

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

*На правах рукописи*

**Андрей Донатович  
НАУМОВ**

# **ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ БЕЛОГО МОРЯ**

## **Эколого-фаунистический анализ**

Специальность 03.00.08 - зоология

Автореферат диссертации на соискание  
ученой степени доктора биологических наук

Санкт-Петербург  
2004



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

*На правах рукописи*

**Андрей Донатович  
НАУМОВ**

# **ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ БЕЛОГО МОРЯ**

## **Эколого-фаунистический анализ**

Специальность 03.00.08 - зоология

Автореферат диссертации на соискание  
ученой степени доктора биологических наук

Санкт-Петербург  
2004

Работа выполнена в Зоологическом институте РАН  
на Беломорской биологической станции им. акад. О.А. Скарлато

Официальные оппоненты: доктор биологических наук Б.И. Сиренко  
доктор биологических наук Л.А. Кудерский  
доктор биологических наук А.Б. Цетлин

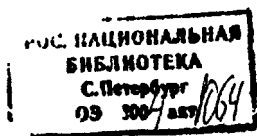
Ведущее учреждение. Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится «22» сентября 2004 г. в 14 часов на заседании Специализированного совета Д 002.223.02 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН

Автореферат разослан «19» ноября 2004 г.

Ученый секретарь  
Специализированного совета  
доктор биологических наук В.Г. Сиделева



## **Общая характеристика работы**

### **Актуальность проблемы**

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 макро-бентосных 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, их быстрый темп роста обеспечивает 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, 2001a). Практически исключительно двустворчатыми моллюсками питается гага (Перцов, Флинт, 1963). Входят они и в рацион морского зайца (Galaktionov, 2001b). Многие двустворчатые моллюски являются промежуточными хозяевами различных паразитических организмов (Galaktionov, 2001c).

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 осадко-накоплении.

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; Невеский и др., 1977).

Соотношение изотопов кислорода  $^{18}\text{O}$  и  $^{16}\text{O}$  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 (Борзенкова, 1992). Понятно, что двустворчатые моллюски широко используются при палеоклиматологических исследованиях.

Б 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 литораль-

ные 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; 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.

### ***Цель и задачи исследования***

Основная цель настоящей работы - обобщение данных по беломорским двустворчатым моллюскам, накопленных за все время их изучения. Особое внимание в настоящей работе уделяется, с одной стороны, вопросам таксономии, а с другой - ауто-, дем- и синэкологии всех видов этой группы, встречающихся в Белом море, а также их фаунистическому анализу.

Для достижения этой цели автору необходимо было решить следующие задачи:

- 1) определить, где проходит фаунистическая граница Белого моря;
- 2) уточнить с учетом этой границы фаунистический состав двустворчатых моллюсков Белого моря;
- 3) рассмотреть формирование фауны двустворчатых моллюсков Белого моря в голоцене;
- 4) выяснить, действительно ли фауна двустворчатых моллюсков Белого моря обладает отрицательными чертами, как это утверждает К. М. Дерюгин (1928), и, если да, оценить названное явление методами вариационной статистики и по возможности установить его причины;
- 5) описать для этого экологические особенности беломорских двустворчатых моллюсков на уровне видов (батиметрическое распределение и отношение к основным факторам среды), поселений (многолетняя динамика показателей

обилия) и донных сообществ (влияние двустворчатых моллюсков на распределение других бентосных организмов).

### **Научная новизна**

Настоящее обобщение представляет собой сводку по всем известным в настоящее время видам беломорских двустворчатых моллюсков, из которых один - *Yoldiella nana* - обнаружен в процессе проведения бентосных исследований силами сотрудников Беломорской биологической станции им. акад. О. А. Скарлато при личном участии автора.

На основании изучения гидрологических условий северной части Белого моря разработана схема течений Воронки, Мезенского залива и Горла; при этом рассмотрены течения не только на поверхности, но и во всей толще воды в этом районе. Выяснено, что воды Баренцева моря входят в Воронку не только с запада, но и с востока. Показано, что внутренних частей Белого моря достигает не более 15% входящих в Воронку вод Баренцева моря, а остальные, благодаря сложной циркуляции воды в северной открытой части Белого моря, выносятся обратно. На основании изучения градиентов гидрологических характеристик и смешения вод различного происхождения установлены океанографическая и фаунистическая границы Белого моря.

Методами вариационной статистики при помощи модели рассеивания бентоса, предложенной Пикколи с соавторами (Piccoli et al., 1986), показано, что ряд крупных таксономических групп, в том числе и двустворчатые моллюски, представлены в этом водоеме достоверно меньшим числом видов, чем этого следовало бы ожидать на основании теоретических предпосылок. Это заставляет с высокой степенью достоверности утверждать, что на входе в Белое море имеются барьеры, препятствующие свободному обмену фаунами между Белым и Баренцевым морями. Таким образом, известная концепция К. М. Дерюгина (1928) об *отрицательных чертах фауны Белого моря* получает надежное статистическое подтверждение.

Проведен регрессионный анализ формы раковины двустворчатых моллюсков, в основном из Белого моря, и показано его значение для таксономических построений. Показано, что сравнение коэффициентов регрессии одного линейного размера по другому

позволяет в ряде случаев различать виды, сходные по габитуальным индексам. С другой стороны, свободный член уравнения регрессии дает возможность оценить внутривидовую изменчивость. Регрессионный анализ позволяет адекватно сравнивать разновозрастные выборки, что невозможно при использовании традиционных показателей формы раковины, рассчитываемых как отношения линейных размеров.

Разработана новая модификация метода компонентной фильтрации временных рядов, позволяющая выделять временные тренды показателей обилия. С помощью автокорреляционного анализа выделенных трендов определяется наличие циклических колебаний этих показателей и их продолжительность. Значимость получаемых временных переменных оценивается по доле объясненной дисперсии.

Предложен оригинальный статистический метод оценки выравниваемости видов в сообществах по обилию (индекс олигомиксности), основанный на дисперсии иерархического ряда биомасс, и на его основании разработана схема классификации биоценозов по степени доминирования руководящих форм. Предложенный индекс отличается от других аналогичных показателей удобной областью определения, линейной зависимостью от структуры иерархического ряда биомасс в сообществе и возможностью его статистической оценки.

Разработан оригинальный и простой в использовании алгоритм определения предельного числа видов в локальной фауне и равномерности распределения видов на изучаемой акватории.

Построена математическая модель динамики обилия двустворчатых моллюсков в плотных поселениях на основе поиска демографического вектора в заданный момент времени. С помощью этой модели показано, что оседание молоди может быть функцией плотности поселения взрослых животных, а циклические колебания показателей обилия могут объясняться процессами пополнения и элиминации, и не зависеть от абиотических факторов.

Разработан метод гранулометрического анализа грунтов по объему фракций, ориентированный на задачи гидробиологии.

### **Положения, выносимые на защиту**

1. Фаунистическая граница Белого моря проходит по линии, соединяющей устье р. Поной с устьем р. Шойна. Виды, не встреченные южнее этой линии должны быть исключены из состава беломорской фауны. Пересмотренная с этих позиций фауна двустворчатых моллюсков Белого моря включает 38 видов, половина из которых в силу различных причин, в первую очередь из-за гидродинамического режима Горла, изолирована от своих основных местообитаний со времен атлантической климатической фазы.

2. Фауна двустворчатых моллюсков Белого моря статистически достоверно беднее, чем могла бы быть при отсутствии гидродинамического барьера Горла. Не будь этого барьера, беломорская фауна этих животных насчитывала бы около 85 видов.

3. На всем протяжении голоцена только дважды - в бореальную и атлантическую фазы - порог Горла оказывался существенно глубже, чем в настоящее время, что неизбежно приводило к ослаблению его сурового гидродинамического режима. На эти климатические фазы приходятся периоды наиболее интенсивного вселения в Белое море двустворчатых моллюсков.

4. Применение принципа актуализма позволяет сделать вывод, что уже с самых первых стадий развития Белого моря как морского водоема оно обладало рядом характерных для него гидрологических свойств, в частности его воды были стратифицированы по температуре и солености. Это обеспечило одновременное вселение как бореальной, так и арктической фауны уже в бореальной климатической фазе. Впоследствии, когда центральная часть моря освободилась от мертвого льда, арктическая фауна заселила глубокую часть этого водоема.

5. В Белом море имеется пять основных типов распространения двустворчатых моллюсков. Их анализ показывает, что, как правило, в этом водоеме получают преимущество виды, лишенные пелагических личинок. Доля детритофагов в фауне двустворок в Белом море выше, чем в морях Бореальной области, и ниже, чем в морях Арктической. Как то, так и другое лишний раз подтверждает мнение о том, что Белое море в целом можно охарактеризовать как водоем, переходный между этими областями.

### **Практическое значение**

Настоящая сводка может служить источником справочной информации для специалистов, работающих на Белом море, и использоваться в качестве учебного пособия для студентов старших курсов биологических факультетов университетов и педвузов. Ее можно применять и как определитель двустворчатых моллюсков Белого моря.

В процессе подготовки этой сводки автором была создана база данных «Бентос Белого моря», реализованная на алгоритмическом языке Clipper 5.0, которая не только содержит сведения о более чем восьмистах бентосных станциях, но и выдает результаты статистической обработки выбранных станций: среднюю биомассу, плотность и встречаемость видов, а также среднюю массу одного экземпляра. Вычисляются разнообразные общие характеристики сообществ (видовое богатство по Менхинку, информационное разнообразие по Шеннону и Уиверу, степень олигомиксности по Наумову), анализируется таксономический, биогеографический и трофический состав сообществ и др. Эти и другие возможности базы данных обеспечивают ее широкое применение в бентосных исследованиях Беломорской биологической станции Зоологического института РАН.

Разработанные методы анализов (гранулометрического, анализа дефицита видов в региональных фаунах, регрессионного анализа в таксономии двустворчатых моллюсков, структуры сообществ, анализа полноты изученности региональной фауны и компонентной фильтрации временных рядов) могут использоваться в работе не только малакологов, но и других специалистов по морскому бентосу.

Обнаруженные особенности водообмена между Белым Баренцевым морями необходимо учитывать при разработке природоохранных мероприятий.

Предложенная модель многолетней динамики показателей обилия двустворчатых моллюсков может применяться для прогнозирования развития поселений не только моллюсков, но и других животных со сходной жизненной стратегией. Она может использоваться при планировании работы промышленных хозяйств по выращиванию морских организмов.

Основные положения настоящей работы могут быть включены в курсы зоологии, гидробиологии, биогеографии и экологии, читаемые студентам биологических факультетов и педвузов.

### **Апробация**

Материалы диссертации неоднократно докладывались автором на различных научных совещаниях, симпозиумах и конференциях как в России, так за рубежом: на отчетных сессиях Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, 1974, 2003, 2004); на Совещании по гидробиологии и биогеографии шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана (Ленинград, 1974); на всесоюзных совещаниях по изучению моллюсков (Ленинград, 1976, 1979, 1983); на Региональных совещаниях по изучению Белого моря (Ленинград, 1982; Архангельск, 1985); на Совещании по проблемам экологии Белого моря (Соловки, 1982); на Совещании по изучению природной среды и биологических ресурсов морей и океанов (Ленинград, 1984); на Совещании по географическим проблемам изучения и освоения арктических морей (Ленинград, 1985), на Европейских симпозиумах по морской биологии (Hersonissos, Greece, 1993; Wien, Osterreich, 1994; Southampton, United Kingdom, 1995; Санкт-Петербург, Россия, 1996; Lysekil, Sverige, 1997); на Конференции по экологическому изучению беломорских организмов (Картеш, 1997, Россия); на международных рабочих совещаниях в Akvaplaniniva (Tromso, Norge, 2000) и в Академическом университете (Abo [Turku], Suomi, 2003).

Кроме того, автор выступал с докладами на тему диссертации на семинарах лаборатории морских исследований Зоологического института РАН, Беломорской биостанции того же института, а также кафедры зоологии беспозвоночных и кафедры гидробиологии и ихтиологии Санкт-Петербургского университета.

### **Структура и объем диссертации**

Рукопись объемом 550 с. состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов, приложений и списка цитированной литературы. Содержание работы изложено на 297 с. машинописного текста. Исходные данные и результаты их обобщения проиллюстрированы 263 рисунками и 64 таблицами. Приводится атлас изображений беломорских двустворчатых моллюсков. Список цитированной

литературы включает 456 наименований, из которых 181 - на иностранных языках.

## Содержание работы

### Глава 1. Материали и методы

Материалом для настоящего труда в основном послужили сборы бентоса всех четырех заливов - Кандалакшского, Онежского, Двинского и Мезенского, а также Горла и примыкающей к Терскому берегу части Бассейна. Материал собирался автором с борта судов «Картеш», «Профессор Владимир Кузнецов» и «Беломор» в 1981 - 2004 гг. Считаю своим приятным долгом принести благодарность за помощь в сборе материала коллегам - В. В. Луканину, В. В. Федякову, В. Ю. Бурякову, В. Я. Бергеру и Р. Палеруду. Все-го при моем личном участии было взято 540 бентосных станций.

Помимо указанных данных, в работу включены сведения, 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. Кроме того, ряд фактических данных был передан в мое распоряжение Е. А. Нинбургом и В. М. Хайтовым. Этот материал собирали в течение ряда лет в Илистой губе о. Горелый и в Вороньей губе (Кандалакшский залив), а также в Долгой губе Соловецкого острова. В его состав входит 267 станций. Пользуясь случаем, приношу всем названным лицам свою искреннюю благодарность.

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

Кроме того, в работу вошли данные по многолетней и сезонной динамике обилия *Macoma balthica* и *Mya arenaria*, полученные в процессе 17-летних наблюдений на литорали губ Сельдяной и Медвежьей. Объем этого материала составляет более 1500 бентосных станций. Здесь я должен особо отметить помощь В. В. Федякова и М. В. Фокина.

На глубоких местах пробы бентоса брались дночерпателем «Океан» с площадью захвата 0.25 м<sup>2</sup>, а на мелководьях - водолазным пробоотборником Е. Н. Грузова и А. Ф. Пушкина (1967) пло-

щадь захвата  $0.05 \text{ м}^2$ . На литорали сборы проводились вручную с помощью рамки  $0.025 \text{ м}^2$  или же (на песчаных и илистых грунтах) тем же самым водолазным пробоотборником.

Растения и животные из всех проб определялись до вида. Весь собранный материал просчитывался и взвешивался. После первичной обработки материала биомассы и плотности поселения всех видов приводились к  $1 \text{ м}^2$ .

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 количественные сборы автора и его коллег 1974 - 1982 гг. из различных районов Белого моря.

На бентосных станциях измерялась температура и соленость воды на стандартных горизонтах (0, 5, 10, 25, 50, 100, 200 м и придонный слой), а также температура грунта. Соленость проб воды определялась чаще всего прямо на борту судна ареометрированием.

Для уточнения схемы водообмена между Белым и Баренцевым морями использовались многочисленные данные наблюдений различных ученых (Дерюгин, 1923, 1928; Тимонов, 1925, 1929, 1947, 1950; Бабков, Голиков, 1984), материалы гидрологических серий 1961 - 1968 гг. СУГКС, а также сведения, полученные в ходе различных экспедиций ББС ЗИН РАН при участии автора. Всего было проанализировано около 500 гидрологических серий, взятых в различные сезоны года. 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.

В работе использовался оригинальный метод определения гранулометрического состава грунта, ориентированный на задачи гидробиологии. Метод учитывает не весовую, а объемную долю различных фракций. Доля валунов и камней в общем объеме грунта изучаемого биотопа определялась визуально. 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. Степень гидратации грунта определяется как отношение объема воды к объему мокрого грунта. Коэффициент сортированности грунта вычисляется как логарифмическое стандартное отклонение, нормированное его теоретически возможной максимальной величиной.

Весь материал подвергался статистической обработке. Применялись методы линейной статистики и различные приемы многомерных анализов. Пороговым значением, при котором отвергается нулевая гипотеза, во всей работе принят 95% уровень вероятности.

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) функция числа известных видов от числа взятых станций аппроксимировалась уравнением

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

где  $S$  - число видов,  $\tilde{N}$  - количество взятых станций,  $e$  - основание натуральных логарифмов,  $k'$  и  $S_{\infty}$  - коэффициенты. Очевидно, что коэффициент  $S_{\infty}$  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 и тем однороднее распределен бентос).

Для вычисления параметров приведенного уравнения предложен простой и в тоже время достаточно надежный оригинальный алгоритм расчетов. Соответствие теоретической функции фактическому материалу проверяется критерием  $\chi^2$ .

Оценка структуры биоценозов, а вместе с этим и степени доминирования лидирующих видов, проводится с помощью индекса олигомиксности (Наумов, 1991), основанного на дисперсии иерархического ряда биомасс. Индекс вычисляется по формуле

$$I_o = \frac{\sigma_B}{B} \sqrt{S},$$

где  $I_o$  - индекс олигомиксности,  $\sigma_B$  - среднее квадратичное отклонение эмпирического ряда биомасс в рассматриваемом комплексе,  $B$  - его биомасса,  $S$  - число видов в нем. Показатель  $I_o$  определен в области  $0 \leq I_o \leq 1$ , причем при  $S = 1$  он не имеет смысла.

Вопрос об отрицательных чертах беломорской фауны, поставленный еще К. М. Дерюгиным в его известной монографии «Фауна Белого моря и условия ее существования» (1928), остается важнейшим при любых фаунистических исследованиях Белого моря. Дискуссия вокруг этой проблемы не прекращается до сих пор. Однако пока не было 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. Для изучения названного явления в работе использована модель расселения фаун, предложенная Г. Пикколи, С. Сартори и Л. Франчино (Piccoli et al., 1986),

$$S = S_0 e^{-D/L},$$

где  $S$  - число видов в локальной фауне,  $S_0$  - исходное число видов в центре расселения,  $D$  - расстояние между связанными бассейнами,  $L$  - расстояние от центра расселения.

Временные ряды обрабатывались с помощью метода компонентной фильтрации (Colebrook, 1978; Ibanez, Dauvin, 1988). В работе указанный метод используется в оригинальной модификации, позволяющей выделять не только сезонные, но и многолетние тренды.

## **Глава 2. Физико-географическая характеристика Белого моря**

В главе дается краткое физико-географическое описание Белого моря и анализируются его гидрологические модели. Предпочтение отдается двуслойной модели, предложенной Н. М. Книповичем (1891, 1893, 1896, 1906) и развитой в трудах К. М. Дерюгина (1928) и В. В. Тимонова (1925, 1929, 1947, 1950). Высказывается предположение, что вертикальное распределение бентоса, объяснявшееся трехслойной моделью (Пантюлин, 1974; Беклемишев и др., 1975, 1977, 1980), связано, скорее, не с водными массами, а со структурными зонами (Степанов, 1974, 1982, 1983).

Давно замечено, что географическая граница Белого моря не совпадает с океанографической и фаунистической. Это заметил еще академик И. И. Лепехин, посетивший русский север в 60-х гг. XVIII в. Впоследствии его взгляды находили понимание у многих исследователей (Шокальский, 1917; Дерюгин 1928; Наумов, Федяков, 19916; Бабков, 1998).

Для уточнения особенностей водообмена между Белым и Баренцевым морями был проведен анализ результирующих приливно-отливного переноса воды и их направлений. Установлено, что в южную часть Горла из Двинского залива вдоль Зимнего берега входит поток опресненных вод. В дальнейшем это течение, которому в работе предлагается присвоить имя Тимонова, поворачивает к востоку возле м. Воронова и проникает в Мезенский залив. В районе м. Конушина оно распадается, по крайней мере, на три струи, две из которых участвуют в формировании вод Мезенского залива и Воронки, а третья продолжает свое движение по направлению к Канину Носу. На всем своем протяжении течение Тимонова охватывает поверхностные слои вод на глубинах до 10 - 15 м.

Полносолёные воды Баренцева моря, проникающие в Воронку, имеют двойное происхождение. Одни из них (в работе это течение предлагается назвать именем Дерюгина), двигаясь вдоль побережья Мурманска 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. Эти воды не проникают во внутренние части Белого моря.

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. Предложенная схема течений находится в хорошем соответствии с распределением термогалинных характеристик.

Очевидно, что области наиболее интенсивного перемешивания должны характеризоваться высокими значениями градиентов температуры и (или) солёности. Судя по нашим данным, такими районами для течения Тимонова оказываются участки между м. Вепревским и пос. Инцы, Мезенский залив, а также акватория между м. Конушиныш и устьем р. Шойна. Что же касается течения Дерюгина, то наибольшие градиенты наблюдаются на участках м. Городецкий- м. Данилов и устье р. Пулоньга- м. Никодимский.

Составленные балансные уравнения позволили рассчитать процентный состав вод течений на 6 разрезах. Показано, что, во-первых, воды, поступающие в Воронку с северо-востока, не участвуют в формировании течения Дерюгина; во-вторых, около 90% подсосываемых в Горло подповерхностных беломорских вод возвращается обратно с течением Дерюгина, еще не доходя до разреза Пулоньга - 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.

Сказанное дает возможность рассмотреть вопрос о гидрологических границах Белого моря. Очевидно, что при наличии реальных границ в их области должны наблюдаться максимумы градиентов температур и соленостей вдоль осей входящих и выходящих течений. Такие области вдоль оси течения Тимонова наблюдаются на участке м. Конушин - устье р. Шойна, а вдоль оси течения Дерюгина - в южной части Воронки. В этих же местах проходит соленостный фронт (Pantyulin, 2003), а воды баренцевоморского и беломорского происхождения присутствуют в равных количествах. Все это дает основания для проведения океанографической границы Белого моря именно здесь.

Хотя 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, 1987а). Заметим, что ареал этих видов, как правило, ограничен траверзом мыса Терский Орлов. Таким образом, как и следовало ожидать, биологическая граница Белого моря вполне соответствует границе океанографической. Именно она и принята в работе за истинную фаунистическую границу Белого моря.

### **Глава 3. Систематическое описание беломорских двустворчатых моллюсков**

В начале этой главы кратко рассмотрена история изучения двустворчатых моллюсков Белого моря. Показано, что, вопреки распространённому мнению, Белое море изучено в этом отношении заметно хуже, чем такие моря, как Баренцево и Карское.

На основании анализа накопления числа видов в зависимости от числа взятых станций продемонстрировано, что в Белом море можно встретить не более 2-3 новых для него видов двустворок, следовательно, фауна этого водоема в данном отношении известна приблизительно на 98%.

Показано, что соотношения размеров раковины описываются линейным законом, причем в общем случае линия регрессии не проходит через начало координат. Это приводит к тому, что традиционно используемые для описания формы раковины габитуальные индексы у многих видов обнаруживают весьма заметную возрастную динамику, поэтому в дополнение к классическим методам описания пропорций раковины предлагается использовать регрессионный анализ, причем коэффициент регрессии дает представление о форме створок, а свободный член линейного уравнения оказывается удобным показателем внутривидовой изменчивости.

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, затем - полные и стандартизованные диагнозы видов, основанные на конхиологических признаках. Указываются максимальные размеры беломорских особей и для большинства видов приводятся габитуальные индексы, а также уравнения регрессии линейных размеров.

Диагнозы сопровождаются оригинальными акварельными рисунками, выполненными автором.

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 распространения в Белом море.

Далее кратко описываются основные экологические особенности видов и их биоценотическое окружение на основе материалов автора. 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 материалов автора.

В работе используется система, 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).

#### **Список БЕЛОМОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ моллюсков**

*Leionucula bellotii* (A. Adams, 1856)

*Nuculana pernula* (Muller, 1779)

*Nuculana minuta* (Muller, 1776)

*Portlandia arctica* (Gray, 1824)

*Yoldia hyperborea* (Gould, 1841 ex Loven MS)

*Yoldiella nana* (M. Sars, 1865)

*Crenella decussata* (Montagu, 1808)

*Musculus discors* (Linnaeus, 1767)

*Musculus corrugates* (Stimpson, 1851)

*Musculus laevigatus* (Gray, 1824)

*Musculus niger* (Gray, 1824)

*Modiolus modiolus* (Linnaeus, 1758)

*Dacrydium vitreum* (Moller, 1842)

*Mytilus edulis* Linnaeus, 1758

*Chlamys islandica* (Miiller, 1776)

*Heteranomia squamula* (Linnaeus, 1767)

*Heteranomla aculeata* (Miiller, 1776)

*Lyonsia arenosa* (Moller, 1842)

*Pandora glacialis* Leach, 1819

*Thracia myopsis* Moller, 1842

*Elliptica elliptica* (Brown, 1827)

*Tridonta borealis* Schumacher, 1817

*Nicania montagui* (Dillwyn, 1817)  
*Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767)  
*Panomya arctica* (Lamarck, 1818)  
*Thyasira gouldi* (Philippi, 1845)  
*Thyasira equalis* (Verrill et Bush, 1898)  
*Axinopsida orbiculata* (G. O. Sars, 1878)  
*Turtonia minuta* (Fabricius, 1780)  
*Montacuta maltzani* Verkrutzen, 1875  
*Ciliatocardium ciliatum* (Fabricius, 1780)  
*Serripes groenlandicus* (Bruguiere, 1789)  
*Macoma calcarea* (Gmelin, 1791)  
*Macoma balthica* (Linnaeus, 1758)  
*Arctica islandica* (Linnaeus, 1767)  
*Mya (Mya) truncata* Linnaeus. 1758  
*Mya (Arenomya) arenaria* Linnaeus, 1767  
*Lyonsiella abyssicola* (G. O. Sars, 1872 ex M. Sars MS)

#### **Глава 4. Особенности динамики обилия двустворчатых моллюсков**

У тех видов двустворчатых моллюсков, которые образуют плотные поселения, часто наблюдается циклические изменения плотности и биомассы (Луканин и др., 1986а, б, 1989, 1990; Луканин, 1990; Герасимова, 2001). Помимо этого, наблюдается и периодичность в оседании молоди (Луканин и др., 1986а, 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 сильно уступают старшим возрастам (Comely, 1978; Brown, Seed, 1978; Максимович, 1985а, б; Луканин и др., 1986а, б, 1889, 1990; Луканин, 1990; Brey et al., 1990; Максимович и др., 1991, Maximovich, Guerassimova, 2003; Anwar et al., 1990; Jensen, 1992; Хаитов, Николаева, 1999; Герасимова, 2001 и др.). Есть основания предполагать, что это связано с тем, что взрослые моллюски тем или иным способом препятствуют пополнению поселения (Woodin, 1976; Луканин и др., 1986а, б, 1989, 1990; Andre, Rosenberg, 1991; Jensen, 1992; Andre et al., 1993),

Собранный автором материал позволяет проследить многолетнюю и сезонную динамику показателей обилия двух видов двустворчатых моллюсков - *Macoma balthica* и *Mya arenaria* - на двух участках литорали вблизи Беломорской биостанции ЗИН РАН. В течение всего времени наблюдений (17 лет) биомасса *Macoma balthica* в обеих точках увеличивалась. Сезонный тренд плотности поселения надежно выявляется лишь в одной из них. Помимо этого отмечены циклические колебания плотности с периодом в 3-4 года.

Многолетний тренд биомассы *Mya arenaria*, обнаруженный в одном из поселений, можно трактовать как циклический продолжительностью не менее двух десятков лет; на второй точке закономерной динамики биомассы не обнаружено. Сезонный тренд выявляется довольно уверенно, так же как и короткий цикл, обладающий приблизительно трехлетней периодичностью. Кроме того, отмечены аналогичные циклические колебания плотности поселения.

Обнаруженную динамику не удастся связать с изменениями основных климатических факторов.

Для проверки гипотезы о том, что взрослые моллюски могут препятствовать оседанию молодежи, была построена математическая модель развития плотного поселения двустворчатых моллюсков. Работа модели основана на поиске демографического вектора в произвольный момент времени на основе переходной матрицы Лесли. Для описания дифференциальной смертности последовательных возрастных когорт предложена функция

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

где  $P$  - вероятность дожить до следующего возраста  $t$ ,  $M_j$  - детская смертность,  $M_t$  - смертность за счет случайных причин,  $\mu$  - коэффициент ежегодного снижения детской смертности,  $\lambda$  - коэффициент удельного прироста случайной смертности,  $e$  - основание натуральных логарифмов.

Функция достаточно гибка и удобна. Она базируется на обоснованных биологических допущениях, и ее параметры имеют биологическое объяснение.

Для оценки влияния взрослых моллюсков на оседание спата в модели используется функция

$$N_t = N - cB_{ad}^f,$$

где  $N$  - максимально возможное для данного биотопа количество спата,  $N_t \leq N$  - количество спата, способное осесть в данном поселении в момент времени  $t$ ,  $B_{ad}$  - биомасса взрослых особей в поселении,  $c$  и  $f$  - коэффициенты. Одна из немногих попыток установить, влияет ли поселение взрослых моллюсков на оседание молодежи, предпринятая П. Мёллером (Moller, 1986), дает основания предполагать, что рассматриваемая зависимость близка к линейной, т.е.  $f = 1$ . При этом условии коэффициент  $c$  показывает, какому количеству личинок препятствует осесть 1 г биомассы взрослых. Рост линейных размеров в модели описывается уравнением Л. фон Берталанффи (Bertalanffy, 1957, 1960), а для определения массы моллюсков в момент используется уравнение аллометрического роста (Huxley, 1932).

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.

Исследование модели показало, что она может описывать как стабильные поселения, в которых показатели обилия моллюсков не изменяются со временем, так и поселения, характеризующиеся различными видами циклических изменений этих показателей.

Для проверки работы построенной модели на примере *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Macoma balthica* и *Mya arenaria* были использованы как материалы автора, так и данные, почерпнутые из литературы. В результате проверки получена динамика, близкая к той, что наблюдается в природе. Сгенерированные моделью плотные поселения названных видов находятся в хорошем соответствии с эмпирическими данными.

Таким образом, модель дает основание считать, что циклические изменения показателей обилия двустворчатых моллюсков в плотных поселениях не обязательно должны зависеть от условий среды и что зависящие от плотности поселения факторы, препятствующие оседанию молодежи, могут вызывать автоциклические колебания этих показателей. В природе на подобный процесс накладывается действие различных биотических и абиотических воздействий, так что строгость циклов неминуемо должна нарушаться.

## **Глава 5. Некоторые аспекты биоценологических отношений двустворчатых моллюсков с другими донными организмами**

Влияние двустворчатых моллюсков на других обитателей морского дна рассматривалось на материале из 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. Судя по результатам дисперсионного анализа, значения биомасс исследованных групп обрастателей в донных биоценозах Онежского залива существенно зависят от присутствия в том или ином месте моллюсков-субстратов. Обилие той или иной группы обрастателей по большей части достоверно зависит от присутствия лишь одного из видов моллюсков.

Наиболее часто в составе обрастания раковин *Mytilus edulis* 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*. Аналогичные обрастания наблюдаются и для *Chlamys islandica*. Встречаемость всех организмов-обитателей, за исключением видов рода *Spirorbis*, на нижней створке гребешка заметно ниже, чем на верхней. *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.

Большинство групп обрастателей поселяется 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.

Специфика обрастания моллюсков, по-видимому, объясняется целым комплексом причин: скульптурой поверхности и ориентаций створок в пространстве, экологическими особенностями отдельных видов и т. п. Для оценки силы влияния указанных причин был проведен дисперсионный анализ встречаемости седвaziонтов на разных моллюсках. Воздействие характера субстрата, времени его существования и их совместное влияние во всех случаях оказались достоверными, причем ведущая роль обычно принадлежит длине раковины.

Развитие обрастаний на створках двустворчатых моллюсков можно считать сукцессионным процессом. При этом смена руководящих форм со временем наблюдается только на раковинах *Chlamys islandicus*.

В первую очередь на раковинах моллюсков поселяются усонogie раки, причем на *Mytilus edulis* это - виды рода *Balanus*, а на *Modiolus modiolus* и *Elliptica elliptica* - *Verrucastroemia*. На следующем этапе к усоногим ракообразным присоединяются различные виды мшанок. Из названных трех видов моллюсков *Modiolus modiolus* обладает наиболее богатой и разнообразной фауной обрастателей.

Развитие обрастания *Chlamys islandica* отличается от описанного выше, причем этот процесс протекает неодинаково на верхней и нижней створках. К верхней створке раньше всего прикрепляются различные мшанки, а к нижней - виды рода *Spirorbis*. На верхней же створке они 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. Конечный результат сукцессии, протекающий на створках *Chlamys islandica*, весьма напоминает ситуацию, складывающуюся на других видах с самого начала, а именно: ведущую роль играют усонogie раки, причем в процессе развития обрастания не раз происходит смена руководящих форм.

В течение всего времени жизни моллюсков число видов, обитающих на их раковинах, непрерывно увеличивается. 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, 19856).

Влияние длины раковины и видовой принадлежности животных-субстратов на численность или проективное покрытие обрастателей для всех четырех видов оказывается достоверным. Значимо и совместное воздействие названных факторов, что говорит о надежности отличий в ходе развития обрастаний отдельных моллюсков.

Чаше всего динамика интенсивности обрастания моллюсков отдельными группами седентарных животных 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 гребешков описывается S-образной кривой. Наконец, численность *Chitinopoma fabricii* и проективное покрытие губками верхней створки *Chlamys islandica* имеют четко выраженный максимум при средних размерах раковины.

В динамике обрастания *Chitinopoma fabricii* верхней и нижней створок гребешков наблюдаются резкие различия. Если на нижней из них численность этих полихет непрерывно возрастает, то на верхней она имеет максимум по достижении моллюском около половины дефинитивной длины. В точности такая же закономерность наблюдается и в динамике обилия видов рода *Spirorbis*. Возможно, такое развитие поселений в подобном биоценоотическом 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* селятся одними из первых, поселения серпулид не получают сколько-нибудь значительного развития.

Полученные результаты позволяют сделать вывод, что развитие обрастаний на створках раковин крупных двустворчатых мол-

люсков является закономерным процессом, протекающим под влиянием определенных условий.

## **Глава 6. История формирования Белого моря**

Современные фауна и флора Белого моря колонизировали этот водоем в голоцене во время последних стадий Валдайского оледенения и после его окончания. В конце аллерёда подпружные озера на месте современного Белого моря получили соединение с Баренцевым морем и начали осолоняться (Лаврова, 1947; Квасов, 1975), а Беломорская лопасть ледника превратилась в поле мертвого льда, заполнявшее практически всю центральную котловину (Бискэ, 1959; Квасов, 1975; Невесский и др., 1977). Важно отметить, что единственным каналом, по которому Белое море могло заселяться морской фауной, было Горло.

В осадках молодого дриаса обнаруживаются раковины *Portlandia aestuariorum* (Невесский и др., 1977). На основании данных, взятых из литературы (Арманд, Самсонова, 1969; Кошечкин, 1979), можно рассчитать, что глубина порога Горла в это время составляла около 80 м. Следовательно, интенсивность течений в Горле была тогда ниже, чем в современную эпоху. Течение Дерюгина несло холодную и соленую баренцевоморскую воду, которая, втекая в Белое море, сразу вступала в контакт с пресной талой водой и должна была вытеснять ее наверх как менее плотную. Таким образом, надо полагать, что уже с самого начала своего существования Белое море было двуслойным: на поверхности его располагался слой несколько осолоненной воды, в то время как на глубине присутствовали слегка опресненные и холодные воды. В пользу выдвинутой гипотезы свидетельствует современное распространение эстуарного комплекса ракообразных.

Во время пребореальной климатической фазы в Белое море вселились *Mytilus edulis* и *Portlandia arctica* (Говберг, 1970; Невесский и др., 1977). Следовательно, глубинные воды уже тогда имели соленость не менее 28‰ и в течение круглого года не прогревались до температуры, сколько-нибудь значительно превышающей 0°C, а воды Горла были стратифицированы по температуре и солености.

К концу бореальной климатической фазы всплыло и растаяло поле мертвого льда в центре моря (Невесский и др., 1977). В этот

период Белое море было колонизировано, по крайней мере, пятью видами двустворчатых моллюсков.

Атлантическая климатическая фаза была периодом климатического или температурного оптимума (Лебедева, 1969; Климанов, Елина, 1984; Борзенкова, 1992), однако глубинные воды должны были оставаться круглый год крайне холодными, иначе арктическая фауна не смогла бы пережить это время. Во время этой фазы в Белое море вселилось 11 видов двустворок.

Пять тысяч лет назад с началом суббореальной климатической фазы на севере Европы наступило резкое похолодание. Находки двустворчатых моллюсков в осадках этого времени немногочисленны (Невесский и др., 1977).

В отложениях современной нам субатлантической климатической фазы появляется еще 6 видов *Bivalvia* (Невесский и др., 1977; Говберг, 1968, 1970).

Процесс заселения Белого моря двустворчатыми моллюсками шел в два основных этапа, из которых первый приходится на бореаль, а второй - на атлантику, причем наибольшая интенсивность заселения моря новыми видами приходится на вторую климатическую фазу. Этому должно было способствовать то обстоятельство, что, как в бореали, так и в атлантике, порог Горла был ниже современного, так что гидрологический режим этого пролива был 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.

Говоря о фауне Белого моря, К. М. Дерюгин (1928) отметил некоторый дефицит видов по сравнению в Беренцевом море, который он назвал *отрицательными чертами фауны*. Он объяснял их изолирующей ролью гидродинамического режима Горла. Названная гипотеза была проверена автором с помощью модели Пикколи-Сартори. Падение числа видов вдоль основного пути расселения удовлетворительно описывается этой моделью (Gontar, Naumov, 1994; Naumov, Gontar, 1997; Наумов Гонтарь, 2004), при этом двустворчатые моллюски представлены в Белом море достоверно меньшим количеством видов, чем это предсказывает теория. Дефицит видов этой группы составляет около 40%. Скорее всего.

следует согласиться с мнением К. М. Дерюгина об изолирующей роли жесткого гидродинамического режима Горла.

### **Глава 7. Особенности распространения двусторчатых моллюсков в ковшовых и лагунных губах**

В Белом море нередко узкие длинные губы фиордового типа с порогом и широкие, относительно глубокие лагуны с узким и мелким входом. Первые из них по установившейся традиции принято называть *ковшовыми*, а вторые - *лагунными* (Гурвич, 1934; Гурвич, Соколова, 1939). По этой классификации 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. Некоторые из таких губ изучены довольно подробно (Книпович, 1893; Ливанов, 1911; Чуднов, 1926; Наумов, 1979; Наумов, Ошурков, 1982; Наумов и др., 1986, 1995; Naumov, Fedyakov, 2000a; Федяков, 1986; Нинбург, 1990). Во многих из таких губ арктическая фауна поднимается на не свойственные ей в норме глубины. Причину этого следует искать в особенностях их гидрологического режима. Так, если в Бассейне на глубине 20 м летом температура около 8°, а соленость - 25‰, то в ковшовых губах на той же глубине - соответственно около 0° и 29‰ (Соколова, 1934; Наумов др., 1986; Нинбург, 1990). Воды таких губ стратифицированы по температуре и солености (Наумов, 1979; Наумов др., 1986). Отсутствие сероводородного заражения в губах с арктическим режимом заставляет предполагать, что глубинные слои воды в их котловинах обновляются за счет процессов зимнего водообмена, как это имеет место для вод Бассейна (Тимонов, 1929, 1947, 1950). Таким образом, 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 истории инвазии моря современной фауной в голоцене.

Почти повсюду в ковшовых и лагунных губах на литорали главенствует *Mytilus edulis*, а в сублиторальном комплексе основным видом оказывается *Serripes groenlandicus* (Наумов, Ошурков, 1982; Наумов и др., 1986) или *Elliptica elliptica* и *Hiattella arctica* (Наумов и др., 1986). Ниже слоя градиентов гидрологических харак-

теристик так же, как и в Кандалакшском желобе, наибольшей биомассой из двустворчатых моллюсков обладает *Portlandia arctica*. Сообщество, переходное к высокоарктическому, в Бассейне в качестве субдоминантной формы включает в себя *Nuculana pernula*, которая ковшовых и лагунных губах, заменяется другим детритофагом - *Macoma calcarea*.

Кроме общей зональности фауны, названные губы напоминают Белое море как таковое и тем, что обладают достаточно ярко выраженными отрицательными фаунистическими чертами. Не исключено, что причиной дефицита видов могут быть гидродинамические условия входного порога, как это имеет место в Горле.

Формирование фауны ковшовых и лагунных губ в голоцене шло по тому же сценарию, что и становление фауны Белого моря в целом. Важно отметить, что эти губы служили исходным местообитанием *Portlandia arctica*, а в Бассейн этот вид проник уже в атлантическое время после разрушения поля мертвого льда в центре моря.

### **Глава 5. Общая характеристика фауны двустворчатых моллюсков**

Среди беломорских двустворчатых моллюсков по числу видов преобладают бореально-арктические формы: их 79%. Бореальные формы представлены 18, а арктические - 3%. При этом на разных глубинах пропорциональное соотношение видов различной биогеографической принадлежности может отличаться.

В Белом море имеется три фаунистические зоны, между которыми располагаются промежуточные области. Верхняя зона отвечает литорали и самым верхним отделам сублиторали. Следующий за ней пояс - переходный ко второй фаунистической зоне. Он отвечает в целом области фитали. На этих глубинах число как бореальных, так и бореально-арктических видов достигает 50% (Федяков, 1980), т.е. происходит смена биогеографического состава фауны. 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.

В пределах второго промежуточного пояса также происходит смена биогеографического состава фауны, и в следующей фауни-

стамеской, 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). Литораль населяют в основном бореальные формы, верхнюю сублитораль - бореально-арктические, в псевдобатии - арктические. В промежуточных поясах происходит смена преобладающих группировок. Сходная вертикальная зональность была получена и на основе анализа зависимости числа видов бентоса от глубины (Naumov, 2001).

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.

В пределах Белого моря выделено шесть районов, отличающихся друг от друга по видовому составу двустворчатых моллюсков:

1) северная часть моря; 2) северная часть Онежского залива (эти два района весьма схожи между собой); 3) южная часть Онежского залива; 4) мелководные области вдоль Терского, Кандалакшского и Карельского берегов; 5) побережье Двинского залива; 6) Кандалакшский желоб.

Беломорские двустворчатые моллюски обладают пятью типами географического распространения. Эти типы в работе несколько условно названы *ареалами*. Моллюски, имеющие ареалы первого типа, встречаются преимущественно в Горле, на мелководьях вдоль Терского, Кандалакшского и Карельского берегов, а также в северной части Онежского залива.

Моллюски, обладающие ареалами второго типа, встречаются преимущественно на мелководьях вдоль Терского, Кандалакшского и Карельского берегов, а также в северной части Онежского и в Двинском заливе. Ареалы третьего типа охватывают все мелководные области, кроме Горла.

Ареалы четвертого типа захватывают практически все море, за исключением Горла, Мезенского залива и южной части Онежского.

Ареалы пятого типа охватывают всю акваторию Белого моря.

При этом важно отметить, что в целом в Белом море виды, лишённые пелагических личинок, имеют более широкую область распространения.

В Горле с его быстрыми течениями не накапливаются тонкодисперсные фракции, необходимые для питания собирающих детритофагов. В результате из восьми видов двустворок этой трофической группы, встречающихся в Белом море, в Горле обнаружен только один, что указывает на то, что в геологическом прошлом условия в этом проливе были иными. Со времени окончания атлантической фазы, когда порог Горла был на 40 м глубже, чем сейчас [рассчитано по данным Б. И. Кошечкина (1979), А. Д. Арманда и Л. Я. Самсоновой (1969)], в нем установился режим, близкий к современному. Это позволяет утверждать, что большинство беломорских двустворок, питающихся детритом, изолировано от основного ареала на протяжении не менее 5 тыс. лет. Аналогичные рассуждения можно привести касательно зарывающихся в грунт сестонофагов.

Характер распространения двустворчатых моллюсков в Горле может быть объяснен геологической историей этого пролива и биологическими особенностями беломорских видов двустворок. Предложенная гипотеза объясняет трехэтапность заселения Белого моря двустворчатыми моллюсками, наличие хорошо выраженных отрицательных черт беломорской малакофауны и отмеченный Л. И. Говберг (1968, 1970) факт концентрации останков раковин двустворчатых моллюсков в двух слоях голоценовых отложений. Подтверждает эта гипотеза и мнение К. М. Дерюгина (1928) об изолирующей роли Горла.

Ранее (Наумов, Федяков, 1990) была высказана гипотеза о том, что соотношение доли видов двустворчатых моллюсков, питающихся сестоном и детритом, может служить показателем *арктичности* водоема. При этом следует учитывать то обстоятельство, что доля детритофагов в любой фауне обычно увеличивается с глубиной. Если следовать этой гипотезе, то Белое море в целом оказывается водоемом, промежуточным между бореальными и арктическими, что не противоречит сделанным ранее выводам.

В Белом море нет видов двустворчатых моллюсков, приуроченных к высоким температурам и низким соленостям, однако есть формы, способные при определенных условиях переносить значительный прогрев и заметное опреснение в течение относи-

тельно непродолжительного времени. В то же время имеются виды, приуроченные к крайне низким температурам. 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 ( $-1.5 - 1.4^{\circ}\text{C}$ ), высокой для Белого моря соленостью (29 - 30‰) и донными осадками, представленными тонкодисперсными фракциями, в основном пелитовыми илами. В этом биотопе обитает всего один фаунистический комплекс (Дерюгин, 1928; Наумов, 19766; Наумов, Федяков, 1987а, 1993; Naumov, Fedyakov, 2000а, б; Гудимов, 1994; Семенова, Наумов, 1995; Семенова и др., 1995л, б)- арктический. На меньших глубинах биотопическое разнообразие заметно выше, следовательно, и число встречающихся там видов больше. Поэтому попытки построения зависимости числа видов беломорских двустворчатых моллюсков от солености приводят к ложному утверждению, что в Белом море, в отличие от других морских водоемов, с увеличением солености число видов падает. На самом деле как в пределах boreально-арктического, так и арктического фаунистических комплексов число видов с увеличением солености растёт.

Таким образом, можно констатировать, что фауна двустворчатых моллюсков Белого моря носит двойственный характер: часть ее имеет арктическое происхождение, а часть - boreальное. 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 сес-тононофагов, 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).

## **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 гради-

ентами гидрологических характеристик. Проведенный анализ структуры вод и особенностей течений 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, 1991б). 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 обладающий своей, отличной от других морей фауной.

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* (Moller), 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).

В целом видовой состав беломорских двустворчатых моллюсков к настоящему времени, по-видимому, установлен достаточно полно. В составе их фауны насчитывается 38 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., 1986а), и дают основание ожидать нахождения 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.

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 (Odner, 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 надо 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, 1985г). Кроме того, 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, так как в ряде случаев он оказывается информативнее и позволяет непосредственно сравнивать разновозрастные выборки, поэтому в настоящей работе 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 абиотических 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., 1986а, 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 объясняется 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; Moller, 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 биоценологических 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 весной 1990 г.

В ходе исследований было показано, что биомасса видов-обратателей, по крайней мере в Онежском заливе, повышается в местах скопления *Bivalvia* (Наумов, Федяков, 1985а). Это обстоятельство может объясняться тем, что требования к окружающей среде седентарных животных аналогичны таковым исследованных моллюсков и (или) тем, что сидячие организмы привлекаются метаболитами видов-субстратов. Наконец, раковины крупных дву-

створок 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 двусторчатых моллюсков носит характер сукцессии (Наумов, Федяков, 19855, в, 1993; Наумов и др., 1986а; Наумов, 1990).

Автором описано два типа таких сукцессий. Первый из них характерен для раковин, створки которых ориентированы вертикально. Это - *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 неотличимы от того, что мы видим на ее заключительных стадиях (Наумов, Федяков, 19855, в, 1993; Наумов и др., 1986а; 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, 19855, в, 1993; Наумов и др., 1986а; Наумов, 1990).

В обоих случаях сукцессионные процессы приводят к климаксовому состоянию. В пользу этого свидетельствует сходство обрастаний раковин и камней в соответствующих биоценозах (Наумов, Федяков, 19855).

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°C, 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 исследований бентоса при непосредственном участии автора. Анализ содержащихся в ней сведений показал, что диапазон летних температур, при которых встречается большая часть видов беломорских двустворок, заключен в пределах от 0 до  $+10^{\circ}\text{C}$ , при этом по способностям переносить высокие температуры их виды можно условно разделить на три группы:

1) виды, не способные в условиях Белого моря выдержать прогрев воды выше  $+11^{\circ}\text{C}$ ;

2) виды, способные в условиях Белого моря выдерживать прогрев воды приблизительно до  $+15^{\circ}\text{C}$ ;

3) виды, способные в условиях Белого моря выдерживать прогрев воды  $+20^{\circ}\text{C}$  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 соленостей 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 имеются только в одном биотопе - в Центральном желобе на глубинах свыше 100м, если, конечно, исключить холодноводные ковшовые губы, где развиваются аналогичные условия и обитает сходная с Бассейном арктическая фауна (Наумов, 19796; Наумов, Ошурков, 1982; Наумов и др., 19866; Naumov, Fedyakov, 2000a, 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 отноше-

нии этот водоем занимает промежуточное положение между северной Атлантикой и высокой Арктикой (Федяков, Наумов, 1987; Fedyaikov, 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 *ареалами*.

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 согласно этой модели в Белом море ожидается приблизительно вдвое большее 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 статистики подтверждают реальность явления, которое

К. М. Дерюгин (1928) называл *отрицательными чертами беломорской фауны*, и дают ему количественную оценку.

Важно отметить, что из 38 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. Население таких губ, как правило, представляет собой несколько обедненную фауну Бассейна (Наумов, 19795; Наумов, Ошурков, 1982; Наумов и др., 19866; Naumov, Fedyakov, 2000a, 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 субфосильном 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; Невеский 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 начала своего существования Белое море было двухслойным, 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°C, а концу ее - на 2°C. В течение всей этой фазы порог Горла имел глубину около 70 м, как несложно рассчитать по изменению изостатического и эвстатического уровня моря, 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 (Бергер, Наумов, 2004).

## Выводы

1. Океанографическая и фаунистическая границы Белого моря проходят по S-образной линии, соединяющей устье р. Поной с устьем р. Шойна в том районе, где его воды смешиваются с баренцевоморскими в равных количествах.

2. Воды Белого моря с самых начальных этапов его становления как морского водоема были стратифицированы по температуре и солености.

3. Фауна двустворчатых моллюсков Белого моря приблизительно на 55% беднее, чем могла бы быть при условии отсутствия изолирующего гидродинамического режима Горла. К настоящему времени она известна на 98%, и ожидать сколько-нибудь значительного пополнения видового списка этой группы не приходится.

4. Виды, лишенные пелагических личинок, имеют в Белом море более широкую область распространения, чем виды, ею обладающие.

5. 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.

6. Сочетание изостатических и эвстатических изменений уровня моря привело к тому, что в голоценовое время порог Горла дважды, а именно в бореальную и атлантическую климатические фазы, бывал глубже современного. На эти фазы приходятся периоды наибольшей интенсивности заселения Белого моря двустворчатыми моллюсками.

7. Соотношение между числом видов детритофагов и сестонофагов в фауне двустворчатых моллюсков может считаться показателем степени арктичности водоема. В этом отношении Белое море оказывается промежуточным между бореальными и арктическими морями.

8. Распределение двустворчатых моллюсков в Белом море определяется в основном температурными и эдафическими условиями. Кажущее снижение числа видов в области высоких соленостей легко объясняется тем, что последние наблюдаются лишь на больших глубинах, занятых всего одним биотопом, характеризующимся крайне низкой температурой и преобладанием в составе донных осадков тонких пелитовых фракций.

9. Динамика показателей обилия двустворчатых моллюсков в плотных поселениях может быть вызвана экологическими особенностями видов и не обязательно зависит от динамики климатических факторов.

10. Сукцессионные процессы сообщества обрастания на створках раковин крупных двустворчатых моллюсков имеют два варианта развития. В первом случае изменяется лишь обилие животных-обрастателей, во втором происходит закономерная смена лидирующих форм.

## По теме диссертации опубликовано 53 работы:

- Наумов А. Д.** Адаптация беломорских *Portlandia arcica* var. *portlandica* к воде низкой солености. // *Зоол. журн.* Т. 55. № 3. 1976. С. 449-453.
- Наумов А. Д.** Влияние повышения температуры на двустворчатых моллюсков *Portlandia arcica* двух разных популяций из Белого моря. // *Биология моря.* № 2. 1977. С. 74-76.
- Наумов А. Д.** Донная фауна губы Лов (Белое море, Канда-лакшский залив) и ее особенности. // *Экология донного на-селения шельфовой зоны.* - М., 1979. С. 128-136.
- Наумов А. Д., Иоффе Б. И.** Применение статистического подхода к теории олигомеризации В. А. Догеля. // *Эволюционная мор-фология беспозвоночных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР.* Т. 109. - Л., 1983. С. 48-59.
- Наумов А. Д., Нинбург Е. А., Ростова Н. С.** Изменчивость рако-вины *Portlandia arctica* (Mollusca, Bivalvia) из Белого моря. // *Зоол. журн.* Т. 62, вып. 1. 1983. С. 45-50.
- Иоффе Б. И., Наумов А. Д.** О возможности применения соотно-шения между числом сегментов и длиной тела в систематике и филогении полихет. // **Бужинская Г. Н., Хлебович В. В.** (ред.) Многощетинковые черви. Морфология, систематика, экология. *Исслед. фауны морей.* 34(42). - Л., 1985. С. 46-51.
- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Роль некоторых видов двустворча-тых моллюсков в распределении сессильных гидробионтов в сублиторали Онежского залива Белого моря. // **Бергер В. Я., Серавин Л. Н.** (ред.) Экология обрастания в Белом море. - Л., 1985а. С 26-34.
- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Макрообрастания раковин некото-рых видов двустворчатых моллюсков в сублиторали Онежского залива Белого моря. В: **Бергер В. Я., Серавин Л. Н.** (ред.) Эко-логия обрастания в Белом море. - Л., 1985б. С. 35-43.
- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Макрообрастания раковин мидий в Белом море. // **Луканин В. В.** (ред.) Исследование мидии Бело-го моря. - Л., 1985в. С 70-77.
- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Применение регрессионного анализа в систематике двустворчатых моллюсков. // **Шмидт В. М.** (ред.) Исследование биологических систем математическими метода-ми. *Тр. Биол. научн.-исслед. ин-та* № 37. 1985г. С. 99-110.

- 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. 1986а. 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., 1986б. С. 50-63.
- 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. 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. С. 91-122.
- Наумов А. Д., Скарлато О. А., Федяков В. В. Класс Bivalvia. // Старобогатов Я. И., Наумов А. Д. (ред.) Моллюски Белого моря. *Определители по фауне СССР, издав. Зоол. ин-том АН СССР*. Вып. 151. - Л. 1987. С. 205-257.
- Наумов А. Д., Федяков В. В. Введение. // Старобогатов Я. И., Наумов А. Д. (ред.) Моллюски Белого моря. *Определители по фауне СССР, издав. Зоол. ин-том АН СССР*. Вып. 151. - Л., 1987л. С. 6-13.
- Федяков В. В., Наумов А. Д. Двустворчатые моллюски Арктики. // *Природа*. № 3. 1987. С. 49-57.
- 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.
- 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.

- 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., Федяков В. В.** Двустворчатые моллюски района Новосибирских островов. // **Голиков А. Н.** (ред.) Экосистемы Новосибирского мелководья и фауна моря Лаптевых и сопредельных вод. *Исследования фауны морей* 37(45). - Л: «Наука». **1990**. С. 385-410.
- Буряков В. Ю., Наумов А. Д.** Антропогенная катастрофа или редкое природное явление? // *Природа*. № 6. **1991**. С. 30-31.
- Наумов А. Д.** К вопросу об изучении биоценозов макробентоса Белого моря. // **Наумов А. Д., Федяков В. В.** (ред.) Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. *Тр. Зоол. ин-та*. Т. 233. -Л., **1991**. С. 127-147.
- 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.) Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. *Тр. Зоол. ин-та*. Т. 233. -Л., **1991**. С. 27-30.
- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Особенности гидрологического режима северной части Белого моря. // **Наумов А. Д., Федяков В. В.** (ред.) Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. *Тр. Зоол. ин-та*. Т. 233. -Л., **1991**. С. 13-26.
- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Вечно живое Белое море. **1993**. 336 с.
- 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. Itd., spec.* Vol. 2. **1994**. P. 153-156.
- Наумов А. Д., Федяков В. В.** Двустворчатые моллюски Восточно-Сибирского моря. // **Голиков А. Н.** (ред.) Фауна Восточно-Сибирского моря. *Исследования фауны морей* 49(57). **1994**. С. 44-68.
- 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.1.1995а**. С. 212-215.

- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В.** Общая характеристика псевдобатии. // **Бергер В. Я.** (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. 1995б. 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. 1995в. 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. 1995г. 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. 1995д. 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. 1995е. С. 239-243.
- 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. 1995. С. 245-249.
- Семенова Н. Л., Наумов А. Д.** Особенности распределения бентоса в Канда拉克шском заливе. // **Бергер В. Я.** (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. 1995. С. 220-224.
- 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. 1995а. С. 216-220.
- Семенова Н. Л., Гудимов А. В., Наумов А. Д.** Сравнение населения Бассейна и Канда拉克шского залива. // **Бергер В. Я.** (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. 1995б. С. 224-227.

- 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. **1995.** С. 245-249.
- 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.
- Hummel H., Bogaards R., Бек Т., Polishchuk L., Armiand-Trique C., Bachelet G., Desprez M., Sytrelkov P., Sukhotin A., Naumov A., Dahle S. Denisenko S., Gantsevich M., Sokoliv 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., Бек Т., Polishchuk L., Sokoliv K., Armiand-Trique C., Bachelet G., Desprez M., Naumov A., Sytrelkov 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 discontinuity in Northern Europe because of genetic adaptations in Arctic populations? // *Compar. Biochem. and Physiol.* Part A. Vol. 120. **1998.** P. 133-141.
- Naumov A. D., Fedyakov V. V.** New results on the macrobenthos of the White Sea Basin. Part 1. Macrobenthos of the White Sea deep Basin. // *Berichte zur Polarforschung* Bd. 359.2000a. 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 Polarforschung* Bd. 359.2000b. P. 72-95.
- 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-Tromso, **2001.** P. 9-20.
- 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-Tromso, **2001.** P. 41-53.

- 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.
- 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.* 299, **2003**. P. 39-50.
- Naumov A. D., Berger V. Ya., Galaktionov K. V.** Features of the White Sea ecosystems: the structure and dynamics of the benthic and pelagic communities. // *Oceanology*. Vol.43, Suppl. 1. **2003**. P. S134-S144.
- Бергер В. Я. Наумов А. Д.** 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.



Подписано к печати 12.10.04. Формату 60х84/16 2 печ. л.

Печать ризографическая. Тираж 120 экз.

Зоологический институт РАН. Санкт-Петербург, 199034. Университетская наб.. 1.

226590