

**АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ**

В. В. Федяков

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ
РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ
БЕЛОГО МОРЯ**

ЛЕНИНГРАД

1986



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

В. В. Федяков

ЗАКОНОМЕРНОСТИ
РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ
БЕЛОГО МОРЯ

ЛЕНИНГРАД

1986

USSR ACADEMY OF SCIENCES

ZOOLOGICAL INSTITUTE

V. V. FEDYAKOV

WHITE SEA'S MOLLUSCS. OBJECTIVE LAWS OF DISTRIBUTION

Главный редактор

директор Зоологического института АН СССР

О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

*А. П. Андрияшев, Г. Н. Бужинская, В. М. Колтун, А. В. Неелов,
С. Д. Степаньянц, П. В. Ушаков, В. В. Хлебович*

Рецензенты:

В. Я. Бергер, Н. В. Максимович

УДК 594.1+594.3(268.42)

В монографии на основе анализа более чем 4 тысяч проб определены основные закономерности распределения моллюсков Белого моря. Проведено биогеографическое районирование Белого моря, показана вертикальная зональность малакофауны, приведена количественная оценка влияния факторов среды на распределение моллюсков. Рассматриваются вопросы адаптивного морфогенеза и генезиса фауны моллюсков Белого моря.

Э 200150100—11
055(02)3—86 Без объявления

© Зоологический институт АН СССР, 1986

Решение проблемы рационального и, вместе с тем, наиболее полного использования биологических ресурсов на шельфах наших морей немыслимо без точных и глубоких знаний о составе, распределении и истории формирования фауны того или иного района. Вполне понятно, что особое внимание при этом уделяется массовым фоновобразующим группам бентоса, изучение которых позволяет прогнозировать поведение более редких форм, менее доступных для исследования.

Моллюски — одна из наиболее широко распространенных, богатых по количеству видов, численности и биомассе групп морских животных. Во многих донных биоценозах руководящая роль принадлежит именно моллюскам. Отдельные представители этого типа способны образовывать сплошные поселения (банки) с чрезвычайно высокими биомассами. Трудно переоценить роль таких скоплений не только в формировании биологического фона, но и в определении темпов осадкообразования в морских экосистемах.

Массовость, доступность, относительная эврибионтность моллюсков делают их одним из самых удобных объектов исследований не только для фаунистов и морских гидробиологов, но и для физиологов, цитологов и специалистов по другим биологическим дисциплинам. Данные по экологии современных моллюсков представляют большой интерес для палеонтологов. Хорошо сохраняющиеся в донных отложениях раковины делают эту группу животных руководящей в биостратиграфических исследованиях, необходимых при поисках нефти и других полезных ископаемых.

Широта приспособляемости моллюсков к изменениям внешних факторов чрезвычайно велика. В то же время их распределение отражает биологическую специфику водоема, а относительно стенобионтные виды могут служить в качестве индикаторов состояния окружающей среды.

Несомненна значимость моллюсков для народного хозяйства. Целый ряд крупных форм этого типа может употребляться в пищу или на приготовление кормов. В настоящее время учеными разных стран накоплен большой опыт по искусственному разведению и выращиванию отдельных видов двустворчатых моллюсков. Кроме того, представители этой группы бентоса входят в рацион некоторых промысловых рыб, птиц и хищных донных животных, представляя собой необходимое звено пищевых цепей экосистем.

Изучение моллюсков Белого моря имеет особый интерес. Интенсификация промысла в конце прошлого — начале текущего столетия, не подкрепленная материалами экологических исследований, привела к истощению запасов как рыб, так и морского зверя в этом водоеме. В связи с этим в основу проекта «Белое море», включенного Государственным комитетом по науке и технике СССР в число важнейших работ, положена программа «Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря».

Белое море — уникальнейший водоем с чрезвычайно разнообразными условиями среды. Отдельные районы моря имеют весьма своеобразные гидрологические режимы: Воронка с почти нормальной океанической соленостью и термическими условиями, свойственными соседнему Баренцеву морю; Мезенский залив с мощными приливно-отливными течениями и своеобразной динамикой грунтов; Горло со своим «речным» режимом и постоянными гомотермией и гомогалинностью; Бассейн с резко выраженной стратификацией вод; Канда-лакшский залив со сложным рельефом и обширными мелководьями; Двинский залив с поразительно низкими температурами на небольших глубинах и, наконец, Онежский залив, вся толща вод которого в летний период прогревается до 10 и более градусов. Такое разнообразие условий окружающей среды существенно облегчает изучение экологии моллюсков, позволяя сравнивать состояние их поселений в разных районах относительно небольшой территории, не прибегая к постановке специальных экспериментов.

Затрудненный своеобразным «речным» режимом Горла обмен генетической информацией между популяциями моллюсков Баренцева и внутренних районов Белого моря, наряду с двуслойным характером гидрологической структуры последнего, заметно повышают значимость и эффективность исследования процессов адаптивного морфогенеза.

Очевидная важность изучения моллюсков Белого моря вызвала появление многочисленных публикаций, посвященных в основном либо экологии отдельных видов, либо составу фауны отдельных районов. Несмотря на обилие такого рода работ, до сих пор еще нет исследования, обобщающего наши представления о фауне и экологии этой важной группы бентоса Белого моря.

В предлагаемой работе приведены сведения о некоторых чертах экологии моллюсков, показаны основные закономерности в распределении этих животных и особенности адаптивного морфогенеза в условиях Белого моря.

Пользуясь случаем автор выражает свою искреннюю признательность руководству и сотрудникам Беломорской биологической станции Зоологического института, командам научно-исследовательских судов «Картеш», «Ладога» и «Онега» за оказанную помощь при проведении полевых работ, а также О. А. Скарлато, А. Н. Голикову, Я. И. Старобогатову, В. И. Гуревичу, Н. С. Ростовской, Е. А. Нинбургу, С. Ф. Колодяжному, В. В. Луканину, А. Д. Наумову за ценные замечания, сделанные в процессе написания отдельных глав.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ БЕЛОГО МОРЯ

История изучения фауны Белого моря насчитывает без малого 150 лет. В 1837 г. по пути на Новую Землю академик К. Бэр посетил Двинский залив, Терский берег и район Трех Островов. Природу этого края он назвал «царством мхов и лишайников» (Ваг, 1838). С этого момента начинается первый период исследования Белого моря — период знакомства с фауной. В 40-х годах прошлого столетия, также проездом, Белое море посетил видный малаколог А. Ф. Миддендорф.

Организованное в 1868 г. Санкт-Петербургское общество естествоиспытателей положило начало систематическому изучению природы Севера, в том числе и Белого моря. На средства общества были организованы экспедиции с участием Ф. Ф. Яржинского в 1869 г., Н. П. Вагнера в 1876, 1877 и 1880 гг., С. М. Герценштейна в 1880 г. В 1882 г. начала свою работу Соловецкая биологическая станция. В это время здесь работали такие видные ученые, как Н. М. Книпович, Н. А. Ливанов, А. К. Линко, М. Н. Римский-Корсаков, К. К. Сент-Илер, В. В. Шимкевич и многие другие. Среди многочисленных трудов, опубликованных в результате этого длительного и плодотворного периода деятельности Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей на Белом море, следует отметить работы А. А. Иностранцева (1871, 1872), Н. П. Вагнера (1885), В. М. Шимкевича (1889), Н. М. Книповича (1891, 1893, 1897), А. А. Бялыницкого-Бирули (1896, 1898). В этих трудах заложена основа наших знаний по фауне Белого моря. Выводы А. А. Иностранцева (1872) о геологическом прошлом водоема и Н. М. Книповича (1891, 1897) о его гидрологической структуре до сих пор являются исходными пунктами отправления почти для всех современных исследований. Особо следует остановиться на работе С. М. Герценштейна (1885), в которой впервые приводится более или менее подробный список видов моллюсков Белого моря, в том числе и ископаемых, обнаруженных в межстадиальных отложениях некоторых районов беломорского побережья.

К сожалению, после нескольких лет существования Соловецкая биологическая станция на Белом море была ликвидирована. Это вызвало резкое сокращение числа печатных работ, посвященных данному региону Полярного бассейна.

Следующий этап изучения фауны Белого моря начался лишь в 1921 г. экспедициями плавучего Морского научного института. В это время появляются новые биологические станции, расположенные главным образом в Кандалакшском заливе. В результате работ различных учреждений и исследователей в 20—30-е годы наши знания пополнились сведениями о биоценотическом окружении моллюсков. Впервые была предпринята попытка количественного учета донной фауны Белого моря (Зенкевич, 1927). Среди

работ тех лет можно отметить труды Г. С. Гурвич (1934), М. С. Идельсона (1934), Е. Ф. Гурьяновой (1948а, б), З. И. Кобяковой (1948) и других. Особо следует выделить монографию К. М. Дерюгина (1928), ставшую настольной книгой всех исследователей Белого моря. В это же время появляются работы, посвященные непосредственно фауне моллюсков (Дерюгин, Гурьянова, 1926).

В конце 40-х годов начинает развиваться иное направление изучения малакофауны Белого моря. Преимущественно анатомические исследования первого этапа уступили место эколого-физиологическим. Широко развернулись работы по изучению экологии ряда морских беспозвоночных, в том числе и моллюсков (Кузнецов, 1947, 1948а, б, в; Паленичко, 1947, 1948; Матвеева, 1948; Турпаева, 1948).

В последующие годы были проведены целые серии исследований, касающихся вопросов экологической физиологии, размножения, личиночного развития, питания и других аспектов экологии моллюсков (Милославская, 1952, 1955; Матвеева, 1955а, б; 1965, 1974; Беляев, 1957; Милейковский, 1958, 1960, 1962; Зацепин, Филатова, 1961; Рубинчик, 1962; Бескупская, 1963; Русанова, 1963, 1966; Бубнова, 1971, 1972, 1976; Сидоров, 1971; Агарова, 1973; Наумов, 1974, 1976а, б, в; Кауфман, 1976, 1977; Матвеева, Максимович, 1977; Бергер, 1980; Наумов, Федяков, 1985а, б; и др.). Начинают развиваться исследования в области роста моллюсков, необходимые для выяснения биоэнергетических характеристик биоценозов (Кузнецов, 1946; Савилов, 1953, 1954; Семенова, 1970; Садыхова, 1974; Денисенко, 1982; и др.). Продолжается изучение запасов и распределения представителей этой группы животных (Филатова, 1951, 1957; Кудерский, 1961, 1962; Дорош, 1963; Соколова, 1963; Никольский, 1966; Семенова, 1974; и др.).

Начиная с 1967 г. на Белом море стали проводиться комплексные исследования фауны, включающие изучение как экологии отдельных видов, так и их биоценологических связей. В это время появляются работы, характеризующие биоэнергетику биоценозов и отдельных популяций животных (Голиков, 1975; Голиков и др., 1978, 1982; Максимович, 1978а, б, 1980). Объединенными усилиями Зоологического института АН СССР, Беломорской биологической станции Московского государственного университета и других учреждений впервые со времен К. М. Дерюгина была проведена подробная бентосная съемка внутренних районов Белого моря (Семенова, 1982; Наумов, Луканин, Ошурков, Федяков, 1982; Наумов, Луканин, Федяков, 1982; Луканин и др., 1982; Федяков, 1982; Федяков и др., 1982; Голиков и др., 1983).

Работы многих исследователей в последнее время направлены на изучение перспективных промысловых моллюсков (Кунин, Сиренко, 1976; Луканин, Гурина, 1977; Денисенко, 1982; Кулаковский, Кунин, 1982; Кунин, 1982; Луканин, Лангуев, 1982; Макаров, Кулаковский, 1982; Галкина, 1983; Луканин и др., 1983, 1985; и

др.). На Беломорской биологической станции ЗИН АН СССР разработана методика искусственного разведения мидий.

Обилие литературных данных может привести к ошибочному мнению о достаточно хорошей изученности Белого моря. Однако для получения полных представлений о функционировании экосистем в этом довольно сложном в геологическом и гидрологическом отношениях водоеме необходимо проделать еще очень большую работу и, в первую очередь, по исследованию закономерностей распределения массовых групп бентоса. Только наличие таких всесторонних знаний позволит правильно моделировать гидробиологические процессы в Белом море, а в дальнейшем и в других районах Мирового океана.

КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОГО МОРЯ

Белое море — сравнительно небольшой по площади, глубоко вдающийся в материк водоем. Формальной границей с Баренцевым морем принято считать линию, соединяющую мыса Канин нос и Святой нос. К югу от нее располагается Воронка — широкая часть пролива, соединяющая Белое и Баренцево моря. С востока к ней примыкает Мезенский залив, а с юго-запада — Горло, являющееся узкой частью указанного пролива. Среди внутренних районов Белого моря выделяют Бассейн, Кандалакшский, Онежский и Двинский заливы (рис. 1). Как рельеф дна, так и гидрологический режим названных районов имеют свои специфические черты, заметно сказывающиеся на облик донного населения.

Рельеф дна Воронки относительно ровный. Глубины в ее северо-западных районах достигают 100 м, а в восточной части не



Рис. 1. Схема Белого моря.

1 — Кандалакшский залив; 2 — Онежский залив; 3 — Бассейн; 4 — Двинский залив;
5 — Горло; 6 — Мезенский залив; 7 — Воронка. Точками отмечены районы бентосных работ.

превышают 40 м. Относительно узкий желоб с глубинами около 80 м тянется вдоль всего восточного побережья Кольского полуострова, заходя в Горло. Большую часть дна Воронки занимают песчано-гравийные грунты. Сильные приливно-отливные течения даже на больших глубинах вызывают заметную на подводных фотографиях подвижность песчаных фракций донных осадков. Литораль Кольского полуострова в основном скалистая, Канинского — гравийно-галечная с примесью глины. Гидрологический режим характеризуется почти полным отсутствием стратификации вод и высокими (для Белого моря) соленостями. Летом на всех глубинах температура колеблется от 3 до 9° С, соленость — от 30 до 33,5‰. Зимой вся толща вод охлаждается до —1,8° С, а соленость повышается до 34‰. В восточных районах Воронки сказывается сточное течение из Мезенского залива и Горла. Температура на поверхности здесь может достигать 10°, а соленость понижена до 27—30‰.

Мелководный (до 40 м) Мезенский залив характеризуется чрезвычайно сильными приливно-отливными течениями. Высота приливов здесь 8—10 м. На большем своем протяжении литораль представлена обширными глинистыми пляжами. В сублиторали широко распространены подвижные гравийные грунты. Как и в Воронке, в Мезенском заливе нет стратификации вод. Придонная температура летом составляет в среднем 8° С. Придонная соленость на большей части акватории не превышает 28‰, а в устье р. Мезени на траверзе р. Семжи падает до 19—20‰.

Горло представляет собой сравнительно узкий желоб, причем наиболее глубокая его часть (до 140 м) прижата к западному берегу. Грунты здесь, как и в Воронке, представлены в основном подвижными песками. Этот район моря также характеризуется сильными как постоянными, так и приливно-отливными течениями (до 4 узлов) и, как следствие, гомотермией и гомогалинностью. Летние температуры во всей толще вод составляют в среднем 8° С, соленость, в зависимости от близости Воронки, — 27—30‰. Зимой температура воды около —1,6°.

Бассейн — наиболее глубоководная (преобладают глубины более 100 м) центральная часть моря, характеризующаяся сравнительно ровным рельефом дна, илистыми и глинистыми грунтами и четко выраженной летней стратификацией вод. Зимой температура всей толщи вод составляет около —1,5° С при солености 28—30‰. Таяние снега и льда весной приводит к сильному распреснению (до 10—15‰) поверхностного слоя. Летом соленость постепенно повышается до 25‰, а температура на поверхности достигает 10—15°, при этом на больших глубинах сохраняются отрицательные зимние температуры. Зона температурного скачка приходится на глубины около 35—50 м. Описанная прямая стратификация по мере охлаждения поверхностного слоя переходит осенью в неполную обратную стратификацию. Согласно данным К. М. Дерюгина (1923) вблизи Терского берега напротив устья

р. Варзуги находится «полюс тепла», где термоклин отмечается на глубине около 60—70 м.

Кандалакшский залив обладает сильно изрезанной береговой линией и сложным рельефом дна. В заливе представлены примерно в равных соотношениях все типы грунтов. Гидрологический режим сходен с таковым в Бассейне. Характерным для Кандалакшского залива является наличие большого числа небольших бухт лагунного и ковшевого типа, в миниатюре почти полностью повторяющих гидрологический режим Бассейна.

Онежский залив отделен от Бассейна порогом с глубинами около 50 м, лишь в районе Восточной Соловецкой салмы глубины достигают 100 м. В центральном и северо-западном районах залива преобладают гравийно-галечные грунты, на остальной акватории — илисто-песчаные. Гидрологический режим характеризуется полной гомотермией и гомогалинностью в летний период. Строгая стратификация вод Бассейна ощутимо сказывается только в Восточной Соловецкой салме. На остальной акватории летние температуры составляют в среднем около 9° (в куту до 14°), а соленость — 20—27‰.

Двинский залив обладает ровным рельефом дна с глубинами до 140 м. Повсеместно здесь преобладают илистые и песчаные грунты. Гидрологический режим по своему характеру близок к режиму Бассейна. Значительные различия обнаруживаются лишь в северо-восточной части залива, где термоклин в период летней стратификации вод расположен на глубине около 5—15 м («полюс холода») по данным К. М. Дерюгина (1923).

Во всей толще вод Белого моря кислородный режим вполне благоприятен для жизни животных. Это, очевидно, может достигаться только благодаря интенсивному водообмену с Баренцевым морем. В. В. Шулейкин (1925) показал, что приливно-отливные колебания летом не приносят во внутренние районы Белого моря значительных масс баренцевоморской воды. Обновление же вод рассматриваемого водоема и аэрация его глубин происходит главным образом зимой, когда холодные соленые водные массы Полярного бассейна, двигаясь вдоль Кольского побережья, стекают в центральный желоб Бассейна. Они вытесняют глубинные воды Белого моря, которые в свою очередь выталкивают вдоль Зимнего берега поверхностный распресненный слой.

Таким образом, гидрологический режим внутренних районов Белого моря и главным образом его глубинных частей определяется в первую очередь особенностями сообщения с соседним Баренцевым морем.

Основу имеющегося в нашем распоряжении материала составляют обширные коллекции Зоологического института АН СССР. За многолетнюю историю изучения Белого моря в коллекционные фонды института были переданы несколько тысяч проб моллюсков. Среди них сборы исследователей, начинавших изучение фауны Белого моря, таких как Н. П. Вагнер, Н. М. Книпович, С. А. Герценштейн, А. А. Бялыницкий-Бируля, К. К. Сент-Илер и многих других.

В коллекциях представлены моллюски из всех районов Белого моря. В то же время отметим, что степень изученности отдельных заливов далеко не одинакова. Наиболее полно исследованы Онежский и Кандалакшский заливы, в пределах которых взято около трех тысяч проб, в меньшей степени Бассейн и Двинский заливы (несколько сотен проб). Около двух сотен проб имеется из Воронки, Горла и Мезенского залива. Примерное представление об изученности отдельных районов Белого моря дает рис. 1.

К сожалению, подавляющее большинство сборов до 1967 г. носило качественный характер и не могло служить для анализа закономерностей количественного распределения моллюсков. К этому времени в Зоологическом институте насчитывалось лишь около 100 количественных проб, взятых главным образом на литорали Кандалакшского залива.

В 1967 г. Зоологическим институтом АН СССР была организована экспедиция на Белое море под руководством А. Н. Голикова, в след за которой при участии Беломорской биологической станции ЗИН АН СССР последовали планомерные исследования количественного распределения бентоса. Эта и другие экспедиции доставили значительный материал из Кандалакшского (экспедиции 1967, 1977, 1979, 1981, 1982, 1984 гг.), Онежского (1980, 1981, 1982), Двинского (1981), Мезенского (1984) заливов, Горла (1982) и Бассейна (1982, 1984).

Сборы бентоса на мелководьях проводились количественным водолазным методом гидробиологических исследований, подробно описанным А. Н. Голиковым и О. А. Скарлато (1965, 1967). На глубинах свыше 20—30 м пробы брались с помощью дночерпателя «Океан» с площадью захвата $0,25 \text{ м}^2$ и трала Сигсби.

В анализ вошли также материалы около 500 качественных (шлюпочная драга) и 100 количественных (дночерпатель Петерсена с площадью захвата $1/40 \text{ м}^2$) проб из кутовой части Кандалакшского залива, любезно предоставленные Е. А. Нинбургом.

Всего было обработано более 4 тыс. проб (из них около 500 количественных), в которых обнаружено 94 тыс. особей моллюсков, принадлежащих к 126 видам и подвидам.

В полевых условиях, при личном участии автора (автор принимал участие в работах экспедиций на Белое море 1972, 1974,

1976, 1977, 1980, 1981, 1982, 1984 гг.), собранный материал разбирался по видам. Затем подсчитывалось количество экземпляров данного вида в пробе, после подсушивания на фильтровальной бумаге определялся их прижизненный вес. В журнале наблюдений отмечались гидрологические данные, характер грунта, доминирующие по биомассе виды бентоса и список моллюсков с указанием их биомасс и плотностей поселений.

В лаборатории уточнялась видовая принадлежность особей, для чего в ряде случаев по стандартным методикам изготавливались препараты раку. Далее во всех пробах определялись размеры наиболее крупных экземпляров каждого вида. В представительных выборках измерялись все моллюски, что давало возможность оценить размерную структуру популяций (схема измерений моллюсков представлена на рис. 2).

Изменчивость формы раковины изучалась в основном на двустворчатых моллюсках. В целях выяснения отличительных особенностей беломорских особей измерялись также моллюски, собранные из других районов ареала. Всего было промерено около 5 тыс. экз. Для всех индивидов рассчитывались все возможные отношения линейных размеров (габитуальные индексы), описывающие форму раковины: удлиненность (отношение высоты к длине h/l), выпуклость по длине (отношение толщины к длине b/l), выпуклость по высоте или вздутость (b/h). Нетрудно видеть, что последний индекс в определенной степени отражает кривизну фронтального сечения створки раковины (Кафанов, 1975), которая во многих случаях оказывается видовым признаком (Логвиненко, Старобогатов, 1971).

Для каждой выборки по стандартным статистическим формулам рассчитывались средние значения, средние квадратические отклонения и ошибки средних для линейных размеров, габитуальных индексов и величины, пропорциональной объему раковины

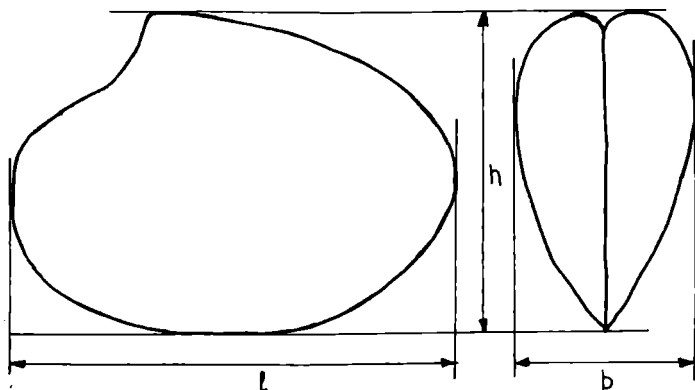


Рис. 2. Схема измерения раковин двустворчатых моллюсков.

L — длина; b — толщина, h — высота.

($l \times h \times b$). Между всеми указанными признаками определялись коэффициенты парных корреляций.

Анализ материала показал, что величина индексов формы раковины во многих случаях существенно меняется с возрастом, поэтому для таксономических целей использование габитуальных индексов возможно только с учетом их онтогенетических изменений.

У всех исследованных моллюсков связь между отдельными размерными характеристиками раковины статистически не отличается от линейной и может быть вполне удовлетворительно описана уравнением

$$Y = a + bX, \quad (1)$$

где X и Y — линейные параметры раковины, a и b — коэффициенты уравнения регрессии, определяемые по общепринятым статистическим формулам.

Из уравнения (1) следует, что возрастные изменения индекса можно выразить следующим образом:

$$Y/X = b + a/X \quad (2)$$

Очевидно, что форма раковины (габитуальный индекс) остается постоянной при увеличении размеров (параметра X), когда $a=0$. Величина a , однако, не может считаться показателем изменчивости формы раковины в постларвальном онтогенезе. Так, даже существенное отклонение a от 0 для крупных видов в отличие от мелких форм не вызывает заметных изменений индекса Y/X у взрослых особей. Нелинейный вид зависимости индексов от размеров (2) не позволяет считать и коэффициенты корреляции между этими величинами точной характеристикой степени изменения формы раковины в онтогенезе.

К таким же выводам можно прийти, аппроксимируя связь линейных параметров степенным уравнением.

Действительно, если

$$Y = aX^b, \quad (3)$$

где a — масштабный коэффициент, b — показатель аллометрии, то

$$Y/X = aX^{b-1} \quad (4)$$

и мы опять приходим к нелинейной зависимости. Согласно уравнению (4) габитуальный индекс Y/X на всем протяжении роста моллюска может оставаться постоянным и равным коэффициенту a лишь при изометрии параметров Y и X . Наиболее точными характеристиками сопряженности увеличения размеров, с одной стороны, и изменения формы раковины, с другой, оказываются коэф-

фициенты корреляций между величинами Y/X и $1/X$ для уравнения (1) или $\log Y/X$ и $\log X(Y/X \text{ и } X^{b-1})$ для уравнения (3). Значительно более сложные, чем (2) или (4), подчас не поддающиеся линеаризации функции получаются при аппроксимации роста моллюсков уравнениями Берталанфи, Гомперца и др.

Исследование адекватности применения различных уравнений в целях изучения соотношений параметров раковин не входит в задачи настоящей работы, поэтому для выяснения интенсивности возрастной динамики габитуальных индексов был проведен факторный анализ матриц парных корреляций методом главных компонент. Суть данного метода состоит в реализации модели:

$$X = a_1 F_1 + a_2 F_2 + \dots + a_k F_k, \quad (5)$$

где X — значение признака у индивида, F_i — значение некоего фактора, оказывающего влияние на исследуемые признаки, a_i — факторные нагрузки, отражающие степень зависимости признака от данного фактора и являющиеся по своей сути коэффициентами корреляции, k — число общих факторов.

При этом предполагается линейность связи признаков с факторами и некоррелированность факторов между собой. Таким образом, данный вариант факторного анализа предполагает, что вся вариация признака может быть объяснена действием общих или главных факторов (величина a_i^2 показывает долю изменчивости того или иного признака, обусловленную действием i -го фактора). Задача нахождения факторных нагрузок аналогична задаче о собственных значениях и собственных векторах симметричных матриц. Алгоритмы вычисления факторных нагрузок и значений факторов приведены в работах Г. Хармана (Harman, 1960), В. С. Пугачева (1979) и других.

Первый фактор или компонента объясняет, как правило, более 90% дисперсии линейных размеров раковины и показателя, характеризующего объем. Наиболее вероятная интерпретация этого фактора — возраст. В связи с этим нагрузки габитуальных индексов на первую компоненту следует считать показателем значимости возрастной динамики пропорций раковины.

Метод главных компонент, помимо анализа изменчивости формы раковины моллюсков, применялся и в других случаях, например, для исследования причин, обуславливающих распределение моллюсков в акватории моря.

Для изучения зависимостей количественных характеристик поселений моллюсков от факторов внешней среды значения последних разбивались на классовые промежутки (диапазон глубин, температур *, типы грунтов и т. п.). После этого рассчитывались средние значения характеристик поселений в пределах каждого класса со своими ошибками. Полученные данные изображались

* Здесь и далее подразумеваются летние температуры и солёности.

в виде графиков *. Сила влияния того или иного фактора среды определялась с помощью дисперсионного анализа неравномерных комплексов, алгоритм вычислений которого приведен в руководствах Г. Ф. Лакина (1973), В. М. Ивановой и др. (1981) и других **.

Сходство видового состава моллюсков различных участков моря определялось по формуле Жаккара—Алехина (Jaccard, 1912):

$$C = [S_0 / (S_1 + S_2 - S_0)] \cdot 100$$

и формуле, оценивающей степень включения,

$$C = [S_0 / \min(S_1, S_2)] \cdot 100$$

где C — показатель сходства (включения), S_0 — число общих видов в сравниваемых районах, S_1 и S_2 — количество видов, обнаруженное в первом и во втором районах соответственно, $\min(S_1, S_2)$ — минимальное число из S_1 и S_2 .

Для сравнимости полученных результатов с данными других авторов оценивалась степень различия районов по методу Престона (Preston, 1962); т. е. сначала рассчитывались значения выражений

$$S_1 / (S_1 + S_2 - S_0) \quad \text{и} \quad S_2 / (S_1 + S_2 - S_0),$$

после чего с помощью специальных таблиц находился коэффициент различия.

Видовое разнообразие малакоценозов определялось по формуле Шеннона — Вивера (Shannon, Weaver, 1963):

$$H = - \sum_{i=1}^S [(n_i / N) \cdot \log_2(n_i / N)],$$

где H — показатель видового разнообразия (информация в битах на особь), n_i — плотность поселения i -го вида моллюсков, N — общая плотность поселения моллюсков, S — число видов в данном таксоценозе.

Все расчеты производились на ЭКВМ «Искра-125» по оригинальным программам. Компонентный анализ матриц корреляций более чем 10 признаков проводился на ЭВМ М-222 по программам С. Ф. Колодяжного.

Биогеографическая принадлежность моллюсков устанавливалась главным образом на основании литературных данных (Thorson, 1944, 1946; Галкин, 1955; Ockelmann, 1958; Голиков, 1963,

* Вертикальные отрезки на графиках показывают ошибку средней.

** Большинство данных по аутоэкологии использованы в готовящемся к печати определителе беломорских моллюсков. В данной книге в приложении приведены сведения по распределению отдельных видов в зависимости от факторов, достоверно влияющих на биомассу.

1980; Голиков, Скарлато, 1977; Скарлато, 1960, 1981; Голиков, Кусакин, 1978; Антипова, 1979). Для видов, не представленных в этих работах, на основании анализа данных о распространении, взятых из каталогов Зоологического института и других литературных источников, устанавливался их современный ареал. При этом границы биогеографических областей принимались в том виде, какими они представлены в работах С. Экмана (Ekman, 1953), О. А. Скарлато (1960, 1981), А. Н. Голикова (1963, 1980), Т. В. Антиповой (1979). Кроме того, был проведен анализ ареалов беломорских моллюсков, позволивший уточнить биогеографическую принадлежность отдельных видов и границы их распространения.

ВИДОВОЙ СОСТАВ МОЛЛЮСКОВ БЕЛОГО МОРЯ

До настоящего времени вопросы, связанные с построением системы как двустворчатых, так и брюхоногих моллюсков остаются дискуссионными. Разнообразие форм, обилие видов при относительно однотипной внутренней организации породили серьезные противоречия между системами, построенными исключительно на внешних признаках раковины, и системами, положившими в основу строение внутренних органов.

Не вдаваясь в изложение преимуществ и недостатков той или иной классификации укажем лишь, что в данной работе принята система, опирающаяся на комплексный анализ филогенетических изменений различных систем органов. Для двустворчатых моллюсков в наиболее полном виде она изложена в работах Л. А. Невеской и др. (1971), О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатова (1975, 1979а), О. А. Скарлато (1981); для брюхоногих — в работах А. Н. Голикова и Я. И. Старобогатова (1972, 1975). При этом учитывались дополнения и изменения, вызванные исследованиями последних лет (Миничев, Старобогатов, 1975, 1979; Старобогатов, 1977; Скарлато, Старобогатов, 1979б, 1983; Голиков, Сиренко, 1983; Славошевская, 1983; Старобогатов, Ситникова, 1983; и др.).

Следует отметить, что в данной работе для названий отрядов используется окончание — *iformes*. Это обстоятельство вызвано удобством обращения со стандартизированными названиями аналогичных таксономических категорий, а также другими причинами, указанными О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатовым (1983).

Первый список моллюсков Белого моря, опубликованный в работе С. М. Герценштейна (1885), включал 30 видов *Bivalvia* и 43 вида раковинных *Gastropoda*. К 1928 г. из Белого моря было известно уже 93 вида, в том числе 33 — двустворчатых моллюсков (Дерюгин, 1928). Благодаря исследованиям разных авторов, к 1980 г. список пополнился еще 5 видами двустворчатых и 8 видами брюхоногих моллюсков.

Ревизия коллекций Зоологического института и анализ сбора последних лет показали, что в Белом море, помимо указанных ранее моллюсков, встречаются еще 2 вида *Bivalvia* и 16 *Gastropoda*. Среди последних 16 видов 3 оказались новыми для науки.

Ниже приводится список видов моллюсков Белого моря. Моллюски, отмеченные звездочкой, встречены только в Воронке.

Класс *Bivalvia* Linne, 1758

Надотряд *Protobranchia* Pelsneer, 1889

Отряд *Nuculiiformes* (= *Nuculida* Dall, 1889)

Семейство *Nuculidae* Gray, 1824

Род *Leionucula* Quenstedt, 1930

L. tenuis (Montagu 1808)

- Семейство Nuculanidae H. Adams et A. Adams, 1858
 Род *Nuculana* Link, 1807
N. pernula (Müller, 1776)
N. minuta (Müller, 1776)
 Род *Portlandia* Mörch, 1857
P. arctica (Gray, 1824)
 Род *Yoldia* Möller, 1842
Y. amygdalea (Torell, 1859)
 Род *Yoldiella* Verrill et Bush, 1897
Y. fraterna Verrill et Bush, 1898
Y. intermedia (M. Sars, 1865)
 Надотряд Autobranchia Grobben, 1894
 Отряд Mytiliiformes (=Mytilida Ferussac, 1822)
 Семейство Crenellidae Gray, 1848
 Род *Crenella* Brown, 1827
C. decussata (Montagu, 1808)
 Семейство Mytilidae Rafinesque, 1815
 Род *Musculus* Röding, 1798
M. discors (Linne, 1767)
M. corrugatus (Stimpson, 1851)
M. laevigatus (Gray, 1824)
M. niger (Gray, 1824)
 Род *Modiolus* Lamarck, 1799
M. modiolus (Linne, 1758)
 Род *Dacrydium* Torell, 1859
D. vitreum (Möller, 1842)
 Род *Mytilus* Linne, 1758
M. edulis Linne, 1758
 Отряд Pecteniformes (=Pectenida H. et A. Adams, 1857)
 Семейство Pectenidae Rafinesque, 1815
 Род *Chlamys* Röding, 1798
Ch. islandicus (Müller, 1776)
 Семейство Heteranomiidae Scarlato et Starobogatov, 1979
 Род *Heteranomia* Winckworth, 1922
H. squamula (Linne, 1767)
H. aculeata (Müller, 1776)
 Отряд Pholadomyiiformes (=Pholadomyida Newell, 1965)
 Семейство Lyonsiidae Fischer, 1887
 Род *Lyonsia* Turton, 1822
L. arenosa (Möller, 1842)
 Семейство Pandoridae Rafinesque, 1815
 Род *Pandora* Bruguiere, 1797
P. glacialis Leach, 1819
 Семейство Thraciidae Stoliczka, 1870
 Род *Thracia* Sowerby, 1823
Th. myopsis Möller, 1842
 Отряд Luciniiformes (=Lucinida Stoliczka, 1871)
 Семейство Astartidae Orbigny, 1844

- Род *Elliptica* Filatova, 1957
E. elliptica (Brown, 1827)
- Род *Tridonta* Schumacher, 1817
T. borealis Schumacher, 1817
- Род *Nicania* Leach, 1819
N. montagui (Dillwyn, 1817)
- Семейство *Hiatellidae* Gray, 1824
Род *Hiatella* Bosc, 1801
H. arctica (Linne, 1767)
- Род *Panomya* Gray, 1857
P. arctica (Lamarck, 1818)
- Семейство *Thyasiridae* Dall, 1901
Род *Thyasira* Leach in Lamarck, 1818
Th. gouldi (Philippi, 1846)
Th. equalis (Verrill et Bush, 1898)
- Род *Axinopsida* Keen et Chavan in Chavan, 1951
A. orbiculata (G. Sars, 1878)
- Семейство *Turtoniidae* Clarck, 1855
Род *Turtonia* Alder, 1848
T. minuta (Fabricius, 1780)
- Семейство *Montacutidae* Clarck, 1855
Род *Montacuta* Turton, 1822
M. maltzani Verkrutzen, 1875
- Отряд *Cardiiformes* (= *Cardiida* Ferussac, 1822)
Семейство *Clinocardiidae* Kafanov, 1975
Род *Ciliatocardium* Kafanov, 1975
C. ciliatum (Fabricius, 1780)
- Род *Serripes* Gould, 1841
S. groenlandicus (Bruguere, 1789)
- Семейство *Tellinidae* Blainville, 1814
Род *Macoma* Leach, 1819
M. calcarea (Chemnitz, 1782)
M. balthica (Linne, 1758)
* *M. torelli* (Steenstrup, 1882)
- Семейство *Arcticidae* Newton, 1819
Род *Arctica* Schumacher, 1817
A. islandica (Linne, 1767)
- Семейство *Myidae* Lamarck, 1879
Род *Mya* Linne, 1758
M. truncata Linne, 1758
M. arenaria Linne, 1767
- Надотряд *Septibranchia* Pelseneer, 1889
Отряд *Verticordiiformes* (= *Verticordiida* Scarlato et Starobogatov, 1971)
Семейство *Lyonsiellidae* Scarlato et Starobogatov, 1971
Род *Lyonsiella* M. Sars, 1865
L. abyssicola M. Sars, 1865
- Класс *Gastropoda* Cuvier, 1797

- Подкласс Cyclobranchia Cuvier, 1817
 Отряд Patelliformes Jhering, 1876
 Семейство Tecturidae Gray, 1847
 Род Testudinalia Moskalev, 1966
T. tessellata (Müller, 1776)
 Род Tectura Gray, 1847
 * *T. virginea* (Müller, 1776)
 Род Erginus Jeffreys, 1877
 * *E. rubella* (Fabricius, 1780)
 Семейство Lepetidae Dall, 1869
 Род Lepeta Gray, 1847
L. coeca (Müller, 1776)
 Подкласс Scutibranchia Cuvier, 1817
 Отряд Fissurelloiformes (=Dicranobranchia Gray, 1834)
 Семейство Emarginulidae Gray, 1834
 Род Puncturella Lowe, 1827
P. noachina (Linne, 1771)
 Подкласс Pectinibranchia Blainville, 1814
 Отряд Trochiformes Ferussac, 1822
 Семейство Liotiidae Gray, 1850
 Род Moelleria Jeffreys, 1865
M. costulata (Möller, 1842)
 Семейство Trochidae Rafinesque, 1815
 Род Margarites Gray, 1847
M. groenlandicus groenlandicus (Gmelin, 1790)
M. gr. umbelicalis (Broderip, Sowerby, 1829)
M. costalis (Gould, 1841)
M. helycinus (Phipps, 1774)
M. olivaceus (Brown, 1827)
M. vahlü (Möller, 1842)
 Род Solariella S. Wood, 1842
S. obscura (Couthouy, 1838)
S. varicosa (Mighels, Adams, 1842)
 Род Ganesa Jeffreys, 1883
G. laevigata (Friele, 1876)
 Отряд Turritelliformes (=Protopoda Fischer, 1884)
 Семейство Turritellopsidae Starobogatov, 1983
 Род Turritellopsis G. Sars, 1878
T. acicula (Stimpson, 1851)
 Отряд Littoriniformes (=Discopoda Fischer)
 Семейство Lacunidae Gray, 1847
 Род Epheria Leach in Gray, 1847
E. vincta (Montagu, 1803)
 * *E. crassior* (Montagu, 1803)
 Род Lacuna Turton, 1827
L. neritoidea Gould, 1840
 Семейство Littorinidae Gray, 1840
 Род Littorina Ferussac, 1821

- L. saxatilis* (Olivier, 1792)
L. obtusata (Linnaeus, 1758)
L. littorea (Linnaeus, 1758)
Семейство Rissoidae Gray, 1847
Род Mohrensternia Stoliczka, 1866
M. interrupta (J. Adams, 1798)
Род Frigidoolvania Waren, 1974
F. janmayeni (Friele, 1878)
Род Pinctulum Jeffreys, 1884
P. wyvillethomsoni (Jeffreys in Friele, 1877)
P. minuta Golikov, Fedjakov sp. n.
Семейство Onobidae Golikov et Starobogatov, 1975
Род Ononba H. et A. Adams, 1852
O. aculeus (Gould, 1841)
O. jeffreysi (Waller, 1864)
O. verrilli (Friele, 1886)
Род Setia H. et A. Adams, 1852
S. latior (Mighels in Adams, 1842)
Семейство Hydrobiidae Troschel, 1857
Род Hydrobia Hartmann, 1821
H. ulvae (Pennant, 1777)
Семейство Rissoellidae Gray, 1850
Род Jeffreysina Thiele, 1925
J. globularis (Jeffreys, 1853)
Семейство Skeneopsidae Iredale, 1915
Род Skeneopsis Iredale, 1915
Sk. planorbis (Fabricius, 1780)
Отряд Calyptraeiformes Ferussac, 1882
Семейство Trichotropidae Gray, 1850
Род Ariadnaria Habe, 1961
A. borealis (Broderip, Sowerby, 1829)
Семейство Velutinidae Gray, 1841
Род Velutina Fleming, 1821
V. undata Brown, 1838
V. velutina (Müller, 1776)
V. plicatilis (Müller, 1776)
Род Marsenina Gray, 1850
M. glabra (Couthouy, 1838)
Отряд Naticiformes (=Aspidophora Fischer, 1884)
Семейство Naticidae Forbes, 1838
Род Pseudopolynices Golikov et Sirenko, 1983
P. nanus (Möller, 1842)
Род Lunatia Gray, 1847
L. pallida (Broderip, Sowerby, 1829)
Род Cryptonatica Dall, 1892
C. clausa (Broderip, Sowerby, 1829)
Род Amauropsis Mörch, 1857
A. islandica (Müller, 1776)

- Отряд Cerithiformes (=Entomostoma Blainville, 1824)
 Семейство Eumetulidae Golikov et Starobogatov, 1975
 Род Laskeya Iredale, 1918
L. costulata (Möller, 1842)
- Отряд Bucciniformes Ferussac, 1822
 Семейство Anachidae Golikov et Starobogatov, 1975
 Род Astyris H. et A. Adams, 1854
A. rosacea (Gould, 1840)
- Семейство Buccinidae Rafinesque, 1815
 Род Colus Bolten, 1798
C. latericeus (Möller, 1842)
- Род Neptunea Bolten in Röding, 1798
N. despecta (Linnaeus, 1758)
 * *N. ventricosa* (Gmelin, 1790)
N. communis communis (Middendorff, 1849)
- Род Buccinum Linnaeus, 1758
B. undatum Linnaeus, 1758
 * *B. cyaneum Bruguiere, 1789*
B. ciliatum ciliatum (Fabricius, 1780)
B. c. sericatum Reeve, 1845
B. elatior (Middendorff, 1849)
 * *B. angulosum* Gray, 1839
B. glaciale Linne, 1761
B. maltzani Pfeiffer, 1886
- Семейство Thaididae Rafinesque, 1815
 Род Nucella Bolten, 1798
 * *N. lapillus* (Linne, 1767)
- Семейство Muricidae Rafinesque, 1815
 Род Boreotrophon Fischer, 1884
B. clathratus (Linne, 1767)
B. truncatus (Ström, 1767)
- Отряд Cancellariformes (=Nematoglossa) Golikov et Starobogatov, 1975
 Семейство Admetidae Troschel, 1869
 Род Admete Möller, 1842
A. couthouyi (Jay, 1839)
- Отряд Coniformes (=Toxoglossa Gray, 1853)
 Семейство Turridae Swainson, 1840
 Род Oenopota Mörch, 1852
Oe. pyramidalis (Ström, 1788)
Oe. harpularioides Golikov, Fedyakov sp. n.
Oe. simplex (Middendorff, 1849)
Oe. gigantea (Mörch, 1878)
Oe. pyngelii (Beck, 1842)
Oe. violacea (Mighels et Adams, 1842)
Oe. trevelyana (Turton, 1834)
Oe. novajasemliensis (Leche, 1878)
Oe. nobilis (Möller, 1842)

- Oe. cancellata* (Mighels, 1841)
Oe. obliqua (G. Sars, 1878)
 * *Oe. exarata* (Möller, 1842)
Oe. impressa (Beck in Mörch, 1869)
 Отряд Pyramidelliformes (=Heterostropha Fischer, 1884)
 Семейство Turbonillidae Locard, 1892
 Род Menestho Müller, 1842
M. truncatula Odhner, 1915
 Род Amaura Möller, 1842
 * *A. candida* Möller, 1842
 Отряд Epitoniiformes (=Ptenoglossa Gray, 1853)
 Семейство Epitoniidae Berry, 1910
 Род Boreoscala Kobelt, 1907
B. groenlandica (Möller, 1842)
 Отряд Eulimiformes (=Homoeostropha Fischer, 1885)
 Семейство Aclisidae Loven, 1846
 Род Hemiaclis G. Sars, 1878
H. glabra G. Sars, 1878
 Подкласс Opisthobranchia Milne—Edwards, 1848
 Отряд Acteoniformes (=Acteonida Wenz, 1938)
 Семейство Acteonidae Fischer, 1887
 Род Acteonina d'Orbigny, 1850
A. umbelicalis Golikov, Fedyaev sp. n.
 Отряд Scaphandriiformes (=Cephalaspidea Fischer, 1883)
 Семейство Scaphandridae G. Sars, 1878
 Род Scaphander Montfort, 1810
S. punctostriatus (Mighels, 1841)
 Род Cylichna Loven, 1846
C. occulta (Mighels, 1841)
C. alba (Brown, 1827)
 Семейство Retusidae Thiele, 1926
 Род Retusa Brown, 1827
R. pertenuis (Mighels, 1839)
 Семейство Omalogyridae G. Sars, 1878
 Род Omalogyra Jeffreys, 1860
O. atomus (Philippi, 1841)
 Семейство Diaphanidae Thiele, 1931
 Род Diaphana Brown, 1844
D. minuta (Brown, 1844)
 Семейство Philinidae Gray, 1850
 Род Philine Ascanius, 1772
Ph. lima (Brown, 1827)

Кроме названных видов, в Белом море могут быть найдены *Portlandia aestivaliorum* (по косвенным данным может встретиться в эстуарии Северной Двины) и *Zirphaea crispata* (пустые створки часто встречаются в спрессованной глине в Онежском, Двинском и Мезенском заливах).

Таким образом, фауна двусторчатых моллюсков внутренних районов Белого моря насчитывает 39 видов, относящихся к 30 родам, 19 семействам, 7 отрядам и 3 надотрядам. Еще один вид отмечен только в Воронке. Фауна раковинных брюхоногих моллюсков бентоса внутренних районов Белого моря состоит из 76 видов и подвидов, относящихся к 43 родам, 31 семейству, 15 отрядам и 4 подклассам. Еще 10 видов отмечены только в Воронке.

БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ МОЛЛЮСКОВ БЕЛОГО МОРЯ

Значительное разнообразие условий в отдельных районах Белого моря предоставляет возможность для существования моллюсков с весьма различными требованиями к окружающей среде. Как следствие, в этом водоеме можно встретить виды различной биogeографической принадлежности.

Существенные сезонные колебания температур и соленостей воды на мелководьях привели к тому, что современная малакофауна Белого моря представлена в основном эврибионтными видами с широким распространением. Эта своеобразная черта фауны моллюсков рассматриваемого водоема (присущая, по-видимому, и другим группам беломорского бентоса) не позволяет на основании изучения распространения только ее представителей делать какие-либо заключения относительно местоположения границ различных биogeографических областей Мирового океана. Поэтому в данной работе не ставится задача уточнения районов смены фаун различного происхождения вне пределов Белого моря, а границы биogeографических областей приняты в том виде, в котором они представлены А. Н. Голиковым (1980) и О. А. Скарлато (1981).

Следует отметить, что указание места смены фаун различной биogeографической принадлежности (границы биogeографических областей), имея несомненную теоретическую и практическую ценность, еще не показывает пределов распространения отдельных видов той или иной биogeографической природы. Тем не менее, знание возможных границ расселения разных по происхождению групп видов имеет самостоятельный интерес и диктуется необходимостью практического определения биogeографических характеристик представителей фауны отдельных регионов. Широкое распространение и относительная эврибионтность беломорских моллюсков делают их весьма удобным объектом для подобного исследования.

Примененный метод поиска границ расселения видов различного происхождения достаточно прост и основан на том, что термотопия отдельных видов обусловлена, в конечном счете, условиями их происхождения (Golikov, 1973; Скарлато, 1981). В этой связи были проанализированы данные по термическому режиму поверхностных вод Мирового океана вблизи северных и южных границ boreальных областей Тихого и Атлантического океанов. Выяснено, что несмотря на значительные колебания минимальных и максимальных температур воды, в этих местах наблюдаются практически одинаковые среднегодовые температуры (табл. 1) и, соответственно, сходные величины суммарного поступления тепла.

Полученные результаты заставляют предположить, что распространение групп видов одной биogeографической принадлежности лимитируется не столько экстремальными температурами, сколько суммарным количеством тепла.

**Термический режим поверхностных вод на южных и северных границах
Атлантической и Тихоокеанской бореальных биогеографических областей**

Границы	Температура, °С					
	минимальная		максимальная		среднегодовая	
	разброс	средняя	разброс	средняя	разброс	средняя
с субтропическими областями	4,0÷9,0	5,5±1,9	16÷24	18,3±1,9	10,4÷12,5	11,3±0,3
с Арктической областью	—1,8÷—1,0	—1,4±0,3	4÷8	6,4±1,3	0,8÷1,2	1,1±0,1

Следуя правилам элементарной статистики, можно предположить, что бореальные виды способны существовать в местах, где средняя годовая температура находится в пределах от 0,5 до 14°, а арктические — где она не превышает 2°. При этом популяции конкретного вида данной биогеографической группы могут встречаться во всех этих районах только в том случае, если минимальные и максимальные температуры не выходят за пределы индивидуального толерантного диапазона, а гидрологический режим не препятствует успешному воспроизводству.

На поверхности океана годовая сумма температур, пригодная для жизни арктических видов, наблюдается к северу от линии, соединяющей юго-восточную часть Баренцева моря, юго-западный Шпицберген, южную оконечность Гренландии и юг Ньюфаундленда, а также Анадырский залив и залив Нортон. Литоральные бореальные виды способны расселяться в северной Атлантике от северной Франции и Лонг-Айленда на юге до западных берегов Новой Земли, северо-западного Шпицбергена, Исландии, южной Гренландии и Лабрадора на севере; в Тихом океане — от северной Кореи и острова Ванкувер на юге до Берингова пролива и мыса Барроу на севере.

Неоднородность вод Мирового океана по вертикали обуславливает различие ареалов видов одной биогеографической группы с разным вертикальным распределением. Так, среднегодовая температура, подходящая для обитания арктических видов на верхних отделах батии, отмечена к северу от линии, соединяющей северную Норвегию, Фарерские острова, Исландию, Гренландию, Ньюфаундленд. Бореальные виды, заходящие в верхние отделы батии, могут расселяться в северной Атлантике от Марокко, Азорских островов, штата Джорджия на юге до северной Норвегии, Шпицбергена, Гренландии, Баффиновой Земли на севере; в Тихом океане — от Корейского пролива и Калифорнийского полуострова на юге, до северной части Берингова моря.

Установленные таким образом пределы распространения групп видов позволили уточнить биогеографическую принадлежность в основном эврибионтных с широким диапазоном переносимых тем-

ператур моллюсков Белого моря. Проведенный анализ показал наличие следующих биогеографических групп и соответствующих типов ареалов беломорских моллюсков.

1. **Субтропическо-амфибореальные виды (3 вида):** *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Turtonia minuta*. Распространены от Гибралтара, южного Приморья, Флориды и Калифорнии до Новой Земли, Берингова пролива, Ньюфаундленда, юго-западных берегов Гренландии, Исландии и Шпицбергена.

2. **Атлантические субтропическо-бореальные виды (10):** *Heteranomia aculeata*, *Arctica islandica*, *Mya arenaria*, *Testudinalia tessellata*, *Tectura virginea*, *Littorina saxatilis*, *L. obtusata*, *L. littorea*, *Omalogyra atomus*, *Nucella lapillus*. Распространены от Гибралтара и Флориды до Новой Земли, Лабрадора, юго-западных берегов Гренландии, Исландии, Шпицбергена. *T. virginea* распространена только у берегов Европы и (возможно) западной Африки.

3. **Субтропическо-арктические * широко распространенные виды (3).** Из них 2 (*Dacrydium vitreum* и *Hiatella arctica*) распространены циркумполярно в арктике и заходят на юг до Канадских островов, южного приморья, Флориды и Панама, а один вид — *Heteranomia squamula* — встречается от Бискайского залива и мыса Гаттерас до Карского моря и Канадского арктического архипелага.

4. **Амфибореальные широко распространенные виды (7):** *Macoma balthica*, *Margarites helicinus*, *M. groenlandicus groenlandicus* (подвид бореально-арктического вида), *Ephera vineta*, *Turritopsis acicula*, *Pseudopolynices nanus*, *Buccinum ciliatum ciliatum* (подвид бореально-арктического вида). Распространены от Бискайского залива, мыса Код, южного Приморья северной Калифорнии на юге до юго-западной части Карского моря, Шпицбергена, Исландии, юго-западных берегов Гренландии, Лабрадора и Берингова пролива на севере. Первый из указанных видов у атлантических берегов Америки заходит в субтропические воды. *T. acicula* в Тихом океане отмечен только у американских берегов.

5. **Атлантические широко распространенные бореальные виды (8):** *Mohrensternia interrupta*, *Onoba aculeus*, *Hydrobia ulvae*, *Skeneopsis planorbis*, *Jeffreysina globularis*, *Buccinum undatum*, *Hemiacclis glabra*, *Scaphander punctostriatus*. Распространены от южной Англии или даже Бискайского залива, мыса Код на юге до Новой Земли, Шпицбергена, Исландии, юго-западной Гренландии и южного Лабрадора. *S. punctostriatus* у берегов Европы заходит в субтропические воды. *M. interrupta*, *H. ulvae*, *J. globularis*, *H. glabra* встречаются только у берегов Европы.

* Не исключено, что относимые к этой группе весьма изменчивые двусторчатые моллюски при более детальном исследовании будут разделены на несколько видов с узкими ареалами. Пока же в соответствии с их географическим распространением мы вынуждены считать эти формы субтропическо-арктическими.

6. Широко распространенные высокобореальные виды (4).

Из них 2 — *Lacuna neritoidea* и *Neptunea despecta* — распространены от Северной Норвегии, южного Сахалина, Новой Шотландии и Алеутских островов на юге до Новой Земли, южной части Чукотского моря, южных районов Канадского арктического архипелага, Гренландии, Исландии и Шпицбергена на севере; а два — *Setia latior* и *Oenopota pyngeli* — от северной Норвегии и мыса Код на юге до Восточного Мурмана, Шпицбергена, Исландии, Гренландии и Ньюфаундленда.

7. Широко распространенные бореально-арктические виды (36), из которых

циркумполярных — 28: *Leionucula tenuis*, *Yoldia amygdalea*, *Musculus discors*, *M. corrugatus*, *M. laevigatus*, *M. niger*, *Thyasira gouldi*, *Axinopsida orbiculata*, *Nicania montagui*, *Macoma calcaria*, *Mya truncata*, *Nuculana pernula*, *Tridonta borealis*, *Margarites costalis*, *Solariella obscura*, *S. varicosa*, *Velutina velutina*, *V. plicatilis*, *Ariadnaria borealis*, *Lunatia pallida*, *Cryptonatica clausa*, *Boreotrophon clathratus*, *Admete couthouyi*, *Oenopota gigantea*, *Oe. violacea*, *Oe. trevelyana*, *Boreoscala groenlandica*, *Cylichna alba*. Распространены по всему шельфу Северного Ледовитого океана, расселяясь на юг до северной Франции, Лонг-Айленда, Японского моря и острова Ванкувер. *M. discors* и *M. calcaria* у берегов Европы заходят в субтропические воды. *N. pernula* и *Tridonta borealis* в Тихом океане отмечены только у берегов Азии, а *Ariadnaria borealis* — у Америки. *Oe. violacea* распространена исключительно у Евразии и арктического побережья Америки;

видов с ограниченным ареалом в Арктике — 8: *Nuculana minuta*, *Crenella decussata*, *Chlamys islandicus*, *Panomia arctica*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Puncturella noachina*, *Oenopota nobilis*, *Oe. simplex*. Распространены у берегов Европы от северной Франции до восточных районов Карского моря, у берегов Азии от северной Кореи до Чукотского моря, у Северной Америки расселяются на юг до мыса Код и Ванкувера, в Северном Ледовитом океане — у берегов Земли Франца-Иосифа, Шпицбергена, Гренландии, Канадского арктического архипелага. *Ch. islandicus* и *Panomia arctica* заходят в субтропические воды у берегов Европы, а *Cr. decussata* — у берегов Америки. *Oe. simplex* встречается только у берегов Евразии.

8. Атлантические бореально-арктические виды (19). Из них

циркумполярных — 6: *Marsenina glabra*, *Astyris rosacea*, *Boreotrophon truncatus*, *Oenopota pyramidalis*, *Oe. harpularia*, *Cylichna occulta*. Распространены к северу от южной Англии и Лонг-Айленда;

видов, имеющих ограниченное распространение в Арктике — 13: *Elliptica elliptica*, *Montacuta maltzani*, *Lyonsiella abyssicola*, *Moelleria costulata*, *Ganasa laevigata*, *Onoba jeffreysi*, *Amauropsis islandica*, *Laskeya costulata*, *Colus latericeus*, *Buccinum cyaneum*, *Oenopota exarata*, *Diaphana minuta*, *Retusa pertenuis*. Рас-

пространены от южной Англии (или Азорских островов — в зависимости от вертикального распределения) и мыса Код до моря Лаптевых (или Карского), Земли Франца-Иосифа, Шпицбергена, Исландии, Гренландии, Канадского арктического архипелага, *A. islandica* отмечен еще в Анадырском заливе, а *M. maltzani* и *O. jeffreysi* только у берегов Европы, последний вид заходит в субтропические воды.

9. Широко распространенные высокобореально-арктические виды (12): *Lyonsia arenosa*, *Pandora glacialis*, *Thracia myopsis*, *Thyasira equalis*, *Serripes groenlandicus*, *Lepeta coeca*, *Margarites vahli*, *M. olivaceus*, *Velutina undata*, *Buccinum elatior*, *B. glaciale*, *Macoma torelli*. Распространены к северу от северной Норвегии, залива Мэн, северного Приморья и Ванкувера. *M. torelli* в Тихом океане отмечена только у берегов Азии, а *M. olivaceus* — у берегов Америки.

10. Атлантические высокобореально-арктические виды (4): *Frigidalvania janmayeni*, *Epheria crassior*, *Oenopota cancellata*, *Oe. obliqua*. Распространены от северной Норвегии до Чукотского моря и от залива Мэн до Канадского арктического архипелага. *E. crassior* встречена только у берегов Евразии.

11. Арктические виды. Из них циркумполярных — 13: *Yoldiella intermedia*, *Y. fraterna*, *Erginus rubella*, *Margarites groenlandicus umbelicalis* (подвид бореально-арктического вида), *Neptunea ventricosa*, *N. communis*, *Buccinum angulosum*, *B. ciliatum sericatum* (подвид бореально-арктического вида), *B. maltzani*, *Oenopota impressa*, *Menestho truncatula*, *Amaura candida*, *Philine lima*. Распространены на всем шельфе Арктики, на юге могут достигать северной Норвегии, Ньюфаундленда, северной Камчатки и залива Нортон.

приатлантических — 6: *Portlandia arctica*, *Punctulum minuta*, *P. wyvillethomsoni*, *Onoba verrilli*, *Oenopota harpularioides*, *Oe. novajaseimensis*. Распространены в атлантическом секторе Северного Ледовитого океана, доходят на юг до северной Норвегии и южной Гренландии. Невыясненной осталась биогеографическая характеристика *Acteonina umbelicalis* — вида, обнаруженного пока только в Белом море.

Таким образом, основу малакофауны Белого моря составляют широко распространенные бореально-арктические виды, на долю которых приходится около 29% (рис. 3). Доля видов, специфичных для арктической области, совпадает с таковой видов, специфичных для бореальных (по 15%). Вместе с тем заметную роль играют субтропическо-бореальные виды (около 10%). Наличие этой биогеографической группы позволяет считать, что малакофауна Белого моря в целом носит скорее бореальный характер, нежели арктический. Следует отметить, что многие предыдущие авторы (Гурьянова, 1939; Филатова, 1957; Зенкевич, 1963) относили все Белое море к арктической области. Вероятно, это вызвано недостаточно полной изученностью малых глубин и тем, что многие

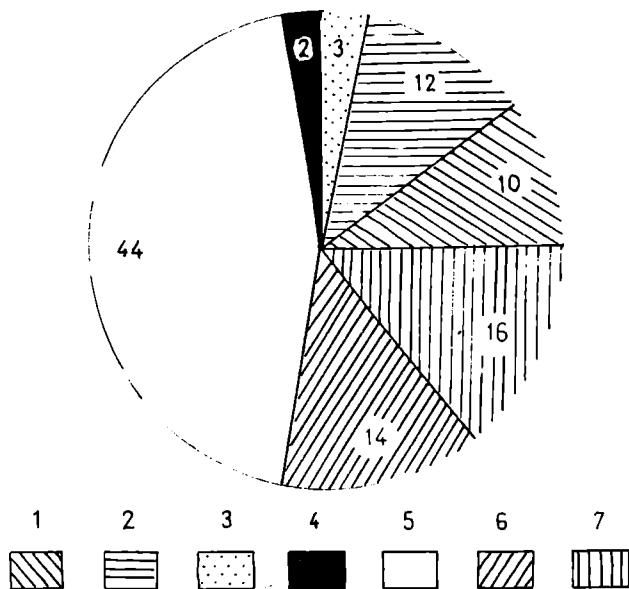


Рис. 3. Биogeографический состав фауны моллюсков Белого моря (%)

1 — субтропическо-бореальные виды; 2 — бореальные виды; 3 — высокобореальные виды; 4 — субтропическо-арктические виды; 5 — бореально-арктические виды; 6 — высокобореально-арктические виды; 7 — арктические виды.

бореальные равно, как и субтропическо-бореальные виды, довольно редки в исследуемом водоеме. А. Б. Цетлин (1981) на основании изучения многочетниковых червей приходит к выводу, что Белое море следует отнести к переходной зоне.

К сожалению, большинство исследователей не уделило должного внимания тому, что значительное разнообразие гидрологических режимов в отдельных районах моря вызывает существенную неравномерность в распространении животных разных биогеографических групп. Таким образом, совместное рассмотрение фауны отдельных частей этого водоема может привести к ошибкам. Е. Ф. Гурьянова (19486), правда, отмечала неоднородность населения Белого моря, выделяя в его пределах арктическую фауну Бассейна и Двинского залива и бореальную — мелководий западной половины моря и Онежского залива.

С целью установления границ между районами, различающимися по видовому составу малакофауны, вся изучаемая акватория была разбита на участки, показанные на рис. 4. Далее последовательно объединялись те участки, между которыми коэффициент сходства Жаккара—Алехина * оказывался наибольшим. Мини-

* В тех случаях, когда фауна одного района оказывалась обедненным дериватом фауны другого (т. е., коэффициент включения оказывался равным 100%) данные районы объединялись, несмотря на значение коэффициента Жаккара—Алехина.

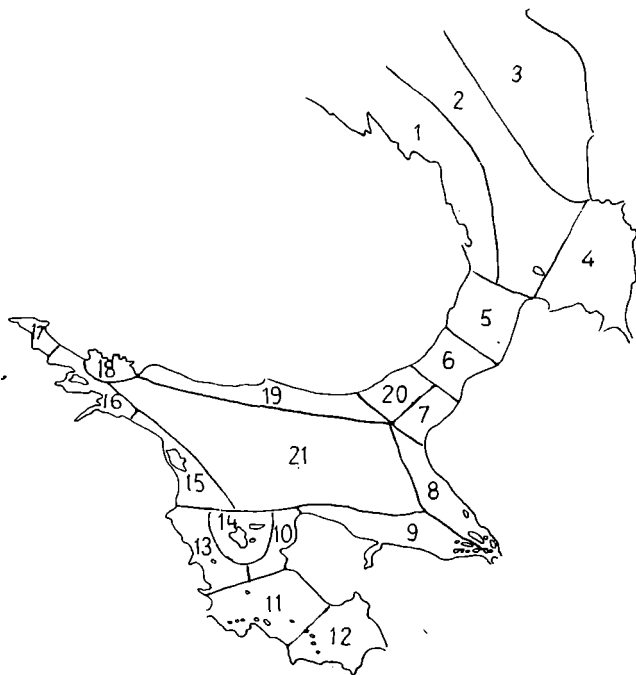


Рис. 4. Схема предварительного деления Белого моря на участки для проведения биogeографического анализа

1 — западная часть Воронки; 2 — центральная часть Воронки; 3 — восточная часть Воронки; 4 — Мезенский залив; 5 — северо-восточная часть Горла; 6 — центральная часть Горла; 7 — южная часть Горла; 8 — северо-восточная часть Двинского залива; 9 — южная часть Двинского залива; 10 — Восточная Соловецкая салма; 11 — центральная часть Онежского залива; 12 — кут Онежского залива; 13 — Западная Соловецкая салма; 14 — район Соловецких островов; 15 — юго-западное побережье Бассейна; 16 — юго-западная часть Канда拉克шского залива; 17 — кут Канда拉克шского залива; 18 — район губы Порье; 19 — Терский берег Бассейна; 20 — западная часть Горла; 21 — центральный желоб.

мальное значение этого показателя, указывающее на однотипность малакофауны, было принято считать 50%; при этом учитывалось, что данная величина, являясь формально долей общих видов в фауне сравниваемых районов, имеет свою ошибку, определяемую по формуле

$$m_c = \sqrt{C \cdot (100 - C) / (S_1 + S_2 - S_0)}.$$

Проведенный таким образом анализ списков видов указанных участков показал однородность малакофауны всех районов Белого моря. Однако, учитывая существенное преобладание в исследуемой акватории широко распространенных бореально-арктических видов, результаты такого анализа не могут удовлетворять задачам биogeографического районирования. В связи с этим по аналогичной схеме был проведен анализ списков субтропическо-бореальных, бореальных, высокобореальных и арктических моллюсков,

**Сходство (по: Iaccard, 1912) и различие (по: Preston, 1962)
видового состава моллюсков специфических биогеографических групп
в различных районах Белого моря**

Районы	1	2	3	4	5
1	10	0,57	0,55	0,50	1,00
2	31 ± 11	11	0,57	0,61	0,86
3	26 ± 8	30 ± 9	24	0,43	0,74
4	18 ± 6	18 ± 6	40 ± 9	42	0,75
5	0	11 ± 7	17 ± 7	11 ± 5	10

Примечание. Нижняя часть таблицы — сходство, %, верхняя — коэффициент различия, по диагонали — число видов в каждом районе. Номер района совпадает с таковым в тексте.

т. е. групп, соотношение которых и определяет положение границ арктической и бореальных областей.

Установлено, что в пределах Белого моря можно выделить, по крайней мере, 5 районов, различающихся по составу индикаторов границ биогеографических подразделений. Коэффициенты сходства между ними не превышают 40%, а коэффициенты различия по Престону не ниже 0,43 (табл. 2).

Первый район включает в себя центральную котловину внутренней части моря. Второй — южное побережье Кольского полуострова (Терский берег). Третий — юго-восточную часть Горла и северо-восточные участки Двинского залива. Четвертый состоит из двух изолированных районов, один из которых включает в себя западные участки Двинского залива, Онежский залив, акваторию, примыкающую к Карельскому и Кандалакшскому берегам, а другой — центральную и западную части Воронки, большую часть Горла и Мезенский залив. Пятый район охватывает северо-восточную часть Воронки (рис. 5).

Биогеографический анализ малакофауны выделенных районов (рис. 6) показал, что первый из них характеризуется полным отсутствием бореальных и субтропическо-бореальных видов и высокой долей арктических и высокобореально-арктических форм. У Терского берега наряду с арктическими и высокобореально-арктическими моллюсками присутствуют в небольшом числе бореальные и субтропическо-бореальные. Третий район характеризуется примерным равенством доли арктических и преимущественно бореальных видов. Среди моллюсков обоих участков четвертого района на долю бореальных и субтропическо-бореальных видов приходится около 26%, тогда как на долю арктических всего 4—8%. Восточная часть Воронки характеризуется повышением доли широко распространенных бореально-арктических видов, при соотношении индикаторных биогеографических групп, сходным с таковым в третьем районе.

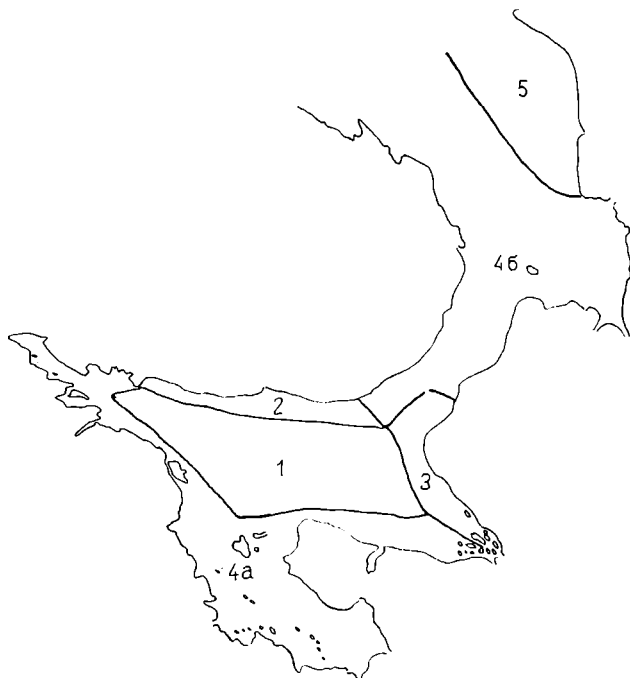


Рис. 5. Районы Белого моря, различающиеся по биogeографическому составу моллюсков.

Пояснения в тексте.

Для сравнения на рис. 7 приведен биogeографический состав малакофаун Западного Мурмана и акватории, принадлежащей к Земле Франца-Иосифа, обладающих чертами типично высокобореальной и арктической фаун соответственно*.

Видно, что к высокобореальным районам можно отнести только четвертый выделенный нами район. Котловина моря и побережье Терского берега обладают биogeографическим составом моллюсков, близким к таковому в районе Земли Франца-Иосифа. Третий и пятый районы оказываются промежуточными.

Таким образом, анализ распространения моллюсков в Белом море показал, что данный водоем не может включаться целиком в состав какой-либо одной биogeографической области. В пределах его акватории можно различить участки как Германской (Норвежской) провинции Атлантической бореальной области, так и Евразийской провинции Арктической области. Сопоставление списков видов первого и второго районов Белого моря с таковым у берегов Земли Франца-Иосифа заставляет нас выделить особый Беломорский округ Евразийской провинции Арктической области,

* По данным каталогов коллекций ЗИН АН СССР.

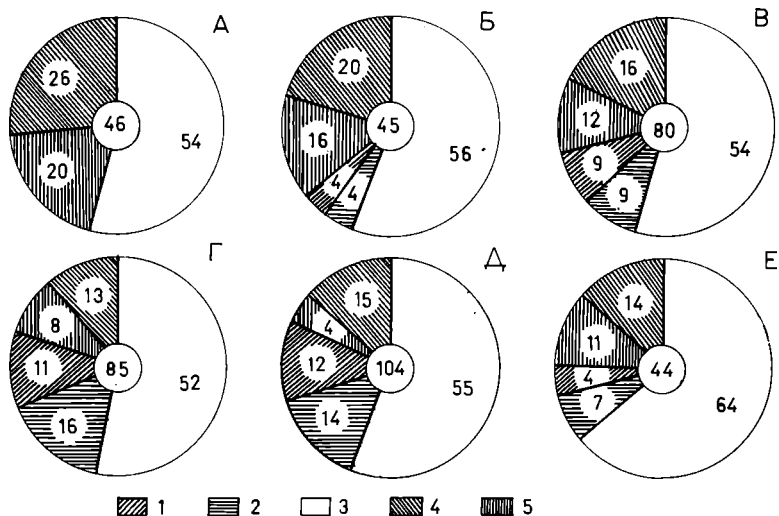


Рис. 6. Биогеографический состав фауны моллюсков (%) центральной котловины Белого моря (А), района Терского берега (Б), северо-восточной части Двинского залива (В), района, включающего западную и центральную части Воронки, Горло и Мезенский залив (Г), района, включающего мелководья Кандалакшского залива, Онежский залив, юго-западное побережье Бассейна и южную часть Двинского залива (Д), северо-восточной части Двинского залива (Е).

1 — субтропическо-бореальные виды; 2 — бореальные и высокобореальные виды; 3 — субтропическо-арктические и бореально-арктические виды; 4 — высокобореально-арктические виды; 5 — арктические виды. В центре круга — число видов моллюсков, встреченных в данном районе.

характеризующийся сильно выраженными отрицательными чертами * в составе малакофауны (коэффициент сходства по Жаккару—Алехину 28 и 37% соответственно). Несмотря на изолированность одного из участков бореального четвертого района Белого моря, его фауна не отличается на принятом уровне от фауны Западного Мурмана (коэффициент сходства 52%) и, следовательно, он является лишь районом Германской (Норвежской) провинции Атлантической бореальной области. Что же касается третьего и пятого районов, то они представляют собой места смешения фаун различного происхождения. Однако, как будет показано далее, и в их пределах можно различить вертикальные пояса с преобладанием бореальных или арктических видов.

Обращают на себя внимание существенные различия биогеографических составов фаун с одной стороны двустворчатых, а с другой — раковинных брюхоногих моллюсков Белого моря. Так, в разных местах доля некоторых биогеографических групп может различаться у них в 4 раза. Среди *Bivalvia* значительно

* Под термином «отрицательные черты фауны» мы, вслед за К. М. Дерюгиным (1925), будем понимать обеднение видами той или иной акватории по сравнению с близлежащими районами.

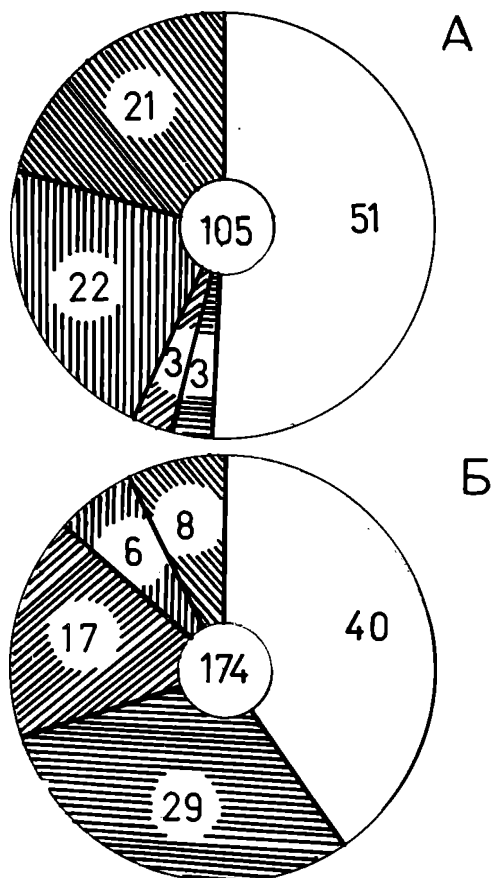


Рис. 7. Биogeографический состав фауны моллюсков (%) района Земли Франца Иосифа (А) и у берегов Западного Мурмана (Б).

Обозначения как на рис. 6.

Таблица 3
Доля видов с различным характером распространения среди беломорских моллюсков, %

Характер распространения	Группа	
	Bivalvia	Gastropoda
Виды, встречающиеся в Атлантическом и Тихом океанах, или циркумполярные в Арктике	$77,5 \pm 6,6$	$51,8 \pm 5,4$
Виды, встречающиеся в Атлантическом океане и атлантическом секторе Арктики	$22,5 \pm 6,6$	$48,2 \pm 5,4$
Виды, отмеченные в нескольких биогеографических областях	$92,5 \pm 4,2$	$58,8 \pm 5,3$
Виды, встречающиеся только в одной биогеографической области	$7,5 \pm 4,2$	$41,2 \pm 5,3$

больше видов с широким распространением, встречающихся в нескольких биогеографических областях, чем среди Gastropoda (табл. 3). Указанные различия не затрагивают соотношения моллюсков-индикаторов границ биогеографических областей и не отражаются сколько-нибудь значительно на приведенном выше районировании Белого моря. Причины этого явления, заключающиеся в различной экологии представителей Bivalvia и Gastropoda, будут рассмотрены в главе о вертикальном распределении моллюсков.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ В БЕЛОМ МОРЕ

Распределение по глубинам подавляющего большинства обитающих на шельфе моллюсков определяется главным образом термопатией отдельных видов, позволяющей им расселяться в том или ином диапазоне глубин, омываемом водами с определенными температурными и соленостными характеристиками. В то же время целый ряд видов, в силу сравнительно жестких биоценотических связей (главным образом, трофических), оказывается не способным существовать на всех глубинах с подходящими температурами. В первую очередь это относится к фитофагам и хищникам с узким пищевым спектром. С другой стороны, в прибрежных водах почти всегда имеются более или менее обширные участки, подверженные сильному влиянию берегового стока. В этих местах наблюдается довольно значительный градиент солености по вертикали, при этом в поверхностных водах она зачастую выходит за пределы толерантного диапазона отдельных видов моллюсков, что непосредственно сказывается на их вертикальном распределении. Заметную роль в определении вертикального распространения как отдельных видов, так и целых жизненных форм моллюсков, играет и характер осадков на разных глубинах, часто связанный со скоростью придонного течения.

Указанные обстоятельства позволяют считать глубину самостоятельным комплексным показателем, отражающим биологические, гидрологические и эдафические особенности той или иной акватории. Воздействие этого показателя на животных вызвано влиянием на последних многочисленных биотических и абиотических факторов, которые не всегда однозначно изменяются с глубиной. Именно поэтому для гидробиологических исследований, особенно небольших акваторий, оказывается неприемлемым, в силу своей грубости, вертикальное деление ложа Мирового океана, основанное только на геоморфологических особенностях морского дна.

Для проведения анализа вертикального распределения моллюсков в данной работе принята схема (синтетическая) деления бентали, учитывающая не только геоморфологические, но и гидрологические и биологические особенности исследуемого водоема. В соответствии с этой схемой в Белом море можно различить приливо-отливную зону — литораль (Forbes, Hanley, 1853); зону, омываемую водами с наиболее изменчивыми гидрологическими характеристиками — адлитораль (Голиков, 1980) (в Белом море занимающую глубины от 0 до 1—3 м); зону распространения ламинариевых водорослей — циркумлитораль (Forbes, Hanley, 1853) (от 1—3 до 10—15 м); кораллиновую или медианную зону (Forbes, Hanley, 1853) (от 10—15 до 25—35 м); афитальную

часть беломорского шельфа — инфрамедианную зону (Forbes, Hanley, 1853) (от 25—35 до 150—200 м); внутришельфовую депрессию — псевдобатиаль (Андрияшев, 1974) (от 150—200 до 340 м). Для удобства изложения под термином сублитораль (Lorenz, 1863) мы будем понимать зону, объединяющую адлитораль, циркумлитораль, медиаль и инфрамедиаль. Границы между указанными зонами в разных районах моря расположены на несколько различающихся глубинах, поэтому при анализе вертикального распределения моллюсков учитывались особенности мест обнаружения отдельных видов.

По глубинам обитания беломорские моллюски были разделены на следующие группы*:

1. Стенобатные литорально-адлиторальные виды — 8: *Mya arenaria*, *Littorina obtusata*, *L. littorea*, *Lacuna neritoides*, *Hydrobia ulvae*, *Setia latior*, *Skeneopsis planorbis*, *Nucella lapillus*.

2. Стенобатные циркумлиторальные виды — 2: *Mohrensternia interrupta*, *Oenopota simplex*.

3. Стенобатные адлиторально-циркумлиторальные виды — 1: *Jeffreysina globularis*.

4. Стенобатные медиальные виды — 6: *Montacuta maltzani*, *Laskeya costulata*, *Velutina plicatilis*, *Buccinum maltzani*, *Oenopota impressa*, *Oe. exarata*.

5. Стенобатный циркумлиторально-медиальный вид — 1: *Diaphana minuta*.

6. Стенобатные инфрамедиальные виды — 20: *Yoldiella fraterna*, *Y. intermedia*, *Macoma torelli*, *Lyonsiella abyssicola*, *Ganesa laevigata*, *Margarites vahli*, *Turritellopsis acicula*, *Punctulum minuta*, *P. wyvillethomsoni*, *Onoba jeffreysi*, *O. verrilli*, *Neptunea communis*, *Buccinum angulosum*, *Astyris rosacea*, *Amaura candida*, *Boreoscala groenlandica*, *Hemiacclis glabra*, *Oenopota pyngeli*, *Oe. gigantea*, *Acteonina umbelicalis*.

7. Стенобатные медиально-инфрамедиальные виды — 7: *Panomya arctica*, *Solariella varicosa*, *Pseudopolynices manus*, *Buccinum ciliatum*, *B. ciliatum sericatum*, *Boreotrophon truncatus*, *Scaphander punctostriatus*.

8. Стенобатные инфрамедиально-псевдобатиальные виды — 6: *Portlandia arctica*, *Musculus corrugatus*, *Thyasira equalis*, *Mesestho truncatula*, *Oenopota harpalarioides*, *Oe. novajasemliensis*.

9. Относительно стенобатные литорально-циркумлиторальные виды — 5: *Mytilus edulis*, *Turtonia minuta*, *Macoma balthica*, *Littorina saxatilis*, *Omalogyra atomus*.

10. Относительно стенобатный адлиторально-медиальный вид — 1: *Crenella decussata*.

* Стенобатными считались виды, встречающиеся не более чем в двух вертикальных зонах, относительно стенобатными — в трех, относительно эврибатными — в четырех и эврибатными — в пяти или во всех зонах. При этом не учитывались находки видов в пределах ковшевых губ, где ярко выражено смещение гидрологических и биологических вертикальных зон.

11. Относительно стенобатные циркумлиторально-инфрамедиальные виды — 19: *Nuculana minuta*, *Modiolus modiolus*, *Chlamys islandicus*, *Thracia myopsis*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Mya truncata*, *Erginus rubella*, *Puncturella noachina*, *Moelleria costulata*, *Margarites costalis*, *Solariella obscura*, *Ephera crassior*, *Marsenina glabra*, *Colus latericeus*, *Neptunea despecta*, *N. ventricosa*, *Oenopota nobilis*, *Oe. violacea*.

12. Относительно стенобатные медиально-псевдобатиальные виды — 11: *Musculus niger*, *Dacrydium vitreum*, *Lyonsia arenosa*, *Pandora glacialis*, *Lepeta coeca*, *Frigidalvania janmayeni*, *Buccinum glaciale*, *Oenopota cancellata*, *Oe. obliqua*, *Oe. harpularia*, *Philine lima*.

13. Относительно эврибатные литорально-медиальные виды — 6: *Musculus discors*, *Testudinalia tessellata*, *Tectura virginea*, *Margarites helycinus*, *Ephera vineta*, *Buccinum cyaneum*.

14. Относительно эврибатные сублиторальные виды — 5: *Heteranoma squamula*, *H. aculeata*, *Tridonta borealis*, *Arctica islandica*, *Margarites groenlandicus groenlandicus*.

15. Относительно эврибатные циркумлиторально-псевдобатиальные виды — 20: *Leionucula tenuis*, *Nuculana pernula*, *Yoldia amygdalea*, *Elliptica elliptica*, *Nicania montagui*, *Thyasira gouldi*, *Axinopsida orbiculata*, *Margarites groenlandicus umbelicalis*, *M. olivaceus*, *Velutina velutina*, *V. undata*, *Lunatia pallida*, *Buccinum elatior*, *Boreotrochon clathratus*, *Admete couthouyi*, *Oenopota pyramidalis*, *Oe. trevelyana*, *Retusa pertenuis*, *Cylichna alba*, *C. occulta*.

16. Эврибатные литорально-сублиторальные виды — 4: *Musculus laevigatus*, *Onoba aculeus*, *Amauropsis islandica*, *Buccinum undatum*.

17. Эврибатные сублиторально-псевдобатиальные виды — 3: *Hiatella arctica*, *Macoma calcarea*, *Ariadnaria borealis*.

18. Эврибатный литорально-псевдобатиальный вид — 1: *Cryptonatica clausa*.

Отметим, что брюхоногие моллюски имеют в основном более узкий диапазон вертикального распределения. Среди них 42% оказываются стенобатными, тогда как среди двустворчатых лишь 25% стенобатных видов. Вероятно, этот факт объясняется тем, что среди *Gastropoda*, в отличие от *Bivalvia*, имеется довольно большая группа видов, ограниченных в батиметрическом распространении либо фиталью (фитофаги), либо вертикальным распределением своих жертв (узко специализированные хищники). Очевидно, что эти моллюски в большинстве случаев оказываются не способными расширить свой ареал за счет изменения глубины обитания, как это наблюдается у многих двустворчатых и некоторых брюхоногих. Этим, по-видимому, можно объяснить возникающие расхождения в определении границ биогеографических областей при анализе распространения *Bivalvia* и других групп

**Сходство (по: Jassard, 1912) видового состава моллюсков
различных вертикальных зон Белого моря, %**

Вертикальные зоны	1	2	3	4	5	6
1	21					
2	68 ± 8	31				
3	20 ± 5	34 ± 6	63			
4	10 ± 3	20 ± 4	64 ± 5	78		
5	5 ± 2	12 ± 3	48 ± 5	68 ± 5	88	
6	2 ± 2	6 ± 3	30 ± 5	43 ± 5	47 ± 5	41

Примечание. 1 — литораль, 2 — адлитораль, 3 — циркумлитораль, 4 — медиаль, 5 — инфрамедиаль, 6 — псевдобатиналь. По диагонали — число видов, отмеченных в зоне.

бентосных животных (Скарлато, 1981), а также отмеченные в предыдущей главе различия в составе двух классов моллюсков.

В Белом море, так же, как и в других районах Мирового океана (Голиков, 1980; Скарлато, 1981), виды с более широким ареалом обладают и более широким диапазоном вертикального распространения. Так, если среди стенобатных видов в нескольких биогеографических областях встречено 56% моллюсков, то среди относительно эврибатных — 92%. 56% стенобатных видов отмечены только в Атлантическом океане и (или) атлантическом секторе Арктики, в то же время среди эврибатных и относительно эврибатных моллюсков таким характером географического распространения обладают всего 33% видов.

Анализ сходства качественного состава фаун моллюсков различных вертикальных зон (табл. 4) показывает, что в пределах внутренних районов Белого моря выделяются два крупных фаунистических комплекса, один из которых занимает литораль и адлитораль, а другой — глубины от 1—3 м до 340 м. В составе второго фаунистического комплекса несколько особняком стоит фауна псевдобатини, отличающаяся от фауны соседней инфрамедиали, но не обладающая свойственными только ей видами моллюсков. На литорали и в адлиторали обитает 31 вид моллюсков, из которых 7 (23%) — специфичны для данных глубин. Ниже адлиторали отмечены 96 моллюсков, из них 72 (75%) не поднимаются выше циркумлиторали, а 31 (32%) обитают в пределах циркумлитораль—инфрамедиаль. Фауна псевдобатини насчитывает 41 вид моллюсков и, как уже отмечалось, не имеет специфичных обитателей.

Граница между фаунистическими комплексами проходит на глубине 1—3 м, т. е. на глубине, не затрагиваемой исследователями литорали и довольно часто упускаемой из вида при изучении населения сублиторали. Возможно, именно плохой изученностью этих глубин можно объяснить сомнительный вывод А. Б. Цейтлина (1981) об однородности фауны полихет по вертика-

ли в Белом море. Действительно, если не учесть этот район, то и малакофауна на оставшихся глубинах будет однородной. Лишь население псевдобатиали, являющееся сильно обедненным дериватом фауны инфрамедиали, будет иметь сравнительно низкий коэффициент сходства Жаккара—Алехина с последней.

Следует отметить, что полученные при таком анализе вертикального распределения результаты практически совпадают с результатами анализа распространения только двустворчатых моллюсков в Белом море, в котором последовательно объединялись участки с наибольшим сходством, в пределах которых появлялся или исчезал хотя бы один вид (Федяков, 1980).

Обратимся теперь к рассмотрению биогеографического состава моллюсков в различных вертикальных зонах внутренних районов Белого моря. На литорали и в адлиторали по числу видов преобладают бореальные и субтропическо-бореальные виды, на долю которых в первой зоне приходится 86%, а во второй — 71% от общего числа видов. Во всех остальных вертикальных зонах доминируют бореально-арктические моллюски (от 55 до 62%). Арктические виды появляются в циркумлиторали, однако их доля здесь не велика и составляет всего около 1%. В инфрамедиали наблюдается примерное равенство по числу видов между индикаторными биогеографическими группами (по 14%). В псевдобатиали исчезают бореальные и субтропическо-бореальные виды, а доли арктических и высокобореально-арктических моллюсков повышаются и достигают соответственно 15 и 27%. Таким образом, граница между преимущественно бореальной и преимущественно арктической фаунами проходит в пределах инфрамедианной зоны. Отметим, что именно здесь встречено наибольшее количество видов, что является, вероятно, следствием смешения фаун различных по происхождению моллюсков.

В связи с тем, что инфрамедиаль занимает довольно большой диапазон глубин, встает вопрос более точного определения местоположения границы между вертикальными участками с преобладанием различных по происхождению животных. С этой целью необходимо рассматривать выделенные в предыдущей главе районы отдельно. Их совместное изучение так же, как и включение в их состав отклоняющихся по гидрологии участков (например, ковшевых губ и эстуариев), может привести к ошибочным результатам.

Горло. По числу видов до глубины около 5 м преобладают бореальные и субтропическо-бореальные виды, а глубже — бореально-арктические. Доля арктических видов даже на самых больших глубинах не превышает 2% (рис. 8а). По биомассе бореальные и субтропическо-бореальные моллюски доминируют до глубины 10—15 м. Доля арктических видов не превышает 1% (рис. 8б). Таким образом, фауна моллюсков этого района целиком может быть отнесена к фауне Германской провинции Атлантической бореальной области (см. предыдущую главу).

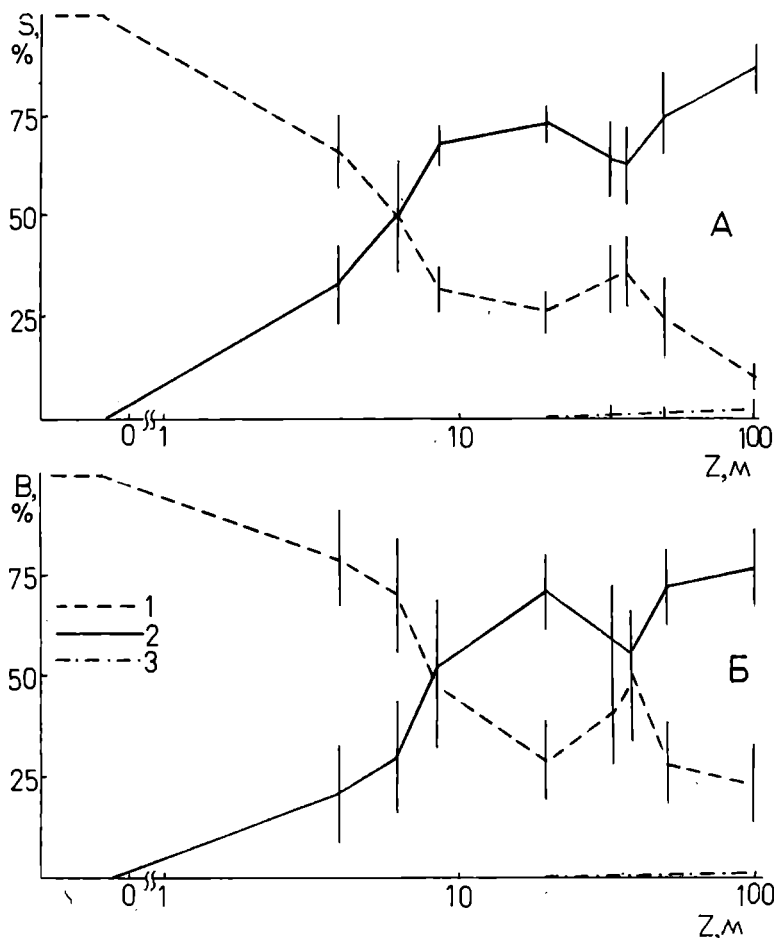


Рис. 8. Изменение соотношения биогеографических групп моллюсков с глубиной в Горле Белого моря

По оси абсцисс — глубина, м (масштаб логарифмический); по оси ординат — доля различных биогеографических групп моллюсков по числу видов (А) и биомассе (Б). 1 — атлантические boreальные и субтропическо-boreальные виды; 2 — субтропическо-арктические и boreально-арктические виды; 3 — арктические виды.

Северо-восточные и восточные районы Двинского залива. По числу видов boreальные и субтропическо-boreальные моллюски преобладают до глубины 4—5 м и полностью исчезают на глубинах более 40 м. Смена доминирования индикаторных биогеографических групп отмечается на глубине 30—35 м (рис. 9А). По биомассе зависимость биогеографического состава от глубины имеет такой же вид (рис. 9Б). Особенностью данного района является полное отсутствие малакофауны на литорали, вызванное усиленной подвижностью песчаных грунтов под действием прилива. Типичная для литорали фауна встречается здесь на глубинах 0,5—3 м.

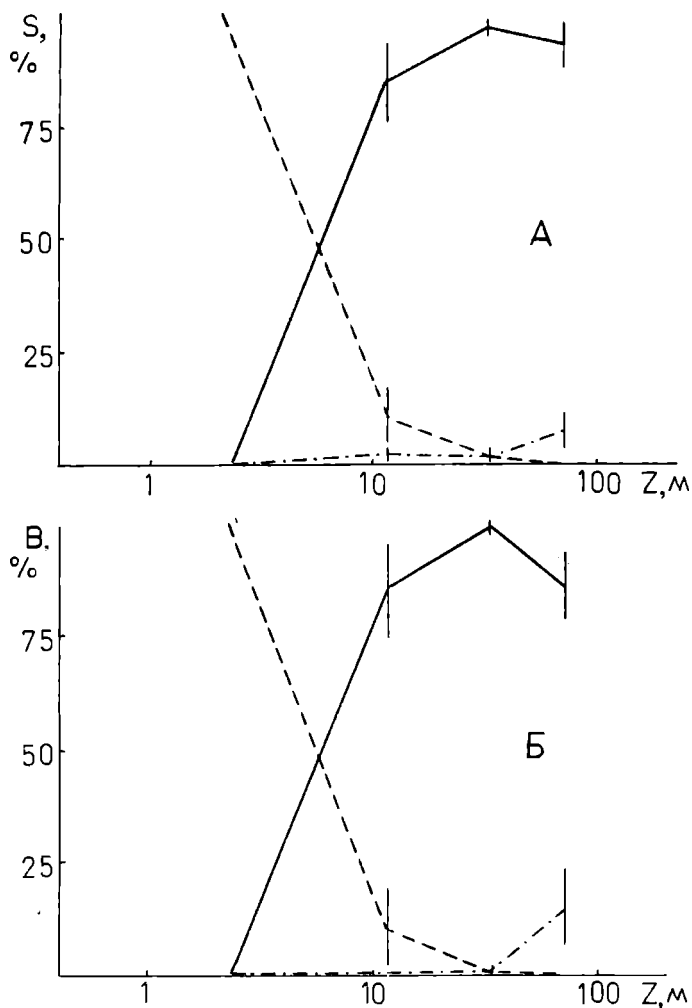


Рис. 9. Изменения соотношения биогеографических групп моллюсков с глубиной в северо-восточной части Двинского залива. Обозначения как на рис. 8.

Таким образом, бенталь этого района до глубин 30—35 м должна быть отнесена к Германской провинции Атлантической бореальной области. Участки дна, лежащие глубже 35 м, относятся к Беломорскому округу, Евразийской провинции Арктической области.

Западные районы Двинского залива. Бореальные и субтропическо-бореальные моллюски преобладают по числу видов на глубинах менее 10 м. Смена индикаторных биогеографических групп при этом происходит на глубинах 45—50 м (рис. 10А). По биомассе граница между фаунами преимущественно бореальных и преиму-

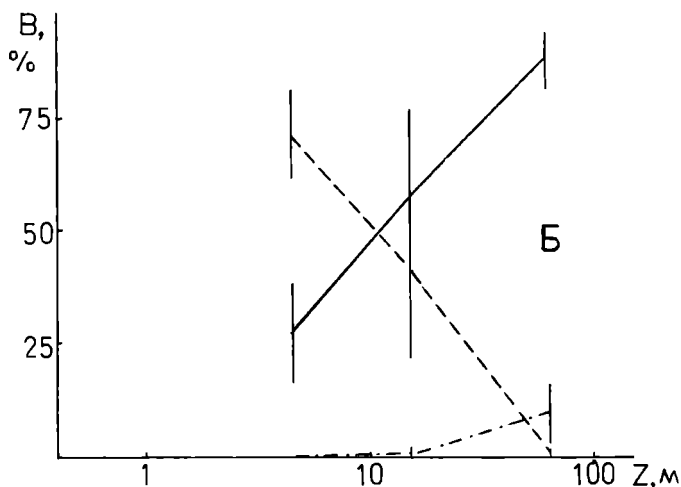
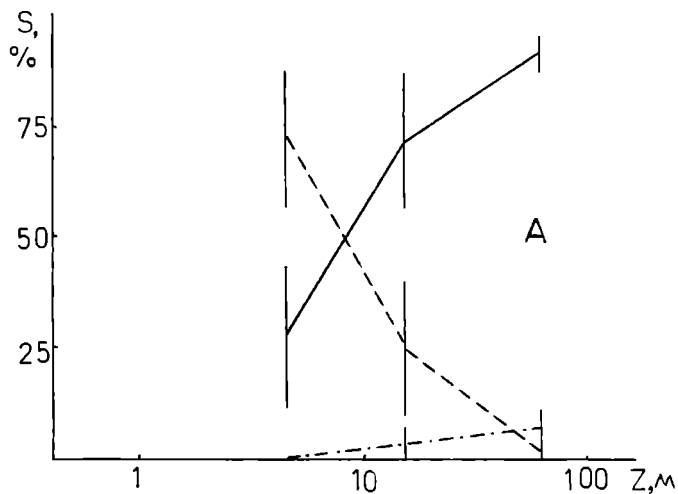


Рис. 10. Изменение соотношения биогеографических групп моллюсков с глубиной в юго-западной части Двинского залива. Обозначения как на рис. 8.

щественно арктических моллюсков проходит также на глубинах 45—50 м, а бореально-арктические виды начинают доминировать на глубинах более 15—20 м (рис. 10Б). Таким образом, этот район, как и предыдущий, не обладает однородной по вертикали фауной двустворчатых и раковинных брюхоногих моллюсков.

Онежский залив. По числу видов бореальные и субтропическо-бореальные моллюски, как и в западных районах Двинского залива, преобладают до глубины 10 м (рис. 11А). При этом арктические виды даже на самых больших глубинах малочисленны. Их

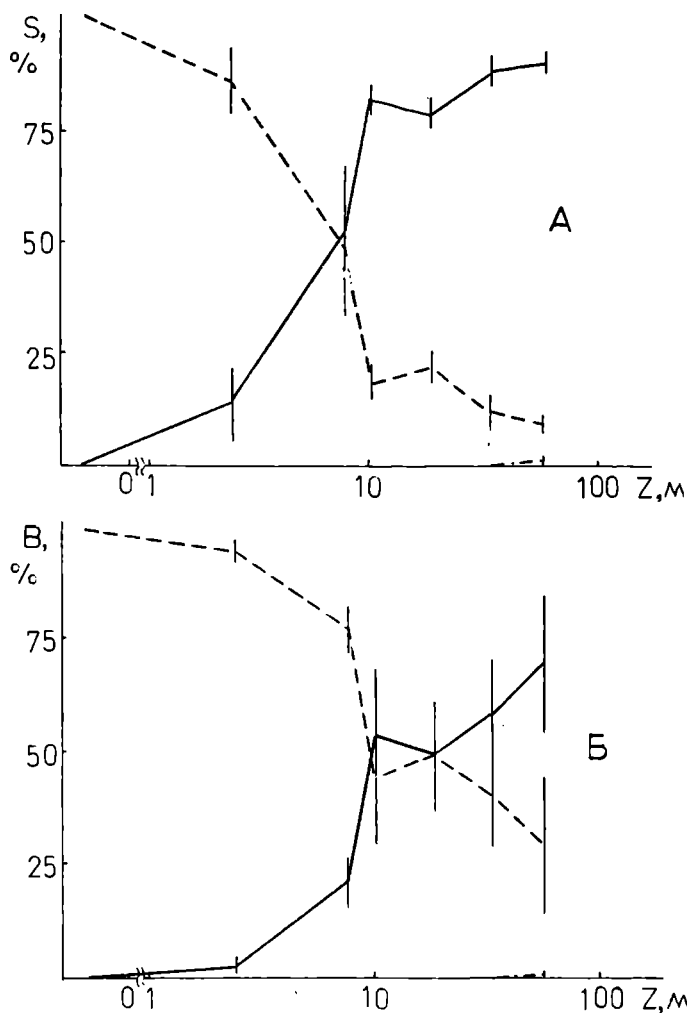


Рис. 11. Изменение соотношения биогеографических групп моллюсков с глубиной в Онежском заливе.

Обозначение как на рис. 8.

доля в общем числе видов не превышает 1%, а в создании суммарной биомассы моллюсков — 0,1%. По биомассе бореальные и субтропическо-бореальные виды доминируют до глубины 20—25 м, однако и на больших глубинах их вклад достаточно значителен — 30—40% (рис. 11Б). Таким образом, этот район, как и Горло, целиком следует включить в состав Германской провинции Атлантической бореальной области.

Кандалакшский залив (без учета ковшовых губ и эстуарных районов). По числу видов бореальные и субтропическо-бореаль-

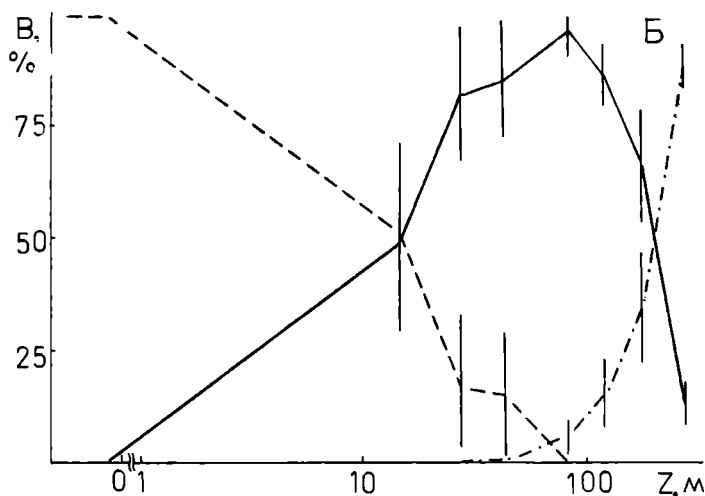
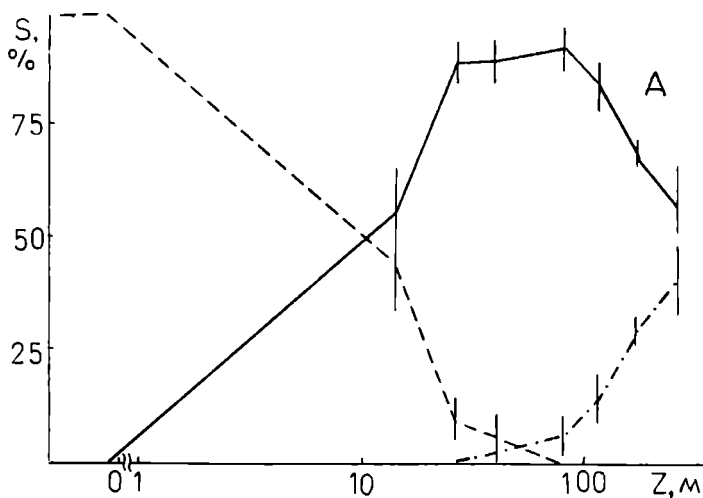


Рис. 12. Изменение соотношения биогеографических групп моллюсков с глубиной в Кандалакшском заливе
Обозначения как на рис. 8.

ные моллюски преобладают до глубины 3—5 м. Смена преобладания индикаторных биогеографических групп при этом происходит на глубинах около 50 м (рис. 12А). По биомассе бореально-арктические виды начинают доминировать на глубине 15 м и на глубинах около 175 м уступают лидирующее положение арктическим моллюскам. Последних становится больше, чем бореальных и субтропическо-бореальных на глубинах 60—70 м (рис. 12Б).

Бассейн. Отрывочные сведения из этого района, приведенные в работах Л. А. Зенкевича (1927) и К. М. Дерюгина (1928), позво-

ляют охарактеризовать глубины Бассейна как чисто арктический участок Белого моря. Изменения биогеографического состава малакофауны здесь имеют такой же характер, как и в Кандалакшском заливе.

Терский берег. Из этого района в нашем распоряжении оказалось всего 3 количественные станции с глубин 7, 37 и 75 м. Уже на глубине 37 м не встречены бореальные и субтропическо-бореальные виды. Проба с глубины 7 м указывает, что на этой глубине подавляющее большинство видов бореального происхождения. При этом в ней не обнаружено арктических видов. Таким образом, смена специализированных биогеографических групп моллюсков происходит здесь на глубинах менее 37.

Эстуарные участки. Судя по данным из эстуариев рек Княжая и Умба, бореальные и субтропическо-бореальные виды моллюсков преобладают на глубинах до 5—15 м, глубже они выпадают из состава малакофауны. Характер их вертикального распределения сходен с таковым в северо-восточных районах Двинского залива, однако отсутствие малакофауны на литорали вызвано здесь не подвижностью грунтов, а сильным опреснением поверхностного слоя воды.

Ковшевые губы. В губах Лов Терского берега Кандалакшского залива и Долгой Большого Соловецкого острова (глубина отделяющих порогов составляет около 3 м) по числу видов бореальные и субтропическо-бореальные моллюски преобладают на мелководье до 2—3 м, полностью они исчезают на глубине 15 м. Количество арктических форм превышает количество преимущественно бореальных на глубинах более 3 м (рис. 13А). По биомассе бореально-арктические виды доминируют в диапазоне глубин от 2—3 до 10—11 м. Глубже основную часть биомассы создают арктические моллюски. Последние начинают преобладать над бореальными и субтропическо-бореальными видами уже на глубине 7 м (рис. 13Б). Аналогичные изменения претерпевает биогеографический состав моллюсков в губе Колвица Кандалакшского берега (глубина порога 10—15 м) (рис. 14А, Б). Весьма сходная картина наблюдается и в Бабьем море (Гурвич, 1934).

Характер изменения биогеографического состава моллюсков в ковшевых губах практически идентичен таковому во всех глубоководных районах моря с четко выраженной стратификацией вод. По сути дела различия касаются лишь абсолютных значений глубины расположения границ бореального и арктического поясов. Судя по имеющимся данным, смена индикаторных биогеографических групп моллюсков происходит на глубинах, прямо пропорционально зависящих от глубин порогов (рис. 15). Таким образом, оказывается вполне правомочным рассматривать ковшевые губы как миниатюрные модели глубоководных районов Белого моря.

Суммируя сказанное выше, можно представить следующую схему вертикальной зональности малакофауны Белого моря

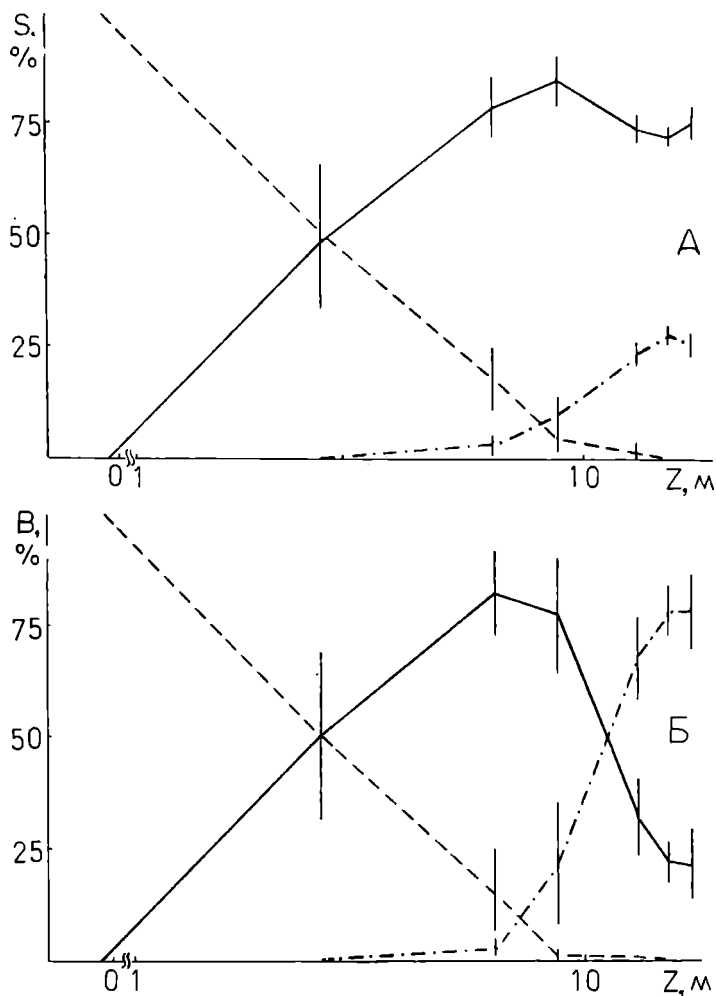


Рис. 13. Изменение соотношения биogeографических групп моллюсков с глубиной в мелководных ковшевых губах Лов и Долгая.

Обозначения как на рис. 8.

(рис. 16). Имеется два крупных вертикальных пояса, резко различающихся по биogeографическому составу моллюсков. Граница между ними проходит в открытых районах на глубинах 20—70 м, при этом она располагается выше в тех местах, где вертикальное перемешивание затрагивает лишь узкий слой поверхностных вод (например, ковшевые губы). Наличие мощных горизонтальных потоков поверхностных вод с низкой соленостью, вызывая достаточно сильное противотечение придонных холодных высокосолесных вод, также определяет более высокое положение этой грани-

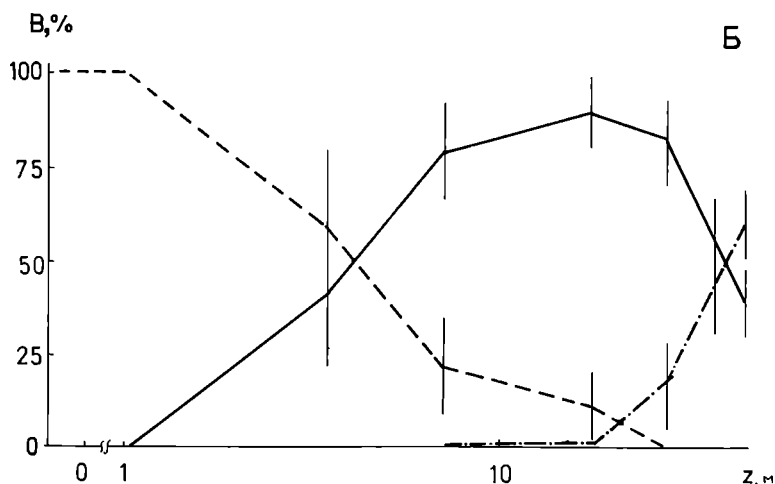
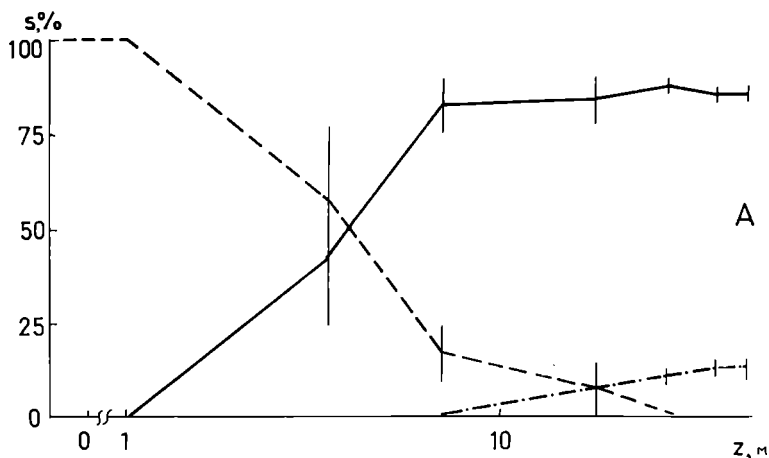


Рис. 14. Изменение соотношения биogeографических групп моллюсков с глубиной в ковшевой губе Колвица.

Обозначения как на рис. 8.

цы (например, эстуарии, восточные районы Двинского залива). Напротив, чем более глубокие слои затрагивает вертикальная циркуляция, тем более глубоко появляется арктическая фауна (например, Горло, Кандалакшский и, особенно, Онежский заливы).

Бореальный пояс может быть разделен на верхний горизонт, включающий в себя литораль, адлитораль и циркумлитораль, и нижний горизонт — до границы между поясами. Первый из них характеризуется доминированием бореальных и субтропическо-бореальных видов, а второй — бореально-арктических моллюсков. Граница между этими горизонтами практически совпадает с нижней границей циркумлиторали. Ее местоположение существенно

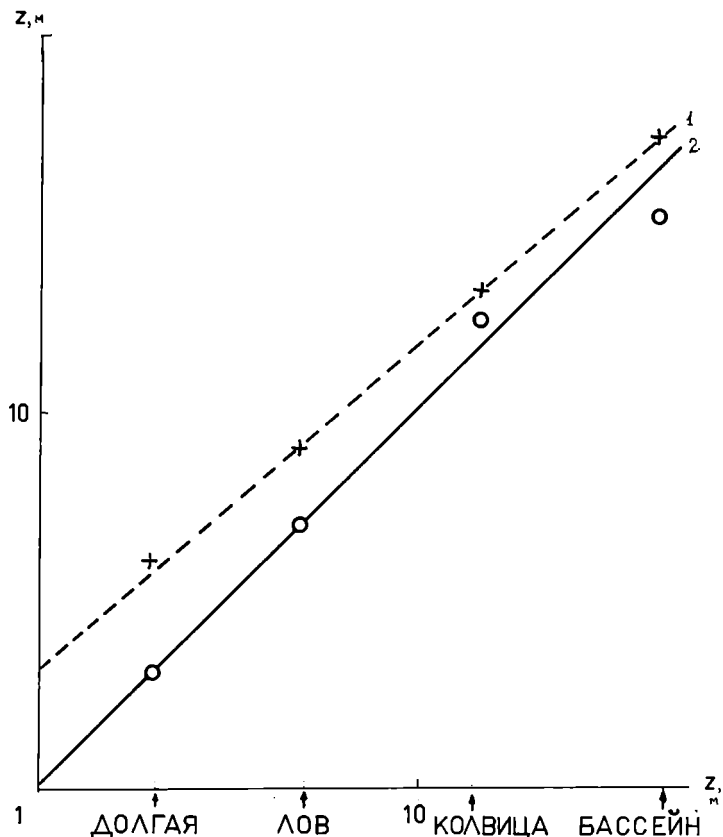


Рис. 15. Зависимость глубины расположения границы между био-географическими поясами от глубины порога, отделяющего данную акваторию.

По оси абсцисс — глубина порога, м; по оси ординат — глубина, на которой отмечено равенство бореальных и арктических моллюсков по числу видов (1) и биомассе (2). Масштаб логарифмический.

зависит от интенсивности вертикальной циркуляции вод (главным образом под действием ветрового перемешивания). Вместе с тем, она нигде не опускается ниже 20 м, т. е. глубины с минимальной освещенностью, достаточной для фотосинтеза бурых водорослей (Зинова, 1953). Таким образом, фауна верхнего горизонта бореальной зоны ограничена в вертикальном распределении в основном верхним наиболее хорошо прогреваемым слоем поверхностной бореальной водной массы — аналогом поверхностного слоя поверхностной структурной зоны Мирового океана (Степанов, 1983). Следует отметить, что выраженность нижнего горизонта рассматриваемого пояса находится в обратной зависимости от интенсивности летней температурной стратификации вод того или иного района. Например, она сильно сокращена в ков-

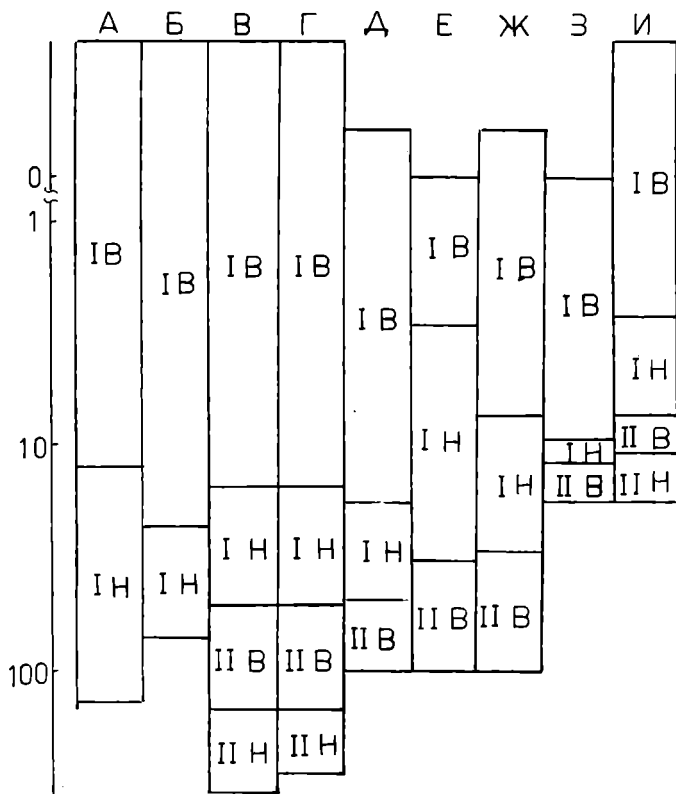


Рис. 16. Схема вертикальной зональности малакофауны различных районов Белого моря.

А — Горло; Б — Онежский залив; В — Кандакшский залив; Г — Бассейн; Д — юго-западная часть Двинского залива; Е — северо-восточная часть Двинского залива; Ж — район Терского берега Бассейна; З — эстуарные районы; И — мелководные ковшевые губы. I — бореальный пояс; II — арктический пояс. В — верхний горизонт; Н — нижний горизонт. По оси ординат — глубина, м (масштаб логарифмический).

шевых губах и эстуариях, и наоборот, растянута в Горле и Онежском заливе.

Нижний арктический пояс подразделяется на верхний горизонт с преобладанием бореально-арктических видов и нижний, характеризующийся полным доминированием арктических видов. Граница между этими горизонтами проходит на глубине 150—200 м, т. е. на глубинах, начиная с которых наблюдаются температуры не выше $-1,4^{\circ}$, а их сезонные колебания не превышают $0,1^{\circ}$ (Дерюгин, 1928).

Таким образом, положение границы между биогеографическими вертикальными поясами определяется температурными характеристиками вод. Она более или менее строго приурочена к летней изотерме $1-2^{\circ}$ и в ковшевых водоемах совпадает с глубиной порога. Местоположение границ между горизонтами обоих поясов

менее строго связано с абсолютными температурами и определяется комплексом биотических и гидрологических особенностей той или иной акватории. Положение верхней границы распространения фауны морских моллюсков определяется действием различных факторов, таких как время осушки, степень прибойности, характер грунтов, соленость и др.

Закономерным вертикальным изменениям подвергается не только биогеографический состав малакофауны, но и количественные показатели обилия животных. Так, биомасса моллюсков так же, как и плотность их поселений, сначала повышается, достигая максимума на нижнем горизонте литорали или в адлиторали (Горло и Двинский залив). Затем она постепенно снижается до границы вертикальных поясов и вновь возрастает с увеличением глубины в арктическом поясе (рис. 17А, Б).

Среднее число видов в малакоценозах на протяжении бореального пояса растет, достигая максимума на границе между поясами, затем постепенно снижается (рис. 18). Характер изменений, которые претерпевает с глубиной видовое разнообразие (Shannon, Weaver, 1963) малакоценозов, прямо противоположен таковому биомассы и плотности поселений моллюсков (рис. 19). Этот показатель уменьшается от верхнего к нижнему горизонту литорали, далее растет, достигая максимума на границе поясов, затем вновь снижается на максимальных глубинах.

Таким образом, выделенные вертикальные пояса и горизонты отличаются друг от друга не только биогеографическим составом моллюсков, но и количественными и качественными характеристиками малакоценозов (табл. 5). Так, верхний горизонт бореального пояса характеризуется наибольшими биомассами и плотностями поселений моллюсков, наряду со сравнительно низкими видовым разнообразием и числом видов в малакоценозах. Моллюски нижнего горизонта бореального пояса, как и верхнего — арктического, обладают низкими плотностями поселений и биомассами при сравнительно большом видовом разнообразии и числе видов в своих таксоценозах. Для нижнего горизонта арктического пояса характерны средние плотности поселений и биомассы моллюсков, низкое видовое разнообразие и небольшое число видов в малакоценозах. При этом таксоценозы моллюсков, расположенные на границах поясов и горизонтов, как правило, имеют более низкие плотности поселений и биомассы и большее видовое разнообразие и число видов, чем малакоценозы соседних участков дна.

Из табл. 5 видно, что горизонты в пределах обоих поясов достоверно различаются сразу по нескольким показателям состояния малакофауны. Вместе с тем между нижним горизонтом бореального и верхним горизонтом арктического пояса достоверных различий нет. Это могло бы служить поводом для объединения их в единую промежуточную зону, однако наличие между ними пограничных малакоценозов с характерными чертами (низкие биомассы и плотность поселений и большое число видов) указывает

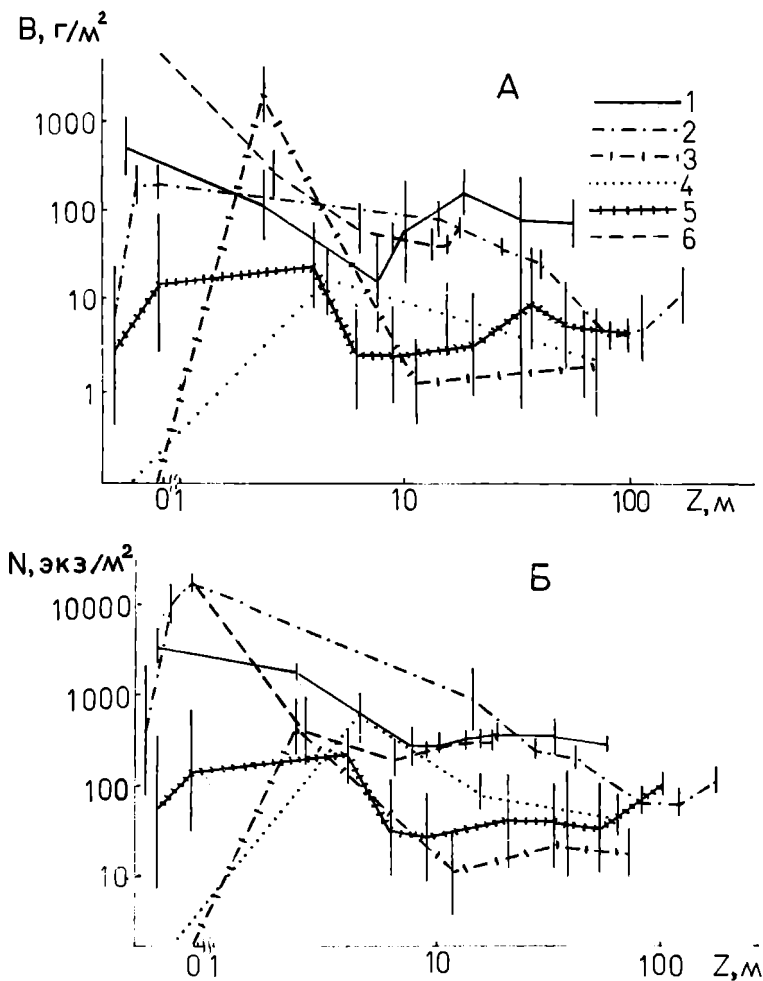


Рис. 17. Зависимость биомассы (А) и плотности поселения (Б) моллюсков от глубины.

1 — Онежский залив; 2 — Кандалакшский залив; 3 — северо-восточная часть Двинского залива; 4 — юго-западная часть Двинского залива; 5 — Горло; 6 — мелководные кошачьи губы. По оси абсцисс — глубина, м (масштаб логарифмический), по оси ординат — биомасса (А), г/м² и плотность поселения моллюсков (Б), экз./м² (масштаб логарифмический).

на то, что здесь происходит смена направленности реакций малакофауны на изменение комплекса факторов с глубиной. Так, верхний горизонт арктического пояса, как и весь этот пояс, характеризуется постепенным увеличением количественных показателей и уменьшением видового разнообразия поселений моллюсков с увеличением глубины. Напротив, в пределах бореального пояса ко-

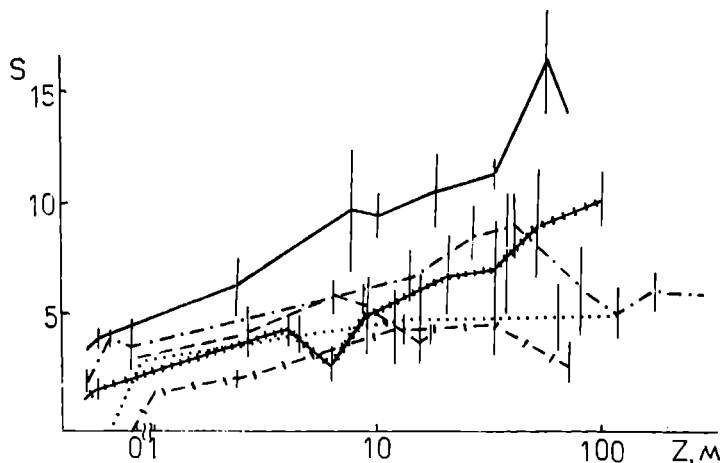


Рис. 18. Зависимость среднего числа видов моллюсков в биоценозах от глубины

По оси абсцисс — глубина, м (масштаб логарифмический); по оси ординат — среднее число видов моллюсков в биоценозах
Остальные обозначения как на рис. 17

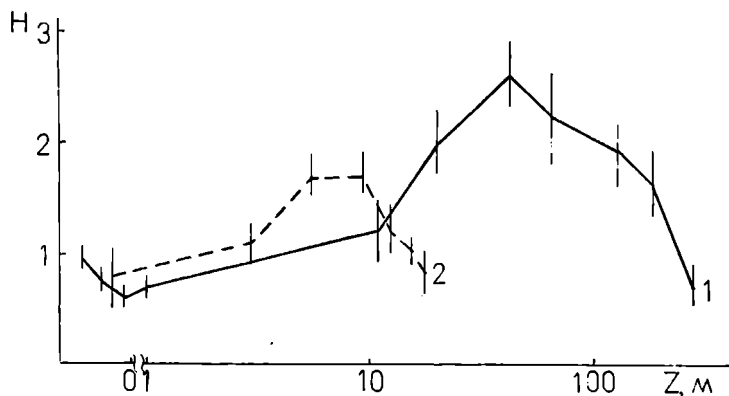


Рис. 19. Зависимость видового разнообразия малакоценов от глубины в Кандалакшском заливе (1) и мелководных ковшевых губах (2).

По оси абсцисс — глубина, м (масштаб логарифмический); по оси ординат — видовое разнообразие малакоценов (по: Shannon, Weaver, 1963).

личество видов постепенно повышается, а биомасса и плотность поселений падает с увеличением глубины*.

Проведенный анализ показал, что вертикальное распределение моллюсков как следствие влияния гидрологических характеристик водных масс (Golikov, Scarlato, 1968), не может быть достаточно

* Уменьшение биомассы и плотности поселения и увеличение видового разнообразия на верхних горизонтах литорали вызвано, вероятно, теми же причинами (экотонный характер малакоценов), что и изменения этих показателей на границах поясов. В данном случае это граница море—суша.

**Некоторые показатели состояния малакоценов
различных вертикальных поясов и горизонтов**

Пояс	Горизонты	Плотность поселений, экз./м ² lg	Биомасса, г/м ² lg	Число видов	Видовое разнообразие, бит/особь
бореальный	верхний	3,0 ± 0,1	2,3 ± 0,1	4,9 ± 0,4	1,1 ± 0,1
	граница	1,8 ± 0,6	1,2 ± 0,5	8,3 ± 2,3	2,3 ± 0,3
	нижний	2,0 ± 0,2	1,1 ± 0,3	6,9 ± 1,1	2,1 ± 0,2
	граница	1,9 ± 0,1	0,8 ± 0,1	7,9 ± 0,8	2,2 ± 0,1
арктический	верхний	2,3 ± 0,3	1,2 ± 0,3	6,7 ± 1,0	2,1 ± 0,4
	граница	2,1 ± 0,1	1,5 ± 0,2	6,2 ± 1,0	1,7 ± 0,2
	нижний	2,5 ± 0,1	1,6 ± 0,1	4,2 ± 0,5	0,8 ± 0,1

полно объяснено гипотезами, принимающими как двуслойную, так и трехслойную структуру вод Белого моря. Действительно, согласно первой их них граница теплого и холодного слоев проходит на глубине 30—40 м (Книпович, 1891, 1897). В тех районах, где работал Н. М. Книпович (а именно в восточных районах моря), на этой глубине происходит смена бореальной и арктической фаун моллюсков. Таким образом, эта гипотеза, разделяя всю толщу вод Белого моря на бореальную и арктическую водные массы, вполне объясняет наличие обоих выделенных при анализе распределения моллюсков вертикальных поясов, но не в состоянии объяснить деление этих зон на горизонты.

Вторая гипотеза (Пантюлин, 1974; Беклимишев и др., 1975, 1977, 1980), основанная на гидрологических данных из Канда-лакшского залива, предполагает наличие трех водных масс: поверхностной, промежуточной и глубинной. Поверхностная водная масса омывает наш верхний горизонт бореального пояса, промежуточная — нижний, а глубинная — весь арктический пояс. Таким образом, и эта гипотеза не полностью отражает вертикальное деление Белого моря по фауне моллюсков.

В связи с этим, совместно с А. Д. Наумовым, нами проанализированы многочисленные гидрологические данные, приведенные в работах Н. М. Книповича (1891, 1893, 1897, 1906), К. М. Дерюгина (1923, 1928), В. В. Тимонова (1925, 1929, 1947, 1950), Е. В. Соколовой (1934), Г. С. Гурвича и Е. В. Соколовой (1939), В. М. Надежина (1960), Р. В. Пясковского (1963), А. И. Бабкова (1982), в приложении к 5 тому «Биология Белого моря» (1980), а также сведения, полученные в ходе различных экспедиций Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР при участии А. И. Бабкова. Для обоснования вертикального членения толщи вод Белого моря были использованы понятия о водных массах и структурных зонах Мирового океана (Defant, 1929; Добровольский, 1948, 1961; Мамаев, 1970; Степанов, 1983; и др.).

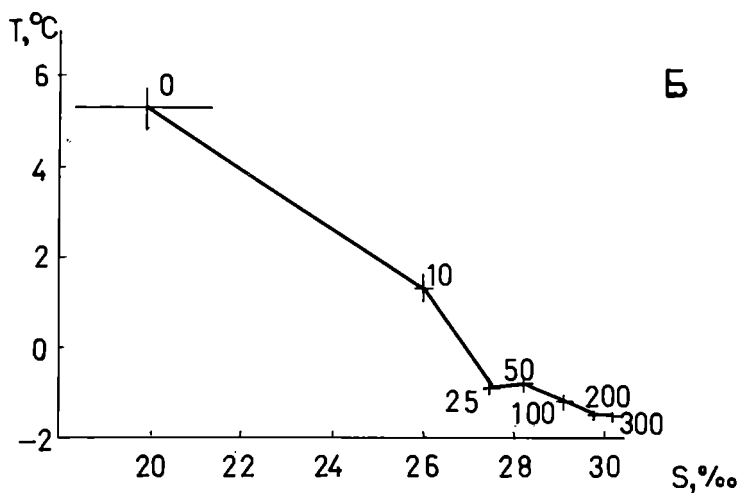
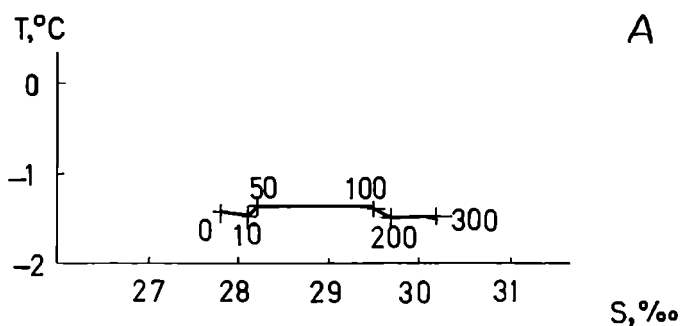
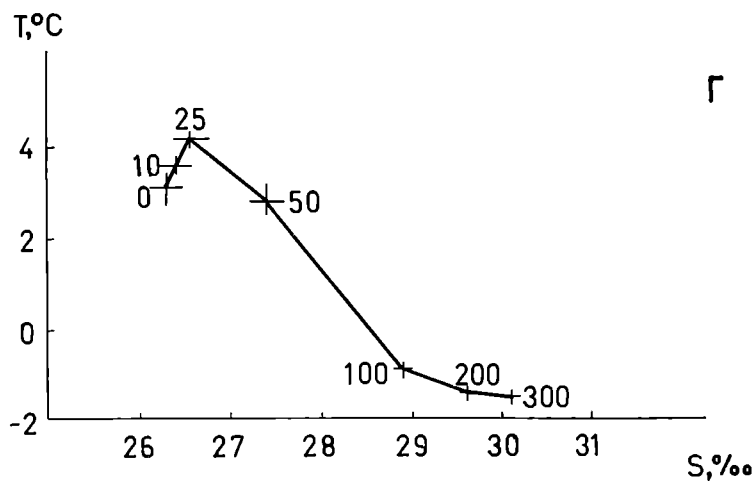
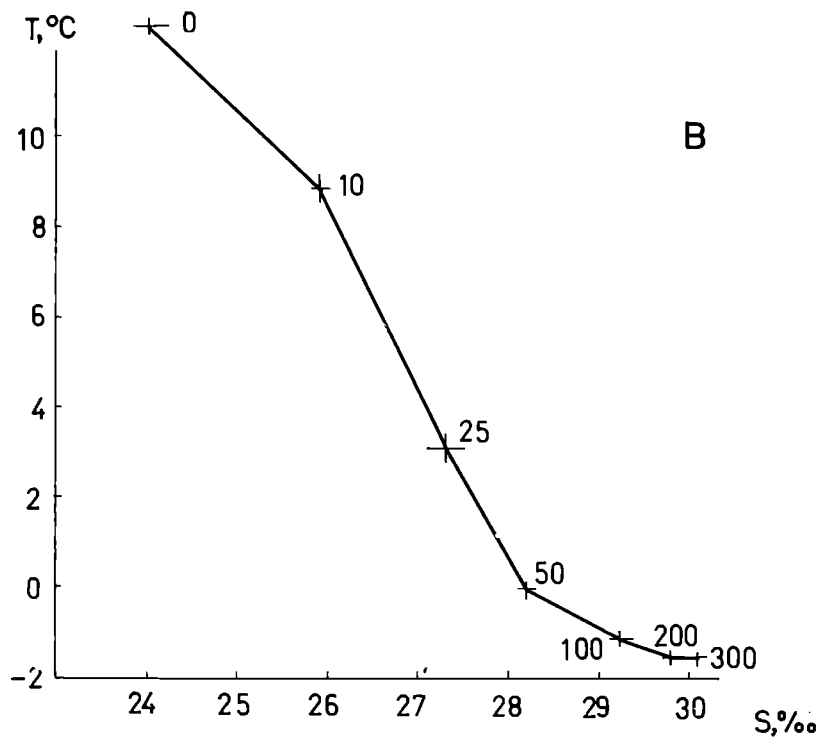


Рис. 20. Усредненные T, S, z -диаграммы глубоководных районов Белого моря (по опубликованным материалам гидрологических серий различных экспедиций, см. список литературы).

А в феврале-марте; *Б* в апреле-мае; *В* в июле-августе; *Г* в октябре-ноябре. По оси абсцисс — солёность, ‰, по оси ординат — температура, °C. Числа у точек — глубина, м.



Среди различных методов выделения водных масс наиболее часто употребляется *T,S*-анализ, основанный на исследовании термогалинных характеристик вод (Helland—Hansen, 1918; Штокман, 1943; Добровольский, 1961; Мамаев, 1970; и др.). Согласно его теории количество водных масс в той или иной акватории на две больше, чем количество перегибов (экстремумов) на кривых в плоскости температура—соленость (Мамаев, 1970).

Первая же попытка анализа *T,S*-диаграмм вод внутренних районов Белого моря привела исследователей к 3-слойной модели этого водоема (Пантюлин, 1974; и др.), отличной от классической 2-слойной, предложенной еще в прошлом веке (Книпович, 1897; Дерюгин, 1928; и др.). Действительно *T,S*-кривая, построенная по данным, полученным в июне—августе, имеет четко выраженный перегиб, приходящийся на глубину 50 м (рис. 20В). Подобная картина наблюдается почти до середины октября, когда охлаждение поверхностного слоя приводит к появлению второго перегиба (рис. 20Г). Формально осенью можно выделить 4 водные массы: поверхностную, две промежуточные и глубоководную. Глубина залегания ядра верхней промежуточной массы при этом меняется от 5 до 25—50 м в декабре.

Продолжающийся процесс охлаждения в конце концов вызывает изотермию всей толщи вод Белого моря, а резкое сокращение пресного стока приводит к почти полной гомогалинности верхнего 50-метрового слоя. В результате этих явлений летняя и осенняя *T,S*-кривые с одним или двумя перегибами вырождаются зимой в *T,S*-прямую, параллельную оси солёностей (рис. 20А). Таким образом, в зимний период в пределах Бассейна Белого моря можно выделить лишь две водные массы: поверхностную с солёностью около 28‰ и глубинную, солёность которой около 30‰. Наибольшие градиенты как солёности, так и плотности вод наблюдаются на глубинах 50—100 м, что свидетельствует о прохождении границы водных масс именно в пределах данного диапазона глубин. Величина вертикальной устойчивости как индикатор водных масс и границ между ними (Иванов-Францевич, 1953) максимальна в слое 0—50 и 100—300 м.

Весной с началом поступления в акваторию Белого моря талых вод, скапливающихся подо льдом тонким слоем, *T,S*-кривая сильно вытягивается в горизонтальном направлении (рис. 20Б). В этот момент слабо выраженный перегиб этой кривой приходится на глубину около 25 м. В дальнейшем постепенное ослабление пресного стока, увеличение прогрева и ветровое перемешивание приводят к известной летней стратификации вод Белого моря.

Сходные сезонные изменения термогалинных характеристик слоев прослеживаются и в закрытых участках моря — фьордах и ковшевых губах (Соколова, 1934; Гурвич, Соколова, 1939; Наумов, 1979б; Бабков, 1982).

Как видно из изложенного, с помощью *T,S*-анализа в разные сезоны года в Белом море можно различать от 2 до 4 водных масс. Сколько же их на самом деле?

Обсуждая изменения индексов вод в связи с годовым циклом А. Д. Добровольский (1961) писал, что если «... в разные сезоны... нет притока инородной водной массы, а одна и та же вода изменила свои индексы..., точнее говорить не о... водных массах..., а о модификациях, разновидностях (*разрядка* А. Д.) одной водной массы» (стр. 14). В Белом море сезонным изменениям подвержены термогалинные характеристики вод в слое 0—50 м. Что же касается T, S -прямой на участке 50—300 м, то она сохраняется в неизменном виде круглый год (рис. 20), свидетельствуя о наличии 2 водных масс. Тот факт, что зимой ни температура, ни соленость поверхностных слоев не отличаются от тех же характеристик вод на глубине 50 м, говорит в пользу того, что эти слои являются модификациями водной массы с ядром, расположенным на глубине 50 м.

Для окончательного решения вопроса о количестве водных масс нам осталось, согласно определению А. Д. Добровольского (1961), рассмотреть происхождение вод Белого моря и особенности их формирования. Очевидно, что водообмен внутренних районов Белого моря происходит через Горло, причем сточное течение прижимается к Зимнему, а питающее — к Терскому берегу (Тимонов, 1925; Дерюгин, 1928). Из особенностей гидрологического режима этого района следует отметить, по-видимому, круглогодичные изотермию и гомогалинность по вертикали, обусловленные интенсивными как ламинарными, так и турбулентными токами воды. Интересно, что данное обстоятельство, по мнению А. И. Бабкова и А. Н. Голикова (1985), является непременным условием формирования водных масс.

Анализ сезонного хода соленостей питающего течения вблизи о-ва Сосновца (рис. 21) не оставляет сомнений, что в течение года в Бассейн поступают два типа вод. Действительно, на протяжении 6 месяцев (с мая по октябрь) соленость этого течения составляет около 30‰, еще 4 месяца (с декабря по март) текут воды с соленостью около 31,5‰ и лишь 2 месяца в году соленость питающего течения имеет промежуточное значение.

Летом поступающие в Горло Белого моря воды, смешиваясь со сточным течением, прогреваются и опресняются. Их соленость на траверзе о-ва Сосновца падает по сравнению с нормальной океанической примерно на 4‰, а на траверзе мыса Никодимского еще на 2‰. Условная плотность вод питающего течения на юго-западе Горла в это время года составляет лишь 22,2, что не позволяет им опускаться на глубины более 50—70 м (рис. 22).

Зимой, благодаря сокращению пресного стока и, как следствие, увеличению солености сточного течения, воды питающего течения опресняются менее значительно и на траверзе мыса Никодимского обладают соленостью выше 30‰. Их условная плотность существенно повышается, что и определяет их опускание по склону желоба на максимальные глубины (рис. 22).

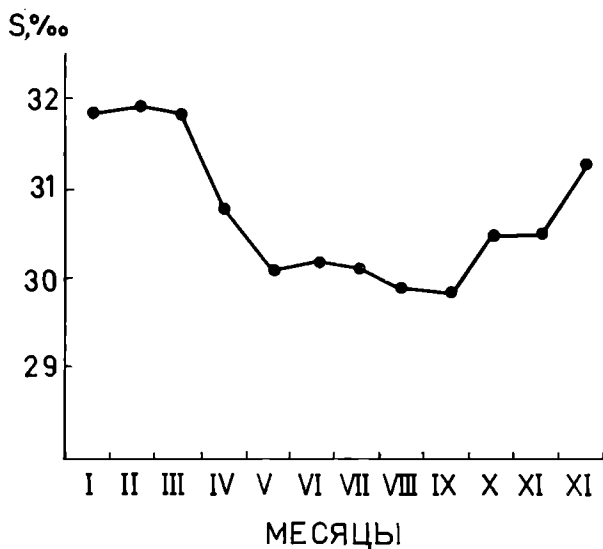


Рис. 21. Сезонные изменения солёности поверхностного слоя воды питающего течения в районе острова Сосновец (по: Наумову и др., 1986).

По оси абсцисс - месяцы; по оси ординат - солёность, ‰.

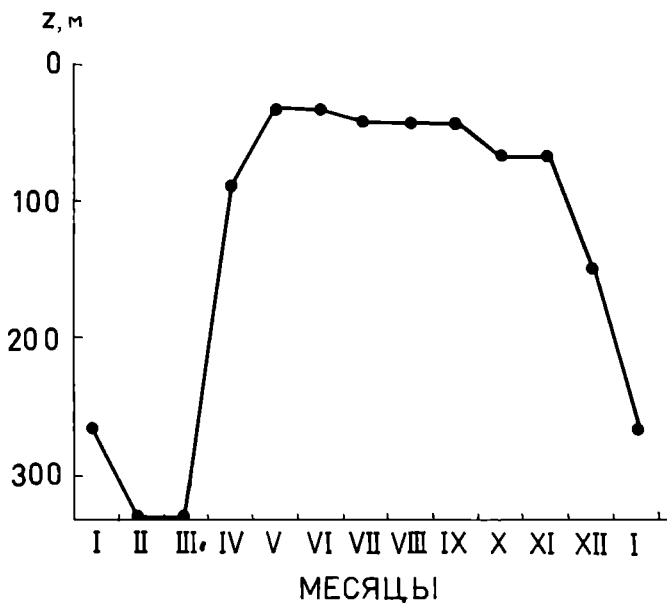


Рис. 22. Сезонные изменения расчетной глубины опускания вод питающего течения в Бассейне Белого моря (рассчитано по изменению условной плотности вод)

По оси абсцисс - месяцы; по оси ординат - глубина, м.

Принципиальное значение для идентификации водных масс Белого моря имеет вопрос об источниках поступающих в Горло вод. Схема течений Баренцева моря показывает, что летом в Воронку и Горло проникают бореальные воды Руппиновской ветви Североатлантического течения. Таким образом, мы вправе называть поверхностную водную массу Белого моря атлантической бореальной, подчеркивая тем самым ее гомологию водам Мурман и Норвегии. Что касается зимнего периода, то малое число наблюдений за течениями в восточной части Баренцева моря не позволяет с абсолютной ясностью проследить происхождение глубоководной водной массы Белого моря.

С одной стороны, если зимой в Горло попадают те же баренцевоморские воды, что и летом, а свои характеристики глубинная водная масса Белого моря приобретает независимо от поверхностных арктических вод, то ее следует называть глубинной беломорской арктической водной массой. В данном названии подчеркивается ее аналогия (сходство температур и соленостей) с арктической водной массой и оригинальность происхождения.

С другой стороны, если зимой к Воронке подходят типично арктические воды Карского моря, заполняющие по пути локальные депрессии дна и создающие тем самым пеструю бореально-арктическую мозаику биоценозов в восточной части Баренцева моря, то глубинная водная масса Белого моря оказывается гомологичной поверхностной водной массе арктического бассейна. Как бы то ни было в дальнейшем мы будем называть эту водную массу арктической, подразумевая, что она аналогична, а может быть и гомологична водам сибирских морей.

Итак, в Бассейне, а также в Двинском и Кандалакшском заливах * по вертикали четко различимы две водные массы: бореальная и арктическая **. Граница между ними расположена на глубине 50—100 м и совпадает с границей фаунистических поясов. Отметим, что предлагаемая нами гидрологическая структура Белого моря не совпадает с классической двухслойной схемой, считающей, что положение границы определяется четким термоклином. Мы же вслед за А. Д. Добровольским (1961) полагаем, что сезонное увеличение градиента термогалинных характеристик вод не может служить показателем границы водных масс.

Обратимся теперь к рассмотрению структурных зон и их слоев в Белом море. Толщина верхнего слоя поверхностной структурной зоны, гомотермичность которого обусловлена ветровым перемешиванием (Степанов, 1983), колеблется от 1—2 м в закрытых губах, до 10—15 м в Бассейне и открытых участках заливов. В Онежском заливе мощность этого слоя увеличивается за счет сильных верти-

* В Онежском заливе четко выражена только бореальная водная масса.

** Эстуарно-арктическая и эстуарно-бореальная водные массы (Бабков, Голиков, 1985) здесь не рассматриваются, так как имеют ограниченное влияние на вертикальное распределение моллюсков.

кальных токов воды в шхерных районах. Следующий переходный слой той же структурной зоны, характеризующийся в высоких широтах повышенным градиентом температур, в Белом море совпадает с термоклинном и простирается до глубин от 3—15 м в ковшевых губах и 30—40 м в центральном желобе до 50—70 м в Онежском заливе. Последний подповерхностный слой поверхностной структурной зоны располагается до границы водных масс, поскольку арктическая водная масса Белого моря, как мы убедились, формируется, как и вся промежуточная структурная зона Мирового океана, за счет опускания поверхностных вод.

Таким образом, граница между горизонтами бореального фаунистического комплекса проходит в пределах переходного слоя поверхностной структурной зоны, т. е. слое наибольшего температурного градиента, а ее положение определяется соответствием термопатии бореальных и бореально-арктических видов термическим условием в том или ином диапазоне глубин каждого конкретного района.

Между поверхностной и промежуточной структурными толщами лежит пограничный слой (Степанов, 1983). Возможно, что положение его нижней границы в Белом море определяется объемом поступающих зимой глубинных вод. Так, если ежегодно обменивается половина арктической водной массы, то граница между нынешними и прошлогодними глубинными водами проходит примерно на глубине 120—130 м, что совпадает с глубиной, где начинают доминировать арктические воды. Очевидно, что выдвинутое предположение о подразделении арктической водной массы может быть подтверждено лишь соответствующими данными о сезонной динамике водообмена Белого моря.

Сопоставление предложенной выше схемы гидрологической структуры вод Белого моря с уже рассмотренной вертикальной зональностью распределения моллюсков (рис. 16) говорит об их хорошем соответствии. Таким образом, и в Белом море находит свое подтверждение гипотеза о строгой зависимости вертикального распределения бентоса от характера водных масс (Golikov, Scarlato, 1968; Беклимишев и др., 1975; 1980; Семенова, 1977). При этом в наименее стабильных (соотносительно) местах, в данном случае — на границах водных масс и слоев и границе море—суша, отмечается уменьшение биомассы и плотности поселений моллюсков и увеличение видового разнообразия малакоценов. Последнее является, вероятно, следствием краевого эффекта, характерного для экотона.

ОТНОШЕНИЕ БЕЛОМОРСКИХ МОЛЛЮСКОВ К НЕКОТОРЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

Отношение к температуре

Температура окружающей среды — один из наиболее важных факторов, определяющих распространение пойкилотермных животных. Особенно существенную роль в этом отношении играют температуры размножения видов, имеющие значительно более узкий диапазон, чем пределы их общей температурной устойчивости. Они отличаются относительным постоянством для каждого вида и оказываются близкими к оптимальным температурам обитания моллюсков (Голиков, Скарлато, 1972; Скарлато, 1981; и др.). Это позволило указанным авторам сделать предположение, что температура размножения есть генотипическая адаптация вида, установившаяся во время его возникновения. Таким образом, распределение моллюсков по температурам тесно связано с условиями происхождения отдельных видов и, следовательно, их биогеографической принадлежностью.

Очевидно, что температура не исчерпывает причин, ограничивающих распространение животных. Однако выяснение закономерностей ее влияния на моллюсков позволяет отчетливей представить воздействие двух экологических факторов. В случае Белого моря именно термотипией видов можно объяснить вертикальную зональность малакофауны.

В настоящее время в литературе довольно часто употребляются понятия «эвритермный» и «стенотермный» вид. К сожалению, авторы редко объясняют, на каком основании тот или иной организм считается эвритермным или стенотермным. Вместе с тем для сравнимости результатов различных исследователей следовало бы принять какие-нибудь унифицированные критерии для такого разграничения. Естественно, для этой цели непригодным оказывается указание диапазона переносимых температур. Действительно, для арктических видов размах переносимых температур несравненно меньше, чем для большинства бореальных. Вряд ли можно пользоваться и логарифмированной шкалой температур до установления логнормальности распределения видов по отношению к этому фактору.

В данной работе предлагается следующая схема определения отношения видов к температуре. Весь диапазон температур, отмеченных в водоеме, разделяется на возможно более мелкие классы. Далее рассчитываются показатели сходства фаун моллюсков, встреченных при различных температурах. Последовательное объединение фаун с наибольшим сходством приводит к установлению температурных границ между различающимися фаунистическими группами*. При этом виды, встреченные в составе одной группы,

* Метод аналогичен приему, использованному нами для выделения биогеографических районов и вертикальных фаунистических комплексов моллюсков Белого моря.

считаются стенотермными, в составе двух и более групп — эвритермными.

Предложенный метод не лишен недостатков. Так, результаты, полученные с его помощью на одном водоеме, нельзя переносить на другой, поскольку один и тот же вид в одном районе может оказаться эвритермным, а в другом — стенотермным. Однако это обстоятельство, учитывая влияние температуры на направленность и степень воздействия других факторов, в ряде случаев может оказаться полезным для исследователей. К достоинствам данного метода следует отнести то, что он основан на естественном разделении фауны в том или ином водоеме, что особенно важно при изучении отдельных акваторий.

В условиях Белого моря, в силу резко выраженного континентального климата и особенностей гидрологической структуры, весь бентос обязательно должен переносить температуры $-1,4^{\circ}$ (зимняя гомотермия). Естественно, что в этом случае предложенный метод не выявит различающихся фаунистических групп. В то же время ярко выраженная вертикальная зональность фауны Белого моря, как это было показано многими авторами (Дерюгин, 1928; Голиков и др., 1978, 1982; Наумов, 1979б; Цетлин, 1981; и др.), определяется в первую очередь летними температурными условиями. В этой связи анализ по приведенной выше схеме был проведен относительно летних температур, при которых встречен тот или иной вид. При этом учитывались только те виды, для которых имеется достаточное количество наблюдений температур обитания. Выяснено, что фауна моллюсков Белого моря может быть разделена на два фаунистических комплекса, показатель сходства между которыми по Жаккару—Алехину составляет 47%. Виды одной из выделенных групп поселяются в местах, где летние температуры не ниже -1° , другой — где они не превышают этой величины. Если обратиться к рассмотрению характеристик водных масс, то видно, что первая группа видов обитает в бореальных водах, а вторая — в арктических.

Такой анализ, хотя и подтверждает наше деление внутренних районов Белого моря на вертикальные зоны, оказывается довольно грубым для характеристики термотипии отдельных видов. Более приемлемым для этой цели нам представляется исследование предпочитаемых температур обитания. В качестве последних были избраны температуры в местах, где биомасса того или иного вида превышает его среднюю биомассу по всем районам обитания в Белом море.

В результате проведенного анализа выделены четыре диапозона температур, предпочитаемых различающимися по видовому составу группами моллюсков (табл. 6).

Обращает на себя внимание, что полученные диапозоны практически совпадают с летне-осенними диапозонами температур, характерных для отдельных слоев водных масс. Лишь группа, обитающая преимущественно при температурах от $-1,2$ до $2,5^{\circ}$,

Сходство (по: Jaccard, 1912) групп моллюсков, предпочитающих различные температуры, %

Температура, °С	—1,5÷—1,2	—1,2÷+2,5	2,5÷13,5	13,5÷20,0
—1,5÷—1,2	8			
—1,2÷2,5	26±10	16		
2,5÷13,5	2±2	16±5	50	
13,5÷20,0	0	0	11±4	11

Примечание. По диагонали — число видов, обитающих преимущественно при данных температурах.

содержит виды, способные давать высокие биомассы в условиях как арктической, так и бореальной водных масс.

Включенные в анализ виды могут быть разделены на следующие группы:

1. **Стенотермные холодноводные виды** (предпочитают температуру около $-1,4^{\circ}$) — 3: *Portlandia arctica*, *Oenopota harpularioides*, *Philine lima*.

2. **Стенотермные умеренно холодноводные виды** (предпочитают температуры от $-1,2$ до $2,5^{\circ}$) — 3: *Nuculana pernula*, *Neptunea communis*, *Buccinum elatior*.

3. **Эвритермные холодноводные виды** (предпочитают температуры от $-1,5$ до $2,5^{\circ}$) — 4: *Lepeta coeca*, *Frigidulvania janmayeni*, *Admete couthouyi*, *Oenopota novajaseiliensis*.

4. **Стенотермные умеренно тепловодные виды** (предпочитают температуры от $2,5$ до $13,5^{\circ}$) — 35: *Leionucula tenuis*, *Nuculana minuta*, *Crenella decussata*, *Musculus discors*, *M. laevigatus*, *M. niger*, *Modiolus modiolus*, *Chlamys islandicus*, *Heteranomina squamula*, *H. aculeata*, *Pandora glacialis*, *Elliptica elliptica*, *Nicania montagui*, *Tridonta borealis*, *Hiatella arctica*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Turtonia minuta*, *Arctica islandica*, *Macoma calcarea*, *Mya truncata*, *Puncturella noachina*, *Margarites groenlandicus*, *Solariella obscura*, *Onoba aculeus*, *Ariadnaria borealis*, *Velutina velutina*, *Cryptonatica clausa*, *Amuropsis islandica*, *Buccinum glaciale*, *B. ciliatum*, *B. undatum*, *Boreotrophon clathratus*, *Neptunea despecta*, *Oenopota pyramidalis*.

5. **Эвритермные умеренно тепловодные виды** (предпочитают температуры от $-1,2$ до $13,5^{\circ}$) — 9: *Yoldia amygdalea*, *Dacrydium vitreum*, *Lyonsia arenosa*, *Thyasira gouldi*, *Margarites olivaceus*, *M. costalis*, *Lunatia pallida*, *Cylichna alba*, *C. occulta*. Последний вид обитает при температурах от $-1,5$ до $10,5^{\circ}$.

6. **Стенотермные тепловодные виды** (предпочитают температуры более $13,5^{\circ}$) — 5: *Mytilus edulis*, *Macoma baltica*, *Littorina saxatilis*, *L. obtusata*, *Hydrobia ulvae*.

7. **Эвритермные тепловодные виды** (предпочитают температуры более $2,5^{\circ}$) — 6: *Mya arenaria*, *Testudinalia tessellata*, *Marga-*

rites helicinus, *Littorina littorea*, *Epheria vincta*, *Skeneopsis planorbis*.

Среди видов, обладающих высокими биомассами при температурах около $-1,4^{\circ}$, половина относится к моллюскам арктического происхождения. Два вида (25%) из этой группы — высокобореально-арктические, столь же представительны здесь широко распространенные бореально-арктические моллюски.

Среди умеренно холодноводных видов преобладают бореально-арктические (50%). Около 31% приходится на долю высокобореально-арктических моллюсков. Два вида (12,5%) — арктического происхождения и один вид — широко распространенный субтропическо-арктический.

Среди умеренно тепловодных моллюсков также преобладают бореально-арктические виды (54%). На долю бореальных и субтропическо-бореальных видов приходится 30% от общего числа видов. В эту же группу входят 5 (10%) высокобореально-арктических видов моллюсков и 3 (6%) — широко распространенных субтропическо-арктических.

Среди тепловодных видов безраздельно господствуют моллюски, имеющие преимущественно бореальное происхождение, причем на долю субтропическо-бореальных видов приходится около 55%.

Обращает на себя внимание, что доля широко распространенных, встречаемых в нескольких биогеографических областях видов среди stenothermных моллюсков равна таковой среди эвритермных. Отсутствие связи между широтой географического распространения и диапазоном предпочитаемых температур еще раз свидетельствует о одновременности установления и генетической детерминированности температур размножения. Об этом же говорит и четкая связь между абсолютными значениями предпочитаемых температур и биогеографической принадлежностью моллюсков.

Естественно, что указание биогеографического состава выделенных групп моллюсков дает лишь весьма приближенное представление о закономерностях изменения малакофауны с изменением температуры. Более детальное исследование этого вопроса показывает, что смена лидирующего положения индикаторных биогеографических групп моллюсков происходит при температурах около 3° (рис. 23). При этом субтропическо-бореальные виды доминируют в малакоценах как по числу видов, так и по биомассе в местах, где летние температуры превышают $11-13^{\circ}$, а арктические (по биомассе) — где они не выше -1° . Следует отметить, что на графике, отражающем соотношение биомасс различных биогеографических групп при разных температурах, имеется участок (температура $8-10^{\circ}$) с доминированием бореальных и субтропическо-бореальных моллюсков. Его наличие связано с тем, что именно эти температуры характерны для всех глубин Онежского залива, заселенного преимущественно бореальными по происхождению видами, обладающими высокими биомассами.

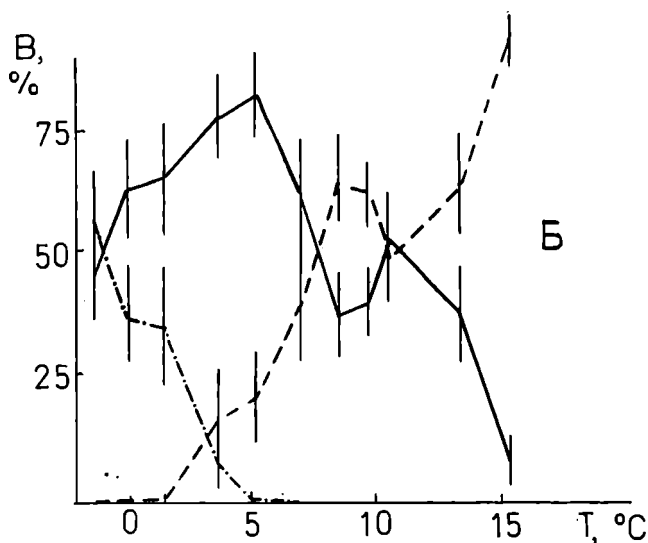
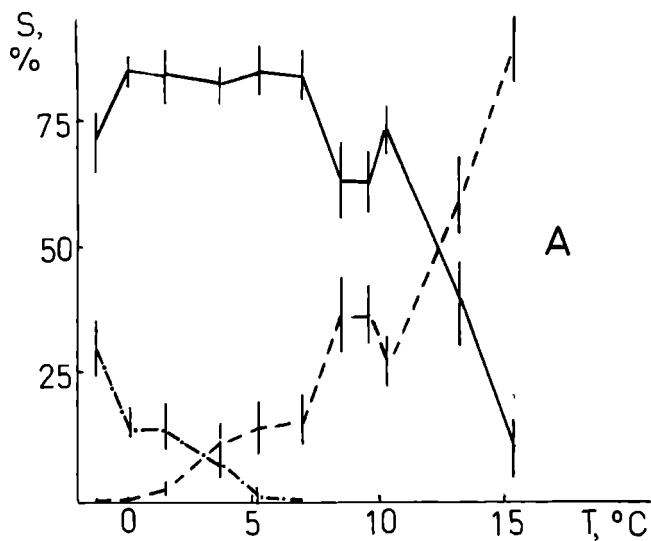


Рис. 23. Зависимость биогеографического состава фауны моллюсков от температуры воды

По оси абсцисс — температура, °C; по оси ординат — доля различных групп моллюсков по числу видов (A) и биомассе (B), %. Остальные обозначения как на рис. 8.

Интересно, что температуры, при которых происходит смена иерархической структуры доминирования биогеографических групп моллюсков, совпадает с максимальными температурами, характерными для отдельных слоев вод. При этом смена лидирующего положения арктической и преимущественно бореальной био-

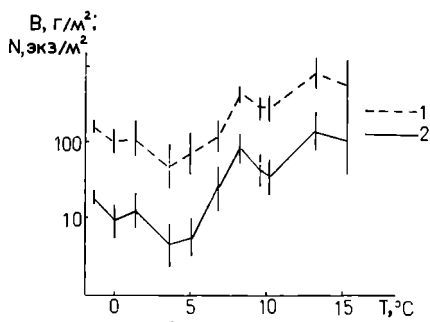


Рис. 24. Зависимость плотности поселения и биомассы моллюсков от температуры

По оси абсцисс — температура, °C; по оси ординат — плотность поселения, экз./м² (1) и биомасса, г/м² (2) моллюсков (масштаб логарифмический).

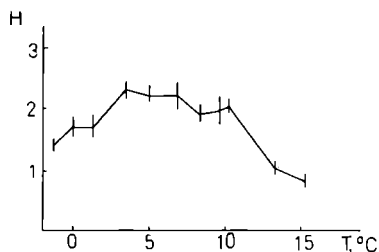


Рис. 25. Зависимость видового разнообразия малакоценозов от температуры в Белом море.

По оси абсцисс — температура, °C; по оси ординат — видовое разнообразие (по: Shannon, Weaver, 1963).

географических групп приходится на температуры, близкие к наблюдаемым на границе между водными массами. Таким образом, именно термопатия отдельных видов в сочетании с гидрологической структурой Белого моря приводит к существованию различных вертикальных поясов и горизонтов.

Это положение подтверждает и рассмотрение хода кривых, отражающих зависимость количественных показателей поселений моллюсков (рис. 24). Действительно, даже при беглом взгляде бросается в глаза, что и биомасса, и плотность поселений имеют тенденцию к снижению при температурах, близких к пограничным между отдельными слоями вод. При этом минимальные значения эти показатели имеют вблизи границы между водными массами. Следует, однако, отметить, что указанные снижения биомассы и плотности поселений (из-за сравнительно небольшого материала по температурам встречаемости моллюсков) оказались статистически не достоверными.

По тем же причинам оказываются статистически не достоверными и повышения видового разнообразия малакоценозов, прослеживающиеся при температурах, характерных для границ различных слоев вод (рис. 25). Тем не менее, тот факт, что экстремумы количественных показателей и видового разнообразия приходятся на одни и те же значения температур, наблюдаемых в местах соприкосновения вертикальных поясов и горизонтов, позволяет надеяться, что дальнейшие исследования подтвердят реальность их существования.

Отношение к солености

Соленость — одна из важных характеристик состояния окружающей среды при изучении морских организмов. Данный экологический фактор, очевидно, оказывает наиболее сильное воз-

действие на пойкилоосмотических животных, в том числе и моллюсков. Предыдущими авторами неоднократно подчеркивалась роль солености для физиологических и репродуктивных процессов моллюсков (Матвеева, 1950; Хлебович, Луканин, 1976; Бергер, 1975; Хлебович, 1977; Бергер, Кузьмин, 1978; Милейковский, 1981; и др.). Выяснено, что наиболее сильное влияние рассматриваемый фактор оказывает на ход гаметогенеза и личиночного развития. В то же время толерантный диапазон соленостей у моллюсков на более поздних этапах онтогенеза значительно превышает диапазон реально наблюдаемых концентраций солей в местах их обитания (Бергер, 1975; Наумов, 1976в). Таким образом, отмеченная рядом авторов (Kinpe, 1964a, б; Хлебович, 1974, 1977; и др.) зависимость распределения моллюсков от солености воды объясняется главным образом ее влиянием на ранние стадии онтогенетического развития.

Как уже отмечалось, соленость вод внутренних районов Белого моря понижена по сравнению с соленостью в соседнем Баренцевом море на 4—10‰. При этом она обнаруживает довольно четкую связь с глубиной, изменяясь от 23—26‰ (без учета кратковременного весеннего распреснения) на поверхности до 30,5‰ — на глубинах свыше 200 м. Рассматриваемая акватория изобилует и эстуарными участками. Наличие градиентов солености как по вертикали, так и по горизонтали (удаленность от устьев рек) делает Белое море чрезвычайно удобным полигоном для изучения влияния концентраций солей на распространение животных.

Все беломорские моллюски, за исключением *Acteonina umbilicalis*, встречаются в соседних морях, воды которых обладают нормальной океанической или близкой к ней соленостью. В связи с этим очевидно, что максимальные концентрации солей, наблюдаемые в Белом море, не могут ограничивать распространение моллюсков. Если же тот или иной вид и не отмечен при солености 30‰, то это происходит исключительно за счет неблагоприятных для него температурных и (или) топических условий на больших глубинах.

Понижение солености, напротив, вызывает довольно резкое сокращение числа видов. Действительно, если взять за 100% число моллюсков, встреченных летом при солености 27‰ (при этой солености не отмечены лишь 11 сравнительно редко встречающихся моллюсков), то резкое снижение числа видов наблюдается при понижении солености от 26 до 23‰, при этом из состава малакофауны выпадает сразу около 80% видов (рис. 26). При дальнейшем снижении концентрации солей число видов моллюсков сокращается постепенно. Полное выпадение морских моллюсков из состава бентоса наблюдается при солености около 8‰. Ни на одной станции не были обнаружены пресноводные виды, хотя реки, впадающие в Белое море, обладают сравнительно богатой малакофауной (Старобогатов, 1970). В то же время в Бассейне Белого моря не отмечены типичные солоноватоводные моллюски. В ре-

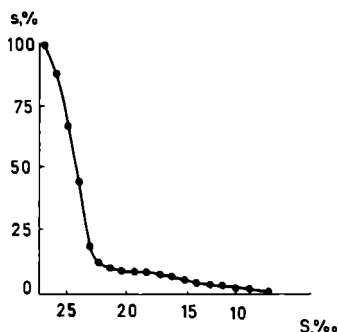


Рис. 26. Зависимость относительного числа видов моллюсков от солености воды (за 100% принято число видов, встречающихся при солености 27‰).

По оси абсцисс — соленость, ‰;
по оси ординат — число видов, %.

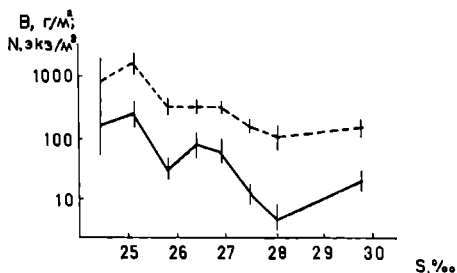


Рис. 27. Зависимость плотности поселения и биомассы моллюсков от солености воды

По оси абсцисс — соленость, ‰. Остальные обозначения как на рис. 24.

зультате возникает некоторая переходная между морскими и пресными водами зона, лишенная малакофауны. Вполне вероятно, она захватывает диапазон критической солености 5—8‰ (Хлебович, 1974).

На большей части Белого моря соленость летом не опускается ниже 24‰. Таким образом, концентрация солей в открытых районах рассматриваемой акватории редко и только на поверхности выходит за пределы критических для морских животных значений и, следовательно, можно предполагать, что влияние солености на моллюсков незначительно. Тем не менее, плотность поселений моллюсков, их биомасса и численность в малакоценозах обнаруживает хорошо выраженную зависимость от солености воды (рис. 27, 28). При этом характер изменений этих показателей при увеличении концентрации солей идентичен таковому при понижении температуры. Учитывая довольно тесную корреляцию между температурой и соленостью вод Белого моря, следует считать, что указанный характер распределения моллюсков отражает единый процесс влияния экологических условий на малакофауну. В этой связи возникает вопрос: какой же из двух факторов — температура или соленость — оказывает большее воздействие на моллюсков? По-видимому, ответом на него могут служить результаты проведенного дисперсионного анализа* (табл. 7).

Из приведенной таблицы видно, что все исследованные показатели поселений моллюсков в большей степени зависят от температурных условий окружающей среды. Особенно велико ее влияние на биогеографический состав малакофауны. При этом данный

* Реально наблюдаемые значения температур, как и соленостей, были сгруппированы в 8 классов, в пределах которых имеются данные не менее, чем из 10 станций.

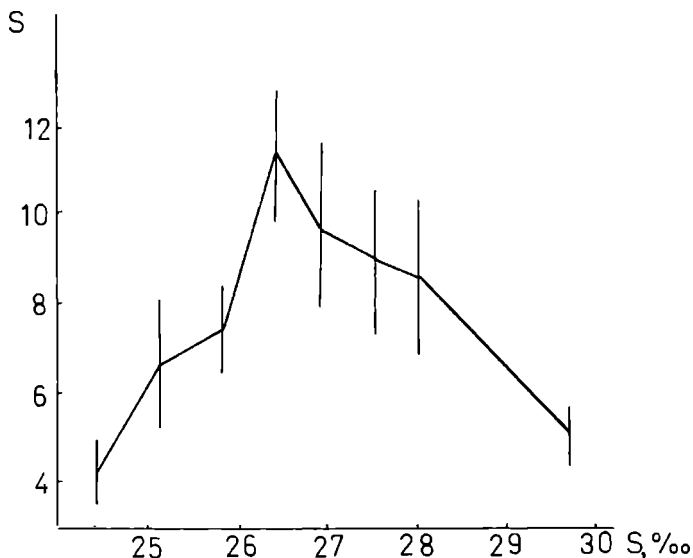


Рис. 28. Зависимость числа видов моллюсков в биоценозах от солености воды

По оси абсцисс — соленость, ‰; по оси ординат — число видов.

фактор лимитирует распределение индикаторных биогеографических групп.

Равная степень воздействия солености на разные биогеографические группы говорит о сравнимости толерантных диапазонов по этому фактору различных по происхождению моллюсков, а ее низкое значение — об относительной эвригалинности беломорских моллюсков. Следует отметить слабое воздействие рассматриваемых факторов на количественные показатели малакоценов. Оче-

Таблица 7

Результаты дисперсионного анализа влияния температуры и солености на некоторые характеристики поселений моллюсков

Признак	Доля дисперсии (%) признака, объясняемая влиянием	
	температуры	солености
Число видов в малакоценое	18 ± 5	14 ± 4
Плотность поселений	19 ± 5	$*7 \pm 4$
Биомасса	не достоверно	не достоверно
Доля по биомассе бореальных и субтропическо-бореальных видов	45 ± 3	16 ± 5
бореально-арктических видов	28 ± 5	17 ± 5
арктических видов	47 ± 3	16 ± 5

Примечание. Звездочкой обозначено воздействие, достоверность которого ниже 99%, но более 95%.

видно, ни температура, ни соленость, а, следовательно, и водные массы не определяют биомасс и плотностей поселений. Вариабельность последних, вероятно, вызвана иными причинами, в том числе, возможно, и несовершенностью существующих методик сбора бентоса, особенно в случае агрегированного распределения животных.

Таким образом, несмотря на пониженную соленость вод Белого моря, распределение моллюсков, по крайней мере в открытых районах, практически не зависит от концентрации солей. В то же время падение солености ниже 23—26‰ вблизи эстуарных районов вызывает довольно резкое сокращение числа видов моллюсков главным образом за счет воздействия на ранние этапы их онтогенетического развития.

Отношение к грунтам

Разнообразие условий существования животных в Белом море определяется не только значительной вариабельностью наблюдаемых термогалинных характеристик водных масс, но и наличием разнообразных субстратов. Моллюски заселяют все типы грунтов*, при этом подавляющее большинство видов не обладают строго приуроченностью к какому-либо одному субстрату. Это обстоятельство затрудняет выделение групп моллюсков, обладающих сходным отношением к донным осадкам. Однако, если какой-либо вид встречен, например, на илистом, илисто-песчаном и илисто-каменистом грунтах, то, очевидно, что он предпочитает селиться на мягких субстратах. Если же учитывать довольно широко распространенную агрегированность в распределении донных осадков (линзы песка на каменистом грунте, отдельные камни на илу и т. п.), то с известным допущением можно считать данный вид специфичным для пелитовых и алевритовых грунтов. Применение данного рассуждения позволило выделить по отношению к субстратам следующие группы моллюсков:

1. Стенотопные виды, встреченные на грунтах со значительным (более 75%) содержанием пелитовых и (или) алевритовых фракций — 25: *Nuculana pernula*, *Portlandia arctica*, *Yoldia amygdalea*, *Yoldiella intermedia*, *Y. fraterna*, *Lyonsia arenosa*, *Tridonta borealis*, *Panomya arctica*, *Thyasira equalis*, *Axinopsida orbiculata*, *Lyonsiella abyssicola*, *Punctulum wyvillethomsoni*, *P. minuta*, *Onoba jeffreysi*, *O. verrilli*, *Buccinum maltzani*, *Amaura candida*, *Boreoscala groenlandica*, *Oenopota impressa*, *Oe. trevelyana*, *Oe. harpularia*, *Oe. harpularioides*, *Oe. novajasemliensis*, *Cylichna occulta*, *Philina lima*.

* Для изучения отношения моллюсков к грунтам нами были выделены следующие типы осадков: илистые (содержание пелитов и алевритов более 75%), песчаные (содержание фракций диаметром от 0,1 до 1 мм более 75%), каменистые (содержание грубых фракций более 75%), а также илисто-песчаные, песчано-каменистые, представляющие собой комбинации первых 3 типов грунтов.

2. Стенотопные виды, встреченные на грунтах со значительным содержанием песчаных фракций — 15: *Nuculana minuta*, *Macoma torelli*, *Erginus rubella*, *Solariella varicosa*, *Turritellopsis acicula*, *Velutina plicatilis*, *Marsenina glabra*, *Pseudopolynices nanus*, *Amauropsis islandica*, *Buccinum ciliatum sericatum*, *Astyris rosacea*, *Oenopota simplex*, *Oe. gigantea*, *Acteonina umbelicalis*, *Scaphander punctostriatus*.

3. Стенотопные виды, обитающие на каменистых грунтах — 12: *Modiolus modiolus*, *Chlamys islandicus*, *Puncturella noachina*, *Littirina littorea*, *Velutina undata*, *Buccinum glaciale*, *B. ciliatum ciliatum*, *B. cyaneum*, *Boreotrophon truncatus*, *Nucella lapillus*, *Hemiacclis glabra*, *Oenopota nobilis*.

4. Стенотопные виды, обитающие только на слоевищах макрофитов — 10: *Musculus discors*, *Turtonia minuta*, *Margarites heli-cinus*, *Lacuna neritoidea*, *Ephera vinota*, *Mohrensternia interrupta*, *Setia latior*, *Skeneopsis planorbis*, *Omalogyra atomus*, *Jef-freysina globularis*.

5. Относительно эвритопные виды, встреченные на илистых и песчаных грунтах — 29: *Leionucula tenuis*, *Crenella decussata*, *Musculus corrugatus*, *Dacrydium vitreum*, *Pandora glacialis*, *Thracia myopsis*, *Nicania montagui*, *Thyasira gouldi*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Macoma calcarea*, *M. balthica*, *Arctica islandica*, *Mya arenaria*, *M. truncata*, *Solariella obscura*, *Hydrobia ulvae*, *Frigidalvania jāmāyeni*, *Ariadnaria borealis*, *Cryptonatica clausa*, *Lunatia pallida*, *Buccinum elatior*, *Menestho truncatula*, *Oenopota pyramidalis*, *Oe. obliqua*, *Oe. exarata*, *Oe. violacea*, *Retusa pertenuis*, *Cylichna alba*.

6. Относительно эвритопные виды, обитающие на песчаных и каменистых грунтах — 13: *Lepeta coeca*, *Moelleria costulata*, *Margarites costalis*, *Velutina velutina*, *Laskega costulata*, *Colus latericeus*, *Neptunea despecta*, *N. ventricosa*, *Buccinum angulosum*, *B. undatum*, *Boreotrophon clathratus*, *Oenopota pyngeli*.

7. Относительно эвритопные виды, обитающие на каменистых грунтах и на талломах макрофитов — 3: *Tectura virginea*, *Ephera vincta*, *Diaphana minuta*.

8. Эвритопные виды, обитающие на илистых, песчаных и каменистых грунтах — 6: *Musculus niger*, *Elliptica elliptica*, *Margarites groenlandicus umbelicalis*, *Neptunea communis*, *Admete couthouyi*, *Oenopota cancellata*.

9. Эвритопные виды, встреченные на песчаных и каменистых грунтах и на талломах макрофитов — 7: *Heteranomia squamula*, *H. aculeata*, *Testudinalia tessellata*, *Margarites groenlandicus groenlandicus*, *Littorina saxatilis*, *L. obtusata*, *Onoba aculeus*.

10. Эвритопные виды, встреченные на всех типах субстрата — 3: *Musculus laevigatus*, *Mytilus edulis*, *Hiatella arctica*.

Невыясненной осталась приуроченность к грунтам у *Montacuta maltzani*, *Margarites vahli* и *Ganesa laevigata*, единичные экзем-

пляры которых найдены на илисто-каменистом и илисто-песчаном грунтах.

Наибольшее число видов отмечено на песчаных грунтах, при этом лишь 21% из них оказываются специфичными для данного субстрата. Так же невелика доля моллюсков, специфичных для каменистых грунтов (27%). Значительно более своеобразны малакофауны илов и таллов макрофитов. Доля облигатных поселенцев этих субстратов составляет соответственно 40 и 43%. Повышение относительного числа специфичных видов на илах и водорослях вполне закономерно, поскольку именно с этими субстратами многие моллюски имеют не только топические, но и трофические связи. Действительно, из всех фитофагов 46% отмечены исключительно на макрофитах, а среди детритофагов 35% видов — на илистых грунтах. Всего среди этих трофических группировок 54 и 62% видов соответственно стенотопны. Большая часть оставшихся эвритопных фитофагов и детритофагов при определенных условиях могут изменять характер питания, например, относимые нами к фитофагам *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* (Сokolova, 1963; Бескупская, 1963) или детритофаг *Macoma balthica* (Бубнова, 1972). Относительно повышена доля стенотопных моллюсков среди хищников и некрофагов (57%). Этот факт, вероятно, вызван сравнительно редкой встречаемостью видов данной трофической группировки и, как следствие, недостаточно хорошей изученностью их приуроченности к грунтам. Еще одна крупная группа моллюсков — фильтраторы — связана с субстратом только топически. Данная особенность позволяет видам этой группы заселять самые разнообразные грунты. Среди этих моллюсков 71% эвритопны или относительно эвритопны.

На рис. 29 отображено соотношение различных трофических группировок моллюсков, на разных субстратах. Ясно видно различное отношение к грунтам у групп видов, связанных с субстратом не только топически. В то же время доля фильтраторов (как хищников, так и некрофагов) на разных грунтах практически одинакова, однако представители последней трофической группы не отмечены на талломах макрофитов. Аналогичная картина наблюдается при рассмотрении роли разных трофических групп в создании общей биомассы моллюсков (рис. 30). Интересно отметить, что доля хищников и некрофагов как представителей более высокого, по сравнению с другими моллюсками, трофического уровня не превышает 8%. Этот факт хорошо согласуется с существующими представлениями о «пирамиде биомасс» (Elton, 1927).

Плотность поселений, как и биомасса моллюсков, наиболее высока на каменистых грунтах (рис. 31). Минимальные количественные показатели малакоцены имеют на песках. Вероятно, это связано с тем, что данный тип осадков встречается преимущественно в местах с довольно интенсивной динамикой вод, которая

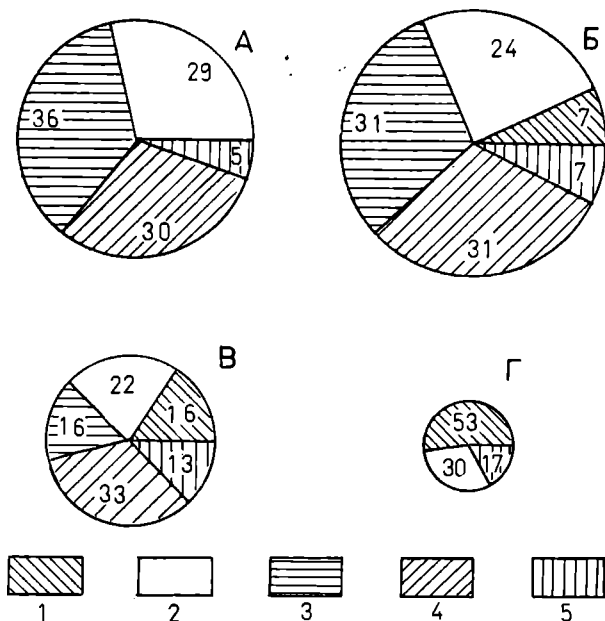


Рис. 29. Трофический состав фауны моллюсков (%) на разных типах субстрата

А — ил; Б — песок; В — камни; Г — талломы макрофитов. 1 — филофаги; 2 — фильтраторы; 3 — детритофаги; 4 — хищники и некрофаги; 5 — виды, способ питания которых не установлен. Диаметр круга пропорционален числу видов, обитающих преимущественно на данном субстрате.

в этом случае препятствует расселению моллюсков, вызывая подвижность относительно небольших частиц грунта.

Наибольшее число видов, входящих в состав малакоценов, отмечено на смешанных илисто-каменистых грунтах (рис. 32), наименьшее — на илистых. В целом число видов моллюсков в биоценозах, расположенных в местах со смешанным характером осадков выше, чем таковое на грунтах с преобладанием какой-либо одной фракции. Данное обстоятельство наводит на мысль об экотонном характере малакоценов на смешанных грунтах. Рассмотрим этот вопрос более подробно.

Если предположить, что смешанные грунты имеют равное соотношение составляющих их основных типов осадков, то плотность поселений, как и биомасса, в экотоне должна, вероятно, быть близка к средней из плотностей поселений, наблюдаемых в местах с преобладанием какой-либо одной фракции. Как оказалось, рассчитанные таким образом значения количественных показателей малакоценов на песчано-каменистых и илисто-каменистых грунтах действительно близки к реально наблюдаемым на данных субстратах. В то же время вычисленная плотность поселений для илисто-песчаных грунтов оказалась в 4 раза, а биомасса — в

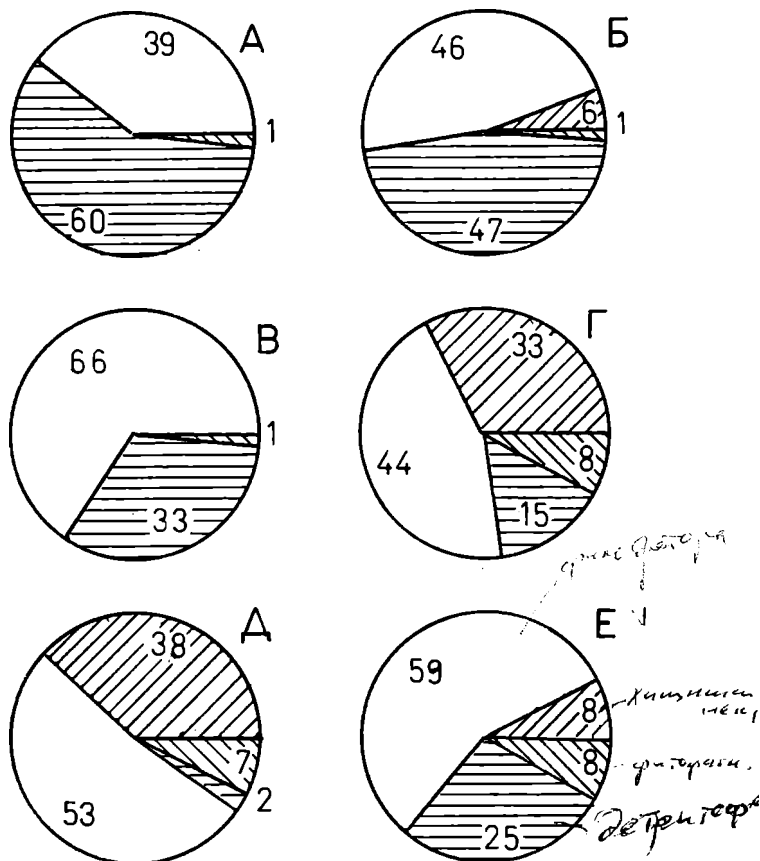


Рис. 30. Роль различных трофических группировок (%) в создании общей биомассы моллюсков на разных грунтах.

А — ил; Б — ил, песок; В — песок; Г — песок, камень; Д — камень; Е — ил, песок, камень. Остальные обозначения как на рис. 29.

1,5 раза меньше реальных значений этих показателей. Следует отметить, что в распределении песков, как и пелитов и алевроитов, агрегированность наблюдается чрезвычайно редко. Указанные фракции при смещении образуют качественно новый субстрат для поселения моллюсков. С одной стороны, он достаточно богат органическим веществом (ил), с другой — является вполне пригодным для существования эпифауны (песок). Что же касается грунтов с примесью камней, то агрегированность последних действительно создает возможность для формирования своеобразных переходных зон между биоценозами, заселяющими пески и илы с одной стороны и камни — с другой. Однако, как будет показано ниже, участки дна с такими грунтами заселены своими особыми малакоценозами и, следовательно, вряд ли могут считаться экотонном.

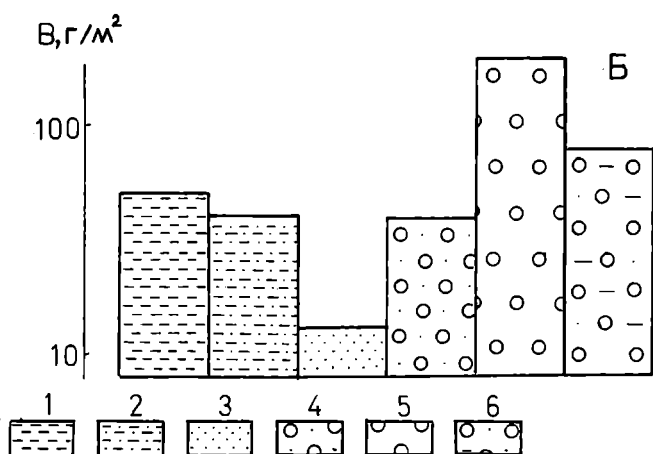
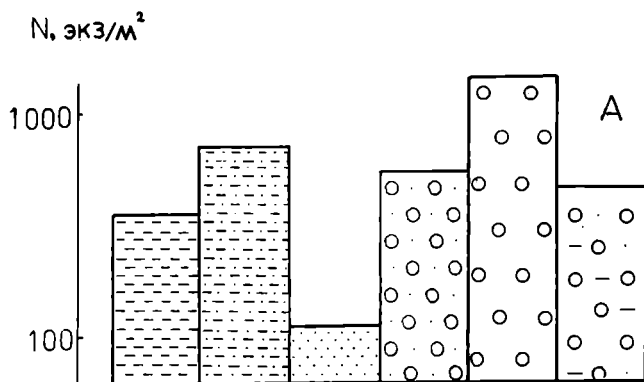


Рис. 31. Плотность поселения и биомасса моллюсков на разных типах грунтов в Белом море

1 — ил; 2 — ил, песок; 3 — песок; 4 — песок, камни; 5 — камни; 6 — ил, песок, камни. По осям ординат — плотность поселения, экз./м² (А) и биомасса, г/м² (Б) (масштаб логарифмический).

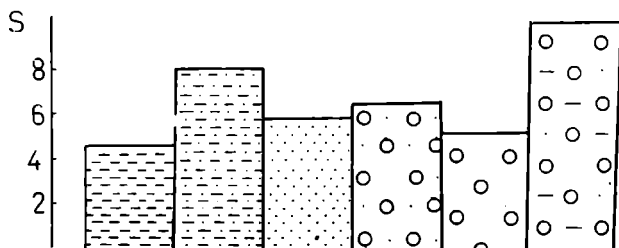


Рис. 32. Среднее число видов моллюсков в биоценозах на разных типах грунтов в Белом море

По оси ординат — число видов. Остальные обозначения как на рис. 31.

**Результаты дисперсионного анализа влияния характера донных осадков
на некоторые показатели поселений моллюсков**

Признак	Доля дисперсии, объясняемая влиянием типа грунтов, %
Число видов в малакоценое	18 ± 3
Плотность поселения	не достоверно
Биомасса	не достоверно
Доля по био-массе	
эпифаунных (инфаунных) видов	24 ± 3
фитофагов	26 ± 3
филтраторов	не достоверно
детритофагов	33 ± 3
хищников и трупоедов	не достоверно

Существенная роль характера донных осадков в определении облика бентосного населения неоднократно подчеркивалась многими исследователями (Дерюгин, 1928; Иванова, 1976; Беклимишев и др., 1977; Шербаков и др., 1977; Садков, Семенова, 1979). В последнее время были предприняты попытки определить силу влияния рассматриваемого фактора на отдельные виды животных (Семенова, 1977; Беклимишев и др., 1980; Цетлин, 1981; и др.). К сожалению, применение неадекватных методов математической статистики не позволило авторам выявить истинные закономерности распределения животных. Действительно, использованные коэффициенты корреляций, как общие, так и частные (парциальные) отражают лишь линейную составляющую любых зависимостей. Вместе с тем зависимости количественных показателей поселений отдельных видов от факторов среды в большинстве случаев имеют колоколообразный вид (Одум, 1975). Линейная составляющая такой, пусть даже функциональной зависимости, будет близка к 0. Полученные же значения коэффициентов корреляций, отличные от 0, указывают лишь на асимметричность распределения биомассы или плотности поселений по градиенту фактора. Такая асимметрия к тому же часто возникает из-за отличной от 100% встречаемости того или иного представителя бентоса.

Для определения степени влияния характера грунта на моллюсков нами был проведен дисперсионный анализ, лишенный указанного недостатка корреляционного анализа (табл. 8).

Из приведенной таблицы видно, что наиболее сильное влияние данный фактор оказывает на трофическую структуру поселений моллюсков. При этом он не оказывает воздействие на долю филтраторов и хищников, т. е. на группы, связанные с грунтом только топически. Напротив, именно характер донных осадков лимитирует распространение моллюсков, имеющих, помимо топической, трофическую связь с субстратом — фитофагов и детритофагов.

Велико значение типов грунта и для определения соотношения ин- и эпифаунных организмов. Степень воздействия на число видов в малакоценоах оказывается сопоставима с величиной влияния

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния температуры и грунта на поселения моллюсков

Признак	Доля дисперсии (%), объясняемая влиянием		
	температуры	грунта	взаимодействием факторов
Число видов в малакоценозах	15 ± 3	14 ± 4	не достоверно
Плотность поселений	26 ± 2	не достоверно	не достоверно
Биомасса	не достоверно	не достоверно	не достоверно

температуры. Достоверных изменений плотности поселений и биомассы моллюсков с изменением типа субстрата на нашем материале показать не удалось.

Для выяснения соотношения влияния температуры и грунта и их совместного воздействия на поселения моллюсков был проведен двухфакторный дисперсионный анализ (табл. 9).

Отсутствие совместного влияния рассматриваемых факторов говорит о том, что соотношение данных признаков на разных субстратах при изменениях температур остается постоянным и, наоборот, их соотношение при различных температурах сохраняется на всех типах грунтов. Приведенные в табл. 9 данные показывают более значительную роль в распределении моллюсков именно температурных условий. Это положение подтверждается и дисперсионным анализом встречаемости отдельных видов.

Таким образом, в то время как температурные условия определяют общую вертикальную зональность малакофауны, ее биогеографический состав и плотность поселений моллюсков, изменения характера донных осадков вызывают изменения топической (соотношение ин- и эпифауны) и трофической структуры малакоценов. Вероятно, можно сказать, что температура определяет закономерную смену малакоценов, а грунт — мозаичность их распределения. Действительно, глубины Бассейна почти целиком заселены малакоценом *Portlandia arctica*, в котором руководящая роль принадлежит инфауне (ее доля по биомассе редко менее 95%) и арктическим моллюскам. В то же время на одной из станций на глубине 290 м на жидком илу попались два камня, и доля инфаунных видов сразу упала до 40%, а руководящим оказался высокобореально-арктический вид *Buccinum elatior*. Широко известна мозаичность в распределении малакоценов мягких и твердых фаций литорали, хотя все они характеризуются доминированием субтропическо-бореальных и бореальных моллюсков. В обоих случаях на фоне единой биогеографической природы малакоценов мозаичность, сопровождающаяся изменением топической и трофической структуры малакофауны, вызвана сменой характера донных осадков.

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ. МАЛАКОЦЕНЫ

Моллюски входят в состав практически всех донных биоценозов Белого моря. Эта группа бентоса не обнаружена лишь на двух из более чем 200 количественных станций. В одном случае (мелководье Зимнего берега Двинского залива) орудия лова вообще не принесли макробентоса (возможно, из-за подвижности песчаных грунтов), в другом (губа Долгая Большого Соловецкого острова) — грунт был довольно сильно заражен сероводородом. Сравнительно редко встречаются моллюски на песчаной литорали открытых прибойных районов моря.

Биомасса моллюсков в целом в Белом море превышает такую любых других групп бентоса. В отдельных биоценозах их доля в создании общей биомассы колеблется от 1 (биоценозы макрофитов) до почти 100% (мидиевые банки), составляя в среднем около 45%. Судя по данным ряда авторов (Голиков и др., 1978, 1983; Цетлин, 1981), двустворчатые и раковинные брюхоногие моллюски занимают видное место в определении общей продукции зообентоса, лишь иногда уступая первенство полихетам.

Многообразны связи моллюсков с другими гидробионтами. Выше уже отмечалось, что они входят в рацион некоторых рыб, морских млекопитающих, птиц, хищных донных беспозвоночных. Здесь уместно привести некоторые примеры. Основной объект питания гаги — мидии; охотно поедаются ею и моллюски рода *Littorina* (Перцов, Флинт, 1963). Молодь *Asterias rubens* питается в основном мелкими брюхоногими моллюсками *Margarites helicinus*, *Hydrobia ulvae*, *Lacuna neritoidea*, *Epheria vineta* и молодью мелководных видов рода *Musculus* (Винберг, 1967). Эти хищники в возрасте 2 лет наносят ощутимый урон крупным мидиевым поселениям (Безр, 1980). Несомненна значимость планктонных личинок моллюсков в рационе многочисленных планктофагов. Трупы моллюсков — один из основных объектов питания некоторых амфипод.

Рассматриваемая группа бентоса играет существенную роль в трансформации питательных веществ, предоставляя возможность их использования на других трофических уровнях. Например, псевдофекалии используются микроконсументами, растворенное органическое вещество (метаболиты моллюсков) — продуцентами. Огромная значимость последнего, в частности, для самообеспечения аквакультуры мидий показана В. Н. Галкиной (1983).

Естественно, трофические связи моллюсков с другими организмами неодносторонни. Большая группа моллюсков питается водорослями, главным образом диатомовыми (Матвеева, 1974). Среди Gastropoda довольно значительное число видов — некрофаги. Некоторые брюхоногие моллюски, например, виды рода *Oenopota*, питаются почти исключительно многощетинковыми червями семейства Syllidae.

При таких разнообразных трофических связях моллюсков большое влияние на состояние их популяций оказывают паразиты. Особую роль здесь играет зараженность моллюсков партенитами трематод. Богатая видами паразитофауна моллюсков Белого моря довольно подробно исследована Г. К. Чубрик (1954, 1966), Э. А. Зеликман (1966), В. Г. Кулачковой и Т. А. Гроздиловой (1982) и др. При интенсивной зараженности трематодами меняется целый ряд эколого-физиологических особенностей отдельных видов (Подлипаев, 1975; Бергер, 1976). В некоторых случаях возможна полная паразитарная кастрация моллюсков (Кузнецов, Чубрик, 1950). Для *Littorina obtusata* установлена связь фенотипической структуры популяции с экстенсивностью зараженности трематодами (Сергиевский, 1983). Довольно большая часть популяций *Macoma calcarea* и *Portlandia arctica* заражена соответственно гидроидами коменсалами *Monobrachium parasitum* и *Perigonimus yoldiaarctica*. При этом среди моллюсков длиной более 10 мм экстенсивность заражения зачастую достигает 100% (Нинбург, 1975).

Фауна моллюсков Белого моря лишена паразитических форм. Однако этот вопрос остается открытым до выяснения образа жизни *Montacuta maltzani*. Близкие виды этого рода довольно часто паразитируют (?) на представителях различных групп бентоса (Boss, 1965).

Видное место в биоценотических отношениях моллюсков занимают топические связи. Здесь можно указать на почти облигатную приуроченность *Turtonia minuta*, мелководных видов рода *Musculus* и некоторых других моллюсков к макрофитам. Некоторые губки, щетки усоногих раков представляют собой убежища, охотно заселяемые *Hiatella arctica*. В то же время сами моллюски служат субстратом для поселения других гидробионтов. Створки раковин крупных двустворчатых моллюсков почти всегда обрастают губками, гидроидами, мшанками, усоногими раками, некоторыми асцидиями. Состав обрастаний при этом в значительной степени зависит не только от экологии моллюсков, но и от ориентации створок в пространстве и структуры их поверхности (табл. 10) (Наумов, Федяков, 1985а, б, в).

Пустые раковины брюхоногих моллюсков являются единственным убежищем для беломорских раков-отшельников *Pagurus pubescens*. Благодаря наличию крупных *Bivalvia*, эпифаунные организмы часто образуют сравнительно богатые поселения на не свойственных им илистых грунтах.

Интересны и пока еще не совсем понятны взаимоотношения *Hiatella arctica* и мягкого коралла *Gersemia fruticosa*. В подошве последних всегда обнаруживаются если не живые моллюски, то, по крайней мере, следы их декальцинированных раковин.

Говоря о взаимоотношениях моллюсков с другими гидробионтами, не следует забывать о том, что достаточно прочные трофические и топические связи отмечены и между отдельными видами самих моллюсков. Например, представители отряда Naticiformes

Экстенсивность седвации на половозрелых двустворчатых моллюсках
в Онежском заливе, %

Группа	Раковины			
	<i>Mytilus edulis</i>	<i>Modiolus modiolus</i>	<i>Chlamys islandicus</i>	
			верхняя створка	нижняя створка
Porifera g. sp.	7	26	28	13
Hydrozoa g. sp.	9	26	32	6
<i>Chitinopoma fabricii</i>	1	26	64	58
<i>Spirorbis</i> spp.	3	15	34	41
<i>Balanus balanus</i>	80	29	48	4
<i>Verruca strömi</i>	32	86	74	32
<i>Heteranomia</i> spp.	28	54	55	40
Bryozoa g. sp.	86	89	58	34
<i>Stiellopsis grossularia</i>	3	28	9	7

питаются многими двустворчатыми и брюхоногими моллюсками, оставляя на их раковинах характерные круглые отверстия. Одним из основных объектов питания обитающей в Воронке *Nucella lapillus* является *Mytilus edulis* (Матвеева, 1974). Велика роль заселенности мягких грунтов крупными *Bivalvia* для эпифаунных моллюсков. Около 60% пойманных особей видов рода *Heteranomia* были прикреплены к раковинам, главным образом *Modiolus modiolus*, *Chlamys islandicus*, *Arctica islandica*.

Учитывая значимость как прямых, так и опосредованных взаимоотношений моллюсков, видовой состав обнаруженных малакоценов нельзя рассматривать как результат простого соответствия генотипических адаптаций отдельных видов абиотическим факторам среды. Наличие биотических связей, несходство видового состава, относительная устойчивость при определенных изменениях факторов внешней среды заставляет предполагать, что малакоцены представляют собой исторически сложившиеся системы организмов, приспособленных к существованию в пределах одного или немногих биоценозов. Их структура в известной мере отражает структуру всего биоценоза. Реальность существования, относительное постоянство и правомочность исследований таксоценов моллюсков подтверждается и тем, что на многочисленных бентосных станциях, выполненных в 1980—1982 гг. обнаружено всего 47 различных малакоценов. При этом лишь на 15 станциях отмечены переходные комплексы моллюсков (доминируют два или более вида, способных создавать свои особые малакоцены).

Некоторые данные о наиболее часто встречающихся таксоценах моллюсков представлены в табл. 11—14.

Каждый таксон моллюсков встречается в составе одного-двух биоценозов. Так малакоцен *Littorina saxatilis* обычен в пределах биоценозов *Littorina saxatilis* и *Fucus vesiculosus*, при этом, среднее число входящих в него видов составляет $3,3 \pm$

Условия существования некоторых малакоценов в Белом море

№№	Малакоцен	Глубина	Грунт	Летние	
				температура	соленость
1	<i>Littorina saxatilis</i>	верхняя ÷ средняя литораль	камень	9 ÷ 18	23 ÷ 30
2	<i>Macoma balthica</i>	средняя литораль ÷ 5 м	ил	10 ÷ 18	24 ÷ 26
3	<i>Mytilus edulis</i>	средняя литораль ÷ 10 м	камень	9 ÷ 17	22 ÷ 27
4	<i>Epheria vineta</i>	2 ÷ 8 м	камень	9 ÷ 10	25 ÷ 26
5	<i>Arctica islandica</i>	7 ÷ 25 м	песок	8 ÷ 9	26 ÷ 27
6	<i>Macoma calcarea</i>	8 ÷ 70 м	ил, камень	0 ÷ 6	26 ÷ 28
7	<i>Nicania montagui</i>	10 ÷ 70 м	ил, камень	3 ÷ 10	24 ÷ 28
8	<i>Modiolus modiolus</i>	15 ÷ 45 м	песок, камень	6 ÷ 10	26 ÷ 27
9	<i>Yoldia amygdalea</i>	20 ÷ 50 м	ил	0 ÷ 4	27 ÷ 28
10	<i>Elliptica elliptica</i>	40 ÷ 70 м	ил, камень	1 ÷ 6	27 ÷ 28
11	<i>Portlandia arctica</i>	более 100 м *	ил	-1,5 ÷ +0,5	27 ÷ 30

* В ковшевых губах этот малакоцен встречается на глубинах более 10—15 м.

Таблица 12

Некоторые показатели обилия моллюсков в малакоценох Белого моря

№№	Биомасса, г/м ²	Плотность поселений, экз/м ²	Доля моллюсков в биоценозе, %	Число об- наружен- ных видов	Видовое разнообразие, бит/особь
1	92 ± 28	6800 ± 3100	31 ± 12	11	0,9 ± 0,1
2	107 ± 28	7920 ± 2460	72 ± 10	8	0,7 ± 0,1
3	4280 ± 950	15400 ± 6900	68 ± 7	34	0,8 ± 0,1
4	50 ± 24	1220 ± 240	1 ± 1	20	1,3 ± 0,5
5	180 ± 60	270 ± 50	66 ± 11	34	2,5 ± 0,2
6	29 ± 8	200 ± 40	38 ± 9	42	2,3 ± 0,2
7	14 ± 5	182 ± 55	23 ± 6	40	2,1 ± 0,2
8	1570 ± 690	590 ± 180	53 ± 8	41	2,8 ± 0,1
9	24 ± 14	216 ± 64	36 ± 11	28	2,3 ± 0,4
10	31 ± 9	263 ± 56	40 ± 12	39	2,5 ± 0,3
11	50 ± 6	302 ± 31	65 ± 10	21	1,1 ± 0,1

Примечание. Номера таксоценов, как в табл. 11.

±0,3. Малакоцен *Macoma balthica* отмечен в одноименном биоценозе, а число видов в его составе — $2,8 \pm 0,3$. Малакоцен *Mytilus edulis* также соответствует одноименному биоценозу и включает в себя в среднем $3,8 \pm 0,4$ вида. Малакоцен *Epheria vineta*, имеющий в своем составе $6,3 \pm 1,6$ видов, обнаружен исключительно в биоценозе *Laminaria saccharina*. Преимущественно в пределах

Некоторые данные о структуре малакоценов Белого моря

№№	Доля по биомассе, %				
	фитофагов	фильтраторов	детритофагов	хищников трупоедов	доминирующего вида
1	82	5	13	1	71
2	2	11	87	1	63
3	2	94	2	2	94
4	87	11	0	2	73
5	0	93	7	1	78
6	0	29	68	3	50
7	1	69	28	2	51
8	1	96	1	2	81
9	0	23	75	2	38
10	1	67	30	2	46
11	0	10	88	2	69

Примечание. Номера таксоценов, как в табл. 11.

Таблица 14

Характерные виды наиболее часто встречающихся малакоценов Белого моря

№№	Характерные виды	Встречаемость, %	Биомасса, г/м ²
1	<i>Littorina obtusata</i>	50	14,8
2	<i>Hydrobia ulvae</i>	69	25,3
	<i>Mya arenaria</i>	54	11,3
3	<i>Littorina saxatilis</i>	56	13,8
4	<i>Margarites helicinus</i>	100	1,9
	<i>Mytilus edulis</i>	50	1,1
	<i>Heteranomia squamula</i>	50	0,3
5	<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	60	14,3
	<i>Elliptica elliptica</i>	50	3,9
	<i>Nicania montagui</i>	50	1,7
	<i>Almete couthouyi</i>	50	1,0
	<i>Leionucula tenuis</i>	50	0,9
	<i>Nuculana pernula</i>	50	0,5
	<i>Thyasira gouldi</i>	50	0,1
6	<i>Leionucula tenuis</i>	68	0,3
	<i>Thyasira gouldi</i>	68	0,3
	<i>Nicania montagui</i>	63	2,3
7	<i>Macoma calcarea</i>	62	1,5
8	<i>Heteranomia squamula</i>	91	6,5
	<i>Hiatella arctica</i>	73	10,7
	<i>Elliptica elliptica</i>	64	21,0
	<i>Crenella decussata</i>	64	1,3
	<i>Nicania montagui</i>	64	1,0
	<i>Margarites olivaceus</i>	55	0,1
9	<i>Leionucula tenuis</i>	75	1,7
	<i>Nuculana pernula</i>	63	1,0
	<i>Macoma calcarea</i>	63	0,3
	<i>Thyasira gouldi</i>	63	0,1

№№	Характерные виды	Встречаемость, %	Биомасса, г/м ²
10	<i>Cylichna occulta</i>	63	0,1
	<i>Nicania montagui</i>	50	1,0
	<i>Admete couthouyi</i>	50	1,0
	<i>Nicania montagui</i>	78	4,7
	<i>Crenella decussata</i>	67	0,4
	<i>Thyasira gouldi</i>	67	0,1
	<i>Macoma calcarea</i>	56	5,1
	<i>Dacrydium vitreum</i>	56	0,1
11	<i>Thyasira gouldi</i>	57	0,8
	<i>Cylichna occulta</i>	52	0,2

Примечание. Номера таксоценов, как в табл. 11.

одноименных биоценозов отмечены таксоцены *Arctica islandica*, *Macoma calcarea*, *Modiolus modiolus*, *Portlandia arctica*. Среднее число видов в них составляет $9,8 \pm 1,5$, $8,9 \pm 1,2$, $12,7 \pm 1,4$, $4,4 \pm 0,3$ соответственно. Малакоцен *Nicania montagui* встречается в пределах биоценозов *Ophiura robusta*, *Ophiacantha bidentata* (в Горле) и *Nicania montagui*. Среднее число видов в нем составляет $7,4 \pm 1,0$. Малакоцен *Yoldia amygdalea* отмечен, помимо одноименного, в биоценозе с доминированием полихет семейства *Terrebellidae*. Наконец, таксоцен *Elliptica elliptica* обычен в пределах биоценоза *Hemithyris psittacea*. Среднее число видов в двух последних малакоценах составляет $8,6 \pm 1,6$ и $10,6 \pm 1,6$ соответственно.

Как видно из таблиц, роль моллюсков в создании общей биомассы бентоса минимальна в таксоценах с преобладанием фитофагов. Низка роль этой группы бентоса и в биоценозах, содержащих малакоцены с относительно менее четко выраженным доминированием какой-либо одной трофической группировки моллюсков (рис. 33).

Проведенный дисперсионный анализ влияния вида таксоцена на некоторые показатели поселений моллюсков (табл. 15) показал существенность воздействия особенностей биологической структуры малакоценов на число видов на станции, биомассу моллюсков и видовое разнообразие.

Каковы особенности малакоценов, оказывающие такое значительное воздействие на видовую структуру и биомассу поселений? Все наиболее часто встречающиеся малакоцены по видовому разнообразию делятся на две группы: одна, включающая таксоцены *Littorina saxatilis*, *Macoma balthica*, *Mytilus edulis*, *Ephera vineta* и *Portlandia arctica*, отличается низким видовым разнообразием (до 1,3 бит/особь); другая, в которую входят остальные малакоцены, характеризуется высоким разнообразием (от 2,1 до 2,8 бит/особь). Значения этого показателя у таксоценов моллюсков в пределах какой-либо одной группы достоверно не разли-

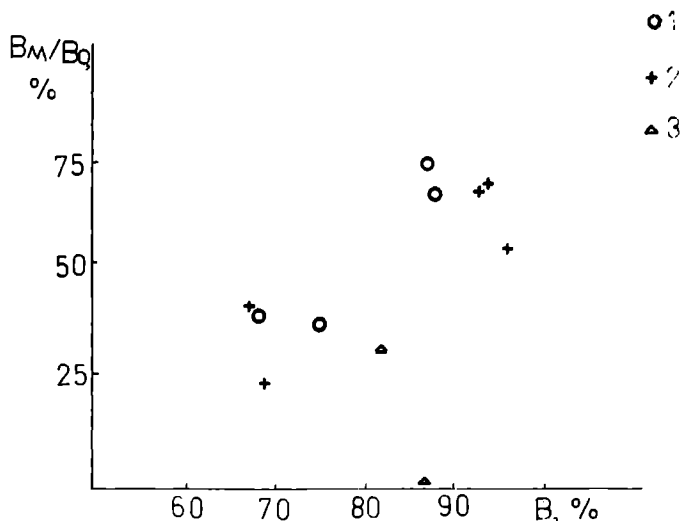


Рис. 33. Роль моллюсков в создании общей биомассы бентоса в зависимости от трофической структуры малакоценоа.

По оси абсцисс — доля по биомассе руководящей трофической группировки в таксоценозах моллюсков, %; по оси ординат — доля моллюсков в общей биомассе бентоса, %. 1 — малакоцены с доминированием детритофагов; 2 — фильтратов; 3 — фитофагов

чаются, тогда как у малакоценов разных групп имеют существенные различия. В первую группу входят таксоцены, занимающие преимущественно участки дна, омываемые верхним или нижним слоями соответственно бореальной или арктической водных масс, т. е. малакоцены с полным доминированием субтропическо-бореальных, бореальных или арктических моллюсков. Два малакоценоа — *Arctica islandica* и *Modiolus modiolus* из второй группы, распространенные преимущественно в нижнем слое бореальной водной массы, характеризуются, в отличие от остальных таксоценов этой группы, заметно большей ролью лидирующего вида. Таким образом, на видовое разнообразие, впрочем, как и на число видов на станции, наибольшее влияние оказывает вертикальная зональность в распространении малакоценов и в конечном счете — термический режим водоема.

Т а б л и ц а 15

Результаты дисперсионного анализа влияния вида таксоценоа на поселения моллюсков

Признак	Доля дисперсии, определяемая особенностями малакоценоа, %
Число видов на станции	48 ± 5
Биомасса	26 ± 7
Плотность поселений	не достоверно
Видовое разнообразие	59 ± 4

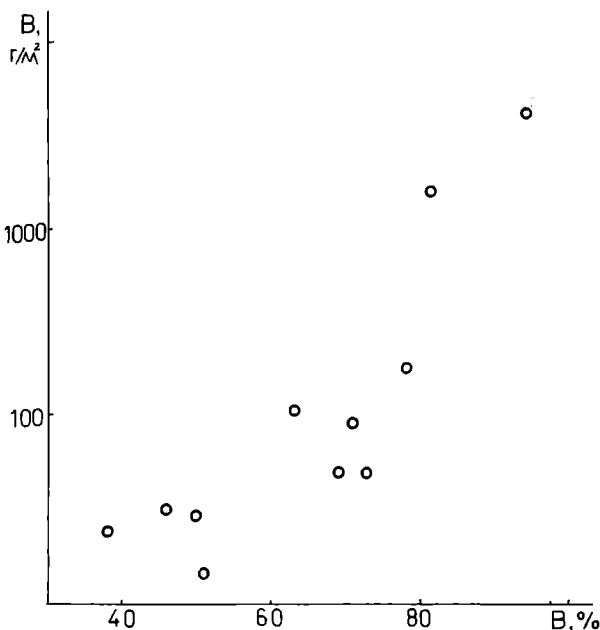


Рис. 34. Зависимость общей биомассы моллюсков от доли по биомассе доминирующего в малакоценое вида.

По оси абсцисс — доля в общей биомассе моллюсков доминирующего вида, %; по оси ординат — общая биомасса моллюсков, г/м² (масштаб логарифмический).

Что же касается биомассы, то она довольно строго скоррелирована с ролью доминирующего вида (рис. 34). При этом низкие биомассы характерны для таксоценов с преобладанием бореально-арктических моллюсков. Напротив, малакоцены с ясно выраженным доминированием одного вида, бореального или арктического по происхождению, обладают довольно высокими биомассами. Таким образом, биомасса моллюсков в значительной степени скоррелирована с иерархической структурой малакоценоа. Отметим, что аналогичная связь обнаруживается и между биомассой всего бентоса и структурой биоценоза (Голиков, Скарлато, 1976).

Обращает на себя внимание независимость плотности поселений от структуры таксоценоа. Как показал дисперсионный анализ, эта величина существенно изменяется лишь с изменением температуры, при этом с повышением последней растет и плотность поселений. Значение рассматриваемого показателя, вероятно, определяется в первую очередь обилием доступной пищи. Вертикальное распределение как макрофитов, так и планктона — основных источников пищи — таково, что моллюски верхних горизонтов (т. е., обитающих при высоких температурах) находятся в более лучших условиях, чем моллюски нижних горизонтов (Перцова, 1970; Прыгункова, 1974; Хлебович Т. В., 1974; Воз-

жинская, 1979). Таким образом, именно связь обилия планктона и макрофитов с температурой и освещенностью позволяет обнаружить влияние термического режима вод на плотность поселений моллюсков.

Следует отметить, что анализ причин, обуславливающих плотность поселений, в значительной мере затруднен из-за многолетних колебаний численности моллюсков. Так, например, в период с 1967 по 1977 гг. в районе губы Чупа в массовом количестве появилась *Omalogyra atomus*. Этот же вид в 1971—1973 гг. резко сократил свою численность у островов Северного Архипелага Кандалакшского залива. В это же время там почти полностью исчезла *Lacuna neritoidea*. Некогда обильные поселения *Turtonia minuta* в кутовых частях губы Чупа исчезли к 1977 г., а в 1982 г. этот моллюск обнаружен в районе Беломорской биологической станции Зоологического института. В последние два года заметно сократилась численность в губе Чупа *Macoma balthica*.

Анализ климатических условий последних лет не опровергает предположений о том, что отмеченные колебания численности видов с коротким жизненным циклом связаны главным образом с неблагоприятными условиями какого-либо года. Напротив, изменения численности долго живущих моллюсков не удалось привязать к климатическим условиям. Вероятно, в этом случае вступают в действие факторы, зависящие от плотности поселения. Возможно также, что колебания численности этих моллюсков связаны с многолетней динамикой интенсивности Северо-Атлантического течения.

Суммируя сказанное ранее о воздействии отдельных факторов на поселения моллюсков, можно представить следующую, довольно грубую схему влияния на них среды. Иерархия видов таксоцена, определяемая, вероятно, не только абиотическими, но и биотическими факторами, оказывает существенное влияние на биомассу моллюсков. Изменения температуры и освещенности, определяя обилие продуцентов, сказываются на плотности поселений моллюсков. Биогеографический состав и видовое разнообразие также в значительной степени определяются термическим режимом в том или ином участке акватории. Характер донных осадков оказывает заметное влияние на соотношение в малакоценах различных трофических групп и, через трофическую структуру, на роль моллюсков в биоценозах. Существенное воздействие грунт оказывает и на видовое разнообразие. Естественно, приведенная схема далека от совершенства. Проведенный дисперсионный анализ из-за относительно малого числа данных позволил вскрыть лишь наиболее значимые связи количественных показателей состояния малакоценов с условиями окружающей среды. Учитывая серьезные трудности, связанные с получением необходимого для такого анализа материала, при дальнейших исследованиях взаимоотношений моллюсков и среды следовало бы использовать накопившийся опыт математического моделирования динамики отдельных популяций и целых экосистем.

ПРОМЫСЛОВЫЕ МОЛЛЮСКИ БЕЛОГО МОРЯ

Из наиболее часто встречающихся малакоценов в двух, обладающих наибольшими биомассами, доминируют промысловые моллюски. Следует отметить, что среди беломорских видов лишь 6 по использованию в других частях ареала могут считаться промысловыми. Это — *Nuculana pernula*, добывавшаяся на Дальнем Востоке и использовавшаяся в сельском хозяйстве в виде кормовой муки, и *Mytilus edulis*, *Modiolus modiolus*, *Chlamys islandicus*, *Mya arenaria* и *Buccinum undatum*, служащие объектом промысла в Скандинавии и на Атлантическом побережье Европы. Мясо последних пяти видов, идущее в пищу человеку, питательно, содержит витамины и многие необходимые микроэлементы. Многие европейские государства освоили или осваивают искусственное разведение гребешков и мидий. Не так давно и на Белом море появилась пока еще экспериментальная марикультура мидий. Первые опыты по выращиванию беломорских мидий принесли весьма обнадеживающие результаты. Помимо богатых урожаев моллюсков, их марикультура оказывает, по всей вероятности, благоприятное воздействие на продуктивность прилежащих районов моря (Голиков и др., 1978).

В естественных условиях промысловые моллюски (по крайней мере, некоторые из них) имеют довольно высокие биомассы. Так, биомасса *M. edulis* в некоторых районах достигает 40 и даже 59 кг/м² (Луканин и др., 1983), биомасса *M. modiolus* — 10 кг/м², *Ch. islandicus* — 2 кг/м². Вместе с тем распределение этих моллюсков по акватории моря далеко не равномерно.

M. edulis, хотя и встречен во всех районах Белого моря, однако его наибольшие скопления приурочены к мелководьям Кандалакшского залива. При этом крупные мидиевые банки встречаются только в местах с сильными течениями (эстуарные районы, узкие мелководные проливы и т. п.) (Луканин и др., 1985). Запасы этих моллюсков в Кандалакшском заливе исчисляются в 20 тыс. т (Луканин и др., 1983). В Двинском заливе мидии распределены более или менее равномерно узкой полосой (шириной до 20 м) вдоль берегов на глубинах 0,5 ÷ 3 м. Биомассы здесь относительно невелики — в среднем 2—4 кг/м², а сами моллюски отличаются чрезвычайно низким темпом роста и мелкими (до 50 мм) размерами. В этом районе моря единственным местом перспективным для мидиевого хозяйства является, по-видимому, устье Северной Двины. Судя по сборам начала века, хранящимся в Зоологическом институте, моллюски здесь имеют достаточно высокий темп роста, достигая за 4—5 лет размеров около 50 мм. В Онежском заливе исследованиями последних лет не было обнаружено крупных скоплений *M. edulis*, лишь в кутовой части залива на песчаных грунтах на глубинах до 10 м отмечены отдельные поселения этих моллюсков с биомассами

до 10—15 кг/м². На остальной акватории Онежского залива мидии заселяют главным образом литораль, где их биомассы составляют немногим более 2 кг/м². Следует отметить, что ранее в районе Кондострова существовала довольно крупная мидиевая банка, упомянувшаяся в работах З. Г. Паленичко (1948), Л. А. Кудерского (1961) и др. В настоящее время на этом месте обнаружена лишь ровная поверхность песка, прикрывающего довольно мощный слой характерного мидиевого ила.

Другой промысловый вид семейства Mytilidae — *M. modiolus* — обладает значительными биомассами только в северо-западной части Онежского залива. Наиболее крупные скопления (до 10 кг/м²) обнаружены у юго-западных, южных и юго-восточных берегов Соловецких островов на глубинах 10—40 м. Эти моллюски являются доминирующим видом одного из самых богатых в видовом отношении биоценоза Белого моря.

Ch. islandicus в Белом море, в отличие от гребешка из соседнего Баренцева моря, не образует самостоятельного биоценоза. Обычно он входит в состав малакоцена *Modiolus modiolus*, при этом его биомасса иногда может достигать 2 кг/м². Максимальные размеры *Ch. islandicus* в Белом море существенно меньше, чем в Баренцевом.

M. arenaria издавна служила объектом кустарного промысла на Белом море. В настоящее время, однако, ее запасы весьма ограничены. Биомасса песчаной ракушки редко превышает 0,5 кг/м².

Что же касается остальных двух видов промысловых моллюсков, то их биомассы составляют лишь несколько десятков грамм на квадратный метр. Добыча *B. undatum* на Белом море с помощью ловушек, учитывая разреженность его поселений, может нанести непоправимый урон популяциям этих моллюсков.

Разработка естественных ресурсов промысловых моллюсков на Белом море встречает значительные трудности. Это и плохая доступность мелководных поселений, и существенная неравномерность их распределения, и сильно развитый обrost раковин крупных *Bivalvia* (Наумов, Федяков, 1985б, в). Плохо разработаны вопросы возобновляемости естественных популяций моллюсков: еще только начинаются работы по изучению восстановления мидиевых банок.

Существует еще один важный вопрос, без решения которого невозможен рациональный промысел. Речь идет о периодических колебаниях численности моллюсков, возможные причины которых рассмотрены в предыдущей главе. Общеизвестны, например, сукцессионные процессы, происходящие с мидиевыми банками (Fisher-Piette, 1935, Verwey, 1952). Вероятно, самозаиление и, как следствие, сероводородное заражение приводит к исчезновению крупных поселений этих моллюсков. Стареющими, заиляющимися являются мидиевые банки у северного берега губы Княжая, в устье р. Умба. Возможно, такая же участь постигла уже упоминавшуюся кондостровскую банку.



Рис. 35. Изменение распространения *Chlamys islandicus* в Онежском заливе Белого моря.

1 — область массовых находок гребешка по материалам бентосной съемки 1961–1964 гг.;
2 — места находок гребешка по данным 1948 г. (Кудерский, 1961); 3 — область, где в 1948 г. были найдены только пустые створки моллюсков.

Периодическим изменениям подвержены поселения *Ch. islandicus*. Об этом говорит сравнение распространения гребешка в Онежском заливе в конце 40-х и начале 60-х годов нашего столетия (рис. 35). Причины таких перемещений *Ch. islandicus*, как и причины внезапного сокращения численности *M. arenaria* в 60-е годы, пока еще неясны.

Таким образом, современное состояние наших знаний экологии промысловых моллюсков не позволяет давать рекомендации по разработке их естественных поселений. В то же время представляются весьма перспективными дальнейшее развитие марикультуры мидий и исследования возможностей искусственного разведения *Ch. islandicus* и *M. modiolus*.

ЛАНДШАФТНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ В БЕЛОМ МОРЕ

Выше уже отмечалась неоднородность физико-химических условий среды в различных районах моря. Описано также влияние этих условий на биогеографический состав малакофауны. Вместе с тем особенности отдельных районов накладывают отпечаток на весь облик фауны моллюсков, в результате чего для каждого залива Белого моря оказываются характерными свои малакоцены.

Большая часть Горла занята относительно мало продуктивными таксоценами моллюсков с низкими биомассами. На литорали, в северо-западных районах здесь довольно часто встречаются малакоцены *Littorina obtusata* и *Littorina saxatilis*. Юго-западное и восточное побережье Горла лишены типичных литоральных биоценозов. В сублиторали этого района наблюдается весьма пестрая картина распространения малакоценов. Более или менее обычны здесь таксоцены *Nicania montagui*, *Hiatella arctica*, *Modiolus modiolus*, *Macoma calcarea* + *Nicania montagui*, *Margarites helicinus*. Биомасса моллюсков в Горле колеблется от 1 до 300 г/м², обычно составляя 10—50 г/м². Даже малакоцен *Modiolus modiolus*, в отличие от других районов, характеризуется здесь биомассами не более 300 г/м².

Сборы бентоса 1982 г. в Горле Белого моря не подтвердили данные К. М. Дерюгина (1928) о пыльном развитии здесь биоценозов губок и гидроидов. Возможно, работа тралом, захватывающим на плотных песках лишь эпифауну с больших площадей, привела предыдущих исследователей к мнению о богатстве фауны Горла. В действительности же доля эпифауны здесь составляет немногим более половины биомассы всего бентоса, а ее распределение носит ярко выраженный агрегированный характер.

Столь же низкие биомассы моллюсков характерны для Двинского залива. Если не считать узкой полосы мидиевых поселений вдоль Зимнего берега, то практически вся сублитораль здесь занята малакоценами *Macoma calcarea*, *Nuculana pernula*, *Yoldia amygdalea*, *Nicania montagui* с биомассами менее 50 г/м². Литоральная фауна в Двинском заливе опускается в сублитораль отчасти за счет сильного пресного стока Северной Двины, отчасти из-за подвижности песчаных грунтов на подверженных сильному прибою пляжах. Типичные литоральные малакоцены *Macoma balthica* и *Mytilus edulis* встречаются в Двинском заливе на глубинах 0,5—5 м. Отличные от оптимальных условия окружающей среды приводят к уменьшению биомасс этих таксоценов (она составляет около 5 и 2000 г/м² при средней по морю 107 и 4300 г/м² соответственно). У Летнего берега в устьевой части залива биомасса моллюсков становится несколько более высокой. Здесь появляются таксоцены, широко представленные

в других районах моря — *Epheria vincta* и *Arctica islandica* с биомассой до 100 г/м².

Онежский залив, характеризующийся почти полной летней гомотермией вод, заселен малакоценами *Modiolus modiolus*, *Epheria vincta*, *Littorina saxatilis*, *Mytilus edulis*, *Arctica islandica*, *Serripes groenlandicus*, *Elliptica elliptica*, *Nicania montagui*. При этом первые четыре таксоцена характерны для северо-западной части залива, следующие два и *Mytilus edulis* почти полностью покрывают дно кутовых и юго-западных районов. Таксоцен *Elliptica elliptica* характерен для относительно глубокого желоба, вдающегося в залив со стороны Восточной Соловецкой салмы. Малакоцен *Nicania montagui* занимает преимущественно восточное побережье залива, сменяясь к устью биоценозом *Arctica islandica*. Сублитораль Онежского залива — один из наиболее богатых участков Белого моря. В отличие от Кандалакшского и Двинского заливов биомасса моллюсков не уменьшается здесь с глубиной (по крайней мере до 40 м в северо-западных районах) (Наумов и др., 1982). Наименьшая биомасса до 50 г/м² отмечена лимов у северо-восточного берега, подверженного влиянию стока Онеги. Остальные участки залива характеризуются биомассами более 100 г/м², а в малакоценах *Mytilus edulis* и, особенно, *Modiolus modiolus*, нередко 10 кг/м².

Район Поморского берега характеризуется небольшим числом малакоценов. Практически вся литораль здесь занята таксоценоми *Masoma balthica* и *Mya arenaria*, лишь изредка попадаются участки, заселенные малакоценом *Mytilus edulis*. Большая площадь сублиторали занята поселениями *Arctica islandica*, *Tridonta borealis* и *Elliptica elliptica*. Биомасса моллюсков в этом районе моря только на литорали в малакоценах *Mytilus edulis* может иногда превышать 0,5 кг/м².

Весьма сложный рельеф дна, разнообразие донных осадков и гидрологических условий Кандалакшского залива вызывают значительную мозаичность в распределении малакоценозов. Здесь представлены практически все обнаруженные в пределах Белого моря таксоцены моллюсков. Наибольшую площадь занимает малакоцен *Portlandia arctica*, встречающийся не только в желобе, но и в большинстве ковшевых губ и локальных депрессий дна в кутовой части залива. Биомассы отдельных таксоценов в Кандалакшском заливе совпадают со средними значениями, указанными в табл. 12. Особо следует отметить поселения *Mytilus edulis*, биомасса которых в отдельных местах достигает 40 и даже 59 кг/м² (Луканин и др., 1983).

Бассейн Белого моря почти целиком заселен малакоценом *Portlandia arctica*. Биомасса моллюсков здесь составляет 30—70 г/м².

Общие схемы распределения основных малакоценов и биомассы моллюсков в сублиторали Горла и внутренних районов моря показаны на рис. 36 и 37.

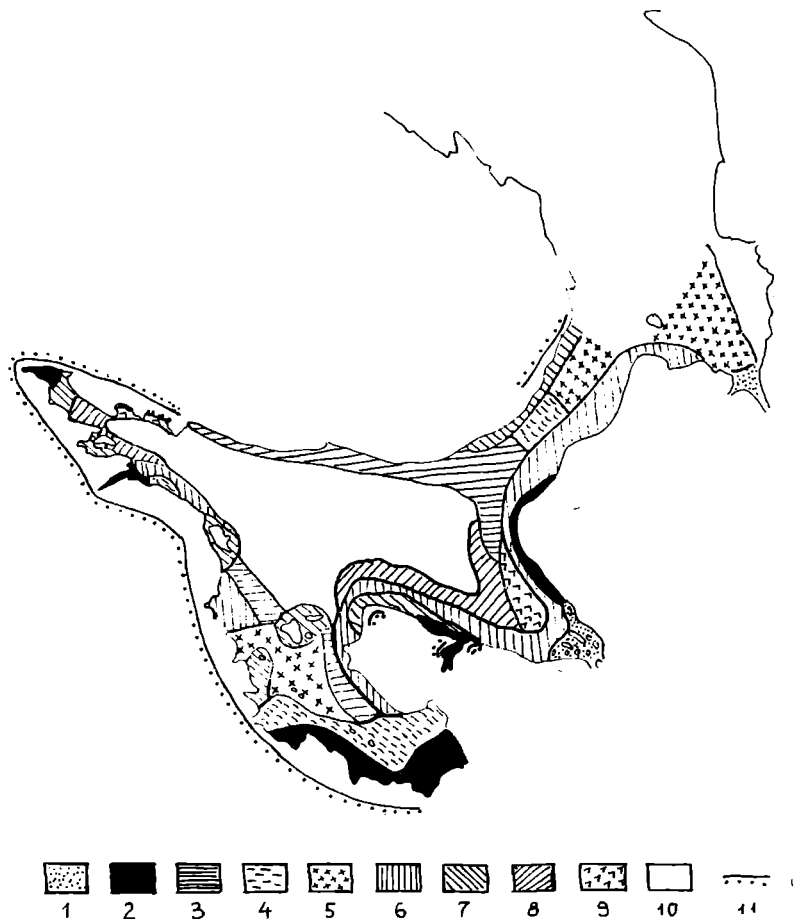


Рис. 36. Приблизительная схема распространения основных малако-
ценов в сублиторали Белого моря.

- 1 - *Macoma balthica*; 2 - *Mytilus edulis*; 3 - *Elliptica elliptica*; 4 - *Arctica islandica*;
5 - *Modiolus modiolus*; 6 - *Nicania montagui*; 7 - *Epheria vineta*; 8 - *Yoldia amygdalea*;
9 - *Macoma calcarea*; 10 - *Portlandia arctica*; 11 - участки побережья, литораль которых
заселена моллюсками.

Различие отдельных районов Белого моря касается и видового состава моллюсков, при этом наиболее значительные изменения наблюдаются среди относительно редких, главным образом стенобиотных видов. Нами было исследовано распределение всех 30 видов моллюсков, представленных в коллекциях Зоологического института сборами не более чем из 10 точек внутренних районов Белого моря (Федяков, Наумов, 1983).

Десять редких видов (*Panomya arctica*, *Turritellopsis acicula*, *Solariella varicosa*, *Velutina plicatilis*, *Marsenina glabra*, *Astyris rosacea*, *Oenopota harpularioides*, *Oe. simplex*, *Oe. pyng-*



Рис. 37. Приблизительная схема распределения биомассы моллюсков в сублиторали Белого моря.

li, *Diaphana minuta*) встречаются рассеянно по всей акватории моря. Часть этих моллюсков, а именно *T. acicula*, *S. varicosa*, *V. plicatilis*, *A. rosacea*, *Oe. simplex* и *Oe. pyngeli*, отмечены в районе Соловецких островов. Кроме того, только в этом месте встречены *Montacuta maltzani*, *Ganessa laevigata*, *Margarites vahli* и *Oenopota gigantea*. Таким образом, треть редких видов Белого моря отмечена на мелководьях Соловецкого Архипелага.

Двенадцать редких видов, главным образом арктических по происхождению, концентрируются в трех местах: в Кандалакшском заливе — на акватории, ограниченной Средними лудами и губами Порьей и Пирью; у Терского берега — в районе Варзуга — Кашкаранцы; на границе Двинского залива и Горла. Во всех этих

точках и только в них в больших количествах встречены *Punctulum minuta* и *Onoba jeffreysi*. *Menestho truncatula* отмечена в первом и третьем из этих районов, а *Boreoscala groenlandica* во втором и третьем. Кроме того, только возле Порьей губы найдены *Yoldiella fraterna*, *Oenopota impressa* и *Hemiacclis glabra*; отмечены здесь и *T. acicula*, *A. rosacea* и *Oe. harpularioides*. Только у Терского берега обнаружены *Punctulum wyvil-lethomsoni* и *Onoba verrilli*; встречаются здесь также *S. varicosa*, *Oe. simplex*. Только на границе Двинского залива и Горла найдены *Lyonsiella abyssicola* и *Acteonina umbelicalis* и створки *Yoldiella intermedia*; здесь же отмечены *A. rosacea* и *Oe. harpularioides*. Единичные находки еще трех видов сделаны в различных частях Кандалакшского залива. Все шесть станций, принесших 76 экз. *Buccinum maltzani*, выполнены в кутовой части Двинского залива. Этот район, как и другие указанные ранее места концентрации редких видов, характеризуются повышенным содержанием тяжелых минералов (Невеский и др., 1977) (рис. 38). Само по себе наличие тяжелых минералов вряд ли является причиной такого распространения моллюсков, оно лишь указывает на интенсивность гидродинамических процессов. Следует отметить, что характер динамики вод в районах концентрации редких видов не одинаков. У Соловецких островов это мощные приливно-отливные течения, встречающие на своем пути препятствия, огибающие острова с разных сторон, сталкивающиеся друг с другом, образуя чрезвычайно сильные турбулентные токи, одним из проявлений которых являются сулои к югу от о-ва Муксалма.

На границе Двинского залива и Горла, как показывают гидрологические данные, имеет место подъем холодных соленых вод Бассейна. Близко к этому району расположен полюс холода (Дерюгин, 1923). Как нам любезно сообщил В. И. Гуревич, здесь наблюдаются мощные выходы грунтовых вод, вероятно, подсасывающие глубинные воды Бассейна. Образуется нечто подобное апвеллингу, благоприятно сказывающемся на видовом богатстве фауны *. Подобная динамика вод, возможно, характерна для Терского берега, для района Порьей губы и для кутовой части Двинского залива. Во всяком случае по тем же данным здесь имеются аналогичные выходы грунтовых вод.

Повышенная концентрация тяжелых минералов отмечена и в самом Горле (Невеский и др., 1977). В этой части моря она вызвана хотя и мощными, но ламинарными приливно-отливными течениями. Такие направленные горизонтально токи воды, вероятно, не способствуют увеличению видового богатства.

* Предварительное определение животных, полученных при бентосной съемке этого района, показало, что здесь встречаются и некоторые редкие или даже новые для Белого моря виды гидроидов, равноногих раков, иглокожих. Здесь же по пока не подтвержденным данным И. И. Месяцева (1931) обнаружена *Arca glacialis*.

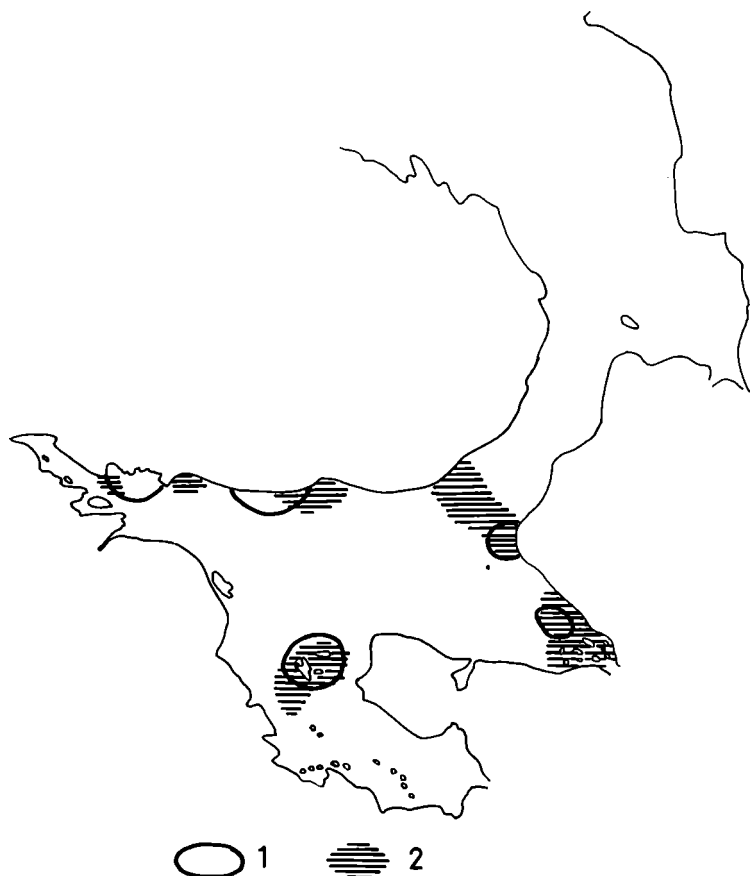


Рис. 38. Места обнаружения скоплений редких видов моллюсков (1) и повышенной концентрации тяжелых минералов (2) (по: Невескому и др., 1977) в Белом море.

Об этом говорит, например, низкое видовое разнообразие, наблюдаемое в малакоценозах в районах влияния сточных течений Северной Двины, Онеги, в узких проливах, занятых мидиевыми банками.

Необходимо отметить ещё одно важное обстоятельство. В местах выхода грунтовых вод, согласно устному сообщению В. И. Гуревича, отмечается обилие железо-марганцевых конкреций. Если это положение подтвердится, то, вероятно, появится возможность биологической разведки выходов грунтовых вод и скоплений конкреций на шельфе морей.

Для уточнения причин, обуславливающих различие видового состава моллюсков, с помощью компонентного анализа исследованы закономерности распространения отдельных видов в разных районах моря. Результаты анализа приведены в табл. 16.

**Результаты компонентного анализа видового состава моллюсков
отдельных районов Белого моря**

Признак	Компонента							
Вероятность присутствия вида в	I		II		III		IV	
	a	a ²	a	a ²	a	a ²	a	a ²
восточной части Воронки	471	222	346	120	455	207	—357	127
западной части Воронки	376	141	—105	011	637	406	—062	004
Мезенском заливе	369	136	—266	071	452	204	672	452
Горле	557	310	—471	222	243	059	—132	017
на границе Горла и Двинского залива	468	420	405	164	162	026	—103	011
районе Порьей губы	732	536	042	002	—365	133	049	002
центрального желобе	569	324	551	304	—187	035	176	031
районе Соловецких ост- ровов	707	499	—311	097	—175	031	—301	090
Кандалакшском заливе	734	539	—236	056	—305	093	—008	000
Двинском заливе	650	422	—078	006	—244	059	289	084
Онежском заливе	743	553	—287	080	—029	001	—118	014
у Терского берега	513	263	551	303	078	006	126	016
Сумма дисперсии, %	36,4		12,0		10,5		7,1	

* Обозначения в этой и последующих таблицах результатов компонентного анализа: a — факторные нагрузки; a^2 — доля дисперсии признаков, объясняемая влиянием компоненты (0 и запятая перед всеми числами опущены).

Вероятность присутствия вида в том или ином районе моря определяется приведенными четырьмя главными компонентами в среднем на 66%. Наиболее точно можно судить о причинах наличия или отсутствия моллюсков в Мезенском заливе и в районе Соловецких островов (эти компоненты определяют вероятность обнаружения видов здесь на 86 и 72% соответственно). Наименьшее влияние приведенных компонент на состав малакофауны отмечается в западной части Воронки (56%), Двинском заливе (57%) и у Терского берега (59%).

Первая компонента может трактоваться как банальность, широта распространения, эврибионтность видов. Ее значения у моллюсков, встречаемых во всех или почти во всех районах, всегда превышает +1, напротив, у редких видов они обычно менее —1. Судя по положительным связям этой компоненты с вероятностью обнаружения видов, условия в любом из районов Белого моря благоприятны для обитания массовых эврибионтных моллюсков. Именно эврибионтность видов является основной причиной, объясняющей наличие или отсутствие моллюсков в большинстве внутренних районов моря. Действительно; первая компонента на 55,3%, например, определяет вероятность присутствия моллюсков в Онежском заливе, а корреляция последней со степенью эврибионтности (значением первой компоненты) видов составляет +0,743.

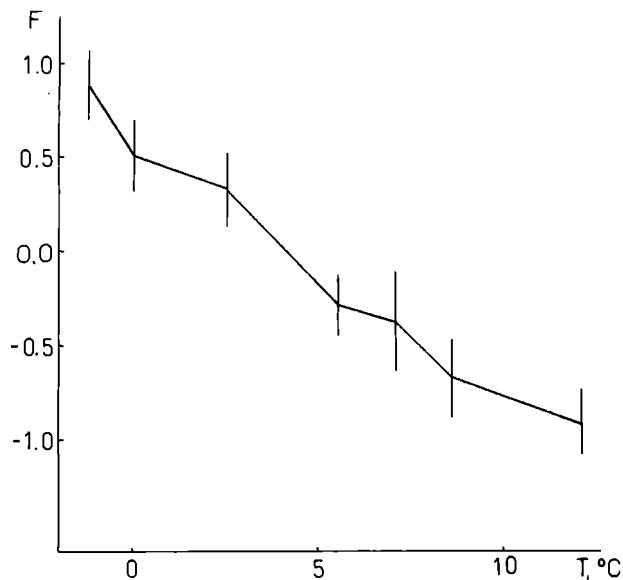


Рис. 39. Зависимость значений второй компоненты от предпочитаемых температур.

По оси абсцисс температура, °C; по оси ординат значение второй компоненты. Пояснения в тексте.

Следующая компонента оказывает заметное влияние на состав малакофауны у Терского берега, в центральном желобе, на границе Двинского залива и Горла, в восточных районах Воронки. Противоположно, но также заметно ее воздействие на фауну Горла. Эта компонента может трактоваться как биогеографическая принадлежность вида, его термопатия. Значения второй компоненты у субтропическо-бореальных видов составляет $-0,9 \pm 0,2$, у бореальных $-0,8 \pm 0,2$, у субтропическо-арктических и бореально-арктических $0,0 \pm 0,2$ у высокобореально-арктических $+0,6 \pm 0,1$ и у арктических $+0,8 \pm 0,2$. Связь значений этой компоненты с термопатией моллюсков показана на рис. 39.

Таким образом, в районах, где вероятность обнаружения видов имеет отрицательную связь со значением второй компоненты, условия благоприятны для обитания тепловодных бореальных моллюсков. Напротив, при положительных факторных нагрузках условия приемлемы для холодноводных арктических видов. Относительно слабое влияние термопатии видов на их встречаемость в отдельных районах моря обусловлено тем, что в данном анализе не была учтена вертикальная зональность фауны.

Третья компонента может быть истолкована как отношение моллюсков к некоему комплексу гидрологических, биологических и других факторов, направленность влияния которого на ве-

роятность присутствия вида постепенно меняется в ряду Воронка—Горло—Терский берег—внутренние районы Белого моря. Вполне возможно, что этот ряд отражает степень трансформированности баренцевоморских вод. Положительные значения этой компоненты характерны для широко распространенных, а отрицательные — для отсутствующих у берегов Мурмана видов. Например, ее значение у *Modiolus modiolus* +2,1, у *Portlandia arctica* —1,9.

Четвертая компонента оказывает заметное влияние на малакофауну Мезенского залива. Ее интерпретация достаточно затруднена. Наиболее вероятно ее значения отражают отношение моллюсков к каким-то специфичным для Мезенского залива условиям среды, например, подвижности грунтов или низкой первичной продукции (Гурьянова, 1957).

Таким образом, проведенный компонентный анализ показал, что основными условиями существования видов во внутренних районах Белого моря являются их эврибионтность и способность обитать в трансформированных водах Баренцева моря. Виды различной биогеографической принадлежности при этом находят подходящие для себя условия в различных частях акватории. Последним и объясняются различия малакофауны отдельных заливов Белого моря. По данным компонентного анализа бореальные моллюски находятся в благоприятных условиях в Горле, Мезенском заливе, Воронке (в ее западной части), в Кандалакшском, Онежском и, отчасти, Двинском заливах (отрицательные нагрузки при второй компоненте), а арктические — в центральном желобе, на границе Двинского залива и Горла, и в районе губы Порьей. Эти данные хорошо подтверждают выводы, сделанные на основании анализа биогеографического состава малакофауны Белого моря.

ИСТОРИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ МАЛАКОФАУНЫ БЕЛОГО МОРЯ *

Компонентный анализ, результаты которого приведены в предыдущей главе, позволили установить степень влияния основных факторов на вероятность существования видов в различных районах Белого моря. Однако для выяснения причин отрицательных черт фауны этого водоема необходимо в такого рода исследованиях учитывать возможно большее число видов и из соседних акваторий. В этой связи был проведен компонентный анализ применительно к моллюскам атлантического сектора Арктики. Списки видов отдельных районов были заимствованы из работ многих авторов (Sars, 1878; Thorson, 1941, 1944; Oskelman, 1958; Macpherson, 1971; Голиков, Скарлато, 1977; Антипова, 1979; Lubinsky, 1980; и др.) и дополнялись в результате просмотра коллекций, хранящихся в Зоологическом институте АН СССР. В анализ включены данные по распространению 396 видов моллюсков в морях Белом, Баренцевом, Карском, Лаптевых, Восточно-Сибирском, в Чешской губе, у берегов Норвегии, западной, и восточной Гренландии, западной и восточной Исландии, Мурмана, Земли Франца-Иосифа, Шпицбергена. В пределах Белого моря отдельно рассматривались внутренние его районы, Горло и Воронка. Результаты компонентного анализа приведены в табл. 17.

Четыре главные компоненты в среднем на 71% определяют вероятность присутствия вида в том или ином районе. Наиболее полное представление о причинах отсутствия или наличия моллюсков эти компоненты дают в море Лаптевых и у Земли Франца-Иосифа (78%). Наименьшее влияние они оказывают на вероятность обнаружения видов у западной Исландии (60%).

Как и в предыдущем анализе, здесь первая компонента трактуется как эврибионтность, а вторая — как термопатия моллюсков. Вероятность встречи того или иного вида во внутренних районах Белого моря зависит от широты его распространения и от термопатии соответственно на 52 и 5%; в Горле — на 46 и 12%; в Воронке — на 51 и 5%. Условия Горла, таким образом, вызывают более строгий отбор видов по их термопатии, чем условия других районов моря. Вероятность присутствия здесь теплолюбивых бореальных моллюсков больше, чем арктических.

Полученные значения факторных нагрузок при второй компоненте (табл. 17) свидетельствуют о том, что среди рассмотренных районов побережья Норвегии, Исландии, Мурмана и Белое море

* Первоначально данная глава называлась «История происхождения малакофауны Белого моря и ее отрицательные черты». В этом названии хотя и есть забавная двусмысленность, но оно, как убедится в дальнейшем читатель, верно отражает тот факт, что отрицательные черты малакофауны Белого моря определяются именно историей ее происхождения.

**Результаты компонентного анализа видового состава моллюсков
некоторых районов Арктики и северной Атлантики**

Признак	Компонента							
	I		II		III		IV	
	а	а ²	а	а ²	а	а ²	а	а ²
Воронке	714	509	217	047	—299	089	—299	089
Горле	675	455	346	120	—232	054	—246	061
внутренних районах								
Белого моря	723	523	221	048	—324	105	—240	058
Чешской губе	774	599	—015	001	—280	078	—211	044
Карском море	742	550	—414	171	—138	019	125	016
море Лаптевых	574	329	—626	392	—014	001	246	061
Восточно-Сибирском море	562	315	—569	324	—049	002	174	030
Баренцевом море	854	730	—089	007	—092	008	080	006
у Земли Франца-Иосифа	812	660	—318	101	—065	004	129	017
Шпицбергена	734	539	—069	005	389	151	—076	006
восточной Исландии	623	389	390	152	389	152	007	000
западной Исландии	281	079	589	347	—116	013	397	158
восточной Гренландии	695	484	—047	002	510	260	036	001
западной Гренландии	571	327	108	012	552	305	—315	099
Норвегии	301	091	627	393	065	004	427	182
Мурмана	674	454	301	090	—142	020	264	070
Сумма дисперсии, %	44,0		13,8		7,9		5,6	

отличаются преимущественным развитием бореальных моллюсков. Напротив, арктическими районами следует считать сибирские моря и акваторию около Земли Франца-Иосифа. Остальные исследованные районы обладают смешанным характером малакофауны; более детальное исследование этих акваторий позволит, вероятно, уточнить границы биогеографических областей.

Третья компонента оказывает существенное влияние главным образом на вертикальность обнаружения видов в водах Гренландии. По-видимому, она отражает различия в экологии видов северо-американского и евразийского шельфов.

Четвертая компонента не оказывает существенного влияния на вероятность присутствия моллюсков в исследованных районах. Наибольшее значение она имеет для фауны Норвегии, определяя ее на 18%.

Таким образом, наиболее важным условием существования видов в Белом море оказывается их эврибионтность. В первую очередь именно эта характеристика моллюсков определяет облик малакофауны также в Чешской губе, Баренцевом и Карском морях, у берегов Земли Франца-Иосифа, Шпицбергена, восточной Исландии, Гренландии, Мурмана. Видовой состав моллюсков у берегов Норвегии, западной Исландии, а также морей Лаптевых и Восточно-Сибирского в наибольшей степени зависит от второй компоненты, т. е. от термотопии видов.

**Доля различных таксономических категорий моллюсков
Баренцева моря, представители которых обитают в Белом море, %**

Таксономическая категория	Bivalvia	Gastropoda
Вид	52	58
Род	63	65
Семейство	65	76
Отряд	78	91

Сопоставление списков видов Белого и Баренцева морей показало, что в Белом море в настоящее время обитает лишь 57% видов соседнего Баренцева. При этом обедненность малакофауны рассматриваемого водоема проявляется главным образом на уровне видов (табл. 18), хотя заметной она становится уже на уровне семейств (табл. 19). Среди Bivalvia, например, в Белом море отсутствуют представители семейств Limariidae, Cuspidariidae и др.

Анализ значений компонент у видов, относительно обычных в Баренцевом море и отсутствующих в Белом, показал, что вероятность их обитания в Воронке в среднем составляет около 20%, в Горле — 5%, во внутренних районах — 30%. Таким образом, основным барьером, препятствующим заселению Белого моря новыми видами, оказывается режим не его внутренних районов, а Горла.

Основная часть баренцевоморских моллюсков, не проникающих в Белое море, обитает в бореальной области северной Атлантики. В то же время большинство видов, встречаемых в Белом море, распространены как в Атлантическом, так и в Тихом океанах (табл. 20). Данное обстоятельство заставляет предположить, что к моменту заселения в постгляциальный период Баренцева моря бореальными видами условия Горла были близки к современным. Лишь небольшая часть этих моллюсков смогла преодолеть барьер, разделяющий фауны соседних морей. Здесь следует отметить, что популяции подавляющего большинства атлантических бореальных видов Белого моря до сих пор сохраняют связь с баренцевоморскими поселениями этих моллюсков (во всяком случае они отмечены в каком-либо районе Горла и Воронки).

Таблица 19

**Отношение числа таксонов низшего ранга к числу таксонов высшего
у моллюсков Белого и Баренцева морей**

Отношение	Белое море		Баренцево море	
	Bivalvia	Gastropoda	Bivalvia	Gastropoda
число видов/число родов	1,3	1,7	1,6	1,9
число родов/число семейств	1,6	1,4	1,7	1,6
число семейств/число отрядов	2,7	2,1	3,2	2,6

**Доля видов с различным характером распространения,
встречающихся в Баренцевом море**

Присутствие		Доля видов, %	
в Белом море	в Тихом океане	Bivalvia	Gastropoda
есть	есть	39	37
	нет	13	21
нет	есть	16	13
	нет	32	29

Учитывая некоторые соображения относительно распространения современных беломорских моллюсков, изложенные выше, данные по их экологии и обширные литературные сведения по четвертичным отложениям северо-запада Европейской части СССР, можно представить следующую схему формирования малакофауны Белого моря.

В период последнего оледенения вся котловина Белого моря была заполнена льдом. Наступающий ледник полностью уничтожил существовавшую там фауну *. Освобождение акватории моря ото льдов началось в алереде (14—15 тыс. лет назад). В это время на месте Онежского и Двинского заливов образуются ледниково-озерные водоемы, характерные также и для бассейна Балтийского моря (Говберг, 1973, 1975; Кошечкин, 1979). В конце алереда—начале молодого дриаса (около 12 тыс. лет назад) началось поступление морских вод из Баренцева моря (Говберг, 1973; Квасов, 1975). Уровень трансгрессии того времени не допускал возможности связи Белого моря с пресноводными бассейнами на акватории Балтики (Кошечкин, 1979).

Сразу же с поступлением морских вод сначала в Двинский, а затем в Онежский заливы проникает первая волна арктических вселенцев. Сильное распреснение и охлаждение вод под влиянием таяния ледника дает основание предполагать, что фауна Белого моря того периода была представлена эстуарно-арктическим комплексом организмов. Первым из моллюсков в отложениях Белого моря отмечена *Portlandia aestivalium* (Говберг, 1975; Невеский и др., 1977), распространенная в настоящее время в эстуариях сибирских рек (Наумов, 1983). По мере отступления ледника от Карельского, Кандалакшского, а затем и Терского берегов эстуарно-арктическая фауна заселяла мелководья Кандалакшского залива.

В отложениях ранней пребореали (около 11 тыс. лет назад) проявляются раковины *Portlandia arctica* и *Mytilus edulis* (Говберг, 1973, 1975). Таким образом, на смену первому (эстуарно-арктическому) этапу заселения Белого моря пришел второй, ха-

* Более или менее подробно малакофауна межстадиала описана М. А. Лавровой (1946, 1960).

рактизирующийся проникновением, с одной стороны, относительно глубоководных типично морских арктических видов, а с другой — эврибионтных литоральных форм бореального происхождения. Важно отметить, что *P. arctica*, заселяя освобождавшиеся от ледника участки шельфа Баренцева моря, подошла к Воронке, как и *P. aestuariorum*, с севера, а *M. edulis* — с запада.

Интересно, что, кроме мидий, в отложениях этого времени не отмечены никакие другие бореальные моллюски. Этому факту можно предложить следующее объяснение. Прогреваемый летом слой воды, пригодный для обитания тепловодных форм, был в это время весьма тонким и захватывал лишь литораль, что препятствовало проникновению в Белое море сублиторальных бореальных видов. Сохранившаяся до сих пор реликтовая фауна ковшевых губ свидетельствует о том, что в рассматриваемой климатической фазе вся сублитораль была заселена единым фаунистическим комплексом. Более мощный прогреваемый слой не позволил бы арктическим животным заселить упомянутые губы *. Что же касается литоральной фауны, то она могла быть представлена только фитофагами и сестонофагами (абразионные берега сразу после отступления глетчера с Мурманского побережья были представлены грубообломочным материалом, лишенным детрита, что исключало возможность проникновения детритофагов **, имеющих пелагические личинки, позволившие им быстро освоить освобождающиеся акватории. Этим требованиям отвечает только *M. edulis*. Характерно, что вторым видом (средняя пребореаль), проникшим на беломорскую литораль оказалась *Macoma balthica*, которая появилась здесь после аккумуляирования на песчаных пляжах достаточного количества детрита. Одновременно с *M. balthica* в отложениях пребореали отмечена *Hiatella arctica*, и, таким образом, начинается третий период заселения Белого моря, характеризующийся проникновением бореальных и бореально-арктических форм. Слой вод, подверженный летнему прогреву, захватывая все большие глубины ***, позволил преодолеть Горло сначала бореально-арктическим, а затем и бореальным сублиторальным моллюскам, одновременно оттесняя арктические формы из Воронки на северо-восток. В отложениях конца бореальной климатической фазы (около 8 тыс. лет назад) отмечены уже практически все современные моллюски, заселяющие Белое море (Говберг, 1973, 1975). К этому времени полностью растаял

* Это, во всяком случае, справедливо для губы Долгой Большого Соловецкого острова, где поднятие суши в позднем голоцене было незначительным (Невеский и др., 1977).

** Что касается *P. aestuariorum*, то этот детритофаг заселял Белое море по цепи ледниково-озерных водоемов, тонкие осадки которых уже успели обогатиться детритом.

*** Косвенным подтверждением увеличения слоя теплой воды является отсутствие во многих ковшевых губах *Niculana pernula*, появившаяся позднее и имеющей сходные с *P. arctica* экологические требования к среде.

ледник, что увеличило объем воды в море и, как следствие, усилило речной режим Горла.

Дальнейшие колебания климата в атлантическом, суббореальном и субатлантическом периодах приводит лишь к количественным изменениям малакофауны. Так, во время атлантической климатической фазы (6—8 тыс. лет назад), характеризующейся максимальным потеплением, отмечается наибольшая численность моллюсков. В суббореальное время (около 5 тыс. лет назад) наблюдается снижение численности, а в некоторых районах и полное исчезновение моллюсков из донных отложений (Говберг, 1973).

Таким образом, заселение Белого моря моллюсками началось сразу же после начала отступления ледника из Горла и продолжалось 4—6 тыс. лет. При этом арктические формы проникали в течение первых двух тысячелетий. Время же заселения Белого моря бореальными и бореально-арктическими видами затянулось на несколько больший срок. Следует отметить, что за всю последнюю ледниковую историю Белого моря в его донных отложениях не обнаружено видов, достоверно отсутствующих в настоящее время* (Говберг, 1973, 1975). В связи с этим становится ясным, что отрицательные черты фауны моллюсков Белого моря вызваны не вымиранием отдельных видов, как это предполагал К. М. Дерюгин (1925, 1928), а особенностями периода его заселения. К последним следует отнести быструю и бурную геологическую историю водоема и развившийся вскоре режим его биологической изоляции. За чрезвычайно короткий срок Белое море заселилось большим количеством самых разнообразных по своей экологии видов. Учитывая стабильные и однообразные условия отдельных этапов геологической истории Горла, мы вынуждены предположить своеобразную порционность в формировании малакофауны. Это, очевидно, еще более сокращало благоприятное для проникновения каждого отдельного вида время. Таким образом, вызывает удивление не наличие отрицательных черт в фауне Белого моря, а тот факт, что этих черт относительно немного.

Следует отметить, что изложенные выше палеонтологические данные основаны на изучении распространения в отложениях двустворчатых моллюсков. Что же касается *Gastropoda*, то они, за немногими исключениями, в силу разряженности своих поселений практически не встречаются в грунтовых пробах. В связи с этим возникает вопрос об идентичности формирования фаун рассматриваемых групп моллюсков.

* Некоторые литературные источники (Сент-Илер, 1906; Дерюгин, 1928) свидетельствуют о находках живых экземпляров в Двинском заливе, отсутствующих в наших списках и отмеченных в постгляциальных отложениях моллюсков *Portlandia aestivalium* и *Zirphaea crispata*. Что же касается видов, приводимых в качестве примера вымерших форм К. М. Дерюгиным (1928), то, как показали последующие исследования, они заселяли Белое море в межледниковую эпоху (Лаврова, 1946, 1960).

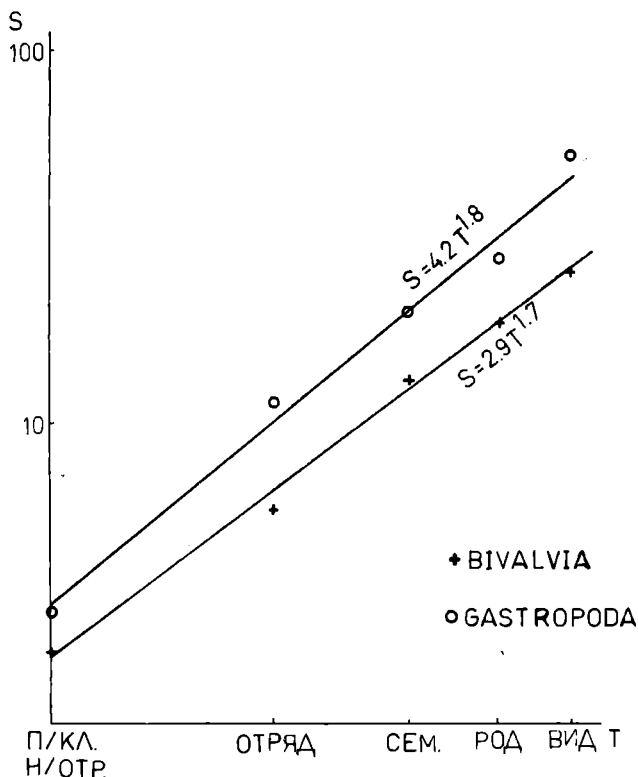


Рис. 40. Зависимость числа таксонов моллюсков от их ранга.

По оси абсцисс — таксоны, по оси ординат — число таксонов (масштаб логарифмический).

Показано, что характер формирования фауны того или иного района в определенной степени отражается видом зависимости числа таксонов от их ранга (Голиков, 1976, Голиков и др., 1983). Обычно для региональных фаун эта зависимость хорошо аппроксимируется степенной функцией:

$$S = aT^b, \quad (9)$$

где S — число таксонов, T — их ранг, a и b — коэффициенты. При этом показатель степени (угол наклона прямой на графике в логарифмическом масштабе) в известной мере отражает длительность заселения водоема и интенсивность дивергенции данной группы животных. Анализ нашего материала показал, что угол наклона прямой такого типа у двустворчатых моллюсков в Белом море не отличается от такового у брюхоногих (рис. 40). Таким образом, обе группы моллюсков, по-видимому, сходным образом заселяли рассматриваемый водоем.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОЛЛЮСКОВ БЕЛОГО МОРЯ

Итак, отрицательные черты фауны Белого моря обусловлены, с одной стороны, относительно коротким временем ее существования, а с другой — изолирующим режимом Горла и Воронки. Эти же два обстоятельства делают население рассматриваемого водоема почти уникальным объектом для исследования процессов адаптивного, а в будущем, возможно, и эволюционного морфогенеза.

6—8 тыс. лет (время в эволюционном отношении довольно короткое) самостоятельного развития малакофауны внутренних районов Белого моря, как и следовало ожидать, не привели к возникновению эндемичных видов*, однако многие беломорские моллюски отличаются от своих собратьев из соседних акваторий.

Одним из проявлений процессов адаптивного морфогенеза является уменьшение максимальных размеров раковины. Это явление наблюдается почти у всех беломорских видов, причем в наибольшей степени уменьшению размеров подвержены бореально-арктические и в меньшей — арктические, бореальные и субтропическо-бореальные моллюски (табл. 21).

Известно, что основные параметры роста моллюсков тесно связаны с температурой среды обитания (Сое, Fox, 1942, 1944; Ansell, 1968; Ивлева, 1972; Игнатьев, Евсеев, 1977; и др.), при этом изменения максимальных размеров подчинены закону оптимума (Кафанов, 1977; 1978). С этих позиций становится понятной некоторая неоднородность в реакции на термический режим разных по происхождению видов беломорских моллюсков. Действительно, две водные массы Белого моря предоставляют возможность более или менее нормального развития, с одной стороны, бореальным, а с другой — арктическим формам. Чрезвычайно слабые процессы смешения водных масс приводят к тому, что виды, температурный оптимум которых соответствует температурам термоклина, вынуждены существовать в несвойственных им условиях. Именно к таким видам относится большинство бореально-арктических моллюсков. Интересно отметить, что наиболее ярко уменьшение максимальных размеров выражено у особей из мелководных популяций бореально-арктических видов, т. е. у моллюсков, обитающих при повышенных по сравнению с оптимальными температурах (табл. 21).

Помимо размеров, моллюски из Белого моря отличаются (во всяком случае, некоторых из них) формой раковины. Проведенные исследования отношений линейных размеров двуствор-

* Надо полагать, что редкий вид относительно мелких брюхоногих моллюсков *Acteonina umbelicalis* в ближайшем будущем будет обнаружен в других районах Мирового океана. Что же касается эндемичных видов, приведенных К. М. Дерюгиным (1928), то они сведены в синонимы, поскольку их изменчивость целиком укладывается в изменчивость основных видов.

**Максимальные размеры беломорских моллюсков
(% от максимальных размеров в других частях ареала)**

Группы видов		Размеры, %
бореальные и субтропическо-бореальные		86 ± 3
бореально-арктические	мелководные популяции	65 ± 2
	глубоководные популяции	73 ± 4
арктические		83 ± 5

чатых моллюсков показали, что наибольшие отличия беломорских видов наблюдаются в степени выпуклости раковин (отношение толщины к высоте). При этом уменьшение относительной поверхности, вызванное увеличением вздутости створок, находится в соответствии с требованиями отдельных видов к солености воды (табл. 22).

Пониженные солености Белого моря вызывают не только уменьшение относительной поверхности тела, но и изменения других морфологических признаков. К влиянию солености на внешний облик раковин беломорских моллюсков следует отнести, например, уменьшение числа ребер на створках *Ciliatocardium ciliatum*. Этот признак, как показал компонентный анализ, не связан с возрастом, а его изменчивость на 60% зависит от компоненты, значения которой тесно коррелируют с соленостью среды обитания. В Белом море при солености 27—28‰ среднее число ребер на одной створке составляет $30,0 \pm 0,2$; в Печерском заливе (соленость около 30‰) — $32,7 \pm 0,6$, а в Баренцевом море (соленость около 34‰) — $33,5 \pm 0,6$. Интересно, что аналогичная зависимость числа радиальных ребер от солености среды обитания обнаружена и у *Cardium edule* (Зайко и др., 1980). Вполне возможно, что ослабление скульптурированности раковин при уменьшении солености — одно из проявлений общей тенденции к уменьшению поверхности тела.

Как уже отмечалось, для изучения изменчивости ряда двустворчатых моллюсков был проведен компонентный анализ размеров раковин и их отношений. Во всех без исключения слу-

Т а б л и ц а 22

**Значение индекса b/h двустворчатых моллюсков Белого моря
(от значения индекса b/h в других частях ареала)**

Соленость среды обитания за пределами Белого моря, ‰	Индекс b/h у беломорских популяций, %
$27 \div 32$	99 ± 2
$29 \div 33$	101 ± 5
$31 \div 34$	104 ± 2
$33 \div 35$	107 ± 3

чаях первая компонента отражает влияние на исследуемые признаки размеров как функции возраста моллюсков. Установлено, что у большинства видов изменчивость габитуальных индексов четко коррелирует с размерами раковины. У 44% исследованных моллюсков возраст оказывает существенное влияние (определяет более 25% дисперсии) на удлиненность, так же у 44% — на выпуклость и у 37% — на отношение толщины к длине. Отсутствие различий в степени выраженности возрастной динамики разных индексов показывает, что ни один из них не может быть использован в таксономических построениях без предварительного исследования онтогенетических изменений пропорций раковин. В этой связи может оказаться полезным рассмотрение регрессий линейных размеров моллюсков.

Последующие компоненты, оказывающие наибольшее влияние на габитуальные индексы, довольно часто можно интерпретировать как какой-либо определенный экологический фактор. Так, например, компонента, определяющая 67% изменчивости отношения толщины к длине раковины у *Yoldia amygdalea*, почти строго обратно пропорциональна температуре воды, т. е. чем выше температура, тем меньше значение данного индекса. Аналогичная картина наблюдается и у *Lyonsia arenosa* и *Pandora glacialis*, у которых температурой среды определяется около 97% дисперсии индекса и около 80% — выпуклости створок. Значения этих же индексов у *Heteranomia squamula* примерно на 80% определяется характером грунта. Эдафический фактор оказывает существенное влияние и на удлиненность раковины *Pandora glacialis*. Интересно, что приведенные выше наиболее яркие примеры касаются все тех же бореально-арктических моллюсков, обитающих в отличных от оптимума условиях.

Связь пропорций раковин двустворчатых моллюсков с условиями внешней среды подчас настолько значительна, что выборки особей одного вида из разных мест обитания оказываются достоверно различающимися по тому или иному отношению линейных размеров. Это обстоятельство заставляет при использовании габитуальных индексов вводить поправки не только на их возрастную динамику, но и на их связь с факторами среды.

В заключение отметим, что ни у одного из исследованных видов двустворчатых моллюсков не обнаружен половой диморфизм в форме раковин. Данное явление тем не менее весьма распространено среди брюхоногих моллюсков (Матвеева, 1974; Голиков, 1980).

- Агарова И. Я. Особенности размножения двустворчатого моллюска *Masoma balthica* на литорали Баренцева моря.— В кн.: Состав, распределение и экология донной фауны Баренцева моря. Тез. докл. Мурманск, 1973, с. 47—49.
- Андряшев А. П. Некоторые добавления к системе вертикальной зональности морской донной фауны.— В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Тез. докл. Л., 1974, с. 6—7.
- Антипова Т. В. Распределение, экология, рост и продукция двустворчатых моллюсков Баренцева и Карского морей.— Автореф. канд. дис., М., 1979, 18 с.
- Бабков А. И. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря.— В кн.: Экологические исследования перспективных объектов мариккультуры фауны Белого моря. Исслед. фауны морей 27 (35). Л., 1982, с. 3—16.
- Бабков А. И., Голиков А. Н. Гидробиокомплексы Белого моря. Л., 1985, 402 с.
- Беклемишев К. В., Валова Н. А., Иванова В. Л., Майер Е. М., Пантюлин А. Н., Семенова Н. Л., Сергеева О. М. Биологическая структура Белого моря. Новые представления об океанологической и биологической структуре Белого моря.— ДАН СССР, 1975, т. 224, № 1, с. 209—211.
- Беклемишев К. В., Пантюлин А. Н., Семенова Н. Л. Биологическая структура Белого моря. II. Новые данные о вертикальной зональности Белого моря.— Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, М., 1980, вып. 5, с. 20—28.
- Беклемишев К. В., Пантюлин А. Н., Семенова Н. Л., Щербаков Ф. А. О совпадении границ водных масс и донных осадков в Кандалакшском заливе Белого моря.— ДАН СССР, 1977, т. 235, № 2, с. 483—486.
- Беляев Г. М. Физиологические особенности представителей одних и тех же видов в водоемах различной солености.— Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1957, т. 8, с. 92—139.
- Бергер В. Я. Изменения эвригалинности в онтогенезе и адаптации, связанные с размножением беломорского моллюска *Littorina saxatilis*.— Биол. моря, 1975, № 1, с. 43—50.
- Бергер В. Я. О воздействии паразитов на систему адаптаций к солености моллюска *Hydrobia ulvae*.— Паразитология, 1976, т. 10, № 4, с. 333—337.
- Бергер В. Я. Эвригалинность морских моллюсков. Экологические, морфофункциональные и эволюционные аспекты. Л., 1980, 29 с.
- Бергер В. Я., Кузьмин А. Н. Влияние пониженной солености на развитие некоторых беломорских моллюсков.— Зоол. журн., 1978, т. 57, № 11, с. 1632—1636.
- Бескупская Т. И. Питание некоторых массовых литоральных беспозвоночных Белого моря.— Тр. Кандалакшского гос. зап., 1963, вып. 4, с. 135—158.
- Безр Т. Л. Морские звезды и мидии на литорали Белого моря.— Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, М., 1980, вып. 5, с. 124—135.
- Биология Белого моря. Приложение.— Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, М., 1980, т. 5, с. 200.
- Бубнова Н. П. Рацион и усвояемость пищи детритоядным моллюском *Portlandia arctica*.— Океанология, 1971, т. 11, № 2, с. 302—305.
- Бубнова Н. П. Питание детритоядных моллюсков *Masoma balthica* (L.) и *Portlandia arctica* (Gray) и их влияние на донные осадки.— Океанология, 1972, т. 12, № 6, с. 1084—1090.
- Бубнова Н. П. Относительный рост весовых показателей *Portlandia arctica* (Gray) из сублиторали Белого моря.— В кн.: Донная фауна краевых морей СССР. М., 1976, с. 112—113.
- (Бэр К.) Baer E. Expedition a Nowaja Zemlia et en Lapponie.— Bull. de l'Acad. de St. Petersb., 1838, vol. 3, N 5, 6, 7, p. 95—111.
- Бялыницкий-Бируля А. А. Материалы для биологии и зоогеографии преимущественно русских морей. I. К фауне медуз Соловецкого залива.— Ежегод. Зоол. Муз. Ак. Наук, 1896, т. I, с. 327—354.
- Бялыницкий-Бируля А. А. Материалы для биологии и зоогеографии преимущественно русских морей. V. О зависимости строения некоторых гидроидов побережья Соловецких островов от физических условий их местобитания.— Ежегод. Зоол. Муз. Ак. Наук, 1898, с. 203—213.

- Вагнер Н. П. Беспозвоночные Белого моря. I. СПб, 1885, 218 с.
- Винберг Т. Л. Биология питания *Asterias rubens* на литорали Белого моря.— Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 6, с. 923—931.
- Возжикская В. Б. Продукция донных морских водорослей Белого моря.— В кн.: Экология донного населения шельфовой зоны. М., 1979, с. 19—57.
- Галкин Ю. И. Брюхоногие моллюски трохиды дальневосточных и северных морей (семейство Trochidae). М.—Л., 1955, 132 с. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР, № 57).
- Галкина В. Н. Участие моллюсков *Mytilus edulis* в круговороте органического вещества в прибрежной зоне моря.— В кн.: Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Сб. 7. Автореф. докл. Л., 1983, с. 181—183.
- Герценштейн С. М. Материалы к фауне Мурманского берега и Белого моря. I. Моллюски.— Тр. СПб О-ва Ест., 1885, т. 16, № 2, с. 635—814.
- Говберг Л. И. Голоценовые моллюски Белого моря.— Автореф. канд. дис. М., 1973, 28 с.
- Говберг Л. И. Становление фауны моллюсков Белого моря.— В кн.: Биология шельфа. Тез. докл. Всесоюз. конф. Владивосток, 1975, с. 28—29.
- Голиков А. Н. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Bolten.— Фауна СССР, нов. сер., № 85, Моллюски, т. V, вып. 1. М.—Л., 1963, 217 с.
- (Голиков А. Н.) Golikov A. N. Species and speciation in poikilotherm animals.— *Mar. biol.*, 1973, vol. 21, N 4, p. 257—268.
- Голиков А. Н. О некоторых закономерностях процессов роста и продукции у морских моллюсков в различных ландшафтно-географических зонах.— В кн.: Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе. Автореф. докл., сб. 5. Л., 1975, с. 94—97.
- Голиков А. Н. О количественных закономерностях процесса дивергенции.— В кн.: Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976, с. 90—96.
- Голиков А. Н. Моллюски Вусципнае Мирового океана. Фауна СССР. Новая серия № 121. Моллюски. Т. 5, вып. 2. Л., 1980, 508 с.
- Голиков А. Н., Аверинцев В. Г., Бабков А. И., Кунцевич З. В., Люлеев В. И., Матвеева Е. В., Меншуткина Т. В., Новиков О. К., Петряшев В. В., Потин В. В., Смирнов И. С., Федяков В. В., Шошина Е. В. Изменения количественных показателей в составе и структуре донных биоценозов некоторых бухт губы Чупа Белого моря за 10 лет (1967—1977).— В кн.: Морфология, систематика и эволюция животных. Л., 1978, с. 54—56.
- Голиков А. Н., Аверинцев В. Г., Бабков А. И., Меншуткина Т. В., Федяков В. В., Шошина Е. В. Биоценозы губа Палкина Белого моря.— В кн.: Беспозвоночные прибрежных биоценозов Северного Ледовитого и Тихого океанов. Исслед. фауны морей, вып. 29 (37). Л., 1982, с. 3—11.
- Голиков А. Н., Кусакин О. Г. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Л., 1978, 252 с. (Определители по фауне СССР/АН СССР. Зоол. ин-т; вып. 116).
- Голиков А. Н., Сиренко Б. И. К построению системы брюхоногих моллюсков отряда Naticiformes холодных и умеренных вод северного полушария.— В кн.: Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Автореф. докл. Сб. 7. Л., 1983, с. 26—28.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Гидробиологические исследования в заливе Посыет с применением водолазной техники.— Исслед. фауны морей 3 (11). Л., 1965, с. 5—21.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Моллюски залива Посыет (Японское море) и их экология.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1967, т. 42, с. 5—154.
- (Голиков А. Н., Скарлато О. А.) Golikov A. N., Scarlato O. A. Vertical and horizontal distribution of biocenoses in the upper zones of the Japan and Okhotsk Seas and their dependence on the hydrological system.— *Sarsia*, 1968, vol. 34, p. 109—116.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Некоторые вопросы систематики и экологии морских моллюсков и перспективы их изучения.— Моллюски: Пути, методы и итоги их изучения. Автореф. докл., сб. 4. Л., 1971, с. 24—27.

- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Об определении оптимальных температур обитания морских пойкилотермных животных путем анализа температурных условий на краях их ареалов.— ДАН СССР, 1972, т. 203, № 5, с. 1190—1192.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Результаты изучения закономерностей распределения жизни в верхних отделах шельфа морей СССР.— В кн.: Ресурсы биосферы. Л., 1976, вып. 2, с. 95—105.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Состав, распределение и экология брюхоногих и двустворчатых моллюсков у архипелага Земля Франца Иосифа.— Исслед. фауны морей. Л., 1977, т. 14 (22), с. 313—390.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А., Федяков В. В. Раковинные брюхоногие моллюски Белого моря и их экологические особенности.— В кн.: Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Автореф. докл. сб. 7. Л., 1983, с. 81—82.
- Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. Класс брюхоногие моллюски — *Gastropoda* Cuvier, 1797.— В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 3, Киев, 1972, с. 65—166.
- (Голиков А. Н., Старобогатов Я. И.) *Golikov A. N., Starobogatov Y. I. Systematics of Prosobranch Gastropods.*— *Malacologia*, 1975, vol. 15 (1), p. 185—233.
- Гурвич Г. С. Распределение животных на литорали и сублиторали Бабьего моря.— Исслед. морей СССР, Л., 1934, т. 20, с. 15—32.
- Гурвич Г. С., Соколова Е. В. К познанию реликтовых водоемов Белого моря.— Тр. Гос. гидр. ин-та, 1939, вып. 8, с. 142—163.
- Гурьянова Е. Ф. К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна.— Изв. АН СССР, 1939, сер. биол. вып. 5, с. 679—704.
- Гурьянова Е. Ф. Закономерности состава и распределения фауны и флоры западного (Кандалакшско-Онежского) района Белого моря.— Раб. морск. биол. ст. Карел.-Финск. ун-та, 1948а, вып. I, с. 10—24.
- Гурьянова Е. Ф. Белое море и его фауна. Петрозаводск, 1948б, 132 с.
- Гурьянова Е. Ф. Краткие результаты гидробиологических исследований Мезенского залива Белого моря.— В кн.: Материалы по комплексному изучению Белого моря. Вып. I. М.—Л., 1957, с. 254—281.
- Денисенко С. Г. Рост исландского гребешка *Chlamys islandicus* (O. F. Müller) в Онежском заливе Белого моря.— В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., 1982, с. 38—39.
- Дерюгин К. М. К гидрологии Белого моря.— Зап. по гидрографии, 1923, т. 47, с. 37—80.
- Дерюгин К. М. Отрицательные черты бентотической фауны Белого моря и причины этого явления.— Русск. гидр. журн., 1925, т. 4, № 7—9, с. 123—129.
- Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования.— Исслед. морей СССР, 1928, № 7—8, с. 1—511.
- Дерюгин К. М., Гурьянова Е. Ф. Новые виды моллюсков из русских северных морей.— Тр. Лен. о-ва ест. 1926, т. 56, вып. I, с. 17—23.
- Добровольский А. Д. К вопросу о физико-химических индикаторах для водных масс.— Проблемы Арктики, 1948, № 1, с. 28—41.
- Добровольский А. Д. Об определении водных масс.— Океанология, 1961, т. 1, вып. 1, с. 12—24.
- Дорш Е. П. Запасы кормовых беспозвоночных для птиц и рыб на литорали островов Кандалакшского залива Белого моря.— Тр. Кандал. гос. запов., 1963, вып. 4, с. 54—68.
- Зайко В. А., Зайко Н. Н., Краснов Е. В. Скульптура раковины морского двустворчатого моллюска как индикатор солености среды их обитания.— В кн.: Палеобиогеохимия морских беспозвоночных. Новосибирск, 1980, с. 106—112.
- Зацепин В. И., Филатова З. А. Двустворчатый моллюск *Cyprina islandica* (L.), его географическое распространение и роль в сообществах донной фауны.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1961, т. 46, с. 201—216.
- Зеликман Э. А. Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандалакшского залива.— Тр. Мурман. морск. биол. ин-та, 1966, вып. 10 (11), с. 7—77.

- Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Печерского района Баренцева моря.— Тр. Плав. мор. ин-та, 1927, т. 1, вып. 4, с. 1—64.
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М., 1963, 739 с.
- Зинова А. Д. Определитель бурых водорослей северных морей. М.—Л., изд-во АН СССР, 1953, 225 с.
- Иванова В. Л. Трофическая зональность бентоса в сублиторали Белого моря.— Океанология, 1976, т. 16, № 3, с. 519—523.
- Иванова В. М., Калинина В. Н., Нешумова Л. А., Решетникова И. О. Математическая статистика. М., 1981, 371 с.
- Иванов-Францевич Г. Н. Вертикальная устойчивость водных слоев как важная океанологическая характеристика.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1953, т. 7, с. 91—110.
- Ивлева И. В. Влияние температуры на скорость метаболизма пойкилотермных животных.— Усп. совр. биол., 1972, т. 73, № 1, с. 134—155.
- Игнатьев А. В., Евсеев Г. А. Температура роста морских моллюсков и их географическое расселение.— В кн.: I-я Всес. конф. по мор. биол., Тез. докл., Владивосток, 1977, с. 57—58.
- Идельсон М. С. Материалы по количественному учету донной фауны Баренцева, Белого и Карского морей.— Тр. Гос. океаногр. ин-та, 1934, т. 3, вып. 4, с. 49—63.
- Иностранцев А. А. Геологический обзор местности между Белым морем и Онежским озером.— Тр. СПб. о-ва ест., 1871, т. 2, вып. 1, с. 165—340.
- Иностранцев А. А. Геологические исследования на севере России в 1869 и 1870 гг.— Тр. СПб. о-ва ест., 1872, т. 3, с. 165—340.
- Кауфман З. С. Экологические закономерности нереста массовых видов беломорских беспозвоночных.— Зоол. журн., 1976, т. 55, № 1, с. 5—16.
- Кауфман З. С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Морфоэкологические и эволюционные аспекты проблемы. Л., 1977, 264 с.
- Кафанов А. И. Об интерпретации логарифмической спирали в связи с анализом изменчивости и роста двустворчатых моллюсков.— Зоол. журн., 1975, т. 54, № 10, с. 1457—1467.
- Кафанов А. И. Об интерпретаций правил Бергмана и оптимума с анализом температурной изменчивости линейного роста двустворчатых моллюсков *Clipocardiinae*.— В кн.: I-я Всес. конф. по мор. биол., тез. докл., Владивосток, 1977, с. 70—71.
- Кафанов А. И. Температурная изменчивость линейного роста и продолжительность жизни у шести видов подсемейства *Clipocardiinae* Kafanov, 1975 (*Mollusca, Cardida*).— Зоол. журн., 1978, т. 57, № 10, с. 1480—1488.
- Квасов Д. Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л., 1975, 278 с.
- Книпович Н. М. К вопросу о зоогеографических зонах Белого моря.— Вестн. естест., 1891, № 6—7, с. 201—208.
- Книпович Н. М. Несколько слов относительно фауны Долгой губы Соловецкого острова и физико-географических ее условиях.— Вестн. естест., 1893, № 1—2, с. 45—57.
- Книпович Н. М. Материалы по гидрологии Белого и Мурманского морей.— Изв. Имп. Акад. Наук, 1897, т. 7, № 3, с. 269—301.
- Книпович Н. М. Основы гидрологии европейского Ледовитого океана.— Зап. по Общ. Геогр. И. Р. Геогр. Общ., 1906, т. 40, № 2, с. 1—1510.
- Кобякова З. И. Фауна Гриндского залива.— Раб. мор. биол. ст. Карело-Финск. ун-та, 1948, № 1, с. 25—33.
- Кошечкин Б. И. Голоценовая тектоника восточной части Балтийского щита. Л., 1979, 160 с.
- Кудерский Л. А. Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) Онежского залива Белого моря.— Учен. зап. Карел. пед. ин-та, 1961, т. 11, № 2, с. 156—182.
- Кудерский Л. А. Донное сообщество «*Modiolus modiolus*» Онежского залива Белого моря.— Тр. Карел. филиала АН СССР, 1962, вып. 33, с. 67—81.
- Кузнецов В. В. Питание и рост растениядных морских беспозвоночных Восточного Мурмана.— Изв. АН СССР, 1946, сер. биол., № 4, с. 431—452.

- Кузнецов В. В. Популяции некоторых массовых видов морских беспозвоночных Восточного Мурмана.— Зоол. журн., 1947, т. 26, № 2, с. 109—122.
- Кузнецов В. В. Биологический цикл *Margarita helicina* (Phipps) Восточного Мурмана и Белого моря.— Изв. АН СССР, 1948а, сер. биол., № 5, с. 538—564.
- Кузнецов В. В. Биологический цикл *Lacuna pallidula* в Баренцевом море.— В кн.: Памяти акад. С. А. Зернова, 1948б, с. 72—93.
- Кузнецов В. В. Биологический цикл *Lacuna vineta* (Montagu) на Восточном Мурмане.— Тр. Мурман. биол. ст., 1948в, № 1, с. 242—260.
- Кузнецов В. В. Многолетние изменения биологических свойств некоторых беспозвоночных Белого моря.— Зоол. журн., 1957, т. 36, вып. 3, с. 321—327.
- Кузнецов В. В., Чубрик Г. К. Влияние зараженности личинками трематод на размеры продукции некоторых морских брюхоногих моллюсков.— ДАН СССР, 1950, т. 70, № 6, с. 1101—1104.
- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Предварительные результаты по выращиванию мидий на искусственных субстратах в условиях Белого моря.— В кн.: Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. Л., 1982, с. 36—55.
- Кулачкова В. Г., Гроздилова Т. А. Паразиты съедобной мидии (*Mytilus edulis* L.) и их патогенное значение.— В кн.: Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. Л., 1982, с. 25—35.
- Кунин Б. Л. Динамика численности личинок *Mytilus edulis* L. в планктоне и их оседание на различные субстраты.— В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Тез. докл. Л., 1982, с. 49—51.
- Кунин Б. Л., Сиренко Б. И. Рост мидий на искусственных субстратах в Белом море.— В кн.: Матер. II сов.-амер. симп. Л., 1976, с. 108—110.
- Лаврова М. А. О географических пределах распространения boreального моря.— Тр. Ин-та географии АН СССР, 1946, № 37, с. 64—79.
- Лаврова М. А. Четвертинная геология Кольского полуострова. М.— Л., 1960, 234 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1973, 343 с.
- Логвиненко Б. И., Старобогатов Я. И. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков.— Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1971, № 5 (89), с. 7—10.
- Луканин В. В., Гурина В. И. Адаптивные реакции мидий из Белого моря на изменения температуры и солености внешней среды.— Биол. моря, 1977, № 2, с. 46—50.
- Луканин В. В., Лангуев Н. К. Особенности экологии локального поселения мидий (*Mytilus edulis*) на беломорской литорали.— В кн.: Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. Л., 1982, с. 17—24.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Ошурков В. В., Федяков В. В. Литоральные сообщества островов Белого моря.— В кн.: Проблемы экологии Белого моря. Архангельск — Соловки, 1982, с. 40—42.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. О характерных чертах мидиевых биоценозов Белого моря.— В кн.: Исследование мидии Белого моря. Л., 1985, с. 59—69.
- Луканин В. В., Ошурков В. В., Бергер В. Я. О распределении и запасах мидии в Кандалакшском заливе Белого моря.— В кн.: Итоги и перспективы изучения биологических ресурсов Белого моря. Л., 1983, с. 49—55.
- Макаров В. Н., Кулаковский Э. Е. Изучение возможности культивирования беломорской *Laminaria saccharina* (L.) Lam. в условиях бикультуры ламинарии — мидия — В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Тез. докл. Л., 1982, с. 54—55.
- Максимович Н. В. Биоэнергетические свойства популяций двустворчатых моллюсков в прибрежных участках губы Чула.— В кн.: Теор. и методол. основы комплекс. изуч. и освоения шельфов. Тез. докл. Л., 1978а, с. 169—171.
- Максимович Н. В. Особенности экологии и биоэнергетические свойства популяции *M. arenaria* L. (Bivalvia) в губе Чула.— Вестн. ЛГУ, 1978б, № 21, с. 28—36.

- Максимович Н. В. Особенности экологии некоторых массовых двусторчатых моллюсков Белого моря.— Автореф. канд. дис., Л., 1980, 26 с.
- Мамаев О. И. TS-анализ вод Мирового океана. Л., Гидрометеониздат, 1970, 364 с.
- Матвеева Т. А. Биология *Mytilus edulis* Восточного Мурмана.— Тр. Мурман. биол. ст., 1948, № 1, с. 215—241.
- Матвеева Т. А. Влияние опреснения на размножение мидий Восточного Мурмана.— ДАН СССР, 1950, т. 75, № 1, с. 123—124.
- Матвеева Т. А. Биология и биологический цикл *Astrea testudinalis* (Müll.) в районе Восточного Мурмана. Тр. Мурман. биол. ст., 1955а, вып. 2, с. 32—41.
- Матвеева Т. А. Биология *Purpura lapillus* (L.) в районе Восточного Мурмана.— Тр. Мурман. биол. ст., 1955б, вып. 2, с. 48—61.
- Матвеева Т. А. Способы и сроки размножения некоторых видов *Gastropoda* прибрежных вод Восточного Мурмана и Белого моря. В кн.: Втор. совещ. по изучению моллюсков. Л., 1965, с. 39—40.
- Матвеева Т. А. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей.— Исслед. фауны морей, 1974, т. 13 (21), с. 65—190.
- Матвеева Т. А., Максимович Н. В. Особенности экологии и распределения *Hiatella arctica* (Mollusca, Bivalvia, Heterodonta) в Белом море.— Зоол. журн., 1977, т. 56, № 2, с. 199—204.
- Месяцев И. И. Моллюски Баренцева моря.— Тр. Гос. океаногр. ин-та, 1931, т. 1, № 1, с. 1—168.
- Милейковский С. А. Лунная периодичность переста у литоральных и верхне-сублиторальных беспозвоночных Белого моря и других морей.— ДАН СССР, 1958, т. 123, вып. 3, с. 564—567.
- Милейковский С. А. Суточная динамика численности пелагических личинок донных беспозвоночных и ряда голопланктеров в поверхностных водах пролива Великая Салма в начале «биологического лета».— Зоол. журн., 1960, т. 39, № 3, с. 327—341.
- Милейковский С. А. Пелагические личинки *Gastropoda* района Беломорской станции МГУ.— В кн.: Биология Белого моря, 1962, т. 1, с. 171—200.
- Милейковский С. А. Экология размножения морского бентоса. Зависимость от солености воды и «репродуктивные физиологические расы». М., 1981, 92 с.
- Милославская Н. М. О некоторых биологических особенностях *Macoma balthica* (L.).— ДАН СССР, 1952, т. 83, № 6, с. 945—947.
- Милославская Н. М. К экологии *Macoma baltica* (L.).— ДАН СССР, 1955, т. 101, № 3, с. 565—567.
- Миничев Ю. С., Старобогатов Я. И. К построению системы эвтиневральных брюхоногих моллюсков.— В кн.: Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. Автореф. докл., сб. 5. Л., 1975, с. 8—11.
- Миничев Ю. С., Старобогатов Я. И. Подклассы брюхоногих моллюсков и их филогенетические отношения.— Зоол. журн., 1979, т. 58, № 3, с. 293—305.
- Надежин В. Н. Изменения солености глубинных вод бассейна Белого моря.— Изв. АН СССР, сер. геогр., 1960, № 3, с. 79—84.
- Наумов А. Д. Вертикальное распределение и распространение *Portlandia arctica* в Белом море.— В кн.: Гидробиол. и биогеогр. шельфов холодных и умер. вод Мирового океана. Л., 1974, с. 97.
- Наумов А. Д. *Portlandia arctica* (Gray) как ведущая форма арктического комплекса организмов в Белом море.— Автореф. канд. дис. Л., 1976а, 23 с.
- Наумов А. Д. Изменчивость *Portlandia arctica* (Gray) Белого моря по комплексу признаков.— В кн.: Пробл. зоологии. Л., 1976б, с. 67—69.
- Наумов А. Д. Адаптация беломорских *Portlandia arctica* var. *portlandica* (Taxodonta) к воде низкой солености.— Зоол. журн., 1976в, т. 55, вып. 3, с. 449—453.
- Наумов А. Д. Донная фауна губы Лов (Белое море, Канда拉克шский залив) и ее особенности.— В кн.: Экология донного населения шельфовой зоны. М., 1979, с. 128—136.
- Наумов А. Д. К изучению *Portlandia aestuariorum* (Mossewitsch).— В кн.: Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Автореф. докл., сб. 7, Л., 1983, с. 171—172.

- Наумов А. Д., Луканин В. В., Ошурков В. В., Федяков В. В. Сообщества бентоса северо-западной части Онежского залива Белого моря.— В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., 1982, с. 65—66.
- Наумов А. Д., Луканин В. В., Федяков В. В. Количественное распределение фауны и флоры Двинского залива Белого моря.— В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., 1982, с. 66—67.
- Наумов А. Д., Федяков В. В. Макрообрастание раковин мидий в Белом море.— В кн.: Исследование мидии Белого моря. Л., 1985а, с. 70—77.
- Наумов А. Д., Федяков В. В. Роль некоторых видов двустворчатых моллюсков в распределении сессильных гидробионтов в сублиторали Онежского залива Белого моря.— В кн.: Экология обрастания в Белом море. Л., 1985б, с. 29—34.
- Наумов А. Д., Федяков В. В. Макрообрастания раковин некоторых видов двустворчатых моллюсков в сублиторали Онежского залива Белого моря.— В кн.: Экология обрастания в Белом море. Л., 1985в, с. 35—43.
- Невесская Л. А., Скарлато О. А., Старобогатов Я. И., Эберзин А. Г. Новые представления о системе двустворчатых моллюсков.— Палеонтол. журн., 1971, № 2, с. 3—20.
- Невесский Е. Н., Медведев В. С., Калинин В. В. Белое море. Седиментогенез и история развития в голоцене. М., 1977, 236 с.
- Никольский Г. В. О структуре популяций и характере смертности мидий *Mytilus edulis* литорали Белого моря.— Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 12, с. 1878—1880.
- Нинбург Е. А. К экологии гидроидных полипов *Monobrachium parasitum* Mereschkowsky и *Perigonimus yoldia-arcticae* Birula Кандакшского залива.— Тр. Кандак. гос. запов., 1975, вып. 9, с. 228—234.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975, 740 с.
- Паленичко З. Г. Материалы по распространению и экологии некоторых беспозвоночных Белого моря.— Зоол. журн., 1947, т. 26, вып. 2, с. 123—132.
- Паленичко З. Г. Особенности биологии беломорской мидии.— Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 5, с. 411—421.
- Пантюлин А. Н. Некоторые особенности структуры вод Белого моря.— Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, 1974, вып. 4, с. 7—13.
- Перцов Н. А., Флинт В. Е. Питание гаги Кандакшского заповедника и роль ее в динамике литоральной фауны.— Тр. Кандак. гос. запов., 1963, вып. 4, с. 7—28.
- Перцова Н. М. Зоопланктон Кандакшского залива Белого моря.— Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, 1970, вып. 3, с. 34—45.
- Подлипаев С. А. Влияние скоплений птиц на зараженность моллюсков *Littorina saxatilis* (Oliv.) и *Littorina obtusata* (L.) паразитами трематод.— В кн.: Экологическая и экспериментальная паразитология. Л., 1975, вып. 1, с. 58—61.
- Прягунова Р. В. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря.— Исслед. фауны морей, 1974, вып. 13 (21), с. 4—55.
- Пугачев В. С. Теория вероятностей и математическая статистика. М., 1979, 496 с.
- Пясковский Р. В. О многолетних изменениях солености глубинных вод Белого моря.— Океанология, 1963, т. 3, вып. 1, с. 44—48.
- Рубинчик М. А. К биологии размножения *Littorina littorea* L. Белого моря.— Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, 1962, вып. 1, с. 215—230.
- Русанова М. Н. Краткие сведения по биологии некоторых массовых видов беспозвоночных района мыса Картеш.— В кн.: Материалы по компл. изучению Белого моря, 1963, вып. 2, с. 53—65.
- Русанова М. Н. Биология и жизненный цикл некоторых двустворчатых моллюсков в условиях Белого моря.— В кн.: Биол. ресур. Белого моря и внутр. водоемов Карелии. Петрозаводск, 1966, с. 149—150.

- Савилов А. И. Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides*. Ч. I. *Mytilus edulis* в Белом море.— Тр. ИОАН, 1953, т. 7, с. 198—258.
- Савилов А. И. Сравнение роста мидий Белого и Охотского морей.— Тр. ИОАН, 1954, т. 11, с. 246—258.
- Садков А. Н., Семенова Н. Л. Биоценоз *Portlandia arctica* — *Nuculana pernula* (Mollusca, Bivalvia) Кандалакшского залива Белого моря.— Зоол. журн., 1979, т. 58, № 6, с. 797—803.
- Садыхова И. А. Характер размерного распределения и роста *Nuculana pernula* Белого моря.— В кн.: Гидробиол. и биогеограф. шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л., 1974, с. 95—96.
- Семенова Н. Л. Линейный рост *Masoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря.— Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, 1970, вып. 3, с. 69—80.
- Семенова Н. Л. Распределение двустворчатого моллюска *Masoma balthica* (L.) в некоторых губах Кандалакшского залива Белого моря.— Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, 1974, вып. 4, с. 87—102.
- Семенова Н. Л. Влияние водных масс и донных осадков на распределение донных животных Белого моря.— В кн.: 1-й съезд советских океанологов, Москва, 20—25.6.1977 г. Тез. докл., вып. 2, М., 1977, с. 63—64.
- Семенова Н. Л. Бентос Белого моря (итоги и перспективы изучения).— В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологич. ресурсов Белого моря. Л., 1982, с. 75—77.
- Сент-Илер К. К. Экскурсия на берег Двинского залива летом 1906 г.— Протокол. о-ва ест. при Юрьевск. Ун-те., 1906, с. 225—247.
- Сергиевский С. О. Комплексный подход к анализу зараженности популяций *Littorina obtusata* (L.) (Gastropoda, Prosobranchia) паразитами трематод.— В кн.: Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Автореф. докл., сб. 7. Л., 1983, с. 56—58.
- Сидоров К. С. К вопросу о потреблении моллюсками *Epheria vineta* бурых водорослей в Белом море.— В кн.: Экология морских организмов. Тез. докл., М., 1971, с. 73—75.
- Скарлато О. А. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР (отряд *Dysodonta*).— Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР, Л., 1960, т. 71, 150 с.
- Скарлато О. А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР, Л., 1981, вып. 126, 480 с.
- Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Новые материалы к построению системы двустворчатых моллюсков.— В кн.: Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе. Автореф. докл., сб. 5. Л., 1975, с. 4—8.
- Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Основные черты эволюции и системы класса *Bivalvia*.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1979а, т. 80, с. 5—38.
- Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. О системе подотряда *Mytileina* (*Bivalvia*).— В кн.: Моллюски, основные результаты их изучения. Л., 1979б, сб. 6, с. 22—25.
- Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Система двустворчатых моллюсков подотряда *Septibranchia*.— В кн.: Моллюски, систематика, экология и закономерности распространения. Автореф. докл., сб. 7. Л., 1983, с. 7—13.
- Славошевская Л. В. Организация и систематическое положение *Rissoacea* (Gastropoda, Pectinibranchia).— В кн.: Моллюски, систематика, экология и закономерности распространения. Автореф. докл., сб. 7. Л., 1983, с. 15—18.
- Соколова Е. В. Материалы к гидрологии Бабьего моря.— В кн.: Исслед. морей СССР, вып. 20, Л., 1934, с. 33—42.
- Соколова М. Н. Условия существования и биоценоотические связи массовых видов беспозвоночных эпифауны литорали Кандалакшского залива Белого моря.— Тр. Кандак. гос. запов., 1963, вып. 4, с. 69—114.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л., 1970, 372 с.

- Старобогатов Я. И. Систематическое положение конокардин и система палеозойских Septibranchia (Bivalvia).— Бюл. Моск. о-ва исп. прир., отд. геол., 1977, т. 52, вып. 4, с. 125—139.
- Старобогатов Я. И., Ситникова Т. Я. Система отряда Littoriniformes (Gastropoda, Pectinibranchia).— В кн.: Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Автореф. докл., сб. 7. Л., 1983, с. 18—23.
- Степанов В. Н. Океаносфера. М., 1983, 270 с.
- Тимонов В. В. К вопросу о гидрологическом режиме Горла Белого моря.— Иссл. русск. морей, 1925, вып. 1, с. 1—57.
- Тимонов В. В. О водообмене между Белым и Баренцевым морями.— Тр. Ин-та по изуч. Севера, 1929, вып. 40, с. 269—298.
- Тимонов В. В. Схема общей циркуляции вод Бассейна Белого моря и происхождение его глубинных вод.— Тр. Гос. океаногр. ин-та, 1947, вып. 1 (13), с. 118—131.
- Тимонов В. В. Главные особенности гидрологического режима Белого моря.— В кн.: Памяти Ю. М. Шокальского, ч. 2, М., 1950.
- Турпаева Е. П. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцева моря.— Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 6, с. 503—512.
- Федяков В. В. Некоторые особенности распределения двустворчатых моллюсков Белого моря.— Биол. моря, 1980, № 5, с. 15—19.
- Федяков В. В. Особенности распределения моллюсков Двинского залива Белого моря.— В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., 1982, с. 88—89.
- Федяков В. В., Луканин В. В., Ошурков В. В. Количественное распределение моллюсков района Соловецкого архипелага.— В кн.: Проблемы экологии Белого моря. Архангельск — Соловки, 1982, с. 42—43.
- Федяков В. В., Наумов А. Д. Распределение редких видов моллюсков в Белом море.— В кн.: Моллюски. Систематика, экология и особенности распространения. Автореф. докл., сб. 7. Л., 1983, с. 83—84.
- Филатова З. А. Некоторые зоогеографические особенности двустворчатых моллюсков из рода Portlandia.— Тр. ИОАН СССР, 1951, вып. 6, с. 117—131.
- Филатова З. А. Зоогеографическое районирование северных морей по распространению двустворчатых моллюсков.— Тр. ин-та океанол., 1957, т. 25, с. 195—215.
- Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., 1974, 236 с.
- Хлебович В. В. Осмотические и соленостные отношения в онтогенезе.— В кн.: Внеш. среда и развивающ. организм. М., 1977, с. 257—292.
- Хлебович В. В., Луканин В. В. Выживание сперматозоидов некоторых моллюсков в морской воде разной солености.— ДАН СССР, 1976, т. 192, № 1, с. 203—204.
- Хлебович Т. В. Качественный состав и сезонные изменения численности фитопланктона в губе Чупа Белого моря.— Исслед. фауны морей, 1974, т. 13 (21), с. 56—64.
- Цетлин А. Б. Фауна и распределение многощетинковых червей Белого моря.— Автореф. канд. дис., М., 1981, 22 с.
- Чубрик Г. К. Паразитологические исследования моллюсков прибрежной зоны Восточного Мурмана и Белого моря.— Тр. пробл. и тематич. совещ. Зоол. ин-та АН СССР, 1954, № 4, с. 128—133.
- Чубрик Г. К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей.— Тр. Мурман. морск. биол. ин-та, 1966, с. 78—166.
- Шимкевич В. М. Наблюдения над фауной Белого моря.— Тр. СПб. о-ва Ест., 1889, т. 20, вып. 2, 137 с.
- Штокман В. Б. Основы теории TS-кривых.— Пробл. Арктики, 1943, № 3, с. 27—35.
- Шулейкин В. В. Гидродинамика приливов на Белом море.— Зап. по гидрографии, 1925, № 1, с. 19—26.
- Щербаков Ф. А., Потапова Л. И., Семенова Н. Л., Малютин О. И. Характер взаимоотношений распределения бентоса и типов осадков Белого моря.— В сб.: I съезд советск. океанологов, Москва, 20—25.6.1977 г. Тез. докл., вып. 2, М., 1977, с. 73—74.

- Ansell A. D.* The rate of the hard clam *Mercenaria mercenaria* (L.) throughout the geographical range.— *J. Conseil, internat. explorat. Mer.*, 1968, vol. 31, N 3, p. 364—409.
- Boss K. J.* Symbiotic erylacinean bivalves. *Malacolog.*, 1965, vol. 3, N 2, p. 183—195.
- Coe W. R., Fox D. L.* Biology of the California sea-mussel (*Mytilus californianus*) I. Influence of temperature, food supply, sex and age on the rate of growth.— *J. Exper. Zool.* 1942, vol. 90, N 1, p. 1—30.
- Coe W. R., Fox D. L.* Biology of the Californian sea-mussel (*Mytilus californianus*). III. Environmental conditions and rate of growth.— *Biol. Bull.*, 1944, vol. 87, N 1, p. 59—72.
- Defant A.* Stabile Lagerung ozeanischer Wasserkörpern und dazu gehörige Strömungssysteme.— Berlin Univ., Inst. f. Meereskunde, 1929, N.F., Ser. A, H. 19.
- Ekman S.* Zoogeography of the sea. London, 1953, 417 p.
- Elton C. S.* Animal ecology. London, 1927, 209 p.
- Fisher-Piette E.* Histoire d'une moulière.— *Bull. biol. France et Belg.*, 1969, vol. 2, p. 152—177.
- Forbes E., Hanley S.* History of British Mollusca and their shells. London, vol. 4. 1853, 270 p.
- Harman H. H.* Modern factor analysis. Univ. of Chicago Press, 1960, 564 p.
- Helland-Hansen B.* Noden hydrografiske metoder.— *Foeh. ved de skandinaviske Haturforskeres 16 de mote* (Juli 1916) Kristiania, 1918, S. 357.
- Jaccard P.* The distribution of the flora in the alpine zone.— *New Phitol.*, 1912, vol. 11, p. 37—50.
- Kinne O.* The effects of temperature and salinity on the marine and brackish water animals. II Salinity and temperature—salinity combinations.— *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 1964a, vol. 2, p. 281—339.
- Kinne O.* Non-genetic adaptation to temperature and salinity.— *Helgol. wiss. Meerresuntersuch*, 1964b, Bd. 9, N 1/4, S. 433—458.
- Lorenz J. R.* Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Quarnerischen Golfe. Wien, 1863, 379 S.
- Lubinsky J.* Marine bivalve molluscs of the Canadian central and Eastern Arctic: Faunal composition and zoogeography. Ottawa, 1980, 111 p.
- Macpherson E.* The marine molluscs of Arctic Canada.— *Nat. Mus. Nat. Sci. Publ. Biol. Oceanogr.*, 1971, vol. 3, p. 1—144.
- Ockelmann W. K.* Marine Lamellibranchiata. The zoology of east Greenland.— *Medd. Gronland*, 1958, Bd. 122, N 4, 256 p.
- Preston F. W.* The canonical distribution of commonness and rarity.— *Ecology*, 1962, vol. 43, N 3, p. 410—432.
- Sars G. O.* Bidrag til Kundskaben om Norges Arktiske Fauna. I. Mollusca regionis arcticae Norvegiae. Christiania, 1978, 466 p.
- Shannon C. E., Weaver V.* The mathematical theory of communication. Urbana Univ. of Illin. Press., 1963, 177 p.
- Thorson G.* Marine Gastropoda Prosobranchiata.— In: *Zoology of Iceland. Medd. Gronland*, 1941, Bd. 60, N 14, 150 p.
- Thorson G.* Marine Gastropoda Prosobranchiata.— In: *Zoology of East Greenland. Medd. Gronland*, 1944, Bd. 121, N 13, 181 p.
- Thorson G.* Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planctonic larva in the Sound.— *Medd. Komm. Danmarks Fisk Havund*, 1946, Bd. 4, N 1, 523 p.
- Verwey J.* On the ecology of distribution of cockle and mussel in the Dutch-Waddensea. Their role in sedimentation and the source of their food supply with a short review of the feeding behaviour of bivalve mollusks.— *Arch. Neerl. zool.*, 1952, vol. 10, livr. 2, p. 171—239.

Приложение

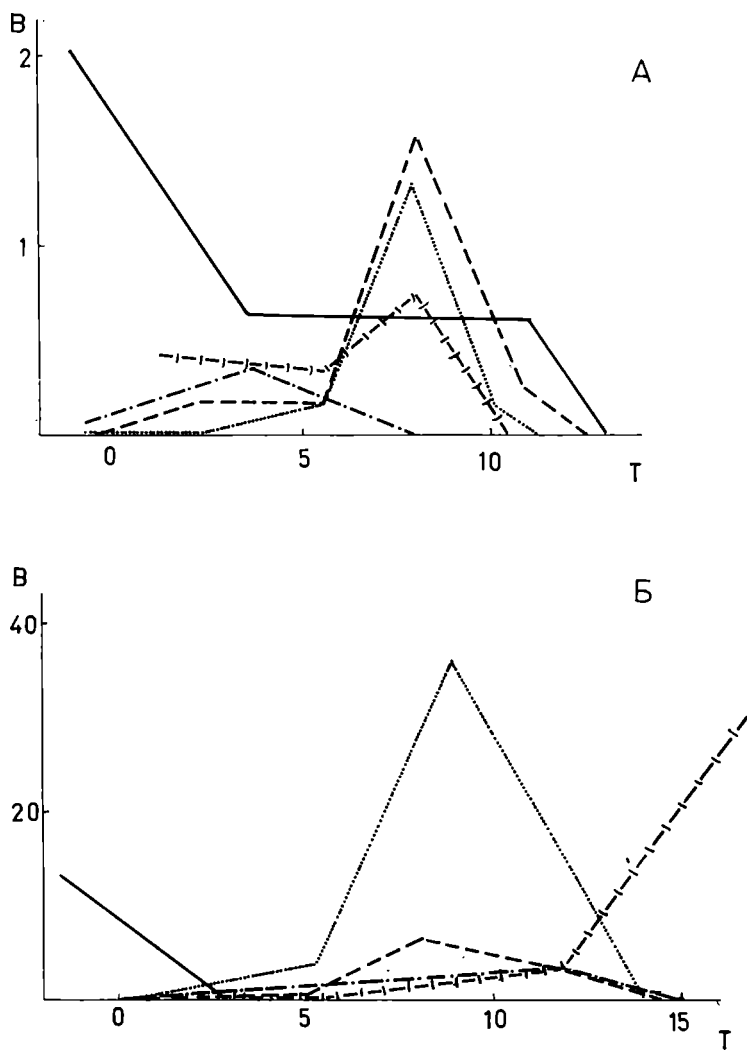
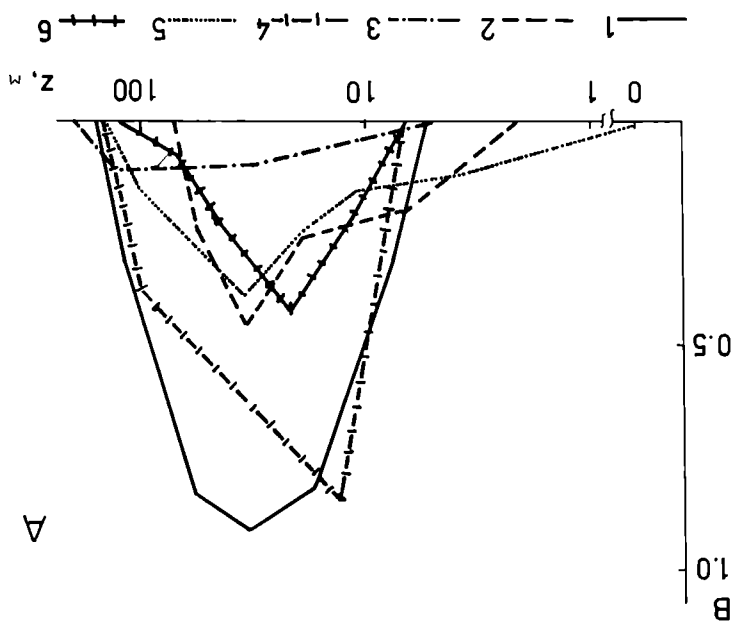
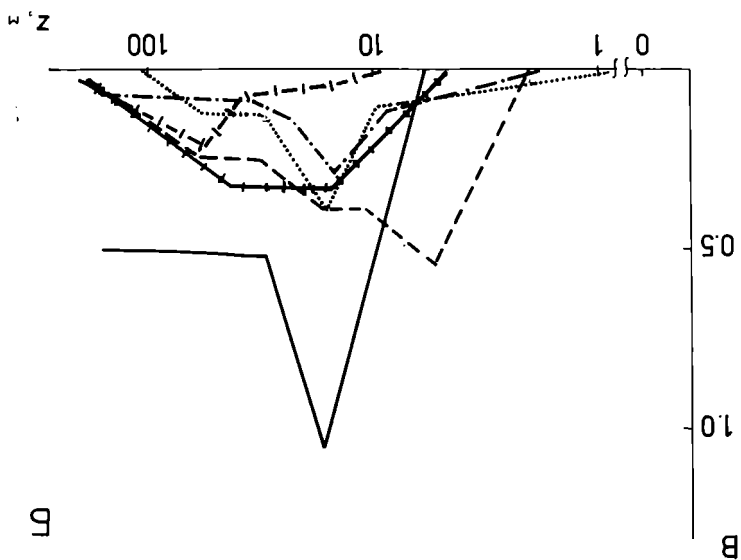


Рис. I. Зависимость биомассы некоторых видов моллюсков от температуры.

По оси абсцисс — температура, °C; по оси ординат — биомасса, г/м².
 А: 1 — *Nuculana pernula*; 2 — *Crenella decussata*; 3 — *Dacrydium vitreum*; 4 — *Thyasira gouldi*; 5 — *Ariadnaria borealis*.
 Б: 1 — *Portlandia arctica*; 2 — *Ciliatocardium ciliatum*; 3 — *Serripes groenlandicus*; 4 — *Macoma balthica*; 5 — *Arctica islandica*.



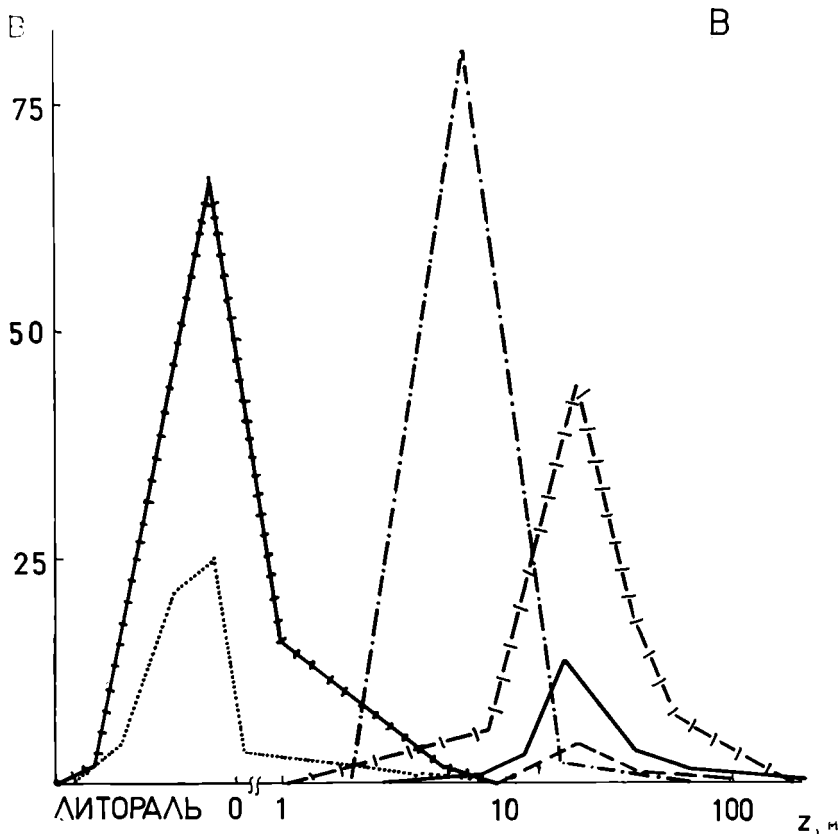


Рис. II. Зависимость биомассы некоторых видов моллюсков от глубины.

По оси абсцисс — глубина, м; по оси ординат — биомасса, г/м².

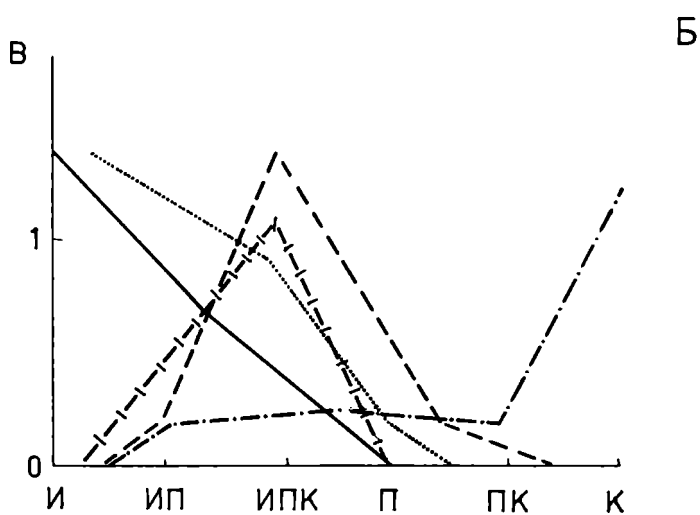
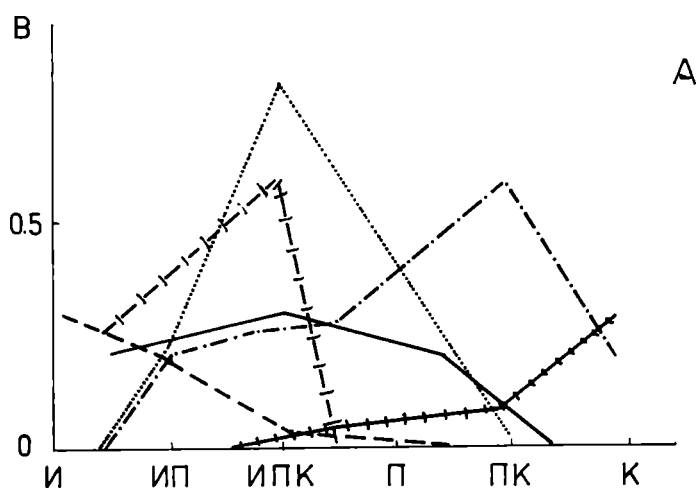
А: 1 — *Nuculana minuta*; 2 — *Crenella decussata*; 3 — *Dacrydium vitreum*; 4 — *Pandora glacialis*;

5 — *Margarites groenlandicus groenlandicus*; 6 — *Solariella obscura*.

Б: 1 — *Yoldia amygdalea*; 2 — *Nicania montagui*; 3 — *Thyasira gouldi*; 4 — *Lepeta coeca*;

5 — *Ariadnaria borealis*; 6 — *Boreotrophon clathratus*.

В: 1 — *Elliptica elliptica*; 2 — *Ciliatocardium ciliatum*; 3 — *Serripes groenlandicus*; 4 — *Macoma calcarea*; 5 — *Macoma balthica*; 6 — *Littorina obtusata*.



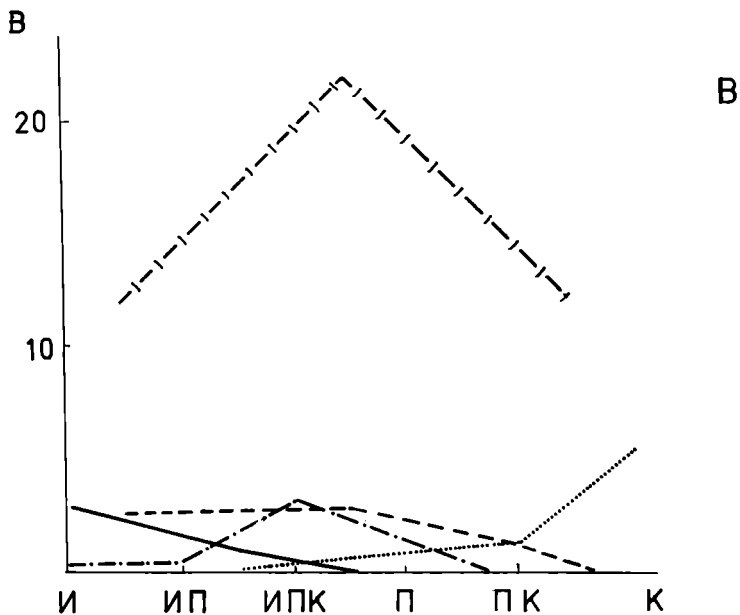


Рис. III. Зависимость биомассы некоторых видов моллюсков от типа грунта.

По оси абсцисс — тип грунта; по оси ординат — биомасса, г/м².

А: 1 *Crenella decussata*; 2 *Dacrydium vitreum*; 3 *Heteranomia aculeata*;
4 *Lyonsia arenosa*; 5 *Lepeta coeca*; 6 *Margarites olivaceus*.

Б: 1 *Nuculana pernula*; 2 *Nuculana minuta*; 3 *Heteranomia squamula*;
4 — *Pandora glacialis*; 5 — *Ciliatocardium ciliatum*.

В: 1 *Yoldia amygdalea*; 2 *Elliptica aliptica*; 3 *Mya arenaria*; 4 *Littorina obtusata*; 5 *Boreotrophon clathratus*.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
История изучения моллюсков Белого моря	5
Краткая физико-географическая характеристика Белого моря	8
Материал и методика	11
Видовой состав моллюсков Белого моря	17
Биогеографический анализ фауны моллюсков Белого моря	25
Вертикальное распределение моллюсков в Белом море	37
Отношение беломорских моллюсков к некоторым факторам среды	63
Отношение к температуре	63
Отношение к солености	68
Отношение к грунтам	72
Биоценотические отношения моллюсков. Малакоцены	80
Промысловые моллюски Белого моря	89
Ландшафтное распространение моллюсков в Белом море	92
История происхождения малакофауны Белого моря	101
Изменчивость моллюсков Белого моря	108
Литература	111
Приложение	121

CONTENTS

Introduction	3
White Sea's molluscs. The history of investigations	5
Geographical and hydrological characteristic of the White Sea	8
Material and methods	11
Species composition	17
Biogeographical analysis of the fauna	25
Vertical distribution	37
Influence of some environmental factors	63
Temperature	63
Salinity	68
Bottom depositions	72
Biocoenoses and taxocoenoses	80
Using species	89
Distribution on landscapes	92
The history of colonization	101
Variability	108
Literature	111
Appendix	121

Вячеслав Викторович Федяков

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
МОЛЛЮСКОВ БЕЛОГО МОРЯ**

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР
План 1986 г.

Редактор *Т. А. Асанович*

Подписано к печати 3.10.86. М-18887. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага тип. Гарнитура литературная. Печать офсетная. Объем 7,44 усл.-печ. л., 8 печ. л., 10 уч.-изд. л. Тираж 600 экз. Заказ № 2177. Цена 1 р. 50 к.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1
Типография № 2 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55