэтому в тех случаях, когда речь идет о солености и температуре, если это не оговаривается особо, мы оперируем средними величинами, ошибки которых на рисунках обозначены отрезками, параллельными соответствующим осям.

Расчет скорости течений проводился по данным СУГКС для 30 точек Северной части Белого моря. Следует иметь в виду, что как скорость, так и направление переноса воды в каждом конкретном месте определяется в первую очередь фазой приливного цикла. Чаще всего во время прилива струи воды направлены в сторону Бассейна, а в отлив наблюдается обратная картина. При скорости приливно-отливных течений в Горле, достигающих иногда 4 узлов, частица воды в момент половинного уровня, т. е. тогда, когда скорость максимальна, смещается не более, чем приблизительно на семь с половиной километров. Следовательно, за 6 ч одной фазы цикла частица может переместиться не более чем на 40–50 км. За последующие 6 ч она вернется почти на старое место. В результате квазипостоянные течения в Горле не превышают по скорости 10 см/с (0.3 узла) (Симонов и др., 1991). Остаточные приливные течения на порядок медленнее (Симонов и др., 1991). Следовательно, как не сложно рассчитать, фактическое расстояние, преодолеваемое частицей воды за полный цикл, не может превышать 3 км, что значительно меньше протяженности Северной части Белого моря, и именно поэтому приливно-отливные движения, несмотря на их высокую абсолютную скорость, не могут в полной мере обеспечить водообмен Бассейна. Таким образом, при изучении течений, определяющих гидрологическую структуру Белого моря, необходимо анализировать результирующую переноса воды за несколько приливно-отливных циклов. В дальнейшем, когда речь идет о постоянных течениях, имеются в виду эти результирующие.

Определение состава вод велось посредством решения систем балансных уравнений, учитывающих равенство количества солей или тепла, поступающих в ту или иную акваторию и выходящих из нее.

Данные по грунтам

Грунты на каждой станции описывались визуально. Кроме того, в целом ряде случаев донные осадки подвергались специальному исследованию. Метод, который использовался для определения гранулометрического состава грунтов, подробно описан ранее (Наумов, Федяков, 1991, *а*). Разрабатывая метод определения гранулометрического состава донных осадков, мы ставили своей целью создать методику, ориентированную на задачи гидробиологии, которая в то же время была бы несложной и осуществимой в полевых условиях.

Как известно, методы, применяемые в геологии, как правило, не учитывают грубообломочный материал, выделяют значительное количество тонкодисперсных фракций и основаны на сравнении их относительных масс. Между тем для целей гидробиологических исследований сведения о крупных фракциях столь же важны, как и о мелких; детализация же тонких, напротив, излишня. В качестве меры для биологических целей удобнее пользоваться не массой, а удельным объемом фракций, так как грунт представляет собой вместилище организмов инфауны, и плотность упаковки частиц в определенном объеме с этой точки зрения важнее, чем их удельная масса. Последнее обстоятельство настоятельно требует введения еще одной ха-

рактеристики, совершенно неважной при геологических исследованиях, а потому и не учитываемой стандартными методиками – степени *оводненности*, или *гидратации* грунта. Между тем эта характеристика донных осадков – едва ли не главнейшая при гидробиологическом исследовании населения мелкодисперсных грунтов.

Принятая схема классификации фракций грунта по диаметру частиц приведена в табл. 1. С нашей точки зрения такая степень детализации вполне достаточна для большинства гидробиологических исследований.

Доля валунов и камней в общем объеме грунта изучаемого биотопа определяется визуально. После приобретения некоторого навыка эта оценка может быть выполнена с точностью до 10%, что вполне достаточно для целей гидробиологических исследований. Следует лишь иметь в виду, что достаточно надежно эта операция может быть выполнена только на литорали.

Содержание гальки, гравия и грубого песка находится путем отмывки фиксированного количества грунта на ситах с соответствующим диаметром отверстий. Объем этих фракций определялся в мерном цилиндре по объему вытесняемой ими воды. Что же касается остальных фракций, то их доля определяется методом отмучивания в мерном цилиндре. Объемы тонких фракций вычисляются на основании формулы Стокса. На последнем этапе с помощью простых пропорций определяются доли объемов всех фракций.

Степень гидратации грунта определяется как отношение объема воды к объему мокрого грунта. Количество воды принимается равным разности масс мокрого осадка и осадка, высушенного до постоянного веса. При этом следует помнить, что метод не учитывает массу растворенных в воде веществ. В принципе на нее можно ввести соответствующую поправку, однако это вряд ли необходимо. Отмеченная неточность допустима, так как доля растворенных веществ составляет около трех весовых процентов и не превышает погрешности метода, которая оценивается в 10%.

Наряду с определением доли объема, приходящейся на ту или иную фракцию, весьма важно знать некоторые интегральные характеристики, описывающие донные отложения в целом. Одной из таких характеристик является медианный размер частиц грунта. Принимая во внимание, то обстоятельство, что размерное распределение частиц в осадке обычно может быть удовлетворительно аппроксимировано логнормальным законом, наилучшей оценкой среднего размера служит медиана, совпадающая со значением 50% кумуляты.

Второй важный интегральный показатель – коэффициент сортированности, представляющий собою меру гомогенности осадка. Обычно в геологической литературе используется коэффициент Траска, определяемый как отношение квартилей 75 и

Таблица 1

Классификация фракций грунта по диаметру частиц (по Наумову и Федякову, 1991, *а* с изменениями)

Classification of sediment fractions in terms of particle dimension. Modified from: Naumov and Fedyakov, 1991, *a*

Грунты	Фракции	Диаметр частиц, мм
Жесткие	Скалы, валуны	> 1000
	Камни	100 ÷ 1000
	Галька	10 ÷ 100
	Гравий	1 ÷ 10
Пески	Грубые	0.25 ÷ 1
	Мелкие	0.1 ÷ 0.25
Илы	Алеврит	0.01 ÷ 0.1
	Пелит (глина)	< 0.01

25%-го уровней, φ-отклонение Инмена или логарифмическое стандартное отклонение (Гриффитс, 1971). Для этой же цели используется и информационный индекс Шеннона-Уивера. С точки зрения теории вероятностей наиболее приемлема характеристика, непосредственно связанная с дисперсией размерного распределения. Ясно, что такая величина – логарифмическое стандартное отклонение, однако значение этой величины определено на довольно большом участке числовой оси, что затрудняет сравнение этого показателя для разных типов грунтов. В целях нормализации значений этого коэффициента мы предложили относить его к его же теоретически возможной максимальной величине. Очевидно, что, в отличие от ненормированного стандартного отклонения, предлагаемый нами показатель может быть использован для сравнения сортированности грунтов, включающих в себя различное количество фракций.

В дальнейшем в том случае, когда значение сортированности донных осадков превышает 50%, грунты будут именоваться по названию той фракции, на которую укажет медианный размер частиц. В противном случае мы будем говорить о смешанных грунтах.

Глава 2
МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

Оценка полноты изученности фауны

Методы оценки полного числа видов в локальной фауне по выборочным данным довольно хорошо разработаны. Так, например, хорошо известна формула Ф. У. Престона (Preston, 1948), основанная на соответствии частотного распределения видов логнормальному закону. Этот метод подробно описан Ю. А. Песенко (1982).

Метод Ф. У. Престона дает хорошие результаты, но использование его в гидробиологических исследованиях затруднено тем, что он требует прямого указания числа особей каждого вида, что невозможно для большинства водорослей и морских трав, почти всех губок, кишечнополостных и ряда других колониальных животных, поэтому в настоящей работе мы будем пользоваться оригинальным методом (Наумов и др., 1986, *а*). Исходя из предположения, что количество известных исследователю видов локальной фауны представляет собой функцию числа взятых станций, причем в предельном случае, когда станций взято бесконечное количество, все виды становятся известными, мы аппроксимировали функцию числа известных видов от числа взятых станций уравнением

$$S = S_{\infty}(1 - e^{-k'\tilde{N}}), \qquad (1)$$

где S – число видов, $\tilde{N}$ – количество взятых станций, e – основание натуральных логарифмов, k' и S_{∞} – коэффициенты. Очевидно, что коэффициент S_{∞} представляет собой асимптоту функции и может трактоваться как предсказываемое число форм в данном водоеме. Что же касается коэффициента k', то он в известной мере отражает однородность распределения животных (чем выше значение этого параметра, тем быстрее падает значение первой производной функции (1) и тем однороднее распределен бентос).

Уравнение (1), представленное в рекуррентной форме, позволяет найти коэффициенты k' и S_{∞} как параметры линейной регрессии. При этом встает вопрос, какую станцию считать первой, какую – второй и т. д. От решения этого вопроса в значительной степени зависит результат, так как в каждом случае прирост числа видов от станции к станции зависит от порядка последних. Наилучшим способом был бы полный перебор всех станций во всех возможных порядках с последующим вычислением средних для каждой точки. По этому пути пошел И. Каракассис (Karakassis, 1995), предложивший аналогичный способ независимо от нас около 10 лет спустя. Путь этот, однако, связан со значительными вычислительными сложностями, поэтому мы предложили другой, более простой и в тоже время достаточно надежный алгоритм расчетов.

Для исследуемого района (или биоценоза) создается матрица, строки которой представляют собой взятые станции, а столбцы – обнаруженные на станциях виды.

Далее вычисляется среднее число видов на станциях и выбирается та из них, число видов в которой максимально близко к полученной средней. Эта станция назначается первой и удаляется из матрицы так же, как и входящие в нее виды. Удаляются из матрицы также и те станции, на которых после описанной операции не остается находок видов. Эта операция повторяется до тех пор, пока все станции не окажутся исчерпаны. Среднее число видов на ранжированных таким способом станциях принимается за исходные эмпирические данные, по которым рассчитываются коэффициенты уравнения (1) и теоретическая кривая роста числа видов с увеличением количества взятых станций. Соответствие теоретической функции фактическому материалу проверяется критерием χ^2.

Оценка разнообразия и степени доминирования

Для оценки структуры комплекса видов и степени доминирования ведущих из них очень важно выбрать удобный показатель. Собственно говоря, структура иерархического ряда биомасс и отражает степень развитости доминирующих групп видов. Одним из распространенных способов оценки этой структуры можно считать отношение обилия доминантных видов к суммарному обилию комплекса. Таков, например, индекс МакНотона (McNaughton, 1967), представляющий собой долю суммарного обилия двух наиболее обильных видов от обилия всех видов в биоценозе. Такой подход основан на явном или неявном признании справедливости определения биоценоза по В. П. Воробьеву (1949) и должен быть отвергнут вместе с этим определением.

В настоящей работе оценка структуры биоценоза, а вместе с этим и степени доминирования лидирующих видов, проводится с помощью *индекса олигомиксности* (Наумов, 1991). Предлагая этот показатель, мы исходили из гипотезы, гласящей, что все виды распределены в море случайно, не формируют никаких агрегаций, биоценозов и т. п. Если такая гипотеза верна, то из нее следует, что распределение биомасс не должно значимо отличаться от нормального. Такое распределение, как известно, описывается средним квадратичным отклонением. Этот показатель, содержащий информацию о структуре вариационного ряда, может быть весьма удобным, однако в данном случае его применение осложняется тем, что он в значительной степени зависит от суммарной биомассы комплекса.

Для получения более приемлемого индекса реальное значение среднего квадратичного отклонения биомасс удобно нормировать значением, максимально возможным для данного комплекса. Очевидно, что это последнее будет наблюдаться в том гипотетическом случае, когда вся биомасса сосредоточится в одном виде, а биомассы остальных окажутся нулевыми. Тогда квадрат суммы биомасс и сумма их квадратов совпадут, так как будут состоять всего из одного ненулевого слагаемого, численно равного квадрату биомассы комплекса видов. Следовательно, формула максимально возможного значения среднего квадратичного уклонения запишется в виде

$$\sigma_{\max} = \frac{B}{\sqrt{S}}, \qquad (2)$$

где σ_{max} – максимально возможное среднее квадратичное уклонение биомасс комплекса видов, B – его биомасса, а S – число видов в нем. Отсюда предложенный показатель равен

$$I_o = \frac{\sigma_B}{\sigma_{\max}} = \frac{\sigma_B}{B}\sqrt{S}, \qquad (3)$$

где I_o – индекс олигомиксности, σ_B – среднее квадратичное уклонение эмпирического ряда биомасс в рассматриваемом комплексе. Показатель I_o определен в области $0 \le I_o \le 1$, причем при $S = 1$ он не имеет смысла.

Понятно, что никакая проба не отражает состава биоценоза полностью, поэтому индекс I_o, рассчитанный по эмпирическим данным, может рассматриваться как выборочный показатель. Ошибка выборочности определяется по формуле

$$m_{I_o} = \frac{I_o}{\sqrt{2S}}. \qquad (4)$$

Нетрудно видеть, что, помимо структуры иерархического ряда биомасс биоценоза, индекс олигомиксности в известной мере отражает степень его разнообразия, а именно, при абсолютном разнообразии, когда комплекс представлен видами, имеющими равные биомассы, $I_o = 0$, а при полном единообразии, когда вся биомасса сосредоточена в одном из видов, $I_o = 1$. Между тем к настоящему времени предложено уже довольно много показателей разнообразия комплексов видов, и введение еще одного требует серьезного обоснования.

Среди большого числа индексов разнообразия есть несколько, употребляющихся в гидробиологии чаще других. Рассмотрим их вкратце. Индекс Марголефа (Миркин, Розенберг, 1983; Миркин и др., 1989) не применим для работы с биомассами, так как требует целочисленных значений показателей обилия.

Индекс Макинтоша (McIntosh, 1967), представляющий собой квадратный корень из суммы квадратов биомасс комплекса видов, коррелятивно связан с показателями обилия (на нашем материале $r = 0.90 \pm 0.03$), и его применение затруднено неудобной областью определения – $\sqrt{B^2/S} \le I_{mi} \le B$. Несколько лучше индекс Симпсона (Simpson, 1949), оперирующий не квадратами показателей обилия, а квадратами их вероятностей. Однако и его область определения в случае использования биомасс ($1/S \le I_{Sm} \le 1$) не достаточно удобна. Этим же недостатком обладает и индекс Реньи-Рао (Миркин, Розенберг, 1983; Миркин и др., 1989), вычисляющийся как отрицательный двоичный логарифм от индекса Симпсона. Этот показатель определен в диапазоне $0 \le I_{RR} < \infty$.

Оба последних показателя практически линейно связаны с наиболее часто используемым в гидробиологии показателем разнообразия – индексом Шеннона-Уивера (Shannon, Weaver, 1949). На имеющемся в нашем распоряжении материале коэффициенты корреляции между ними равны соответственно 0.84 ± 0.03 и 0.98 ± 0.04. Рассмотрим этот важнейший показатель подробнее.

Так же, как и индекс Реньи-Рао, индекс Шеннона-Уивера представляет собой меру информационной энтропии и отражает степень беспорядка в биоценозе. Чем выше значение этого показателя, тем меньше упорядоченность комплекса видов. Возможность описать в битах количество информации, приходящейся на каждый грамм биомассы, или на каждую особь, если речь идет о плотности поселения, обеспечила индексу Шеннона-Уивера широкое применение в биоценотических исследованиях.

Информационный показатель разнообразия Шеннона-Уивера в случае работы с биомассами вычисляется по формуле

$$H' = \sum_{i=1}^{S} \frac{B_i}{B} \log_2 \frac{B_i}{B}, \qquad (5)$$

где B_i – биомассы отдельных видов, и определен в диапазоне $0 < H' \le \log_2 S$.

Следует отметить, что крайне неудобная область определения сильно затрудняет использование этого показателя. Кроме того, как это хорошо видно по максимальным значениям индекса, он в значительной степени зависит от количества видов в биоценозе. Зависимость информационного показателя от числа видов весьма существенна. В случае биоценозов с абсолютным разнообразием, когда все виды имеют одинаковую биомассу, при бесконечном увеличении числа видов этот параметр также стремится к бесконечности. Судя же по результатам дисперсионного анализа эм-

пирических данных 60 ± 1% дисперсии этого показателя объясняется числом видов в биоценозе для всего материала и 8 ± 1% для биоценозов с числом видов более десяти. Это свойство создает дополнительные сложности при сравнении биоценозов с сильно различающимися биомассами и состоящих из разного числа видов. Более того, сравнение по этому показателю сообществ с заметно различающимся числом видов просто некорректно. Наконец, индекс Шеннона-Уивера связан со структурой сообщества криволинейной зависимостью (Наумов, 1991), что создает дополнительные неудобства.

Указанные недостатки информационного показателя разнообразия уже давно отмечены исследователями. Желание создать индекс, который бы обладал его достоинствами и был бы лишен его недостатков, породило множество коэффициентов выравненности видов по обилию. Все они основаны на принципе нормирования индекса Шеннона-Уивера его максимально возможным значением. Среди названных показателей, пожалуй, наиболее часто используются индекс Паттена (Patten, 1962) и индекс Пилу (Pielou, 1977). Первый из них вычисляется по формуле

$$R' = (H'_{\max} - H')/(H'_{\max} - H'_{\min}), \quad (6)$$

а второй –

$$E = H'/H'_{\max}. \quad (7)$$

Оба эти индекса определены в области от 0 до 1 и не зависят от числа видов в биоценозе, но сохраняют другие неудобства исходного показателя.

Что касается индекса олигомиксности, то он, помимо удобной области определения и равенства 0 в случае полного разнообразия, связан со структурой биоценоза прямолинейной зависимостью. При увеличении числа видов с сохранением стабильной структуры сообщества этот показатель также изменяется, но в гораздо меньшей степени, чем индекс Шеннона-Уивера. На имеющемся в нашем распоряжении материале число видов в биоценозе определяет 37 ± 1% всей дисперсии I_o, а для биоценозов, где число видов превышает 10, – 2 ± 1%. Это значение статистически недостоверно.

Таким образом, следует признать, что, несмотря на известное сходство обоих рассмотренных показателей, для измерения разнообразия корректнее применять информационный индекс Шеннона-Уивера, а для описания структуры сообщества – предложенный нами индекс олигомиксности.

В дальнейшем тексте индекс олигомиксности приводится в форме $I_o \times 100$, т. е. выражается не в долях единицы, а в процентах.

Ранее на основании анализа полимодальности распределения этого индекса, обнаруженного для Белого, Баренцева, Карского и Азовского морей, была предложена следующая классификация биоценозов (Наумов, 1991). Сообщества с $I_o > 80\%$ было предложено называть *олигомиксными*, с $70\% < I_o < 80\%$ – *мезомиксными*, а с $50\% < I_o < 70\%$ – *полимиксными*. Если же $I_o < 50\%$, то такие сообщества по приведенной классификации называются *населением экотона*. В настоящей работе мы будем придерживаться этой классификации.

Оценка отрицательных черт фауны Белого моря

Настоящая работа посвящена в первую очередь двустворчатым моллюскам, однако, по вполне понятным причинам в ней нельзя обойтись без рассмотрения общих фаунистических вопросов. Один из важнейших из них для Белого моря – вопрос об *отрицательных чертах* беломорской фауны, поставленный еще К. М. Дерюгиным в его известной монографии «Фауна Белого моря и условия ее существования» (1928). Дискуссия вокруг этой проблемы не прекращается до настоящего времени, однако до сих пор не предложено сколько-нибудь объективного способа оценки отрицательных

черт, и проблема обсуждается, как правило, на уровне констатации фактов, что те или иные виды в Белом море не отмечены. Поэтому в настоящей работе предпринимается попытка разобраться в этом вопросе при помощи математической модели заселения новых акваторий отдельными группами живых организмов, предложенной итальянскими исследователями Г. Пикколи, С. Сартори и А. Франчино (Piccoli et al., 1986). Исследуя заселение моря Тетис третичными двустворчатыми моллюсками, они показали, что этот процесс подчиняется определенным закономерностям, и предложили его математическую модель, которая предполагает, что относительное уменьшение числа расселяющихся видов пропорционально расстоянию от центра расселения.

Не останавливаясь на математических подробностях, приведем лишь окончательное экспоненциальное уравнение расселения видов, принадлежащих одной систематической категории:

$$S = S_0 e^{-kD}, \qquad (8)$$

где S – число видов в локальной фауне, S_0 – исходное число видов в центре расселения, D – расстояние между связанными бассейнами, k – положительный коэффициент.

Понятно, что на расстоянии D число расселяющихся видов сокращается пропорционально $^1/e$. Что же касается коэффициента k, то он представляет собой логарифм доли числа видов, способных преодолеть некое единичное расстояние. В размерностях, принятых Г. Пикколи, С. Сартори и А. Франчино, это – одна тысяча километров. Обратив внимание на то, что размерность этого параметра есть расстояние в степени –1, они вводят величину L, обратную k. Следовательно, в окончательном виде уравнение Пикколи-Сартори выглядит следующим образом

$$S = S_0 e^{-D/L} \qquad (9)$$

Как хорошо известно, такая функция легко линеаризуется в логарифмической шкале для S.

Представив прологарифмированное уравнение в рекуррентной форме и подставляя в него эмпирические данные, мы без труда можем вычислить k, а, следовательно, и L как параметры уравнения линейной регрессии. Так как число видов с увеличением расстояния падает пропорционально $^1/e$, то, умножая L на натуральный логарифм какого-нибудь числа, мы узнаём, на каком расстоянии от центра расселения исходная фауна уменьшится в это же число раз. Таким образом, умножив L на ln2, мы получим величину $L_{1/2}$ – расстояние от центра расселения, на котором число видов исходной фауны сокращается вдвое. Этот параметр может служить критерием расселительной способности группы организмов.

Далее Г. Пикколи с соавторами доказывают, что расселение видов представляет собой случайный, а именно, пуассоновский процесс и, следовательно, описывается распределением Пуассона. Это значит, что мы можем оценивать соответствие числа общих с исходной фауной видов в фауне региональной методами вариационной статистики.

Предложенная Г. Пикколи с соавторами модель хорошо описывает эмпирические данные по распространению как ископаемых, так и современных морских животных и позволяет сравнивать способность к расселению разных групп организмов в пределах одного пути распространения (Gontar, Naumov, 1994).

В то же время очевидно, что если изучено расселение какой-либо группы организмов вдоль определенного направления, то по отношению к отклонениям от этого пути модель обладает прогностической силой. В частности, если расселению ничто не препятствует, число видов в региональной фауне должно соответствовать пред-

сказываемому моделью. Ясно, что, по крайней мере, для видов атлантического происхождения, расселяющихся в Арктике, таким отклонением от генерального направления оказывается Белое море. Это обстоятельство дает возможность оценить статистическую значимость отрицательных черт беломорской фауны, по крайней мере, для групп, представленных достаточно большим числом видов.

Обработка временны́х рядов: метод компонентной фильтрации

Сама по себе идея обработки временны́х рядов с помощью факторного анализа по методу главных компонент не нова. Этот метод был предложен Дж. Колбруком (Colebrook, 1978) для обработки многолетних данных по планктону Северной Атлантики. Впоследствии этим методом воспользовались Ф. Ибане и Ж.-К. Довин (Ibanez, Dauvin, 1988) при исследовании сезонных и многолетних изменений бентосного сообщества в западной части Ла-Манша.

Основная идея метода сводится к тому, что, смещая временной ряд данных последовательных наблюдений с некоторым определенным шагом известное число раз, получают первичную матрицу, на основе которой рассчитывается матрица автокорреляций. Недостающие значения в верхней части первичной матрицы, которые возникают из-за сдвига ряда данных, заполняются средними величинами.

Полученная автокорреляционная матрица подвергается факторному анализу по методу главных компонент. Ищутся собственные значения и собственные вектора этой матрицы, а также значения факторов. Далее по значениям факторов рассчитывают отфильтрованные по компонентам временны́е переменные, умножая каждое значение фактора на собственный вектор соответствующей главной компоненты.

Полученные временны́е переменные и представляют собой различные тренды. Ф. Ибане и Ж.-К. Довин отмечают, что количество сдвигов и их шаг должны быть подобраны таким образом, чтобы первая компонента отражала основной тренд изменения анализируемой величины, а вторая – наиболее короткий возможный цикл. Практически это означает, что число смещений, а, следовательно, и порядок автокорреляциной матрицы, должны быть на единицу меньше, чем число наблюдений в исследуемом цикле. Тогда первые две компоненты содержат основной и вторичный тренды, а третья – белый шум и не принимается во внимание.

В настоящей работе описанный метод используются в оригинальной модификации, разработанной совместно с В. В. Федяковым. Главные отличия от метода, применявшегося Ф. Ибане и Ж.-К. Довином, заключаются в следующем.

Как показал наш опыт работы с описанным анализом, наиболее короткий из значимых трендов одинаково хорошо находится как при условиях, предложенных этими авторами, так и при количестве смещений, кратным им. Так, например, если нужно найти тренд сезонной динамики при четырех наблюдениях в год, что отвечает как их, так и нашей методике сбора материала, то при обработке четырех (это отвечает трем смещениям), восьми, двенадцати и шестнадцати рядов искомая переменная находится одинаково уверенно. Однако при увеличении числа смещений главный тренд не стремится превратиться в информационный шум, как это предсказывают Ф. Ибане и Ж.-К. Довин, а сохраняется практически неизменным с той лишь разницей, что на его долю остается меньше объясненной дисперсии, что и понятно, так как с увеличением числа факторов в анализе на каждый из них доля объясненной дисперсии в среднем падает. Помимо этого, обнаруживаются как циклические, так и нециклические тренды, вторичные по отношению к главному и сезонному. Последний, впрочем, может и отсутствовать, если сезонные колебания анализируемой величины незначительны или (и) нерегулярны. Это позволяет находить и другие тенденции в динамике исследуемого показателя, причем критерием, по которому оценивается значимость обнаруженного временно́го процесса, служит доля объясненной дисперсии.

В тех случаях, когда волнообразный тренд не обнаруживает строгой регулярности, а поэтому не может быть описан как строго циклический, хотя интервалы между максимумами и минимумами колеблются в незначительных пределах, в автокорреляционной матрице появляется несколько близких по своим значениям корреляций, что, в свою очередь, влечет за собой выявление нескольких временны́х переменных с близкими дисперсиями и весьма сходными трендами. Кроме того, при большом числе смещений короткие циклы могут давать несколько высоких автокорреляций в тех случаях, когда число сдвигов оказывается кратным продолжительности цикла, поэтому в нашем варианте анализа тренды, имеющие между собой корреляцию выше, чем 0.7, объединяются и рассматриваются как один. Порог сходства был установлен эмпирически, однако при желании можно или объединять и менее сходные тренды, или не объединять их вовсе: все зависит от поставленной задачи.

Наконец, последнее отличие применявшегося метода от варианта, использованного Ф. Ибане и Ж.-К. Довином, заключается в том, что каждая из полученных временны́х переменных исследуется при помощи автокорреляционного анализа, причем ищется максимальное значение автокорреляции. Если это значение оказывается статистически значимым, то соответствующее количество смещений исходного ряда плюс единица представляет собой продолжительность найденного цикла, измеренную в числе временны́х интервалов между наблюдениями. Если же максимальное значение автокорреляции оказывается статистически недостоверным, то такой тренд не считается циклическим.

Описанный вариант компонентной фильтрации был протестирован на модельных примерах, построенных путем сложения различных рядов, имитирующих разные виды динамики, и разложение полученного ряда неизменно близко соответствовало анализируемой модели.

Необходимо помнить, что временны́е переменные, начиная со второй, рассчитываются после того, как изымается дисперсия каждого предыдущего тренда, поэтому они выражаются в абсолютных отклонениях от исключенной на каждом предыдущем этапе предшествующей оси максимального варьирования. Это приводит к тому, что вторичные тренды могут принимать как положительные, так и отрицательные значения. Суммирование полученных временны́х векторов дает исходные данные.

Следует иметь в виду, что тренды, соответствующие компонентам с низкой долей объясненной дисперсии, иногда оказываются по своей форме весьма убедительными. Тем не менее, их следует отбрасывать, не поддаваясь соблазну объяснять с их помощью слабо выраженные тенденции. Подобные тренды возникают чаще всего за счет изъятия дисперсии значимыми временны́ми переменными и возникновения регулярных остатков изменчивости в областях их минимумов и максимумов. Именно этот механизм приводит к тому, что в случае отчетливо выраженной сезонной динамики на материале, собираемом четыре раза в год, обычно выявляется весьма четкий цикл, длиной в два интервала между наблюдениями. Понятно, что такой цикл представляет собой информационный шум. Встречаются, однако, и не столь очевидные случаи, поэтому доля объясненной дисперсии остается важнейшим показателем при оценке значимости полученного тренда.

Регрессионный анализ формы раковины двустворчатых моллюсков

Традиционное словесное описание раковины представляет собой весьма информативный способ составления видового диагноза, однако оно в основном опирается на качественные признаки и не позволяет проводить сравнение видов или определение материала с привлечением методов вариационной статистики (исключение составляет число зубов в таксодонтных замках, число ребер и т. п.), поэтому многие исследователи предпринимали разнообразные попытки описать общую форму рако-

вины с помощью формальных показателей. Одним из них являются отношения размеров раковин – *габитуальные индексы*, которые издавна используются в систематических целях (Odner, 1915; Мосевич, 1928; Месяцев, 1931; Филатова, 1951; Allen,1954; Ockelmann, 1958; Наумов, 1976, *а*, *б*, 1979, *а*; Наумов и др., 1983, 1987; Агарова, 1979; Федяков, 1986 и др.).

Желание нормировать один из линейных размеров другим для получения относительно стабильного показателя пропорций, характерных для данного вида, вполне понятно (традиционный способ измерения раковины двустворчатого моллюска и обозначения стандартных промеров приведены на рис. 3), однако, к сожалению, до самого последнего времени почти не изучалось постоянство индексов на протяжении постларвального онтогенеза двустворчатых моллюсков. Из старых работ можно назвать лишь труды И. И. Месяцева и Н. А. Мосевича, которые попытались исследовать возрастную динамику отношения высоты раковины к ее длине у *Portlandia arctica* и получили противоположные результаты. Н. А. Мосевич (1928) разделил выборку портландий на две части (моллюски с высотой раковины более и менее 6 мм) и установил, что крупные экземпляры относительно более вытянуты, чем мелкие. И. И. Месяцев (1931), разделив моллюсков на экземпляры короче и длиннее 20 мм, возрастной динамики пропорций не обнаружил. Полученные этими авторами, казалось бы, противоречивые результаты полностью соответствуют истинному положению вещей. Возрастная динамика габитуальных индексов без труда выявляется, если разделить выборку на размерные классы с интервалом в 1 мм (Наумов, 1976, *а*, *б*; 1979). При этом зависимость между длиной раковины и отношением линейных размеров оказывается довольно тесной. Это характерно не только для портландий: практически у любого выбранного наугад вида обнаруживаются довольно тесные корреляции между длиной раковины и одним или двумя габитуальными индексами (Наумов, Федяков, 1985, *г*; Федяков, 1986). Применение последних в систематике требует осторожности, так как a priori не известно, каким образом данный конкретный индекс зависит от длины раковины у того или иного вида. Впрочем, было подмечено, что индекс, связывающий высоту раковины с ее толщиной, у форм с ортогирными макушками с возрастом практически не изменяется. В остальных же случаях он подвержен возрастной динамике, причем в тем большей степени, чем сильнее загнуты вперед или назад макушки. Возрастные изменения двух других индексов не имеют столь четкой корреляции с формой раковины (Наумов и др., 1987).

Эти соображения послужили основанием для проведения специального исследования зависимости габитуальных индексов от длины раковины, которое и было выполнено совместно с В. В. Федяковым (Наумов, Федяков, 1985, *г*). Нами было исследовано 129 выборок двустворчатых моллюсков преимущественно из Белого моря, относящихся к 32 видам из различных семейств. Всего было промерено 6928 экз. Размеры раковин измерялись штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Для каждой выборки отдельно вычислялись коэффициенты регрессии l по h, h по b и b по l (R_1, R_2 и R_3), свободные члены уравнения (a_1, a_2 и a_3), отношения l/h, l/b и h/b (J_1, J_2 и J_3) а также статистические ошибки всех J и R.

Выяснилось, что в некоторых случаях отдельные показатели формы раковин в пределах одного вида, но в разных популяциях, оказываются связанными с длиной то положительной, то отрицательной корреляцией. Складывается впечатление, что пропорции раковины двустворчатых моллюсков зависят от случайных причин и не могут служить систематическими признаками. В такой ситуации было бы логично ожидать низкие значения коэффициентов корреляций между линейными размерами.

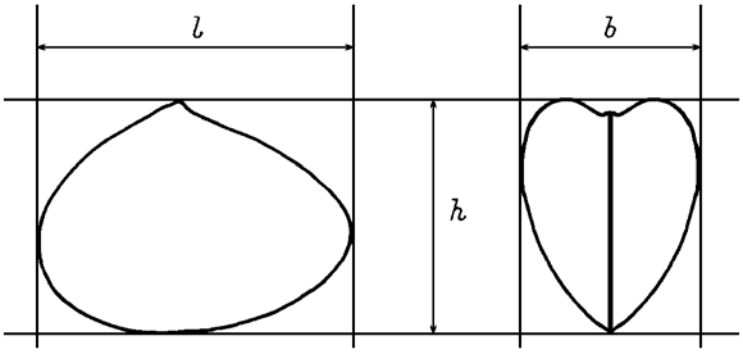


Рис. 3. Схема измерения раковины двустворчатых моллюсков.
l – длина, *b* – толщина, *h* – высота. По: Наумов и др., 1987.

Fig. 3. The measuring scheme of bivalve molluscs shell.
l – length, *b* – width, *h* – height. After Naumov et al., 1987.

Однако это не так: коэффициенты эти так велики (не ниже 0.90, но часто доходят до 0.97–0.98 и даже выше), что указывают на почти функциональную и к тому же линейную связь между размерами раковины. Это подтверждается и графически (рис. 4). Таким образом, зависимость размеров друг от друга может быть выражена линейной функцией вида

$$M_1 = a + RM_2 + \varepsilon\,, \qquad (10)$$

где M_1 и M_2 – размеры раковины, a и R – коэффициенты, ε – случайное отклонение.

Уравнение регрессии, описывающее зависимость линейных размеров друг от друга, относится только к росту осевших сформировавшихся особей. В эмбриональном и личиночном периодах эта зависимость может быть совершенно другой[1] и в настоящей работе не рассматривается.

В общем виде функция (10) не проходит через начало координат, поэтому значения a могут быть как положительными, так и отрицательными. От конкретного значения этой величины зависит возрастная динамика габитуального индекса. Действительно, из уравнения (10) следует

$$J = \frac{M_1}{M_2} = \frac{a}{M_2} + R + \frac{\varepsilon}{M_2}\,, \qquad (11)$$

где J – индекс.

Следовательно, чем сильнее значения a отличаются от нуля, тем больше будет отличаться от нуля и a/M_2 в уравнении (11). В предельном случае ($a = 0$) J совпадает с R, а линия регрессии пройдет через начало координат. Ясно, что при положительных значениях a индекс с возрастом уменьшается, а при отрицательных – увеличивается, причем, как видно из рис. 5, скорость изменения индекса падает с возрастом. Именно этим объясняются разногласия в результатах, полученных Н. А. Мосевичем и И. И. Месяцевым.

Традиционно используемый J_1 (и соответствующий ему R_1) описывает удлиненность раковины и, несомненно, является важной характеристикой формы животного. J_3 (так же, как R_3) непосредственно связан со вздутостью створки, которая представляет собой отражение механики роста раковины (Кафанов, 1975). J_2 – индекс, производный от двух первых, и включает в себя как удлиненность, так и вздутость. Это обстоятельство заставляет избрать для совместного анализа J_1, J_3 и относящиеся к ним коэффициенты регрессии.

[1] См., например, Flyachinskaya, Naumov (2003).

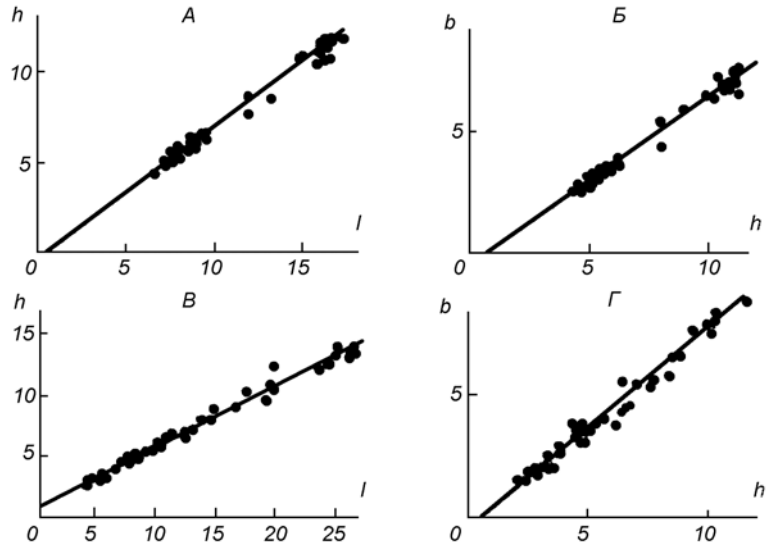


Рис. 4. Зависимость линейных размеров раковины друг от друга.
А, *Б* – для *Portlandia aestuariorum*; *В*, *Г* – для *Mytilus edulis*. На *осях координат* размеры, мм: *l* – длина, *h* – высота и *b* – толщина. *По*: Наумов, Федяков, 1985, *г*.

Fig. 4. The relationship between two different sizes of a shell.
А, *Б* – in *Portlandia aestuariorum*; *В*, *Г* – in *Mytilus edulis*. *Axes* – size, mm: *l* – length, *h* – height, *b* – width. After Naumov, Fedyakov, 1985, *г*.

Если по осям координат откладывать численные значения индексов или коэффициентов регрессии, то выборки, состоящие из моллюсков с раковинами, близкими друг к другу по пропорциям, займут на графике определенную, относительно узкую область. Чем сильнее отличаются моллюски по форме раковины, тем больше разойдутся области, занимаемые соответствующими выборками.

Рассмотрим графики, где по осям отложены значения индексов (рис. 6, *А*; 7, *А*). Как и ожидалось, отдельные виды занимают на плоскости чертежа определенные, характерные для них области. Отметим некоторые особенности распределения точек. Хорошо видно, что области видов, как правило, вытянуты вдоль одной из осей, указывая тем самым на бóльшую стабильность одного из индексов. Очевидно, что такой, более постоянный показатель надежнее для систематических построений. К видам с горизонтальными областями, т. е. с относительно стабильным J_1, можно отнести, например, *Leionucula bellotii*, *Yoldiella nana*, *Tridonta borealis* и *Crenella decussata*. Большей постоянностью J_3 отличаются *Yoldiella intermedia*, *Portlandia siliqua* и др. Таким образом, нельзя заранее сказать, какой индекс лучше использовать для описания данного вида. Это можно установить, только вычислив все показатели для нескольких выборок.

Иногда области двух или нескольких видов пересекаются. Если бы мы нанесли на один график области всех видов, представленных на рис. 6, *А* и 7, *А* , то области *Mytilus edulis*, *Yoldiella intermedia* и *Y. frigida* совпали бы так же, как виды рода *Musculus* оказались бы в одной области с видами рода *Portlandia*.[1] Конечно, это не затруднило бы их различение на практике. Когда же пересекаются близкие виды, такие, как *Portlandia arctica*, *P. aestuariorum* и *Yoldiella lucida* или же *Y. nana* и *Y. propinqua*, то для их дифференциации требуются дополнительные данные.

[1] Вообще говоря, точки, соответствующие видам одного семейства, по-видимому, ложатся на графике довольно компактно, как это заметно для семейств Nuculanidae и Mytilidae.

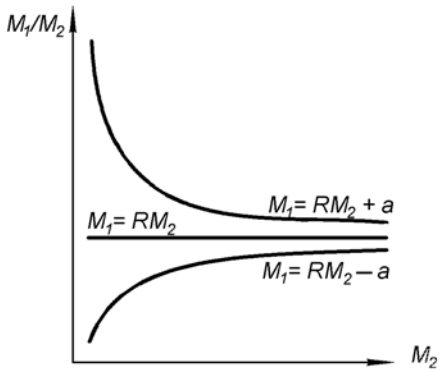


Рис. 5. Возрастная динамика габитуального индекса при различных значениях свободного члена *a* и постоянном коэффициенте регрессии *R*.
По: Наумов, Федяков, 1985, *г*.

Fig. 5. Age dynamics of a size proportion under different values of an absolute term *a* and constant value of a regression coefficient *R*.
After Naumov, Fedyakov, 1985, *г*.

Существенную помощь в этом может оказать использование коэффициентов регрессии (рис. 6, *Б*; 7, *Б*). В ряде случаев пересекающиеся на рис. 6, *А* области точек близких видов на рис. 6, *Б* оказываются достаточно удаленными друг от друга. Так, виды *Portlandia arctica*, *P. aestuariorum* и *Yoldiella lucida*, не различимые по индексам, становятся вполне обособленными по регрессиям. То же самое можно сказать и о видах рода *Leionucula*.

Следует обратить внимание и на тот факт, что в иных случаях виды, хорошо различимые по индексам, при сравнении по коэффициентам регрессии занимают близкие или же пересекающиеся области, как, например, *Portlandia siliqua* и *P. aestuariorum*[1] или *Yoldiella nana* и *Y. frigida*. Занимающие близкие области по индексам *Modiolus modiolus* и *Mytilus edulis*, а также *Musculus discors* и *M. laevigatus* по регрессиям совершенно сливаются (см. рис. 7, *Б*). Аналогичная картина наблюдается у видов *Venerupsis decussata* и *V. aurea* (Gallois, 1976). Это обстоятельство указывает на необходимость параллельного использования обоих методов.

Коэффициенты регрессии обнаруживают бóльшую вариабельность[2] по сравнению с индексами. Таким образом, *R*, вероятно, лучше, чем *J*, отражает внутривидовую изменчивость. Это свойство коэффициента регрессии позволяет, в частности, выявить смешанную структуру некоторых выборок рода *Nuculana* (на рис. 6 они отмечены более жирными точками). Если по индексам их можно принять за самостоятельный вид, то по регрессиям четко видно, что часть из них тяготеет к *N. pernula*, а часть – к *N. minuta*.

[1] Сходство коэффициентов регрессии говорит только о близких закономерностях роста сравниваемых видов. Габитуально раковины *Portlandia siliqua* резко отличаются как от раковин *P. arctica*, так и *P. aestuariorum*, в первую очередь по относительной толщине, что и отражается индексом J_3 (см. рис. 6, *А*). Различаются эти виды и по значениям коэффициента a_3 (рис. 8, *А*). Учитывая морфологические отличия *P. siliqua* от других видов рода *Portlandia*, в частности, строение рострума, кривизну фронтального сечения створок и скульптуру периостракума, а также экологические особенности этого вида (Наумов, Федяков, 1990, 1994), его нельзя сводить в синоним с *P. arctica*, как это делают Ф. Бернард (Bernard, 1983) и Ю. Коуэн с соавторами (Coan et al., 2000).

[2] Интересно, что более вариабельному индексу не обязательно соответствует более вариабельный коэффициент регрессии (например, в случае *Yoldiella frigida*, *Y. lenticula*) (Наумов, Федяков, 1985*г*).

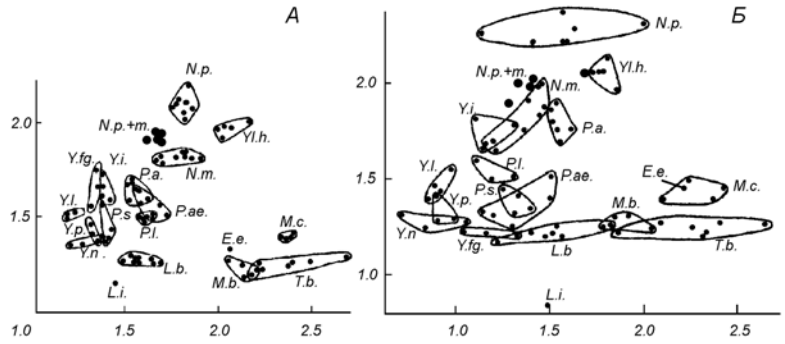


Рис. 6. Области, занимаемые различными видами двустворчатых моллюсков при сравнении по габитуальным индексам и коэффициентам регрессии.
По осям абсцисс – индекс *h*/*b* (*А*) и коэффициент регрессии R_3 (*Б*), *по осям ординат* – индекс *l*/*h* (*А*) и коэффициент регрессии R_1 (*Б*). По: Наумов, Федяков, 1985, *г*.

Fig. 6. Areas occupied by different clam species in the space of size proportions and coefficients of regression.
X-axes – h/*b* ratio (*A*) and coefficient of regression R_3 (*Б*), *Y-axes – l*/*h* ratio (*A*) and coefficient of regression R_1 (*Б*). After Naumov, Fedyakov, 1985, *г*.

L.b. – Leionucula bellotii, *L.i. – L. inflata*, *N.p. – Nuculana pernula*, *N.m. – N. minuta*, *N.p.+m.* – смешанные выборки (mixed samples) *N. pernula* и *N. minuta*, *P.a. – Portlandia arctica*, *P.ae. – P. aestuariorum*, *P.s. – P. siliqia*, *P.l. – P. lucida*, *Y.i. – Yoldiella intermedia*, *Y.fg. – Y. frigida*, *Y.l. – Y. lenticula*, *Y.p. – Y. propinqua*, *Y.n. – Y. nana*, *Yl.h. – Yoldia hyperborea*, *E.e. – Elliptica elliptica*, *T.b. – Tridonta borealis*, *M.b. – Macoma balthica*, *M.c. – M. calcarea.*

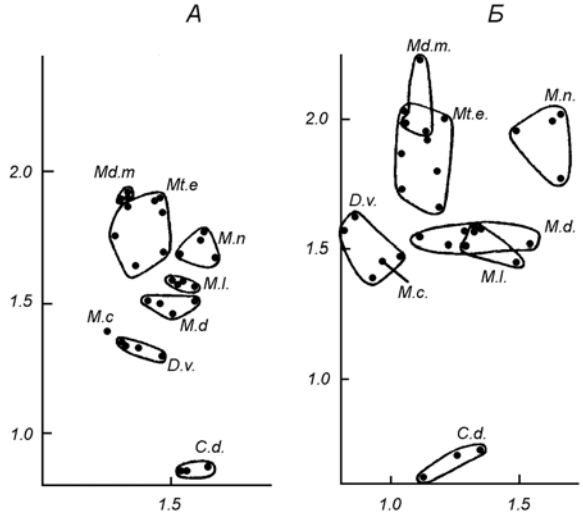


Рис. 7. Области, занимаемые различными видами двустворчатых моллюсков при сравнении по габитуальным индексам и по коэффициентам регрессии.
По осям абсцисс – индекс *h*/*b* (*А*) и коэффициент регрессии R_3 (*Б*), *по осям ординат* – индекс *l*/*h* (*А*) и коэффициент регрессии R_1 (*Б*). По: Наумов, Федяков, 1985, *г*.

Fig. 7. Areas occupied by different clam species in the space of size proportions and coefficients of regression.
X-axes – h/*b* ratio (*A*) and coefficient of regression R_3 (*Б*), *Y-axes – l*/*h* ratio (*A*) and coefficient of regression R_1 (*Б*). After Naumov, Fedyakov, 1985, *г*.

Md.m. – Modiolus modiolus, *Mt.e. – Mytilus edulis*, *M.n. – Musculus niger*, *M.l. – M. laevigatus*, *M.d. – M. discors*, *M.c.* – M. *corrugatus*, *D.v. – Dacridium vitreum*, *C.d. – Crenella decussata*.

Нетрудно видеть, что оба примененных нами способа не позволяют надежно разделить виды *Yoldiella propinqua*, *Y. nana* и *Y. lenticula*, *Musculus discors* и *M. laevigatus*, а также *Mytilus edulis* и *Modiolus modiolus*. Это заставляет обратиться к совместному рассмотрению параметров регрессионного уравнения. На рис. 8 представлены зависимости между коэффициентами a_3 и R_3. Несмотря на то, что на приведенных графиках близкие виды, как правило, хорошо различаются, разделить эти три группы видов не удается и здесь. Это говорит о том, что в сомнительных случаях необходимо прибегать к другим диагностическим критериям, например, конхиологическим. Так, у мидии и модиолуса расположение макушки не оставляет места для сомнений в видовой и родовой самостоятельности этих видов. Что же касается двух остальных групп, то очевидно, что для дифференциации входящих в них видов требуются более тонкие методы. Изменчивость коэффициента *a* значительно превышает изменчивость *R*. Это, возможно, делает его удобным параметром для изучения внутривидовой изменчивости.

Таким образом, применение регрессионного анализа позволяет расширить возможности математических методов в систематике двухстворчатых моллюсков. С одной стороны, регрессионный анализ дает возможность различать близкие виды, имеющие сходные габитуальные индексы, а с другой, он, возможно, окажется удобным инструментом для изучения внутривидовой изменчивости. Наконец, не исключена возможность, что с его помощью удастся свести в синоним ошибочно выделенные виды. Таким образом, наряду с традиционным исследованием габитуальных индексов, весьма полезен анализ связи линейных размеров моллюсков. Более того, в ряде случаев он оказывается информативнее, так как позволяет непосредственно сравнивать разновозрастные выборки.

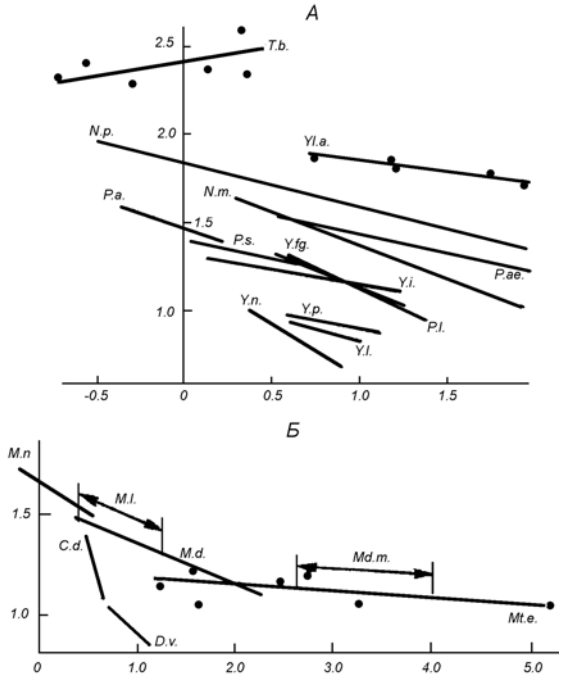


Рис. 8. Зависимость между коэффициентами a_3 и R_3.
По осям абсцисс – свободный член a_3, *по осям ординат* – коэффициент регрессии R_3. Обозначения, как на рис. 6 и 7. Точки нанесены только для видов *Yoldia hyperborea*, *Tridonta borealis* (*А*) и *Mytilus edulis* (*Б*). По: Наумов, Федяков, 1985, *г*.

Fig. 8. Relationship between a_3 and R_3 statistics.
X-axes – absolute term a_3, *Y-axes* – coefficient of regression R_3. Notations as in figures 6 and 7. Points are displayed only for *Yoldia hyperborea*, *Tridonta borealis* (*A*) и *Mytilus edulis* (*Б*). After Naumov, Fedyakov, 1985, *г*.

Методы математического анализа числа зубов в ктенодонтных замках

Необходимость анализа числа зубов в ктенодонтных замках некоторых Protobranchia была вызвана дискуссией о составе семейства Nuculanidae. До недавнего времени в состав этого таксона включали такие роды, как *Katadesmia*, *Leda*, *Ledella*, *Malletia*, *Megayoldia*, *Neilonella*, *Nuculana*, *Portlandia*, *Robaia*, *Tenuileda*, *Yoldia*, *Yoldiella*, и ряд других. Еще совсем недавно в таком составе рассматривали данное семейство, например, Ф. Бернард (Bernard, 1979), А. Д. Наумов с соавторами (1987) и многие другие исследователи. Однако, уже начиная с 80-х годов ушедшего столетия, стало преобладать мнение о том, что семейство это сборно. Так, О. А. Скарлато (1981) разбивает его на 2 подсемейства, а А. И. Кафанов (1991) – на 5 или 6. Другие исследователи разбивают его на семь самостоятельных семейств (Bernard, 1983). При этом многие естествоиспытатели считают, что род *Yoldiella* входит либо в подсемейство Yoldiinae, либо, если они разделяют прежнее семейство Nuculanidae на самостоятельные, то в семейство Yoldiidae (см., например, Bernard, 1983; Warén, 1989). Исключение составляет А. И. Кафанов (1991), включающий этот род в семейство Ledellidae. Действительно, А. А. Шилейко (1985, 1989) весьма убедительно показал, что род *Yoldiella* – сборный, и ряд его видов в самом деле близок к названному семейству. По нашему мнению, в пределах этого рода следует выделить несколько семейств, но в задачу настоящей работы не входит ревизия Protobranchia, поэтому данный вопрос в ней не рассматривается.

Тем не менее, решение вопроса о таксономической принадлежности весьма распространенных в Белом море родов *Nuculana*, *Portlandia* и *Yoldia* следует считать актуальной проблемой. Именно поэтому нами и была предпринята попытка разобраться в этом вопросе с помощью анализа строения замка ряда видов, ранее включавшихся в семейство Nuculanidae (Наумов, Федяков, 1987, *б*, *в*).

Количество зубов в ктенодонтных замках часто используется в качестве систематического признака и обычно присутствует в диагнозах видов. Между тем оно подвержено возрастной динамике, что создает значительные трудности при идентификации моллюсков разных размеров.

Для установления зависимости между числом зубов замка и длиной раковины было исследовано 638 экз. моллюсков, принадлежащих 34 видам из 15 родов, принадлежащих к семействам Malletidae, Nuculanidae и Yoldiidae в понимании Ф. Бернарда (Bernard, 1983). Зависимость между числом зубов и длиной раковины аппроксимировалась степенным уравнением вида

$$\theta = \gamma l^{\delta}, \qquad (12)$$

где θ – число зубов замка, l –длина раковины, γ и δ – коэффициенты.

На нашем материале коэффициент корреляции между логарифмом числа зубов замка и логарифмом длины раковины составляет для разных родов от 0.89 до 0.99, что доказывает наличие хорошо выраженной зависимости между этими параметрами.

По данным дисперсионного анализа длина раковины определяет от 79 до 98% изменчивости числа зубов замка. Таким образом, данные о количестве зубов без учета размеров моллюска совершенно непригодны для целей систематики. Общее линеаризованное уравнение регрессии для исследованных форм имеет следующий вид:

$$\ln\theta_{\text{теор.}} = 0.249 + 0.441\ln l.$$

В дальнейшем проводился анализ дисперсий разности теоретически рассчитанного и истинного числа зубов. Было установлено, что эта величина на 1.9% определяется принадлежностью к определенному семейству, на 51.1% – к роду и на 10.3% – к виду. На долю внутривидовой изменчивости приходится 36.7%. Следовательно, число зубов замка, даже с учетом возрастной динамики, пригодно только для идентифи-

кации родов, причем, лишь в семействе Yoldiidae. В двух других семействах ни виды, ни роды по числу зубов не различимы.

Незначительные различия в числе замка зубов у представителей разных таксономических категорий могут служить указанием на значительную эволюционную консервативность этой структуры. Данное обстоятельство позволяет привлечь к анализу принцип олигомеризации гомологичных и гомодинамных органов В. А. Догеля (1954). Как известно, этот исследователь на огромном фактическом материале показал, что в процессе эволюции многоклеточных организмов, как правило, происходит уменьшение количества образований, выполняющих одну функцию, и назвал это явление *олигомеризацией*. Принцип В. А. Догеля был проанализирован нами с точки зрения теории надежности (Боркин и др., 1971), и было показано, что надежность полимерной системы органов меньше надежности ее самого ненадежного элемента. Что же касается олигомерной системы органов, то ее надежность превышает надежность самого надежного ее элемента. Именно это обстоятельство и приводит к тому, что селективное преимущество получают особи с меньшим числом более стабильно функционирующих элементов. Таким образом, олигомеризация приводит к интенсификации функций системы, что было замечено еще В. А. Догелем (1954).

Ясно, однако, что количество элементов полимерной системы может в сильной степени зависеть от размеров тела животного, а, следовательно, может быть подвержено возрастной динамике. Это обстоятельство заставило обратиться к анализу такой зависимости (Наумов, Иоффе, 1983; Иоффе, Наумов, 1985), и на примере связи числа сегментов с длиной тела у полихет было показано, что она удовлетворительно описывается степенным уравнением приведенного выше вида (*см. уравнение 12*). Было показано также, что параметры этого уравнения могут быть интерпретированы как показатели различных процессов, протекающих в системе органов в ходе ее олигомеризации. Так, коэффициент γ может трактоваться в качестве показателя интенсификации функций системы (Наумов, Иоффе, 1983) – *литации*. Этот термин был предложен нами ранее (Боркин и др., 1974). Параметр, δ изменяющийся в пределах 0÷1, может быть истолкован как мера стабилизации числа элементов, т. е. собственно олигомеризации. При $\delta = 1$ система полностью полимерна и число ее элементов определяется только размерами тела; при $\delta = 0$ она полностью олигомерна, а число элементов постоянно и равно γ. Характерно, что эти показатели связаны отрицательной корреляционной связью (Наумов, Иоффе 1983), т. е. при олигомеризации системы происходит интенсификация ее функций, что раньше было понятно на интуитивном уровне (Догель, 1954, Подлипаев и др., 1971). Как понятно, сдвиг вдоль линии регрессии не является олигомеризационным процессом, оставаясь нейтральным отражением зависимости числа элементов от размера тела (Наумов, Иоффе, 1983).

Применение этого подхода к анализу числа зубов замка у различных Protobranchia (Наумов, Федяков, 1987, *б*) показало, что коэффициент δ обнаруживает тенденцию к уменьшению числа зубов в более молодых родах. Возникающий при этом дефицит функции предотвращения относительного смещения створок раковины при неизменном роющем образе жизни компенсируется закладкой большего числа зубов замка на ранних стадиях постларвального онтогенеза, что выражается в росте коэффициента γ. Например, в семействе Yoldiidae коэффициент δ уменьшается от 0.69 и 0.59 (тропические роды *Lembulus* и *Saccelia*) до 0.32 (арктический род *Portlandia*). Коэффициент γ при этом возрастает от 6.2 до 10.8 соответственно.

Судя по средним для всех родов значениям этих показателей, наиболее примитивным из рассмотренных семейств оказываются Nuculanidae ($\delta = 0.59$, $\gamma = 6.8$), а наиболее продвинутым – Yoldiidae ($\delta = 0.38$, $\gamma = 10.8$). Именно в последнем, как было показано выше, происходит интенсивная дивергенция по числу зубов замка.

Помимо анализа общего числа зубов в замке, интересные результаты дает исследование их соотношения в передней и задней его ветвях, которое относительно редко используется в целях диагностики Protobranchia. Вероятно, это связано с представлениями о тесной связи этого отношения с положением макушек. Однако, судя по нашим данным, такое правило не всегда выполняется. Например, почти равносторонние раковины представителей рода *Portlandia* в передней ветви замка имеют больше зубов, чем в задней. В то же время у близких по положению макушек моллюсков семейства Malletidae наблюдается обратное соотношение.

Проведенный дисперсионный анализ (Наумов, Федяков, 1987, *в*) показал, что дисперсия отношения числа зубов в разных ветвях замка не менее чем на 86.0% определяется систематическим положением моллюсков и лишь на 0.2% – длиной раковины. Таким образом, этот показатель может считаться чисто таксономическим признаком, не зависящим от возраста. Остаточная дисперсия падает не только на индивидуальную изменчивость, но и на условность выражения постоянно растущего числа зубов целыми числами, а также на погрешность в подсчете количества мелких зубов в примакушечной области.

Из 86% дисперсии, объясняющихся систематической принадлежностью моллюсков, примерно половина (43.5%) падает на различия на уровне семейств, а 37.0% – на уровне родов. Что же касается видовых отличий, то они определяют всего 5.5% дисперсии. Таким образом, отношение числа зубов ветвей замка в пределах рода можно считать величиной постоянной.

Отношение числа зубов ветвей замка составляет в семействе Malletidae 0.524 ± 0.020, в семействе Nuculanidae – 0.894 ± 0.007, а в семействе Yoldiidae – 1.173 ± 0.010. На диаграмме частотного распределения роды этих семейств образуют три близкие к гауссианам кривые, разделенные ясными хиатусами.

По-видимому, изменение отношения числа зубов во всех этих семействах шло независимо. Если предположить, что развитие задней ветви замка шло параллельно с формированием рострума как структуры, защищающей сифональный аппарат, то эволюция этих таксонов представляется следующим образом.

Предки современных представителей семейства Nuculanidae , вероятно, обладали раковиной, имеющей рострум. Об этом говорит то обстоятельство, что задняя ветвь замка продолжается у его представителей практически на всю длину этой структуры. Такая форма раковины оказалась в этом семействе достаточно консервативной. Даже у *Nuculana neimani*, обладающей практически равносторонней раковиной, соотношение числа зубов в ветвях замка составляет 0.92 ± 0.02. Предки Malletidae потеряли рострум довольно рано, однако существование его в прошлом подтверждается сохранившейся до сих пор резкой асимметрией ветвей замка.

Что же касается семейства Yoldiidae , то его древние представители, по-видимому, были лишены рострума, о чем говорит преобладание передней ветви над задней. Возникновение в некоторых родах этого семейства рострума, весьма характерной для той или иной группы родов формы, не сопровождалось переносом зубов замка на удлинявшуюся часть раковины и, соответственно, изменением соотношения числа зубов в ветвях замка. Последнее оставалось неизменным и при утрате рострума, как это происходит в пределах рода *Portlandia*. Таким образом, можно считать доказанным отсутствие общих предков у представителей обсуждающихся семейств, а их выделение – оправданным по принципу монофилии. Именно поэтому в настоящей работе принята точка зрения о самостоятельности семейств Nuculanidae и Yoldiidae.

На таксономическом же статусе рода *Yoldiella* следует остановиться особо. Он включает в себя довольно большое количество крайне мелких видов (исключение составляет только *Y. intermedia*), внешне чрезвычайно похожих друг на друга. Как уже говорилось, большинство исследователей по традиции включает его в семейство

Yoldiidae, а некоторые – даже в род *Portlandia* или *Yoldia*. Действительно, по соотношению числа зубов в ветвях замка этот род близок к названному семейству (Наумов, Федяков, 1987, *в*). Вместе с тем многие его представители лишены хондрофора, наличие которого является отличительным признаком семейства Yoldiidae, а, следовательно, включение этих форм в названное семейство неправомочно. Не случайно А. И. Кафанов (1991) включает этот род в семейство Ledellidae. Мало того, в строении замочного края раковины и особенно сифонального аппарата у представителей этого явно сборного рода наблюдаются весьма существенные различия (Шилейко, 1985, 1989). Виды его отчетливо разделяются на несколько групп. Судя по их морфологическим особенностям, описанным этим автором, в пределах рода *Yoldiella* следует выделить несколько семейств. Последняя ревизия этой группы (Warén, 1989) основывается исключительно на конхиологических признаках, и ее автор не цитирует труды А. А. Шилейко, без которых такая ревизия не может быть проведена достаточно надежно. Проводить ее в рамках данной работы нет возможности, но пока ее нет, мы, не решаясь оставлять этот род в составе семейства Yoldiidae, где ему явно нет места, по примеру В. А. Догеля (1947), не включавшего группы с сомнительным статусом в основной таксон, помещаем его в дополнение к этому семейству.

Список основных обозначений, используемых в этой книге

a – свободный член уравнения линейной регрессии; free term of an equation of linear regression
B – биомасса; biomass
B_{ad} – биомасса взрослых особей в поселении; biomass of adult specimens in a settlement
b –толщина раковины; width of a shell
c – число личинок, которым препятствует осесть на субстрат 1 г биомассы взрослых; number of spat which is suppressed for settling by 1 g of biomass of adult specimens
D – расстояние между связанными морскими бассейнами; distance between two connected seas
e – основание натуральных логарифмов; base of Napierian logarithm
F – плодовитость; fertility
H' – показатель разнообразия Шеннона-Уивера; Shannon-Weaver's diversity
h – высота раковины; height of a shell
I_o – индекс олигомиксности; index of oligomixness
J – габитуальный индекс; size proportion of a shell
k – коэффициент уравнения Л. фон Берталанффи; coefficient of Bertalanffy's equation
k' – коэффициент однородности распределения бентоса; coefficient of benthos distribution homogeneity
L – расстояние от центра расселения; distance from the center of spreading
$L_{1/2}$ – коэффициент расселительной способности группы организмов; half-value distance
L_0 – длина протоконха; protoconch length
L_∞ – максимальная теоретически достижимая длина раковины; maximum shell length
l – длина раковины; length of a shell
M – общая дифференциальная смертность; total differential mortality rate
M_j – детская дифференциальная смертность; juvenile differential mortality rate
M_r – случайная дифференциальная смертность; random differential mortality rate
m – предельный возраст; maximum age
$\tilde{N}$ – количество взятых станций; number of samples
N – число личинок, способных осесть на единицу площади субстрата; number of spat able to settle per square unit of a substratum
n – численность особей различных возрастных когорт; number of specimens in an age cohort
P – вероятность; probability
R – коэффициент регрессии; coefficient of regression
S – число видов; соленость морской воды; number of species; sea water salinity
S_∞ – предсказываемое число видов в водоеме; predicted number of species
S_0 – исходное число видов в центре расселения; number of species in a center of spreading
t – текущий возраст; время; current age; time

T – температура морской воды; sea water temperature
W_0 – масса только что прошедшей метаморфоз личинки; weight of a juvenile just after metamorphosis
W – масса моллюска; weight
z – глубина моря; depth
α – коэффициент пропорциональности уравнения простой аллометрии; proportionality coefficient in allometric equation
β – аллометрический коэффициент; allometric parameter
γ – коэффициент литации; coefficient of litation
δ – коэффициент олигомеризации; coefficient of oligomerisation
ε – случайное отклонение; random deviation
θ – число зубов таксодонтного замка; teeth number in a taxodont hinge
λ – коэффициент удельного прироста случайной дифференциальной смертности; coefficient of increasing of random differential mortality
μ – коэффициент снижения детской дифференциальной смертности; coefficient of decreasing of juvenile differential mortality
ρ – условная плотность морской воды; conventional density of sea water
σ – среднее квадратичное отклонение; standard deviation

Глава 3
ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОГО МОРЯ И ЕГО ИСТОРИЯ В ГОЛОЦЕНЕ

Общая характеристика Белого моря

Белое море (рис. 9) – во многих отношениях водоем необычный. Во-первых, это – одно из самых маленьких морей на Земле: меньше его, пожалуй, только Азовское. Во-вторых, оно принадлежит к полузамкнутым морям с порогом на входе, однако в нем, в отличие от большинства других ковшовых средиземных морей, таких, например, как Черное, Балтийское и др., в основной котловине совершенно нет зон сероводородного заражения. Это обусловлено третьей особенностью Белого моря – его крайне своеобразным гидрологическим режимом, который описан в следующих разделах. Эта третья особенность влечет за собой и две другие. Одна из них (будем считать ее четвертой) заключается в том, что особенности водообмена препятствуют свободному обмену фауной с соседним Баренцевым морем, что для ряда групп животных приводит к обеднению видового состава беломорской фауны и флоры: факт, отмеченный еще К. М. Дерюгиным (1928), и названный им *отрицательными чертами* фауны Белого моря. Подробнее об этом говорится в гл. 9. Пятая особенность Белого моря состоит в том, что его нельзя целиком отнести к какой-либо одной биогеографической провинции и даже к одной области. Его поверхностные воды по составу фауны принадлежат к Германской (Норвежской) провинции Атлантической бореальной области, а глубинные – к Евразийской провинции Арктической области (Федяков, 1986). Интересно (и это шестая особенность Белого моря), что биогеографическая граница разделяет его не по горизонтали, как это бывает обычно, а по вертикали. Наконец, последняя из интересующих нас в данной работе отличительных черт заключается в том, что в пределах тех участков Белого моря, которые принадлежат Атлантической бореальной области, имеется ряд небольших губ, обладающих резко стратифицированными водами, что приводит к тому, что и их глубинные участки оказываются населены арктической фауной и могут быть отнесены к Арктической области. Подробнее об этом будет сказано в гл. 7. Отмеченные особенности, в совокупности со сложной и бурной геологической историей на протяжении голоцена, о которой будет сказано ниже, приводят к тому, что это крайне небольшое море, которое при других обстоятельствах можно было бы считать простым заливом Баренцева моря, представляет собой резко обособленный от него водоем, обладающий собственным гидрологическим режимом и собственной фауной, сформировавшейся из различных источников и в разное время.

Географическая граница Белого моря проходит по линии, соединяющий мысы Святой Нос и Канин Нос. Северная (открытая) часть образована *Воронкой* и *Мезенским заливом*. Южная граница Воронки проходит по линии, соединяющий устье По-

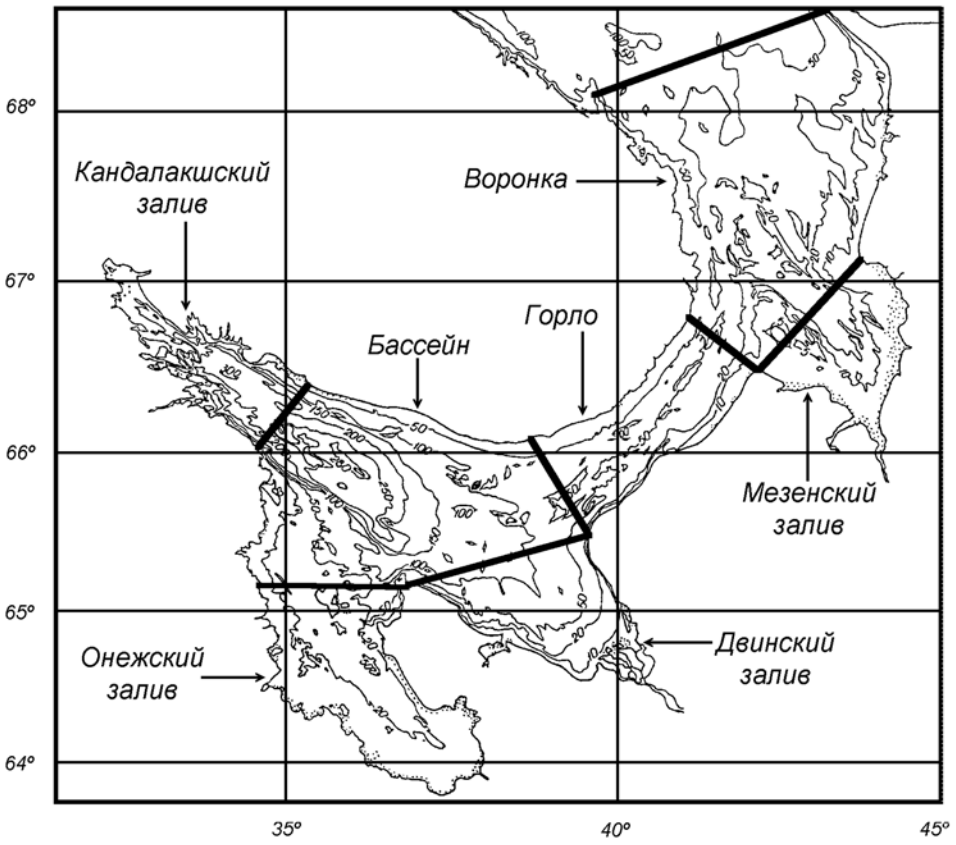


Рис. 9. Географическое районирование Белого моря и основные черты его донного рельефа.

Fig. 9. Geographical division of the White Sea and main features of its bottom relief.

ноя с мысом Вороновым, граница Мезенского залива – по линии, соединяющей этот последний мыс с мысом Конушиным. Южнее Воронки располагается достаточно узкий пролив, называемый *Горлом*, который отделяется от южной (внутренней) части Белого моря линией, соединяющей мыс Зимнегорский с деревней Тетрино. От Зимнегорского мыса к Горболукскому проходит линия, отсекающая *Двинский залив*. Граница *Онежского залива* проходит по мысам Горболукский – Марк Наволок, а Кандалакшского – по мысам Кирбей Наволок – Лудошный. Пространство между этими тремя заливами называется *Бассейном* (Лоция Белого моря, 1983). Берег от м. Святой Нос до м. Лудошного называется *Терским*, далее до кута залива – *Кандалакшским*, оттуда до границы Онежского залива – *Карельским*, до кута этого залива *Поморским*. Противоположный берег залива носит название *Онежского*. Южный берег Двинского залива именуется *Летним*, а от устья Северной Двины до м. Воронова – *Зимним*. От этого мыса до устья Мезени простирается *Абрамовский* берег, а восточный берег Мезенского залива называется *Конушинским*. Наконец, участок берега между мысами Конушиным и Каниным Носом носит название *Канинского*.

Почти от самого кута Кандалакшского залива до середины Двинского тянется глубоководный желоб, называемый *Центральным*, или *Кандалакшским*. Его средняя глубина составляет около 200 м, а самая глубокая точка (343 м) лежит в пределах Кандалакшского залива на линии, соединяющей мысы Шарапов и Турий. Мелководное Горло, порог которого не превышает 40 м, и обширные мелководья Воронки изо-

лируют Центральную беломорскую котловину от глубоководных участков Баренцева моря.

Впадина Белого моря имеет очень древнее происхождение. Судя по геологическому строению формирующих ее отдельных мегаблоков земной коры (Прияткина, Шарков, 1979), она, по всей вероятности, представляет собой остатки одного из архейских океанов. Эта впадина, простирающаяся с северо-запада на юго-восток, формирует Центральный, или Кандалакшский, желоб (см. рис. 9), максимальная глубина которого достигает 343 м неподалеку от м. Турьего (Кандалакшский залив). По ее оси проходит граница Кольского и Беломорского мегаблоков. К южной части этой впадины, приблизительно посредине, примыкает относительно мелководный Онежский залив, целиком лежащий в пределах Беломорского мегаблока (Прияткина, Шарков, 1979). Средняя глубина этого залива составляет около 20 м (Бабков, Голиков, 1984), что на порядок меньше средней глубины Кандалакшского желоба. Этим различия между названными акваториями не ограничиваются. Если дно впадины сформировано древними глинами, на поверхности которых лежит относительно небольшой слой тонких пелитовых илов, то осадки Онежского залива представлены по большей части песками и гравием (Невесский и др., 1977; Колесников, 1991; Naumov, 2001; Naumov et al., 2003).

Северная оконечность Центрального желоба формирует Кандалакшский залив, а Южная – Двинский. Куты обоих заливов мелководны, однако если со стороны Двинского залива увеличение глубины идет достаточно постепенно, то в Кандалакшском, приблизительно на уровне архипелага Средние луды, имеет место крутой свал, где на крайне незначительном расстоянии глубина возрастает с 50 до 200 м (см. рис. 9). Северная часть Кандалакшского залива со средними глубинами порядка 50 м носит местное название *Кандалуха*. В гидрологическом и фаунистическом отношениях именно ее и следовало бы считать заливом (Семенова, 1983). Вообще же говоря, вершины Центральной впадины приобретают видимость заливов только потому, что ее южный берег разорван Онежским заливом, который заметно отличается от остальной акватории.

Описанную часть моря принято называть *внутренней*, или *южной*, в отличие от северной, образованной широко открытым в Баренцево море заливом – Воронкой, к которой с юго-востока примыкает Мезенский залив. Северная и южная части соединяются длинным, довольно широким, но достаточно мелководным проливом, который называется Горлом. Грунты Воронки, Горла и Мезенского залива песчаные и гравийные, а глубина на основном их протяжении не превышает 50 м. При этом Мезенский залив на большей части своей акватории имеет глубину, не достигающую и 20 м; в Воронке есть значительные участки с пятидесятиметровыми глубинами, а в Горло с юго-запада вдается из внутренней части моря довольно длинный желоб с глубинами, превышающими 100 м. Однако порог этого пролива, расположенный в северной части, составляет около 40 м (см. рис. 9).

В прибрежных участках характер строения морского дна может сильно отличаться от того, что наблюдается в открытых частях моря. Вдоль Терского, Кандалакшского, Карельского и Поморского берегов нередки выходы коренных пород, образующие скалистые берега, часто с валунными россыпями на осушной полосе. Впрочем, вдоль Терского берега встречаются обширные участки, где берег сложен архейскими песчаниками, также формирующими невысокие скалы и валунные россыпи. Там же попадаются места, где берег сложен обломочным материалом, в основном песками и гравием, уходящими в воду до глубины в несколько метров. Такое же строение весьма характерно для Онежского, Летнего и Зимнего берегов. В Мезенском заливе встречаются обширные галечные пляжи и участки, сформированные окаменевшими глинами – *бенч* (Невесский и др., 1977).

Таким образом, подводя итоги сказанному, можно отметить, что Белое море характеризуется весьма расчлененной береговой линией, разнообразными грунтами, сложным рельефом дна и, как следствие этого, чрезвычайно широким спектром различных биотопов, что обеспечивает значительную неоднородность его донного населения (Яржинский, 1870; Наумов, Федяков, 1993; Луканин и др., 1995, *а*, *б*, *в*, *г*, *д*, *е*; Семенова и др., 1995*а*, *б*; Семенова, Наумов, 1995; Наумов и др., 1995; Naumov, 2001 и др.).

Гидрологические особенности Белого моря

Гидрологический режим водоема – один из наиболее существенных факторов, влияющих на жизнь его обитателей. Неудивительно поэтому, что уже со времен исследований, проводившихся Н. М. Книповичем, и по настоящее время изучение распределения солености, термического режима, постоянных течений и приливно-отливных движений воды составляет существенную часть биологических исследований на Белом море.

Не вдаваясь в детали истории изучения гидрологических особенностей Белого моря, укажем, что на основании работ Н. М. Книповича (1891, 1893, 1896, 1906) сложилась концепция двухслойной структуры вод этого водоема. Согласно этой модели поверхностные воды представляют собой слой, подверженный сезонным модификациям, прогреваемый летом и опресняющийся весной. Он простирается до глубины приблизительно 150 м, а глубже залегает слой воды, имеющий другое происхождение и сохраняющий свои соленостные и температурные характеристики на протяжении круглого года. Соленость его составляет около 30‰, а температура – –1.5°С, что при этой солености близко к точке замерзания.

Концепция Н. М. Книповича получила развитие в трудах К. М. Дерюгина (1928) и В. В. Тимонова (1925, 1929, 1947, 1950). Эти исследователи дополнили ее представлениями о формирования поверхностных и глубинных вод. В Горле, где благодаря мощным приливно-отливным движениям и турбулентным токам воды стратификация отсутствует, зимние, остывшие почти до точки замерзания и насыщенные кислородом воды Баренцева моря, смешиваясь с беломорскими, соленость которых выше, чем летом, из-за снижения берегового стока, формируют воду, которая, благодаря высокой удельной плотности, стекает в котловину Белого моря. Однородность глубинных вод, начиная приблизительно со 150 м и до самых больших глубин, поддерживается адвективными процессами, предотвращающими стагнацию. Происхождение глубинных вод из поверхностных, ежегодное их пополнение и адвекция обеспечивают высокое насыщение кислородом всей толщи этого слоя (Максимова, 1991; Berger, Naumov, 2001), препятствуя развитию сероводородного заражения.

Летом горловские воды баренцевоморского происхождения, имеющие более высокую температуру, смешиваются с несколько более опресненными за счет повышения берегового стока водами, поступающими из Белого моря. В результате формируется вода, имеющая более низкую удельную плотность. Эти воды, вовлекаясь в циклоническую циркуляцию, распространяются по поверхности. Зимой они остывают, и в них до глубины около 50 м протекают процессы конвекции. В результате температура воды в слое между 50 и 150 м зимой оказывается несколько выше, чем в поверхностном и глубинном слоях.

Все это относится только к водам Бассейна, а также Кандалакшского и Двинского заливов, так как практически вся толща воды мелководного Онежского залива лежит в области зимнего конвективного перемешивания поверхностного слоя, и, следовательно, лишена какой-либо стратификации.

Эта модель хорошо объясняла основные гидрологические особенности Белого моря и на протяжении полувека полностью удовлетворяла потребностям биологиче-

ских исследований. Однако, как это отмечали и сами ее создатели, она была слишком общей, не учитывала многих частностей, была основана на скромном фактическом материале и поэтому, несомненно, требовала уточнения.

В семидесятых годах ушедшего столетия А. Н. Пантюлиным для уточнения гидрологической модели был использован *T, S*-анализ, а точнее сказать, – метод *T, S, z*-кривых. Этот метод, основанный на понятии водных масс, позволяет выявлять количество их, смешивающихся в водоеме (Мамаев, 1970). Строго говоря, *T, S*-анализ, разрабатывавшийся, начиная с двадцатых годов (Helland-Hansen, 1918; Helland-Hansen, Nansen, 1927; Sverdrup et al., 1942; Мамаев, 1970 и др.), позволяет по диаграммам смешения вод различного происхождения находить характеристики их ядер, а также отыскивать глубины их залегания и высчитывать процентное соотношение смешивающихся водных масс (Мамаев, 1970). Что же касается метода *T, S, z*-кривых, который лежит в основе анализа, то сам по себе он дает возможность только определить, сколько именно водных масс смешивается в изученном водном столбе. Количество водных масс определяется как число перегибов кривой плюс 2 (Мамаев, 1970). Именно этот метод и использовался А. Н. Пантюлиным (1974) и его коллегами (Беклемишев и др., 1975, 1977, 1980). На основании данных, полученных летом 1972 г., были построены *T, S, z*-кривые с одним перегибом, что послужило основанием для утверждения, что в Белом море имеется не две, как это следовало из классической концепции, а три водные массы. Особенности распределения бентоса в известной степени подтверждали трехслойную модель. Тем не менее, она была подвергнута серьезной критике (Бабков, Голиков, 1984; Бабков, 1998, *а*, *б*; Федяков, 1986; Наумов, Федяков, 1993).

Действительно, если построить *T, S, z*-кривые для разных сезонов года, то картина трехслойности разрушается (Федяков, 1986; Наумов, Федяков, 1993). Названные авторы (Бабков, Голиков, 1984; Бабков, 1998, *а*, *б*; Федяков, 1986; Наумов, Федяков, 1993) отмечают, что еще создатели *T, S*-анализа (Helland-Hansen, 1918; Helland-Hansen, Nansen, 1927; Sverdrup et al., 1942) указывали на то, что при рассмотрении водных масс следует исключать верхний стометровый слой, подверженный сезонным модификациям. О. И. Мамаев (1970) разбирает механизм возникновения ложных экстремумов *T, S, z*-кривых в верхнем стометровом слое и указывает, что при рассмотрении полуограниченного по глубине океана этот слой, как активно взаимодействующий с атмосферой, предпочтительно не включать в анализ. Если следовать этим рекомендациям, то обнаружится, что на глубинах 100 ÷ 300 м в Белом море во все сезоны года присутствуют только две водные массы (рис. 10), а выше лежит слой сезонной модификации, принадлежащий поверхностной водной массе. Этот слой в течение года претерпевает различные изменения, причем в одни сезоны он оказывается неотличим от последней, а в другие в его пределах формально можно было бы выделить от одной до двух дополнительных водных масс. Следовательно, классическая концепция остается в силе. Нужно сказать, что, по-видимому, и сам автор трехслойной модели – А. Н. Пантюлин – в последнее время отошел от нее. Во всяком случае, в своей последней статье о гидрологической системе Белого моря (Pantyulin, 2003) он не упоминает о ней ни единым словом, и, хотя в списке литературы его работа 1974 г. имеется, ссылка на нее в тексте статьи отсутствует.

Между тем, закономерности распределения бентоса, отмеченные К. В. Беклемишевым с соавторами (Беклемишев и др., 1975, 1977, 1980), не вызывают сомнений. Как было показано В. В. Федяковым (1986), они легко объясняются при помощи концепции структурных зон и их слоев (Степанов, 1974, 1982, 1983). Таким образом, складывается вполне определенное впечатление, что на распределение живых организмов оказывают влияние не только прямые экологические факторы (такие, как температура и соленость), но и особенности переноса вещества и энергии. Это и

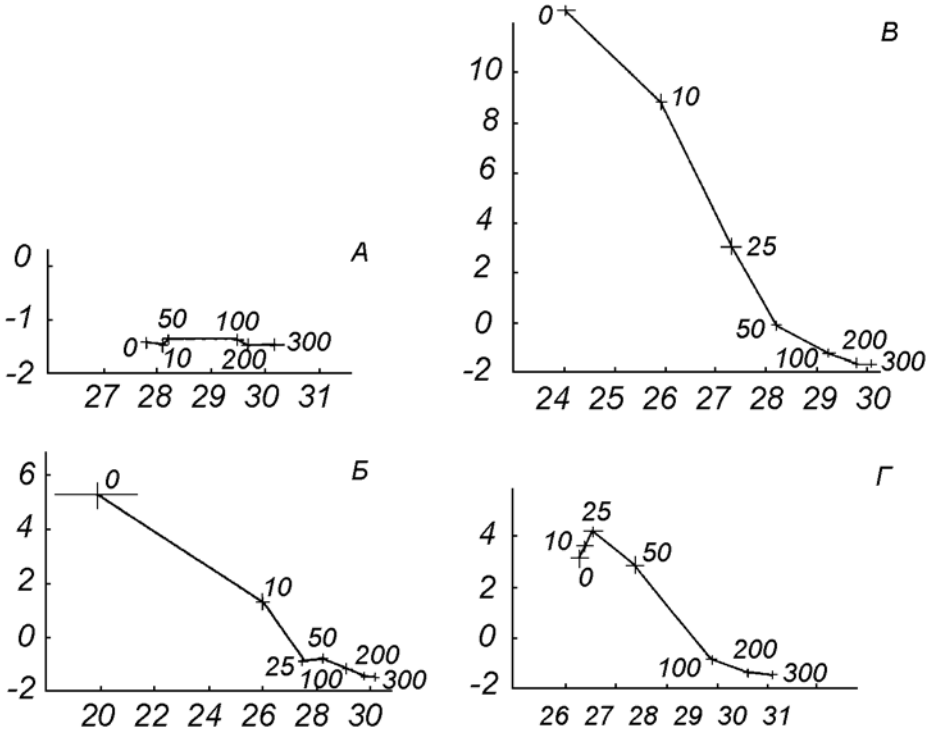


Рис. 10. Усредненные *T, S, z*-кривые глубоководных районов Белого моря по опубликованным материалам гидрологических серий различных экспедиций.
А – в феврале–марте, *Б* – в апреле–мае, *В* – в июле–августе, *Г* – в октябре–ноябре. *По осям абсцисс* – соленость, ‰; *по осям ординат* – температура, °С. *Числа у точек* –глубина, м; *горизонтальные* и *вертикальные отрезки* – статистические ошибки. Хорошо видно, что при исключении верхнего стометрового слоя остаются *T, S, z*-прямые, свидетельствующие о смешении всего двух водных масс. По: Федяков, 1986.

Fig. 10. Averaged *T, S, z*-curves for the deep part of the White Sea calculated according published data and hydrological series of different expeditions.
А – in February–March, *Б* – in April–May, *В* – in July–August, *Г* – in October–November. *X-axes* – salinity (‰); *Y-axes* – temperature (ºC), *numbers* – depth (m); *horizontal* and *vertical bars* – standard errors. As can be seen, *T, S, z*-right line remains after exclusion of the upper 100-m thick layer indicating only two water masses to be mixed. After Fedyakov, 1986.

неудивительно. Понятно, например, что слой полного ветрового перемешивания (поверхностный слой поверхностной структурной зоны), достигающий в Белом море, как и во всех приполярных морях, толщины 10–20 м (Степанов, 1983), в силу своих гидродинамических особенностей будет влиять на распределение морских животных и растений (как планктонных, так и бентосных). Этот слой хорошо совпадает с поверхностной водной массой в понимании А. Н. Пантюлина (Наумов, Федяков, 1993).

Границы Белого моря: географическая, океанографическая и фаунистическая

Географическая граница Белого моря определена «Лоцией» и проходит по линии, соединяющей мысы Святой Нос и Канин Нос (см. рис. 3). Она не подлежит обсуждению, однако с точки зрения фаунистических особенностей интересующей нас акватории эта граница не соответствует истинному положению вещей. Неудивительно поэтому, что К. М. Дерюгин (1928), вслед за Ю. М. Шокальским (1917), проводил гидрологическую и фаунистическую границу Белого моря по линии мысов Никодим-

ского – Вепревского, справедливо считая, что внутренние части этого водоема характеризуются своим гидрологическим режимом и особенностями фауны, отличными от таковых Горла и Воронки. Это мнение разделяет и А. И. Бабков (1998).

Тем не менее, следует обратить внимание на тот факт, что беломорские воды формируются именно в Горле, а, следовательно, оно заполнено теми же водами, что и внутренние районы. Это обстоятельство не позволяет нам исключать Горло из состава Белого моря. Встает вопрос, где же следует провести океанографическую границу Белого моря? Для этой цели был проведен анализ течений и термогалинных характеристик вод Воронки, Мезенского залива и Горла (Наумов, Федяков, 1991, *б*). Материал, использованный для этой цели, и методика его обработки описаны выше.

В первую очередь на основании материалов СУГКС за 1961 – 1968 гг. были рассчитаны результирующие приливно-отливного переноса воды и их направления. Эти данные послужили основой для составления карты квазипостоянных течений в Воронке, Мезенском заливе и Горле.

Эта карта представлена на рис. 11. В южную часть Горла из Двинского залива входит мощный поток опресненных вод, прижимающийся к Зимнему берегу[1]. Скорость течения здесь составляет около 20 см/с. В дальнейшем течение Тимонова поворачивает к востоку возле м. Воронова и через Моржовецкую салму проникает в Мезенский залив.

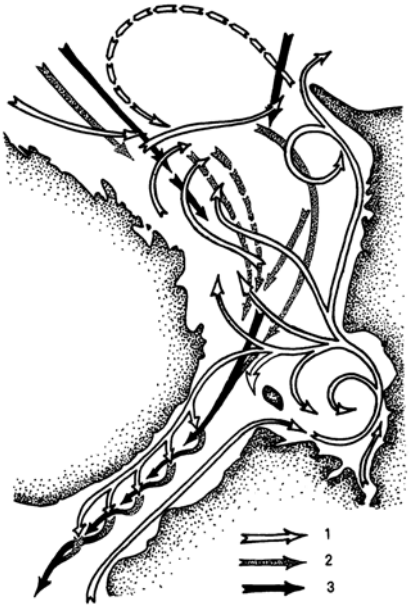


Рис. 5. Схема квазипостоянных течений в северной части Белого моря.
1 – на глубинах 0÷10 м, *2* – на глубинах 10÷50 м, *3* – на глубинах более 50 м. По: Наумов, Федяков, 1991, *б*.

Fig. 5. The pattern of stable currents in the northern part of the White Sea.
1 – at the depth of 0÷10 m, *2* – at the depth of 10÷50 , *3* – at the depth more than 50 m. After Naumov, Fedyakov, 1991, *б*.

[1] Употребляемые в литературе названия течений Горла (Баренцевоморское питающее и Беломорское сточное) представляются неудачными по целому ряду причин. Во-первых, оба течения находятся в пределах Белого, а не Баренцева моря; во-вторых, они создают впечатление, что Белое море представляет собой проточный водоем, лишенный своих гидрологических особенностей. Наконец, термин «сточное» более уместен при описании загрязнений антропогенного происхождения (это не относится к слову «сток»), поэтому мы (Наумов, Федяков, 1991, *б*, 1993; Berger, Naumov, 2001) предложили первое из этих течений называть именем К. М. Дерюгина, а второе – В. В. Тимонова: естествоиспытателей, внесших существенный вклад в изучение гидрологических особенностей Белого моря.

В куту этого залива течение Тимонова усиливается стоком Мезени, и его скорость на глубине 2÷3 м достигает 50 см/с. В районе м. Конушина течение распадается, по крайней мере, на три струи. Одна из них вовлекается в круговорот, охватывающий Мезенский залив, вторая пересекает Воронку с востока на запад, осолоняясь по пути. Часть вод этой струи отклоняется к югу, определяя пониженную соленость на границе Горла и Воронки к северо-западу от о. Моржовец. Другая часть вод этой струи направляется на север и в районе Святого Носа сталкивается с течением из Баренцева моря. Третья, наиболее мощная, струя продолжает свое движение вдоль восточного берега Воронки по направлению к Канину Носу. Часть ее вод, благодаря своеобразному рельефу дна, образованному песчаными кошками, отклоняется к западу, либо пересекая Воронку, либо формируя небольшие круговороты. Достигнув Канина Носа, основная струя течения Тимонова, вероятно, разбивается на два потока, один из которых направляется на восток, а второй – на северо-запад. Не исключено, что последний подхватывается течением, идущим из Баренцева моря с северо-запада. На всем своем протяжении течение Тимонова охватывает поверхностные слои вод на глубинах до 10–15 м.

В северной части Горла течение Дерюгина занимает всю центральную и западную части разреза. Его соленость здесь колеблется от 28 до 30‰, а температура – от 4 до 6°С. Течение Тимонова (соленость 26÷27‰, температура 5÷7°С) прижимается к Зимнему берегу. Интересная картина наблюдается в центральной и южной частях Горла. Соленость вод течения Дерюгина остается здесь на прежнем уровне, а температура снижается до 3°С. Что же касается течения Тимонова, то соленость его ниже, а температура – выше, чем в северной части Горла. Эти показатели составляют соответственно у м. Зимнегорского 23÷25‰ и 12÷14°С, а на траверзе д. Инцы – 26÷27‰ и 6°С.

Судя по имеющимся в нашем распоряжении данным, полносоленые воды Баренцева моря, проникающие в Воронку, имеют двоякое происхождение. Одни из них, двигаясь вдоль побережья Мурмана с северо-запада, где захватывают всю толщу воды, на траверзе Святого Носа начинают постепенно погружаться под опресненные воды струй течения Тимонова. Другие проникают в Воронку с северо-востока вблизи Канина Носа на глубинах более 50 м. Как будет показано ниже, эти воды не принимают участия в формировании течения Дерюгина. Последнее на своем пути постоянно принимает в себя струи, отклоняющиеся от течения Тимонова. Особенно сильное перемешивание вод названных течений происходит в южной части Воронки, где на весьма небольшом расстоянии соленость входящего в Белое море потока падает с 34 до 30‰.

Южнее о. Сосновец характер движения частиц в пределах течения Дерюгина становится весьма своеобразным. На поверхности у северо-западного побережья результирующая приливно-отливных течений направлена на юго-восток, т. е. поперек Горла. Подходя к течению Тимонова, воды, текущие по поверхности, опускаются и начинают двигаться на запад, все более и более отклоняясь к югу. Лишь глубинная часть течения Дерюгина все время строго направлена вдоль оси Горла (рис. 12). Подобная же картина наблюдается, по-видимому, и у Канинского берега.

Предложенная схема течений находится в хорошем соответствии с распределением термогалинных характеристик (рис. 13, 14). Так, на гидрологических разрезах, составленных по данным, полученным в июле 1961 г., в северной части Воронки отчетливо прослеживаются три типа вод: высокосоленые (более 34‰) и относительно теплые (3 ÷ 6°С) воды, поступающие с северо-запада; высокосоленые (33÷34‰) и холодные (0 ÷ 2°С) воды, проникающие с северо-востока; распресненные (менее 32‰) и теплые (более 5°С) воды течения Тимонова. Первые занимают всю толщу вод в западной части разреза, ядро вторых располагается в котловине его восточной части; наконец, воды течения Тимонова прижимаются к Канинскому берегу. В сред-

ней части Воронки входящий поток занимает западную часть разреза и имеет температуру 3÷4°С и соленость 33÷34‰. Воды течения Тимонова разделены здесь на две струи; их температура более 6°С, соленость – менее 30‰.

Таким образом, видно, что на этом участке течение Дерюгина не изменяет свою соленость, а течение Тимонова заметно осолоняется, и оба они в значительной степени остывают. Очевидно, что такие изменения температуры и солености можно объяснить лишь в том случае, если в процессе смешения участвует еще один тип вод с низкими температурами и соленостью, близкой к таковой течения Дерюгина. Необходимыми характеристиками обладают подповерхностные слои прилежащих к Горлу частей Бассейна и Двинского залива. Именно они в виде вытянутого к поверхности холодного языка прослеживаются на разрезе через южную часть Горла. Вполне возможно, что восходящие потоки этих вод формируют описанный К. М. Дерюгиным (1928) полюс холода на траверзе м. Зимнегорского. Поднимаясь к поверхности, эти воды разделяют потоки основных течений и в некоторой степени препятствуют их непосредственному взаимодействию. Струи течения Дерюгина, двигаясь по поверхности поперек Горла, наталкиваются на холодную прослойку и, остывая, погружаются, почти не смешиваясь с опресненным течением Тимонова. Последнее, в свою очередь, двигаясь параллельно подповерхностным (беломорским по происхождению) водам, постоянно контактируют с ними, осолоняясь и остывая за их счет. Интенсивность взаимодействия холодных струй с обоими основными разнонаправленными потоками такова, что они полностью растворяются в течениях Дерюгина и Тимонова, и в северной части Горла проследить их уже не удается.

Очевидно, что области наиболее интенсивного перемешивания должны характеризоваться высокими значениями градиентов температуры и (или) солености. Судя по нашим данным, такими районами для течения Тимонова оказываются участки между м. Вепревским и п. Инцы, Мезенский залив, а также акватория между м. Конушиным и устьем р. Шойны (табл. 2, рис. 15). Что же касается течения Дерюгина, то наибольшие градиенты наблюдаются на участках м. Городецкий – м. Данилов и устье р. Пулоньги – м. Никодимский (см. табл. 2).

Необходимо помнить, что градиенты температур существуют только летом (рис. 16), а изменения величины градиентов солености в течение разных сезонов года на нашем материале статистически недостоверны (рис. 17).

Составленные нами балансные уравнения позволили рассчитать процентный состав вод течений на 6 разрезах (табл. 3). Принимая во внимание расчеты годовых расходов течений на разрезе Пулоньга – Инцы, проведенные В. В. Тимоновым (1950), можно перейти к объемному составу вод на всем протяжении Северной части Белого моря (табл. 4). Из приведенных данных видно, что, во-первых, воды, поступающие в Воронку с северо-востока, не участвуют в формировании течения Дерюгина; во-вторых, около 90% подсасываемых в Горло подповерхностных беломорских вод возвращается обратно с течением Дерюгина, еще не доходя до разреза д. Пулоньга – д. Инцы; в-третьих, наибольшее количество поверхностных беломорских вод вливается в течение Дерюгина на юге Воронки, причем около 40% их первоначального объема возвращается в Бассейн. Течение Тимонова, с другой стороны, наибольшее количество баренцевоморских вод принимает в себя на участке м. Конушин – устье р. Шойна.

Как видно из табл. 4, общий объем собственно беломорских вод, ежегодно выносимых в Баренцево море течением Тимонова, составляет приблизительно 450÷600 км^3 (сумма объемов поверхностных и подповерхностных вод в районе Канина Носа). В то же время с течением Дерюгина в Белое море поступает 220÷390 км^3 баренцевоморских вод (объем у м. Никодимский). Разница в 220 км^3, очевидно, приходится на пресный сток, что практически совпадает с его величиной, рассчитанной В. В. Тимоновым (1950).

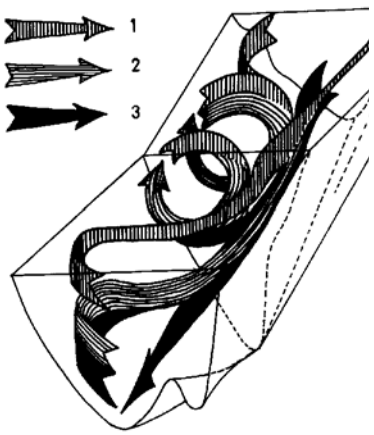


Рис. 12. Схема квазипостоянных течений Горла.
1 – на глубинах 0÷10 м, *2* – на глубинах 10÷50 м, *3* – на глубинах более 50 м. По: Наумов, Федяков, 1991, *б*.

Fig. 12. The pattern of stable currents in the Gorlo Strait.
1 – at the depth of 0÷10 m, *2* – at the depth of 10÷50 , *3* – at the depth more than 50 m. After Naumov, Fedyakov, 1991, *б*.

Сказанное дает возможность рассмотреть вопрос о гидрологических границах Белого моря. Хотя эта проблема неоднократно обсуждалась в литературе, общепринятого мнения на сей счет до сих пор еще нет. Как известно, географическая граница Белого моря проходит по линии, соединяющей мысы Святой Нос и Канин Нос, однако первый же биолог – академик И. И. Лепехин, посетивший русский север в 60-х гг. XVIII в., отметил несоответствие биологических границ географическим и ограничил Белое море северной частью Горла (Тимонов, 1950). К такому же выводу относительно гидрологических границ пришел и В. В. Тимонов (1950). Существуют и другие мнения (*см. выше*).

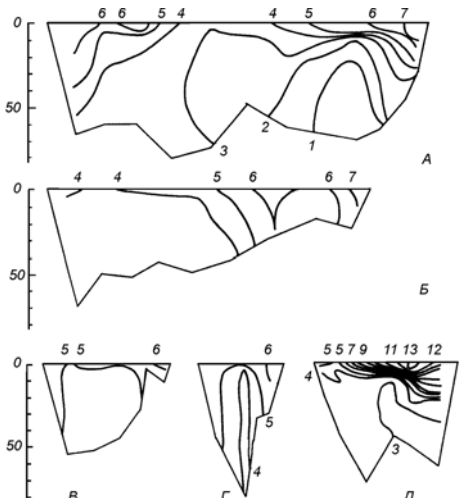


Рис. 13. Изотермы (°С) воды в северной части Белого моря.
По: Наумов, Федяков, 1991, *б*.

Fig. 13. Isotherms (°C) of the water column in the Northern part of the White Sea.
After Naumov, Fedyakov, 1991, *б*.

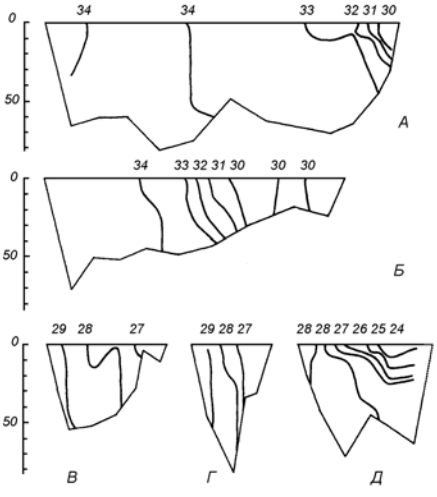


Рис. 14. Изогалины (‰) воды в северной части Белого моря.
По: Наумов, Федяков, 1991, *б*.

Fig. 14. Isohalines (‰) of the water column in the Northern part of the White Sea.
After Naumov, Fedyakov, 1991, *б*.

Пояснения к обоим рисункам: *А* – разрез м. Святой Нос – м. Канин Нос, *Б* – м. Городецкий – р. Шойна, *В* – м. Данилов – м. Воронов, *Г* – р. Пулоньга –д. Инцы, *Д* – м. Никодимский – м. Вепревский.
По оси ординат – глубина, м.

Legend to the both figures: *А* – transaction Swyatoy Nos Cape – Kanin Nos Cape *Б* – Gorodetsky Cape – Shoyna River, *В* – Danilov Cape – Voronov Cape, *Г* – Pulonga River – Intsy Village, *Д* – Nikodimsky Cape – Veprevsky Cape. *Y-axes* – depth (m)

Таблица 2

Градиенты температур (°С/1000 км) и соленостей (‰/1000 км) течений Тимонова *(А)* и Дерюгина *(Б)*
По*:* Наумов, Федяков, 1991, *б*

Gradients of temperature (°C/1000 km) and salinity (‰/1000 km) along the Timonov's Current *(A)* and Derjugin's Current *(Б)*
After Naumov, Fedyakov, 1991, *б*

Участок	Градиент	
	температуры	солености
А		
М. Вепревский – м. Инцы	–42.7 ± 33.1	57.7 ± 17.6
М. Инцы – м. Воронов	0.7 ± 3.2	8.5 ± 3.6
М. Воронов – м. Конушин	28.9 ± 6.9	–12.7 ± 5.9
М. Конушин – м. Лудоватый	–22.5 ± 7.8	32.5 ± 4.7
М. Лудоватый – м. Канин Нос	–10.3 ± 3.2	14.6 ± 10.4
Б		
М. Святой Нос – м. Городецкий	6.9 ± 7.8	–3.8 ± 1.3
М. Городецкий – м. Терский Орлов	12.0 ± 3.0	–36.0 ± 2.6
М. Терский Орлов – м. Данилов	3.0 ± 3.3	–35.3 ± 2.9
М. Данилов – м. Белый Мох	3.8 ± 4.3	–15.9 ± 3.8
М. Белый Мох – м. Никодимский	–25.4 ± 10.7	–5.8 ± 5.6

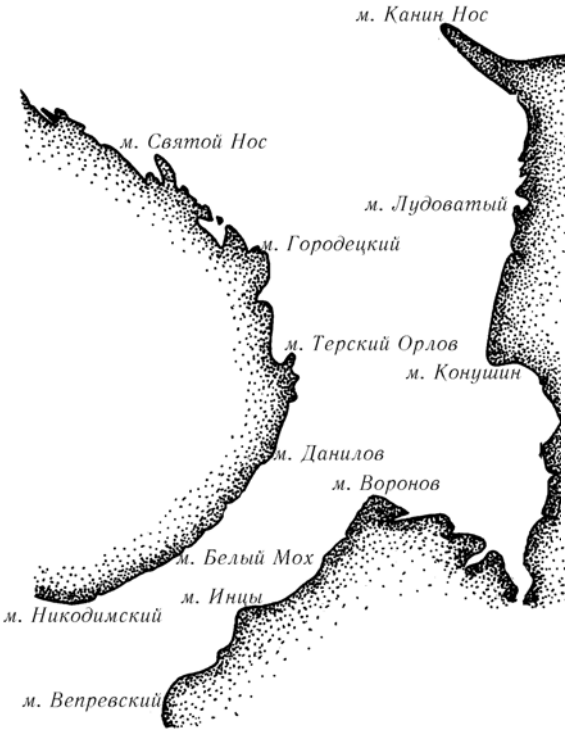


Рис. 15. Точки, между которыми измерялись летние градиенты температуры и солености вдоль оси квазипостоянных течений.

Fig. 15. The points, between which temperature and salinity summer gradients along stable currents were measured.

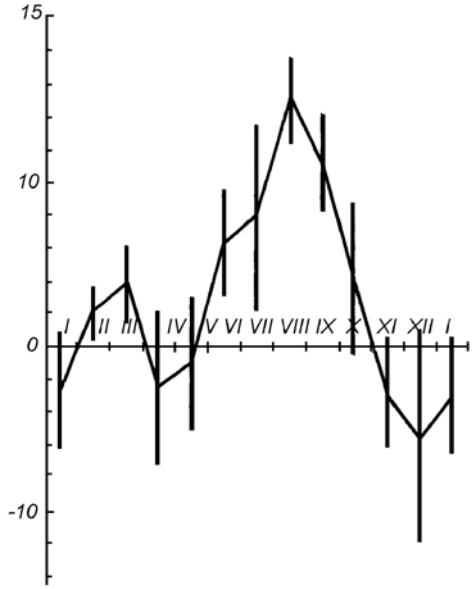


Рис. 16. Сезонная динамика градиента температур на поверхности воды на участке м. Терский Орлов – о. Сосновец.
Римские цифры по оси абсцисс – месяцы, *по оси ординат* –градиент, ºС/1000 км, *вертикальные штрихи* – статистическая ошибка. По: Наумов, Федяков, 1991, *б*.

Fig. 16. Seasonal dynamics of the temperature gradient on the distance between Tersky Orlov Cape and Sosnovets Island.
Roman numerals at the X-axis – months, *Y-axis* – gradient (ºC/1000 km), *vertical bars* – standard error. After Naumov, Fedyakov, 1991, *б*.

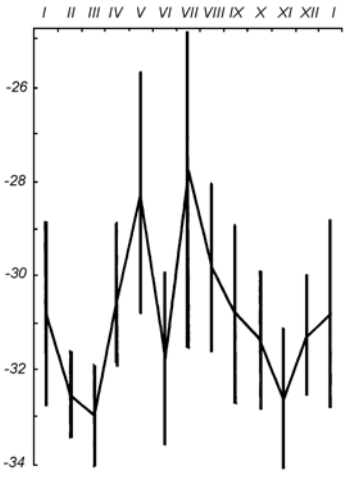


Рис. 17. Сезонная динамика градиента солености на поверхности воды на участке м. Терский Орлов – о. Сосновец.
По оси ординат – градиент, ‰/1000 км. Остальные обозначения как на рис. 16. По: Наумов, Федяков, 1991, *б*.

Fig. 17. Seasonal dynamics of the salinity gradient on the distance between Tersky Orlov Cape and Sosnovets Island.
Y-axis – gradient (‰/1000 km), other notations as at the Fig. 16. After Naumov, Fedyakov, 1991, *б*.

Таблица 3

Состав вод (%) течения Тимонова *(А)* и Дерюгина *(Б)*
По*:* Наумов, Федяков, 1991, *б*

Timonov's Current *(A)* and Derjugin's Current *(Б)* waters composition (%)
After Naumov, Fedyakov, 1991, *б*

Район	Воды				
	баренцевоморские		беломорские		мезенские
	сев.-зап.	сев.-вост.	поверхн.	подповерхн.	
			А		
М. Вепревский	–	–	100	–	–
Д. Инцы	23	–	65	12	+
М. Воронов	33	–	56	10	1
М. Конушин	33	–	54	10	3
Р. Шойна	60	–	32	6	2
М. Канин Нос	57	16	22	4	1
			Б		
М. Святой Нос	100	–	–	–	–
М. Городецкий	88	–	10	2	+
М. Терский Орлов	64	–	29	5	1
М. Данилов	49	–	42	8	1
Д. Пулоньга	37	–	42	20	1
М. Никодимский	14	–	17	69	+

Таблица 4

Расход вод различного происхождения (км^3/год)
вдоль оси течений Тимонова *(А)* и Дерюгина *(Б)*
По*:* Наумов, Федяков, 1991, *б*

Intensity of different waters flow (km^3/year)
along Timonov's Current *(A)* and Derjugin's Current *(Б)*
After Naumov, Fedyakov, 1991, *б*

Район	Воды				
	баренцевоморские		беломорские		мезенские
	сев.-зап.	сев.-вост.	поверхн.	подповерхн.	
			А		
М. Вепревский	–	–	620 ÷ 760	–	–
Д. Инцы	340 ÷ 360	–	960 ÷ 1050	180 ÷ 310	1 ÷ 2
М. Воронов	485 ÷ 650	–	650 ÷ 920	195 ÷ 265	2 ÷ 20
М. Конушин	260 ÷ 380	–	380 ÷ 465	115 ÷ 140	25 ÷ 35
Р. Шойна	735 ÷ 890	–	475	90 ÷ 140	30 ÷ 40
М. Канин Нос	910 ÷ 1115	35 ÷ 255	350 ÷ 460	95 ÷ 140	15 ÷ 20
			Б		
М. Святой Нос	1120 ÷ 1505	–	–	–	–
М. Городецкий	1105 ÷ 1125	–	25 ÷ 125	10 ÷ 25	1 ÷ 2
М. Терский Орлов	590	–	265	45	9
М. Данилов	865 ÷ 880	–	455 ÷ 740	130 ÷ 140	1 ÷ 15
Д. Пулоньга	740 ÷ 900	–	720 ÷ 840	380 ÷ 400	2 ÷ 20
М. Никодимский	220 ÷ 390	–	270 ÷ 315	1090 ÷ 1145	1 ÷ 2

Очевидно, что при наличии реальных границ в их области должны наблюдаться максимумы градиентов температур и соленостей вдоль осей входящих и выходящих течений.

Как уже отмечалось, области высоких градиентов вдоль оси течения Тимонова расположены в южной части Горла и на участке м. Конушин – устье р. Шойны. Вдоль оси течения Дерюгина – в южных частях Воронки и Горла, причем в последнем из указанных районов градиент возникает только в летний период. Что касается градиентов, наблюдаемых в юго-восточной части Горла, то они обусловлены смешением поверхностных и подповерхностных вод беломорского происхождения. По-видимому, такое явление характерно для стратифицированных водоемов в тех случаях, когда течения проходят над резким свалом глубин. Таким образом, граница на юге Горла, скорее всего, имеет такой же статус, как и границы между желобом Белого моря и его мелководными заливами. Более значима граница, проходящая между юго-западным берегом Воронки и серединой ее восточного берега, обусловленная смешением вод баренцевоморского и беломорского происхождения, присутствующих здесь в равных количествах (рис. 18). По этой же линии проходит и соленостный фронт (рис. 19; Pantyulin, 2003), что дает дополнительные основания для проведения океанографической границы Белого моря именно по ней.

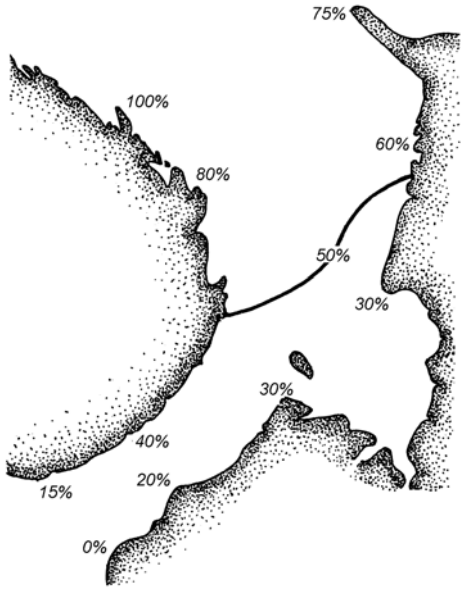


Рис. 18. Доля вод различного происхождения и океанографическая граница Белого моря
Цифрами отмечена доля вод баренцевоморского происхождения. По: Наумов, Федяков, 1991, *б* с изменениями.

Fig. 18. Fraction of different waters and the oceanographic border of the White Sea.
Numbers notify the fraction of water of the Barents Sea origin. Modified from Naumov, Fedyakov, 1991, *б*.

На этом же рисунке А. Н. Пантюлин указывает расположение еще трех фронтов: на южной границе Горла, что совпадает с локализацией обнаруженных нами градиентов (*см. выше*), по линии, соединяющей Унскую губу с м. Лысунов и на границе Онежского залива и Бассейна. Надо полагать, что эти фронты и ограничивают Бассейн, а потому могут считаться естественными океанографическими границами названных акваторий. Как было сказано выше, Кандалакшский желоб заканчивается в районе архипелага Средние луды. В этом месте было бы разумно провести границу между Бассейном и Кандалакшским заливом (рис. 20). Не претендуя на изменение географических границ, описанных ранее и установленных «Лоцией», мы в дальнейшем тексте будем придерживаться предложенного районирования как естественного членения Белого моря на основе особенностей его гидрологических черт и геоморфологического строения ложа.

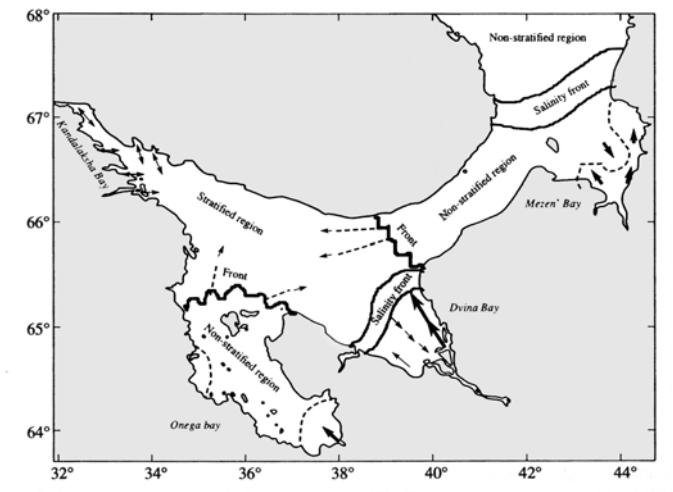


Рис. 19. Структурные районы Белого моря
По: Pantyulin, 2003.

Fig. 19. Structural regions of the White Sea.
After Pantyulin, 2003.

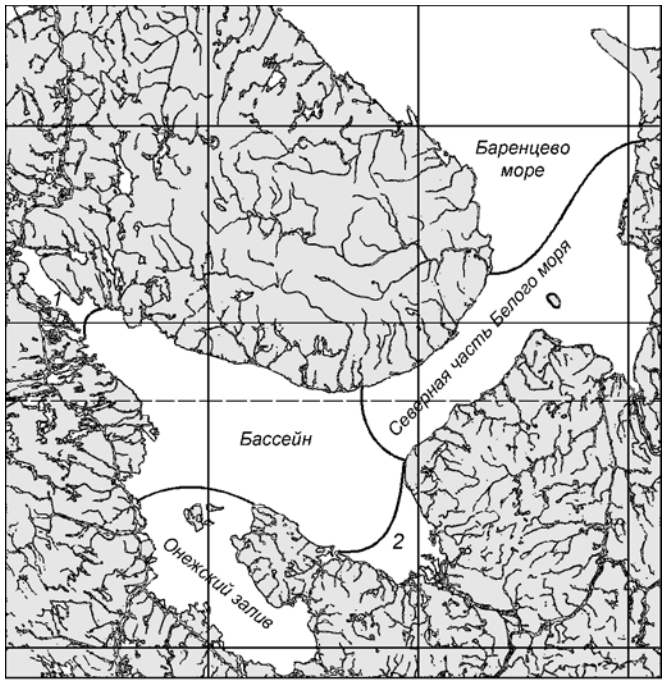


Рис. 20. Районирование Белого моря, принятое в работе.
1 – Кандалакшский залив, *2* – Двинский залив

Fig. 20. Division of the White Sea into different regions which is used in this book
1 – the Kandalaksha Bay, *2* – the Dvina Bay, *central part* –the Basin, *southern part* – the Onega Bay, *northern part* – the Gorlo Strait, the Mezen' Bay and southern portion of the Voronka.

И, наконец, несколько слов о границах биологических. А. И. Бабков и А. Н. Голиков (1984) утверждают, что ни Воронка, ни Мезенский залив не должны включаться в состав Белого моря, однако исследования ББС ЗИН РАН, проведенные в Мезенском заливе уже после написания их работы, показали, что фауна этой акватории представляет собой несколько обедненную фауну Горла. Здесь не встречено ни одного вида, отсутствующего во внутренних частях моря (Арронет и др., 1985; Наумов и др., 1986). Что же касается Воронки, то в составе фауны ее западной части присутствует немало видов, характерных для Баренцева моря и не обнаруженных в Белом (Федяков, 1980; Наумов, Федяков, 1987, *а*). Заметим, что ареал этих видов, как правило, ограничен траверзом м. Терский Орлов. Сходство же западной части Воронки и Горла (Федяков, 1986) обусловлено близостью биогеографического состава населения этих районов.

В восточной части Воронки виды, отсутствующие в Белом море, не обнаружены, а своеобразие этого района обусловлено, по-видимому, влиянием описанного выше языка холодных вод, препятствующего процветанию бореальных форм (Федяков, 1986). Таким образом, как и следовало ожидать, биологическая граница Белого моря вполне соответствует границе океанографической. Именно она и принята в настоящей работе за истинную фаунистическую границу Белого моря.

Показательно, что и другие фронты, показанные на упомянутом рисунке в работе А. Н. Пантюлина, в общем неплохо отвечают фаунистическим границам в пределах Белого моря, установленным на основании изучения биогеографического состава раковинных моллюсков (Федяков, 1986; Наумов, Федяков, 1987, *а*). Это лишний раз подтверждает мнение о том, что фаунистические границы чаще всего совпадают с особыми гидрологическими условиями и резкими градиентами. При этом оказывается, что Мезенский залив в фаунистическом отношении не отличается от Горла и южной части Воронки, поэтому эти три акватории в дальнейшем будут рассматриваться совместно под названием *Северная часть Белого моря*.

История Белого моря в голоцене

В дальнейшем будет показано, что в биогеографическом отношении фауна двустворчатых моллюсков Белого моря крайне неоднородна. В ней наравне с эндемиками высокой Арктики присутствуют виды, распространенные от тропических до верхнебореальных вод. Такое положение дел требует объяснения, и заключается оно в геологической истории интересующего нас водоема и в особенностях процессов его заселения. Именно поэтому давать какую-либо характеристику фауне беломорских двустворок нельзя, не разобравшись в общем ходе геологических и климатических процессов, протекавших в районе Балтийского кристаллического щита на протяжении последних тысячелетий плейстоцена и в голоцене. При этом следует отметить, что сами двустворчатые моллюски играют важную роль в изучении геологической истории Белого моря и в стратиграфическом анализе его донных осадков (Арманд и др., 1969, *а*; Арманд, 1969; Невесский и др., 1977), так как в условиях этого водоема изо всех макробентосных форм именно они сохраняются лучше всего в субфоссильном состоянии, как это недвусмысленно следует из работ Л. И. Говберг (1968, 1970, 1975).

В настоящее время вопросы геологической истории Белого моря уже достаточно хорошо разработаны, однако имеющиеся сведения разбросаны по довольно обширной литературе, которую и надо свести воедино для того, чтобы получить целостное представление об интересующей нас проблеме.

Морские водоемы на месте Белого моря возникали неоднократно. Как уже говорилось, сама его впадина, скорее всего, представляет собой остатки архейского океана, а именно то, что осталось от глубоководного желоба в районе субдукции, в том месте, где Беломорский мегаблок, образованный океанической корой, когда-то подо-

двигался под материковую плиту Кольского мегаблока (Прияткина, Шарков, 1979). Следы этого океана можно видеть, например, на Терском берегу в районе м. Толстик, где архейские песчаники несут явственные знаки ряби и, возможно, следы жизнедеятельности морских организмов (*наши наблюдения*). На Летнем и Зимнем берегах сохранились отложения, содержащие останки морских организмов времен венда (Федонкин, 1981). На дне Мезенского залива и в районе губы Колвица обнаруживаются фрагменты мадрепоровых кораллов, двустворчатых моллюсков и стебельков морских лилий времен ордовика и девона (*наши наблюдения*). Однако у нас нет никаких данных, которые позволили бы показать преемственность этих морских водоемов.

На протяжении всего плейстоценового оледенения в периоды гляциалов глетчерный лед заполнял впадину Белого моря до максимальных глубин, а во времена межстадиалов она вновь наполнялась морскими водами (Граве и др., 1969). Этот процесс неизбежно приводил к тому, что каждое наступление ледника уничтожало морское население, после чего водоем заселялся заново. Все это изучено еще совершенно недостаточно. В любом случае очевидно, что современная фауна и флора Белого моря колонизировали этот водоем в голоцене во время последних стадий Валдайского оледенения и после этого.

История формирования Белого моря и становления его современной фауны неразрывно связана с геологической историей всего северо-запада Европы на протяжении постгляциального периода, поэтому в работах, посвященных этому вопросу, большое внимание уделяется сравнению историй Белого и Балтийского морей. При этом последнее в геологическом отношении изучено гораздо подробнее (см., напр., Квасов, 1975). Это привело к тому, что в беломорской фаунистической литературе до сих пор бытуют некоторые представления, давно отвергнутые геологами, изучающими в основном Балтику и уделяющими Белому морю сравнительно меньшее внимание. В геологической литературе о Белом море эти представления впрямую практически не опровергаются, так как их несостоятельность уже давно понятна специалистам по четвертичной геологии северо-запада Европы, а биологи по понятным причинам знакомятся с геологической литературой с некоторым опозданием и читают только те работы, которые посвящены исключительно интересующему их региону.

В этой главе, без претензии на исчерпывающее использование всей доступной литературы, делается попытка свести воедино известные факты, а также реконструировать гидрологический режим Белого моря на различных этапах его геологической истории. Последнее, насколько нам известно, пока никем не предпринималось, а между тем без подобных попыток невозможно понять целый ряд фаунистических особенностей интересующего нас водоема. При этом следует помнить, что в геологической литературе начальные стадии формирования современного водоема на месте впадины Белого моря освещены лучше, чем более поздние, так как эти последние с геологической точки зрения мало отличаются от современности.

В настоящее время относительная хронология событий, имевших место в конце плейстоцена и в голоцене, разработана уже вполне надежно (Арманд и др. 1969*а*; Лебедева, 1969; Квасов, 1975; Невесский и др., 1977; Борзенкова, 1992; Lozán et al., 1996). Что же касается абсолютных датировок, то они несколько различаются в работах разных авторов. Чаще всего нестыковки не превышают половины тысячелетия, однако иногда достигают тысячи или даже более лет. Для временно́го промежутка в 10–12 тыс. лет это уже вполне ощутимые расхождения. Они объясняются в основном различиями в методиках обработки материала и тем, что в разных случаях в анализе используются образцы, имеющие различное как природное, так и антропогенное, происхождение. Поскольку для целей реконструкции геологической истории региона относительная хронологическая шкала всегда важнее абсолютной, мы, не анализируя

Таблица 5

Климатические фазы на севере Европы в голоцене и основные этапы развития Белого и Балтийского морей (по различным источникам)

Climatic phases in North Europe and the main stages in evolution of the White Sea and the Baltic Sea (after different sources)

Время, тыс. лет	Климатическая фаза	Трансгрессия/регрессия в Белом море	Основные события в Белом море	Основные события в Балтике
0	Субатлантика	Верхнесубатлантическая трансгрессия (мия)	Современное море	Современное море
1				Лимнеевое море
2		Нижнесубатлантическая трансгрессия (острея)		
3	Суббореаль	Суббореальная трансгрессия (тривия)	Возникновение Мезенского залива	Лимнеевое море Литториновое море
4				
5	Атлантика	Верхнеатлантическая трансгрессия (тапес II)	Климатический оптимум	Литториновое море
6		Нижнеатлантическая трансгрессия (тапес I)		
7	Бореаль	Нижнебореальная трансгрессия (фолас)	Исчезновение ледяного острова в центре моря	Мастоглойевое море
8			Интенсивное таяние ледяного острова в центре моря	Анциловое озеро
9	Пребореаль	Пребореальная регрессия (литторина)	Начало таяния ледяного острова в центре моря Резкое потепление	Анциловое озеро
10	Молодой дриас	Трансгрессия портландия	Продолжение осолонения Формирование ледяного острова в центре моря Новое наступление ледника	Йольдиево море Балтийское ледниковое озеро
11	Аллерёд (плейстоцен)	Впадина Белого моря отрезана льдами от Мирового океана	Освобождение ото льда Горла и начало осолонения Двинского залива Подпружные озера на месте Онежского и Двинского заливов	Балтийское ледниковое озеро

причин расхождения датировок и не решая в каждом конкретном случае, какая из них более надежна, в дальнейшем пользуемся датами, усредненными на основании использованных работ. Основные этапы развития Белого моря в сравнении с Балтикой приведены в табл. 5.

Валдайское оледенение[1] достигло своего максимума в период между 20 и 16 тыс. лет назад, после чего началось сначала относительно медленное, а затем все убыстряющее разрушение ледникового щита (Квасов, 1975). Во время максимума оледенения ледовый покров Северного полушария, состоявший из нескольких щитов и многолетних плавающих льдов, по площади был приблизительно равен таковому в Южном полушарии. Толщина ледника, как и в Антарктиде, достигала 3 км (Velitchko et al., 1989), а его объем в Европе составлял 7.6 млн. км^3 (Монин, 1977). Масса этого образования была настолько велика, что его давление привело на севере Европы к прогибу земной коры приблизительно на 200–300 м, а аккумуляция значительного количества воды в ледниковых полях Северного полушария вызвала заметное (около 150 м) эвстатическое снижение уровня Мирового океана (Арманд, Самсонова, 1969).

Окончание покровного оледенения Северного полушария знаменует собой конец плейстоцена и начало голоцена, и, хотя практически вся история Белого моря относится к этой последней эпохе, первые водоемы на его месте начали возникать еще в самом конце плейстоцена (Квасов, 1975).

12 тыс. лет назад процесс разрушения ледника принял лавинообразный характер. За тысячу лет его объем уменьшился вдвое, за следующую тысячу лет он освободил практически весь полярный шельф, 9 тыс. лет назад остались лишь небольшие ледники в горах и Гренландский ледовый щит, т. е. установились практически современные гляциологические условия (Лаврова, 1960).

Сток талых вод был направлен в сторону Северного Ледовитого океана, что приводило к возникновению у краев ледниковых лопастей подпружных озер. Во время последней климатической фазы плейстоцена, *аллерёда* (12–11 тыс. лет назад), такие озера образовались на месте депрессий Онежского и Двинского заливов (рис. 21, *А*). Сток этих озер был направлен на север и проходил по долинам рек Северной Двины, Пинеги и Кулоя, а затем пролегал приблизительно по оси современного Мезенского залива (Квасов, 1975). В середине аллерёда подпружное озеро на месте Двинского залива исчезло, что связано, скорее всего, с тем, что отступавшая лопасть ледника сошла с Беломорско-Кулойской возвышенности, и стал возможен сток вдоль Зимнего берега Горла. Озеро на месте Онежского залива сохранялось еще некоторое время (Квасов, 1975). К концу аллерёда его сток проходил через Унскую губу, а в Горле ледник отступил настолько, что, несмотря на то, что уровень Мирового океана был все еще на 25 м ниже современного (Никифоров, 1975; Niessen, Kleiber, [2000]), в него и во впадину Двинского залива проникли морские воды (Лаврова, 1947; Квасов, 1975), что и показывают данные диатомового анализа (Джиноридзе, 1972), а также нахождение в отложениях этого времени раковинок фораминиферы *Ephidium clavatum* (Невесский и др., 1977). Соленость водоема была, по-видимому, достаточно низкой, так как среди диатомей преобладает эвригалинный вид *Coscinodiscus lacustris* var. *septentrionalis* (Джиноридзе, 1972).

[1] Обилие названий для синхронных оледенений различных территорий приводит иногда к тому, что термины, относящиеся к разным ледниковым щитам одного времени, некоторыми исследователями, далекими от геологии, начинают восприниматься как относящиеся к разным временам. Зачастую это вносит существенную путаницу. Чтобы избежать ее, укажем, что валдайское оледенение на севере Европы синхронно вюрму в Альпах.

Приблизительно в это же время, т. е. в конце аллерёда или начале молодого дриаса, прежде весьма активная Беломорская лопасть ледника отделилась от него и превратилась в поле мертвого льда (Бискэ, 1959; Квасов, 1975; Невесский и др., 1977). Сокращение его площади привело к тому, что и на севере, возможно, образовалось подпружное озеро, которое питали талые воды, стекавшие по долине нынешней р. Варзуги (Квасов, 1975).

Свободная ото льда суша была занята заболоченной тундрой со сфагновыми мхами и карликовой березой *Betula nana* (Лебедева, 1969). Сведений о животных, обитавших в подпружных озерах в литературе не приводится (Лаврова, 1960). Скорее всего, если они там и были, то условия этих озер не способствовали фоссилизации.

В это время на месте нынешней Балтики располагалось обширное пресноводное озеро, охватывавшее всю ее центральную часть и акваторию современного Финского залива. При этом Ботнический залив был полностью скрыт ледником (Квасов, 1975). Сток этого озера проходил в том месте, где теперь находятся Датские проливы.

На этом заканчивается плейстоценовая история пресноводных и солоноватоводных водоемов на месте современного Белого моря и начинается история этого водоема как морского бассейна. Следовательно, возраст его равен возрасту голоцена и составляет около 11 тыс. лет.

Первая климатическая фаза голоцена, *молодой дриас* (продолжительность ее около 1000 лет), ознаменовалась значительным похолоданием. Скандинавский ледовый щит стал увеличиваться в размерах и приблизительно через 200 лет после начала молодого дриаса заметно продвинулся в сторону Белого моря. Этот период носит название *стадии Сальпаусселькя*. Во время этой стадии, продолжавшейся около 600 лет, аккумуляция воды в ледниках привела к снижению уровня Мирового океана на величину порядка 15 м (Никифоров, 1975, по данным Р. Файербриджа). Однако в конце этой климатической фазы наступило новое потепление, в результате чего ледник снова отступил, и почти на всей акватории Белого моря всплыл донный лед (Невесский и др., 1977), за исключением поля мертвого льда, располагавшегося в центре водоема и занимавшего практически весь Кандалакшский желоб (Квасов, 1975; Невесский и др., 1977). Зная величину прогиба земной коры в районе Белого моря в ту эпоху и учитывая уровень Мирового океана, несложно рассчитать, что толщина ледяного острова должна была составлять не менее полукилометра, иначе он неминуемо должен был всплыть, однако это произошло много позже.

Есть основания считать, что вершина Кандалакшского залива на этой стадии по линии оз. Имандра – долина р. Колы соединялась узким протоком с Баренцевым морем (Квасов, 1975). Это был очень мелководный пролив, заполненный или совершенно пресными или крайне слабо минерализованными водами (Федоров, 1967; Арманд и др., 1969, *б*). Реконструкция Белого моря на этой стадии его развития приведена на рис. 21, *Б*.

Субфоссильные раковины двустворчатых моллюсков в донных отложениях этого времени не найдены. Только в их самых верхних слоях обнаруживаются раковины *Portlandia aestuariorum* в районе Двинского залива и вблизи современной губы Колвицы (Невесский и др., 1977). По данным В. В. Хлебовича моллюски этого вида при солености 10‰ не активны, но с повышением ее до 20‰ открывают створки (Khlebovich, 1996). С другой стороны за пределами эстуариев с их низким содержанием солей они не встречаются. Это говорит о слабой минерализации вод Белого моря во времена молодого дриаса. М. А. Лаврова (1960) предложила называть позднедриасовый водоем на месте Белого моря *морем Портландия*, ссылаясь на находки в соответствующих горизонтах раковин *P. arctica*. Скорее всего, это основано на ошибочном определении, так как в процессе последующих исследований (Невесский и

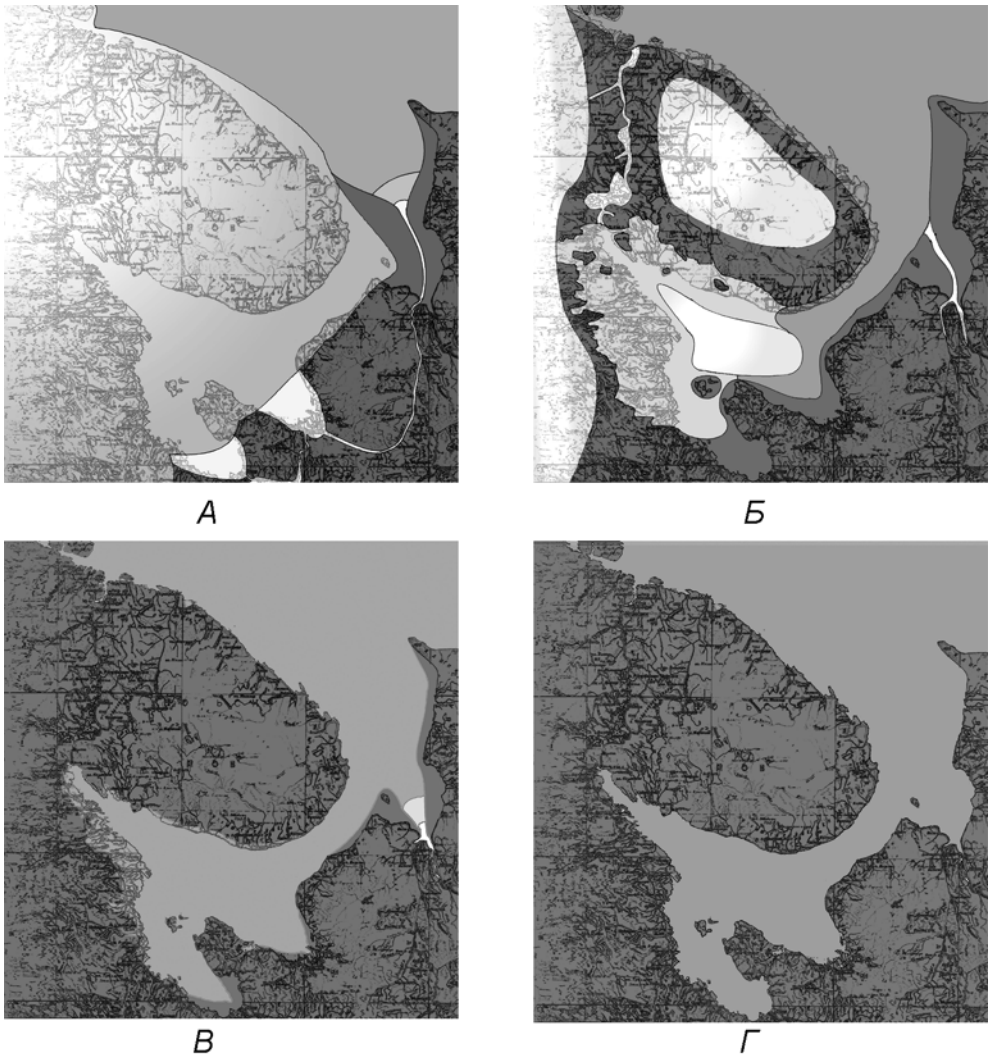


Рис. 21. Основные этапы формирования Белого моря в голоцене.
А – аллерёд, *Б* – молодой дриас, *В* – атлантика, *Г* – субатлантика. Суша показана *темной заливкой*, *разными градациями светлой заливки* показаны пресные, солоноватые и морские воды. *Бело-серый градиент* – лед. Реконструкция по разным источникам, в основном по работе Д. Д. Квасова (1975).

Fig. 21. Main stages of the White Sea evolution in Holocene.
А – Alleroed, *Б* – Young Dryas, *В* – Atlantic, *Г* – Subatlantic. Land is denoted as *dark grey*. Marine, brackish and fresh waters are marked with *different shades of grey*. *White-grey gradient* identifies the ice-sheets. Reconstruction after different sources, mainly after Kvasov, 1975.

др., 1977; Говберг, 1968, 1970) находки этого вида не подтвердились, да и гидрологические условия того времени не дают основания полагать, что этот морской моллюск, не встречающийся при низких соленостях, мог его колонизировать[1]. Предположение о слабой минерализации подтверждается и тем, что диатомовые водоросли были представлены солоноватоводными формами (Джиноридзе, 1972). Тем не менее море уже начало осолоняться, причем сразу все. Об этом свидетельствует то обстоятельство, что солоноватоводные диатомеи найдены и в Двинском, и в Онежском, и в Кандалакшском заливах. Об этом же говорят и находки фораминифер (Невесский и др., 1977). Начавшееся на всей акватории осолонение моря свидетельствует о том, что огромный айсберг, лежавший на дне Кандалакшского желоба, уже со всех сторон был окружен водой.

Наземная растительность, судя по данным пыльцевого анализа, мало чем отличалась от той, которая присутствовала в этих местах в аллерёде (Лебедева, 1969). Можно полагать, что в тундре, окружавшей море Портландия уже водились северные олени, так как в середине молодого дриаса на берегах р. Кеми отмечены первые мезолитические стоянки, которые обычно приписывают самодийским племенам, кочевавшим за стадами этих животных (Савватеев, 1983; Лобанова, 2005).

Для того чтобы проследить процесс колонизации двустворчатыми моллюсками морского водоема, едва народившего на месте нынешнего Белого моря, необходимо хотя бы приблизительно воссоздать его гидрологический режим. Для этого в первую очередь нужно понять, какие условия были тогда в Горле. Уровень воды в Мировом океане был, как уже сказано, ниже современного приблизительно на 25 м. Правда, кора в районе Балтийского кристаллического щита была еще сильно опущена (Арманд, Самсонова, 1969). Раньше предполагалось, что если в районе Кандалакши тектоническое поднятие составляет около 160 м (Арманд, Самсонова, 1969), то через Горло проходит нулевая изобаза (Лаврова, 1960). Впоследствии, однако, было показано, что это не так, и тектоническое поднятие в этом районе составило около 65 м (Кошечкин, 1979). Таким образом, нетрудно рассчитать, что с учетом изостатического и эвстатического изменения уровня моря, глубина порога Горла к концу молодого дриаса составляла порядка 80 м. Несмотря на то, что северная часть Горла была тогда, скорее всего, несколько у́же, чем сейчас[2], есть основания полагать, что интенсивность течений в Горле была тогда ниже, чем в современную эпоху. Слабее должно было быть выражено и турбулентное перемешивание воды в этом проливе.

Входное течение Дерюгина должно было так же, как и сейчас, проходить вдоль Терского берега. Оно несло холодную и соленую баренцевоморскую воду[3], которая, втекая в Белое море, сразу вступала в контакт с пресной талой водой и должна была вытеснять ее наверх как менее плотную. Вдоль северной стороны ледяного острова уже должен был существовать проток, так как в донных отложениях конца молодого дриаса повсюду преобладают морские диатомеи (Невесский и др., 1977), что указывает на интенсивное осолонение водоема. Понятно, что быстрое изменение солевого режима могло иметь место, только если существовала хорошо развитая система циркуляции вод, позволявшая свободно обмениваться большим объемам воды и энер-

[1] Определения субфоссильных раковин моллюсков из материалов М. А. Лавровой, скорее всего, были сделаны Е. Ф. Гурьяновой, которая, основываясь на работе Н. А. Мосевича (1928), считала *Portlandia aestuariorum* варьететом *P. arctica* и склонялась к мнению о том, что обе эти формы, скорее, эстуарные, чем морские.

[2] Довольно обширное мелководье на участке между д. Инцы и м. Абрамовский, возможно, возникло позже за счет интенсивного волнового размыва берега, как это показано для Мезенского залива (Невесский и др., 1977).

[3] Баренцево море к этому времени уже совершенно очистилось ото льда и было полносоленым (Квасов, 1975).

гично выносить талую воду, в изобилии поступавшую как с берега, так и с поля мертвого льда в центре моря.

Таким образом, надо полагать, что уже с самого начала своего существования Белое море было двуслойным: на поверхности его располагался слой несколько осолоненной, а, может быть, и совсем пресной талой воды, в то время как на глубине присутствовали слегка опресненные и холодные воды, принесенные течением Дерюгина. Вероятно, эта вода, циркулируя вокруг поля мертвого льда, препятствовала его теплообмену с талой водой, замедляя его таяние, наподобие того, как течение Западных Ветров способствует сохранению холодного климата в Антарктиде. И все же, это поле, скорее всего, понемногу таяло, поэтому соленость вблизи него даже на глубине должна была быть несколько ниже, чем во всем остальном глубинном слое вод.

Пролив между берегом и северной частью ледяного поля был неширок, и течение в нем, по-видимому, должно было быть весьма быстрым. Во всяком случае вдоль берега соленая вода, возможно, могла подходить к самой поверхности, а чем дальше к центру моря, тем толще становился слой пресной воды. Можно думать, что в этом проливе так же, как и в Горле, из-за интенсивных течений не возникало ледового покрова, хотя, судя по осадкам, на большей части поверхности моря он держался круглый год (Невесский и др., 1977).

Обратно вода текла по обширному мелководью, располагавшемуся на значительной территории современной Карелии и захватывавшему Онежский залив, собирая в себя огромный пресный сток. Течение здесь должно было быть много спокойнее, чем на севере моря, и многолетние льды, скорее всего, подступали к самому берегу. Здесь слой пресной воды должен был быть много толще, а в районе границы между Онежским и Двинским заливами, где ледяная глыба подходила к берегу довольно близко, выход нижнего слоя относительно соленых вод был, вероятно, затруднен, поэтому можно думать, что Двинский залив был опреснен тогда больше других. Предполагаемое строение водной толщи Белого моря в конце молодого дриаса показано на рис. 22.

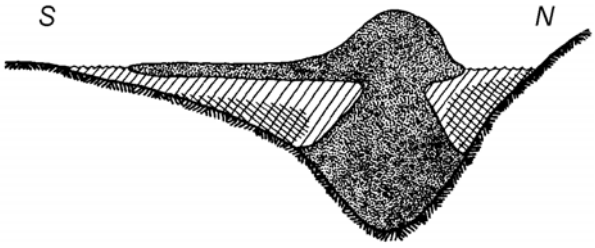


Рис. 22. Предполагаемая структура беломорских вод в молодом дриасе на вертикальном разрезе через центральную часть моря в направлении с севера на юг.
Косая штриховка – пресные и солоноватые воды, *двойная штриховка* – морские воды. *Отточием* показан лед. По: Наумов, Федяков (1993).

Fig. 22. Suggested water-structure for White Sea in Young Dryas, showed on the vertical section across the central part of the sea in North-South direction.
Simple hatching – fresh and brackish water, *double hatching* – sea water, *doted area* – ice.
After Naumov, Fedyakov, 1993.

Д. Д. Квасов (1975, рис. 46) показывает, что Двинский залив в молодом дриасе был заполнен полносолеными водами, в отличие от всей внутренней части моря, где он отмечает воды опресненные. В тексте он указывает, что «морская граница в Беломорской котловине находилась довольно высоко, но море первоначально, под влиянием мертвого льда, занимавшего центральную часть котловины, было опресненным, а в отдельных районах фактически пресным» (op. cit., с. 178). На первый взгляд такое мнение противоречит высказанной выше гипотезе, однако это не так. Придон-

ные слои вод Двинского залива, непосредственно связанного с Горлом, несомненно, имели достаточно высокую соленость, а поверхностные, формировавшиеся сильно опресненным стоком из внутренних частей моря и принимавшие в себя береговой сток с Летнего и Зимнего берегов, включая Северную Двину, должны были весьма интенсивно опресняться. На рис. 21 границы между морскими и солоноватыми водами показаны в тех же местах, что и на рис. 46 работы Д. Д. Квасова, однако это сделано лишь для того, чтобы не перегружать рисунок многочисленными обозначениями. Нет сомнений, что соленость как поверхностного, так и глубинного слоев градуально падала вдоль оси циркуляционного течения по мере удаления от Горла и приближения к Двинскому заливу. В этом заливе и формировалась та вода, которая образовывала течение Тимонова, идущее вдоль Зимнего берега. Воды его, особенно на поверхности, должны были быть сильно опреснены.

Береговой сток в те времена был, несомненно, много интенсивнее, чем сейчас, так как быстро разрушающийся ледник был обильным источником талой воды, поэтому течение Тимонова неминуемо должно было быть более мощным, чем сейчас. Следовательно, и компенсационное противотечение (течение Дерюгина), скорее всего, было интенсивнее, чем в настоящее время. Это в свою очередь должно было приводить к тому, что поступление баренцевоморской воды в Белое море было больше, чем сейчас. Из этого следует почти парадоксальный вывод – чем больше поступало в море пресной воды, тем быстрее оно осолонялось.

Предлагаемая реконструкция гидрологической структуры Белого моря в молодом дриасе не может быть проверена ископаемым материалом, так как эвригалинные диатомовые водоросли могут обитать в широком диапазоне солености, а останки многоклеточных бентосных организмов пока не обнаружены в осадках соответствующего возраста. Тем не менее, современное распространение эстуарного комплекса ракообразных[1] легко объясняется с помощью предложенной гипотезы. Поскольку этот комплекс распространялся по системе эстуариев, то он не мог проникнуть в Белое море с течением Дерюгина, имевшего для этого слишком высокую соленость. Следовательно, нет оснований ожидать, что он встретится в эстуариях даже таких крупных рек, как Варзуга или Онега. Так и есть на самом деле – названный комплекс обнаружен пока только в эстуариях рек Северной Двины и Мезени (Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1957; Наумов и др., 1986, а; Луканин и др., 1995, *г*, *д*). Очевидно, что виды этого комплекса обитают там со времен молодого дриаса, а, скорее, даже с конца аллерёда, так как уже в молодом дриасе система эстуариев вдоль восточного берега Белого моря начала разрушаться, и к его концу вдоль всего побережья установился морской режим. Следовательно, попасть в эстуарии Северной Двины и Мезени эстуарные ракообразные могли только в конце аллерёда – начале молодого дриаса, а вот во внутренние части моря приникнуть они уже не могли, так как в этом случае они должны были бы распространяться либо с высокосоленым течением Дерюгина, либо против сильного и недостаточно опресненного сточного течения из Онежского залива. Все это, хотя и косвенно, но все же свидетельствует в пользу выдвинутой гипотезы структуры вод и характера водообмена Белого моря в молодом дриасе.

[1] Этот комплекс, одним из основных видов которого является *Saduria enthomon*, в литературе, посвященной Белому морю, часто называют *йольдиевым* (Гурьянова, 1948). Это название еще менее удачно, чем термин *Йольдиево море* (*см. ниже*), прежде всего потому, что никакая йольдия в него не входит. Кроме того, он был предложен в то время, когда беломоро-балтийское соединение считалось несомненным фактом и постулировалось заселение Белого моря через Балтийское, т. е. считалось, что йольдиев комплекс проник в Белое море из Йольдиева моря. Теперь, когда неопровержимо доказана ошибочность этих взглядов (о чем речь пойдет ниже), термина *йольдиев комплекс* следует избегать.

На месте Балтийского моря в продолжение всего молодого дриаса оставалось пресноводное ледниковое озеро, уровень которого постепенно падал и к концу этой фазы сравнялся с уровнем Мирового океана (Квасов, 1975). Изучение ленточных глин позволило датировать это событие с небывалой точностью: 8213 год до новой эры (Nilsson, 1968, 1970), т. е. около 10 тыс. лет назад, что и отвечает концу молодого дриаса. Это привело к тому, что сток из ледникового озера сменился водообменом с Северным морем, и озеро стало осолоняться. Около 200 лет понадобилось для того, чтобы морские воды достигли района, где ныне располагается Стокгольм, а еще приблизительно через 100 лет – современной южной Финляндии (Donner, 1971). Впрочем, как отмечает Д. Д. Квасов (1975), соленость возникшего водоема была крайне низкой и во многих местах не превышала 1–2‰.

Сформировавшийся водоем получил название *Йольдиева моря*. Название это до чрезвычайности неудачно, что отмечает и Д. Д. Квасов (1975). Он указывает, что двустворчатый моллюск *Yoldia arctica* (современное название *Portlandia arctica*) никогда не проникал в море, названное его именем. Он отмечен лишь на месте Средне-Шведского пролива и в районе Стокгольма, где обитал не более 100 лет (De Geer, 1896)[1]. Добавим к этому, что портландия уже около ста лет не носит имя йольдии, что вводит многих в заблуждение относительно того, по названию какого именно моллюска именовано море, а то обстоятельство, что бывшая *Yoldia arctica*, и *Y. hyperborea* – морские формы и не могут встречаться ни в пресных, ни в солоноватых водах, создает впечатление, будто Йольдиево море было достаточно соленым водоемом. Это, в свою очередь, привело к созданию ряда фантастических фаунистических гипотез, которые и до сих пор бытуют в литературе. К рассмотрению этих гипотез мы обратимся ниже.

Начавшееся в конце молодого дриаса потепление (рис. 23) заметно усилилось в следующую, *пребореальную* климатическую фазу (Лебедева, 1969), продолжительность которой также составляет около 1000 лет. В Белом море начало этой фазы совпало с некоторым снижением уровня моря, которое принято называть *Литториновой регрессией* (Лаврова, 1960). Это название столь же неудачно, сколь и обсуждавшийся выше термин *Йольдиево море*, так как служит источником путаницы из-за того, что одна из более поздних стадий развития Балтики носит название *Литторинового моря* (*см. ниже*), поэтому лучше избегать этого названия и говорить о *пребореальной регрессии*. Чтобы не возвращаться к этому вопросу в дальнейшем, отметим, что и практически все названия последующих беломорских трансгрессий – *фолас*, *танес I*, *танес II*, *тривия* и *острея* (Лаврова, 1960) – также нельзя признать удачными, так как ни один из тех моллюсков, которые дали имена этим трансгрессиям, никогда не обитал в Белом море.

Начавшееся потепление привело к тому, что объем ледников сильно сократился, поступление воды в океан усилилось, и началось эвстатическое поднятие его уровня. В результате кратковременная пребореальная регрессия сменилась нижнебореальной трансгрессией, причем ее максимальный уровень, возможно, даже превышал современный (Лаврова, 1960). Поэтому, несмотря на интенсивное тектоническое поднятие, береговая линия располагалась в основном выше современной, и значительная часть территории нынешней Карелии и обширные участки южного побережья Кольского

[1] Важно помнить, что определения портландий из названных отложений, скорее всего, неверны. Во всяком случае П. М. Долуханов (1969) на рис. 4 своей работы, который назван: «Основные моллюски Балтики», под названием *Portlandia* (*Yoldia*) *arctica* приводит изображение *P. aestuariorum*. Впрочем, именно этот вид и следует ожидать в сильно опресненном Йольдивом море. Утверждение этого автора на с. 27 упомянутого труда, что *Yoldia arctica* – чаще всего встречающийся в отложениях этого водоема моллюск, несомненно, ошибочно.

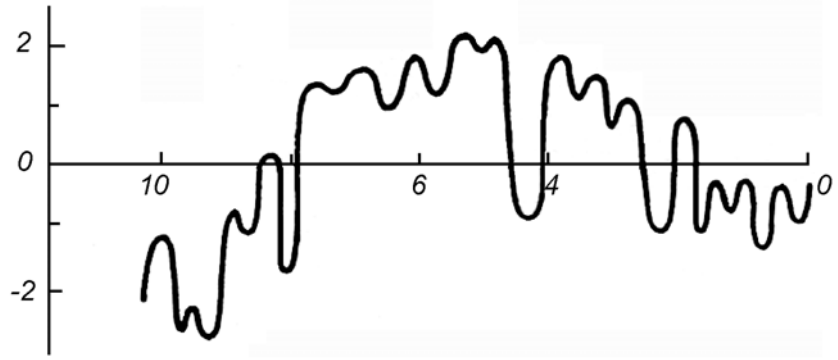


Рис. 23. Летние отклонения температуры в Карелии на широте Белого моря (62÷63°N) на протяжении голоцена.
По оси абсцисс – время, тыс. лет назад; *по оси ординат* – отклонение температуры, °C; 0°C – современная среднелетняя температура. По: Климанов, Елина, 1984.

Fig. 23. Summer temperature anomalies at the White Sea latitude (62÷63°N) during Holocene.
X-axis – time (thousand years ago), *Y-axis* – positive and negative anomalies (°C); 0°C – modern averaged summer temperature. After Klimanov, Yelina, 1984.

полуострова между губами Порья и Колвица все еще находились под водой. Между тем на месте кутовых участков Онежского и Двинского заливов была суша (Квасов, 1975).

Поле мертвого льда в центре моря сохранялось практически в неизменном виде (Невесский и др., 1977), однако поверхность воды почти повсюду освободилась от многолетних льдов; исключение составлял только Кандалакшский залив, где еще оставались ледовые поля, хотя и сократившиеся в размерах (Невесский и др., 1977). Размыв берега в районе Мезенского залива только еще начинался (Невесский и др., 1977), и на его месте, скорее всего, возникла узкая и длинная Мезенско-Кулойская губа, по-видимому, представлявшая собой совместный эстуарий Мезени и Кулоя.

Общий характер гидрологического режима, надо полагать, мало изменился со времен молодого дриаса, однако поверхностный опресненный слой воды, скорее всего, прогревался летом до температуры не менее 10°C, а его соленость достигала 13–15‰. Такой вывод можно сделать на основании того, что в беломорских отложениях середины пребореали появляются раковины *Mytilus edulis* (Говберг, 1970; Невесский и др., 1977). Донные осадки этого времени содержат и раковины *Portlandia arctica* (Говберг, 1970; Невесский и др., 1977). Это говорит о том, что глубинные воды уже тогда имели соленость не менее 28‰ и в течение круглого года не прогревались до температуры, сколько-нибудь значительно превышающей 0°C. При этом можно предполагать, что воды Горла тоже были стратифицированы по температуре и солености, иначе остается непонятным, каким образом портландия могла проникнуть в Белое море.

По берегам Белого моря повсюду сокращалось пространство, занятое тундрой, которую интенсивно вытесняли леса, сперва березовые, а затем сосновые (Лебедева, 1969).

В это время тектоническое поднятие в районе Балтийского моря привело к тому, что его сообщение с Северным морем вновь прервалось, и на его месте возникло пресноводное озеро, называемое *Анциловым* (Квасов, 1975). Сток из него проходил по двум несуществующим ныне рекам. Одна из рек проходила на месте Средне-Шведского пролива, а другая – через современный пролив Большой Бельт (Квасов, 1975). Анциловое озеро охватывало всю современную акваторию Балтики и Ладожского озера.

Потепление продолжалось в течение всей следующей, *бореальной*, климатической фазы (см. рис. 23), продолжительность которой составила около 2000 лет. Во время этой фазы окончательно разрушился Скандинавский ледник (Лаврова, 1960), исчезли последние ледовые поля в Кандалакшском заливе, и сохранилось только поле мертвого льда в центре (Невесский и др., 1977); впрочем, и оно таяло (Квасов, 1975). Сохранению этого поля, согласно высказанному выше предположению, вероятно, способствовала циркуляция вокруг него холодных зимних вод Горла, игравших роль буфера и препятствовавших теплообмену между мертвым льдом и прогревавшимися прибрежными водами. Летнее повышение температуры поверхностных вод, начавшееся еще в пребореали, должно было вызвать ускорение процессов таянья ледяного поля, по крайней мере, на поверхности. К концу бореали толщина поля мертвого льда уменьшилась настолько, что оно, наконец, всплыло (Невесский и др., 1977), что должно было повлечь за собой существенные изменения гидрологического режима Белого моря и радикально изменить характер его водообмена с Баренцевым. Теперь холодные зимние воды, формировавшиеся в Горле, получили возможность стекать в глубоководную котловину, а вокруг всплывшей глыбы льда, вероятно, стало циркулировать (во всяком случае в летнее время) относительно теплое поверхностное течение. Это вызвало быстрое разрушение айсберга, и в следующую климатическую фазу его влияние на донные осадки уже не обнаруживается (Невесский и др., 1977).

Тектоническое поднятие продолжалось приблизительно с прежней интенсивностью (Арманд, Самсонова, 1969; Кошечкин, 1979), и поэтому, несмотря на несколько следовавших друг за другом трансгрессий, площадь залитой морской водой территории нынешней Карелии постепенно сокращалась, а очертания береговой линии все больше и больше приближались к современным.

На суше продолжалось сокращение площади, занятой тундрой, расширялись березовые и сосновые леса; впервые в отложениях отмечена пыльца ели и ольхи.

В течение первой половины бореали в Балтике сохранялось Анциловое озеро, однако в середине этой фазы установилось соединение Балтийского моря с Северным (Квасов, 1975). Возникший в результате этого водоем получил название *Мастоглойевого моря*. Соленость его была выше, чем в современном море (Квасов, 1975).

Наступившую после бореали *атлантическую* климатическую фазу, продолжавшуюся около 2000 лет, часто называют *периодом климатического*, или *температурного оптимума*. Действительно, за всю голоценовую историю северо-запада Европы это было самое теплое время (см. рис. 23) (Лебедева, 1969; Климанов, Елина, 1984; Борзенкова, 1992). Оно ознаменовалось тем, что на берегах Белого моря практически исчезла тундра, которую сменили сосновые и широколиственные леса, так что общий ландшафт напоминал тот, который теперь мы видим в средней полосе (Лебедева, 1969). После разрушения поля мертвого льда в Кандалакшском желобе неминуемо должен был установиться тот гидрологический режим и тот тип водообмена, который мы знаем по современной эпохе. Это значит, что глубинные воды оставались круглый год крайне холодными и близкими по температуре к точке замерзания, иначе арктическая фауна не смогла бы пережить это время. Следовательно, зимы были все же достаточно холодными, и горловские воды остужались зимой до очень низкой температуры. Таким образом, потепление коснулось, скорее всего, только летнего сезона, который был, возможно, к тому же продолжительнее, чем сейчас, а это значит, что климат носил несколько более континентальный характер. Тем не менее есть основания полагать, что поверхностные воды были и теплее, и, возможно, солонее, чем в настоящую эпоху. Во всяком случае, раковины моллюсков этого времени крупнее и толще, чем современные раковины тех же самых видов (Говберг, 1968, 1970; Невесский и др., 1977).

Береговая линия в Кандалакшском заливе и Бассейне, хотя и приблизилась к современной, но все еще была заметно выше, чем теперь (Арманд, Самсонова, 1969). В кутах Онежского и Двинского заливов море, напротив, наступало на сушу (Квасов, 1975). Продолжалось и интенсивное размывание берега в районе Мезенско-Кулойской губы (Невесский и др., 1977) и Канушинского берега (рис. 21, *В*). По-видимому, это обеспечивалось, с одной стороны, мощным береговым стоком, а с другой – волновой абразией.

В это время в Балтике Мастоглойевое море сменилось *Литториновым*. Напомним, что этот водоем не имеет ничего общего с литториновой трансгрессией в Белом море, которая имела место за 3000 лет до этого. Соленость Литторинового моря так же, как и предшествовавшего ему, была выше, чем в современном Балтийском море (Квасов, 1975), хотя и не достигала океанической. Это море практически вписывалось в современную береговую линию Балтики, а Ладожское озеро уже тогда представляло собой вполне самостоятельный пресноводный водоем (Квасов, 1975).

Пять тысяч лет назад, с началом *суббореальной* климатической фазы на севере Европы наступило резкое похолодание (см. рис. 23). Находки двустворчатых моллюсков в осадках этого времени немногочисленны, а в некоторых районах Белого моря и вообще отсутствуют (Невесский и др., 1977). Не исключено, что это оказалось результатом снижения летней температуры поверхностных слоев воды. При этом термический и соленостный режим глубинных вод, скорее всего, должен был оставаться неизменным.

Береговая линия еще больше приблизилась к современной, однако была все еще выше нее, особенно в куту Кандалакшского залива, где идет наиболее интенсивное тектоническое поднятие (Арманд, Самсонова, 1969; Кошечкин, 1979). По-видимому, к концу этой фазы Мезенско-Кулойская губа расширилась настолько, что уже превратилась в Мезенский залив. Во всяком случае, так получается по реконструкции, основанной на предположении, что скорость абразии берега в этом районе не менялась на протяжении всего голоцена (Наумов, Федяков, 1993). Если это верно, то к концу суббореали на большей части Мезенского залива установился морской режим, и он мог быть заселен морской фауной, а эстуарный комплекс должен был сохраняться, как и сейчас, только в самом устье р. Мезени. Впрочем, не исключено, что тогда она еще имела общее устье с р. Кулоем.

Широколиственные леса отступили от беломорских берегов к югу, и ландшафт приблизился к современному (Лебедева, 1969). Фауна наземных позвоночных, а также морских птиц и млекопитающих в этот период была уже вполне современной, как об этом свидетельствуют многочисленные петроглифы на Выге, относящиеся именно к этому времени (Савватеев, 1983; Лобанова, 2005).

В первую половину суббореали на акватории Балтики продолжало существовать Литториновое море, однако приблизительно в середине этой климатической фазы в результате изостатических движений водообмен с Северным морем ухудшился, что привело к снижению солености Литторинового моря и превращению его в *Лимнее-вое*, которое уже можно считать современной Балтикой (Квасов, 1975).

Три тысячи лет назад наступила современная климатическая фаза, которая носит название *субатлантической*. Она принесла с собой умеренное потепление (Лебедева, 1969). Описывать ее нет большого смысла, так как, начиная с этого времени, существуют вполне современные и хорошо известные нам водоемы как в районе Белого моря (рис. 21, *Г*), так и на Балтике.

Глава 4
КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ БЕЛОМОРСКИХ ДВУСТВОРОК И СТЕПЕНЬ ИХ ИЗУЧЕННОСТИ

История изучения беломорских двустворок

Изучение двустворчатых моллюсков Белого моря самым тесным образом связано с работами по исследованию донной фауны, и зачастую невозможно вычленить собственно малакологические исследования в общем потоке бентосных.

Впервые профессиональный биолог появился на берегах Белого моря в 60-х годах XVIII века. Это был академик И. И. Лепехин. Затем после полувекового перерыва здесь побывал К.-Э. фон Бэр во время своей экспедиции на Новую Землю в 1837 г. Следующим исследователем, посетившим Белое море, стал известный малаколог А. Миддендорф, побывавший здесь в середине 40-х годов. Все трое, однако, не оставили никаких публикаций по беломорской фауне.

Более или менее систематические исследования донной фауны Белого моря вообще и двустворчатых моллюсков в частности начались после организации в 1868 г. при Петербургском университете Общества естествоиспытателей, которое уже в мае следующего года отправило на Белое море экспедицию в составе Ф. Ф. Яржинского, В. Э. Иверсена и А. А. Иностранцева. Относительно регулярные исследования начались с середины 70-х годов. В 1876, 1877 и 1880 гг. на Белом море работают члены Общества Н. П. Вагнер и К. С. Мережковский. Кроме того, в 1880 г. здесь впервые появляется исследователь, чьи научные интересы в то время были связаны почти исключительно с моллюсками,– С. М. Герценштейн. Его работы в течение многих десятилетий не утрачивали научной ценности, и даже сейчас, по прошествии более чем ста лет, к его труду (Герценштейн, 1885) все еще иногда обращаются.

Все названные исследователи были заняты в основном инвентаризацией фауны. Это направление особенно окрепло со времени основания по инициативе Н. П. Вагнера Соловецкой биологической станции на Соловецком острове в 1882 г. Это была не просто первая биостанция на Белом море, но и первый научный стационар на берегу приполярного моря в истории мировой науки (Гинецинская, Захарова, 1983; Наумов, Федяков, 1993; Ginetsinskaja, 1995).

Соловецкая биостанция была закрыта в 1899 г. из-за напряженных отношений, возникших между монастырским начальством и руководством станции, однако в последние годы ее существования здесь стало развиваться экологическое направление, возглавляемое Н. М. Книповичем. Начав с изучения Долгой губы Соловецкого острова (Книпович, 1893), он вскоре распространил свою деятельность на все море, работая сперва на крейсере «Наездник», а затем на первом русском НИС «Андрей Первозванный» (рис. 24). Результатом его работ, во многом основанным на изучении экологических особенностей двустворчатого моллюска *Portlandia arctica*, был вывод

о двойственном происхождении беломорской фауны, который остается в силе и сегодня (Книпович, 1891, 1893, 1894; Knipowitsch, 1896).

С ликвидацией Соловецкой биостанции центр изучения арктических морей переместился в г. Александровск (Кольский залив Баренцева моря), и в изучении донной фауны Белого моря наступил длительный застой, усугубленный начавшейся вскоре Мировой войной и последовавшей за ней революцией в России. Рост количества публикаций по фауне Белого моря остановился (рис. 25, *А*). Политические и экономические неурядицы, сопровождавшие эти общественные катаклизмы и препятствовавшие нормальному течению жизни, в том числе и научной работе, начали успокаиваться только к началу 20-х годов XX в.

В начале 20-годов исследовательская деятельность на Белом море начала несколько оживать. Была организована экспедиция под руководством известного зоолога П. Ю. Шмидта, однако экономические сложности и разрушенное хозяйство Поморья не дали ей возможности достичь сколько-нибудь значительных результатов. По-иному сложилось плаванье знаменитого судна «Персей», принадлежавшего Плавучему морскому научному институту, больше известному под названием *Пловморнин*[1]. Этой экспедиции удалось получить вполне хороший материал. Впрочем, Пловморнин был ориентирован в основном на исследования в Баренцевом море. Однако настоящим, поистине блистательным успехом увенчалась лишь серия экспедиций под руководством К. М. Дерюгина, удивительный организаторский талант которого позволил успешно преодолеть все трудности послереволюционного времени. Получив в свое распоряжение всего на три недели пароход «Андрей Первозванный», переименованный к тому времени в «Мурман» и переоборудованный для целей гидрографии так, что он уже был мало приспособлен для исследования бентоса (Дерюгин, 1928), он сумел заложить прочную базу современных представлений о фауне Белого моря. Три последующие экспедиции лишь уточнили полученные в первый год работ результаты. В обобщающей монографии 1928 г. К. М. Дерюгин дает подробную сводку по двустворчатым моллюскам, первую со времени работ С. М. Герценштейна. Важно отметить, что в ней он одним из первых в отечественной практике применил в качестве таксономического критерия габитуальные индексы.

Этот подход несколько позже был развит и дополнен в трудах И. И. Месяцева, в первую очередь в его классической монографии 1931 г. Хотя его работа посвящена в основном баренцевоморским двустворкам, он уделяет значительное внимание беломорскому материалу, широко используя его в сравнительном анализе. При этом надо отметить, что с точки зрения использования статистических методов его работа выполнена корректнее, чем труды школы К. М. Дерюгина.

Как это часто бывает, использование новых методов в обеих школах привело к преувеличению их роли. Многие инфравидовые формы в то время выделяли исключительно на основе различий в пропорциях раковины, что далеко не всегда было достаточно обоснованно и не сопровождалось анализом вариабельности этого признака под влиянием абиотических условий и его изменчивости в онтогенезе.

Приблизительно в это же время, т. е. в 20-е годы XX в., началось и количественное исследование беломорского бентоса, а вместе с ним – и двустворчатых моллюсков. Пионером этого направления стал Л. А. Зенкевич (1927), и, хотя в его работе материал по Белому морю невелик, она стала важной вехой в изучении обилия беломорских двустворок и их биоценотического окружения.

[1] Обычно название этого института теперь цитируют в форме «Плавморнин», что отвечает современной орфографии, но не соответствует оригинальному написанию. В 20-е гг. XX в. слово *плавучий* писалось через *о*, и, соответственно, институт назывался «Пловморнин».

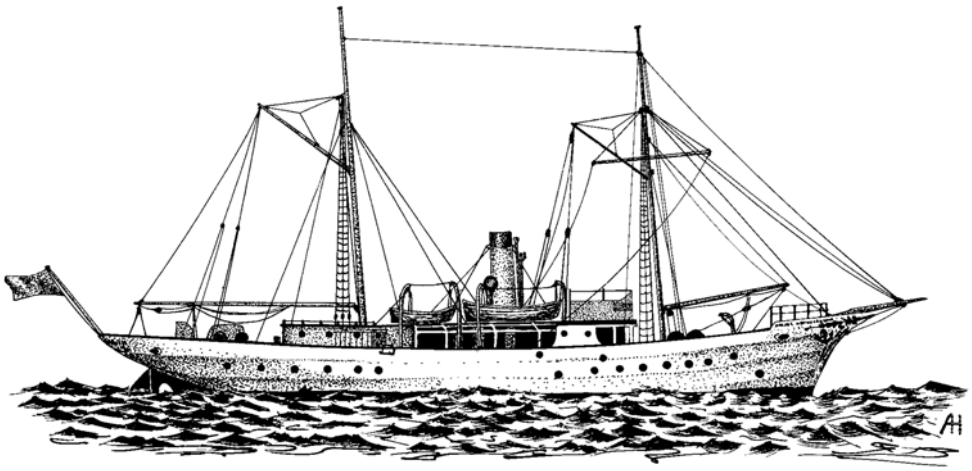


Рис. 24. «Андрей Первозванный».
Первое русское судно, построенное в 1899 г. в Германии специально для гидробиологических и океанографических исследований. Длина 46 м, ширина по миделю 8 м, водоизмещение 336 регистровых тонн, осадка 3 м, мощность двигателя 420 л. с., скорость 10 узлов, продолжительность автономного плавания около 2 недель, экипаж 20 человек, 9 научных сотрудников. На судне было 2 лаборатории площадью 8 и 6 м^2. Со времени постройки и до Октябрьской революции судно работало на Севере по заданиям Комитета для помощи поморам. На Белом море с его борта работал Н. М. Книпович. После революции было переименовано в «Мурман», переоборудовано и передано Управлению гидрографии. В 1922 г. было предоставлено экспедиции под руководством К. М. Дерюгина. По: Наумов, Федяков, 1993. Графическая реконструкция А. Д. Наумова.

Fig. 24. “Andrey Pervozvannyy”.
It was the first Russian research vessel built in Germany in 1899 especially for hydrobiological and oceanographic investigations. The length was 46 m, 8 m wide in midship, displacement 336 register tons, draft 3 m, engine 420 horse power, speed 10 knots, duration of autonomous sailing around 2 weeks, crew 20 persons, scientific staff 9 persons. There were two labs onboard 8 and 6 m^2. The vessel functioned at northern seas under supervision of the Help to Coast-Dwellers Committee until October Revolution. At the White Sea, N. M. Knipowitsch worked from the board of this boat. After revolution, the ship got a new name “Murman”. It was rebuilt and passed to the Department of Hydrography. K. M. Derjugin rented this vessel for his famous expedition in 1922. After Naumov, Fedyakov, 1993. Graphical reconstruction by A. D. Naumov.

В 30-е годы по инициативе К. М. Дерюгина была создана Методологическая станция Государственного гидрологического института вблизи п. Лесной в Малой Пирью губе (Кандалакшский залив). Станция имела в своем распоряжении небольшое судно «Кайра» (рис. 26). Из работ этой станции, имевших большое значение для изучения двустворчатых моллюсков, следует в первую очередь назвать труды Г. С. Гурвича (Гурвич, 1934; Гурвич, Иванов, 1939; Гурвич, Соколова, 1939). В этих работах последовательно используются количественные методы изучения морского бентоса.

К концу 30-х годов стало складываться впечатление, что научные исследования начинают широко разворачиваться и что исследовательские учреждения оправились от шока, полученного за время войн и революций начала столетия. Резко возросло и количество печатной продукции (см. рис. 25, *А*). Но тридцатые годы кончились, и начались сороковые, которые принесли с собой сперва Финскую, а затем и Великую Отечественную войны. Эти катастрофы нанесли ужасающий удар всей стране. Научная деятельность, не связанная напрямую с задачами военного времени, была надолго приостановлена, и, что самое страшное, несметное количество исследователей погибло на фронтах и умерло в тылу от голода. Интеллектуальное развитие страны поразила депрессия.

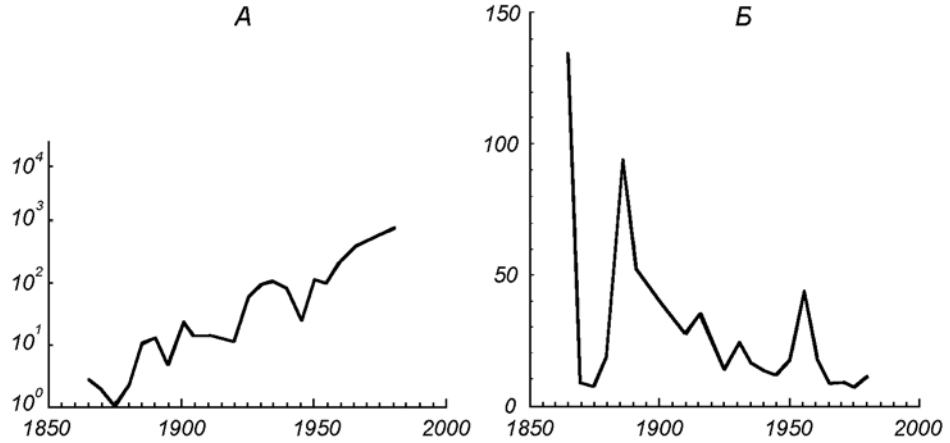


Рис. 25. Рост количества публикаций по фауне Белого моря (*А*) и динамика среднего объема работ (*Б*) с 1850 по 1980 г.
По оси абсцисс – время, *по осям ординат* –число (*А*) и средний объем работ, с. (*Б*). По: Наумов, Федяков, 1993.

Fig. 25. The increase of quantity of scientific papers on the White Sea fauna (*A*) and long-term dynamics of paper size (*Б*) during the period from 1850 up to 1980.
X-axis – time, *Y-axes* – number of papers (*A*) and average number of pages per paper (*Б*). After Naumov, Fedyakov, 1993.

Итогом предвоенных работ по изучению двустворчатых моллюсков северных морей, в том числе и Белого, стала сводка З. А. Филатовой (1948), опубликованная в составе «Определителя фауны и флоры северных морей СССР» под редакцией Н. С. Гаевской. Эта сводка, снабженная определительными таблицами, включает 32 вида, которые к тому времени были встречены в Белом море. Несмотря на то, что со времени публикации этой работы прошло уже более полувека, она все еще используется в практической работе и служит источником информации как для студентов, проходящих морскую практику, так и для многих исследователей беломорского бентоса.

Заметное влияние на развитие морской гидробиологии вообще и исследований на Белом море, в частности, явились события конца 40-х – начала 50-х годов: имеются в виду печально известная сессия ВАСХНИЛ 1948 г. и Объединенная сессия двух академий 1952 г. Хотя основной удар первой из них был направлен на генетику и цитологию, а второй – на физиологию, наступление антинаучного политического движения, гордо именовавшего себя *передовой советской мичуринской биологией*, началось широким фронтом, и деятельность всех биологических исследовательских организаций оказалась под контролем безграмотных шарлатанов. Результаты не замедлили сказаться. Нормальный рост количества публикаций, относящихся к изучению Белого моря, замедлился, а их объем заметно вырос (рис. 25, *А*, *Б*), что указывает на относительное сокращение числа статей и увеличение доли обзоров (Наумов, Федяков, 1993). Такое явление по понятным причинам характерно для периодов научного застоя. Ситуация стабилизировалась только к середине 60-х годов, так что деятельность околонаучных политиканов нанесла отечественной морской биологии удар не меньший, чем Вторая Мировая война, а, может быть, и больший.

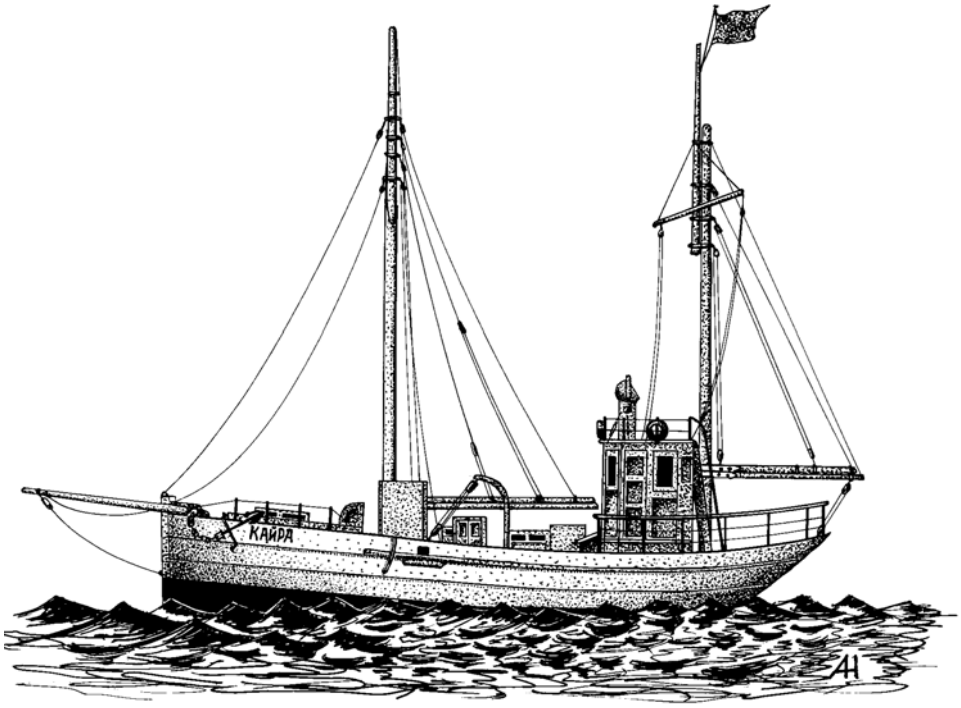


Рис. 26. «Кайра».
Судно Методологической станции Государственного гидрологического института. Построено в 1932 г. Представляло собой серийный промысловый бот. Длина 15 м, ширина по миделю 4.6 м, водоизмещение 40 регистровых тонн, осадка 2.8 м, мощность двигателя 35 л. с., скорость 7.5 узлов, экипаж 8 человек, 5 научных сотрудников. Имелась лаборатория площадью чуть больше 1 м^2. С борта этого судна в 30-х годах XX столетия работал Г. С. Гурвич. По: Наумов, Федяков, 1993. Графическая реконструкция А. Д. Наумова.

Fig. 26. "Kayra".
The vessel of Methodological Station of the State Hydrological Institute built in 1932. It was just a commercial fishing boat. The length was 15 m, 4.6 m wide in midship, displacement 40 register tons, draft 2.8 m, engine 35 horse power, speed 7.5 knots, crew 8 persons, scientific staff 5 persons. There was a lab around 1 m^2. G. S. Gurwitsch worked from the board of this boat in 30-th. After Naumov, Fedyakov, 1993. Graphical reconstruction by A. D. Naumov.

И все же нельзя сказать, что научная деятельность на Белом море была полностью парализована. Сразу после окончания войны на Белом море одна за другой начинают работу три биологические станции. Одна из них, принадлежавшая Петрозаводскому университету и располагавшаяся в д. Гридино, просуществовала недолго, в первую очередь из-за экономических трудностей послевоенного времени. Вторая, организованная Карело-Финским филиалом Академии наук, и третья, созданная при Московском государственном университете еще в последние предвоенные годы по инициативе Л. А. Зенкевича, существуют и поныне. Деятельность этих двух станций играет чрезвычайно важную роль в изучении двустворчатых моллюсков Белого моря.

Беломорская биологическая станция Карельского филиала Академии наук явилась первым академическим учреждением, целенаправленно занимавшимся исследованием беломорской биоты. Поначалу ее деятельность определялась задачами рыболовства и рыбной промышленности, поэтому основным направлением ее работ было изучение кормовой базы рыб, в первую очередь бентоса (Иванова, 1957; Кудерский, 1958, 1966), однако чрезвычайная важная роль, которую играют в нем двустворчатые моллюски, обеспечила и работы, посвященные специально этим животным (Кудер-

ский, 1960, 1961, 1962). Располагая двумя судами, «Испытатель» и «Профессор Месяцев» (рис. 27), станция предприняла первую попытку в практике исследований Белого моря отследить сезонную и многолетнюю динамику бентоса.

Для этой цели на стандартных точках в Кандалакшском и Онежском заливах несколько раз в год брали пробы морских организмов. К сожалению, поставленная задача не была выполнена по нескольким причинам, главные из которых заключались в том, что на бентосных станциях не проводилось количественного учета, и в том, что средства навигации 50-х – 60-х годов не позволяли брать пробы строго в одном и том же месте. Тем не менее собранный во время этих рейсов материал составляет основу сборов из Белого моря, хранящихся в фондовой коллекции ЗИН РАН.

В дальнейшем станция вошла в состав ЗИН РАН, и на ней до сих пор ведутся различные исследования двустворчатых моллюсков, о чем будет сказано ниже.

К синэкологическим исследованиям, начало которых было положено еще трудами Н. М. Книповича, К. М. Дерюгина и Л. А. Зенкевича, в 50-х и 60-х годах добавилось аутоэкологическое направление, в первую очередь исследования роста, размножения и личиночного развития двустворчатых моллюсков, а также их адаптаций к факторам среды. Эти работы велись как силами научных коллективов обеих биологических станций, так и специалистами других научных организаций, работавших на беломорском материале на базах Кандалакшского государственного заповедника, и биостанций, к которым в 70-х годах присоединилась Межфакультетская биологическая станция Ленинградского государственного университета. Все эти направления успешно развиваются и в настоящее время.

В этом кратком обзоре нет возможности перечислить имена всех исследователей, изучавших двустворчатых моллюсков за последние 50 лет, однако необходимо отметить работы по бентосной съемке Белого моря, проведенные в 70-х годах школой К. В. Беклемишева, много давшие в интересующей нас области. Эти исследования проводились на Беломорской биостанции Московского государственного университета с борта НИС СЧС-2032 (рис. 29). Несколько позже аналогичные работы с использованием НИС «Картеш» (рис. 29), в которых автор принимал непосредственное участие, начались и на ББС ЗИН РАН (см. гл. 1).

В начале 80-х годов стали разворачиваться работы по созданию биотехнологии промышленного выращивания мидий, во главе которых встал Э. Е. Кулаковский (результаты этих работ обобщены в его монографии 2000 г.), и они вызвали необходимость подробного изучения естественных поселений этого моллюска. Так было положено начало демэкологическим исследованиям сперва мидии, а затем и других массовых видов (Луканин и др., 1986, *а*, *б*, 1989, 1990). Этот процесс сопровождался интенсификацией аутоэкологического и синэкологического направления в изучении *Mytilus edulis* (Луканин, Гурина, 1977; Луканин, Лангуев, 1982; Луканин, 1985; Луканин и др., 1985).

Результаты изучения двустворчатых моллюсков за три послевоенных десятилетия обобщены в двух сводках (Федяков, 1986; Наумов и др., 1987).

В последние годы все названные направления успешно развиваются в основном, хотя и не только, сотрудниками биологических факультетов Московского и Санкт-Петербургского университетов и ЗИН РАН (Наумов, 1990; Naumov, Fedyakov, 2000; Максимович и др., 1991; Максимович, Шилин, 1993; Maximovich et al., 1996; Maximovich, Guerassimova, 2003; Флячинская, Кулаковский, 1991; Флячинская, 1999; Сухотин и др., 1992; Sukhotin, Maximovich, 1994; Кулаковский, Флячинская, 1993; Hummel et al., 1997, 1998; Хайтов, 1999; Хайтов, Николаева, 1999; Günther, Fedyakov, 2000; Бергер, Наумов, 2001; Герасимова, 2001; Стрелков, 2003; Flyachinskaya, Naumov, 2003 и др.).

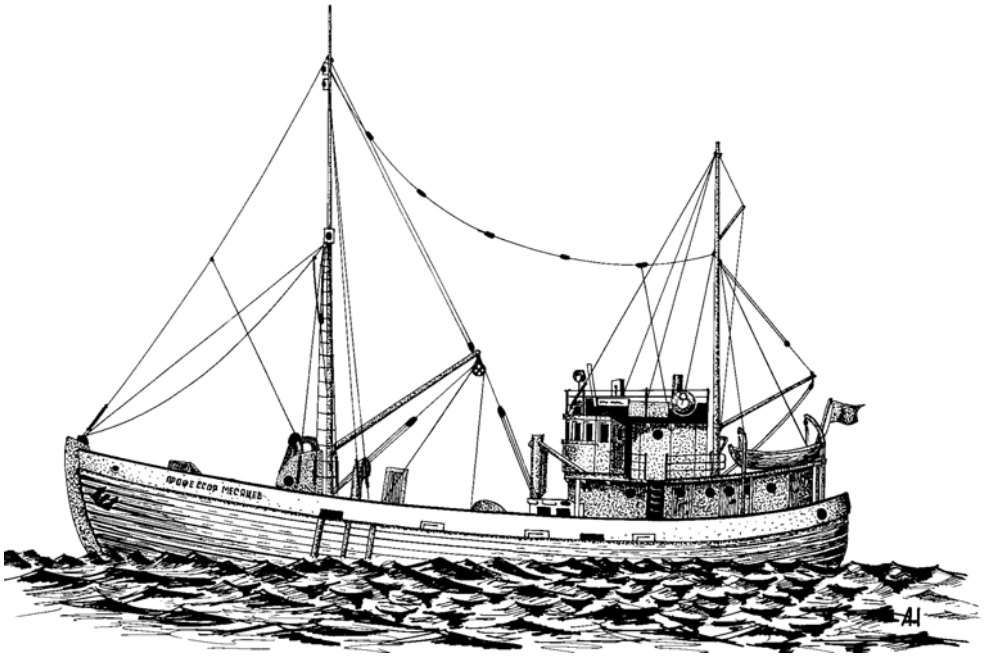


Рис. 27. «Профессор Месяцев».
Малый рыболовный траулер шведской постройки начала 50-х годов XX столетия. Длина 26 м, ширина по миделю около 6 м, водоизмещение около 300 регистровых тонн, осадка 5.2 м, мощность двигателя 225 л. с., скорость 9 узлов, время автономного плаванья 2–3 недели, экипаж 13 человек, 7 научных сотрудников. Лаборатории на судне не было. С 1952 г. – научно-экспедиционное судно Беломорской биологической станции Карельского филиала АН СССР (впоследствии вошедшей в состав ЗИН РАН). Работало на всей акватории Белого моря до 1969 г., когда течь дубового корпуса стала опасной для эксплуатации судна. Осенью 1970 г. затоплено в небольшой бухте неподалеку от ББС. С борта этого судна работали многие сотрудники ББС, в основном в Кандалакшском и Онежском заливах. Материал по двустворчатым моллюскам, собранный ими в 60-х гг., составляет основную часть беломорской части коллекции этих организмов в фондах ЗИН РАН. По: Наумов, Федяков, 1993. Графическая реконструкция А. Д. Наумова.

Fig. 27. “Professor Mesyatsev”.
A small catching trawler built in Sweden in the beginning of 50-th of 20-th century. The length was 26 m, 6 m wide in midship, displacement about 300 register tons, draft 5.2 m, engine 225 horse power, speed 9 knots, duration of autonomous sailing around 2 or 3 weeks, crew 13 persons, scientific staff 7 persons. There was no lab onboard. Since 1952 the boat belonged to the White Sea Biological Station of the Karelian Department of the Academy of Sciences of the USSR (the Station has later formed a part of the Zoological Institute). The vessel worked at the entire White Sea until 1969, when the leak of an oak-made hull became dangerous for sailing. It was sunk in a little bay near the White Sea Biological Station “Kartesh Cape” in autumn 1970. Numerous scientific associates of the Station worked from the board of this ship mainly in Kandalaksha Bay and Onega Bay. Material on bivalves got by them in 60-th makes the main part of the collection of these molluscs from the White Sea in the Zoological Institute Russian Academy of Sciences. After Naumov, Fedyakov, 1993. Graphical reconstruction by A. D. Naumov.

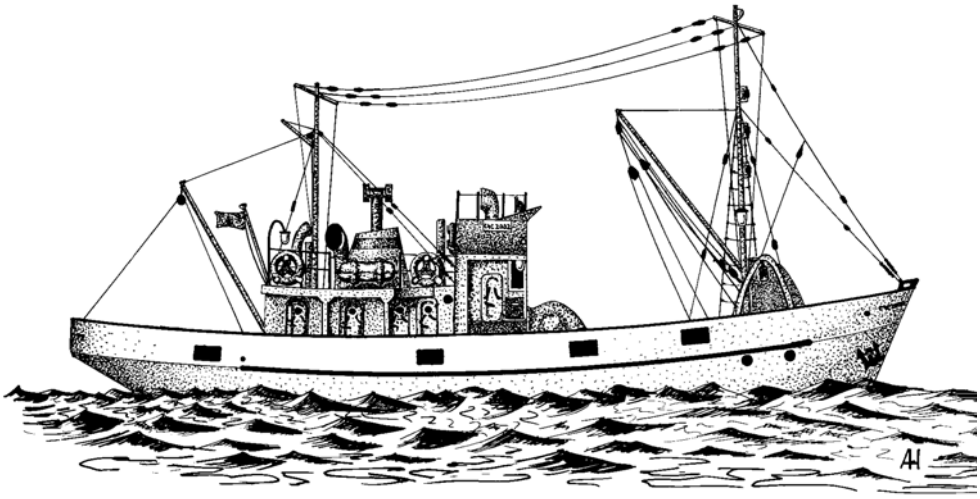


Рис. 28. СЧС-2032.

Название судна «Профессор Зенкевич» не было утверждено Государственным морским регистром по не вполне ясным идеологическим соображениям. Судно Биологической станции Московского государственного университета. Год постройки – 1967. Длина 22 м, ширина 5.6 м, водоизмещение 119 регистровых тонн, осадка 2.6 м, мощность двигателя 150 л. с., скорость 8 узлов, время автономного плаванья 5 суток, экипаж 8 человек, 4 научных сотрудника. Лаборатории на судне не было, разборка собранного материала проводилась в кают-компании. Судно многие годы работало на всей акватории Белого моря. Бентосными работами руководил в основном К. В. Беклемишев. По: Наумов, Федяков, 1993. Графическая реконструкция автора.

Fig. 28. SChS-2023 (Medium Black Sea seiner 2023).

Research vessel of the Biological Station of the Moscow State University. Built in 1967. The length was 22 m, 5.6 m wide in midship, displacement about 119 register tons, draft 2.6 m, engine 150 horse power, speed 8 knots, duration of autonomous sailing 5 days, crew 8 persons, scientific staff 4 persons. There was no lab onboard and sorting of samples was executed in the mess. The vessel worked at the entire White Sea for many years. Mainly K. V. Beklemishev supervised investigations of benthos. After Naumov, Fedyakov, 1993. Graphical reconstruction by A. D. Naumov.

Степень изученности беломорских двустворок

Даже из далеко не полного списка упомянутых работ видно, что двустворчатым моллюскам Белого моря посвящена достаточно обширная литература, что наводит на мысль о хорошей изученности этой группы животных в интересующем нас водоеме. Действительно, принято считать, что он, по крайней мере, в фаунистическом отношении, изучен лучше других северных морей России. К сожалению, такое мнение – ошибка: Белое море изучено много хуже других северных морей. Тем не менее мнение это широко распространено и часто высказывается в научной литературе. Из известных мне работ только в одной говорится, что «обилие литературных данных может привести к ошибочному мнению о достаточно хорошей изученности Белого моря» (Федяков, 1986, с. 7). Для рассмотрения этого вопроса обратимся к фактическим данным.

Нам недоступны, конечно, все оригинальные материалы по Белому морю, которые были накоплены за сто с лишним лет его относительно систематического исследования, однако не вызывает никаких сомнений тот факт, что коллекции ЗИН РАН вполне адекватно отражают общую ситуацию. Соотношение количества проб, хранящихся в коллекциях ЗИН РАН из Белого и других морей, явно не в пользу первого. Основные сборы из полярных морей приходятся на долю Баренцева и Карского. Они превышают беломорские в десятки раз. Двустворчатые моллюски из Белого моря в

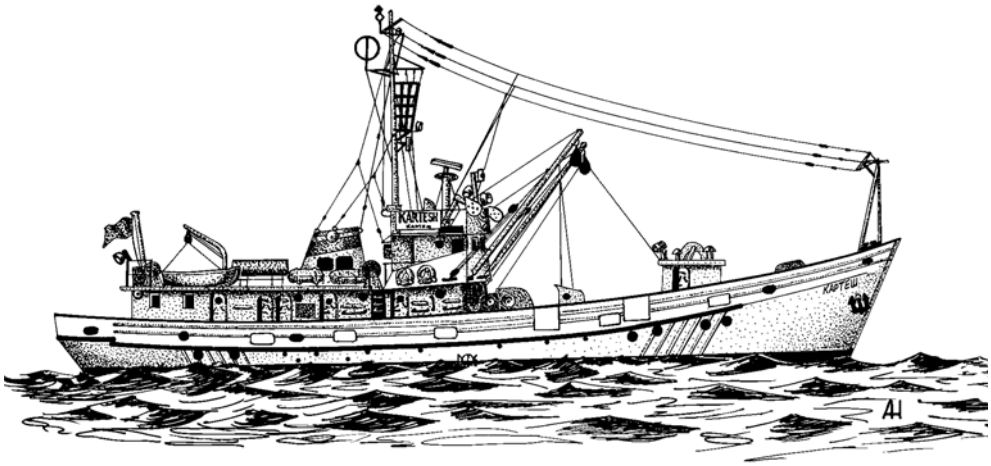


Рис. 29. «Картеш».

Судно ББС ЗИН РАН. Построено в 1973 г., длина 33 м, ширина по миделю 7 м, водоизмещение 285 регистровых тонн, осадка 3 м, мощность двигателя 305 л. с., скорость 10 узлов, время автономного плаванья 10 суток, экипаж 9 человек, 7 научных сотрудников. Судно было переоборудовано из серийного сейнера РС-300, гакаборт был снабжен фальшбортом, а на корме построена лаборатория площадью около 9 м^2; впоследствии был также продлен спардек, так что вся кормовая палуба оказалась под крышей. Основная часть материалов, которые легли в основу данной работы, собрана с борта этого судна, несомненно, лучшего изо всех биологических научных судов, работавших на Белом море за последние 100 лет. В настоящее время принадлежит Московскому клубу подводного плаванья и в значительной степени переоборудовано. *По*: Наумов, Федяков, 1993. Так судно выглядело в середине 80-х гг. Графическая реконструкция А. Д. Наумова.

Fig. 29. “Kartesh”.

A research vessel of the White Biological Station of the Zoological Institute Russian Academy of Sciences. It was built in 1973. The length was 33 m, 7 m wide in midship, displacement about 285 register tons, draft 3 m, engine 305 horse power, speed 10 knots, duration of autonomous sailing around 10 days, crew 9 persons, scientific staff 7 persons. The boat was reconstructed from the commercial fishing seiner RS-300. A bulwark was built on the taffrail and on the stern a lab of approximately 9 m^2 was placed. Later the spar-deck was made longer backward and the entire stern deck became sheltered. The main part of the basic material of the present work was obtained from the board of this boat, no doubt the best of all biological ships worked at the White Sea during the last 100 years. Nowadays the ship is a property of Moscow SCUBA diving club and it is rebuilt for tourist purposes. After Naumov, Fedyakov, 1993. The view of the vessel for middle 80-th. Graphical reconstruction by A. D. Naumov.

коллекциях ЗИН РАН представлены приблизительно в 900 пробах. Для сравнения можно сказать, что из таких акваторий, как Новосибирское мелководье и Восточно-Сибирское море, которые по справедливости считаются наиболее плохо изученными, в коллекциях хранится соответственно около 500 и около 300 проб, т. е. количество, вполне сравнимое с беломорским материалом. Даже принимая во внимание разницу в площади, материалы из Белого моря занимают более чем скромное место в фондовой коллекции ЗИН РАН. Бóльшая часть из них представляет собой сборы 20-х годов прошлого века с борта НИС «Персей», сборы начала 60-х годов, проводившиеся сотрудниками Беломорской биостанции Карельского филиала Академии наук СССР (ныне Беломорская биостанция ЗИН РАН) с борта судов «Профессор Месяцев» и «Онега», и сборы экспедиций А. Н. Голикова конца 60-х годов XX столетия. Наши оригинальные данные, накопленные в процессе исследований, проводимых на ББС последние 20 лет, соединенные с относительно небольшим материалом по Двинскому заливу, предоставленным в наше распоряжение Н. Л. Семеновой и сборами лаборатории морского бентоса Санкт-Петербургского Дворца творчества юных, вполне сравнимы по объему с данными по Белому морю из коллекций ЗИН.

К сожалению, не все коллекционные материалы могут быть использованы для уточнения распространения двустворчатых моллюсков в Белом море, так как для материалов конца XIX – начала XX веков далеко не всегда указаны географические координаты места сбора. В большинстве случаев нет координат для литоральных сборов вне зависимости от того, когда и кем собирался материал. Не приведены координаты и для материалов А. Н. Голикова. Впрочем, эти последние собирались в устьевой части губы Чупа и не дают дополнительной информации о распространении двустворчатых моллюсков в Белом море. Те данные коллекций, которые могут быть использованы для этой цели, уже вдвое меньше по объему, чем те, которые хранятся в БентБоМ и сопоставимы с материалами К. М. Дерюгина (1928), собранными за три экспедиции, на которые суммарно было затрачено всего 25 дней и во время которых было взято 40 бентосных станций. В коллекциях ЗИН РАН представлено 37 видов двустворчатых моллюсков из числа 39 ныне известных. В них отсутствует только *Nuculana minuta* и *Lyonsiella abyssicola*. В среднем на один вид приходится 33.22 ± 4.48 пробы из не менее чем 150 станций. Для сравнения скажем, что в сборах К. М. Дерюгина (1928) представлено 26 видов, причем отсутствуют литоральные и мелководные формы (*Musculus discors*, *Mytilus edulis*, *Tridonta borealis*, *Turtonia minuta*, *Macoma balthica* и *Mya arenaria*), что и понятно, так как работы экспедиций 1922 – 1924 гг. велись исключительно с борта судна. Все эти виды включены в сводку 1928 г. на основании литоральных сборов экспедиций последующих лет. Нет ничего удивительного и в том, что в его материалах не представлены виды крайне редкие, встреченные в Белом море за все время его систематического изучения не более десятка раз, такие как *Yoldiella nana*, *Panomya arctica*, *Thyasira equalis*, *Axinipsida orbiculata*, *Montacuta maltzani* и *Lyonsiella abyssicola*. В среднем каждый вид в материалах К. М. Дерюгина представлен в 11.84 ± 1.56 пробы. В БентБоМ хранятся сведения о 37 видах двустворчатых моллюсков Белого моря. Единственный из известных на настоящее время вид, отсутствующий в наших материалах, это – *Thyasira equalis*. Среднее количество проб, в которых обнаружен каждый вид, в имеющемся в нашем распоряжении материале равно 65.70 ± 11.62. Всего же в БентБоМ хранятся сведения более чем о 800 станциях, причем почти на каждой из них двустворчатые моллюски были найдены.

Итак, видно, что вопреки ходячему мнению в целом исследователи уделяли Белому морю не слишком-то много внимания, тем не менее видовой состав двустворчатых моллюсков, по-видимому, установлен достаточно полно. В составе фауны двустворчатых моллюсков Белого моря насчитывается 39 видов, принадлежащих 30 родам, 20 семействам, 7 отрядам и 3 подклассам. Все они подробно рассмотрены далее, поэтому здесь нет смысла приводить их систематический список.

Интересно проанализировать изученность фауны двустворок Белого моря при помощи описанного метода оценки полного числа видов в локальной фауне. Построенная по данным К. М. Дерюгина (1928) зависимость числа видов от количества взятых станций имеет следующий вид: $S_{\tilde{N}} = 26.21(1 - e^{-0.257\tilde{N}})$. Таким образом, видно, что теория предсказывает нахождение 26 видов при использовании траловых сборов с борта судна, не приближавшегося к мелководьям. Именно столько видов и было найдено во время экспедиций под руководством этого замечательного исследователя. Следовательно, в пределах возможностей использованной им методики фауна двустворчатых моллюсков Белого моря была изучена на 100%, причем для составления с ее помощью полного списка требуется взять 10 станций. Сравнение эмпирической и теоретической кривых накопления видов по мере взятия бентосных станций по методу χ^2 не дает основания считать, что они различаются (значение этого критерия равно 1.83 при 37 степенях свободы).

На основании изучения материалов фондовой коллекции ЗИН РАН трудно сказать, чему равно ожидаемое число видов двустворчатых моллюсков в Белом море, так как каталогизируемой единицей хранения в ней является выборка экземпляров вида, а сведéние этих выборок к взятым бентосным станциям затруднено тем, что нет уверенности в том, что все они были обработаны одинаково полно.

Что же касается материалов, содержащихся в БентБоМ, то такой анализ дает интересные результаты (табл. 6). Сравнение теоретических и эмпирических кривых проводился по первым 40 станциям, так как после насыщения теоретической и эмпирической кривых обе они практически совпадают, и накопления квадратов нормированного отклонения уже не происходит.

Как видно из этой таблицы, фауну двустворчатых моллюсков Белого моря нельзя до сих пор считать изученной полностью. В наших материалах отмечено 38 видов из числа 39 известных, причем один вид – *Yoldiella nana* – обнаружен в процессе наших исследований. Теоретические расчеты дают основание ожидать нахождения в Белом море еще двух или трех крайне редких видов.

В целом, однако, фаунистический состав беломорских двустворок можно считать изученным довольно неплохо, и дальнейшее применение использовавшихся методов вряд ли сможет сколько-нибудь значительно увеличить видовой список этой группы.

Интересно сравнить наши данные, полученные в основном с помощью дночерпателя, с данными К. М. Дерюгина (1928), применявшего в своих исследованиях трал Сигсби. И. И. Месяцев (1931) подробно разбирает вопрос об уловистости этих двух орудий сбора бентоса и приходит к выводу, что траловые сборы дают более полноценный фаунистический материал, так как по его данным видовые списки, полученные при помощи траловых сборов, оказались более полными. Материал, имеющийся в нашем распоряжении, говорит о другом. Действительно, в среднем на одну станцию в траловых сборах оказывается больше видов, чем в дночерпательных, что и понятно, так как трал собирает материал с большей (и притом, неизвестно какой) площади дна. Однако во время подъема этого орудия на борт судна оно подвергается промывке, причем очень часто бывает и так, что команда сознательно задерживает подъем трала и дает судну ход, чтобы промыть мотню и не поднимать на палубу слишком большое количество ила. Учитывая, что мотня шьется из дели с размером

Таблица 6

Изученность фауны двустворчатых моллюсков Белого моря по материалам БентБоМ

The level of our knowledge about the White Sea bivalve fauna after materials of "The White Sea Benthos" database

Регион	Число видов			Коэффициент k'	Эмпирическая кривая достигает асимптоты на станции №... (в скобках – число взятых станций)	Степень изученности, %	Значение χ^2 (критическое значение для 37 степеней свободы 51)
	найдено	предсказано	ожидается встретить				
Центральный желоб	36	38.61	2÷3	0.072	26 (470)	93	2.15
Онежский залив	32	34.61	2÷3	0.110	19 (129)	92	2.40
Двинский залив	31	32.03	1	0.117	18 (164)	97	1.43
Мезенский залив	19	20.17	1	0.170	12 (28)	94	1.17
Горло	24	28.23	4	0.143	12 (38)	85	1.45
Все море	38	39.53	1÷2	0.083	24 (839)	96	1.47

ячеи порядка 10 мм, во время подъема из трала вымывается значительное количество мелких организмов. Вставки в куток мельничного газа мало помогают, так как поверхностный слой грунта чаще всего оказывается вблизи входного отверстия орудия, а турбулентные потоки, усиленные плохо пропускающим воду мельничным газом, часто вымывают из мотни практически весь ил.

Дночерпатель же приходит на борт закрытым, и вымывания поверхностного слоя грунта в нем не происходит. Это сохраняет для исследователя мелкие виды, зачастую теряемые при траловых сборах. Количественные пробы, взятые с небольшой площади, в гораздо большей степени отличаются друг от друга, чем качественные, что является естественным отражением агрегированности в распределении донных животных. Это хорошо заметно по различным значениям коэффициента k', полученного при обработке данных К. М. Дерюгина и нашего материала. Для одного и того же региона – Кандалакшского желоба – его значение в первом случае составляет 0.257, а во втором – 0.072. Это вовсе не значит, что в 20-е годы XX столетия бентос был распределен много равномернее, чем в 80-е и 90-е. Полученная разница говорит о том, что дночерпатель, в отличие от трала, дает лучшее представление о свойствах распределения донных животных. Что же касается полноты фаунистического материала, то для сборов К. М. Дерюгина кумулята числа видов достигает асимптоты на 10-ой станции, а для наших в том же регионе – на 26-ой, однако в первом случае сама асимптота на 30% ниже, чем во втором. В наших сборах из Кандалакшского желоба на 10 видов больше, чем в сборах К. М. Дерюгина. При этом предельное число видов у К. М. Дерюгина совпадает с действительно найденным, так что теория говорит о том, что возможности метода полностью исчерпаны. В случае же количественных сборов полученные результаты указывают на то, что фауна все еще изучена не до конца, т. е. с помощью дночерпательного сбора материала еще есть возможность расширить список беломорских двустворок. Интересно проанализировать, какие моллюски и почему отсутствуют в материалах К. М. Дерюгина. Четыре вида – *Mytilus edulis*, *Turtonia minuta*, *Macoma balthica* и *Mya arenaria* – это литоральные организмы, которые и не могли быть добыты тралом. Они указаны в монографии 1928 г. по данным сборов береговых партий. Шесть видов чрезвычайно редки, и очень мало шансов на то, что они будут найдены на 40 станциях. К ним относятся *Yoldiella nana*, *Panomya arctica*, *Thyasira equalis*, *Axinopsida orbiculata*, *Montacuta maltzani* и *Lyonsiella abyssicola*. Два других вида, не найденных К. М. Дерюгиным,– *Serripes groenlandicus* и *Thracia myopsis* – не представляют собой такой уж большой редкости и обитают на таких глубинах, где добыть их с судна не составляет труда, и однако при всей тщательности работы экспедиции в трал они не попали. При этом пять из шести редких видов в наших материалах (все, кроме *Thyasira equalis*, отсутствующего в наших сборах) добыты именно с помощью дночерпателя.

Таким образом, наши выводы кардинально противоречат выводам И. И. Месяцева (1931) и заключаются они в том, что количественные дночерпательные пробы значительно информативнее траловых, так как дают лучшее и более полное представление о видовом составе бентоса, не теряют редких видов, а, кроме того, позволяют оценить не только показатели обилия донных животных, но и, в известной степени, характер их распределения на грунте. Что же касается трала как орудия сбора, то его удобно использовать для получения массового материала по часто встречающимся относительно крупным формам.

Находки беломорских двустворчатых моллюсков по материалам БентБоМ, коллекций ЗИН РАН и сборов К. М. Дерюгина (1928) представлены на рис. 30. Хорошо заметно, что акватория моря исследована далеко не равномерно. Лучше всего изучены Кандалакшский и Двинский заливы, несколько хуже – Онежский. Горло покрыто, хотя и довольно редкой, но достаточно равномерной сеткой станций. В Мезенском

заливе и в Бассейне (в этом последнем особенно) остаются весьма большие участки, совершенно не освещенные доступным нам материалом. Наконец, в Воронке имеется всего одна станция из числа взятых К. М. Дерюгиным, расположенная вблизи входа в Горло. Это заставляет считать Воронку совершенно не охваченной доступным мне материалом, и поэтому она в дальнейшем будет исключена из рассуждений на тему о распространении беломорских двустворчатых моллюсков.

Помимо тех видов, которые рассмотрены в этой работе, в трудах различных авторов можно найти указания на нахождение в Белом море целого ряда форм, которые мы решительно исключаем из фаунистического списка беломорских двустворок. Перечень этих видов и причины, по которым мы не считаем возможным включать их в состав беломорской фауны, приведен ниже.

Portlandia aestuariorum (Mossewitsch) (Наумов и др., 1987). Особи этого вида до сих пор не найдены в Белом море живыми, хотя створки субфоссильных экземпляров находят в куту Двинского залива и в районе губы Колвицы (Невесский и др., 1977). К. М. Дерюгин (1928), ссылаясь на слова Л. А. Зенкевича, высказывает предположение, что этот вид мог сохраниться в эстуарии Северной Двины. По словам

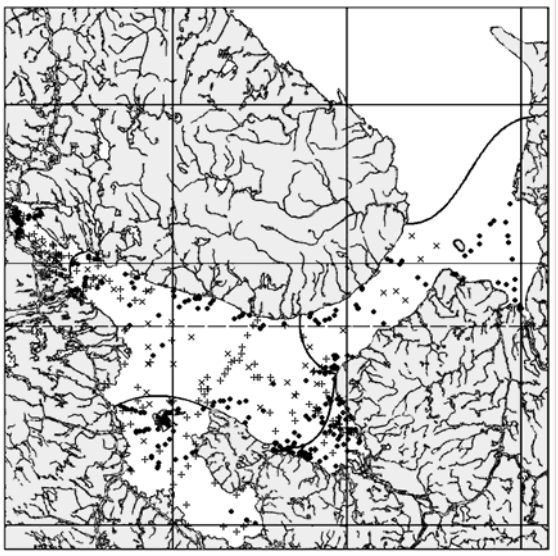


Рис. 30. Изученность фауны двустворчатых моллюсков Белого моря.
Кружки – по сведениям БентБоМ, *прямые крестики* – по данным коллекции ЗИН, *косые крестики* – по материалам К. М. Дерюгина (1928)[1].

Fig. 30. What is known of the White Sea clam fauna.
Circles – the White Sea Biological Station database "The White Sea Benthos ", *right crosses* – collections of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, *oblique crosses* – K. M. Derjugin's (1928) data.

[1] На этой карте и далее на картах распространения отдельных видов по акватории Белого моря некоторые точки кажутся расположенными на суше. Это кажущееся явление объясняется тремя причинами. Во-первых, некоторые узкие и длинные губы плохо различимы при данном масштабе карты; во-вторых, диаметр значков, выбранный таким, чтобы быть заметным, в масштабе карты составляет около 4 км; в-третьих, хотя в качестве основы выбрана карта в равновеликой проекции, при трех градусах по широте она уже не вполне ортогональна, и при совершенно ортогональном способе автоматического нанесения точек возникают трудно корректируемые искажения, особенно в северной части изображения. Все это приводит к тому, что часть прибрежных точек и точки, расположенные в таких губах, как Чупа, Ругозерская, Княжая, Ковда, Палкина, Порья и некоторых других, выглядят размещающимися за пределами моря.

Е. В. Шошиной (*личное сообщение*) в рукавах северодвинской дельты, действительно, можно встретить живых портландий. Есть аналогичные указания и у С. М. Герценштейна (1885). Все это, однако, не может считаться основанием для включения данного вида в состав фауны Белого моря, тем более что проведенные нами специальные исследования в дельте Северной Двины ничего не дали, поэтому-то мы и считаем, что он не может быть отнесен к беломорской фауне даже условно, как мы это делали раньше (Наумов и др., 1987).

Yoldiella intermedia (M. Sars) (Наумов и др., 1987) не встречен южнее океанографической границы Белого моря, которая принята в настоящей работе в качестве истинной биогеографической его границы. Это вид встречен в северо-восточной части Воронки севернее устья р. Шойны при солености свыше 32‰, что указывает на то, что он отмечен в зоне распространения баренцевоморских вод. Нахождение мертвых створок в районе м. Вепревский (они хранятся в коллекциях ЗИН РАН) не может служить основанием для включения этого вида в состав малакофауны Белого моря.

Yoldiella frigida (Torell) (Филатова, 1948; Galkin, Voronkov, 2001) ошибочно включен в состав фауны Белого моря. Единственное указание на нахождение этого вида в каталоге ЗИН РАН приведено без координат, запись помечена вопросительным знаком. Материал относится к сборам С. М. Герценштейна за 10 августа 1887 г. Судя по другим материалам этого исследователя, хранящимся в коллекциях института, в 1887 г. он работал на Западном Мурмане в районе Ура губы. Место сбора некоторых видов, собранных им в этот же день, обозначено как «Белое море, Ура губа», что представляет собой явную описку исследователя, переписывавшего каталожные карточки. Следовательно, нет никаких оснований считать, что *Y. frigida* когда-либо был обнаружен в Белом море, так как других источников информации о нахождении этого вида в Белом море не существует.

Mytilus trossulus Gould (Золотарев, Шурова, 1997). Видовой статус *M. trossulus* вообще сомнителен, и в литературе по данному поводу идут оживленные дебаты. Вид описан О. Голдом (Gould, 1851), и прямо с этого момента и начинается та путаница, которая сопровождает его до настоящего времени. Прежде всего, по недоразумению все систематики придерживаются мнения о том, что этот вид был описан в 1850 г. (Soot-Ryen, 1955; Bernard, 1983; Мак-Дональд и др., 1990; Золотарев, Шурова, 1997; Buyanovsky, 2000; Coan et al., 2000). Как видно, это заблуждение разделяет даже такой тщательный и скрупулезный исследователь, как Ф. Бернард (Bernard, 1983). Работу О. Голда, в которой описан этот вид, он цитирует следующим образом: «Gould A. A. 1850. Descriptions of shells from the United States Exploring Expedition. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 3: 214–218, 275–278, 343-348» (op. cit., p. 77). Мак-Дональд с соавторами (1990) цитируют эту работу несколько иначе: «**Gould A. A.** 1850. [Shells from the United States Exploring Expedition] // Proc. Boston Soc. Natur. Hist. V. 3. P. 343-348» (op. cit., p. 21)».

Ссылки различаются между собой, и в этом нет ничего удивительного: такой работы О. Голда не существует, а третий том трудов Бостонского общества естественной истории вышел не в 1850, а в 1851 г. Этот том представляет собой издание протоколов заседаний Общества с начала 1848 по конец 1950 г., и в разделе, посвященном заседанию 16 октября 1850 г., сказано, помимо прочего, что д-р Голд описал ряд моллюсков, добытых Исследовательской экспедицией Соединенных Штатов, и приводятся эти описания. Никакой статьи О. Голда в этом томе нет, следовательно, нет и ее названия. Нет даже упоминания о том, что факт описания был доложен на том заседании. Впрочем, как следует из «Кодекса зоологической номенклатуры», упоминание на научном заседании не делает название пригодным. Кстати говоря, в указателе к то́му ссылка на сообщение О. Голда приводится в следующей редакции: “On shells of United States Exploring Expedition”. Уж если давать название этому фрагменту протокола заседания, то разумнее всего было бы воспользоваться этой ссылкой: она,

токола заседания, то разумнее всего было бы воспользоваться этой ссылкой: она, во всяком случае, присутствует в оригинальном издании.

Причины, по которым датой опубликования первоописания этого вида обычно принимается 1850 г., понятны. На первой странице каждого печатного листа третьего тома протоколов заседаний Бостонского общества естественной истории стоит аббревиатура издания, номер печатного листа и дата его набора: месяц и год. Тот лист, в котором напечатан протокол интересующего нас заседания, набран в декабре 1850 г., однако, судя по справочной литературе, в свет он вышел позже. Так, в знаменитом справочнике Л. Агассица (Agassiz, 1852) исключительно подробная библиография, доведенная до начала 1851 г., ссылок на эти протоколы за 1848–1850 г. не содержит. В то же время библиографический указатель Лондонского королевского общества (Catalogue.., 1868) цитируют эти протоколы единым томом с датой 1848–1851 гг. Таким образом, опубликование описания *Mytilus trossulus* в смысле «Кодекса зоологической номенклатуры» произошло в 1851 г., следовательно, пригодное название получает авторство и год по изданию 3-го тома трудов Общества – Gould, 1851. Не исключено, конечно, что протоколы 1848 и 1949 гг. распространялись отдельными выпусками, хотя доказательств этого и нет, но листы, набранные в 1850 г. (по крайней мере, в конце его) вошли только в сводный том, который увидел свет в 1851 г.

Что же представляет собой описанный О. Голдом вид? В протоколах заседаний Бостонского общества сказано следующее:

”MYTILUS TROSSULUS. T. parva, elongata, subarcuata, nitida, coracina, subtus cœrulea; umbonibus remotis excurvatis, 5-denticulatis; marginibus sub-parallelis; marginae ligamentali adscendente, recto, angulato; fastigio umbonali tumido, obtuso; intus cretato, limbo atro; cicatrice palleali lineari. Long. $1^{1}/_{4}$; alt. $1^{3}/_{5}$; lat. ½ poll. *Hab*. Killimook, Puget Sound, Oregon.

It is more slender and more cylindrical than *M. edulis*; the dorsal wing is less elevated, the posterior slope rectilinear; the color is more glossy jet-black and without radiations, and there is a difference in the form of the muscular impression” (Op. cit., p. 344).

В наши дни ни один систематик не станет читать латинский диагноз, поэтому его придется перевести, а заодно уж и дифференциальный диагноз, написанный по-английски. «MYTILUS TROSSULUS. Раковина небольшая, удлиненная, слегка изогнутая, блестящая, цвета воронова крыла, снизу синяя; макушки смещенные, искривленные, 5-зубчатые; края почти параллельны; лигаментный край хорошо выражен, прямой, угловатый; верхняя поверхность макушек вздутая, притупленная; изнутри меловая, с черной каймой; паллиальный отпечаток в виде линии. Длина 31.6 мм, высота 40.5 мм, толщина 12.6 мм. Место обитания: Киллимук, Пьюджет Саунд, Орегон.

[Раковина] более стройная и более цилиндрическая, чем у *M. edulis*; ее спинная часть менее возвышена, ее задний скос прямолинеен; цвет более глянцевитый и смоляно-черный, без лучей, и отличается форма мускульного отпечатка».

В этом диагнозе имеется явная опечатка в размерах, так как раковина, высота которой больше длины, никак не может быть более стройной и более цилиндрической, чем раковина *Mytilus edulis*. Действительно, высота раковины, измеренная по рисунку, опубликованному позже (Gould, 1856), составляет не $1^{3}/_{5}$, а просто $^{3}/_{5}$ дюйма, т. е., 15.9 мм (рис. 31). В остальном, учитывая чрезвычайную изменчивость мидий, этот диагноз равно подходит практически к любой из них.

Совершенно очевидно, что ни диагноз, ни изображение не позволяют надежно отличать *Mytilus trossulus* от *M. edulis*, поэтому эти виды были сведены в синоним (Soot-Ryen, 1955). Описанный О. Голдом вид был настолько прочно забыт, что О. А. Скарлато (1981) даже не приводит его в списке синонимов.

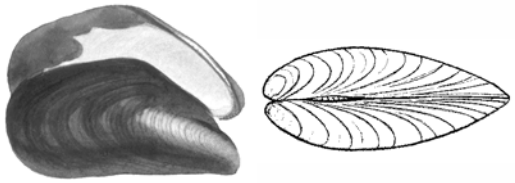


Рис. 31. *Mytilus trossulus*.
По: Gould, 1856.

Fig. 31. *Mytilus trossulus*.
After Gould, 1856.

В 80-х годах прошлого века было установлено, что северотихоокеанские мидии отличаются по ряду аллозимов от атлантических, и они были отнесены к *Mytilus trossulus* на основании того, что это – первое видовое название, недвусмысленно предложенное для мидии именно из Пацифики, как это следует из приведенного выше диагноза. При этом ни сам диагноз О. Голда, ни иллюстрации в его атласе 1856 г. не дают ни малейшего повода считать, что экземпляры, отличающие по аллозимам, идентичны тому материалу, на котором был описан рассматриваемый вид. Нет ничего удивительного в том, что ведущие специалисты по систематике двустворчатых моллюсков либо сводят этот вид в синоним с *M. edulis* (Soot-Ryen, 1955; Bernard, 1983), либо приводят диагноз, в корне отличный от диагноза О. Голда: «Раковина треугольная, вздутая, форма варьирует, часто увеличена в дорсальном направлении, как у *M. galloprovincialis*. Вентральная поверхность отчасти расширена в латеральном направлении; задний конец заостренный, часто искривлен. Замочная площадка от темной до светлой, искривлена. Отпечаток переднего аддуктора относительно невелик, отпечаток мускула-ретрактора биссуса сравнительно длинный, узкий. Длина до 90 мм» (Coan et al., 2000). При этом приведенное названными авторами изображение (фотография на табл. 23, op. cit., p. 158) неотличимо от *M. edulis* и совершенно не напоминает *M. galloprovincialis* на той же таблице. Рисунку в атласе О. Голда (Gould, 1856) этот диагноз тоже не соответствует. А. И. Буяновский (1992) приводит изображения пяти экземпляров тихоокеанских мидий, которые он определяет как *M. trossulus* и относит четырем экоморфам. Одни из них подходят под диагноз О. Голда, другие – под диагноз Ю. Коуэна с соавторами. Это с одной стороны говорит о высоком уровне изменчивости, а с другой о том, что названные диагнозы описывают эту форму неудовлетворительно.

Все, впрочем, согласны в том, что для того, чтобы надежно установить самостоятельность этого вида, требуются дополнительные исследования. Это понятно: систематики лучше других знают, что каждый раз, когда появляются новые методы изучения изменчивости, хорошо изученные и важные в хозяйственном отношении виды разбивают на сотни новых, от которых, когда проходит эйфория увлечения модными методиками, остается от силы один-два.

Воскрешение *Mytilus trossulus* потребовало поиска морфологических критериев, так как имеющиеся диагнозы не пригодны для надежного определения. В. Н. Золотарев и Н. М. Шурова (1997) видят такой критерий в том, что у тихоокеанских мидий вдоль лигамента имеется участок, где перламутровый слой не выражен, и на внутреннюю поверхность раковины выходит призматический. Этот участок выглядит как темная полоска. Такая полоска якобы прослеживается и на рисунке в упомянутой работе О. Голда (Gould, 1856, pl. 41, fig. 567). Как хорошо видно на репродукции рисунка О. Голда (см. рис. 31), никакой темной полоски вдоль лигамента там нет, а упомянутые авторы приняли за нее не слишком удачно нарисованный край раковины. Вообще рисунок в атласе 1856 г. далек от совершенства. Очень трудно,

например, поверить в то, что на типовом экземпляре О. Голда мускульный отпечаток начинался прямо от спинного края раковины. Вызывают также удивление и серьезные отличия в форме лигаментного края на правой и левой створках, равно как и то обстоятельство, что в диагнозе он назван *прямым*, что никоим образом не соответствует изображению.

Итак, ни диагноз в работе 1851 г., ни рисунок в атласе 1856 г. не дают никаких оснований для того, чтобы надежно отличать описанный О. Голдом вид от обычной съедобной мидии *M. edulis*. Несмотря на то, что темная полоска вдоль лигамента – весьма вариабельный признак, именно он и служил до самого последнего времени единственным конхиологическим отличием *M. trossulus.* А. И. Буяновский в качестве морфологического критерия предлагает рассматривать сочетание темной полоски вдоль лигамента с радиальными пигментными лучами на раковине (Buyanosky, 2000). По его данным, *M. trossulus* всегда имеет такую полоску и никогда не имеет лучей. Что же касается *M. edulis*, то у этого вида лучи наблюдаются почти всегда, а темная полоска, как правило, отсутствует. При этом надежным он считает не каждый признак в отдельности, а только их комбинацию. Очевидно, что по таким критериям невозможно определить каждый конкретный экземпляр, и установить видовую принадлежность можно только для выборки. Вместе с тем на фотографиях, приведенных в упомянутой выше книге Ю. Коуэна с соавторами, ни радиальной исчерченности у *M. edulis*, ни темной полоски вдоль лигаментного края у *M. trossulus* различить не удается.

Поскольку надежного морфологического критерия, который позволил бы различать атлантических и тихоокеанских мидий, пока не найдено, многие исследователи пытаются его отыскать. Это иногда рождает совершенно фантастические приемы. В качестве примера можно привести индекс, предложенный Дж. П. А. Гарднером и Р. Дж. Томпсоном (Gardner, Thompson, 2001). В обозначениях, принятых в данной работе, этот индекс выражается формулой

$$J = \lg(b + 1)^{\lg(h + 1)}.$$

Авторы указывают, что при $J < 290$, изучаемый экземпляр следует отнести к *Mytilus trossulus*, при $J > 350$ – к *M. edulis*, а при промежуточных значениях индекса – к их гибридам. Остается совершенно непонятно, как был построен этот показатель, какова его размерность и как им пользоваться. Ясно, что для всех мидий с толщиной раковины 9 мм $J = 1$ вне зависимости от их формы. Зная соотношение толщины раковины мидии к ее высоте, несложно рассчитать, что для получения значения предложенного авторами индекса, равного 350, необходимо, чтобы толщина исследуемых моллюсков превышала 10 м, а высота – 15. При этом авторы заявляют, что предложенный ими показатель замечательно надежен, а ранее использовавшиеся индексы, основанные на 10 измерениях различных конхиологических параметров, совершенно не способны дать лучшие результаты. Базируясь на определениях, полученных этим удивительным экспресс-методом, авторы изучают физиологические различия нескольких популяций.

Как уже было сказано, Ф. Бернард (Bernard, 1983) считает *Mytilus trossulus* синонимом *M. edulis*. Это находит подтверждение в том, что указанные формы легко скрещиваются и дают вполне плодовитое потомство. Ю. Коуэн с соавторами отмечают, что *M. trossulus* морфологически не отличим от *M. galloprovincialis* (что пребывает в удивительном несогласии с приводимыми ими на табл. 23 фотографиями) и, возможно, их следует свести в синоним. Они высказывают также предположение, что *M. galloprovincialis* был интродуцирован в Пацифику в составе обрастания судов после 1900 г. и указывают, что для того, чтобы надежно установить видовую самостоя-

тельность этой формы, требуются дальнейшие исследования (Coan et al., 2000)[1]. С некоторой степенью надежности удается определить *M. trossulus* с помощью биохимических методов. Такая работа была проведена (Мак-Дональд и др., 1990), и было показано, что беломорские мидии по ряду локусов близки к тем, которые были собраны на атлантическом побережье США и в Балтийском море у берегов Дании (мидии, собранные у берегов Финляндии оказались ближе к тихоокеанским, чем к атлантическим). При этом они в одинаковой степени отличались от тихоокеанских и средиземноморских экземпляров. К аналогичным выводам пришел и А. В. Жирмунский (1988) на основе изучения клеточной теплоустойчивости мидий из различных регионов Мирового океана.

Нисколько не сомневаясь в надежности результатов, полученных Дж. Х. Мак-Дональдом с соавторами и А. В. Жирмунским, мы все же не склонны придавать выделенным группам выборок видовой статус, более склоняясь к мнению Ф. Бернарда и Ю. Коуэна с соавторами. Популяции, обитающие на столь значительном расстоянии, и не могут не различаться между собой по ряду признаков, что еще не говорит об их видовой самостоятельности. Для выделения видов, на наш взгляд, требуются более веские основания, чем изменчивость в строении нескольких белков или вариации окраски и структуры арагонита в области лигамента. Мы убеждены, что если бы аналогичному анализу были подвергнуты другие виды, то и для них были бы найдены не меньшие различия. Мы склонны считать, что обнаруженные отличия говорят о наличии у *Mytilus edulis* нескольких подвидов, и не более того. Все, что мы знаем об этом виде, говорит о высоком уровне его полиморфизма. Подтверждением этому служит обнаружение экземпляров с темной полоской вдоль лигамента и в Балтике, и в северных морях. Мидии с их очень широкой изменчивостью дают основания для описания сколь угодно большого количества видов, в чем несложно убедиться, просмотрев списки синонимов в любой работе по их систематике. Совершенно неудивительно поэтому, что многочисленные виды рода *Mytilus*, описанные такими классиками малакологии, как Т. Пеннэнт, Ж. Б. П. А. де Ламарк, А. Д'Орбиньи, О. Голд, Л. А. Рив, У. Г. Долл и многими другими, давно сведены в синоним с *Mytilus edulis* (Soot-Ryen, 1955).

Обнаружив на материале Белого и Баренцева морей несколько экземпляров с темной полоской вдоль лигамента, В. Н. Золотарев и Н. М. Шурова (1997) пришли к выводу, что этот вид проник и в моря европейского севера. Эти взгляды подвергаются сомнению А. И. Буяновским (Buyanosky, 2000) и с его выводами следует согласиться. Этот же автор в более поздней работе (2002) высказывает мнение, что мидии, обитающие по обоим берегам Атлантического океана и в его морях, включая Балтийское, и доходящие в Северном Ледовитом океане до Карского моря принадлежат к виду *Mytilus edulis*. Что же касается *M. trossulus*, то по его данным этот вид встречается в Тихом океане, а в Арктике не распространяется на запад дальше Восточно-Сибирского моря. На атлантическом побережье в районе Гудзонова залива и Ньюфаундленда оба вида обитают совместно. Следовательно, судя по результатам исследований А. И. Буяновского, нет оснований утверждать, что *M. trossulus* может быть обнаружен в Белом море, даже если видовая самостоятельность этой формы и будет когда-нибудь надежно доказана. Ни по конхиологическим (Buyanovsky, 2000), ни по физиологическим (Жирмунский, 1988), ни по биохимическим признакам (Мак-Дональд и др., 1990) для этого нет никаких оснований.

[1] Если принять ту точку зрения, что *M. trossulus* – синоним *M. galloprovincialis*, а последний вид вселился в Тихий океан после 1900 г., то остается совершенно неясным, что же описал О. Голд за полвека до этого.

Bathyarca glacialis (Gray). В работе И. И. Месяцева (1927) указано, что этот вид отмечен в районе м. Вепревский. На этом основании К. М. Дерюгин (1928) включил его в свой список беломорских двустворок. Однако ни до, ни после, ни живые экземпляры, ни отдельные створки в субфоссильном состоянии найдены в Белом море не были, и ни один автор больше об этом виде не упоминает. Надо полагать, что в рабочие записи И. И. Месяцева вкралась ошибка, и на самом деле этот вид в Белом море не встречается.

Lyonsia schimkewitschi Derjugin, Gurjanova. Вид описан К. М. Дерюгиным и Е. Ф. Гурьяновой (1926) и считался ими эндемиком Белого моря (Дерюгин, 1928). Несмотря на поддержку видового статуса этой формы Н. Однером, на которую ссылается К. М. Дерюгин (1928), все последующие исследователи – за исключением, пожалуй, Л. А. Кудерского (1961, 1966) – даже не проводя, насколько нам известно, ревизии рода, считали его младшим синонимом *L. arenosa*. Сравнение материалов по этим видам, хранящимся в коллекции ЗИН РАН, полностью подтвердило это мнение (Федяков, 1986).

Macoma torelli (Steenstrup) (Наумов и др., 1987) обнаружен лишь однажды в северной части Воронки, севернее океанографической границы Белого моря при солености свыше 32‰, в зоне распространения баренцевоморских вод. Поскольку в данной работе за биогеографическую границу Белого моря принята линия, соединяющая устье Поноя с м. Лудоватым, мы исключаем этот вид из состава беломорской малакофауны.

Zirphaea crispata (Linnaeus) (Сент-Илер, 1906; Дерюгин, 1928) живым в Белом море до сих пор не найден[1]. Правда, в окаменевшей глине на берегах Двинского залива выше уровня прилива можно найти ходы с некрупными субфоссильными раковинами внутри (*наши наблюдения*). Это, однако, не может считаться основанием для включения этого вида в состав фауны Белого моря. Скорее всего, эти раковины сохранились со времен микулинского межстадиала между днепровским и валдайским оледенениями, так как в голоценовых отложениях Белого моря этот моллюск не отмечен.

Mya (Mya) pseudoarenaria (Schlesch) (Скарлато, 1981; Galkin, Voronkov, 2001). Изменчивость этого вида полностью укладывается в индивидуальную изменчивость *M. (Mya) truncata* (Ockelmann, 1958), что подтверждается и нашими наблюдениями.

[1] Когда книга была уже подготовлена к печати, Л. П. Флячинская любезно сообщила автору, что в планктоне губы Чупы ею обнаружены личинки двустворчатых моллюсков сем. Pholadidae, предположительно *Zirphaea crispata.*

Глава 5
ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ОБИЛИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Многолетняя и сезонная динамика показателей обилия в плотных поселениях двустворчатых моллюсков

Давно замечено, что у тех видов двустворчатых моллюсков, которые образуют плотные поселения, часто наблюдается циклические изменения плотности и биомассы. Таковы *Mytilus edulis*, *Macoma balthica* и *Mya arenaria* (Луканин и др., 1986, *а*; Максимович и др., 1991, *а*; Герасимова, 2000, 2001). Трудности в проведении постоянных многолетних исследований в сублиторали, скорее всего, являются причиной того, что в этом отношении лучше изучены литоральные виды, однако циклические флюктуации показателей обилия отмечены также и у таких из них, как *Yoldia hyperborea*, *Serripes groenlandicus* и *Macoma calcarea* (Герасимова, 2000, 2001). Из названных форм в сублиторали под длительным наблюдением находилась мидия в губах Падан, Умба и Княжая (Луканин и др., 1986, *а*, *б*, 1989, 1990; Луканин, 1990). Кроме того, отмечено, что в плотных поселениях названных моллюсков, помимо периодического роста и падения плотности и биомассы, наблюдается и периодичность в оседании молоди (Луканин и др., 1986, *а*, *б*, 1889, 1990; Максимович и др., 1991; Maximovich, Guerassimova, 2003; наши наблюдения в губах Сельдяная и Медвежья). Это обстоятельство приводит к циклическим изменениям демографического вектора, причем во многих случаях младшие возрастные когорты либо совсем не представлены в пробах, либо по численности они сильно уступают старшим возрастам. Между тем, для *r*-стратегов, каковыми и являются двустворчатые моллюски, для каждой пробы ожидается гиперболически убывающий демографический вектор. В литературе, однако, можно найти сообщения об аномальной демографической структуре, которая характеризуется тем, что поселение представлено только крупными экземплярами[1]. Такие случаи отмечены у целого ряда видов (Comely, 1978; Brown, Seed, 1978; Максимович, 1985, *а*, *б*; Луканин и др., 1986, *а*, *б*, 1889, 1990; Луканин, 1990; Brey et al., 1990; Максимович и др., 1991; Maximovich, Guerassimova, 2003; Anwar et al., 1990; Jensen, 1992; Хайтов, Николаева, 1999; Герасимова, 2001; Буяновский, 2004 и др.),

[1] Отсутствие молоди возраста 0+ в поселениях *Mya arenaria* отмечают также Г. А. Шкляревич и И. Б. Щербакова (2005). Эти данные вызывают сомнения, так как моллюски оседания текущего года свободно проходят сквозь сито с размером ячеи 1 мм, которое применялось работе. Эти же авторы в качестве одной из причин дефицита молоди в поселениях данного вида называют выедание ее птицами – чайками *Larus argentatus* и *L. canis*, куликами *Haemotopus ostralegus* и *Arenaria interpres* и даже журавлями, а также рядом рыб и морскими звездами *Asterias rubens*. Учитывая то обстоятельство, что питание организмами размером всего несколько миллиметров для таких крупных животных как чайки и журавли энергетически невыгодно, а также то, что бóльшая часть названных видов не добывает пищу, выкапывая ее из грунта, к этой гипотезе не следует относиться серьезно.

что иногда объясняют ошибками в методике сбора материала (Seed, 1976), а иногда – угнетенным состоянием популяции.

Так, С. О. Сергиевский с соавторами (1991) демографическую структуру поселения видов рода *Littorina*, если в нем не обнаруживается молоди, называет *депрессивной*. Однако мы часто встречаем хорошо развитые поселения с высокой биомассой, не обнаруживающие никаких признаков угнетения, в которых, тем не менее, не находим молоди. В процессе наших исследований, помимо уже названных видов, часто встречались подобные поселения *Chlamys islandica*, *Modiolus modiolus*, *Tridonta borealis* и *Portlandia arctica*. Все эти виды образуют плотные поселения. Аналогичные наблюдения есть и у других исследователей (Хайтов, 1999; Гудимов, 2000; Э. Е. Кулаковский, *устное сообщение*; Е. А. Нинбург, *устное сообщение*). Складывается впечатление, что оседание молоди в той иной степени зависит от плотности поселения двустворчатых моллюсков, по крайней мере у таких, которые образуют достаточно плотные скопления. Зависимость пополнения популяции молодью от плотности показана для многих видов, в основном насекомых и различных позвоночных. Особенно подробно эта зависимость исследовалась на примере птиц, так как учет гнезд позволяет определять плотность этих животных с весьма высокой точностью, а размеры кладок дают хорошее представление о плодовитости (подборку фактов см., например, Дажо, 1975; Одум, 1975; Смит, 1976; Максимов, Ердаков, 1985). На морских беспозвоночных, насколько нам известно, подобные работы проводились относительно мало (Möller, 1986; ´Olafsson, 1989; André, Rosengerg, 1991). Скорее всего, это связано со значительными методическими трудностями.

Между тем в предположении, что взрослые двустворчатые моллюски могут препятствовать оседанию спата, нет ничего невероятного. Хотя К.-П. Гюнтер (Günther, 1994) и не обнаруживает зависимости оседания молоди от наличия взрослых особей *Mya arenaria* на литорали Северного моря, для других случаев можно привести ряд фактов, косвенно подтверждающих такую гипотезу. Так, во время проведения наших многолетних наблюдений над мидиевыми банками, о которых говорилось выше (Луканин и др., 1986 , *б*, 1989, 1990), было замечено, что на различные субстраты, находящиеся над банкой на расстоянии приблизительно до 10 см ото дна, молодь мидий совершенно не садится, в то время как выше субстраты бывали плотно покрыты спатом (Луканин и др., 1986). К сожалению, мы тогда не провели точной количественной регистрации этого явления. По наблюдениям В. М. Ведерникова (1985) в ряде беломорских губ плотность спата в центре мидиевого поселения существенно ниже, чем на периферии банки. Этот автор объясняет данное явление влиянием взрослых моллюсков на оседание молоди. Помимо этого, как уже было сказано, в плотных поселениях целого ряда видов во время наших исследований молодь или совсем не встречалась, или встречалась весьма редко. Подобные наблюдения, как отмечалось выше, есть и у наших коллег. Аналогичное явление замечено и на экспериментальных установках по искусственному выращиванию мидий (В. В. Халаман, *устное сообщение*). Неясно, чем обусловлены упомянутые факты. Можно предположить, что они объясняются несколькими причинами. Возможно, что выделяющиеся в воду метаболиты взрослых моллюсков служат репеллентами для оседающей молоди (Луканин и др., 1985, 1986, 1990). Не исключено также, что взрослые моллюски, профильтровывая значительные объемы воды, либо используют личинок как пищевой объект, либо просто заключают их в псевдофекалии, захоранивая их таким образом в слое осадков, накапливающемся под поселением (Woodin, 1976; André, Rosenberg, 1991; Jensen, 1992; André et al., 1993). Наконец, не исключено, что оседанию молоди препятствуют изменения биотопа, вызванные жизнедеятельностью взрослых особей (Луканин и др., 1985). Все эти предположения требуют экспериментальной проверки.

Как было сказано выше (глава 1), в течение последних девятнадцати лет в двух небольших губах вблизи ББС ЗИН РАН проводятся наблюдения над литоральной фауной. Собранный материал позволяет проследить многолетнюю и сезонную динамику показателей обилия двух видов двустворчатых моллюсков – *Macoma balthica* и *Mya arenaria*. В течение всего времени наблюдений биомасса *Macoma balthica* на литорали Сельдяной губы увеличивалась, причем относительно медленный ее подъем в 1999 г. сменился более интенсивным (рис. 32). Скорее всего, это связано с необычно обильным оседанием молоди летом 1998 г., что хорошо прослеживается на графике динамики плотности поселения этого вида (рис. 33). Интересно, что по результатам компонентной фильтрации временно́го ряда биомасс этого вида надежно выявляется только основной тренд, а на долю остальных остается недостаточно объясненной дисперсии. Таким образом, можно констатировать, что ни сезонная динамика, ни какие-либо другие короткие временны́е циклы на имеющемся материале не прослеживаются. Длительные циклы, если они и есть, не могут быть описаны из-за недостаточного времени проведения наблюдений. Что же касается динамики плотности поселения, то ее основной тренд близок к тому, что было показано для биомассы. Помимо этого, компонентная фильтрация позволяет выделить еще два тренда (рис. 34). Один из них – сезонный. На графике хорошо видно, что пики плотности поселения приходятся на осень, а минимумы – на весну. Это говорит о том, что максимум смертности приходится на время распаления льда и зимне-весеннего опреснения. Второй тренд, отражающий колебания плотности поселения приблизительно трехлетней длительности, четко выражен только в период с 1993 по 2003 гг. Не исключено, что он отражает периодичность в выживании осевшего спата и при низкой плотности поселения не выявляется.

Динамика показателей обилия *Macoma balthica* на литорали Медвежьей губы в общих чертах напоминает таковую в Сельдяной губе (рис. 35–37), с той лишь разницей, что оба показателя в Медвежьей губе в среднем несколько ниже, а сезонный тренд динамики плотности поселения не выявляется. Как биомасса, так и плотность в этом месте в течение большей части времени наблюдений (так же, как это было в Сельдяной губе) повышались, однако в последние годы наметилась тенденция к их снижению (см. рис. 35). Не исключено, что это отражает долговременный цикл, для надежного выявления которого времени проведения наблюдений явно недостаточно.

Массовое оседание спата в 1998 г. наблюдалось и в Медвежьей губе (см. рис. 36). Выявляется и короткий, 3–4-летний цикл плотности поселения (см. рис. 37).

Неравномерность в оседании молоди и нестабильность ее выживания приводят к тому, что в поселениях *Macoma balthica* часто наблюдается динамика возрастного вектора, близкая к той, что была нами описана для *Mytilus edulis* (*см. раздел об этом виде в систематической части*). Это было со всей очевидностью показано Н. В. Максимовичем с соавторами (1991) для поселения в губе Чупа неподалеку от биостанции Санкт-Петербургского университета. В тоже время Н. Л. Семенова (1970, 1983, *б*) на беломорской литорали в районе биостанции Московского университета, С. Анкар (Ankar, 1980) в северной Балтике и К.-П. Гюнтер на литорали Северного моря (Günther, 1994) обнаружили гиперболически убывающие демографические векторы в поселениях этого вида. Скорее всего, это говорит о том, что так же, как это имеет место в случае с мидией, пути развития поселений во многом зависят от локальных условий.

Второй вид двустворчатых моллюсков, по которому в нашем распоряжении имеется материал, отражающий многолетнюю и сезонную динамику показателей обилия,– *Mya arenaria*. Многолетний тренд биомассы этого вида, обнаруженный в поселении из Сельдяной губы (рис. 38), явно превышает 10 лет, но определить его про-

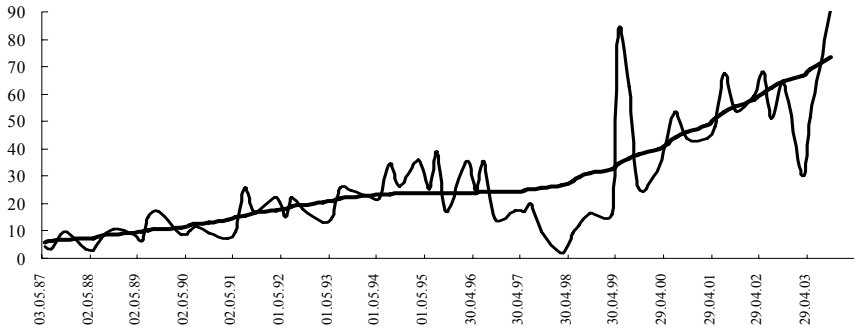


Рис. 32. Динамика биомассы *Macoma balthica* в Сельдяной губе.
Исходные данные (*тонкая линия*) и основной тренд (*толстая линия*). *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – биомасса, г/м^2.

Fig. 32. Dynamics of biomass in *Macoma balthica* from the Seldyanaya Bay.
Thin line – original data, *thick line* – general trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – biomass (g/m^2).

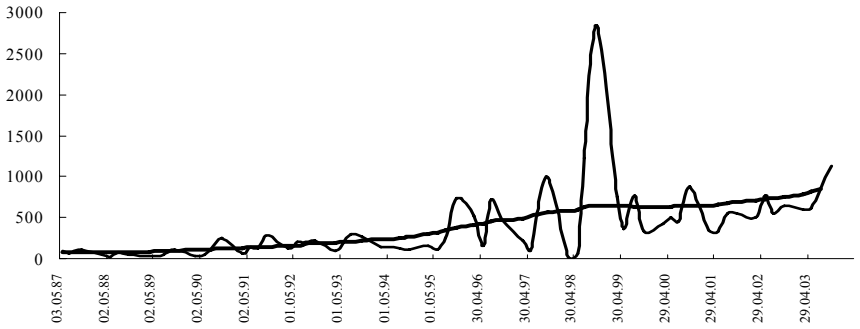


Рис. 33. Динамика плотности поселения *Macoma balthica* в Сельдяной губе.
Исходные данные (*тонкая линия*) и основной тренд (*толстая линия*). *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – плотность поселения, экз./м^2.

Fig. 33. Dynamics of density in *Macoma balthica* from the Seldyanaya Bay.
Thin line – original data, *thick line* – general trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – density (specimen/m^2).

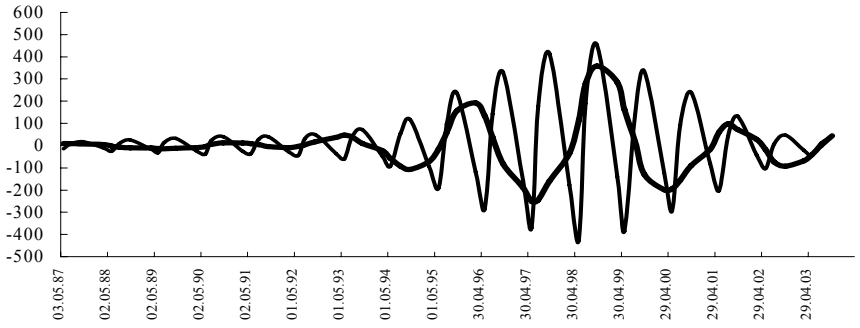


Рис. 34. Динамика плотности поселения *Macoma balthica* в Сельдяной губе.
Сезонный тренд (*тонкая линия*) и нециклический тренд (*толстая линия*). *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – плотность поселения, экз./м^2.

Fig. 34. Dynamics of density in *Macoma balthica* from the Seldyanaya Bay.
Thin line – seasonal trend, *thick line* – non cyclic trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – density (specimen/m^2).

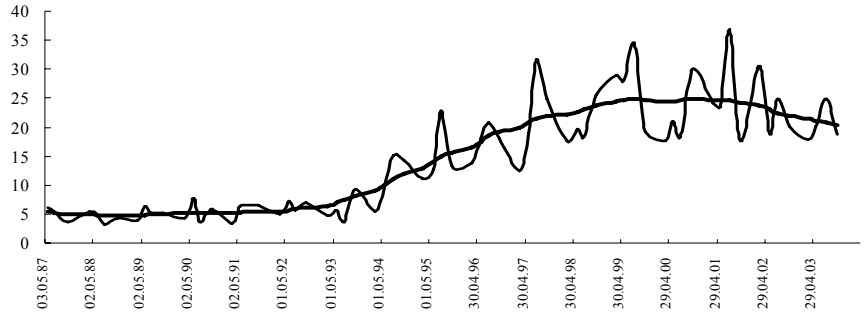


Рис. 35. Динамика биомассы *Macoma balthica* в Медвежьей губе.
Исходные данные (*тонкая линия*) и основной тренд (*толстая линия*). *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – биомасса, г/м^2.

Fig. 35. Dynamics of biomass in *Macoma balthica* from the Medvezhya Bay.
Thin line – original data, *thick line* – general trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – biomass (g/m^2).

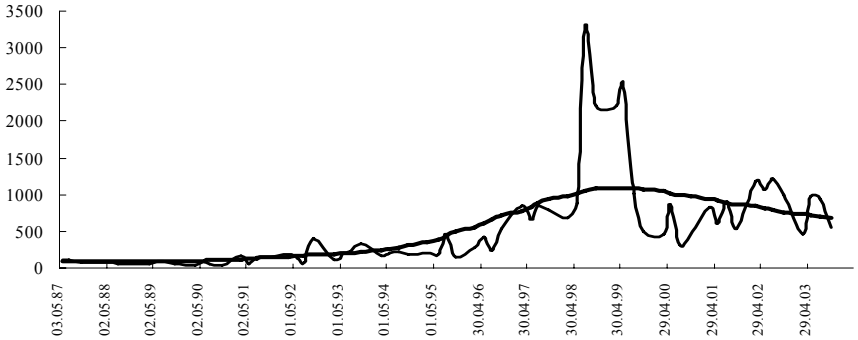


Рис. 36. Динамика плотности поселения *Macoma balthica* в Медвежьей губе.
Исходные данные (*тонкая линия*) и основной тренд (*толстая линия*). *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – плотность поселения, экз./м^2.

Fig. 36. Dynamics of density in *Macoma balthica* from the Medvezhya Bay.
Thin line – original data, *thick line* – general trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – density (specimen/m^2).

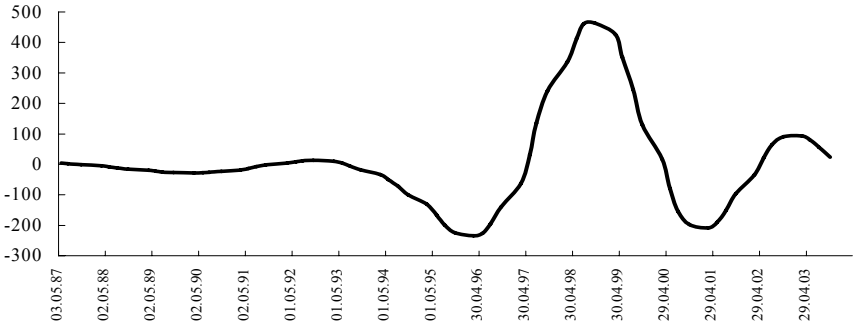


Рис. 37. Динамика плотности поселения *Macoma balthica* в Медвежьей губе.
Нециклический тренд. *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – плотность поселения, экз./м^2.

Fig. 37. Dynamics of density in *Macoma balthica* from the Medvezhya Bay.
Non cyclic trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – density (specimen/m^2).

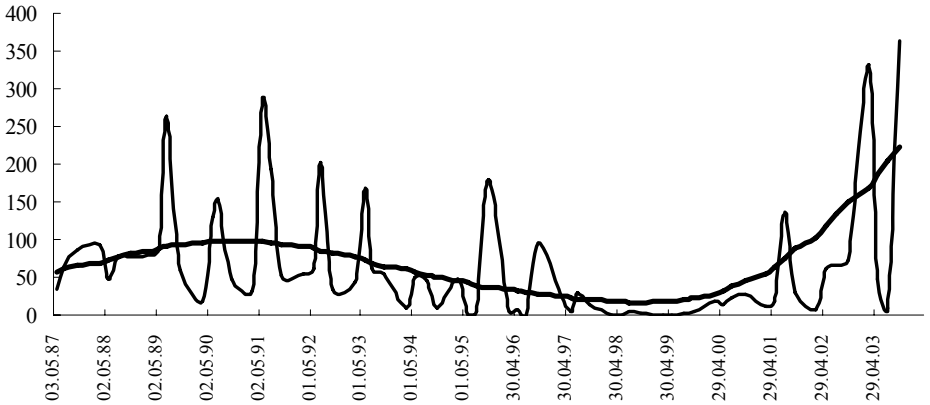


Рис. 38. Динамика биомассы в *Mya arenaria* Сельдяной губе.
Исходные данные (*тонкая линия*) и основной тренд (*толстая линия*). *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – биомасса, г/м^2.

Fig. 38. Dynamics of biomass in *Mya arenaria* from the Seldyanaya Bay.
Thin line – original data, *thick line* – general trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – biomass (g/m^2).

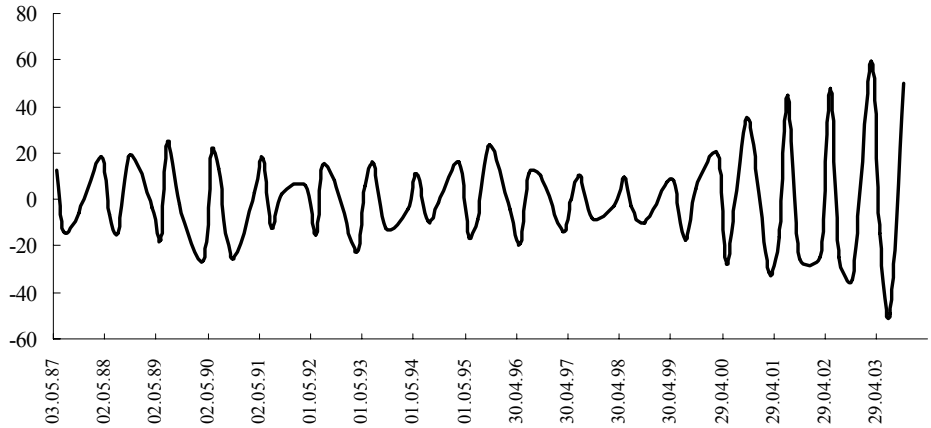


Рис. 39. Динамика биомассы в *Mya arenaria* Сельдяной губе.
Сезонный тренд. *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – биомасса, г/м^2.

Fig. 39. Dynamics of biomass in *Mya arenaria* from the Seldyanaya Bay.
Seasonal trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – biomassa (g/m^2).

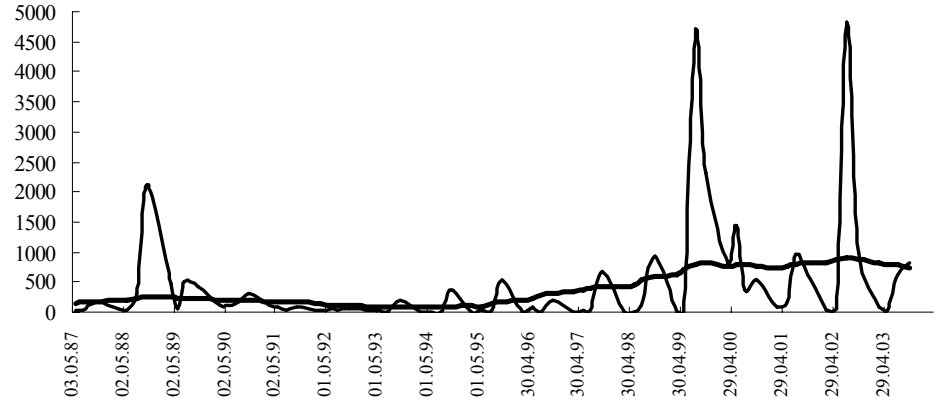


Рис. 40. Динамика плотности поселения в *Mya arenaria* Сельдяной губе.
Исходные данные (*тонкая линия*) и основной тренд (*толстая линия*). *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – плотность поселения, экз./м^2.

Fig. 40. Dynamics of density in *Mya arenaria* from the Seldyanaya Bay.
Thin line – original data, *thick line* – general trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – density (specimen/m^2).

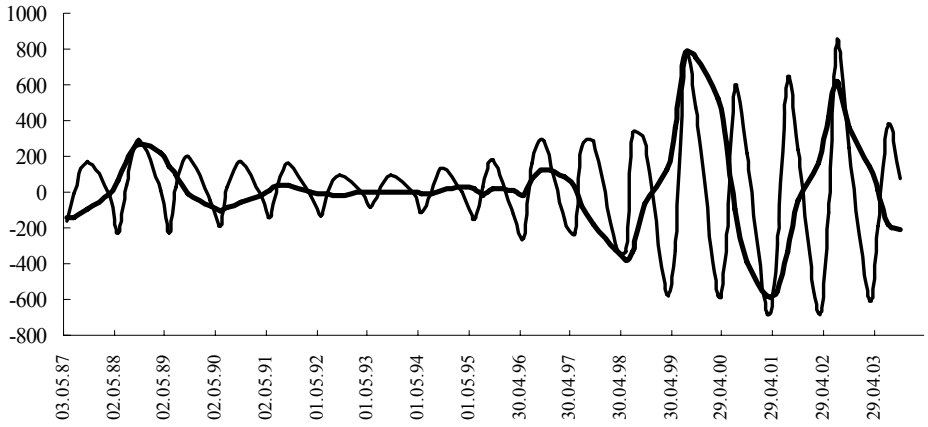


Рис. 41. Динамика плотности поселения в *Mya arenaria* Сельдяной губе.
Сезонный (*тонкая линия*) и нециклический тренды (*толстая линия*). *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – плотность поселения, экз./м^2.

Fig. 41. Dynamics of density in *Mya arenaria* from the Seldyanaya Bay.
Thin line – seasonal trend, *thick line* – non cyclic trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – density (specimen/m^2).

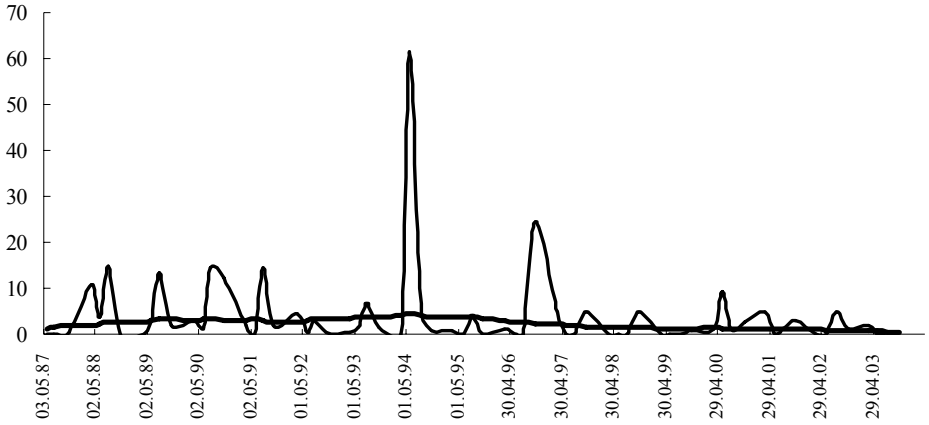


Рис. 42. Динамика биомассы в *Mya arenaria* Медвежьей губе.
Исходные данные (*тонкая линия*) и основной тренд (*толстая линия*). *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – биомасса, г/м^2.

Fig. 42. Dynamics of biomass in *Mya arenaria* from the Medvezhya Bay.
Thin line – original data, *thick line* – general trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – biomass (g/m^2).

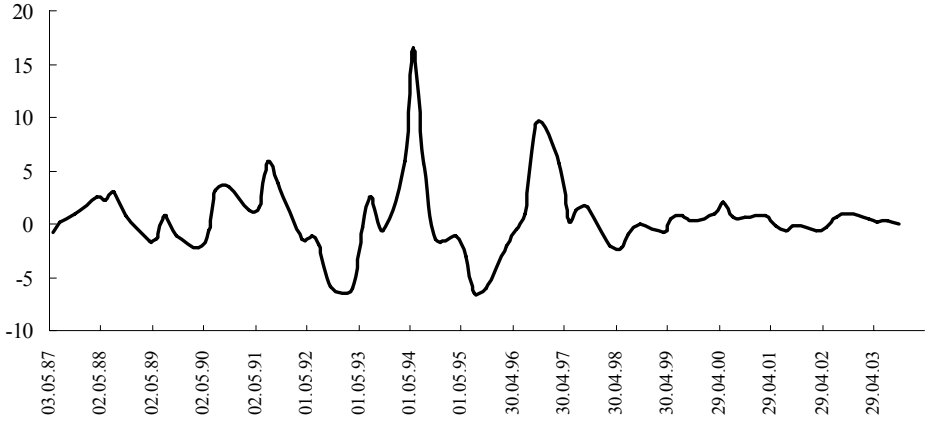


Рис. 43. Динамика биомассы в *Mya arenaria* Медвежьей губе.
Нециклический тренд. *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – биомасса, г/м^2.

Fig. 43. Dynamics of biomass in *Mya arenaria* from the Medvezhya Bay.
Non cyclic trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – biomass (g/m^2).

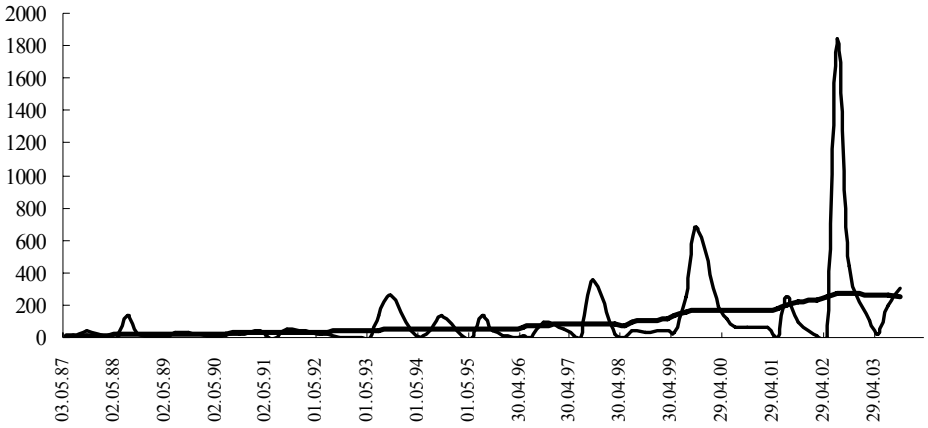


Рис. 44. Динамика плотности поселения в *Mya arenaria* Медвежьей губе.
Исходные данные (*тонкая линия*) и основной тренд (*толстая линия*). *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – плотность поселения, экз./м^2.

Fig. 44. Dynamics of biomass in *Mya arenaria* from the Medvezhya Bay.
Thin line – original data, *thick line* – general trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – density (specimen/m^2).

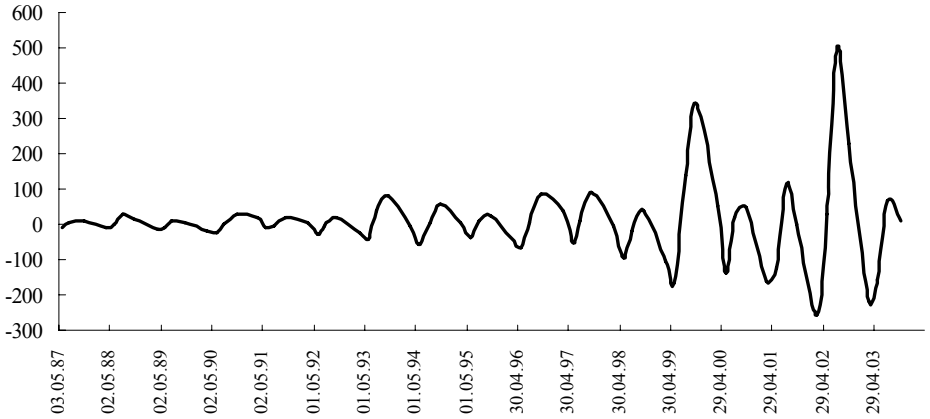


Рис. 45. Динамика плотности поселения в *Mya arenaria* Медвежьей губе.
Сезонный тренд. *По оси абсцисс* – время, *по оси ординат* – плотность поселения, экз./м^2.

Fig. 45. Dynamics of biomass in *Mya arenaria* from the Medvezhya Bay.
Seasonal trend. *X-axis* – time, *Y-axis* – specimen (g/m^2).

должительность более точно не представляется возможным, так как времени проведения наблюдений для этого явно недостаточно. Можно только отметить, что с 1987 г. (начало наблюдений) до 1990 г. биомасса мии в среднем возрастала, затем начала падать, достигла минимума в 1999 г., а в настоящее время снова растет. Если считать, что циклическое изменение биомассы этого вида имеет синусоидальный характер, то продолжительность цикла можно с некоторой осторожностью оценить приблизительно в 18–20 лет. Сезонный тренд (рис. 39) выявляется довольно уверенно, однако его минимумы и максимумы не имеют регулярной привязки к определенным сезонам. Скорее всего, это говорит о том, что скорость роста молоди зависит в значительной степени от условий конкретного года.

Что касается динамики плотности поселения *Mya arenaria* в Сельдяной губе (рис. 40), то максимумы и минимумы основного тренда этого показателя опережают таковые биомассы приблизительно на 5 лет, что не должно вызывать удивления. В общем можно сказать, что и в этом случае с некоторой долей вероятности предсказывается 18 – 20-летний цикл. Помимо этого в последние годы удается проследить и другой, более короткий цикл, продолжающийся около 3 лет. Насколько он надежен, покажут будущие исследования. Что же касается сезонного цикла плотности поселения (рис. 41), то он достаточно регулярен и прослеживается на протяжении всего времени проведения наблюдений. Его минимумы и максимумы весьма стабильно приходятся на гидрологическую весну и гидрологическую осень так же, как это имеет место у *Macoma balthica* (см. рис. 41). Надо полагать, что и вызывается это сходными причинами.

В Медвежьей губе основной тренд динамики биомассы не демонстрирует заметной изменчивости (рис. 42), зато достаточно надежно выявляется цикл, приблизительно трехлетней периодичности (рис. 43).

Плотность поселения этого вида монотонно, хотя и весьма незначительно, растет на протяжении всего времени наблюдений (рис. 44), и выявить какие-либо циклические колебания этого показателя, долговременные или краткосрочные, не удается. Зато без труда обнаруживается достаточно регулярный сезонный цикл, сходный с таковым для поселения в Сельдяной губе (рис. 45). Таким образом, в названных поселениях *Mya arenaria* преобладают несколько иные демографические процессы, чем те, что описаны Н. В. Максимовичем и А. В. Герасимовой для популяций из заливов Сухая салма и Лебяжья губа (Maximovich, Guerassimova, 2003). Динамика, сходная с той, что отмечена в губах Сельдяная и Медвежья, обнаружена в эстуарии р. Хэмптон-Брук (штат Нью-Гэмпшир), причем там наблюдается четкая 14-летняя периодичность в оседании молоди (Kinner, Shipman, 1985).

Модель динамики показателей обилия в плотном поселении двустворчатых моллюсков

Хотя у нас нет фактического материала, который позволил бы однозначно ответить на вопрос, почему в ряде случаев мы сталкиваемся с аномальным демографическим вектором, можно построить модель развития плотного поселения двустворчатых моллюсков, которая учитывала бы возможность снижения плотности спата пропорционально обилию взрослых, а работу модели проверить фактическими данными, пусть и немногочисленными.

Рассмотрим произвольно выбранную точку в поселении двустворчатых моллюсков. Демографический вектор в момент времени $t + 1$ представляет собой произведение демографического вектора в момент времени t и переходной матрицы Лесли (Leslie, 1945, 1948; Уильямсон, 1975):

$$\begin{bmatrix} n_{1,t+1} \\ n_{2,t+1} \\ n_{3,t+1} \\ \dots \\ n_{m,t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & \dots & F_{m-1} & F_m \\ P_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & P_{m-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_{1,t} \\ n_{2,t} \\ n_{3,t} \\ \dots \\ n_{m,t} \end{bmatrix}, \qquad (13)$$

где $n_{i,t}$ – численность особей i-го возраста в момент времени t, F_i – плодовитость самки i-го возраста, P_i – вероятность самки i-го возраста дожить до возраста $i + 1$, t – текущий возраст, m – предельный возраст.

Отсюда

$$n_{i+1,t+1} = P_{i,t} n_{i,t}. \qquad (14)$$

Для массовых беломорских двустворчатых моллюсков личиночный пул (или количество молоди, готовой осесть на подходящий субстрат, что для построения модели не имеет значения) заведомо избыточен (Максимович, 2004) и в общем случае не зависит от пополняемого поселения, поэтому нас не будут интересовать величины F. Положим их равными нулю для неполовозрелых особей и равными единице для половозрелых.

Займемся вычислением величины P.

До сих пор функции, описывающие дифференциальную смертность живых организмов, не разработаны, поэтому в биологической литературе для этой цели чаще всего используется распределение Вейбулла, которое описывает интенсивность отказов различных устройств (см., например, Барлоу, Прошан, 1969). Это распределение достаточно удобно и широко используется в технике, но его теоретическое обоснование не базируется на биологических предпосылках. Параметры функции, описывающей распределение Вейбулла, затруднительно вычислить аналитически из фактических данных, но главный ее недостаток заключается том, что они не объяснимы с точки зрения биологических особенностей видов.

Эти соображения положены в основу попытки подобрать другую функцию, которая описывала бы вероятность экземпляра определенного возраста дожить до следующего сезона размножения.

Представим себе, что общая дифференциальная смертность M складывается из двух противоположных по смыслу процессов. Один из них – снижение с возрастом детской дифференциальной смертности M_j из-за увеличения сопротивляемости организма, которая возрастает за счет увеличения размеров, приобретения иммунитета и др. Второй процесс – увеличение случайной дифференциальной смертности M_r за счет случайных причин. Половым созреванием и старением с их функциональными и биохимическими перестройками пренебрежем. Так как оба процесса несовместны,

$$M = M_j + M_r. \qquad (15)$$

Предположим, что первый процесс идет так, что за каждый год смертность падает в определенное число раз. В этом случае снижение дифференциальной смертности с возрастом будет равно

$$M_{j,t+1} = M_{j,t}/\mu, \qquad (16)$$

где μ – коэффициент ежегодного снижения детской дифференциальной смертности.

Предположим далее, что удельный прирост случайной дифференциальной смертности постоянен. Тогда рост случайной смертности будет описываться логистическим законом. Поскольку его асимптота равна единице, то в рекуррентной форме

$$M_{r,t+1} = \frac{M_{r,t} e^{\lambda}}{1 + \left(e^{\lambda - 1}\right) M_{l,t}}, \qquad (17)$$

где λ – коэффициент удельного прироста случайной дифференциальной смертности. При этом значение $M_{г,t}$ при $t = 1$ будет означать вероятность гибели в момент рождения или (в нашем конкретном случае) оседания.

Так как вероятность дожить до следующего возраста P равна $1 - M$,

$$P_{t+1} = 1 - \left[\frac{M_{j,t}}{\mu} + \frac{M_{r,t} e^{\lambda}}{1 + \left(e^{\lambda - 1}\right) M_{r,t}} \right], \qquad (18)$$

где $0 \le P \le 1$, поэтому при $M_г = 1$ $M_j = 0$. Значения P будем подставлять в диагональ переходной матрицы Лесли.

Полученная функция достаточно гибка и удобна. Она базируется на обоснованных биологических допущениях, и ее параметры имеют биологическое объяснение. Аналитическое нахождение ее параметров тоже затруднено, но это ведь не останавливает использование распределения Вейбулла. В случае же предложенной функции ее параметры несложно подобрать эмпирически, исходя из биологических особенностей моделируемого вида.

Предположим, что на единицу площади субстрата может осесть N метаморфизировавших личинок. Эта величина будет показывать максимально возможное количество осевшего спата. Предположим далее, что количество реально осевшего спата есть функция биомассы взрослых особей в поселении. У нас нет никаких данных, которые позволили бы подобрать вид этой функции, поэтому несколько условно воспользуемся для расчетов степенной функций вида

$$N_t = N - cB_{ad}^{\ f}, \qquad (19)$$

где $N_t \le N$ – количество спата, способное осесть в данном поселении в момент времени t, B_{ad} – биомасса взрослых особей в поселении, т. е. таких, для которых мы положили $F = 1$, c и f – коэффициенты. Поскольку у нас нет фактических данных, которые позволили бы оценить параметр f, примем его равным единице, т. е. будем считать, что моделируемая нами зависимость линейна. При этом условии коэффициент c показывает, какому количеству личинок препятствует осесть 1 г биомассы взрослых. Одна из немногих попыток установить, влияет ли поселение взрослых моллюсков на оседание молоди, предпринята П. Мёллером (Möller, 1986). Из его крайне скудных данных следует, что указанная функция действительно близка к линейной, хотя эксперимент был поставлен довольно грубо и не доведен до конца.

Рост линейных размеров опишем уравнением Л. фон Берталанффи (Bertalanffy, 1957, 1960) в форме, употребляемой для описания увеличения линейных размеров:

$$L_t = L_0 + L_\infty (1 - e^{-kt}), \qquad (20)$$

где L_t – длина раковины в момент времени t, L_0 – длина протоконха, L_∞ – максимальная теоретически достижимая длина раковины, k – коэффициент.

Для определения массы моллюсков в момент времени t воспользуемся хорошо известным уравнением простой аллометрии[1] (Huxley, 1932):

$$W_t = W_0 + \alpha L_t^{\beta}, \qquad (21)$$

где W_t – масса моллюска в момент времени t, W_0 – масса только что прошедшей метаморфоз личинки, α и β – коэффициенты.

Строго говоря, для определения массы было бы корректнее воспользоваться уравнением весового роста Л. фон Берталанффи (Мина, Клевезаль, 1976; Алимов, 1981), однако в литературе, как правило, не приводятся значения его коэффициентов, так как исследователей чаще интересует моделирование линейного роста, что не дает возможности использовать опубликованные данные. В то же время параметры уравнения линейного роста и аллометрической зависимости хорошо известны для многих видов.

Понятно, что величины L_0 и W_0 почти не влияют на работу модели из-за того, что они крайне невелики численно. Не оказывают они влияния на результаты и при получении фактических данных, поэтому на практике ими обычно пренебрегают. Однако мы сочли необходимым ввести их в модель для строгости.

Построенная модель позволяет легко рассчитывать демографический вектор поселения двустворчатых моллюсков для любого произвольного момента времени и на его основании получать значения плотности и биомассы как любой произвольно выбранной возрастной когорты, так и всего поселения в целом. При желании модель несложно дополнить расчетом продукционных характеристик, однако это не входило в нашу задачу.

Для проверки работы построенной модели на конкретных видах ряд данных был почерпнут из литературы. Удалось найти данные только для четырех из тех видов, которые обсуждались в начале этой главы – *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Macoma balthica* и *Mya arenaria*. Параметры уравнения Л. фон Берталанффи были взяты из следующих работ: Anwar et al., 1990 (*Modiolus modiolus*); Maximovich, Guerassimova, 2003 (*Mya arenaria*); Максимович и др., 1992; Hummel et al. 1998 (*Macoma balthica*); Голиков и др., 1992 (*Mytilus edulis*). Параметры уравнения простой аллометрии: Максимович, 1978 (*Mya arenaria*); Максимович и др., 1993, *а* (*Macoma balthica*); Кулаковский, Сухотин, 1986; Сухотин, 1989; Кулаковский и др., 1993 (*Mytilus edulis*). Дифференциальная смертность: Maximovich, Guerassimova, 2003 (*Mya arenaria*). Для *Macoma balthica* дифференциальная смертность была рассчитана по данным, содержащимся в работе Н. В. Максимовича с соавторами (1993, *а*), а для *Mytilus edulis* – в работах Э. Е. Кулаковского (2000) и Н. В. Максимовича с соавторами (1993, *б*). Данных о дифференциальной смертности *Modiolus modiolus* не удалось найти в литературе. Снижение смертности молодых особей было рассчитано на основании оригинальных данных (Flyachinskaya, Naumov, 2003), а рост случайной смертности был подобран эмпирически таким образом, чтобы продолжительность жизни соответствовала известным из литературы фактам (*см. систематическую часть*). Параметры функции смертности подбирались эмпирически таким образом, чтобы она наилучшим способом описывала фактические данные. Максимально возможная плотность спата *Mya arenaria* и *Macoma balthica* была взята из работ

[1] Строго говоря, уравнение простой аллометрии было предложено для описания разной скорости роста отдельных органов или частей тела по отношению к росту общей массы животного. Однако и в случае увеличения массы с ростом линейных размеров аллометрические зависимости отражаются на величине β, а именно: при $\beta = 3$ рост изометричен (пропорции тела остаются неизменными), при $\beta < 3$ аллометрия отрицательна (тело относительно удлиняется), а при $\beta > 3$ – положительна (тело относительно укорачивается). Это обстоятельство позволяет считать уравнение роста массы тела в зависимости от увеличения линейных размеров уравнением простой аллометрии.

К.-П. Гюнтер (Günther, 1991, 1992, 1994). Эти данные были откорректированы на основании наших наблюдений в губе Чупа (Кандалакшский залив). Для введения в модель этой величины у *Mytilus edulis* и *Modiolus modiolus* использовались собственные наблюдения в Кандалакшском и Двинском заливах. Сведения о времени наступления половозрелости были взяты из работы А. Д. Наумова с соавторами (1987). Длина протоконха *Modiolus modiolus* взята из этой же работы, а протоконхов остальных видов – из работы Л. П. Флячинской (1999). Масса только что осевшего моллюска – по нашим наблюдениям. Во всех тех случаях, когда в литературе приводились данные по различным поселениям, использовались средние величины.

Коэффициент *c* функции (19) подбирался эмпирически, так как данные такого рода в литературе отсутствуют. В будущем, однако, можно надеяться, что после проведения соответствующих исследований правильность его подбора будет проверена фактическим материалом.

При тех параметрах, которые вводились в модель, она описывает поселения, обладающие автоциклическими колебаниями плотности и биомассы. При исследовании работы модели было установлено, что при других значениях вводимых в нее параметров она может описывать также поселения, в которых развиваются затухающие циклы, или стабильные популяции, лишенные циклических изменений показателей обилия. Так, например, попытка рассчитать коэффициент *c* функции (19) для *Mya arenaria* из данных, приведенных П. Мёллером (Möller, 1986), дает значение числа экземпляров молоди, которым препятствует осесть на квадратном метре 1 г биомассы взрослых, близкое к 9. При этом его значении модель предсказывает затухающие колебания показателей обилия. Такой ход динамики возникает, если при низких значениях указанного коэффициента никогда не происходит полного прекращения осаждения молоди в плотное поселение моллюсков.

Важно отметить, что даже весьма значительные изменения начального демографического вектора не сказываются на результатах сколько-нибудь серьезно и изменяют только характеристики одного или нескольких начальных циклов. Ниже приведены параметры, вводившиеся в модель (табл. 7), и полученные с ее помощью результаты (табл. 8).

В табл. 9 приведены фактические данные, известные для рассматриваемых видов из Белого моря по материалам автора и данным, опубликованным другими исследователями. Видно, что в большинстве случаев результаты работы модели неплохо воспроизводят основные параметры анализируемых поселений двустворчатых моллюсков. Исключение составляет *Modiolus modiolus*, для корректного моделирования которого недостаточно фактического материала. Тем не менее, если мы сравним полученные для него результаты не со средними параметрами его поселений, а с наиболее плотными (*см. раздел об этом виде в систематической части*), то в этом случае получим лучшее соответствие результатам моделирования. В плотных поселениях средняя биомасса этого вида составляет 2873 г/м^2, средняя плотность поселения – 1967 экз./м^2, а средняя масса одного экземпляра – 1.46 г.

На рис. 46 и 47 приведены графики дифференциальной смертности всех четырех видов и многолетняя динамика плотности и биомассы, сгенерированная моделью. Обращает на себя внимание, что значение смертности *Modiolus modiolus* в первый год жизни существенно ниже, чем у остальных видов. Скорее всего, это объясняется недостаточным объемом материала, по которому был рассчитан этот показатель. Возможно также, что именно это обстоятельство явилось причиной того, что расчетные характеристики поселений этого вида заметно отличаются от реальных. Для остальных трех видов удалось подобрать вполне приемлемые значения параметров функции дифференциальной смертности. Исключение составляет *Macoma balthica*,

Таблица 7

Входные параметры модели развития плотного поселения двустворчатых моллюсков

Input parameters for the model of bivalve dense settlement development

Вид	N	A_m	L_0	L_∞	k	W_0	α	β	$M_{r,0+}$	λ	μ_0	μ	c
Modiolus modiolus	1000	5	0.30	115.0	0.050	0.00002	0.00015	2.964	0.005	0.45	0.45	1.5	2
Mytilus edulis	10000	3	0.35	73.6	0.138	0.00002	0.00010	2.964	0.050	0.85	0.92	2.5	50
Macoma balthica	2000	2	0.30	28.1	0.129	0.00002	0.00016	2.960	0.015	0.99	0.90	4.0	1000
Mya arenaria	1000	4	0.30	55.3	0.158	0.00002	0.00018	2.750	0.002	0.90	0.95	2.0	16

Примечание. A_m – возраст наступления половозрелости, μ_0 – доля молоди, погибающей в первый год жизни. Обозначения остальных столбцов – см. формулы (13) – (21). Размерность величины N – экз./м^2, c – экз./г, A_m – годы, L_0 и L_∞ – мм, W_0 – г, α – г/мм, $D_{l,0+}$, μ_0 и μ – доли единицы. Остальные величины безразмерные. Величина A_m означает номер текущего года жизни, а не возраст в полных годах, поэтому ее значение (например, для *Modiolus modiolus*) в традиционной записи было бы 4+.

Таблица 8

Параметры развития плотного поселения двустворчатых моллюсков, полученные в результате моделирования

Parameters of bivalve dense settlement development computed by the model

Вид	Средняя биомасса, г/м^2	Средняя плотность, экз./м^2	Плотность половозрелых экземпляров, экз./м^2	Средняя масса экземпляра, г	Средняя масса половозрелого экземпляра, г	Средняя продолжительность жизни в поселении, годы	Максимальная продолжительность жизни, годы	Продолжительность цикла, годы
Modiolus modiolus	1814.275	828.5	299.9	2.190	6.050	15	25	17
Mytilus edulis	2181.804	39767.8	655.7	0.055	3.328	8	12	8
Macoma balthica	13.230	512.5	78.1	0.026	0.169	8	11	9
Mya arenaria	55.082	404.3	25.0	0.136	2.204	9	15	11

для которой было бы лучше воспользоваться значением $\lambda = 1.1$ вместо использованного в модели значения 0.99. Это, однако, было сделано сознательно. Указанное изменение данного параметра очень слабо сказывается на общих характеристиках поселения, генерируемых моделью, однако упрощает общий ход изменений биомассы, поэтому для расчетов динамики показателей обилия этого вида использовано то значение этого показателя, которое приведено в табл. 7 для того, чтобы продемонстрировать, что модель может описывать и более сложные циклические процессы (см. график динамики биомассы *Macoma balthica* на рис. 47).

Продолжительность циклов, рассчитанных при помощи модели, устанавливалась методом компонентной фильтрации, так как деление числа лет на число пиков дает небольшую ошибку из-за неточности снятия данных с графика. Как и ожидалось, во всех случаях только один тренд объяснялся значимой дисперсией: циклический, отвечающий сгенерированной моделью динамике. Продолжительность полученных циклов приведена в табл. 8. Для *Macoma balthica* компонентная фильтрация показывает два цикла длиной в 9 и 17 лет. Оба цикла хорошо видны на рис. 47. Доля дис-

Таблица 9

Параметры плотных поселений двустворчатых моллюсков, по материалам автора и литературным данным

Parameters of bivalve dense settlement after original and published data

Вид	Средняя биомасса, г/м^2	Средняя плотность, экз./м^2	Средняя масса экземпляра, г	Максимальная продолжительность жизни, годы	Продолжительность цикла, годы		
					данные автора, Луканин и др., 1990	Максимович, 1991	Герасимова, 2001
Modiolus modiolus	772.7±247.5	53.3±15.6	13.4	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Нет данных
Mytilus edulis	4884.4±499.2	16079±7293	0.3	10÷15	6÷12	Нет данных	5÷6
Macoma balthica	20.1±1.67	433.6±60.0	0.046	8	5÷6	7÷9	4÷5
Mya arenaria	62.8±9.7	275.7±100.7	0.228	15	>20	Нет данных	16÷17

Примечание. Данные о среднем обилии *Modiolus modiolus* и *Mytilus edulis* в Белом море – *см. систематическую часть*. Данные о продолжительности жизни в Белом море – там же. Продолжительность цикла *Mytilus edulis* – см. Луканин и др., 1990. Данные о среднем обилии *Macoma balthica* и *Mya arenaria* – по материалам многолетних наблюдений в губах Сельдяная и Медвежья. Циклические изменения показателей обилия *Macoma balthica* в этих губах прослеживаются нечетко, так как они сильно замаскированы ярко выраженной сезонной динамикой (*см. предыдущий раздел*). Однако, если взять в анализ только летние данные, то компонентная фильтрация обнаруживает довольно четкий 5 – 6-летний цикл. Продолжительности наблюдений (17 лет) недостаточно для того, чтобы надежно определить длительность цикла у *Mya arenaria*, хотя он и заметен достаточно неплохо по основному тренду (*см. предыдущий раздел*).

персии, объясняемая вторым циклом, статистически незначима, и поэтому он не включен в таблицу. Однако следует иметь в виду, что при других начальных параметрах модель может сгенерировать и вполне достоверную вторичную цикличность. Так, в процессе исследовании модели при введении в нее исходных параметров, сходных с теми, которые использовались для моделирования *M. balthica*, были получены близкие результаты, но за одним высоким пиком биомассы следовали два низких, а не один, как показано на рисунке. В этом случае доля дисперсии, объясняемая вторичным циклом, была статистически значимой на уровне вероятности P_2.

Таким образом, модель дает основание считать, что зависящие от плотности поселения факторы, препятствующие оседанию молоди, могут вызывать автоциклические колебания показателей обилия двустворчатых моллюсков, причем, по-видимому, цикличность, вызываемая такой причиной, может быть и не столь простой. Естественно, что в природе на подобный процесс накладывается действие различных биотических и абиотических факторов, так что строгость циклов неминуемо должна нарушаться. Моделирование такого воздействия, а также последствий модификации среды плотным поселением двустворчатых моллюсков представляет собой отдельную задачу, хотя и вполне возможную. Основные сложности на этом пути нам видятся в недостаточной изученности обсуждаемых явлений.

Модель, несомненно, может быть усовершенствована. Так, не исключено, что для описания случайной дифференциальной смертности стоит подобрать другую функцию. Логистический закон подкупает своей простотой, однако имеет тот недостаток, что эта функция симметрична относительно точки перегиба. Хотя в рассмотренных случаях удалось подобрать вполне удовлетворительные значения ее параметров, не

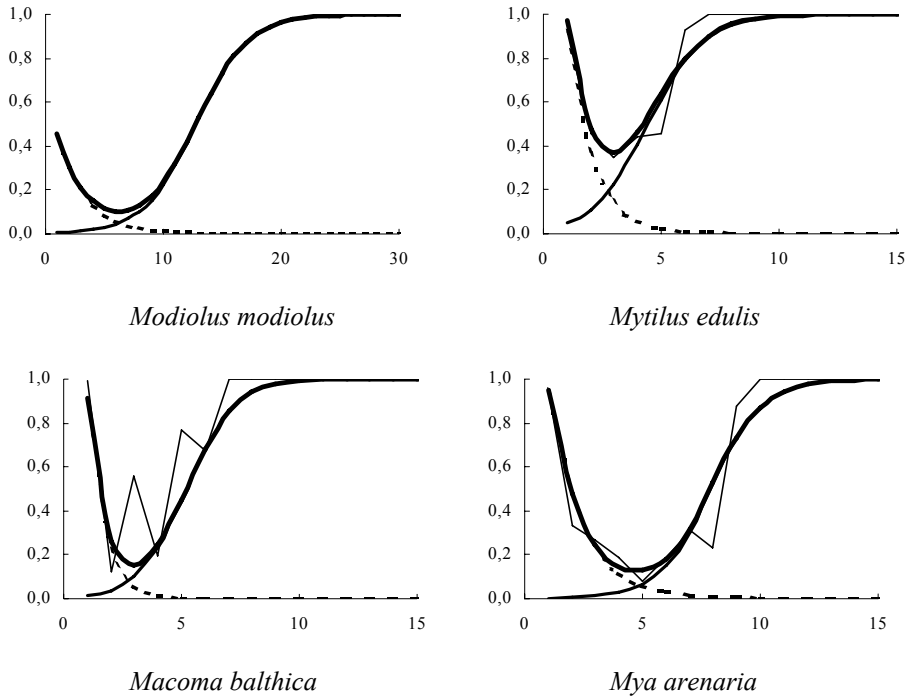


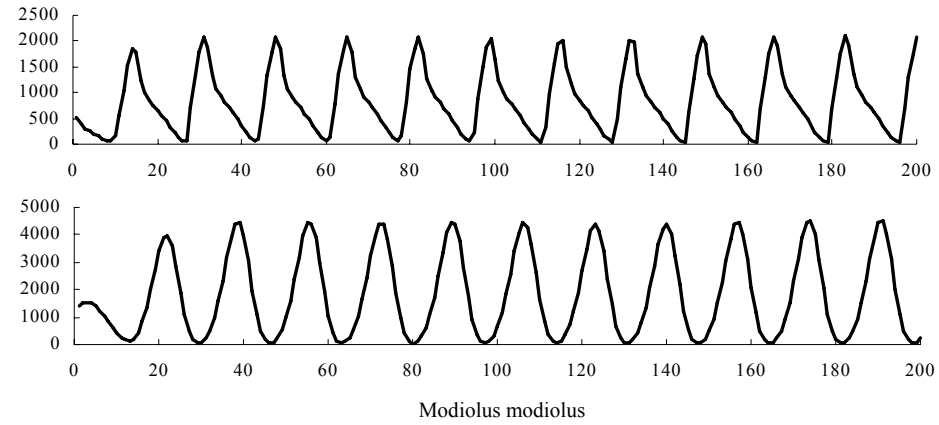
Рис. 46. Графики дифференциальной смертности, построенные для всех четырех видов. *Тонкая линия* – фактические данные (для *Modiolus modiolus* они отсутствуют); *пунктирная линия* – падение ювенильной смертности; *сплошная линия* – рост случайной смертности; *толстая линия* – общий ход дифференциальной смертности. *По оси абсцисс* – возраст моллюсков в годах, *по оси ординат* – вероятность для моллюска данного возраста не дожить до следующего года.

Fig. 46. Plots of differential mortality rate for the four species
Thin line – experimental data (they are absent for *Modiolus modiolus*); doted line – decreasing of juvenile differential mortality rate; solid line – increasing of random differential mortality rate; thick line – total differential mortality rate. *X-axis* – age (years), *Y-axis* – probability to die during the current year.

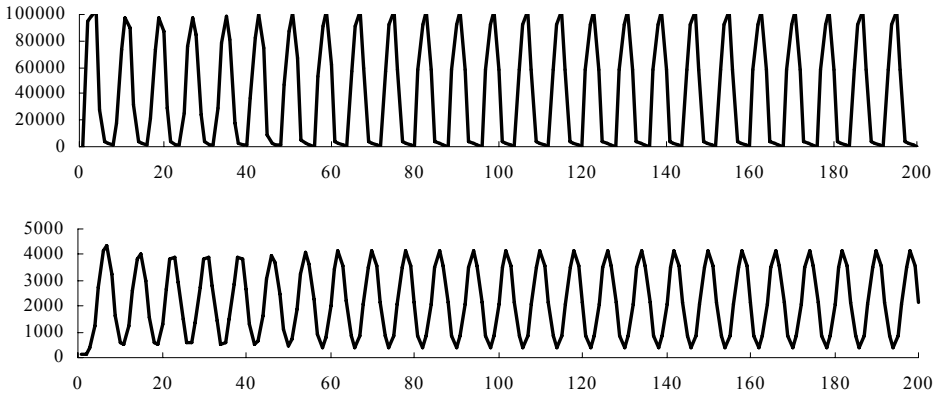
исключено, что при изучении других видов это может затруднить использование модели. Второй момент, который, вне всякого сомнения, требует доработки,– это функция влияния взрослых моллюсков на оседание молоди. Нет никакой уверенности в том, что на самом деле она линейна, хотя на первый взгляд такая гипотеза представляется логичной. Вопрос этот требует дополнительного исследования, для чего необходимо проведение экспериментальных наблюдений.

Впрочем, и в том виде, в котором она существует в настоящее время, предлагаемая модель дает достаточно хорошие результаты и может оказаться полезной при прогнозировании развития плотного поселения двустворчатых моллюсков в тех случаях, когда по тем или иным причинам нет возможности для его длительного наблюдения, а основные необходимые параметры могут быть получены в процессе кратковременного исследования.

Приведенные графики динамики показателей обилия наглядно объясняют тот факт, что исследователи часто сталкиваются с аномальным демографическим вектором, и то, что при не достаточно большом количестве проб можно вообще не встретить в природе молодь некоторых видов. В тех случаях, когда обильное поселение



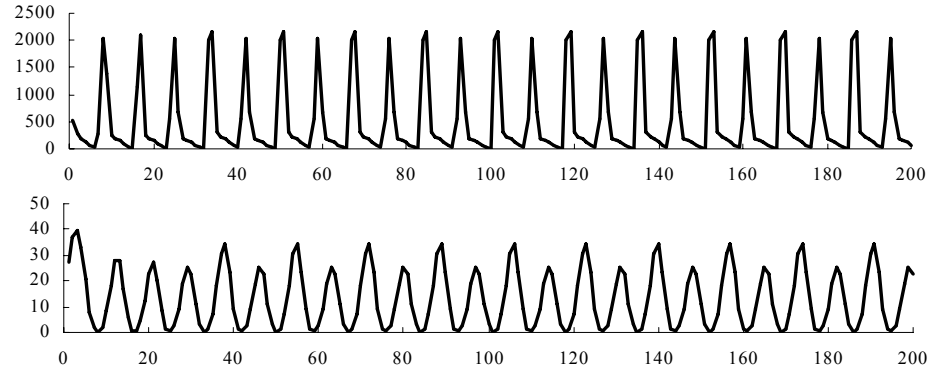
Modiolus modiolus



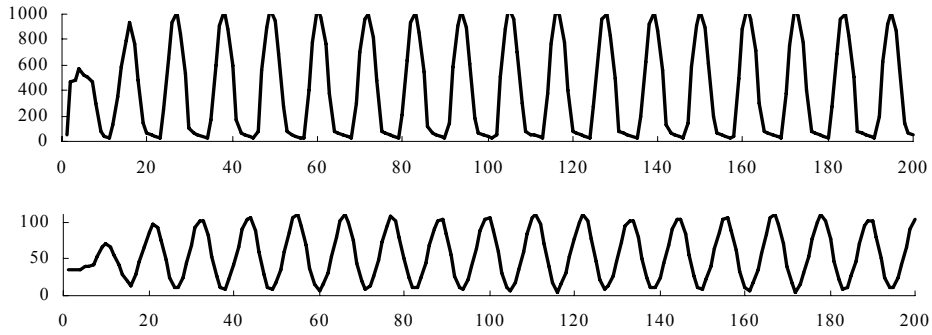
Mytilus edulis

Рис. 47. Многолетняя динамика обилия четырех видов, сгенерированная моделью.
Для каждого вида приведено два графика: *вверху* – плотность поселения, *внизу* – биомасса. *По оси абсцисс* время в годах, *по осям ординат*: на верхних графиках – плотность поселения, экз./м^2, на нижних – биомасса, г/м^2. Для *Mya arenaria* приведены графики, рассчитанные при различных значениях коэффициента *c* (уравнение 19), с целью продемонстрировать широкие возможности модели. Продолжение рисунка – на следующей странице.

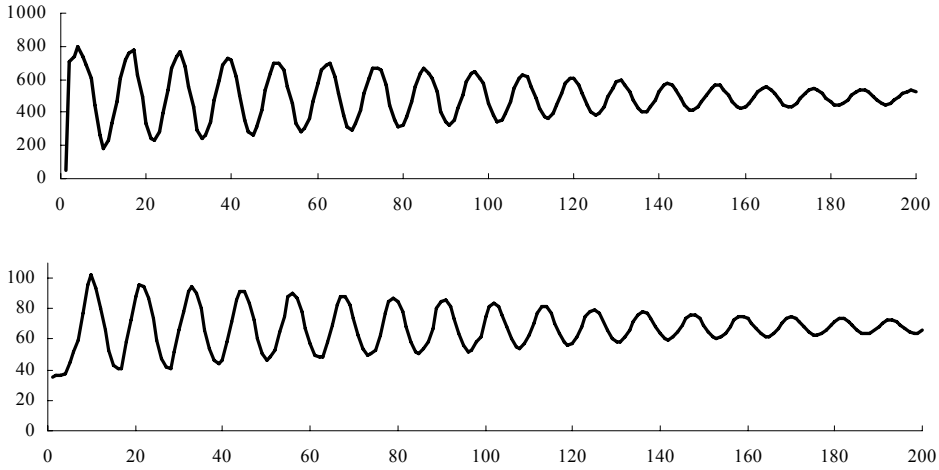
Fig. 47. Long-term dynamics of abundance in the four species generated by the model.
Two plots for each species display: *above* – density, *below* – biomass. *X-axis* – time (years*), Y-axes*: upper plots – density (specimen/m^2), lower plots – biomass (g/m^2). Dynamics using different values of coefficient *c* (equation 19) was computed for *Mya arenaria* to demonstrate the wide possibility of the model. The figure is to be continued on the next page.



Macoma balthica



Mya arenaria (c = 16)



Mya arenaria (c = 9)

Рис. 47. Продолжение.
Объяснения приведены на предыдущей странице.

Fig. 47. Continuation.
For explanations see previous page.

взрослых особей полностью подавляет оседание молоди, иначе и быть не может, причем, чем продолжительнее цикл развития поселения, тем меньше вероятность найти в нем ювенильные экземпляры. Следовательно, надо ожидать, что мы редко будем встречать молодь и часто будем наблюдать аномальный демографический вектор в плотных поселениях долго живущих видов двустворчатых моллюсков. Собственно говоря, только такие поселения, в которых закономерно возникает подобный демографический вектор, и следует называть *плотными*.

Построенная модель наглядно показывает, что возникновение циклических колебаний показателей обилия не обязательно связано с воздействием факторов внешней среды. Действительно, описаны разнообразные циклические сукцессии, основанные на биологических особенностях доминантных видов. Из них наиболее известны пирогенные сукцессии чапарраля (Одум, 1975) и хвойно-таежных лесов (Максимов, Ердаков, 1985).

Глава 6
НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ С ДРУГИМИ ДОННЫМИ ОРГАНИЗМАМИ

Влияние некоторых двустворчатых моллюсков на распределение сессильного бентоса

Бóльшая часть поверхности дна Белого моря сложена илистыми грунтами, и поэтому данные организмы в основном представлены инфаунными формами. Жесткие грунты, благоприятствующие развитию сессильного бентоса, относительно широко распространены только в Онежском заливе и Северной части моря. Последняя акватория, однако, изучена недостаточно подробно, поэтому влияние двустворчатых моллюсков на других обитателей морского дна рассматривалось на материале Онежского залива. В анализ были включены относительно массовые формы: *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Chlamys islandica* и *Elliptica elliptica*.

Раковины исследованных видов двустворчатых моллюсков обрастают видами *Lithothamnion,* различными Porifera*,* Hydrozoa (в основном *Hydrallmania falcata*), седентарными Polychaeta (виды рода *Spirorbis*, а также *Chitinopoma fabricii* рассматривались отдельно), видами рода *Balanus* (главным образом *B. balanus*), *Verruca stroemia*, видами рода *Heteranomia,* Bryozoa, *Hemithyris psittacea* и Ascidia. Оказалось, что встречаемость видов рода *Lithothamnion,* полихет (кроме серпулид) и *Hemithyris psittacea* на створках половозрелых моллюсков на принятом уровне достоверности *(P* = 95%) не отличается от нуля, поэтому в дальнейшем они не рассматриваются.

Несмотря на выраженную вертикальную зональность биоценозов Онежского залива (Иванова, 1957), биомасса отдельных групп обрастателей оказывается мало связанной с глубиной. Во всяком случае проведенный дисперсионный анализ не выявил достоверного влияния глубины на обилие седентарной фауны. То же самое можно сказать и о самих моллюсках, раковины которых подвергаются обрастанию.

Следует отметить, что кажущаяся противоречивость предыдущего абзаца легко объяснима. Вертикальная зональность биоценозов в Онежском заливе строго соблюдается только в верхних отделах сублиторали, где она вызвана влиянием освещенности на распространение макрофитов. Что же касается зообентоса, то его батиметрическое распределение в условиях Белого моря в основном определяется летним термическим режимом. При этом гомотермия рассматриваемого залива обеспечивает для обитающих в нем видов равно благоприятные условия на любых глубинах.

Изучение материала показало, что ход изменений общих биомасс как сессильных организмов, так и моллюсков вполне идентичен (рис. 48). Проведенный дисперсионный анализ выявил, что значения биомасс исследованных групп обрастателей в донных биоценозах Онежского залива существенно зависят от присутствия в том или ином месте моллюсков-субстратов. При этом в отдельных случаях эта связь объясня-

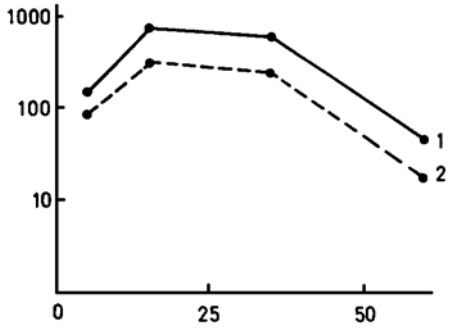


Рис. 48. Зависимость общей биомассы крупных двустворчатых моллюсков (*1*) и сессильных организмов (*2*) от глубины.
По оси абсцисс – глубина, м; *по оси ординат* – биомасса, г/м^2. По: Наумов, Федяков, 1985, а.

Fig. 48. Biomass of large bivalves (*1*) and sessile organisms (*2*) plotted against depth.
X-axis – depth (m), *Y-axis* – biomass (g/m*2*). After Naumov, Fedyakov, 1985, a.

ет значительную долю дисперсии биомассы (табл. 10). Интересно отметить, что обилие той или иной группы обрастателей по большей части достоверно зависит от присутствия лишь одного из видов моллюсков. Исключение составляют только виды родов *Balanus* и *Heteranomia.* Биомасса первых заметно связана с наличием в биоценозе как *Modiolus modiolus*, так и *Mytilus edulis*, а вторых – *Modiolus modiolus* и *Elliptica elliptica.* В последнем случае значимым оказывается и влияние соотношения обоих видов.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что наличие или отсутствие в биоценозе *Mytilus edulis* и *Elliptica elliptica* не вызывает изменения биомассы подавляющего большинства рассмотренных групп седентарных животных. Обилие обрастателей, определяемое этими моллюсками, в то же самое время существенно зависит и от *Modiolus modiolus.*

Таблица 10

Сила влияния крупных двустворчатых моллюсков на биомассу видов-обрастателей в биоценозах Онежского залива по результатам дисперсионного анализа
По: Наумов, Федяков, 1985, *а*

Fraction of fouling organisms biomass dispersion (%) explained by the influence of bivalves computed using ANOVA in bottom communities of Onega Bay.
After Naumov, Fedyakov, 1985, *a*.

Группа обрастателей	Наличие в сообществе				Соотношение в сообществе *Modiolus modiolus* и *Elliptica elliptica*
	Chlamys islandica	*Modiolus modiolus*	*Mytilus edulis*	*Elliptica elliptica*	
Porifera	21.0 ± 2.8	—	—	—	—
Hydrozoa	—	24.1 ± 2.6	—	—	—
Spirorbis spp.	17.3 ± 2.9	—	—	—	—
Chitinopoma fabricii	25.4 ± 2.7	—	—	—	—
Balanus spp.	—	11.0 ± 3.1	9.4 ± 3.1	—	—
Verruca stroemia	—	39.8 ± 2.1	—	—	—
Heteranomia spp.	—	27.8 ± 2.6	—	14.0 ± 3.1	13.1 ± 3.1
Bryozoa	—	38.2 ± 2.1	—	—	—
Ascidia	—	15.2 ± 3.0	—	—	—

Примечание. Знаком (—) обозначены недостоверные влияния.

Chlamys islandica и *Modiolus modiolus* в Онежском заливе часто встречаются совместно. Несмотря на это, каждый из них оказывает воздействие на биомассу различных групп сессильных животных. Что же касается соотношения этих моллюсков в биоценозе, то оно не имеет значения для обрастателей.

Биомасса обрастателей повышается в местах скопления Bivalvia (рис. 49–52). Очевидно, что такое повышение биомасс может быть вызвано тем, что требования к окружающей среде седентарных животных аналогичны таковым исследованных моллюсков и (или) тем, что обрастатели привлекаются метаболитами видов-субтратов. Наконец, это обстоятельство может объясняться увеличением пригодной для поселения поверхности за счет крупных раковин. На нашем материале невозможно решить, какая из названных причин превалирует; во всяком случае, последняя имеет немаловажное значение.

В табл. 11 представлены данные об экстенсивности обрастания половозрелых экземпляров изученных видов моллюсков. Видно, что, хотя все они обладают сходной по видовому составу фауной, имеются значительные различия в частоте встречаемости отдельных групп. Наиболее часто в составе обрастания раковин мидий встречаются виды рода *Balanus* и различные мшанки. На значительной части створок поселяются также *Verruca stroemia* и виды рода *Heteranomia.* Раковины *Modiolus modiolus*, обитающего, в отличие от предыдущего вида, на больших глубинах, главным образом обрастают *Verruca stroemia* и мшанками. Приблизительно половина этих моллюсков служит субстратом для поселения *Heteranomia.*

Обрастания раковины *Chlamys islandica*, особенно ее верхней створки, очень напоминают то, что мы видели у *Modiolus modiolus*, с той лишь разницей, что здесь снижается частота встречаемости мшанок и асцидий. Что же касается морских желудей и, в особенности, полихет сем. Serpulidae, то экстенсивность обрастания ими значительно возрастает. Встречаемость всех организмов-обитателей, за исключением видов рода *Spirorbis*, на нижней створке гребешка заметно падает по сравнению с верхней. Это в первую очередь относится к усоногим ракам и гидроидам.

Elliptica elliptica, в отличие от всех предыдущих видов, благодаря инфаунному образу жизни почти не подвержена обрастанию. В сколько-нибудь заметных количествах здесь встречаются лишь различные мшанки, *Verruca stroemia* и, иногда, асцидии. В противоположность остальным рассмотренным моллюскам, где обрастанию подвергается почти вся поверхность раковины, в этом случае сессильные формы поселяются лишь на ее торчащем из грунта заднем конце.

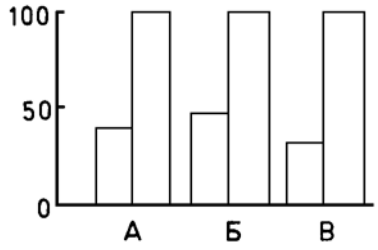


Рис. 49. Встречаемость Porifera (*А*), *Spirorbis* (*Б*) и *Chitinopoma fabricii* (*В*) в сообществах, где отсутствует *Chlamys islandica* (*левые столбцы*) и где он присутствует (*правые столбцы*).
По оси ординат – встречаемость, %. По: Наумов, Федяков, 1985, *а*.

Fig. 49. Occurrence of Porifera (*A*), *Spirorbis* (*Б*) и *Chitinopoma fabricii* (*B*) in communities where *Chlamys islandica* is absent (*left bars*) and where it is present (*right bars*).
Y-axis – occurrence (%). After Naumov, Fedyakov, 1985, *a*.

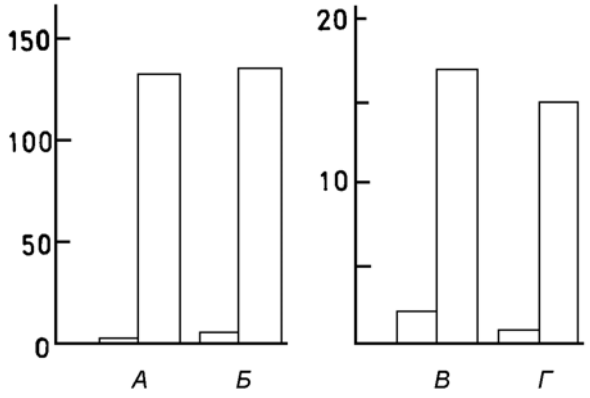


Рис. 50. Биомасса (г/м^2, *по оси ординат*) Hydrozoa (*А*), *Verruca stroemia* (*Б*), видов рода *Balanus* (*В*) и Ascidia (*Г*) в сообществах, где отсутствует *Modiolus modiolus* (*левые столбцы*) и где он присутствует (*правые столбцы*).
По: Наумов, Федяков, 1985, *а*.

Fig. 50. Biomass (g/m^2) of Hydrozoa (*А*), *Verruca stroemia* (*Б*), *Balanus* species (*В*) and Ascidia (*Г*) in communities where *Modiolus modiolus* is absent (*left bars*) and where it is present (*right bars*).
After Naumov, Fedyakov, 1985, *а*.

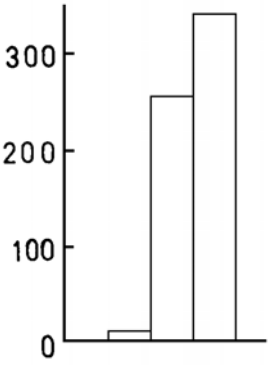


Рис. 51. Биомасса видов рода *Balanus* (г/м^2, *по оси ординат*) в сообществах, где нет ни *Modiolus modiolus*, ни *Mytilus edulis* (*левый столбец*), где присутствует *Mytilus edulis* (*средний столбец*) и где встречен *Mod. modiolus* (*правый столбец*).
По: Наумов, Федяков, 1985, *а*.

Fig. 51. *Balanus* species biomass (g/m^2, *X-axis*) in communities where neither *Modiolus modiolus* nor *Mytilus edulis* are present (*left bar*); where *M. edulis* (*medium bar*) and *Mod. modiolus* (*right bar*) are present.
After Naumov, Fedaykov, 1985, *а*.

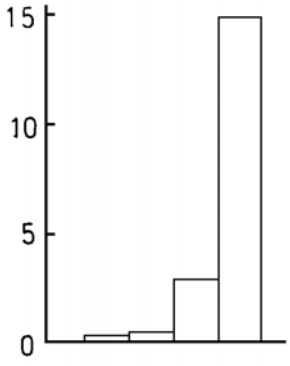


Рис. 52. Биомасса видов рода *Heteranomia* (г/м^2, *по оси ординат*) в сообществах, где нет ни *Modiolus modiolus*, ни *Elliptica elliptica* (*крайний левый столбец*), где имеется *E. elliptica* и нет *Mod. modiolus* (*второй слева столбец*), где есть *Mod. modiolus*, но нет *E. elliptica* (*третий слева столбец*) и где встречены оба вида моллюсков (*крайний правый столбец*).
По: Наумов, Федяков, 1985, а.

Fig. 52. *Heteranomia* species biomass (g/m^2, *X-axis*) in communities where neither *Modiolus modiolus* nor *Elliptica elliptica* are present (*left bar*); where *E. elliptica* is present, but *Mod. modiolus* is absent (*second bar*); where *Mod. modiolus* is present, but *E. elliptica* is absent (*third bar*) and where the both species are present (*right bar*).
After Naumov, Fedaykov, 1985, *а*.

Очевидно, что различия в обрастании разных видов обусловлены избирательной способностью обрастателей. Предпочтение той или иной раковины в качестве субстрата может быть обусловлено комплексом причин. К ним следует отнести различные условия среды в местах обитания моллюсков, ориентацию в пространстве и скульптуру поверхности их створок, выделяемые ими в воду метаболиты и др. По-видимому, первой причиной можно объяснить бедность обрастания *Elliptica elliptica*, а также предпочтение раковины мидий мелководными усоногими ракообразными. Как уже было сказано, практически все обрастатели неохотно поселяются на нижней, соприкасающейся с грунтом створке *Chlamys islandica*, и только мелкие Serpulidae довольствуются небольшим пространством между ребрами. Остальные же обрастатели располагаются кольцом вдоль наружного, слегка приподнятого края. Различия в обрастании *Modiolus modiolus* верхней и створки *Chlamys islandica* объясняются, по-видимому, другими из перечисленных причин, поскольку оба вида в исследованном районе повсюду встречаются совместно.

Из табл. 12 хорошо видно, что большинство групп обрастателей поселяются предпочтительно на одном-двух видах моллюсков. Так, например, *Chitinopoma fabricii* наиболее часто встречается на створках *Chlamys islandica*, а виды рода *Balanus* – на *Mytilus edulis*. Это утверждение остается в силе и для губок, гидроидов, мшанок и асцидий, представленных значительным числом видов с весьма различными требованиями к среде обитания.

Сопоставление данных табл. 11 и 12 показывает, что биомасса той или иной группы обрастателей, как правило, существенно зависит от наличия в биоценозе именно предпочитаемого ею вида моллюска (см. табл. 13), однако имеются и исключения. Например, биомасса глубоководных поселений видов рода *Balanus* определяется наличием в донных биоценозах *Modiolus modiolus*, в то же время на раковинах гребешков эти ракообразные поселяются почти вдвое чаще. Для объяснения этого и других подобных фактов требуются дальнейшие исследования.

Таблица 11

Экстенсивность обрастания раковин некоторых видов двустворчатых моллюсков, %
По: Наумов, Федяков, 1985, *а*

Extensiveness of some clam species fouling (%)
After Naumov, Fedyakov, 1985, *a*

Группа обрастателей	*Mytilus edulis*	*Modiolus modiolus*	*Clamys islandica*		*Elliptica elliptica*
			верхняя створка	нижняя створка	
Lithothamnoin spp.	0–1	3 ± 2	0–1	0–1	0–1
Porifera	7 ± 2	26 ± 6	28 ± 6	13 ± 4	1 ± 1
Hydrozoa	9 ± 2	26 ± 6	32 ± 6	6 ± 3	4 ± 1
Spirorbis spp.	3 ± 1	15 ± 5	34 ± 6	41 ± 6	0–1
Chitinopoma fabricii	1 ± 1	26 ± 6	64 ± 6	58 ± 6	0–1
Прочие Polychaeta	0–1	4 ± 2	5 ± 3	0–1	0–1
Balanus spp.	80 ± 3	29 ± 6	48 ± 6	4 ± 2	8 ± 1
Verruca stroemia	32 ± 3	87 ± 6	74 ± 6	32 ± 6	37 ± 2
Heteranomia spp.	28 ± 3	54 ± 6	55 ± 6	40 ± 6	1 ± 1
Bryozoa	86 ± 2	89 ± 6	58 ± 6	34 ± 6	23 ± 2
Hemithyris psittacea	0–1	2 ± 2	0–1	0–1	0–1
Ascidia	3 ± 1	28 ± 6	9 ± 4	7 ± 3	13 ± 1

Таблица 12

Взаимоотношения между видами-субстратами и организмами обрастателями
По: Наумов, Федяков, 1985, *а*

Mutual relations between substrate species and fouling organisms
After Naumov, Fedyakov, 1985, *a*

Группа обрастателей	Предпочитаемый субстрат	Моллюски, влияющие на биомассу обрастателей
Balanus (мелководные поселения)	*Mytilus edulis*	*Mytilus edulis*
Balanus (глубоководные поселения)	*Chlamys islandica*	*Modiolus modiolus*
Ascidia	*Modiolus modiolus*	
Bryozoa	*Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*	
Hydrozoa, *Verruca stroemia*	*Modiolus modiolus*, *Chlamys islandica*	
Heteramonia spp.		*Modiolus modiolus*, *Elliptica elliptica*
Porifera		*Chlamys islandica*
Spirorbis spp., *Chinopoma fabricii*	*Chlamys islandica*	

Макрообрастания раковин некоторых видов беломорских двустворчатых моллюсков

Несмотря на то, что изучению бентоса Белого моря посвящена обширная литература, обрастание раковин моллюсков в этом водоеме практически не исследовано. Нам известна лишь одна работа Е. А. Нинбурга (1977), в которой рассматривается экология комменсалов *Macoma balthica* и *Portlandia arctica.* В то же время раковины двустворчатых моллюсков представляют собой превосходный субстрат для седентарных видов бентоса. Массовость и относительно легкая доступность Bivalvia делают их чрезвычайно удобным объектом для изучения динамики сообществ обрастания, играющих значительную роль в практической деятельности человека.

Важно отметить, что наибольшего развития обрастания достигают на раковинах крупных двустворок, которые могут служить (а в некоторых местах уже служат) объектами искусственного разведения и промысла. Известно, что отрицательное воздействие отдельных сопутствующих видов создает серьезные трудности при организации марикультуры (Саранчова, Кулаковский, 1982).

В предыдущем разделе показана существенная роль некоторых видов двустворчатых моллюсков в распространении седентарных животных. Установлены также различия в обрастании раковин отдельных видов Bivalvia. Специфика обрастания моллюсков, по-видимому, объясняется целым комплексом причин: скульптура поверхности и ориентация створок в пространстве, экологические особенности отдельных видов и т. п. Характерное расположение седвизионтов на раковине двустворчатых моллюсков показано на рис. 53.

Для оценки силы влияния указанных причин достаточно провести дисперсионный анализ встречаемости седвазионтов на разных моллюсках. Однако, как было показано В. В. Ошурковым (1982, 2000), значительное воздействие на последнюю оказывает время существования субстрата. В связи с этим представляется разумным включить в анализ длину раковины, в определенной степени отражающую ее возраст[1]. Полученные результаты двухфакторного дисперсионного анализа представлены в

[1] Значительные различия максимальных размеров отдельных видов изучаемых моллюсков вызывали необходимость пользоваться относительной длиной раковины (в процентах от максимального размера вида в данной акватории).

Таблица 13

Доля дисперсии числа видов обрастателей и экстенсивности обрастания раковин двустворчатых моллюсков разными группами животных. По: Наумов, Федяков, 1985, *б*

Fraction of dispersion (%) of fouling organisms species number explained by the influence of bivalves species, shell length and their mutual impact computed using ANOVA After Naumov, Fedyakov, 1985, *б*

Группа обрастателей	Доля дисперсии, объясняемая влиянием		
	вида моллюсков	длины раковины	совместного воздействия вида и длины раковины
Spirorbis spp.	7.9 ± 0.3	8.0 ± 0.2	9.9 ± 0.9
Chitinopoma fabricii	9.9 ± 0.3	12.3 ± 0.2	9.3 ± 0.9
Balanus spp.	12.3 ± 0.3	21.7 ± 0.2	14.0 ± 0.9
Verruca stroemia	1.7 ± 0.3	5.4 ± 0.2	25.7 ± 0.8
Heteranomia spp.	9.0 ± 0.3	18.0 ± 0.2	6.6 ± 1.0
Bryozoa	11.5 ± 0.3	27.8 ± 0.2	8.4 ± 1.0
Число видов	6. 2 ± 0.3	41.3 ± 0.2	7.6 ± 1.0
Общая экстенсивность	13.3 ± 0.2	45.1 ± 0.2	3.4 ± 1.4

табл. 13. Как видно, воздействие характера субстрата, времени его существования и их совместное влияние во всех случаях оказались достоверными, причем ведущая роль обычно принадлежит длине раковины. Таким образом, сведения о возрасте моллюска дают бóльшую информацию об обросте, нежели знание его видовой принадлежности. Относительно низкая роль совместного воздействия рассматриваемых факторов говорит о том, что в большинстве случаев обрастание различных раковин одним и тем же видом протекает сходным образом. Лишь усоногие раки, в особенности *Verruca stroemia*, заселяют разные субстраты неодинаково. Наименьшее воздействие рассматриваемые факторы (в сумме около 26%) оказывают на встречаемость видов рода *Spirorbis.* Таким образом, его присутствие в обросте раковин определяется в основном другими причинами.

Перейдем к рассмотрению развития обрастаний на раковинах двустворчатых моллюсков. На рис. 54 и 55 показана динамика экстенсивности заселения поверхности створок. Бросается в глаза, что в отличие от остальных видов раковины *Elliptica elliptica* и по достижении максимальных размеров могут быть лишены обрастаний. Прочие моллюски обрастают однотипно, причем верхняя створка гребешка начинает заселяться несколько раньше нижней. Обращает на себя внимание тот факт, что в большинстве случаев зависимость экстенсивности обрастания от длины раковины носит хорошо выраженный *S*-образный характер (см. рис. 54 – 55).

Обратимся теперь к динамике отдельных групп обрастателей на разных видах исследованных моллюсков. Такие виды, как *Portlandia arctica* и *Macoma calcarea*, обрастают всего одним видом седвазионтов (Нинбург, 1977), так что развитие обрастания на их створках не может быть названо сукцессией. В остальных случаях мы имеем дело с сукцессионным процессом. При этом, как видно из рис. 56–60, смена руководящих форм[1] наблюдается только в процессе развития обрастаний на раковинах *Chlamys islandicus.* Заселение створок видов протекает следующим образом. В первую очередь на раковинах поселяются усоногие раки, причем на *Mytilus edulis* это – виды рода *Balanus*, а на *Modiolus modiolus* и *Elliptica elliptica – Verruca stroemia.* Здесь уместно отметить, что первые обрастания на мидии появляются уже по достижении моллюсками 10% от дефинитивного размера, в то время как двум другим ви-

[1] Применительно к использовавшейся методике *руководящими формами* будут именоваться наиболее часто встречающиеся.

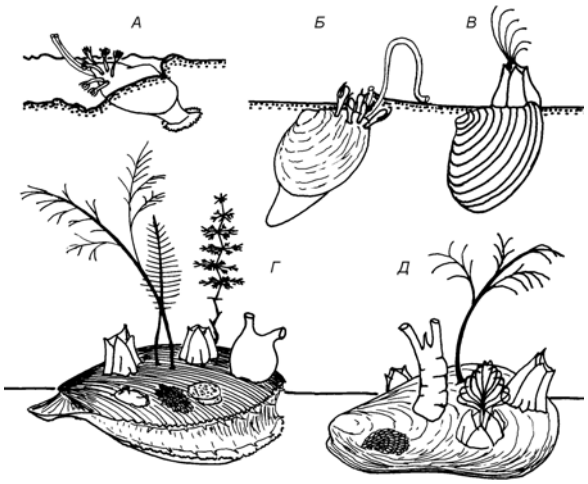


Рис. 53. Характерное размещение седвазинтов на раковинах некоторых двустворчатых моллюсков. По: Наумов, Федяков, 1993.
А – Portlandia arctica, *Б – Macoma calcarea*, *В – Elliptica elliptica*, *Г – Clamys islandica*, *Д – Modiolus modiolus*.

Fig. 53. Typical position of fouling organisms on shells of some bivalves. After Naumov, Fedyakov, 1993.

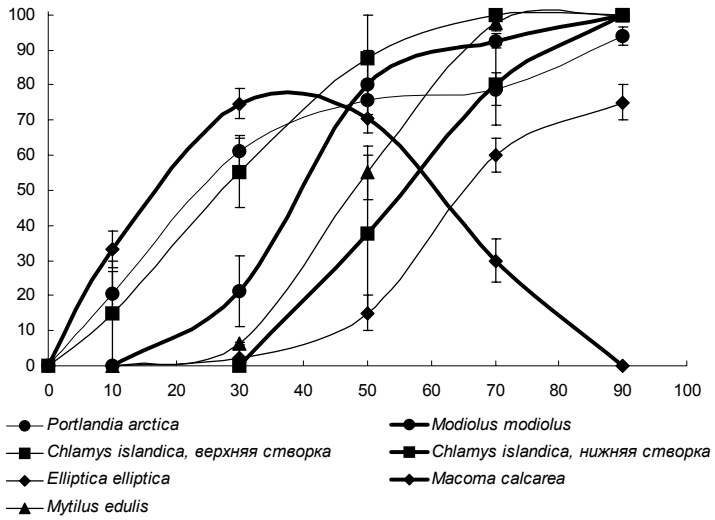


Рис. 54. Зависимость общей экстенсивности седвазии, % (*по оси ординат*) от относительной длины раковины, % от максимальной длины (*по оси абсцисс*) на створках раковин некоторых видов двустворчатых моллюсков в Онежском заливе.
Вертикальными линиями показана статистическая ошибка. *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Chlamys islandica* и *Elliptica elliptica* – по данным А. Д. Наумова и В. В. Федякова (1985, *б*), *Portlandia arctica* и *Macoma calcarea* – по данным Е. А. Нинбурга (1977).

Fig. 54. Total extensiveness of fouling on shells in some bivalves species from Onega Bay (%, *Y-axis*) plotted against the relative shell length (% of maximum length, *X-axis*).
Vertical bars – standard error. *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Chlamys islandica* and *Elliptica elliptica* according data of Naumov and Fedyakov (1985, *б*), *Portlandia arctica* and *Macoma calcarea* according data of Ninburg (1977).

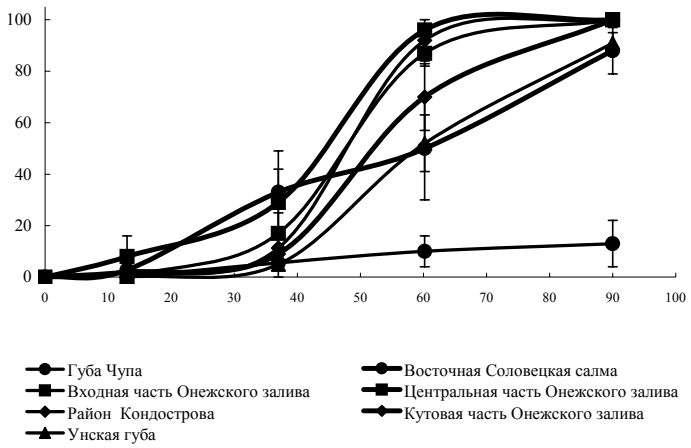


Рис. 55. Зависимость общей экстенсивности седвазии на створках раковин *Mytilus edulis* в губах Чупе и Унский, а также в ряде районов Онежского залива.
Обозначения, как на рис. 54. По данным А. Д. Наумова и В. В. Федякова (1985, *в*) и А. Д. Наумова (1990).

Fig. 55. Total extensiveness of fouling on *Mytilus edulis* shells in Chupa Inlet, Ouna Inlet and some regions of Onega Bay plotted against the shell length.
For legend see fig. 54. According data of Naumov and Fedyakov (1985, *б*) and Naumov (1990).

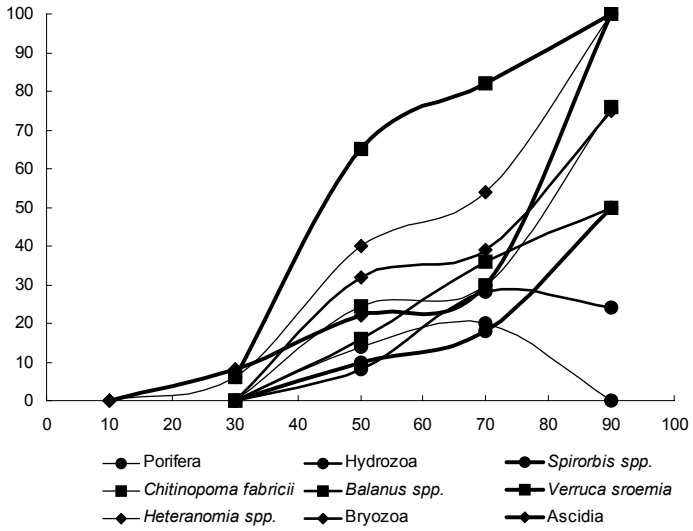


Рис. 56. Зависимость экстенсивности обрастания створок *Modiolus modiolus* в Онежском заливе от длины раковины.
Обозначения по осям, как на рис. 54. По данным А. Д. Наумова и В. В. Федякова (1985, *б*).

Fig. 56. Extensiveness of fouling on *Modiolus modiolus* shells in Onega Bay plotted against the shell length.
For legend see fig. 54. According data of Naumov and Fedyakov (1985, *б*).

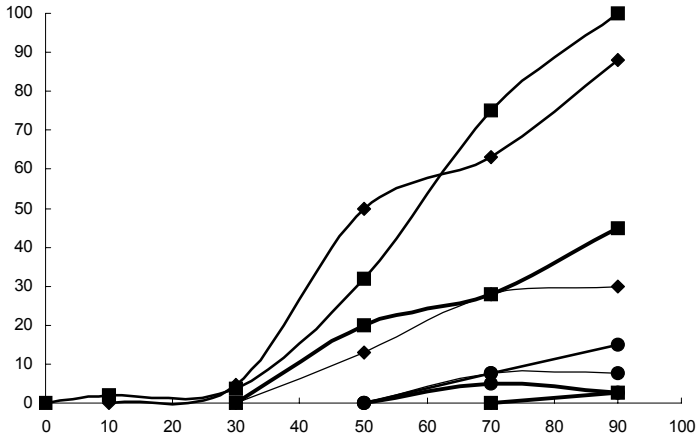


Рис. 57. Зависимость экстенсивности обрастания створок *Mytilus edulis* в Онежском заливе от длины раковины.
Обозначения по осям, как на рис. 54; остальные обозначения, как на рис. 56. По данным А. Д. Наумова и В. В. Федякова (1985, *б*).

Fig. 57. Extensiveness of fouling on *Mytilus edulis* shells in Onega Bay plotted against the shell length.
For legend see fig. 54, 56. According data of Naumov and Fedyakov (1985, *б*).

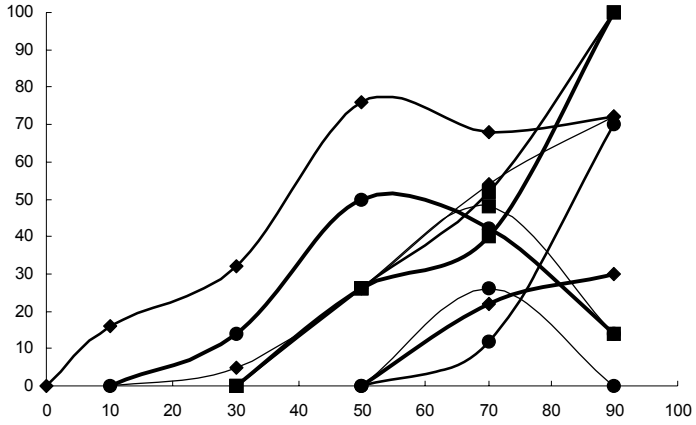


Рис. 58. Зависимость экстенсивности обрастания верхней створки *Chlamys islandica* в Онежском заливе от длины раковины.
Обозначения по осям, как на рис. 54; остальные обозначения, как на рис. 56. По данным А. Д. Наумова и В. В. Федякова (1985, *б*).

Fig. 58. Extensiveness of fouling on *Chlamys islandica* upper valve in Onega Bay plotted against the shell length.
For legend see fig. 54, 56. According data of Naumov and Fedyakov (1985, *б*).

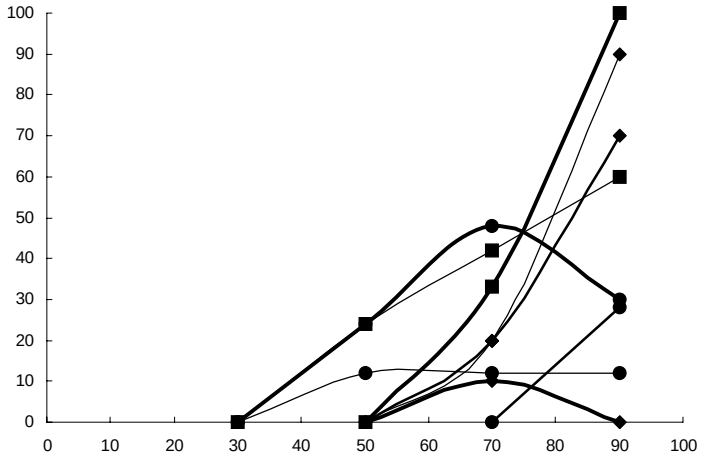


Рис. 59. Зависимость экстенсивности обрастания нижней створки *Chlamys islandica* в Онежском заливе от длины раковины.
Обозначения по осям, как на рис. 54; остальные обозначения, как на рис. 56. По данным А. Д. Наумова и В. В. Федякова (1985, *б*).

Fig. 59. Extensiveness of fouling on *Chlamys islandica* lower valve in Onega Bay plotted against the shell length.
For legend see fig. 54, 56. According data of Naumov and Fedyakov (1985, *б*).

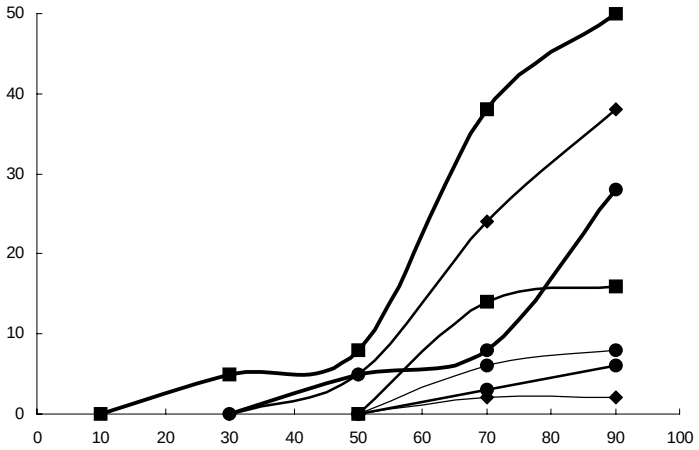


Рис. 60. Зависимость экстенсивности обрастания *Elliptica elliptica* в Онежском заливе от длины раковины.
Обозначения по осям, как на рис. 54; остальные обозначения, как на рис. 56. По данным А. Д. Наумова и В. В. Федякова (1985, *б*).

Fig. 60. Extensiveness of fouling on *Elliptica elliptica* shell in Onega Bay plotted against the shell length.
For legend see fig. 54, 56. According data of Naumov and Fedyakov (1985, *б*).

дам для этого требуется дорасти до 30% окончательной длины. На следующем этапе к усоногим ракообразным присоединяются различные виды мшанок и, начиная с этого момента, количество раковин, несущих на себе эти две группы обрастателей, остается примерно одинаковым. Именно они представляют собой наиболее массовые формы организмов, поселяющихся на всех трех видах, причем крупные мидии и модиолюсы практически все несут на своих раковинах усоногих и мшанок, а *Elliptica elliptica* – приблизительно в половине случаев.

В развитии субдоминантных форм на раковинах этих трех видов моллюсков наблюдаются некоторые различия. Так, на *Mytilus edulis* по достижении ими половины дефинитивного размера поселяются виды рода *Heteranomia* и *Verruca stroemia*, экстенсивность обрастания которыми никогда не достигает 50%. Сходная картина наблюдается в случае *Elliptica elliptica* с той разницей, что здесь роль субдоминантных видов играют асцидии (в основном это – *Styelopsis grossularia)* и *Balanus.* Иное дело *Modiolus modiolus*, где второстепенные формы обрастателей, представленные видами рода *Heteranomia* и асцидиями (как правило, теми же, что и в предыдущем случае), появляются одновременно с доминирующими здесь *Verruca stroemia.* В дальнейшем асцидии входят в состав третьестепенных форм и только на самых крупных раковинах снова достигают той же экстенсивности, что и *Heteranomia*, заселяя их на 100%.

Вообще из этих трех видов моллюсков *Modiolus modiolus* обладает наиболее богатой и разнообразной фауной обрастателей. На раковинах этого вида даже субдоминантные группы второго порядка встречаются в половине и более случаев. Это – асцидии, которые, как уже упоминалось, поселяются на всех крупных моллюсках, *Chitinopoma fabricii*, трубки которой встречены на трех четвертях особей максимальных размеров, и, наконец, виды родов *Spirorbis* и *Balanus*, экстенсивность седвазии которых достигает к концу жизни модиолуса 50%.

Развитие обрастания *Chlamys islandica* довольно своеобразно, причем этот процесс протекает не одинаково на верхней и нижней створках (рис. 58–59). В первую очередь отметим, что если на верхней створке первые седвазионты появляются по достижении моллюсками 10% окончательного размера, то на нижней – только 50%. Различия касаются и видового состава животных, поселяющихся на разных створках гребешка: к верхней раньше всего прикрепляются различные мшанки, а к нижней – виды рода *Spirorbis*. Что же касается мшанок, то здесь они поселяются лишь по достижении раковиной 70% дефинитивной длины. Тем не менее крупные экземпляры *Chlamys islandica* на три четверти обрастают мшанками. Это относится к обеим створкам с той только разницей, что на верхней экстенсивность обрастания Bryozoa перестает возрастать, уже начиная с раковин, достигших половины окончательного размера, т. е. тогда, когда на нижней они еще не появились. Виды рода *Spirorbis*, доминирующие в начале на нижней стороне, на верхней оказываются в субдоминантном состоянии. Экстенсивность обрастания ими здесь первое время возрастает, но после достижения моллюсками половины окончательных размеров эта группа начинает уступать по обилию другим. Сходная динамика экстенсивности обрастания видами рода *Spirorbis* наблюдается и на нижней створке (см. рис. 59). Другие субдоминантные формы обрастания верхней створки молодых гребешков – *Chitinopoma fabricii* и асцидии (среди которых ведущее место занимает также *Styelopsis grossularia*) – имеют различную судьбу. Экстенсивность обрастания *Chitinopoma fabricii* возрастает до достижения моллюсками 70% максимального размера, а затем резко падает, что напоминает динамику, наблюдающуюся для видов рода *Spirorbis.* Что же касается асцидий, то их экстенсивность довольно монотонно растет, хотя и не достигает сколько-нибудь значительной величины, оставаясь в пределах 30%.

По достижении раковинами половины окончательной длины картина несколько меняется. Доминирующей группой все еще остаются мшанки. Субдоминантой перво-

го порядка является теперь только *Spirorbis*, а субдоминанты второго порядка – *Chitinopoma fabricii* и появляющаяся на этом этапе *Verruca stroemia.*

На верхних створках раковин гребешков, достигших 70% дефинитивного размера, первое место продолжают занимать мшанки, зато в группе субдоминант первого порядка происходят значительные изменения. Появляются виды родов *Balanus* и *Heteranomia*, которые здесь и лидируют, а за ними следуют *Chitinopoma fabricii*, *Verruca stroemia* и виды рода *Spirorbis.* Третьестепенными формами становятся теперь различные губки, асцидии и гидроиды.

На верхних створках самых крупных раковин *Chlamys islandica* картина обрастания резко меняется. Доминантными формами становятся *Verruca stroemia* и виды рода *Balanus*, которые заселяют все экземпляры. *Heteranomia*, а также различные мшанки и гидроиды, встречающиеся на трех четвертях раковин, составляют группу субдоминантных форм. Остальные виды не играют существенной роли в обрастании верхних створок раковин крупных гребешков.

Вернемся к рассмотрению обрастаний нижней створки. Как мы видели, на начальных этапах здесь доминируют виды рода *Spirorbis.* Субдоминантные формы представлены различными губками и *Chitinopoma fabricii*, причем первые в дальнейшем не увеличивают экстенсивности своего обрастания, а вторая неуклонно растет и к концу жизни гребешка заселяет почти две трети нижних створок. К тому времени, когда раковина *Chlamys islandicus* достигает 70% окончательного размера, на ее нижней створке появляются мшанки и *Verruca stroemia*, которые вместе с *Chitinopoma fabricii* образуют группу субдоминантных форм. Доминируют по-прежнему виды рода *Spirorbis.* Наконец, на самых крупных раковинах на нижней створке максимальная экстенсивность принадлежит *Verruca stroemia* (100%), а субдоминантное положение занимают (в порядке убывания экстенсивности) виды рода *Heteranomia,* мшанки и *Chitinopoma fabricii.*

Обращает на себя внимание то факт, что конечный результат сукцессии, протекающий на створках *Chlamys islandica*, весьма напоминает ситуацию, складывающихся на других видах с самого начала, а именно: ведущую роль в обрастании играют усоногие раки, а за ними следуют мшанки и другие формы, из которых для большинства случаев (обе створки гребешка, модиолюс и, отчасти, мидия) характерны виды рода *Heteranomia.* Однако сукцессия, проходящая на раковине гребешка, оказывается более сложной, и здесь не раз (в особенности на верхней створке) происходит смена руководящих форм.

Интересно, что в Мезенском заливе по аналогичной схеме происходит сукцессия седвазиоза на створках раковин *Modiolus modiolus* (Наумов и др., 1986). Сходство с сукцессионым процессом, протекающим на раковинах гребешка достаточно велико. Так же вначале доминирует серпулиды, вытесняемые затем усоногими ракообразными. Аналогично протекает и обрастание губками, которые достигают максимума развития на раковинах моллюсков, достигших приблизительно половины дефинитивного размера, а затем подвергаются угнетению. Из отличий следует отметить отсутствие в обрастании двустворок Мезенского залива гидроидов, столь характерных для седвазиозов Онежского залива (*см. выше*) и Баренцева моря (Денисенко, Савинов, 1984).

Седвазиоз *Mytilus edulis* имеет смысл рассмотреть более подробно. На литорали Белого моря лишь 1 – 2% половозрелых особей *M. edulis* несет на своих раковинах сессильные организмы. В то же время в сублиторали отдельных районов моря экстенсивность седвазии на створках взрослых моллюсков часто достигает 100%. Это послужило причиной того, что в дальнейшем редкое и в целом не характерное явление обрастания литоральных мидий не рассматривается.

Ясно, что характер и степень обрастания моллюсков не может не зависеть от биоценотического окружения. Так, сколько-нибудь значительное обрастание раковин мидий наблюдается, как правило, не на банках, где степень доминирования этих моллюсков обычно превышает 90%, а в относительно разреженных поселениях. Олигомиксные биоценозы мидий характерны для большинства районов Белого моря (Луканин, 1985), и почти повсюду створки раковин этих моллюсков лишены седвазионтов (Наумов, 1990). Редкое исключение составляет эстуарная мидиевая банка в Княжой губе Кандалакшского залива (Луканин, 1985). Богатое обрастание наблюдается лишь в Онежском заливе и в Унской губе Двинского, где плотность поселения *Mytilus edulis* не слишком высока (Наумов, 1990). Значительно более слабая, но все же заметная седвазия встречается в губе Чупа (Наумов, Федяков, 1985, *в*).

На жестких грунтах, где развивается богатая эпифауна, естественно ожидать бóльшую экстенсивность седвазии, чем на илистых. Помимо эдафических, на обилие сессильных организмов в значительной степени влияют факторы гидрологические. Большинство представителей беломорской фауны обрастаний имеет бореальное происхождение, именно поэтому наиболее обильный оброст мы встречаем лишь на мидиях с жестких грунтов хорошо прогреваемого Онежского залива. Что же касается остальных районов Белого моря, то, за исключением Унской губы и некоторых губ Кандалакшского залива, таких как Княжая или Чупа, экстенсивность седвазии на раковинах *Mytilus edulis* не превышает нескольких процентов (Наумов, Федяков, 1985, *в*).

Раковины мидий в Белом море обрастают восьмью таксономическими группами сессильных организмов (Наумов, Федяков, 1985, *в*). Наиболее часто встречаются различные мшанки (86 ± 2% раковин половозрелых моллюсков Онежского залива) и виды рода *Balanus* (80 ± 3%). Несколько реже можно обнаружить *Verruca stroemia* (32 ± 3%) и виды рода *Heteranomia* (28 ± 3%). Остальные группы (а именно губки, гидроиды, полихеты семейства Serpulariidae и асцидии) найдены не более чем на 10% раковин. Кроме того, изредка к створкам *M. edulis* прикрепляются ризоиды *Laminaria saccharina.*

Проведенный дисперсионный анализ, результаты которого приведены в табл. 14, показал, что общая экстенсивность обрастания, число групп обрастателей и интенсивность их седвазии существенно зависят от размеров моллюсков, т. е. от времени существования субстрата. Как видно из этой же таблицы, на интенсивность обрастания значительное влияние оказывают и особенности мест поселений мидий. В связи с этим рассматривать развитие обрастаний на створках моллюсков целесообразно отдельно по районам.

На доступном нам материале мидии из Кандалакшского и Двинского заливов, за исключением моллюсков из губ Чупы и Унской, почти не имели оброста. Таким образом, районировать пришлось только Онежский залив. Для этого сравнивалась экстенсивность седвазии отдельных групп на моллюсках из разных точек залива. В тех случаях, когда она не различалась достоверно, материал объединялся. Полученное разделение проверялось тем же способом по общей интенсивности и росту показателя множественности седвазии. В результате выделены 4 мелководных и 1 глубоководный районы: кутовая часть залива (глубина около 25 м); центральная часть залива (глубина около 10 м); район Кондострова (глубина около 10 м); устьевая часть залива, включающая Западную Соловецкую салму и прибрежную область Лямицкого берега к северу от м. Чесменского (глубина около 25 м); район Восточной Соловецкой салмы (глубина около 70 м).

На рис. 55 представлена зависимость общей экстенсивности седвазии от длины раковины *Mytilus edulis*. Видно, что в большинстве случаев обрастания появляются при достижении мидиями приблизительно 20% их дефинитивной длины. Наиболь-

Таблица 14

Доля дисперсии различных признаков, определяемая длиной раковины мидий, особенностями места поселения мидий и совместным влиянием этих факторов по результатам дисперсионного анализа. По: Наумов, Федяков, 1985, *в*

Fraction of dispersion (%) of different parameters explained by the influence of blue mussel shell length, habitat of molluscs and their mutual impact computed using ANOVA After Naumov, Fedyakov, 1985, *б*

Признак		Доля дисперсии, объясняемая		
		длиной раковины моллюска-субстрата	местом поселения мидий	совместным влиянием длины раковины и места поселения
Общая экстенсивность седвазии		81.3 ± 0.1	—	—
Число групп обрастателей		73.1 ± 0.2	3.3 ± 0.9	5.5 ± 2.6
Интенсивность седвазии	мшанок	32.6 ± 0.5	8.9 ± 0.9	12.3 ± 2.5
	видов рода *Balanus*	21.0 ± 0.6	8.9 ± 0.9	12.3 ± 2.5
	Verruca stroemia	4.3 ± 0.7	2.7 ± 0.9	4.1 ± 2.6
	видов рода *Heteranomia*	10.9 ± 0.6	13.5 ± 0.8	22.2 ± 2.2

Примечание. Знаком (—) отмечены недостоверные влияния.

шая экстенсивность седвазии наблюдается на мелководьях центральной части Онежского залива, где обрастают все моллюски, достигшие 60% своей окончательной длины. Реже всего обрастают мидии Кандалакшского залива. Так, например, в губе Чупа лишь 13% взрослых моллюсков имеют на своих створках сессильные организмы. Обращает на себя внимание, что в местах, где обрастание раковин мидий не является случайностью, зависимость экстенсивности седвазии от длины раковины имеет хорошо выраженный *S*-образный характер.

В кутовой части Онежского залива обрастания на раковинах мидий появляются по достижении моллюсками приблизительно половины дефинитивного размера. С первых и до последних стадий сукцессии обрастания на створках *Mytilus edulis* из этого района наиболее часто встречаются различные мшанки и виды рода *Balanus.* Почти столь же часто подвержены седвазии видами рода *Heteranomia* моллюски, достигшие 80% окончательной длины. Остальные группы сессильных организмов встречаются на мидиях в этом районе значительно реже.

В других участках Онежского залива обрастания появляются на створках моллюсков, достигших около трети окончательного размера. Около Кондострова на *Mytilus edulis* первыми появляются различные мшанки, которые к концу жизни моллюсков заселяют 95% их раковин. Приблизительно половина взрослых мидий обрастает здесь усоногими раками, а треть – видами рода *Heteranomia*. Остальные группы сессильных организмов встречаются здесь не более чем в 20% случаев.

Ведущую роль в обрастании мидий центральных участков Онежского залива играют мшанки и усоногие ракообразные, экстенсивность седвазии которых к концу жизни моллюсков-субстратов составляет более 85%. Другие группы встречаются здесь не более чем на четверти всех раковин. Аналогичная картина наблюдается на мелководьях устьевой части залива с той лишь разницей, что *Verruca stroemia* оказывается здесь в группе случайных видов.

Еще большее обеднение видового состава обрастания наблюдается в Кандалакшском заливе. Здесь на створках раковин мидий отмечены только виды рода *Balanus*, причем в крайне олигомиксном биоценозе Княжой губы они, являясь субдоминантной формой, селятся исключительно на моллюсках. Любопытно отметить, что домики баланусов представляют собой субстрат для оседающей молоди *Mytulus edulis*, образующей оброст второго порядка (Луканин и др., 1985).

В течение всего времени жизни моллюсков число видов, обитающих на их раковинах, непрерывно увеличивается (рис. 61). Наибольшим разнообразием фауны обрастателей отличается *Modiolus modiolus* и верхняя створка *Chlamys islandica*. Несколько беднее население раковин *Mytilus edulis* и нижней створки гребешка. Самый однообразный оброст наблюдается на *Elliptica elliptica*, что легко может быть объяснено особенностями ее образа жизни (Наумов, Федяков, 1985, *б*).

Это относится и к росту показателя множественности седвазии на створках раковины мидий (рис. 62). На мелководьях Онежского залива к концу жизни моллюска-субстрата на его створках встречается в среднем около трех групп седвазионтов. В то же время на глубинах Восточной Соловецкой салмы этот показатель не превышает 1.3 группы. Учитывая, что в последнем районе экстенсивность обрастания составляет почти 100%, можно считать, что на больших глубинах множественные седвазии нехарактерны. Влияние глубины на число групп в обросте створок *Mytilus edulis* выявил и проведенный дисперсионный анализ, а именно – глубина определяет около 9% дисперсии этого показателя (Наумов, Федяков, 1985, *в*).

Обратимся теперь к рассмотрению интенсивности обрастания раковин *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Chlamys islandica* и *Elliptica elliptica* различными группами седентарных животных. Как следует из данных дисперсионного анализа (табл. 15), влияние длины раковины и видовой принадлежности животных субстратов на численность или проективное покрытие обрастателей во всех случаях оказывается достоверным. Значимо и совместное воздействие названных факторов, что говорит о надежности отличий в ходе развития обрастаний отдельных моллюсков.

На рис. 63, *А–И* представлена динамика интенсивности обрастания моллюсков отдельными группами седентарных животных. Чаще всего она может быть описана монотонно возрастающими функциями, где аргументом является площадь раковины. По такому закону изменяется численность *Verruca stroemia* и *Heteranomia* spp. на всех моллюсках, *Balanus* spp. на *Mytilus edulis*, *Chitinopoma fabricii* на нижней створке *Chlamys islandica*, Ascidia на *Elliptica elliptica*, а также проективное покрытие гидроидами верхней и нижней створок *Chlamys islandica.* Характер обрастания мшанками мидий и верхней створки гребешком описывается *S*-образной кривой. Наконец, численность *Chitinopoma fabricii* и проективное покрытие губками верхней створки *Chlamys islandica* имеют четко выраженный максимум при средних размерах раковины.

Таблица 15

Доля дисперсии (%) обилия различных групп седвазинтов
По: Наумов, Федяков, 1985, *б*

Fraction of dispersion (%) of fouling organisms abundance explained by the influence of bivalve species, shell length and their mutual impact computed using ANOVA
After Naumov, Fedyakov, 1985, *б*

Группа обрастателей	Доля дисперсии, зависящая от влияния		
	вида моллюска субстрата	длины раковины моллюска-субстрата	совместного воздействия вида и длины раковины
Porifera	1.4 ± 0.3	4.4 ± 0.4	3.9 ± 1.2
Spirorbis spp.	6.5 ± 0.3	3.6 ± 0.4	9.7 ± 1.2
Chitinopoma fabricii	6.2 ± 0.3	4.5 ± 0.4	17.1 ± 1.0
Balanus spp.	8.5 ± 0.3	6.2 ± 0.4	12.1 ± 1.1
Verruca stroemia	6.9 ± 0.3	6.9 ± 0.4	10.9 ± 1.1
Heteranomia spp.	3.6 ± 0.3	11.7 ± 0.4	7.7 ± 1.1
Bryozoa	13.0 ± 0.3	11.3 ± 0.4	11.3 ± 1.1

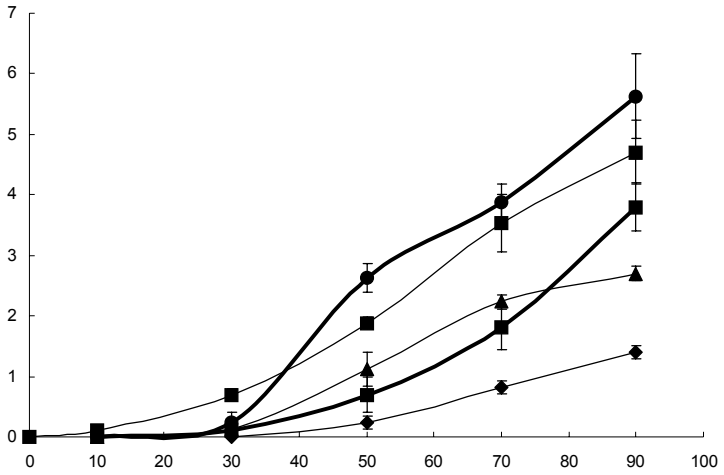


Рис. 61. Зависимость множественности седвазии от длины раковины моллюска-субстрата.
По оси абсцисс – относительная длина раковины, % от максимального размера, *по оси ординат* – число групп седвазинтов. Остальные обозначения как на рис. 54. По данным А. Д. Наумова и В. В. Федякова, 1985, *б*.

Fig. 61. Multiple fouling plotted against the length of substrate mollusc shell.
X-axis – relative shell length (% maximum size), Y-axis – number of fouling organisms groups. For other notations see fig. 54. According data of Naumov and Fedyakov, 1985, *б*.

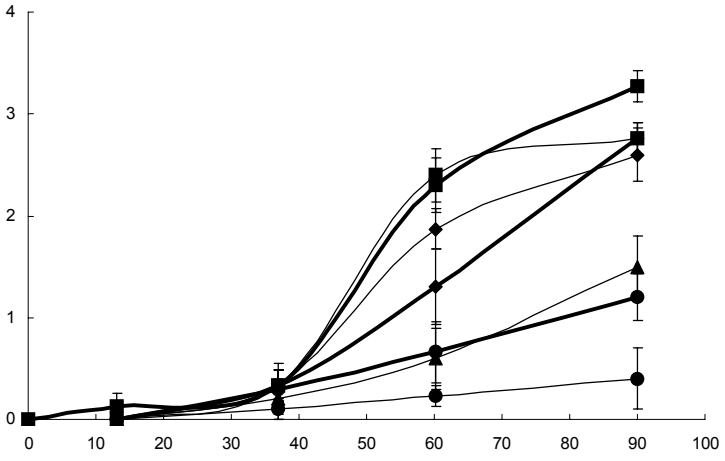


Рис. 62. Зависимость множественности седвазии от длины раковины *Mytilus edulis*.
Обозначения, как на рис. 55, 61. По данным А. Д. Наумова и В. В. Федякова, 1985, *в*.

Fig. 62. Multiple fouling plotted against the *Mytilus edulis* shell length.
For legend see fig. 55, 61. According data of Naumov and Fedyakov, 1985, *б*.

Таким образом, очевидно, что первый тип зависимости характерен для групп, постоянно расширяющих свое поселение по мере увеличения площади субстрата. Во втором случае прирост площади, занимаемый мшанками, с определенного момента становится прямо пропорциональным приросту площади створки. Что касается третьего типа развития обрастания, то здесь наблюдается угнетение седентарных животных. Это верно, по крайней мере, для *Chitinopoma fabricii.* Губки, обрастание которыми развивается по этому же типу, возможно, и не угнетаются, а наблюдаю-

щийся ход кривой объясняется тем, что прирост занимаемой ими площади начинает заметно отставать от прироста площади створки.

Все сказанное относится к достоверным изменениям численности и проективного покрытия. Однако и остальные случаи, как это видно из рис. 63, *А-И,* можно аппроксимировать теми же типами кривых.

Интересно отметить резкие различия в динамике обрастания *Chitinopoma fabricii* верхней и нижней створок гребешков. Если на нижней численность этих полихет непрерывно возрастает, то на верхней она имеет максимум по достижении моллюском около половины дефинитивной длины (25% максимальной площади). В точности такая же закономерность наблюдается и в динамике обилия видов рода *Spirorbis*. Возможно, такое развитие поселений в подобном биоценотическом окружении характерно для всех полихет сем. *Serpulidae.*

По-видимому, эти черви испытывают угнетение в присутствии усоногих раков. Так, на раковинах *Mytilus edulis* и *Modiolus modiolus*, где Cirripedia садятся одними из первых, поселения серпулид не получают сколько-нибудь значительного развития. На раковинах гребешков, где усоногие по каким-то пока неизвестным причинам появляются несколько позже, названные полихеты вначале бурно развиваются. В дальнейшем их количество на верхней створке сокращается по мере увеличения поселения усоногих. Сходное явление наблюдается и на нижней створке, однако здесь *Balanus* вообще не встречается, а поселения *Verruca stroemia* относительно малочисленны. Тем не менее их наличие все же вызывает некоторое снижение встречаемости видов рода *Spirorbis* (см. рис. 59). В то же время неравномерность интенсивности обрастания отдельных моллюсков *Verruca stroemia* позволяет серпулидам увеличивать свою численность, что вызывает рост их среднего обилия. Это явление находит отражение в больших статистических ошибках (рис. 63, *В, Г).* Такими взаимоотношениями седвазионтов, по-видимому, и объясняется описанный выше сукцессионный процесс на створках гребешка.

Рассмотрим интенсивность седвазии мидий из различных районов Онежского залива более подробно. Интенсивность седвазии Bryozoa наиболее высока на мелководьях центральной части Онежского залива и в районе Кондострова, где к концу жизни мидий в среднем 40% поверхности их створок покрыто различными корковыми мшанками. В Восточной Соловецкой салме и кутовой части Онежского залива эта группа обрастателей занимает в среднем не более 10% площади раковины, причем их покрытие остается примерно на одном уровне после достижения моллюсками половины дефинитивного размера (рис. 64, *А*).

Интенсивность седвазии различными группами сессильных организмов варьирует от места к месту. Так, если на створках раковины наиболее крупных мидий из Онежского залива в среднем поселяется 18 экз. морских желудей, то в Унской губе их всего 4 экз., а в Чупе – 3 экз. Сходным образом ведут себя мшанки, а также второстепенные группы. Исключение составляют лишь губки, которые на поверхности раковины унских мидий занимают площадь в 8 раз большую по сравнению с онежскими моллюсками (Наумов, 1990). Если не принимать во внимание глубины Восточной Соловецкой салмы, то интенсивность седвазии видов рода *Balanus* в Онежском заливе закономерно увеличивается по мере удаления от устья Онеги. Наиболее интенсивное обрастание (в среднем 50 экз. на одну особь *Mytilus edulis*) отмечено в устьевой части залива, а наименьшее – (около 5) в кутовой (рис. 64, *Б*).

Что же касается *Verruca stroemia* и видов рода *Heteranomia*, то первая в сколько-нибудь значительном количестве встречается на мидиях из центральной, а вторые – из кутовой части Онежского залива (рис. 64, *В*, *Г*).

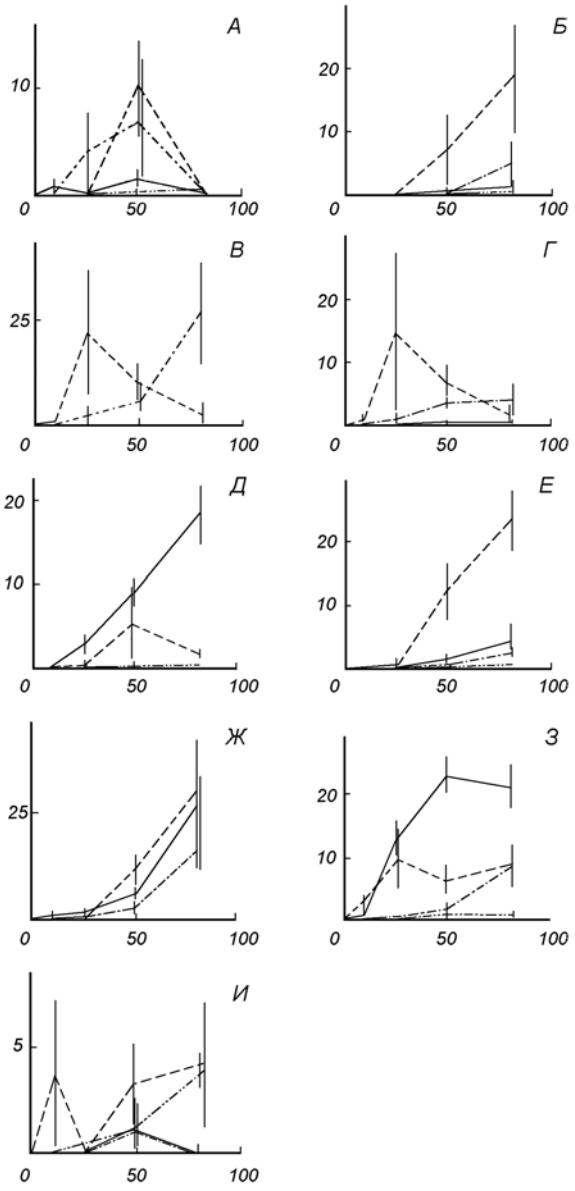


Рис. 63. Зависимость интенсивности седвазии двустворчатых моллюсков от площади раковины. *А* – губки, *Б* – колонии гидроидных полипов, *В* – виды рода *Spirorbis*, *Г* –*Chitinopoma fabricii*, *Д* – виды рода *Balanus*, *Е* – *Verruca stroemia*, *Ж* – виды рода *Heteranomia*, *З* – мшанки, *И* – асцидии. *По осям абсцисс* – площадь раковины (% от наибольшего экземпляра). *По осям ординат* – *А*, *Б* и *З* – среднее проективное покрытие, в остальных случаях – среднее число экземпляров. —— – *Mytilus edulis*, – – – – *Chlamys islandica*, верхняя створка, – · – · – *Modiolus modiolus*, — · · — – *Elliptica elliptica*. По: Наумов, Федяков, 1985, *б*.

Fig. 63. Intensity of bivalve shells fouling plotted against relative square of the shell. *А* – sponges, *Б* – hydrozoan, *В* –*Spirorbis* species, *Г* –*Chitinopoma fabricii*, *Д* –*Balanus* species, *Е* – *Verruca stroemia*, *Ж* –*Heteranomia* species, *З* – moss animals, *И* – ascidians. *X-axis* – relative square of the shell (% of maximum specimen). *Y-axis* – *А*, *Б* and *З* – average area (%) occupied by colonies, other cases – average specimens number. —— – *Mytilus edulis*, – – – *Chlamys islandica* upper valve, — · — – *Modiolus modiolus*, — · · — – *Elliptica elliptica*. After Naumov, Fedyakov, 1985, *б*.

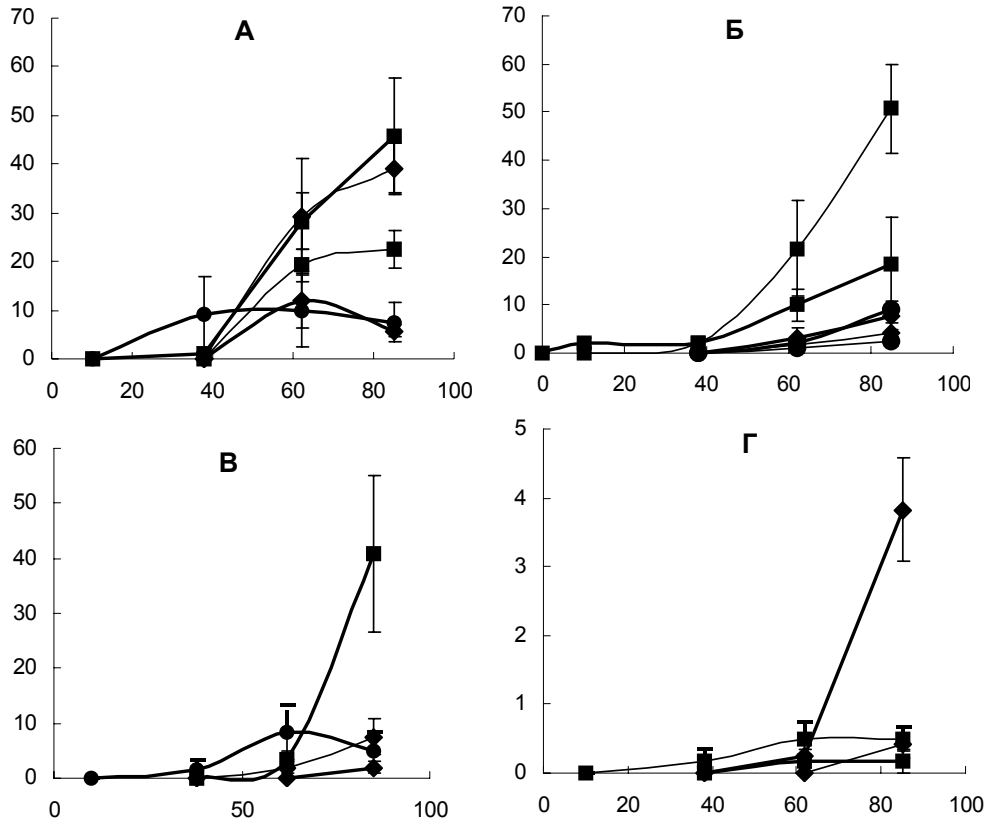


Рис. 64. Зависимость интенсивности седвазии мшанок (*А*), видов рода *Balanus* (*Б*), *Verruca stroemia* (*В*) и видов рода *Heteranomia* от длины раковины (*Г*) *Mytilus edulis* в различных местах. *По оси абсцисс* – длина раковины, % от максимального размера; *по осям ординат* – интенсивность седвазии, % от площади створок, покрытой обрастателями (*А*), или в экземплярах седвазионтов на 1 экз. моллюска в остальных случаях. Обозначения районов, как на рис. 55.
По данным А. Д. Наумова и В. В. Федякова, 1985, *в*.

Fig. 64. Intensity of *Mytilus edulis* shells fouling by moss animals (*А*), *Balanus* species (*Б*), *Verruca stroemia* (*В*) and *Heteranomia* species (*Г*) in different places plotted against shell length.
X-axis –shell length (% of maximum size). *Y-axis* – intensity of fouling: average area occupied by colonies (%, *А*) or fouling organisms specimens number per one molluscan specimen in other cases. For notation of regions see fig. 55. According data of Naumov and Fedyakov, 1985, *в*.

Полученные результаты показывают, что как экстенсивность, так и интенсивность обрастания в наибольшей степени зависят от длины раковины, т. е. от времени существования субстрата. Следует отметить, что экстенсивность седвазии на мидиях приблизительно одинаковой длины практически не меняется в зависимости от особенностей отдельных районов Онежского залива (см. рис. 55, табл. 14). В то же время она существенно различается в разных заливах, т. е. акваториях с резко различающимся характером гидрологических, эдафических и экологических условий. Что же касается интенсивности седвазии, то она связана и с локальными особенностями этих факторов в пределах Онежского залива (см. рис. 64, табл. 15).

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что общий ход развития седвазии во времени не имеет принципиальных отличий от описанных В. В. Ошурковым (1982, 2000) сукцессии на неорганических субстратах. Таким образом, оброст раковин моллюсков может служить удобной природной моделью для изучения обрастания хозяйственных объектов.

Анализ полученных данных позволяет сделать еще один важный вывод. Учитывая высокие экстенсивность и интенсивность обрастания мидий в Онежском заливе, организация марикультуры, равно как и промышленная эксплуатация естественных популяций этого вида, представляется здесь нерациональной.

Полученные результаты позволяют сделать вывод, что развитие обрастаний на створках раковин крупных двустворчатых моллюсков является закономерным процессом, протекающим под влиянием определенных условий. Уместно задать вопрос: с какой структурной единицей биоценоза мы имеем дело? Нам представляется, что совокупность обитающих на раковине каждого конкретного моллюска организмов следует считать *консорцией*, а возникновение и развитие этой совокупности – *сукцессией* консорции макрообрастателей.

Как было показано выше, сукцессии, протекающие на раковинах различных видов, заметно отличаются друг от друга. Можно выделить два типа таких изменений[1]. Сукцессии первого типа характерны для раковин, створки которых ориентированы вертикально. Это – *Mytilus edulis* и *Modiolus modiolus*. Близко к этому развитие обрастаний на раковинах инфаунного моллюска *Elliptica elliptica* с той лишь разницей, что здесь площадь, пригодная для заселения, значительно меньше. Сукцессии второго типа отмечены на створках *Chlamys islandica*, ориентированных горизонтально. Следует заметить, что видовой состав обрастателей на разных створках гребешков заметно отличается, что позволяет разделить рассматриваемую консорцию на два яруса – верхний и нижний.

В первом случае видовой состав макрообрастателей и структура консорции с самых ранних этапов ее развития практически не отличимы от того, что мы видим в конечных фазах. Сукцессионные процессы здесь сводятся лишь к пропорциональному увеличению численности отдельных групп седентарных организмов.

В противоположность этому сукцессия второго типа затрагивает структуру консорции. Как уже говорилось, здесь, помимо увеличения численности отдельных групп, четко прослеживается смена лидирующих форм.

Следует отметить, что как первый, так и второй типы сукцессионных процессов приводят к климаксному состоянию консорций. В пользу этого свидетельствует сходство обрастаний раковин и камней в соответствующих биоценозах. Различия климаксных консорции и их ярусов на отдельных видах моллюсков аналогичны различиям в обрастании верхней и нижней поверхности неограниченного субстрата тех или иных биотопов (Ошурков, 1982, 2000). Таким образом, сукцессии, протекающие на створках раковин, по-видимому, отражают процессы, имевшие место при заселении жестких грунтов Онежского залива.

[1] Как уже было сказано выше, процессы, протекающие на раковинах *Portlandia arctica* и *Macoma calcarea*, не могут считаться сукцессионными.

Глава 7
ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Вводные замечания

Во многих районах прибрежной зоны Мирового океана встречаются локальные понижения дна, отделенные от основной части водоема подводными порогами. Донная фауна таких понижений часто заметно отличается от фауны соответствующих глубин по другую сторону порога (Андрияшев, 1974). Белое море – не исключение, и, кроме того, в нем самом тоже имеются такого рода депрессии. В качестве примера можно назвать ряд губ, отделенных от основной акватории моря входными порогами. Таковы губы Долгая Соловецкого острова (Онежский залив), Чупа, Никольская, Бабье море, Воронья, Канда, Палкина, Колвица, Лов, Пильская, Падан (Кандалакшский залив). Донное население некоторых из них носит ярко выраженный арктический характер (Книпович, 1893; Ливанов, 1911; Чуднов, 1926; Гурвич, 1934; Гурвич, Соколова, 1939; Иванов и др., 1983; Наумов, 1979, *б*; Наумов, Ошурков, 1982; Наумов и др., 1986*б*, 1995; Федяков, 1986; Нинбург, 1990; Naumov, Fedyakov, 2000, *а*).

Общеизвестно, что холодолюбивая фауна в кутах узких заливов и губ обитает на меньших глубинах, чем в основных бассейнах моря. Такой подъем фауны наблюдается, например, в Скорсби-Саунд (Thorson, 1934), Гюллмар-фьорде (Gislen, 1930), в некоторых ковшовых губах Восточного Мурмана (Милославская, 1964). То же самое имеет место в кутовой части Кандалакшского залива (Нинбург и др., 1975). И. И. Месяцев (1931) находил *Portlandia arctica* на Кандалакшском рейде на глубине 3 м от нуля глубин.

Названные выше водоемы можно разделить на два типа: узкие длинные губы фиордового типа и широкие лагуны с узким входом. Первые из них по установившейся традиции принято называть *ковшовыми*, а вторые – *лагунными* (Гурвич, 1934; Гурвич, Соколова, 1939). В дальнейшем мы будем придерживаться этой классификации.

Следует обратить внимание и на то, что по этой классификации само Белое море представляет собой ковшовую лагуну Баренцева. Это дает основание для сравнения губ с порогом на входе не только между собой, но и с Бассейном.

Вертикальное распределение фауны всегда тесно связано с целым рядом абиотических характеристик, поэтому настоящая глава предваряется описанием таких параметров среды, как распределение температуры и солености, а также грунтов и геологического строения интересующих нас водоемов. Особенности строения Бассейна были описаны выше (*см. гл. 3*), поэтому ниже основное внимание будет уделено губам с порогом на входе.

Общая характеристика беломорских губ с порогом на входе

Из названных выше ковшовых и лагунных губ лишь немногие изучены сколько-нибудь подробно. К ним относятся губы Долгая (Книпович, 1893; Ливанов, 1911; Чуднов, 1926; Наумов, Ошурков, 1982; 1995; Федяков, 1986; Наумов и др., 1995; Нинбург, 1990; Naumov, Fedyakov, 2000, *а*), Колвица (Наумов и др., 1986, *б*, 1995; Федяков, 1986; Naumov, Fedyakov, 2000, *а*) и Лов (Наумов, 1979, *б*; Наумов и др., 1995; Федяков, 1986; Naumov, Fedyakov, 2000, *а*). Относительно других имеются лишь отрывочные сведения. Исключение составляет сравнительно неплохо изученная губа *Канда* (Иванов и др., 1983), однако ее биота подверглась кардинальным изменениям после того, как она была отделена от Кандалакшского залива дамбами для железной (1915 г.) и автомобильной (около 1965 г.) дорог. Сведений о ее фауне до этого антропогенного воздействия практически не имеется, а в настоящее время она представляет собой трехслойный водоем с опресненной поверхностной зоной, солоноватой средней и отравленной сероводородом нижней (Иванов и др., 1983). Поскольку данное исследование касается только ненарушенных биотопов, губа Канда будет исключена из дальнейшего рассмотрения.

Долгая губа представляет собой весьма характерную лагуну, глубоко вдающуюся в берег на восточной стороне Соловецкого острова (рис. 65, *А*). Ее протяженность с севера на юг составляет около 6.5 км, а с запада на восток – около 3 км. Площадь губы – приблизительно 12 км^2, максимальная глубина составляет 22 м. Глубина порога на входе не превышает 4 – 5 м.

Бабье море, как справедливо отмечает А. И. Бабков (1991), на самом деле – не губа, а пролив (точнее – проточная лагуна), отделяющий о. Великий от материка (рис. 65, *Б*). С севера на юг этот водоем простирается почти на 8.5 км, с запада на восток – на 6.5 км. Площадь его – около 45 км^2, а максимальная глубина – 40 м. Глубины обоих порогов не превышают 5 м.

Губа *Чупа*, наибольшая из беломорских губ фиордового типа с порогом на входе, вытянута в широтном направлении (рис. 65, *В*). Ее длина составляет около 35 км, а ширина достигает 5.5 км, хотя в основном она равна приблизительно 1.5 – 2 км. Площадь зеркала – 57 км^2. В губе есть несколько следующих друг за другом котловин, из которых две наибольшие имеют глубину 70 и 66 м. Глубина входного порога – около 40 м, кутового – порядка 15 м.

Губа *Никольская* крайне слабо изучена в гидробиологическом отношении, поэтому нет особого смысла описывать ее морфометрические характеристики и гидрологический режим. То же самое относится и к *Вороньей* губе.

Немного сведений и о *Палкиной* губе, однако в БетнБоМ имеется некоторый относящийся к ней материал, который может быть использован в сравнительном анализе, поэтому не будем исключать эту губу из рассмотрения. По своим морфометрическим характеристикам она заметно отличается от остальных губ подобного рода и, строго говоря, не может быть названа ни ковшом, ни лагуной в смысле определения Г. С. Гурвича (рис. 65, *Г*). Губа эта широко открыта в Кандалакшский залив, ее длина приблизительно равна ширине (около 3.7 км), а площадь зеркала составляет приблизительно 14 км^2. Настоящего входного порога губа не имеет, хотя и отделена от акватории залива рядом небольших островков и корг, разделенных между собой относительно мелководными проливами. В губе имеется заметная депрессия дна, достигающая глубины 40 м.

Губа *Колвица* (рис. 65, *Д*), расположенная в северо-западной части Кандалакшского залива Белого моря, представляет собой фиорд, простирающийся от мысов Дмитриев и Колвица в восток-северо-восточном направлении на расстояние около 8 км. Ширина губы почти на всем ее протяжении составляет около 1 км. Общая площадь –

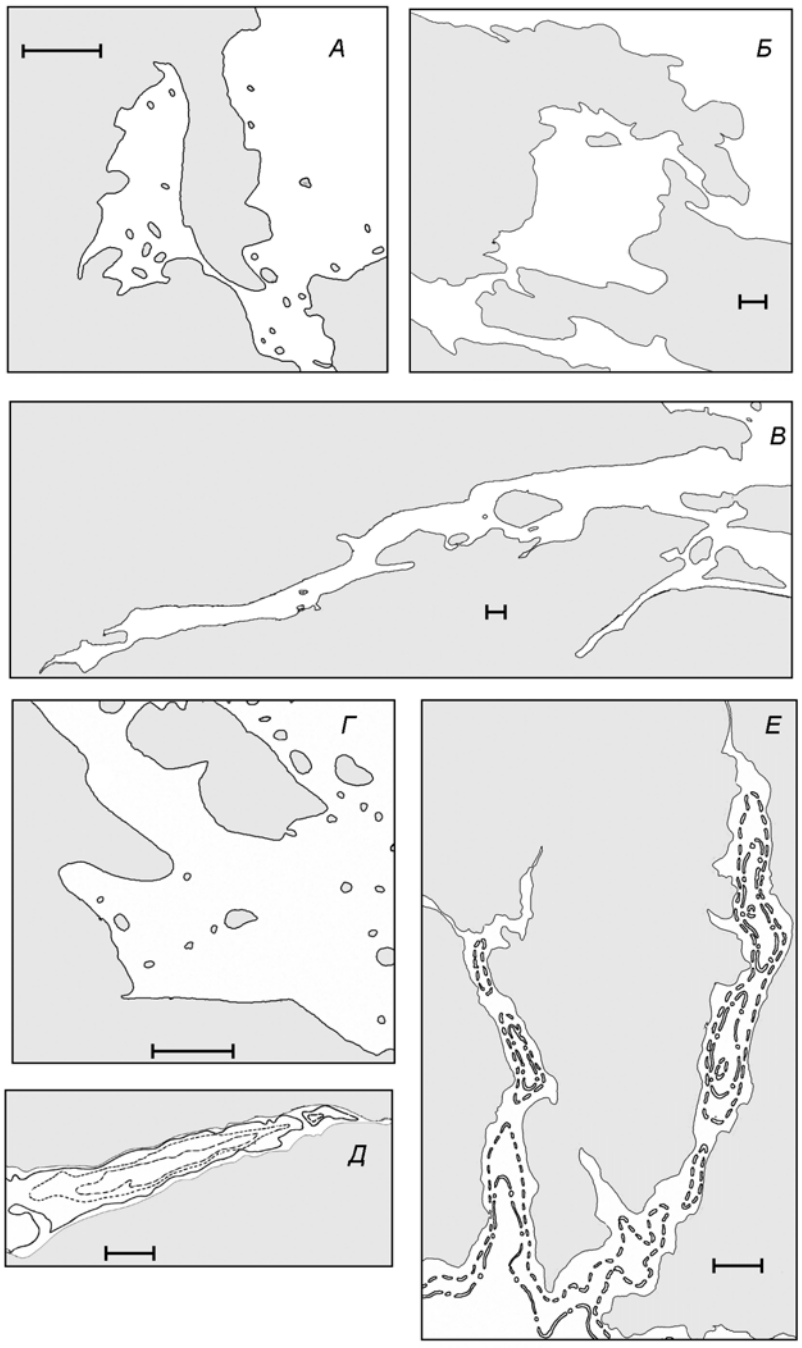


Рис. 65. Некоторые лагунные и ковшовые губы Белого моря.
А – Долгая, *Б* – Бабье море, *В* – Чупа, *Г* – Палкина, *Д* – Колвица, *Е* – Лов (*слева*) и Пильская (*справа*). Масштабный отрезок на всех схемах – 1 км.

Fig. 65. Some White Sea inlets with a ridge in the mouth.
А – the Dolgaya Inlet, *Б* – the Babye More Inlet, *В* – the Chupa Inlet, *Г* – the Palkina Inlet, *Д* – the Kovitsa Inlet, *Е* – the Lov (*left*) and Peela (*right*) Inlets. Scale bar for the all schemes – 1 km.

10 км^2. Берега обрывисты и высоки: некоторые отметки высот превосходят 500 м. Имеются две котловины. Глубина входной составляет около 70 м, кутовой – около 40 м. Глубины порогов составляют соответственно 15 и 10 м.

Губа *Лов*, вытянутый в меридиональном направлении ковшовый фиорд, имеет протяженность около 9 км; ее ширина в среднем чуть меньше 1 км, а площадь зеркала составляет около 8 км^2 (рис. 65, *Е*). В ней имеются две котловины, отделенные друг от друга и от вод Кандалакшского залива относительно мелководными порогами. Глубина котловины на входе – около 40 м, а в кутовой части – около 20 м. Глубина нижнего порога не превышает 12 м, верхнего – 5 м.

Соседняя с Лов *Пильская* губа в морфометрическом отношении во многом ее напоминает. Ее длина – около 13 км, а средняя ширина – около 1 км, площадь губы приблизительно равна 12 км^2 (рис. 65, *Е*). В ней так же, как и Лов губе, имеется две котловины и, соответственно, два порога. Глубины котловин достигают 30 м, а порогов – 10–15 м.

Геологическое строение ковшовых губ

О геологическом строении впадины Белого моря говорилось выше, поэтому в данном разделе будут рассмотрены только ковшовые губы. В геологическом отношении лучше всего изучена губа Колвица, поэтому строение фиордовых губ удобнее всего рассмотреть на ее примере. Относительно лагун геологические данные отрывочны.

Долина Колвицы занимает древнюю протерозойскую складку земной коры и сложена в основном гнейсо-гранитами (Кошечкин, 1979). От основной акватории Кандалакшского залива губа Колвица отделена обширным мелководьем, представляющим собой конечную морену осциллировавшего ледникового языка (Невесский и др., 1977). Как отмечают эти исследователи, ложбина фиорда образовалась в результате выпахивающей деятельности льда и, таким образом, представляет собой ледниковый трог. Профиль поперечного разреза губы – крутой свал у берегов и уплощенное дно – весьма характерны для образования подобного рода.

Губа Колвица находится в зоне интенсивного (в среднем за голоцен 8 мм в год) тектонического поднятия (Кошечкин, 1968). В результате на склонах ее берегов отчетливо видны расположенные друг над другом абразионные террасы, образовавшиеся в периоды морских трансгрессий (Арманд, Самсонова, 1969), причем верхняя абразионная ступень расположена на 140 м над уровнем моря. Ни одна из этих террас не имеет ничего общего с плечом трога, которое находится на высоте около 300–400 м и никогда (по крайней мере, в четвертичный период) не заливалось водой.

В куту губы Колвица расположена вторая котловина с глубинами, достигающими 40 м, отделенная десятиметровым порогом. В отличие от входной котловины, склоны которой повсюду приблизительно одинаковой крутизны, дно кутовой имеет вид резкого свала у порога и полого поднимается по направлению к куту. Такой профиль вызван интенсивной аккумуляцией наносов впадающей в губу р. Колвица. Она вытекает из расположенного неподалеку Колвицкого озера, которое, по-видимому, в недавнем геологическом прошлом представляло собой еще один, третий по счету морской ковш в пределах древнего разлома[1].

[1] Отметим, что стадию морского ковша обязательно проходят все реликтовые озера. В частности, в атлантическое время таким ковшом было Кривое озеро, на берегу которого расположена ББС ЗИН РАН.

Сходное строение имеют практически все названные выше ковшовые фиорды Кандалакшского залива. Как было сказано выше, в каждом из них есть несколько котловин, разделенных порогами. Если считать, что само море представляет собой ковш первого порядка, то из ковшей второго и третьего порядков, кроме Колвицы, построены губы Лов, Пильская и Падан (в последней ковш второго порядка выражен нечетко). В губе Чупа прослеживаются ковши вплоть до пятого порядка. Можно предположить, что котловины таких губ возникали во времена задержек в отступлении ледника, когда его концевые языки осциллировали в бережных отделах разломов. Краевые морены этих языков формировали пороги, внутренние из которых, как правило, выше и у́же внешних. Глубины кутовых ковшей меньше не только за счет общего наклона кристаллического фундамента, но и благодаря более интенсивной седиментации, что вызвано приносом терригенного материала впадающими в них реками или ручьями.

Гидрологические особенности

В гидрологическом отношении лучше всего изучены губы Колвица (Наумов и др., 1968, *б*) и Чупа (Бабков 1998, *б*; Кулаковский, 2000; Кулаковский и др., 2003). Кроме того, имеются достаточно надежные материалы по губе Лов (Наумов, 1979) и по Бабьему морю (Соколова, 1934). По остальным ковшовым и лагунным губам гидрологические сведения отрывочны.

Причину поднятия холодноводной арктической фауны в ковшовых губах и кутах заливов на не свойственную ей в норме глубину, скорее всего, следует искать в особенностях их гидрологического режима. Действительно, если в Бассейне на глубине 20 м летом температура около 8°, а соленость – 25‰, то в ковшовых губах, например в Лов губе, на той же глубине – соответственно около 0° и 29‰. Сходные соотношения температуры и солености отмечены и для других беломорских губ того же типа, например в Бабьем море (Соколова, 1934), в Колвице (Наумов др., 1986, *б*), в Долгой губе (Книпович, 1993; Нинбург, 1990).

В качестве примера гидрологического режима губ ковшового типа рассмотрим Колвицу. В ней наблюдается характерное для подавляющего большинства подобных беломорских губ закономерное повышение температуры и снижение солености по направлению к кутовой части (рис. 66). При этом в куту межгодовые колебания температуры воды на поверхности в августе превышают 10°С, а солености – 20‰. Амплитуда колебаний тех же величин в устьевой части значительно меньше. По температуре она составляет 6.5°, а по солености – всего лишь 2.2‰ (Наумов др., 1986, *б*).

Судя по нашим данным (Наумов др., 1986, *б*), водообмен губы осуществляется за счет мощного пресного стока вод р. Колвица вдоль северного берега. Компенсационное течение, несущее относительно холодные и соленые воды, входит в губу со стороны м. Дмитриева и распространяется вдоль южного берега. Скорость этих течений достигает 1 узла. Описанный механизм водообмена определяет различия термогалинного режима поверхностных слоев прибрежных вод. Так, 18 августа 1984 г. вблизи северного берега губы температура воды была 11.1°С, а соленость – 16.2‰. В то же время у южного берега эти характеристики равнялись соответственно 9.0°С и 23.6‰.

Воды Колвицы, как это характерно для очень многих губ ковшового типа, резко стратифицированы по вертикали. На поверхности температура и соленость близки к тому, что наблюдается на прилежащей к Колвице акватории, а на глубинах обоих ковшей вода имеет термогалинные характеристики, аналогичные таковым Центрального желоба (рис. 67; 68, *А*, *Б*). При этом для слоев, расположенных глубже 25 м, свойственна изотермия (dT/dz менее 0.01°С/м, где T – температура, z –глубина) (Наумов и др., 1986, *б*).

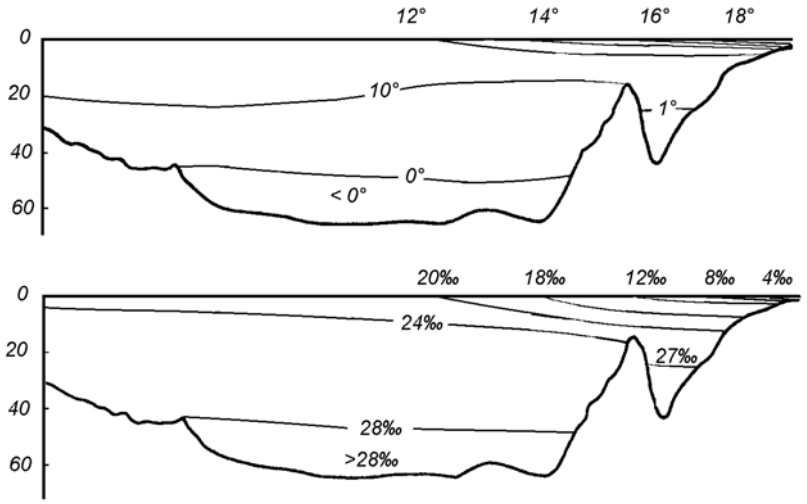


Рис. 66. Гидрологические разрезы губы Колвица (август).
Вверху – температура, *внизу* – соленость. *По вертикали* отложена глубина, м. По: Наумов и др., 1986, *б*.
Fig. 66. Hydrological sections of the Kolvitsa Inlet (August).
Above – temperature, *below* – salinity. *Vertical axis* – depth (m). After Naumov et al., 1986, *б*.

Наибольшим вертикальным градиентом плотности обладают поверхностные воды до глубины приблизительно 25 м. В более глубоких слоях наблюдается постепенное снижение градиента, причем у дна входной котловины, начиная с 50 м, устанавливается изопикничность в понимании А. Д. Щербина (1976), т. е. $d\rho/dz$ (где ρ – условная плотность) менее 0.005 усл. ед./м (Наумов др., 1986, *б*).

Приведенные данные свидетельствуют, что воды губы Колвицы могут быть подразделены на три типа:

1. Относительно соленые морские воды, поступающие из прилежащих районов Кандалакшского залива и распространяющиеся вдоль южного берега губы. В августе соленость этих вод колеблется вблизи 24‰, а температура составляет 8÷9°С.

2. Воды, зарождающиеся в куту губы в результате смешения вод первого типа с пресным стоком р. Колвица. Они омывают мелководья северного берега и в августе обладают соленостью от 2 в куту до 17‰ на выходе и температурой около 11°С.

3. Воды, заполняющие глубины обеих котловин. Их соленость более 27‰, а температура менее 1°С. Интересно, что в прилежащих частях Кандалакшского залива по всей толще их вод (исключая локальные депрессии дна) такие термогалинные характеристики наблюдаются только зимой. Таким образом, воды третьего типа формируются зимой, причем отсутствие заморно-сероводородной зоны даже на самых больших глубинах свидетельствует о довольно интенсивном зимнем водообмене.

Описанная выше четко выраженная стратификация обязана своим происхождением резким различиям термогалинных характеристик поверхностных и глубинных вод. У южного берега граница между водами первого и третьего типов, судя по максимальным вертикальным градиентам температуры и солености, проходит на глубинах 10 – 15 м (Наумов др., 1986, *б*). Опресненные воды северного берега распространяются исключительно в верхнем двухметровом горизонте. Их подстилает тонкая прослойка вод первого типа, а глубже 10 – 15 м залегают глубинные воды. Как и у южного, у северного берега границы между различными типами вод четко прослеживаются по экстремумам градиента термогалинных характеристик (Наумов др., 1986, *б*).

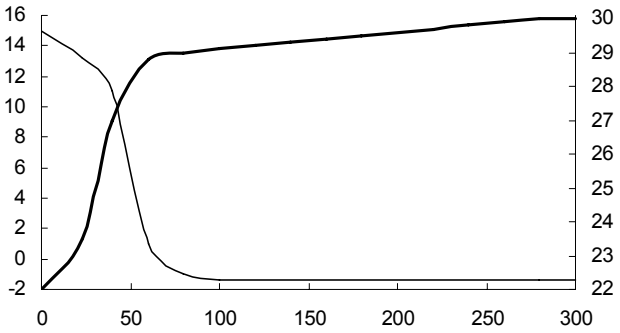


Рис. 67. Структура вод Бассейна (июль).
По оси абсцисс – глубина, м; *по осям ординат*: *слева* – температура, °С; *справа* – соленость, ‰. На основе оригинальных материалов.

Fig. 67. Water structure of the Basin (July).
X-axis – depth (m), *Y-axes*: *left* – temperature (ºC), *right* – salinity (‰). According original data.

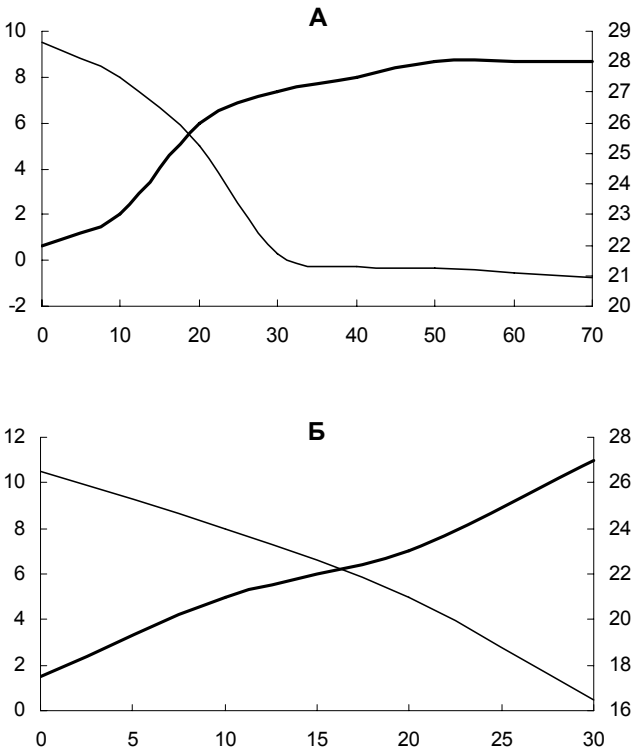


Рис. 68. Структура вод губы Колвица (август).
А – входная котловина, *Б* – кутовая котловина. Обозначения, как на рис. 67. На основе оригинальных материалов.

Fig. 68. Water structure of the Kolvitsa Inlet (August).
For legend see fig. 67. According original data.

Сходная структура водной толщи наблюдается и в губе Лов (Наумов, 1979). Гидрологический разрез этой губы приведен на рис. 69, а структура вод обеих котловин – на рис. 70. Интересно, что в обеих губах во входной котловине так же, как и в Бассейне, наблюдается слой воды, обладающий резким градиентом температуры и солености (см. рис. 67; 69, *А*; 70, *А*), в то время, как в кутовых котловинах эти градиенты более плавны (см. рис. 69, *Б*; 70, *Б*). Аналогичные плавные градиенты этих гидрологических характеристик наблюдаются и во входной котловине губы Чупы (рис. 71), хотя распределение температуры и солености в ней мало чем отличается от такового в Колвице (рис. 72), в то время, как в Бабьем море ситуация в большей степени напоминает ту, которая имеет место открытой части моря (рис. 73). Структура вод промежуточного характера наблюдается в Палкиной губе (рис. 74).

Индикатором арктических условий можно считать двустворчатого моллюска *Portlandia arctica* как единственного представителя эндемиков Полярного бассейна в этой группе организмов. В связи с этим представляется важным сравнить глубины, на которых отмечены максимальные градиенты гидрологических характеристик, и глубины, начиная с которых устанавливаются в названных губах арктические условия и начинает встречаться названный высокоарктический вид (табл. 16).

Н. М. Книпович (1893, 1900) объясняет характер гидрологического режима ковшовых и лагунных губ отсутствием перемешивания вод ниже высоты порога на входе. Однако отсутствие перемешивания и водообмена неизбежно должно было бы приводить к развитию зон сероводородного заражения, которое отмечено только для Бабьего моря (Гурвич, 1934; Соколова, 1934), да и то лишь для части слоя холодной и осолоненной воды. Кроме того, приведенное объяснение предполагает наличие арктического режима в любой ковшовой губе. Между тем проведенное нами исследование Пильской губы показало, что она лишена арктической фауны. Нет ее и во входной котловине губы Чупа. В связи с этим интересно обратиться к структуре вод Пильской губы (рис. 75). В ней имеется довольно хорошо выраженный градиент летних температур на глубине около 26 м, однако даже на самых больших глубинах ее входной котловины вода не остывает ниже +2°С.

Таблица 16

Глубины, на которых наблюдаются максимальные градиенты летних температур и соленостей в различных акваториях Белого моря

Depths, where maximum gradients of summer temperature and salinity were found in different parts of the White Sea

Акватория	Слой максимальных градиентов температуры и солености, м	Глубина, с которой устанавливаются арктические условия, м	Обнаружен или нет вид *Portlandia arctica*
Бассейн	40 ÷ 50	100	Да
Губа Чупа	0 ÷ 30	—	Нет[1]
Пильская губа	5 ÷ 30	—	Нет
Губа Колвица:			
входная котловина	10 ÷ 25	30	Да
кутовая котловина	0 ÷ 30	30	Да
Губа Лов:			
входная котловина	12 ÷ 20	20	Да
кутовая котловина	0 ÷ 12	10	Да
Палкина губа	5 ÷ 15	35	Да
Бабье море	10 ÷ 17	20	Да

[1] Этот вид встречен в губе Чупа в некоторых котловинах, расположенных в кутовой части, однако гидрологические условия в этих местах до сих пор изучены крайне недостаточно.

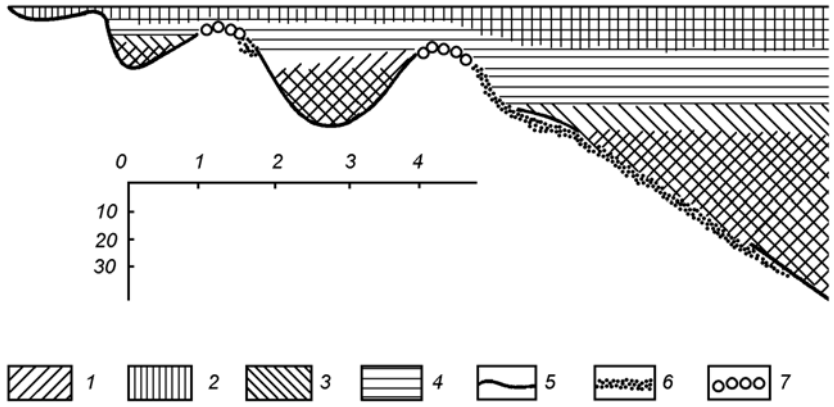


Рис. 69. Гидрологический разрез губы Лов и прилегающей акватории (июль).
По вертикальной оси – глубина, м; *по горизонтальной оси* – расстояние, км. *1* – соленость выше 27‰, *2* – соленость ниже 22‰, *3* – температура ниже +2°С, *4* – температура выше +10°С, *5* – ил, *6* – песок, *7* – камни. По: Наумов, 1979, *б*.

Fig. 69. Hydrological sections of the Lov Inlet (July).
Vertical axis – depth (m), *horizontal axis* – distance (km). *1* – salinity above 27‰, *2* – salinity below 22‰, *3* – temperature below +2°C, *4* – temperature above +10°C, *5* – muddy sediment, *6* – sandy sediment, *7* – rocky sediment. After Naumov, 1979, *б*.

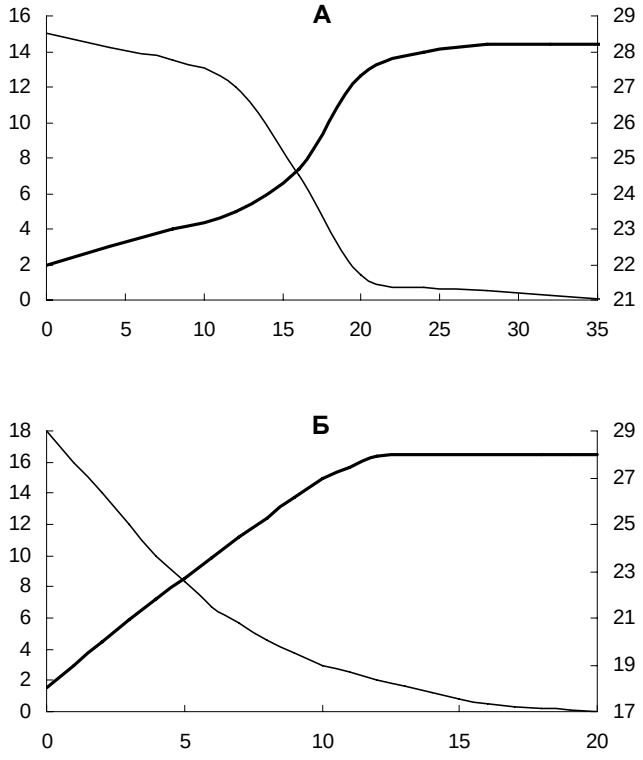


Рис. 70. Структура вод губы Лов (июль).
Обозначения, как на рис. 67. На основе оригинальных материалов.

Fig. 70. Water structure of the Lov Inlet (July).
For legend see fig. 67. According original data.

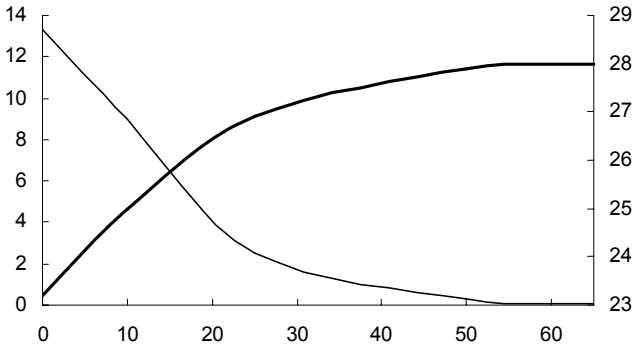


Рис. 71. Структура вод входной котловины губы Чупа (июль).
Обозначения, как на рис. 67. На основе материалов А. И. Бабкова (1998, *б*), Э. Е. Кулаковского (2000) и Э. Е. Кулаковского и др. (2003).

Fig. 71. Water structure of the Chupa Inlet (July).
For legend see fig. 67. According data of Babkov (1998, *б)*, Kulakovsky (2000) and Kulakovsky et al. (2003).

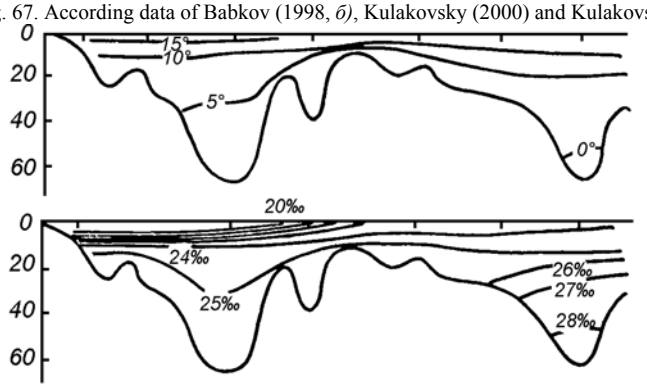


Рис. 72. Гидрологические разрезы губы Чупа (август).
Вверху – температура, *внизу* – соленость. *По вертикали* отложена глубина, м. По: Бабков, 1991.

Fig. 72. Hydrological sections of the Chupa Inlet (August).
Above – temperature, *below* – salinity. *Vertical axis* – depth (m).

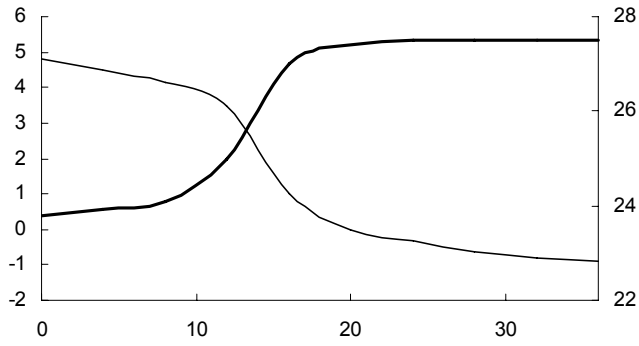


Рис. 73. Структура вод Бабьего моря (лето).
Обозначения, как на рис. 67. На основе материалов Е. В. Соколовой (1934).

Fig. 73. Water structure of the Babye More Inlet (summer).
For legend see fig. 67. According original data.

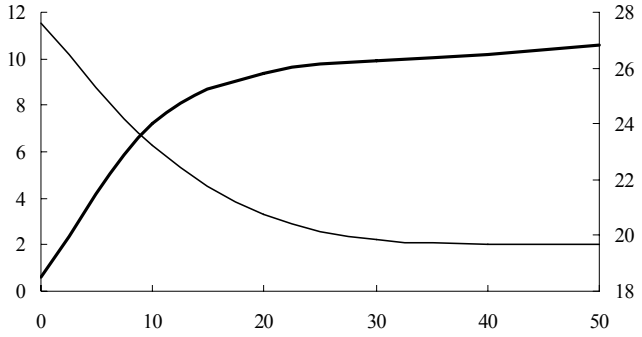


Рис. 74. Структура вод Палкиной губы (лето).
Обозначения, как на рис. 67. На основе материалов Голикова и др. (1982).
Fig. 74. Water structure of the Palkina Inlet (summer).
For legend see fig. 67. According data of Golikov et al. (1982).

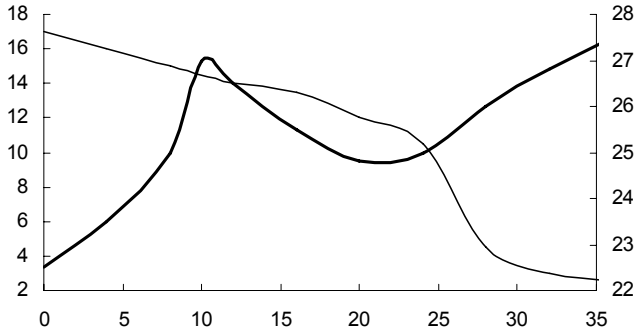


Рис. 75. Структура вод Пильской губы (июль).
Обозначения, как на рис. 67. На основе оригинальных материалов.
Fig. 75. Water structure of the Peela Inlet (July).
For legend see fig. 67. According original data.

При этом наблюдается два отчетливо выраженных пика солености на глубинах 10 и 35 м. Это говорит о сложном характере водообмена губы с прилежащей акваторией и, по-видимому, о турбулентном перемешивании ее вод. Во всяком случае в этой губе не создается условий, подходящих для обитания арктических видов. Возможно, нечто аналогичное имеет место и во входной котловине губы Чупа. Важно отметить, что в ней, по крайней мере в некоторые годы, на максимальных глубинах зарегистрирована температура 2.4°С (Бабков, 1998, *б*). Это значит, что арктические условия во входной котловине губы Чупа не сохраняются стабильно в течение длительного времени. Скорее всего, то же самое можно утверждать относительно Пильской губы.

Что же касается тех губ, где встречена арктическая фауна, придонные слои воды, по-видимому, никогда не прогреваются, что и обеспечивает стабильные условия для ее существования.

Можно предположить, что на примере рассматриваемых губ мы сталкивается с двумя различными типами водообмена. Отсутствие сероводородного заражения в губах с арктическим режимом (за исключением Бабьего моря) заставляет предполагать, что глубинные слои воды в их котловинах обновляются за счет процессов зимнего водообмена так же, как это имеет место и для вод Бассейна (Тимонов, 1929, 1947, 1950). Что же касается таких губ, как Пильская или Чупа, то в них, по крайней

мере в отдельные годы, водообмен идет в течение всех сезонов. Нет сомнений, что гидрологические особенности всех упомянутых губ, а особенно процессы их водообмена, настоятельно требуют подробного изучения, однако уже сейчас ясно, что ковшовые и лагунные водоемы можно рассматривать как миниатюрные модели Белого моря, на которых удобно решать целый ряд вопросов, связанных с динамикой вод, вертикальным распределением морских организмов и историй инвазии моря современной фауной в голоцене.

Интересно отметить, что глубина порога, отделяющего ковшовые лагунные губы от Бассейна, в большинстве случаев практически совпадает с верхней границей арктической зоны (Наумов, 1979; Наумов, Ошурков, 1982; Наумов и др., 1986, *б*)). Кроме того, во всех известных нам случаях максимальная глубина ковша в среднем в 5 раз превышает глубину порога. Исключение составляет лишь Бабье море, где это отношение превышает 7. Однако, начиная с изобаты 25 м, которая приблизительно впятеро больше прохода Городецкого порога, здесь начинается заморная зона (Гурвич, 1934). Таким образом, складывается впечатление, что слой воды, по толщине равный именно пятикратной глубине порога, поддается достаточной вентиляции. При более мелком входе и отсутствии дополнительных источников кислорода возникает застойная зона, при более глубоком (насколько именно – предстоит выяснить) интенсивный водообмен с сопредельными акваториями препятствует сохранению летом холодных зимних вод.

Любопытные аналогии возникают при сопоставлении глубин порогов и самих акваторий других ковшовых морей. Например, глубина Гибралтарского пролива, если следовать нашему предположению, может обеспечить вентиляцию ковша глубиной до 3000 м. Глубина Босфора может определять интенсивный водообмен до глубины 200 м, что совпадает с нижней границей распространения жизни в Черном море. Что касается Балтики, то здесь, согласно нашей гипотезе, дефицит кислорода должен наблюдаться уже с глубин около 100 м, как это и есть на самом деле (Lozán, 1996).

Грунты

Грунты Белого моря подробно изучены Е. Н. Невесским с соавторами и результаты этих исследований обобщены в их фундаментальной монографии (1977). Для наших целей важно иметь в виду, что на основной площади дна Белого моря преобладают либо пелитовые илы, либо пески (рис. 76).

Изо всех ковшовых и лагунных губ только в Колвице донные отложения изучены относительно подробно (Невесский и др., 1977). Сведения, приводимые этими авторами и дополненные нашими данными по мелководным участкам губы, позволяют представить себе целостную картину распределения донных осадков.

Вдоль оси губы мощность современных отложений колеблется от 1 м вблизи порогов до 6–7 м в центральной части входной котловины[1]. На самих порогах, по данным Е. Н. Невесского с соавторами (1977), не только не идет современного осадконакопления, но даже происходит частичный размыв ледниково-морской пачки серых илов. Это приводит к тому, что здесь вскрыта кровля древних отложений и подстилающая их конечная морена, формирующая сам порог. В результате низкосортированные (около 40%) грунты обоих порогов сложены в основном грубообломочными фракциями – гравийной, галечной и каменистой, которые перемежаются серыми алевро-пелитовыми илами (рис. 77).

[1] Мощность слоя осадков в кутовой котловине, не измерявшаяся Е. Н. Невесским с соавторами (1977), возможно, несколько больше за счет накопления флювиогляциальных отложений, связанных с выносом р. Колвица.

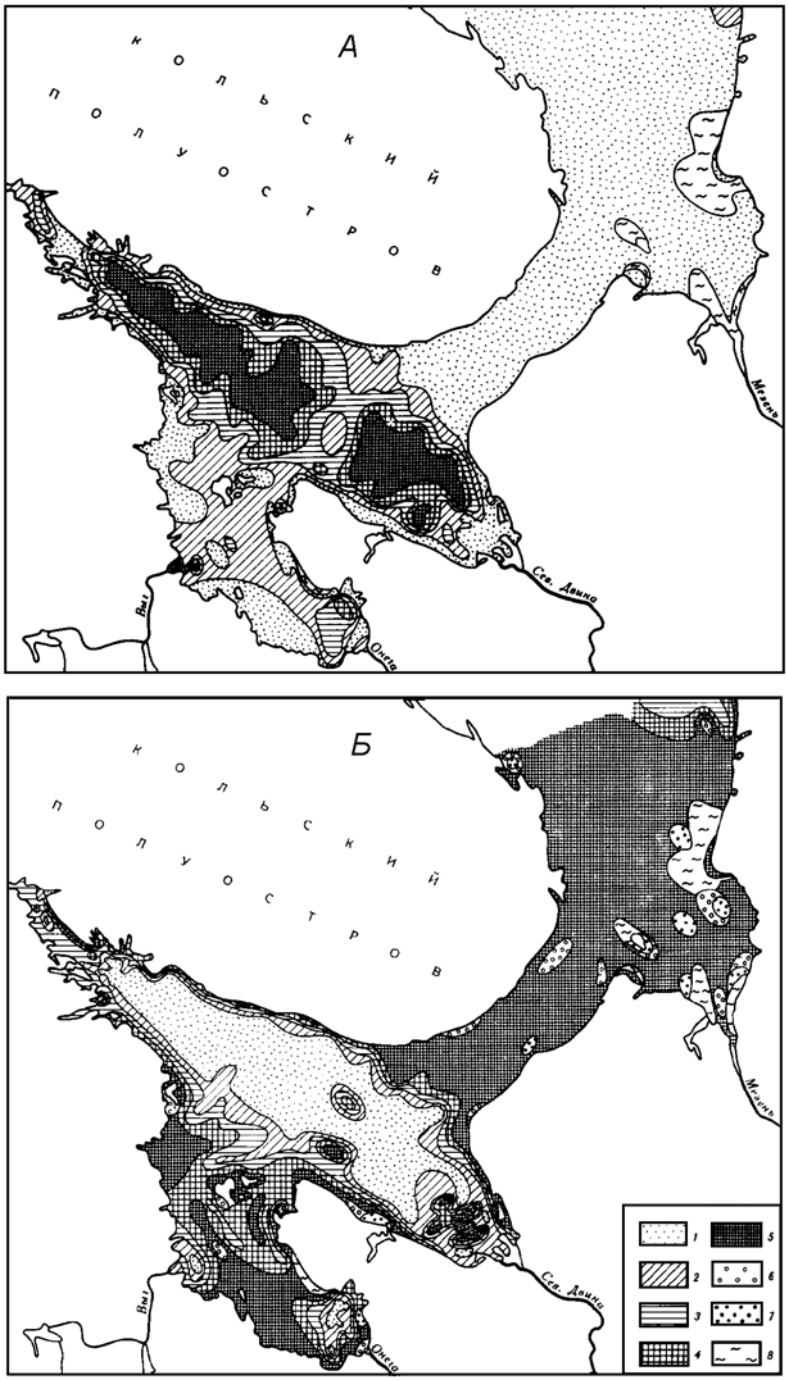


Рис. 76. Распределение донных отложений в Белом море.
А – пелитовая фракция, *Б* – песчаная фракция. *1* – < 10%, *2* – 10 ÷ 30%, *3* – 30 ÷ 50%, *4* – 50 ÷ 70%, *5* – >70%; примесь гравийных фракций: *6* – 30 ÷ 50%, *7* – 50 ÷ 70%; *8* – бенч. По: Невесский и др., 1977.

Fig. 76. Distribution of different type of sediments in the White Sea.
А – pelite, *Б* – sand. *1* – < 10%, *2* – 10 ÷ 30%, *3* – 30 ÷ 50%, *4* – 50 ÷ 70%, *5* – >70%; *gravel*: *6* – 30 ÷ 50%, *7* – 50 ÷ 70%; *8* – bench. After Nevessky et al., 1977.

Сходным гранулометрическим составом обладают осадки, из которых слагается грунт вблизи обоих берегов, однако здесь грубообломочный материал обязан своим происхождением не обнажению конечной морены, а волновой абразии горных склонов. Более интенсивные, чем на порогах, гидродинамические процессы привели к тому, что вдоль берегов почти полностью отсутствуют постгляциальные отложения илов, а тонкодисперсные фракции представлены песками. Как следствие, сортированность осадков здесь выше и приближается к 50% (Наумов и др., 1986, *б*).

Глубже пояса грубообломочного материала залегает пояс песков, который в куту губы выходит на литораль. Начиная с глубины 15–20 м, грунты представлены в основном алевритовыми илами. Центр входной котловины занят пелитами (Наумов и др., 1986, *б*). Различия грунтов в той и другой котловине не ограничиваются гранулометрическим составом. Все такие различия легко объясняются влиянием стока р. Колвицы. Так, на глубинах кутовой котловины, где главным образом оседает легкий терригенный детрит, плотность частиц грунта составляет 1.8 г/см^3 (Наумов и др., 1986, *б*). Часть этого детрита выносится и в северо-восточную часть входной котловины, где плотность не превышает 2 г/м^2 (Наумов и др., 1986, *б*). На остальной же площади дна губы плотность частиц грунта в среднем составляет 2.7 г/м^3 (Наумов и др., 1986, *б*). Сортированность осадков в кутовой котловине почти на 20% ниже (Наумов и др., 1986, *б*), чем во входной[1], что также связано с приносом рекой частиц различного диаметра.

Различия в интенсивности и характере придонных течений, по-видимому, влияют на оводненность грунтов. На порогах и склонах южного берега, вдоль которого проходит постоянное приносящее течение, имеющее скорость около 1 узла, содержание воды в грунте относительно невелико и составляет около 60% (Наумов и др., 1986, *б*). У северного берега, где сточное течение захватывает лишь верхний двухметровый горизонт *(см. выше),* оводненность увеличивается до 70% (Наумов и др., 1986, *б*). На глубинах входной котловины, где движения воды крайне незначительны, количество воды в грунте превышает 80%. Наиболее низка (30–40%) оводненность осадков на склонах кутовой котловины, где общее циркуляционное течение усиливается стоком р. Колвица (Наумов и др., 1986, *б*).

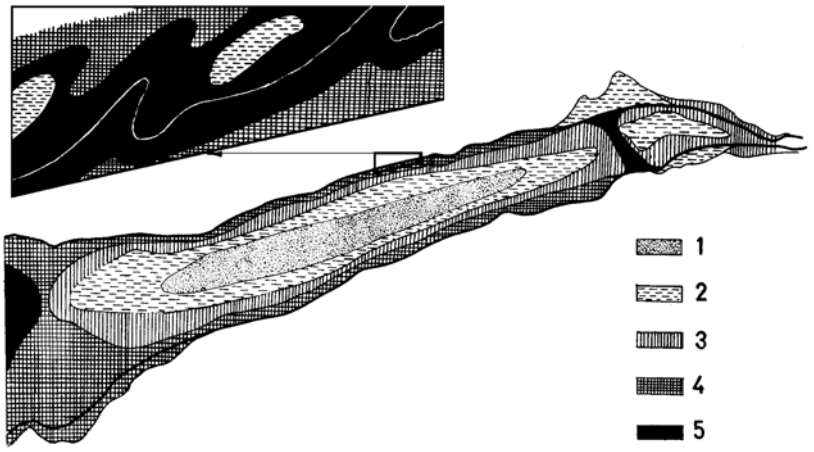


Рис. 77. Распределение донных отложений в губе Колвица.
1 – пелитовые илы, *2* – алевритовые илы, *3* – песок, *4* – галька, *5* – камень. По: Наумов и др., 1986, *б*.
Fig. 77. Distribution of different type of sediments in the Kolvitsa Inlet.
1 –pelite, *2* – silt, *3* – sand, *4* – pebble, *5* – rock. After Naumov et al., 1986, *б*.

[1] Сортированность пелитов во входной котловине достигает 75%.

В Лов губе грунт котловин – жидкий темно-коричневый ил, на порогах – каменистый со значительной примесью песка (Наумов, 1979). Распределение донных осадков показано на рис. 69. Гранулометрический состав грунта в Лов губе не определялся, однако можно предполагать, что он близок к тому, что наблюдается в Колвице. Относительно донных осадков других ковшовых и лагунных губ в литературе есть только отрывочные и часто косвенные сведения, из которых следует, что их котловины заполнены илами.

Видовой состав и вертикальное распределение двустворчатых моллюсков

Рассмотрим фауну двустворчатых моллюсков Белого моря, считая, что слой воды с сильными градиентами температуры и солености разделяет их в ковшовых и лагунных губах на два различных горизонта так же, как это имеет место и в Кандалакшском желобе. В последнем обитает три фаунистических комплекса – литоральный, сублиторальный и псевдобатиальный (*подробнее об этом см. ниже, гл. 8*). Проследим смену лидирующих форм с глубиной. По данным БентБоМ на литорали и в самой верхней сублиторали в Кандалакшском желобе лидирует *Mytilus edulis*, несколько глубже, на глубине 10÷50 м – *Macoma calcarea* и *Musculus niger*, а в нижней сублиторали, на глубине 50÷100 м – *Nicania montagui*. На глубинах свыше 100 м ведущей формой становится *Portlandia arctica* (табл. 17)[1].

Материал из Горла, которым мы располагаем, недостаточен для того, чтобы провести сколько-нибудь надежный анализ вертикального распределения двустворчатых моллюсков в этом проливе. Можно отметить лишь тот факт, что на литорали ведущая роль принадлежит *Mytilus edulis*, а в сублиторали – *Modiolus modiolus* (табл. 18).

К сожалению, по большинству ковшовых и лагунных губ нет сколько-нибудь надежных данных о количественном распределении донных организмов. Лучше всего из них изучены губы Колвица и Лов. Кое-какие сведения о распределении двустворчатых моллюсков в Палкиной можно получить из работы А. Н. Голикова с соавторами (1982). Количественная характеристика фауны губы Долгой не опубликована, но в моем распоряжении имеется небольшой собственный материал (табл. 19).

В Долгой губе на литорали, как и почти повсюду в Белом море, главенствует *Mytilus edulis*, а в сублиторальном комплексе так же, как и в близлежащей Анзерской салме, основным видом оказывается *Serripes groenlandicus* (Наумов, Ошурков, 1982). Ниже слоя градиентов гидрологических характеристик так же, как и в Кандалакшском желобе, наибольшей биомассой из двустворчатых моллюсков обладает *Portlandia arctica* (см. табл. 19).

В губе Колвица на литорали не встречены мидии, что является редким исключением. Обычно в биотопах, сходных с литоралью Колвицы, *Mytilus edulis* составляет основной компонент сообществ осушной полосы. В верхней же сублиторали этот моллюск имеется и доминирует в донных биоценозах входной котловины этой губы. Глубже, между 30 и 40-метровыми изобатами обнаруживается сообщество, в котором первое место делят *Elliptica elliptica*, *Hiatella arctica* и *Portlandia arctica*, а начиная с 50 м и до самой нижней точки депрессии губы, достигающей 70 м, в донных сообществах доминирует *P. arctica* (табл. 20).

[1] В приведенных в этом разделе таблицах показатели обилия видов вычислены как средние для всего исследуемого региона, т. е. с учетом станций, на которых они не встречены. Так как в этом случае статистическая погрешность не показывает пределы, в которых заключено математическое ожидание обилия вида в биоценозе, то она не указывается. Плотности поселения в этих таблицах округлены до ближайшего целого.

Таблица 17

Вертикальное распределение двустворчатых моллюсков в Кандалакшском желобе

Vertical distribution of clams in the Kandalaksha Through

Вид	Глубина, м									
	0 ÷ 10		10 ÷ 50		50 ÷ 100		100 ÷ 200		больше 200	
	биомасса	плотность	биомасса	плотность	биомасса	плотность	биомасса	плотность	биомасса	плотность
Mytilus edulis	1156.80	15578								
Serripes groenlandicus	404.000	20								
Macoma balthica	77.800	972								
Macoma calcarea	50.900	526	15.360	30	0.516	36	0.100	1	0.073	1
Hiatella spp.	5.020	60	2.520	24	0.296	12				
Mya truncata	1.630	70	0.292	4	0.228	12				
Thyasira gouldi	0.380	20	0.04	4	0.464	16	0.144	4	0.185	5
Crenella decussata	0.080	20	0.222	22						
Musculus niger			8.800	4			0.440	294		
Elliptica elliptica			7.400	8	0.196	8				
Dacrydium vitreum			1.720	204	0.434	110	0.008	3	0.046	9
Heteranomia squamula			1.612	64						
Thracia myopsis			1.516	4						
Nicania montagui			1.189	29	10.337	62				
Nuculana pernula			1.042	8	1.607	17	4.858	12	3.229	12
Leionucula bellotii			0.206	6	0.401	4	0.277	6	0.590	5
Portlandia arctica					6.080	52	7.111	104	10.317	197
Yoldia hyperborea					4.400	12				
Lyonsia arenosa					0.200	16				
Musculus discors					0.009	3				
Modiolus modiolus					0.006	3				
Musculus corrugatus									0.520	4

Таблица 18

Двустворчатые моллюски, обнаруженные в Горле

Bivalves found in the Gorlo Strait

Вид	Литораль		Сублитораль	
	биомасса	плотность	биомасса	плотность
Mytilus edulis	62.511	45		
Turtonia minuta	0.033	7		
Modiolus modiolus			10.223	4
Nuculana minuta			0.951	20
Arctica islandica			0.823	1
Nicania montagui			0.436	6
Hiatella spp.			0.352	19
Elliptica elliptica			0.329	4
Musculus discors			0.279	11
Musculus niger			0.268	1
Clinocardium ciliatum			0.200	1
Crenella decussata			0.131	10
Dacrydium vitreum			0.115	10
Heteranomia squamula			0.110	4
Musculus laevigatus			0.072	12
Thracia myopsis			0.058	2
Lyonsia arenosa			0.016	1
Lyonsiella abyssicola			0.002	1

Вертикальное распределение двустворчатых моллюсков в кутовой котловине губы Колвица существенно отличается от такового во входной. На глубине около 10 м лидирующей формой оказывается *Serripes groenlandicus* (Наумов и др., 1986, *б*) так же, как это имеет место в Долгой губе Соловецкого острова. Глубины от 20 до 30 м, подобно тому, как это имеет место в Кандалакшском желобе, заняты биоценозом с доминированием *Macoma calcarea*, а от 30 до 40 м – *Portlandia arctica* (Наумов и др., 1986, *б*; табл. 21).

Население входного порога губы напоминает донную фауну Онежского залива и Горла (табл. 22). Сходство видового состава двустворок этого региона с таковым сублиторали Горла весьма значительно: здесь присутствует 8 из 16 отмеченных в Горле сублиторальных видов (ср. табл. 18 и 22). Вообще же на входном пороге Колвицы из двустворок преобладают *Macoma balthica* и *Clinocardium ciliatum*. В значительном количестве обнаружены также *Chlamys islandica* и *Mya truncata*.

Кутовой порог этой губы заилен в несколько большей степени, в связи с чем основным видом здесь становится *Mya truncata* (см. табл. 22). Остальные виды, встреченные на этом пороге,– детритофаги. Таким образом, фауна Онежского залива и Горла не сходна с населением кутового порога Колвицы.

Интересно, что, кроме общей зональности фауны, губа Колвица напоминает Белое море как таковое и тем, что обладает достаточно ярко выраженными отрицательными фаунистическим чертами. Хотя статистический анализ этих черт названной губы и не проводился, даже на беглый взгляд видно, что ее фауна представляет собой значительно обедненную фауну Бассейна. Относительно небольшое количество форм, встреченных в Колвице, объясняется выпадением целого ряда фаунистических группировок, характерных для других районов Белого моря. К ним относятся ассоциации *Laminaria saccharina,* багрянок, крупных бореальных двустворчатых моллюсков и губок, гидроидов, мшанок. Кроме этого, в составе населения губы крайне редки или отсутствуют некоторые широко распространенные в Белом море виды, такие как *Semibalanus balanoides, Littorina obtusata, Myriochelle oculata, Modiolus modiolus, Buccinum undatum* и др.

Таблица 19

Вертикальное распределение двустворчатых моллюсков в Долгой губе

Vertical distribution of clams in the Dolgaya Inlet

Вид	Глубина, м			
	0 ÷ 10		15	
	биомасса	плотность	биомасса	плотность
Mytilus edulis	1119.840	4840		
Serripes groenlandicus	221.500	50		
Arctica islandica	6.600	20		
Nicania montagui	4.730	40		
Macoma calcarea	4.680	100		
Thyasira gouldi	1.220	40	4.900	80
Crenella decussata	0.800	60		
Portlandia arctica			10.800	140

Таблица 20

Вертикальное распределение двустворчатых моллюсков во входной котловине губы Колвицы

Vertical distribution of clams in the mouth depression of the Kolvitsa Inlet

Вид	Глубина, м					
	0 ÷ 10		30 ÷ 40		50 ÷ 70	
	биомасса	плотность	биомасса	плотность	биомасса	плотность
Mytilus edulis	565.047	487				
Hiatella spp.	2.920	100	19.390	32	15.240	28
Mya truncata	0.720	40				
Nicania montagui	0.480	40	1.004	8		
Musculus laevigatus	0.280	40	0.352	16	13.860	32
Crenella decussata	0.200	80				
Macoma calcarea	0.080	40	5.016	42	6.540	52
Portlandia arctica			27.160	119	115.300	492
Elliptica elliptica			20.230	16		
Nuculana pernula			1.264	4		
Yoldia hyperborea			0.128	4		
Leionucula bellotii					8.520	14
Musculus niger					3.840	8
Clinocardium ciliatum					0.348	4
Thyasira gouldi					0.040	4
Dacrydium vitreum					0.036	4

Среди отдельных таксономических групп, по сравнению с Онежским заливом, особенно обеднены (почти в 10 раз) Coelenterata и Tunicata, вдвое меньше полихет, гастропод и иглокожих. Остальные группы представлены приблизительно на две трети (Наумов и др., 1986, *б*).

Крайне слабое развитие кишечнополостных и оболочников наводит на мысль, что обедненность донного населения Колвицы может отчасти объясняться низкими скоростями течений в диапазоне глубин, подходящих для этих животных. Однако на сегодняшний день остается непонятным отсутствие в губе таких эврибионтных массовых форм, как *Semibalanus balanoides, Littorina obtusata, Laminaria saccharina* и др. Вызывает удивление также то обстоятельство, что на литорали не обнаружен *Mytilus edulis.* Если на северном берегу отсутствие ряда литоральных видов могло бы быть объяснено пониженной соленостью, то на южном концентрация солей практически не отличима от таковой в водах соседних районов. Описанное явление требует специального исследования. Не исключено, что причиной дефицита видов могут быть гидродинамические условия входного порога, как это имеет место в Горле.

Таблица 21

Вертикальное распределение двустворчатых моллюсков в кутовой котловине губы Колвицы

Vertical distribution of clams in the head depression of the Kolvitsa Inlet

Вид	Глубина, м					
	0 ÷ 10		20 ÷ 30		30 ÷ 40	
	биомасса	плотность	биомасса	плотность	биомасса	плотность
Serripes groenlandicus	95.800	24				
Macoma balthica	0.173	80				
Macoma calcarea			154.980	233	21.710	56
Elliptica elliptica			62.400	20	12.400	4
Hiatella spp.			17.800	30	1.464	4
Leionucula bellotii			7.370	18	1.076	6
Clinocardium ciliatum			7.276	4		
Nuculana pernula			6.480	8	5.050	8
Musculus laevigatus			3.720	4	3.920	4
Nicania montagui			1.060	4		
Thyasira gouldi			0.292	40	0.188	4
Crenella decussata			0.128	16		
Yoldia hyperborea			0.100	8	6.010	8
Dacrydium vitreum			0.064	8		
Portlandia arctica					67.500	154
Mya truncata					43.830	6
Pandora glacialis					0.920	4

Таблица 22

Двустворчатые моллюски, обнаруженные на порогах губы Колвицы

Bivalves found at the ridges of the Kolvitsa Inlet

Вид	Кутовой порог		Входной порог	
	биомасса	плотность	биомасса	плотность
Mya truncata	183.3	74	15.520	4
Nuculana pernula	2.4	4		
Leionucula bellotii	1	4		
Macoma calcarea	0.4	4		
Thyasira gouldi	0.3	8		
Macoma balthica			41.160	48
Clinocardium ciliatum			34.512	24
Chlamys islandica			15.088	16
Elliptica elliptica			1.184	8
Hiatella spp.			0.720	68
Musculus niger			0.664	16
Portlandia arctica			0.228	4
Nicania montagui			0.172	4
Heteranomia squamula			0.148	20
Crenella decussata			0.136	28
Dacrydium vitreum			0.048	4

Фауна губы Лов так же, как и губы Колвицы, представляет собой несколько обедненную фауну Бассейна (Наумов, 1979). Встреченные в ней виды распределены неравномерно. Фауна входной котловины разнообразнее кутовой.

По фауне в губе можно выделить два горизонта. Граница между ними в кутовой котловине проходит на глубинах 7÷10 м, во входной – около 20 м. В верхнем горизонте преобладают бореальные и арктическо-бореальные формы, в нижнем – арктические (Наумов, 1979).

Анализ распределения доли биомассы двустворок по глубинам позволяет разделить каждый горизонт на два этажа. Верхний этаж верхнего горизонта (0 ÷ 5 м) заселен в основном *Mytilus edulis*, нижний – *Crenella decussata*. Плотность поселений кренеллы достигает почти 300 экз./м^2. В верхнем этаже нижнего (холодноводного) горизонта преобладает *Macoma calcarea*. Наконец, нижний этаж нижнего горизонта кутовой котловины губы Лов, представляет собой настоящее царство *Portlandia arctica* (Наумов, 1979). Фауна этого горизонта в основных чертах соответствует арктическому фаунистическому комплексу больших глубин Бассейна (Зенкевич, 1927; 1963; Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948, 1949). Ведущей формой и здесь так же, как в Бассейне и в других губах подобного типа, является моллюск *Portlandia arctica*. В кутовой котловине губы Лов биомасса портландии превышает биомассу всех остальных моллюсков, вместе взятых, почти в пять раз (Наумов, 1979).

Недостаток опубликованных данных не позволяет описать вертикальное распределение двустворчатых моллюсков в Палкиной губе сколько-нибудь подробно, однако, судя по данным А. Н. Голикова с соавторами (1982), на литорали этой губы доминирует *Mytilus edulis*, в верхней сублиторали – *Musculus laevigatus* и *Tridonta borealis*, а еще глубже – *Macoma calcarea*. Как по его материалам, так и по данным БентБоМ, на глубинах свыше 40 м и в этой губе доминирует *Portlandia arctica* (табл. 23).

Биогеографический состав населения любой акватории определяется термопатией видов различного генезиса и термическим режимом водоема. Поскольку среди ковшовых губ в гидрологическом отношении лучше всего изучена Колвица, то проследить закономерности вертикального распределения фауны удобнее всего на ее примере. Из рассмотренных выше трех типов вод, характерных для этой губы, два первых по температуре не различаются сколько-нибудь существенно. Учитывая резкое сокращение пресного стока зимой, воды второго типа можно, как и первого, считать водами летнего происхождения. Биогеографический состав донного населения на той или иной глубине определяется соотношением летних и зимних вод в период гидрологического лета.

Вертикальное членение бентали на участки, заселенные видами различной биогеографической природы, удобно проводить по соотношению их биомасс. В губе Колвица выделяются три таких участка. Бореальный, занимающий глубины до 1.5 м, расположен в районе влияния поверхностного слоя воды, гомогенного за счет ветрового перемешивания, т. е. ядра вод летнего происхождения. Бореально-арктический участок ограничен глубинами 1.5÷40 м и лежит в области, характеризующейся максимальными градиентами (Наумов и др., 1986, *б*), т. е. в области смешения вод зимнего и летнего происхождения. Наконец, арктический участок целиком находится в пределах ядра глубинных вод.

Таблица 23

Двустворчатые моллюски, обнаруженные в котловине Палкиной губы

Clams found in the depression of the Palkina Inlet

Вид	Биомасса	Плотность
Portlandia arctica	85.974	714
Clinocardium ciliatum	11.350	6
Macoma calcarea	4.924	20
Mya truncata	5.760	4
Lyonsia arenosa	0.148	8
Pandora glacialis	0.056	4
Leionucula bellotii	0.028	8

Как видно, условия на верхнем и глубинном участках можно характеризовать термическим режимом одного конкретного типа вод, чего нельзя сказать про срединный. По аналогии с биогеографическими областями, каждой из которых соответствует определенный тип водной массы, мы выделяем вертикальные биогеографические зоны, коих в Колвице оказывается всего две – арктическая и бореальная. Граница между ними проходит на глубине 6÷15 м (Наумов и др., 1986, *б*). Именно на эти глубины приходится наибольший градиент температур и, как показано в разделе «Гидрологические особенности», здесь проходит верхняя граница распространения вод зимнего происхождения.

В зависимости от доминирования той или иной биогеографической группировки в бентосе, каждый из полученных участков можно разделить на верхний и нижний горизонты. Верхний горизонт бореальной зоны, характеризующийся преобладанием атлантических форм, можно отнести к Норвежской провинции Атлантической бореальной области. Что же касается нижнего горизонта арктической зоны, то он, в силу обедненности видового состава фауны, может быть отнесен к Беломорскому округу Беломорско-Шпицбергенской провинции Арктической области (Федяков, 1986).

Два оставшихся горизонта, где доминируют бореально-арктические виды, отличаются друг от друга не только соотношением субдоминантных биогеографических группировок, но и характерными для них биоценозами. Так, в нижнем горизонте бореальной зоны отмечены биоценозы мелких полихет, *Balanus crenatus, Serripes groenlandicus* и *Mya truncata*, а в верхнем арктической – *Macoma calcarea*. Интересно, что в Кандалакшском желобе все эти биоценозы занимают нижний горизонт бореальной зоны (Семенова и др., 1995, *а*, *б*). Верхний же горизонт арктической зоны в Бассейне заселен биоценозами *Nuculana pernula*, *Gersemia fruticosa*, *Pectinaria hyperborea* и др., совершенно выпадающими в Колвице. Интересно отметить, что сообщество, переходное к высокоарктическому, в Бассейне в качестве субдоминантной формы включает в себя *Nuculana pernula*, которая как в Колвице, так и в других ковшовых и лагунных губах, заменяется другим детритофагом – *Macoma calcarea*.

Аналогичная вертикальная зональность описана и для Лов губы (Наумов, 1979). Сходство этой зональности в губах Долгой, Лов и Колвице отмечается и В. В. Федяковым (1986). Нечто аналогичное описано и для Бабьего моря (Гурвич, 1934) с той лишь разницей, что на его максимальных глубинах имеется зона сероводородного заражения. Таким образом, мнение о том, что ковшовые и лагунные губы представляют собой природные модели, в миниатюре отражающие основные фаунистические и гидрологические особенности Белого моря в целом (Наумов, 1979), получает дополнительное подтверждение.

Вероятно, обнаружение в ковшовых губах биоценозов высокоарктических видов на относительно небольших глубинах привело к появлению расхожего мнения о смещении зон в этих водоемах. На самом деле, как справедливо отмечал К. М. Дерюгин (1928), никакого смещения зон не происходит: изменяются лишь диапазоны глубин, на которых они расположены. Более того, в губе Колвица сохраняются даже пропорции этих диапазонов на всех горизонтах (Наумов и др., 1986, *б*).

И все же нельзя утверждать, что арктические сообщества ковшовых губ полностью идентичны биоценозу, заселяющему максимальные глубины Бассейна. На рис. 78 представлена кладограмма сходства таких сообществ из различных районов Белого моря. Хорошо видно, что биоценозы открытых участков Бассейна образуют один кластер, а биоценозы ковшовых губ – другой. Интересно, что к последнему примыкает и высокоарктическое сообщество, обнаруженное в Двинском заливе, а в Кандалакшском несколько особняком стоит аналогичный биоценоз из района архипелага Средние луды. Эти две точки расположены на окраинах арктического сообщества, встреченного в Бассейне. Факт этот требует дополнительного изучения.

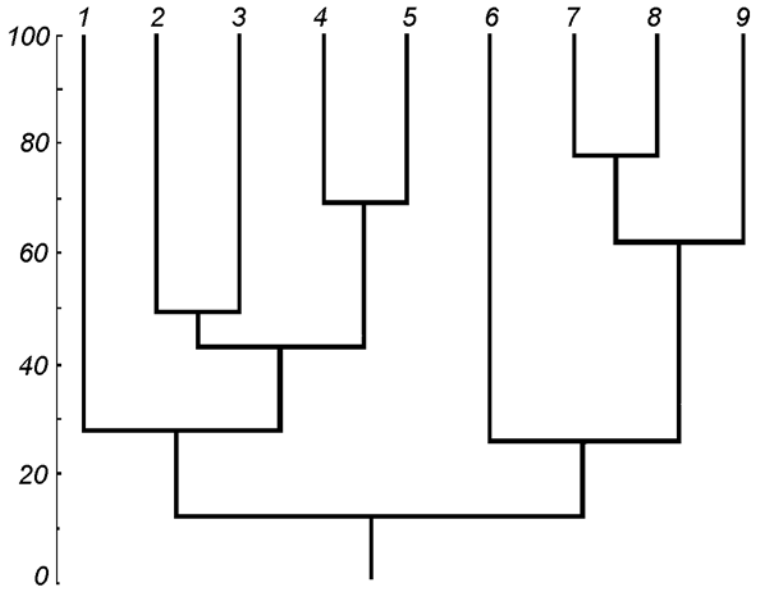


Рис. 78. Кладограмма сходства биоценозов с доминированием *Portlandia arctica* в различных местах Белого моря, построенная методом взвешенных средних.

По оси ординат – сходство по Жаккару (Jaccard, 1912), вычисленное по долям биомасс видов. *1* – Двинский залив, *2* – Палкина губа, *3* – кутовая котловина губы Колвицы, *4* – входная котловина губы Колвицы, *5* – Долгая губа, *6* – Кандалакшский залив, точка возле архипелага Средние луды, *7* – Великая салма, *8* – Кандалакшский залив между м. Турьим и м. Шараповым, *9* –центральная часть Бассейна.

По: Naumov, Fedyakov, 2000, *a*, с изменениями.

Fig. 78. Jaccard's (1912) similarity of communities with *Portlandia arctica* dominating calculated by species biomass fraction using weighted means method.

Y-axis – similarity. *1* – the Dvina Bay, *2* – the Palkina Inlet, *3* – the head depression of the Kolvitsa Inlet, *4* – the mouth depression of the Kolvitsa Inlet, *5* – the Dolgaya Inlet, *6* – Kandalaksha Bay near the Sredniye Ludy Archipelago, *7* – the Velikaya Salma Strait, *8* – the Kandalaksha Bay between Toury Cape and Sharapov Cape, *9* – central part of the Basin. Modified from Naumov, Fedyakov, 2000, *a*.

Глава 8
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ БЕЛОГО МОРЯ

Фаунистические комплексы беломорских двустворчатых моллюсков

Несмотря на то, что биогеография морских организмов все еще практически не формализована и остается одной из наименее разработанных в теоретическом отношении дисциплин среди всего комплекса направлений морской биологии, биогеографический анализ локальных фаун широко применяется на практике и дает неплохие результаты. Подобному анализу подвергались и беломорские моллюски (Федяков, 1980, 1986; Наумов, Федяков, 1987, *а*).

Номенклатура биогеографических характеристик видов весьма разнообразна, и ее нельзя назвать устоявшейся. В одни и те же термины разные авторы вкладывают зачастую совершенно разный смысл. Одни дают биогеографическую характеристику вида на основании его современного ареала, в то время как другие имеют в виду место его происхождения, причем как те, так и другие далеко не всегда четко оговаривают, что именно они подразумевают. Об этом писал еще С. М. Герценштейн (1885), и тех пор мало что изменилось. В проводимом ниже биогеографическом анализе фауны беломорских двустворчатых моллюсков нас не будет интересовать происхождение видов, поэтому мы не будем делить их на атлантические и тихоокеанские, на амфибореальные и циркумполярные. Нас будет интересовать только обобщенная характеристика термопатии, поэтому на основании современных ареалов, которые и являются в некотором смысле ее отражением, мы будем делить беломорских двустворчатых моллюсков всего на три категории: бореальные, бореально-арктические и арктические виды. По сути дела, наиболее корректно было бы проводить биогеографический анализ на основе биомасс соответствующих видов, однако по сложившейся традиции подобные исследования проводят на уровне видовых списков, поэтому в настоящей работе для сравнимости результатов с данными других авторов биогеографический анализ проводится также на основе видового состава.

Среди беломорских двустворчатых моллюсков по числу видов преобладают бореально-арктические формы: их 79%. Бореальные представлены 18%, а арктические – 3%; при этом на разных глубинах пропорциональное соотношение видов различной биогеографической принадлежности может отличаться. Учитывая это обстоятельство В. В. Федяков (1980), анализируя сходство видового состава двустворчатых моллюсков в Белом море, в основном в Кандалакшском желобе, на разных глубинах, применяя показатель сходства Жаккара и индекс различия Престона, делит этот водоем по вертикали на основные 2 зоны. Первая из них в среднем по морю занимает глубины от –2 до 2 м, т. е. отвечает литорали и самой верхней части сублиторали, где еще заметно сказывается влияние волнового воздействия. В. В. Федяков указывает, что в этой зоне встречается 6 видов, причем самым характерным из них, не выходящим за

ее пределы, оказывается *Mya arenaria*. Вторая зона распространяется в среднем от 10 м до максимальных глубин. Между этими зонами расположен промежуточный пояс, который характеризуется сменой биогеографического состава двустворчатых моллюсков, резким градиентом изменения видового состава с увеличением глубины и не имеет характерных, только ему свойственных видов. Вторую зону В. В. Федяков разделяет на три горизонта.

Верхний из них занимает в среднем область между 10 и 80 м. В нем В. В. Федяков отмечает 36 видов, из которых 21 отмечен только здесь. Характерные виды этой области – *Nuculana minuta*, *Crenella decussata*, *Chlamys islandica*, *Thracia myopsis*, *Serripes groenlandicus* и *Arctica islandica*. Далее следует средний горизонт с глубинами в среднем от 80 до 240 м. В. В. Федяков считает, что его население – обедненная фауна верхнего горизонта. Характерные виды здесь – *Nuculana pernula*, *Yoldia hyperborea* и *Musculus corrugatus*.

Нижний горизонт по В. В. Федякову занимает глубины от 240 до 343 м и населен обедненной фауной среднего. Здесь встречено 7 видов, наиболее характерный из которых – *Portlandia arctica*.

Соглашаясь в целом с описанным выше вертикальным членением Белого моря и с тем, на каких глубинах проходят границы между зонами, мы склонны предложить иные трактовки вертикальной зональности рассматриваемого водоема.

На наш взгляд, в Белом море имеется не две, а три фаунистические зоны, между которыми располагаются промежуточные области. Верхняя зона, выделенная В. В. Федяковым, вне всякого сомнения, действительно отвечает литорали и самым верхним отделам сублиторали. Следующий за ней пояс, несомненно, промежуточный, переходный ко второй фаунистической зоне. При низкой прозрачности беломорской воды можно сказать, что он отвечает в целом области фитали, так как глубже него опускаются только багрянки, да и те, как правило, не достигают 20-метровой изобаты (Голиков и др., 1985, *а*, *б*; Луканин и др., 1995, *а*). На этих глубинах, действительно, число как бореальных, так и бореально-арктических видов достигает 50%, т. е. происходит смена биогеографического состава фауны, что хорошо видно на рис. 2 цитируемой работы (Федяков, 1980) (следует иметь в виду, что на этом рисунке при публикации были перепутаны обозначения биогеографических группировок). Далее идет верхняя сублитораль со своим набором характерных для нее форм, и ее можно считать второй самостоятельной фаунистической зоной. За ней следует второй промежуточный пояс, приуроченный к нижней сублиторали. Не следует смущаться тем, что по диапазону глубин он превышает сто метров. На большей части акватории эта область принадлежит достаточно крутому свалу[1] (рис. 9), что делает ее не столь протяженной, а в Двинском заливе, где наблюдается пологий уклон на соответствующих глубинах, фаунистический комплекс третьей, наиболее глубоководной зоны поднимается несколько выше. В пределах этого второго промежуточного пояса так же, как и в первом, происходит смена биогеографического состава фауны, и в следующей фаунистической, наиболее глубоководной, зоне по числу видов начинают преобладать эндемики Арктики и высокобореально-арктические формы. Эта зона отвечает псевдобатиали по терминологии, предложенной А. П. Андрияшевым (1974). Мысль о фаунистической самостоятельности комплекса донных организмов, обитающих в псевдобатиали, высказывалась нами и раньше на основе анализа зависимости числа видов от солености (Бергер и др., 1985).

[1] «Крутизна» свала составляет в среднем десятые доли градуса, что, однако, на порядок превышает уклон дна выше и ниже этой области.

Полученные результаты подтверждают мнение В. В. Федякова (1986) о том, что мелководные районы Белого моря по составу фауны принадлежат к Атлантической бореальной области, а глубоководные – к Арктической.

Итак, литораль населяют в основном бореальные формы, верхнюю сублитораль – бореально-арктические, в псевдобатиаль – арктические. В промежуточных поясах происходит смена преобладания группировок. Сходная вертикальная зональность была получена и на основе анализа зависимости числа видов бентоса от глубины (Naumov, 2001). Все три фаунистические группировки заселяли Белое море различными способами в результате различных фаунистических процессов, причем бореальные и бореально-арктические формы пришли с запада, а арктические – с востока (*см. ниже*).

Имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет разделить двустворчатых моллюсков Белого моря по характеру их батиметрического распределения на несколько групп.

Литоральный фаунистический комплекс включает в себя 6 видов, из которых 2 – *Mya arenaria* и *Turtonia minuta* – не обнаружены за пределами литоральной фаунистической зоны, *Macoma balthica* достигает первого промежуточного пояса, а *Musculus discors*, *Musculus laevigatus* и *Mytilus edulis* обнаружены и в сублиторальной фаунистической зоне.

Наиболее богат видами сублиторальный фаунистический комплекс. В его состав входит 26 видов, из которых *Yoldiella nana*, *Chlamys islandica*, *Lyonsia arenosa*, *Thyasira equalis*, *Axinopsida orbiculata*, *Panomya arctica*, *Montacuta maltzani* и *Lyonsiella abyssicola* не встречены за пределами сублиторальной фаунистической зоны; *Crenella decussata*, *Heteranomia aculeata*, *Tridonta borealis*, *Clinocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Arctica islandica* и *Mya truncata* обнаруживаются также и в первом переходном поясе; *Yoldia hyperborea*, *Modiolus modiolus*, *Elliptica elliptica*, *Pandora glacialis* и *Thracia myopsis* встречены также во втором промежуточном поясе, а *Nuculana minuta*, *Musculus niger*, *Heteranomia squamula*, *Nicania montagui*, *Hiatella* spp. и *Macoma calcarea* отмечены в обоих промежуточных поясах.

В псевдобатиальный фаунистический комплекс входит 6 видов, из которых ни один не приурочен к нему строго. *Portlandia arctica* выходит во второй промежуточный пояс, а в ковшовых губах поднимается даже еще выше, правда, практически не выходя за пределы области круглогодичных отрицательных температур. *Nuculana pernula*, *Dacrydium vitreum* и *Musculus corrugatus* захватывают и сублиторальную фаунистическую зону, а *Leionucula bellotii* и *Thyasira gouldi* выходят даже в первый промежуточный пояс.

Распространение двустворчатых моллюсков в Белом море

Помимо вертикального распределения, важную роль в фаунистическом анализе играет географическое распространение видов. Для исследования этого вопроса акватория Белого моря была разбита на районы, установленные на основании анализа распространения видов моллюсков различной биогеографической принадлежности (Федяков, 1986). Это районирование было дополнено гидрологическими границами в Горле, Онежском и Двинском заливах, принятыми на основе областей фронтов, отмеченных А. Н. Пантюлиным (2003) (рис. 79). Так было выделено 10 исходных районов. Затем в каждом из них подсчитывалось количество встреч всех видов, за исключением крайне редких (*Yoldiella nana*, *Panomya arctica*, *Thyasira equalis*, *Axinopsida orbiculata*, *Montacuta maltzani* и *Lyonsiella abyssicola*). На основании полученных таким образом данных была рассчитана матрица парных коэффициентов

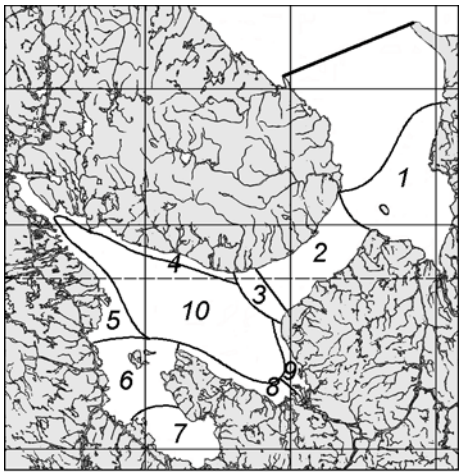


Рис. 79. Разбиение Белого моря на районы для последующего анализа.

Fig. 79. Preliminary division of the White Sea into regions for the further analysis.

корреляции Браве-Пирсона между всеми районами. Районы объединялись, если корреляция между ними превышала 0.5. Это значение при данном числе видов достоверно на 95% уровне вероятности. В результате было получено 6 районов, отличающихся друг от друга (рис. 80, *А*).

Полученные результаты лишь отчасти совпадают с теми выводами, к которым пришел В. В. Федяков (1986). Северная часть моря и северная часть Онежского залива так же, как и у него, оказались весьма сходными по составу встреченных в них двустворчатых моллюсков, однако южная часть Онежского залива отличается от них вполне существенно. Достаточно однородными по числу встреч двустворок оказались мелководные области вдоль Терского, Кандалакшского, и Карельского берегов. В самостоятельный район выделилось прибрежье Двинского залива, и, наконец, совершенно особняком стоит Кандалакшский желоб, что полностью совпадает с данными В. В. Федякова.

На основе проведенного районирования было проанализировано распространение видов двустворчатых моллюсков в Белом море. Для этого на том же материале по встречаемости отдельных видов в выделенных районах (*см. выше*) была рассчитана матрица корреляций между видами. Считалось, что они имеют в Белом море одинаковый тип распространения, если корреляция между ними составляла более 0.65, что при полученном числе районов достоверно на 95% уровне вероятности.

Следует помнить, что почти все моллюски могут быть встречены практически в любой части моря, и выделенные типы их распространения (в дальнейшем мы несколько условно будем называть эти типы *локальными ареалами*) характеризуются сходством по преимущественной встречаемости. Если тот или иной вид не встречен в каком-либо районе совершенно, то это оговаривается. В первую очередь это относится к Горлу, где не встречено значительное количество видов. Этот вопрос будет рассмотрен особо. Всего было получено 5 основных типов локальных ареалов двустворчатых моллюсков в Белом море.

Моллюски, имеющие первый тип локальных ареалов (рис. 80, *Б*), встречены преимущественно в Горле, на мелководьях вдоль Терского, Кандалакшского и Карельского берегов, а также в северной части Онежского залива. Можно выделить два варианта этого типа ареалов. К первому варианту принадлежит распространение *Musculus laevigatus*, *Mya truncata* и *Hiatella* spp. Эти виды встречаются относительно одинаково часто на всей указанной площади, однако тяготеют в основном к Кандалакшскому заливу и северной части Онежского. По второму варианту распростране-

ны *Nuculana minuta*, *Crenella decussata*, *Modiolus modiolus*, *Chlamys islandica* и *Heteranomia squamula.* Они приурочены в основном к северной части Онежского залива и редки в Кандалакшском. Из всех этих видов ни один, кроме *Modiolus modiolus* и *Hiatella* spp., ни разу не встречен в Бассейне; *Nuculana minuta* не отмечен в Мезенском заливе, а *Chlamys islandica* вообще не обнаружен ни в Двинском, ни в Мезенском заливах.

Моллюски, обладающие вторым типом локальных ареалов (рис. 80, *В*), встречены преимущественно на мелководьях вдоль Терского, Кандалакшского и Карельского берегов, а также в северной части Онежского и в Двинском заливе. Этот тип ареалов распадается на три варианта. К первому из них следует отнести распространение *Musculus discors*, *Tridonta borealis* и *Lyonsia arenosa*. Все эти виды тяготеют в основном к Кандалакшскому заливу и северной части Онежского. Второй вариант составляют *Macoma calcarea* и *Mya arenaria*, относительно редкие в Онежском заливе и приуроченные в первую очередь к Кандалакшскому. Третий вариант представляет собой распространение *Macoma balthica.* Этот вид чаще всего встречается в Кандалакшском и Двинском заливах. Ни один из этих видов, судя по доступному автору материалу, ни разу не встречен в Горле; *Lyonsia arenosa*, *Macoma balthica* и *Mya arenaria* не отмечены в южной части Онежского залива; *Musculus discors*, *Tridonta borealis*, *Macoma balthica* и *Mya arenaria* не обнаружены в Бассейне, а последний из этих видов – и в Мезенском заливе.

Третьим типом локальных ареалов (рис. 80, *Г*) обладает 5 видов двустворчатых моллюсков. В этом типе, который охватывает все мелководные области, кроме Горла, можно выделить два варианта. К первому из них следует отнести *Heteranomia aculeata*, *Thracia myopsis* и *Arctica islandica*, которые отмечены в Мезенском заливе и чаще всего встречаются в северной части Онежского. Ко второму варианту принадлежат *Clinocardium ciliatum* и *Serripes groenlandicus*. Оба эти вида не отмечены в Мезенском заливе, причем первый из них чаще всего встречается в Кандалакшском заливе и в северной части Онежского, а второй – в Кандалакшском и Онежском заливах. Ни в Горле, ни в Бассейне ни один из этих видов на доступном нам материале не отмечен.

Четвертый тип распространения двустворчатых моллюсков в Белом море (рис. 80, *Д*) имеет три варианта. Этот тип ареала захватывает практически все море, за исключением Горла, Мезенского залива и южной части Онежского. К его первому, более мелководному варианту принадлежат *Leionucula bellotii*, *Musculus niger*, *Pandora glacialis* и *Thyasira gouldi*. Все они чаще всего встречаются в Кандалакшском заливе, а два последних из них – еще и в северной части Онежского. В южной части этого залива совершенно не встречен только *Musculus niger*, а остальные представлены единичными находками. К относительно глубоководному варианту можно отнести распространение *Nuculana pernula*, *Dacridium vitreum* и *Musculus corrugatus*. Первые два из них чаще встречаются в Кандалакшском заливе, а последний – в северной части Онежского. Этот же вид на нашем материале ни разу не встречен в Двинском заливе. Особняком стоит *Portlandia arctica*: этот вид встречается только в Кандалакшском желобе, ковшовых губах с холодноводным режимом и локальных депрессиях кута Кандалакшского залива с низкими температурами. Ни один из этих видов, за исключением *Musculus niger*, ни разу не встречен в Горле.

Пятый тип локальных ареалов (рис. 80, *Е*) охватывает всю акваторию Белого моря. В этом типе распространения моллюсков тоже есть три варианта. К первому принадлежит ареал *Yoldia hyperborea*, вид, не отмеченный в Горле и Мезенском заливе, а ко второму – *Mytilus edulis.* Этот мелководный и литоральный вид распространен вдоль всего побережья, а на открытой акватории встречен только в южной части Онежского залива. Наконец, *Elliptica elliptica* и *Nicania montagui* распространены практически равномерно по всему морю.

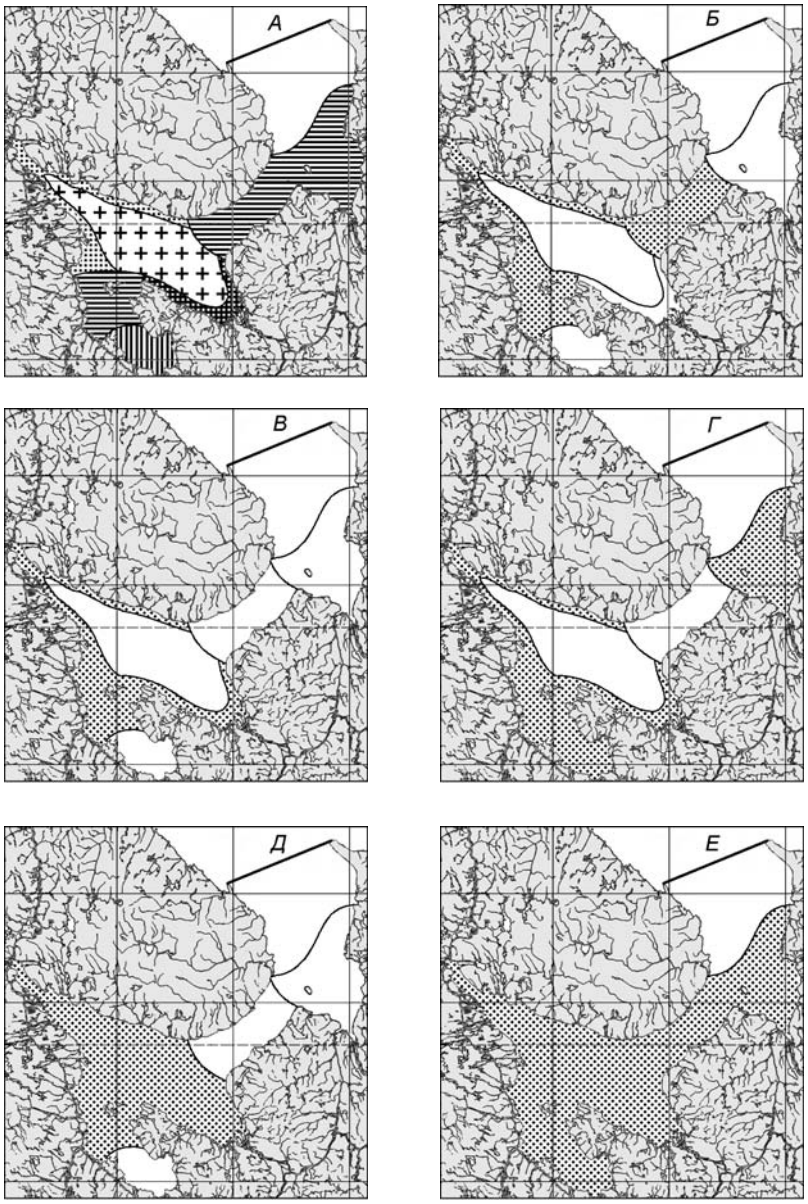


Рис. 80. Районы Белого моря, сходные по преобладающим видам двустворчатых моллюсков (*А*), и основные типы выделенных локальных ареалов.

Районы, близкие по фауне двустворчатых моллюсков, *заштрихованы* одинаково. *Б* – локальный ареал первого типа, *В* – локальный ареал второго типа, *Г* – локальный ареал третьего типа, *Д* – локальный ареал четвертого типа, *Е* – локальный ареал пятого типа.

Fig. 80. The White Sea regions similar by predominating bivalves (*A*) and main types of local distribution areas distinguished.

Regions similar by bivalve fauna have the same *hatch*. *Б* – local distribution area of the first type, *B* – local distribution area of the second type, *Г* – local distribution area of the third type, *Д* – local distribution area of the fourth type, *E* – local distribution area of the fifth type.

Двустворчатые моллюски и факторы среды

Ранее (Наумов, Федяков, 1990) была высказана гипотеза о том, что соотношение доли сестонофагов и детритофагов может служить показателем *арктичности* водоема. Замечено, что доля детритофагов среди арктических эндемиков приблизительно вдвое выше, чем среди видов другого биогеографического происхождения (Наумов, Федяков, 1990, 1994). Скорее всего, это объясняется тем, что фитопланктон, обычно составляющий основу рациона фильтрующих двустворок, в северных морях мало доступен моллюскам, так как бóльшую часть года он входит в состав криофитобиоценозов. Кроме того, условия освещенности в полярных морях приводят к тому, что его вегетационный период не превышает 1 – 3 месяцев в году (см., напр., Зенкевич, 1963). Что же касается криопелагических консументов первого порядка, трупы которых могут достигать бентали, то они из-за относительно крупных размеров должны отвергаться фильтрующим аппаратом двустворчатых моллюсков. Следовательно, в Арктике должны получать преимущество собирающие детритофаги, питающиеся за счет разлагающейся органики. Эта гипотеза подтверждается при сравнении доли детритофагов в различных водоемах (табл. 24). Таким образом, эта доля, по-видимому, может служить показателем арктичности отдельных районов. При этом следует учитывать то обстоятельство, что доля детритофагов в любой фауне обычно увеличивается с глубиной (в первую очередь из-за того, что поглощение света морской водой препятствует развитию фитопланктона). Если следовать этой гипотезе, то Белое море в целом оказывается водоемом, промежуточным между бореальными и арктическими, что не противоречит сделанным ранее выводам.

При этом, сравнивая долю детритофагов по всем трем фаунистическим зонам и переходным поясам между ними, нетрудно заметить, что степень арктичности Белого моря заметно растет с глубиной (табл. 25). Если на литорали она не отличается достоверно от нуля, а в сублиторали близка к средней по морю, то в псевдобатиали указывает на весьма высоко арктический характер глубоководной малакофауны.

Таблица 24

Доля числа видов двустворчатых моллюсков, питающихся детритом, в некоторых морях Северного полушария
По: Наумов, Федяков, 1990, 1994 с изменениями

Fraction of deposit-feeder clam species in some seas of Northern hemisphere
Modified from Naumov, Fedyakov, 1990, 1994

Район	Доля детритофагов, %
Средиземное море	13 ± 2
Шельф Норвегии	18 ± 3
Шельф Японии	19 ± 2
Шельф Исландии	21 ± 4
Север Карибского моря	22 ± 3
Шельф Новой Англии	25 ± 4
Белое море	**32 ± 7**
Шельф Восточной Гренландии	34 ± 7
Север Баренцева моря	35 ± 7
Арктический шельф Канады	37 ± 6
Гудзонов залив	38 ± 7
Море Бофорта	40 ± 6
Новосибирское мелководье	43 ± 7
Восточно-Сибирское море	48 ± 8

Таблица 25

Доля двустворчатых моллюсков, питающихся детритом, в различных зонах Белого моря по материалам БентБоМ

Fraction of deposit-feeder clam species in different regions of the White Sea according the "White Sea benthos database"

Зона по глубине	Всего видов	Виды-детритофаги	Доля детритофагов, %
Литораль	6	1	16.7 ± 15.2
Переходная к сублиторали	19	5	26.3 ± 10.1
Сублитораль	35	11	31.4 ± 7.8
Переходная к псевдобатиали	17	7	41.2 ± 11.9
Псевдобатиаль	6	4	66.7 ± 19.2

Отношение морских животных к таким факторам среды, как соленость и температура,– весьма важная характеристика, однако оценка этого отношения, несмотря на кажущуюся простоту, наталкивается на весьма серьезные методические трудности. Самая главная их них заключается в том, что в большинстве случаев корректно измерить названные характеристики морской воды не удается. Классические приборы (такие, как, например, батометры Нансена или опрокидывающиеся рамки с гидрологическими термометрами) по чисто конструктивным причинам не могут работать ближе, чем в полуметре ото дна, причем на практике пробы придонного слоя воды берутся на расстоянии метра от грунта, или даже еще выше. На этом же горизонте измеряют и ее температуру, так как даже при незначительном волнении легко повредить приборы, если они заденут за донные осадки, или, тем паче, за выходы коренных пород. Современные зонды теоретически могут быть опущены до самого дна, так как их конструкция не требует переворачивания прибора, но и в этом случае его можно повредить при ударе о подводные предметы, поэтому и эти зонды на практике не достигают того слоя воды, в котором реально обитают бентосные организмы. Для больших глубин с низкой гидродинамической активностью вод и плавными градиентами температуры и солености это, может быть, и не так существенно, но в относительно мелководных районах с быстрыми и сложными течениями значения этих характеристик на глубинах, различающихся в метр или более, в общем случае не должны обязательно быть одинаковыми. Эту трудность в какой-то степени удается преодолеть, измеряя температуру грунта непосредственно после подъема орудия лова на борт судна и анализируя соленость воды, которая приходит в закрытых грунтовых трубках, однако все это возможно только в случае проведения бентосных работ на мягких илах. Правда, при таком способе измерения температуры и солености воды возникают трудно учитываемые погрешности, вызванные нагревом осадка во время подъема орудия лова и неполной герметичностью грунтовых трубок. Впрочем, погрешности эти невелики, и в случае решения задач гидробиологии ими можно пренебречь.

Вторая существенная методическая трудность состоит в том, что при разовых наблюдениях мы не получаем достаточно надежной картины гидрологических характеристик того района, где проводятся бентосные исследования. Это, в особенности, касается мелководных районов, где сезонные модификации водного столба достаточно велики. В Белом море такой слой захватывает глубины приблизительно до 100 м. Следует помнить, что около половины площади моря имеет меньшую глубину. Зимой все беломорские донные организмы оказываются в условиях крайне низких температур и практически максимально возможных для Белого моря солеността; следовательно, их распространение лимитируется летними гидрологическими условиями. Однако максимальный прогрев и наибольшее опреснение на разных глубинах наступают в разные сроки, а организовать бентосные рейсы в определенное время для исследования только одних каких-то конкретных глубин по ряду причин невозможно.

По указанным причинам к гидрологическим данным в бентосных исследованиях следует относиться с большой осторожностью, так как они далеко не всегда правильно отражают истинное положение дел. Учитывая это обстоятельство, а так же тот факт, что во время наших исследований по различным причинам гидрологические данные собирались далеко не всегда, предлагаемый анализ отношения беломорских двустворчатых моллюсков к температуре и солености следует считать предварительным.

На рис. 81 приведено количество видов двустворчатых моллюсков, встреченных по материалам БентБоМ при различных летних температурах. Поскольку большинство рейсов проводилось в июле и августе, с некоторым огрублением можно считать, что приведенный график отражает ситуацию, имеющую место в течение гидрологического лета.

Видно, что большинство беломорских моллюсков предпочитает диапазон летних температур от 0 до 10°С, причем при температуре, превышающей 15°С встречено всего 4 вида. Это хорошо согласуется с тем, что среднемесячные температуры в поверхностном, наиболее сильно прогреваемом слое на большей части акватории Белого моря гидрологическим летом обычно не превышают 10–11°С (Бабков, Голиков, 1984; Бабков, 1998, *а*; Симонов и др., 1991; Наумов, Федяков, 1991, *б*; Berger, Naumov, 2001).

По своим способностям переносить высокие температуры на основании данных, по которым построен приведенный график (рис. 81), виды беломорских двустворчатых моллюсков можно условно разделить на три группы:

1. Виды, не способные в условиях Белого моря выдержать прогрев воды выше 11°С (*Yoldia hyperborea*, *Yoldiella nana*, *Musculus corrugatus*, *M. laevigatus*, *Modiolus modiolus*, *Chlamys islandica*, *Heteranomia aculeata*, *Lyonsia arenosa*, *Pandora glacialis*, *Panomya arctica*, *Thyasira equalis*, *Montacuta maltzani*, *Lyonsiella abyssicola*).

2. Виды, способные в условиях Белого моря выдерживать прогрев воды приблизительно до 15°С (*Leionucula bellotii*, *Nuculana pernula*, *Nuculana minuta*, *Portlandia arctica*, *Crenella decussata*, *Musculus discors*, *M. niger*, *Heteranomia squamula*, *Elliptica elliptica*, *Tridonta borealis*, *Nicania montagui*, *Thracia myopsis*, *Thyasira gouldi*, *Axinopsida orbiculata*, *Turtonia minuta*, *Clinocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Arctica islandica*, *Macoma calcarea*, *Mya truncata*).

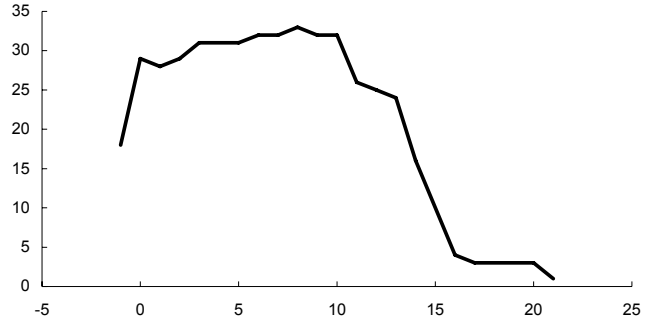


Рис. 81. Число видов беломорских двустворчатых моллюсков, встреченных при различных температурах во время гидрологического лета, по материалам БентБоМ.
По оси абсцисс – температура; °С, *по оси ординат* – число видов.

Fig. 81. Number of bivalve species number found at different temperature during the hydrological summer according the “White Sea benthos database”.
X-axis – temperature (ºC); *Y-axis* – species number.

3. Виды, способные в условиях Белого моря выдерживать прогрев воды 20°С и выше (*Mytilus edulis*, *Hiatella* spp., *Macoma balthica*, *Mya arenaria*).

Складывается впечатление, что, несмотря на то, что в Белом море встречается значительное количество видов, в норме обитающих круглый год при отрицательных температурах, практически все они при определенных условиях могут выдерживать временный прогрев воды до весьма высокой степени. Выяснение того, является ли эта способность свойством беломорских двустворчатых моллюсков на всем их ареале, или же это свойство приобретено ими в своеобразных условиях Белого моря,– задача будущих исследований.

Зависимость числа встреченных видов беломорских двустворчатых моллюсков от солености воды приведена на рис. 82.

На приведенном графике хорошо видно, что максимальное число видов двустворок обнаружено в Белом море при солености 26‰. Плавное нарастание кривой сменяется резким спадом, приходящимся на солености 29 и 30‰. На первый взгляд такой ход зависимости вызывает удивление. Действительно, известно, что в Мировом океане максимальное количество видов приурочено к солености 35÷40‰ (Хлебович, 1962, 1974; Kinne, 1971; Бергер, 1986; рис. 83). Кажется непонятным, почему на последнем участке кривой (26÷30‰) число видов падает вместо того, чтобы расти, как это происходит во всех других морях. Надо сказать, что аналогичное явление нами было отмечено ранее практически для всех групп беломорского бентоса (Бергер и др., 1995). Можно было бы предположить, что беломорские организмы менее эвригалинны, чем обитатели полносоленых морей, и для них неблагоприятно повышение солености, выходящее за пределы обычной (24÷26‰) для поверхностных вод Белого моря. Однако, по крайней мере по двум соображениям, такую гипотезу следует отвергнуть. Во-первых, даже у видов, обитающих в еще более опресненном Азово-Черноморском бассейне, максимум числа видов приходится на соленость 35‰ (Хлебович, 1974, по данным Мордухая-Болтовского, 1953) так же, как и повсюду. Во-вторых, эколого-физиологические данные свидетельствуют о том, что для беломорских организмов соленость порядка 30–35‰ находится в пределах оптимального диапазона и не вызывает угнетения функциональной активности (Бергер, 1976, 1986; Наумов, 1976, *в*; Бергер, Наумов, 2001). Об этом же свидетельствует и то обстоятельство, что все те беломорские двустворчатые моллюски, которые встречены в Воронке за пределами фаунистической границы Белого моря, обитают в ней при солености около 33‰ (Наумов и др., 1987). Следовательно, надо искать другое объяснение, и заключается оно, скорее всего, в том, что на ход рассматриваемой кривой оказывает первостепенное влияние не соленость, а глубина и связанная с ней температура.

Действительно, как видно на рис. 81, при низких температурах, которые наблюдаются на больших глубинах и при высоких соленостях, число встреченных видов двустворчатых моллюсков значительно меньше, чем при температурах умеренных. Кроме того, известно, что доля дисперсии, объясняемая влиянием температуры на ряд характеристик поселений беломорских моллюсков, значительно превышает таковую в отношении солености (табл. 26).

В Белом море нет видов двустворчатых моллюсков, приуроченных к высоким температурам и низким соленостям, а есть просто несколько форм, способных переносить значительный прогрев и заметное опреснение в течение относительно непродолжительного времени, а вот виды, приуроченные к крайне низким температурам, есть. Их относительно немного, и все они обитают в основном на глубине, превышающей 100-метровую изобату. На таких глубинах в Белом море присутствует всего один биотоп, характеризующийся температурой, близкой к точке замерзания (–1.5 – –1.4°С), высокой для Белого моря соленостью (29–30‰) и донными осадками, представленными тонкодисперсными фракциями, в основном пелитовыми илами. В этом

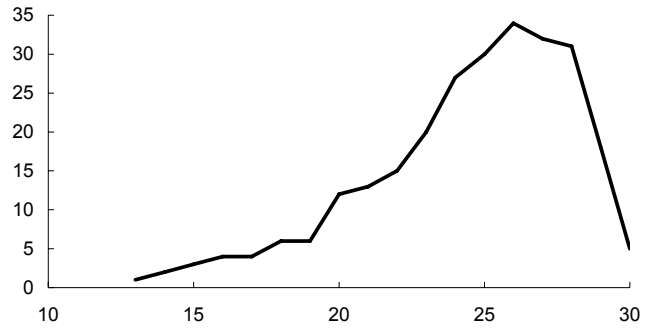


Рис. 82. Число видов беломорских двустворчатых моллюсков, встреченных при различных соленостях во время гидрологического лета, по материалам БентБоМ.
По оси абсцисс – соленость, ‰; *по оси ординат* – число видов.

Fig. 82. Number of bivalve species number found at different salinity during the hydrological summer according the "White Sea benthos database".
X-axis – salinity (‰); *Y-axis* – species number.

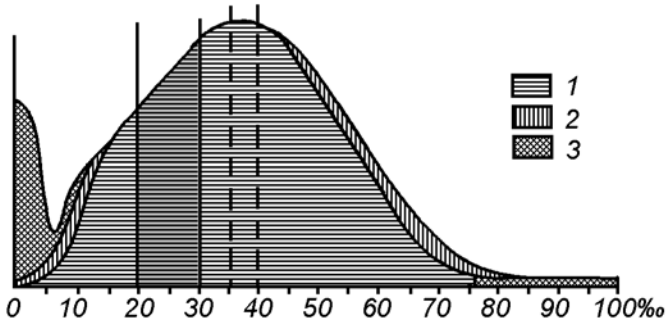


Рис. 83. Общая схема изменения облика водной фауны от пресных вод до вод пересоленных лагун.
1 – морские виды, *2* – солоноватоводные виды, *3* – виды пресноводного происхождения. *По оси абсцисс* – соленость, ‰; *по оси ординат* – число видов. *Темной заливкой* выделен диапазон соленостей, характерных для Белого моря. Диапазон, заключенный в *штриховые линии*,– область максимального числа морских видов. По: Хлебович, 1974 с изменениями.

Fig. 83. The general scheme of water fauna pattern changes from fresh water up to oversalted lagoons.
1 – marine species, *2* – brackish-water species, *3* – species of fresh-water origin. *X-axis* – salinity (‰), *Y-axis* – species numbers. *Shadowed area* – the White Sea salinity range. Diapason between *dashed lines* – salinity scope, where maximum number of marine species occurs. Modified from Khlebovich, 1974.

Таблица 26

Доля дисперсии (%) некоторых характеристик поселений моллюсков в Белом море, объясняемая влиянием температуры и солености
По: Федяков, 1986 с изменениями

Dispersion fraction (%) of some White Sea bivalve settlements characteristics explained by the influence of temperature and salinity
Modified from Fedyakov, 1986

Характеристика	Температура, ºС	Соленость, ‰
Число видов в малакоцене	18 ± 5	14 ± 4
Плотность поселения	19 ± 5	7 ± 4
Доля видов по биомассе:		
бореальных	45 ± 3	16 ± 5
бореально-арктических	28 ± 5	17 ± 5
арктических	47 ± 3	16 ± 5

биотопе обитает всего один фаунистический комплекс (Дерюгин, 1928; Наумов, 1976, *б*; Наумов, Федяков, 1987, *а*, 1993; Naumov, Fedyakov, 2000, *a*, *b*; Гудимов, 1994; Семенова, Наумов, 1995; Семенова и др., 1995, *а*, *б*) – арктический. Понятно, что монотонность условий не способствует увеличению видового разнообразия.

На меньших глубинах биотопическое разнообразие заметно выше, следовательно, и число встречающихся там видов больше. По сути дела, поскольку, как уже говорилось выше, в Белом море сублитораль принадлежит к Атлантической бореальной области, а псевдобатиаль – к Арктической, этот водоем населяют две фауны различного происхождения, поэтому и график, представленный на рис. 82, представляет собой формальное объединение зависимости обеих фаун от солености. Строго говоря, его следовало бы представить в таком виде, как он приведен на рис. 84, где фауны различного происхождения разделены.

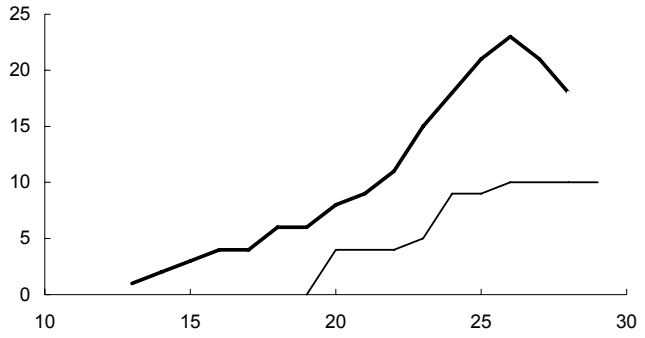


Рис. 84. Число видов беломорских двустворчатых моллюсков, принадлежащих к бореально-арктическому (*толстая линия*) и арктическому (*тонкая линия*) фаунистическим комплексам, встреченных при различных соленостях во время гидрологического лета, по материалам БентБоМ.

Точка, соответствующая солености 30‰, удалена, так как она обеспечена весьма незначительным материалом. *По оси абсцисс* – соленость, ‰; *по оси ординат* – число видов.

Fig. 84. Number of bivalve species number of arctic-boreal (*thick line*) and arctic (*thin line*) faunistic complex found at different salinity during the hydrological summer according the "White Sea benthos database".

Point corresponding to salinity of 30‰ is removed, for it is supplied by less data. *X-axis* – salinity (‰); *Y-axis* – species number.

На этом графике отчетливо видно, что в пределах каждого из фаунистических комплексов число видов двустворчатых моллюсков повышается с увеличением солености. Некоторое снижение числа видов бореально-арктического фаунистического комплекса в области высоких соленостей легко объясняется снижением биотопического разнообразия и крайне низкими температурами на соответствующих глубинах. Следовательно, и в Белом море нет нарушения описанного выше характера распределения числа встреченных видов в зависимости от солености воды. Нисходящая ветвь графика на нашем материале отсутствует, так как в Белом море нет мест, где бы соленость не то чтобы превышала 35‰, но даже и достигала бы такой величины.

Таким образом, можно констатировать, что фауна двустворчатых моллюсков Белого моря носит двойственный характер: часть ее имеет арктическое происхождение, а часть – бореальное. В результате этого в фаунистическом отношении этот водоем занимает промежуточное положение между северной Атлантикой и высокой Арктикой. Это выражается и в своеобразном видовом составе двустворчатых моллюсков, и в соотношении детритофагов и сестонофагов, и в зависимостях числа видов от летних температур и соленостей. Полученные результаты хорошо согласуются с выводами, сделанными нами ранее (Федяков, Наумов, 1987; Fedyakov, Naumov, 1989).

Глава 9
ЗАСЕЛЕНИЕ БЕЛОГО МОРЯ ДВУСТВОРЧАТЫМИ МОЛЛЮСКАМИ В ГОЛОЦЕНЕ

Формирование фауны двустворчатых моллюсков Белого моря

Заселение Белого моря современной фауной в голоцене представляет собой один из аспектов того фаунистического процесса освоения новых местообитаний после отступления ледника, который около 12–11 тыс. лет назад охватил практически весь арктический шельф, и поэтому нет ничего удивительного в том, что к этому вопросу обращались и обращаются многие исследователи. Еще С. Ловен (Lovén, 1861) обратил внимание на то, что между фаунами Белого и Балтийского морей имеется известное сходство. В особенности это касается ряда эстуарных ракообразных: близкие к ним формы встречаются и пресных водах бассейнов этих морей. В рамках данной работы нет места для изложения истории расселения этих животных, подробно рассмотренной Г. А. Виноградовым (1976); отметим только, что на основании их распространения в свое время была выдвинута гипотеза о соединении Белого и Балтийского морей в ранний постгляциальный период. Соединение это, как известно, получило название *Ловенова пролива*. Такая точка зрения господствовала в литературе до середины 60-х годов XX столетия (Гурьянова, 1948; Sauramo, 1958; Кузнецов, 1960; Лаврова, 1960; Ярвегюльг, 1962; Лаврова, Ладышкина, 1965; Апухтин и др., 1965). Споры шли лишь о том, проходил ли этот пролив через Ботнический залив, или он располагался на месте нынешнего Финского залива, Ладоги и Онеги. Идея широких и разнообразных контактов Белого моря с другими бассейнами привлекала многих исследователей. Так, например, В. В. Кузнецов (1960) постулирует целых четыре ранне-постгляциальных соединения: Ловенов пролив, соединявший Белое море с Балтийским; пролив на месте рек Чижи и Чёши, отделявший Канин полуостров от материка; Горло; пролив по линии оз. Имандра – р. Кола. Все они, по его мнению, служили каналами для распространения фауны.

Когда в бассейнах рек Саблинки и Тосны были обнаружены ископаемые раковины *Portlandia arctica* (Ансберг, Знаменская, 1941), был сделан вывод о том, что этот моллюск является индикатором опресненных вод и обитал он совместно с комплексом эстуарных ракообразных. Этому способствовало и то обстоятельство, что Н. А. Мосевич (1928), описывая *P. aestuariorum*, придал этой форме статус даже не подвида, а варьетета, и это способствовало представлению о том, что все представители этого рода солоноватоводны. В результате возникло мнение, будто весь эстуарный комплекс животных не то проник в Балтику из Арктики через Белое море, не то наоборот, и самому ему было дано название *йольдиев комплекс* (Гурьянова, 1948). Весьма убедительный критический разбор гипотезы о расселении реликтовой ледниковой фауны с помощью беломорско-балтийского соединения приведен у Л. А. Ку-

дерского (1971), который со всей очевидностью показал, что она расселялась по пресным приледниковым водоемам, и этот процесс нельзя было бы объяснить прохождением ее через Ловенов пролив, даже если бы он действительно существовал.

На самом деле находки в районе Саблинки и Тосны принадлежат осадкам Микулинского межледниковья; *Portlandia arctica* не может обитать в солоноватых водах (Наумов, 1976, *б*, *в*; Бергер, Наумов, 2001), йольдией уже сто лет как не называется и в состав эстуарного комплекса ракообразных никогда не входила, и входить не могла. Так называемое Йольдиево море было практически пресным, никакой йольдии в нем никогда не было (Квасов, 1975), так что ничего, кроме путаницы, термин *йольдиев комплекс* с собой не принес. Обмена фаунами между Белым и Балтийским морями не могло быть хотя бы потому, что к тому времени, когда Балтика только начала осолоняться, Белое море уже вполне сложилось как морской водоем, и его фауна мало чем отличалась от современной (Квасов, 1975, см. также табл. 5). К тому же высота водораздела между названными бассейнами такова, что ни при каких голоценовых изменениях уровня океана, как эвстатических, так и изостатических, он не мог быть залит морскими водами (Арманд, Самсонова, 1969). Уже к началу XX столетия стало совершенно понятно, что сходство фаун обоих морей ограничивается несколькими общими видами эстуарного комплекса, крайне не характерными для Белого моря, десятком литоральных форм, а также некоторым количеством общих для всей северо-западной Атлантики борально-арктических животных и растений. Еще в 1963 г. Л. А. Кудерский, рассмотрев список этих форм, насчитывающий 26 видов, пришел к выводу о том, что ни один из них не может считаться балтийским реликтом, так как все они представляют собой широко распространенные виды, независимо заселявшие Белое и Балтийское моря в разное время. Таким образом, упомянутое сходство оказывается чисто внешним и не объясняется общим генезисом фауны и флоры. Несмотря на это концепция беломорско-балтийского соединения прочно завладела умами исследователей и вошла в бесчисленные руководства и учебники.

Молчаливое сомнение в существовании Ловенова пролива высказал К. М. Дерюгин (1928), однако он не сказал об этом прямо и не посеял зерна сомнений. Во всяком случае его ученики продолжали развивать идею о прямом обмене беломорской и балтийской фаун (Гурьянова, 1948), выдвигая различные гипотезы, вплоть до наличия в прошлом трансгрессий Белого и Балтийского морей, в результате которых их воды попеременно заливали одну и ту же территорию, что якобы способствовало обмену между ними фауной и флорой через реликтовые озера. Несостоятельность такого предположения показана Л. А. Кудерским (1971).

Между тем данные геологии и биостратиграфии мало-помалу накапливались, и, начиная с 60-х годов, стало развиваться новое направление, исключавшее беломоро-балтийское соединение (Нууррä, 1963; Абрамова и др., 1967; Квасов, 1967, 1974, 1975; Квасов, Краснов, 1967; Арманд и др., 1969, *б*; Арманд, Самсонова, 1969). В настоящее время стало совершенно очевидно, что морские воды не могли залить водораздел между Белым и Балтийским морями, даже принимая во внимание значительное опускание земной коры в районе Балтийского кристаллического щита под давлением ледника и значительную амплитуду голоценовых трансгрессий. Таким образом, ни геологические, ни палеолимнологические, ни фаунистические данные не дают основания считать, что в послеледениковье существовал прямой контакт между Балтикой и Белым морем.

Совершенно фантастической представляется и мысль о раннеголоценовом проливе между Мезенским заливом и Чёшской губой (Дерюгин, 1928; Кузнецов, 1960). В раннем голоцене Мезенского залива просто еще не существовало, и на его месте была суша (Невесский и др., 1977; Наумов, Федяков, 1993). Размыв берега под влиянием волновой абразии в этих местах начался много позже.

Скорее всего, пролив между вершиной Кандалакшского залива и Кольским заливом Баренцева моря по линии оз. Инмандра – р. Кола, действительно, имел место в аллерёде (Квасов, 1975), хотя другие авторы держатся противоположного мнения (Арманд, Самсонова, 1969). В любом случае, если он и существовал, то был наполнен практически пресной водой, так как в его районе морские отложения не обнаружены.

Таким образом, единственным путем, по которому могло заселяться Белое море, было Горло,– тот самый пролив, который и по сию пору связывает его с Арктическим бассейном. Это обстоятельство необходимо учитывать при рассмотрении процесса заселения Белого моря в процессе таяния ледника и в последующие эпохи.

Собственно говоря, относительно надежно проследить процесс заселения Белого моря макробентосными формами можно только на материале двустворчатых моллюсков, так как остальные группы представлены в его отложениях крайне скудно (Невесский и др., 1977). Что же касается двустворок, то они в субфоссильном состоянии представлены 27 видами, что составляет 70% их современной беломорской фауны. Таким образом, процесс освоения Белого моря двустворчатыми моллюсками в известной мере[1] может служить моделью заселения этого водоема современной фауной.

Раковины первого вида двустворчатых моллюсков, обнаруживаемые в донных осадках Белого моря, принадлежат *Portlandia aestuariorum* (Невесский и др., 1977). Этот единственный вид, появляющийся в отложениях ранней пребореали, не входит в состав современной беломорской малакофауны, хотя в литературе есть неясные указания на то, что в устье Северной Двины можно встретить живых портландий (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1928). Надежные подтверждения этим сообщениям отсутствуют; соответствующих экземпляров в коллекциях Зоологического института нет; поиски, предпринятые нами, не привели к положительным результатам, так что со значительной долей вероятности можно утверждать, что в настоящее время этого вида в фауне Белого моря нет.

Нахождение субфоссильных раковин этого моллюска на мелководьях Двинского, Кандалакшского и Онежского заливов (Авилов, 1956; Невесский и др., 1977) свидетельствует о начале интенсивного осолонения Белого моря на всей акватории. Этот мелководный эстуарный вид, скорее всего, лишенный пелагической личинки, мог проникнуть в Белое море только с востока, так как все виды этого рода – эндемики Арктики. Можно предположить, что он расселялся вдоль восточного берега Горла, причем отсутствие пелагической стадии позволило ему преодолеть этот пролив против течения Тимонова достаточно быстро.

Истинно морские – арктический (*Portlandia arctica*) и бореальный атлантический (*Mytilus edulis*) – виды относятся к числу первых, обнаруживаемых среди ископаемых останков многоклеточных бентосных организмов в донных отложениях Белого моря (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970). Они проникли сюда в конце пребореальной климатической фазы (Невесский и др., 1977). Очевидно, что первый из них, будучи эндемиком высокой Арктики, проник в Белое море тем же путем, что и *Portlandia aestuariorum*, т. е. с востока, и распространялся против течения Тимонова. Что же касается второго, то этот бореальный вид мог придти только с запада и осваивать Белое море, расселяясь в прибрежной полосе вдоль течения Дерюгина. Этому обстоятельству, несомненно, способствовало то, что мидия имеет планктонную личинку. Тот факт, что эти два вида проникли в Белое море практически одновременно,

[1] Процессу заселения Белого моря двустворчатыми моллюсками в значительной степени препятствовали гидродинамические условия Горла (*см. ниже*), поэтому использовать его в качестве модели проникновения в Белое море всей фауны можно только с некоторыми оговорками.

говорит о том, что воды Горла были в то время стратифицированы, по крайней мере по температуре. Впрочем, достаточно вероятна и соленостная стратификация. При этом, применяя принцип актуализма, можно утверждать, что соленость на поверхности не опускалась ниже 13‰, а на глубине – ниже 25‰, причем придонные слои воды в течение круглого года оставались весьма холодными. Эти предположения обусловлены экологическими особенностями названых видов. При этом необходимо помнить, что в начале бореали среднелетние температуры были приблизительно на 1°С ниже, чем сейчас (см. рис. 23). Порог Горла был в это время около 90 м глубиной (рис. 85), что нетрудно рассчитать по данным Б. И. Кошечкина (1979). Надо полагать, что это в сочетании с тем, что глубины моря были заняты мертвым льдом, приводило к тому, что граница между глубинными холодными и солеными и поверхностными прогреваемыми и опресненными водами проходила в то время существенно выше, чем теперь (трудно сказать, насколько именно). Во всяком случае портландия встречается до сих пор в ряде мелководных губ с порогом на входе, причем глубина этих губ в начале бореали в среднем не превышала 60 – 75 м (*см. гл. 2*). Кроме того, по данным Л. И. Говберг (1968) этот вид встречался в северной и центральной частях достаточно мелководного Онежского залива **(**южная его часть по данным Д. Д. Квасова (1975) тогда еще не была залита морскими водами**)**. Можно считать, что эта мелководная форма вначале и заселяла только свойственные ей в Арктике глубины, а глубоководную часть Бассейна освоила значительно позже, уже после того, как растаяло поле мертвого льда. Таким образом, правильнее, по-видимому, думать, что *Portlandia arctica* в мелководных губах встречается в своем исходном местообитании, а глубины Бассейна заняты ею вторично, и там этот вид сохраняется в качестве ледникового реликта, причем, судя по низким биомассам, пребывает в несколько угнетенном состоянии, так как вынужден обитать на неподходящих для него тонких пелитовых илах (*см. ниже, раздел об этом виде*).

В средней бореали, несмотря на значительное похолодание (среднелетние температуры были ниже современных на 2°С; *см. рис. 23*), в Белое море проникает еще 3 вида: *Yoldia hyperborea*, *Crenella decussata* и *Macoma calcarea*, а с верхней бореали, когда летняя температура приблизилась к нынешней, встречаются еще 2 – *Hiatella* sp. и *M. balthica* (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970). Все эти виды, за исключением, возможно, *Yoldia hyperborea*, обладают пелагическими личинками и в настоя-

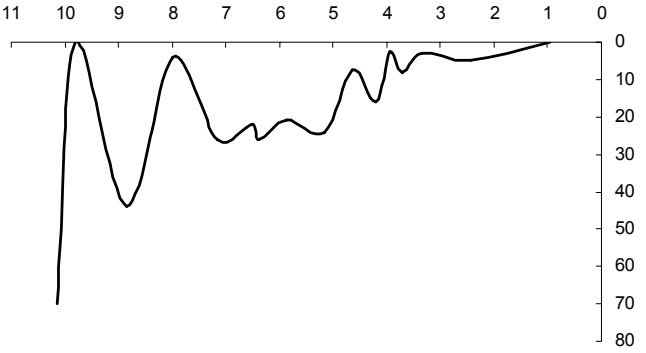


Рис. 85. Глубина моря по отношению к современному нулю глубин, рассчитанная по данным Б. И. Кошечкина (1979) с учетом изостатических и эвстатических изменений уровня.
По оси абсцисс – время, тыс. лет; *по оси ординат* – глубина, м.
Fig. 85. Depth of the White Sea relative to the modern sea level calculated according data of Koshechkin (1979) taking into consideration isostatic and eustatic oscilations.
X-axis – time (thousand years); *Y-axis* – depth (m).

щее время относительно широко распространены на мелководьях, хотя ни один из них не встречается в южной части Онежского залива[1]. Возможно, это связано с тем, что, поскольку морские воды проникли туда позже, необходимые для этих видов гидрологические условия там так и не сформировались. Можно думать, что эти виды прошли тем же путем и способом, что и *Mytilus edulis*. Не исключено, что *Yoldia hyperborea*, наличие у которого пелагической личинки не доказано, вселялся в Белое море путем, близким к пути портландии. Современные ареалы этих видов сходны с той разницей, что йольдия – вид более мелководный.

Особенно интенсивная инвазия бореальных и бореально-арктических видов проходила во время атлантической климатической фазы, когда летние температуры превышали современные сначала на 1ºС, а к концу ее – на 2°С. Порог Горла в течение всей атлантики имел глубину около 70 м (см. рис. 85), как несложно рассчитать по материалам Б. И. Кошечкина (1979), так что его гидрологический режим неминуемо должен был быть ослаблен. За время голоценового климатического оптимума Белое море освоили *Nuculana pernula*, *N. minuta*, *Chlamys islandica*, *Heteranomia squamula*, *Elliptica elliptica*, *Tridonta borealis*, *Nicania montagui*, *Thracia myopsis*, *Axinopsida orbiculata*, *Serripes groenlandicus* и *Arctica islandica* (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970). Из них не имеющие пелагических личинок нукуляниды и астартиды в настоящее время в основном распределены равномерно по всему морю, в отличие от остальных видов этой волны вселения, которые избегают Бассейна.

На рубеже атлантики и суббореали наступило сильное, хотя и кратковременное похолодание (см. рис. 23), которое вызвало угнетение малакофауны на всей акватории моря (Невесский и др., 1977). Кроме того, скорее всего, в Горле установился гидрологический режим, близкий к современному из-за его сильного обмеления (см. рис. 85). В результате со времени суббореальной климатической фазы наблюдается резкое снижение интенсивности освоения Белого моря двустворчатыми моллюсками, несмотря на наступившее вскорости потепление (см. рис. 23), во время которого летние температуры чаще всего превышали современные в среднем на полтора градуса (см. рис. 23). В этот период мы встречаем в отложениях три новых вида: *Musculus laevigatus*, *M. niger* и *Pandora glacialis* (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970). Названные виды лишены пелагических личинок, и два из них широко распространены по всему морю.

Наконец, в отложениях современной нам субатлантической климатической фазы появляется еще 6 видов: *Leionucula bellotii*, *Crenella decussata*, *Musculus corrugatus*, *Modiolus modiolus*, *Dacridium vitreum* и *Clinocardium ciliatum* (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970). Указанные формы вселялись в Белое море в условиях, близких к современным, но большинство из них теперь в Горле отсутствует. Это свидетельствует о том, что в своем окончательном виде гидрологический режим пролива сложился относительно недавно. Интересно, что и в этом случае формы, лишенные пелагических личинок, распространены в Белом море шире, чем те, у которых такие личинки имеются.

В течение всей субатлантики среднелетние температуры были в основном ниже современных на полградуса (см. рис. 23), и только в самое последнее время установился нынешний климат. В целом можно сказать, что стабильные климатические условия, продолжавшиеся тысячу лет и более, наблюдались в истории Белого моря всего трижды. Это – теплые времена первых трех четвертей атлантики и второй половины суббореали, а также холодная вторая половина субатлантики, причем на нее приходится и Потепление викингов, и Малый ледниковый период, последовавший за

[1] Распространение отдельных видов по акватории Белого моря рассмотрено в гл. 8.

ним (начало II тысячелетия новой эры) с их довольно значительными температурными колебаниями (см. рис. 23).

Резюмируя сказанное, можно отметить, что в целом в Белом море виды, лишенные пелагических личинок, имеют более широкую область распространения, что, несомненно, лишний раз подчеркивает арктический характер фауны этого водоема.

Динамика процесса заселения Белого моря двустворчатыми моллюсками приведена на рис. 86. Видно, что этот процесс имел два пика, из которых первый приходится на бореаль, а второй – на атлантику, причем наибольшая интенсивность заселения моря новыми видами приходится на эту вторую климатическую фазу (7–5 тыс. лет назад), отвечающую температурному оптимуму. Этому немало должно было способствовать то обстоятельство, что как в бореали, так и в атлантике порог Горла был много ниже современного, так что гидрологический режим этого пролива был в эти климатические фазы много мягче, чем сейчас. Можно предполагать, что в течение обеих этих фаз воды Горла были стратифицированы по температуре и солености, а турбулентные токи воды сильно ослаблены по сравнению с современными, что способствовало осадконакоплению и позволяло проникать в Белое море инфаунным видам.

Если считать, что в течение всего голоцена в субфоссильном состоянии сохранялась одинаковая доля видов, то получается, что к этому времени малакофауна Белого моря сформировалась на 67%. Надо полагать, что и другие группы вселялись в Белое море сходным образом, так что с известной осторожностью можно предполагать, что за первые 4 – 5 тысячелетий существования Белого моря как морского водоема его общий фаунистический облик сформировался на две трети. Это означает, что и все остальное время продолжается процесс его освоения все новыми и новыми формами, однако с несколько меньшей интенсивностью, чем в первые пять тысячелетий.

Процесс заселения Белого моря, скорее всего, замедлился, по крайней мере, по двум причинам. Во-первых, проникновение большинства организмов из Баренцева моря затруднено из-за своеобразного гидрологического режима Горла, препятствующего обмену фаунами (Дерюгин, 1928; Наумов, Федяков, 1991, *б*; Наумов, Гонтарь, 2004). Во-вторых, надо полагать, что вновь проникающим видам становится все труднее и труднее преодолевать конкуренцию со стороны давно и прочно натурализовавшихся форм, образующих устоявшиеся сообщества.

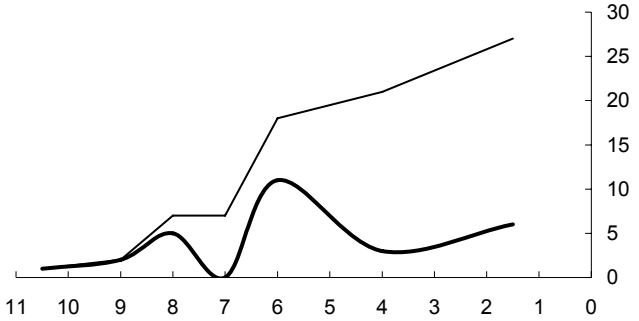


Рис. 86. Динамика заселения Белого моря двустворчатыми моллюсками.
Тонкая линия – кумулята числа вселявшихся видов, *толстая линия* – число вселявшихся видов. *По оси абсцисс* – время, тыс. лет. назад; *по оси ординат* – число видов. По: Наумов, Бергер, 2004 с уточнениями.
Fig. 86. Dynamics of colonization of the White Sea by bivalve molluscs.
Thin line – cumulate of colonizing species number, *thick line* – species number. *X-axis* – time (thousand years); *Y-axis* – species number. Modified from Naumov, Berger, 2004.

Важно отметить, что из 39 видов двустворчатых моллюсков, известных в настоящее время из Белого моря, 20 (т. е. почти половина) либо ни разу не были обнаружены в Горле, либо отмечены лишь вблизи его северной и южной границ. Представляется интересным провести анализ этого факта.

Не принимая во внимание крайне редкие виды, можно заметить, что из 8 детритофагов, встречающихся в Белом море, в Горле обнаружен только один – *Nuculana minuta*. Это не должно вызывать удивления, так как в Горле с его быстрыми течениями практически нет условий для накопления тонкодисперсных фракций, необходимых для питания собирающих детритофагов. Тем не менее во внутренних частях моря эти виды встречаются, что недвусмысленно указывает на то, что в геологическом прошлом условия в Горле были, скорее всего, иными. Из оставшихся 7 детритофагов четыре – *Portlandia arctica*, *Yoldia hyperborea*, *Macoma calcarea* и *M. balthica* – известны в отложениях Белого моря, начиная с бореальной климатической фазы, *Nuculana pernula* – с атлантической, а *Leionucula bellotii* и *Thyasira gouldi* – с субатлантической (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Если предположить, что мелкие раковины двух последних видов плохо сохраняются в субфоссильном состоянии, то можно утверждать, что остальные детритофаги прошли через Горло ранее 8 тыс. лет назад, когда глубина Горла была приблизительно на 40 м больше, чем сейчас, как несложно рассчитать на основании данных Б. И. Кошечкина (1979) и А. Д. Арманда и Л. Я. Самсоновой (1969). Если же порог Горла был порядка 80 м, то уже есть основания считать, что на его глубинах могло идти накопление тонкодисперсных фракций (*подробнее о динамике глубины моря в голоцене см. гл. 3, а также рис. 85*). Глубина порога приблизилась к современной приблизительно к концу атлантической климатической фазы; следовательно можно полагать, что детритофаги в Горле перестали встречаться около 4–5 тыс. лет назад.

Следующая группа видов, не найденных в Горле, принадлежит к зарывающимся в грунт сестонофагам, которые тоже нуждаются в мягких илах. Среди таких форм в Горле не отмечены *Tridonta borealis*, *Thracia myopsis*, *Serripes groenlandicus* и *Arctica islandica*, которые встречены в донных осадках, начиная с атлантической климатической фазы (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Два других вида из этой группы – *Dacridium vitreum* и *Clinocardium ciliatum* – отмечены, начиная с субатлантической климатической фазы (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975), причем можно считать, что мелкие и нежные раковины первого из них плохо сохраняются. Данных по нахождению *Lyonsia arenosa* и *Mya arenaria* в голоценовых отложения в нашем распоряжении нет, однако и того, что известно, достаточно для того, чтобы объяснить отсутствие в Горле зарывающихся сестонофагов теми же причинами, что и отсутствие детритофагов, а также датировать их изоляцию в Белом море приблизительно 4–5 тыс. лет[1].

Не обнаружены в Горле также и некоторые сестонофаги, которые не зарываются в грунт. Это, во-первых, все виды рода *Musculus*, из которых два – *M. discors* и *M. corrugatus* – вообще не встречены в Горле, а два других – *M. laevigatus* и *M. niger* – отмечены единично только южнее 40-метрового порога. К этим видам примыкает и *Heteranomia aculeata*. Виды рода *Musculus*, обладающие сходным способом размножения, встречаются в голоценовых отложениях, начиная с бореали (*M. discors*), суббореали (*M. laevigatus*) и субатлантики (два остальных вида) (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975). Данные о находках субфоссильных раковин *Heteranomia aculeata* нам неизвестны. Можно предположить, что отсутствие в Горле

[1] Из этого следует, что мнение о том, что *Mya arenaria* была занесена из Америки в Европу викингами около 800 лет назад (Hopkins, 2002), скорее всего, ошибочно. Подробнее об этом говорится ниже (*см. раздел об этом виде*).

видов рода *Musculus* связано тем или иным способом с особенностями их размножения, причем они исчезли в этом проливе после того, как в нем установился современный гидродинамический режим, т. е. и эти виды, скорее всего, изолированы в Белом море около 4–5 тыс. лет.

Надо думать, что относительно нечастый вид *Heteranomia aculeata* будет со временем найден и в Горле, во всяком случае второй вид этого рода, обладающий весьма близкими требованиями к окружающей среде, обнаруживается в проливе достаточно часто. Вообще в Горле встречаются либо виды, приуроченные к жестким грунтам и сильным течениям, такие как *Nuculana minuta*, *Modiolus modiolus*, *Chlamys islandica* и *Heteranomia squamula*, встречающиеся в основном здесь и в северной части Онежского залива, а также виды, достаточно эврибионтные, не обнаруживающие четкой приуроченности к какому-либо району, – *Elliptica elliptica*, *Nicania montagui* и *Hiatella* spp.

Итак, можно сказать, что характер распространения двустворчатых моллюсков в Горле может быть объяснен геологической историей этого пролива и биологическими особенностями беломорских видов двустворок. Если предложенная гипотеза верна, то получает объяснение трехэтапность заселения Белого моря двустворчатыми моллюсками, отмеченная выше, наличие хорошо выраженных отрицательных черт беломорской малакофауны и показанный Л. И. Говберг (1968, 1970) факт концентрации останков раковин двустворчатых моллюсков в двух слоях голоценовых отложений, которые можно достаточно надежно отнести к бореальной и атлантической климатическим фазам. Подтверждает эта гипотеза и мнение К. М. Дерюгина (1928) об изолирующей роли Горла.

Формирование фауны двустворчатых моллюсков ковшовых и лагунных губ

Показанное выше сходство в зональности и распределении донного населения ковшовых и лагунных губ и внутренних районов Белого моря в целом позволяет предполагать и близость основных черт формирования фауны этих акваторий. Оставляя в стороне события, предшествовавшие последнему оледенению, обратимся к рассмотрению истории современной фауны названных губ. Так как в геологическом отношении губа Колвица изучена наиболее детально, то рассмотрим этот процесс на ее примере.

Во время Валдайского оледенения в губе Колвица, как и на всей акватории Белого моря, располагался шельфовый ледник, уничтоживший всю морскую фауну Микулинского межледниковья. Непосредственно перед освобождением Колвицы ото льда, приблизительно 12 тыс. лет назад, толщина глетчера в районе губы составляла, судя по расположению плеча трога, 400–500 м. Вероятно, именно в это время за счет осцилляции отступающего ледника сформировалась краевая морена, образующая входной порог. К концу аллерёда в районе Колвицы существовал пресноводный ледниковый водоем, оставивший на высоте около 140 м над современным уровнем моря береговую террасу (Арманд, Самсонова, 1969). В молодом дриасе на месте губ Колвица и Порья существовал пролив, входными мысами которого, с одной стороны, служили Турий и Педунов, а с другой – Колвица и Дмитриев (Кошечкин, 1979; см. рис. 15). Горный массив в районе мыса Дмитриева представлял собой остров. Этот пролив сохранялся в течение всего молодого дриаса, когда, судя по данным диатомового анализа (Невесский и др., 1977), в район Колвицы начали поступать морские воды. По мнению тех же авторов, вплоть до конца пребореали здесь был покрытый плавающим льдом очаг ледниково-морского осадконакопления.

Режим приледниково-морского бассейна сменился морским лишь во второй половине пребореали (Евзеров и др., 1976). В отложениях Колвицы, датированных кон-

цом этой климатической фазы, появляются двустворчатые моллюски (Невесский и др., 1977). К этому времени в юго-восточные районы Белого моря уже проникли *Portlandia aestuariorum, P. arctica, Mytilus edulis, Macoma balthica* и *Hiatella* sp. (Лаврова, 1960; Говберг, 1970). Названные моллюски проникали в Белое море в три приема (*см. выше*, а также: Федяков, 1986).

Первый этап связан со временем проникновения *Portlandia aestuariorum* как представителя эстуарно-арктического комплекса. По данным И. К. Авилова (1956), этот вид обнаружен в отложениях мелководий Двинского и Онежского заливов начала пребореали. Створки *P. aestuariorum* из осадков Кандалакшского залива датируются уже серединой пребореали (Невесский и др., 1977). К сожалению, недостаток фактических данных не позволяет судить, проник ли эстуарно-арктический комплекс в район губы Колвица.

Второй этап начинается с середины – конца пребореали. Этим временем датированы ископаемые останки типично морского арктического вида *Portlandia arctica* и эврибионтного литорального бореального моллюска *Mytilus edulis.* Поскольку в настоящее время эти два вида никогда не встречаются в одном и том же биотопе, нет оснований предполагать их совместное проживание в прошлом. Как известно, в современных климатических условиях гидрологический режим Белого моря характеризуется резкой летней стратификацией вод по температуре. Именно эта стратификация и позволяет существовать как арктическим, так и бореальным видам. Как уже говорилось выше, одновременное проникновение портландии и мидии может свидетельствовать о том, что подобная стратификация имела место и в прошлом.

В Колвице названные моллюски начинают появляться лишь с конца пребореальной климатической фазы (Невесский и др., 1977). Можно представить себе следующие пути проникновения этих видов в губу. Мидия как вид, способный выдерживать значительное опреснение так же, как и *Portlandia aestuariorum,* могла обитать на прибрежном мелководье в области смешения талых и морских вод. Проникая в Белое море из Горла и распространяясь на северо-запад вдоль Терского берега, она заселила Колвицу по не существующему ныне проливу, о котором говорилось выше. Размножение мидий происходит при температуре не ниже 10° (Максимович, Ведерников, 1986). Ясно, что такие температуры выходят за пределы толерантного диапазона большинства видов эстуарно-арктического комплекса. Таким образом, если *P. aestuariorum* и обитала в Колвице, то к началу бореальной климатической фазы она должна была исчезнуть. Что касается *P. arctica,* не выдерживающей высоких температур и низких солеността, то она не могла попасть в губу по мелководному проливу оз. Колвицкое – губа Порья. Следовательно, этот вид заселил исследуемый район со стороны кута Кандалакшского залива. Таким образом, *Mytilus edulis* и *Portlandia arctica* проникли в Колвицу, как и в Белое море (*см. выше*, а также: Федяков, 1986), одновременно, но с разных сторон.

Продолжавшаяся в течение всей пребореали мощная пребореальная регрессия привела в конце концов к исчезновению пролива и возникновению собственно губы Колвица. Рассчитанная по данным Б. И. Кошечкина (1979) глубина входного порога в начале бореальной климатической фазы превышала 40 м. Таким образом, популяции арктических видов в губе в минимум регрессии не были изолированы от таковых в Кандалакшском желобе. Несколько позже появляются *Macoma balthica* и *Hiatella* sp. (Лаврова, 1960; Говберг, 1970). На этом заканчивается второй этап заселения двустворчатыми моллюсками как всего Белого моря, так и губы Колвица (см. рис. 86).

Третий этап заселения Белого моря, приходящийся на атлантическую климатическую фазу, связан с дальнейшим потеплением и прекращением поступления в эту акваторию арктических видов (Федяков, 1986). В отложениях этого времени в губе Колвице отмечены уже почти все ныне существующие виды моллюсков (Невесский

и др., 1977). Изоляция арктических видов в губе Колвица произошла, вероятно, к началу суббореальной климатической фазы, когда из-за продолжающегося тектонического поднятия суши глубина входного порога составила менее 30 м (рассчитано по данным Б. И. Кошечкина, 1979). Таким образом, можно предполагать, что сроки изоляции беломорской фауны в целом и донного арктического населения губы Колвица приблизительно совпадают.

Следует отметить, что изоляция арктической фауны в других ковшовых губах Белого моря, по-видимому, произошла значительно раньше. Доказательством этого могут служить особенности распространения *Nuculana pernula.* Как и *Portlandia arctica,* этот моллюск для своего существования требует холодной и соленой воды (Семенова, 1979). В исследованных к настоящему времени ковшовых губах, за исключением Колвицы и входной котловины Лов губы, он не найден. Это наводит на мысль, что к моменту появления *Nuculana pernula* в Белом море фауна котловин большинства ковшовых губ уже была отрезана от фауны Бассейна входными порогами. Действительно, в атлантическую климатическую фазу (время появления нукуланы в Белом море – Говберг, 1970) глубина порога в Колвице составляла около 50 м, в Лов губе – около 30–40 м, а в других ковшовых губах – 10–20 м и менее (рассчитано по данным Кошечкина, 1979). Аналогичные рассуждения можно привести относительно таких видов, как *Halcampa arctica, Chaetoderma nitidulum, Philine lima, Admete couthouyi* и *Chiridota laevis.* Большинства из этих видов нет даже во входной котловине губы Лов. Таким образом, формирование фауны губы Колвицы так же, как и всего Белого моря, завершилось к концу атлантической фазы, а богатство видового состава, по сравнению с другими ковшовыми губами, определяется особенностями тектонического поднятия в послеледниковый период. В отличие от этого дефицит видов в Белом море, по сравнению с Баренцевым, вызван не изостатическими явлениями, а сочетанием гидродинамических условий Горла (*см. выше*) с общим потеплением в течение атлантической климатической фазы (Федяков, 1986).

Отрицательные черты фауны двустворчатых моллюсков Белого моря

Каждый вид, осваивающий новую территорию или акваторию, поневоле оказывается в достаточно специфической ситуации, во многом сходной для любого из них. Потому для того, чтобы понять механизмы распространения видов-вселенцев: интродуцированы они человеком (не важно, сознательно или случайно) или же распространяются самостоятельно под влиянием условий, не связанных с деятельностью людей,– необходимо тщательное изучение механизмов расселения видов вообще. Названная проблема может рассматриваться как один из аспектов общей биогеографии. Исследователи, озабоченные чисто практическими последствиями спонтанных инвазий и неоправданных интродукций, часто об этом забывают. В тоже время не вызывает сомнений, что изучение теоретической стороны вопроса столь же необходимо, как и феноменологическое описание процесса и результатов вселения новых видов в устоявшиеся экосистемы.

Вид, расширяющий свой ареал, должен обладать определенным набором свойств, позволяющих занимать новые местообитания. Очевидно, что на этот процесс влияет его эврибионтность, способ размножения, выживаемость молоди и т. п. Кроме того, такому виду приходится преодолевать сопротивление локальной фауны и флоры того региона, который он осваивает, т. е., большое значение имеет его конкурентоспособность. Понятно, что разные виды могут сильно отличаться друг от друга по этим параметрам, поэтому и успех расселения будет для них различным. В целом можно считать, что процесс расселения – процесс случайный (Piccoli et al., 1986). Это позволяет подойти к нему с достаточно общих позиций и попытаться проследить освоение

обширных пространств крупными таксономическими категориями организмов (Piccoli et al., 1986, 1991; Piccoli, 2002, *a*, *b*; Gontar, Naumov, 1994; Naumov, Gontar, 1997; Наумов, Гонтарь, 2004).

Говоря о фауне Белого моря, К. М. Дерюгин (1928) отметил наличие в этом водоеме целого ряда эндемичных форм, а также некоторый дефицит видов по сравнению в Беренцевым морем, который он назвал *отрицательными чертами фауны*. Наличие эндемиков он объяснял изолированностью Белого моря и связанными с ней процессами видообразования, а отрицательные черты – изолирующей ролью гидродинамического режима Горла.

Со временем выяснилось, что эндемиков в Белом море нет: все они либо сведены в синонимы, либо обнаружены в других морях. В последнее время из Белого моря описано несколько новых видов, таких, например, как некоторые Caudofoveata, Opistobranchia или Nudibranchia (Иванов, 1987; Голиков, 1987; Рогинская, 1987; Федяков, 1986), однако никто не считает их эндемиками, так как нет никаких сомнений, что они будут обнаружены и в других морях, когда те будут лучше исследованы. Иное дело – отрицательные черты. Конечно, кое-какие виды из Дерюгинского списка в Белом море обнаружены, однако в целом этот список продолжает оставаться актуальным, а факт – требовать объяснения. Между тем начинают раздаваться голоса в пользу того, что в этом вопросе К. М. Дерюгин ошибался, и никаких существенных отличий беломорской фауны по сравнению с баренцевоморской нет (Анцулевич, 1991).

Понятно, что дискуссия будет продолжаться до тех пор, пока не будет найден надежный способ, позволяющий оценить значимость дефицита видов в беломорской фауне. Сказанное ниже как раз и представляет собой попытку такого рода.

Как было сказано выше, модель Пикколи–Сартори обладает прогностическими возможностями; следовательно, выяснив параметр $L_{1/2}$ уравнения расселения той или иной таксономической группы на шельфе Северного Ледовитого океана, мы сможем узнать, какое же количество видов этой группы ожидается в Белом море. Если полученное число не будет значимо отличаться от наблюдаемого, то мы не можем говорить об отрицательных чертах – снижение числа видов обусловлено исключительно увеличением расстояния от центра расселения. Напротив, если оно меньше, то это говорит о существовании неких барьеров, препятствующих расселению. Если, наконец, их окажется достоверно больше, то это будет указывать на интенсивное видообразование, или же на слабую изученность фауны вдоль пути ее расселения.

Понятно, что решать подобную задачу на примере одной таксономической группы некорректно. Для этого следует изучить расселение фауны возможно более полно, а выводы относительно конкретной группы организмов делать на основании сравнительного анализа. Итак, для решения поставленной задачи, прежде всего, необходимо рассмотреть расселение фауны на шельфе арктических морей. Такая работа была проделана нами совместно с В. И. Гонтарь (Gontar, Naumov, 1994; Naumov, Gontar, 1997; Наумов, Гонтарь, 2004).

Для этой цели были использованы сведения, имеющиеся в литературе и коллекции Зоологического института РАН. Сведения о распространении губок были получены из трудов В. М. Колтуна (1959, 1966, 1967), гидроидных полипов – Д. В. Наумова (1960), бокоплавов – Е. Ф. Гурьяновой (1951), кумовых раков – Н. Б. Ломакиной (1958), двустворчатых моллюсков – В. В. Федякова и А. Д. Наумова (Fedyakov, Naumov, 1989), брюхоногих моллюсков – Голикова с соавторами (Golikov et al., 2001), мшанок – В. И. Гонтарь и Н. В. Денисенко (Gontar, Denisenko, 1989). Данные по иглокожим, собранные на основе коллекций ЗИН РАН, любезно предоставлены А. В. Смирновым.

Во всех случаях мы рассматривали только виды атлантического происхождения, так как тихоокеанские формы представлены в евразийской Арктике столь малым числом видов, что провести их анализ не представляется возможным. По той же причине такие группы, как Porifera или Echimodermata, пришлось рассматривать без разделения на таксоны более низкого ранга, что, строго говоря, было бы корректнее.

Арктические виды заселяли Северный Ледовитый океан в гораздо более раннее время, и проследить пути их расселения уже почти не удается, поэтому анализ был ограничен бореальными и бореально-арктическими формами, которые могли приступить к заселению Северного Ледовитого океана одновременно с отступлением шельфового оледенения.

Проведение подобного анализа облегчается рядом обстоятельств. Известно, что фауна всех морей Арктики достаточно однородна (Зенкевич, 1963). Это может быть объяснено, с одной стороны, относительно сходными условиями существования (по сравнению с другими акваториями Земли аналогичной протяженности), а с другой – тем обстоятельством, что начало заселения Арктического бассейна всеми группами животных может быть отнесено к одному и тому же времени. Действительно, фауна Арктики, по крайней мере ее бореальная и бореально-арктическая составляющие, могли проникнуть в Северный Ледовитый океан только в голоцене, после того как северный шельф Евразии освободился от ледникового режима и там установились близкие к современным климатические условия. Таким образом, для поставленной цели Арктика представляет собой удобную модель в первую очередь потому, что в известной степени лишена широтной климатической зональности. Кроме того, в силу географических особенностей Полярного бассейна он мог заселяться только из двух источников: Атлантики и Пацифики, причем пути расселения атлантических и тихоокеанских видов относительно несложно проследить.

С математической точки зрения выбор исходной точки расселения не имеет значения для использовавшейся модели, поэтому он должен быть обоснован биогеографическими соображениями. Ранее при анализе биогеографического состава фауны двустворчатых моллюсков нами (Федяков, Наумов, 1987; Fedyakov, Naumov, 1989) было показано, что Баренцево море представляет собой переходную область от Атлантики к Арктике. Так как для некоторых других групп донных организмов результаты биогеографического районирования оказались сходными (Гурьянова, 1951; Gontar, Denisenko, 1989), мы условно приняли за исходную точку расселения видов в Арктике западную границу Баренцева моря. Вид, встречающийся восточнее западной границы Карского, считался общим для обоих морей. По этому же принципу выделялись общие виды и для последующих морей – Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского. В ряде групп бореальная и бореально-арктическая фауна атлантического происхождения проникает также в море Бофорта и в воды Канадского арктического архипелага. В таких случаях население эти акваторий включалось в анализ.

Рассматривались только виды с неразрывным ареалом. Исключения делались лишь в тех случаях, когда разрыв в ареале не превышал одного моря, и его можно было объяснить слабой изученностью акватории. Циркумполярные виды не рассматривались. Для всех изученных нами групп донных животных различия между эмпирическими данными и теоретическим распределением оказались статистически недостаточно значимыми, и на принятом уровне вероятности нет оснований для того, чтобы отвергнуть нулевую гипотезу. Таким образом, падение числа видов вдоль основного пути расселения на шельфе арктических морей удовлетворительно описывается функцией Пикколи–Сартори (Gontar, Naumov, 1994; Naumov, Gontar, 1997; Наумов Гонтарь, 2004). Это касается, в частности, и двустворчатых моллюсков (рис. 87).

Оценка различий между наблюдаемым и теоретически вычисленным числом видов методом χ^2 показывает, что на 95%-ном уровне вероятности в Белом море разнообразие бокоплавов, гидроидных полипов и мшанок статистически не отличимо от предсказанного (табл. 27). Не выявлены различия и между эмпирическим и теоретическим числом видов кумовых ракообразных, однако относительно этого таксона следует воздержаться от сколько-нибудь определенных выводов: в столь малочисленной группе находка одного–двух видов может радикально изменить ситуацию как для Белого моря, так и для всей Арктики.

Что же касается прочих групп: губок, двустворчатых моллюсков и иглокожих, то они представлены в Белом море достоверно меньшим количеством видов, чем это предсказывает теория. Следовательно, существуют некие механизмы, препятствующие обмену фаунами между Баренцевым и Белым морями, по крайней мере в пределах некоторых таксонов. Таким образом, мы получаем статистическое доказательство известному утверждению К. М. Дерюгина (1928) об отрицательных чертах фауны Белого моря. Недостающую часть видов, выраженную в процентах от рассчитанной по уравнению Пикколи – Сартори, назовем *дефицитом видов* изучаемого водоема. Показательно, что одновременно получает подтверждение и мнение А. Е. Анцулевича (1991), весьма убедительно показавшего на материале по Hydrozoa, что обеднение беломорской фауны по сравнению с баренцевоморской незначительно и не может быть использовано для доказательства фаунистического своеобразия этого водоема. В самом деле, в этой группе не наблюдается достоверного дефицита видов (см. табл. 27).

Нельзя не отметить, что отрицательные черты беломорской фауны в тех группах, где они обнаружены, очень весомы. В этом водоеме встречается вдвое меньше бореальных и бореально-арктических видов этих групп, чем могло бы быть, если бы их расселению ничто не препятствовало. По полноте инвентаризации Белое море изучено не хуже других северных морей (Sirenko, 2001); следовательно, этот факт может объясняться только природными причинами. Скорее всего, следует согласиться с мнением К. М. Дерюгина об изолирующей роли жесткого гидродинамического режима Горла.

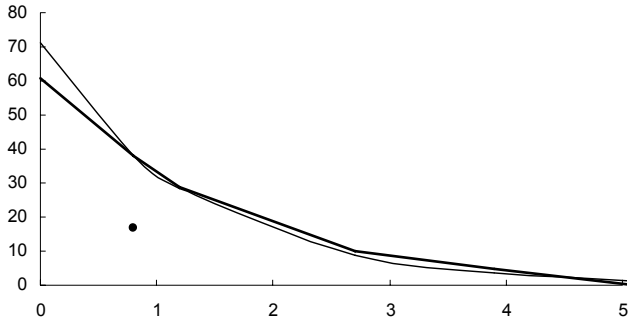


Рис. 87. Снижение числа видов бореально-арктических двустворчатых моллюсков атлантического происхождения в зависимости от расстояния от центра расселения на шельфе арктических морей.

По оси абсцисс – расстояние, тыс. км; *по оси ординат* – число видов. *Толстая линия* – фактические данные, *тонкая линия* – теоретическая кривая, *жирная точка* – Белое море.

Fig. 87. Reduction of species number of arctic-boreal clams of Atlantic origin on the Arctic shelf plotted against the distance from the spreading center.

X-axis –distance (thousand km), *Y-axis* – species number; *thick line* – empirical data, *thin line* – theoretical curve, *black dot* – the White Sea.

Таблица 27

Число бореальных и бореально-арктических видов атлантического происхождения в Белом море и их количество, предсказанное математической моделью. Статистически достоверный дефицит видов отмечен звездочкой

Number of boreal and arctic-boreal species of Atlantic origin found in the White Sea and their number predicted by the Piccoli–Sartori model. Statistically significant species deficiency is marked by asterisk

Группа	Исходная фауна	Белое море		Значение критерия χ^2	Дефицит видов, %	Расселительный потенциал, тыс. км
		встречено	ожидается			
Все группы	437	221	333.44	37.92	*33.56	1.018 ± 0.084
Сидячие организмы	219	105	159.46	18.60	*34.15	0.883 ± 0.114
Porifera	95	38	65.97	11.86	*42.40	1.037 ± 0.117
Hydrozoa	70	48	57.03	1.43	15.83	1.039 ± 0.111
Hydrozoa с гетерогонией	33	24	24.69	0.02	2.80	1.303 ± 0.107
Hydrozoa без гетерогонии	37	24	29.27	0.95	18.02	1.059 ± 0.183
Bryozoa	54	19	19.87	0.04	4.39	0.860 ± 0.116
Вагильные организмы	222	116	172.57	18.54	*32.78	1.160 ± 0.087
Crustacea	99	60	61.36	0.03	2.22	1.365 ± 0.124
Amphipoda	80	51	47.92	0.20	–6.44	1.092 ± 0.125
Cumacea	19	9	15.04	2.43	40.16	2.228 ± 0.188
Mollusca	95	48	78.90	12.10	*39.16	1.027 ± 0.130
Bivalvia	61	17	38.50	12.01	*55.84	0.899 ± 0.084
Gastropoda	34	31	34.90	0.44	11.16	1.355 ± 0.234
Echinodermata	28	8	20.96	8.01	*61.83	1.899 ± 0.145

Примечание. Критическое значение χ^2 равно 3.84 (одна степень свободы).

Этот естественный барьер легко преодолевают вагильные формы, лишенные пелагических личинок. Таковы бокоплавы и, возможно, кумовые раки. Достаточно реофильными[1] для того, чтобы выдерживать суровые условия пролива, соединяющего Белое и Баренцево моря, оказываются и сидячие организмы, такие как мшанки и гидроиды, фауна которых наиболее богата и разнообразна там, где имеются сильные течения и подходящие грунты. Интересно при этом отметить, что не все сессильные формы оказываются достаточно приспособленными к своеобразным гидродинамическим условиям Горла. Так, губки представлены в Белом море лишь половиной возможных видов. То же относится и малоподвижным двустворкам и иглокожим, обладающим в большинстве случаев пелагической личинкой. Эти группы представлены в Белом море приблизительно 60% ожидаемых видов.

Таким образом, инвазия фауны Полярного бассейна в нарождавшееся в начале голоцена Белое море шла различными темпами для разных групп бентоса. Препятствия на пути расселения ряда групп были представлены абиотическими факторами, так как биотическое сопротивление, с одной стороны, отсутствовало, а с другой – новую

[1] В литературе встречаются два варианта написания этого термина: *риофильный* и *реофильный*. Первый восходит к латинскому слову *rivus* (основное значение: *ручей, канава*), а второй – к греческим *το ῥευμα* (*поток, струя*) и *ῥέω* (*течь*). Поскольку в данном случае речь идет о сильных течениях, а не о сравнении с ручьем или рекой, мы склоняемся к использованию греческого корня.

акваторию осваивала уже устоявшаяся фауна, в которой биотические отношения были сформированы. Инвазия новых видов в современных условиях отличается от процесса заселения Белого моря в начале голоцена тем, что современным вселенцам приходится преодолевать биотическое сопротивление локальной фауны.

Итак, если исключить редкие формы, то окажется, что 67% видов двустворчатых моллюсков Белого моря изолированы от основной части своего ареала барьером в Горле. Встает вопрос, как именно препятствует гидродинамический режим этого пролива проникновению в Белое море двустворчатых моллюсков? К. М. Дерюгин (1928) считал, что мощные турбулентные потоки, возникающие при прохождении через Горло приливных волн, механически уничтожают личинок. Посмотрим, так ли это.

В табл. 28 приведена доля числа видов, обладающих определенными экологическими свойствами от общего количества форм, обнаруженных в Горле. Эти данные недвусмысленно указывают на то, что гидродинамический режим этого пролива никоим образом не препятствует распространению двустворчатых моллюсков, обладающих планктонной личинкой, а вот формы, связанные с мягкими грунтами, представлены в Горле крайне скудно. Для внутренних частей Белого моря наблюдается совершенно иная картина. Дефицит видов, связанных с илами, хорошо заметен и по доле числа видов названных экологических форм двустворок, обитающих в Горле, от всего их числа, обнаруженного в Белом море. В Горле двустворчатые моллюски, обладающие пелагической стадией, представлены 41% видов (от всей фауны Белого моря), что близко к средней по морю. В то же время здесь встречено всего 14% беломорских детритофагов и 6% всех зарывающихся в грунт видов. Это и неудивительно: интенсивные течения не позволяют накапливаться в Горле тонкодисперсным фракциям осадков, что и является изолирующим барьером. При этом надо помнить, что данный вывод относится только к двустворчатым моллюскам. Для других групп, обладающих достоверным дефицитом видов, следует проводить особый анализ причин этого явления.

Таким образом, можно утверждать, что детритофаги и зарывающиеся сестонофаги из числа беломорских двустворчатых моллюсков изолированы от баренцевоморских популяций своих видов со времени конца атлантической климатической фазы, т. е. на протяжении последних 4–5 тыс. лет (см. ареалы на рис. 80, *В*, *Г*, *Д*). Следует отметить, что и в других группах тоже имеются изолированные виды (Кудерский, 1985), которые этот автор называет *реликтами*. Соглашаясь с таким определением, можно сказать, что половина фауны беломорских двустворок представлена реликтами атлантического времени.

Таблица 28

Доля числа видов двустворчатых моллюсков различных экологических групп в Горле и во внутренних частях Белого моря

Fraction of species number of different bivalve ecological groups in the Gorlo Strait and in internal parts of the White Sea

Двустворчатые моллюски	Горло, %	Внутренние части моря, %
Детритофаги	10	35
Формы, зарывающиеся в ил	10	70
Виды, имеющие пелагических личинок	70	50

Глава 10
СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ БЕЛОГО МОРЯ

О системе двустворчатых моллюсков, принятой в этой книге

Двустворчатые моллюски принадлежат к формам, размножающимся половым путем с перекрестным оплодотворением, поэтому все дальнейшие рассуждения будут относиться именно к таким животным и не могут касаться ни бесполо размножающихся видов, ни партеногенетических, ни таких, у которых половой процесс протекает в пределах одной особи. Для таких животных единственным реальным природным объектом, подверженным естественному отбору (а, следовательно, и эволюции), можно считать популяцию. Даже вид для целого ряда форм оказывается понятием относительным в силу разобщенности популяций, которая препятствует свободному обмену генетической информацией на всем пространстве ареала. Тем не менее вид как совокупность однородных популяций, дивергировавших в недавнем прошлом и в силу этого не успевших приобрести значительных различий, тоже может считаться достаточно реальным природным объектом. Такая точка зрения и принята в настоящей работе в качестве основы системы двустворчатых моллюсков.

Все высшие таксоны, начиная с рода, представляют собой искусственные конструкции, созданные исследователями для удобства классификации и не отражают никаких реальных природных объектов, потому что в пределах этих категорий нет, и не может быть (это ограничение, наложенное пониманием вида в смысле Э. Майра, 1968) обмена генетическим материалом. Тем не менее высшие таксономические категории не представляют собой бессмысленных построений: в современном понимании они отражают степень родства между видами. Представления о родстве имеют давнюю историю, отраженную уже в самом слове *род* (лат. *genus* с тем же значением), и неявно осознавались уже на заре зоологии. Однако со времен работ Ч. Дарвина степень генетической близости таксономических категорий одного ранга получила реальную основу в понятии определенного возраста тех или иных дивергенций. Отсюда ведет свое начало стремление к построению так называемой *естественной системы* живых организмов. При этом нельзя забывать, что естественная система в том виде, в котором ее провозгласил К. Линней (Linnaeus, 1751), была отражением не эволюционного процесса, а акта Творения. В результате стала складываться ситуация, в которой многие исследователи начали воспринимать высшие таксономические категории как реальные природные объекты, то ли созданные в процессе Креации, то ли сформировавшиеся в результате дарвиновской эволюции (Заренков, 1976). Эти взгляды в неявном виде и до сих пор разделяются многими. Учитывая, что при этом часто сходство понимается как функция родства, становится ясно, что абсолютизация реальности высших таксономических категорий зачастую ведет к серьезным методологическим ошибкам.

Между тем, сходство и родство – вещи весьма разные, и смешение этих понятий может привести к очень серьезным отрицательным последствиям. В качестве примера можно привести удивительное сходство глаз позвоночных с глазами головоногих моллюсков, не имеющее под собой ни малейших родственных отношений, и глубокие различия в сходстве таких заведомо гомологичных образований, как плавник костистых рыб, рука обезьяны и крыло птицы. Построение естественной системы на основе сходства подобных образований обречено на провал.

Отсюда следует, что молчаливое отождествление сходства и родства – основная методологическая ошибка кладистики. Единственный случай, когда правомерно поставить знак равенства между этими понятиями,– это сравнение последовательностей нуклеотидов. Кладистика, основанная на описании морфологических особенностей, всегда балансирует на грани псевдонауки.

Принято считать, что ранг таксона отражает возраст дивергенции. Наверное, это правильно, но беда в том, что мы в большинстве случаев не имеем никакой информации ни о том, когда дивергировали те или иные таксоны, ни о том, действительно ли рассматриваемые группы имели общего предка. Как правило, все подобные заключения строятся на косвенных соображениях. В этом отношении классическая сравнительная морфология оказывается в ситуации не лучшей, чем формальная кладистика.

Мы еще очень далеки от понимания эволюционных путей двустворчатых моллюсков, именно поэтому системы разных авторов так различаются. В нашей работе используется система (с незначительными изменениями), предложенная Л. А. Невесской, О. А. Скарлато, Я. И. Старобогатовым и А. Г. Эберзиным (Невесская и др., 1971; Скарлато, Старобогатов, 1979а, 1979б; Scarlato, Starobogatov, 1978, 1984; Скарлато, 1981; Starobogatov, 1992), не оттого, что она лучше других отражает филогению двустворчатых моллюсков, а просто потому, что какую-то систему надо избрать для удобства описания. Она не лучше и не хуже других и по давней традиции используется в работах, выходящих из стен ЗИН РАН. В нашей работе нет места выяснению эволюционных связей различных групп двустворок. Не стремились мы проводить и ревизию затронутых в ней таксонов. Система эта, по крайней мере в нашей работе, преследующей совершенно другие цели, представляет собой простую формализацию.

Вместе с тем мы стремились к возможно более точному следованию требованиям «Кодекса зоологической номенклатуры» во всех вопросах, касающихся приоритета и пригодности названий таксонов любого ранга.

Строение раковины двустворчатых моллюсков

Любое научное описание двустворчатых моллюсков неизбежно базируется в основном на строении их раковин. Это объясняется тем, что раковина – наиболее заметное и лучше всего сохраняющееся образование, несущее в большинстве случаев максимальное количество видовых признаков. Это не значит, конечно, что строение мягких тканей не имеет никакого систематического значения, однако оно с гораздо бóльшим успехом может быть применено для диагностики таксонов такого ранга, как семейство, и выше, поэтому в настоящей работе описания видов строятся почти исключительно на конхиологическом материале.

Двустворчатые моллюски – билатеральносимметричные животные, тело которых заключено в раковину, состоящую из левой и правой *створок*. Створки образованы тремя слоями. Наружный – *периостракум* – состоит из рогоподобного органического вещества – *конхиолина*. Средний и внутренний слои в совокупности называются *остракумом* и образованы углекислым кальцием. Средний (*призматический*) состоит из призматических кристаллов извести; внутренний (*перламутровый*) – из пластин-

чатых кристаллов извести, расположенных параллельно поверхности створки. Часто перламутровый слой недоразвит или отсутствует, а вместо него имеются неирризирующий *кальцитовый* или *фарфоровидный* слои, которые могут иметь перекрещенно-пластинчатую или гомогенную структуру.

Створки могут быть зеркально одинаковыми по величине и форме (*равностворчатые* раковины) или же отличаться друг от друга (*неравностворчатые* раковины). Иногда в местах выхода сифонов или ноги створки смыкаются неплотно. Такие раковины называются *зияющими*. Возвышающаяся часть спинного края створки, от которой расходятся концентрические линии нарастания, – *макушка*. Если макушка расположена по центру раковины, раковина *равносторонняя*; если же макушка смещена вперед или назад, раковина *неравносторонняя*. Макушки, загнутые вперед,– *прозогирные*, назад – *опистогирные*, загнутые точно в сторону противолежащей створки,– *прямые*, или *ортогирные*. В ряде случаев макушки смещаются вперед вплоть до того момента, когда они совпадают с передним краем раковины. Такой процесс называется *митилизацией* раковины, а сами такие раковины – *митилизованными*.

Наружная поверхность створок может быть гладкой (только с линиями нарастания) или скульптурированной. Скульптура образуется за счет неровностей периостракума (микроскульптура: морщинки, складки, щетинки и т. п.) и (или) призматического слоя (кили, ребра и т. п.) (рис. 88). Различают *радиальную* и *концентрическую* скульптуру. В первом случае элементы рельефа веерообразно расходятся от макушек, во втором – идут параллельно линиям нарастания. Иногда створка более или менее резко перегнута по линии, отходящей от макушки. Такой перегиб называется *килевым*. Он делит поверхность раковины на *поля*. При наличии одного перегиба принято говорить о *переднем* и *заднем* полях, при наличии двух – о *переднем*, *среднем* и *заднем*. Дорсальные части створок впереди макушки (*лунка*) или позади нее (*щиток*) иногда оказываются ограниченными радиальной скульптурой (рис. 89). У некоторых моллюсков по сторонам макушки имеются треугольные выросты – *ушки*.

Створки раковины на спинной стороне соединены эластичной связкой – *лигаментом*. Он обычно расположен позади макушек и тогда называется *опистодетным*, реже – под ними или по обе стороны от них (в этом случае он носит название *амфидетного*) и еще реже – впереди, тогда он именуется *прозодетным*. Обычно лигамент состоит из двух упругих слоев, действующих подобно пружине: наружного – *ламеллярного*, работающего на растяжение, и внутреннего – *фиброзного*, работающего на сжатие. Степень развития обоих слоев у разных видов сильно различается. В одних случаях лигамент наружный и вынесен на особых пластинчатых выростах – *нимфах*; в других располагается между краями створок; наконец, он может быть глубоко погружен. В последнем случае ламеллярный слой развит слабо или совсем отсутствует, а фиброзный получает мощное развитие. Такой внутренний лигамент зачастую помещается в особом углублении утолщенного спинного края – *резилифере*. Иногда это углубление расположено на особом выросте – *хондрофоре* (рис. 90). В некоторых случаях часть фиброзного слоя обызвествляется с образованием склеротизированного тельца – *литодесмы*.

Утолщенный спинной край створки – *замочная площадка* – у большинства двустворчатых моллюсков несет особые выступы – *зубы*, образующие *замок*. Каждому зубу одной створки отвечает выемка в другой, что обеспечивает плотное соединение створок при закрытой раковине. По форме и расположению зубов замки подразделяются на три основных типа (Скарлато, 1981).

Ктенодонтные замки, в которых число зубов увеличивается по мере роста раковины. У беломорских представителей встречаются относящиеся к этому типу *нукулоидные* замки. Они характеризуются довольно большим числом однородных, одинаковых по форме зубов, имеющих форму угла, направленного вершиной к макушке.

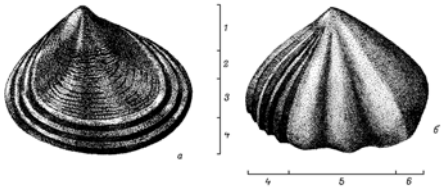


Рис. 88. Скульптура раковины двустворчатых моллюсков.
а – концентрическая, *б* – радиальная. *1* – скульптура отсутствует, *2* – линии нарастания, *3* – исчерченность, *4* – ребра, *5* – складки, *6* – килевой перегиб. По: Наумов и др., 1987.

Fig. 88. Sculpture of the bivalve molluscs shell.
а – concentric, *б* – radial. *1* – unsculptured surface, *2* – incremental striae, *3* –growth checks, *4* – ribs, *5* – flexures, *6* – keeled flexure. After Naumov et al., 1987.

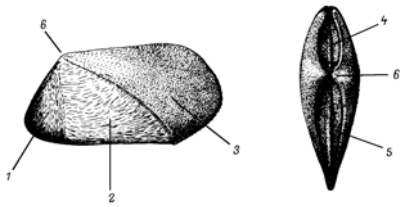


Рис. 89. Детали строения раковины двустворчатых моллюсков.
Поля: *1* – переднее, *2* – среднее, *3* – заднее, *4* – лунка, *5* – щиток, *6* – макушка. По: Наумов и др., 1987.

Fig. 89. Main features of bivalves shell build.
Portions: *1* – anterior, *2* – central, *3* – posterior, *4* – lunule, *5* – escutcheon, *6* – beak. After Naumov et al., 1987.

Последняя разделяет зубной ряд на две ветви – переднюю и заднюю, соответственно частям замочной площадки.

Прегетеродонтные замки, число зубов которых увеличивается лишь на ранних стадиях онтогенеза, а впоследствии стабилизируется. В типичном случае зубы расходятся радиально от макушки. Часто они концентрируются в три группы: переднюю, заднюю и подмакушечную, некоторые из которых в той или иной степени могут подвергаться редукции. В Белом море практически не встречаются моллюски с замками этой группы, за исключением представителей семейства Mytilidae, обладающих *дизодонтным* замком, т. е. таким, у которого от зубов остается лишь едва заметная зазубренность возле макушки.

Гетеродонтные замки сходны с предыдущим типом, но в них некоторые из передних (а реже и задних) зубов разделены поперек на две части. В результате подмакушечные зубы и сохранившиеся примакушечные части передних и задних образуют группу *кардинальных* зубов, а дистальные части разделенных – группы передних и

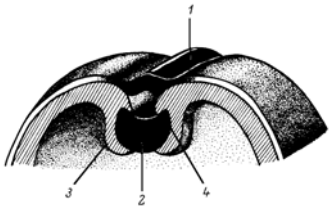


Рис. 90. Строение лигамента.
1 – наружный лигамент, *2* – внутренний лигамент, *3* – хондрофор, *4* – резилифер. По: Наумов и др., 1987.

Fig. 90. Ligament build.
1 – external ligament, 2 – internal ligament, 3 – chondrophore, 4 – resilifer. After Naumov et al., 1987.

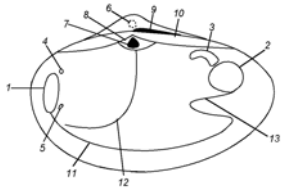


Рис. 91. Правая створка изнутри.
Мускульные отпечатки: *1* – передний аддуктор, *2* – задний аддуктор, *3* – задний ретрактор ноги, *4* – передний ретрактор ноги, *5* – протрактор ноги, *6* – леватор ноги; внутренний лигамент: *7* – резилифер, *8* – хондрофор; *9* – наружный лигамент; *10* – замочная площадка; другие отпечатки: *11* – мантийная линия, *12* –мышцы гонады, *13* – мантийный синус.

Fig. 91. Inside view of a right valve.
Muscle scars: *1* – anterior adductor, *2* – posterior adductor, *3* – posterior pedal retractor, *4* – anterior pedal retractor, *5* – pedal protractor, *6* – pedal levator; internal ligament: *7* – resilifer, *8* – chonrophore; *9* – external ligament; *10* – hinge area; other scars: *11* – pallial line, *12* – gonad muscles, *13* – pallial sinus.

задних *латеральных* зубов. У беломорских представителей двустворчатых моллюсков встречаются *астартоидные* замки, характеризующиеся тем, что в правой створке имеются три кардинальных зуба, а в левой – два, причем самый внутренний зуб расположен на левой створке. Близок к нему *люциноидный* замок, отличающийся лишь меньшим числом кардинальных зубов,– по два в каждой створке. *Аркоидный* (*циприноидный*) замок обладает тремя кардинальными зубами на каждой створке, причем самые внутренние из них не полностью отделены от передних латеральных. Другие типы замков у беломорских двустворок не встречаются.

При отсутствии зубов замка принято говорить о *криптодонтном* замке, а при замене его лигаментными образованиями – о *десмодонтном*.

На внутренней поверхности створок видны места прикрепления (*отпечатки*) различных мышц. Хорошо различимы обычно отпечатки мускулов-замыкателей (*аддукторов*), которых может быть два или один. В некоторых случаях заметны отпечатки и других мускулов, в частности *ретракторов* ноги, мышц, ограничивающих гонады, и др. Вдоль краев створок тянется след прикрепления мышц мантии – *мантийная линия*, которая у форм, обладающих развитыми сифонами, делает в своей задней части больший или меньший изгиб, ограничивающий *мантийный*, или *паллиальный синус* (рис. 91).

Основные принципы описания видов беломорских двустворчатых моллюсков, применяемые в этой книге

Основа содержания систематической части настоящей работы – аннотированный каталог видов двустворчатых моллюсков Белого моря. Все виды описаны по определенному стандарту. В начале приводится синонимия, хотя и далеко не полная, но вполне достаточная для чтения литературы о Белом море и сопредельных ему акваториях[1], затем полные и стандартизованные диагнозы видов, основанные на конхиологических признаках. Указываются максимальные размеры беломорских особей (*схему промеров см. на рис. 3*), и для большинства видов приводятся габитуальные индексы J_1 и J_3, а также два уравнения регрессии: $l = a_1 + R_1 h$ и $h = a_3 + R_3 b$. Для удобства сравнения габитуальные индексы приводятся в виде $^1/_J$.

Диагнозы сопровождаются оригинальными акварельными рисунками, выполненными автором. В современных малакологических работах в качестве иллюстраций чаще всего используют фотографии раковин моллюсков, что имеет и свои достоинства, и свои недостатки. Несомненно, фотография представляет собой документ и хорошо передает особенности конкретного экземпляра, но она не может заменить собой хороший рисунок. Этот последний, в особенности, если он сделан профессиональным зоологом, всегда несет в себе элементы обобщения, так как рисующий вкладывает в свою работу весь опыт, накопленный в процессе практической работы с большим количеством представителей изображаемого им вида. Кроме того, исследователь невольно подчеркивает характерные особенности, на которые читателю следует обратить внимание. Нередко это – плохо заметные признаки: особенности строения мантийной линии, паллиального синуса или отпечатков мускулов, теряющиеся на фотографиях из-за особенностей освещения, положения раковины во время съемки и ряда других причин. В результате фотография – это документ, изображающий экземпляр вида, хранящийся там-то и там-то под таким-то инвентарным номером. Рисунок, напротив, иллюстрирует вид как таковой. Следует помнить, что ри-

[1] Во всех случаях, когда это не оговорено особо, при цитировании «Кодекса зоологической номенклатуры», имеется в виду 4-е издание (русский перевод издан в 2000 г.).

сунки в атласе сделаны в различном масштабе, и это никак не обозначено. Максимальные размеры беломорских двустворчатых моллюсков приведены в описаниях.

После диагноза отмечается время обнаружения вида в ископаемом состоянии вообще и в Белом море в частности, указывается его распространение как в Мировом океане на основании сведений, почерпнутых из литературы, так и в пределах Белого моря на основе собственных данных, коллекций ЗИН и материалов К. М. Дерюгина (1928). Для каждого вида приводится карта его находок в Белом море по названным источникам. Обозначения на этих картах те же, что и на рис. 30, поэтому все они лишены легенды. Биогеографические характеристики видов и их распространение в Мировом океане даются по В. В. Федякову (1986) и А. Д. Наумову с соавторами (1987).

Далее кратко описываются основные экологические особенности видов и их биоценотическое окружение на основе материалов, хранящихся в БентБоМ. При описании отдельных видов отмечаются диапазоны глубин, соленостей и августовских температур (гидрологическое лето), в пределах которых был встречен тот или иной вид, а также предпочитаемые им типы донных осадков.

Для видов, изученных лучше остальных, в конце описания приводятся дополнительные сведения, почерпнутые из литературных источников и из материалов автора. Следует иметь в виду, что графики распределения биомассы, плотности поселения и среднего веса экземпляров двустворчатых моллюсков в зависимости от глубины, а также зависимости биомассы от температуры, солености и гранулометрического состава грунта, приводимые ниже, не снабжены указанием их статистической погрешности, так как они преследуют цель лишь продемонстрировать основные тенденции, и не более того. Для построения надежных зависимостей в большинстве случаев требуется гораздо больший материал, чем тот, что был в нашем распоряжении, поэтому данные, представленные на этих графиках, следует считать предварительными.

Сведения, касающиеся предельного возраста, тоже нуждаются в комментариях. Как правило, авторы, приводящие в своих работах подобные данные, не указывают, что именно они имеют в виду: средний предельный возраст в поселении, возраст максимально старого экземпляра, который был обнаружен в их сборах, или же рассчитанный наибольший возраст, которого может достичь моллюск теоретически. В тех случаях, когда это оговорено в оригинальной работе, мы приводим соответствующие указания. В противном случае наиболее разумно считать, что имеется в виду возраст наиболее старого из известных индивидуумов. Важно при этом помнить, что большинство авторов определяет возраст двустворчатых моллюсков по кольцам нарастания раковины, молчаливо предполагая, что каждое такое кольцо отражает зимнюю остановку роста. Между тем это далеко не всегда соответствует истине. Остановка роста может быть не только зимней, но и нерестовой, или вызывается другими причинами. Кроме того, у многих двустворчатых моллюсков годовые кольца младших возрастов могут стираться или подвергаться эрозии. Первое приводит к завышенному определению возраста, второе – к заниженному. Именно поэтому В. Н. Золотарев (1989) настоятельно рекомендует в каждом конкретном случае проверять данные, полученные при помощи подсчета колец нарастания, более строгими методами, например изучением ацетатных реплик спила раковины. Однако работ, в которых правомочность использования колец нарастания исследуется специально в применении к конкретному материалу, до сих пор крайне мало (см., например, Franz, 1996). Для большинства беломорских видов методически строгий анализ возрастной структуры популяций до сих пор не проводился, и авторы в лучшем случае сообщают, что при установлении возраста они подсчитывали годовые кольца, поэтому приходится довольствоваться теми не вполне надежными данными, которые приводятся в литературе. В дальнейшем, за неимением лучших, указываются именно они.

Таблица для определения видов беломорских двустворчатых моллюсков по раковине

1(12). Замок нукулоидный.
2(3). Раковина изнутри перламутровая
Leionucula bellotii
3(2). Раковина изнутри не перламутровая.
4(9). Раковина матовая, несет концентрические ребра или имеет хорошо выраженную микроскульптуру периостракума.
5(8). На внутренней поверхности вытянутого в рострум заднего конца раковины имеется валик, разделяющий сифоны.
6(7). Валик на внутренней поверхности рострума доходит до макушек
Nuculana pernula
7(6). Описанный валик не выходит за пределы рострума
Nuculana minuta
8(5). Валика на внутренней поверхности заднего конца раковины нет
Portlandia arctica
9(4). Поверхность раковины глянцевая, лишена какой-либо скульптуры.
10(11). Хондрофор имеется, раковина зияющая
Yoldia hyperborea
11(10). Хондрофор отсутствует, раковина не зияющая.
Yoldiella nana
12(1). Замок гетеродонтный, дизодонтный, или зубы замка отсутствуют.
13(18). Одна из створок раковины плоская или даже вогнутая.
14(17). На плоской створке имеется отверстие для выхода биссуса.
15(16). Верхняя (выпуклая) створка покрыта шипиками
Heteranomia aculeata
16(15). Шипиков на верхней створке нет
Heteranomia squamula
17(14). Отверстия на плоской створке нет
Pandora glacialis
18(13). Обе створки более или менее выпуклые.
19(36). Раковина изнутри перламутровая.
20(27). Створки поделены на три поля, по крайней мере переднее отделено резкой складкой и несет регулярную радиальную скульптуру.
21(24). Среднее поле, кроме линий нарастания, целиком или частично покрыто микроскопическими морщинками.
22(23). Заднее поле, равномерно покрытое относительно грубой радиальной исчерченностью, ограничено от среднего резкой складкой
Musculus corrugatus
23(22). Относительно тонкая исчерченность заднего поля, не ограниченного резкой складкой, по направлению вперед постепенно исчезает
Musculus niger
24(21). Среднее поле покрыто только линиями нарастания.
25(26). Верхний край раковины в задней части на большем своем протяжении почти параллелен нижнему. Раковина уплощена
Musculus laevigatus
26(25). Верхний край раковины на большем своем протяжении скошен вниз. Раковина относительно вздута
Musculus discors

27(20). Раковина не поделена на поля, резких складок нет, радиальная скульптура если есть, то захватывает всю поверхность створок.
28(33). Радиальная скульптура занимает всю поверхность раковины.
29(32). Раковина равностворчатая.
30(31). Раковина округлая, равностворчатая, ее высота равна длине или больше нее. Лигамент, погруженный между створок
Crenella decussata
31(30). Раковина четырехугольная с сильно сдвинутыми вперед макушками, ее высота меньше длины, лигамент внутренний с литодесмой
Lyonsiella abyssicola
32(29). Раковина не равностворчатая
Lyonsia arenosa
33(28). Регулярная радиальная скульптура не выражена.
34(35). Макушка совпадает с передним концом раковины
Mytilus edulis
35(34). Макушка несколько смещена от переднего конца раковины
Modiolus modiolus
36(19). Раковина не перламутровая.
37(38). Раковина с ушками
Chlamys islandica
38(37). Раковина без ушек.
39(40). Регулярная радиальная скульптура занимает всю поверхность раковины
Clinocardium ciliatum
40(39). Регулярная радиальная скульптура отсутствует или занимает только часть створок.
41(44). Левая створка несет крупный (видный сверху) ложкообразный хондрофор с треугольным резилифером.
42(43). Мантийный синус на значительном протяжении сливается с мантийной линией. Хондрофор треугольный
Mya truncata
43(42). Мантийный синус не сливается с мантийной линией. Хондрофор с закругленным дистальным краем
Mya arenaria
44(41). Хондрофор если имеется, то не ложкообразный.
45(50). Хорошо заметная мантийная линия состоит из отпечатков отдельных мускулов.
46(49). Передний край раковины скошен вниз, в задней части имеются два киля. Раковина не зияет или зияет очень слабо. Отпечаток наиболее крупного мантийного мускула вытянут в радиальном направлении
47(48). Задняя часть раковины несет два киля, у молодых экземпляров усаженных шипиками. У старых особей дистальные части килей могут сглаживаться
Hiatella arctica[1]
48(49). На задней части раковины нет ни килей, ни шипиков, ни их следов.
Hiatella pholadis[1]
49(46). Передний край раковины равномерно закруглен, килей нет. Зияние сильное. Отпечаток наиболее крупного мантийного мускула почти параллелен нижнему краю раковины
Panomya arctica

[1] В пределах рода *Hiatella* виды надежно отличаются только на стадии спата и ранней молоди.

50(45). Мантийная линия сплошная или не выражена.
41(56). Раковина тонкая, округлая, белая, полупрозрачная. Периостракум отсутствует.
52(55). Радиальные складки имеются. Микроскопическая скульптура представлена концентрической исчерченностью.
53(54). Щиток выдается в виде киля
Thyasira gouldi
54(53). Щиток не выдается в виде киля
Thyasira equalis
55(52). Радиальные складки отсутствуют. Поверхность раковины имеет шагреневую микроскопическую скульптуру
Axinopsida orbiculata
56(51). Комплекс признаков иной.
57(60). Зубы замка отсутствуют.
58(59). Раковина блестящая, полупрозрачная
Dacrydium vitreum
59(58). Раковина матовая, не прозрачная
Thracia myopsis
60(57). Зубы замка имеются.
61(64). Мантийная линия с синусом.
62(63). Мантийный синус на обеих створках одинаковой глубины
Macoma balthica
63(62). Мантийный синус на левой створке глубже, чем на правой
Macoma calcarea
64(61). Мантийная линия без синуса.
65(70). Лунка и щиток вдавлены, четко ограничены. По крайней мере, в области макушек имеется концентрическая ребристость.
66(67). Поверхность раковины покрыта крупными, хорошо заметными концентрическими ребрами
Elliptica elliptica
67(66). Скульптура раковины представлена мелкими частыми ребрышками.
68(69). Раковина вздутая, вся ее поверхность покрыта концентрическими ребрышками
Nicania montagui
69(68). Раковина уплощенная, концентрические ребрышки имеются только возле макушки
Tridonta borealis
70(65). Лунка и щиток не ограничены. Концентрическая скульптура, если имеется, представлена тонкой исчерченностью.
71(74). Раковина вытянута, с тонкой концентрической исчерченностью. Максимальный размер до 3 мм.
72(73). Макушки смещены вперед. Имеются кардинальные и латеральные зубы
Turtonia minuta
73(72). Макушки смещены назад. Имеются только латеральные зубы
Montacuta maltzani
74(71). Раковина округлая, лишена регулярной концентрической скульптуры. Максимальный размер до 100 мм.
75(76). Замок состоит из 5 зубов (на левой створке – 3, на правой – 2)
Serripes groenlandicus
76(75). Замок состоит из 8÷9 зубов (на левой створке – 5÷6, на правой – 3)
Arctica islandica

Класс **BIVALVIA** Linnaeus, 1758

Подкласс **PROTOBRANCHIA** Pelseneer, 1889

Отряд **NUCULIFORMES** Dall, 1889

Семейство **NUCULIDAE** Gray, 1824

Род ***LEIONUCULA***[1] Quenstedt, 1930

Leionucula bellotii (A. Adams, 1856)

Nucula bellotii: A. Adams, 1856: 51
Nucula tenuis: Hanley, 1866: 161, pl. 4, fig. 140, 141; G. O. Sars, 1878: 33; Герценштейн, 1885: 646; Месяцев, 1931: 54[2]; Горбунов, 1946: 86; Горбунов, 1952: 218; Филатова, 1948: 415, таб. 105, рис. 1; Ушаков, 1953: 260
Nucula tenuis expansa: Дерюгин, 1928: 298
Nuculoma tenuis: Голиков, Скарлато, 1977: 345
Ennucula tenuis: Coan et al., 2000: 76, Pl. 4[3]
Leionucula tenuis: Скарлато, 1981: 174, фот. 24-28; Galkin, Voronkov, 2001: 111
Nucula (Leionucula) bellotii: Bernard, 1979:11, fig 4; Bernard, 1983: 9
Nucula (Ennucula) bellotii: Lubinsky, 1980: 9, pl. 1, fig. 1-5
Leionucula tenuis bellotii: Кафанов, 1991: 8
Leionucula bellotii: Наумов и др., 1987, 213, рис. 122; Наумов, Федяков, 1994: 51[4]

Диагноз (*атлас, таблица I, 1*).

Раковина округло-треугольная, оливковая, изнутри перламутровая, равностворчатая, неравносторонняя. Микроструктура раковинного вещества однородна, скульптурные ребра отсутствуют, соответственно нижние края створок изнутри гладкие.

$J_1 = 0.789 \pm 0.002$; $J_3 = 0.631 \pm 0.002$ (Наумов и др., 1987). $l = 0.18 + 1.25h$; $h = 0.39 + 1.49b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: 14.2 × 10.6 × 6.0 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки смещены назад, опистогирные.

Периостракум блестящий, ирризирующий, створки покрыты только линиями нарастания.

Лунка не ограничена, щиток копьевидный, ограничен слабым валиком.

---

[1] По поводу того, какое название валидно для этого рода, в литературе нет единого мнения. Всем понятно, что его нельзя сводить в синоним с родом *Nucula*, обладающим ярко выраженной радиальной скульптурой и зазубренным нижним краем раковины, однако приоритет оспаривают три наименования: *Nuculoma* Cossmann, 1907, *Leionucula* Quenstedt, 1930 и *Ennucula* Iredale, 1931 (Coan et al., 2000). В то же время род *Nuculoma* предложен для ископаемой формы из юрских отложений, а *Leionucula* – для мелового вида. Поскольку у нас не было возможности ознакомиться с типовыми экземплярами, то приходится основываться на косвенных соображениях. Сомнительно, что род в неизменном виде мог сохраниться с юры. В то же время и рецентный род, скорее всего, имеет достаточно давнюю историю. В целом нам представляется логичным свести в синоним *Leionucula* и *Ennucula*, и тогда первый из них оказывается валидным как старший. Такого же мнения придерживаются и другие исследователи (Bernard, 1983; Кафанов, 1991). Для окончательного решения этого вопроса требуются дополнительные исследования.

[2] В этой работе в названии рода опечатка: *Nicula*.

[3] В этой работе без особой уверенности предлагается свести в синоним *Leionucula tenuis* и *L. bellotii*, причем отмечается, что исследователи по своему желанию могут использовать последнее название в качестве имени подвида, какого – не указывается. Впрочем, авторы заключают, что для окончательного решения вопроса о видовой самостоятельности этих двух форм требуются дальнейшие исследования. Аналогичное мнение высказано А. И. Кафановым (1991).

[4] В этих двух работах видовой эпитет приведен с ошибкой: *belottii.*

Лигамент внутренний, хондрофор имеется. Резилифер треугольный, скошен вперед.

Замок нукулоидный. Многочисленные зубы замка образуют два ряда, разделенные резилифером; передний ряд несет больше зубов, чем задний.

Мантийная линия плохо заметная, без синуса. Сифонов нет.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя округлый, заднего – продолговатый.

Обычно этот беломорский вид определяют как *Leionucula tenuis* (Montagu, 1808), между тем эта последняя форма представляет собой циркумбореальный вид, не поднимающийся выше 62°N, в то время как *L. bellotii* (A. Adams, 1856) – вид бореально-арктический, встречающийся от 60° до 72°N (Bernard, 1983). Оба эти вида морфологически очень схожи, и окончательное решение о видовом статусе беломорской популяции следует, видимо, принимать только после молекулярных исследования представителей из различных морей. При современном уровне наших знаний правильнее считать, что в Белом море обитает *L. bellotii* (A. Adams, 1856).

Палеонтологические находки. Известен с плейстоцена (Bernard, 1983). В Белом море – с субатлантической фазы (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный высокобореально-арктический циркумполярный вид. Встречен во всех северных морях России, море Бофорта, у берегов Канадского Арктического архипелага, Гренландии и Исландии.

По материалам БентБоМ (встречен на 105 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 18 станциях) и коллекций ЗИН РАН (24 пробы) в Белом море встречается повсеместно. Наиболее часто попадается в кутах Кандалакшского и Двинского заливов и в районе Соловков. В Мезенском заливе, а также в центральной и кутовой частях Онежского залива редок. По данным Л. А. Кудерского (1961) в Онежском заливе встречается, хотя и довольно редко, но достаточно равномерно. Больших глубин Кандалакшского желоба, как правило, избегает. Отмечен на границе Горла и Воронки, однако на всем протяжении этого пролива отсутствует, что позволяет предполагать изолированность беломорских популяций от популяций Баренцева моря (*см. приложение 1, 1*).

Основные экологические особенности. Стенотермный умеренно тепловодный, относительно эврибатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 5 до 325 м при температуре от –1.5 до 15°C и солености от 24.7 до 29.7‰, в основном на илистых (53% находок) и смешанных (26% находок) грунтах. Наиболее плотные поселения обнаружены на глубинах порядка 20 м при температуре 9 ÷ 15°C на илисто-песчаных и илисто-гравийных грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 0.779 ± 0.218 г/м^2, а средняя плотность поселения – 25.4 ± 7.4 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальные биомасса (8 г/м^2) и плотность поселения (288 экз./м^2) отмечены в Онежском заливе на илистом грунте в биоценозе Arctica islandica + Yoldia hyperborea на глубине 27 м при температуре 9°C (табл. 29)[1].

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы и плотности поселения наблюдаются на мелководье, приблизительно до глубины около 30 – 40 м (рис. 92, *А*, *Б*). При этом с увеличением глубины биомасса снова начинает возрастать. Это связано с тем, что на глубине обитают в среднем более крупные экземпляры, а плотность поселения остается на одном уровне (рис 92, *В*).

Моллюски этого вида служат первым промежуточным хозяином относительно редкой в Белом море трематоды *Fellodistomum fellis* (Olsson, 1868). Второй промежу-

[1] Эта и последующие таблицы приведены в приложении 2.

точный хозяин этого виды – офиуры, а окончательный хозяин – зубатка (Чубрик, 1966).

Leionucula bellotii – собирающий детритофаг. Бóльшую часть жизни проводит, полностью зарывшись в грунт.

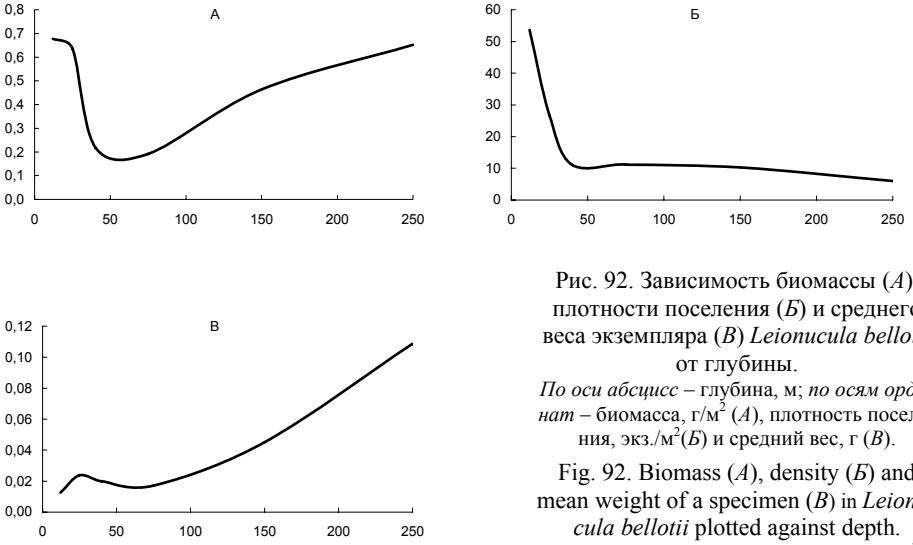


Рис. 92. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Leionucula bellotii* от глубины.
По оси абсцисс – глубина, м; *по осям ординат* – биомасса, г/м^2 (*А*), плотность поселения, экз./м^2(*Б*) и средний вес, г (*В*).

Fig. 92. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Leionucula bellotii* plotted against depth.
X-axis – depth (m); *Y-axes* – biomass (g/m^2) (*А*), density (specimen/m^2) (*Б*) and mean weight (g) (*В*).

Половой зрелости достигает при длине раковины 4–5 мм. Период размножения растянут. Наибольшая доля половозрелых экземпляров с пустыми гонадами (25%) отмечена в конце июля. Кладки в виде слизистых лепешек с более или менее рыхлым расположением яиц откладываются на поверхность грунта. Диаметр яиц 150÷180 мкм. Зародышевая раковина имеет в длину около 600 мкм (Наумов и др., 1987). Особи длиной 1.1 мм встречены в середине августа и в октябре. Соотношение полов 1:1 (Наумов и др., 1987).

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна. Предельный возраст по данным В. Н. Золотарева (1989) для материала из Баренцева моря – 7 лет.

Семейство **NUCULANIDAE** H. Adams et A. Adams, 1858

Род ***NUCULANA*** Link, 1807

Nuculana pernula (O. F. Müller, 1779)

Arca pernula: O. F. Müller, 1779: 55
Leda pernula: G. O. Sars, 1878: 35, tab. 5, fig. 16; Герценштейн, 1885: 647; Дерюгин, табл. 4, рис. 10-12; 1928: 298, Филатова, 1948: 417, табл. 105, рис. 4
Leda pernula maraealbis: Месяцев, 1931: 46-54
Nuculana (Nuculana) pernula: Bernard, 1979: 14, fig. 7, 10, 11; Bernard, 1983: 12; Coan et al.: 87, pl. 6
Nuculana (Nuculana) pernula pernula: Кафанов, 1991: 11
Nuculana pernula: Скарлато, 1981: 179, рис. 63, фот. 29 -39; Lubinsky, 1980: 11, pl. 1, fig. 7, 8, 10, 12, pl. 2, fig. 1-3; Наумов и др., 1987: 214, рис. 123; Galkin, Voronkov, 2001: 111[1]; Наумов, Федяков, 1994: 51

Диагноз (*атлас, таблица I, 2*).

Раковина вытянутая, оливковая, равностворчатая, неравносторонняя. Перламутровый слой отсутствует. Передний конец округлый, задний оттянут в обрубленный рострум. $J_1 = 0.478 \pm 0.002$; $J_3 = 0.549 \pm 0.001$ (Наумов и др., 1987). $l = -0.70 + 2.34h$; $h = 0.73 + 1.59b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: 30.9 × 14.0 × 7.8 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые, смещены вперед.

Периостракум матовый, поверхность створок довольно равномерно покрыта тонкими концентрическими ребрышками.

Лунка не ограничена. От макушек к верхнему и нижнему углам рострума идут радиальные лучи, верхние из которых ограничивают большой щиток.

Лигамент внутренний, хондрофор отсутствует. Резилифер треугольный, сильно скошен назад.

Замок нукулоидный. Задний ряд шевронообразных зубов больше переднего.

Мантийная линия с синусом, сифоны имеются. От места соединения мантийной линии с отпечатком переднего аддуктора отходит линия, составленная из отпечатков мышц, ограничивающих гонаду. Она плавной дугой поднимается по направлению к макушке, а затем резко загибается назад и оканчивается в первой четверти задней ветви замочной площадки.

Отпечатки мускулов-замыкателей округлые. Над передним из них на внутренней стороне замка имеются слабо заметные следы прикрепления педальных мускулов.

На внутренней стороне рострума имеется валик, разделяющий сифоны, который выходит за пределы рострума и тянется по крайней мере до отпечатка заднего аддуктора.

Палеонтологические находки. Известен с плиоцена (Bernard, 1983; Coan et al., 2000), в отложениях Белого моря – с атлантической фазы (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен в морях Баренцевом, Белом, Карском, Лаптевых, у берегов Гренландии, Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до Бискайского залива и мыса Код, в Тихом океане обнаружен во всех дальневосточных морях.

По материалам БентБоМ (встречен на 94 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 29 станциях) и коллекций ЗИН РАН (56 проб) в Белом море встречается повсеместно, за исключением Горла (*см. приложение 1, 2*), что позволяет предполагать изоляцию беломорских поселений этого вида от баренцевоморских.

[1] В этой работе автором названия ошибочно указан Møller, но год публикации приведен правильно.

На мелководьях центральной и кутовой частей Онежского и Мезенского заливов встречается подвид *N. pernula buccata* (Steenstrup MS in Møller, 1842), отличающийся от номинативного подвида слабо выраженной концентрической ребристостью и заметно укороченной и вздутой раковиной ($J_1 = 0.53 \div 0.55$; $J_3 = 0.59 \div 0.62$) при меньших абсолютных размерах (до 20.2 мм) (Наумов и др., 1987). Ф. Бернард (Bernard, 1983) считает эту форму самостоятельным видом. Для того чтобы установить, так ли это, и действительно ли соответствует беломорская форма названному виду, требуются дополнительные исследования. Пока мы принимаем это название как условное.

Еще К. М. Дерюгин (1928) отметил, что между экземплярами из Кольского залива и особями из глубинных частей Белого моря наблюдаются морфологические отличия, а именно, беломорские экземпляры относительно более вытянуты. На стр. 299 он пишет: «Вытянутую форму можно было бы назвать var. elongata[1]». Далее он сообщает, что поручил Н. А. Мосевичу исследовать весь доступный материал по этому виду с применением биометрических методов. Работа эта не была опубликована, но кое-какие предварительные данные приведены в начале только что цитировавшегося абзаца. Так, промеры Н. А. Мосевича показали, что J_1 для беломорских экземпляров составляет в среднем 0.465 при разбросе от 0.415 до 0.505 (по данным И. И. Месяцева, 1931 – 0.460 ± 0.160), что хорошо согласуется с приведенными выше нашими данными. Аналогичные результаты были получены нами и при исследовании зависимости габитуальных индексов от длины раковины (Наумов, Федяков, 1985). Среднее значение этого индекса для выборок из различных северных морей оказалось 0.481 при разбросе от 0.463 до 0.500. Сходные значения были получены и при измерении фотографии экземпляра из моря Бофорта в работе Ф. Бернарда (Bernard, 1979) – 0.478, а также фотографий 16 экз. из монографии О. А. Скарлато (1981) – 0.500 при разбросе $0.414 \div 0.567$. На этом фоне выборки К. М. Дерюгина из Кольского залива со средней 0.518 и наши из мелководных частей Онежского залива со средней около 0.540, действительно, стоят несколько особняком. Л. А. Кудерский (1961) в список видов двустворчатых моллюсков Онежского залива включает обе формы, причем мелководные популяции называет *Leda pernula* (Müller), а глубоководные – *L. pernula* var. *elongata* Derjugin, отмечая, что этот варьетет представляет собой эндемик Белого моря. Между тем, если судить по удлиненности раковины (признак не самый надежный, но как раз и использовавшийся для выделения обсуждаемых разновидностей), то именно глубоководные популяции не отличимы от номинативной формы, а мелководные, как из Кольского, так и из Онежского заливов от нее уклоняются в сторону укорочения раковины. Впрочем, из данных И. И. Месяцева (1931) можно сделать вывод, что в среднем раковина этого вида укорачивается в направлении с запада на восток. В настоящее время нет оснований для обсуждения статуса этих популяций, для чего требуются дополнительные исследования, однако до их проведения для удобства описания фауны Белого моря можно условно принять, что в Онежском заливе встречается *N. pernula buccata.*

Основные экологические особенности. Стенотермный умеренно холодноводный, относительно эврибатный, стенотопный, предпочитающий илы вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах свыше 7 до 325 м при температуре от –1.5 до 13°С и солености от 20.2 до 29.6‰. Наиболее плотные поселения номинативный подвид образует на глубинах более 75 м при отрицательной температуре и солености выше 28‰.

N. pernula buccata предпочитает селиться на глубинах до 40 м при температуре выше 7°С и солености менее 28‰. Оба подвида обитают в основном на илистых

[1] Отсутствие курсива в цитате – не небрежность автора настоящей работы, а строгое следование оригиналу. В монографии К. М. Дерюгина 1928 года родовые и видовые имена последовательно не прокурсивлены.

грунтах (78% находок). Средняя биомасса этого вида на тех станциях, на которых он обнаружен, составляет 2.848 ± 0.440 г/м^2, а средняя плотность поселения – 17.809 ± 1.622 экз./м^2.

Наибольшие биомасса (30.8 г/м^2) и плотность поселения (290 экз./м^2) обнаружены в Онежском заливе (Кудерский, 1961). По БентБоМ максимальная биомасса этого вида (9.640 г/м^2) встречена в Двинском заливе в сообществе Nuculana pernula на глубине 67 м при температуре 0.90°С и солености 28.84‰ на илистом грунте. Максимальная плотность поселения (96 экз./м^2) по этим же данным обнаружена в Онежском заливе в сообществе Yoldia hyperborea при температуре 10.0°С на заиленном песке (табл. 30, 31). Номинативный подвид в качестве субдоминантной формы входит в состав арктического глубоководного фаунистического комплекса (Зенкевич, 1927; Дерюгин, 1928).

По материалам БентБоМ наибольших биомасс этот вид достигает на глубинах порядка 20 и 150 м (рис. 93, *А*). Сходные результаты получены и В. В. Федяковым (1988) для района Соностров. Аналогичная картина наблюдается и для плотности поселения, с той лишь разницей, что она достигает максимума уже на глубине около 75 м и не возрастает с дальнейшим увеличением глубины (рис. 93, *Б*). Наиболее в среднем крупные экземпляры встречаются на мелководье и на глубинах свыше 150 м (рис 93, *В*). Именно увеличение среднего размера особей с глубиной и обеспечивает равномерный рост биомассы этого вида (рис. 93, *А*).

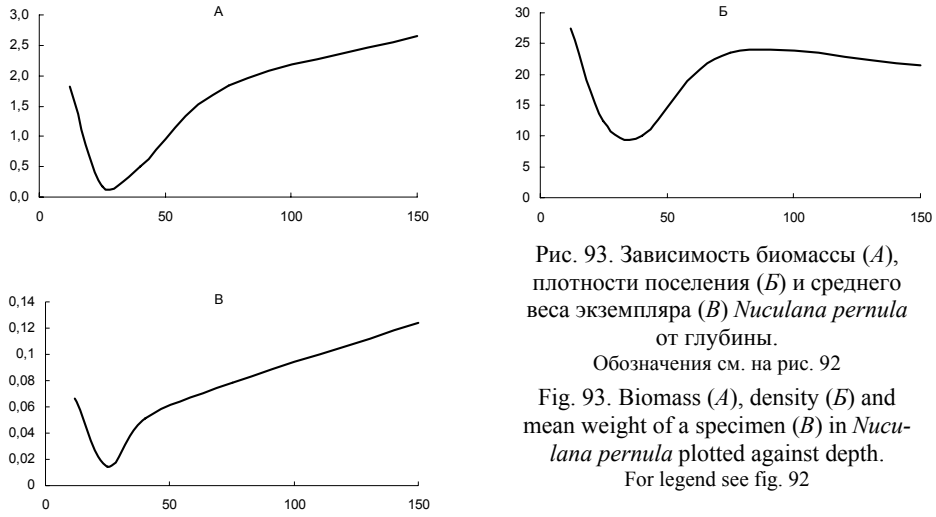


Рис. 93. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Nuculana pernula* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 93. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Nuculana pernula* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Указанные распределения биомассы, плотности поселения и среднего веса экземпляров, имеющие по два экстремума, дают основания для предположения о том, что обе названные формы этого вида различаются не только вздутостью раковины и характером ребристости створок, но и экологически, что, впрочем, требует проверки. Во всяком случае, это нельзя объяснить находками данного вида в ковшовых губах, где он весьма малочислен, или же вовсе отсутствует (*см. выше*).

Н. Л. Семенова (1979), изучая коррелятивные связи биомассы рассматриваемого вида с летними температурой и соленостью, а также с гранулометрическим составом грунта, приходит к выводу, что *Nuculana pernula* нуждается для своего процветания в холодной и соленой воде, но не зависит от механических свойств донных осадков. К сожалению, некорректное использование корреляционного анализа для заведомо нелинейных зависимостей привело названного исследователя к ложным выводам. Не следует забывать также о том, что при крайне незначительном диапазоне солености в

местах обитания этого вида и очень высокой дисперсии биомассы *N. pernula* коэффициенты корреляции неизбежно будут низкими и статистически незначимыми даже и при линейных связях. Правильнее всего было бы для этой цели использовать дисперсионный анализ, однако имеющегося в нашем распоряжении материала для этого недостаточно. Впрочем, простое построение графиков зависимости биомассы от упомянутых трех параметров (рис. 94, *А, Б, В*) со всей очевидностью показывает, что интересующий нас вид предпочитает крайне низкие температуры (порядка –1.5°С) и самые тонкие пелитовые фракции. Это же подтверждается и указанием самой Н. Л. Семеновой (1979) по ссылке на работу А. А. Нейман 1975 года, что «в Охотском море максимальные скопления нукуляны приурочены к участкам с содержанием пелитовой фракции более 70%» (op. cit., стр. 85).

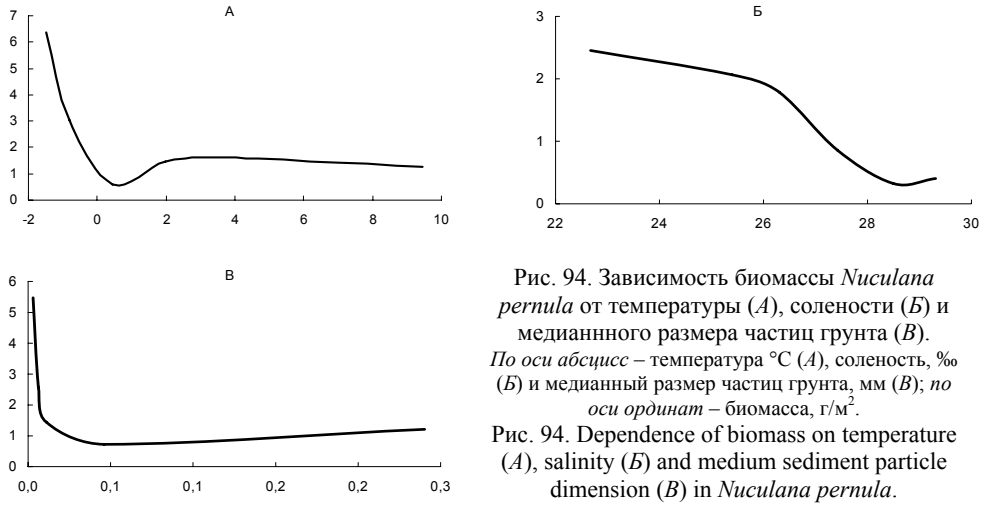


Рис. 94. Зависимость биомассы *Nuculana pernula* от температуры (*А*), солености (*Б*) и медианнного размера частиц грунта (*В*).
По оси абсцисс – температура °С (*А*), соленость, ‰ (*Б*) и медианный размер частиц грунта, мм (*В*); *по оси ординат* – биомасса, г/м^2.

Рис. 94. Dependence of biomass on temperature (*А*), salinity (*Б*) and medium sediment particle dimension (*В*) in *Nuculana pernula*.
X-axes – temperature (°C) (*А*), salinity (‰) (*Б*) and medium sediment particle dimension (mm) (*В*); *Y-axis* – biomass (g/m^2).

Зависимость биомассы *N. pernula* от солености несущественна, и на имеющемся небольшом материале недостоверна. Это и не должно вызывать удивления, так как соленость воды в тех биотопах, где встречается этот вид, лежит в пределах его толерантного диапазона (Бергер, Наумов, 2001). Род *Nuculana* сформировался в Атлантике, где его представители обитают на глубинах свыше двухсот метров, причем донные осадки в их биотопах представлены в основном пелитами. С отрицательными температурами виды этого рода на своей родине никогда не сталкиваются. Ясно, что и в Белом море они тяготеют к пелитам, и способны выдерживать низкие температуры только потому, что подобные осадки приурочены в этом водоеме к арктическому слою воды. Таким образом, полученные нами выводы кардинально расходятся с выводами Н. Л. Семеновой.

На глубинах от 100 до 150 м *Nuculana pernula* входит в состав сообщества Portlandia arctica + Nuculana pernula, окаймляющего наиболее глубоководные участки Кандалакшского желоба, в качестве содоминантной формы (Садков, Семенова, 1979; Гудимов, 1994, 2000). В ковшовых губах, где алевриты преобладают над пелитами, *N. pernula* замещается в соответствующих биоценозах видом *Macoma calcarea* (*см. выше*). Это может быть связано с приуроченностью нукуляны к тонким пелитам.

В моллюсках этого вида встречены церкарии трематоды *Steringophorus furciger* (Olsson, 1868), для которой они служат первым промежуточным хозяином. Второй промежуточный хозяин неизвестен, а окончательный – рыбы, в основном камбалы (Чубрик, 1966).

Nuculana pernula – собирающий детритофаг. В грунт зарывается полностью или частично, чаще всего вертикально, причем в этом случае около двух третей раковины остается над поверхностью грунта (Наумов, 1974, 1976, *б*). Моллюск довольно медленно продвигается вперед (среднесуточная скорость его движения не превышает 4 мм/ч), собирая ротовыми лопастями детрит с поверхности осадка или со стенок возникающей при его перемещении борозды, причем траектория его движения обычно не прямолинейна, а петлеобразна (Наумов, 1974).

Половой зрелости достигает при длине раковины 16–17 мм (*N. pernula buccata* – 10–14 мм) (Наумов и др., 1987). Период размножения растянут. Особи с пустыми гонадами встречаются с июня по октябрь. Кладка неизвестна. Диаметр зрелых яиц в гонадах – 160 мкм (Кауфман, 1977). Развитие, вероятно, без пелагической личинки. Зародышевая раковина около 650 мкм (Наумов и др., 1987). Экземпляры длиной 1.5 мм отмечены в августе и сентябре. Соотношение полов 1:1.

Продолжительность жизни в Белом море – 9–10 лет (Русанова, 1963). В. Н. Золотарев (1989) приводит для беломорского материала предельный возраст в 30 лет, однако для других морей он указывает, как и М. Н. Русанова, 9–10 лет, что представляется более правдоподобным.

Nuculana minuta (O. F. Müller, 1776)

Arca minuta: O. F. Müller, 1776: 247
Nucula minuta: Gould, 1841: 101
Leda minuta: G. O. Sars, 1878: 36, tab. 5, fig. 2; Герценштейн, 1885: 648; Дерюгин, 1928: 299; Филатова, 1948: 417, табл. 105. рис. 6; Горбунов, 1952: 223
Leda pernula: Месяцев, 1931: 54
Nuculana (Nuculana) minuta: Bernard, 1979: 13, fig. 8, 9 Bernard, 1983: 12[1]; Coan et al., 2000: 87, pl. 6
Nuculana (Nuculana) minuta minuta: Кафанов, 1991: 11
Nuculana minuta: Скарлато, 1981: 185, фот. 70 –72; Наумов и др., 1987: 215, рис. 124; Galkin, Voronkov, 2001: 111[2]

Диагноз (*атлас, таблица I, 3*).

Раковина вытянутая, оливковая, равностворчатая, неравносторонняя. Перламутровый слой отсутствует. Передний конец округлый, задний оттянут в обрубленный рострум. $J_1 = 0.552 \pm 0.002$; $J_3 = 0.567 \pm 0.004$ (Наумов и др., 1987). $l = 0.12 + 1.80h$; $h = 1.08 + 1.33b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: 12.4 × 7.0 × 4.5 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые, смещены вперед.

Периостракум матовый, поверхность створок равномерно покрыта тонкими концентрическими ребрышками.

Лунка очерчена нечетко. От макушек к верхнему и нижнему углам рострума идут хорошо выраженные радиальные лучи, верхние из которых ограничивают щиток.

Лигамент внутренний, хондрофор отсутствует. Резилифер треугольный, слабо скошен назад.

Замок нукулоидный. Задний ряд шевронообразных зубов больше переднего.

Мантийная линия с синусом, сифоны имеются. От места соединения мантийной линии с отпечатком переднего аддуктора отходит линия, составленная из отпечатков мышц, ограничивающих гонаду. Она плавной дугой поднимается по направлению к макушке, а затем резко загибается назад и оканчивается в первой четверти задней ветви замочной площадки.

Отпечатки мускулов-замыкателей округлые. Над передним из них на внутренней стороне замка имеются слабо заметные следы прикрепления педальных мускулов.

На внутренней стороне рострума имеется валик, разделяющий сифоны. Валик этот не выходит за пределы рострума.

Палеонтологические находки. Известен с плейстоцена (Bernard, 1983) или даже с плиоцена (Coan et at., 2000), в отложениях Белого моря – с атлантики (Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический вид. Встречен в морях Баренцевом, Белом, Карском, Восточно-Сибирском, Чукотском, Бофорта, у берегов Гренландии, Исландии, Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до западной Норвегии и зал. Фанди, в Тихом океане – до Камчатки и Сан-Диего.

В коллекциях ЗИН РАН материал по этому виду из Белого моря отсутствует. Сравнительно нечасто встречающийся вид. По материалам БентБоМ (встречен на 33 станциях) и данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 6 станциях) встречается в основном в Горле и северной части Онежского залива. По данным Л. А. Кудерского (1966) в Онежском заливе распространен достаточно равномерно, вплоть до самого кута. Есть отдельные находки в Кандалакшском и в куту Онежского, а также Двин-

[1] В этой работе автор названия указан ошибочно: Fabricius, 1776, но в синонимии работа с первоописанием процитирована правильно.

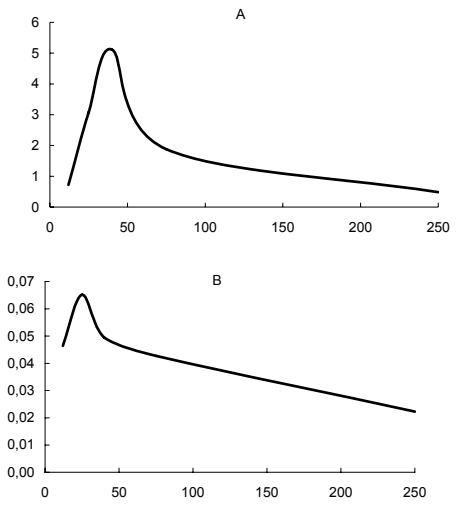
[2] В этой работе автором названия ошибочно указан Møller, но год публикации приведен правильно.

ского заливов и вблизи Терского берега в Бассейне. Отмечен в губе Чупа. В Мезенском заливе пока не обнаружен. Несмотря на то, что однажды встречен на глубине 325 м, больших глубин, как правило, избегает (*см. приложение 1, 3*).

Основные экологические особенности. Стенотермный умеренно тепловодный, относительно стенобатный, стенотопный, предпочитающий пески вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 7 до 325 м при температуре от –1.5 до 10.5°С и солености от 24.2 до 30.1‰, в основном на илистых (22% находок), песчаных (31% находок) и смешанных (38% находок) грунтах. Наиболее плотные поселения обнаружены на глубинах порядка 20 м при температуре 9÷15°С на илисто-песчаных и илисто-гравийном грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 2.278 ± 0.764 г/м^2, а средняя плотность поселения – 46.5 ± 13.0 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальные биомасса (24.280 г/м^2) и плотность поселения (428 экз./м^2) отмечены в южной части Горла на глубине 43 м в биоценозе Nuculana minuta + Ophiura robusta на смешанном илисто-песчаном грунте при температуре 2.1°С и 27.9‰ на глубине 43 м (табл. 32).

По материалам БентБоМ наибольшие средние биомасса и плотность поселения отмечены на глубинах порядка 50 м (рис. 95, *А, Б*). Самые крупные экземпляры встречаются на глубинах около 30 (рис. 95, *В*).



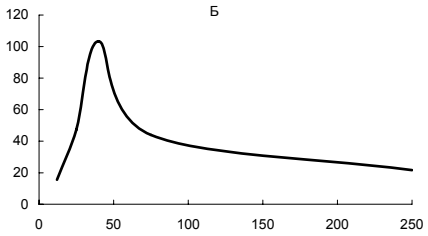


Рис. 95. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Nuculana minuta* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 95. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Nuculana minuta* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Nuculana minuta – собирающий детритофаг.

Половой зрелости достигает при длине раковины 7÷8 мм. Период размножения неизвестен. Особи с пустыми гонадами найдены в середине июля. Кладка и развитие неизвестны. Зародышевая раковина имеет в длину 750 мкм (Наумов и др., 1987), особи размером 1.6 мм встречены с августа по октябрь. Соотношение полов 1:1.

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна. Для вод района залива Ферт-оф-Клайд (западная Шотландия) максимальный возраст, установленный на основании подсчета колец нарастания, составляет 7 лет (Ansell et al., 1978). По другим данным в этом заливе моллюск достигает возраста 8 лет (Parulekar, 1984).

Семейство **YOLDIIDAE** Gilbert et van de Poen, 1965

Род ***PORTLANDIA*** Mørch, 1857[1]

Portlandia arctica (Gray, 1824)

Nucula arctica: Gray, 1824: 241, pl. 1, fig. 10, 11
Leda (Portlandia) glacialis: Hanley, 1866: 144, pl. 2, fig. 30, 31
Yoldia (Portlandia) arctica: Knipowitsch, 1902: 395
Yoldia arctica: Герценштейн, 1885: 648; Дерюгин, 1928: 299, табл. 4, рис. 7; Мосевич, 1928: 1–44, табл. 1, рис. 1, 3, 4
Yoldia arctica portlandica: Дерюгин, 1928: 299, табл. 4, рис. 7
Portlandia (Portlandia) arctica: Bernard, 1979: 19, fig. 14, 15, 16, 17 Bernard, 1983: 13
Portlandia (Portlandia) arctica arctica: Филатова, 1948: 419, табл. 105, рис. 9
Portlandia arctica portlandica: Месяцев, 1931: 30-35
Portlandia (Portlandia) arctica portlandica: Филатова, 1948: 419, табл. 105, рис. 10[2]
Portlandia arctica arctica: Скарлато, 1981: 193, рис. 70, фот. 93
Portlandia arctica: G. O. Sars, 1878: 37, tab. 4, fig. 1; Lubinsky, 1980: 17, pl.3, fig. 4-9; Наумов и др., 1987: 216, рис. 125; Warén, 1989: 247; Кафанов, 1991: 13; Наумов, Федяков, 1994: 52; Coan et al., 2000: 115, pl. 13; Galkin, Voronkov, 2001: 111

Диагноз (*атлас, таблица I, 4*).

Раковина неправильно-овальная, вытянутая, оливково-коричневая, спереди округлая, сзади оттянута в заостренный рострум, равностворчатая, почти равносторонняя, неперламутровая.

$J_1 = 0.620 \pm 0.006$; $J_3 = 0.628 \pm 0.006$ (Наумов и др., 1987). $L = -0.55 + 1.81h$; $h = 0.97 + 1.37b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: 25.0 × 12.9 × 8.8 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые, слегка смещены вперед.

Периостракум матовый с микроскопической концентрической скульптурой из волнистых узловатых черточек.

Лунка очерчена неясно. От макушек к заднему концу рострума и к его переднему нижнему краю идут пологие складки, верхние из которых ограничивают щиток, выдающийся в виде киля.

Лигамент внутренний, имеется хорошо выраженный хондрофор. Резилифер округлотреугольный.

Замок нукулоидный. Количество зубов замка переднего и заднего рядов приблизительно равно.

Мантийная линия с неглубоким синусом. От места ее соединения с отпечатком переднего аддуктора плавной дугой по направлению к макушке отходит линия, составленная из отпечатков мышц, окружающих гонаду.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя почковидный, над ним на внутренней стороне замочной площадки заметны следы прикрепления педальных мышц. Отпечаток заднего аддуктора округлый.

Палеонтологические находки. Известен с плейстоцена (Bernard, 1983) или даже с плиоцена (Coan et al., 2000), в Белом море – с перебореали (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Чрезвычайно сильная индивидуальная изменчивость раковины *Portlandia arctica* привела к тому, что в литературе описано великое множество подвидов, варьететов и других форм этого вида, имеющих инфравидовой статус. В рамках этой работы нет нужды рассматривать все стороны систематического описания портландий из всех северных морей, однако один из его аспектов, непосредственно касающийся бело-

[1] В работе А. Д. Наумова и др. (1987) год описания рода указан с ошибкой: 1867.

[2] В этой работе автором названия подвида *portlandica* ошибочно назван Hancock (вместо Hitchcock) а синонимичное название рода указано с ошибкой: *Joldia*.

морских популяций, отметить следует. В обстоятельной работе Н. А. Мосевича (1928), посвященной этому виду, упоминается особый варьетет этого вида, описанный, как он указывает, Е. Хитчкоком – *Yoldia arctica* var. *portlandica* (Hitchcock, 1836). Этот варьетет по И. И. Мосевичу населяет открытые пространства Белого моря, в то время как в ковшовых губах встречается номинативный подвид *Y. arctica arctica* (Gray, 1824). Отличие между этими формами заключается в относительной удлиненности раковины, а именно: у варьетета она несколько более вытянута, чем у номинативного подвида. Само уже противопоставление варьетета подвиду представляется довольно странным, однако в начале XX столетия еще не придавали большого значения строгости в таксономических вопросах. В дальнейшем И. И. Месяцев (1931) указывал, что упомянутый варьетет эндемичен для Белого моря, а номинативная форма (И. И. Месяцев называет ее *typica*) в нем не встречается.

Прежде всего, следует сказать, что само название *Yoldia arctica* var. *portlandica* (Hitchcock, 1836) представляет собой плод чистого недоразумения. Е. Хитчкок, занимаясь геологией штата Массачусетс, нашел ископаемые створки раковины двустворчатого моллюска, который под названием *Nucula portlandica* упомянут в его работе, причем описание сделано О. Голдом, так что Е. Хитчкока нельзя считать автором названия, которое, строго говоря, должно выглядеть как *N. portlandica* Gould MS in Hitchcock, 1836. Этот вид при очередной ревизии был сведен О. Тореллом в синоним с греевским *Nucula arctica* под названием *Yoldia arctica* (Gray, 1824) (Torell, 1859). Таким образом, во-первых, Е. Хитчкок не описывал никакого варьетета, а во-вторых, О. Голд переописал уже известный вид, и данное им название представляет собой младший синоним валидного. Разбивая род *Yoldia* на два новых, О. А. Л. Мёрк, по-видимому, воспользовался видовым эпитетом *portlandica*, из которого и сформировал новое родовое имя *Portlandia* Mørch, 1857. И сделал он это именно потому, что в работе Е. Хитчкока как раз и не описано нового вида. Кто и когда ввел в научный оборот ошибочное мнение об описанном Е. Хитчкоком варьетете, установить теперь уже достаточно сложно, да в этом и нет особой необходимости.

Ранее нами было показано, что в пределах Белого моря нет оснований для выделения каких-либо подвидовых форм *Portlandia arctica* (Наумов и др., 1983). В то же время такие формы, как *P. aestuariorum*, *P. siliqua* и *P. inflata*, рассматриваемые многими исследователями в качестве подвидов (например, Мосевич, 1928; Bernard, 1979, 1983; Coan et al., 2000), представляют собой вполне хорошо очерченные виды (Наумов, 1987), отличающиеся и морфологически, и экологически, и биогеографически. *P. aestuariorum* – эстуарная форма, обитающая в биотопах с весьма низкой соленостью, а два других вида – эндемики высокой Арктики и встречаются в основном в морях Лаптевых и Восточно-Сибирском (Наумов, Федяков, 1990, 1994). Ни один из них в Белом море не отмечен.

Распространение. Приатлантический арктический вид. Встречен в батиали и на шельфе Северного Ледовитого океана (в основном в Карском море), за исключением мелководий сибирских морей и районов, находящихся под влиянием пресного стока и теплых течений.

По материалам БентБоМ (встречен на 130 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 19 станциях) и коллекций ЗИН РАН (55 проб) в Белом море отмечен в Бассейне, в Двинском и Кандалакшском заливах, причем приурочен в основном к Кандалакшскому желобу, а также в многочисленных губах ковшового и лагунного типов (Колвица, Палкина, Воронья, Бабье море, Лов, Долгая и др.) *(см. приложение 1, 4)*. В некоторых из последних (например, губа Воронья, ковши в районе Северного архипелага и в Долгой губе Большого Соловецкого острова) *Portlandia arctica* отличается от типичной формы более вздутой раковиной (J_1=0.58÷0.63; J_3=0.67÷0.69) и более скошенным вниз щитком. Подобный морфологический тип

встречается еще в ковшовых губах Новой Земли и в некоторых участках Карского моря (Наумов и др., 1987). Описанные разновидности не идентичны упоминавшимся выше формам. В Горле (за исключением глубоководного желоба в районе мыса Вепревского), в прилегающих к нему частях Бассейна и в Мезенском заливе не встречен, что заставляет предполагать изоляцию беломорских поселений этого вида от основной части ареала (район Шпицбергена, Карское море).

Основные экологические особенности. Стенотермный холодноводный, стенобатный, стенотопный, предпочитающий илы вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 6 до 325 м при температуре от –1.5 до 13.8°С и солености от 23.9 до 29.6‰, в основном на илистых (88% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 15.404 ± 3.348 г/м^2, а средняя плотность поселения – 116.1 ± 22.2 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальная биомасса (161.8 г/м^2 при плотности поселения 604 экз./м^2) встречена во входной котловине губы Колвица на глубине 50 м на илистом грунте при температуре около 0°С и солености около 27‰ в биоценозе Portlandia arctica. Максимальная плотность поселения (890 экз./м^2 при биомассе 13.3 г/м^2) отмечена в центральной части Кандалакшского залива между мысами Шарапов и Турий на глубине 240 м на илистом грунте при температуре –1.5°С и солености 29.7‰ в сообществе Halcampa arctica + Portlandia arctica (табл. 33, 34).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы отмечены на глубинах около 50 м и приурочены к его поселениям в ковшовых губах (рис. 96, *А*). Наиболее плотные поселения встречаются как в ковшовых губах, так и на максимальных беломорских глубинах (рис. 96, *Б*). Самые крупные экземпляры обнаружены на глубинах от 50 до 100 м; на бóльших глубинах средний размер представителей этого вида падает, поэтому, несмотря на рост плотности поселения с глубиной, его биомасса остается приблизительно на одном уровне (рис. 96, *В*).

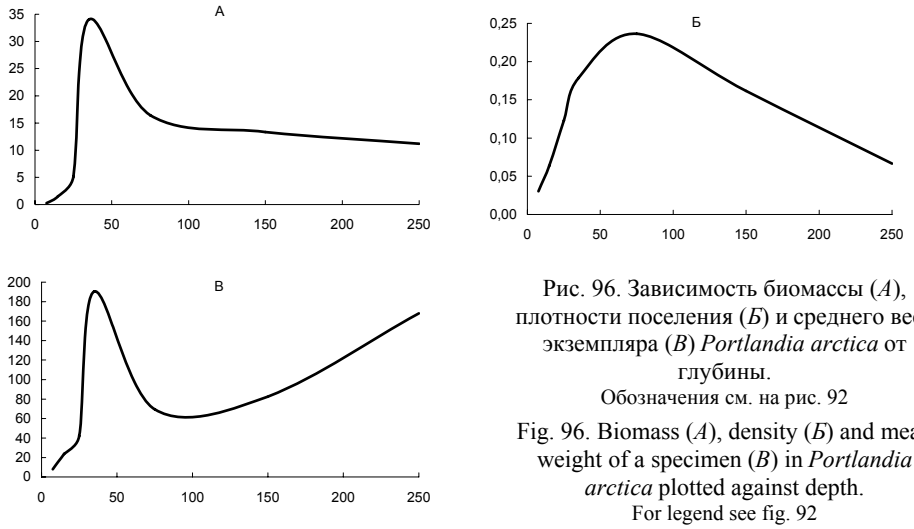


Рис. 96. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Portlandia arctica* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 96. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Portlandia arctica* plotted against depth.
For legend see fig. 92

На глубинах от 100 до 150 м входит в состав сообщества Portlandia arctica+Nuculana pernula, окаймляющего наиболее глубоководные участки Кандалакшского желоба, в качестве содоминантной формы (Садков, Семенова, 1979; Гудимов, 1994; Семенова и др., 1995). На бóльших глубинах доминирует в донных сообществах (Дерюгин, 1928; Наумов, 1976, *б*; Садков, Семенова, 1979; Семенова и

др., 1995; Naumov, Fedyakov, 2000; Naumov, 2001). Весьма сходные биоценозы с доминированием этого вида развиваются в различных ковшовых губах (Долгая, Колвица, Лов, Бабье море, Палкина и др., *см. выше, глава 7*) на глубинах от 20 до 70 м, т. е. в областях значительно более мелководных, чем центральная часть Кандалакшского желоба (Книпович, 1893; Ливанов, 1911; Чуднов, 1926; Гурвич, 1934; Наумов, 1979, *б*; Наумов, Ошурков, 1982; Наумов и др, 1986, *б*, 1995; Нинбург, 1990; Naumov, Fedyakov, 2000*а*). Причины этого явления кроются в особенностях гидрологического режима таких губ (Книпович, 1893; Соколова, 1934; Гурвич, Соколова, 1939; Наумов, 1979*б*; Наумов и др, 1986, *б*, 1995; подробнее *см. выше, глава 7*).

Н. Л. Семенова (1979, 1983, *а*), изучая коррелятивные связи биомассы рассматриваемого вида с летними температурой и соленостью, а также с гранулометрическим составом грунта, приходит к выводу, что *Portlandia arctica* для своего процветания нуждается в пелитовых илах, но не зависит ни от температуры, ни от солености воды. О возможности использования корреляционного анализа в аналогичной ситуации уже говорилось в разделе о *Nuculana pernula*. Построение графиков зависимости биомассы *Portlandia arctica* от упомянутых трех параметров (рис. 97, *А, Б, В*) показывает, что интересующий нас вид дает два пика биомассы – при крайне низких температурах (порядка –1.5°С) и при температуре около 2°С. При этом максимальная биомасса этого вида наблюдается при солености около 25‰. Что же касается донных осадков, то на пелитах его биомасса минимальна, а максимума она достигает на тонких алевритах. Все это полностью расходится с результатами, полученными Н. Л. Семеновой, однако сделанные выводы не вызывают удивления. Отчетливо видно, что наиболее благоприятные условия для портландии наблюдаются в ковшовых губах (подробнее *см. выше, глава 7*). То, что этот вид встречается на глубинах Бассейна, вызвано не тем, что его дно сложено пелитами, а тем, что на больших глубинах Белого моря постоянно сохраняется низкая температура, необходимая для этого арктического вида. Это же обстоятельство обеспечивает его встречаемость в ковшовых губах, однако в них, на более подходящих для него грунтах, он дает более высокую биомассу. Ожидать корреляцию биомассы этого вида с температурой не приходится хотя бы потому, что он практически не выходит за пределы водных слоев с температурой выше 3°С. Сделанное наблюдение заставляет нас лишний раз убедиться в том, что, прежде чем заниматься интерпретацией зависимости вида от экологических факторов, следует найти тот из них, который играет роль лимитирующего. В данном случае это – температура. Соленость, при которой встречается в Белом море *P. arctica*, не выходит за пределы ее толерантного диапазона (Наумов, 1976*в*; Бергер, Наумов, 2001) и не может влиять на благоденствие этого вида. Остаются грунты. Видно (рис. 57), что биомасса портландии на алевритах превышает таковую на пелитах в 6 раз. Таким образом, именно мелководные ковшовые губы представляют собой основное и исконное местообитание портландии в Белом море, а Бассейн был заселен ею позже, уже после освобождения котловины моря от глыбы мертвого льда (*см. выше, глава 4*). Здесь она и сохраняется в реликтовом состоянии, так как этому благоприятствует температура, однако неподходящие эдафические условия приводят к значительному снижению биомассы.

Виды рода *Portlandia,* сформировавшегося в Арктике, живут и размножаются при температуре, близкой к точке замерзания морской воды, и обитают в условиях мелководья, где в донных осадках преобладают алевриты. Нет ничего удивительного в том, что и в Белом море сходные условия оптимальны для представителей этого рода. Следовательно, и в отношении портландии мои выводы совершенно не совпадают с выводами Н. Л. Семеновой (1979, 1983*а*).

По данным Г. К. Чубрик (1966) *Portlandia arctica* служит первым промежуточным хозяином трематоды из семейства Fellodistomatidae *Cercaria megalocera* Tschu-

brik, 1966, причем экстенсивность инвазии этого паразита достигает 10%. Окончательным хозяином этой трематоды служат пока не установленные виды рыб.

Portlandia arctica – собирающий детритофаг. Зарывается в грунт, оставляя над его поверхностью лишь щиток или рострум (Наумов, 1974, 1976, *б*). Моллюск довольно медленно продвигается вперед (среднесуточная скорость его движения не превышает 6 мм/ч), собирая ротовыми лопастями детрит со стенок возникающей при его перемещении борозды, причем траектория его движения обычно не прямолинейна, а петлеобразна (Наумов, 1974).

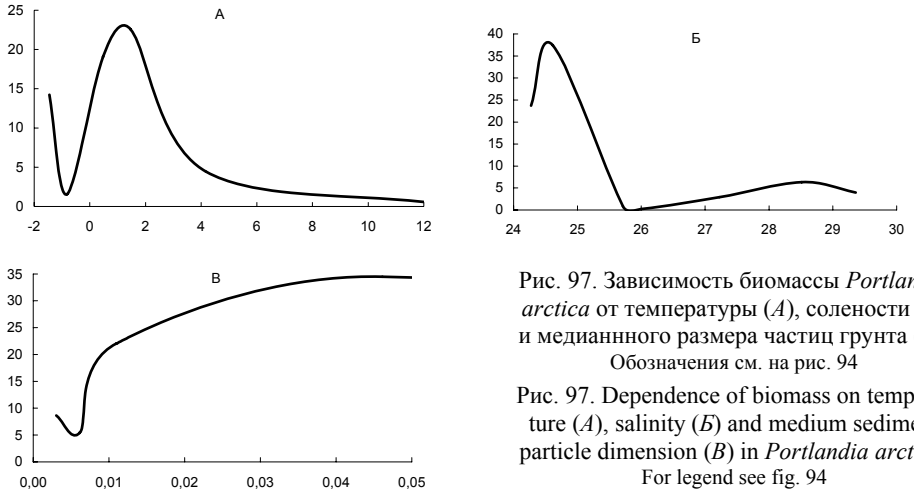


Рис. 97. Зависимость биомассы *Portlandia arctica* от температуры (*А*), солености (*Б*) и медианнного размера частиц грунта (*В*).
Обозначения см. на рис. 94

Рис. 97. Dependence of biomass on temperature (*А*), salinity (*Б*) and medium sediment particle dimension (*В*) in *Portlandia arctica*.
For legend see fig. 94

Задняя часть раковины, не входящая в соприкосновение с субстратом, у экземпляров, обитающих на глубине менее 100 м, обрастает колонией гидроида *Perigonimus yoldiaearcticae* (Нинбург, 1975; Наумов, Федяков, 1993). Экстенсивность седвазии увеличивается с возрастом и у крупных моллюсков достигает 100% (Нинбург, 1975). Судя по нашим наблюдениям, на относительно больших глубинах наиболее крупные портландии лишены комменсала, а задний конец их раковины бывает покрыт хрупкой коркой конкреции коричневато-черного цвета, скорее всего, железо-марганцевой. Впрочем, под слоем конкреции практически всегда обнаруживаются остатки гидроризы колонии названного гидроида.

Половой зрелости достигает при размерах раковины 6–7 мм. Период размножения растянут, особи с резорбирующимися яйцами встречены в конце октября. Диаметр зрелых яиц в гонадах 150 мкм (Кауфман, 1977). Кладка неизвестна. Развитие, вероятно, без пелагической личинки или с очень непродолжительной пелагической стадией. Зародышевая раковина около 900 мкм (Наумов и др., 1987). Особи длиной около 1 мм встречены летом и поздней осенью. Соотношение полов 1:1.

Средняя продолжительность жизни в Белом море около – 7 лет (Наумов и др., 1987). В. Н. Золотарев (1989) для материала из Карского моря приводит предельный возраст в 6 лет, а А. Д. Наумов (1979) для беломорских представителей вида – 8÷9 лет.

Род ***YOLDIA*** Møller[1], 1842

Yoldia hyperborea (Gould, 1841 ex Lovèn MS)

Nucula hyperborea: Gould, 1841: 99
Nucula amygdalea: Valenciennes, 1846: pl. 23, fig. 6
Leda amygdalea: Hanley, 1866: 139, pl. 1, fig. 8, 10, 11
Yoldia amygdalea: Sowerby in Reeve, 1871: pl. 1, sp. 3; Наумов, Федяков, 1994
Yoldia (Yoldia) amygdalea: Bernard, 1983: 13
Yoldia amygdalea hyperborea: Скарлато, 1981: 197, фот. 115 – 116; Наумов и др., 1987: 217, рис. 127
Yoldia norvegica: Dautzenberg, Fischer, 1912: 403
Yoldia (Yoldia) limatula: Dall, 1921: 13, part
Joldia hyperborea: Филатова, 1948: 421, табл. 106, рис. 8
Yoldia (Yoldia) hyperborea: Bernard, 1979: 20, fig 24, 25, 26; Bernard, 1983: 13; Кафанов, 1991: 14; Coan et al., 2000: 111, pl. 12
Yoldia hyperborea: Torell, 1859: 149, pl. 2, fig. 6; Герценштейн, 1885: 650; Дерюгин, 1928: 302; Месяцев, 1931: 27; Ушаков, 1953: 260; Bernard, 1983:13; Galkin, Voronkov, 2001: 111

Диагноз (*атлас, таблица I, 5*).

Раковина вытянутая, оливково-зеленая, равностворчатая, равносторонняя, неперламутровая, зияющая на переднем конце. Рострум слабо выражен.

$J_1 = 0.508 \pm 0.002$; $J_3 = 0.496 \pm 0.002$ (Наумов и др., 1987). $L = -1.00 + 2.04h$; $h = 1.39 + 1.78b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: 44.9 × 22.0 × 11.0 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые, слабо выдающиеся.

Периостракум с лаковым блеском, гладкий, с линиями роста. Передний край раковины отделен от нижнего хорошо заметным вдавлением. В области рострума имеется слабо заметная радиальная волнистость. Лунка и щиток почти неочерчены, выдаются невысокими килями.

Лигамент внутренний, хондрофор имеется, резилифер треугольный.

Замок нукулоидный. Число зубов замка передней ветви больше, чем задней.

Мантийная линия с глубоким синусом. От нее в передней четверти раковины отходит линия, ограничивающая след гонады. Она идет плавной дугой к макушке и оканчивается в области отпечатков мощных педальных мускулов.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя трапециевидный, заднего – овальный, вытянутый в горизонтальном направлении.

История видового эпитета этой формы и его автора заслуживает комментария. Впервые название этого вида в форме *Nucula hyperborea* употребил С. Ловен в письме к О. Голду, на основании чего в течение длительного времени в малакологической литературе было принято считать С. Ловена автором этого названия (см., например, Ушаков, 1953). Между тем, как известно, упоминание в частной переписке не составляет опубликования и не делает название пригодным (статьи 8 и 9 «Кодекса зоологической номенклатуры»). Первым, кто впервые использовал это название как валидное, был О. Торелл. В результате оно стало пригодным и получило авторство Torell, 1859 в соответствии с действовавшим тогда «Стриклендовым кодексом». Так как ни «Международные правила» 1905 г., ни первые два издания «Кодекса зоологической номенклатуры» (1961 и 1964) не внесли в этот вопрос изменений, то многие авторы (см., например, Филатова, 1948; Скарлато, 1981; Bernard, 1983; Кафанов, 1991 и др.) принимали это название с указанным автором и годом. В работе О. А. Скарлато (1981) убедительно показано, что этот вид следует свести в синоним с видом *Nucula*

[1] В целом ряде работ (например, Филатова, 1984; Скарлато, 1981; Warén, 1989; Наумов, Федяков, 1994) имя автора указана с ошибкой: Möller.

amygdalea Valenciennes, 1846[1] (год публикации у О. А Скарлато указан с ошибкой: 1843, и в списке литературы эта работа не приводится). Указанный синоним старше названия *hyperborea* Torell, 1859 ex Lovèn MS, поэтому именно он и признается этим автором в качестве валидного на основании статей 10, 12 и 16 2-го издания «Кодекса». По требованиям третьего издания (1985) такое положение дел не изменилось.

Однако по требованиям четвертого издания (1999) упоминание названия, если оно недвусмысленно отнесено к определенному таксону (ст. 11.5.2), делает его пригодным. Поэтому уже в 2000 г. Ю. Коуэн с соавторами (Coan et al., 2000), учитывая, что в работе О. Голда (Gould, 1841) упоминается название С. Ловена в применении к определенному виду ("A shell from Spizbergen sent me by Dr. Lovèn, and named by him N. *hyperbórea*, as to the exterior and position of the beaks is like this [*Nucula myalis* A. H.]; but its height is less, and there are eighteen teeth in the posterior range" op. cit., p. 99), признали его пригодным, а так как работа О. Голда вышла раньше работы О. Торелла, то и валидным с авторством Gould, 1841 ex Lovèn MS. Следовательно, название *amygdalea* Valensiennes, 1846 становится теперь младшим синонимом. Таким образом, строгое соблюдение «Кодекса» в данном случае нарушает его основную цель, указанную в «Преамбуле», а именно: не способствует стабильности научных названий животных.

Палеонтологические находки. Известен с плейстоцена (Скарлато, 1981), в отложениях Белого моря – с бореали (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен во всех северных морях России, море Бофорта, у берегов Канадского Арктического архипелага, Гренландии, Исландии, Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до Лафотенских островов, в Тихом океане – до северо-западной части Японского моря.

По материалам БентБоМ (встречен на 95 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 10 станциях) и коллекций ЗИН РАН (61 проба) в Белом море встречается повсеместно, кроме Горла и Мезенского залива (*см. приложение 1, 5*). Больших глубин (более 100 м), как правило, избегает, чем и объясняется тот факт, что этот вид не обнаружен в центральных частях Бассейна. По данным Л. А. Кудерского (1961) не встречен в центральной части Онежского залива, что согласуется и с нашими данными. Отсутствие находок этого вида в Горле и Мезенском заливе заставляет предполагать изоляцию беломорских поселений от баренцевоморских.

Основные экологические особенности. Эвритермный умеренно тепловодный, относительно эврибатный, стенотопный, предпочитающий илы вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 5 до 120 м при температуре от –1.5 до 10.0°С и солености от 20.2 до 29.3‰, в основном на илистых (79% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 2.148 ± 0.414 г/м^2, а средняя плотность поселения – 24.1 ± 4.5 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальная биомасса (34.8 г/м^2) при плотности поселения 84 экз./м^2 отмечена в Сорокской губе Онежского залива на глубине 27 м в биоценозе Yoldia hyperborea + Arctica islandica (табл. 29). Наибольшая плотность поселения (112 экз./м^2) при биомассе 14.4 г/м^2 обнаружена в том же районе на глубине 10 м в биоценозе Yoldia hyperborea (табл. 31).

[1] С этим соглашаются не все авторы (см., например, Кафанов, 1991).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы и плотности поселения наблюдаются на глубине от 10 до 20 м, а наиболее крупные в среднем экземпляры отмечены на глубинах 40–50 м (рис. 98, *А, Б, В*).

Yoldia hyperborea тяготеет к высоким соленостям, но слишком низких температур избегает, поэтому на больших глубинах биомасса этого вида падает. Обитает на илах, причем сколько-нибудь заметной разницы в биомассе на пелитах и алевритах не обнаружено (рис. 99, *А, Б, В*).

Собирающий детритофаг. Зарывается в грунт передней частью раковины.

Половой зрелости достигает при длине раковины 10÷12 мм, размножение в июне – июле. Диаметр зрелых яиц в гонадах 150 мкм (Кауфман, 1977). Кладка неизвестна. Возможно, есть пелагическая личинка (Drew, 1899). Зародышевая раковина имеет длину 800 мкм (Наумов и др., 1987). Соотношение полов 1:1.

Продолжительность жизни в Белом море по данным М. Н. Русановой (1963) – 13 лет, а по В. Н. Золотарева (1989) – 11 лет.

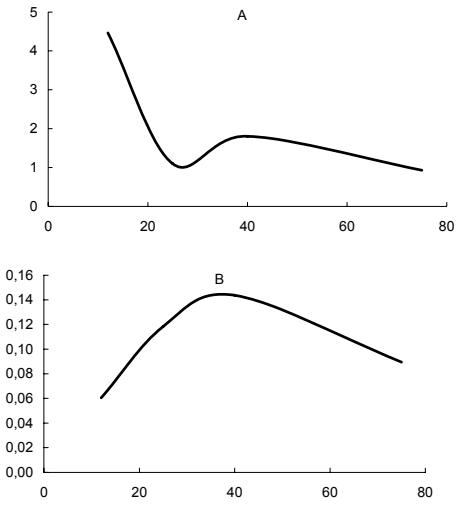


Рис. 98. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Yoldia hyperborea* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 98. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Yoldia hyperborea* plotted against depth.
For legend see fig. 92

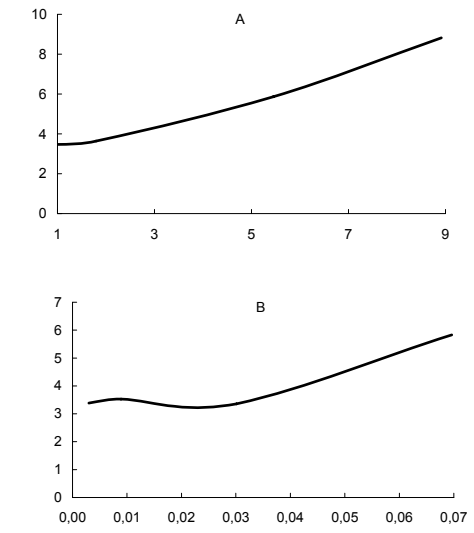


Рис. 99. Зависимость биомассы *Yoldia hyperborea* от температуры (*А*), солености (*Б*) и медианнного размера частиц грунта (*В*).
Обозначения см. на рис. 94

Рис. 99. Dependence of biomass on temperature (*А*), salinity (*Б*) and medium sediment particle dimension (*В*) in *Yoldia hyperborea*.
For legend see fig. 94

Дополнение к семейству **YOLDIIDAE**

Род ***YOLDIELLA*** Verrill et Bush, 1897

Yoldiella nana (M. Sars, 1865)

Yoldia nana: M. Sars, 1865: 99
Yoldiella fraterna: Verrill, Bush, 1898: 867. pl. 80, fig. 5, pl. 82, fig. 8; Lubinsky, 1980: 15, pl. 2, fig, 10-12, pl. 3, fig. 1-3; Скарлато, 1981: 207, рис. 110; Наумов и др., 1987: 218, рис. 128; Наумов, Федяков, 1994: 55
Yoldiella inconspicua: Verrill, Bush, 1898: 869
Portlandia fraterna: Thiele, 1928: 617; Месяцев, 1931: 45
Portlandia (Joldiella) fraterna: Филатова, 1948: 421, табл. 106, рис. 7
Portlandia (Yoldiella) fraterna: Горбунов, 1952: 226; Bernard, 1979: 17, fig. 19
Yoldia fraterna: La Rocque, 1953: 27;
Yoldiella nana: Warén, 1989: 227, fig. 5c-h, 6e-g; Coan et al., 2000: 120, pl. 14; Galkin, Voronkov, 2001: 111;

Диагноз (*атлас, таблица I, 6*).

Раковина округлая, светло-оливковая, сзади оттянутая в заостренный рострум, равностворчатая, равносторонняя. Перламутровый слой отсутствует.

$J_1 = 0.736 \pm 0.006$; $J_3 = 0.839 \pm 0.009$ (Наумов и др., 1987). $l = 0.30 + 1.25h$; $h = 0.62 + 0.85b$ (Наумов, Федяков, 1985). Размеры беломорского экземпляра: 2.2 × 1.7 × 1.1 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые.

Периостракум блестящий, гладкий. Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент внутренний. Хондрофора нет. Резилифер широкий.

Замок нукулоидный. Число зубов замка передней ветви немного меньше, чем задней.

Мантийная линия, как и линия, ограничивающая след гонады, заметна плохо. Мантийный синус неглубокий.

Отпечатки мускулов-замыкателей округлые.

Палеонтологические находки. Известен с плиоцена (Coan et al., 2000). В отложениях Белого моря не отмечен.

Распространение. Атлантический бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен во всех северных морях России, у берегов Гренландии, Исландии, Шпицбергена. В Атлантическом океане расселяется на юг до Гебридских островов и штата Джорджия.

Крайне редкий вид. По материалам БентБоМ в Белом море встречен всего на одной станции на глубине 50 м у входа в губу Падан (*см. приложение 1, 6*). Для обсуждения особенностей его распространения данных недостаточно.

Основные экологические особенности. Для их описания недостаточно данных. Стенотопный, предпочитающий илы, стенобатный, вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ обнаружен 1 экз. на выходе из губы Падан, Кандалакшский залив, на глубине 50 м на илистом грунте при температуре –0.6°С и солености около 28‰ (табл. 35). Интересно отметить, что на этой же станции встречено еще 3 редких для Белого моря вида: *Frigidalvania janmayeni* (Friele, 1878), *Menesto truncatula* Odhner, 1915 и *Cryonella minuta* (Golikov, Fedyakov in Golikov, 1987).

Собирающий детритофаг. Положение на грунте неизвестно.

Развитие, вероятно, без пелагической личинки; диаметр яиц около 100 мкм (Ockelmann, 1958).

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна.

Подкласс **AUTOBRANCHIA** Grobben, 1894

Отряд **MYTILIFORMES** Fèrussac, 1822

Семейство **CRENELLIDAE** Gray, 1840

Род ***CRENELLA*** Brown, 1827

Crenella decussata (Montagu, 1808)

Mytilus decussatus: Montagu, 1808: 69
Crenella decussata decussata: Скарлато, 1981: 220, рис. 118; Кафанов, 1991: 21
Crenella decussata: G. O. Sars, 1878: 31, tab. 3, fig. 4; Герценштейн, 1885: 646; Дерюгин, 1928: 298; Месяцев, 1931: 68; Филатова, 1948: 430, табл. 108, рис. 11; Ушаков, 1953: 262; Bernard, 1979: 24, fig. 32, 33; Скарлато, 1981: 220, рис. 118; Bernard, 1983: 20; Наумов и др., 1987: 220, рис. 130; Coan et al., 2000: 166, pl. 24; Galkin, Voronkov, 2001: 111

Диагноз (*атлас, таблица II, 1*).

Раковина маленькая, выпуклая, перламутровая, округлая, светло-коричневая, блестящая, равностворчатая, равносторонняя.

$J_1 = 1.63 + 0.05$; $J_3 = 0.625 + 0.004$ (Наумов и др., 1987). $l = 0.43 + 0.69h$; $h = 0.56 + 1.25b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: 4.8 × 5.6 × 3.2 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные.

Периостракум прозрачный, матовый. Поверхность раковины покрыта тонкими радиальными ребрышками.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент наружный, короткий, погруженный.

Замок дизодонтный. Настоящие зубы отсутствуют, но края раковины и области макушек несут мелкие зубчики.

Мантийная линия без синуса.

Отпечатки аддукторов почти равны по величине.

Палеонтологические находки. Известен с плиоцена (Bernard, 1983; Coan et al., 2000), в отложениях Белого моря с – бореали (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический вид. Встречен в Баренцевом, Белом и Карском морях, у берегов Гренландии, Исландии, Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до Англии и мыса Хаттерас, в Тихом океане – до Сахалина и Сан-Диего.

По материалам БентБоМ (встречен на 104 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 8 станциях) и коллекций ЗИН РАН (25 пробы) в Белом море на мелководьях встречается повсеместно. Кандалакшского желоба с его относительно большими глубинами избегает. По данным Л. А. Кудерского (1961) обнаружен в районе Соловецких островов и в центральной части Онежского залива, но не в его куту. Это неплохо согласуется с нашими данными, по которым наиболее часто этот вид встречается в северной части залива, а в кутовой относительно редок *(см. приложение 1, 7*).

Основные экологические особенности. Стенотермный умеренно тепловодный, относительно стенобатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По БентБоМ отмечен на глубинах от 2 до 75 м при температуре от –0.8 до 14.4°С и солености от 23.6 до 28.7‰, в основном на илистых (34% находок), песчаных (21% находок) и смешанных (33% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 0.597 ± 0.123 г/м^2, а средняя плотность поселения – 112.3 ± 18.7 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальные биомасса (4.016 г/м^2) и плотность поселения (304 экз./м^2) отмечены в Западной Соловецкой салме на глубине 20 м в биоценозе Modiolus modiolus на песчаном грунте при температуре 8.4°С (табл. 36).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы наблюдаются на глубине около 30 м, а плотность поселения довольно равномерно падает с глубиной. При этом чем глубже были взяты пробы, тем в среднем крупнее оказываются экземпляры этого вида (рис. 100, *А, Б, В*).

Предпочитает умеренные температуры, поэтому на глубины с высокой соленостью не заходит. Максимальная биомасса встречена на песках, но встречается и на более крупных осадках – гальке и камнях, скорее всего, из-за того, что в них всегда есть доля песка. Минимальная биомасса обнаружена на гравийных грунтах (рис. 101, *А, Б, В*).

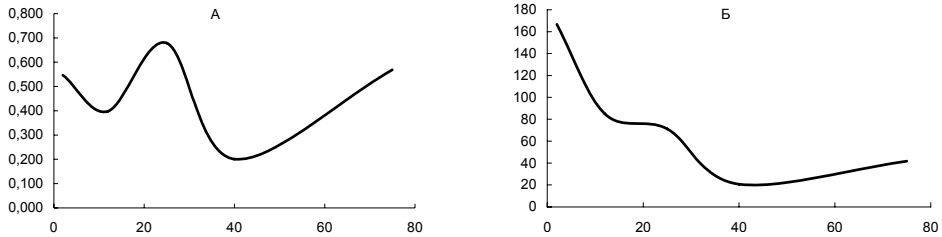


Рис. 100. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Crenella decussata* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 100. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Crenella decussata* plotted against depth.
For legend see fig. 92

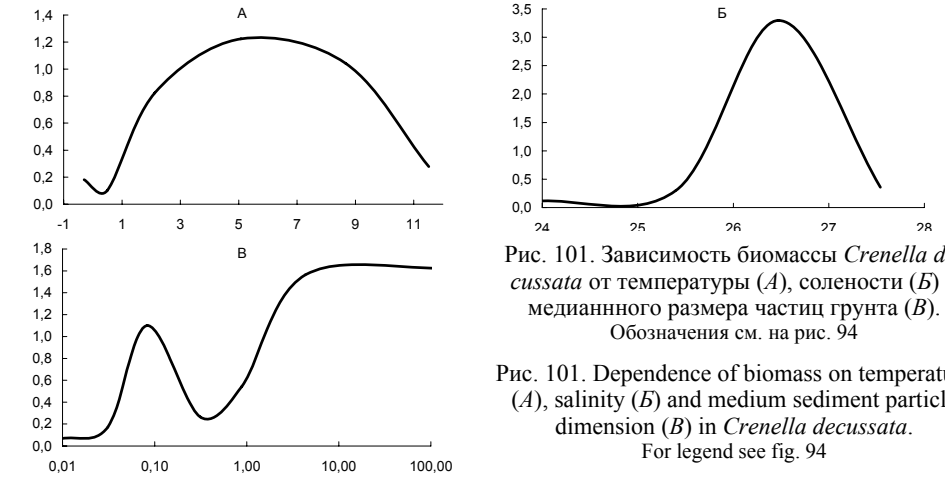


Рис. 101. Зависимость биомассы *Crenella decussata* от температуры (*А*), солености (*Б*) и медианнного размера частиц грунта (*В*).
Обозначения см. на рис. 94

Рис. 101. Dependence of biomass on temperature (*А*), salinity (*Б*) and medium sediment particle dimension (*В*) in *Crenella decussata*.
For legend see fig. 94

Фильтрующий сестонофаг.

Зрелые ооциты диаметром 120÷200 мкм отмечены с ноября по июнь. Шарообразные прикрепленные к грунту кладки встречены в июне. Подвижная трохофора держится в придонном слое воды. Зародышевая раковина имеет в длину около 600 мкм (Наумов др., 1987).

Продолжительность жизни в Белом море – 7 лет (Русанова, 1963).

Семейство **MYTILIDAE** Rafinesque, 1815

Подсемейство **MUSCULINAE** Iredale, 1939

Род ***MUSCULUS*** Röding, 1798

Musculus discors (Linnaeus, 1767)

Mytilus discors: Linnaeus, 1767: 1159
Modiolaria discors: G. O. Sars. 1878:29; Дерюгин, 1928: 297; Месяцев, 1931: 67; Горбунов, 1952: 232, таб. I, фиг. 1, 2[1]
Musculus (Musculus) discors: Bernard, 1979:27, fig. 36, 39; Bernard, 1983; Кафанов, 1991: 25
Musculus discors: Филатова, 1948: 429, табл. 108, рис. 8; Скарлато, 1981: 225, рис. 122, Наумов и др., 1987: 222, рис. 131; Наумов, Федяков, 1994: 56; Coan et al., 2000: 168, pl. 25; Galkin, Voronkov, 2001: 111

Диагноз (*атлас, таблица II, 2*).

Раковина вытянутая, темно-оливковая или коричневая, равностворчатая, неравносторонняя, перламутровая.

J_1=0.672 ± 0.005; J_3=0.689 ± 0.007 (Наумов и др., 1987). l= –0.01 + 1.54h; h = 1.12 + 1.30b (Наумов, Федяков, 1985). Аллометрическая зависимость веса тела от длины раковины $W = 0.00027L^{2.69}$ (Максимович, 1978, *б*). Максимальные размеры в Белом море: 31.1 × 15.8 × 11.6 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные, смещены вперед.

Периостракум блестящий. Поверхность створок поделена на три поля: переднее, среднее и заднее. Переднее поле равномерно покрыто радиальными ребрышками, среднее – гладкое; заднее, отделенное от среднего складкой, гладкое или покрыто радиальной исчерченностью.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент наружный, погруженный.

Зубы замка отсутствуют. Края створок в области переднего и заднего полей зазубрены.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток заднего мускула-замыкателя округлый, переднего — вытянут вдоль края раковины. Передний аддуктор меньше заднего и сильно сдвинут к переднему краю створок.

Палеонтологические находки. Известен с плейстоцена (Bernard, 1983) или даже с плиоцена (Coan et al., 2000). В отложениях Белого моря не отмечен.

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен во всех северных морях России, море Бофорта, у берегов Гренландии. В Атлантическом океане расселяется на юг до Мадейры и о-вов Зеленого Мыса и до пролива Лонг-Айленд, в Тихом океане – до зал. Петра Великого и зал. Пьюджет-Саунд.

У К. М. Дерюгина (1928), как и большинство других мелководных видов, не отмечен. По материалам БентБоМ (встречен на 23 станциях) и коллекций ЗИН РАН (20 проб) в Белом море встречается в Кандалакшском, Онежском, Двинском и Мезенском заливах, а также на границе Горла и Бассейна (*см. приложение 1, 8*). То обстоятельство, что в Горле этот вид до сих пор не обнаружен, возможно, указывает на разобщенность его поселений во внутренних частях моря и в Мезенском заливе.

Основные экологические особенности. Стенотермный умеренно тепловодный, относительно эврибатный, стенотопный, обитающий на талломах макрофитов вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 0 до 98 м при температуре от –1.2 до 13.2°С и солености от 25.4 до 29.0‰, в основном на или-

[1] Эти рисунки иллюстрируют разницу скульптуры периостракума заднего поля раковины у двух подвидов этого вида.

стых (23% находок), каменистых (38% находок) и смешанных (23% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 2.721 ± 1.231 г/м^2, а средняя плотность поселения – 89.7 ± 31.2 экз./м^2.

Встречается на слоевищах видов рода *Fucus*, реже в ризоидах *Laminaria*, иногда на нитчатках или непосредственно на грунте (Русанова, 1963).

По материалам БентБоМ максимальные биомасса (1.720 г/м^2) и плотность поселения (360 экз./м^2) встречены у мыса Никодимского на глубине 5 м на каменистом грунте при температуре 4.5°С солености 26.9‰ в биоценозе Phycodrys (табл. 37).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы и плотности поселения наблюдаются на глубинах порядка 10-20 м, а наиболее крупные в среднем экземпляры были обнаружены на глубине 20-40 м (рис. 102).

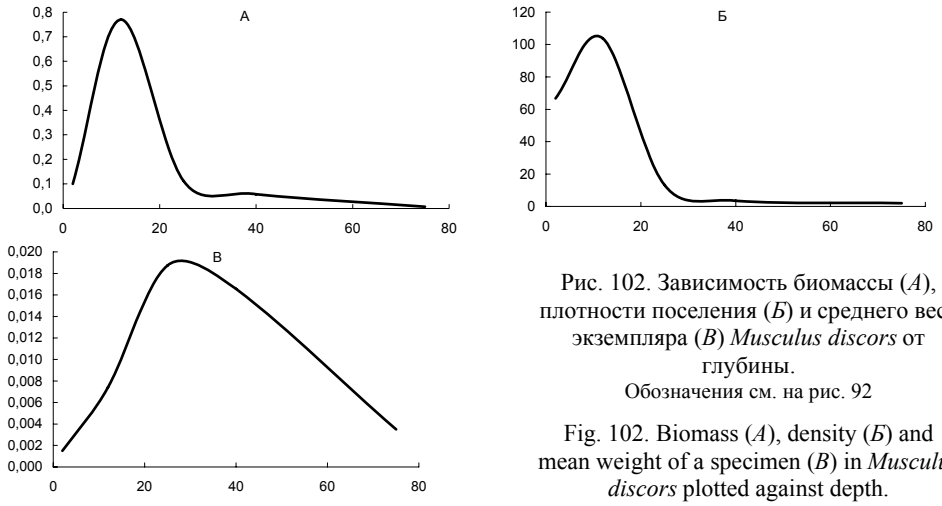


Рис. 102. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Musculus discors* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 102. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Musculus discors* plotted against depth.
For legend see fig. 92

В Онежском заливе при обследовании 8 экз. этого вида, в мантийной полости 5 из них был обнаружен симбиотический бокоплав *Metopa glacialis* (Krøyer) (Марченков, 1997).

Фильтрующий сестонофаг. Прикрепляется к талломам, часто деформируя слоевище, и ризоидам макрофитов биссусом, из нитей которого строит гнездо, в которое самки откладывают кладки в виде белых закрученных шнуров (Матвеева, 1975, 1979). Может встречаться и на листьях *Zostera marina* (Rasmussen, 1973). Половой зрелости достигает на 1–2 году жизни.

Нерест растянут. Максимум его приходится на летние месяцы. Слизистые кладки с развивающимися яйцами в гнездах моллюсков встречаются во все сезоны года. Диаметр зрелых яиц 300÷360 мкм (Кауфман, 1977) или 250 мкм (Матвеева, 1979). Развитие без пелагической личинки (Матвеева, 1975, 1979), зародышевая раковина имеет длину около 500 мкм (Наумов и др., 1987).

Продолжительность жизни в Белом море – 3÷4 года (Максимович, 1980).

Musculus corrugatus (Stimpson, 1851)

Mytilus corrugatus: Stimpson, 1851: 12
Modiolaria corrugata: G. O. Sars, 1878: 30, tab. 19, fig. 2; Герценштейн, 1885: 645; Knipowitsch, 1902: 399; Дерюгин, 1928: 297; Месяцев, 1931: 66; Горбунов, 1952: 235, таб. I, фиг. 4, 5
Musculus (Musculus) corrugatus: Bernard, 1979: 26, fig. 35; Кафанов, 1991: 25
Musculus corrugatus: Филатова, 1948: 429, табл. 108, рис. 6; Ушаков, 1953: 262; Lubinsky, 1980: 25, pl. 4, fig. 7-10; Скарлато, 1981: 227, рис. 123; Наумов и др., 1987: 222, рис. 132; Наумов, Федяков, 1994: 56; Galkin, Voronkov, 2001: 111

Диагноз (*атлас, таблица II, 3*).

Раковина вытянутая, темно-оливковая или коричневая, равностворчатая, неравносторонняя, перламутровая.

J_1=0.708 ± 0.008; J_3=0.779 ± 0.010 (Наумов и др., 1987). l= –0.20 + 1.44h; h = 0.82 + 0.98b (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: 8.4 × 5.7 × 4.5 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные, смещены вперед.

Периостракум блестящий. Поверхность створок поделена на три поля: переднее, среднее и заднее. Переднее поле равномерно покрыто радиальными ребрышками, среднее, кроме линий, нарастания несет микроскопические концентрические морщинки. Заднее поле, отделенное от среднего четкой складкой, всегда орнаментировано ясной радиальной исчерченностью.

Лунка и щиток неограниченны.

Лигамент наружный, погруженный.

Зубы замка отсутствуют. Края створок в области переднего и заднего нолей зазубрены.

Мантийная линия без синуса.

Отпечатки мускулов-замыкателей округлые, передний аддуктор значительно меньше заднего и сильно сдвинут к переднему краю створок.

Палеонтологические находки. Известен с плейстоцена (Скарлато, 1981), в отложениях Белого моря – с субатлантики (Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен во всех северных морях России, море Бофорта, у берегов Гренландии, Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до мыса Хаттерас, в Тихом океане – до зал. Петра Великого и зал. Пьюджет-Саунд.

По материалам БентБоМ (встречен на 11 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 8 станциях) и коллекций ЗИН РАН (7 пробы) в Белом море это – относительно нечастый вид. Наибольшее количество находок приурочено к Двинскому заливу и прилегающим к нему участкам Бассейна. Обнаружен повсеместно, кроме центральных глубоководных частей Бассейна, Мезенского залива и Горла. Впрочем, по данным К. М. Дерюгина (1928) встречен на обеих границах этого пролива (*см. приложение 1, 9*). Для более подробного обсуждения особенностей распространения этого вида в Белом море данных недостаточно.

Основные экологические особенности. Относительно эвритопный, стенобатный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 10 до 240 м при температуре от –1.5 до 10.0°С и солености от 20.2 до 28.8‰, в основном на илистых (50% находок) и смешанных (40% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 0.303 ± 0.066г/м^2, а средняя плотность поселения – 5.1 ± 1.0 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальная биомасса (0.748 г/м^2 при плотности поселения 4 экз./м^2) встречена на траверзе д. Кузомени на глубине 75 м на илистом грунте

при температуре –0.8°С в биоценозе Ophiacantha bidentata (табл. 38). Максимальная плотность поселения (12 экз./м^2 при биомассе 0.356 г/м^2) отмечена в Онежском заливе на глубине 10 м на илистом грунте в сообществе Yoldia hyperborea (табл. 31).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы наблюдаются на глубине около 80 м, а плотность поселения максимальна на 20-метровой глубине и минимальна приблизительно на 40 м. На этой последней глубине были обнаружены наиболее крупные в среднем экземпляры (рис. 103, *А, Б, В*).

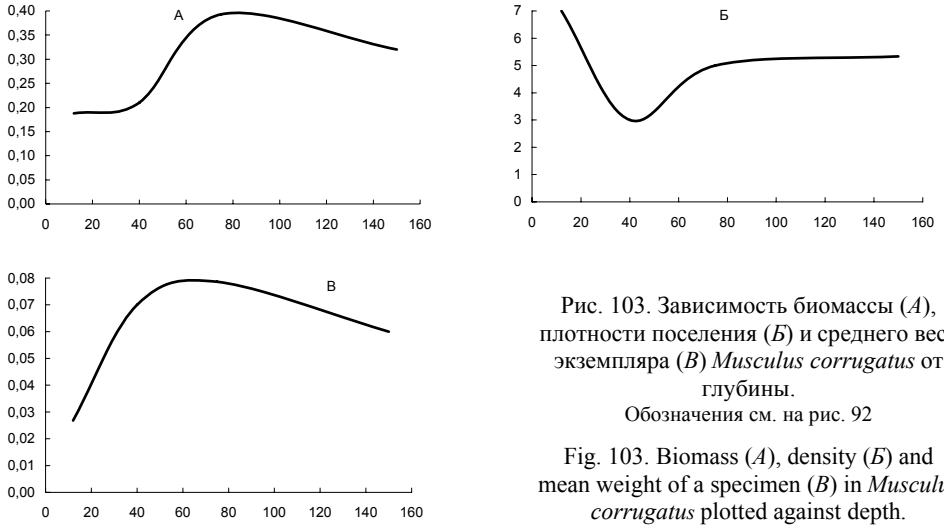


Рис. 103. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Musculus corrugatus* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 103. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Musculus corrugatus* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Фильтрующий сестонофаг.

Зародышевая раковина имеет длину около 900 мкм (Наумов и др., 1987).

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна.

Musculus laevigatus (Gray, 1824)

Modiola laevigata: Gray, 1824: 244
Modiolaria laevigata: Герценштейн, 1885: 644
Modiolaria discors (partim)*:* Месяцев, 1931: 67-68; Горбунов, 1952: 232; Bernard, 1979: 27
Modiolaria discors laevigata: Дерюгин, 1928: 297; Горбунов, 1952: 232
Musculus (*Musculus*) *laevigatus:* Кафанов, 1991: 25
laevigatus: Dall, 1919: 5A; Филатова, 1948: 429, табл. 108, рис. 7; Ушаков, 1953: 262; Скарлато, 1981: 229, рис. 127-129; Наумов и др., 1987: 223, рис. 133; Наумов, Федяков, 1994: 56; Galkin, Voronkov, 2001: 111

Диагноз (*атлас, таблица II, 4*).

Раковина вытянутая, светло-оливковая, или светло-коричневая, или зеленая, с возрастом темнеет, равностворчатая, неравносторонняя, перламутровая.

$J_1 = 0.633 + 0.008$; $J_3 = 0.651 \pm 0.005$ (Наумов и др., 1987). $l = 0.40 + 1.52h$; $h = 0.93 + 1.36b$ (Наумов, Федяков, 1985). Аллометрическая зависимость веса тела от длины раковины $W = 0.00027L^{2.69}$ (Максимович, 1978*б*). Максимальные размеры в Белом море: 35.9 × 28.5 × 12.0 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные, смещены вперед.

Периостракум блестящий. Поверхность створок поделена на три поля: переднее, среднее и заднее. Переднее поле равномерно покрыто радиальными ребрышками; среднее – гладкое; заднее, отделенное от среднего складкой, гладкое или покрыто тонкой радиальной исчерченностью.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент наружный, погруженный.

Зубы замка отсутствуют. Края створок в области переднего и заднего полей зазубрены.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток заднего мускула-замыкателя округлый, переднего — вытянут вдоль края раковины. Передний аддуктор значительно меньше заднего и сильно сдвинут к переднему краю створок.

Ф. Бернард (Bernard, 1979), ссылаясь на работу А. С. Енсена (Jensen, 1912), указавшего, что между *Musculus discors* и *M. laevigatus* имеются переходные формы, сводит эти виды в синоним. Действительно, обе формы крайне сходны как по конхиологическим признакам, так и по экологическим особенностям. Регрессионный анализ пропорций раковины не выявляет различий между этими видами (*см. главу 2*), однако по габитуальным индексам они вполне достоверно различаются (*см. диагнозы обоих видов*). На беломорском материале наблюдаются также устойчивые различия в относительной величине переднего поля и в числе и размерах на них радиальных ребрышек; кроме того, митилизация раковины *M. laevigatus* выражена ярче. Названные конхиологические признаки значительно надежнее пропорций раковины, по которым невозможно различить даже такие виды, как *Modiolus modiolus* и *Mytilus edulis* (*см. главу 2*), поэтому с мнением Ф. Бернарда нельзя согласиться.

Палеонтологические находки. Известен с плейстоцена (Скарлато, 1981), в отложениях Белого моря – с суббореального времени (Невесский и др., 1977; Говберг, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен во всех северных морях России, море Бофорта, у берегов Баффиновой Земли, Гренландии, Исландии, Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до Бискайского залива и штата Нью-Йорк, в Тихом океане – до зал. Посьета и зал. Пьюджет-Саунд.

По материалам БентБоМ (встречен на 36 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 2 станциях) и коллекций ЗИН РАН (39 проб) в Белом море распространен повсеместно за исключением Кандалакшского желоба (*см. приложение 1, 10*). Единственная находка в этом районе (данные К. М. Дерюгина 1928), скорее всего, объясняется либо ошибкой в определении, что маловероятно, либо сносом в этот район льдами или плавающими оторванными от субстрата литоральными фукоидами. В Двинском заливе редок. В Онежском заливе по данным

Л. А. Кудерского (1961) встречен только в северной его части. Это неплохо согласуется и с нашими данными.

Основные экологические особенности. Стенотермный умеренно тепловодный, эврибатный, эвритопный вид, поселяющийся на любом виде субстрата (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 2 до 70 м при температуре от –0.9 до 11.8°С и солености от 18.2 до 27.9‰, в основном на илистых (27% находок) и смешанных (33% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 2.811 ± 1.457 г/м^2, а средняя плотность поселения – 27.7 ± 12.5 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальные биомасса (1.920 г/м^2) и плотность поселения (400 экз./м^2) встречены у мыса Никодимского на глубине 5 м на каменистом грунте при температуре 4.5°С солености 26.9‰ в биоценозе Phycodrys (табл. 37).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы наблюдаются на глубине порядка 20–30 м, там же встречены и самые крупные в среднем экземпляры. Максимальная плотность поселения обнаружена на глубине около 20 м (рис. 104, *А, Б, В*).

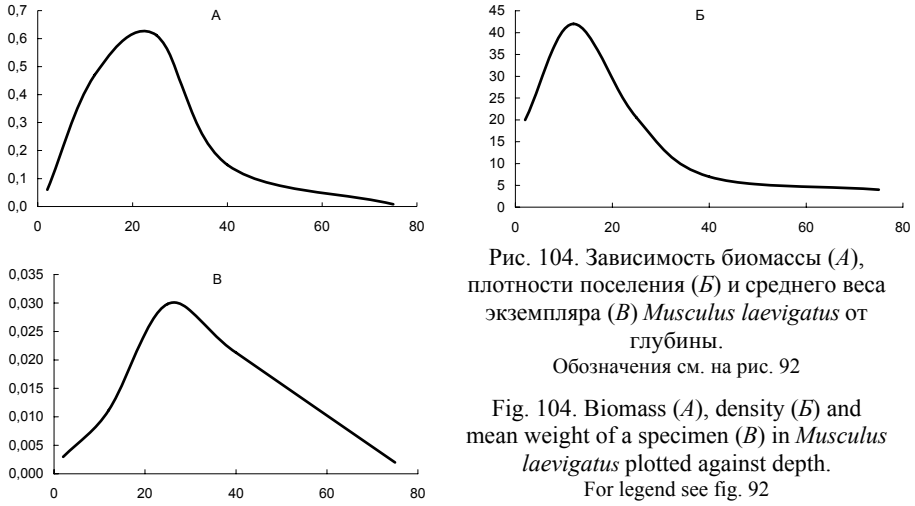


Рис. 104. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Musculus laevigatus* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 104. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Musculus laevigatus* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Этот вид служит первым промежуточным хозяином трематоды *Prosorhynhcus squamatus* Odhner, 1905, приводящим к его паразитарной кастрации. Экстенсивность заражения достигает 20%. Встречаются в нем и метацеркарии *Gymnophallus deliciosus* (Зеликман, 1966).

Фильтрующий сестонофаг. Половой зрелости достигает на первом году жизни (Максимович, 1980). Прикрепляется к талломам видов рода *Laminaria*, реже *Fucus*, часто деформируя слоевище, биссусом, из нитей которого строит гнездо, куда самки откладывают кладки в виде белых закрученных шнуров (Матвеева, 1975, 1979). Гнезда из биссуса строит на талломах. Иногда (но чаще, чем *Musculus discors*) встречается на нитчатках и просто на грунте.

Нерест происходит летом. Диаметр зрелых яиц 300÷360 мкм (Кауфман, 1977) или 250 мкм (Матвеева, 1979). Слизистые кладки внутри гнезда встречаются в течение всего года. Развитие без пелагической личинки. Зародышевая раковина имеет длину около 750 мкм.

Продолжительность жизни в Белом море – 2÷3 года (Максимович, 1980).

Musculus niger (Gray, 1824)

Modiola nigra: Gray, 1824: 244
Modiolaria nigra: G. O. Sars, 1878: 31; Герценштейн, 1885: 645; Knipowitsch, 1902: 399; Дерюгин, 1928: 298; Месяцев, 1931: 65; Горбунов, 1952: 231
Modiolaria nigra bullata: Дерюгин, 1928: 298, табл. 4, рис. 3, 4
Musculus discrepans: Филатова, 1948: 430, табл. 108, рис. 9
Musculus (Musculus) niger: Bernard, 1979: 27, fig. 37; Bernard, 1983: 20; Кафанов, 1991: 26
Musculus nigra: Ушаков, 1953: 263
Musculus niger: Скарлато, 1981: 231, рис. 131-133. Наумов и др., 1987: 224, рис. 134; Coan et al., 2000: 169, pl. 25; Galkin, Voronkov, 2001: 111

Диагноз (*атлас, таблица II, 5*).

Раковина вытянутая, темно-оливковая до черной, равностворчатая, неравносторонняя, перламутровая.

$J_1 = 0.592 \pm 0.007$; $J_3 = 0.627 \pm 0.006$ (Наумов и др., 1987). $l = -1.99 + 1.94h$; $h = 0.10 + 1.62b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: $37.3 \times 16.7 \times 12.1$ мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные, смещены вперед больше, чем у других видов рода.

Периостракум блестящий. Поверхность створок поделена на три поля: переднее, среднее и заднее. Переднее поле равномерно покрыто радиальными ребрышками; среднее, по крайней мере в области макушек, покрыто микроскопическими концентрическими морщинками; заднее, неясно отделенное от среднего, несет тонкую (тоньше, чем у других видов рода) радиальную исчерченность, ослабевающую по направлению кпереди.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент наружный, погруженный.

Зубы замка отсутствуют. Края створок в области переднего и заднего полей зазубрены.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток заднего аддуктора овальный, ориентирован вертикально, значительно больше отпечатка переднего. Разница в размерах мускулов-замыкателей больше, чем у других видов рода.

Палеонтологические находки. Известен с миоцена (Coan et al., 2000), в отложениях Белого моря – с суббореального времени (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен во всех северных морях России, море Бофорта, у берегов Гренландии, Исландии, Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до Северного моря и мыса Хаттерас, в Тихом океане – до зал. Петра Великого и зал. Пьюджет-Саунд.

По материалам БентБоМ (встречен на 24 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 23 станциях) и коллекций ЗИН РАН (30 пробы) в Белом море обнаружен повсеместно, кроме кутовой части Онежского залива и северной части Горла. Возможно, это указывает на разобщенность поселений этого вида во внутренних частях моря и в Мезенском заливе (*см. приложение 1, 11*).

Основные экологические особенности. Стенотермный умеренно тепловодный, относительно стенобатный, эвритопный вид, обитающий на илистых, песчаных и каменистых грунтах (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 6 до 180 м при температуре от –0.1 до 13.0°С и солености от 23.0 до 28.0‰, в основном на илистых (38% находок) и смешанных (38% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 4.437 ± 1.477 г/м^2, а средняя плотность поселения – 32.5 ± 17.5 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальная биомасса (16.560 г/м^2 при плотности поселения 24 экз./м^2) обнаружена в Западной Соловецкой салме на глубине 20 м на

песчаном грунте при температуре 8.4°С в сообществе Modiolus modiolus (табл. 36). Наибольшая плотность поселения (391 экз./м^2) встречена в Кандалакшском желобе на глубине 180 м на илистом грунте при температуре около 0°С солености около 28‰ в биоценозе Portlandia arctica (табл. 39).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы и наиболее крупные в среднем экземпляры встречены на глубинах около 40 м, в то время как плотность поселения этого вида крайне низка до глубины приблизительно 60 м, а с дальнейшим увеличением глубины начинает быстро расти (рис. 105, *А, Б, В*).

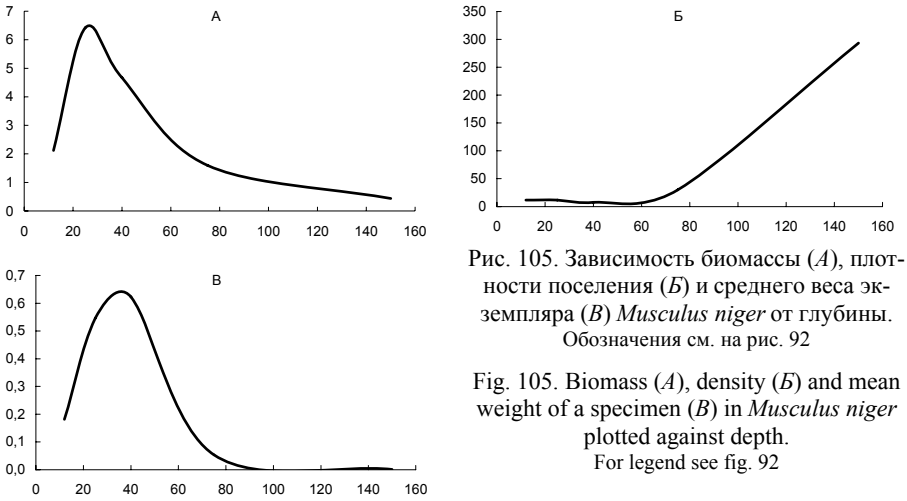


Рис. 105. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Musculus niger* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 105. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Musculus niger* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Фильтрующий сестонофаг. Строит гнезда из биссуса и алевро-пелитовых частиц грунта.

Сроки и способ размножения неизвестны. Зародышевая раковина имеет длину около 900 мкм (Наумов и др., 1987).

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна.

Подсемейство **MODIOLINAE** Keen, 1958

Род ***MODIOLUS*** Lamarck, 1799

Modiolus modiolus (Linnaeus, 1758)

Mytilus modiolus: Linnaeus, 1758: 706: G. O. Sars, 1878: 27; Герценштейн, 1885: 643
Modiola modiolus: Gould, 1841: 123; Дерюгин, 1928: 297; Месяцев, 1931: 64
Modiolus (Modiolus) modiolus: Bernard, 1983: 19; Coan et al., 2000: 185, pl. 30; Кафанов, 1991: 24
Modiolus modiolus: La Rocque, 1853:40; Филатова, 1948: 428, табл. 108, рис. 5; Ушаков, 1953: 262; Скарлато, 1981: 238, рис. 138; Наумов и др., 1987: 222, рис. 131; Galkin, Voronkov, 2001: 111

Диагноз (*атлас, таблица III, 1*).

Раковина заметно митилизована, вытянутая, оливковая, коричневая или черная, равностворчатая, неравносторонняя, перламутровая. Задняя часть раковины вытянута и равномерно закруглена, передняя лишь слегка выдается впереди макушек.

$J_1 = 0.526 \pm 0.004$; $J_3 = 0.755 \pm 0.006$ (Наумов и др., 1987). $l = -3.09 + 2.05h$; $h = 3.91 + 1.10b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: $115.0 \times 57.3 \times 43.4$ мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные, сильно смещены вперед.

Периостракум блестящий, гладкий, в задней части раковины образует многочисленные более или менее длинные щетинковидные волоски, часто выступающие за задний конец раковины. С возрастом длинные волосовидные окончания выростов периостракума, как правило, отпадают, и поверхность раковины делается бархатистой или совершенно лысой.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент наружный, погруженный.

Зубы замка отсутствуют.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток переднего аддуктора вытянут, ориентирован параллельно верхнему заднему краю раковины. Отпечаток заднего мускула-замыкателя овально-треугольный, суженной частью направлен в сторону переднего края раковины.

Палеонтологические находки. Известен с плиоцена (Coan et al., 2000), в отложениях Белого моря – с субатлантической фазы (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный субтропическо-амфибореальный вид. Встречен в морях Баренцевом, Белом, Чукотском, Бофорта, у берегов Гренландии и Исландии. В Атлантическом океане расселяется на юг до Бискайского залива, в Тихом океане – до Охотского моря и Сан-Педро.

По материалам БентБоМ (встречен на 26 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 6 станциях) и коллекций ЗИН РАН (45 проб) в Белом море встречается обнаружен повсеместно, кроме центральных глубоководных частей Кандалакшского желоба. В Двинском заливе встречен всего однажды. Особенно многочисленные находки этого вида приурочены к Онежскому заливу и району о-ва Жижгинского (*см. приложение 1, 12*). По данным Л. А. Кудерского (1961) в куту Онежского залива не встречен. Из доступных мне данных только одна проба с этим видом, хранящаяся в фондовой коллекции ЗИН РАН, взята в этой части Белого моря, что подтверждает результаты указанного автора.

Основные экологические особенности. Стенотермный умеренно тепловодный, относительно стенобатный, стенотопный, предпочитающий жесткие грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 8 до 140 м при температуре от –1.2 до 8.7°С и солености от 25.4 до 30.1‰, особой приуроченности к определенному типу грунта не обнаружено. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 712.719 ± 247.4756 г/м^2, а средняя плотность поселения – 59.3 ± 15.6 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальная биомасса (5420.450 г/м^2 при плотности поселения 175 экз./м^2) встречена возле о-ва Большая Муксалма на глубине 10 м на гравийно-галечном грунте в сообществе Modiolus modiolus (табл. 40). Максимальная плотность поселения (276 экз./м^2 при биомассе 3760 г/м^2) обнаружена на заиленном песчано-гравийном грунте в том же биоценозе в Западной Соловецкой салме на глубине 30 м (табл. 41).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы и плотности поселения наблюдаются около 30 м, а средние размеры относительно равномерно снижаются с ростом глубины (рис. 106, *А, Б, В*).

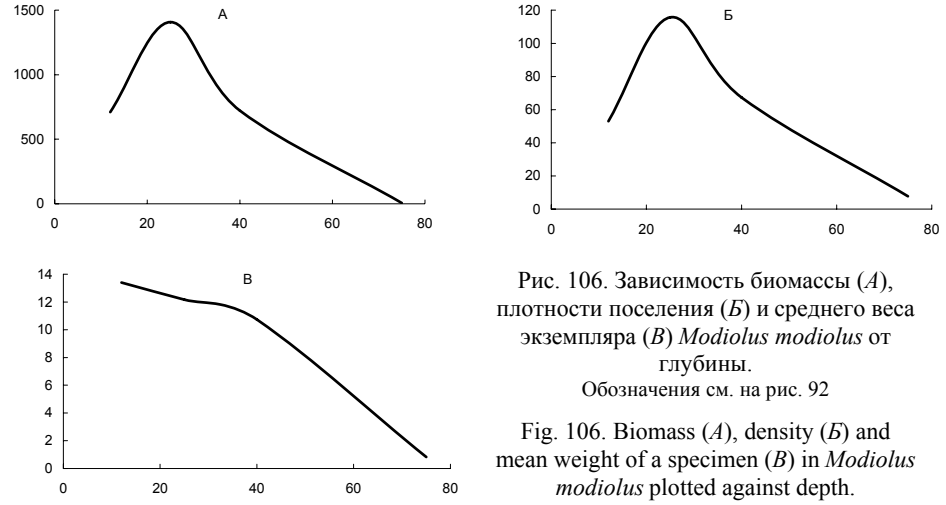


Рис. 106. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Modiolus modiolus* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 106. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Modiolus modiolus* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Этот вид служит вторым промежуточным хозяином для трематоды C*ercaria parvicaudata* Stunkard et Shom (Чубрик, 1966), метацеркирии которой инцистируются в печени моллюсков. Первым промежуточным хозяином этого сосальщика служат виды рода *Littorina*, а окончательным, по-видимому, чайки (Галактионов, устное сообщение).

Фильтрующий сестонофаг. Прикрепляется биссусом к гравию, склеивая его частицы в довольно плотные конгломераты. В Кандалакшском заливе встречается преимущественно внутри ризоидов *Laminaria* или среди зарослей багрянок. Раковина половозрелых экземпляров часто обрастает различными мшанками и *Verruca stroemia* (около 90% раковин), видами рода *Heteranomia* (50%), *Balanus crenatus,* различными асцидиями, гидроидами, губками и *Chitinopoma fabricil* (30%), видами рода *Spirorbis* (20%), корковыми водорослями и др. (Наумов, Федяков, 1985*б*). (Подробнее об обрастаниях этого вида *см. выше, глава 6*).

Половой зрелости достигает при длине раковины 21–24 мм. Диаметр зрелых яиц 100-110 мкм; нерест происходит с середины июня по сентябрь; личинки встречаются в планктоне с июня по ноябрь (Flyachinskaya, Naumov, 2003). Зародышевая раковина имеет длину около 300 мкм (наши данные). Соотношение полов 1:1.

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна. По данным В. Н. Золотарева (1989) для материала из Японского моря она составляет 61 год. Н. А. Энуор с соавторами (Anwar et al., 1990) для популяций из Северного и Ирландского морей приводят предельный возраст в 45÷50 лет.

Род ***DACRYDIUM*** Torell, 1859

Dacrydium vitreum (Møller, 1842).

Modiola vitrea: Møller, 1842: 92
Dacrydium (Dacrydium) vitreum: Bernard, 1979: 26, fig. 34, 38; Bernard, 1983: 19; Кафанов, 1991: 22; Coan et al., 2000: 176, pl. 27
Dacrydium vitreum: G. O. Sars, 1878: 28, tab. 3, fig. 2; Герценштейн, 1885: 644; Дерюгин, 1928: 297; Месяцев, 1931: 69; Филатова, 1948: 430, табл. 108, рис. 10; Lubinsky, 1980: 25, pl. 4, fig. 3; Скарлато, 1981: 242, рис. 62, 141; Наумов и др., 1987: 225, рис. 136; Наумов, Федяков, 1994: 56; Galkin, Voronkov, 2001: 111

Диагноз (*атлас, таблица III, 2*).

Раковина заметно митилизована, овально-треугольная, бесцветная, полупрозрачная, равностворчатая, неравносторонняя. Перламутровый слой тонкий, выражен очень слабо.

$J_1 = 0.758 + 0.003$; $J_3 = 0.740 \pm 0.006$ (Наумов и др., 1987). $l = -0.49 + 1.49h$; $h = 0.96 + 0.90b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: 7.2 × 5.0 × 4.3 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные, сильно смещены вперед.

Периостракум гладкий, блестящий, иризирующий.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент внутренний. Хондрофора нет. Края створок позади лигамента усилены валиками, впереди лигамента подобный валик расположен на внутренней поверхности раковины и направлен вниз и назад.

Замок дизодонтный. Настоящие зубы отсутствуют, но замочная площадка впереди и позади лигамента покрыта тонкой поперечной насечкой.

Мантийная линия без синуса, плохо заметна.

Отпечаток переднего аддуктора узкий, вытянут вдоль переднего края раковины расположен дистальнее описанного выше переднего валика; отпечаток заднего аддуктора продолговатый, слабо выражен.

Палеонтологические находки. Известен с плейстоцена (Скарлато, 1981), в отложениях Белого моря – с субатлантики (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид[1]. Встречен во всех северных морях России, кроме Чукотского, у берегов Баффиновой Земли, Гренландии, Исландии и Шпицбергена. В Атлантическом океане расселяется на юг до Азорских островов и Мексиканского залива, в Тихом океане – до Японского моря.

По материалам БентБоМ (встречен на 48 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 19 станциях) и коллекций ЗИН РАН (30 проб) в Белом море обнаружен повсеместно, за исключением центральной и кутовой части Онежского залива (что согласуется с данными Л. А. Кудерского, 1961), Горла и Мезенского залива. В остальных частях моря нередок (*см. приложение 1, 13*). Отсутствие находок в Горле дает возможность предполагать, что беломорские поселения этого вида изолированы от баренцевоморских.

Основные экологические особенности. Эвритермный умеренно тепловодный, относительно стенобатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 7 до 325 м при температуре от –1.5 до 12.8°С и солености от 20.2 до 29.6‰, в основном на илистых (61% находок) и смешанных (33% находок) грунтах.

[1] В. В. Федяков (1986) называет этот вид *субтропическо-арктическим*, но делает оговорку, что, возможно, последующие исследования позволят разбить этот вид на несколько новых с более узкими ареалами.

Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 0.230 ± 0.059 г/м^2, а средняя плотность поселения – 30.4 ± 8.2 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальные биомасса (1.7 г/м^2) и плотность поселения (204 экз./м^2) отмечены у Терского берега в Бассейне на смешанном грунте на глубине 37 м в биоценозе Hemithyris psittacea при температуре 0.9°С и солености 27.6‰ (табл. 42). Л. А. Зенкевич (1927) отмечает поселения этого вида с биомассой до 2.6 г/м^2 и плотностью поселения до 230 экз./м^2.

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы и плотности поселения, а также наиболее крупные в среднем экземпляры наблюдаются на глубине около 50 м (рис. 107, *А, Б, В*).

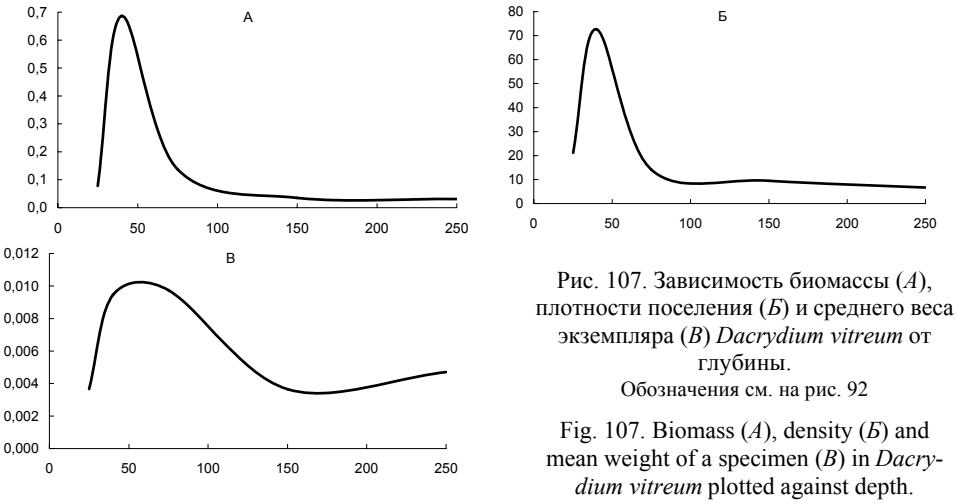


Рис. 107. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Dacrydium vitreum* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 107. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Dacrydium vitreum* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Фильтрующий сестонофаг. Прикрепляется к конгломерату из илистых частиц, склеенных с помощью биссуса.

Зародышевая раковина имеет длину около 500 мкм (Наумов и др., 1987).

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна.

Подсемейство **MYTILINAE** Rafinesque, 1815

Род *MYTILUS* Linnaeus, 1758

Mytilus edulis Linnaeus, 1758[1]

Mytilus edulis: Linnaeus, 1758: 705; G. O. Sars, 1878: 27; Герценштейн, 1885: 643; Дерюгин, 1928: 296; Месяцев, 1931: 63; Филатова, 1948: 428, табл. 108, рис. 4; Горбунов, 1952: 236; Скарлато, 1981: 244, рис. 142. Наумов и др., 1987: 226, рис. 137; Coan et al., 2000: 159, pl. 23; Galkin, Voronkov, 2001:111
Mytilus (Mytilus) edulis edulis: Скарлато, 1981: 244, рис. 142
Mytilus (Mytilus) edulis: Bernard, 1983: 18
Mytilus fdulis: Федоров, 1987: 1
Mytilus trossulus: Золотарев, Шурова, 1997: 26 (part.)

Диагноз (*атлас, таблица III, 3*).

Раковина полностью митилизована, округло-треугольная, темно-оливковая, темно-коричневая, чаще черная, иногда с чередующимися темными и светлыми радиальными полосами, равностворчатая, неравносторонняя, перламутровая. Задний конец раковины равномерно закруглен.

$J_1 = 0.552 \pm 0.004$; $J_3 = 0.707 \pm 0.006$ (Наумов и др., 1987). $l = -0.14 + 1.85h$; $h = 2.44 + 1.49b$ (Наумов, Федяков, 1985). Аллометрическая зависимость веса тела от длины раковины $W = 0.00009L^{3.04}$ (Максимович, 1978*б*). А. А. Сухотин (1989) приводит несколько другое уравнение: $W = 0.00010L^{2.96}$, однако различия коэффициентов не выходят за пределы ошибки наблюдения. Максимальные размеры в Белом море: $77.7 \times 36.5 \times 28.8$ мм^2 (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные, совпадают с передним концом раковины.

Периостракум блестящий, гладкий, покрыт только линиями нарастания. Иногда имеются редкие неясные радиальные лучи. У молодых особей на задней части раковины иногда могут развиваться тонкие короткие волоски, совершенно исчезающие у взрослых. Их следует отличать от коротких биссусных нитей, которые молодые экземпляры весьма часто прикрепляют к задней части своей раковины.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент наружный, погруженный.

Зубы замка отсутствуют. На переднем нижнем краю раковины имеется несколько хорошо заметных зубчиков.

Мантийная линия без синуса. На вентральной части внутренней поверхности раковины видны отпечатки отдельных мантийных мускулов.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя вытянут в горизонтальном направлении, над ним кзади и кверху от макушки имеется след прикрепления переднего ретрактора ноги. Отпечаток заднего аддуктора округлый, значительно крупнее переднего. Спереди к нему примыкает вытянутый в горизонтальном направлении отпечаток заднего ретрактора ноги. По длине он вдвое превышает диаметр аддуктора.

Особи, обитающие на литорали и в сублиторали, различаются по форме раковины. В сублиторали Онежского залива встречаются мидии с высокой уплощенной раковиной и прямым нижним краем ($J_1 = 0.590 \pm 0.009$; $J_3 = 0.671 \pm 0.009$). В сублиторали Кандалакшского залива обитают особи с сильно вздутой раковиной, резкими линиями нарастания, имеющими вид ребер, часто с вогнутым нижним краем

[1] Возможно, было бы правильно считать, что североатлантические мидии относятся к подвиду *Mytilus edulis edulis* Linnaeus, 1758, а тихоокеанские – к *M. edulis trossulus* Gould, 1851, однако, на наш взгляд, для такого утверждения требуются дополнительные исследования.

[2] Мидии, растущие в условиях марикультуры, могут достигать и бóльших размеров, однако в настоящей работе рассматриваются только моллюски, встречающиеся в природных поселениях.

($J_1 = 0.571 \pm 0.014$; $J_3 = 0.779 \pm 0.021$). Моллюски на литорали и в сублиторали Двинского залива отличаются относительно вытянутой раковиной с сильно варьирующей выпуклостью створок, часто неоднотонные ($J_1 = 0.531 \pm 0.006$; $J_3 = 0.708 \pm 0.024$). В сублиторали эстуарных районов и на старых заиленных сублиторальных банках мидии имеют еще более вытянутые раковины, часто с вогнутым нижним краем, практически всегда черные.

Палеонтологические находки. Известен с миоцена (Bernard, 1983), в отложениях Белого моря – с пребореали (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение[1]. Широко распространенный амфибореальный вид. Встречен в морях Баренцевом, Белом, Карском, Чукотском, Бофорта, у берегов Канадского Арктического архипелага и в Гудзоновом заливе. В Атлантическом океане расселяется на юг до Бискайского залива и Южной Каролины, в Тихом океане – до Японского моря.

У К. М. Дерюгина (1928), как и большинство других мелководных видов, не отмечен, за исключением четырех находок на 137, 217, 265 и 102 м. К. М. Дерюгин, ссылаясь на данные Н. М. Книповича, склоняется к мысли, что мидии могут встречаться на такой глубине. Действительно, мне и самому приходилось находить моллюсков этого вида на достаточно больших глубинах в условиях постоянно отрицательных температур, но при этом всегда обнаруживались явные следы их литорального происхождения. Скорее всего, они попадают в подобные места благодаря тому, что льды и шторма отрывают прибрежные фукоиды с друзами мидий и переносят их довольно далеко от исходного местообитания (Бергер, Халаман, личное сообщение). Остатки фукоидов в этих случаях практически всегда можно обнаружить, поэтому я исключаю данные К. М. Дерюгина из рассмотрения распространения мидий в Белом море. По материалам БентБоМ этот вид (встречен на 316 станциях) и коллекций ЗИН РАН (59 пробы) в Белом море встречается повсеместно вдоль берегов во всех местах, где это позволяют грунты, а в Онежском и Мезенском заливах – и до глубины 20–30 м (*см. приложение 1, 14*). Имеющиеся в моем распоряжении материалы хорошо согласуются с данными Л. А. Кудерского (1961).

Основные экологические особенности. Эвритермный тепловодный, относительно стенобатный, эвритопный вид, поселяющийся на любом виде субстрата (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от –2 до 50 м при температуре от 1.0 до 20.3°С и солености от 13.0 до 26.7‰, особой приуроченности к определенному типу грунта не отмечено. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 4884.404 ± 499.219 г/м^2, а средняя плотность поселения – 16079.6 ± 7292.8 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальная биомасса (63600 г/м^2 при плотности поселения 9940 экз./м^2) встречена в губе Падан на глубине 2 м в сообществе Mytilus edulis (табл. 43). Наибольшая плотность поселения (71735 экз./м^2 при биомассе 13148 г/м^2) обнаружена в Западной Ряжковой салме на среднем горизонте литорали на песчаном грунте (табл. 44).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы наблюдаются чуть ниже нуля глубин, максимальная плотность поселения – на глубине около 10–15 м, а самые крупные в среднем экземпляры встречены на глубине 25–30 м (рис. 108, *А, Б, В*).

[1] Не разделяя мнения о том, что тихоокеанская форма представляет собой самостоятельный вид, приводим ареал съедобной мидии, включающий как Атлантику, так и Пацифику.

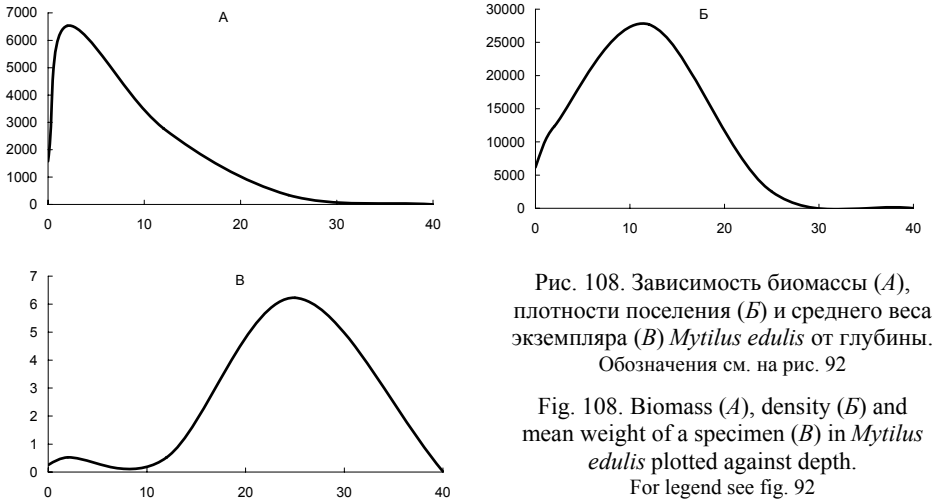


Рис. 108. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Mytilus edulis* от глубины. Обозначения см. на рис. 92

Fig. 108. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Mytilus edulis* plotted against depth. For legend see fig. 92

Mytilus edulis – в основном литоральный и верхне-сублиторальный вид, поэтому неудивительно, что он создает максимальную биомассу при летней температуре около 13°С и солености около 23‰. Приурочен к тонким пескам (рис. 109*, А ,Б, В*).

Раковины половозрелых сублиторальных мидий Онежского залива обрастают различными мшанками (около 90% раковин), *Balanus crenatus* (80%), *Verruca stroemia,* видами рода *Heteranomia* (30%) и др. В сублиторали Кандалакшского залива раковины мидий обрастают в основном *B. crenatus* (Наумов, Федяков, 1985*б*; Наумов, 1990). (Подробнее об обрастаниях этого вида *см. выше, глава 6*).

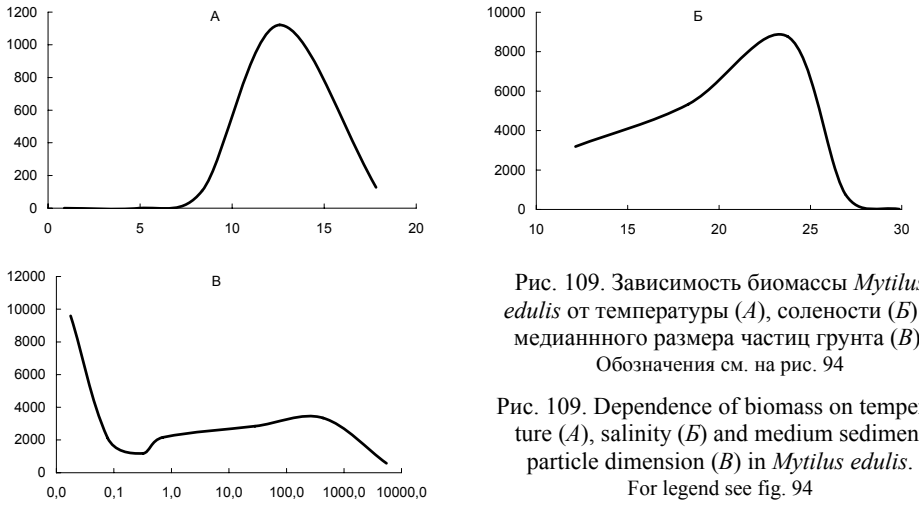


Рис. 109. Зависимость биомассы *Mytilus edulis* от температуры (*А*), солености (*Б*) и медианнного размера частиц грунта (*В*). Обозначения см. на рис. 94

Рис. 109. Dependence of biomass on temperature (*А*), salinity (*Б*) and medium sediment particle dimension (*В*) in *Mytilus edulis*. For legend see fig. 94

Плотные поселения *Mytilus edulis* подробно изучены нами ранее (Луканин и др., 1985, 1986*а*, *б*, 1989, 1990; Буряков, Наумов, 1991; Naumov, Buryakov, 1994). Было показано, что на литорали преобладают относительно стабильные мидиевые банки с гиперболически убывающим демографическим вектором. Что же касается сублито-

рали, то там встречается несколько типов поселений, обладающих различными циклами развития. После оседания спата, которое может происходить в течение одного–двух–трех летних сезонов, формируется молодая банка, лишенная половозрелых особей. Демографический вектор в таком поселении также описывается гиперболой. После достижения мидиями половозрелости оседание спата на банку прекращается (о возможных причинах этого *см. выше, глава 5*), и демографический вектор такого поселения может быть описан колоколообразной кривой с положительной асимметрией. С течением времени модальный класс смещается в сторону старших возрастов, и в конце концов асимметрия демографического вектора становится отрицательной. С этого момента судьба банки может быть различной. Если она развивается в местах с относительно низкой гидродинамической активностью придонного слоя воды, то такое поселение заканчивает цикл своего развития одновременно с гибелью наиболее старых особей. На умирающую банку обычно приходят морские звезды, в норме держащиеся вдоль нижнего края поселения, которые быстро уничтожают оставшихся крупных моллюсков (Луканин и др., 1990)[1]. В дальнейшем на этом месте может снова развиться поселение мидий. В биотопах с высокой гидродинамической активностью придонного слоя вод благоприятные условия для оседания молоди наступают раньше, чем погибнут самые старые моллюски. В этом случае демографический вектор становится бимодальным, а поселение существует на одном и том же месте неограниченно долгий срок.

Беломорские мидии служат первым промежуточным хозяином для трематод *Prosorhynchus squamatus* Odhner, 1905 [окончательный хозяин – европейский керчак *Myoxocephalus scorpius* (Linnaeus, 1758)]. Спороцисты, содержащие церкарий, могут локализоваться в любых органах моллюска и вызывать паразитарную кастрацию. Экстенсивность заражения в Горле может достигать 11%, а в районе Кандалакши она не превышает 5% (Чубрик, 1966, Зеликман, 1966). Для других видов трематод мидии играют роль вторых промежуточных хозяев. Моллюски часто оказываются поражены видами рода *Gymnophalus* (в частности *G. choledochus*), метацеркарии которых локализуются в гонадах и пищеварительной системе и, помимо того, что вызывают некроз тканей, способствуют также образованию жемчуга. Экстенсивность инвазии может достигать 85% (Зеликман, 1966). Столь же часто мидии оказываются вторым промежуточным хозяином трематод рода *Himastla*, поражающих печень и ногу моллюска. Наиболее часто (на литорали до 100%) встречается *H. elongata*. Первый промежуточный хозяин этого паразита – брюхоногие моллюски рода *Littorina*, а окончательный – чайки (Галактионов, устное сообщение). До 80% достигает заражение метацеркариями и цистами *H. militaris* (Rudolphi, 1809) (Зеликман, 1966). Не менее редко (в литоральных поселениях – до 100%) встречается заражение трематодой *Cercaria parvicaudata* (Stunkard et Show), метацеркарии которой инцистируются в печени

[1] Причина нашествия звезд на мидиевую банку, находящуюся на завершающей стадии своего развития, заключается в том, что в плотном поселении тесно расположенные моллюски мешают звезде раскрывать створки раковин. Если же поселение разрежено, то ничто не препятствует питанию хищника. Таким нашествием объяснялся аномальный штормовой выброс морских звезд на Летнем берегу в мае–июне 1990 г. (Буряков, Наумов, 1991; Naumov, Buryakov, 1994). Вдоль всего побережья от Унской губы до траверза дер. Нёнокса в этих местах тянется мощное поселение мидий, расположенное на глубине около от 3 до 5 м. К весне 1990 г. закончился цикл развития мелководной части банки, и на нее в изобилии пришли морские звезды. Начавшиеся в это время весенние шторма способствовали нагону к Летнему берегу вод из кута залива, опресненных стоком Северной Двины (Рыбак, 1971). Способность звезд удерживаться на субстрате снижается с уменьшением солености (Бергер, Наумов, 1996), и часть из них была выброшена сильным штормом на берег.

моллюска. Первый промежуточный хозяин этого паразита – моллюски рода Littorina, а окончательный – по-видимому, чайки (Галактионов, устное сообщение). Несколько реже (не больше, чем у половины мидий) в зараженных популяциях на внешней поверхности раковины и в мантийной полости обнаруживаются адолескарии *Paramonostomum alveatum* (Mehlis, 1846) (Зеликман, 1966; Галактионов, устное сообщение). В печени, ноге, а также на ротовых лопастях мидий встречаются цисты *Psilostomum brevicole* (Creplin, 1829). Максимальная отмеченная экстенсивность заражения составляет 4% (Кулачкова, 1953; Зеликман, 1966; Чубрик, 1966; Кулачкова, Гроздилова, 1982). У 20% мидий на поверхности раковины и у 12% в мантийной полости обнаруживаются цисты трематод семейства Notocotilidae (Зеликман, 1966). Первым промежуточным хозяином этих сосальщиков служит брюхоногий моллюск *Hydrobia ulvae* (Pennant, 1777), а окончательным – обыкновенная гага *Somateria mollissima* и другие утки (Галактионов, устное сообщение).

В других морях среди паразитов мидий отмечены также книдоспоридии, различные инфузории, брюхоногие моллюски и ракообразные, однако на беломорском материале этот вопрос не изучен (Кулачкова, Гроздилова, 1982).

На литорали и в верхней сублиторали до глубины 1.5 м губы Чупа на некоторых плотных поселениях мидий до 30% особей бывает заражено зелеными водорослями рода *Nannochloris*, которые поселяются в мягких тканях, чаще всего – в мантии. Это отрицательно сказывается на функции гонад, приводит к деформации заднего края раковины и служит причиной замедленного роста (Максимович, Чемоданов, 1986).

Mytilus edulis – фильтрующий сестонофаг. Прикрепляется биссусом к грунту, талломам макрофитов или же к раковинам и биссусным нитям других особей. Е. Расмюссен (Rasmussen, 1973) отмечает, что этот вид угнетается в присутствии *Zostera marina*. Аналогичные выводы можно сделать и на основании материалов автора, полученных в ходе исследования многолетней динамики литорального бентоса вблизи ББС ЗИН РАН. На илистых и песчаных субстратах мидии зарываются в грунт на различную глубину в зависимости от плотности поселения.

Половой зрелости достигают на 2–3 году жизни при длине раковины 20–26 мм в сублиторали и 10–15 – на литорали.

Диаметр зрелых яиц 60 мкм (Кауфман, 1977). Нерест – в летние месяцы, максимум его приходится на начало июля (Кузнецов, 1960; Максимович, Шилин, 1991). Половые продукты выметываются в воду. Массовое появление личинок в планктоне отмечено в середине июля. Личиночная стадия продолжается 3–4 недели. Метаморфоз происходит при длине личиночной раковины около 300 мкм; молодь оседает на нитчатках, фукоидах и домиках балянусов у уреза воды (Максимович, Шилин, 1993). Впоследствии молодь мигрирует вверх по литорали и в сублитораль. Взрослые особи не теряют способности к передвижению, хотя темп миграции у них существенно ниже.

Продолжительность жизни на литорали Белого моря по нашим данным – 5÷6 лет, по данным А. А. Сухотина с соавторами (1992) – 12 лет, а по данным В. М. Хайтова и А. М. Николаевой (1999) – 5÷10 лет (средний возраст в поселении). В сублиторали мидии в среднем живут несколько дольше – 10÷15 лет (наши данные) или до 17 лет (Кузнецов, 1960). Отдельные особи доживают до 25–26 лет (Золотарев, 1989) и даже более (наши данные). Сходные данные были получены А. В. Чемодановым и Н. В. Максимовичем (1983) при помощи изучения ацетатных реплик спила раковины: на среднем горизонте литорали – 7 лет, на нижнем горизонте – 9 лет, в сублиторали – 14 лет.

Отряд **PECTINIFORMES** H. Adams et A. Adams, 1857

Подотряд **PECTINOIDEI** H. Adams et A. Adams, 1857

Семейство **PECTINIDAE** Rafinesque, 1815

Род *CHLAMYS* Hoding, 1798

Chlamys islandica[1] (O. F. Müller, 1776)

Ostrea islandica: O. F. Müller, 1776: 248
Pecten islandicus: G. O. Sars, 1878: 6; Герценштейн, 1885: 642; tab. 2, fig. 2; Knipowitsch, 1902: 400; Дерюгин, 1928: 296; Месяцев, 1931: 26
Pecten (Chlamys) islandicus: Филатова, 1948: 424, табл. 107, рис. 1; Горбунов, 1952: 237
C*hlamys islandicus:* Скарлато, 1981: 262, фото 173; Наумов и др., 1987: 222, рис. 131
C*hlamys (Chlamys) islandica:* Bernard, 1983: 25; Кафанов, 1991: 36; Galkin, Voronkov, 2001, 111[2]

Диагноз (*атлас, таблица IV, 1*).

Раковина округлая, светлая, чаще всего красноватых тонов различной интенсивности, перламутровая, равносторонняя, неравностворчатая. Правая (нижняя) створка более плоская.

$J_1 = 1.151 \pm 0.003$; $J_3 = 0.270 \pm 0.004$ (Наумов и др., 1987). $l = 0.33 + 0.88h$; $h = 6.20 + 2.54b$ (Наумов, Федяков, 1985). Аллометрическая зависимость веса тела от высоты раковины $W = 0.00008H^{3.07}$ (среднее из данных С. Г. Денисенко, 1988).

Уравнение роста: $h = 83.0(1 - e^{-0.133t})$ (Денисенко, 1982). Максимальные размеры в Белом море: 54.8 × 60.3 × 21.0 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые.

Периостракум отсутствует. Наружная поверхность раковины покрыта грубыми волнистыми радиальными ребрами неравной величины, заметными и изнутри.

Лунка и щиток четко ограничены радиальными складками и в области макушек разрастаются, образуя ушки, из которых передние (лунка) длиннее задних и на правой (нижней) створке имеют вырезку для выхода биссуса. Наружный край раковины в районе вырезки зазубрен.

Лигамент внутренний в треугольном резилифере, хондрофор отсутствует.

Зубов замка нет.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток единственного аддуктора округлый, крупный, сдвинут от средней линии раковины назад.

С. Г. Денисенко и В. Б. Хасанкаев (1982) методом обобщенного портрета показали, что беломорские гребешки отличаются от баренцевоморских большей вытянутостью раковины и меньшей длиной замочного края, а также очертанием ушек. Из этого они заключают, что в Белом море обитает особая форма *Chlamys islandica*. Это наблюдение хорошо согласуется с высказанным выше мнением об изолированности данного вида в Белом море со времени климатического оптимума (*см. выше*).

---

[1] Распространенное в литературе написание видового эпитета этого моллюска – *islandicus* – основано на ошибочном сохранении окончания мужского рода, следовавшего за родовым названием *Pecten*, которое, действительно, грамматически мужского рода. Современное родовое имя *Chlamys* восходит к греческому слову *η χλάμυς* (хламида, короткий плащ), которое грамматически принадлежит к женскому роду. Следовательно, и видовой эпитет должен быть представлен в грамматической форме женского рода («Международный кодекс зоологической номенклатуры», статья 31, c).

[2] В этой работе фамилия автора первоописания приведена с ошибкой: Møller вместо Müller.

Палеонтологические находки. Известен с олигоцена (Bernard, 1983), в отложениях Белого моря – с атлантической фазы (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический вид. Встречен в морях Баренцевом, Белом, Карском, Чукотском, у берегов Баффиновой Земли, Гренландии, Исландии и Шпицбергена. В Атлантическом океане расселяется на юг до Азорских островов и п-ова Кейп-Код, в Тихом океане – до Японского моря и зал. Пьюджет-Саунд.

По материалам БентБоМ (встречен на 9 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 6 станциях) и коллекций ЗИН РАН (40 проб) в Белом море встречается прежде всего в Онежском заливе, где весьма част и изобилен, в основном в северной его части, что согласуется и с данными Л. А. Кудерского (1961). В Кандалакшском заливе и у Терского берега Бассейна – единичные находки. Сравнительно часто встречается вдоль восточного берега Горла. В Двинском и Мезенском заливах не обнаружен (*см. приложение 1, 15*). Можно предполагать, что поселения Горла, Онежского и Кандалакшского заливов разобщены между собой.

Основные экологические особенности. Стенотермный умеренно тепловодный, относительно стенобатный, стенотопный, предпочитающий жесткие грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 10 до 43 м при температуре от 4.7 до 10.5°С и солености от 23.9 до 28.0% в основном на песчаных (29% находок) и смешанных (29% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 358.385 ± 0.059 г/м^2, а средняя плотность поселения – 25.0 ± 12.2 экз./м^2.

По материалам БентБоМ наибольшие биомасса (1802.500 г/м^2) и плотность поселения (95 экз./м^2) отмечены к югу от о-ва Большая Муксалма (Онежский залив) на глубине 10 м в биоценозе Modiolus modiolus на гравийно-галечном грунте (табл. 40).

По материалам БентБоМ биомасса, плотность поселения и средний размер экземпляров довольно равномерно снижаются с увеличением глубины (рис. 110, *А, Б, В*). Особи из Кандалакшского залива отличаются более тонкой раковиной и меньшими размерами.

Фильтрующий сестонофаг. Свободно лежит на грунте на уплощенной правой створке. Реже (молодые особи) прикрепляется биссусом; способен передвигаться резкими прыжками, быстро захлопывая створки.

Верхняя створка обрастает *Verruca stroemia* (около 70% раковин), *Chitinopoma fabricii,* различными мшанками, видами рода *Heteranomia* (60%), *Balanus crenatus* (50%), видами рода *Spirorbis,* различными гидроидами (в основном *Hydralmania falcata),* губками (30%) и др. Нижняя створка обрастает *Chitinopoma fabricii* (60%), видами родов *Spirorbis* и *Heteranomia* (40%), различными мшанками *Verruca stroemia* (30%), различными губками (10%) и др. (Наумов, Федяков, 1985*б*). Подробнее об обрастаниях этого вида *см. выше, глава 6*.

В Онежском заливе на жабрах представителей этого вида обнаружен не определенный паразитический рачок отряда Harpacticoida. Этот же вид отмечен на жабрах *Mya* (*Arenomya*) *arenaria* в Кандалакшском заливе (Марченков, 1997).

Половой зрелости достигает при длине раковины 24÷26 мм. Диаметр зрелых яиц 70-80 мкм; нерест происходит в июне–июле (Кауфман, 1977). Половые продукты выметываются в воду, развитие с пелагической личинкой. Зародышевая раковина около 1 мм длиной.

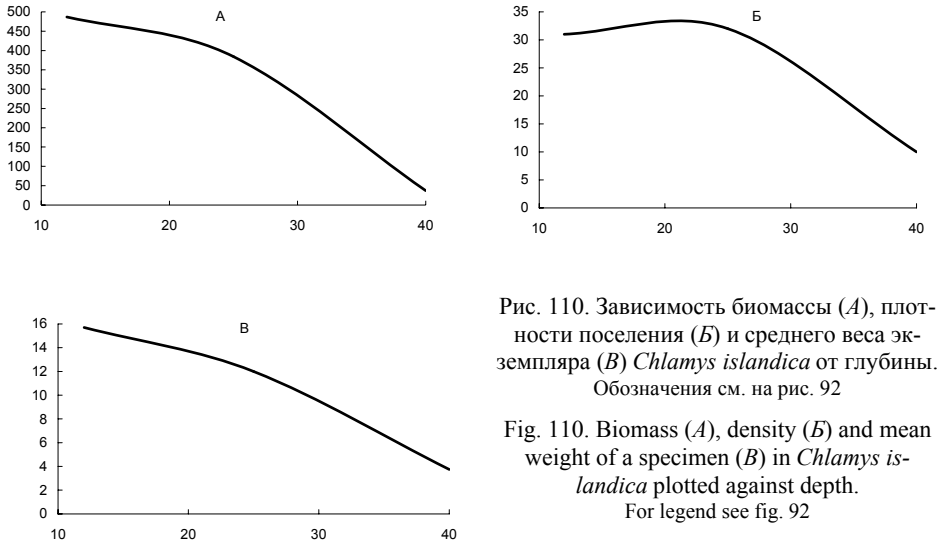


Рис. 110. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Chlamys islandica* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 110. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Chlamys islandica* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна. Средняя продолжительность жизни в Баренцевом море по данным С. Г. Денисенко (1979, 1988) – 10÷15 лет, а максимальная – 20÷25 лет. В то же время В. Н. Золотарев (1989) для баренцевоморских представителей указывает максимальный возраст 15 лет.

Подотряд **ANOMIOIDEI** Dall, 1889

Семейство **HETERANOMIIDAE** Scarlato et Starobogatov, 1979

Род ***HETERANOMIA*** Winckworth, 1912

Heteranomia squamula (Linnaeus, 1767)

Anomia squamula: Linnaeus, 1767: 1151; Дерюгин, 1928: 296, Месяцев, 1931: 19; Galkin, Voronkov, 2001: 112[1]
Anomia ephipium squamula: G. O. Sars, 1878, Герценштейн, 1885: 641
Anomia (Heteranomia) squamula typica: Филатова, 1948: 427, табл. 108, рис 1.
Heteranomia squamula: Наумов и др., 1987: 230, рис. 139;

Диагноз (*атлас, таблица IV, 2*).

Раковина сравнительно тонкостенная, устрицеподобная, округлая, белая, равносторонняя, неравностворчатая, перламутровая, у молодых особей просвечивающая. Правая (нижняя) створка тонкая, хрупкая, обычно плоская или вогнутая с отверстием или вырезкой (у молодых особей) для выхода биссуса, плотно прилегает к субстрату. Левая (верхняя) выпуклая.

$J_1 = 1.005 \pm 0.009$; $J_3 = 0.270 \pm 0.005$ (Наумов и др., 1987). Максимальные размеры в Белом море: $17.0 \times 17.3 \times 4.0$ мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые.

Периостракум отсутствует. Поверхность правой (нижней) створки зеркально отражает рельеф субстрата. Тот же рельеф более грубо повторяется и на левой (верхней) створке. Поверхность верхней створки гладкая. Биссусный вырез у взрослых имеет вид округлого отверстия, замкнутого или открытого в примакушечной области.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент внутренний. Хондрофор отсутствует.

Зубов замка нет.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток мускула-замыкателя вытянут в дорсовентральном направлении. У некоторых экземпляров на левой створке вентральная часть отпечатка (примерно $^1/_5$ часть по площади) заметно отделена от дорсальной.

Палеонтологические находки. Известен с голоцена (Наумов и др., 1987), в отложениях Белого моря – с атлантической фазы (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Атлантический бореально-арктический вид[2]. Встречен в морях Баренцевом, Белом, Карском, у берегов Исландии. В Атлантическом океане расселяется на юг до Бискайского залива и мыса Хаттерас.

По материалам БентБоМ (встречен на 49 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 11 станциях) и коллекций ЗИН РАН (72 пробы) в Белом море встречается повсеместно (*см. приложение 1, 16*), за исключением глубоководных частей Кандалакшского залива и Бассейна, а также кутовых участков Двинского залива. Отмечен на границе Мезенского залива и Воронки, хотя и не найден в самом заливе. В Онежском заливе распространен по всей его акватории, что согласуется и с данными Л. А. Кудерского (1961).

Основные экологические особенности. Стенотермный, умеренно тепловодный, относительно эврибатный, эвритопный вид, поселяющийся как на песчаных и каменистых грунтах, так и на талломах макрофитов, а также на раковинах и домиках донных животных (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глуби-

[1] В этой работе авторы, хотя и возвращаются к оригинальному линневскому названию, заключают фамилию автора первоописания в скобки.

[2] В. В. Федяков (1986) называет этот вид *субтропическо-арктическим*, но делает оговорку, что, возможно, последующие исследования позволят разбить этот вид на несколько новых с более узкими ареалами.

нах от 4 до 140 м при температуре от 0.9 до 13.2°С и солености от 26.1 до 30.1‰, в основном на каменистых (21% находок) и смешанных (37% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 2.669 ± 0.971 г/м^2, а средняя плотность поселения – 92.0 ± 33.5 экз./м^2.

По материалам БентБоМ наибольшие биомасса (29.120 г/м^2) и плотность поселения (1316 экз./м^2) отмечены в Западной Соловецкой салме на глубине 30 м в биоценозе Modiolus modiolus на заиленном гравийно-галечном грунте (табл. 41). Л. А. Кудерский (1961) указывает на поселения этого вида в Онежском заливе с биомассой до 73 г/м^2 и плотностью поселения до 2190 экз./м^2.

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы и плотности поселения наблюдаются глубине около 40 м, а самые крупные в среднем экземпляры встречены на глубине около 30 м (рис. 111, *А, Б, В*).

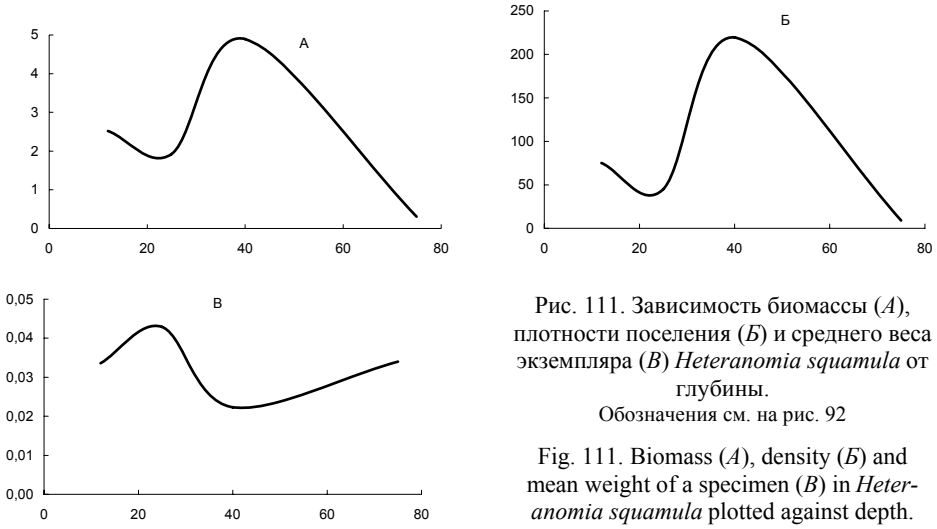


Рис. 111. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Heteranomia squamula* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 111. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Heteranomia squamula* plotted against depth.
For legend see fig. 92

В Онежском заливе в мантийной полости представителей этого вида был обнаружен симбиотический бокоплав *Metopa glacialis* (Krøyer) (Марченков, 1997).

Фильтрующий сестонофаг. Прикрепляется биссусом, обызвествляющимся с возрастом, к талломам видов рода *Laminaria*, различных красных водорослей, раковинам моллюсков *Mytilus edulis, Modiolus modiolus, Chlamys islandicus* и др., к раковинам *Hemithyris psittacea,* домикам балянусов, часто к ракуше, реже – непосредственно к камням. Особи, обитающие на гладких поверхностях, обладают сильно уплощенной раковиной правильной округлой формы, слегка вытянуты (J_1 = 0.907 ± 0.01; J_3 = 0.201 ± 0.009). На верхней створке могут поселяться различные мшанки, молодь видов рода *Heteranomia,* реже – гидроиды и проростки макрофитов. Экземпляры, поселяющиеся на ракуше, домиках балянусов и на поверхностях ограниченной площади, отличаются выпуклой раковиной неправильной формы, зависящей от особенностей субстрата (J_1 = 1.055 ± 0.026; J_3 = 0.293 ± 0.021).

Гермафродит. Половой зрелости достигает на 2-м году жизни при длине раковины 7÷8 мм. Нерест происходит в июне-июле, иногда даже в августе (Максимович, 1980; Максимович, Шилин, 1991). Диаметр яиц около 50 мкм. Личинки в планктоне отмечены с августа по октябрь (Максимович, 1980; Günther, Fedyakov, 2000). Зародышевая раковина имеет длину около 200 мкм.

Продолжительность жизни в Белом море – около 4 лет (Наумов и др., 1987).

Heteranomia aculeata (O. F. Müller, 1776)

Anomia aculeata: O. F. Müller, 1776: 249; G. O. Sars, 1878: 15, tab. 15, fig. 1; Galkin, Voronkov, 2001: 112[1]
Anomia ephipium aculeata: Герценштейн, 1885: 641
Anomia squamula aculeata: Дерюгин, 1928: 296; Месяцев, 1931: 19-20
Anomia (Heteranomia) squamula aculeata: Филатова, 1948: 427; табл. 108, рис. 2.
Heteranomia aculeata: Наумов и др., 1987: 230, рис. 140

Диагноз (*атлас, таблица IV, 3*).

Раковина сравнительно тонкостенная, устрицеподобная, округлая, белая, равносторонняя, неравностворчатая, перламутровая, у молодых особей просвечивающая. Правая (нижняя) створка очень тонкая, хрупкая, обычно плоская или вогнутая с отверстием или вырезкой (у молодых особей) для выхода биссуса, плотно прилегает к субстрату. Левая (верхняя) более массивная, выпуклая.

$J_1 = 1.003 \pm 0.014$; $J_3 = 0.276 \pm 0.007$ (Наумов и др., 1987). Максимальные размеры в Белом море: 11.0 × 11.2 × 2.8 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые.

Периостракум отсутствует. Поверхность правой (нижней) створки зеркально отражает рельеф субстрата. Тот же рельеф более грубо повторяется и на верхней (левой) створке. Ее поверхность покрыта тонкими радиальными рядами шипиков, обычно стертых на значительной части раковины.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент внутренний. Хондрофор отсутствует.

Зубов замка нет.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток мускула-замыкателя один, округлой формы.

Палеонтологические находки. Известен с голоцена (Наумов и др., 1987), в отложениях Белого моря не отмечен.

Распространение. Атлантический субтропическо-бореальный вид. Встречен в Баренцевом и Белом морях и у берегов Исландии. В Атлантическом океане расселяется на юг до Бискайского залива и мыса Хаттерас.

По материалам БентБоМ (встречен на 14 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 2 станциях) и коллекций ЗИН РАН (42 пробы) в Белом море встречается преимущественно в Онежском заливе по всей его акватории (по данным Л. А. Кудерского, 1961 обнаружен только в Кемских шхерах и в Соловецком заливе), хотя отмечен также в Кандалакшском вблизи Карельского берега и Двинском вблизи Летнего. Помимо этого, найден на границе Горла и Воронки (материалы фондовой коллекции ЗИН РАН и данные К. М. Дерюгина, 1928). В целом встречается заметно реже, чем предыдущий вид (*см. приложение 1, 17*). Отсутствие находок на всем остальном протяжении Горла позволяет предполагать изолированность поселений этого вида во внутренних частях моря от баренцевоморских.

Основные экологические особенности. Стенотермный, умеренно тепловодный, относительно эврибатный, эвритопный вид, поселяющийся как на песчаных и каменистых грунтах, так и на талломах макрофитов, а также на раковинах и домиках донных животных (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 4 до 43 м при температуре от 6.0 до 10.5°С и солености от 22.2 до 28.5‰, в основном на песчаных (33% находок), каменистых (22% находок) и смешанных (33%

[1]В этой работе авторы, хотя и возвращаются к оригинальному названию, заключают фамилию автора первоописания в скобки. Кроме того, в этой работе его фамилия приведена с ошибкой: Møller вместо Müller.

находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 0.230 ± 0.059 г/м^2, а средняя плотность поселения – 30.4 ± 8.2 экз./м^2.

По материалам БентБоМ наибольшие биомасса (4.280 г/м^2) и плотность поселения (116 экз./м^2) отмечены в Западной Соловецкой салме на глубине 30 м в биоценозе Modiolus modiolus на заиленном песчано-гравийном грунте (табл. 41).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы и плотности поселения наблюдаются на глубине около 25 м, а средний вес экземпляров равномерно растет с глубиной (рис. 112, *А, Б, В*).

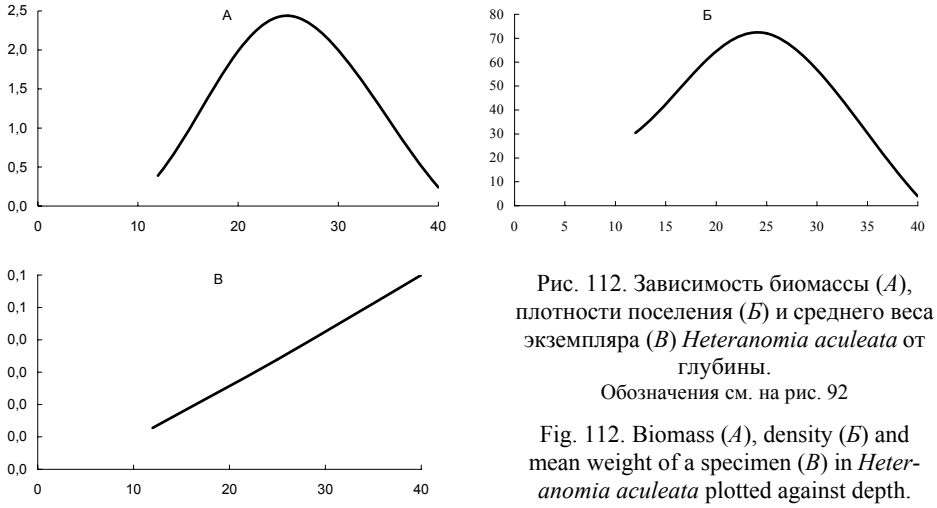


Рис. 112. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Heteranomia aculeata* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 112. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Heteranomia aculeata* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Фильтрующий сестонофаг. Прикрепляется биссусом, обызвествляющимся с возрастом, к талломам видов рода *Laminaria* и пластинчатых красных водорослей. Часто – на раковинах *Mytilus edulis, Modiolus modiolus* и *Chlamys islandicus,* реже – непосредственно на грунте. Особи, обитающие на гладких поверхностях (пластины ламинарий, крупные гладкие камни и т. п.), обладают уплощенной раковиной правильной округлой формы и слегка вытянуты (J_1 = 0.901 ± 0.023; J_3 = 0.229 ± 0.020). Экземпляры, поселяющиеся на ракуше, домиках балянусов, на гравии и гальке, а также на поверхностях ограниченной площади (талломы багрянок) и т. д., отличаются выпуклой раковиной неправильной формы (J_1 = 1.058 ± 0.038; J_3 = 0.297 ± 0.020), зависящей от особенностей субстрата. На верхней створке могут поселяться различные мшанки и молодь видов рода *Heteranomia.*

Гермафродит. Диаметр яиц около 50 мкм. Развитие, вероятно, с пелагической личинкой. Зародышевая раковина имеет длину около 225 мкм.

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна.

Отряд **PHOLADOMYIFORMES** Newell, 1965

Семейство **LYONSIIDAE** Fischer, 1887

Род ***LYONSIA*** Turton, 1822

Lyonsia arenosa (Møller, 1842)[1]

Pandorina arenosa: Møller, 1842: 93
Lyonsia (Lyonsia) arenosa: Bernard, 1979: 58 fig. 98, 99, 100; Bernard, 1983: 63
Lyonsia arenosa arenosa: Скарлато, 1981: 278, рис. 66, фот. 200-202; Кафанов, 1991: 45
Lyonsia schimkewitschi: Дерюгин, 1928: 305, табл. 4, рис. 1, 2
Lyonsia arenosa: G. O. Sars, 1878: 81, tab. 34, fig. 2; Герценштейн, 1885: 660; Дерюгин, 1928: 304; Месяцев, 1931: 117[2]; Горбунов, 1946: 46; Филатова, 1948: 444, табл. 113, рис. 2; Горбунов, 1952: 259; Ушаков, 1953: 271; Lubinsky, 1980: 47, pl.11, fig 5; Наумов и др., 1987: 232, рис. 141; Наумов, Федяков, 1994: 58; Coan et al., 2000: 525, pl. 112; Galkin, Voronkov, 2001: 113

Диагноз (*атлас, таблица V, 1*).

Раковина тонкая, вытянутая, белая или серая, неравносторонняя, неравностворчатая, перламутровая; правая створка в задней части заметно уплощена по сравнению с левой.

$J_1 = 0.667 + 0.005$; $J_3 = 0.722 + 0.005$ (Наумов и др., 1987). $l = -0.12 + 1.49h$; $h = 0.61 + 1.22b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: 20.3 × 13.6 × 9.8 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые, смещены вперед.

Периостракум серый, матовый. Поверхность створок покрыта тонкой радиальной скульптурой (с возрастом стирается). От макушек к заднему концу раковины идет широкая пологая борозда.

Лунка и щиток неограничены.

Наружный лигамент слабый, расположен по обе стороны от макушек; внутренний – в борозде позади макушек. Хондрофор прижат к замочной площадке.

Зубы замка отсутствуют.

Мантийная линия с синусом.

Отпечаток заднего аддуктора овальный, крупнее переднего.

С увеличением глубины раковина моллюсков этого вида постепенно становится все более выпуклой и укороченной. Экземпляры, добытые с максимальных глубин, были описаны как *L. schimkewitschi* ($J_1 = 0.73 \pm 0.01$; $J_3 = 0.74 \pm 0.01$) (Дерюгин, Гурьянова, 1926). (О видовом статусе этой формы *см. выше*).

Палеонтологические находки. Известен с миоцена (Coan et al., 2000). В отложениях Белого моря неизвестен.

Распространение. Широко распространенный высокобореально-арктический вид. Встречен во всех северных морях России, у берегов Канадского Арктического архипелага, Гренландии, Исландии и Шпицбергена. В Атлантическом океане расселяется на юг до северной Норвегии и зал. Мэн, в Тихом океане – до Сахалина и Ванкувера.

По материалам БентБоМ (встречен на 20 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 14 станциях) и коллекций ЗИН РАН (30 проб) в Белом море встречается почти повсеместно, кроме наиболее глубоководных частей Кандалакшского желоба, кутовой части Онежского залива (что подтверждается данными Л. А. Кудерского, 1961), центральной и кутовой частей Двинского залива, Мезенско-

[1] В ряде работ (например, Филатова, 1948; Скарлато, 1981, Galkin, Voronkov, 2001) фамилия автора первоописания приведена с ошибкой: Möller вместо Møller.

[2] В этой работе в название рода вкралась опечатка: *Lyonsiu*.

го залива и Горла. Однако отмечен на границе Горла и Воронки (данные К. М. Дерюгина, 1928) и в районе мыса Абрамовского (наши данные) (*см. приложение 1, 18*). Отсутствие находок в Горле позволяет предполагать изолированность поселений этого вида во внутренних частях моря от баренцевоморских.

Основные экологические особенности. Эвритермный, умеренно тепловодный, относительно стенобатный, стенотопный, предпочитающий илы вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 7 до 70 м при температуре от –0.4 до 10.0°С и солености от 24.8 до 28.6‰, в основном на илистых (47% находок) и смешанных (33% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 0.549 ± 0.189 г/м^2, а средняя плотность поселения – 12.8 ± 2.8 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальная биомасса (3.576 г/м^2 при плотности поселения 20 экз./м^2) встречена возле мыса Юроватого на глубине 10 м в сообществе различных губок на илистом грунте при температуре 9.1°С и солености 27.7‰ (табл. 45). Максимальная плотность поселения (60 экз./м^2 при биомассе 1.500 г/м^2) отмечена в Двинском заливе на глубине 20 м в биоценозе Nicania montagui + Myriochele oculata на илистом грунте (табл. 46).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы наблюдаются на глубине около 10 м, а плотности поселения – около 20-30 м. Самые крупные в среднем экземпляры обнаружены на глубине около 10 м (рис. 113).

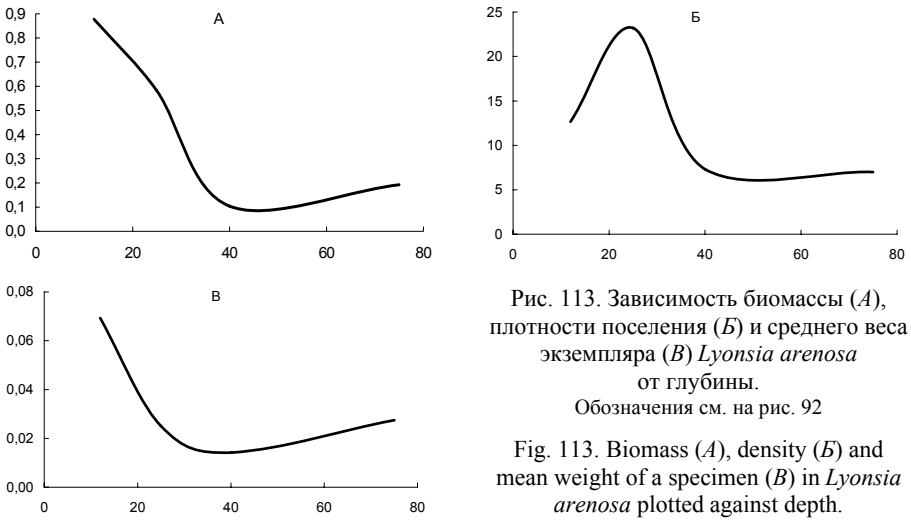


Рис. 113. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Lyonsia arenosa* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 113. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Lyonsia arenosa* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Фильтрующий сестонофаг.

Половой зрелости достигает при длине раковины 11–12 мм; нерест происходит в сентябре – ноябре. Диаметр яиц около 200 мкм. Развитие, вероятно, с короткой пелагической стадией. Зародышевая раковина имеет длину около 300 мкм.

Продолжительность жизни в Белом море – 6 лет (Наумов и др., 1987).

Семейство **PANDORIDAE** Rafinesque, 1815

Род ***PANDORA*** Bruguière, 1797

Pandora glacialis Leach, 1819

Pandora glacialis: Leach in Ross, 1819: 174; Герценштейн, 1885: 659; Дерюгин, 1928: 304; Месяцев, 1931: 111; Горбунов, 1946: 46; Горбунов, 1952: 260; Lubinsky, 1980: 46, pl. 11, fig. 3, 6; Наумов и др.[1]., 1987: 233, рис. 142; Наумов, Федяков, 1994: 58; Galkin, Voronkov, 2001, 113
Pandora (Kennerlia) glacialis: Филатова, 1948: 444, табл. 113, рис. 4
Callopodium glacialis: Heering, 1950: 201, pl. 14, fig. 30-33, pl. 13, fig. 29
Kennerlia glacialis: Soot-Ryen, 1958: 17
Pandora (Pandorella) glacialis: 57, fig. 97; Bernard, 1983: 63; Кафанов, 1991: 46; Coan et al., 2000: 521, pl. 112
Pandora (Heteroclidus) glacialis: Скарлато, 1981: 283, фот. 191-193;

Диагноз (*атлас, таблица V, 2*).

Раковина вытянутая, белая, известковая, уплощенная, неравносторонняя, неравностворчатая, перламутровая. Правая (нижняя) створка плоская, меньших размеров; левая (верхняя) выпуклая, более крупная.

$J_1 = 0.615 \pm 0.004$; $J_3 = 0.296 + 0.005$ (Наумов и др., 1987). Максимальные размеры в Белом море: 21.9 × 14.1 × 5.0 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые, смещены вперед.

Периостракум стирающийся, сохраняется обычно лишь на дистальной части нижней створки, где несет слабую радиальную исчерченность. Призматический слой тонкий, также часто стирающийся. Поверхность створок гладкая, в стертых местах блестящая, отливающая перламутром. Передний край левой створки приплюснут и отделен пологой радиальной складкой. От макушки к заднему краю створки идет слабый килевой перегиб. На левой створке впереди макушки имеется пластинчатое разрастание края раковины треугольной формы. На правой (нижней) створке от макушки вниз и назад по внутренней стороне идут тонкие высокие пластинки, доходящие до отпечатков аддукторов, задняя из которых в области макушки двойная.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент внутренний с литодесмой. Хондрофора нет.

Зубы замка отсутствуют.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток переднего аддуктора вытянут в горизонтальном направлении, заднего – округлый.

Палеонтологические находки. Известен с плиоцена (Bernard, 1979; Coan et al., 2000), в отложениях Белого моря с суббореали (Говберг, 1968, 1970).

Распространение. Широко распространенный высокобореально-арктический вид. Встречен во всех северных морях России (в Баренцевом – только в северной и восточной частях), у берегов Баффиновой Земли, в Гудзоновом заливе, у берегов Гренландии, Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до штата Массачусетс, в Тихом океане – до Охотского моря и о-ва Ванкувер.

По материалам БентБоМ (встречен на 13 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 13 станциях) и коллекций ЗИН РАН (28 проб) в Белом море встречается повсеместно, кроме центральной части Бассейна, южной части Двинского залива, Мезенского залива и Горла (*см. приложение 1, 19*). В Онежском заливе обнаружен на всей его акватории, что не противоречит данным Л. А. Кудерского

[1] В работе А. Д. Наумова с соавторами (1987) фамилия автора первоописания ошибочно заключена в скобки.

(1961). Отсутствие находок в Горле позволяет предполагать изолированность поселений этого вида во внутренних частях Белого моря от баренцевоморских.

Основные экологические особенности. Стенотермный умеренно тепловодный, относительно стенобатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 7 до 185 м при температуре от –0.4 до 10.0°С и солености от 26.9 до 28.6‰, в основном на илистых (44% находок), песчаных (33% находок), и смешанных (22% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 0.650 ± 0.362 г/м^2, а средняя плотность поселения – 8.6 ± 3.3 экз./м^2.

По материалам БентБоМ наибольшие биомасса (4.896 г/м^2) и плотность поселения (48 экз./м^2) обнаружены в проливе между островами Большой и Малый Жужмуй на глубине 8 м в биоценозе Balanus crenatus на заиленном песке при температуре 10°С (табл. 47).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы и плотности поселения, а также самые крупные в среднем экземпляры наблюдаются на глубине около 20 м, и падают с ее увеличением (рис. 114, *А, Б, В*).

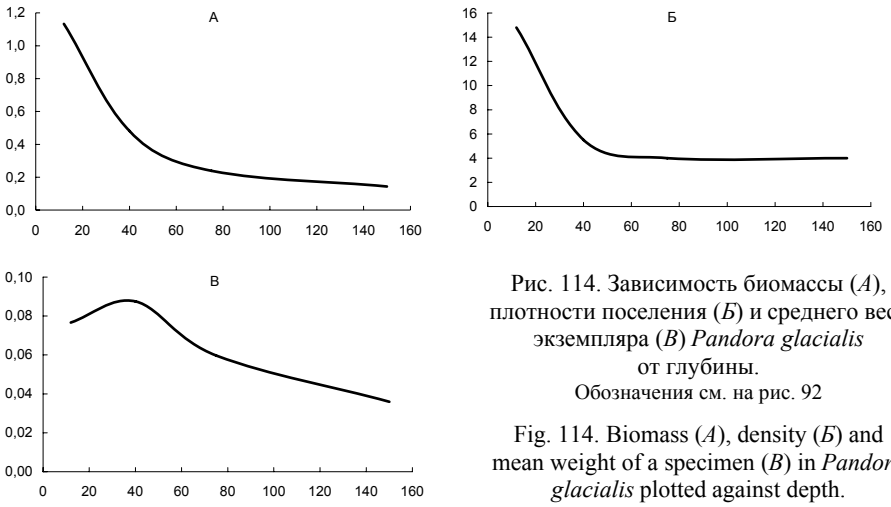


Рис. 114. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Pandora glacialis* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 114. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Pandora glacialis* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Фильтрующий сестонофаг.

Гермафродит. Нерест происходит в октябре–ноябре. Диаметр яиц около 200 мкм. Развитие без пелагической стадии (Ockelmann, 1958). Зародышевая раковина около 300 мкм длиной.

Продолжительность жизни в Белом море около – 7 лет (Наумов и др., 1987).

Семейство **THRACIIDAE** Stoliczka, 1870

Род ***THRACIA*** Sowerby, 1823

Thracia myopsis Møller, 1842[1]

Thracia myopsis: Møller, 1842: 94; Месяцев, 1931: 116; Филатова, 1948: 445, табл. 113, рис. 6; Горбунов, 1952: 260; Скарлато, 1981: 286, рис. 156; Наумов и др., 1987: 234, рис. 143; Coan et al., 2000: 534, pl. 115; Galkin, Voronkov, 2001: 113
Thracia (Thracia) myopsis: Bernard, 1979: 61, fig. 106; Bernard, 1983: 64; Кафанов, 1991: 47
Thracia truncata: G. O. Sars. 1878: 84, tab. 6, fig. 10 (non Brown); Герценштейн, 1885: 661 (non Brown); Дерюгин, 1928: 304 (non Brown)
Thracia beringi: Dall, 1916: 442

Диагноз (*атлас, таблица V, 3*).

Раковина вытянутая, белая; передний конец равномерно закруглен, задний обрублен; слабо неравностворчатая; вентральный край заднего конца слегка изогнут влево, дорсальный – вправо; равносторонняя или не равносторонняя сзади зияет; неперламутровая.

$J_1 = 0.79 \pm 0.03$; $J_3 = 0.54 \pm 0.04$ (Наумов и др., 1987). Максимальные размеры в Белом море: 25.6 × 20.0 × 10.8 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые, занимают центральное положение или (у молодых экземпляров) заметно смещены назад.

Периостракум матовый, тонкий, стирающийся. Поверхность створок покрыта только линиями нарастания. От макушек к нижнему заднему углу раковины идет хорошо заметный (особенно у молодых особей) килевой перегиб. Подобный же перегиб, но более слабо выраженный, идет и к верхнему заднему углу. Он неясно ограничивает щиток.

Лунка не ограничена.

Наружный лигамент выражен хорошо, внутренний – слабо. Хондрофор отсутствует.

Зубы замка отсутствуют.

Мантийная линия с широким синусом.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя вытянут в вертикальном направлении, заднего – округлый.

Палеонтологические находки. Ледниковые отложения Европы (Скарлато, 1981). В отложениях Белого моря – с атлантики (Говберг, 1968, 1970).

Распространение. Широко распространенный высокобореально-арктический вид. Встречен во всех северных морях России, у берегов Гренландии, Исландии и Шпицбергена. В Атлантическом океане расселяется на юг до Бергена и штата Массачусетс, в Тихом океане – до Японского моря и Ситки.

По материалам БентБоМ (встречен на 30 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 2 станциях) и коллекций ЗИН РАН (5 проб) в Белом море обнаружен на мелководьях на границе Горла и Воронки, у Терского и Кандалакшского берегов, в Онежском и Двинском заливах (*см. приложение 1, 20*). Распространение в Онежском заливе вполне согласуется с данными Л. А. Кудерского (1961).

Основные экологические особенности. Относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты, относительно стенобатный вид (Федяков, 1986). Отмечен на глубинах от 4 до 155 м на илистых и песчаных грунтах при температуре от 0.9 до 14.6°С и солености от 14.1 до 28.7‰, в основном на илистых (21% находок) и песчаных (43% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 0.555 ± 0.144 г/м^2, а средняя плотность поселения – 10.4 ± 2.1 экз./м^2.

[1] В ряде работ (например, Филатова, 1948; Горбунов, 1952; Скарлато, 1981) фамилия автора первоописания приведена с ошибкой: Möller вместо Møller.

По материалам БентБоМ наибольшие биомасса (1.460 г/м^2) и плотность поселения (40 экз./м^2) обнаружены вблизи д. Сюзьмы (Двинский залив) на глубине 10 м в биоценозе мелких полихет на песчаном грунте (табл. 48). Л. А. Кудерский (1961) отмечает поселения этого вида в Онежском заливе с биомассами до 4.8 г/м^2 и плотностью поселения до 20 экз./м^2.

По материалам БентБоМ сколько-нибудь заметной зависимости биомассы, плотности поселения и среднего веса экземпляра от глубины не наблюдается (рис. 115).

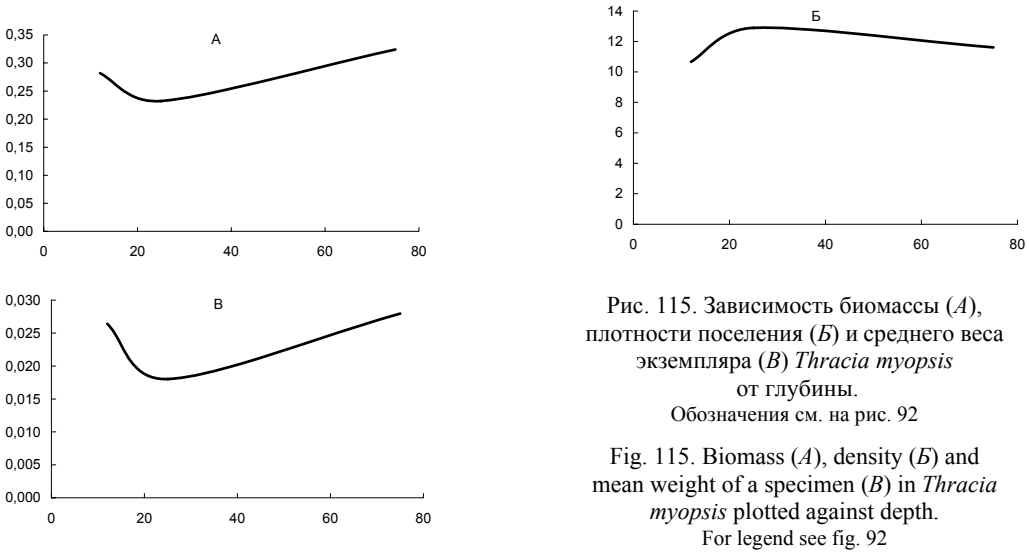


Рис. 115. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Thracia myopsis* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 115. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Thracia myopsis* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Фильтрующий сестонофаг.

Гермафродит. Нерест завершается к июлю. Диаметр яиц около 240 мкм (Ockelmann, 1958). Зародышевая раковина 300 мкм длиной. Развитие, вероятно, с короткой пелагической стадией.

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна.

Отряд **LUCINIFORMES** Stoliczka, 1871

Подотряд **ASTARTOIDEI** Scarlato et Starobogatov, 1971

Надсемейство **ASTARTOIDEA** Orbigny, 1844

Семейство **ASTARTIDAE** Orbigny, 1844[1]

Род ***ELLIPTICA*** Scarlato, 1981 ex Filatova MS[2]

Elliptica elliptica (Brown, 1827)

Crassina elliptica: Brown, 1827: 97, pl. 18, fig. 3
Astarte compressa: G. O. Sars, 1878: 53; Герценштейн, 1885: 655
Astarte elliptica: Knipowitsch, 1902: 403; Дерюгин, 1928: 302 табл. 4, рис. 5, 6; Месяцев, 1931: 93; Филатова, 1948: 435, табл. 109, рис. 9; Coan et al., 2000: 289, pl. 56; Galkin, Voronkov, 2001: 112
Astarte (Elliptica) elliptica: Голиков, Скарлато, 1977: 359
Elliptica elliptica: Филатова, 1957: 54; Наумов и др., 1987: 236, рис. 144

Диагноз (*атлас, таблица VI, 1*).

Раковина овально-треугольная, вытянутая, коричневая, равностворчатая, почти равносторонняя, неперламутровая.

$J_1 = 0.753 \pm 0.003$; $J_3 = 0.502 \pm 0.003$ (Наумов и др., 1987). $l = -0.84 + 1.44h$; $h = -0.53 + 2.22b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море:

[1] В Белом море встречается три вида этого семейства. Относительно того, к каким родам они принадлежат, в литературе нет единого мнения. Основные варианты названий этих трех видов и литература по ним приведены в синонимии. Начиная с первой четверти прошлого столетия, и почти до самого его конца наиболее часто эти виды относили к роду *Astarte*. Однако с начала восьмидесятых годов, по крайней мере в отечественной литературе, установилась устойчивая тенденция относить их родам *Elliptica* (Scarlato), *Tridonta* (Schumacher) и *Nicania* (Leach). В западной литературе эти названия чаще всего использовались в качестве подродовых, хотя в ряде работ часть из этих родов признается самостоятельными (Bernard, 1983). В сводке Ю. Коуэна с соавторами (Coan et al., 2000) указывается, что выделение подродовых категорий в пределах рода *Astarte* или разделение его на несколько родов преждевременно и требует дополнительных исследований, поэтому эти исследователи возвращаются к единому роду в понимании большинства авторов середины прошлого века. Сходные взгляды развивает и А. И. Кафанов (1991), однако он предлагает использовать для этой группы видов родовое название *Tridonta*. С. Г. Денисенко (1996), отмечая сложности в определении *Tridonta borealis* и *Nicania montagui*, предлагает объединить этих моллюсков в род *Tridonta* на основании сходства микроскульптуры периостракума, противопоставляя ему род *Elliptica* (Денисенко, 2000), так что общего согласия на этот счет пока нет.

Полностью разделяя точку зрения на необходимость исчерпывающего изучения всей этой группы с применением как традиционных, так и современных методов, мы в то же время не видим необходимости до его проведения менять устоявшиеся за четверть века биномены, так как для этого дополнительные исследования необходимы в той же степени, как и для выделения новых родов. Поэтому в целях поддержания стабильности мы считаем рациональным использовать привычную номенклатуру вплоть до проведения тщательной ревизии семейства с использованием конхиологических, сравнительно-морфологических и молекулярно-биологических методик.

[2] Название этого рода, предложенное З. А. Филатовой (1957), непригодно, так как не сопровождается описанием и выделением типового вида («Кодекс зоологической номенклатуры, статья 13»). Таким образом, автором этого названия становится О. А. Скарлато (1981), в работе которого это родовое имя употреблено как валидное, с описанием и выделением типового вида.

33.0 × 21.4 × 11.3 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки слегка смещены вперед, прозогирные.

Периостракум грубый, матовый, шагреневый. Поверхность створок равномерно покрыта пологими концентрическими ребрами, сглаживающимися к заднему концу раковины. Иногда (на грубых грунтах и больших глубинах) встречаются укороченные экземпляры, лишенные ребристости на нижнем крае раковины.

Лунка вдавленная, четко очерченная; уплощенный щиток ограничен ясной радиальной складкой.

Лигамент наружный.

Замок астартоидный. Правая створка несет один хорошо развитый центральный кардинальный зуб, по бокам от которого имеется по одному плохо заметному зубчику. Вдоль лунки и щитка идут очень слабо выраженные латеральные зубы. Левая створка несет два хорошо выраженных кардинальных зуба и два неясных латеральных.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя почковидный, ориентирован вертикально; заднего – округлый. Под дистальными концами латеральных зубов имеются следы прикрепления небольших педальных мускулов, повторяющих форму отпечатков соответствующих аддукторов, причем задние из них (ретрактор и аддуктор) сливаются друг с другом.

И. И. Месяцев (1931) считает, что в Белом море обитает особая разновидность, однако никак ее не описывает.

Палеонтологические находки. Известен с плиоцена (Coan et al., 2000), в отложениях Белого моря – с атлантической фазы (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Атлантический бореально-арктический вид. Обнаружен во всех северных морях России кроме Чукотского, в Гудзоновом заливе, у берегов Гренландии, Исландии и Шпицбергена. В Атлантическом океане расселяется на юг до Франции и зал. Массачусетс.

По материалам БентБоМ (встречен на 82 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 24 станциях) и коллекций ЗИН РАН (106 проб) в Белом море распространен повсеместно за исключением наиболее глубоководных частей Кандалакшского желоба (*см. приложение 1, 21*). Распространение в Онежском заливе согласуется с данными Л. А. Кудерского (1961).

Основные экологические особенности. Стенотермный умеренно тепловодный, относительно эврибатный, эвритопный вид, обитающий на илистых, песчаных и каменистых грунтах (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 3 до 155 м при температуре от –1.5 до 15.6°С и солености от 21.7 до 29.3‰, в основном на илистых (29% находок) и смешанных (43% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 12.924 ± 3.968 г/м^2, а средняя плотность поселения – 31.1 ± 6.4 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальная биомасса (181.240 г/м^2 при плотности поселения 100 экз./м^2) встречена в Западной Соловецкой салме на глубине 30 м в сообществе Modiolus modiolus на заиленном гравийно-песчаном грунте (табл. 41). Максимальная плотность поселения (144 экз./м^2 при биомассе 33.496 г/м^2) обнаружена на песчаном грунте там же и в том же биоценозе при температуре 8.4°С (табл. 36). Л. А. Кудерский (1961) отмечает поселения этого вида с биомассой 202 г/м^2 при той же плотности поселения в Анзерской салме (Онежский залив).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы, плотности поселения и самые крупные в среднем экземпляры наблюдаются на глубине около 20 м (рис. 116, *А, Б, В*). Интересно, что последний показатель имеет небольшой вторичный пик на глубине порядка 80 м (рис. 116, *В*). Имеющийся материал не позволяет однозначно решить, результат ли это неполноты доступных данных, или отражение естественной закономерности.

Elliptica elliptica предпочитает температуры около 1–2°С, что и обеспечивает то, что вид не заходит в области самых высоких солеността, достигая максимума биомассы при 26‰. Предпочитает грубые пески и мелкий гравий (рис. 117, *А, Б, В*).

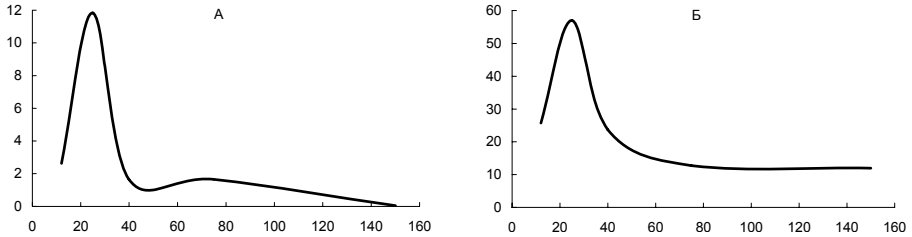


Рис. 116. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Elliptica elliptica* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 116. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Elliptica elliptica* plotted against depth.
For legend see fig. 92

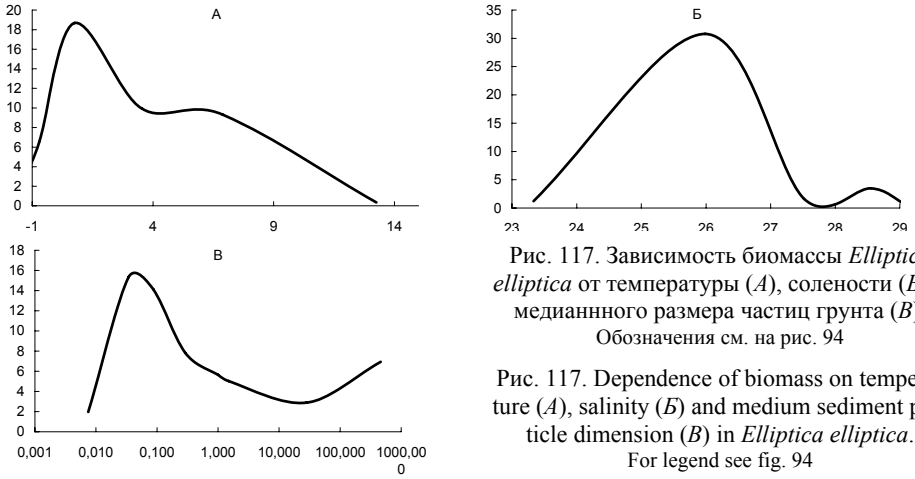


Рис. 117. Зависимость биомассы *Elliptica elliptica* от температуры (*А*), солености (*Б*) и медианнного размера частиц грунта (*В*).
Обозначения см. на рис. 94

Рис. 117. Dependence of biomass on temperature (*А*), salinity (*Б*) and medium sediment particle dimension (*В*) in *Elliptica elliptica*.
For legend see fig. 94

В Онежском заливе раковины *Elliptica elliptica* обрастают приблизительно у половины моллюсков усоногими ракообразными и мшанками (Наумов, Федяков, 1985, *б*). (Подробнее об обрастаниях этого вида *см. выше, глава 6*).

Фильтрующий сестонофаг. Свободно лежит на грунте, иногда на мягких субстратах зарывается передним концом на различную глубину.

Протерандрический гермафродит (Thorson, 1936, 1946; Матвеева, 1977 и др.). Половой зрелости достигает при длине раковины у самцов 12–14 мм, у самок – 14–16 мм. Нерест в сентябре, однако зрелые яйца и сперма отмечены уже в мае. Диаметр яиц около 250–300 мкм, развитие без пелагической личинки (Thorson, 1936, 1946; Ockelmann, 1958; Sauleudin, 1964; Oertzen, 1972; Матвеева, 1977, 1979). Длина зародышевой раковины около 350 мкм.

Продолжительность жизни в Белом море – 4÷5 лет (Максимович, 1980).

Род ***TRIDONTA*** Schumacher, 1817

Tridonta borealis Schumacher, 1817

Venus borealis: Chemnitz, 1784 (non Linnaeus, 1977)[1]
Tridonta borealis: Schumacher, 1817: 47, pl. 17, fig. 1; Скарлато, 1981: 295, фот. 237-248; Bernard, 1983: 37; Наумов и др. 1987, 237, рис. 145; Кафанов, 1991: 50; Наумов, Федяков, 1994: 59
Astarte corrugata: Middendorff, 1849: 46
Astarte (Tridonta) borealis: Филатова, 1948: 435, табл. 109, рис. 11, табл. 110, рис. 1, 2[2]; Горбунов, 1952: 237; Bernard, 1979: 43, fig. 67-70
Astarte borealis: Герценштейн, 1885: 654; Горбунов, 1946: 46; Месяцев, 1931: 71; Ушаков, 1953: 264; Ockelmann, 1958: 74, pl. 1, fig. 1, Clarke, 1960: 11; Lubinsky, 180: 30, pl. 5, fig. 8, 9; Coan et al., 2000: 287, pl. 56; Galkin, Voronkov, 2001: 112
Astarte borealis placenta: Дерюгин, 1928: 303
Crassina semisulcata: Leach in Ross, 1819: 175
Astarte polaris: Dall, 1903: 939, pl. 63, fig. 5
Astarte (Tridonta) semisulcata: Dautzenberg, Fischer, 1912: 421
Astarte (Astarte) polaris: Dall, 1921: 29
Astarte semisulcata: Thiele, 1928: 618
Astarte arctica: Sasaki, 1933: 15, pl. 3, fig. 4
Tridonta (Tridonta) borealis: Голиков, Скарлато, 1977: 360.

Диагноз (*атлас, таблица VI, 2*).

Раковина округлая или слегка вытянутая, коричневая, равностворчатая, неравносторонняя, неперламутровая.

$J_1 = 0.809 \pm 0.002$; $J_3 = 0.434 \pm 0.002$ (Иногда встречаются сильно уплощенные особи, которые принято относить к *T. borealis placenta*.) (Наумов и др., 1987). $l = 0.30 + 1.23h$; $h = 0.74 + 2.32b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: 42.2 × 27.7 × 12.3 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки смещены вперед, прозогирные.

Периостракум грубый, матовый, шагреневый с неправильными продольными морщинками. Поверхность раковины покрыта частой нерегулярной тонкой концентрической исчерченностью; в области макушек может иметь место правильная концентрическая ребристость.

Лунка и щиток вдавленные, четко ограниченные.

Лигамент наружный.

Замок астартоидный. Правая створка несет хорошо развитый центральный кардинальный зуб, по бокам от которого имеется по одному, плохо заметному зубчику. Вдоль лунки и щитка идут слабо выраженные латеральные зубы. Левая створка несет два хорошо выраженных кардинальных зуба и два неясных латеральных.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя почковидный, ориентирован вертикально; заднего – овальный. Под дистальными концами латеральных зубов имеются следы прикрепления небольших педальных мускулов, задний из которых сливается с отпечатком аддуктора.

---

[1] Работы Й. Хемница, как не последовательно биномиальные, не являются пригодными в смысле Международного Кодекса зоологической номенклатуры, поэтому даже в тех случаях, когда валидное название вида сохраняет видовой эпитет, предложенный этим естествоиспытателем, в качестве автора названия следует указывать того исследователя, который впервые употребил его в качестве валидного названия при опубликовании пригодного номенклатурного акта (статья 11).

[2] В этой работе в качестве автора первоописания указан Chemnitz, причем с опечаткой – Chemmiz.

Палеонтологические находки. Известен с миоцена (Скарлато,1981), в отложениях Белого моря – с атлантической фазы (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический вид. Встречен во всех районах Северного Ледовитого океана, кроме его центральной части. В Атлантическом океане расселяется на юг до Балтийского моря и зал. Массачусетс, в Тихом океане – до Корейского пролива и Алеутских островов.

У К. М. Дерюгина (1928), как и большинство других мелководных видов, не отмечен. По материалам БентБоМ (встречен на 79 станциях) и коллекций ЗИН РАН (26 проб) в Белом море встречается на мелководьях вдоль Кандалакшского, Карельского Поморского, Онежского и Летнего берегов. Отмечен на границе Двинского залива и Горла, а также в Мезенском заливе (*см. приложение 1, 22*). Л. А. Кудерский (1961) не приводит карты распространения этого вида в Онежском заливе, но из его описания следует, что он был обнаружен возле северной части Поморского берега. Отсутствие находок в Горле дает возможность предполагать изолированность беломорских поселений этого вида от баренцевоморских.

Основные экологические особенности. Стенотермный умеренно тепловодный, относительно эврибатный, стенотопный, предпочитающий илы вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 0 до 40 м при температуре от –1.4 до 14.2°С и солености от 23.0 до 27.8‰, в основном на илистых (20% находок), песчаных (40% находок) и смешанных (30% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 6.234 ± 1.843 г/м^2, а средняя плотность поселения – 33.7 ± 6.5 экз./м^2.

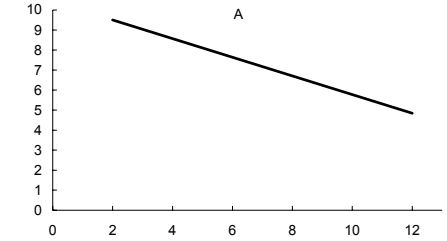
По материалам БентБоМ максимальная биомасса (23.696 г/м^2 при плотности поселения 32 экз./м^2) встречена в Унской губе на глубине 15 м на смешанном грунте в сообществе Mytilus edulis при температуре 12.5°С (табл. 51), а наибольшая плотность поселения (100 экз./м^2 при биомассе 1.160 г/м^2) на глубине 5 м на заиленном песчаном грунте вблизи Иванова наволока (губа Чупа) в сообществе Macoma calcarea + Laminaria saccharina (табл. 52). В литературе приводятся и другие значения показателей обилия для этого вида. Наумов с соавторами (1987), базируясь на материалах экспедиций под руководством А. Н. Голикова, приводят максимальную биомассу в 257 г/м^2 при плотности поселения 50 экз./м^2, отмеченную в губе Чупа на глубине 3 м в биоценозе Laminaria saccharina + Mytilus edulis, и наибольшую плотность поселения в 480 экз./м^2 при биомассе 153.4 г/м^2 там же, на глубине 5 м.

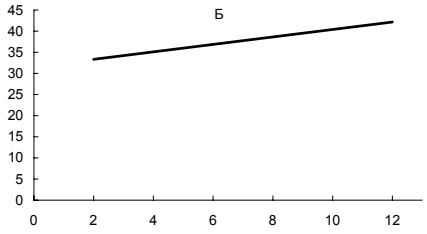
На имеющемся материале не удается выявить сколько-нибудь заметной зависимости биомассы, плотности поселения и среднего веса экземпляра от глубины (рис. 118, *А, Б, В*).

Фильтрующий сестонофаг. Свободно лежит на грунте или зарывается на различную глубину передним концом.

Протерандрический гермафродит (Thorson, 1946; Saleuddin, 1964; Матвеева, 1977, 1979). Зрелые яйца и сперма отмечены с марта по октябрь. Диаметр яиц 250 мкм, развитие без пелагической личинки (Oertzen, 1972). Длина зародышевой раковины около 800 мкм.

Продолжительность жизни в Белом море 4÷5 лет (Максимович, 1980). В. Н. Золотарев (1989) для баренцевоморских представителей указывает максимальный возраст в 10 лет, и не исключено, что и в Белом море могут встретиться более долгоживущие экземпляры, чем отмеченные в работе Н. В. Максимовича.





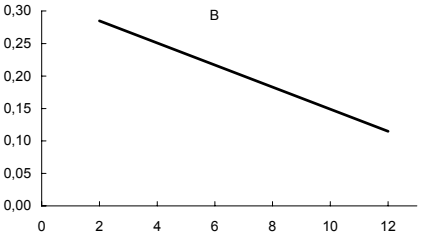


Рис. 118. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Tridonta borealis* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 118. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Tridonta borealis* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Род ***NICANIA*** Leach, 1819

Nicania montagui (Dillwyn, 1817)

Venus compressa: Montagu, 1808: 43, pl. 26, fig. 1, part, (non Linnaeus)
Venus montagui: Dillwyn, 1817: 167, part.
Nicania banksii: Leach, 1819: 62
Astarte warchami: Hancock, 1846: 336, pl. 5, fig. 15, 16
Astarte compressa: Forbes, Hanley, 1848: 464 (non Linnaeus)
Astarte fabula: Reeve, 1855: 398, pl. 33, fig. 5
Sowerby in: Reeve, 1874, pl. 1, sp. 7
Astarte Banksii: Герценштейн, 1885: 654;
Astarte (Nicania) banksii: G. O. Sars, 1878: 51, tab. 6, fig. 1
Astarte vernicosa: Dall, 1903: 945, pl. 63, fig. 1
Astarte bennetti: Dall, 1903: 945, pl. 63, fig. 6
Astarte montagui: Thiele, 1928: 619; Дерюгин, 1928: 303; Филатова, 1948: 465, табл. 110, рис. 5-8; Горбунов, 1952: 238; Ушаков, 1953: 265; Coan et al., 2000: 290, pl. 57; Galkin, Voronkov, 2001: 112
Astarte montagui marealbis: Месяцев, 1931: 76-84
Astarte (Tridonta) montagui: Bernard, 1979: 44, fig. 71, 72;
Tridonta montagui: Bernard, 1983, 37; Кафанов, 1991: 50
Astarte (Tridonta) bennetti: Kuroda, Kinoshita, 1951: 26
Tridonta bennetti: Habe, Ito, 1965: 127, pl. 43, fig. 1
Nicania montagui: Скарлато, 1981: 298, фот. 249, 255-264; Наумов и др., 1987: 238, рис. 146; Наумов, Федяков, 1994: 59

Диагноз (*атлас, таблица VII, 1*).

Раковина округло-треугольная, коричневая, равностворчатая, равносторонняя, неперламутровая.

$J_1 = 0.864 \pm 0.002$; $J_3 = 0.513 \pm 0.002$ (Наумов и др., 1987). Максимальные размеры в Белом море: 17.8 × 14.8 × 9.4 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные.

Периостракум блестящий, тонко шагреневый. Поверхность створок равномерно покрыта тонкими концентрическими ребрышками.

Лунка и щиток вдавлены, четко ограничены.

Лигамент наружный.

Замок астартоидный. Правая створка несет один хорошо развитый центральный кардинальный зуб, по бокам от которого имеется по одному плохо заметному зубчику. Вдоль лунки и щитка идут слабо выраженные латеральные зубы. Левая створка несет два хорошо выраженных кардинальных зуба и два неясных латеральных.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя почковидный, ориентирован вертикально; заднего – овальный. Под дистальными концами латеральных зубов имеются следы прикрепления небольших педальных мускулов, задний из которых примыкает к отпечатку аддуктора.

И. И. Месяцев (1931) считает, что в Белом море встречается особый подвид, и не исключает его балтийское происхождение. Мнение это последующими исследователями не подтверждено.

Палеонтологические находки. Известен с плиоцена (Скарлато, 1981; Coan et al., 2000), в отложениях Белого моря – с атлантической фазы (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен во всех районах Северного Ледовитого океана, кроме его центральной части. В Атлантическом океане расселяется на юг до Бискайского залива и штата Массачусетс, в Тихом океане – до Корейского пролива и Алеутских островов.

По материалам БентБоМ (встречен на 154 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 22 станциях) и коллекций ЗИН РАН (59 проб) в Белом море встречается повсеместно, кроме наиболее глубоководных частей Бассейна, а также кута Двинского залива (*см. приложение 1, 23*). В центральной и кутовой частях Онежского залива относительно редок. Впрочем, судя по данным Л. А. Кудерского (1961), это не так.

Основные экологические особенности. Стенотермный умеренно тепловодный, относительно эврибатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 2 до 220 м при температуре от –1.2 до 14.4°С и солености от 20.2 до 29.6‰, в основном на илистых (37% находок), песчаных (21% находок) и смешанных (30% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 3.821 ± 0.886 г/м^2, а средняя плотность поселения – 65.7 ± 10.0 экз./м^2.

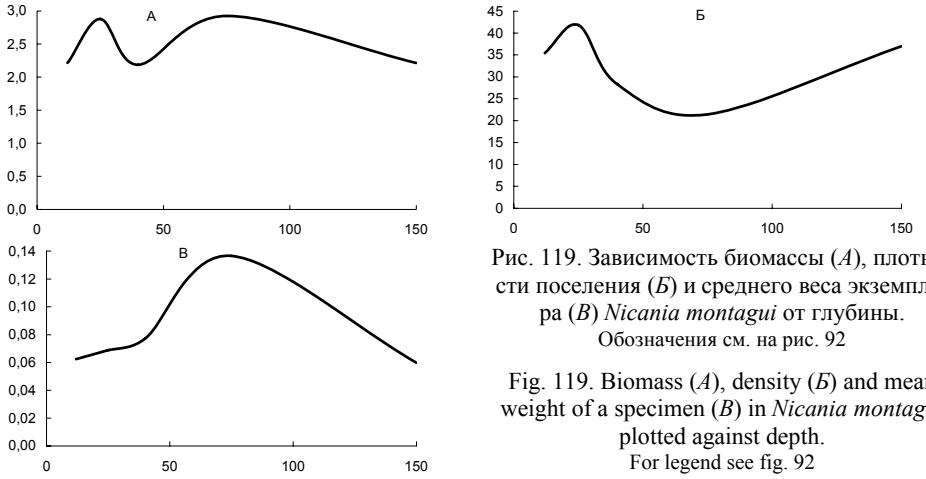


Рис. 119. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Nicania montagui* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 119. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Nicania montagui* plotted against depth.
For legend see fig. 92

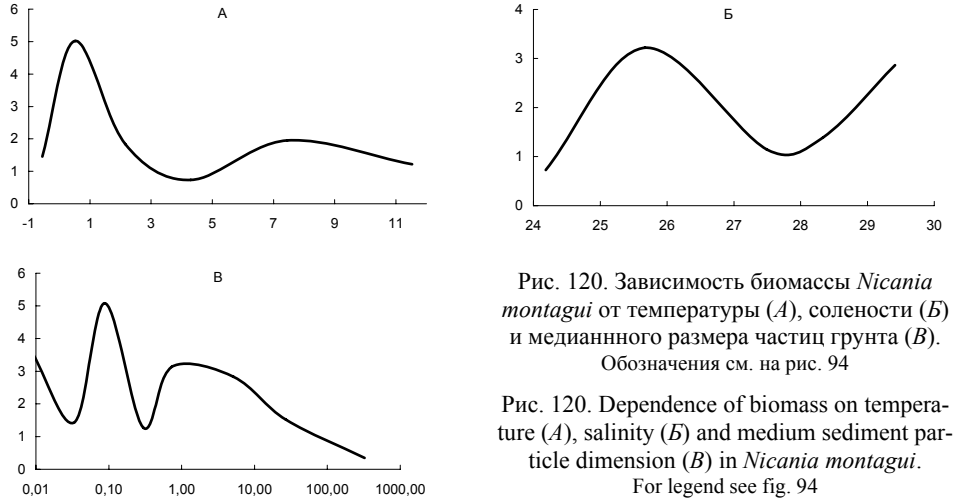


Рис. 120. Зависимость биомассы *Nicania montagui* от температуры (*А*), солености (*Б*) и медианнного размера частиц грунта (*В*).
Обозначения см. на рис. 94

Рис. 120. Dependence of biomass on temperature (*A*), salinity (*Б*) and medium sediment particle dimension (*B*) in *Nicania montagui*.
For legend see fig. 94

По материалам БентБоМ максимальные биомасса (25.400 г/м^2) и плотность поселения (200 экз./м^2) отмечены в Двинском заливе на глубине 20 м в биоценозе Nicania montagui + Myriochele oculata на илистом грунте (табл. 46). Л. А. Кудерский (1961) указывает на поселение этого вида в кутовой части Онежского залива с биомассой 29 г/м^2 при плотности поселения 120 экз./м^2.

На имеющемся материале не удается выявить сколько-нибудь заметной зависимости биомассы, плотности поселения и среднего веса экземпляра от глубины (рис. 119, *А, Б, В*).

Максимальные биомассы создает при температуре около 1°С. Зависимость биомассы от солености выражена нечетко, так же, как и зависимость от гранулометрического состава донных осадков, хотя, скорее всего, предпочитает грубые алевриты и мелкие пески (рис. 120, *А, Б, В*).

Фильтрующий сестонофаг. Возможно, является протерандрическим гермафродитом (Матвеева, 1977, 1979).

Половой зрелости достигает при длине раковины 5÷7 мм. Зрелые яйца и сперма обнаружены с марта по октябрь. Диаметр яиц около 400 мкм, развитие без пелагической стадии (Thorson, 1936). Длина зародышевой раковины 500 мкм.

Продолжительность жизни в Белом море – 2÷3 года (Наумов и др., 1987). В. Н. Золотарев (1989) для баренцевоморских представителей вида отмечает предельный возраст в 8 лет, что представляется более правдоподобным.

Надсемейство **HIATELLOIDEA** Gray, 1824

Семейство **HIATELLIDAE** Gray, 1824

Род ***HIATELLA*** Bosc, 1801

Hiatella arctica (Linnaeus, 1767)

Mya arctica: Linnaeus, 1767: 1113
Saxicava pholadis: G. O. Sars, 1878: 95, tab. 20, fig. 7
Saxicava rugosa: Герценштейн, 1885: 663 (part.)
Saxicava arctica: G. O. Sars, 1878: 95, tab. 20, fig. 8; Дерюгин, 1928: 307 (part.); Месяцев, 1931: 119 (part.); Горбунов, 1946: 46 (part.); Филатова, 1948: 443, табл. 112, рис. 9 (part.); Горбунов, 1952: 257; Ушаков, 1953: 270
Hiatella (Hiatella) arctica: Bernard, 1979: 56, fig 95, 96; Bernard, 1983: 59
Hiatella arctica: Lamarck, 1819: 30; Clarke, 1960: 46; Lubinsky, 1980: 46, pl. 11 fig. 7; Скарлато, 1981: 304, рис. 158; Наумов и др., 1987: 239, рис. 147 (part.); Кафанов, 1991: 52; Наумов, Федяков, 1994: 59; Coan et al., 2000: 485, pl. 104; Galkin, Voronkov, 2001: 112 (part.)

Диагноз (*атлас, таблица VII, 2*).

Раковина вытянутая, белая, неправильно четырехугольная, слабо неравностворчатая, неравносторонняя, неперламутровая. Передний конец скошен вниз и закруглен, задний тупо обрублен. Нижний край прямой или вогнутый. У крупных особей может наблюдаться слабое зияние спереди и сзади.

$J_1 = 0.538 + 0.004$; $J_3 = 0.817 \pm 0.006$ (Наумов и др., 1987). Аллометрическая зависимость веса тела от длины раковины: $W = 0.00012L^{3.09}$ (В. В. Халаман, устное сообщение). Максимальные размеры в Белом море: 33.5 × 13.3 × 11.0 мм (Наумов и др., 1987)[1].

Макушки смещены вперед, прозогирные.

Периостракум тонкий, розоватый или сероватый, легко слущивающийся. Поверхность створок покрыта грубыми морщинистыми линиями нарастания. От макушек к заднему обрубленному концу раковины идут два резких радиальных киля, дистальные части которых с возрастом могут сглаживаться. Эти кили у молодых экземпляров несут острые шипики (рис. 121). От макушки вниз идет слабое радиальное вдавление, которому соответствует выемка нижнего края. Вперед и вниз от макушки направлен слабый килевой перегиб, практически исчезающий на уровне отпечатка аддуктора.

Лунка и щиток обычно вдавленные, ограничены нечетко.

Лигамент наружный.

Замочная площадка развита слабо, латеральные зубы отсутствуют. На каждой створке по одному-два очень слабых кардинальных зуба, исчезающих с возрастом.

Мантийная линия образована отдельными отпечатками мускулов различной формы и размеров, среди которых выделяется один, более мощный. Он расположен примерно посередине раковины и вытянут в радиальном направлении.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя грушевидный, узкой частью направлен вверх. Над ним располагается щелевидный след прикрепления переднего ретрактора ноги. Отпечаток заднего аддуктора округлый или овальный, в верхней части сливается с продолговатым следом заднего ретрактора.

Род *Hiatella* настоятельно требует тщательной ревизии с применением конхиологических, экологических и молекулярных методов. Представители рода настолько изменчивы (рис. 122), что в его пределах описано много различных видов, которые

[1] Числовой материал, приведенный в этом абзаце, следует считать ориентировочным, так как при обработке материала оба беломорских вида рода *Hiatella* рассматривались совместно. Тем не менее, низкие значения погрешности говорят о том, что они обладают близкими пропорциями раковины. Для уточнения этих данных требуются дополнительные исследования.

Рис. 121. Правая створка раковины *Hiatella arctica* сразу после метаморфоза.
По материалам Л. П. Флячинской.

Fig. 121. Right valve of *Hiatella arctica* shell just after metamorphosis.
After L. P. Flyachinskaya's material.

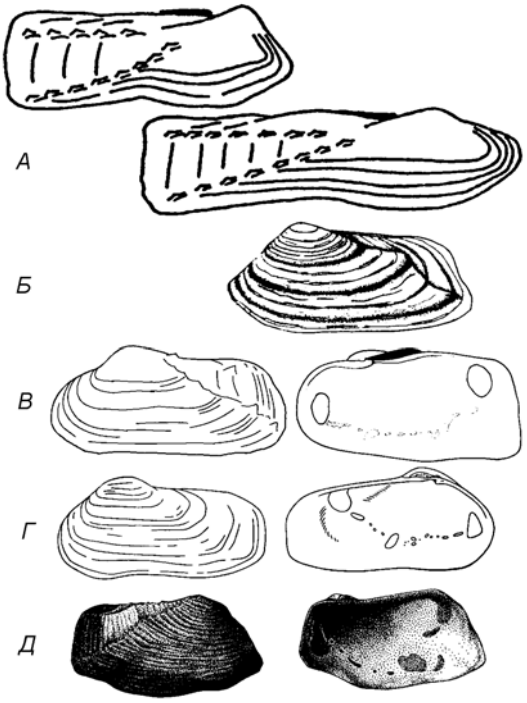


Рис. 122. Межавторская изменчивость *Hiatella arctica*.
А – две правые створки снаружи разных экземпляров. *По*: Hunter, 1950. *Б* – левая створка снаружи (в тексте работы сказано, что правая). *По*: Матвеева, Максимович, 1977. *В* – левая створка снаружи (прорисовка фотографии, рис. 96) и правая створка изнутри. *По*: Bernard, 1979. *Г* – левая створка снаружи и изнутри. *По*: Скарлато, 1981. *Д* – правая створка снаружи и изнутри (художник врисовал внутреннее строение в контуры правой створки, видимой снаружи). *По*: Наумов и др., 1987. (Ср. эти рисунки с изображением в атласе, настоящее издание).

Fig. 122. Inter-authors variability in *Hiatella arctica*.
A – external view of two different right valves. After Hunter, 1950. *Б* – external view of the left valve (in the text the valve is referred as a right one). After Matveeva, Maximovich, 1977. *B* – external view of the left valve (line drawing after photo, fig 96) and internal view of the right valve. After Bernard, 1979. *Г* – external and internal view of the left valve. After Scarlato, 1981. *Д* – external and internal view of the right valve (the graphic artist had drawn the internal structure into outline of external view of the right valve). After Naumov et al., 1987. (Compare these drawings with the picture in the Atlas in this book).

одни авторы считают самостоятельными, а другие сводят в синонимы, причем разные исследователи объединяют и разные виды. В данной работе нет места для такой ревизии, которая нуждается в проведении длительных и сложных исследований. Тем не менее, уже сейчас ясно, что в Белом море встречается, по крайней мере, два вида этого рода. Они хорошо различаются по срокам размножения, по строению раковины оседающей молоди и по экологическим особенностям (*см. ниже*). К сожалению, все предыдущие работы, включая и наши собственные, не различали виды рода *Hiatella*, поэтому трудно с уверенностью сказать, какому из видов следует приписать те или иные экологические черты. На основании косвенных данных можно предполагать, что на глубинах от 0 до 30 м преобладает *Hiatella arctica*, на глубинах от 20 до 80 м – *H. pholadis*, поэтому в дальнейшем приводятся описания экологических свойств не для обоих видов по отдельности, а для рода в целом. Описания эти помещены в данный раздел.

Палеонтологические находки. Известен с олигоцена (Скарлато, 1981) или даже с миоцена (Bernard, 1979). В отложениях Белого моря виды этого рода известны с верхней пребореали (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Широко распространенный субтропическо-арктический циркумполярный род, проникающий в южное полушарие[1]. Отмечен во всех морях Северного Ледовитого океана. В Атлантическом океане расселяется на юг до тропика Рака, в Тихом – до зал. Посьета и Панамы. В южном полушарии отмечен у берегов Австралии, Новой Зеландии, Патагонии и Южной Африки (Heering, 1950).

По материалам БентБоМ (встречен на 104 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 17 станциях) и коллекций ЗИН РАН (79 проб) в Белом море отмечен повсеместно, кроме наиболее глубоководных частей Бассейна (где по материалам коллекций ЗИН РАН и по данным К. М. Дерюгина встречен всего на нескольких станциях на глубинах порядка 150 м), а также кута Двинского залива. В кутовой части Онежского залива относительно редок (*см. приложение 1, 24*). По данным Л. А. Кудерского (1961), не найден ни в кутовой части Онежского залива, ни вдоль южной части Поморского берега. Это неплохо согласуется с нашими материалами.

Основные экологические особенности. По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 2 до 140 м при температуре от –0.9 до 20.3°С и солености от 16.4 до 30.1‰, в основном на илистых (34% находок) и смешанных (28% находок) грунтах. Средняя биомасса представителей этого рода на тех станциях, где он обнаружен, составляет 6.501 ± 1.494 г/м^2, а средняя плотность поселения – 59.5 ± 12.1 экз./м^2.

По материалам БентБоМ наибольшая биомасса (52.152 г/м^2 при плотности поселения 144 экз./м^2) отмечена в Западной Соловецкой салме на глубине 20 м в биоценозе Modiolus modiolus на заиленном песчано-гравийном грунте (табл. 36). Максимальная плотность поселения (300 экз./м^2 при биомассе 15.380г/м^2) обнаружена у Летнего берега в Двинском заливе на глубине 8 м в биоценозе Laminaria digitata на смешанном грунте (табл. 49).

По материалам БентБоМ зависимость биомассы, плотности поселения и в среднего экземпляра от глубины носит бимодальный характер (рис. 123, *А, Б, В*). Выраженность пиков различна на разных графиках, но, тем не менее, они четко прослежи-

[1] Что род *Hiatella* нуждается в ревизии, было понятно уже давно. Так, В. В. Федяков (1986), анализируя географическое распространение *H. arctica*, отмечает, что, возможно, последующие исследования позволят разбить этот вид на несколько новых, с более узкими ареалами. Действительно, уже сейчас ясно, что в Баренцевом море обитает два вида этого рода (Манушин, 1998). То же самое можно сказать и относительно беломорских его представителей.

ваются. Первый из них приходится на глубину около 10 м, что совпадает с данными Т. А. Матвеевой и Н. В. Максимовича (1977), а также В. В. Федякова (1988), второй – около 40–50 м.

Зависимость биомассы этого вида от температуры также бимодальна. Первая мода приходится на температуру около 2°С, а вторая – приблизительно на 11°С. Такое распределение биомассы в зависимости от температуры хорошо согласуется с бимодальностью связи биомассы, плотности поселения и среднего веса с глубиной (*см. выше*). Связь биомассы с соленостью прослеживается нечетко. Зависимость же биомассы от гранулометрического состава грунта тоже бимодальна с пиками на мелком песке и на скальном грунте (рис. 124, *А, Б, В*). Это обстоятельство вызывает удивление. Если вторичные пики на галечном и каменистом грунте у видов, приуроченных к пескам, можно объяснить присутствием песчаной фракции в промежутках между обломочным материалом, то на скальном грунте песок не задерживается. Не исключено, что бимодальность рассмотренных зависимостей отражает гетерогенность рода *Hiatella*, что может быть выявлено только в ходе дальнейших исследований.

Фильтрующий сестонофаг. Характерная форма в биоценозах обрастаний. Поселяется открыто на неровностях субстрата, иногда прикрепляясь биссусом. Довольно часто молодые экземпляры забираются в щели скал, домиков живых или мертвых балянусов, в раковины других моллюсков и т. п. В тех случаях, когда размеры убежища невелики, а подросший моллюск уже не может его покинуть, пропорции животного резко изменяются в соответствии с внутренней формой укрытия. Интересно отметить, что наличие видов этого рода, вероятно, является обязательным условием для развития новых колоний мягких кораллов *Gersemia fruticosa.* В глубине подошвы альционарии располагается одна или несколько камер, сообщающихся с внешней средой каналом. Эти камеры содержат ювенильные особи *Hiatella* sp. (скорее всего, это – *H. pholadis*); каналы служат для выхода сифонов. Со временем раковина моллюсков подвергается химической деструкции, что приводит к быстрой гибели животных (Федяков, 1986; Наумов и др., 1987).

Половозрелости достигает на 1–2 году жизни при длине раковины 8÷10 мм. Диаметр зрелых овоцитов 75 мкм. Нерест происходит в июне-июле при температуре 6÷10°С (Матвеева, Максимович, 1977; Максимович, 1980, Максимович, Шилин, 1991). Развитие с длительной пелагической стадией (Матвеева, Максимович, 1977). Наибольшая плотность личинок отмечена в июле–авнусте (Ведерников, 1987; Максимович, Шилин, 1991). По устному сообщению Л. П. Флячинской на этот период приходится пик численности личинок *Hiatella arctica*. Они сохраняются в планктоне до конца августа, а иногда даже до октября (Ведерников, 1987). В конце февраля в планктоне вновь появляются молодые личинки *Hiatella* (какому виду принадлежат, – не установлено), которые оседают в феврале (Ведерников, 1987). По данным этого автора зимой личинки менее обильны (около 150 экз./м^3), чем летом (около 380 экз./м^3), и их оседание идет менее интенсивно (23×10^3 экз./м^2 зимой против $48 \times 1\ 0^3$ экз./м^2 летом). Тем не менее, в обоих случаях мы имеем дело с величинами одного порядка. Для объяснения этого явления требуются дополнительные исследования.

Метаморфоз происходит при размере личиночной раковины около 260 мкм, и оседающая молодь предпочитает обросшие субстраты (Максимович, Шилин, 1993). Длина зародышевой раковины около 400 мкм (Матвеева, Максимович, 1977).

Из сказанного видно, что *Hiatella arctica* нуждается в дополнительном изучении. В 1995 г. К. В. Оккельман, определяя по просьбе К.-П. Гюнтер материал из Белого моря, отнес личинок моллюсков из этого рода, собранных летом 1994 г., к виду

H. byssifera, подчеркнув, что они не принадлежат к виду *H. arctica* (Günther, устное сообщение). В свое время Ф. Бернард (Bernard, 1979) писал, что «the wide distribution and plasticity of this species has resulted in a large synonymy» (op. cit., p. 57). К этому можно добавить, что эти же свойства привели и к неустойчивости таксономического статуса описанных разновидностей. До сих пор окончательно не выяснено, следует ли сводить в синоним формы, описанные как *H. arctica*, *H. rugosa*, *H. byssifera* и *H. pholadis* (Скарлато, 1981; Bernard, 1983; Coan et al., 2000), а если следует, то какие именно (подробнее об этом *см. раздел*, посвященный *H. pholadis*).

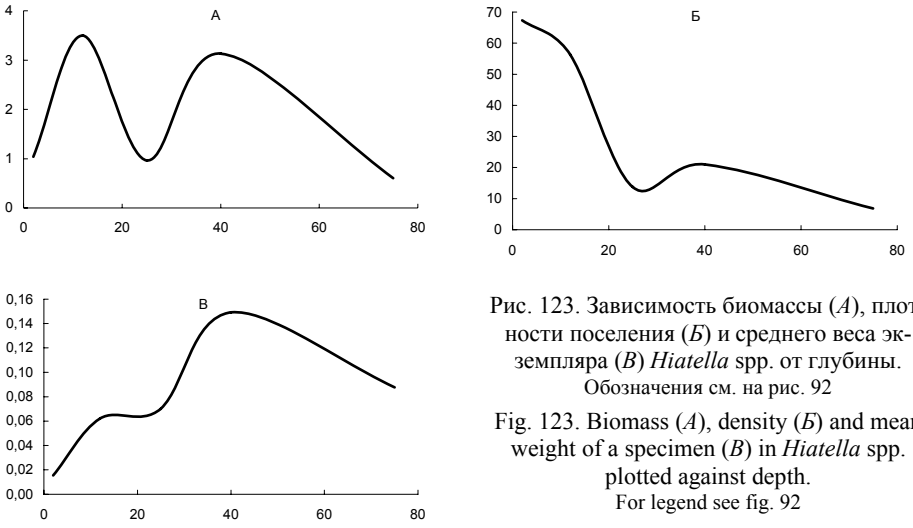


Рис. 123. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Hiatella* spp. от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 123. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Hiatella* spp. plotted against depth.
For legend see fig. 92

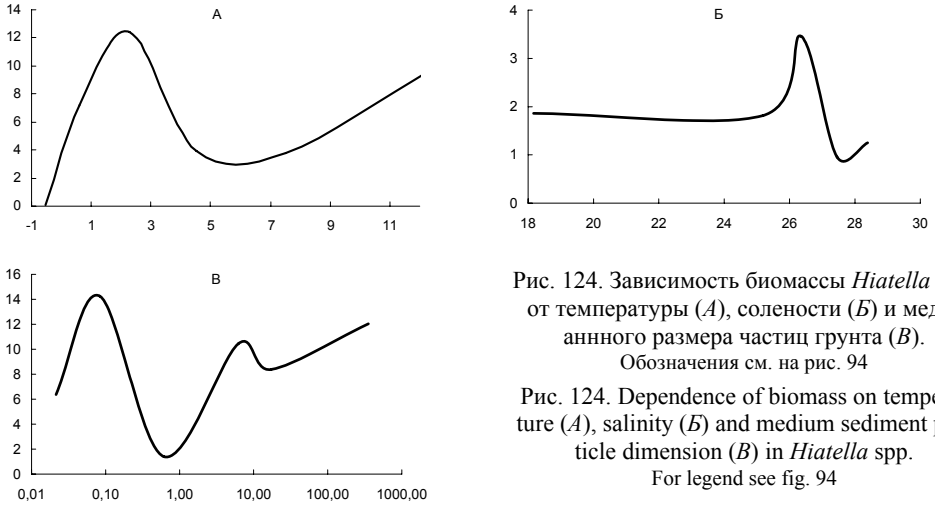


Рис. 124. Зависимость биомассы *Hiatella* spp. от температуры (*А*), солености (*Б*) и медианнного размера частиц грунта (*В*).
Обозначения см. на рис. 94

Рис. 124. Dependence of biomass on temperature (*A*), salinity (*Б*) and medium sediment particle dimension (*B*) in *Hiatella* spp.
For legend see fig. 94

Продолжительность жизни в Белом море – 6 лет (Матвеева, Максимович, 1977; Максимович, 1980; Золотарев, 1989). По данным Г. Х. Петерсена (Petersen, 1978) вид, который он в своей работе называет то *Hiatella arctica*, то *H. byssifera*, в водах Западной Гренландии доживает до 18 лет.

Hiatella pholadis (Linnaeus, 1771)

Mytilus pholadis: Linnaeus, 1771: 548
Saxicava pholadis: G. O. Sars, 1878: 95, tab. 20, fig. 7
Saxicava rugosa: Герценштейн, 1885: 663 (part.)
Saxicava arctica: G. O. Sars, 1878: 95, tab. 20, fig. 8; Дерюгин, 1928: 307 (part.); Месяцев, 1931: 119 (part.); Горбунов, 1946: 46; Филатова, 1948: 443, табл. 112, рис. 9 (part.); Горбунов, 1952: 257; Ушаков, 1953: 270
Hiatella (Hiatella) pholadis: Bernard, 1983: 59
Hiatella arctica: Lamarck, 1819: 30; Clarke, 1960: 46; Lubinsky, 1980: 46, pl. 11 fig. 7; Скарлато, 1981: 304, рис. 158; Наумов и др., 1987: 239, рис. 147 (part.); Кафанов, 1991: 52; Наумов, Федяков, 1994: 59; Coan et al., 2000: 485, pl. 104; Galkin, Voronkov, 2001: 112 (part.)
Hiatella gallicana: Манушин, 1998: 80

Диагноз[1].

Раковина вытянутая, белая, неправильно четырехугольная, слабо неравностворчатая, неравносторонняя, неперламутровая. Передний конец скошен вниз и закруглен, задний тупо обрублен. Нижний край прямой или вогнутый. У крупных особей может наблюдаться слабое зияние спереди и сзади.

$J_1 = 0.538 + 0.004$; $J_3 = 0.817 \pm 0.006$ (Наумов и др., 1987). Аллометрическая зависимость веса тела от длины раковины: $W = 0.00012L^{3.09}$ (В. В. Халаман, устное сообщение). Максимальные размеры в Белом море: 33.5 × 13.3 × 11.0 мм (Наумов и др., 1987)[2].

Макушки смещены вперед, прозогирные.

Периостракум тонкий, розоватый или сероватый, легко слущивающийся. Поверхность створок покрыта грубыми морщинистыми линиями нарастания. Радиальные кили по линии, соединяющей макушки и задний конец раковины, отсутствуют (рис. 125). Нет и шипиков у молодых экземпляров. От макушки вниз идет слабое радиальное вдавление, которому соответствует выемка нижнего края. Вперед и вниз от макушки направлен слабый килевой перегиб, практически исчезающий на уровне отпечатка аддуктора.

Лунка и щиток обычно вдавленные, ограничены нечетко.

Лигамент наружный.

Замочная площадка развита слабо, латеральные зубы отсутствуют. На каждой створке по одному–два очень слабых кардинальных зуба, исчезающих с возрастом.

Мантийная линия образована отдельными отпечатками мускулов различной формы и размеров, среди которых выделяется один, более мощный. Он расположен примерно посередине раковины и вытянут в радиальном направлении.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя грушевидный, узкой частью направлен вверх. Над ним располагается щелевидный след прикрепления переднего ретрактора ноги. Отпечаток заднего аддуктора округлый или овальный, в верхней части сливается с продолговатым следом заднего ретрактора.

В пределах рода *Hiatella* выделяют много видов, таксономический статус которых крайне неясен. Среди наиболее употребительных названий для моллюсков, встреченных в северном полушарии, следует назвать *H. arctica* (Linnaeus, 1767), *H. rugosa* (Linnaeus, 1767), *H. minuta* (Linnaeaus, 1767), *H. pholadis* (Linnaeus, 1771), *H. byssifera* (Fabricius, 1780), *H. striata* (Flueriau de Sallevue, 1802), *H. monoperta* (Bosc, 1802), *H. biaperta* (Bosc, 1802), *H. gallicana* (Lamarck, 1818), *H. solida* (Sowerby, 1834). Трудно решить, какое из этих названий следует избрать для второго вида этого рода из

[1] В *атласе* изображение этого вида не приводится, так как в настоящее время надежное определение взрослых экземпляров по конхиологическим признакам невозможно.

[2] Числовой материал, приведенный в этом абзаце, следует считать ориентировочным, так как при обработке материала оба беломорских вида рода *Hiatella* рассматривались совместно. Тем не менее, низкие значения погрешности говорят о том, что они обладают близкими пропорциями раковины. Для уточнения этих данных требуются дополнительные исследования.

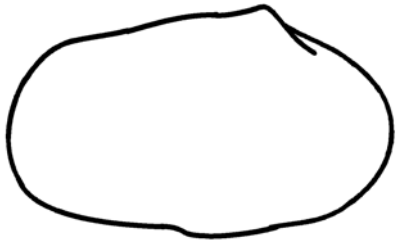


Рис. 125. Правая створка раковины *Hiatella pholadis* сразу после метаморфоза.
По материалам Л. П. Флячинской.

Fig. 125. Right valve of *Hiatella pholadis* shell just after metamorphosis.
After L. P. Flyachinskaya's material.

Белого моря. Обычно считают, что *H. minuta* и *H. byssifera* – младшие синонимы *H. arctica*, а *H. rugosa* – название с неясным статусом, и его трудно привязать к конкретному виду. Р. Уинкуорт, проводивший в тридцатых годах XX столетия ревизию рода (Winckworth, 1932) сообщил У. Р. Хантеру, что типовые экземпляры *H. rugosa* в коллекции К. Линнея принадлежат виду *H. arctica* (Hunter, 1950). Тогда старшим названием становится *H. pholadis*, и мы принимаем его для второго вида рода *Hiatella*, встреченного в Белом море. Аналогичного мнения придерживается и Ф. Бернард, указывающий, что в Северной Атлантике встречается именно этот вид (Bernard, 1979). Следует иметь в виду, что после проведения ревизии рода может оказаться, что этому виду следует присвоить другое название[1]. Все цитированные выше авторы отмечают, что молодь этого вида, в отличие от *H. arctica*, не имеет ни килей, ни рядов шипов на задней части раковины. Этот вид был найден и в Баренцевом море (Манушин, 1998), но определен как *H. gallicana*. И. Е. Манушин принимает такое решение на основании того, что личинки этого вида из Баренцева моря в точности соответствуют описанию личинок в работе М. В. Лебур (Lebour, 1938), которая описывает их под названием *H. gallicana* (Lamarck, 1818), считая его синонимичным *H. rugosa* (Linnaeus, 1767). Учитывая упомянутое выше мнение Р. Уинкуорта, получается, что, разделяя один вид на два, М. В. Лебур выбрала для второго в качестве валидного имени младший синоним первого. На самом деле Р. Уинкуорт счи-

[1] Судя по диагнозу этого вида, приведенному у Й. Ф. Гмелина (Gmelin, 1791, p. 3257-3258), раковина *H. pholadis* сильно зияет спереди и сзади («… testa oblonga anterius obtusiore rudi transversaliter rugosa. ...Habitat in Oceano septentrionali, in corallis & saxis pholadis more habitaculum sibi excavans, testa magnitudune fabæ ½ pollicem longa, $1^1/_4$ lata, vix utroque fine clausili, inconspicua, cardinale edentulo, aut denticulo obsoleto. – Раковина довольно длинная, спереди грубо притуплена, поперечно морщинистая… Живет в Северном океане в кораллах и скалах с норками, по обыкновению выкапывая себе коморку. Раковина размером с боб, 0.5 дюйма в длину и 1.25 в ширину. Закрытая раковина [при рассматривании] с обоих концов почти незаметна. Замок без зубов или зубы стерты»). Если указание на невидимость раковины с концов трактовать как зияния, то описанный у Й. Ф. Гмелина вид, скорее, следует считать принадлежащим *Zirphaea crispata*. В таком случае приоритет будут оспаривать видовые имена *striata* Flueriau de Ballevue, 1802, *monoperta* Bosc, 1802 и *biaperta* Bosc, 1802. По сути дела, в процессе проведения ревизии рода с применением молекулярных методов (что совершено необходимо, так как конхиологически виды рода *Hiatella* практически неразличимы) следовало бы все видовые названия, за исключением *arctica* Linnaeus, 1767, внести в список изъятых имен, а выделенные виды описывать заново. Это – единственный способ навсегда избавиться от имеющейся путаницы.

тал, что *H. gallicana* действительно существует как самостоятельный вид и, следовательно, не синонимичен изъятому им названию *H. rugosa*. Остается непонятным, почему он принял в качестве валидного названия именно *H. gallicana*, хотя по его же собственному устному заявлению (Hunter, 1950) приоритетным названием для этого вида должно быть *H. striata* Fleuriau de Bellevue, 1802. Остается согласиться У. Р. Хантером: «specific nomenclature in *Hiatella* is obscure» (op. cit., p. 272).

Палеонтологические находки. Известен с плиоцена (Bernard, 1983). Виды этого рода в отложениях Белого моря встречаются с верхней пребореали (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Амфибореальный вид (Bernard, 1979, 1983).

Основные экологические особенности. Скорее всего, вид встречается в основном в диапазоне глубин 20÷80 м. По-видимому, именно этот вид обитает в подошве колоний мягкого коралла *Gersemia fruticosa* (Федяков, 1986; Наумов и др., 1987). Из-за того, что в прежних работах его смешивали с *Hiatella arctica*, ничего более определенного о нем сказать пока нельзя.

Фильтрующий сестонофаг. Характерная форма в биоценозах обрастаний.

Личинки появляются в планктоне в начале августа (Флячинская, устное сообщение) и остаются там до ноября (Günther, Fedyakov, 2000).

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна.

Род ***PANOMYA*** Gray, 1857

Panomya arctica (Lamarck, 1818)

Mya norvegica: Spengler, 1793: 46, pl. 2, fig. 18 (non Gmelin)
Glycymeris arctica: Lamarck, 1818: vol. 5, 458
Panopæa arctica: Gould, 1841: 37, fig. 37
Panopaea norvegica: Forbes, Hanley, 1848: 174, pl. 11; Ушаков, 1953: 270
Panopea norvegica: G. O. Sars, 1878: 94, tab. 6, fig. 12; Герценштейн, 1885: 663; Месяцев, 1931: 118
Panomya turgida: Oldroyd, 1924: 206
Panope (Panomya) arctica: Grant, Ga1e, 1931: 426
Panomya ampla: Kuroda, Koba, 1933: 166, tab. 6, fig. 1, 2 (non Dall, 1898)
Panope (Panomya) turgida: La Rocque, 1953: 82
Panope arctica: Филатова, 1957: 56
Panomya spengleri: Nordsieck, 1969: 148, pl. 21, fig. 83.20
Panomya arctica: Dall, 1917: 416; Скарлато, 1981: 307, фот. 273-278; Bernard, 1983: 59; Наумов и др., 1987: 240, рис. 148; Galkin, Voronkov, 2001: 112

Диагноз (*атлас, таблица VII, 3*).

Раковина белая, вытянутая, неправильно-четырехугольная, неперламутровая, неравносторонняя, слабо неравностворчатая – левая створка немного меньше правой, сильно зияющая спереди и сзади.

Максимальные размеры в Белом море: 32.0 × 24.0 × 16.0 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые, смещены вперед.

Периостракум темный, матовый, слущивающийся. Поверхность створок покрыта грубыми линиями нарастания. От макушек вниз, а также вниз и кзади идут две мощные пологие складки.

Лунка и щиток вдавленные, неограниченные.

Замочная площадка слабая. На правой створке впереди макушки имеется один хорошо выраженный конический зуб, которому на левой створке соответствует выемка. Вдоль ее заднего края проходит зубовидный вырост.

Мантийная линия образована отдельными отпечатками мускулов различной формы и размеров. Среди них выделяется один, более мощный продолговатый, расположенный приблизительно в центре раковины и ориентированный вдоль ее нижнего края. Мантийный синус неглубокий, хорошо выраженный.

Отпечатки мускулов-замыкателей почковидные, ориентированы вертикально. Над отпечатком переднего аддуктора имеется вытянутый след прикрепления переднего ретрактора ноги.

Палеонтологические находки. Известен с плиоцена (Скарлато, 1981; Bernard, 1983). В отложениях Белого моря не отмечен.

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический вид. Обитает в морях Баренцевом, Белом, Карском, Бофорта, у берегов Шпицбергена и Исландии. В Атлантическом океане расселяется на юг до Средиземного моря и Чесапикского залива, в Тихом океане – до Хоккайдо и Алеутских островов.

У К. М. Дерюгина (1928) не отмечен, хотя он и указывает (со ссылкой на находки мертвых раковин С. М. Геценштейном), что вид этот может быть найден в Белом море. Крайне редкий вид. По материалам БентБоМ (встречен на 2 станциях) и коллекций ЗИН РАН (1 проба) найден только в губе Чупа возле о. Ярославль (наши данные) и в районе Иванова наволока на глубине 10 м (сборы экспедиции А. Н. Голикова) (*см. приложение 1, 25*). Тем интереснее, что Белое море – типовое нахождение этого вида (Gould, 1841). Для обсуждения распространения этого вида в Белом море в целом данных недостаточно.

Основные экологические особенности. Стенотопный, стенобатный, предпочитающий илы вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 40 до 50 м при температуре 0.4°С и солености 26.1‰, на илистом грунте. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 1.145 г/м^2, а средняя плотность поселения – 3.5 экз./м^2 (табл. 50).

Фильтрующий сестонофаг.

Размножение и развитие не изучены.

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна.

Подотряд **LUCINOIDEI** Stoliczka, 1871

Семейство **THYASIRIDAE** Dall, 1901

Род ***THYASIRA*** Leach in Lamarck, 1818

Thyasira gouldi (Philippi, 1845)

Lucina flexuosa: Gould, 1841: 71, fig. 52 (non Mantagu, 1803)
Lucina gouldi: Philippi, 1845: 74, 75
Cryptodon gouldi: Gould, 1870: 100, fig. 406
Axinus flexuosus: Дерюгин, 1928: 303; Месяцев, 1931: 94
Axinus flexuosus gouldi: Дерюгин, 1928: 303
Axinus gouldi: G. O. Sars, 1878: 60, tab. 19, fig. 6a-b
Axinus Gouldii: Герценштейн, 1885: 657
Thyasira (Thyasira) gouldi: Bernard, 1979: 35, fig 52; Bernard, 1983: 29
Thyasira gouldi: Thiele, 1928: 620; Горбунов, 1946: 46; Филатова, 1948: 438, табл. 110, рис. 14; Горбунов, 1952: 241; Милославская, 1977: 395, рис. 1, 8, 10; Lubinsky, 1980: 38, pl. 7, fig. 7. 8. 10-12; Скарлато, 1981: 310, рис. 160; Наумов и др., 1987: 242[1], рис. 149; Кафанов, 1991: 55; Наумов, Федяков, 1994: 60; Galkin, Voronkov, 2001: 112

Диагноз (*атлас, таблица VIII, 1*).

Раковина тонкая, округлая, белая, блестящая, полупрозрачная, равностворчатая, равносторонняя, неперламутровая.

$J_1 = 1.009 + 0.004$; $J_3 = 0.593 \pm 0.003$ (Наумов и др., 1987). На небольших глубинах наблюдается тенденция к уплощению раковины. Максимальные размеры в Белом море: 8.4 × 8.4 × 5.8 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные.

Периостракум тонкий, прозрачный, практически незаметен. От макушек назад идут две хорошо заметные радиальные складки, между которыми на заднем краю раковины имеется слабая выемка.

От макушки вперед тянется слабо выраженный килевой перегиб, ограничивающий лунку, вдавленную по краям и несущую посредине слабый киль. Щиток в виде хорошо заметного острого киля, ограничен верхней радиальной складкой.

Лигамент наружный, погруженный.

Зубы замка отсутствуют, но на замочной площадке правой створки имеется зубовидный бугорок.

Мантийная линия без синуса, плохо заметна и образована отпечатками отдельных мускулов.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя вытянут вдоль переднего края раковины и в средней части имеет перетяжку. К его верхней части примыкает след прикрепления ретрактора ноги. Отпечаток заднего аддуктора овальный, ориентирован вертикально. На уровне его верхней части, чуть ближе к центру раковины, заметен округлый след прикрепления заднего ретрактора

Палеонтологические находки. Известен с плиоцена (Скарлато, 1981; Bernard, 1983), в отложениях Белого моря – с субатлантической фазы (Говберг, 1968, 1970).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Отмечен во всех северных морях России, у берегов Канадского Арктического архипелага, Гренландии, Исландии, Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до западной Норвегии и Север-

[1] В работах О. А. Скарлато (1981) и А. Д. Наумова с соавторами (1987) год описания этого вида указан с ошибкой: 1846.

ной Каролины, в Тихом океане – до Корейского пролива и о-вов Королевы Шарлотты.

По материалам БентБоМ (встречен на 156 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 17 станциях) и коллекций ЗИН РАН (9 проб) в Белом море отмечен повсеместно, кроме центральной части Онежского залива (по данным Л. А. Кудерского, 1961 этот вид вообще редок в Онежском заливе, что противоречит нашим наблюдениям), а также кута Двинского залива, Горла и Мезенского залива (*см. приложение 1, 26*). Отсутствие находок в Горле дает возможность предполагать изолированность поселений этого вида в Белом море от баренцевоморских.

Основные экологические особенности. Эвритермный, умеренно тепловодный, относительно эврибатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 2 до 290 м при температуре от –1.5 до 13.8°С и солености от 20.2 до 29.5‰, в основном на илистых (59% находок) и смешанных (22% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 0.398 ± 0.048 г/м^2, а средняя плотность поселения – 23.5 ± 1.3 экз./м^2.

По материалам БентБоМ наибольшие биомасса (2.800 г/м^2) и плотность поселения (252 экз./м^2) отмечены в Анзерской салме на глубине 20 м при температуре 8°С в биоценозе Clinocardium ciliatum на заиленном песке (табл. 53).

На имеющемся материале заметной зависимости биомассы, плотности поселения и среднего веса экземпляра от глубины не выявляется (рис. 126, *А, Б, В*).

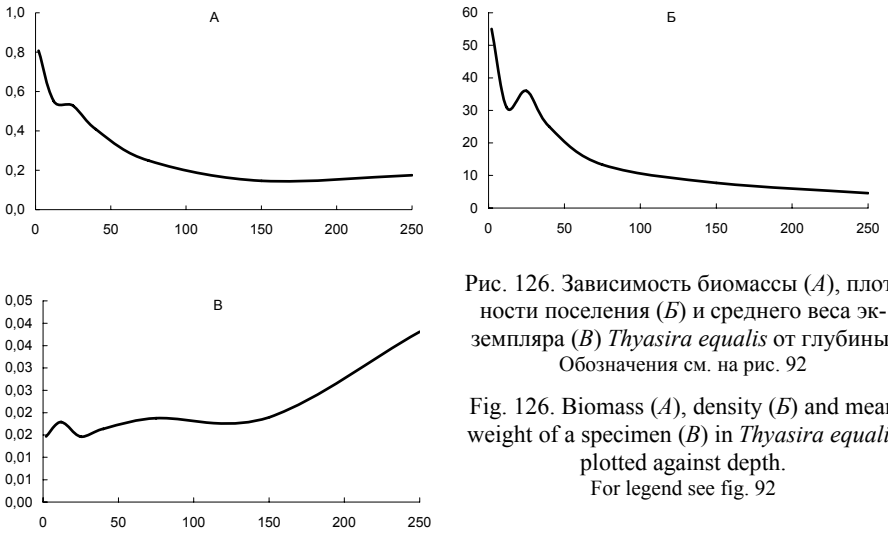


Рис. 126. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Thyasira equalis* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 126. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Thyasira equalis* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Зависимость биомассы от температуры имеет два пика при 1 и 8°С, хотя, возможно, это связано тем, что при небольшом количестве точек на каждый классовый интервал построенный график просто не адекватно отражает истинную ситуацию. Максимальная биомасса наблюдается при солености около 27‰ и на грунтах, представленных грубыми алевритами и мелкими песками (рис. 127, *А, Б, В*).

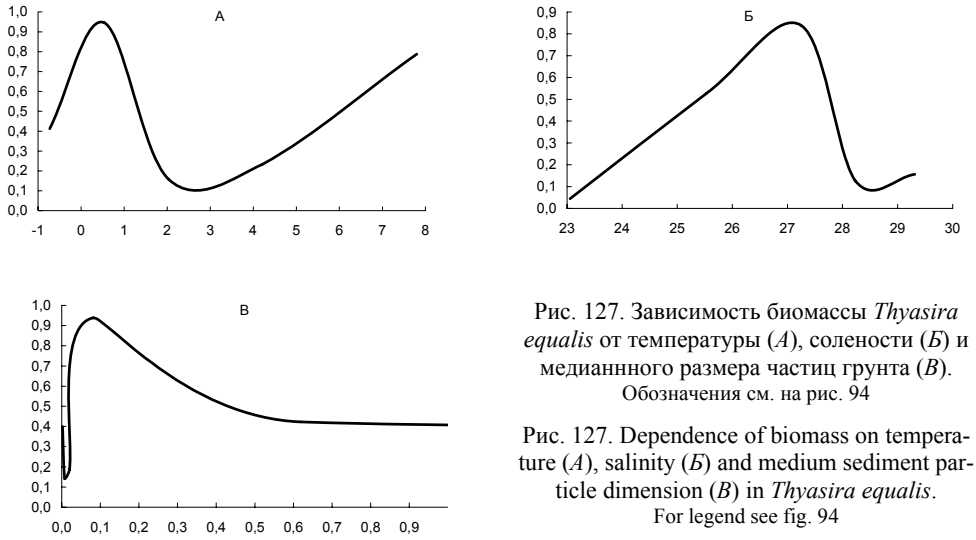


Рис. 127. Зависимость биомассы *Thyasira equalis* от температуры (*А*), солености (*Б*) и медианнного размера частиц грунта (*В*).
Обозначения см. на рис. 94

Рис. 127. Dependence of biomass on temperature (*А*), salinity (*Б*) and medium sediment particle dimension (*В*) in *Thyasira equalis*.
For legend see fig. 94

Детритофаг. На мягких грунтах способен зарываться.

Диаметр яиц около 18 мкм. Развитие, вероятно, без пелагической стадии (Ockelmann, 1958).

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна.

Thyasira equalis (Verrill et Bush, 1898)

Cryptodon equalis: Verrill. Bush, 1898, pl. 9, fig. 5, 6
Thyasira (Thyasira) equalis: Bernard, 1979: 35, fig. 51
Thyasira equalis: Ockelmann, 1958: 104, fig. 7; Soot-Ryen, 1966: 27, pl. 1, fig. 11; Милославская, 1977: 398, рис. 9; Наумов и др., 1987: 242, рис. 150; Galkin, Voronkov, 2001: 112

Диагноз (*атлас, таблица VIII, 2*).

Раковина тонкая, округлая, белая, блестящая, полупрозрачная, равностворчатая, равносторонняя, неперламутровая.

Максимальные размеры в Белом море: 3.4 × 3.6 × 2.2 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные.

Периостракум тонкий, прозрачный, практически незаметен. Радиальные складки выражены слабо, выемка на заднем краю раковины отсутствует.

От макушки вперед тянется слабо выраженный килевой перегиб, четко ограничивающий вдавленную лунку. Щиток вдавлен, ограничен верхней радиальной складкой.

Лигамент наружный, погруженный.

Зубы замка отсутствуют, но на замочной площадке правой створки имеется зубовидный бугорок.

Мантийная линия без синуса, практически не видна.

Отпечатки мускулов-замыкателей вытянутые, ориентированы вертикально. Над ними расположены следы прикрепления ретракторов ноги. Все отпечатки мускулов заметны очень плохо.

Палеонтологические находки. Ископаемые останки не обнаружены.

Распространение. Атлантический высокобореально-арктический вид. Встречен в морях Баренцевом, Белом, Карском, Лаптевых, у берегов Гренландии, Исландии и Шпицбергена. В Атлантическом океане расселяется на юг до Фарерских островов.

В Белом море крайне редкий вид. В коллекциях ЗИН РАН хранится всего 1 проба из района Средних Луд (Кандалакшский залив), глубина 181 м (*см. приложение 1, 27*). Для обсуждения общего его распространения в Белом море материала недостаточно.

Основные экологические особенности. Стенотопный, предпочитающий илы, стенобатный вид (Федяков, 1986). Найден на глубинах 46, 109 и 181 м на илистых грунтах при температуре от –1.4 до 3.0°С и солености от 28.1 до 29.2‰ (Наумов и др., 1987).

Детритофаг.

Размножение и развитие неизвестны.

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна.

Род ***AXINOPSIDA*** Keen et Chavan in: Chavan, 1951

Axinopsida orbiculata (G. O. Sars, 1878)

Axinopsis orbiculata: G. O. Sars, 1878: 63, tab. 19, fig. 11; Месяцев, 1931: 97; Филатова, 1948: 438, табл. 110, рис. 16
Axinopsis viridis: Dall, 1901: 819, pl. 40, fig. 1; Bernard, 1983: 29
Axinopsis orbiculata viridis: Горбунов, 1952: 242
Thyasira (Axinulus) orbiculata: Clarke 1962: 65
Axinopsida orbiculata orbiculata: Скарлато, 1981: 313, рис. 162, фот. 283
Axinopsida orbiculata: Милославская, 1977: 408, рис. 7, 14; Bernard, 1979: 32, fig. 47, 49; Наумов и др., 1987: 243. рис. 151; Наумов, Федяков, 1994: 60; Galkin, Voronkov, 2001: 112

Диагноз (*атлас, таблица VIII, 3*).

Раковина тонкая, округлая, белая, полупрозрачная, равностворчатая, равносторонняя, неперламутровая.

$J_1 = 0.976 \pm 0.003$; $J_3 = 0.534 \pm 0.004$ (Наумов и др., 1987). Максимальные размеры в Белом море: 3.2 × 2.9 × 2.1 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные.

Периостракум очень тонкий, прозрачный и практически невидимый. Поверхность раковины гладкая, покрыта тонким шагреневым рисунком, без радиальных складок у заднего края.

Лунка вдавленная, четко очерчена килевым перегибом, щиток узкий, вдавленный, ограничен неясно.

Лигамент наружный, погруженный.

На правой створке имеется крупный кардинальный зуб, которому соответствует выемка на замочной площадке левой створки. Последняя впереди макушки имеет вытянутый вперед латеральный зуб.

Мантийная линия плохо заметна, без синуса.

Отпечатки аддукторов вытянутые, ориентированы вертикально. Над передним из них расположен округлый след прикрепления ретрактора ноги. Отпечаток заднего ретрактора сливается с отпечатком заднего аддуктора.

Палеонтологические находки. Известен с плейстоцена (Скарлато,1981), в отложениях Белого моря – с атлантической фазы (Говберг, 1968, 1970).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен во всех северных морях России, море Бофорта, у берегов Гренландии, Исландии, Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до Западной Норвегии и п-ова Кейп-Код, в Тихом океане – до п-ова Корея и о-вов Лос-Коронадос.

В Белом море редкий вид. У К. М. Дерюгина (1928) не отмечен. По материалам БентБоМ (встречен на 6 станциях[1]) и коллекций ЗИН РАН (6 проб) в Белом море отмечен в Кандалакшском заливе в районе губ Чупы и Порьей, у Соловков, в районе о. Жижгинского и в Двинском заливе вблизи Зимнего берега (*см. приложение 1, 28*). Для более подробного обсуждения его распространения в Белом море материала недостаточно.

По данным Л. А. Кудерского (1961), в Белом море встречен в Бассейне, Кандалакшском и Двинском заливах, в северо-западной части Онежского залива и в северо-восточной части Воронки.

Основные экологические особенности. Стенотопный, предпочитающий илы, относительно эврибатный вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отме-

[1] Когда книга была уже подготовлена к печати, автором на выходе из губы Чупы было собрано 8 экз. этого вида на глубине 110 м при температуре 0.03ºС и солености 28.75‰.

чен на глубинах от 10 до 40 м при температуре от –0.4 до 15.0°С и солености от 26.7 до 28.6‰, в основном на илистых и смешанных грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 0.080 ± 0.026 г/м^2, а средняя плотность поселения – 18.7 ± 4.7 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальные биомасса (0.200 г/м^2) и плотность поселения (40 экз./м^2) отмечены в Западной Соловецкой салме на глубине 14 м в биоценозе Phycodrys sp. на заиленном песчано-гравийном грунте (табл. 54).

Детритофаг.

Размножение и развитие не изучены. Диаметр яиц около 170 мкм.

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна.

Подотряд **ERYCINOIDEI** Fischer, 1887

Надсемейство **CYAMOIDEA** Philippi, 1845

Семейство **TURTONIIDAE** Clark, 1855

Род ***TURTONIA*** Alder, 1848

Turtonia minuta (Fabricius, 1780)

Venus minutus: Fabricius, 1780: 412
Cyamium minuta: G. O. Sars, 1878: 65, tab. 19, fig. 14
Cyamium minutum: Герценштейн, 1885: 657; Дерюгин, 1928: 303; Ушаков, 1953: 266
Turtonia minuta: Месяцев, 1931: 98; Филатова, 1948: 437, табл. 110, рис. 18; Скарлато, 1981: 319, рис. 167. Bernard, 1983: 56; Наумов и др., 1987: 244, 152; Кафанов, 1991: 57; Coan et al., 2000: 395, pl. 82; Galkin, Voronkov, 2001: 112

Диагноз (*атлас, таблица VIII, 4*).

Раковина от светло- до темно-коричневой, вытянутая, равностворчатая, неравносторонняя, неперламутровая.

$J_1 = 0.754 \pm 0.005$; $J_3 = 0.667 \pm 0.007$ (Наумов и др., 1987). Максимальные размеры в Белом море: 2.8 × 1.8 × 1.2 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки слабо прозогирные, смещены вперед.

Периостракум отсутствует. Поверхность раковины гладкая, покрыта тонкими концентрическими линиями.

Щиток и лунка не ограничены.

Лигамент наружный.

Замочная площадка довольно узкая. Каждая створка имеет по два кардинальных бугорковидных зуба и слабо развитый задний латеральный.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя округлый. От него по направлению к макушке располагается след прикрепления переднего ретрактора ноги. Отпечаток заднего аддуктора вытянут вертикально. Сверху и сзади к нему примыкает след прикрепления заднего ретрактора.

Палеонтологические находки. Ископаемые останки не обнаружены.

Распространение. Амфибореальный вид. Встречен в Баренцевом, Белом, Чукотском морях, у берегов Гренландии, Исландии и Шпицбергена. В Атлантическом океане расселяется на юг до Средиземного моря и зал. Массачусетс, в Тихом океане – до зал. Посьета и бухты Магдалена.

Редкий вид, однако в тех местах, где он встречен, может быть весьма изобильным. У К. М. Дерюгина (1928) указан только для литоральных сборов без указания места. По материалам БентБоМ (встречен на 6 станциях) и коллекций ЗИН РАН (4 пробы) в Белом море отмечен на границе Кандалакшского залива и Бассейна в районах губы Чупы и д. Гридино, на Соловках, в северной части Онежского полуострова на Онежском и Летнем берегах, в Бассейне в районе устья р. Варзуги и на Терском берегу в Горле (*см. приложение 1, 29*). Единично встречен в Кандалакшском заливе в районе губы Чупа, где отмечен на литорали о. Иванькова (Федяков, Галактионов, личные сообщения) и в районе Медвежьей губы (наши наблюдения). По данным Л. А. Кудерского (1961) обнаружен к северу от Шуйострова. Для подробного обсуждения распространения этого вида в Белом море материала недостаточно.

Основные экологические особенности. Стенотермный, умеренно тепловодный, относительно стенобатный, стенотопный, обитающий на талломах макрофитов вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от –2 до 3 м при температуре от 8.5 до 15.5°С и солености от 25.3 до 30.5‰ на каменистых грун-

тах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 0.457 г/м^2, а средняя плотность поселения – 280.6 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальные биомасса (1.143 г/м^2) и плотность поселения (1100 экз./м^2) обнаружены у Летнего берега Двинского залива на глубине 2 м в биоценозе Ahnpheltia plicata + Mytilus edulis на каменистом грунте. Т. А. Матвеева (1976) отмечает поселения этого вида с биомассами до 2 г/м^2 и плотностью до 1817 экз./м^2 на литорали Горла (табл. 55).

По материалам БентБоМ биомасса, плотность поселения и средний вес экземпляра падают с увеличением глубины (рис. 128, *А, Б, В*).

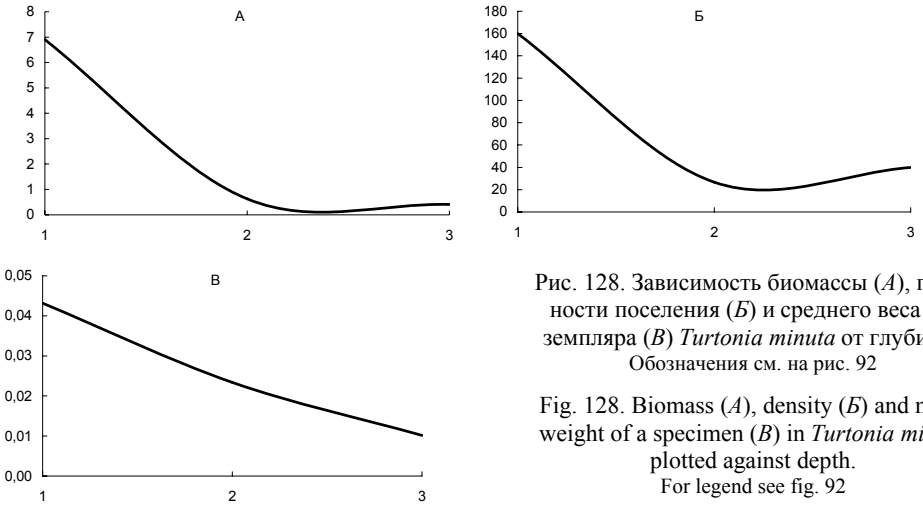


Рис. 128. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Turtonia minuta* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 128. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Turtonia minuta* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Turtonia minuta служит вторым промежуточным хозяином паразита обыкновенной гаги *Somateria mollissima* – трематоды семейства Gymnophallidae – *Parvatrema margaritensis* (Ching, 1982). В моллюсках обнаружены спороцисты с церкариями этой двуустки. Первый промежуточный хозяин сосальщика – брюхоногий моллюск *Margarites helicinus* (Phipps, 1774) (Galaktionov et al., 2006).

Фильтрующий сестонофаг. Прикрепляется биссусом к талломам различных нитчаток, но может быть и весьма подвижным.

По данным Т. А. Матвеевой (1976), нерест происходит в июле при температуре 8÷14°С. Оплодотворение наружно-внутреннее (Oldfield, 1955). Яйца имеют диаметр около 100 мкм; самки откладывают довольно плотные яйцевые капсулы, в каждой из которых содержится от 1 до 20 яиц; развитие без пелагической стадии (Матвеева, 1975, 1979).

Продолжительность жизни в Белом море – около 1 года (Матвеева, 1976).

Надсемейство **LEPTONOIDEA** Gray, 1847

Семейство **MONTACUTIDAE**[1] Clark, 1855

Род ***MONTACUTA*** Turton, 1832

Montacuta maltzani Verkrützen, 1875

Montacuta maltzani: Verkrützen, 1875: 236, tab. 8. fig. 8; G. O. Sars, 1878: 69, tab. 19, Месяцев, 1931: 98; fig. 19; Филатова, 1948: 437, табл. 110, рис. 10; Наумов и др., 1987: 245, рис. 153
Boreacola maltzani: Coan et al., 2000: 320; Galkin, Voronkov, 2001: 112

Диагноз (*атлас, таблица IX, 1*).

Раковина тонкая, маленькая, белая или коричневатая, слегка вытянутая, равностворчатая, неравносторонняя, неперламутровая.

Максимальные размеры в Белом море: 2.5 × 1.7 × 1.1 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки невыступающие, прямые, смещены назад. Периостракум тонкий, светло-оливковый, матовый. Поверхность раковины покрыта микроскопическими концентрическими линиями и слабо заметными концентрическими волнообразными складками.

Лунка и щиток не ограничены.

Внутренний лигамент в четко выраженном треугольном резилифере под макушкой. Хондрофора нет.

Замочный край несколько утолщенный, закругленный. Кардинальные зубы замка отсутствуют. Передние латеральные зубы, хорошо развиты. Задние рудиментарны. На правой створке дорсальная поверхность переднего латерального зуба в проксимальной части несет желобок, задний угол которого образует крючковидный вырост, направленный вверх. Соответствующий зуб на левой створке в области макушки загнут вниз и вперед.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя вытянут вертикально, заднего – параллельно заднему краю раковины.

Остается не вполне ясным, почему Ю. Коуэн с соавторами (Coan et al., 2000) а вслед за ними Ю. И. Галкин и А. Ю. Воронков (Galkin, Voronkov, 2001) переводят этот вид в род *Boreacola* Bernard, 1979. Ф. Бернард выделил этот род как раз потому, что имевшийся у него экземпляр моллюска, который он описал в качестве нового вида под названием *Boreacola vadosa*, не подходил под диагноз рода *Montacuta*, а именно: у этого последнего крючковидные передние латеральные зубы есть на обеих створках, а у выделенного Ф. Бернардом рода – только на левой. Имеются у них отличия и в очертаниях мантийной линии, а именно: у *Boreacola* она узкая, а у *Montacuta* – широкая. Различается и строение резилифера: у *Boreacola* он горизонтальный, а у *Montacuta* – вертикальный. Кроме того, Ф. Бернард отмечает, что блестящая раковина описываемого им вида, хотя и толстая, полупрозрачна – в отличие от грубой и сильно обызвествленной, но чрезвычайно хрупкой полуматовой раковины *Montacuta*. По нашим наблюдениям раковина *Boreacola* лишена скульптуры, за исключением линий нарастания, в то время как раковина *Montacuta* несет слабые волнообразные складки. В фондовой коллекции ЗИН хранятся экземпляры *Boreacola vadosa* (определенные как *Montacuta maltzani*) из Баренцева моря. Сравнение этого материала с беломорскими экземплярами дает основание считать, что иллюстрации, приво-

[1] Ю. Коуэн с соавторами (Coan et al., 2000) семейства Lasaeidae и Montacutidae сводят в синоним под названием Lasaeidae Brown, 1827, однако при этом они не указывают, на основании чего это делается, и не ссылаются ни на какую ревизию этих семейств. Мы сохраняем семейство Montacutidae Clark, 1855, понимая его в том объеме, как это понималось и до работы Ю. Коуэна с соавторами в целях поддержания стабильности номенклатуры.

димые Ф. Бернардом, полностью соответствуют описаниям обоих родов. Ю. Коуэн с соавторами сводят *Boreacola vadosa* и *Montacuta maltzani* в синоним под названием *Boreacola maltzani*, причем в описании рода сообщают, что крючковидные передние зубы есть на обеих створках, а в описании вида отмечают, что крючок имеется только заднем (!) латеральном зубе левой створки. Впрочем, неясности есть и в описании правой створки, так как они говорят о длинном заднем латеральном зубе, в то время как задние зубы у обоих родов рудиментарны и хорошо развиты только передние. На основании всего этого они заключают, что наличие крючковидного зуба дает основание для того, чтобы поместить этот вид в род *Boreacola*, так как при исследовании синтипов вида *Montacuta dawsoni* (Jefreys, 1864) они не обнаружили у них крючковидных зубов. Между тем, беломорские экземпляры, хранящиеся в коллекциях ЗИН РАН, полностью отвечают описанию рода *Montacuta*, данному Ф. Бернардом, и не дают оснований для помещения их в род *Boreacola*, а для того, чтобы судить о наличии крючковидных зубов у представителей рода, было бы правильнее исследовать типовой вид *Montacuta substriata* (Montagu, 1808). Поскольку по сообщению Ф. Бернарда у этого последнего вида крючковидные зубы имеются на обеих створках, а *M. dawsoni* вообще сильно отличается от остальных видов рода и скорее напоминает представителей рода *Mysella*, выводы Ю. Коуэна с соавторами относительно рассматриваемых родов представляются преждевременными. Что же касается видовой самостоятельности *Boreacola vadosa*, то она не вызывает сомнений, и сведение обсуждаемых видов в синоним не обосновано (рис. 129).

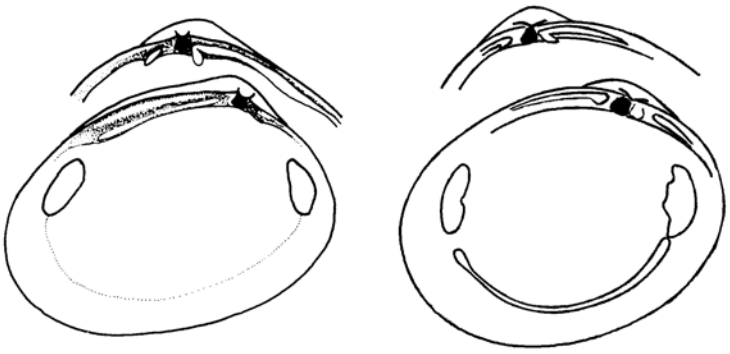


Рис. 129. *Boreacola vadosa.*
Слева – по: Bernard, 1979, *справа* – баренцевоморский экземпляр из фондовой коллекции ЗИН РАН. Левая створка изнутри и замок правой створки. Ср. с изображением *Montacuta maltzani* в атласе (настоящее издание; к сожалению, состояние беломорского материала в коллекциях ЗИН не позволяет нарисовать створки изнутри).

Fig. 129. *Boreacola vadosa.*
After Bernard, 1979 (*left*) and a Barents Sea specimen from the collections of the Zoological Institute (*right*). Internal of the left valve and the hinge of the right valve. Compare with the picture in atlas (this book; unfortunately, it is impossible to draw internal of valves because of bad condition of the material from the White Sea in the Zoological Institute collections).

Палеонтологические находки. Ископаемые останки не обнаружены.

Распространение. Атлантический высокобореально-арктический вид. Встречен в морях Баренцевом, Белом, Карском, у берегов Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до Западной Норвегии.

Крайне редкий вид, у К. М. Дерюгина (1928) не отмечен. По материалам Бент-БоМ (встречен на 1 станции) и коллекций ЗИН РАН (1 проба) в Белом море отмечен только в губе Кереть (*см. приложение 1, 30*). Наумов с соавторами (1987) отмечают находку этого вида в районе Соловецких островов на глубине около 10 м при температуре около 8°С и солености 26.7‰. В коллекциях ЗИН есть еще одна проба,

ратуре около 8°С и солености 26.7‰. В коллекциях ЗИН есть еще одна проба, место взятия которой установить не удается. Для обсуждения распространения его в Белом море данных недостаточно.

Основные экологические особенности. Стенобатный вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ встречен на глубине 40 м при температуре –0.4°С и солености 28.6‰ на илистом грунте в сообществе Nicania montagui + Scalibregma sp. Биомасса этого вида на той станции, где он обнаружен, составляет 0.020 г/м^2, а плотность поселения – 10.0 экз./м^2 (табл. 56).

Размножение и развитие неизвестны.

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна.

Отряд **CARDIIFORMES** Fèrussac, 1822

Подотряд **CARDIOIDEI** Fèrussac, 1822

Надсемейство **CARDIOIDEA** Lamarck, 1809

Семейство **CLINOCARDIIDAE** Kafanov, 1975

Род ***CLINOCARDIUM*** Keen, 1936

Подрод ***CILIATOCARDIUM*** Kafanov, 1974

Clinocardium* (*Ciliatocardium*) *ciliatum (Fabricius, 1780)

Cardium ciliatum: Fabricius, 1780: 410; G. O. Sars, 1878: 46, tab. 5, fig. 4; Герценштейн, 1885: 652; Knipowitsch, 1902: 406; Дерюгин, 1928: 302; Месяцев, 1931: 107; Горбунов, 1946: 46; Ушаков, 1953: 267
Cardium (*Cerastoderma*) *ciliatum:* Филатова, 1948: 432, табл. 109, рис. 1; Горбунов, 1952: 250
Cardium (*Clinocardium*) *ciliatum:* Ockelmann, 1958: 118
Ciliatocardium ciliatum: Кафанов, 1974: 1469; Наумов и др., 1987: 247, рис. 154; Наумов, Федяков, 1994: 61
Clinocardium ciliatum: Bernard, 1979: 45, fig. 73, 75; Lubinsky, 1980: 38, pl. 8, fig. 1; Galkin, Voronkov, 2001: 112
Clinocardium (*Ciliatocardium*) *ciliatum:* Bernard, 1983: 39; Coan et al., 2000: 353, pl. 73

Диагноз (*атлас, таблица IX, 2*).

Раковина округлая, белая, равностворчатая, слабо неравносторонняя, неперламутровая.

$J_1 = 0.899 \pm 0.002$; $J_3 = 0.599 \pm 0.002$ (Наумов и др., 1987). Максимальные размеры в Белом море: 36.7 × 30.7 × 17.7 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки довольно высокие, прозогирные, слегка смещены вперед.

Периостракум грубый, коричневато-серый. Поверхность створок равномерно покрыта радиальными ребрами, на гребнях которых периостракум образует щетинки, более заметные в задней части раковины.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент наружный.

Замочный край изогнут. На каждой створке имеется по два кардинальных зуба, причем на правой створке более развит задний, а на левой – передний. Кроме того, правая створка несет два передних и один задний кардинальных зуба, а левая – один передний и два слаборазвитых задних. Передние латеральные зубы на вентральной поверхности имеют поперечную насечку.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя вытянут в вертикальном направлении и на заднем краю имеет небольшую острую выемку. Отпечаток заднего аддуктора округло-ромбовидный. След прикрепления заднего ретрактора ноги расположен на вентральной поверхности задних латеральных зубов. От макушек вдоль внутреннего края передних латеральных зубов идет цепочка отпечатков мелких педальных мускулов, из которых выделяется след прикрепления левatора ноги *C*-образной формы, выпуклой стороной обращенный назад и расположенный в самой высокой части раковины.

Число ребер на раковине *C. ciliatum* зависит от солености: чем выше соленость в месте обитания, тем больше число ребер (Федяков 1986; Наумов и др., 1987). Аналогичное явление отмечено для *Cerastoderma edule* (Зайко и др., 1980).

Палеонтологические находки. Известен с плиоцена (Наумов и др., 1987). В отложениях Белого моря с субатлантической фазы (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Атлантический бореально-арктический вид. Встречен в морях Баренцевом, Белом, Карском, в Гудзоновом заливе, у берегов Канадского Арктического архипелага, Гренландии, Исландии, Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до Западной Норвегии и мыса Код.

По материалам БентБоМ (встречен на 62 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 5 станциях) и коллекций ЗИН РАН (76 проб) в Белом море отмечен на мелководьях Кандалакшского, Онежского и Двинского заливов, а также вдоль Терского берега Бассейна (*см. приложение 1, 31*). По данным Л. А. Кудерского (1961) в Онежском заливе распространен довольно равномерно, хотя в наших материалах нет сведений о находках этого вида вдоль Поморского берега и в центральной части Онежского залива. Отсутствие находок в Горле дает основание предполагать изолированность беломорских поселений этого вида от баренцевоморских.

Основные экологические особенности. Стенотермный, умеренно тепловодный, относительно стенобатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 6 до 60 м при температуре от –0.9 до 13.8°С и солености от 24.4 до 28.0‰, в основном на илистых (40% находок), песчаных(23% находок) и смешанных (35% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 12.124±2.660 г/м^2, а средняя плотность поселения – 12.2±1.3 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальные биомасса (99.520 г/м^2) и плотность поселения (24 экз./м^2) обнаружены в Анзерской салме на глубине 43 м в биоценозе Balanus balanus + Styella rustica + Modiolus modiolus на заиленном песке (табл. 57). Л. А. Кудерский (1961) отмечает поселения этого вида в центре Онежского залива на глубине 20 м с биомассой 134.5 г/м^2.

По материалам БентБоМ наибольшая плотность поселения обнаружена на глубинах около 5 м, а наиболее крупные экземпляры встречаются, начиная с глубины около 25 м (рис. 130, *А, Б, В*). Это приводит к тому, что график зависимости биомассы от глубины имеет бимодальный характер (рис. 130, *А*) с модами на указанных выше глубинах.

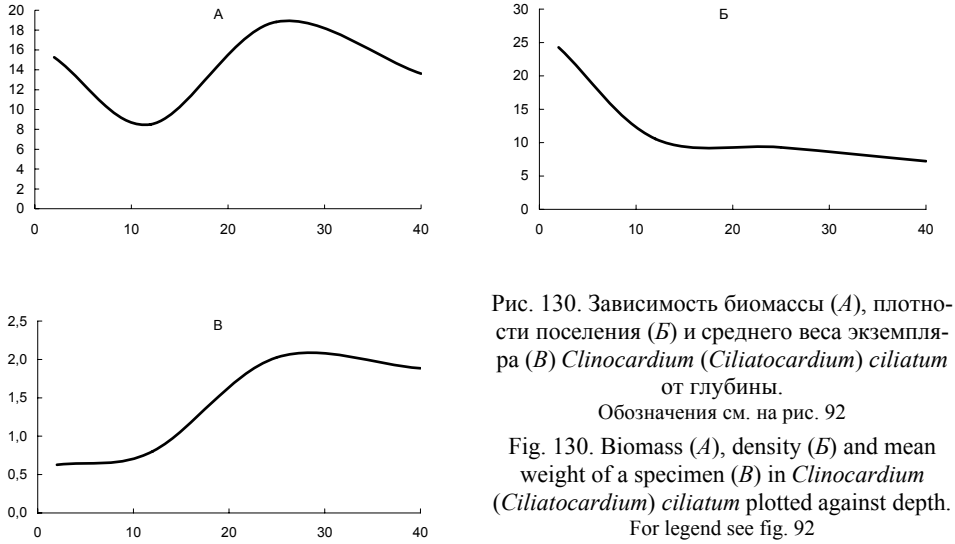


Рис. 130. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Clinocardium* (*Ciliatocardium*) *ciliatum* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 130. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Clinocardium* (*Ciliatocardium*) *ciliatum* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Фильтрующий сестонофаг. Способен зарываться в грунт. Может перемещаться резкими прыжками, отталкиваясь от субстрата хорошо развитой ногой.

По данным Г. Торсона (Thorson, 1936) – протерандрический гермафродит без пелагической стадии. В. К. Оккельман (Ockelmann, 1958), основываясь на анализе размеров яиц и продиссоконхов, утверждает, однако, что планктонная личинка должна быть. Последняя точка зрения подтвердилась. Личинки этого вида обнаружены в планктоне губы Чупа в конце июня (Günther, Fedyakov, 2000). Диаметр зрелых яиц около 90 мкм (Кауфман, 1977).

Продолжительность жизни в Белом море по В. В. Кузнецову (1960) – 12÷13 лет, однако другие авторы приводят более продолжительные сроки жизни этого вида – до 33 лет (Золоторев, 1989). Для вод Западной Гренландии она указана в 25 лет (Petersen, 1978).

Род ***SERRIPES*** Gould, 1841 ex Beck MS[1]

Serripes groenlandicus (Bruguière, 1789)

Venus islandica: Fabricius, 1780: 411 (non Linnaeus, 1767)
Cardium grönlandicum: Chemnitz, 1782, pl. 19, fig. 189 (non binom.)[2]
Cardium grönlandicum: Bruguière, 1789: 222, pl. 300, fig. 7; Герценштейн, 1885: 653; Дерюгин, 1928: 302
Cardium grœnlandicum: Gould, 1841: 92
Cardium groenlandicum: Месяцев, 1931: 105
Mactra radiata: Donovan, 1800, pl. 161
Cardium edentula: Montagu, 1808: 29
Cardium boreale: Reeve, 1845, pl. 22, sp. 131 (non Broderip, Sowerby)
Aphrodite groenlandica: G. O. Sars, 1878: 49, tab. 5, fig. 3
Serripes grönlandicus: Филатова, 1948: 431, табл. 108, рис. 12;
Serripes (Serripes) groenlandicus: Coan et al., 2000: 355, pl. 74
Serripes groenlandicus: Горбунов, 1952: 247; Ушаков, 1953: 267; Bernard, 1979: 46, fig. 74, 76, 77; Скарлато, 1981: 347, рис. 64, фот. 318, 319; Bernard, 1983: 39; Наумов и др., 1987: 248, рис. 155; Кафанов, 1991: 67; Galkin, Voronkov, 2001: 112

Диагноз (*атлас, таблица IX, 3*).

Раковина округлая, серая, коричневая, красноватая, равностворчатая, слабо неравносторонняя, сзади зияющая, неперламутровая. Молодые экземпляры – молочно-белые с отчетливым красноватым зигзагообразным рисунком.

$J_1 = 0.865 \pm 0.002$; $J_3 = 0.617 \pm 0.003$ (Наумов и др., 1987). Максимальные размеры в Белом море: 53.9 × 39.2 × 25.3 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки почти прямые, слегка смещены вперед.

Периостракум тонкий, блестящий, на макушках часто стирается. Поверхность створок покрыта тонкими радиальными лучиками, которые в области заднего конца раковины принимают вид исчерченности.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент наружный.

Замочный край изогнут. Каждая створка несет по одному кардинальному зубу. На правой створке имеются передний и задний латеральные зубы, на левой – только передний.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя вытянут вертикально, заходит на вентральную поверхность латеральных зубов. Его задний край неровный. Отпечаток заднего аддуктора округлый, след прикрепления заднего ретрактора ноги связан с ним тонкой линией. От макушек к задним краям передних аддукторов идут цепочки отпечатков небольших педальных мускулов. Самый крупный из них (след прикрепления элеватора ноги) бобовидный, расположен в наиболее высокой части раковины.

Палеонтологические находки. Известен с верхнего миоцена (Скарлато, 1981), в Белом море – с атлантической фазы (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

[1] В комментарии к этому виду, который он называет *Cardium grœnlandicum*, О. Голд (Gould, 1841) сообщает, что С. Ловен проинформировал его о том, что Бек предложил для этого вида родовое название *Serripes*. Поскольку О. Голд упомянул это название в применении к определенному таксону, то тем самым он сделал его пригодным, и название получает автора и дату опубликования в пригодном номенклатурном акте (Кодекс, ст. 11).

[2] Работы Й. Хемнитца непригодны в смысле Международного кодекса зоологической номенклатуры, так как они не последовательно биномиальны, поэтому на основании статьи 11 автором названия следует считать М. Брюгера, который впервые употребил его в качестве валидного названия. Несмотря на это, многие исследователи до сих пор указывают в качестве автора этого названия Й. Хемнитца.

Распространение. Широко распространенный высокобореально-арктический вид. Встречен во всех северных морях России, у берегов Канадского Арктического архипелага, Гренландии и Исландии. В Атлантическом океане расселяется на юг до п-ова Кейп-Код, в Тихом океане – до зал. Посьета и зал. Пьюджет-Саунд.

У К. М. Дерюгина (1928), как и большинство других мелководных видов, не отмечен. По материалам БентБоМ (встречен на 68 станциях) и коллекций ЗИН РАН (34 пробы) в Белом море встречается на мелководьях Кандалакшского, Онежского и Двинского заливов. Отмечен в Южной части Горла у Зимнего берега вблизи границы с Двинским заливом (*см. приложение 1, 32*). По данным Л. А. Кудерского (1961) в Онежском заливе встречается преимущественно вблизи Поморского берега. Отсутствие находок практически на всем протяжении Горла дает возможность предполагать изолированность беломорских поселений этого вида от баренцевоморских.

Основные экологические особенности. Стенотермный, умеренно тепловодный, относительно стенобатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 2 до 70 м при температуре от –1.0 до 15.0°С и солености от 24.8 до 28.1‰, на илистых (48% находок), песчаных (32% находок) и смешанных (20% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 21.718 ± 7.838 г/м^2, а средняя плотность поселения – 20.0 ± 2.6 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальная биомасса (290 г/м^2 при плотности поселения 40 экз./м^2) отмечена в Долгой губе Большого Соловецкого острова на глубине 7 м в при температуре 11.0°С и солености 25.5‰ в биоценозе Serripes groenlandicus на илистом грунте (табл. 58). Наибольшая плотность поселения (140 экз./м^2) при биомассе 35.6 г/м^2 обнаружена в Сорокской губе (Онежский залив) на той же глубине при температуре 10.0°С в биоценозе Yoldia hyperborea на заиленном песке (табл. 47).

По материалам БентБоМ наибольшие значения биомассы и плотности поселения обнаружены на глубине порядка 10 м. Зависимость среднего веса экземпляра от глубины практически не обнаруживается (рис. 131, *А, Б, В*).

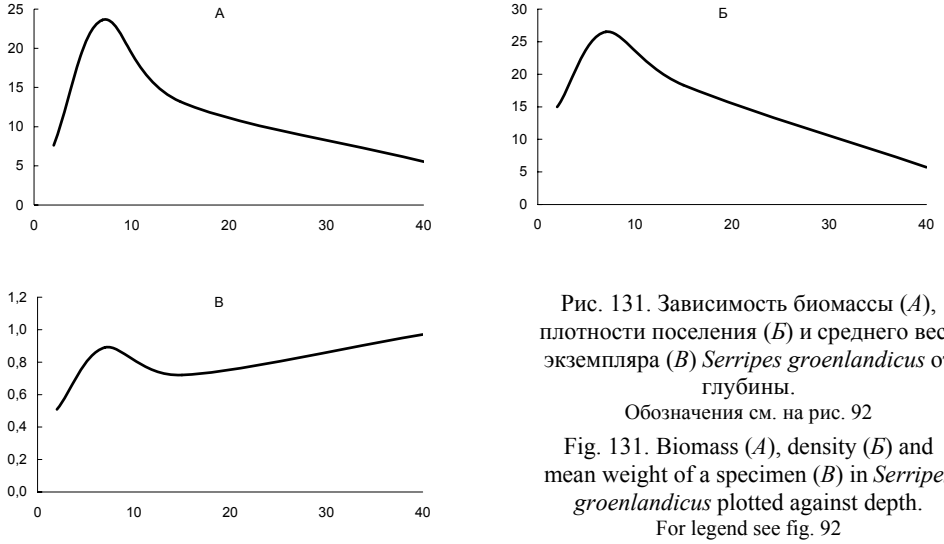


Рис. 131. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Serripes groenlandicus* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 131. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Serripes groenlandicus* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Фильтрующий сестонофаг. Способен зарываться в грунт. Может перемещаться резкими прыжками, отталкиваясь хорошо развитой ногой.

Протерандрический гермафродит (Thorson, 1936). Диаметр зрелых яиц около 140 мкм (Кауфман, 1977). Пелагические личинки встречены в планктоне в конце июня (Günther, Fedyakov, 2000).

Продолжительность жизни в Белом море по данным В. В. Кузнецова (1960) составляет всего 4÷5 лет, между тем как другие авторы определяют ее в 33 года (Золоторев, 1989). В водах Западной Гренландии доживает до 22 лет (Petersen, 1978).

Надсемейство **TELLINOIDEA** Blainville, 1814

Семейство **TELLINIDAE** Blainville, 1814

Род ***MACOMA*** Leach, 1819

Macoma calcarea (Gmelin, 1791)

Tellina calcarea: Chemnitz, 1782: 140, pl. 13, fig. 136 (non binom.)
Tellina calcarea: Gmelin, 1791: 3236; Герценштейн, 1885: 659; Дерюгин, 1928: 303; Месяцев, 1931: 99[1]
Tellina lata: Gmelin, 1791: 3236
Sanguinolaria sordida: Gould, 1841: 67
Macoma proxima: Gou1d, 1870: 95, fig. 401
Macoma (Macoma) calcarea: Bernard, 1979: 48, fig. 78-80; Bernard, 1983: 44; Кафанов, 1991: 71; Coan et al., 2000: 409, pl. 84
Macoma calcarea: G. O. Sars, 1878: 76, tab. 6, fig. 2; Месяцев, 1931: 99-102; Горбунов, 1946: 46; Филатова, 1948: 440, табл. 109, рис. 2; Горбунов, 1952: 254; Ушаков, 1953: 269[2]; Lubinsky, 1980: 41, pl. 9, fig. 1, 4, 7, 10; Скарлато, 1981: 356, фот. 339-341. Наумов и др., 1987: 250, рис. 157[3]; Наумов, Федяков, 1994: 61; Galkin, Voronkov, 2001: 113

Диагноз (*атлас, таблица X, 1*).

Раковина вытянутая, овальная, белая, неравностворчатая, неравносторонняя неперламутровая. Задний конец слегка изогнут вправо, сзади зияющая.

J_1=0.716 ± 5.002; J_3=0.426 ± 0.002 (Наумов и др., 1987). l= –0.12 + 1.42h; h = 0.42 + 2.28b (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: 38.0 × 25.2 × 12.2 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые, смещены назад.

Периостракум блестящий, тонкий, розоватый или коричневый, покрытый неправильными концентрическими морщинками, легко слущивающийся, у молодых особей прозрачный, у старых часто бывает почти нацело утрачен. Поверхность раковины покрыта только линиями нарастания.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент наружный, в задней части погруженный.

На каждой створке по два острых кардинальных зуба, из которых на правой раздвоен на конце задний, а на левой – передний. Латеральные зубы отсутствуют.

Мантийная линия с закругленным на конце синусом. Его нижний край не на всем своем протяжении совпадает с мантийной линией. На правой створке синус немного заходит за линию, соединяющую макушки с нижним краем раковины, на левой – достигает уровня заднего края отпечатка переднего аддуктора.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя вытянут параллельно верхнему переднему краю раковины. От него по направлению к макушке могут быть видны места прикрепления (неровная поверхность или отпечатки) педальных мышц. Отпечаток заднего аддуктора вытянут параллельно отпечатку переднего. В верхней части к нему примыкает след прикрепления заднего ретрактора ноги.

Палеонтологические находки. Известен с олигоцена (Bernard, 1983; Coan et al., 2000), в отложениях Белого моря – с бореальной фазы (Говберг, 1968, 1970).

---

[1] В этой работе в заголовке статьи об этом виде стоит *Tellina calcarea*, а повсюду в тексте – *M. calcarea*. Вероятно, в процессе работы И. И. Месяцев изменил свои взгляды на родовую принадлежность этого моллюска, но по ошибке оставил старое название заголовка.

[2] В последних трех работах автором названия указан Chemnitz, работы которого непригодны в смысле «Международного кодекса зоологической номенклатуры» как непоследовательно биномиальные (статья 11.4).

[3] В работах О. А. Скарлато (1981) и А. Д. Наумова с соавторами (1987) год публикации работы Й. Гмелина указан неверно: 1790 вместо 1791.

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен во всех северных морях России, море Бофорта, в Гудзоновом заливе, у берегов Канадского Арктического архипелага, Гренландии, Исландии, Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до Балтийского моря и о-вов Лонг-Айленд, в Тихом океане – до залива Посьета и Монтеррей.

По материалам БентБоМ (встречен на 242 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 6 станциях) и коллекций ЗИН РАН (49 проб) в Белом море встречается на мелководьях всех четырех заливов и вдоль Терского берега Бассейна. Отмечен на границе Горла и Воронки (*см. приложение 1, 33*). В Онежском заливе чаще всего встречается в районе Соловецкого архипелага, что вполне согласуется с данными Л. А. Кудерского (1961). Отсутствие находок на всем протяжении Горла дает основания предполагать изолированность беломорских популяций этого вида от баренцевоморских.

Основные экологические особенности. Стенотермный, умеренно тепловодный, эврибатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 1 до 249 м при температуре от –1.5 до 14.4°С и солености от 22.0 до 29.3‰, в основном на илистых (54% находок), песчаных (22% находок) и смешанных (20% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 9.268 ± 2.330 г/м^2, а средняя плотность поселения – 85.3 ± 14.0 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальная биомасса (48.500 г/м^2 при плотности поселения 160 экз./м^2) отмечена в кутовой части Двинского залива на глубине 14 м при температуре 5.8°С и солености 27.5‰ в биоценозе Macoma calcarea на илистом грунте (табл. 59). Наибольшая плотность поселения (320 экз./м^2 при биомассе 11.480 г/м^2) обнаружена в губе Колвица (Кандалакшский залив) на глубине 10 м при температуре 5.0°С в биоценозе Serripes groenlandicus на илистом грунте (табл. 60).

Задний конец раковины часто обрастает колонией гидроида *Monobrachium parasitum* (Нинбург, 1975). В среднем комменсалы обнаруживаются приблизительно на половине экземпляров моллюсков. Е. А. Нинбург (1975) отмечает, что его лишены как самые молодые, так и старые макомы, что он связывает с тем, что молодь не в состоянии обеспечить гидроида необходимым количеством пищи, а крупные экземпляры закапываются так глубоко, что колония погибает, не будучи в состоянии получать пищевые частицы из воды.

По материалам БентБоМ зависимости биомассы и плотности поселения от глубины бимодальны. Первая мода приходится на глубины порядка 10 м, что, скорее всего, обеспечивается поселениями в ковшовых губах, а вторая – на глубины около 50 м. На этой же глубине встречены и наиболее крупные в среднем экземпляры (рис. 132, *А, Б, В*).

Судя по максимальным биомассам, оптимальная температура для этого вида составляет около 2°С, а соленость – 27–28‰. Предпочитаемый грунт – алеврит, что и обеспечивает то, что в ковшовых губах она заменяет *Nuculana pernula* в поясе, переходном к арктическому (подробнее *см. выше, глава 7*) (рис. 133, *А, Б, В*).

Собирающий детритофаг, но может переходить и к сестонофагии (Rasmussen, 1973). Зарывается в грунт, выставляя над его поверхностью сифоны. Е. Расмюссен (Rasmussen, 1973) отмечает, что особи этого вида чаще всего располагаются в толще грунта левой створкой вниз, что и вызывает осевой изгиб раковины и, соответственно, разную глубину правого и левого мантийного синусов. Вводной сифон длинный,

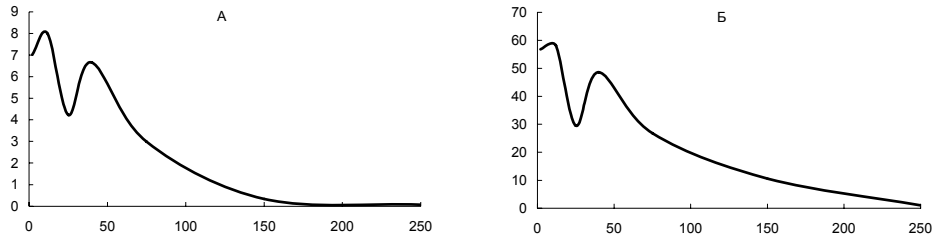


Рис. 132. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Macoma calcarea* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 132. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Macoma calcarea* plotted against depth.
For legend see fig. 92

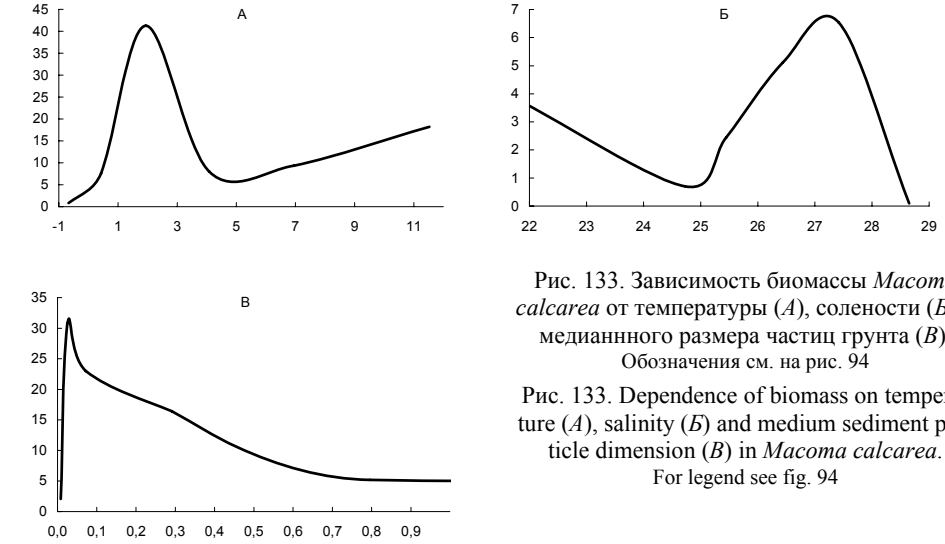


Рис. 133. Зависимость биомассы *Macoma calcarea* от температуры (*А*), солености (*Б*) и медианнного размера частиц грунта (*В*).
Обозначения см. на рис. 94

Рис. 133. Dependence of biomass on temperature (*A*), salinity (*Б*) and medium sediment particle dimension (*B*) in *Macoma calcarea*.
For legend see fig. 94

в процессе питания дугообразно изогнут и круговыми движениями собирает детрит со дна. Выводной сифон едва возвышается над поверхностью субстрата. Животное очень подвижно и часто перемещается с места на место.

Диаметр яиц около 200 мкм. Развитие с пелагической личинкой.

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна. По данным В. Н. Золотарева (1989) для материала из Баренцева и Карского морей она составляет 15 лет, а для вод Западной Гренландии указана равной 17 годам (Petersen, 1978).

Macoma balthica (Linnaeus, 1758)

Tellina balthica: Linnaeus, 1758: 677; Герценштейн, 1885: 658
Tellina baltica: Дерюгин, 1928: 304[1];
Venus fragilis: Fabricius, 1780: 413 (non Linnaeus)
Psammobia fusca: Say, 1826: 220
Tellina inconspicua: Broderip, Sowerby, 1829: 363
Macoma inconspicua: Dall, 1919: 5A.
Tellina groenlandica: Beck in: Lyell, 1841: 137, pl. 16, fig. 8
Sanguinolaria fusca: Gould, 1841: 66, fig. 42
Tellina solidula: Hanley, 1847: 318. pl. 59, fig. 109, 110
Tellina fusca: Hanley, 1847: 316, pl. 59, fig. 117
Tellina fabricii: Han1ey, 1847: 318, pl. 59, fig. 112
Macoma baltica: Филатова, 1948: 440, табл. 111, рис. 3
Macoma (Macoma) balthica: Bernard, 1983: 44; Кафанов, 1991: 70
Macoma balthica: G. O. Sars, 1878: 77; Месяцев, 1931: 103; Ушаков, 1953: 269; Bernard, 1979: 50, fig. 83; Скарлато, 1981: 357, фот. 342-346; Наумов и др., 1987: 250, рис. 157; Coan et al., 2000: 418, pl. 87; Galkin, Voronkov, 2001: 113

Диагноз (*атлас, таблица X, 2*).

Раковина округлая (задний конец заострен и слегка вытянут), белая, розовая или фиолетовая, равностворчатая, равносторонняя, неперламутровая.

J_1=0.799 ± 0.003; J_3=0.502 ± 0.005 (Наумов и др., 1987). l= –0.65 + 1.62h; h = 0.78 + 1.90b (Наумов, Федяков, 1985). Аллометрическая зависимость веса тела от длины раковины: $W = 0.00016L^{2.96}$ (Максимович др., 1993, *а*). Максимальные размеры в Белом море: 24.0 × 19.2 × 9.6 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прямые.

Периостракум блестящий, серый или ржавый, тонкий, прозрачный, легко слущивающийся, с неправильными концентрическими морщинками.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент наружный, в задней части погруженный. Каждая створка несет по два острых кардинальных зуба, из которых на правой створке раздвоен на конце задний, на левой – передний. Латеральные зубы отсутствуют.

Мантийная линия с глубоким синусом, заостренным на конце, нижний край которого на всем своем протяжении совпадает с мантийной линией. Синус на обеих створках одинаковой величины, почти достигает уровня заднего края переднего аддуктора.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя вытянут параллельно верхнему переднему краю раковины, от него по направлению к макушке могут быть видны места прикрепления мышц ноги. Отпечаток заднего аддуктора неправильно-овальный, вытянут параллельно отпечатку переднего. В верхней части к нему примыкает след прикрепления заднего ретрактора ноги.

Палеонтологические находки. Известен с миоцена (Скарлато, 1981; Coan et al., 2000), в отложениях Белого моря – с верхней плиоцена (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Амфибореальный широко распространенный вид, заходящий в арктические воды. Встречен в морях Баренцевом, Белом, Карском, Чукотском, Бофорта. В Атлантическом океане расселяется на юг до Балтийского моря и штата Джорджия, в Тихом океане – до зал. Посьета и Сан-Диего.

У К. М. Дерюгина (1928), как и все литоральные виды, не отмечен. По материалам БентБоМ (встречен на 163 станциях) и коллекций ЗИН РАН (1 проба) в Белом

[1] В этой работе видовой эпитет написан без *h* после *t*. Это – весьма распространенная ошибка в отечественной литературе (см., например, Филатова, 1948; Кудерский, 1961; Семенова, 1980). Действительно, этимологически такое написание правильно, однако К. Линней присвоил этому моллюску видовой эпитет *balthica*, и только так он должен употребляться в качестве валидного.

море встречается во всех четырех его заливах (*см. приложение 1, 34*). По данным Л. А. Кудерского (1961) в Онежском заливе встречается во всех губах вдоль берегов.

Основные экологические особенности. Стенотермный тепловодный, относительно стенобатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от –1.5 до 23 м при температуре от 3.0 до 25.4°С и солености от 18.0 до 28.8‰, в основном на илистых (35% находок) и песчаных (46% находок) грунтах. В эстуарных районах (дельта Северной Двины и Мезенский залив) поселяется исключительно в сублиторали, опускаясь на глубину до 20 м. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 71.934 ± 16.338 г/м^2, а средняя плотность поселения – 383.5 ± 83.9 экз./м^2.

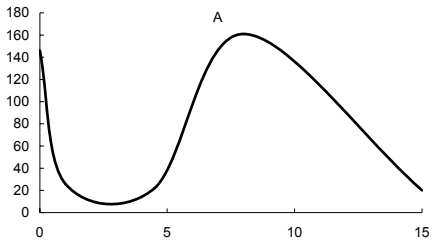
По материалам БентБоМ максимальная биомасса (491.250 г/м^2 при плотности поселения 1703 экз./м^2) отмечена в Западной Ряжковой салме на среднем горизонте литорали в биоценозе Fucus vesiculosus + Ascophyllum nodosum на песчаном грунте (табл. 61). Наибольшая плотность поселения (4581 экз./м^2 при биомассе 383.100 г/м^2) обнаружена в Оленьей салме (кут Кандалакшского залива) на среднем горизонте литорали в биоценозе Fucus vesiculosus на песчаном грунте (табл. 62).

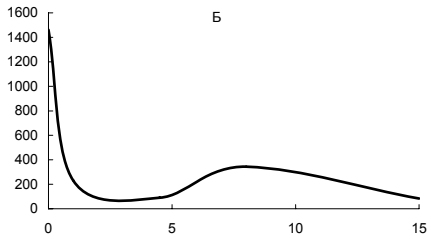
По материалам БентБоМ зависимость биомассы от глубины отчетливо бимодальна. Прослеживается некоторая бимодальность и в зависимости от глубины плотности поселения. И то и другое объясняется тем, что в эстуариях крупных рек – Северной Двины и Мезени – этот вид спускается в сублитораль до глубины приблизительно в 10 м. Именно в этих местах встречаются и наиболее крупные в среднем экземпляры (рис. 134, *А, Б, В*).

Живет при высоких летних температурах, однако чрезмерного прогревания свыше 16° не выносит. Вид в основном литоральный, поэтому приурочен к низким соленостям, что, однако, не означает, что высокие солености для него губительны, просто в Белом море он не оказывается в такой обстановке. Максимальные биомассы обнаружены на мелком гравии (рис. 135, *А, Б, В*).

Макома служит вторым промежуточным хозяином для трематод видов *Parvatrema affinis*, *Gymnophallus delicosus*, *Himasthla militaris* (Rudolphi, 1809) (Зеликман, 1966). В моллюсках обнаружены метацеркарии этих сосальщиков. Заражение последним из названных видов достигает 20% (Зеликман, 1966).

Собирающий детритофаг. Зарывается в грунт на несколько сантиметров, причем в процессе сбора пищевых частиц, по-видимому, располагается в грунте левой створкой вниз (Rasmussen, 1973). Названный исследователь отмечает, что в связи с этим обстоятельством задний конец раковины *Macoma balthica* слегка изогнут вправо. На беломорском материале это, как правило, не прослеживается, хотя изредка и встречаются крупные экземпляры, правая створка которых несколько уплощена по сравнению с левой. С помощью длинного червеобразного вводного сифона моллюск собирает детрит с поверхности дна. При этом сам сифон дугообразно изогнут и, быстро двигаясь по кругу, облавливает всю доступную площадь. Отверстие выводного сифона находится почти вровень с поверхностью грунта. Может, однако, питаться и как фильтратор (Rasmussen, 1973; Герасимова, 1987). Подвижная, быстро передвигающаяся форма. Оставляет на дне характерные борозды. Зимой закапывается несколько глубже, чем летом. Показано, что в воде повышенной мутности двигательная активность, измеренная по скорости зарывания моллюсков в грунт, заметно и достоверно снижается (Васильева, 2000).





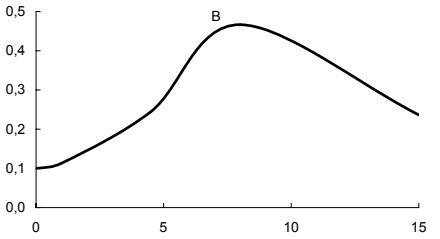
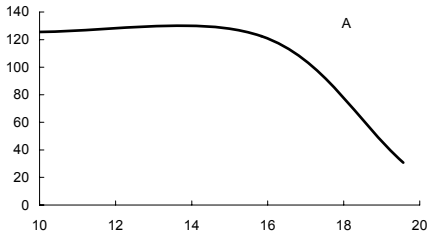
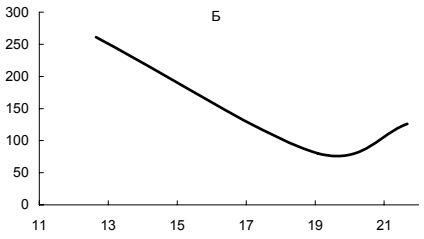


Рис. 134. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Macoma balthica* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 134. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Macoma balthica* plotted against depth.
For legend see fig. 92





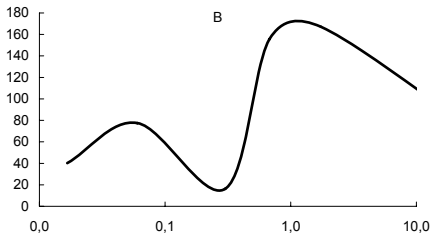


Рис. 135. Зависимость биомассы *Macoma balthica* от температуры (*А*), солености (*Б*) и медианнного размера частиц грунта (*В*).
Обозначения см. на рис. 94

Рис. 135. Dependence of biomass on temperature (*A*), salinity (*Б*) and medium sediment particle dimension (*B*) in *Macoma balthica*.
For legend see fig. 94

Интересно отметить, что форма раковины *M. balthica* зависит от характера грунта, а именно: на песках раковина оказывается более вытянутой, чем на илах (Наумов и др., 1987).

Соотношение полов: 1:1 (Семенова, 1980). Половозрелости достигает на l÷2 году жизни при длине раковины 8 мм (Максимович, 1980). Диаметр зрелых яиц 60-70 мкм (Кауфман, 1977). Нерест начинается с середины июня при температуре около 10°С и заканчивается в июле (Максимович, 1980). Личинки встречаются в планктоне с конца июня. Оседание молоди происходит в июле – августе (Максимович, 1980) при размере личиночной раковины не менее 250 мкм (Максимович, Шилин, 1993).

Продолжительность жизни в Белом море, установленная разными исследователями, колеблется от 3÷4 лет (Максимович, 1980) до 8 (Максимович и др., 1991, 1992, 1993), до 12 (Русанова, 1966), и даже до 24 и 39 лет (Семенова, 1970, 1980). В. Н. Золотарев (1989) для представителей из Охотского моря указывает предельный возраст в 18 лет.

Подотряд **VENEROIDEI** H. Adams et A. Adams, 1856

Семейство **ARCTICIDAE** Newton, 1891

Род ***ARCTICA*** Schumacher, 1817

Arctica islandica (Linnaeus, 1767)

Venus islandica: Linnaeus, 1767: 1137
Cyprina islandica: G. O. Sars, 1878: 50; Герценштейн, 1885: 653; Дерюгин, 1928: 302; Месяцев, 1931: 110; Филатова, 1948: 436, табл. 110, рис. 9
Arctica islandica: Taylor, 1976: 95; Наумов и др., 1987: 253, рис. 159; Galkin, Voronkov, 2001: 113

Диагноз (*атлас, таблица X, 3*).

Раковина крупная, массивная, округлая, различных оттенков коричневого цвета, равностворчатая, слабо неравносторонняя, неперламутровая.

J_1=0.902 + 0.002; J_3= 0.616 ± 0.003 (Наумов и др., 1987). $l = 1.66 + 1.01h$; $h = 1.17 + 1.54b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: 97.5 × 76.6 × 64.0 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки слабо прозогирные, слегка смещены вперед.

Периостракум коричневый, блестящий, образует почти регулярные концентрические микроскопические складки. От макушек к заднему нижнему краю раковины проходит слабый килевой перегиб.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент наружный.

Замок аркоидный. Правая створка несет два кардинальных зуба, левая – один. В правой створке два передних латеральных зуба, из которых верхний выражен слабо, а нижний имеет неровную верхнюю поверхность. Два задних пластинчатых латеральных зуба этой створки расположены один позади другого. На левой створке имеется один передний латеральный зуб, сагиттальный край которого зазубрен. Проксимальная часть зуба несет отросток. Задняя часть замочной площадки этой створки несет один пластинчатый латеральный зуб, расположенный под лигаментом.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя вытянут вертикально, над ним на нижней поверхности замочной площадки расположен плохо заметный вытянутый след прикрепления переднего ретрактора ноги. Отпечаток заднего аддуктора округлый, в верхней части к нему примыкает треугольный след прикрепления заднего ретрактора ноги.

В. И. Зацепин и З. А. Филатова (1961) описывают подвид *Cyprina islandica marisalbae*, который считают эндемичным для Белого моря. Последующие исследования не подтверждают справедливость выделения такой формы.

Палеонтологические находки. Известен с плиоцена (Наумов и др., 1987), в отложениях Белого моря – с атлантической фазы (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975).

Распространение. Атлантический субтропическо-бореальный вид. Встречен в морях Баренцевом, Белом, у берегов Исландии. В Атлантическом океане расселяется на юг до юго-западной Франции и мыса Хаттерас.

По материалам БентБоМ (встречен на 22 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 4 станциях) и коллекций ЗИН РАН (38 проб) в Белом море встречается прежде всего в Онежском заливе, где весьма част и изобилен (что вполне согласуется с данными Л. А. Кудерского, 1961), отмечен также в Кандалакшском и Двинском заливах и у Терского берега в Горле и Бассейне (*см. приложение 1, 35*).

Основные экологические особенности. Стенотермный, умеренно тепловодный, относительно эврибатный, относительно эвритопный, предпочитающий

илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 0 до 43 м при температуре от 3.5 до 14.4°С и солености от 24.2 до 29.6‰, в основном на илистых (47% находок), песчаных (32% находок) и смешанных (21% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 123.771 ± 54.840 г/м^2, а средняя плотность поселения – 36.9 ± 13.3 экз./м^2.

По материалам БентБоМ максимальные биомасса (860 г/м^2) и плотность поселения (230 экз./м^2) обнаружены в районе о-ва Жижгин (Онежский залива) на глубине 20 м в биоценозе Arctica islandica на гравийно-песчаном грунте (табл. 63).

По материалам БентБоМ наибольшие биомасса и плотность поселения отмечены на глубине порядка 25 м, а средний вес экземпляра достаточно равномерно увеличивается с ростом глубины (рис. 136, *А, Б, В*).

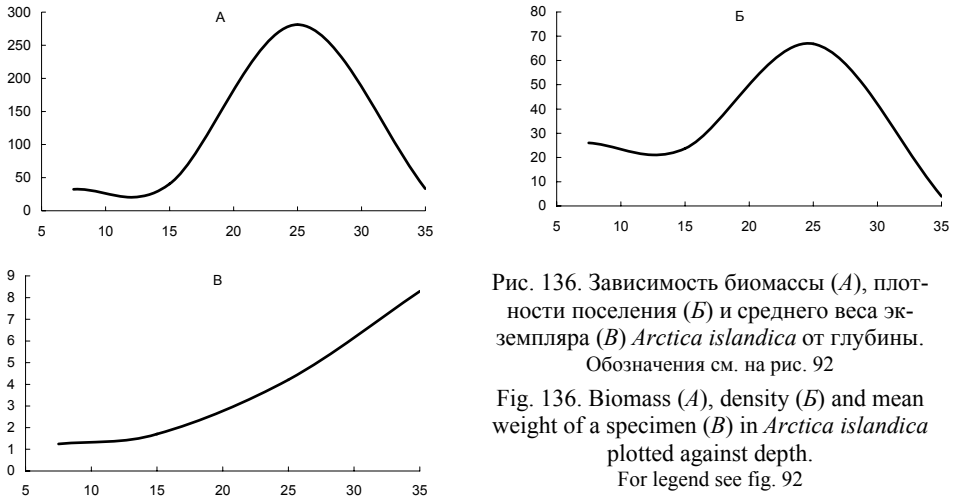


Рис. 136. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Arctica islandica* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 136. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Arctica islandica* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Фильтрующий сестонофаг. Зарывается в грунт.

Половой зрелости достигает при длине раковины 20 мм. Диаметр зрелых яиц около 60 мкм; нерест происходит в июне (Кауфман, 1977). Личинки обнаружены в планктоне с июня по октябрь (Günther, Fedyakov, 2000). Размер зародышевой раковины около 500 мкм.

Продолжительность жизни беломорских представителей по данным В. В. Кузнецова (1960) составляет от 17 до 28 лет, что хорошо согласуется с более современными материалами. Так, А. В. Герасимова и Н. В. Максимович (1987) определяют ее в 16 лет, а по данным В. Н. Золотарева (1989) она составляет 28 лет, в Балтике – до 50 лет (Brey et al., 1990). Есть, впрочем, и другие мнения. Дж. У. Роупс (Ropes, 1987) на основании изучения ацетатных реплик спила раковины указывает, что этот вид – рекордсмен долголетия среди двустворок и доживает до 225 лет, причем столетние особи нередки в природных популяциях.

Подотряд **MYIOIDEI** Stoliczka, 1871.

Семейство **MYIDAE** Lamarck, 1809

Род ***MYA*** Linnaeus, 1758

Подрод ***MYA*** Linnaeus, 1758

Mya* (*Mya*) *truncata Linnaeus. 1758

Mya truncata: Linnaeus, 1758: 670; G. O. Sars, 1878: 92; Герценштейн, 1885: 663; Дерюгин, 1928: 307; Месяцев, 1931: 122; Горбунов, 1946: 46; Филатова, 1948: 442, табл. 112, рис. 4-6; Горбунов, 1952: 258; Ушаков, 1953: 271; Lubinsky, 1980: 44, pl. 10, fig. 3, 6, 9, 12; Наумов, Федяков, 1994: 62; Galkin, Voronkov, 2001, 113
Mya (Mya) truncata: Bernard, 1979; 53, fig. 88, 89; Скарлато, 1981: 402, рис. 59, фот. 429-434; Bernard, 1983, 57; Наумов и др., 1987: 254, рис. 160; Кафанов, 1991: 100; Coan et al., 2000: 471, pl. 100
M. pseudoarenaria: Schlesch, 1931: 136, Taf. 13, fig. 10-12; Скарлато, 1981: 403, фот. 435-437; Galkin, Voronkov, 2001, 113

Диагноз (*атлас, таблица XI, 1*).

Раковина довольно крупная, удлиненная, с грубыми линиями нарастания, белая, сзади зияющая, неравносторонняя, неравностворчатая, неперламутровая, левая створка меньше правой. Задний конец округлый или тупо срезан, его форма маскируется мощным периостракумом.

J_1=0.700 ± 0.006; J_3= 0.601 ± 0.008 (Наумов и др., 1987). $l = 2.75 + 1.30h$; $h = 5.81 + 1.29b$ (Наумов, Федяков, 1985). Максимальные размеры в Белом море: 52.5 × 29.5 × 20.1 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки слабо прозогирные, смещены вперед.

Периостракум тонкий, коричневый, морщинистый, стирающийся, по всему периметру, утолщен, выдается за край известковой раковины и полностью покрывает сифоны.

Лунка и щиток не ограничены.

Правая створка с резилифером, передний край которого образует зубовидный бугорок. Левая несет крупный пластинчатый хондрофор. Его передний край почти перпендикулярен сагиттальной плоскости и образует острый угол со скошенным задним. Верхняя поверхность хондрофора несет треугольный резилифер и два хорошо заметных радиальных ребра, заднее из которых выступает за край хондрофора.

Замок десмодонтный. Зубы замка отсутствуют.

Нижний край глубокого синуса почти на половину своей длины совпадает с неровной мантийной линией.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя вертикально вытянут. Над ним в области макушки расположены плохо заметные отпечатки ретракторов ноги. Форма отпечатка заднего аддуктора изменчива, от округлой до овальной. Над ним заметно место прикрепления заднего ретрактора ноги.

Форма раковины этого вида весьма изменчива. Экземпляры с закругленным задним краем и слабым зиянием иногда определяют как *Mya (Mya) pseudoarenaria*. Наиболее четкие диагнозы этих двух видов приведены в работе Ф. Бернарда (Bernard, 1979). Однако изученные нами экземпляры из Белого моря не удается отнести к той или иной форме по всем описанным Ф. Бернардом признакам одновременно – ни по форме раковины, ни по глубине и форме мантийного синуса, ни по строению хондрофора. Размах вариации этих признаков настолько велик, а их сочетания настолько разнообразны, что мы склоняемся к мнению К. В. Оккельманна (Ockelmann, 1954) о том, что пределы изменчивости названных видов полностью перекрываются.

Палеонтологические находки. Известен с миоцена (Bernard, 1983; Coan et al., 2000), в отложениях Белого моря – отдельные находки в Онежском заливе. Стратиграфическое положение неясно (Говберг, 1968).

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен во всех северных морях России, море Бофорта, у берегов Канадского Арктического архипелага, Гренландии, Исландии, Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до Бискайского залива и п-ова Кейп-Код, в Тихом океане – до Желтого моря и зал. Пьюджет-Саунд.

По материалам БентБоМ (встречен на 75 станциях), данным К. М. Дерюгина (1928) (встречен на 6 станциях) и коллекций ЗИН РАН (13 проб) в Белом море на мелководьях встречается повсеместно (*см. приложение 1, 36*). Находки этого вида в Онежском заливе по нашим данным хорошо согласуются с данными Л. А. Кудерского (1961).

Основные экологические особенности. Стенотермный, умеренно тепловодный, относительно стенобатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 3 до 50 м при температуре от 2.1 до 13.7°С и солености от 23.9 до 27.9‰, в основном на илистых (34% находок) и смешанных (40% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 27.383 ± 13.888 г/м^2, а средняя плотность поселения – 34.3 ± 5.3 экз./м^2.

По материалам БентБоМ наибольшая биомасса (74.000 г/м^2 при плотности поселения 4 экз./м^2) отмечена в центре Онежского залива на глубине 17 м при температуре 7.0°С в биоценозе Chlamys islandica на смешанном грунте (табл. 64). Максимальная плотность поселения (80 экз./м^2) при биомассе 2.116 г/м^2 обнаружена в губе Чупа (Кандалакшский залив) на глубине 5 м в сообществе Macoma calcarea на заиленном песке (табл. 65). Наумов с соавторами (1987) отмечают плотность поселения этого вида, равную 120 экз./м^2, при биомассе 6.5 г/м^2, там же на глубине 8 м.

По материалам БентБоМ наибольшая биомасса приурочена к глубине около 25 м. На этой же глубине встречены и самые крупные в среднем экземпляры. Наибольшая плотность поселения отмечена на глубине около 10 м (рис. 137, *А, Б, В*).

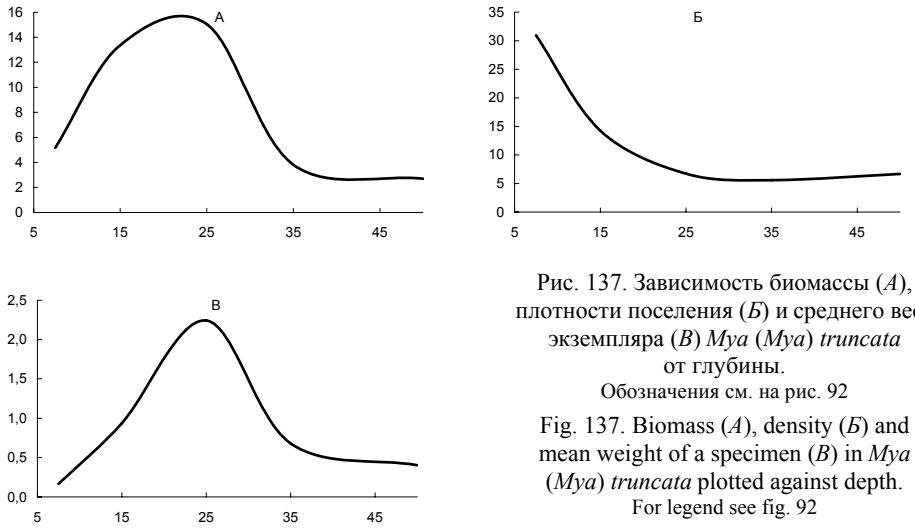


Рис. 137. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Mya* (*Mya*) *truncata* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 137. Biomass (*А*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*В*) in *Mya* (*Mya*) *truncata* plotted against depth.
For legend see fig. 92

Фильтрующий сестонофаг. Зарывается в грунт, причем крупные экземпляры закапываются глубже.

Диаметр яиц 75 мкм, развитие с пелагической личинкой (Thorson, 1936). Личинки обнаружены в планктоне с мая по июнь (Максимович, Шилин, 1993). В литературе приводятся и другие сроки: с июня по октябрь (Günther, Fedyakov, 2000), однако, скорее всего, эти авторы приняли за личинку рассматриваемого вида крайне сходные с ней планктонные стадии *Mya* (*Arenomya*) *arenaria*.

Продолжительность жизни в Белом море – 11÷12 лет (Русанова, 1963), в водах Западной Гренландии – 18 лет (Petersen, 1978).

Подрод ***ARENOMYA*** Winckworth, 1930

Mya* (*Arenomya*) *arenaria Linnaeus, 1767

Mya arenaria: Linnaeus, 1767: 1112; G. O. Sars, 1878: 91; Герценштейн, 1885: 662; Дерюгин, 1928: 307; Месяцев, 1931: 124; Горбунов, 1946: 46; Филатова, 1948: 442. табл. 112, рис. 3; Ушаков, 1953: 271; Coan et al., 2000: 470, pl. 100; Galkin, Voronkov, 2001: 113
Mya (Arenomya) arenaria: Bernard, 1983: 57, Наумов и др., 1987: 255, рис. 161; Кафанов, 1991: 100

Диагноз (*атлас, таблица XII, 1*).

Раковина вытянутая, белая, неперламутровая, сзади зияющая, слабо неравносторонняя, неравностворчатая, левая створка меньше правой. Задний конец раковины округлый или заостренный.

$J_1 = 0.623 \pm 0.006$; $J_3 = 0.596 \pm 0.005$ (Наумов и др., 1987). $l = 1.65 + 1.30h$; $h = 0.84 + 1.58b$ (Наумов, Федяков, 1985). Аллометрическая зависимость веса тела от длины раковины: $W = 0.00018L^{2.75}$ (Максимович, 1978*а*). Максимальные размеры в Белом море: 92.0 × 56.7 × 31.6 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные, слегка смещены вперед.

Периостракум тонкий, прозрачный, слущивающийся, морщинистый, слабо выдается за край известковой раковины, частично покрывает сифоны.

Лунка и щиток не ограничены.

Правая створка с резилифером, передний край которого образует зубовидный отросток. Левая несет крупный пластинчатый хондрофор. Его передний край почти перпендикулярен сагиттальной плоскости, дистальный конец равномерно закруглен. Верхняя поверхность хондрофора несет треугольный резилифер и два радиальных ребра, в области заднего из которых край хондрофора образует выемку.

Замок десмодонтный. Зубы замка отсутствуют.

Нижний край глубокого синуса не совпадает с неровной мантийной линией.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя вытянут вертикально, от него по направлению к макушке идет тонкий нитевидный след прикрепления ретрактора ноги. Отпечаток заднего аддуктора округло-треугольный, от его верхнего конца по направлению к макушке идет довольно широкая площадка с неровной поверхностью для прикрепления заднего ретрактора ноги.

Палеонтологические находки. Известен с миоцена (Bernard, 1983; Coan et al., 2000). В отложениях Белого моря найдены единичные обломки раковин в Онежском заливе. Не исключено, что они были занесены в колонку случайно (Говберг, 1968). Однако, судя по геологическому описанию этой колонки (Невесский и др., 1977), обломки раковин были найдены в не нарушенном слое, отвечающему сублиторальным осадкам климатического оптимума. Не исключено, что Л. И. Говберг имела в виду случайное попадание останков литорального вида в сублиторальные осадки еще во время атлантической фазы. Существует мнение, что этот вид имеет приамериканское происхождение и был занесен в европейские воды викингами во времена их плаваний к берегам Америки в середине XIII столетия (Hopkins, 2002). Ф. Бернард (Bernard,1983) указывает, что *Mya (Arenomya) arenaria* имеет тихоокеанское происхождение, распространился в Атлантику, в Пацифике вымер и был туда снова вновь интродуцирован в 70-х гг. XIX столетия. Однако транспортировка судами викингов сомнительна, а находки в отложения Белого моря значительно старше. Следовательно, вопрос о происхождении и путях расселения этого вида требует тщательного изучения.

Распространение. Атлантический субтропическо-бореальный вид. Встречен от Баренцева и Белого морей до Франции, у берегов Америки – к югу до Флориды.

У К. М. Дерюгина (1928), как и все литоральные виды, не отмечен. По материалам БентБоМ (встречен на 26 станциях) и коллекций ЗИН РАН (1 проба) в Белом

море отмечен в Кандалакшском, Онежском, Двинском заливах и у Карельского берега Бассейна (*см. приложение 1, 37*). По данным Л. А. Кудерского (1961) в Онежском заливе встречается во всех губах и вдоль всех берегов.

Основные экологические особенности. Эвритермный тепловодный, стенобатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от –2 до 10 м при температуре от –0.9 до 16.1°С и солености от 15.4 до 26.3‰, в основном на илистых (30% находок) и песчаных (50% находок) грунтах. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 57.192 ± 19.169 г/м^2, а средняя плотность поселения – 102.5 ± 35.0 экз./м^2.

По материалам БентБоМ наибольшие биомасса (243.660 г/м^2) и плотность поселения (524 экз./м^2) встречены в Западной Ряжковой салме на среднем горизонте литорали при температуре 16.0°С в биоценозе Mya arenaria + Macoma balthica на смешанном грунте (табл. 66).

А. Д. Наумов с соавторами (1987) отмечают биомассу этого вида, равную 720 г/м^2 при плотности поселения 60 экз./м^2, на нижнем горизонте литорали губы Чупа (Кандалакшский залив) в биоценозе Mya arenaria и плотность поселения 1595 экз./м^2 там же, в том же биоценозе, на среднем горизонте литорали. М. Н. Русанова (1963) отмечает поселения этого вида с биомассой 3000 г/м^2 и плотностью 1250 экз./м^2.

По материалам БентБоМ наибольшие биомасса и плотность поселения приурочены к литорали и к глубинам около 1 м, однако в устье Северной Двины на глубине 10–11 м встречены очень крупные экземпляры, которые обеспечивают соответствующий пик биомассы и создают впечатление роста среднего веса экземпляра с глубиной (рис. 138, *А, Б, В*). На самом деле за исключением указанного места этот вид не опускается глубже двух метров.

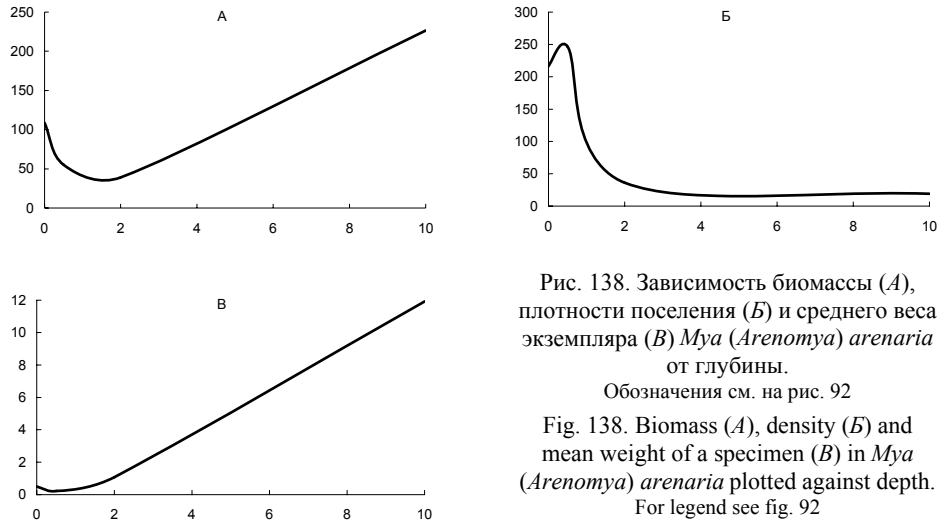


Рис. 138. Зависимость биомассы (*А*), плотности поселения (*Б*) и среднего веса экземпляра (*В*) *Mya* (*Arenomya*) *arenaria* от глубины.
Обозначения см. на рис. 92

Fig. 138. Biomass (*A*), density (*Б*) and mean weight of a specimen (*B*) in *Mya* (*Arenomya*) *arenaria* plotted against depth.
For legend see fig. 92

В Кандалакшском заливе на жабрах представителей этого вида обнаружен не определенный паразитический рачок отряда Harpacticoida. Этот же вид отмечен на жабрах *Chlamys islandica* в Онежском заливе (Марченков, 1997).

Фильтрующий сестонофаг. Зарывается в грунт, причем крупные особи закапываются до 80 см.

Диаметр яиц около 150 мкм. По данным М. Н. Русановой (1963), половозрелость наступает на 3-м году жизни при длине раковины 19 мм. По данным И. А. Садыховой (1979), половозрелыми становятся 3–4-летние особи с длиной раковины 30–45 мм. Н. В. Максимович (1978*а*, 1980) отмечает, что половозрелость у *M. arenaria* наступает на 2-м году при длине раковины 25–32 мм. Нерест происходит в июле при температуре не ниже 10°С, личинки в планктоне наблюдаются в июне–августе (Максимович, 1980; Максимович, Шилин, 1993), или даже до октября (Günther, Fedyakov, 2000).

Продолжительность жизни в Белом море по данным Н. В. Максимовича составляет 7÷8 лет (Максимович, 1980) или 9 лет (Maximovich, Guerassimova, 2003). Сходные цифры приводит И. А. Садыхова (1979*а*, *б*) – 8÷10 лет. По данным М. Н. Русановой (1963) продолжительность жизни – до 18 лет. К сходным выводам пришел и А. В. Чемоданов (1987) на основании изучения ацетатных реплик спила раковины. По его материалам возраст наиболее крупных экземпляров составляет 15÷18 лет.

Подкласс **SEPTIBRANCHIA** Pelseneer, 1889

Отряд **VERTICORDIIFORMES** Scarlato et Starobogatov, 1971

Подотряд **FORDILLOIDEI** Pojeta, 1975

Семейство **LYONSIELLIDAE** Scarlato et Starobogatov, 1971

Род ***LYONSIELLA*** G. O. Sars, 1872 ex M. Sars MS

Lyonsiella abyssicola (G. O. Sars, 1872 ex M. Sars MS)

Pecchiolia abyssicola: G. O. Sars, 1872: 26, tab. 3, fig. 21-43; G. O. Sars, 1878: 82, tab. 20, Герценштейн, 1885: 660; fig. 5 Дерюгин, 1928: 307
Pecciolia abissicola: Месяцев, 1931: 118[1]
Lyonsiella abyssicola: Горбунов, 1946: 46; Ушаков, 1953: 272; Филатова, 1948: 446, табл. 113, рис. 7; Bernard, 1979: 62, fig. 112; Наумов и др., 1987: 256[2], рис. 162; Наумов, Федяков, 1994: 63[3]; Galkin, Voronkov, 2001: 113

Диагноз (*атлас, таблица XII, 2*).

Раковина маленькая, перламутровая, неправильно четырехугольная, белая или серая, полупрозрачная, равностворчатая, неравносторонняя.

Максимальные размеры в Белом море: 4.4 × 3.6 × 3.2 мм (Наумов и др., 1987).

Макушки прозогирные, смещены вперед, образуют передне-верхний угол раковины.

Периостракум тонкий, прозрачный, серый, образует регулярные темно-окрашенные складки, между которыми правильными радиальными рядами располагаются конические щетинки.

Лунка и щиток не ограничены.

Лигамент внутренний с литодесмой. Хондрофор и зубы замка отсутствуют.

Мантийная линия неразличима.

Отпечатки аддукторов овальные, плохо заметные.

Палеонтологические находки. Ископаемые останки неизвестны.

Распространение. Атлантический бореально-арктический вид. Встречен в морях Баренцевом, Белом, Карском, у берегов Баффиновой Земли, Гренландии, Исландии и Шпицбергена. В Атлантическом океане расселяется на юг до Бискайского залива и штата Массачусетс.

Весьма редкий вид в Белом море. У К. М. Дерюгина (1928) не отмечен, хотя он и включает его в список фауны двустворок на основании работ С. М. Герценштейна. В Коллекциях ЗИН РАН материал по Белому морю отсутствует. По материалам БентБоМ (встречен на 2 станциях), обнаружен на границе Горла и Бассейна (*см. приложение 1, 38*). Для более подробного обсуждения распространения этого вида в Белом море материала недостаточно.

Основные экологические особенности. Стенотопный, предпочитающий илы вид (Федяков, 1986). По материалам БентБоМ отмечен на глубинах от 27 до 50 м при температуре от 2.8 до 3.2°С и солености 27.4‰ на смешанном грунте. Средняя биомасса этого вида на тех станциях, где он обнаружен, составляет 0.030 г/м^2, а средняя плотность поселения – 6.0 экз./м^2. Станция, на которой встречены максимальные показатели обилия для этого вида (южная часть Горла, сообщество Ophiura

[1] В этой работе в названии вида допущено две опечатки: *Pecciolia* вместо *Pecchiolia* и *abissicola* вместо *abyssicola*. Вообще в тексте раздела об этом виде написание видового эпитета неустойчиво: два раза он упомянут в первой форме, и два раза – во второй.

[2] В этой работе автор названия указан ошибочно: M. Sars, 1868 вместо G. O. Sars, 1872.

[3] В этой работе год публикации первоописания указан ошибочно: 1878 вместо 1872.

robusta, глубина 27 м, температура 3.2°С, соленость 27.4‰, грунт каменистый), приведена в табл, 67.

Характер питания неизвестен, но, скорее всего, как и большинство представителей подкласса,– хищник, питающийся мелкими ракообразными. Между щетинками обычно имеются частицы грунта.

Гермафродит с раздельными мужскими и женскими гонадами (Pelseneer, 1890, 1891). Диаметр яиц около 160 мкм, развитие без пелагической стадии (Ockelmann, 1958).

Продолжительность жизни в Белом море неизвестна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для выяснения фаунистического состава любого водоема необходимо в первую очередь определить его естественную границу. Это в полной мере относится и к Белому морю. Если водоем соединяется с какими-либо другими, то логично ожидать, что такая граница пройдет по линии, характеризующейся высокими градиентами гидрологических характеристик. Проведенный анализ структуры вод и особенностей течений (глава 3) показал, что этим условиям отвечает узкая область между юго-западным берегом Воронки и серединой ее восточного берега, где воды баренцевоморского и беломорского происхождения присутствуют в равных количествах (Наумов, Федяков, 1991, *б*). Отмечено также, что целый ряд баренцевоморских видов не проникает в Воронку дальше этой области (Наумов и др., 1987), что позволяет проводить по ней фаунистическую границу Белого моря. Это лишний раз подтверждает справедливость утверждения К. М. Дерюгина (1928) о том, что Белое море – не просто залив Баренцева, а особый морской водоем со своими, только ему присущими чертами гидрологического режима и обладающей своей фауной, отличной от других морей.

Уточнение фаунистической границы Белого моря потребовало пересмотра видового списка беломорских двустворчатых моллюсков. Так, из него были исключены *Yoldiella intermedia* (M. Sars) и *Macoma torelli* (Steenstrup), включавшиеся в него на основании того, что они отмечены в северной части Воронки. Кроме того, установлено, что ряд видов двустворок, ранее включавшихся различными авторами в состав фауны Bivalvia внутренних частей Белого моря, на самом деле в живом состоянии в нем не обнаружены. Это относится к *Portlandia aestuariorum* (Mossewitsch), *Bathyarca glacialis* (Gray) и *Zirphaea crispata* (Linnaeus). *Mya pseudoarenaria* (Schlesch) и *Lyonsia schimkewitschi* Derjugin, Gurjanova в настоящее время большинством авторов считаются синонимами *Mya* (*Mya*) *truncata* (Linnaeus) и *Lyonsia arenosa* (Møller), а потому также должны быть исключены из состава фауны двустворок Белого моря. *Mytilus trossulus* Gould, включающийся некоторыми исследователями в беломорскую фауну на основании того, что в Белом море найдены экземпляры мидий, по окраске и структуре раковины вблизи лигаментного края сходные с особями из Тихого океана, также должен быть исключен, ибо ни биохимические, ни физиологические данные этого не подтверждают. Наконец, *Yoldiella frigida* (Torell) была причислена к беломорской фауне на основании ошибочного прочтения этикетки при занесении данных в каталог фондовой коллекции ЗИН РАН. В то же время в процессе исследований был обнаружен новый для фауны Белого моря вид двустворчатых моллюсков – *Yoldiella nana* (M. Sars) (Наумов и др., 1987). Кроме того, установлено, что в Белом море встречается не один, а два вида рода *Hiatella*.

В целом видовой состав беломорских двустворчатых моллюсков к настоящему времени, по-видимому, установлен достаточно полно. В составе их фауны насчитывается 39 видов, принадлежащих 30 родам, 20 семействам, 7 отрядам и 3 подклассам. Хотя теоретические расчеты, проведенные на основании оригинального метода оценки числа видов в региональной фауне (Наумов и др., 1986, *а*), и дают основание

ожидать нахождение в Белом море еще двух или трех крайне редких видов, можно констатировать, что инвентаризация двустворчатых моллюсков Белого моря в основном закончена, и дальнейшее применение использовавшихся методов вряд ли сможет сколько-нибудь значительно увеличить видовой список этой группы. Таким образом, первый этап изучения беломорских двустворчатых моллюсков следует считать завершенным.

Важно отметить, что во время проведения бентосных работ было установлено, что, вопреки сложившемуся среди гидробиологов устойчивому мнению, количественные дночерпательные пробы значительно информативнее траловых, так как не только позволяют оценить показатели обилия донных животных, но и, в известной мере, дают представление о характере их распределения на грунте. Кроме того, дночерпатель дает лучшее и более полное представление о видовом составе бентоса за счет того, что не теряет редкие виды и мелкие формы в процессе подъема орудия лова на борт судна. Несомненно, что сказанное верно только в том случае, когда орудие сбора применяется корректно, в частности, когда площадь захвата дночерпателя существенно больше радиуса индивидуальной активности особей изучаемых видов.

Понятно, что изучение видового состава фауны любого региона тесно связано с изучением таксономического статуса видов рассматриваемой группы. По традиции систематика двустворчатых моллюсков строится в основном на конхиологических признаках, хотя в последнее время все большее значение приобретают биохимические показатели. Все же значение конхиологии для систематического описания видов моллюсков остается первостепенным. Это является причиной того, что многие исследователи стремятся формализовать конхиологические признаки для того, чтобы получить возможность математической обработки данных и, тем самым, повысить надежность получаемых результатов. Одним из первых подходов такого рода стало вычисление пропорций раковины. Метод этот, впервые примененный в начале XX столетия (Odhner, 1915; Мосевич, 1928; Месяцев, 1931) обещал оказаться настолько перспективным, что многие малакологи придавали результатам анализа формы раковины решающее значение. При этом не учитывались ни экологическая пластичность видов, ни возрастная динамика габитуальных индексов. В результате целый ряд видов и инфравидовых форм был выделен необоснованно (Дерюгин, Гурьянова, 1926; Мосевич, 1928; Месяцев, 1931). Не умаляя значения указанного подхода, следует отметить, что его следует дополнить применением регрессионного анализа, что значительно расширяет возможности математических методов в систематике двухстворчатых моллюсков. С одной стороны, он позволяет различать близкие виды, имеющие сходные габитуальные индексы, а с другой – оказывается удобным инструментом для изучения внутривидовой изменчивости (Наумов, Федяков, 1985, *г*). Кроме того, с его помощью удается свести в синоним ошибочно выделенные виды. Таким образом, наряду с традиционным исследованием габитуальных индексов, весьма полезен анализ связи линейных размеров моллюсков, так как в ряде случаев он оказывается информативнее и позволяет непосредственно сравнивать разновозрастные выборки. Поэтому в этой книге во всех тех случаях, когда это позволял доступный материал, в описании видов приводятся как значения габитуальных индексов, так и параметры уравнений регрессии.

Инвентаризация фауны, хоть и является необходимой базой любого фаунистического исследования, в настоящее время уже не может быть его самоцелью. Существует немало чрезвычайно важных аспектов, касающихся функционирования экосистем. Одним из них следует признать сезонную и многолетнюю динамику показателей обилия и демографической структуры видов в конкретных биотопах. По сложившейся традиции такую динамику принято связывать с воздействием абиотиче-

ских факторов. Между тем, накапливается все больше данных, которые не объясняются прямым влиянием изменений параметров среды.

Проведенные автором наблюдения над плотными поселениями *Mytilus edulis* (Луканин и др., 1986, *а*, *б*, 1989, 1990), а также *Macoma balthica* и *Mya arenaria* показали, что многолетняя динамика показателей обилия не может быть исчерпывающе объяснена только изменениями температуры и солености морской воды. У этих и ряда других видов поселения часто бывают представлены только крупными экземплярами старших возрастов, а ювенильные особи вообще встречаются крайне редко (Flyachinskaya, Naumov, 2003). Построенная автором математическая модель развития поселения показывает, что циклические изменения плотности поселения и биомассы двустворчатых моллюсков вполне объясняются условиями оседания молоди, причем этот процесс может регулироваться взрослыми моллюсками. Хотя сам факт такой регуляции, пожалуй, уже не вызывает сомнений, а способы, которыми она осуществляется, обсуждаются в литературе, по этому вопросу пока еще нет единого мнения (Woodin, 1976; Möller, 1986; ´Olafsson, 1989 и др.).

Работа модели основана на поиске демографического вектора в произвольный момент времени в зависимости от пополнения поселения молодью и дифференциальной смертности отдельных генераций моллюсков, для чего предложена оригинальная функция, описывающая этот процесс. Полученная модель оказалась достаточно гибкой и при различных вводимых в нее исходных параметрах описывает как стабильные поселения, так и поселения, характеризующиеся автоциклическими колебаниями плотности и биомассы различных типов. При исследовании работы модели было установлено, она может описывать также поселения, в которых развиваются затухающие циклы.

Двустворчатые моллюски, будучи в Белом море одной из ведущих групп бентоса, играют весьма важную роль в биоценотических отношениях донных организмов и процессах, протекающих в донных сообществах. В частности, именно циклическими колебаниями динамики показателей обилия моллюсков на мидиевой банке определялись условия аномального штормового выброса морских звезд на Летнем берегу Двинского залива в 1990 г. (Буряков, Наумов, 1991; Naumov, Buryakov, 1994). Роль двустворчатых моллюсков, естественно, не ограничивается их участием в редких событиях, имеющих столь драматический результат, как это случилось весной 1990 г.

В ходе исследований было показано, что биомасса видов-обрастателей, по крайней мере в Онежском заливе, повышается в местах скопления Bivalvia (Наумов, Федяков, 1985, *а*). Это обстоятельство может объясняться тем, что требования к окружающей среде седентарных животных аналогичны таковым исследованных моллюсков и(или) тем, что сидячие организмы привлекаются метаболитами двустворок. Наконец, раковины крупных двустворок могут служить дополнительным субстратом для поселения обрастателей.

Полученные результаты показывают, что как экстенсивность, так и интенсивность обрастания в наибольшей степени зависят от длины раковины, т. е., учитывая, что она представляют собой функцию возраста,– от времени существования субстрата. Таким образом, развитие сообщества обрастания на раковинах живых двустворчатых моллюсков носит характер сукцессии (Наумов, Федяков, 1985, *б*, *в*, 1993; Наумов и др., 1986, *а*; Наумов, 1990).

Автором описано два типа таких сукцессий. Первый из них характерен для раковин, створки которых ориентированы вертикально: *Mytilus edulis* и *Modiolus modiolus.* Близко к этому развитие обрастаний на раковинах инфаунного моллюска *Elliptica elliptica*. В этом случае видовой состав макрообрастателей и структура их консорции с самых ранних этапов ее развития практически не отличимы от того, что мы видим

на ее заключительных стадиях (Наумов, Федяков, 1985, *б*, *в*, 1993; Наумов и др., 1986, *а*; Наумов, 1990). Таким образом, сукцессионные процессы здесь сводятся лишь к пропорциональному увеличению численности отдельных групп седентарных организмов.

Сукцессии второго типа отмечены на створках *Chlamys islandica*, ориентированных горизонтально. При этом видовой состав обрастателей на разных створках гребешков заметно отличается, что позволяет разделить консорцию обрастателей на два яруса – верхний и нижний. В отличие от сукцессии первого типа здесь не раз (в особенности на верхней створке) происходит смена руководящих форм, т. е. процесс затрагивает структуру консорции (Наумов, Федяков, 1985, *б*, *в*, 1993; Наумов и др., 1986, *а*; Наумов, 1990).

В обоих случаях сукцессионные процессы приводят к климаксному состоянию. В пользу этого свидетельствует сходство обрастаний раковин и камней в соответствующих биоценозах (Наумов, Федяков, 1985, *б*).

Для характеристики фауны любого региона важно знать отношение входящих в нее видов к основным факторам среды. Важнейшими из них для морских организмов оказываются температура и соленость воды. Поскольку зимой беломорские воды не стратифицированы по температуре и остывают ниже 0°С, распределение донных животных определяется летними температурами. Для исследования этого распределения были использованы материалы, хранящиеся в созданной автором базе данных «Бентос Белого моря». База эта построена на основе ведущихся на ББС ЗИН РАН с 1981 г. по настоящее время исследованиях бентоса при непосредственном участии автора. Анализ содержащихся в ней сведений показал, что диапазон летних температур, при которых встречается бóльшая часть видов беломорских двустворок, заключен в пределах от 0 до 10°С; при этом по способностям переносить высокие температуры их виды можно условно разделить на три группы:

1) не способные в условиях Белого моря выдержать прогрев воды выше 11°С;
2) способные в условиях Белого моря выдерживать прогрев воды приблизительно до 15°С;
3) способные в условиях Белого моря выдерживать прогрев воды 20°С и выше.

При этом даже самые холодолюбивые формы арктического происхождения способны выдерживать значительный прогрев воды, если он не продолжается слишком долго.

Известно, что максимальное число видов в морских водоемах приходится на нормальную соленость – около 35‰ (Хлебович, 1962, 1974; Kinne, 1971). Между тем, как было показано нами ранее, в Белом море в области высоких солеността число видов многих групп бентоса снижается (Бергер и др., 1995). Касается это и двустворчатых моллюсков. Снижение числа видов беломорских двустворок в области высоких соленостей, вызывающее на первый взгляд удивление, легко объясняется их отношением к температуре. В Белом море относительно немного видов, требующих постоянно низких температур, а такие условия имеют место только в одном биотопе – в Центральном желобе на глубинах свыше 100 м, если, конечно, исключить холодноводные ковшовые губы, где развиваются аналогичные условия и обитает сходная с Бассейном арктическая фауна (Наумов, 1979, *б*; Наумов, Ошурков, 1982; Наумов и др., 1986*б*; Naumov, Fedyakov, 2000, *a*, *b*). Если рассматривать бореальную и арктическую составляющие фауны беломорских двустворок по отдельности, то в пределах каждой из них число видов с возрастанием солености увеличивается.

Таким образом, представление о том, что фауна двустворчатых моллюсков Белого моря носит двойственный характер, вполне подтверждается. Часть ее имеет арктическое происхождение, а часть – бореальное. В результате этого в фаунистическом отношении этот водоем занимает промежуточное положение между северной Атланти-

кой и высокой Арктикой (Федяков, Наумов, 1987; Fedyakov, Naumov, 1989). Это выражается и в своеобразном видовом составе двустворчатых моллюсков, и в соотношении числа детритофагов и сестонофагов (Наумов, Федяков, 1990, 1994), и в зависимости числа видов от солености (Бергер и др., 1995).

Изучение пространственного распространения двустворчатых моллюсков в Белом море показало, что существует пять основных его вариантов, которые несколько условно можно назвать *локальными ареалами*.

Моллюски, имеющие локальные ареалы первого типа, встречены преимущественно в Горле, на мелководьях вдоль Терского, Кандалакшского и Карельского берегов, а также в северной части Онежского залива.

Моллюски, обладающие локальными ареалами второго типа, встречены преимущественно на мелководьях вдоль Терского, Кандалакшского и Карельского берегов, а также в северной части Онежского и в Двинском заливе.

Локальные ареалы третьего типа охватывают все мелководные области, кроме Горла.

Локальные ареалы четвертого типа захватывают практически все море, за исключением Горла, Мезенского залива и южной части Онежского.

Локальные ареалы пятого типа охватывают всю акваторию Белого моря.

При этом важно отметить, что в целом в Белом море виды, лишенные пелагических личинок, имеют более широкую область распространения, что, согласно правилу Турсуна (Thorson, 1936), несомненно, лишний раз подчеркивает общий арктический облик этого водоема.

Интересно, что у двустворчатых моллюсков доля детритофагов среди арктических эндемиков приблизительно вдвое выше, чем у других видов Bivalvia. Это объясняется, по-видимому, тем, что фитопланктон, которым в основном питаются фильтрующие двустворки, из-за мощного ледового покрова относительно слабо развит в арктических морях. Логично предположить, что в Арктике собирающие детритофаги, питающиеся за счет разлагающейся органики, получают преимущество (Наумов, Федяков, 1990, 1994). Эта гипотеза подтверждается при сравнении доли детритофагов в водоемах, расположенных в различных биогеографических областях. Таким образом, доля двустворчатых моллюсков, питающихся детритом, по-видимому, может служить показателем арктичности отдельных районов. Если следовать этой гипотезе, то Белое море в целом оказывается водоемом, промежуточным между бореальными и арктическими.

Исследование фауны арктических морей (Gontar, Naumov, 1994; Наумов, Гонтарь, 2004) показывает, что заселение арктического шельфа в голоцене соответствует модели Пикколи–Сартори–Франчино (Piccoli et al., 1986). Между тем, в Белом море согласно этой модели ожидается приблизительно вдвое бóльшее число видов двустворчатых моллюсков, чем имеется в действительности. В самом деле, в Белом море отсутствует целый ряд форм, которые вполне могли бы в нем обитать. Это свидетельствует о том, что на пути их вселения в Белое море имеются некие препятствия. Скорее всего, следует согласиться с мнением К. М. Дерюгина (1928) об изолирующей роли жесткого гидродинамического режима Горла, причем этот естественный барьер легко преодолевают формы, лишенные пелагических личинок. Таким образом, методы вариационной статистки подтверждают реальность явления, которое К. М. Дерюгин (1928) называл *отрицательными чертами беломорской фауны* и дают ему количественную оценку.

Важно отметить, что из 39 видов двустворчатых моллюсков, известных в настоящее время из Белого моря, 20, т. е. больше половины, либо ни разу не были обнаружены в Горле, либо отмечены лишь вблизи его северной и южной границ. В Горле с его быстрыми течениями практически нет условий для накопления тонкодисперсных

фракций, необходимых для питания собирающих детритофагов, поэтому неудивительно, что из 8 видов детритофагов, встречающихся в Белом море, в Горле обнаружен только один. Тем не менее, во внутренних частях моря эти виды встречаются, что недвусмысленно указывает на то, что в геологическом прошлом условия в Горле были, скорее всего, иными. Не обнаружены в этом проливе и зарывающиеся сестонофаги, которые тоже нуждаются в тонких илах. Некоторые сестонофаги, которые не зарываются в грунт, также не встречены в Горле. В основном это – виды рода *Musculus*. Можно предположить, что их отсутствие в Горле связано тем или иным способом с особенностями их размножения. Судя по всему, они исчезли в этом проливе после того, как в нем установился современный гидродинамический режим. Так как это случилось в конце атлантической климатической фазы, около 4–5 тыс. лет назад, то названный срок, скорее всего, можно считать временем изоляции упомянутых видов в Белом море.

Вообще в Горле водятся либо те виды двустворчатых моллюсков, которые приурочены к жестким грунтам и сильным течениям, встречающиеся в основном здесь и в северной части Онежского залива, либо достаточно эврибионтные, не обнаруживающие четкой приуроченности к какому-либо району.

Таким образом, можно считать, что характер распространения двустворчатых моллюсков в Горле объясняется геологической историей этого пролива и биологическими особенностями беломорских двустворок.

В связи этим стоит отметить, что в Белом море имеется ряд чрезвычайно интересных губ с порогом на входе, в которых особенности водообмена обеспечивают сохранение в их котловинах холодных вод зимнего происхождения в течение круглого года (гидрологические особенности этих водоемов описаны в главе 7). Население таких губ, как правило, представляют собой несколько обедненную фауну Бассейна (Наумов, 1979, *б*; Наумов, Ошурков, 1982; Наумов и др., 1986, *б*; Naumov, Fedyakov, 2000, *a*, *b*). Если в губе присутствуют две котловины, то фауна входной обычно бывает разнообразнее. Вертикальное распределение бентоса в таких губах близко напоминает таковое в Бассейне. Подобные губы можно рассматривать как природные модели Белого моря. В них целый ряд видов двустворчатых моллюсков также оказывается в изоляции, причем ее сроки могут быть рассчитаны достаточно точно. Исследование таких губ во многом может облегчить изучение процессов заселения Белого моря морской фауной в голоцене.

Собственно говоря, относительно надежно проследить процесс заселения Белого моря макробентосными формами можно только на материале двустворчатых моллюсков, так как остальные группы представлены в его отложениях крайне скудно. Что же касается двустворок, то они в субфоссильном состоянии представлены 27 видами, что составляет 70% их современной беломорской фауны. Таким образом, процесс освоения Белого моря двустворчатыми моллюсками в известной мере может служить моделью заселения этого водоема современной фауной.

Заселение Белого моря двустворчатыми моллюсками хорошо прослежено рядом авторов (Говберг, 1968, 1970, 1973, 1975; Невесский и др., 1977), однако до сих пор почти не предпринималось попыток реконструировать гидрологический режим Белого моря на протяжении голоцена с использованием принципа актуализма. Раковины первого вида двустворчатых моллюсков, обнаруживаемые в донных осадках Белого моря, принадлежат *Portlandia aestuariorum*, что позволяет считать, что в молодом дриасе соленость этого водоема была еще очень низкой. Однако уже в отложениях конца пребореальной климатической фазы обнаруживаются истинно морские виды *Portlandia arctica* и *Mytilus edulis*. Надо полагать, что первый из них, будучи эндемиком высокой Арктики, проник в Белое море с востока, а второй – с запада. Очевидно, что мидия могла расселяться только в поверхностных прибрежных водах. Тот факт,

что эти два вида проникли в Белое море практически одновременно, говорит о том, что воды Горла были в то время стратифицированы, по крайней мере, по температуре. Впрочем, достаточно вероятна и соленостная стратификация. Основываясь на экологических особенностях этих видов, можно считать, что соленость на поверхности не опускалась ниже 13‰, а на глубине – ниже 25‰, причем придонные слои воды в течение круглого года оставались весьма холодными. Таким образом, надо полагать, что уже с самого начало своего существования Белое море было двуслойным, причем стратификация захватывала и Горло, иначе остается непонятным, каким образом в Белое море могла проникнуть *Portlandia arctica*.

Особенно интенсивная инвазия бореальных и бореально-арктических видов проходила во время атлантической климатической фазы, когда летние температуры превышали современные сначала на 1°С, а концу ее – на 2°С. В течение всей этой фазы порог Горла имел глубину около 70 м, как несложно рассчитать по изменению изостатического и эвстатического уровня моря (*см. рис. 85*), так что жесткий гидродинамический режим этого пролива неминуемо должен был оказаться ослабленным по сравнению с современностью.

Со времени суббореальной климатической фазы в Горле из-за его сильного обмеления установились гидродинамические условия, близкие к нынешним. В результате интенсивность освоения Белого моря двустворчатыми моллюсками с этого периода заметно снижается, несмотря на наступившее вскорости потепление. Вторая вероятная причина заключается в том, что вновь проникающим видам становится все труднее и труднее преодолевать конкуренцию со стороны давно и прочно натурализовавшихся форм, образующих устоявшиеся сообщества (Наумов, Бергер, 2004).

Завершая наш анализ фаунистических и экологических особенностей беломорских двустворчатых моллюсков, уместно задаться вопросом, насколько глубоки наши знания об этой группе, и в каком направлении можно ожидать развитие дальнейших исследований? Литература, посвященная двустворчатым моллюскам Белого моря, насчитывает многие сотни названий, что создает впечатление подробной изученности этого вопроса. Впечатление это, однако, ложно, как справедливо отмечал еще В. В. Федяков (1986). Нет сомнений, что силами многих малакологов изучение беломорских двустворок успешно развивается, особенно в последние годы, однако целый ряд аспектов до сих пор остается неизвестным, и вопросов гораздо больше, чем ответов. В первую очередь это касается экологических особенностей значительного числа видов этих животных, как, впрочем, и почти всех остальных населяющих Белое море беспозвоночных. Многие виды в этом отношении не исследованы вовсе, а то, что известно, изучено крайне недостаточно и совершенно неравноценно, что весьма затрудняет сравнительный анализ. Это отчетливо прослеживается по всему ходу изложения представленного в работе материала.

Понятно, что виды крайне редкие, по которым сложно собрать достаточный материал, долго еще не будут изучены должным образом, однако мы до сих пор очень мало знаем о целом ряде массовых форм, играющих важную роль в переносе вещества и энергии, и имеющих как теоретическое, так хозяйственное значение. К числу этих видов в первую очередь следует отнести *Modiolus modiolus*, *Chlamys islandica*, *Elliptica elliptica*, *Tridonta borealis*, *Hiatella* spp., *Clinocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Macoma calcarea*, *Arctica islandica* и *Mya truncata*. Единственный вид, изученный довольно неплохо,– это *Mytilus edulis*. Между тем, фауна двустворчатых моллюсков Белого моря состоит далеко не из одной только мидии.

Итак, направления будущих исследований двустворчатых моллюсков Белого моря видятся в основном в следующих направлениях. Необходимо тщательно изучить термопатию, а также границы температурной и соленостной толерантности хотя бы самых массовых видов. На этой основе должно быть тщательно исследовано их ба-

тиметрическое и пространственное распределение как в море в целом, так и в отдельных его районах.

Необходимо подробно изучить жизненные циклы двустворчатых моллюсков и процессы, протекающие в их плотных поселениях. До сих пор остается совершенно неясной роль климатических факторов и их влияние на развитие и динамику таких поселений. Это направление уже усиленно разрабатывается (Максимович, 2004).

Весьма недостаточно исследованы биоценотические взаимоотношения двустворчатых моллюсков друг с другом и с остальными членами донных сообществ. Плохо известна их роль в пищевых цепях. Следует при этом помнить, что из-за арктического характера большей части биотопов Белого моря значимость в нем детритных цепей, которые вообще изучены хуже пастбищных, существенно выше, чем в морях умеренного пояса. Это – еще одно крайне важное направление, которому, как хочется верить, в будущем будет уделено достаточное внимание.

Многие виды двустворчатых моллюсков Белого моря изолированы от основного ареала как в самом море, так и ковшовых губах. Это создает благоприятные условия для дрейфа генов и расообразования. Эту тему поднимал еще К. М. Дерюгин (1928), однако до сих пор молекулярных исследований на материале беломорских двустворок практически не проводится. Напомню, что сроки изоляции известны, и это позволяет лишний раз провести сверку молекулярных часов.

Весьма недостаточно изучены до сих пор гидрологические особенности как всего моря, так и отдельных его губ. Между тем, это – важнейшее условие для уточнения истории фауны и изучения механизмов биологической инвазии,– вопроса, весьма актуального в наше время.

Как известно, К. М. Дерюгин, заканчивая свою классическую монографию1928 г., писал: «*В заключение можно сказать, что на долю будущих исследователей Белого моря еще остается немалое наследие неразгаданных проблем*». С тех пор наши знания о Белом море и его фауне выросли многократно, но пропорционально этому возросло и отмеченное К. М. Дерюгиным наследие. Мы не можем останавливаться на достигнутом: перед нами широкое поле дальнейших исследований. Как ни парадоксально это звучит, можно сказать, что исследования двустворчатых моллюсков Белого моря только еще начинаются.

SUMMARY

A natural border should be found for any waterbody to define its fauna. Such a boundary is expected along the line of maximum gradients of environmental characteristics if the waterbasins are connected to another one. According to conducted analysis of water structure and water current peculiarities (Naumov, Fedyakov, 1991, a), a narrow area in the White Sea fits this condition. It lies in the northern open part of the sea where Barents Sea waters are mixed with White Sea waters in equal proportion between the mouths of Ponoy and Shoyna Rivers in the middle part of Voronka Strait (Fig. 18). It was also found out that a number of Barents Sea species do not spread southward behind this line (Naumov et al., 1987; Naumov, Fedyakov, 1991, a). It allows drawing the faunistic border of the White Sea within the area of oceanographic boundary mentioned above. Thus, Derjugin's (1928) opinion of the White Sea independency was confirmed once more. The White Sea is an individual waterbody with its own features of hydrological regime and its own fauna, different from fauna of other seas.

The revision of clam species composition was needed after the introduction of clarity into the faunistic boundary of the White Sea. Two species: *Yoldiella intermedia* (M. Sars) and *Macoma torelli* (Steenstrup) were excluded because they were encountered only in the northern part of Voronka Strait northward of the faunistic border. Furthermore, it was discovered that no living specimens were found in the White Sea among some species previously included by different authors in the list of the White Sea bivalve mollusks. This concerns *Portlandia aestuariorum* (Mossewitsch), *Bathyarca glacialis* (Gray) and *Zirphaea crispata* (Linnaeus). The majority of modern malacologists consider *Mya pseudoarenaria* (Schlesch) as a synonym of *Mya* (*Mya*) *truncata* (Linnaeus) and *Lyonsia schimkewitschi* Derjugin, Gurjanova as a synonym of *Lyonsia arenosa* (Møller), so they also should be excluded from the White Sea fauna. Some authors include the Pacific mussel *Mytilus trossulus* Gould in the White Sea clam list. They do this because in several specimens of the White Sea mussels colouration and shell structure near the ligament edge resemble those found in Pacific individuals. Such point of view cannot be accepted, since neither biochemical nor physiological data confirm it. Lastly, *Yoldiella frigida* (Torell) was added to the White Sea fauna due to mistaken perusal of the original label during writing down the data into the catalogue of the Zoological Institute basic collection. Yet, a new species for the White Sea bivalve fauna *Yoldiella nana* (M. Sars) was found during our investigations (Naumov et al., 1987). Besides, it has been ascertained that there are two species of genus *Hiatella* in the White Sea, not one, as it was considered before.

Seemingly, species composition of the White Sea bivalve mollusks is studied almost completely. At the moment, 39 species belonging to 30 genera, 20 families, 7 orders and 3 subclasses represent the White Sea fauna of this taxon. Theoretical calculations using the original method of the total species number in a regional fauna estimation (Naumov et al., 1986, a) show an opportunity to discover two or three extremely rare species in the future. Thus, it should be claimed, that inventory of the White Sea clams is almost finished; further investigations hardly can enlarge the species list within the framework of methods used.

The study of fauna of any region is closely connected with the investigation of taxonomic position of species within the taxa under consideration. Traditionally, the verbal shell description is mostly used in bivalve mollusks systematics. In spite of the numerous modern molecular researches, the conchological features make up the basics of our knowledge in this field up to now. That is why many malacologists try to formalize valve shape in order to make possible mathematical processing of data. Calculation of shell proportions became one of the first steps in this direction. This method primary used in the beginning of the 20-th century (Odhner, 1915; Mossewitsch, 1928; Mesiacev, 1931) seemed very promising and many authors suggested results of the shell shape analysis as crucial; but for all neither ecological plasticity nor age dynamics of the shell proportions were taken into account. A number of species and infraspecific forms were recognized (Derjugin, Gurjanova, 1926; Mossewitsch, 1928; Mesiacev, 1931) unfoundedly as a result. The approach described was very important, no doubt, but it should be notified that regression analysis widely extends the possibilities of mathematical methods in bivalve mollusks systematics. On one hand, it allows distinguishing closely related species with similar shell proportions, and on the other it proves to be a convenient tool for exploration of an intraspecific variability (Naumov, Fedyakov, 1985, *г*). Moreover, it allows synonymizing mistakenly described species. Thus, the analysis of relationships between different dimensions of clam shells is very useful as a parallel approach to traditional investigation of their shape, because, in some cases, it becomes more informative and permits direct comparison of different aged samples. That is why in every case when available material allows, both proportions of the shell and regression equations are included in species diagnoses placed in this book.

The fauna inventory being an essential base of any faunistic investigation cannot be the end in itself nowadays. There are numerous important aspects concerning ecosystems functioning: Seasonal and long-term dynamics of species abundance in concrete biotopes is one of them. Investigation tradition considers such changes to be related with impact of abiotic factors. Meanwhile, the more data is accumulated, the more cases of dynamics that cannot be explained by direct influence of environmental characteristics we observe.

Previous observations of dense settlements of *Mytilus edulis* (Lukanin et al., 1986, *а*, *б*, 1989, 1990), *Macoma balthica* and *Mya arenaria* carried out by the author and his colleagues showed that long-term dynamics of abundance in species mentioned above cannot be totally explained by seawater temperature and salinity oscillations. Only elder, fully developed specimens can be often found in the colonies of some species, while juveniles rarely are encountered (Flyachinskaya, Naumov, 2003). Mathematical simulation of colony development created by the author demonstrates cyclic oscillations of biomass and population density, generating by recruitment conditions. This process can be regulated by adult mollusks. The possibility of such regulation is rather doubtless, however its mechanisms widely discussed in literature are not clear enough (Woodin, 1976; Möller, 1986; ´Olafsson, 1989 and others). The model is based on the demographic vector search in arbitrary time moment using Leslei transfer matrix depending on recruitment and differential mortality rate in individual generations. A new function for differential mortality rate was developed. The model obtained is rather flexible. Depending on initial parameters, it can describe both unchanging colonies and colonies, which possess different autocyclic oscillations of biomass and density. The generation of dynamics with relaxation oscillations of abundance is also possible.

Bivalve mollusks, being one of the most important benthic groups, play an essential role in many processes, which proceed in sea floor communities. In particular, cyclic oscillations of blue mussel abundance on a huge mussel bed was the main reason which provoked starfish *Asterias rubens* to be abnormally washed ashore on the Letny Shore (Dvina Bay) in 1990 (Buryakov, Naumov, 1991; Naumov, Buryakov, 1994). Obviously, the role of clams

is not cut down to participation in rare events with such dramatic results, as it took place in spring 1990.

It was shown during our investigation in Onega Bay that the biomass of fouling organisms on hard sediment enlarges in biotopes where high number of big clams was observed (Naumov, Fedyakov, 1985, *а*). Possible explanations can be the following: fouling organisms and mollusks investigated need similar environmental conditions, fouling organisms are attracted by mollusks metabolites and shells of big clams can be used as an additional substrate by fouling organisms.

Results obtained show that both extensiveness and intensiveness of the shell fouling mostly depend on the shell length. It means that both are functions of substratum time existence, i. e., of a mollusk's individual age. The development of fouling community on valves of living clams resembles the primary succession on hard sediment (Naumov, Fedyakov, 1985, *б*, *в*, 1993; Naumov et al., 1986, *а*; Naumov, 1990).

Two types of such successions were described by the author and his colleagues. In the first case, species composition did not change during the life of substrate species. It was observed for living clams with vertically orientated valves, such as *Mytilus edulis* and *Modiolus modiolus.* Similar development of fouling was noticed for living *Elliptica elliptica* (Naumov, Fedyakov, 1985, *б*, *в*, 1993; Naumov et al., 1986, *а*; Naumov, 1990). Thus, the succession process in this case is reduced to simple increasing the abundance of different sessile organisms.

The second type of succession was observed on horizontally orientated valves of living *Chlamys islandica*. Species composition of fouling organisms on different valves of scallop shells significantly differs. This allows dividing of the consortium of fouling organisms into two strata: upper and lower. Unlike of the first type, in this case dominant forms change more than once, especially on the upper valve, i. e. the process affects the structure of consortium (Naumov, Fedyakov, 1985, *б*, *в*, 1993; Naumov et al., 1986, *а*; Naumov, 1990).

The succession processes lead to climax association in both cases since fouling of old living clams closely resembles the fouling of rocks in the same ecosystems (Naumov, Fedyakov, 1985, *б*).

The fraction of deposit feeders among Arctic bivalve endemics is approximately two times higher than in clams of other origin. This can be explained by lower phytoplankton production caused by thick ice cover leading to weak illuminace in Arctic seas. One can suggest that gathering deposit feeders feeding on decaying organic matter will have an advantage over filter feeders in such conditions (Naumov, Fedyakov, 1990, 1994). Comparison of the proportion deposit feeders in various seas of different biogeographical regions confirms this hypothesis (Tabl. 0). After this suggestion, the White Sea can be defined as a waterbody intermediate between boreal and Arctic seas.

The peculiarities of individual species with respect to main environmental factors are important for characterizing any regional fauna. Seawater temperature and salinity are most significant for marine organisms. Since the White Sea waters are not stratificated by temperature in winter, being cooled down close to 0°C or even below in the entire watercolumn, distribution of bottom animals depends on summer temperature. Original author's data stored in the "Benthos of the White Sea" database were used for investigation of clam distribution concerning the temperature in July–August. The database contains results of benthic investigations carried out by the White Sea Biological Station (Zoological Institute) since 1981. Analysis of this material showed that the most part of the White Sea bivalve mollusks prefer summer temperature diapason ranged between 0 and 10°C. Three groups of them can be defined according to their ability to survive in the White Sea conditions under impact of high temperature:

1) Species which cannot withstand a short rise of temperature higher than 11°C.

2) Species which can withstand a short rise of temperature approximately up to 15°C.

3) Species which can withstand a short rise of temperature up to 20°C or even higher.

It should be stressed, however, that even the most cold-water species of Arctic origin, e. g., *Portlandia arctica*, can withstand considerable rise of temperature if it does not continue for too long of a period.

It is well known that the maximum species number is associated in seas with the normal oceanic salinity about 35‰ (Chlebovich, 1962, 1974; Kinne, 1971). Whereas, the total species number decreases in areas of high salinity in the White Sea in many taxa (Berger et al., 1995). This holds true for bivalve mollusks (Fig. 82). This fact *prima facie* looks surprising. However, reduction of the total species number under high salinity conditions in the White Sea clams can be easily explained by their temperature and edaphic relations.

There are not so many clam species in the White Sea which need constant negative temperature. Such conditions take place in a single biotope – in the Central White Sea Depression at the depth over 100 m. Similar biotopes with high salinity and temperature close to 0ºC can be encountered in some cold-water inlets with ridges in their mouths. The sea bottom, both in Central Depression and in deeper parts of such inlets, is covered with very thin silt. All these biotopes are inhabited by soft bottom fauna of Arctic origin. Less diverse edaphic conditions lead to small species number in cold-water biotopes, which only are filled with water of high salinity (Naumov, 1979, *б*; Naumov, Oshurkov, 1982; Naumov et a., 1986*б*; Naumov, Fedyakov, 2000, *a*, *b*). Species numbers grow versus salinity increasing in Arctic-boreal and Arctic components investigated separately in the White Sea fauna (Fig. 84).

Hence, the suggestion of the dualistic nature of the White Sea bivalve mollusks fauna proves to be true. One part of this fauna has boreal and Arctic-boreal origin, while the second part – an Arctic one. As a result, the whole sea can be defined as an intermediate one between the Northern Atlantic and the Arctic Ocean (Fedyakov, Naumov, 1987; Naumov, Fedyakov, 1989). It is expressed in a peculiar species composition, in deposit feeder to filter feeder ratio (Naumov, Fedyakov, 1990, 1994) and in the relationship of species number against salinity (Berger et al., 1995).

Investigations of a regional distribution of clam species in the White Sea showed five of its main variants which can be preliminary referred as *local distribution areas.*

Bivalve mollusks of the first local distribution area type are found mainly in the Gorlo Strait, at the shallows along the Tersky, Kandalaksha and Karelia Shores, and in the northern part of the Onega Bay (Fig. 80, *Б*)

Bivalve mollusks of the second local distribution area type are found mainly at the shallows along the Tersky, Kandalaksha and Karelia Shores, in the northern part of the Onega Bay, and in the Dvina Bay (Fig. 80, *В*).

The third local distribution area type includes all the shallows except the Gorlo Strait (Fig. 80, *Г*).

The fourth local distribution area type embraces practically the entire sea except the Gorlo Strait, the Mezen' Bay, and southern part of the Onega Bay (Fig. 80, *Д*).

The fifth local distribution area type covers the whole White Sea (Fig. 80, *Е*).

It should be stressed that species without pelagic larvae are spread more widely in the White Sea. It emphasizes the Arctic visage of this waterbasin according Thorson's principle (Thorson, 1936) once more.

It has been shown earlier (Gontar, Naumov, 1994; Naumov, Gontar, 2004) that the spreading of bottom fauna along the shelf of Arctic seas during Holocene satisfactorily fits Piccoli–Sartori–Francino model (Piccoli et al., 1986). In spite of it, there are two times less bivalve species in the White Sea than theoretically estimated. The species deficiency in some taxa inhabited the White Sea is a well known fact, which is commonly referred as *negative faunistic features* (Derjugin, 1928). Thus, a kind of barrier can be assumed on the way of colonization of this basin by bivalve mollusks. The isolating hydrodynamic regime

in the Gorlo Strait can play the role of such an obstacle (Derjugin, 1928). The barrier is easily overpassed by species without planktonic larvae. Statistical methods used confirm Derjugin's idea of the species number reduction in the White Sea and estimate it quantitatively.

Twenty of thirty-nine known White Sea bivalve species, a half of the entire species list, were not found in the Gorlo Strait. They were encountered only near its northern or southern boundary. There is no possibility for accumulation of fine-particle sediment fractions in this strait because of strong currents; therefore no soft bottom is present there. Soft deposit is necessary for nutrition of detritophagous species, hence it is not surprising that only one of eight White Sea deposit feeding clams was found in the Gorlo Strait. Nevertheless, in internal parts of the sea deposit feeders are very common. It allows suggesting that in the geological past hydrodynamic conditions in this strait could be different.

Burrowing filter feeders, which need fine-particle mud, were not found in the Gorlo Strait as well. Some non-burrowing filter feeders, mainly *Musculus* species, also were not encountered there. One can assume that the absence of such forms is somehow connected with their peculiar reproduction properties. To all appearances, they became extinct in the Gorlo Strait after the contemporary hydrodynamic regime was formed. It occurred at the end of Atlantic climatic phase about 4–5 thousand years ago. This tide can be regarded as an isolation term in the White Sea of the species spoken about.

In general, only species connected with hard bottom and strong currents or species less specialized and widely distributed were encountered in the Gorlo Strait.

One can consider that the distribution pattern of bivalve mollusks in the Gorlo may by explained by the geological history of this strait and by biological features of the White Sea clams.

A related problem should be mentioned. There are several very interesting inlets with ridges in their mouths in the White Sea. Such ridges prevent the summer water exchange between deeper part of an inlet and the main White Sea water area. As a result cold water of winter origin remains during the whole year in depressions of such small waterbodies (geological structure and hydrological features are described in Chapter 7). The inlets, as a rule, have a little bit wasted fauna of the Central White Sea Depression (Naumov, 1979, *б*; Naumov, Oshurkov, 1982; Naumov et al., 1986, *б*; Naumov, Fedyakov, 2000, *a*, *b*). In the case of two depressions within one inlet, the fauna of mouth-part one normally is richer. The vertical distribution of benthos in such inlets closely resembles those in open parts of the White Sea. The inlets mentioned can be considered as natural models of the White Sea itself. Number of bivalve mollusks became isolated in them, and the term of isolation can be calculated with a good accuracy. Explorations of such inlets can lighten the study of colonization of the White Sea by marine bottom fauna in Holocene.

Only process of colonizing the White Sea in Holocene by bivalve mollusks can by reconstructed relatively truthfully, for other taxa are just poorly represented as subfossils.

As for clams, 27 species were found in subfossil state, which makes about 70% of their contemporary fauna. Thus the colonization of the White Sea by clams can be considered as an approximate model of other present-day taxa invasion into this waterbasin.

Colonization of the White Sea by bivalve mollusks was studied by many authors (Govberg, 1968, 1970, 1973, 1975; Nevessky et al., 1977). There were almost no attempts as at the present to reconstruct hydrological regime in this waterbody during Holocene using actualism principle.

Portlandia aestuariorum was the first species which subfossil shells were found in the White Sea deposits of the Young Dryas climatic phase. This allows suggesting a low salinity range (about 10–12‰) in this waterbasin during that times. The true marine species *Portlandia arctica* and *Mytilus edulis* were found already in the deposits of Preboreal climatic phase however. Probably, the first of them being an Arctic endemic species pene-

trated the White Sea from the east, the second one – from the west. Blue mussel, no doubt, could only spread within upper layer of coastal water relatively warm in summer. The fact of simultaneous colonization of the White Sea by these two species is a strong evidence of seawater temperature stratification in the Gorlo Strait during the Preboreal climatic phase. Salinity stratification is also possible. Ecological features of species mentioned allow suggesting of salinity range in the upper White Sea water layer about 13‰ and in the deeper layer no less than 25‰. At the same time, the lower seawater masses should be considered very cold (close to freezing point) all the year round in this period. As a result, we can suggest the White Sea to be double-layer from the very beginning of its existence. The Gorlo Strait water should be also divided into two strata; otherwise the penetration of the cold-water species *Portlandia arctica* cannot be explained.

The most intensive invasion of boreal and Arctic-boreal species took place at the Atlantic climatic phase, when the mean of air summer temperature exceeded contemporary one by 1–2ºC. During the whole phase the threshold of the Gorlo Strait was about 70 m as distinct from 40 m in nowadays. (The depth can be easily calculated taking into consideration isostatic and eustatic variations of the sea level; see Fig. 85). The hydrodynamic regime should be weaker at that time, than presently, due to greater depth of the strait.

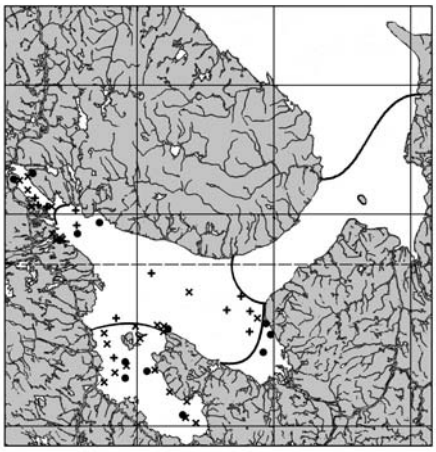
Since Subboreal climatic phase, because of the sea level retrogression the hydrodynamic conditions resembling contemporary ones were formed. In spite of rising temperatures, the intensity of colonization of the White Sea by bivalve mollusks significantly dropped as a result in this phase. The difficulties in overcoming competition of previously naturalized species forming stable communities can be the second probable reason of the low rate of contemporary invasion (Naumov, Berger, 2004).

Приложение 1

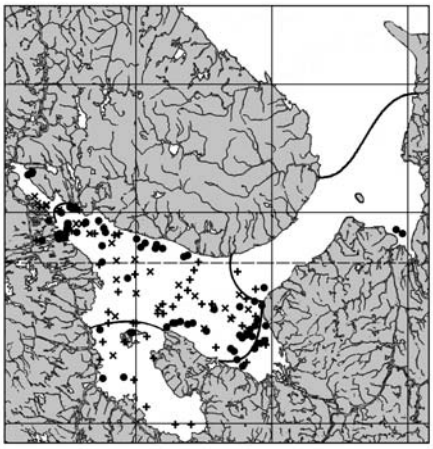
НАХОДКИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В БЕЛОМ МОРЕ

Точками обозначены находки по данным БентБом, *прямыми крестиками* – по данным фондовой коллекции ЗИН РАН, *косыми крестиками* – по материалам К. М Дерюгина (1928).

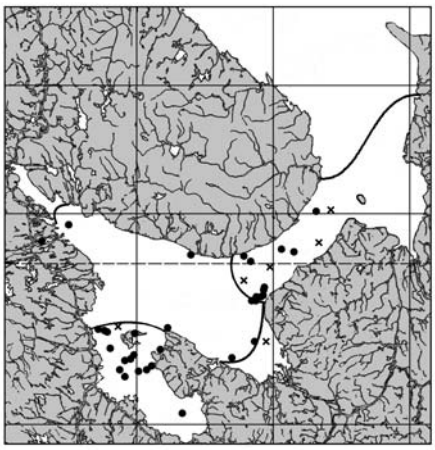
Границы Белого моря и его заливов приведены в соответствии с выводами *главы 3*.



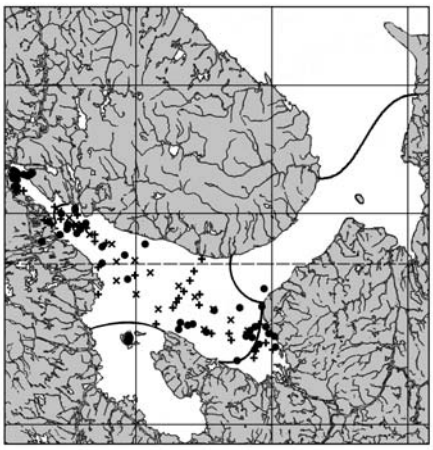
1. *Leionucula bellotii*



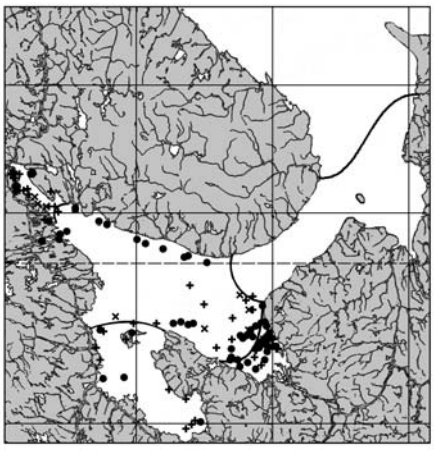
2. *Nuculana pernula*



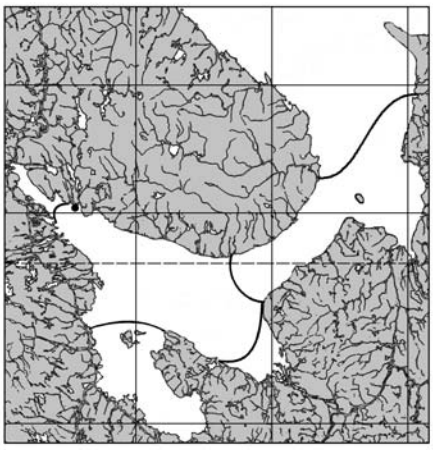
3. *Nuculana minuta*



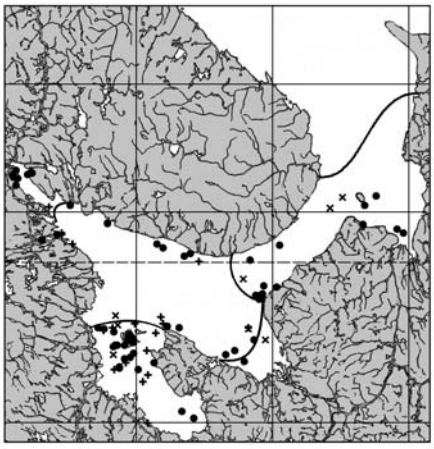
4. *Portlandia arctica*



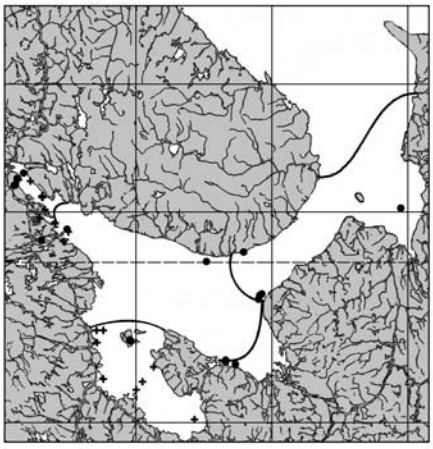
5. *Yoldia hyperborea*



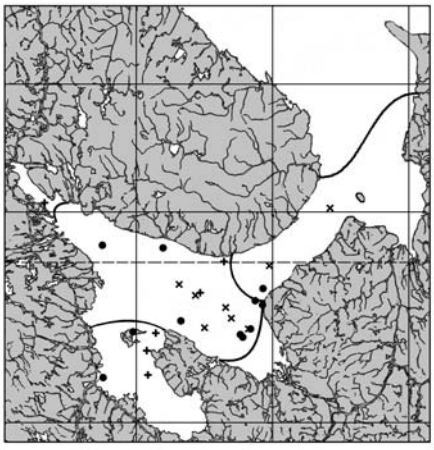
6. *Yoldiella nana*



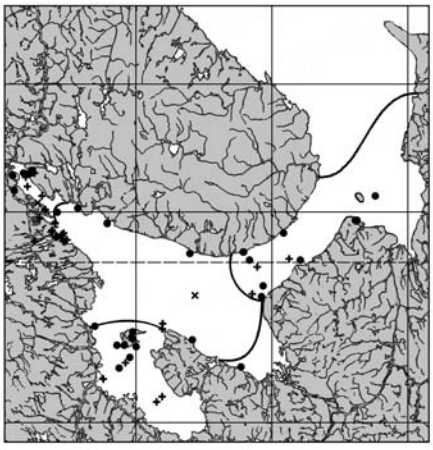
7. *Crenella decussata*



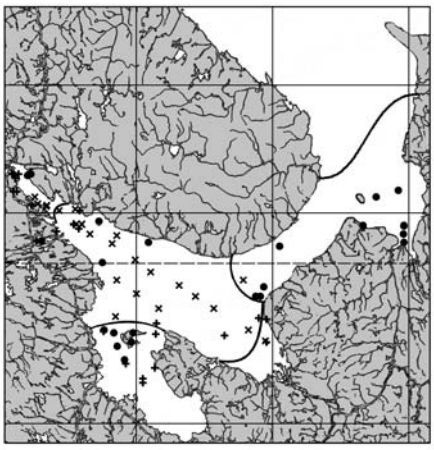
8. *Musculus discors*



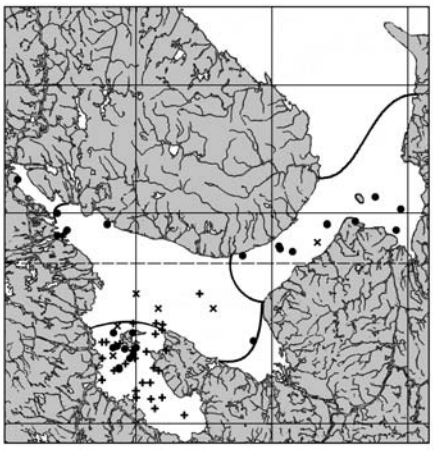
9. *Musculus corrugatus*



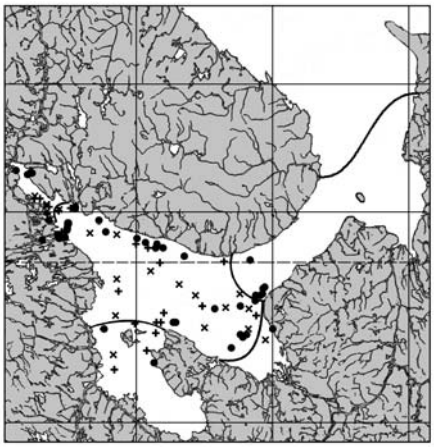
10. *Musculus laevigatus*



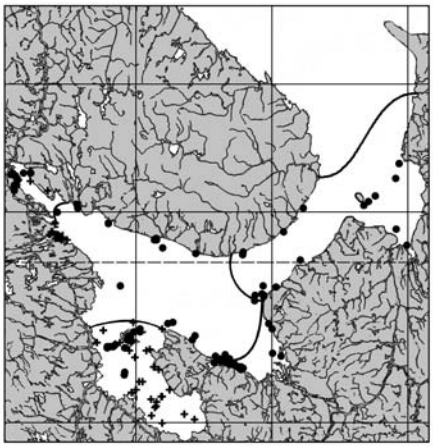
11. *Musculus niger*



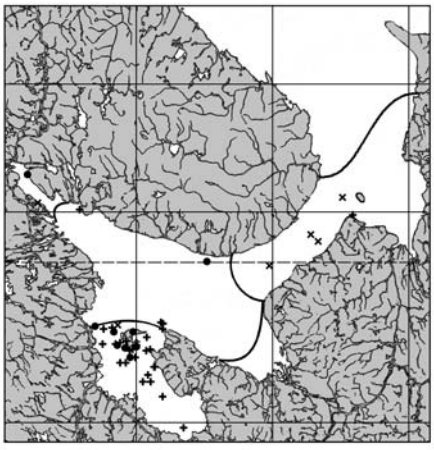
12. *Modiolus modiolus*



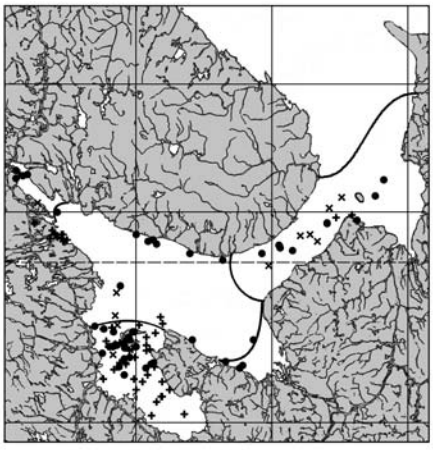
13. *Dacrydium vitreum*



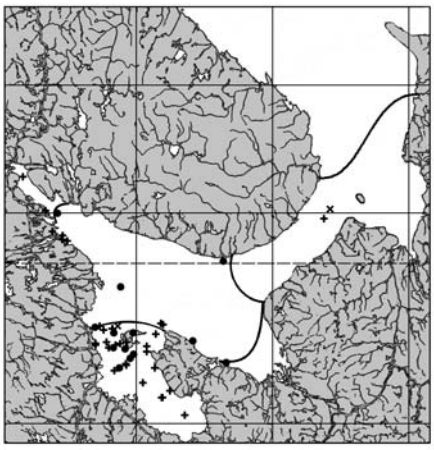
14. *Mytilus edulis*



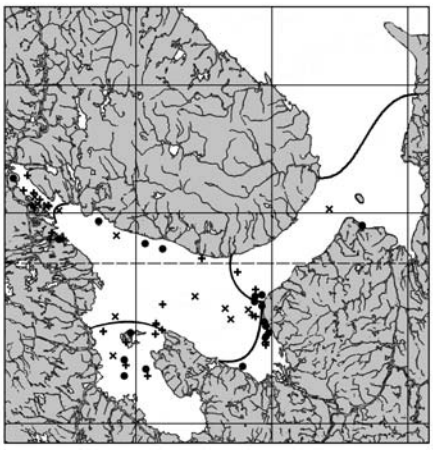
15. *Chlamys islandica*



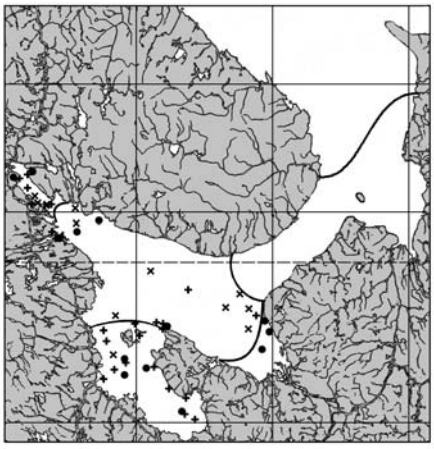
16. *Heteranomia squamula*



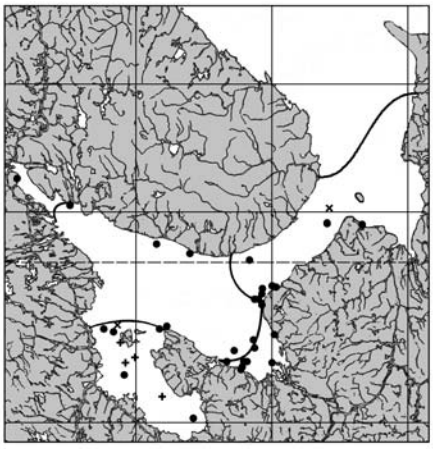
17. *Heteranomia aculeata*



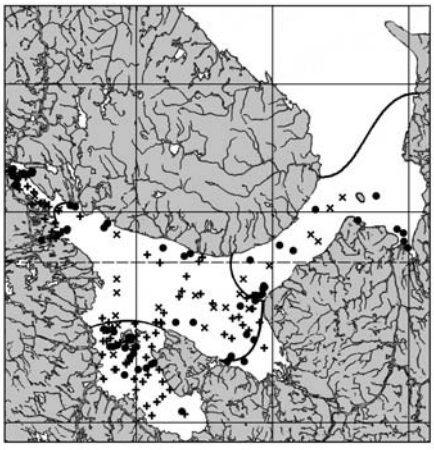
18. *Lyonsia arenosa*



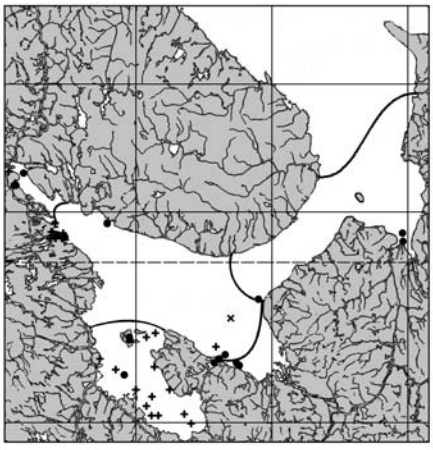
19. *Pandora glacialis*



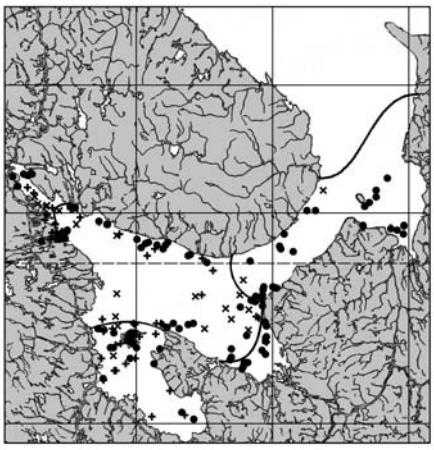
20. *Thracia myopsis*



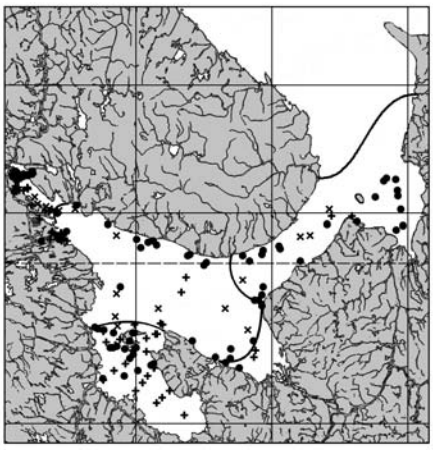
21. *Elliptica elliptica*



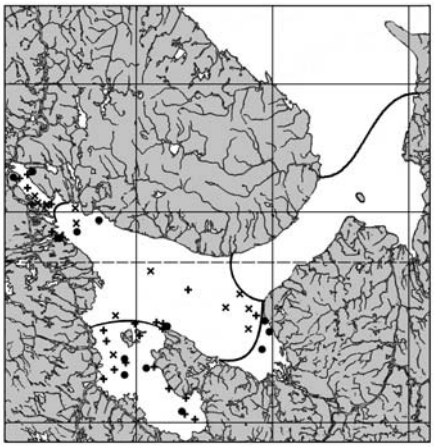
22. *Tridonta borealis*



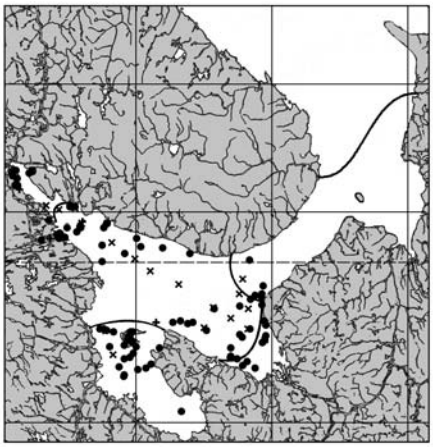
23. *Nicania montagui*



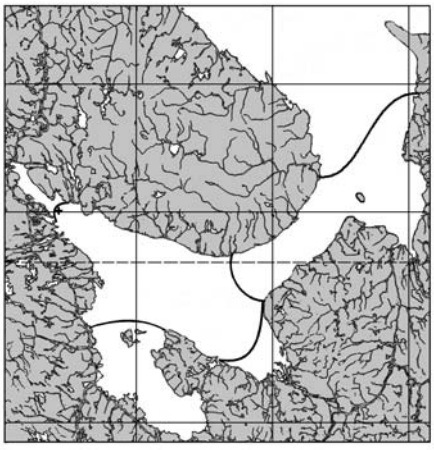
24. *Hiatella* spp.



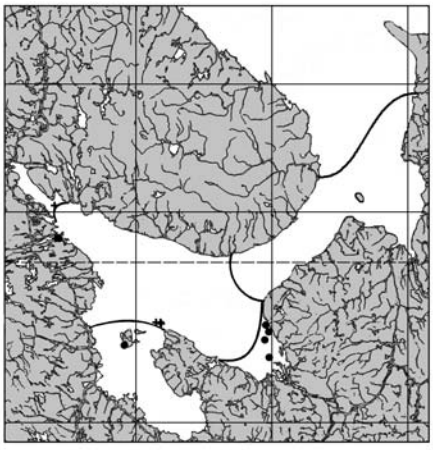
25. *Panomya arctica*



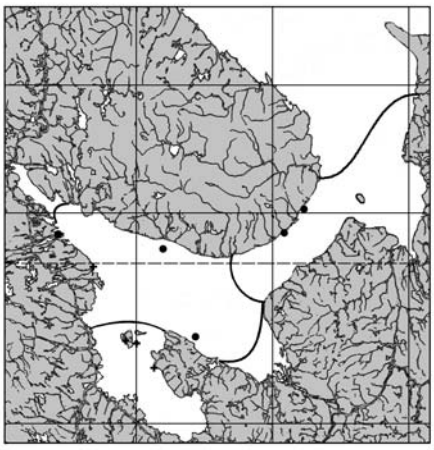
26. *Thyasira gouldi*



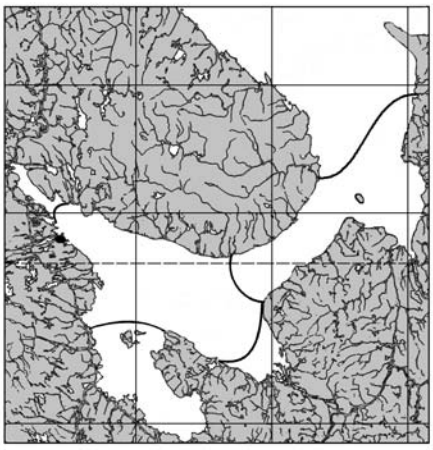
27. *Thyasira equalis*



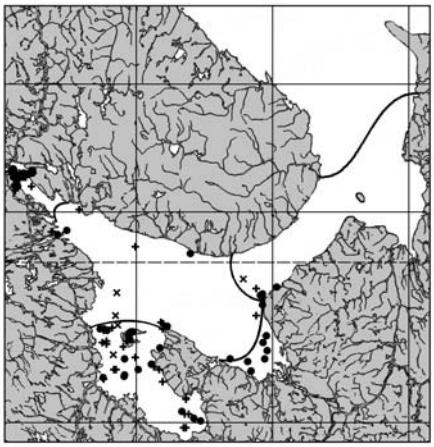
28. *Axinopsida orbiculata*



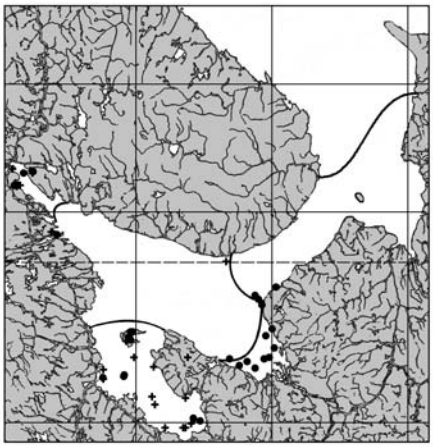
29. *Turtonia minuta*



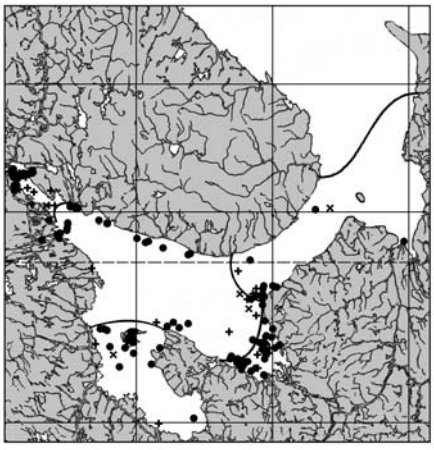
30. *Montacuta maltzani*



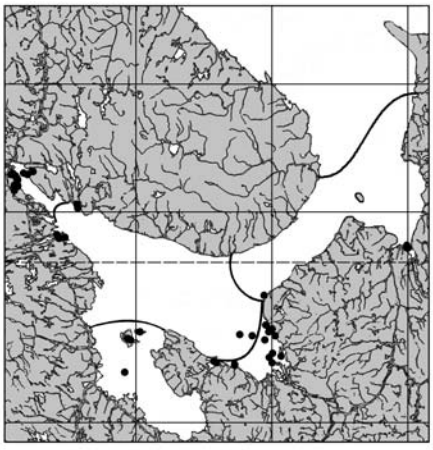
31. *Clinocardium* (*Ciliatocardium*) *ciliatum*



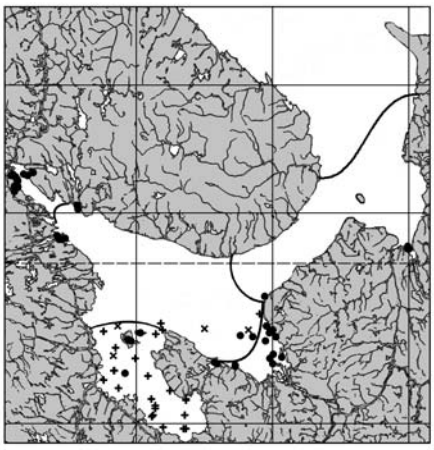
32. *Serripes groenlandicus*



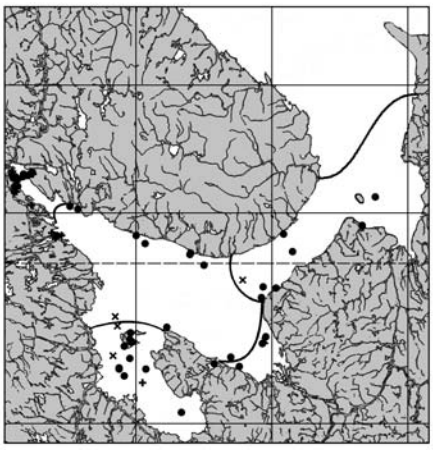
33. *Macoma calcarea*



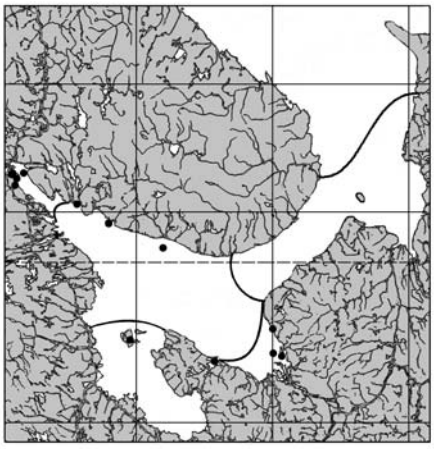
34. *Macoma balthica*



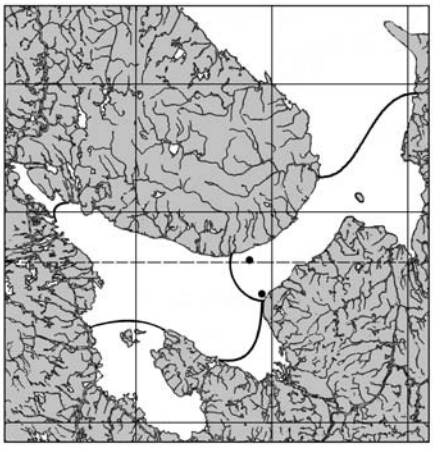
35. *Arctica islandica*



36. *Mya* (*Mya*) *truncata*



37. *Mya* (*Arenomya*) *arenaria*



38. *Lyonsiella abyssicola*

Приложение 2

БИОЦЕНОТИЧЕСКОЕ ОКРУЖЕНИЕ БЕЛОМОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Таблица 29

Сообщество, в котором обнаружены максимальные биомасса и плотность поселения *Leionucula bellotii* и максимальная биомасса *Yoldia hyperborea*

Community where the heights biomass and density of *Leionucula bellotii* and the heights biomass of *Yoldia hyperborea* were found

Вид	Биомасса	Плотность
Arctica islandica	69.600	40
Yoldia hyperborea	**34.800**	**84**
Nereis sp.	16.800	4
Leionucula bellotii	**8.000**	**288**
Nephthys ciliata	7.200	8
Admete couthouyi	2.160	4
Clinocardium ciliatum	1.560	20
Nuculana pernula	0.600	36
Solariella obscura	0.460	16
Stegophiura nodosa	0.220	16
Pectinaria hyperborea	0.120	4
Serripes groenlandicus	0.080	4
Thyasira gouldi	0.052	4
Travisia forbesi	0.040	4
Lumbrinereis fragilis	0.036	4

Примечание 1. В этой и во всех последующих таблицах биомасса приводится в г/м^2, а плотность поселения – в экз./м^2.

Примечание 2. Разрез о-ва Жужмуи–Беломорск. Дата взятия станции: 30.08.81. Широта: 64°35.00'N, долгота: 35°38.00'E. Глубина 27 м. В биоценозе встречено 15 видов, его биомасса – 141.728 г/м^2. Индекс олигомиксности – 52.27%.

Таблица 30

Сообщество, в котором обнаружена максимальная биомасса *Nuculana pernula*

Community where the heights biomass of *Nuculana pernula* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Nuculana pernula	**9.640**	**60**
Pectinaria hyperborea	2.150	10
Nemertini	0.380	10
Polychaeta (фрагменты)	0.340	
Philine lima	0.100	10
Monoculodes sp.	0.090	30
Brada villosa	0.030	10
Edwasiella carnea	0.020	10

Примечание. Открытая часть Двинского залива. Дата взятия станции: 05.07.95. Широта: 65°05.08'N, долгота: 39°25.25'E. Глубина: 67 м. В биоценозе встречено 8 видов, его биомасса – 12.750 г/м^2. Индекс олигомиксности – 73.82%.

Таблица 31

Сообщество, в котором обнаружена максимальная плотность поселения *Nuculana pernula*, *Yoldia hyperborea* и *Musculus corrugatus*

Community where the heights density of *Nuculana pernula*, *Yoldia hyperborea* and *Musculus corrugatus* was found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Yoldia hyperborea	**14.400**	**112**	***Musculus corrugatus***	**0.356**	**12**
Serripes groenlandicus	4.800	16	*Cheliozoma macleyanum*	0.200	4
Leionucula bellotii	3.800	196	*Scrupocellaria scabra*	0.200	
Styela rustica	3.480	4	*Cylichna occulta*	0.172	12
Nuculana pernula	**3.200**	**96**	*Bugulopsis peachi*	0.160	
Styela coriacea	2.800	24	*Ampharete lindstroemi*	0.096	4
Stegophiura nodosa	2.360	40	*Lumbrinereis fragilis*	0.084	4
Styelopsis grossularia	1.520	56	*Hiatella* sp.	0.076	4
Pectinaria hyperborea	1.140	44	*Thuiaria laxa*	0.060	
Cryptonatica clausa	1.056	4	Maldanidae	0.040	
Notomastus latericeus	0.924	8	*Myriochele oculata*	0.040	4
Clinocardium ciliatum	0.884	12	*Brachidiastylis resima*	0.024	12
Nicania montagui	0.720	16	*Cirratulus cirratus*	0.008	4

Примечание. Разрез о-ва Жужмуи–Беломорск. Дата взятия станции: 30.08.81. Широта: 64°34.00'N, долгота: 35°01.00'E. Глубина: 10 м. В биоценозе встречено 26 видов, его биомасса – 88.400 г/м^2. Индекс олигомиксности – 52.78%.

Таблица 32

Сообщество, в котором обнаружены максимальная биомасса и плотность поселения *Nuculana minuta*

Community where the heights biomass and density of *Nuculana minuta* were found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Nuculana minuta	**24.280**	**428**	*Mellina elisabethae*	0.660	70
Ophiura robusta	23.480	1916	*Flustra seculifrons*	0.520	
Nephthys sp.	12.800	8	Gammaridea	0.320	32
Musculus niger	9.200	4	*Crossaster papposus*	0.260	4
Psolus phantapus	4.080	4	*Ischyrocerus latipes*	0.248	12
Myriochele oculata	3.520	20	Hydrozoa	0.200	
Chone infundibuliformis	2.840	4	*Diastylis scorpioides*	0.180	4
Actiniaria	2.400	32	*Ariadnaria borealis*	0.120	4
Crenella decussata	2.240	128	Ampharetidae	0.104	8
Clinocardium ciliatum	2.200	8	*Phyllodoce groenlandica*	0.104	4
Dacrydium vitreum	1.760	96	*Verruca stroemia*	0.100	20
Stenosemus albus	1.720	40	*Musculus discors*	0.056	4
Elliptica elliptica	1.488	36	*Escharopsis rosacea*	0.020	
Harmothoe imbricata	1.440	4	*Microcosmus glacialis*	0.020	4
Solariella obscura	1.152	32	*Eurystheus melanops*	0.012	4
Nemertini	0.940	4	*Unciola planipes*	0.008	4
Pista maculata	0.920	4	Bryozoa	Отмечен	

Примечание. Южная часть Горла. Дата взятия станции: 24.07.89. Широта: 65°35.60'N, долгота: 39°38.30'E. Глубина: 43 м. В биоценозе встречено 34 вида, его биомасса – 99.392 г/м^2. Индекс олигомиксности – 34.87%.

Таблица 33

Сообщество, в котором обнаружена максимальная биомасса *Portlandia arctica*

Community where the heights biomass of *Portlandia arctica* was found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Portlandia arctica	**161.800**	**604**	*Admete couthouyi*	0.300	4
Leionucula bellotii	16.000	24	*Scoloplos armiger*	0.224	24
Hiatella sp.	15.240	28	*Anonyx nugax*	0.200	8
Musculus laevigatus	13.860	32	*Monoculodes schneideri*	0.120	4
Macoma calcarea	7.360	92	*Cylichna occulta*	0.072	8
Maldanidae.	7.080	132	Cirratulidae	0.056	12
Ophiopholis aculeata	6.400	4	Polychaeta	0.048	4
Nephthys sp.	5.360	4	Spionidae	0.044	16
Musculus niger	4.800	12	*Aceroides latipes*	0.040	4
Nemertini	3.580	4	*Thyasira gouldi*	0.040	4
Ophiura robusta	3.160	92	Eunicidae	0.036	4
Pectinaria hyperborea	2.760	68	*Retusa pertenuis*	0.036	4
Bryozoa	1.864		Ampharetidae	0.020	4
Pista maculata	1.176	4	Terebellidae	0.020	4
Porifera	0.776		Phyllodocidae	0.016	4
Lafoea fruticosa	0.464		*Monobrachium parasitum*	Отмечен	
Clinocardium ciliatum	0.348	4			

Примечание. Губа Колвица, входная котловина. Дата взятия станции: 18.08.84. Широта: 67°05.40'N, долгота: 32°51.10'E. Глубина: 50 м. В биоценозе встречено 33 вида, его биомасса – 253.300 г/м^2. Индекс олигомиксности – 63.58%.

Таблица 34

Сообщество, в котором обнаружена максимальная плотность поселения *Portlandia arctica*

Community where the heights density of *Portlandia arctica* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Halcampa arctica	27.592	12
Portlandia arctica	**13.315**	**890**
Nuculana pernula	2.200	16
Cossura longicirrata	1.564	3128
Diplocirrus longisetosus	1.564	391
Laonice cirrata	1.173	1955
Polychaeta (фрагменты)	1.173	
Porifera	1.173	
Nephthys sp.	0.782	782
Prionospio cirrifera	0.782	391
Nemidia torelli	0.640	16
Aricidea sp.	0.391	782
Leptognathia sarsi	0.391	1564

Примечание. Разрез м. Турий – м. Шарапов. Дата взятия станции: 26.07.98. Широта: 66°29.00'N, долгота: 34°31.30'E. Глубина: 240 м. В биоценозе встречено 13 видов, его биомасса – 54.740 г/м^2. Индекс олигомиксности – 53.70%.

Таблица 35

Сообщество, в котором обнаружена *Yoldiella nana*

Community where *Yoldiella nana* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Urasterias lincki	166.800	4
Nemertini	12.448	14
Nephthys sp.	8.280	8
Yoldia hyperborea	6.880	4
Pectinaria hyperborea	4.000	100
Lumbrinereis fragilis	3.920	8
Nicania montagui	2.740	36
Elliptica elliptica	2.232	4
Admete couthouyi	2.000	8
Caudofoveata	1.568	12
Rhodine sp.	1.556	20
Maldanidae	0.856	24
Lafoea dumosa	0.428	
Abietinaria abietina	0.416	
Nicomache sp.	0.374	12
Ophiopholis aculeata	0.328	4
Nuculana pernula	0.324	28
Polychaeta	0.232	16
Macoma calcarea	0.220	28
Sertularia sp.	0.188	
Portlandia arctica	0.152	12
Amphithoe rubricata	0.100	4
Retusa pertenuis	0.100	28
Lafoea pocillum	0.072	
Cylichna occulta	0.068	12
Frigidalvania janmayeni	0.064	4
Leionucula bellotii	0.064	4
Cylichna alba	0.060	4
Dacrydium vitreum	0.048	4
Menesto truncatula	0.028	8
Thyasira gouldi	0.028	4
Yoldiella nana	**0.016**	**4**
Cryonella minuta	0.012	8

Примечание. Траверз губы Падан. Дата взятия станции: 28.06.81. Широта: 66°40.00'N, долгота: 34°12.00'E. Глубина: 50 м. В биоценозе встречено 33 вида, его биомасса – 216.602 г/м^2. Индекс олигомиксности – 76.64%.

Таблица 36

Сообщество, в котором обнаружены максимальные биомасса и плотность поселения *Crenella decussata*, максимальная биомасса *Musculus niger* и *Hiatella* sp. и максимальная плотность поселения *Elliptica elliptica*

Community where the heights biomass and density of *Crenella decussata*, the heights biomass of *Musculus niger* and *Hiatella* sp. and the heights density of *Elliptica elliptica* were found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Modiolus modiolus	1848.200	176	*Thracia myopsis*	0.368	32
Balanus crenatus	480.000	616	*Neoamphitrite affinis*	0.220	4
Chlamys islandicus	384.000	32	*Styelopsis grossularia*	0.200	20
Verruca stroemia	60.000	2024	Tunicata	0.200	8
Styela rustica	56.000	32	*Dendrobeania fruticosa*	0.196	
***Hiatella* sp.**	**52.152**	**124**	*Eumidia sanguinea*	0.160	16
Elliptica elliptica	**33.496**	**144**	Nemertini	0.160	12
Hemithyris psittacea	19.776	80	*Sycon ciliata*	0.160	8
Porifera	18.160		Sabellidae	0.152	4
Molgula cytrina	18.000	16	*Sertularella gigantea*	0.148	
Musculus niger	**16.560**	**24**	*Puncturella noachina*	0.120	12
Styela coriacea	15.600	16	*Lepeta coeca*	0.108	16
Buccinum undatum	15.400	8	*Amphitrite cirrata*	0.084	4
Nephthys ciliata	11.200	48	*Eutora cristata*	0.080	
Heteranomia squamula	8.544	244	*Lumbrinereis fragilis*	0.080	16
Mellina elisabethae	5.548	396	*Molgula* sp.	0.080	4
Crenella decussata	**4.016**	**304**	*Tiron acanthurus*	0.072	24
Polysiphonia arctica	4.000		*Rhamphostomella ovata*	0.072	
Cellepora surcularis	3.848		*Ophiacantha bidentata*	0.064	4
Porella compressa	3.840		*Axiothella catenata*	0.048	16
Ophiura robusta	3.576	192	*Caprella septemtrionalis*	0.048	32
Abietinaria abietina	2.400		*Scoloplos armiger*	0.048	16
Lepidonotus squamatus	2.360	20	*Socarnes vahli*	0.028	8
Trichotropis herzenshteini	2.272	16	*Euchone analis*	0.024	4
Harmothoe imbricata	2.056	60	*Nymphon* sp.	0.024	4
Thyasira gouldi	2.000	80	*Margarites costalis*	0.020	4
Sertularia mirabilis	1.840		Spionidae	0.016	16
Henricia sp.	1.696	16	*Caprella linearis*	0.008	4
Ophiopholis aculeata	1.600	8	*Eurystheus melanops*	0.008	8
Escharopsis rosacea	1.516		Maldanidae	0.008	4
Ariadnaria borealis	1.344	32	*Littorina saxatilis*	0.004	4
Nicania montagui	0.896	40	*Tricellaria gracilis*	0.004	
Phascolosoma	0.880	24	Bryozoa	Отмечен	
Tealia felina	0.820	4	*Chitinopoma fabricii*	Отмечен	
Glycera capitata	0.800	16	*Dydemnum albidum*	Отмечен	
Eteone barbata	0.644	42	*Filellum serpens*	Отмечен	
Heteranomia aculeata	0.600	28	*Halecium muricatum*	Отмечен	
Stenosemus albus	0.572	52	Kamptozoa	Отмечен	
Ophelia limacina	0.540	36	*Lafoea dumosa*	Отмечен	
Ampharete goesi	0.500	52	*Porella* sp.	Отмечен	
Thuiaria obsoleta	0.480		*Spirorbis* sp.	Отмечен	
Crisia klugei	0.428		*Stomachetosella producta*	Отмечен	
Boreotrophon clathratus	0.400	8	*Synoicum pulmonaria*	Отмечен	
Pista maculata	0.400	8			

Примечание. Западная Соловецкая салма. Дата взятия станции: 26.08.81. Широта: 65°08.00'N, долгота: 35°20.00'E. Глубина: 20 м. В биоценозе встречено 87 видов, его биомасса – 3091.972 г/м^2. Индекс олигомиксности – 62.54%.

Таблица 37

Сообщество, в котором обнаружены максимальные биомасса и плотность поселения *Musculus discors* и *M. laevigatus*

Community where the heights biomass and density of *Musculus discors* and *M. laevigatus* were found

Вид	Биомасса	Плотность
Phycodrys sp.	120.000	
Phyllophora brodiaei	94.000	
Polysiphonia urceolata	18.000	
Ahnfeltia plicata	12.000	
Tonicella marmorea	6.480	20
Margarites helicinus	3.120	220
Rhodomella licopodioides	2.000	
Musculus laevigatus	**1.920**	**400**
Musculus discors	**1.720**	**360**
Harmothoe imbricata	1.040	60
Epheria vincta	0.880	80
Nereis pelagica	0.700	20
Cystoclonium aureum	0.040	
Calliopius laeviusculus	Отмечен	
Ceratocolex sp.	Отмечен	
Diplosolen obelia	Отмечен	
Dydemnum albidum	Отмечен	
Electra pilosa	Отмечен	
Ischerocerus anguipes	Отмечен	
Laminaria saccharina	Отмечен	
Lichenopora hispida	Отмечен	
Lithothamnion sp.	Отмечен	
Ralfsia verrucusa	Отмечен	
Rhamphostomella sp.	Отмечен	
Sertularidae g	Отмечен	
Spirorbis sp.	Отмечен	

Примечание. М. Никодимский. Дата взятия станции: 11.07.82. Широта: 66°07.00'N, долгота: 39°10.00'E. Глубина: 5 м. В биоценозе встречено 26 видов, его биомасса – 261.900 г/м^2. Индекс олигомиксности – 56.60%.

Таблица 38

Сообщество, в котором обнаружена максимальная биомасса *Musculus corrugatus*

Community where the heights biomass of *Musculus corrugatus* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Ophiacantha bidentata	4.308	8
Acanthostepheia malmgreni	1.508	4
Nuculana pernula	1.460	12
Nephthys ciliata	1.284	4
Elliptica elliptica	0.978	4
Musculus corrugatus	**0.748**	**4**
Nicania montagui	0.408	16
Ophelia limacina	0.340	4
Nicomache lumbricalis	0.156	4
Maldanidae	0.136	4
Myriochele oculata	0.080	4
Styela coriacea	0.072	4
Nemertini	0.068	4
Maldane sarsi	0.048	8
Cylichna occulta	0.044	4
Lumbrinereis fragilis	0.036	4
Travisia forbesi	0.036	4
Moelleria costulata	0.016	4
Gammaridea	0.012	4
Chaetozone setosa	0.008	4
Euchone analis	0.004	4
Laonice cirrata	0.004	4
Terebellides stroemi	0.004	4

Примечание. На траверзе д. Кузомени. Дата взятия станции: 18.07.86. Широта: 66°10.00'N, долгота: 36°47.00'E. Глубина: 75 м. В биоценозе встречено 23 вида, его биомасса – 11.758 г/м^2. Индекс олигомиксности – 39.34%.

Таблица 39

Сообщество, в котором обнаружена максимальная плотность поселения *Musculus niger*

Community where the heights density of *Musculus niger* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Portlandia arctica	12.396	423
Nuculana pernula	5.160	8
Gammaridea	0.782	391
Maldane sarsi	0.782	391
Musculus niger	**0.782**	**391**
Nephthys sp.	0.782	1955
Pholoe minuta	0.782	391
Polychaeta (фрагменты)	0.586	
Cossura longicirrata	0.391	391
Scoloplos armiger	0.391	391
Tharyx marioni	0.391	391
Thyasira gouldi	0.140	4

Примечание. Кандалакшский желоб. Дата взятия станции: 26.07.98. Широта: 66°00.00'N, долгота: 35°00.00'E. Глубина: 180 м. В биоценозе встречено 12 видов, его биомасса – 23.365 г/м^2. Индекс олигомиксности – 52.64%.

Таблица 40

Сообщество, в котором обнаружена максимальная биомасса *Modiolus modiolus* и максимальные биомасса и плотность поселения *Chlamys islandica*

Community where the heights biomass of *Modiolus modiolus* and the heights biomass and density of *Chlamys islandica* were found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Modiolus modiolus	**5420.450**	**175**	*Scrupocellaria scabra*	0.585	
Chlamys islandicus	**1802.500**	**95**	*Rhamphostomella sp.*	0.430	
Balanus crenatus	1000.000	5040	*Brada granulata*	0.350	3
Strongylocentrotus pallidus	246.350	5	*Porella* sp.	0.345	
Porifera	128.000		*Antinoella sarsi*	0.250	5
Halecium marsupiale	105.000		*Nemertini*	0.200	5
Verruca stroemia	100.000	885	*Flustra seculifrons*	0.155	
Hyas araneus	94.450	15	*Ptilota plumosa*	0.125	
Metridium senile	53.900	25	*Tricellaria gracilis*	0.110	
Abietinaria abietina	52.000		*Thyasira gouldi*	0.105	5
Ophiopholis aculeata	38.100	130	*Eunoe nodosa*	0.100	5
Cellepora surcularis	27.500		*Lepeta coeca*	0.100	5
Heteranomia squamula	21.900	255	*Proclea graffi*	0.100	5
Hiatella sp.	21.550	105	*Terebellides stroemi*	0.100	5
Pagurus pubescens	21.200	5	*Lafoea dumosa*	0.090	
Buccinum glaciale	14.000	5	*Scrupocellaria arctica*	0.055	
Sertularella tricuspidata	13.500		*Heteromastus filiformis*	0.025	5
Sertularia albimaris	5.750		*Nereis* sp.	0.025	5
Ophiura robusta	5.080	125	*Obelia geniculata*	0.025	
Boreotrophon clathratus	4.700	10	*Autolytus prismaticus*	0.010	5
Musculus laevigatus	4.600	5	*Eulalia viridis*	0.010	5
Molgula sp.	3.000		*Eusyllis monilicornis*	0.005	5
Henricia sp.	2.555	10	*Pterosyllis finmarchica*	0.005	10
Nicania montagui	2.550	15	Bryozoa	Отмечен	
Mellina elisabethae	2.500	50	*Campanularia groenlandica*	Отмечен	
Styela rustica	2.000	4	*Campanularia integra*	Отмечен	
Porella compressa	1.725		*Campanularia volubilis*	Отмечен	
Elliptica elliptica	1.650	5	*Chitinopoma fabricii*	Отмечен	
Diphasia rosacea	1.625		*Crossaster papposus*	Отмечен	
Sertularia tenera	1.625		*Dydemnum albidum*	Отмечен	
Harmothoe imbricata	1.525	35	*Eualis gaimardi*	Отмечен	
Dendrobeania fruticosa	1.410		*Eusirus cuspidatus*	Отмечен	
Ampharete goesi	1.075	30	*Glycera capitata*	Отмечен	
Sertularia mirabilis	1.000		*Harpinia antennaria*	Отмечен	
Lepidonotus squamatus	0.725	10	*Lafoea fruticosa*	Отмечен	
Amphitrite cirrata	0.625	10	*Lafoea pocillum*	Отмечен	
Sertularella gigantea	0.625		*Margarites groenlandicus*	Отмечен	
Stenosemus albus	0.600	35	*Spirorbis* sp.	Отмечен	

Примечание. Возле о. Большая Муксалма. Дата взятия станции: 01.09.81. Широта: 64°57.00'N, долгота: 36°00.00'E. Глубина: 10 м. В биоценозе встречено 76 видов, его биомасса – 9210.650 г/м^2. Индекс олигомиксности – 62.43%.

Таблица 41

Сообщество, в котором обнаружена максимальная плотность поселения *Modiolus modiolus*, максимальные биомасса и плотность поселения *Heteranomia squamula* и *H. aculeata*, а также максимальная биомасса *Elliptica elliptica*

Community where the heights density of *Modiolus modiolus* , the heights biomass and density of *Heteranomia squamula* and *H. aculeata* as well as the heights biomass of *Elliptica elliptica* were found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Modiolus modiolus	**3760.200**	**276**	*Alcyonidium hirsutum*	0.440	
Verruca stroemia	409.120	40912	*Ophelia limacina*	0.360	8
Eucratea loricata	320.560		*Nymphon braevirostrae*	0.356	20
Elliptica elliptica	**181.240**	**100**	*Crenella decussata*	0.320	20
Mytilus edulis	160.000	32	*Harmothoe imbricata*	0.292	32
Dydemnum albidum	112.000		*Pista maculata*	0.200	16
Hydrallmania falcata	112.000		*Laphania boecki*	0.160	8
Heteranomia squamula	**29.120**	**1316**	*Sertularia tenera*	0.160	
Hiatella sp.	28.040	148	*Hyas araneus*	0.124	8
Porifera	27.680		*Scalibregma inflatum*	0.120	8
Buccinum ciliatum	24.000	8	*Terebellides stroemi*	0.120	4
Molgula sp.	24.000	8	*Alcyonidium gelatinosum*	0.104	
Hemithyris psittacea	22.400	16	*Escharopsis rosacea*	0.100	
Ophiopholis aculeata	8.920	44	*Harmothoe rarispina*	0.060	4
Abietinaria abietina	7.240		*Laonice cirrata*	0.056	8
Heteranomia aculeata	**4.280**	**116**	*Coryphella* sp.	0.040	8
Flustra foliacea	3.820		*Mellina cristata*	0.040	4
Ophiura robusta	3.280	220	*Sycon ciliata*	0.040	4
Pagurus pubescens	3.100	4	*Syrroe crenulata*	0.028	4
Lepidonotus squamatus	2.824	28	*Margarites olivaceus*	0.024	4
Thuiaria thuja	2.240		Sabellidae	0.020	4
Balanus crenatus	2.000	24	*Rhamphostomella ovata*	0.020	
Henricia sp.	1.720	8	*Crisia eburnea*	0.012	
Buccinum undatum	1.640	4	*Erycthonius brasilensis*	0.008	4
Stenosemus albus	1.480	56	*Chaetonymphon* sp.	0.004	4
Boreotrophon truncatus	0.720	20	*Dulichia porrecta*	0.004	4
Margarites groenlandicus	0.720	16	Bryozoa	Отмечен	
Cryptonatica clausa	0.640	8	*Chitinopoma fabricii*	Отмечен	
Golfingia sp.	0.632	8	*Escharella immersa*	Отмечен	
Nicania montagui	0.600	8	*Escharella ventricosa*	Отмечен	
Molgula cytrina	0.548	4	*Eudendrium annulatum*	Отмечен	
Rhamphostomella sp.	0.500		*Lafoea dumosa*	Отмечен	
Porella compressa	0.480		*Lafoea pocillum*	Отмечен	
Mellina elisabethae	0.440	44	*Tricelaria ternata*	Отмечен	

Примечание. Западная Соловецкая салма. Дата взятия станции: 28.08.81. Широта: 64°57.00'N, долгота: 35°19.00'E. Глубина: 30 м. В биоценозе встречено 68 видов, его биомасса – 5261.396 г/м^2. Индекс олигомиксности – 71.874%.

Таблица 42

Сообщество, в котором обнаружена максимальные биомасса и плотность поселения *Dacrydium vitreum*

Community where the heights biomass and density of *Dacrydium vitreum* were found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Hemithyris psittacea	16.000	24	*Thracia myopsis*	0.040	4
Stylarioides plumosus	9.840	4	*Chaetozone setosa*	0.036	20
Ophiopholis aculeata	8.840	8	*Onoba jeffreysii*	0.036	4
Lepeta coeca	6.612	60	*Ariadnaria borealis*	0.028	4
Lumbrinereis fragilis	4.516	52	*Paroediceros propinquus*	0.020	4
Rhodine loveni	2.556	28	*Scoloplos armiger*	0.020	8
Hiatella sp.	2.520	24	*Spio filicornis*	0.020	4
Tonicella marmorea	2.432	8	*Terebellides stroemi*	0.020	8
Nephthys longisetosa	2.300	8	*Protomedeia grandimana*	0.010	2
Ophiacantha bidentata	2.000	4	*Ampharete arctica*	0.008	4
Dacrydium vitreum	**1.720**	**204**	*Antinoella badia*	0.008	4
Heteranomia squamula	1.612	64	*Gattyana cirrosa*	0.008	4
Laonice cirrata	1.368	32	*Harmothoe rarispina*	0.008	4
Nicomache lumbricalis	1.200	8	*Ischyrocerus* sp.	0.005	1
Ophiura robusta	0.560	16	*Oediceros borealis*	0.005	1
Nuculana pernula	0.456	12	Bryozoa	Отмечен	
Flabelligera affinis	0.416	4	*Bugulopsis peachi*	Отмечен	
Nicania montagui	0.392	8	*Caberia ellisi*	Отмечен	
Crenella decussata	0.356	28	*Chitinopoma fabricii*	Отмечен	
Flustra seculifrons	0.284		*Crisiella producta*	Отмечен	
Gersemia fruticosa	0.200		*Dendrobeania fruticosa*	Отмечен	
Retusa pertenuis	0.120	8	*Escharopsis rosacea*	Отмечен	
Cylichna alba	0.096	4	*Hippothoa divaricata*	Отмечен	
Ammotrypane aulogaster	0.092	4	*Paradexiospira cancellata*	Отмечен	
Paroediceros lynceus	0.080	8	*Paradexiospira violacea*	Отмечен	
Nemertini	0.064	4	*Paradexiospira vitrea*	Отмечен	
Leionucula bellotii	0.052	8	*Tricellaria gracilis*	Отмечен	
Styelopsis grossularia	0.040	8			

Примечание. Бассейн, возле м. Толстик. Дата взятия станции: 10.07.82. Широта: 66°13.00'N, долгота: 36°36.00'E. Глубина: 37 м. В биоценозе встречено 55 видов, его биомасса – 66.996 г/м^2. Индекс олигомиксности – 32.01%.

Таблица 43

Сообщество, в котором обнаружена максимальная биомасса *Mytilus edulis*

Community where the heights biomass of *Mytilus edulis* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Mytilus edulis	**63600.000**	**9940**
Nereis virens	130.000	820
Gammarus sp.	50.000	380
Harmothoe imbricata	33.000	500
Balanus crenatus	27.900	400
Testudinalia tesselata	14.000	60
Scoloplos armiger	11.000	740
Anonyx nugax	4.000	40
Micronephthys minuta	3.000	680
Paroediceros lynceus	1.600	220
Epheria vincta	1.200	20
Aricidea nolani	0.300	40
Notoplana atomata	0.300	20
Onisimus sp.	0.300	20
Pontoporea femorata	0.300	40

Примечание. Губа Падан. Дата взятия станции: 19.11.84. Широта: 66°42.00'N, долгота: 34°15.00'E. Глубина: 2 м. В биоценозе встречено 15 видов, его биомасса – 63876.900 г/м^2. Индекс олигомиксности – 99.54%.

Таблица 44

Сообщество, в котором обнаружена максимальная плотность поселения *Mytilus edulis*

Community where the heights density of *Mytilus edulis* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Mytilus edulis	**13148.600**	**71735**
Fucus vesiculosus	7886.400	
Ascophyllum nodosum	1374.800	
Littorina obtusata	356.240	8379
Littorina saxatilis	220.150	8046
Macoma balthica	108.730	655
Cladophora fracta	108.580	
Gammarus sp.	91.200	960
Hydrobia ulvae	55.350	7798
Ectocarpus sp.	26.400	
Nemertini	13.120	662
Cricotopus vitripenis	0.684	884
Peloscolex benedeni	0.262	131
Fabricia sabella	0.131	131
Chironomus salinarius	0.080	80
Jaera albifrons	0.040	40

Примечание. Западная Ряжкова салма. Дата взятия станции: 03.08.03. Широта: 67°00.64'N, долгота: 32°31.40'E. Глубина: –1 м. В биоценозе встречено 16 видов, его биомасса – 23390.767 г/м^2. Индекс олигомиксности – 62.91%.

Таблица 45

Сообщество, в котором обнаружена максимальная биомасса *Lyonsia arenosa*

Community where the heights biomass of *Lyonsia arenosa* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Buccinum undatum	64.800	4
Porifera	4.640	
Lyonsia arenosa	**3.576**	**20**
Mya truncata	1.860	6
Nicania montagui	0.532	16
Musculus niger	0.500	12
Stenosemus albus	0.500	4
Cryptonatica clausa	0.320	4
Margarites sp.	0.280	28
Crenella decussata	0.176	32
Thracia myopsis	0.160	4
Sertularidae	0.012	
Balanus crenatus	0.008	4
Gammaridea	Отмечен	
Polychaeta	Отмечен	

Примечание. М. Юроватый. Дата взятия станции: 11.07.84. Широта: 66°27.15'N, долгота: 42°39.00'E. Глубина: 10 м. В биоценозе встречено 15 видов, его биомасса – 77.364 г/м^2. Индекс олигомиксности – 82.90%.

Таблица 46

Сообщество, в котором обнаружена максимальная плотность поселения *Lyonsia arenosa* и максимальные биомасса и плотность поселения *Nicania montagui*

Community where the heights density of *Lyonsia arenosa* and the heights biomass and density of *Nicania montagui* were found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Nicania montagui	**25.400**	**200**	*Philine lima*	0.300	40
Myriochele oculata	21.600	1500	*Maldane sarsi*	0.060	60
Macoma calcarea	16.300	160	*Nuculana pernula*	0.060	20
Phycodrys sp.	3.800		Terebellidae	0.040	20
Scoloplos armiger	2.700	240	*Cryonella minuta*	0.020	20
Onisimus edwardsi	2.400	20	*Epheria vincta*	0.020	20
Pectinaria hyperborea	2.200	360	*Leucon nasicoides*	0.020	20
Eunice sp.	2.000	80	*Asterias rubens*	Отмечен	
Lyonsia arenosa	**1.500**	**60**	*Balanus crenatus*	Отмечен	
Thyasira gouldi	1.300	80	*Heteranomia squamula*	Отмечен	
Antinoella sp.	0.800	20	*Monobrachium parasitum*	Отмечен	
Laonice cirrata	0.800	20	*Verruca stroemia*	Отмечен	
Leionucula bellotii	0.500	20			

Примечание. Разрез от д. Сюзьмы. Дата взятия станции: 20.07.81. Широта: 64°43.00'N, долгота: 39°08.00'E. Глубина: 20 м. В биоценозе встречено 26 видов, его биомасса – 146.820 г/м^2. Индекс олигомиксности – 48.20%.

Таблица 47

Сообщество, в котором обнаружены максимальные биомасса и плотность поселения *Pandora glacialis* и максимальная плотность поселения *Serripes groenlandicus*

Community where the heights biomass and density of *Pandora glacialis* and the heights density of *Serripes groenlandicus* were found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Balanus crenatus	520.000	6800	*Nuculana minuta*	0.460	8
Molgula sp.	41.800	20	*Ampelisca macrocephala*	0.352	4
Arctica islandica	40.000	64	*Thyasira gouldi*	0.320	32
Serripes groenlandicus	**35.600**	**140**	*Maldane sarsi*	0.300	8
Nereis virens	21.600	4	*Boreotrophon clathratus*	0.232	20
Clinocardium ciliatum	15.200	16	*Diastylis glabra*	0.208	4
Mytilus edulis	12.000	8	*Elliptica elliptica*	0.200	4
Styela rustica	7.600	4	*Thracia myopsis*	0.200	4
Pandora glacialis	**4.896**	**48**	*Praxillella praetermissa*	0.180	8
Hiatella sp.	4.400	80	*Ariadnaria borealis*	0.168	4
Nereis pelagica	4.000	4	*Mya truncata*	0.168	4
Verruca stroemia	4.000	360	*Heteranomia squamula*	0.148	8
Nephthys coeca	3.480	4	*Hydrallmania falcata*	0.140	
Solariella obscura	1.280	24	*Hyas araneus*	0.120	4
Lyonsia arenosa	1.200	8	*Eurystheus melanops*	0.072	36
Odonthalia dentata	1.200		*Eteone longa*	0.064	32
Pectinaria hyperborea	1.020	4	*Eulalia viridis*	0.040	16
Polysiphonia urceolata	0.960		*Stegophiura nodosa*	0.036	4
Harmothoe imbricata	0.900	12	*Leionucula bellotii*	0.028	4
Terebellides stroemi	0.880	24	*Polycirrus medusa*	0.028	4
Tridonta borealis	0.840	16	Bryozoa	Отмечен	
Phyllodoce maculata	0.824	88	*Filellum serpens*	Отмечен	
Tubularia larynx	0.724		*Lafoea dumosa*	Отмечен	
Ampharete lindstroemi	0.680	4	Porifera	Отмечен	
Melita dentata	0.620	4	Tunicata	Отмечен	
Travisia forbesi	0.584	20			

Примечание. Салма между о-вами Большой и Малый Жужмуй. Дата взятия станции: 30.08.81. Широта: 64°36.00'N, долгота: 35°39.00'E. Глубина: 7 м. В биоценозе встречен 51 вид, его биомасса – 729.752 г/м^2. Индекс олигомиксности – 71.32%.

Таблица 48

Сообщество, в котором обнаружены максимальные биомасса и плотность поселения *Thracia myopsis*

Community where the heights biomass and density of *Thracia myopsis* were found

Вид	Биомасса	Плотность
Ammotrypane aulogaster	4.680	100
Glycera capitata	3.520	20
Thracia myopsis	**1.460**	**40**
Spio filicornis	0.060	20

Примечание. Разрез от д. Сюзьмы. Дата взятия станции: 20.07.81. Широта: 64°42.00'N, долгота: 39°07.00'E. Глубина: 10 м. В биоценозе встречено 4 вида, его биомасса – 9.720 г/м^2.

Таблица 49

Сообщество, в котором обнаружена максимальная плотность поселения *Hiatella* sp.

Community where the heights density of *Hiatella* sp. was found

Вид	Биомасса	Плотность
Laminaria digitata	10780.000	
Ptilota plumosa	1014.000	
Phyllophora interrupta	240.000	
Odonthalia dentata	224.000	
Phycodrys sp.	80.000	
Pantoneura baeri	24.000	
Epheria vincta	23.280	440
Nereis pelagica	18.360	40
***Hiatella* sp.**	**15.380**	**300**
Eutora cristata	8.700	
Tonicella marmorea	5.540	100
Verruca stroemia	5.080	2540
Pista maculata	3.420	80
Margarites helicinus	1.700	280
Heteranomia squamula	1.500	180
Lepidonotus squamatus	1.220	40
Harmothoe imbricata	1.060	20
Apherusa tridentata	0.800	360
Eunoe nodosa	0.680	40
Chlorophyta	0.600	
Cirratulus cirratus	0.500	40
Mytilus edulis	0.480	40
Heteranomia aculeata	0.420	40
Socarnes vahli	0.280	140
Caprella linearis	0.240	360
Caprella septemtrionalis	0.240	20
Atylus carinatus	0.180	60
Musculus laevigatus	0.180	20
Gammaridea	0.100	60
Apherusa bispinosa	0.040	20
Gammarellus homari	0.020	20
Jeffreysina globularis	0.020	20
Sabellidae	0.010	40
Asterias rubens	Отмечен	
Balanus crenatus	Отмечен	
Bryozoa	Отмечен	
Laminaria saccharina	Отмечен	
Lithothamnion sp.	Отмечен	
Porifera	Отмечен	
Spirorbis sp.	Отмечен	
Styelopsis grossularia	Отмечен	

Примечание. На траверзе д. Лопшеньги. Дата взятия станции: 25.07.81. Широта: 65°02.00'N, долгота: 37°39.00'E. Глубина: 8 м. В биоценозе встречен 41 вид, его биомасса – 12452.030 г/м^2. Индекс олигомиксности – 86.65%.

Таблица 50

Сообщество, в котором обнаружена *Panomya arctica*

Community where *Panomya arctica* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Chiridota pellucida	20.708	12
Cerianthus lloydi	10.039	3
Nemertini	5.033	4
Nephthys ciliata	1.539	9
Arrhis sp.	1.500	17
Pectinaria hyperborea	1.251	28
Panomya arctica	**1.145**	**4**
Polychaeta (фрагменты)	0.487	
Yoldia hyperborea	0.420	4
Nuculana pernula	0.355	4
Littorina obtusata	0.305	1
Portlandia arctica	0.248	11
Hiatella sp.	0.118	1
Macoma calcarea	0.043	6
Maldane sarsi	0.043	16
Cirratulidae	0.037	51
Diastylis scorpioides	0.035	3
Scoloplos armiger	0.026	11
Stegophiura nodosa	0.022	1
Lagisca extenuata	0.020	1
Cossura longicirrata	0.018	58
Myriochele oculata	0.009	13
Curtitoma novajasjemlensis	0.009	1
Chaetozone setosa	0.008	2
Prionospio cirrifera	0.004	7
Musculus discors	0.003	1
Owenia fusiformis	0.003	1
Cylichna occulta	0.003	1
Nephthys malmgreni	0.003	4
Aricidea jeffreysii	0.002	4
Stegocephaloides christianiensis	0.002	1
Crenella decussata	0.002	1
Brachidiastylis resima	0.001	1
Maldanidae	0.001	1
Phoxocephalus holboelli	0.001	2

Примечание. Губа Чупа. Дата взятия станции: 08.07.94. Широта: 66°17.73'N, долгота: 33°13.62'E. Глубина: 45 м. В биоценозе встречено 35 видов, его биомасса – 43.432 г/м^2. Индекс олигомиксности – 52.73%.

Таблица 51

Сообщество, в котором обнаружена максимальная биомасса *Tridonta borealis*

Community where the heights biomass of *Tridonta borealis* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Mytilus edulis	2856.960	1312
Nereis pelagica	56.336	160
Balanus crenatus	54.672	336
Tridonta borealis	**23.696**	**32**
Arenicola marina	9.200	4
Porifera	8.000	
Mya truncata	3.392	32
Ampharetidae	2.416	160
Scoloplos armiger	1.840	224
Lamprops fuscata	0.032	32
Caprella linearis	0.008	4
Bryozoa	Отмечен	

Примечание. Унская губа. Дата взятия станции: 20.07.81. Широта: 64°45.00'N, долгота: 38°18.00'E. Глубина: 15 м. В биоценозе встречено 12 видов, его биомасса – 3016.552 г/м^2. Индекс олигомиксности – 94.26%.

Таблица 52

Сообщество, в котором обнаружены максимальная плотность поселения *Tridonta borealis*

Community where the heights density of *Tridonta borealis* was found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Macoma calcarea	318.600	300	*Praxillella praetermissa*	6.600	20
Laminaria saccharina	210.000		*Molgula grifitzi*	5.000	20
Chiridota pellucida	38.000	20	*Asterias rubens*	3.600	20
Nemertini	20.000	20	*Scoloplos armiger*	3.120	1140
Polysiphonia urceolata	19.740		*Mya truncata*	2.160	80
Ceramium sp.	19.700		*Corophium* sp.	2.040	1060
Chaetomorpha sp.	19.700		*Micronephthys minuta*	1.520	440
Cladophora fracta	19.700		*Phyllodoce maculata*	1.160	140
Pantoneura baeri	19.700		***Tridonta borealis***	**1.160**	**100**
Polysiphonia arctica	19.700		*Scalibregma inflatum*	1.120	80
Rhodomella subfusca	19.700		*Cricotopus vitripenis*	0.480	160
Sabellidae	17.200	1480	Gammaridea	0.360	180
Terebellides stroemi	14.400	100	Cirratulidae	0.300	60
Molgula sp.	11.200	20	Lyssianassidae	0.200	20
Terebellidae	11.000	100	*Pholoe minuta*	0.080	40
Phyllophora interrupta	10.000		Spionidae	0.080	40
Pectinaria hyperborea	8.000	60	*Eteone longa*	0.020	20

Примечание. Губа Чупа, Иванов наволок. Дата взятия станции: 02.08.84. Широта: 66°20.70'N, долгота: 33°40.80'E. Глубина: 5 м. В биоценозе встречено 34 видов, его биомасса – 825.340 г/м^2. Индекс олигомиксности – 44.34%.

Таблица 53

Сообщество, в котором обнаружены максимальные биомасса и плотность поселения *Thyasira gouldi*

Community where the heights biomass and density of *Thyasira gouldi* were found

Вид	Биомасса	Плотность
Clinocardium ciliatum	95.600	20
Hyas araneus	54.800	4
Macoma calcarea	3.600	52
Praxillella praetermissa	2.968	4
Thyasira gouldi	**2.800**	**252**
Yoldia hyperborea	2.000	12
Lumbrinereis fragilis	0.580	12
Leionucula bellotii	0.420	16
Admete couthouyi	0.220	4
Antinoella sarsi	0.152	4
Scoloplos armiger	0.096	8
Pseudopolynices nanus	0.080	4
Solariella obscura	0.052	4
Paroediceros propinquus	0.032	4
Capitella capitata	0.028	4
Maldane sarsi	0.028	12
Nuculana pernula	0.024	4
Chaetozone setosa	0.020	4
Laonice cirrata	0.020	4
Ampharete arctica	0.012	4
Eusyllis monilicornis	0.012	4
Onisimus edwardsi	0.012	4

Примечание. Анзерская салма. Дата взятия станции: 02.09.81. Широта: 65°08.00'N, долгота: 35°52.00'E. Глубина: 20 м. В биоценозе встречено 22 вида, его биомасса – 163.556 г/м^2. Индекс олигомиксности – 65.52%.

Таблица 54

Сообщество, в котором обнаружены максимальные биомасса и плотность поселения *Axinopsida orbiculata*

Community where the heights biomass and density of *Axinopsida orbiculata* were found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Phycodrys sp.	960.000		*Parapleustes monocuspis*	0.400	40
Ptilota plumosa	472.000		*Crenella decussata*	0.360	60
Polysiphonia nigrescens	190.000		Terebellidae	0.300	
Rhodophyllis dichotoma	188.000		*Lepidonotus squamatus*	0.240	20
Phyllophora brodiaei	96.000		***Axinopsida orbiculata***	**0.200**	**40**
Nephthys ciliata	13.880	40	*Aceroides latipes*	0.140	40
Mya truncata	13.000	20	*Musculus laevigatus*	0.140	20
Tonicella marmorea	11.000	140	*Erycthonius brasilensis*	0.100	20
Apherusa tridentata	9.400	540	Gammaridea	0.100	20
Hyas araneus	9.000	100	*Lepeta coeca*	0.100	20
Amphitrite cirrata	7.800	20	Maldanidae	0.100	
Margarites groenlandicus	7.600	40	*Scoloplos armiger*	0.100	20
Gattyana cirrosa	7.320	40	*Sympleustes glaber*	0.100	20
Propebela harpularia	7.100	20	*Corophium bonelli*	0.080	40
Lebbeus polaris	7.000	20	*Onoba aculeus*	0.080	20
Boreotrophon clathratus	6.200	40	*Pygospio elegans*	0.060	20
Dendrobeania fruticosa	6.000		*Chaetozone setosa*	0.020	20
Bryozoa	5.000		*Syllis fasciata*	0.020	20
Esharella sp.	5.000		*Admete couthouyi*	Отмечен	
Porella sp.	5.000		*Balanus crenatus*	Отмечен	
Tricellaria gracilis	5.000		*Chitinopoma fabricii*	Отмечен	
Oenopota sp.	3.000	20	*Desmarestia aculeata*	Отмечен	
Stenosemus albus	3.000	80	*Hyalocintia piriformis*	Отмечен	
Praxillella praetermissa	2.800	20	*Lithothamnion* sp.	Отмечен	
Campanularia integra	1.900		*Neptunea despecta*	Отмечен	
Thyasira gouldi	0.880	40	Porifera	Отмечен	
Henricia sp.	0.800	40	*Spirorbis* sp.	Отмечен	
Myriochele oculata	0.600	20	*Styelopsis grossularia*	Отмечен	
Heteranomia squamula	0.400	20			

Примечание. Возле о. Большой Заяцкий. Дата взятия станции: 27.08.81. Широта: 64°58.00'N, долгота: 35°39.00'E. Глубина: 14 м. В биоценозе встречено 57 видов, его биомасса – 2047.320 г/м^2. Индекс олигомиксности – 52.91%.

Таблица 55

Сообщество, в котором обнаружены максимальные биомасса и плотность поселения *Turtonia minuta*

Community where the heights biomass and density of *Turtonia minuta* were found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Ahnfeltia plicata	1028.700		*Littorina saxatilis*	1.920	20
Mytilus edulis	847.720	34290	*Epheria vincta*	1.500	20
Chaetopteris plumosa	41.910		*Phyllodoce maculata*	1.460	40
Nereis pelagica	25.800	320	***Turtonia minuta***	**1.143**	**1143**
Harmothoe imbricata	14.000	80	*Onoba aculeus*	0.762	381
Polysiphonia arctica	9.906		*Lumbrinereis fragilis*	0.520	20
Cladophora rupestris	6.096		*Eulalia viridis*	0.440	20
Amphithoe rubricata	4.800	140	Spionidae	0.260	20
Ptilota plumosa	3.900		*Jeffreysina globularis*	0.090	20
Scoloplos armiger	2.000	100	*Margarites helicinus*	0.060	20

Примечание. Напротив д. Лопшеньги. Дата взятия станции: 25.07.81. Широта: 65°05.00'N, долгота: 37°44.00'E. Глубина: 3 м. В биоценозе встречено 12 видов, его биомасса – 1992.987 г/м^2. Индекс олигомиксности – 64.73%.

Таблица 56

Сообщество, в котором обнаружена *Montacuta maltzani*

Community where *Montacuta maltzani* was found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Nicania montagui	8.560	20	*Laonome kroyeri*	0.200	70
Scalibregma sp.	6.900	40	*Laphania boecki*	0.200	70
Cerianthus lloydi	2.500	10	*Retusa pertenuis*	0.200	60
Myriochele oculata	2.430	420	*Rhodine* sp.	0.140	30
Pectinaria hyperborea	2.340	40	*Edwasiella carnea*	0.110	10
Chaetozone setosa	1.870	300	*Philine lima*	0.100	10
Laonice sp.	1.270	80	*Menesto truncatula*	0.060	20
Nicomache lumbricalis	0.920	10	*Praxillella praetermissa*	0.060	50
Admete couthouyi	0.740	10	*Brada villosa*	0.040	20
Diastylis glabra	0.670	30	*Oenopota* sp.	0.040	10
Lumbrinereis fragilis	0.600	30	*Ampharete* sp.	0.030	20
Thyasira gouldi	0.540	30	*Paroediceros lynceus*	0.030	40
Macoma balthica	0.420	40	*Leionucula bellotii*	0.020	10
Paraedwardsia arenaria	0.390	20	***Montacuta maltzani***	**0.020**	**10**
Scoloplos armiger	0.330	50	Gammaridea	0.010	10
Nephthys sp.	0.280	10	*Monoculodes* sp.	0.010	30
Dacrydium vitreum	0.260	20	*Polydora quadrilobata*	0.010	20
Diastylis scorpioides	0.250	10	*Spirorbis* sp.	0.010	10
Nuculana pernula	0.240	10			

Примечание. Эстуарий р. Керети. Дата взятия станции: 07.07.94. Широта: 66°17.46'N, долгота: 33°44.50'E. Глубина: 40 м. В биоценозе встречено 37 видов, его биомасса – 32.800 г/м^2. Индекс олигомиксности – 33.56%.

Таблица 57

Сообщество, в котором обнаружены максимальные биомасса и плотность поселения *Clinocardium* (*Ciliatocardium*) *ciliatum*

Community where the heights biomass and density of *Clinocardium* (*Ciliatocardium*) *ciliatum* were found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Balanus crenatus	337.600	164	*Lepidonotus squamatus*	0.300	8
Styela rustica	240.000	106	*Heteranomia aculeata*	0.240	4
Modiolus modiolus	234.800	4	*Melita dentata*	0.200	4
Tunicata	136.400	12	*Musculus corrugatus*	0.200	4
Clinocardium ciliatum	**99.520**	**24**	*Scoloplos armiger*	0.192	36
Styela coriacea	40.000	60	*Nicomache lumbricalis*	0.180	8
Arctica islandica	39.200	4	*Thyasira gouldi*	0.180	16
Serripes groenlandicus	38.640	4	*Lepeta coeca*	0.168	12
Boltenia echinata	35.600	20	*Anonyx nugax*	0.140	4
Musculus niger	31.200	4	*Solariella obscura*	0.120	4
Neptunea despecta	20.400	4	*Onisimus edwardsi*	0.114	12
Chlamys islandicus	15.000	12	*Ophiura robusta*	0.108	8
Molgula sp.	8.000	8	*Orchomenella minuta*	0.100	4
Hiatella sp.	4.880	16	*Paroediceros propinquus*	0.068	4
Verruca stroemia	4.800	48	*Nuculana pernula*	0.060	8
Styelopsis grossularia	4.400	44	*Scalibregma inflatum*	0.060	8
Heteranomia squamula	4.000	112	*Ampharete arctica*	0.040	4
Macoma calcarea	3.200	72	*Musculus laevigatus*	0.040	4
Ariadnaria borealis	2.920	12	*Polycirrus medusa*	0.040	4
Nicania montagui	2.400	16	*Rhamphostomella* sp.	0.040	
Admete couthouyi	2.120	12	*Tiron acanthurus*	0.040	4
Nephthys ciliata	2.120	16	*Ampelisca eschrichti*	0.028	4
Ophiopholis aculeata	1.880	8	*Sycon ciliata*	0.028	
Escharopsis rosacea	1.000		*Andaniella pectinata*	0.020	16
Dendrobeania fruticosa	0.960		*Antinoella sarsi*	0.020	4
Eunoe nodosa	0.900	12	*Erycthonius brasilensis*	0.020	4
Ammotrypane aulogaster	0.768	16	*Praxillella praetermissa*	0.020	12
Buccinum undatum	0.680	4	*Chaetozone setosa*	0.012	8
Polysiphonia arctica	0.600		*Eteone longa*	0.008	4
Amphitrite cirrata	0.560	4	Bryozoa.	Отмечен	
Stegophiura nodosa	0.540	4	*Chitinopoma fabricii*	Отмечен	
Leionucula bellotii	0.500	12	*Dydemnum albidum*	Отмечен	
Scrupocellaria arctica	0.448		*Flustra seculifrons*	Отмечен	
Pista maculata	0.440	12	*Lichenopora verrucata*	Отмечен	
Melita palmata	0.360	48	*Monobrachium parasitum*	Отмечен	
Lumbrinereis fragilis	0.340	8	*Oncosoecia polygonalis*	Отмечен	
Oenopota sp.	0.320	4	*Spirorbis* sp.	Отмечен	
Harmothoe imbricata	0.300	12	*Tubulipora flabellaris*	Отмечен	

Примечание. Анзерская салма. Дата взятия станции: 02.09.81. Широта: 65°08.00'N, долгота: 35°54.00'E. Глубина: 43 м. В биоценозе встречено 76 видов, его биомасса – 1320.582 г/м^2. Индекс олигомиксности – 37.34%.

Таблица 58

Сообщество, в котором обнаружена максимальная биомасса *Serripes groenlandicus*

Community where the heights biomass of *Serripes groenlandicus* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Serripes groenlandicus	**290.000**	**40**
Terebellides stroemi	17.600	240
Nemertini	17.200	80
Macoma calcarea	8.200	120
Molgula sp.	8.000	40
Ophiura robusta	7.300	120
Arctica islandica	6.600	20
Diastylis glabra	2.300	40
Thyasira gouldi	1.220	40
Onisimus edwardsi	1.100	20
Crenella decussata	0.800	60
Nicania montagui	0.560	20
Rhodine gracilor	0.200	40
Scoloplos armiger	0.200	40
Monobrachium parasitum	Отмечен	

Примечание. Губа Долгая Соловецкого о-ва. Дата взятия станции: 02.09.81. Широта: 65°04.00'N, долгота: 35°47.20'E. Глубина: 7 м. В биоценозе встречено 15 видов, его биомасса – 361.280 г/м^2. Индекс олигомиксности – 79.11%.

Таблица 59

Сообщество, в котором обнаружена максимальная биомасса *Macoma calcarea*

Community where the heights biomass of *Macoma calcarea* was found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Macoma calcarea	**48.500**	**160**	*Admete couthouyi*	0.140	10
Yoldia hyperborea	9.570	60	*Diastylis sulcata*	0.130	6
Priapulus caudatus	8.100	2	*Thyasira gouldi*	0.130	14
Cucumaria calcigera	6.700	2	*Owenia fusiformis*	0.126	44
Pectinaria hyperborea	5.820	424	*Cylichna occulta*	0.080	8
Tunicata	1.830	4	Gammaridea	0.070	10
Scoloplos armiger	1.694	120	*Serripes groenlandicus*	0.066	6
Prionospio cirrifera	1.128	26	*Tharyx marioni*	0.042	14
Praxillella praetermissa	0.724	8	Nemertini	0.040	6
Leionucula bellotii	0.470	14	*Ampharete lindstroemi*	0.022	6
Diplocirrus longisetosus	0.430	72	*Ophiura robusta*	0.016	8
Myriochele oculata	0.376	180	*Aricidea nolani*	0.008	4
Saccoglossus merezchkowskii	0.180	18	*Proclea graffi*	0.008	2

Примечание. Разрез о. Мудьюгский – Северодвинск. Дата взятия станции: 29.07.74. Широта: 64°41.00'N, долгота: 39°30.00'E. Глубина: 14 м. В биоценозе встречено 26 видов, его биомасса – 86.400 г/м^2. Индекс олигомиксности – 56.73%.

Таблица 60

Сообщество, в котором обнаружена максимальная плотность поселения *Macoma calcarea*

Community where the heights density of *Macoma calcarea* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Serripes groenlandicus	62.800	8
Macoma calcarea	**11.480**	**320**
Monobrachium parasitum	Отмечен	

Примечание. Губа Колвица. Дата взятия станции: 18.07.84. Широта: 67°06.10'N, долгота: 32°57.90'E. Глубина: 10 м. В биоценозе встречено 3 вида, его биомасса – 74.280 г/м^2.

Таблица 61

Сообщество, в котором обнаружена максимальная биомасса *Macoma balthica*

Community where the heights biomass of *Macoma balthica* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Fucus vesiculosus	3304.000	
Ascophyllum nodosum	2600.000	
Mytilus edulis	1060.400	2040
Macoma balthica	**491.250**	**1703**
Hydrobia ulvae	182.060	26189
Littorina saxatilis	67.393	8674
Gammarus sp.	37.200	3560
Cladophora fracta	14.983	
Jaera albifrons	1.171	5142
Peloscolex benedeni	1.048	1310
Eteone longa	0.917	655
Pygospio elegans	0.262	262
Ectocarpus sp.	0.240	
Tubifex sp.	0.131	131

Примечание. Западная Ряжкова салма. Дата взятия станции: 03.08.03. Широта: 67°05.59'N, долгота: 32°22.12'E. Глубина: –1 м. В биоценозе встречено 14 видов, его биомасса – 7761.055 г/м2. Индекс олигомиксности – 51.40%.

Таблица 62

Сообщество, в котором обнаружена максимальная плотность поселения *Macoma balthica*

Community where the heights density of *Macoma balthica* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Fucus vesiculosus	2703.200	
Macoma balthica	**383.100**	**4581**
Cladophora fracta	187.930	
Eleocharis sp.	144.100	
Hydrobia ulvae	117.550	14982
Mytilus edulis	84.400	880
Zostera marina	50.000	
Littorina saxatilis	28.400	1840
Halicriptus spinulosus	27.510	524
Gammarus sp.	6.800	440
Peloscolex benedeni	4.261	1903
Ectocarpus sp.	1.720	
Pygospio elegans	0.917	917
Eteone longa	0.735	604
Fabricia sabella	0.553	1586
Jaera albifrons	0.411	862
Cricotopus vitripenis	0.131	131
Limnodrillus sp.	0.131	131
Manayunkia aestuarina	0.040	120

Примечание. Оленья салма. Дата взятия станции: 03.08.03. Широта: 67°04.67'N, долгота: 32°19.73'E. Глубина: –1 м. В биоценозе встречено 19 вида, его биомасса – 3741.889 г/м^2. Индекс олигомиксности – 71.59%.

Таблица 63

Сообщество, в котором обнаружены максимальные биомасса и плотность поселения *Arctica islandica*

Community where the heights biomass and density of *Arctica islandica* were found

Вид	Биомасса	Плотность
Arctica islandica	**860.200**	**230**
Buccinum undatum	20.000	2
Stegophiura nodosa	4.400	22
Balanus crenatus	2.800	200
Ophelia sp.	2.280	62
Solariella obscura	1.860	12
Travisia forbesi	1.424	52
Thracia myopsis	0.192	32
Nephthys sp.	0.008	2
Spio filicornis	0.002	6

Примечание. О. Жижгинский со стороны Соловков. Дата взятия станции: 18.07.81. Широта: 65°10.00'N, долгота: 36°41.00'E. Глубина: 20 м. В биоценозе встречено 10 видов, его биомасса – 893.166 г/м^2. Индекс олигомиксности – 95.92%.

Таблица 64

Сообщество, в котором обнаружена максимальная биомасса *Mya* (*Mya*) *truncata*

Community where the heights biomass of *Mya* (*Mya*) *truncata* was found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Chlamys islandicus	232.000	8	*Capitella capitata*	0.880	16
Verruca stroemia	108.000	7200	*Eunoe nodosa*	0.600	4
Balanus crenatus	83.200	3632	*Laonice cirrata*	0.560	16
Mya truncata	**74.000**	**4**	*Mellina elisabethae*	0.520	54
Golfingia sp.	45.200	8	*Gattyana cirrosa*	0.192	4
Hydrallmania falcata	40.000		*Dictyosiphon* sp.	0.180	
Abietinaria abietina	32.000		*Boreotrophon clathratus*	0.160	4
Elliptica elliptica	22.528	128	*Harmothoe imbricata*	0.160	16
Sertularia albimaris	20.000		*Margarites olivaceus*	0.160	16
Heteranomia squamula	17.200	220	*Dendrobeania fruticosa*	0.144	
Hemithyris psittacea	14.000	32	*Musculus laevigatus*	0.140	4
Modiolus modiolus	14.000	16	*Ampharete acutifrons*	0.128	20
Sertularia tenera	12.000		*Porella compressa*	0.096	
Buccinum undatum	11.200	4	*Flustra foliacea*	0.092	
Styelopsis grossularia	8.800	176	*Tricellaria gracilis*	0.088	
Nicania montagui	6.000	40	*Pseudopallene circularis*	0.072	4
Styela coriacea	4.800	52	*Escharopsis rosacea*	0.052	
Styela rustica	4.000	32	*Flustra seculifrons*	0.044	
Hyas araneus	3.200	8	Sabellidae	0.032	4
Nephthys ciliata	2.820	20	*Ophiura robusta*	0.020	4
Cadlina laevis	2.200	8	*Stenosemus albus*	0.006	4
Hiatella sp.	2.080	8	Bryozoa	Отмечен	
Henricia sp.	1.920	12	*Campanularia groenlandica*	Отмечен	
Thyasira gouldi	1.920	88	*Campanularia integra*	Отмечен	
Crenella decussata	1.832	84	*Chitinopoma fabricii*	Отмечен	
Ariadnaria borealis	1.520	20	*Filellum serpens*	Отмечен	
Nuculana minuta	1.488	44	*Lafoea fruticosa*	Отмечен	
Heteranomia aculeata	1.300	12	*Lafoea pocillum*	Отмечен	
Cryptonatica clausa	1.140	4	Porifera	Отмечен	
Lafoea dumosa	1.040		*Spirorbis* sp.	Отмечен	
Brada granulata	0.960	16	*Cribrillina spitzbergensis*	Отмечен	

Примечание. Разрез о-ва Жужмуи – Соловки. Дата взятия станции: 01.09.81. Широта: 64°49.00'N, долгота: 35°49.00'E. Глубина: 17 м. В биоценозе встречено 62 вида, его биомасса – 776.674 г/м^2. Индекс олигомиксности – 35.52%.

Таблица 65

Сообщество, в котором обнаружена максимальная плотность поселения *Mya* (*Mya*) *truncata*

Community where the heights density of *Mya* (*Mya*) *truncata* was found

Вид	Биомасса	Плотность
Macoma calcarea	318.600	300
Laminaria saccharina	210.000	
Chiridota pellucida	38.000	20
Nemertini	20.000	20
Polysiphonia urceolata	19.740	
Ceramium sp.	19.700	
Chaetomorpha sp.	19.700	
Cladophora fracta	19.700	
Pantoneura baeri	19.700	
Polysiphonia arctica	19.700	
Rhodomella subfusca	19.700	
Sabellidae	17.200	1480
Terebellides stroemi	14.400	100
Molgula sp.	11.200	20
Terebellidae	11.000	100
Phyllophora interrupta	10.000	
Pectinaria hyperborea	8.000	60
Praxillella praetermissa	6.600	20
Molgula grifitzi	5.000	20
Asterias rubens	3.600	20
Scoloplos armiger	3.120	1140
Mya truncata	**2.160**	**80**
Corophium sp.	2.040	1060
Micronephthys minuta	1.520	440
Phyllodoce maculata	1.160	140
Tridonta borealis	1.160	100
Scalibregma inflatum	1.120	80
Cricotopus vitripenis	0.480	160
Gammaridea	0.360	180
Cirratulidae	0.300	60
Lyssianassidae	0.200	20
Pholoe minuta	0.080	40
Spionidae	0.080	40
Eteone longa	0.020	20

Примечание. Губа Чупа, Иванов наволок. Дата взятия станции: 02.08.84. Широта: 66°20.70'N, долгота: 33°40.80'E. Глубина: 5 м. В биоценозе встречено 34 вида, его биомасса – 825.340 г/м^2. Индекс олигомиксности – 44.54%.

Таблица 66

Сообщество, в котором обнаружены максимальные биомасса и плотность поселения *Mya* (*Arenomya*) *arenaria*

Community where the heights biomass and density of *Mya* (*Arenomya*) *arenaria* were found

Вид	Биомасса	Плотность
Mya arenaria	**243.660**	**524**
Macoma balthica	212.220	3144
Gammarus sp.	8.253	2882
Hydrobia ulvae	6.550	1310
Mytilus edulis	3.275	131
Chironomus salinarius	0.262	131
Oligochaeta	0.262	786
Cricotopus vitripenis	0.131	131
Microspio theeli	0.131	131
Polydora quadrilobata	0.131	131

Примечание. Западная Ряжкова салма. Дата взятия станции: 22.07.98. Широта: 67°01.27'N, долгота: 32°29.75'E. Глубина: –1 м. В биоценозе встречено 10 видов, его биомасса – 474.875 г/м^2. Индекс олигомиксности – 63.56%.

Таблица 67

Сообщество, в котором обнаружены максимальные биомасса и плотность поселения *Lyonsiella abyssicola*

Community where the heights biomass and density of *Lyonsiella abyssicola* were found

Вид	Биомасса	Плотность	Вид	Биомасса	Плотность
Ophiura robusta	12.200	1416	*Ariadnaria borealis*	0.120	4
Musculus discors	8.000	8	*Elliptica elliptica*	0.120	8
Macoma calcarea	7.800	12	Sabellidae	0.104	4
Clinocardium ciliatum	4.800	4	*Diastylis scorpioides*	0.064	4
Nuculana minuta	3.104	44	*Dacrydium vitreum*	0.060	8
Nephthys coeca	1.744	6	*Ischyrocerus latipes*	0.052	4
Nicomache lumbricalis	1.396	8	*Laonice cirrata*	0.052	2
Porifera	1.200		*Leionucula bellotii*	0.048	4
Strongylocentrotus pallidus	0.920	4	*Ephesia gracilis*	0.036	2
Ampharetidae	0.872	12	*Harpinia antennaria*	0.032	16
Crenella decussata	0.788	100	*Leucon nasicoides*	0.032	8
Lyonsia arenosa	0.560	12	*Lunatia pallida*	0.032	4
Nemertini	0.520	8	***Lyonsiella abyssicola***	**0.032**	**8**
Nicania montagui	0.480	20	*Syrroe crenulata*	0.032	4
Diastylis glabra	0.460	20	*Protomedeia fasciata*	0.024	12
Thracia myopsis	0.400	8	*Brachidiastylis resima*	0.016	4
Pista maculata	0.384	4	*Eurystheus melanops*	0.016	12
Paroediceros lynceus	0.216	2	*Thyasira gouldi*	0.016	4
Psolus phantapus	0.200	4	*Unciola planipes*	0.008	4
Pectinaria hyperborea	0.176	4			

Примечание. Южная часть Горла. Дата взятия станции: 24.07.89. Широта: 65°36.80'N, долгота: 39°42.20'E. Глубина: 27 м. В биоценозе встречено 39 видов, его биомасса – 47.116 г/м^2. Индекс олигомиксности – 34.64%.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова С. А., Давыдова Н. Н., Квасов Д. Д. О восточных пределах распространения пребореального Йольдиего моря. // Baltica. Т. 3. **1967**. С. 11-12.

Авилов И. К. Мощность современных осадков и послеледниковая история Белого моря. // Тр. Гос. океаногр. ин-та. Вып. 31. **1956**. С. 5-57.

Агарова И. Я. Некоторые особенности линейного роста двустворчатых моллюсков (на примере одновозрастной популяции *Cerastoderma edule* L.). // Моллюски. Основные результаты их изучения. (VI Всесоюз. совещание по изучению моллюсков). – Л., **1979**. С. 80-82.

Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 56. – Л., **1981**. 248 с.

Андрияшев А. П. Некоторые добавления к системе вертикальной зональности морской донной фауны. // Гидробиологические и биогеографические исследования шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. – Л., **1974**. С. 6-7.

Анцулевич А. Е. Об эндемизме беломорской фауны гидроидов и связи между фаунами Белого и Баренцева морей. / Наумов А. Д., Федяков В. В. (ред.) // Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 233. **1991**. С. 35-43.

Апухтин Н. И., Экман И. М., Яковлева С. В. Новые доказательства существования позднеледникового Беломорско-Балтийского пролива на Онежском-Ладожском перешейке. // Baltica. № 2. **1965**. С. 9-114.

Арманд А. Д. Паудорфский межстадиал в юго-западной части Мурманской области. / Граве М. К., Кошечкин Б. И. (ред.) // Основные проблемы геоморфологии и стратиграфии антропогена Кольского полуострова. К VIII конгрессу INQUA (Франция, 1969). – Л., **1969**. С. 63-79.

Арманд А. Д., Арманд Н. Н., Граве М. К., Евзеров В. Я., Лебедева Р. М. Сводная стратиграфическая схема четвертичных (антропогеновых) отложений Кольского полуострова в свете новейших данных. / Граве М. К., Кошечкин Б. И. (ред.) // Основные проблемы геоморфологии и стратиграфии антропогена Кольского полуострова. К VIII конгрессу INQUA (Франция, 1969). – Л., **1969**. С. 7-24.

Арманд А. Д., Гунова В. С., Лебедева Р. М. Стадия Сальпаусселькя и позднеледниковые морские проливы на юго-западе Мурманской области. / Граве М. К., Кошечкин Б. И. (ред.) // Основные проблемы геоморфологии и стратиграфии антропогена Кольского полуострова. К VIII конгрессу INQUA (Франция, 1969). – Л., **1969**. С. 86-95.

Арманд А. Д., Самсонова Л. Я. Морские отложения и голоценовая тектоника района Кандалакши. / Граве М. К., Кошечкин Б. И. (ред.) // Основные проблемы геоморфологии и стратиграфии антропогена Кольского полуострова. К VIII конгрессу INQUA (Франция, 1969). – Л., **1969**. С. 96-111.

Арронет Н. И., Бергер В. Я., Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Доные биоценозы Мезенского залива Белого моря. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тезисы докл. регион. конфер. – Архангельск, **1985**. С. 80-81.

Бабков А. И. Типизация губ Белого моря. / Наумов А. Д., Федяков В. В. (ред.) // Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 233. **1991**. С. 5-12.

Бабков А. И. Гидрологические характеристики основных районов Белого моря. // Гидрология Белого моря. – СПб., **1998***а*. С. 8-49

Бабков А. И. Гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря. / **Бабков А. И.** Гидрология Белого моря. – СПб., **1998***б*. С. 50-67.

Бабков А. И., Голиков А. Н. Гидробиокомплексы Белого моря. – Л., **1984**. 103 с.

Барлоу Р., Прошан Ф. Математическая теория надежности. – М., **1969**. 488 с.

Беклемишев К. В., Валовая Н. А., Иванова В. Л., Майер Е. М., Пантюлин А. Н., Семенова Н. Л., Сергеева О. М. Биологическая структура Белого моря. Новые представления об океанографической и биологической структуре Белого моря. // Докл. АН СССР. Т. 224, № 1. **1975**. С. 209-211.

Беклемишев К. В., Пантюлин А. Н., Семенова Н. Л. Биологическая структура Белого моря. II. Новые данные о вертикальной зональности Белого моря. // Тр. Беломорск. биол. ст. Вып. 5. **1980**. С. 20-28.

Беклемишев К. В., Пантюлин А. Н., Семенова Н. Л., Щербаков Ф. А. О совпадении границ водных масс и донных осадков в Кандалакшском заливе Белого моря. // Докл. АН СССР. Т. 235, № 2. **1977**. С. 483-486.

Бергер В. Я. О приспособлениях к меняющейся солености некоторых литоральных беломорских моллюсков. / Бергер В. Я., Хлебович В. В. (ред.). // Исслед. фауны морей. 17 (25). Соленостные адаптации водных организмов. **1976**. С. 59-111.

Бергер В. Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. // Исслед. фауны морей 32 (40). – Л., **1986**. 214 с.

Бергер В. Я., Наумов А. Д. Влияние солености на способность морских звезд *Asterias rubens* прикрепляться к субстрату. // Биология моря. Т. 22, № 2. **1996**. С. 99-101.

Бергер В. Я., Наумов А. Д. Соленостные адаптации и батиметрическое распределение двустворчатых моллюсков *Portlandia arctica* и *Nuculana pernula* в Белом море. // Биология моря. Т. 27, № 5. **2001**. С. 352-356.

Бергер В. Я., Наумов А. Д., Бабков А. И. Зависимость обилия и разнообразия морского бентоса от солености среды. // Биология моря. Т. 21, № 1. **1995**. С. 45-50.

Боркин Л. Я., Наумов А. Д., Подлипаев С. А. Значение полимеризации и олигомеризации в эволюции систем органов. // Вестник ЛГУ. № 21. **1971**. С. 7-17.

Бискэ Г. С. Четвертичные отложения и геоморфология Карелии. – Петрозаводск, **1959**. 308 с.

Борзенкова И. И. Изменение климата в кайнозое. – СПб., **1992**. 248 с.

Буряков В. Ю., Наумов А. Д. Антропогенная катастрофа или редкое природное явление? // Природа. № 6, **1991**. С. 30-31.

Буяновский А. И. Морофологическая изменчивость раковины мидии *Mytilus trossulus* (Gould) в зависимости от условий обитания. // Ruthenica. Т. 2, № 2. **1992**. С. 105-110.

Буяновский А. И. К видовой принадлежности мидий рода *Mytilus* (Bivalvia, Mytilidae) у побережья Канады и в Балтийском море. // Ruthenica. Т. 12, № 1. **2002**. С. 85-88.

Буяновский А. И. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. – М., **2004**. 307 с.

Васильева А. Б. Влияние повышенной мутности среды на двигательную активность моллюска *Macoma balthica* (L.). / Алимов А. Ф., Сиренко Б. И. Егорова Э. Н. (ред.) // Морские моллюски. Вопросы таксономии, экологии и филогении. (5 (14) совещание по изучению моллюсков, посвященное памяти О. А. Скарлато). – СПб., **2000**. С. 23-24.

Ведерников В. М. Воздействие крупных поселений мидий на оседание их личинок. // Пробл. изуч., рац. использ. и охраны природ. ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1985. С. 89-90.

Ведерников В. М. Зимнее оседание и рост личинок *Hiatella arctica* (L.) в Кандалакшском заливе Белого моря. / Старобогатов Я. И., Голиков А. Н., Лихарев И. М. (ред.) // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. (Восьмое Всесоюзное совещание по изучению моллюсков). Автореферат докладов. – Л., **1987**. С. 385-386.

Виноградов Г. А. Осмотическая регуляция некоторых ледниковых реликтовых ракообразных в связи с особенностями их экологии и происхождения. / Бергер В. Я., Хлебович В. В. (ред.) // Исслед. фауны морей. 17 (25). Соленостные адаптации водных организмов. **1976**. С. 167-209.

Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. // Тр. Аз.-Чер. НИИ мор. рыб. хоз. и океаногр. Вып. 13. – Симферополь, **1949**. 278 с.

Герасимова О. В. Пищевое поведение *Macoma baltica* (Bivalvia, Tellinacea). / Старобогатов Я. И., Голиков А. Н., Лихарев И. М. (ред.) // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. (Восьмое Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Авторефераты докладов). – Л., **1987**. С. 285-286.

Герасимова А. В. О стабильности поселений массовых видов Bivalvia Белого моря. / Алимов А. Ф., Сиренко Б. И. Егорова Э. Н. (ред.) // Морские моллюски. Вопросы таксономии, экологии и филогении. (5 (14) совещание по изучению моллюсков, посвященное памяти О. А. Скарлато). – СПб., **2000**. С. 28.30.

Герасимова А. В. Пространственно-временная организация поселений двустворчатых моллюсков губы Чупа Белого моря: Автореф. дис... канд. биол. наук. – СПб., **2001**. 24 с.

Герасимова А. В., Максимович Н. В. Структура, стабильность и продукционные свойства биоценоза *Arctica islandica* в условиях губы Чупа. / Старобогатов Я. И., Голиков А. Н., Лихарев И. М. (ред.) // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. (Восьмое Всесоюзное совещание по изучению моллюсков). Авторефераты докладов. – Л., **1987**. С. 416-417.

Герценштейнъ С. М. Матеріалы къ фаунѣ Мурманскаго берега и Бѣлаго моря. I. Моллюски. // Тр. СПб о-ва естествоисп. Т. 16, вып. 2. **1885**. С. 635-814.

Гинецинская Т. А., Захарова М. А. Санкт-Петербургское общество естествоиспытателей и изучение фауны Белого моря. (К 100-летию Соловецкой биологической станции*)*. // Вестник ЛГУ. № 21. **1983**. С. 100-105.

Говберг Л. И. Распределение моллюсков в толще голоценовых осадков Онежского залива. // Океанология. Т. 8, вып. 4. **1968**. С. 666-679.

Говберг Л. И. Распределение моллюсков в толще голоценовых осадков Белого моря. // Океанология. Т. 10, вып. 5. **1970**. С. 837-848.

Говберг Л. И. Голоценовые моллюски Белого моря: Автореф. дис... канд. биол. наук. – М., **1973**. 28 с.

Говберг Л. И. Становление фауны моллюсков Белого моря. // Биология шельфа. Тез. докл. – Владивосток, **1975**. С. 28-29.

Голиков А. Н. Класс Gastropoda. / Старобогатов Я. И., Наумов А. Д. (ред.) // Моллюски Белого моря. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 151. – Л., **1987**. С. 41-149.

Голиков А. Н., Аверинцев В. Г., Бабков А. И., Меншуткина Т. В., Федяков В. В., Шошина Е. В. Биоценозы губы Палкина Белого моря. / Короткевич В. С. (ред.) // Беспозвоночные прибрежных биоценозов Северного Ледовитого и Тихого океанов. Исслед. фауны морей. 29 (37). – Л., **1982**. С. 3-11.

Голиков А. Н., Максимович Н. В., Сиренко Б. И. Особенности распределения, роста и продукции *Mytilus edulis* L. в различных биотопах на примере поселений у Соностров а (Белое море). / Кулаковский Э. Е. (ред.) // Исслед. фауны морей 39 (47). Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. **1988**. С. 97-108.

Голиков А. Н., Скарлато О. А. Состав, распределение и экология брюхоногих и двустворчатых моллюсков у архипелага Земля Франца-Иосифа. // Исслед. фауны морей. Т. 14 (22). Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий. **1977**. С. 313-390.

Голиков А. Н., Бабков А. И., Голиков А. А., Новиков О. К., Шереметевский А. М. Экосистемы Онежского залива и сопредельных участков Бассейна Белого моря. // Исслед. фауны морей. Т. 33 (41). Экосистемы Онежского залива Белого моря. **1985***а*. С. 20-87.

Голиков А. Н., Скарлато О. А., Гальцова В. В. Меншуткина Т. В. Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. // Исслед. фауны морей. Т. 31 (39). Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. **1985***б*. С. 5-83.

Горбунов Г. П. Двустворчатые моллюски (Bivalvia) Чукотского моря и Берингова пролива. // Крайний северо-восток Союза ССР. Т. 2. – Л., **1952**. С. 216-278.

Горбунов Г. П. Донное население Новосибирского мелководья и центральной части Северного Ледовитого океана. // Труды дрейфующей экспедиции Главсевморпути на л/п «Седов» 1937-1940. Т. 3. **1946**. С. 30-138.

Граве М. К., Гунова, В. С., Девятова Э. И., Лаврова М. А., Лебедева Р. М., Самсонова Л. Я., Черемисинова Е. А. Микулинское межледниковье на юго-востоке Кольского полуострова. / Граве М. К., Кошечкин Б. И. (ред.) // Основные проблемы геоморфологии и стратиграфии антропогена Кольского полуострова. К VIII конгрессу INQUA (Франция, 1969). – Л., **1969**. С. 25-56.

Гриффитс Д. Научные методы исследования осадочных пород. – М., **1971**. 42 с.

Грузов Е. Н., Пушкин А. Ф. Биологические сообщества прибрежных районов моря Дэйвиса (по результатам водолазных наблюдений). // Инфором. бюл. Сов. Антаркт. экспедиций. Т. 65. **1967**. С. 124-141.

Гудимов А. В. Донные биоценозы восточной части Бассейна Белого моря. // Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. – Апатиты, **1994**. С. 92-116.

Гудимов А. В. Двустворчатые моллюски восточной части Бассейна Белого моря. / Алимов А. Ф., Сиренко Б. И. Егорова Э. Н. (ред.) // Морские моллюски. Вопросы таксономии, экологии и филогении. (5 (14) совещание по изучению моллюсков, посвященное памяти О. А. Скарлато). – СПб., **2000**. С. 31-32.

Гурвич Г. С. Распространение животных на литорали и в сублиторали Бабьего моря. // Исслед. морей СССР. Т. 20; Работы Беломорской методологической станции ГГИ. № 2. **1934**. С. 15-32.

Гурвич Г. С., Иванов И. И. Количественный учет донной фауны в районе реки Умбы. // Тр. ГГИ. № 8. **1939**. С. 164-182.

Гурвич Г. С., Соколова Е. В. К познанию реликтовых водоемов Белого моря. // Тр. ГГИ. № 8. **1939**. С. 142-163.

Гурьянова Е. Ф. Белое море и его фауна. – Петрозаводск, **1948**. 132 с.

Гурьянова Е. Ф. Особенности Белого моря как морского бассейна и перспективы повышения его продуктивности. // Вестн. ЛГУ. № 3. **1949**. С. 26-41.

Гурьянова Е. Ф. Краткие результаты гидробиологических исследований Мезенского залива летом 1952 г. // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Вып. 1. – М.-Л., **1957**. С. 525-281.

Гурьянова Е. Ф. Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод (Amphipoda-Gammarida). Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 41. – М.-Л., **1951**. 1032 с.

Дажо Р. Основы экологии. – М., **1975**. 416 с.

Денисенко С. Г. Некоторые особенности экологии и роста гребешка *Chlamys islandica* (Müller) в Баренцевом море. / Лихарев И. М. (ред.) // Моллюски. Основные результаты их изучения. (Авторефераты докладов. Сборник шестой). – Л., **1979**. С. 82-83.

Денисенко С. Г. Рост исландского гребешка *Chlamys islandica* (O. F. Müller) в Онежском заливе Белого моря. // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. – Л., **1982**. С. 38-39.

Денисенко С. Г. Исландский гребешок – новый перспективно-промысловый объект в Баренцевом море. (Оперативно-информационный материал). – Апатиты, **1988**. 46 с.

Денисенко С. Г. К вопросу об идентификации двустворчатых моллюсков *Tridonta borealis* и *Nicania montagui* в юго-восточной части Баренцева моря. // Ruthenica. Т. 6, № 1. **1996**. С. 70.

Денисенко С. Г. Поверхностная микроскульптура раковин Astartidae северных морей России. / Алимов А. Ф., Сиренко Б. И. Егорова Э. Н. (ред.) // Морские моллюски. Вопросы таксономии, экологии и филогении. (5 (14) совещание по изучению моллюсков, посвященное памяти О. А. Скарлато). – СПб., **2000**. С. 34-35.

Денисенко С. Г. Хасанкаев В. Б. Анализ биологического материала методом обобщенного портрета (на примере исландского гребешка Белого моря). // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. – Л., **1982**. С. 39-40.

Денисенко С. Г., Савинов В. М. Обрастания исландского гребешка в районе Семи Островов Восточного Мурмана. // Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. – Апатиты, **1984**. С. 102-112.

Дерюгин К. М. К гидрологии Белого моря. // Записки по гидрографии. Т. 47. **1923**. С. 37-80.

Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования. // Исслед. морей СССР. Вып. 7-8. **1928**. С. 1-511.

Дерюгин К. М., Гурьянова Е. Ф. Новые виды моллюсков из русских северных морей. // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. Т. 56, № 1. **1926**. С. 17-26.

Джиноридзе Р. Н. Изменение ареалов некоторых характерных диатомовых водорослей Белого моря в голоцене. // Вестн. ЛГУ. № 12. **1972**. С. 132-138.

Догель В. А. Зоология беспозвоночных. Изд. 4-е. – М., **1947**. 528 с.

Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. – Л., **1954**. 368 с.

Долуханов П. М. История Балтики. – М., **1969**. 120 с.

Евзеров Л. Е., Каган Л. Е., Кошечкин Б. И., Лебедева Р. М. Формирование водных отложений Белого моря в связи с эволюцией природной обстановки в голоцене. // Изв. ВГО. Т. 108, вып. 5. **1976**. С. 421-429.

Жирмунский А. В. Тихоокеанская мидия. // Биология моря. № 5. **1988**. С. 72-74.

Зайко В. А., Зайко Н. Н., Краснов Е. В. Скульптура раковины морского двустворчатого моллюска как индикатор солености среды их обитания. // Палеобиогеохимия морских беспозвоночных. – Новосибирск, **1980**. С. 106-112.

Заренков Н. А. Лекции по теории систематики. – М., **1976**. 140 с.

Зацепин В. И., Филатова З. А. Двустворчатый моллюск *Cyprina islandica* (L.), его географическое распространение и роль в сообществах донной фауны. // Тр. Ин-та океанологии. Т. 46. **1961**. С. 201-216.

Зеликман Э. А. Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандалакшского залива. // Жизненные циклы паразитических червей северных морей. Тр. ММБИ. Вып. 10 (14). – М.–Л., **1966**. С. 7-77.

Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Печерского района Баренцева моря и Белого моря. // Тр. Плов. мор. ин-та. Т. 1, вып. 4. – М., **1927**. 64 с.

Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. – М., **1963**. 740 с.

Золотарев В. Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. – Киев, **1989**. 112 с.

Золотарев В. Н., Шурова Н. М. Соотношение призматического и перламутрового слоев в раковинах мидий *Mytilus trossulus*. // Биология моря. Т. 23, № 1. **1997**. С. 26-30.

Иванов Д. Л. Класс Aplacophora. / Старобогатов Я. И., Наумов А. Д. (ред.) // Моллюски Белого моря. Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 151. – Л., **1987**. С. 28-34.

Иванов Н. О., Китаев В. П., Чеченков А. В. Особенности гидрофауны Канда-губы Белого моря. / Бергер В. Я., Кулачкова В. Г. (ред.) // Итоги и перспективы изучения биологических ресурсов Белого моря. – Л., **1983**. С. 37-44.

Иванова С. С. Качественная и количественная характеристика бентоса Онежского залива Белого моря. // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Вып. 1-2. – М.–Л., **1957**. С. 355-380.

Иоффе Б. И., Наумов А. Д. О возможности применения соотношения между числом сегментов и длиной тела в систематике и филогении полихет. / Бужинская Г. Н., Хлебович В. В. (ред.) // Исслед. фауны морей. 34 (42). Многощетинковые черви. Морфология, систематика, экология. – Л., **1985**. С. 46-51.

Кауфман З. С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Морфоэкологические и эволюционные аспекты проблемы. – Л., **1977**. 265 с.

Кафанов А. И. Состав, систематика и история развития группы *Clinocardium* (Mollusca, Cardiidae). // Зоол. журн. Т. 53, вып. 10. **1974**. С. 1466-1476.

Кафанов А. И. Об интерпретации логарифмической спирали в связи с анализом изменчивости и роста двустворчатых моллюсков. // Зоол. журн. Т. 54, вып. 10. **1975**. С. 1457-1467.

Кафанов А. И. Двустворчатые моллюски шельфов и континентального склона северной Пацифики. – Владивосток, **1991**. 199 с.

Квасов Д. Д. О проблеме Беломорско-Балтийского соединения. // Матер. II Всесоюзн. симпоз. по истории озер С-З СССР. – Минск, **1967**. С. 74-76.

Квасов Д. Д. Проздечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы: Автореф. дис... докт. геол. наук. – Вильнюс, **1974**. 60 с.

Квасов Д. Д. Проздечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. – Л., **1975**. 279 с.

Квасов Д. Д., Краснов И. И. Основные вопросы истории приледниковых озер Северо-Запада. / Квасов Д. Д. (ред.) // История озер Северо-Запада. – Л., **1969**. С. 7-17.

Климанов В. А., Елина Г. А. Изменения климата на северо-западе Русской равнины в голоцене. // Докл. Акад. наук СССР. Т. 274, № 5. **1984**. С. 1164-1167.

Книповичъ Н. М. Къ вопросу о зоогеографическихъ зонахъ Бѣлаго моря. // Вѣстн. естествозн. № 6-7. **1891**. С. 201-208.

Книповичъ Н. М. Нѣсколько словъ относительно фауны Долгой губы Соловецкаго острова и физико-географическихъ ея условій. // Вѣстн. естеств. Т. 1-2. **1893**. С. 45-57.

Книповичъ Н. М. Отчетъ о плаваніи въ Ледовитомъ океанѣ на крейсерѣ II ранга «Наѣздникъ» лѣтомъ 1893 года. // Тр. СПб о-ва естествоисп. Т. 24, вып. 1. **1894**. С. 1-46.

Книповичъ Н. М. Работы экспедиціи для научно-промысловыхъ изследованій Мурмана съ сентября 1899 г. по (13) февраля 1900 г. Докладъ 17 марта 1900 г. – СПб., **1900**. 21 с.

Книповичъ Н. М. Основы гидрологіи Европейскаго Ледовитаго океана. // Зап. по общ. геогр. И. Р. геогр. о-ва Т. 42. **1906**. 1510 с.

Колесников В. В. Донные отложения. // Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. Аннотированный атлас. – Мурманск, **1991**. С. 25-28.

Колтун В. М. Кремнероговые губки северных и дальневосточных морей СССР (отряд Cornacuspongia). Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 67. – Л., **1959**. 236 с.

Колтун В. М. Четырехлучевые губки северных дальневосточных морей СССР (отряд Tetraxinida). Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 90. – М.–Л., **1966**. 112 с.

Колтун В. М. Стеклянные и шестилучевые губки северных и дальневосточных морей СССР (класс Hyalospongia). Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 94. – Л., **1967**. 122 с.

Кошечкин Б. И. Некоторые черты проявления новейших тектонических движений в условиях Кольского полуострова. // Геологическое строение, развитие и рудоносность Кольского полуострова. – Апатиты, **1968**. С. 214-220.

Кошечкин Б. И. Голоценовая тектоника восточной части Балтийского щита. – Л., **1979**. 158 с.

Кудерский Л. А. К вопросу о многолетних изменениях биологических свойств беспозвоночных Белого моря. // Зоол. журн. Т. 37, вып. 4. **1958**. С. 495-503.

Кудерский Л. А. О предполагаемом угнетении беспозвоночных с длительным жизненным циклом в Белом море. // Зоол. журн. Т. 39, вып. 6. **1960**. С. 826-831.

Кудерский Л. А. Двустворчатые моллюски (Bivalvia) Онежского залива Белого моря. // Учен. записки Карельского пед. ин-та. Т. 11, вып. 2. **1961**. С. 156-183.

Кудерский Л. А. Донное сообщество *Modiolus modiolus* Онежского залива Белого моря. // Тр. Карельского филиала АН СССР. Вып. 33. **1962**. С. 67-81.

Кудерский Л. А. О балтийских реликтах в фауне и флоре Белого моря. // Океанология. Т. 3, вып. 2. **1963**. С. 297-307.

Кудерский Л. А. Донная фауна Онежского залива Белого моря. // Тр. Карельского отд. ГосНИОРХ. Т. 4, вып. 2. **1966**. С. 204-371.

Кудерский Л. А. О происхождении реликтовой фауны в озерах Северо-запада европейской части СССР. // Известия ГосНИОРХ. Т. 76. **1971**. С. 113-124.

Кудерский Л. А. Вопросы происхождения фауны Белого моря и эколого-географические аспекты повышения его биологической продуктивности. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. (Тезисы докл. регион. конфер.). – Л., **1985**. С. 23-26.

Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. – М.–Л., **1960**. 324 с.

Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий Белого моря. / Бергер В. Я. (ред.) // Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море. – Л., **1987**. С. 64-76.

Кулаковский Э. Е. Биологические основы марикультуры мидий в Белом море. // Исслед. фауны морей, 50 (58). – СПб., **2000**. 168 с.

Кулаковский Э. Е., Житний Б. Г., Газдиева С. В. Культивирование мидий на Карельском побережье Белого моря. – Петрозаводск, **2003**. 160 с.

Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А. Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях марикультуры. // Экология. № 2. **1986**. С. 35-43.

Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А., Халаман В. В. Формирование поселений беломорских мидий в условиях марикультуры и в разных районах губы Чупа (Кандалакшский залив). / Сухотин А. А. (ред.) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 253.Исследования по марикультуре мидий Белого моря. – СПб., **1993**. С. 24-41.

Кулаковский Э. Е., Флячинская Л. П. Особенности личиночного развития беломорской мидии *Mytilus edulis* L. Формирование элементов регуляторных систем. // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 253. – СПб., **1993**. С. 123-135.

Кулачкова В. Г. Паразиты гаги Кандалакшского заповедника, и патогенное значение и перспективы борьбы с ними: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Мурманск, **1953**. 12 с.

Кулачкова В. Г., Гроздилова Т. А. Паразиты съедобной мидии (*Mytilus edulis* L.) и их патогенное значение. // Исслед. фауны морей, 27 (35). Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. – Л., **1982**. С. 25-35.

Лаврова М. А. Основные этапы четвертичной истории Кольского полуострова. // Изв. Всесоюзн. геогр. о-ва. Т. 79, № 1. **1947**.с. 21-38.

Лаврова М. А. Четвертичная геология Кольского полуострова. – М.–Л., **1960**. 234 с.

Лаврова М. А., Ладышкина Т. Е. К вопросу о позднеледниковом Балтийско-Беломорском соединении. // Baltica. № 2. **1965**. С. 71-97.

Лебедева Р. М. Новая работа о развитии растительности и климата восточной Финляндии в позднеледниковое время. / Граве М. К., Кошечкин Б. И. (ред.) // Основные проблемы геоморфологии и стратиграфии антропогена Кольского полуострова. К VIII конгрессу INQUA (Франция, 1969). – Л., **1969**. С. 155-159.

Ливановъ Н. А. Фауна Глубокой (Долгой) губы Соловецкаго острова. // Прилож. къ протоколамъ засѣд. ОЕ при Имп. Казанскомъ Универ. № 268. **1911**. С. 1-9.

Лобанова Н. В. Тайны петроглифов Карелии. – Петрозаводск, **2005**. 32 с. (Без пагинации).

Ломакина Н. Б. Кумовые раки (Cumacea) морей СССР. // Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 66. – М.–Л., **1958**. 302 с.

Лоция Белого моря. Главное управление навигации и океанографии. **1983**. 344 с.

Луканин В. В. Распределение мидии *Mytilus edulis* в Белом море. / Луканин В. В. (ред.) // Исследование мидии Белого моря. – Л., **1985**. С. 45-58.

Луканин В. В. Сезонные и многолетние изменения размерной структуры мидиевых популяций в Белом море. // Вид в ареале. Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. – Минск, **1990**. С. 189-193.

Луканин В. В., Гурина В. И. Адаптивные реакции мидий из Белого моря на изменения температуры и солености внешней среды. // Биол. моря. № 2. **1977**. С. 46-50.

Луканин В. В., Лангуев Н. К. Распределение и экологии локального поселения мидий (*Mytilus edulis* L.) на беломорской литорали. / Кулаковский Э. Е. (ред.) // Исслед. фауны морей, 27 (35). Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. – Л., **1982**. С. 17-24.

Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. О характерных чертах мидиевых биоценозов Белого моря. / Луканин В. В. (ред.) // Исследование мидии Белого моря. – Л., **1985**. С. 59-69.

Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Динамика размерной структуры поселения беломорских мидий (*Mytilus edulis* L.). // Докл. Акад. наук СССР. Т. 287, № 5. **1986***а*. С. 1274-1277.

Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Цикличность развития поселений *Mytilus edulis* (L.) в Белом море. / Федяков В. В., Луканин В. В. (ред.) // Экологические исследования донных организмов Белого моря. – Л., **1986***б*. С. 50-63.

Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Многолетние структурные и функциональные изменения одного из эстуарных поселений мидии в Белом море. // Журн. общ. биол. Т. 50, № 3. **1989**. С. 366-371.

Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Поселения мидий: постоянное непостоянство. // Природа. № 11. **1990**. С. 56-62.

Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Общая характеристика сублиторали. / Бергер В. Я. (ред.) // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб., **1995***а*. С. 212-215.

Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Общая характеристика псевдобатиали. / Бергер В. Я. (ред.) // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб., **1995***б*. С. 215-216.

Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Особенности распределения бентоса в Онежском заливе. / Бергер В. Я. (ред.) // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб., **1995***в*. С. 227-232.

Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Особенности распределения бентоса в Двинском заливе. / Бергер В. Я. (ред.) // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб., **1995***г*. С. 232-236.

Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Особенности распределения бентоса в Мезенском заливе. / Бергер В. Я. (ред.) // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб., **1995***д*. С. 236-239.

Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Особенности распределения бентоса в Горле. / Бергер В. Я. (ред.) Белое море. // Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб., **1995***е*. С. 239-243.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М., **1968**. 598 с.

Максимов А. А., Ердаков Л. Н. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). – Новосибирск, **1985**. 237 с.

Максимова М. П. Гидрохимия. // Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. Аннотированный атлас. – Мурманск, 1991. С. 79-115.

Максимович Н. В. Особенности экологии и биоэнергетические свойства популяций *M. arenaria* L. (Bivalvia) в губе Чупа. // Вестн. ЛГУ. Сер. «Биология». № 21. **1978***а*. С. 28-36.

Максимович Н. В. Особенности распространения, рост и продукционные свойства популяций некоторых Mytilidae Белого моря. / Голиков А. Н. (ред.) // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. – Л., **1978***б*. С. 105-107.

Максимович Н. В. Особенности экологии некоторых массовых двустворчатых моллюсков Белого моря: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Л., **1980**. 26 с.

Максимович Н. В. Особенности экологии и репродуктивный цикл *Macoma bathica* L. в губе Чупа. // Исслед. фауны морей, 31 (39). Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. – Л., **1985***а*. С. 230-243.

Максимович Н. В. Биоэнергетические свойства поселений двустворчатых моллюсков в Онежском заливе Белого моря. / Голиков А. Н. (ред.) // Исслед. фауны морей, 33 (41). Экосистемы Онежского залива Белого моря. – Л., **1985***б*. С. 179-185.

Максимович Н. В. О закономерностях организации популяций морских двустворчатых моллюсков: Автореф. дис... док. биол. наук. – СПб., **2004**. 48 с.

Максимович Н. В., Ведерников В. М. Экология личинок *Mytilus edulis* L. в губе Чупа (Белое море). / Федяков В. В., Луканин В. В. (ред.) // Экологические исследования донных организмов Белого моря. – Л., **1986**. С. 30-35.

Максимович Н. В., Герасимова А. В., Кунина Т. А. Динамика структурных характеристик литоральных поселений *Macoma bathica* L. в губе Чупа (Белое море). // Вестник ЛГУ. Сер. 3, вып. 2 (№ 10). **1991**. С. 23-31.

Максимович Н. В., Герасимова А. В., Кунина Т. А. Продукционные свойства поселений *Macoma bathica* L. в губе Чупа (Белое море). I. Линейный рост. // Вестник ЛГУ. Сер. 3, вып. 4 (№ 24). **1992**. С. 12-19.

Максимович Н. В., Герасимова А. В., Кунина Т. А. Продукционные свойства поселений *Macoma balthica* L. в губе Чупа (Белое море). II. Продукция. // Вестник ЛГУ. Сер. 3, вып. 1 (№ 3). **1993***а*. С. 3-11.

Максимович Н. В., Миничев Ю. С., Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А., Чемоданов А. В. Динамика структурных и функциональных характеристик поселений беломорских мидий в условиях подвесного выращивания. Исследования по марикультуре мидий Белого моря. // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 253. – СПб., **1993***б*. С. 61-82.

Максимович Н. В., Чемоданов А. В. К экологии *Mytilus edulis* L. в губе Чупа. // Вестник ЛГУ. № 1. **1986**. С. 92-94.

Максимович Н. В., Шилин М. Б. Распределение ларватона моллюсков в губе Чупа (Белое море). / Наумов А. Д., Федяков В. В. (ред.). // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 233. Бентос Белого моря. Популяции. Биоценозы. Фауна. – Л., **1991**. С. 44-57.

Максимович Н. В., Шилин М. Б. Личинки двустворчатых моллюсков в планктоне губы Чупа (Белое море). // Исслед. фауны морей. Т. 45 (53). Морской планктон. Систематика, экология, распределение. Ч. 2. – СПб., **1993**. С. 131-137.

Мак-Дональд Дж. Х., Коэн Р. К., Балакирев Е. С., Манченко Г. П., Пудовкин А. И., Сергиевский С. О., Крутовский К. В. Видовая принадлежность «съедобной мидии», обитающей в приазиатской части Тихого океана. // Биология моря. № 1. **1990**. С. 13-22.

Мамаев О. И. *T, S*-анализ вод Мирового океана. – Л., **1970**. 364 с.

Манушин И. Е. Ревизия рода *Hiatella* (Bivalvia)в Баренцевом море. // Современное состояние планктона и бентоса, проблемы сохранения биоразнообразия арктических морей. – Мурманск, **1998**. С. 80-81.

Марченков А. В. К вопросу о фауне паразитических и симбиотических ракообразных (Copepoda, Isopoda, Cirripedia, Amphipoda) из бентосных беспозвоночных Белого моря и арктических морей России. // Паразитология. Т. 31, вып. 1. **1997**. С. 24-44.

Матвеева Т. А. Приспособления к вынашиванию яиц у некоторых морских двустворчатых моллюсков. / Лихарев И. М. (ред.) // Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе. (Авторефераты докладов. Сб. 5-й). – Л., **1975**. С. 133-135.

Матвеева Т. А. Биология двустворчатого моллюска *Turtonia minuta* в различных частях ареала. // Биология моря. № 6. **1976**. С. 33-39.

Матвеева Т. А. Особенности размножения двустворчатых моллюсков семейства Astartidae. // Исслед. фауны морей. Т. 14 (22). **1977**. С. 418-427.

Матвеева Т. А. Приспособления к вынашиванию яиц у некоторых морских двустворчатых моллюсков. / Старобогатов Я. И. (ред.) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 80. Морфология, систематика и филогения моллюсков. – Л., **1979**. С. 39-43.

Матвеева Т. А., Максимович Н. В. Особенности, экологии и распределения *Hiatella arctica* (Mollusca, Bivalvia, Heterodonta) в Белом море. // Зоол. журн. Т. 56, вып. 2. **1977**. С. 199-204.

Месяцев И. И. Моллюски Баренцева моря. // Тр. Гос. океаногр. ин-та. Т. 1, вып. 1. **1931**. С. 1-168.

Милославская Н. М. Межвидовые отношения на дне моря. // Тр. ММБИ. Т. 5(9). – М.–Л., **1964**. С. 63-124,

Милославская Н. М. Моллюски семейства Thyasiridae (Bivalvia, Lucinoidae) Арктических морей СССР. // Исслед. фауны морей. 14 (22). **1977**. С. 391-417.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. Анализ на уровне организма. – М., **1976**. 292 с.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии. – М., **1983**. 134 с.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М., **1989**. 224 с.

Монин А. С. История Земли. – Л., **1977**. 228 с.

Мосевич Н. А. Материалы к систематике, экологии и распространению современной и ископаемой *Yoldia arctica* Gray. // Материалы комиссии но изучению Якутской Автономной Советской Социалистической Республики. Вып. 19. – Л., **1928**. С. 1-44.

Наумов А. Д. Элементы поведения беломорских *Portlandia arctica* (Gray) и *Nuculana pernula* (Müller) в аквариальных условиях. // Отчетная научная сессия по итогам работ 1973 г. – Л., **1974**. С. 22-23.

Наумов А. Д. Изменчивость *Portlandia arctica* (Gray) Белого моря по комплексу признаков. / Балашов Ю. С. (ред.) // Проблемы зоологии. – Л., **1976***а*. С. 67-69.

Наумов А. Д. *Portlandia arctica* (Gray) как ведущая форма арктического комплекса организмов в Белом море: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Л., **1976***б*. 23 с.

Наумов А. Д. Адаптация беломорских *Portlandia arctica* var. *portlandica* к воде низкой солености. // Зоол. журн. Т. 55, № 3. **1976***в*. С. 449-453.

Наумов А. Д. Влияние повышения температуры на двустворчатых моллюсков *Portlandia arctica* двух разных популяций из Белого моря. // Биология моря. № 2. **1977**. С. 74-76.

Наумов А. Д. Возрастная динамика показателей формы раковины *Portlandia arctica* (Gray) из Белого моря. / Лихарев И. М. (ред.) // Моллюски. Основные результаты их изучения. (VI Всесоюз. совещание по изучению моллюсков). – Л., **1979***а*. С. 83-85.

Наумов А. Д. Донная фауна губы Лов (Белое море, Кандалакшский залив) и ее особенности. // Экология донного населения шельфовой зоны. – М., **1979***б*. С. 128-136.

Наумов А. Д. Возможность ревизии рода *Portlandia* с помощью анализа пропорций раковины. / Голиков А. Н., Лихарев И. М. (ред.) // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. (8-е совещание по изучению моллюсков. Авторефераты докладов). – Л., **1987**. С. 43-44.

Наумов А. Д. Обрастание раковин мидий на Белом море. // Вид в ареале. Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. – Минск, **1990**. С. 184-188.

Наумов А. Д. К вопросу об изучении биоценозов макробентоса Белого моря. / Наумов А. Д., Федяков В. В. (ред.) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 233. Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. – Л., **1991**. С. 127-147.

Наумов А. Д., Бабков, А. И., Луканин В. В., Федяков В. В. Гидрологическая и биоценотическая характеристика Мезенского залива Белого моря. / Федяков В. В., Луканин В. В. (ред.) // Экологические исследования донных организмов Белого моря. – Л., **1986***а*. С. 64-90.

Наумов А. Д., Бабков, А. И., Федяков В. В. Биоценозы губы Колвица Кандалакшского залива Белого моря. / Федяков В. В., Луканин В. В. (ред.) // Экологические исследования донных организмов Белого моря. – Л., **1986***б*. С. 91-122.

Наумов А. Д. Бергер В. Я. Инвазия Белого моря различными видами в голоцене: естественная и антропогенная составляющие. / Алимов А. Ф., Богуцкая Н. Г. (ред.) // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. – М., **2004**. С. 229-237.

Наумов А. Д., Гонтарь В. И. Расселение морских донных животных как механизм биологической инвазии. / Алимов А. Ф., Богуцкая Н. Г. (ред.) // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. – М., **2004**. С. 214-220.

Наумов А. Д., Иоффе Б. И. Применение статистического подхода к теории олигомеризации В. А. Догеля. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 109.Эволюционная морфология беспозвоночных. – Л., **1983**. С. 48-59.

Наумов А. Д., Нинбург Е. А., Ростова Н. С. Изменчивость раковины *Portlandia arctica* (Mollusca, Bivalvia) из Белого моря. // Зоол. журн. Т. 62, вып. 1. **1983**. С. 45-50.

Наумов А. Д., Ошурков В. В. Некоторые данные о количественном распределении бентоса Долгой губы Большого Соловецкого острова. // Проблемы экологии Белого моря. (Тезисы докладов научно-практ. конфер.). – Архангельск-Соловки, **1982**. С. 43-45.

Наумов А. Д., Скарлато О. А., Федяков В. В. Класс Bivalvia. / Старобогатов Я. И., Наумов А. Д. (ред.) // Моллюски Белого моря. Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 151. – Л., **1987**. С. 205-257.

Наумов А. Д., Федяков В. В. Роль некоторых видов двустворчатых моллюсков в распределении сессильных гидробионтов в сублиторали Онежского залива Белого моря. / Бергер В. Я., Серавин Л. Н. (ред.) // Экология обрастания в Белом море. – Л., **1985***а*. С 26-34.

Наумов А. Д., Федяков В. В. Макрообрастания раковин некоторых видов двустворчатых моллюсков в сублиторали Онежского залива Белого моря. / Бергер В. Я., Серавин Л. Н. (ред.) // Экология обрастания в Белом море. – Л., **1985***б*. С. 35-43.

Наумов А. Д., Федяков В. В. Макрообрастания раковин мидий в Белом море. / Луканин В. В. (ред). // Исследование мидии Белого моря. – Л., **1985***в*. С. 70-77.

Наумов А. Д., Федяков В. В. Применение регрессионного анализа в систематике двустворчатых моллюсков. / Шмидт В. М. (ред.) // Тр. Биол. научн.-исслед. ин-та. № 37. Исследование биологических систем математическими методами. **1985***г*. С. 99-110.

Наумов А. Д., Федяков В. В. Введение. / Старобогатов Я. И., Наумов А. Д. (ред.) // Моллюски Белого моря. Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 151. – Л., **1987***а*. С. 6-13.

Наумов А. Д., Федяков В. В. Зависимость числа зубов замка от длины раковины у некоторых Protobranchia. / Голиков А. Н., Лихарев И. М. (ред.) // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. (8-е совещание по изучению моллюсков: автореферат докладов). – Л., **1987***б*. С. 44-45.

Наумов А. Д., Федяков В. В. Соотношение числа зубов в ветвях замка некоторых Protobranchia. / Голиков А. Н., Лихарев И. М. (ред.) // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. (8-е совещание по изучению моллюсков: автореферат докладов). – Л., **1987***в*. С. 46-47.

Наумов А. Д., Федяков В. В. Двустворчатые моллюски района Новосибирских островов. / Голиков А. Н. (ред.) // Исслед. фауны морей. 37 (45). Экосистемы Новосибирского мелководья и фауна моря Лаптевых и сопредельных вод. – Л., **1990**. С. 385-410.

Наумов А. Д., Федяков В. В. Метод определения гранулометрического состава грунта, используемый на Беломорской биостанции Зоологического института АН СССР. / Наумов А. Д., Федяков В. В. (ред.) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 233. Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. – Л., **1991***а*. С. 27-30.

Наумов А. Д., Федяков В. В. Особенности гидрологического режима северной части Белого моря. / Наумов А. Д., Федяков В. В. (ред.) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 233. Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. – Л., **1991***б*. С. 13-26.

Наумов А. Д., Федяков В. В. Вечно живое Белое море. – СПб., **1993**. 336 с.

Наумов А. Д., Федяков В. В. Двустворчатые моллюски Восточно-Сибирского моря. / Голиков А. Н. (ред.) // Фауна Восточно-Сибирского моря. // Исслед. фауны морей. 49 (57). – СПб., **1994**. С. 44-68.

Наумов А. Д., Федяков В. В., Луканин В. В. Особенности распределения бентоса в мелководных губах с порогом на входе. / Бергер В. Я. (ред.) // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб., **1995**. С. 245-249.

Наумов Д. В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. // Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 70. – М.–Л., **1960**. 626 с.

Невесская Л. А., Скарлато О. А., Старобогатов Я. И., Эберзин А. Г. Новые представления о системе двустворчатых моллюсков. // Палеонтол. журн. № 2. **1971**. С. 3-20.

Невесский Е. Н., Медведев В. С., Калиненко В. В. Белое море: Седиментогенез и история развития в голоцене. – М., **1977**. 236 с.

Никифоров Л. Г. Послеледниковое эвстатическое повышение уровня океана и его значение для развития морских побережий. / Калинин Г. П., Леонтьев О. К, Клиге Р. К. (ред.) // Колебания уровня Мирового океана и вопросы морской геоморфологии. – М., **1975**. С. 12-40.

Нинбург Е. А. К экологии гидроидных полипов *Monobrachum parasitum* Mereschkowsky и *Perigonimus yoldiae-arcticae* Birula Кандалакшского залива. // Тр. Кандалакш. гос. заповедн. Вып. 9. – Мурманск, **1975**. С. 228-234.

Нинбург Е. А. Долгая губа: естественная и искусственная изоляция. // Природа. № 1. **1990**. С. 44-49.

Нинбург Е. А., Биркан В. П., Гребельный С. Д., Иоффе Б. И. Материалы к изучению донной фауны района Северного Архипелага Кандалакшского залива. // Тр. Кандал. гос. заповед. Вып. 9. **1975**. С. 206-227.

Одум Ю. Основы экологии. – М., **1975**. 742 с.

Ошурков В. В. Сукцессия сообществ обрастания в Кандалакшском заливе Белого моря. // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. – Л., **1982**. С. 67-69.

Ошурков В. В. Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней литорали бореальных вод. – Владивосток, **2000**. 206 с.

Пантюлин А. Н. Некоторые особенности структуры вод Белого моря. // Тр. Беломорск. биол. ст. Вып. 4. **1974**. С. 7-14.

Перцов Н. А., Флинт В. Е. Питание гаги Кандалакшского заповедника и ее роль в динамике литоральной фауны. // Тр. Беломор. биол. станции МГУ. Т. 2; Тр. Кандалакш. заповедника. Вып. 4. 1963. С. 7-28.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М., **1982**. 288 с.

Подлипаев С. А., Наумов А. Д., Боркин Л. Я. К определению понятий полимеризации и олигомеризации. // Журн. общ. биол. Т. 35, № 1. **1974**. С. 100-113.

Прияткина Л. А. Шарков Е. В. Геология Лапландского глубинного разлома. – Л., **1979**. 128 с.

Рогинская И. С. Отряд Nudibranchia. / Старобогатов Я. И., Наумов А. Д. (ред.) // Моллюски Белого моря. Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 151. – Л., **1987**. С. 155-202.

Русанова М. Н. Краткие сведения но биологии некоторых массовых видов беспозвоночных района мыса Картеш. // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Вып. 2. **1963**. С. 53-65.

Русанова М. Н. Биология и жизненный цикл некоторых двустворчатых моллюсков в условиях Белого моря. // 6-я сессия Ученого совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии»: тез. докл. – Петрозаводск, **1966**. С. 140-150.

Рыбак Б. Х. К расчету уровня и течений Белого моря при штормовых нагонах. // Океанологические расчеты и прогнозы. – Л., **1971**. С. 29-34.

Савватеев Ю. А. Наскальные рисунки Карелии. – Петрозаводск, **1983**. 216 с.

Садков А. Н., Семенова Н. Л. Биоценоз *Portlandia arctica–Nuculana pernula* (Mollusca, Bivalvia) Кандалакшского залива Белого моря. // Зоол. журн. Т. 53, вып. 6. **1979**. С. 797-803.

Садыхова И. Л. Биологические особенности *Mya arenaria* (Lamellibranchiata) в Белом море. // Зоол. журн. Т. 53, вып. 6. **1979***а*. С. 804-809.

Садыхова И. Л. Особенности поселения *Mya arenaria* в Белом море. // Моллюски, основные результаты их изучения. Сб. 6. – Л., **1979***б*. С. 77-78.

Саранчова О. Л., Кулаковский Э. Е. Экология морской звезды *Asterias rubens* L. в связи с вопросами марикультуры мидий. // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. – Л., **1982**. С. 74-75.

Семенова Н. Л. Линейный рост *Macoma baltica* (L.) в Кандалакшском заливе Белого моря. // Биология Белого моря. Тр. Беломор. биол. станции МГУ. Т. 3. **1970**. С. 69-80.

Семенова Н. Л. Некоторые особенности экологии беломорских *Portlandia arctica (Gray)* и *Nuculana pernula (Muller)* (Bivalvia, Nuculanidae). / Лихарев И. М. (ред.) // Моллюски: Основные результаты их изучения. Сб. 6. – Л., **1979**. С. 85-86.

Семенова Н. Л. Особенности размножения беломорской *Macoma baltica* (Mollusca, Lamellibranchiata), позволяющие ей жить в сезонном биотопе. // Тр. Беломор. биол. ст. МГУ. Т. 5. **1980**. С. 115-123.

Семенова Н. Л. Новая биологическая модель Центрального желоба Белого моря. / Бергер В. Я., Кулачкова В. Г. (ред.) // Итоги и перспективы изучения биологических ресурсов Белого моря. – Л., **1983***а*. С. 31-36.

Семенова Н. Л. Рост и возраст *Macoma baltica* (L.) (Lamellibranchiata) в Белом море. // Гиляров М. С., **Перцов Н. А.** Экология и физиология животных и растений Белого моря. Тр. Беломор. биол. станции МГУ. Т. 6. **1983***б*. С. 82-102.

Семенова Н. Л. Факторы, определяющие распространение *Portlandia arctica* (Eulamellibranchiata). / Моисеев П. А. (ред.) // Биотопическая основа распределения морских организмов. Тр. ВГБО. Т. 27. – М., **1986**. С. 57-64.

Семенова Н. Л., Гудимов А. В., Наумов А. Д. Особенности распределения бентоса в Бассейне. / Бергер В. Я. (ред.) // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб., **1995***а*. С. 216-220.

Семенова Н. Л., Гудимов А. В., Наумов А. Д. Сравнение населения Бассейна и Кандалакшского залива. / Бергер В. Я. (ред.) // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб., **1995***б*. С. 224-227.

Семенова Н. Л., Наумов А. Д. Особенности распределения бентоса в Кандалакшском заливе. / Бергер В. Я. (ред.) // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб., **1995**. С. 220-224.

Сентъ-Илеръ К. К. Экскурсія на берегъ Двинскаго залива лѣтом 1906 г. // Протоколъ о-ва естествоиспыт. при Юрьевск. унив. **Б. г.** С. 225-247.

Сергиевский С. О., Гранович А. И., Михайлова Н. А. Возрастная структура популяций брюхоногих моллюсков и в Белом море. / Наумов А. Д., Федяков В. В. (ред.) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 233. Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. – Л., **1991**. С. 79-126.

Симонов В. В., Полупанов В. Н., Хромцова Т. А., Щепоткин Т. Я., Снеговой С. В., Белоконская А. Д., Таразанова Н. Л., Котов С. В., Дианов М. В. Океанография. // Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. Аннотированный атлас. – Мурманск, **1991**. С. 51-78.

Скарлато О. А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. // Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 126. – Л., **1981**. 480 с.

Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Основные черты эволюции и система класса Bivalvia. – Л., **1979***а*. 37 с.

Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. О системе подотряда Mytileina (Bivalvia). // Моллюски, основные результаты их изучения. Сб. 6. – Л., **1979***б*. С. 22-25.

Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Система двустворчатых моллюсков надотряда Septibranchia. // Моллюски, систематика, экология и закономерности развития: автореф. докл. – Л., **1983**. Сб. 7. С. **7-**13.

Смит Дж. М. Модели в экологии. – М., **1976**. 184 с.

Соколова Е. В. Материалы к гидрологии Бабьего моря. // Исслед. морей СССР. Т. 20; Работы Беломор. методол. ст. ГГИ. № 2. **1934**. С. 35-42.

Старобогатов Я. И., Наумов А. Д. (ред.) Моллюски Белого моря. // Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 151. – Л., **1987**. 325 с.

Степанов В. Н. Мировой океан. – М., **1974**. 256 с.

Степанов В. Н. Природа Мирового океана. – М., **1982**. 192 с.

Степанов В. Н. Океаносфера. – М., **1983**. 272 с.

Стрелков П. П. Популяционная структура *Mytilus edulis* и *Macoma balthica* (Mollusca: Bivalvia) Белого и Баренцева морей: Автореф. дис... канд. биол. наук. – СПб., **2003**. 27 с.

Сухотин А. А. Размерно-весовые характеристики и соотношение частей тела беломорских мидий *Mytilus edulis* L. при подвесном культивировании и в естественном поселении. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 192. – Л., **1989**. С. 45-56.

Сухотин А. А., Кулаковский Э. Е., Максимович Н. В. Линейный рост беломорских мидий при изменении условий обитания. // Экология. № 5. **1992**. С. 71-77.

Тимонов В. В. К вопросу о гидрологическом режиме Горла Белого моря. // Исслед. русских морей. Вып. 1. **1925**. С. 1-57.

Тимонов В. В. О водообмене Белого и Баренцева морей. // Тр. Ин-та по изучению Севера. Т. 40, вып. 1. **1929**. С. 269-298.

Тимонов В. В. Схема общей циркуляции вод Бассейна Белого моря и происхождение его глубинных вод. // Тр. Гос. океаногр. ин-та. Вып. 1(13). **1947**. С. 118-131.

Тимонов В. В. Главные особенности гидрологического режима Белого моря. // Памяти Ю. М. Шокальского. Ч. 2. – М.–Л., **1950**. С. 206-235.

Уильямсон М. Анализ биологических популяций. – М., **1975**. 272 с.

Ушаков П. В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. **1953**. 460 с.

Федонкин М. А. Крупнейшее местонахождение докембрийской фауны. // Природа. № 5. **1981**. С. 94-102.

Федоров А. Ф. Продукционные возможности мидии (*Mytilus fdulis* L.) в марикультуре Мурмана. – Апатиты, **1987**. 104 с.

Федоров Б. Г. Четвертичная геология и геоморфология дна озера Большая Имандра по данным звуковой эхолокации. / Калесник С. В., Квасов Д. Д. (ред.) // История озер Северо-Запада. – Л., **1967**. С. 329-341.

Федяков В. В. Некоторые особенности распределения двустворчатых моллюсков Белого моря. // Биология моря. № 5. **1980**. С. 15-19.

Федяков В. В. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. – Л., **1986**. 127 с.

Федяков В. В. Двустворчатые моллюски района Соностров (Белое море, Кандалакшский залив). / Голиков А. Н. (ред.) // Исслед. фауны морей. 38 (46). Экосистемы бентоса юго-восточной части Кандалакшского залива и сопредельных вод Белого моря. – Л., **1988**. С. 142-162.

Федяков В. В., Наумов А. Д. Двустворчатые моллюски Арктики. // Природа. № 3. **1987**. С. 49-57.

Федяков В. В., Шереметевский А. М. Характеристика биоценозов илисто-песчаной фации литорали района мыса Картеш (Кандалакшский залив, Белое море). / Наумов А. Д., Федяков В. В. (ред.) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 233. Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. – Л., **1991**. С. 148-157.

Филатова З. А. Класс двустворчатых моллюсков северных морей СССР (Bivalvia, Lamellibranchiata). / Гаевская Н. С. (ред.) // Определитель фауны и флоры северных морей СССР. – М., **1948**. С. 405-446.

Филатова З. А. Некоторые зоогеографические особенности двустворчатых моллюсков из рода *Portlandia*. // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 6, **1951**. С. 117-131.

Филатова З. А. Общий обзор фауны двустворчатых моллюсков северных морей СССР. // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 20. **1957**. С. 3-59.

Флячинская Л. П., Кулаковский Э. Е. Личиночное развитие двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* (Mytilida, Mytilidae). // Зоол. журн. Т. 70. № 11. **1991**. С. 23-29.

Флячинская Л. П. Особенности эмбрионального и личиночного развития и формирования общеорганизменных регуляторных систем в онтогенезе беломорских моллюсков: *Mytilus edulis* L., *Mya arenaria* L., *Hiatella arctica* L. и *Macoma balthica* L. (Mollusca, Bivalvia): Автореф. дис... канд. биол. наук. – СПб., **1999**. 23 с.

Хайтов В. М. Сообщества донных беспозвоночных, связанные с естественными плотными поселениями мидий на мелководьях Белого моря: Автореф. дис... канд. биол. наук. – СПб., **1999**. 23 с.

Хайтов В. М., Николаева А. М. Структура сообществ мидиевых банок на литорали вершины Кандалакшского залива Белого моря. // Вестник СПбГУ. Сер. 3, вып. 1 (№ 3). **1999**. С. 9-25.

Хлебович В. В. Особенности состава водной фауны в зависимости от солености среды. // Журн. общ. биол. Т. 23, № 2. **1962**. С. 90-97.

Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. – Л., **1974**. 236 с.

Чемоданов А. В. Использование внутренней структуры раковины при изучении роста *Mya arenaria*. / Старобогатов Я. И., Голиков А. Н., Лихарев И. М. (ред.) // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. (Восьмое Всесоюзное совещание по изучению моллюсков: Авторефераты докладов). – Л., **1987**. С. 396-397.

Чемоданов А. В., Максимович Н. В. Внутренняя структура раковин *Mytilus edulis* L. в губе Чупа как отражение сезонной периодичности их роста. / Лихарев И. М. (ред.) // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения: Авторефераты докладов. (Сборник 7-й). – Л., **1983**. С. 178-180.

Чубрик Г. К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей. // Жизненные циклы паразитических червей северных морей. // Тр. ММБИ. Вып. 10 (14). – М.–Л., **1966**. С. 78-157.

Чуднов К. Глубокая губа и ее особенности. // Соловецкие о-ва. № 2-3. **1926**. С. 159-170.

Шилейко А. А. Род *Yoldiella* как сборная группа (Bivalvia, Protobranchia). // Тр. Ин-та океанографии АН СССР. Т. 120. **1985**. С. 165-175.

Шилейко А. А. Морфологическая эволюция надотряда Protobranchia (Bivalvia) и особенности абиссальных представителей группы. // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 123. С. 81-101.

Щербинин А. Д. Структура и циркуляция вод Индийского океана. – Л., **1976**.

Шокальский Ю. М. Океанография. – Петроград, **1917**. 616 с.

Шкляревич Г. А., Щербакова Б. И. Многолетние изменения поселений *Mya arenaria* на литорали Кандалакшского залива Белого моря. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. – Петрозаводск, **2005**. С. 327-332.

Ярвегюльг А. А. К вопросу об арктической фауне и ее истории в Балтийском море. // Океанология. Т. 2, вып. 2. **1962**. С. 326-333.

Яржинскій Ѳ. Ѳ. Предварительное сообщеніе объ экспедиціи къ Бѣлому морю по зоологическому отдѣленію. // Тр. СПб о-ва естествоиспытателей. Т. 4, вып. 1. **1870**. С. 80-88.

Adams A. Descriptions of thirty-four new species of bivalve Mollusca (*Leda*, *Nucula* and *Pythina*) from the Cumingian collection. // Proc. Zool. Soc. London. Vol. 24. **1856**. P. 47-53.

Adams H., Adams A. The genera of recent Mollusca, arranged according to their organisation. Vol. 1. – London, **1858**. 661 p.

Allen J. A. A comparative study of the British species of *Nucula* and *Nuculana*. // J. Marine Biol. Ass. U. K. Vol. 33, № 1. **1954**. p. 457-472.

Agassiz L. Bibliographia zoologiæ et geologiæ. A general catalogue of all books, tractates and memoirs on zoology and geology. Vol. 3. – London, **1852**. 657 p.

André C., Jonsson P. R., Lindegarth M. Predation on settling bivalve larvae by benthic suspension feeders: the role of hydrodynamics and larval behaviour. // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 97. **1993**. P. 183-192.

André C., Rosenberg R. Adult-larval interactions in suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 71. **1991**. P. 227-234.

Ankar S. Growth and production of *Macoma balthica* (L.) in a Northern Baltic soft bottom. // Ophelia. Suppl. 1. **1980**. P. 31-48.

Ansell A. D., Parulekar A. H., Allen J. A. On the rate of growth of *Nuculana minuta* (Müller) (Bivalvia; Nuculanidae) // J. Molluscan Stud. Vol. 44, № 1. **1978**. P. 71-82.

Anwar N. A., Richardson C. A., Seed R. Age determonation, growth rate and population structure of the horse mussel *Modiolus modiolus*. // J. mar. biol. Ass. U. K. Vol. 70. **1990**. P. 441-457.

Beck in **Lyell C.** Remarks on some fossil and recent shells collected captain Bayfield in Canada. // Trans. Geol. Soc. Vol. 6, pt. 7. – London. **1841**. P. 135-138.

Berger V. Ya. Fishes. Ch. 5. / Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V., Savinova T. // White Sea. Ecology and environment. – St. Petersburg–Tromsø. **2001**. P. 55-74.

Berger V. Ya., Naumov A. D. General features. Ch. 1. / Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V., Savinova T. // White Sea. Ecology and environment. – St. Petersburg–Tromsø. **2001**. P. 9-20.

Bernard F. R. Bivalve mollusks of the Western Beaufort Sea. // Contrib. Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angelos Country. № 313. **1979**. 80 p.

Bernard F. R. Catalogue of the living Bivalvia of the Eastern Pacific Ocean: Bering Strait to Cape Horn. // Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences 61. – Ottawa, **1983**. 120 p.

Bertalanffy L., von. Quantitative laws in metabolism and growth. // Quart. Rev. Biol. Vol. 32 (3). **1957**. P. 217-231.

Bertalanffy L., von. Principles and theory of growth. // Novinski W. (ed.) Fundamental aspects of normal and malignant growth. – Amsterdam. **1960**. P. 137-259.

Brey T., Arntz W. E., Pauly D., Rumohr H. *Arctica (Cyprina) islandica* in Kiel Bay (Western Baltic): growth, production and ecological significance. // J. exp. mar. biol. ecol. Vol. 136. **1990**. P. 217-235.

Broderip W. Y., Sowerby G. B. Observations on new or interesting mollusca contained, for the most part, in the Museum of the Zoological society. // Zool. J. London. Vol. 4. **1829**. P. 359-579.

Brown R. A., Seed R. *Modiolus modiolus* (L.) – an autoecological study. / Keegan B. F., Ceidigh P. O., Boaden P. J. S. (eds). // Biology of benthic organisms. 11th European symposium on marine biology, Galway, October 1976. – Oxford–New York–Toronto–Sydney–Paris–Frankfurt, **1978**. P. 93-100.

Brown Th. Illustrations of the recent conchology of Great Britain and Ireland. – Edinburgh, **1827**. P. 144.

Bruguière M. Encyclopédie Méthodique: Histoire naturelle des vers. Vol. 1. – Paris, **1789**–**1792**. 259 p.

Buyanovsky A. I. On morphological differences between common mussels *Mytilus trossulus* (Gould, 1850) and *Mytilus edilus* Linné, 1758 (Bivalvia, Mytilidae). // Ruthenica. Vol. 10, № 1. **2000**. P. 43-48.

Catalogue of scientific papers (1800–1863). Compiled and published by the Royal Society of London. Vol. 2. – London, **1868**. 1012 p.

Chemnitz J. H. / Martini F. H. W., Chemnitz J. H. Neues systematisches Conchylien-Cabinet. Vol. 6, 7. – Nurenberg. **1782**, **1784**.

Clarke A. H. Arctic archobenthal and abyssal mollusks from drifting station Alpha. // Breviora. Vol. 119. **1960**. 17 p.

Clarke A. H. Annotated list and bibliography of the abyssal marine molluscs of the world. // Nat. Mus. Canada. Bull. № 181. **1962**. 114 p.

Coan E. V., Scott P. V., Bernard F. R. Bivalve seashells of western north America. Marine Bivalve Mollusks from Arctic Alaska to Baja California. // Santa Barbara Museum of Natural History Monographs. № 2. Studies in Biodiversity. – Santa Barbara, **2000**. 764 p.

Colebrook J. M. Continuous plankton records: zooplankton and environment, North-East Atlantic and North Sea 1948-1975. // Oceanologia acta. № 1. **1978**. P. 9-23.

Comely C. A. *Modiolus modiolus* (L.) from the Scottish west coast. I. Biology. // Ophelia. Vol. 17, № 2. **1978**. P. 167-193.

Dall W. H. A preliminary catalogue of the shell-bearing marine mollusks and brachiopods of the southeastern coast of the United States, with illustrations of many of the species. // Bull. U S Nat. Mus. Vol. 37. **1889**. P. 1-203.

Dall W. H. Synopsis of the Lucinacea and of the American species. // Proc. U. S. Nat. Mus. Vol. 23. **1901**. P. 779-833.

Dall W. H. Synopsis of the family Astartidae with a review of the American species. // Proc. U. S. Nat. Mus. Vol. 26. **1903.** P. 933-951.

Dall W. H. Prodrome of a revision of the Chrysodomoid whelks of the boreal and arctic regions. // Proc. Biol. Soc. Washington. Vol. 29. **1916**. P. 7-8.

Dall W. H. A new species of *Astarte* from Alaska. // Nautilus. Vol. 31. **1917**. P. 10-12.

Dall W. H. Description of new species of Mollusca from the North Pacific Ocean in the collection of the U. S. National Museum. // Proc. U. S. Nat. Mus. Vol. 56. **1919**. P. 293-371.

Dall W. H. Summary of the marine shellbearing mollusks of the northwest coast of America, from San Diego, California, to the Polar Sea, mostly contained in the collection of the United States National Museum, with illustrations of hitherto unfigured species. // Smith. Inst. U. S. Nat. Mus. Bull. Vol. 112. **1921.** P. 1-217.

Dautzenberg P., Fischer H. Mollusques provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse Alice dans les mers du nord. // Res. Camp. Sci. Albert I Prince de Monaco. T. 37. **1912**. P. 629.

De Geer G. Om Skandinaviens goegrafiska unveckling efter istiden. – Stockholm, **1896**. 160 p.

Deubel H. On the macro-invertebrate sublittoral bottom fauna in the White Sea – with comments on its zoogeography. // Berichte zur Polarforshung Bd. 359. **2000**. P. 43-53.

Dillwyn L. W. A descriptive catalogue of recent shells, arranged according to the Linnean methods; with particular attention to the synonymy. Vol. 1. – London, **1817**. P. 580.

Donovan E. The natural history of British shells. – London, Vol. 2. **1800**. 86 p.; Vol. 4. **1802**. 82 p.

Donner J. J. Toward a stratigraphical division of the Finnish Quaternary. // Comment. Phys.-math. Soc. Scient. Fennica. Vol. 41. **1971**. P. 281-305.

Drew G. A. Some observations on the habits, anatomy and embryology of members of the Protobranchia. // Anat. Anz. Vol. 15, № 24. **1899**. P. 493-519.

Fabricius O. Fauna groenlandica. – Hafniæ; Lipsiæ, **1780**. 452 p.

Fedyakov V. V., Naumov A. D. Marine Bivalvia of the Arctic Ocean. / Yvonne Herman (Ed.) // The Arctic seas. Climatology, oceanography, geology and biology. – New York, **1989**. P. 303-324.

Fleuriau de Bellevue. Memoire sur quelques nouveaux genres de mollusques et vers lithophage, et sur les facultes qu'ont ces animaux de percer les rochers. // Journ. phys. Vol. 54. **1802**. P. 345-369.

Flyachinskaya L. P., Naumov A. D. Distribution and larval development in the horse mussel *Modiolus modiolus* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Mytilidae) from the White Sea. // Proc. Zool. Inst. Russ. Akad. Sci. Vol. 299. **2003**. P. 39-50.

Forbes P. E., Hanley S. A history of British Mollusca and their shells. – London. Vol. 1. **1848**. 477 p.; Vol. 2. **1850**. 557 p.; Vol. 3. **1851**. 616 p.; Vol. 4. **1853**. 302 p.

Franz D. R. Size and age at first reproduction of the ribbed mussel *Geukensia demissa* (Dillwyn) in relation to shore level in a New York salt marsh. // J. exp. mar. biol. ecol. Vol. 205. **1996**. P. 1-13.

Galaktionov K. V. Marine and coastal birds. Ch. 6. / Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov Vol., Savinova T. // White Sea. Ecology and environment. – St. Petersburg–Tromsø, **2001***a*. P. 77-85.

Galaktionov K. V. Marine mammals. Ch. 7. / Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V., Savinova T. // White Sea. Ecology and environment. – St. Petersburg–Tromsø, **2001***b*. P. 87-93.

Galaktionov K. V. Parasites of common animals and animals of market value. Ch. 8. / Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V., Savinova T. // White Sea. Ecology and environment. – St. Petersburg–Tromsø, **2001***c*. P. 95-110.

Galaktionov K. V., Irwin S. W. B., Saville D. H. One of the most complex life-cycles among trematodes: a description of *Parvatrema margaritense* (Ching, 1982) n. comb. (Gymnophallidae) possessing parthenogenetic metacercariae. // Parasitology. Vol. 132, № 5. **2006**.

Galkin Yu. I., Voronkov A. Yu. Class Bivalvia. / Sirenko B. I. (Ed.) // *Explorations of the fauna of the seas* 51(59). List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters. – St. Petersburg, **2001**. P. 111-114.

Gallois D. Biometrie des palourdes *Venerupsis decussata* (Linné) clovisees *Venerupsis aurea* (Gmelin) de 1'etang de Thau (Herantl.). // Bull. Soc, Lin. Bordeaux. Vol. 6, № 1–6. **1976**. P. 11-24.

Gardner J. P. A., Thompson R. J. The effects of coastal and estuarine conditions on the physiology and survivorship of the mussels *Mytilus edulis*, *M. trossulus* and their hybrids. // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 265. **2001**. P. 119-140.

Ginetsinskaja T. A. The creation of the first marine biological stations in North Russia. // Helgoländer Meersuntersuchungen. Vol. 49. **1995**. P. 459-463.

Gislen T. Epibioses of the Gullmar fjord II. // Kristinenberg zoologiska station 1877–1927. Skiftserie utgiven av K. Svenska vetenskapsakademien. Vol. 4. – Uppsala, **1930**. 380 p.

Gmelin J. F. Caroli a Linné Systema naturæ per regna tria naturæ. Editio decima tertia. Vol. 1. Pt. 6. – Lipsiæ, **1791**. P. 3021-3910.

Golikov A. N., Sirenko B. I., Chaban E. M. Class Gastropida. / Sirenko B. I. (Ed.) // Explorations of the fauna of the seas. 51 (59). List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters. – St. Petersburg. **2001**. P. 104-108.

Gontar V. I., Denisenko N. V. 1989. Arctic Ocean Bryozoa. / Yvonne Herman (Ed.) // The Arctic seas. Climatology, oceanography, geology and biology. – New York, **1989**. P. 341-372.

Gontar V. I., Naumov A. D. The spreading of benthic animals of the shelf of the Northern seas of Eurasia. / Matteucci et al. (eds.) // Studies on ecology and paleontology of benthic communities. Boll. Soc. Paleont. Ital., spec. Vol. 2. **1994**. P. 153-156.

Gould A. A. Report on the invertebrate of Massachusetts, composing the Mollusca, Crustacea, Annelida and Radiata. – Cambridge. Folsom, Wells, and Thurston, printers to the University. **1841**. 373 p.

Gould A. A. [Pages 343-348, without a title in the minutes of the meeting on October 16, 1850 after the sentence: "The following shells from United States Exploring Expedition were described by Dr. Gould:–"]. // Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. 1848 to 1851. Vol. 3. **1851**. P. 343-348.

Gould A. A. Atlas. Mollusca and shells. United States Exploring Expeditions during years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U. S. N. **1856**. 16 p., 52 pl.

Gould A. A. Report on the invertebrate of Massachusetts. 2 edition, comprising the Mollusca. – Boston, **1870**. 524 p.

Grant U. S., Cale H. R. Catalogue of the marine Pliocene and Pleistocene Mollusca of California and adjacent regions. // Mem. San Diego Nat. Hist. Vol. 1. **1931**. 1036 p.

Gray J. E. Shells. Supplement of appendix of Captain Parry's voyage for the discovery of a North West Passage in the year 1819-20. – London, **1824**. P. 240-246.

Günther C.-P. Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea. // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 76. **1991**. P. 73-79.

Günther C.-P. Settlement and recruitment of *Mya arenaria* L. in the Wadden Sea. // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 159. **1992**. P. 203-215.

Günther C.-P. Recruitment of *Macoma balthica* (L.) on an intertidal sandflat in the Wadden Sea. // Senckenbergiana maritima. Vol. 25, № 1/3. **1994**. P. 11-20.

Günther C.-P., Fedyakov V. V. Seasonal changes in the bivalve larval plankton of the White Sea. // Senckenbergiana maritima. Vol. 30, № 3/6. **2000**. P. 141-151.

Habe T., Ito K. Shells of the world in colour. I. The Northern Pacific. Hoikusha, Japan. **1965**. 176 p. (на япон. яз.).

Helland-Hansen B. Noden hydrografiske metoder. // Foch. ved de scandinaviske Naturforskeres 16 de mote (Iuli 1916). – Kristiania, **1918**. S. 357.

Helland-Hansen B., Nansen F. The eastern North Atlantic. // Geofisiske publikasjoner. Vol. 4, № 2. **1927**. P. 1-72.

Hancock A. A list of shells dredged on the west coast of Davis's Strait; with notes and descriptions of eight new species. // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 1. Vol. 18. **1846**. P. 323-338.

Hanley S. / Sowerby G. B. (ed.) // Monograph of the family Nuculidae. // Thesaurus Conch. Vol. 3. **1866**. P. 15-168.

Heering J. Pelecypoda (and Scaphopoda) of the Pliocene and Olderpleistocene deposits of the Netherlands. // Medd. Geol. Stiehiting. Ser. C-4-1, № 9. **1950**. P. 1-225.

Hitchcock E. Sketch of the geology of Portland and its vicinity. // Boston J. nat. hist. Vol. 1, № 3. **1836**. 306-374 p.

Hopkins C. C. E. Introduced marine organisms in nowegian waters, including Svalbard. / Leppäkoski E., Gollasch S., Olenin S. (eds.) // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. – Dordrecht–Boston–London. Kluwer Academic Publishers. **2002**. P. 240-252.

Hummel H., Bogaards R., Bek T., Polishchuk L., Armiand-Trique C., Bachelet G., Desprez M., Strelkov P., Sukhotin A., Naumov A., Dahle S. Denisenko S., Gantsevich M., Sokolov K., de Wolf L. Sensitive to stress in bivalve *Macoma balthica* from the most northern (Arctic) to the most southern (French) populations: low sensitivity in Arctic populations because of genetic adaptations? / Naumov A. D., Hummel H., Sukhotin A. A., Ryland J. S. (eds). // Interactions and adaptation strategies of marine organisms. Hydrobiologia. Vol. 355. **1997**. P. 127-138.

Hummel H., Bogaards R., Bek T., Polishchuk L., Sokolov K., Armiand-Trique C., Bachelet G., Desprez M., Naumov A., Strelkov P., Dahle S. Denisenko S., Gantsevich M., de Wolf L. Growth in the bivalve *Macoma balthica* from its northern to its southern distribution limit: a disconinuity in Northern Europe because of genetic adaptations in Arctic populations? // Compar. Biochem. and Physiol. Part A. Vol. 120. **1998**. P. 133-141.

Hunter W. R. The structure and behaviour of *Hiatella gallicana* (Lamarck) and *H. arctica* (L.), with special reference to the boring habit. // Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B (Biology). Vol. 63. 1947-1948. – Edinburgh–London. Oliver & Boyd. 1950. P. 271-289.

Huxley J. Problems of relative growth. – London, **1932**. 276 p.

Hyyppä E. On the late-quartenary history of the Baltic Sea. // Fennia. Vol. 89, № 1. **1963**. P. 37-48.

Ibanez F., Dauvin J.-C. Long-term changes (1977-1987) in a muddy fine sand *Abra alba – Melinna palmata* community from Western English Channel: multivariate time-series analysis. // Mar. ecol. Prog. Ser. Vol. 49. **1988**. P. 65-81.

International code of zoological nomenclature. **1964.** (*Цит. по*: Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 2. – Л., **1966**. XXII+100 с.).

International code of zoological nomenclature. **1985.** (*Цит. по*: Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 3. – Л., **1988**. 206 с.).

International code of zoological nomenclature. **1999.** (*Цит. по*: Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4. – СПб., **2000**. 222 с.).

Jaccard P. The distribution of the flora in Alpine zone. // New Phytol. Vol. 11. **1912**. P. 37-50.

Jensen T. Dynamics and growth rate of the cockle, *Cerastoderma edule*, on an intertidal mud-flat in the Danish Wadden Sea: effects of submersion time and density. Netherlands Journ. Of Sea Research. Vol. 28 (4). **1992**. P. 335-345.

Karakassis I. S_{∞}: a new method for calculating macrobenthic species richness. // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 120. **1995**. P. 299-303.

Khlebovich V. V. *Portlandia aestuariorum* (Mossewitsch, 1928) [Bivalvia, Nuculanidae] in its relation to salinity. // Ruthenica. Vol. 6, № 2. **1996**. P. 167-172.

Kinne O. Salinity – Invertebrates. // Kinne O. (ed.) Marine ecology. – London–New York–Sydney–Toronto. **1971**. P. 821-995.

Kinner P., Shipman J. Multi-year variability in life stages of the soft-shell clam Mya arenaria, and relationship to environmental parameters. // Estuaries. Vol. 8, № 2B. P. 129A.

Knipowitsch N. M. Eine Zoologische Excursion im Nordwestlichen Teile des Weissen Meeres im Sommer 1895. // Ежегодн. Зоол. муз. Имп. Акад. Наукъ. **1896**. С. 278-326.

Knipowitsch N. M. Zoologische Ergebnisse der Russischen Expeditionen nach Spitzbergen: Mollusca und Brachiopoda. // Ежегодн. Зоол. муз. Имп. Акад. Наукъ. Т. 6, № 4. **1901**. С. 435-558; Т. 7, № 4. **1902**. С. 355-459; Т. 8, № 2. **1903**. С. 133-143.

Kuroda T., Kinoshita T. A catalogue of marine molluscan shells of Hokkaido: Icons of marine animals and plants of Hokkaido. Mollusca, 1. // Bull. Hokkaido Region Fish. Res. Lab. Vol. 2. **1951**. P. 6-40.

Kuroda T., Koba K. Molluscan fauna of the Northern Kurile Islands. // Bull. Biogeogr. Soc. Japan. Vol. 4, № 2. **1933**. P. 151-170.

La Rocque A. Catalogue of the recent Mollusca of Canada. // Bull. Nat. Mus. Canada. Vol. 129. – Ottawa, **1953**. P. 1-409.

Lamarck J. B. P. A. M., de. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres... Ed. 1, vol. 6. **1819**. 343p.; Ed. 2, Vol. 6. **1835**. 600 p.; Vol. 7. **1836**. 736 p.

Leach W. E. A list of invertebrate animals, discovered by H. M. S. *Isabella*, in a voyage to the Arctic regions: corrected by.. Leach W. E. Appendix II. P. 61-62. // Ross J. A voyage of discovery… in His Majesty's ships *Isabella* and *Alexander*… **1819**. 252 p.

Lebour M. V. Notes on the breeding of some lamellibranches from Plymouth and their larvae. // Journ. Mar. Biol. Ass. Vol. 23. **1938**. P. 119-144.

Leslie P. H. On the use of matrices in certain population mathematics. // Biometrica. Vol. 33. **1945**. P. 182-212.

Leslie P. H. Some other notes on the use of matrices in population mathematics. // Biometrica. Vol. 35. **1948**. P. 213-245.

Linnaeus C. Caroli Linnæi… Philosophia botanica in qua explicantur fundamenta botanica… – Stockholmiæ. **1751**. (*Цит. по*: **Линней К.** Философия ботаники. – М. **1989**. 453 с.).

Linnaeus C. Systema naturæ per regnum tria naturæ... Ed. 10. – Holmiæ, **1758.** 823 p.

Linnaeus C. Systema naturæ per regnum tria naturæ... Ed. 12. T. 1, pt. 2. – Holmiæ, **1767**. P. 533-1327.

Linnaeus C. Mantissa plantarum altera, genorum editionis 6 et speciorum editionis 2. Regni animalis appendix. – Holmiæ. **1771**. P. 521-552.

Lovén S. Om några i Vettern och Venern fauna crusstaceer. // Öfvers af K. Vet.-Acad. För. Vol. 6. **1861**. P. 285-468.

Lozán, J. L., Lampe R., Matthäus W., Rachor E., Rumohr H., Westernhagen von H. Warnsignale aus der Ostsee. Wissenschaftliche Fakten. Berlin. Parey Buchverlag. **1996**. 385 S.

Lubinsky I. Marine bivalve molluscs of the Canadian central and eastern Arctic. Department of fisheries and oceans. **1980**. 111 p.

Maximovich N. V., Sukhotin A. A., Minichev Yu. S. Long-term dynamics of blue mussel (*Mytilus edulis* L.) culture settlements (the White Sea). // Aquaculture. Vol. 147. **1996**. P. 191-204.

Maximovich N. V., Guerassimova A. V. Life history characteristics of the clam *Mya arenaria* in the White Sea. // Helgol. mar. res. Vol. 57. **2003**. P. 91-99.

McIntosh R. P. An index of diversity and the relation of certain concepts to deversity. // Ecology. Vol. 48, № 3. **1967**. P. 392-404.

McNaugthon S. J. Relationship among functional properties of California grassland. // Nature. Vol. 216, № 5111. **1967**. P. 168-169.

Middendorff A. T. von. Anfzählung und Beschreiburig der zur Meercsfauna Russlands genörigen Einschaler. Beiträge zu ciner Malacozoologia Rossica, 2. // Mem. Acad. SPb. Bd. 6. **1849**. S. 1-187.

Montagu G. Supplement to testacea Britannica. – London, **1808**. 184 p.

Möller P. Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal areas. // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 30. **1986**. P. 33-47.

Møller H. P. C. Index molluscorum Groenlandiae. // Naturhist. Tidsskrift. Ser. 1. Bd 4, № 1. **1842**. S. 76-97.

Mørch O. A. L. Prodromus faunae molluscorum Groenlandiae (in Rink's "Grönland" & c., **1857**, pp. 75-100). By Dr. O. A. L. Mørch. Revised and augmented by Dr. O. A. L. Mørch. University Museum. – Copenhagen, **1875**, p. 124-138.

Müller O. F. Zoologica Danicae prodromus. – Copenhagen, **1776**. 282 p.

Müller O. F. Von zwoen wenig bekannten Muscheln, der Schinkenarche und der gerunzelten Mahlermuschel. Beschaftig. – Berlin. Ges-naturforschlender Freund. Bd. 4. **1779**. S. 55-59.

Naumov A. D. Benthos. Ch. 4. / Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Rat'kova T., Savinov V., Savinova T. // White Sea. Ecology and environment. – St. Petersburg–Tromsø, **2001**. P. 41-53.

Naumov A. D., Berger V. Ya., Galaktionov K. V. Features of the White Sea ecosystems: the sructure and dynamics of the benthic and pelagic communities. // Oceanology. Vol. 43, Suppl. 1. **2003**. P. S134-S144.

Naumov A. D., Buryakov V. Y. Mass stranding out of starfishes: is it a result of human activity or a rare natural event? // 29-th European Marine Biological Symposium. – Vienna, **1994**. (No pagination in the volume).

Naumov A. D., Gontar V. I. Colonization of the White Sea by boreal and arctic-boreal fauna in Holocene. // 32-nd European Marine Biological Symposium. – Lysekil, **1997**. C. 61.

Naumov A. D., Fedyakov V. V. New results on the macrobenthos of the White Sea Basin. Part 1. Macrobenthos of the White Sea beep Basin. // Berichte zur Polarforshung. Bd. 359. **2000***a*. P. 54-71.

Naumov A. D., Fedyakov V. V. New results on the macrobenthos of the White Sea Basin. Part 2. Small benthic organisms and juveniles of macrobenthic species in the White Sea deep-water assemblage. // Berichte zur Polarforshung. Bd. 359. **2000***b*. P. 72-95.

Niessen F., Kleiber H. H. Early deglaciation in the eastern Kara Sea. // Report 1998/1999 Alfred Wegener Institute Foundation for Polar and Marine research. – Bremen. Goihl Druck GmbH. [**2000**]. P. 65-68.

Nilsson E. Södra Sveriges senkvartära historia. – Stockholm. **1968**. 117 p.

Nilsson E. On the Late-Quarternary history of Southern Sweden and the Baltic basin. // Baltica. Vol. 4. 1970. P. 11-32.

Nordsieck F. Die europäischen Meeresmuscheln (Bivalvia) vom Eismeer bis Kapverden, Mittelmeer und Schwarses Meet. – Stuttgart, **1969**. 256 S.

Ockelmann W. K. Marine Lamellibranchiata. The zoology of east Greenland. // Medd. Grønland. Vol. 122, № 4. **1958**. 256 p.

Odhner N. Die Molluskenfauna des Eisfjordes (Zoological Ergebnisse der Swed. Exped. nach Spitzbergen 1908, Theil 2). // K. Sven. Vetensk. Akad. handl. **1915.** Vol. 54, № 1. P. 1-274.

Oertzen J. A., von. Cycles and rates of reproduction of six Baltic Sea bivalves of different zoogeographical origin. // Marine Biol. Vol. 14, № 2. **1972**. P. 143-149.

´Olafsson E. B. Contrasting influences of suspension-feeding and deposit feeding populations of *Macoma balthica* on infaunal recruitment. // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 55. **1989**. P. 171-179.

Oldfield E. Observations on the anatomy and mode of life of *Lasea rubra* (Montagu) and *Turtonia minuta* (Fabricius). // Proc. Malac. Soc. Vol. 31, № 5, 6. **1955**. P. 226-249.

Oldroyd I. S. The marine shells of the west coast of North America. // Stanford Univ. Publ., Geol. Sci. Vol. 1, № 1. 1924. P. 1-247.

Pantyulin A. N. Hydrological system of the White Sea. // Oceanology. Vol. 43, Suppl. 1. **2003**. P. S1-S14.

Parulekar A. H. Studies of growth and age of bivalves from temperate and tropical estuarine ecosystems. // Indian J. Mar. Sci. Vol. 13, № 4. **1984**. P. 193-195.

Patten B.C. Species diversity in net phytoplancton of Raritan Bay. // J. Marine Research. Vol. 20. **1962**. P. 57-75.

Pelseneer P. Deux nouveaux Pelecypodes hermaphrodites. // C. B. Acad. Sci. Vol. 110. **1890**. P. 1081-1083.

Pelseneer P. Contribution a 1'etude des Lamellibranches. // Arch. Biol. T. 11, № 2. **1891**. P. 147-312.

Petersen G. H. Life cycles and population dynamics of marine benthic bivalves from the Disco Bugt area of West Greenland. // Ophelia. Vol. 17(1). **1978**. P. 95-120.

Philippi R. A. Bemerkungen über die Mollusken-Fauna von Massachusetts. // Zeitschr. Malakoz. **1845**. S. 71-79.

Preston F. W. The commonness and rarity of species. // Ecology. Vol. 29, № 3. **1948**. P. 254-283.

Piccoli G. Tethyan exchange of benthic molluscs between SE Asia and Mediterranean in the Paleocene. // Memorie di Scienze geologiche. Vol. 54. **2002***a*. P. 1-8.

Piccoli G. Quantitative faunal exchange in the Tethys and climatic cycles. // Memorie di Scienze geologiche. Vol. 54. **2002***b*. P. 9-17.

Piccoli G., Sartori S., Franchino A. Mathematical model of the migration of cenozoic benthic molluscs in the Tethyan Belt. // Memorie di scienze geologiche. Vol. 38. **1986**. P. 207-244.

Piccoli G., Sartori S., Franchino A., Pedron R., Claudio L., Natale R. A. Mathematical model of faunal spreading in benthic palaeobiogeography (applied to Cenozoic Tethyan molluscs). // Paleaogeography, Paleaoclimatology, Paleaoecology. Vol. 86. **1991**. P. 139-196.

Pielou E.C. Mathematical ecology. – New York, John Wiley & Sons. **1977**. 385 p.

Rasmussen E. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). With a survey of the eelgrass (*Zostera*) vegetation and its communities. Reprinted from Ophelia. Vol. 11. **1973**. 495 p.

Reeve L. A. Conchologia iconica of illustrations of the shells of mollusks animals. Vol. 3. – London, **1845.** 150 p.

Ropes J. W. Preparation of acetate peels of valves from ocean quahog, *Arctica islandica*, for age determination. // NOAA Techn. Rept. NMFS, № 50. **1987**. P. 1-5.

Saleuddin A. S. The gonades and reproductive cycle of *Astarte sulcata* and sexuality in *A. elliptica* (Brown). // Proc. Malac. Soc. Vol. 36. **1964**. P. 141-148.

Sars G. O. On some remarkable forms of animal life from the great deeps of the Norwegian coast. Part 1, Partly from posthumous manuscripts of the late Prof. Mich. Sars. University Programme. – Christiania, **1872**. 82 p.

Sars G. O. Mollusca regions arcticae Norvegiae. // Bidrag til kundskaben om Norges Arktiske Fauna. Vol. 1. – Christiania, **1878**. 466 p.

Sars M. Om de i Norge forekommende fossile dyrelevninger fra Quartærperioden. – Christiania, **1865**. 123 p.

Sars M. Forsatte Bemaerkninger over dot dyriske livs udbredning i havets dybder. Vid. Selskabs for handlinger for **1868**.

Sasaki M. A list of lamellibranches from Hokkaido and Saghalin. // Bull. School. Fish. Hokkaido Univ. Vol. 3. **1933**. P. 7-21.

Sauramo M. Die Geschichte der Ostsee. // Soumalaisen tideskatemian toimituksia. Ser. A, 3. Geologica-Geograpghica, 51. – Helsinki. **1958**. 522 p.

Say T. Descriptions of marine shells recently discovered on the coast of the United States. // J. Acad. Nat. Sci. Philad. Vol. 6. **1826**. P. 207-221.

Scarlato O. A., Starobogatov Ya. I. Phylogenelic relations and the early evolution of the class Bivalvia. // Phil. Trans. H. Soc. London. **1978**. Vol. 284. P. 217-224.

Scarlato O. A., Starobogatov Ya. I. The systematics of the suborder Mytileina (Bivalvia). // Malacol. Rev. Vol. 17. **1984**. P. 115-116.

Schlesch H. Kleine Mitteilugen. // Arch. Molluskenkunde. Bd 63, H. 4-5. **1931**. S. 133-155.

Schumacher H. C. F. Essai d'uri nonveau système des habitations des vers testacés. **1817**. 287 p.

Seed R. Ecology, Ch. 2. // **Bayne B. L.** (Ed.) Marine mussels. Their ecology and physiology. – Cambridge. Cambridge University Press. **1976**. P. 13-66.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. – Urbana. Univ. Illinois Press. **1949**. 117 p.

Simpson E. H. Measurement of diversity. // Nature. Vol. 163, № 4148. **1949**. P. 688.

Sirenko B. I. Inroduction. / Sirenko B. I. (Ed.) // List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters. Explorations of the fauna of the seas. 51 (59). – St. Petersburg. **2001**. P. 5-10.

Soot-Ryen T. A report on the family Mytilidae (Pelecypoda). // Allan Hancock Pacif. Expedition. Vol. 20. **1955**. 154 p.

Soot-Ryen T. Pelecypods from East-Greenland. // Norsk Polarinsitutt Skr. Vol. 113. **1958**. P. 1-33.

Soot-Ryen T. Revision of the Pelecypodes from the Michael Sars North Atlantic Expedition 1910, with notes on the family Verticordiidae and other interesting species. // Sarsia. Vol. 24. **1966**. P. 1-31.

Sowerby G. B. Characters of new species of Mollusca and Conchifera collected by Mr. Cuming. // Proc. Zool. Soc. Lond. for 1833. **1834**. P. 82-85

Sowerby G. B. / **Reeve L. A.** A monograph of genus *Yoldia*. // Conch. Icon. Vol. 18. **1871.** Pl. 1-5.

Sowerby G. B. / **Reeve L. A.** Monograph of genus *Astarte*. // Conch. Icon. Vol. 19. **1874**. Pl. 1-3.

Spengler L. Nøire bestemmelse og udvidelse af det linnéiske genus *Solen*. // Skrivt. at nat. selsk. Bd. 3, H. 2. **1793**. P. 81-114.

Starobogatov Ya. I. Morphological basis for phylogeny and classification of Bivalvia. // Ruthenica. Vol. 2, № 1. **1992**. P. 1-25.

Stimpson W. Shells of New England, a revision of the synonymy of the testaceous mollusks of New England. – Boston, **1851**. 58 p.

Sukhotin A. A., Maximovich N. V. Variability of growth rate in *Mytilus edulis* L. from the Chupa Inlet (the White Sea). // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 176. **1994**. P. 15-26.

Sverdrup H. U., Johnson M. W., Flamming R. H. The oceans: their physics, chemistry and general biology. – New York. **1942**. 1087 p.

Taylor A. C. Burrowing, behaviour and anaerobiosis in the bivalve *Arctica islandica* (L). // J. Mar. Biol Ass. U. K. Vol. 56, № 1. **1976**. P. 95-105.

Thiele J. Arctische Loricaten, Gastropoden, Scaphopoden und Bivalvien. // Fauna Arktica Bd. 5, № 2. 1928. S. 563-632.

Thorson G. Contributions to the animal ecology of the Scoresby Sound Fjord complex (Fast Greenland). // Medd. om Grønland. Vol. 100, № 3. **1934**. 68 p.

Thorson G. The larval development, growth and metabolism of Arctic marine bottom invertebrates compared with those of other seas. // Medd. Grønland. Bd 100, № 6. – København, **1936**. 155 p.

Thorson G. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special references to the planktonic larvae in the Sound Øresund. // Meddel. Kom. Danm. Fisk og Havunders. Ser. Plankton. Vol. 4, № 1. **1946**. P. 1-523.

Torell O. Bidrag till Spitzbergens molluskfauna. – Stockholm, **1859**. 736 S.

Valenciennes A. Mollusques. / **Abel du Petite-Thouare**. Voyage autour du monde sur la fregate *La Venus*, pendant … 1836-1839. Atlas de zoologie, Mollusques. **1846**. Pl. 1-24.

Velitchko A.A., Isayava L. L., Oreshkin D. B., Faustova M. A. The last glaciation of Eurasia. / Yvonne Herman (Ed.) // The Arctic seas. Climatology, oceanography, geology and biology. – New York, Van Nostrand Reinhold Company. **1989**. P. 729-758.

Verkrüzen T. A. Bericht über einen Schabe-Ansflug im Sommer 1874. // Jahrb. Deutschen. Malakozool. Ges. Bd. 2. **1875**. S. 229-240.

Verrill A. E., Bush K. J. Revision of the deep-water Mollusca of the Atlantic coast of North America, with description of new genera and species. // Proc. U. S. Nat. Mus. Vol. 20. **1898**. P. 775-932.

Warén A. Taxonomic comments on some protobranch bivalves from the Northeastern Atlantic. // Sarsia. Vol. 74. **1989**. P. 223-259.

Winckworth R. The British marine Mollusca. // Journ. Conch. Vol. 19, № 7. **1932**. P. 211-252.

Woodin S. A. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: pattern of abundance. // J. Mar. Research. Vol. 34, № 2. **1976**. P. 25-41.

АТЛАС

БЕЛОМОРСКИХ

ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Обозначения, принятые в атласе:

vd – правая створка; right valve

vs – левая створка; left valve

e – вид снаружи; external view

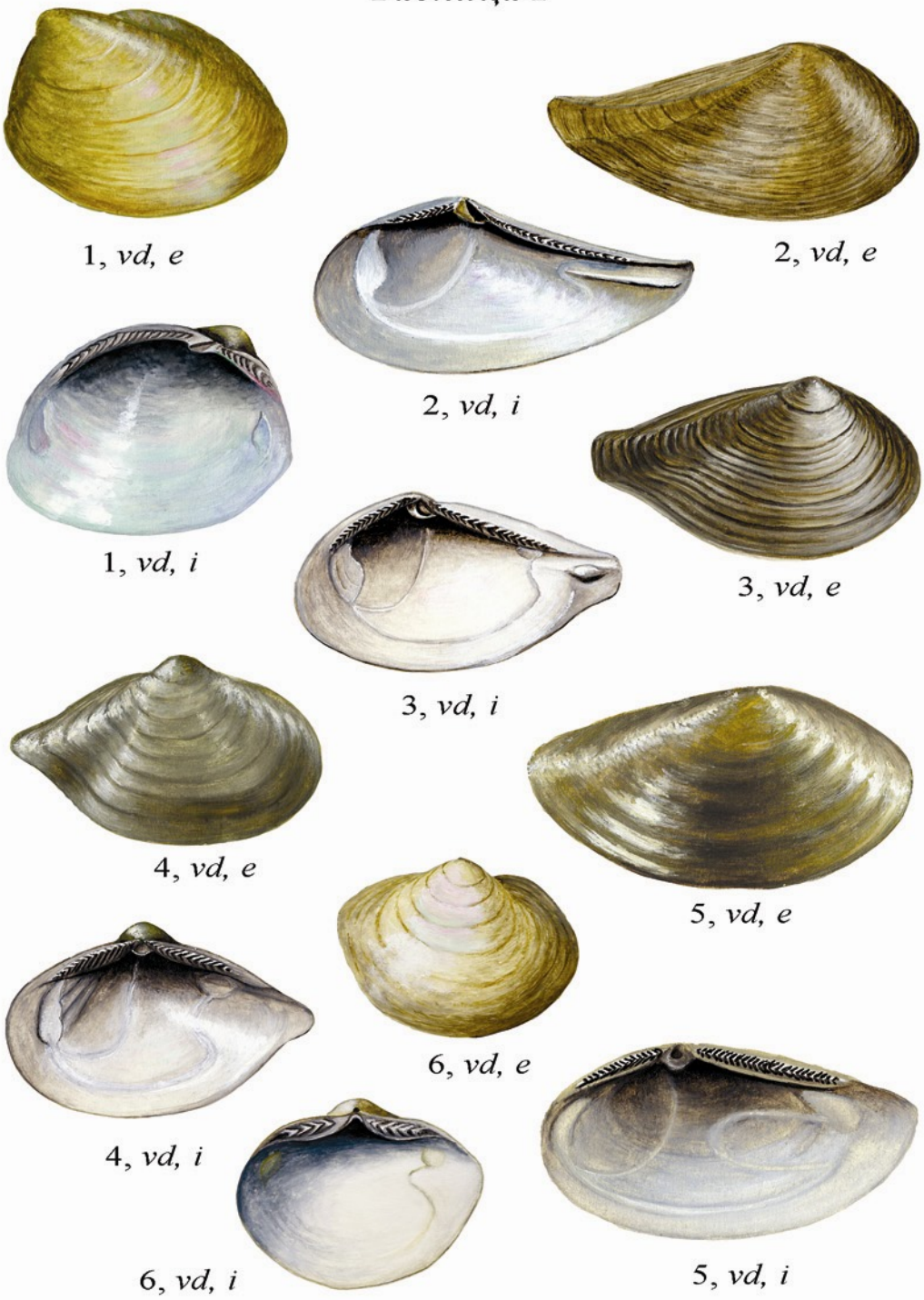
i – вид изнутри; internal view

an – вид спереди; anterior view

ps – вид сзади; posterior view

sp – вид сверху; upper view

Таблица I



1 – Leionucula bellotii; 2 – Nuculana pernula; 3 – N. minuta;
4 – Portlandia arctica; 5 – Yoldia hyperborea; 6 – Yoldiella nana

Таблица II

1, *vd, e*

1, *vd, i*

2, *vd, e*

3, *va, e*

2, *vd, i*

3, *vd, i*

4, *vd, e*

4, *vd, i*

5, *vd, e*

5, *vd, i*

1 – Crenella decussata; 2 – Musculus discors; 3 – M. corrugatus;
4 – M. laevigatus; 5 – M. niger

Таблица III

1, *vd, e*

1, *vd, i*

2, *vd, e*

2, *vd, i*

3, *vd, e*

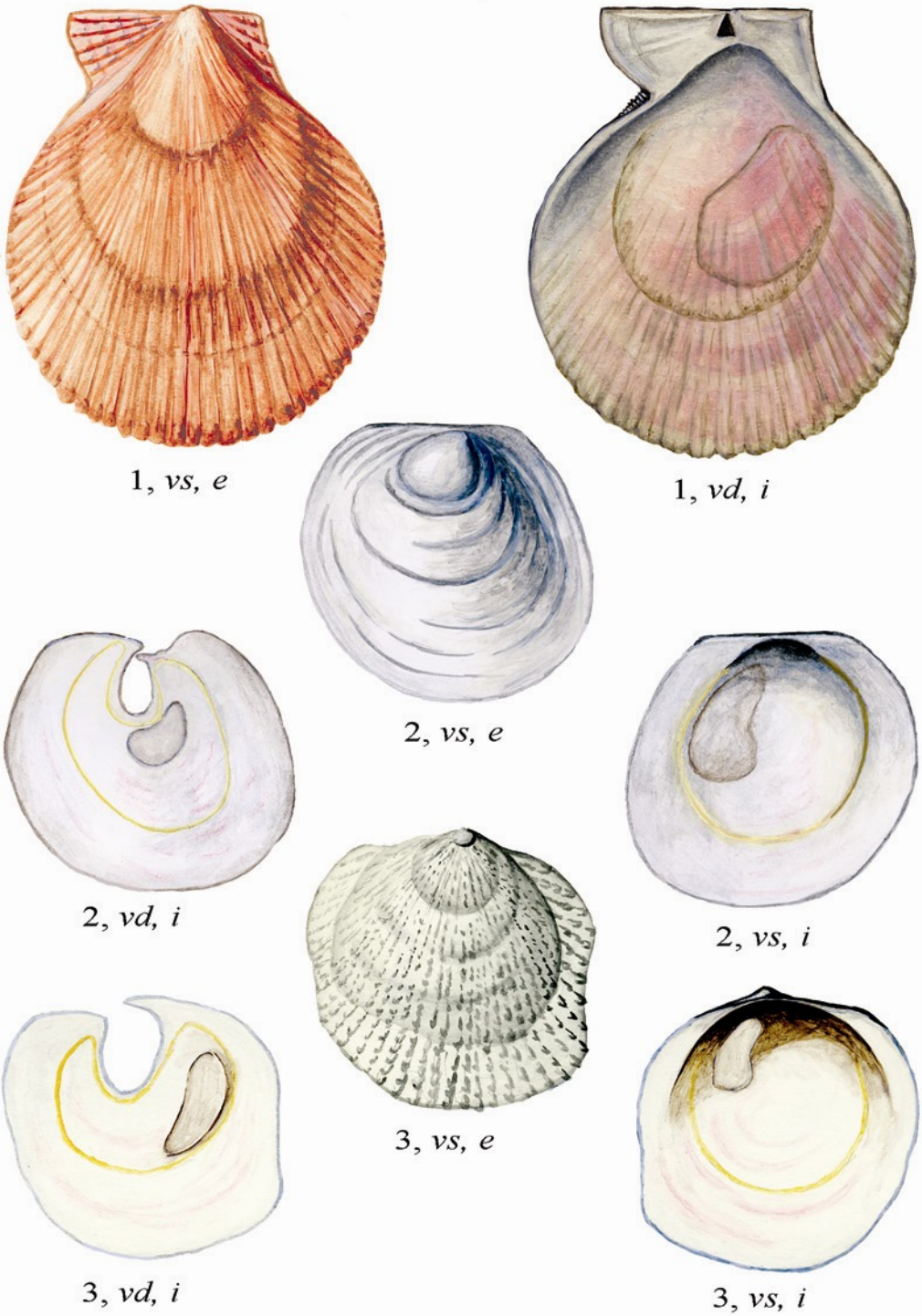
3, *vd, i*

3, *a, vd, e*

3, *b, vd, e*

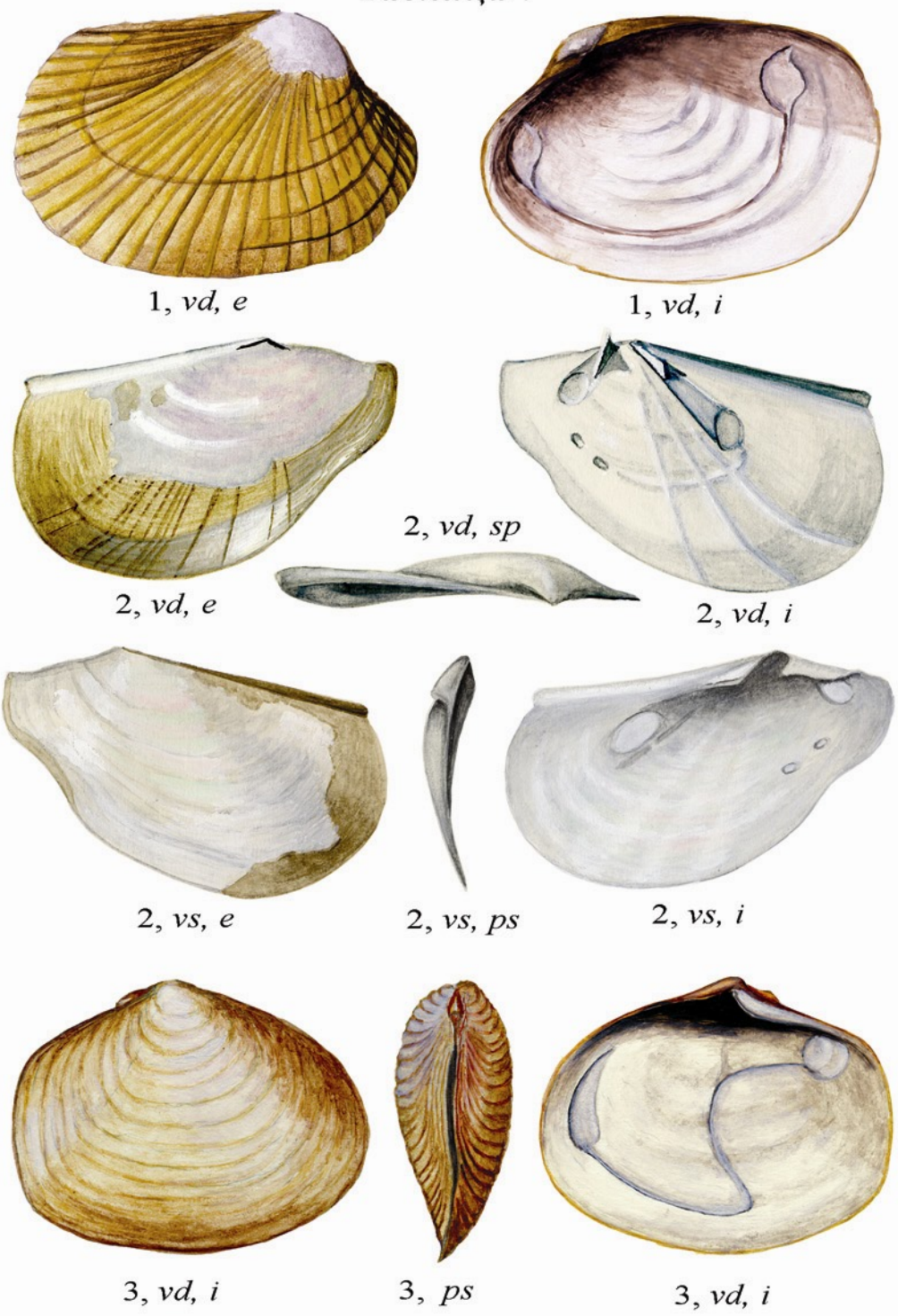
1 – Modiolus modiolus; 2 – Dacrydium vitreum; 3 – Mytilus edulis;
3, a, b – некоторые варианты формы раковины и окраски беломорских мидий
(some shape and colour variations in the White Sea blue mussel)

Таблица IV



1 – Clamys islandica; 2 – Heteranomia squamula; 3 – H. aculeata

Таблица V



1, *vd, e*

1, *vd, i*

2, *vd, e*

2, *vd, sp*

2, *vd, i*

2, *vs, e*

2, *vs, ps*

2, *vs, i*

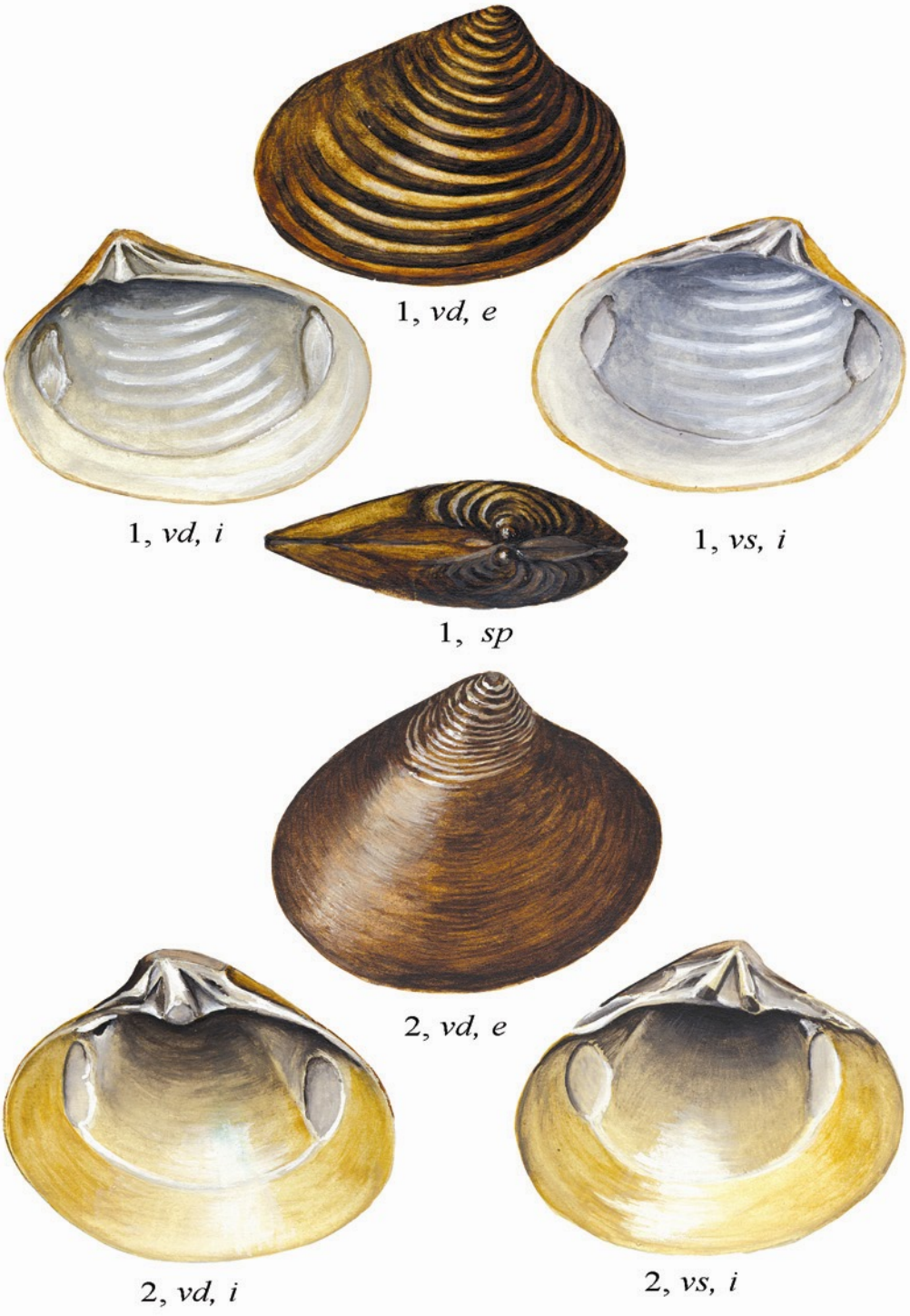
3, *vd, i*

3, *ps*

3, *vd, i*

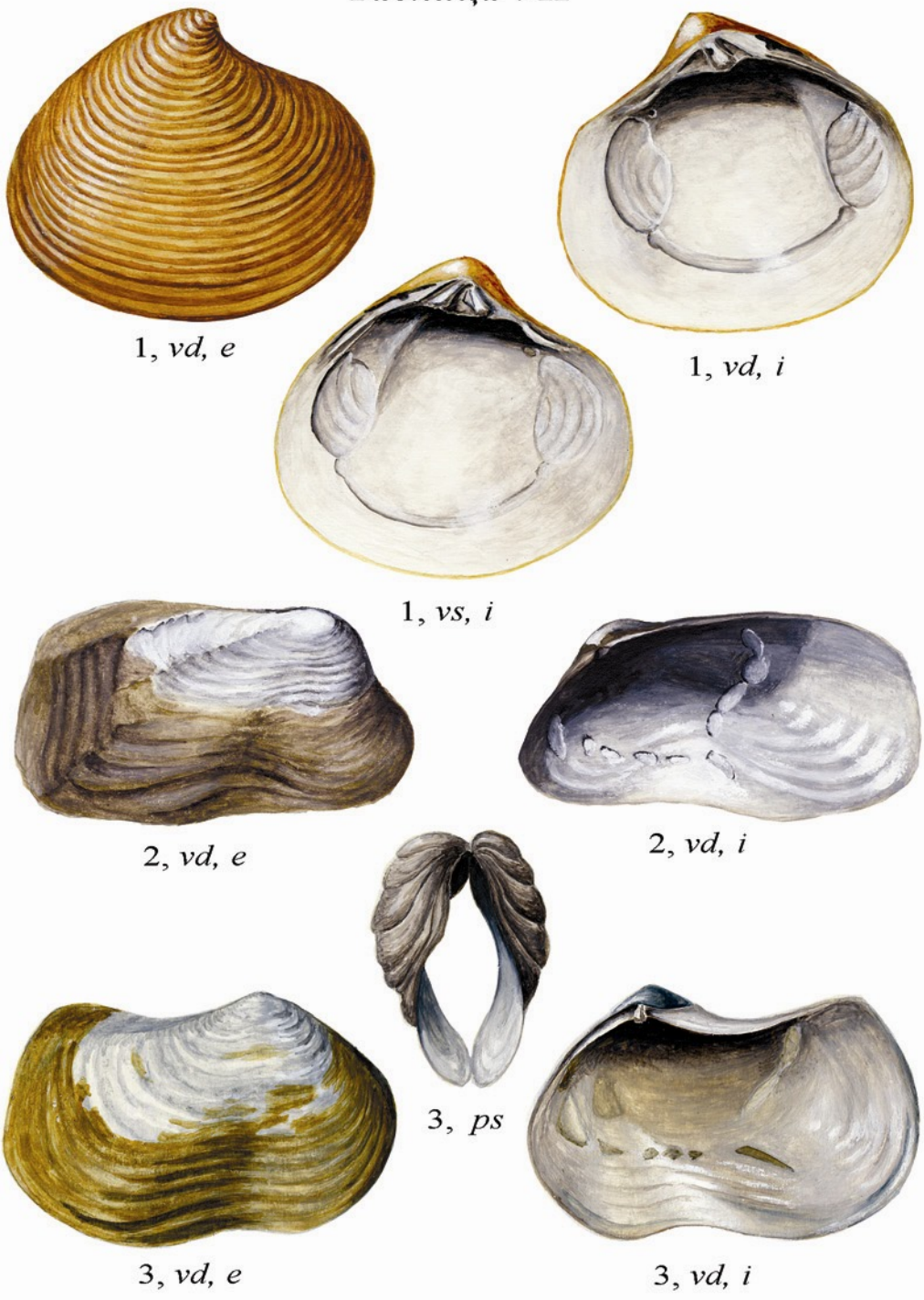
1 – Lyonsia arenosa; 2 – Pandora glacialis; 3 – Thracia myopsis

Таблица VI



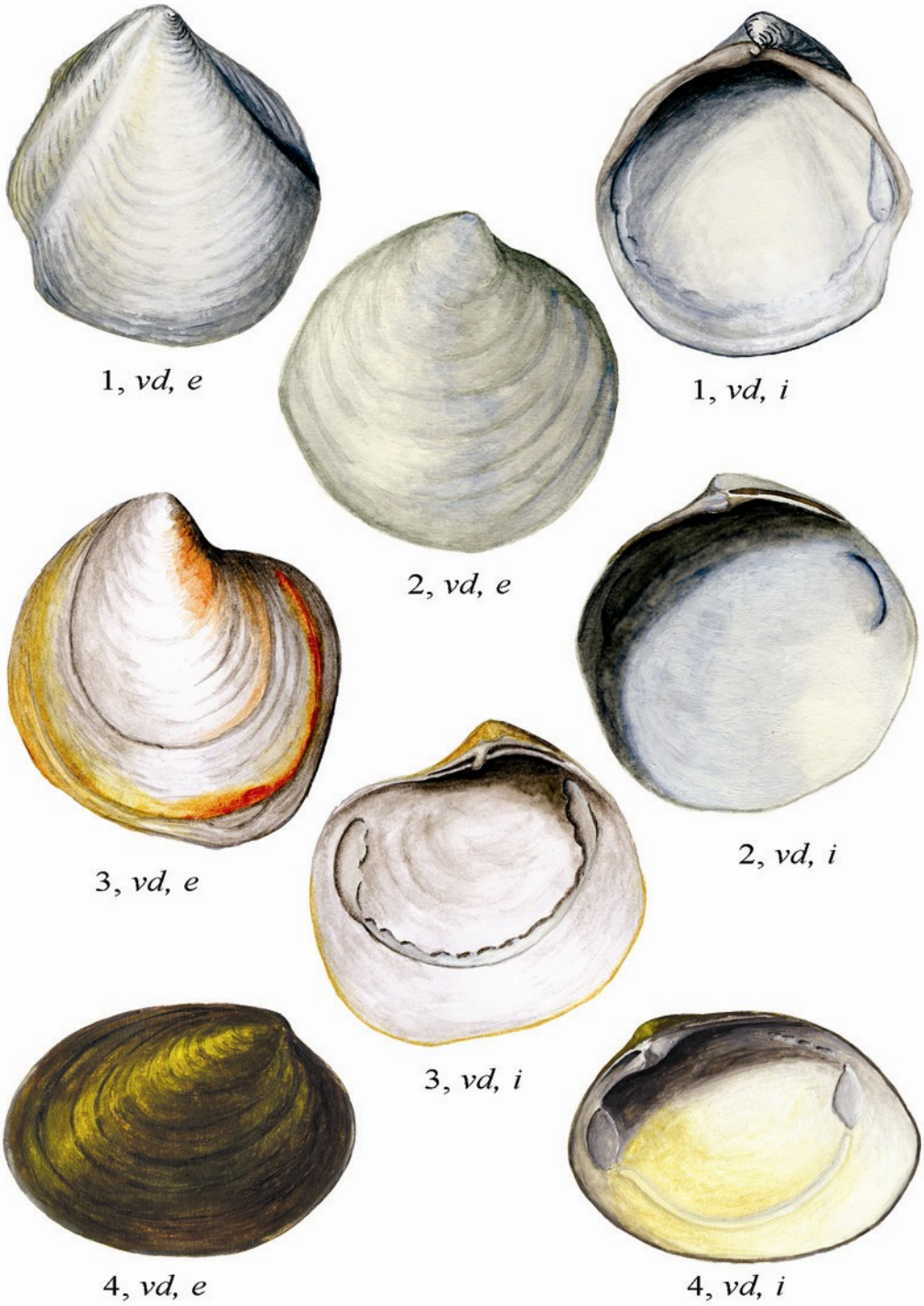
1 – Elliptica elliptica; 2 – Tridonta borealis

Таблица VII



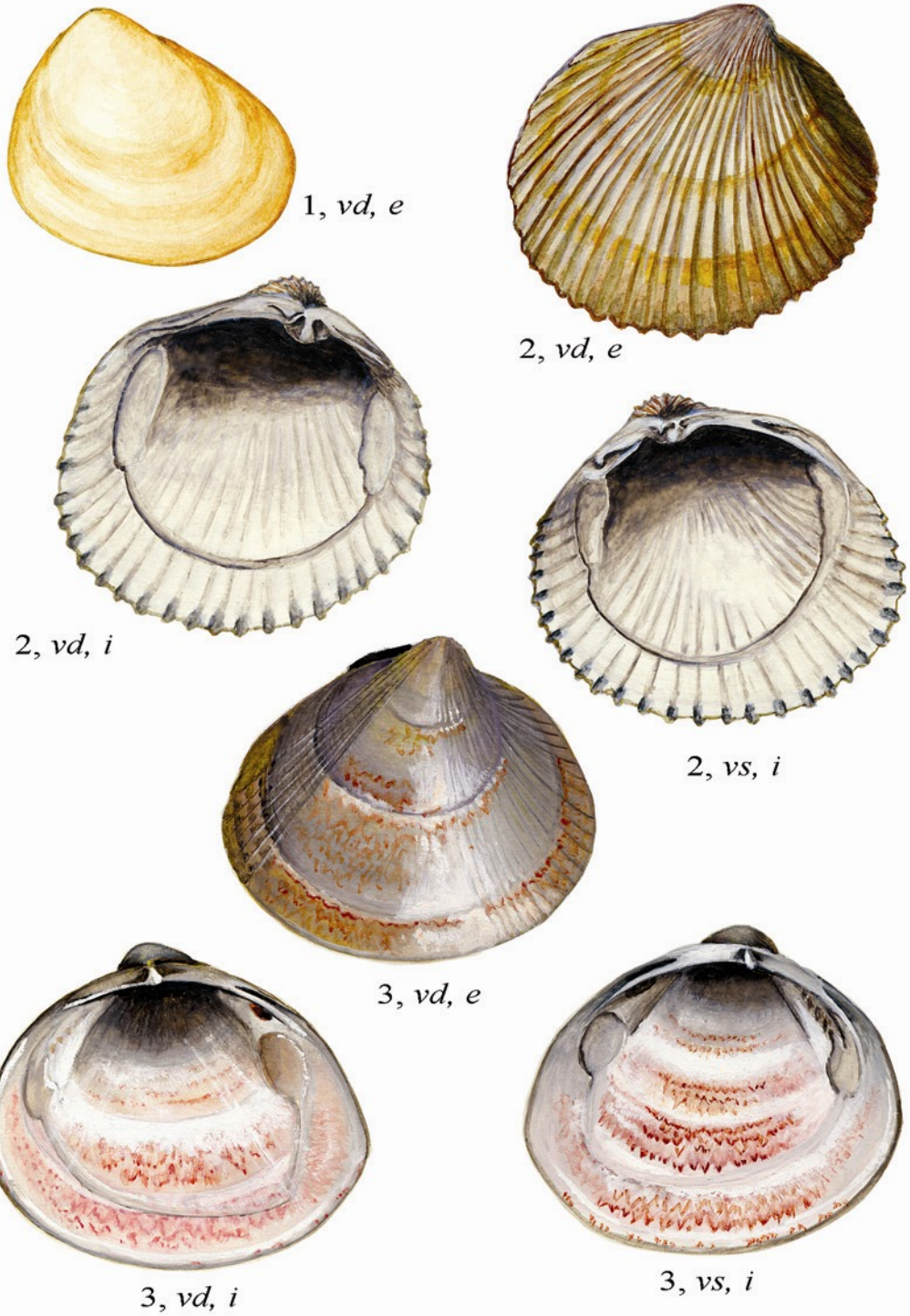
1 – Nicania montagui; 2 – Hiatella arctica; 3 – Panomya arctica

Таблица VIII



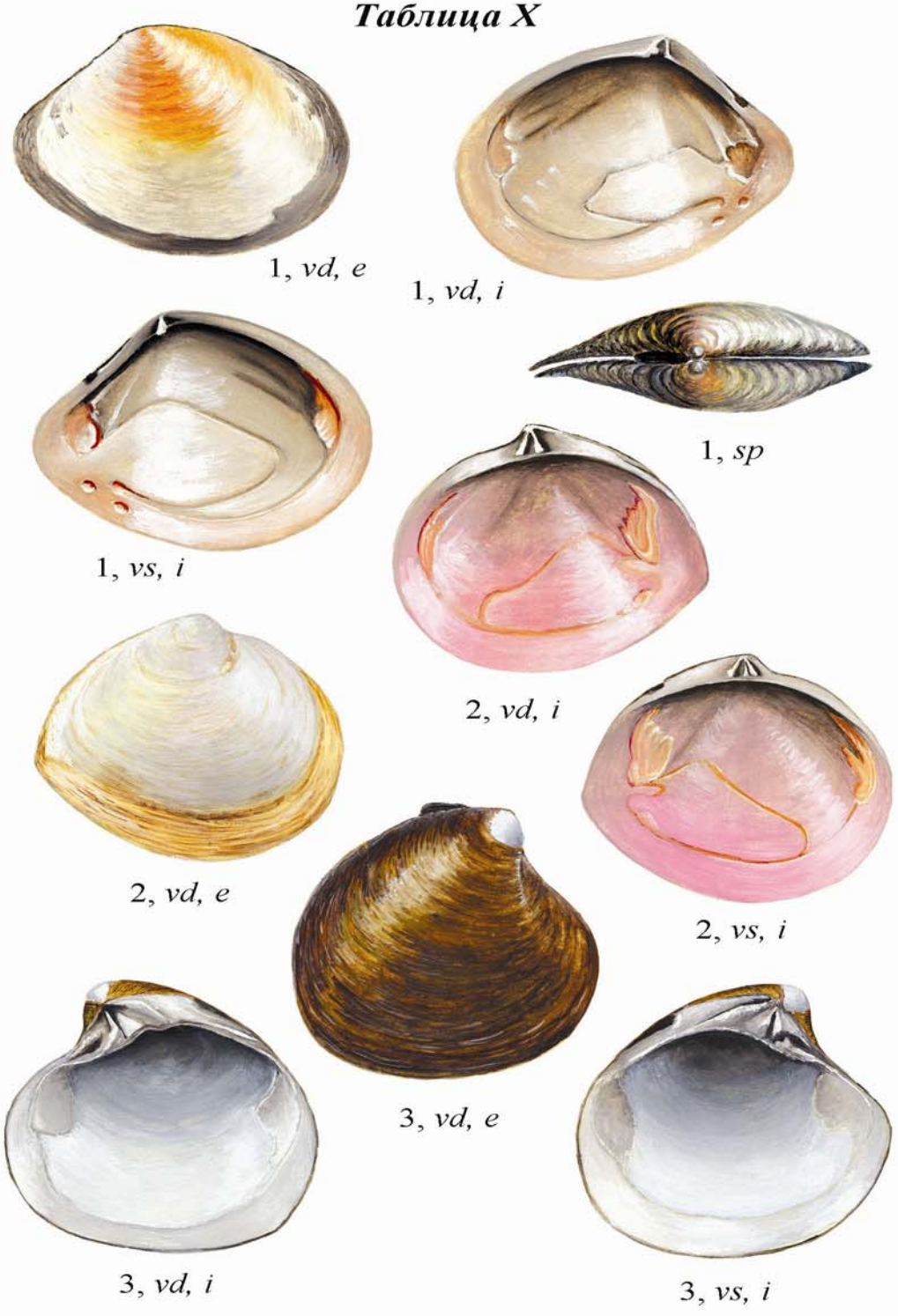
1 – Thyasira gouldi; 2 – Th. equalis; 3 – Axinopsida orbiculata; 4 –Turtonia minuta

Таблица IX



1 – Montacuta maltzani; 2 – Clinocardium (Ciliatocardium) ciliatum;
3 – Serripes groenlandicus

Таблица X



1 – Macoma calcarea; 2 – Mac. balthica; 3 – Arctica islandica

Таблица XI

1, *vd, e*

1, *vd, i*

1, *ps*

1, a , *vs, sp*

1, b, *vs, sp*

1, c, *vs, sp*

1, *vs, i*

1, d, *vd, e*

1, d, *vd, i*

1 – Mya (Mya) truncata; 1, a, b, c – различные типы строения левой створки и хондрофора (different shapes of left valve and chondrophore); 1, d – форма, называемая (form referred to as) Mya (Mya) pseudoarenaria

Таблица XII

1, *vd, e*

1, *vd, i*

1, *vs, i*

1, *vs, sp*

2, *vd, e*

2, *vd, i*

1 – Mya (*Arenomya*) *arenaria; 2 – Lyonsiella abyssicola*

О Г Л А В Л Е Н И Е

ПРЕДИСЛОВИЕ 5

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Общие сведения 9
Материал по донным организмам 10
Изучение обрастаний раковин двустворчатых моллюсков 12
Гидрологический материал 12
Данные по грунтам 13

Глава 2. МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

Оценка полноты изученности фауны 16
Оценка разнообразия и степени доминирования 17
Оценка отрицательных черт фауны Белого моря 19
Обработка временны́х рядов: метод компонентной фильтрации 21
Регрессионный анализ формы раковины двустворчатых моллюсков 22
Методы математического анализа числа зубов в ктенодонтных замках 29
Список основных обозначений, используемых в этой книге 32

Глава 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОГО МОРЯ И ЕГО ИСТОРИЯ В ГОЛОЦЕНЕ

Общая характеристика Белого моря 34
Гидрологические особенности Белого моря 37
Границы Белого моря: географическая, океанографическая и фаунистическая 39
История Белого моря в голоцене 49

Глава 4. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ БЕЛОМОРСКИХ ДВУСТВОРОК И СТЕПЕНЬ ИХ ИЗУЧЕННОСТИ

История изучения беломорских двустворок 62
Степень изученности беломорских двустворок 69

Глава 5. ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ОБИЛИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Многолетняя и сезонная динамика показателей обилия в плотных поселениях двустворчатых моллюсков 81
Модель динамики показателей обилия в плотном поселении двустворчатых моллюсков 90

Глава 6. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ С ДРУГИМИ ДОННЫМИ ОРГАНИЗМАМИ

Влияние некоторых двустворчатых моллюсков на распределение сессильного бентоса 101
Макрообрастания раковин некоторых видов беломорских двустворчатых моллюсков 106

Глава 7. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Вводные замечания 122
Общая характеристика беломорских губ с порогом на входе 123
Геологическое строение ковшовых губ 125
Гидрологические особенности 126
Грунты 133
Видовой состав и вертикальное распределение двустворчатых моллюсков 136

Глава 8. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ БЕЛОГО МОРЯ
Фаунистические комплексы беломорских двустворчатых моллюсков 144
Распространение двустворчатых моллюсков в Белом море 146
Двустворчатые моллюски и факторы среды 150
Глава 9. ЗАСЕЛЕНИЕ БЕЛОГО МОРЯ ДВУСТВОРЧАТЫМИ МОЛЛЮСКАМИ В ГОЛОЦЕНЕ
Формирование фауны двустворчатых моллюсков Белого моря 157
Формирование фауны двустворчатых моллюсков ковшовых и лагунных губ 164
Отрицательные черты фауны двустворчатых моллюсков Белого моря 166
Глава 10. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ БЕЛОГО МОРЯ
О системе двустворчатых моллюсков, принятой в этой книге 172
Строение раковины двустворчатых моллюсков 173
Основные принципы описания видов беломорских двустворчатых моллюсков, применяемые в этой книге 176
Таблица для определения видов беломорских двустворчатых моллюсков по раковине ... 178
Класс BIVALVIA Linnaeus, 1758 181
ЗАКЛЮЧЕНИЕ 282
SUMMARY 290
ПРИЛОЖЕНИЕ 1
Находки двустворчатых моллюсков в Белом море 298
ПРИЛОЖЕНИЕ 2
Биоценотическое окружение беломорских двустворчатых моллюсков 305
ЛИТЕРАТУРА 331
АТЛАС БЕЛОМОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ 353

CONTENTS

PREFACE 5

Chapter 1. MATERIAL AND METHODS
General information 9
Benthic material 10
Study of fouling of living clam shells 12
Hydrological material 12
Data on bottom sediments 13

Chapter 2. MATHEMATICAL METHODS
Estimation of species number in a local fauna 16
Estimation of diversity and evenness in bottom communities 17
Species deficiency estimation 19
Time-series processing: eigenvector filtering 21
Regression analyses of the clam shells shape 22
Analyses of ctenodont hinge dentition 29
List of arbitrary notations 32

Chapter 3. MAIN GEOGRAPHICAL FEATURES OF THE WHITE SEA AND ITS HISTORY IN HOLOCENE
General characteristics of the White Sea 34
Hydrological features of the White Sea 37
Geographic, oceanographic and faunistic borders of the White Sea 39
The history of the White Sea in the Holocene 49

Chapter 4. THE HISTORY OF THE WHITE SEA BIVALVES FAUNISTIC STUDY AND ITS MODERN STATE
The history of the White Sea bivalves study 62
The modern state of the White Sea clam faunistic investigations 69

Chapter 5. DYNAMICS OF ABUNDANCE IN THE WHITE SEA BIVALVE MOLLUSKS
Long-term an seasonal dynamics of abundance in dense settlements of bivalve mollusks 81
Mathematical model of dynamics of abundance in dense settlements of bivalve mollusks 90

Chapter 6. INTERACTIONS BETWEEN BIVALVE MOLLUSKS AND SOME OTHER ORGANISMS IN BOTTOM COMMUNITIES
The influence of certain clams on the distribution of sessile benthic organisms 101
Fouling of shells in some species of living clams 106

Chapter 7. VERTICAL DISTRIBUTION OF BIVALVE MOLLUSKS
Introductory remarks 122
General description of small White Sea inlets with local depressions 123
Geological structure of small inlets with local depressions 125
Hydrological features of small inlets with local depressions 126
Sediment in small inlets with local depressions 133
Species composition and vertical distribution of the White Sea bivalve mollusks 136

Chapter 8. THE GENERAL CHARACTERISTICS OF BIVALVE FAUNA OF THE WHITE SEA
Faunistic complexes in the White Sea bivalve mollusks 144
Geographic distribution of bivalve mollusks within the White Sea 146
Bivalve mollusks and environmental factors 150
Chapter 9. INVASION OF THE WHITE SEA BY BIVALVE MOLLUSKS DURING THE HOLOCENE
The origin of the White Sea bivalve mollusks fauna 157
The origin of bivalve mollusks fauna of small inlets with local depressions 164
Species deficiency in the White Sea bivalve mollusks fauna 166
Chapter 10. TAXONOMICAL DESCRIPTION OF THE WHITE SEA CLAMS
About the bivalve mollusks system used in this book 172
The texture of clam shells 173
Main principles of description of clam shells used in this book 176
Key to the White Sea bivalve mollusks 178
Classis BIVALVIA Linnaeus, 1758 181
CONCLUSION 282
SUMMARY 290
ANNEX 1
Findings of clam species in the White Sea 298
ANNEX 2
Typical bottom communities where bivalve mollusks were found in the White Sea 305
REFERENCES 331
ATLAS OF THE WHITE SEA BIVALVE MOLLUSKS 353

Андрей Донатович Наумов

ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ БЕЛОГО МОРЯ
ОПЫТ ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Исследования фауны морей т. 59 (67)

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института РАН
План 2006 г.

Редактор *Т. А. Асанович*

Подписано к печати 10.09.2006. Формат 70×100 $^{1}/_{16}$. Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Печ. л. 23. Тираж 400 экз. Заказ № 2.

Зоологический институт РАН, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб. 1
Типография ЦСИ, 199020, ул. Циолковского, 11