



Модельные представления о динамике структуры поселений массовых видов беломорских *Bivalvia*

А.В. Герасимова^{1*}, Н.В. Максимович¹ и Н.А. Филиппова¹

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Биологический факультет, кафедра ихтиологии и гидробиологии, 16-я линия Васильевского о-ва, д. 29, 199178 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: agerasimova64@mail.ru

Представлена 26 октября 2022; после доработки 26 февраля 2023; принята 28 февраля 2023.

РЕЗЮМЕ

Работа посвящена итогам многолетних (общий цикл исследований – почти 35 лет) наблюдений за бентосными поселениями девяти широко распространенных видов двустворчатых моллюсков, выполненных на базе Морской биологической станции СПбГУ в Белом море (устье губы Чупа, Кандалакшский залив). Цель работы – выявление закономерностей в пространственно-временной организации поселений *Bivalvia*. В результате представлен обобщенный анализ причин пространственно-временной гетерогенности структуры поселений широко распространенных долгоживущих видов двустворчатых моллюсков в условиях ненарушенной среды, и предприняты попытки разработать модельные представления о динамике возрастной структуры поселений *Bivalvia* в Белом море. Комплексный подход к выявлению закономерных черт в организации поселений *Bivalvia*: исследование изменений размерно-возрастного состава поселений как отражения режима пополнения поселений молодью, особенностей роста и смертности позволил выделить внутривидовые отношения как определяющие многолетние тенденции в изменении структуры поселений моллюсков в Белом море. Показано, что многолетняя стабильность размерно-возрастного состава не характерна для поселений *Bivalvia* в Белом море, и значительные колебания в их структуре имеют место даже в относительно неизменных условиях окружающей среды. Основная причина отсутствия стационарности структуры поселений определена межгодовыми вариациями объемов пополнения, которые обусловлены главным образом напряженностью внутривидовых отношений моллюсков и особенностями выживания молоди на ранних этапах онтогенеза. В результате межгодовых колебаний в уровне пополнения в поселениях *Bivalvia* на протяжении нескольких лет доминируют представители 1–2 генераций. Периодическую смену доминирующих поколений можно было бы рассматривать с точки зрения проявления цикличности в развитии поселений, однако циклический характер динамики структуры поселений легко разрушается при неблагоприятных условиях для выживания моллюсков на ранних этапах жизненного цикла. Стационарные поселения двустворчатых моллюсков в Белом море являются, скорее, исключением из общего правила. Они могут формироваться в условиях относительно стабильного уровня ежегодного пополнения при ослабленной напряженности внутривидовых отношений. Последнее в беломорских поселениях *Bivalvia* наблюдалось либо при дифференциации экологических потребностей особей разного возраста, либо в случае относительно низкой плотности поселения.

Ключевые слова: Белое море, двустворчатые моллюски, динамика структуры поселений, выживаемость, линейный рост, смертность

* Автор-корреспондент / Corresponding author.

Models of the bed structure dynamics of mass marine bivalves of the White Sea

A.V. Gerasimova^{1*}, N.V. Maximovich¹ and N.A. Filippova¹

¹ St. Petersburg State University, Faculty of Biology, Department of Ichthyology and Hydrobiology, 16th Line VO, 29, 199178 St. Petersburg, Russia; e-mail: agerasimova64@mail.ru

Submitted October 26, 2022; revised February 26, 2023; accepted February 28, 2023.

ABSTRACT

The present paper is a synthesis of all the results of long-term (for almost 35 years) observations of beds of nine widespread bivalve species, carried out at the Marine Biological Station of St. Petersburg State University in the White Sea (Chupa Inlet mouth, Kandalaksha Bay). The purpose of the investigations is to identify the patterns of the spatial-temporal organization of bivalve beds. As a result, a generalized analysis of the reasons for the spatial and temporal heterogeneity of the bed structure of widespread long-lived bivalve species in an undisturbed environment is presented, and attempts are made to develop models of the dynamics of the age structure of bivalve beds in the White Sea. An integrated approach to identifying the patterns in the organization of bivalve beds: the study of changes in the size-age structure of beds as a reflection of the recruitment, growth and mortality features, made it possible to identify intraspecific relationships as determining long-term trends in the structure changes of mollusk beds in the White Sea. Studies have shown that long-term stability of size-age structure is not a typical feature of the bivalve beds in the White Sea, and substantial fluctuations in their structure take place even under relatively undisturbed environmental conditions. The main reasons for the fluctuations of the bed structure appear to be connected to inter-annual variation in recruitment rates. These variations are mainly caused by the intensity of mollusks intraspecific interactions, and by the conditions of mollusk survival in the early stages of the life cycle. As a result of interannual fluctuations in the bed bivalve recruitment rates, specimens of only 1 or 2 generations dominated for several years. A periodic change of the dominant generations could be considered as a recurrence in the bed development. However, the recurrence of the bed structure dynamics can be easily disrupted under unfavorable conditions for the mollusk survival in the early stages of the life cycle. The bivalve stationary beds in the White Sea are likely the exception from the general rule. They can be formed in case of a relatively stable level of annual recruitment with a decrease in intensity of intraspecific competition. The latter in the White Sea beds of *Bivalvia* was observed either when the ecological needs of individuals of different ages were differentiated, or in the case of a relatively poor bed density.

Key words: White Sea, bivalves, bed structure dynamics, survival rate, length growth, mortality

ВВЕДЕНИЕ

Создание модельных представлений о закономерностях динамики популяций широко распространенных видов двустворчатых моллюсков в условиях относительно чистого, не затронутого антропогенным воздействием Белого моря (Solyanko et al. 2011) может служить теоретической основой при интерпретации данных экологического мониторинга на основе популяционных показателей массовых видов гидробионтов и при прогнозировании изменений характеристик типичных прибрежных экосистем. Решение подобной задачи возможно лишь при наличии длительных наблюдений, по продолжительности сопоставимых

с продолжительностью жизненных циклов животных, но и в мировой практике таких исследований немного. Кроме того, основная часть демоэкологических исследований *Bivalvia* в северных морских водоемах выполнена на примере лишь немногих важных в промысловом отношении видов, таких как *Mytilus edulus*, *Mya arenaria*, *Macoma balthica*, и в основном их популяций в умеренных водах. Популяционные свойства обычных на мелководьях арктических и бореальных морей *Serripes groenlandicus*, *Macoma calcarea*, *Arctica islandica* и многих других в северных морях до сих пор относятся к мало изученным (Наумов [Naumov] 2006; Мокиевский [Mokievsky] 2020).

Известно, что популяции различных представителей морского бентоса часто занимают

относительно большие пространства и крайне редко могут быть предметом непосредственных (прямых) наблюдений. Как характерную биосистему внутривидовой организации донных организмов можно рассматривать поселения — относительно плотные скопления особей вида, формирующиеся в типичных для него местообитаниях (Максимович [Maximovich] 2003). Именно они оказываются предпочтительными объектами экологических исследований.

Несмотря на то, что долговременные наблюдения за поселениями долгоживущих форм двустворчатых моллюсков в северных морях проводились неоднократно, их временной диапазон лишь в редких случаях сравним с продолжительностью жизненных циклов *Bivalvia* (Segerstrale 1960; Petersen 1978; Commito 1982; Луканин Lukanin 1990; Селин [Selin] 1995; Honkoop et al. 1998; Strasser et al. 2003; Beukema and Dekker 2014). Возможно этим объясняются частые разногласия в полученных выводах. Так, большинство исследователей связывали межгодовые изменения в структуре поселений моллюсков с особенностями их пополнения, однако единого мнения относительно основных причин межгодовых флуктуаций в уровне пополнения поселений до сих пор не существует (Flach 2003; Strasser et al. 2003; Beukema and Dekker 2005; Bowen and Hunt 2009). Много вопросов возникает и при оценке влияния на регулярность пополнения поселений отношений взрослых особей и молоди (Möller and Rosenberg 1983; Möller 1986; Brousseau and Baglivo 1988; Olafsson 1989; Beal et al. 2001; LeBlanc and Miron 2006; Bowen and Hunt 2009).

Следует отметить, что предметом большинства долговременных наблюдений за поселениями двустворчатых моллюсков являлся анализ динамики лишь размерной структуры и показателей обилия поселений (Буяновский [Buyanovsky] 2004; Наумов [Naumov] 2006). Межгодовые изменения возрастного состава поселений *Bivalvia* отлеживались крайне редко и, как правило, на протяжении всего 2–3 лет (Commito 1982; Brousseau and Baglivo 1988; Lewis et al. 2001). В итоге характеристики роста, смертности моллюсков, роль этих процессов в пространственно-временной организации поселений для большинства видов изучены либо слабо, либо практически не известны.

Данная работа представляет обобщение итогов многолетних (общий цикл исследований — почти 40 лет) наблюдений сотрудников и студентов кафедры ихтиологии и гидробиологии Санкт-Петербургского государственного университета за бентосными поселениями девяти видов двустворчатых моллюсков, широко распространенных в сублиторальной и литоральной зонах Керетского архипелага (Кандалакшский залив Белого моря) и отличающихся относительно большой продолжительностью жизни (более 6 лет): *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758), *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758, *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, *Macoma calcarea* (Gmelin, 1791), *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767), *Musculus niger* (J.E. Gray, 1824), *Serripes groenlandicus* (Mohr, 1786), *Yoldia hyperborea* (Gould, 1841) и *Portlandia arctica* (Gray, 1824). У нас была возможность изучить динамику структуры поселений видов разной биогеографической принадлежности бореальных, бореально-арктических и арктических и с разными экологическими характеристиками: представители эпифауны и инфауны.

Цель работы — выявление закономерностей в пространственно-временной организации поселений беломорских двустворчатых моллюсков. Комплексный подход к достижению данной цели (исследование изменений размерно-возрастного состава поселений как отражения режима пополнения поселений молодью, особенностей роста и смертности) позволил предпринять попытки сформировать модельные представления о динамике возрастной структуры поселений моллюсков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

1. Район исследования и сбор материала

Работа проведена на Морской биологической станции Санкт-Петербургского государственного университета (современное название — учебно-научная база «Беломорская»), расположенной в устье г. Чупа Кандалакшского залива (Белое море). Анализ динамики размерной и возрастной структуры поселений моллюсков, меж- и внутригрупповой неоднородности поселений *Bivalvia* по скорости роста особей, процессов выживания в локальных биотопах произведен на примере типичных скоплений девяти видов, перечисленных в Табл. 1.

Таблица 1. Основные объекты наблюдений**Table 1.** Main objects of observations

Виды Species	Количество участков Number of sites	Количество поселений Number of beds	Глубина, м Depth, m	Период наблюдений Period
<i>Mya arenaria</i>	5	7	Средняя литораль – Нижняя литораль / Middle tidal zone – Low tidal zone	1980–2014
<i>Macoma balthica</i>	2	5	Средняя литораль – Верхняя сублитораль (гл. 0.5 м) / Middle tidal zone – Upper sublittoral (0–0.5 m depth)	1979–2013
<i>Mytilus edulis</i>	1	1	Нижняя литораль Low tidal zone	1975–2006
<i>Arctica islandica</i>	1	1	5–15	1984–2013
<i>Macoma calcarea</i>	3	3	4–40	1989–2012
<i>Serripes groenlandicus</i>	3	3	1–6	1989–2009
<i>Musculus niger</i>	1	1	6–10	1989–2010
<i>Yoldia hyperborea</i>	1	1	38–40	1989–1999
<i>Portlandia arctica</i>	1	1	15–18	1989–2012

Система долговременного мониторинга охватывала 23 поселения моллюсков (Табл. 1), занимающих 14 участков (Рис. 1) и располагавшихся от средней литорали до глубины 40 м. Наблюдения осуществлены в основном с интервалом в 1–5 лет в конце июня–июле. На литоральных участках (1–6) материал собирали отдельно в средней, нижней литорали и верхней сублиторали (до глубины 0.5 м) при использовании серии выборочных площадок размером 0.01–1 м². Объем отдельных выборок колебался от 5 до 30 повторностей. На сублиторальных участках (7–12) моллюсков собирали с помощью драги. Оценка площади, охваченной сборами драгой, проводили с учетом уловов массовых видов дночерпателями Петерсена и Ван-Вина (площадь захвата 0.025 м²) и зубчатым водолазным дночерпателем (площадь захвата 0.05 м²). На каждом участке одновременно дражные и дночерпательные пробы взяты не менее чем в двух и трех повторностях соответственно.

Моллюсков собирали вместе с другими представителями макробентоса. Показатели донной биоты (видовой состав, численность и биомасса таксонов) использовали для характеристики биотического окружения анализируемых видов

Bivalvia в отдельных местообитаниях в период наблюдений.

Из абиотических свойств местообитаний моллюсков на большинстве участков изучали характеристики донных отложений (гранулометрический состав грунта и содержание в нем органических веществ) (Табл. 2). На уч. 4а и 6 специального анализа гранулометрического состава донных отложений не проводили. По визуальной оценке – на участке 4а преобладали фракции мелкого песка и ила, участок 6 представлял каменистую галечно-гравийную литораль. Климатические и гидрологические условия (температура воздуха и воды, соленость воды) в изучаемой акватории в период наблюдений определены по материалам из доступных интернет-источников <http://www.meteolab.ru/database/?station=22217> и результатам круглогодичных гидрологических наблюдений, проводимых с 1957 г. сотрудниками Беломорской биологической станции Зоологического института РАН («Многолетний мониторинг гидрологии и зоопланктона в Белом море: Картеш Д1») (Berger et al. 2003). В наше распоряжение были предоставлены итоги сезонных наблюдений за температурой и соленостью воды на разных

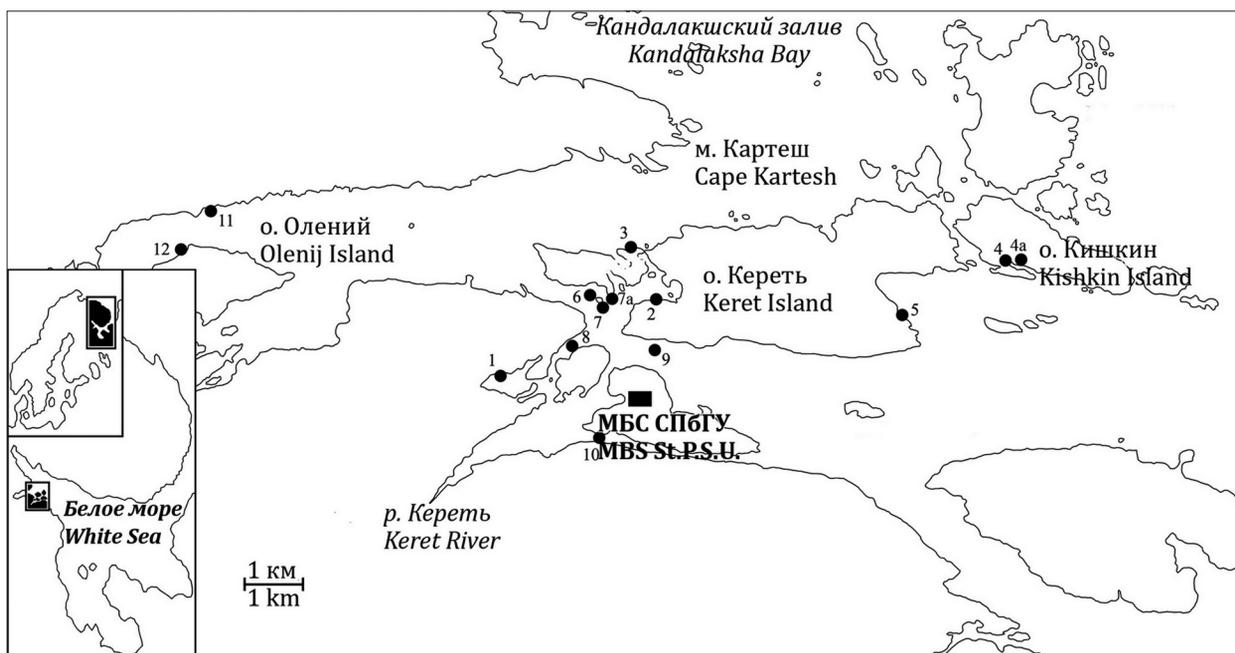


Рис. 1. Карта-схема района исследований. 1–12 – участки многолетних наблюдений.

Fig. 1. Study area. 1–12 – investigated sites.

глубинах (от 0 до 65 м) в устье губы Чупа почти в течение последних более 30 лет (1980–2014 гг.).

Судя по многочисленным описаниям осушенной зоны и верхней сублиторали (до глубины 40–50 м) Белого моря (Кузнецов [Kuznetsov] 1960; Бабков и Голиков [Babkov and Golikov] 1984; Голиков и др. [Golikov et al.] 1985; Бергер [Berger] 1995), все выбранные участки представляли обычные для акватории Кандалакшского залива биотопы, а развитые на них донные сообщества (Герасимова [Gerasimova] 2021) вполне соответствовали биосистемам, описанным для подобных биотопов в литературе. За время наблюдений (1980–2014 гг.) существенных изменений основных климатических и гидрологических характеристик (температуры воздуха и воды, солености воды) в районе исследований не отмечено (Герасимова [Gerasimova] 2021). Обнаруженные межгодовые смещения в структуре донных сообществ (в некоторых местообитаниях весьма значительные) в основном были обусловлены изменениями численности и биомассы доминирующих на участках видов, в состав которых часто входили анализируемые представители *Bivalvia*.

2. Лабораторная обработка материала

В каждый момент наблюдения оценивали размерно-возрастной состав поселений *Bivalvia*. Моллюсков в пробах измеряли с точностью до 0.1 мм и определяли их возраст в основном в результате анализа внешней морфологии раковины (по наружным кольцам). Дополнительно для двух видов (*Arctica islandica* и *Macoma calcarea*) предприняты попытки определения возраста по внутренним меткам роста – спилам раковины (Герасимова и др. [Gerasimova et al.] 2018; Лисицына и Герасимова [Lisitsyna and Gerasimova] 2019).

По итогам наблюдений за динамикой возрастной структуры в поселениях *Bivalvia* составлены таблицы выживания (Гиляров [Gilyarov] 1990), дающие возможность анализа повозрастного распределения смертности и, соответственно, ее причин на разных этапах жизненного цикла животных. В основном построены статические таблицы выживания, однако в ряде случаев удалось собрать информацию для создания когортных таблиц выживания (Гиляров [Gilyarov] 1990). Подробный анализ пространственно-временной изменчивости смертности в изучаемых поселениях моллюсков уже

Таблица 2. Гранулометрический состав грунта и содержание органических веществ в грунте исследованных участков
Table 2. Grain size distribution and the content of organic matter in sediments of the studied sites

Участки Sites	Глубина, м Depth, m	Содержание органических веществ, % Content of organic matter, %	Гранулометрический состав грунта (average ± SE), % Sediment composition (average ± SE), %					
			Галечники, >10 мм Pebble, >10 mm	Гравий, 10–>1 мм Gravel, 10–>1 mm	Псаммиты грубые, 1–>0.5 мм Coarse sand, 1–>0.5 mm	Псаммиты средние, 0.5–>0.25 мм Medium sand, 0.5–>0.25 mm	Псаммиты мелкие, 0.25–>0.1 мм Fine sand, 0.25–>0.1 mm	Алевриты и пелиты, <=0.1 мм Silt and clay, <=0.1 mm
1	СГЛ	1.8±0.1	9.9±0.9	19.5±1.1	8.3±0.7	9.0±2.3	25.3±1.9	27.9±0.9
	НГЛ		6.4±0.6	17.4±1.5	11.2±0.9	13.0±0.5	23.9±0.9	28.2±3.1
2	НГЛ	–	0.41±0.05	0.8±0.07	0.87±0.05	3.6±0.8	61.5±1.8	32.9±2.1
3	СГЛ	1.1±0.1	5.8±0.4	7.1±0.8	9.5±1.6	39.2±3.1	38.4±1.1	
4	СГЛ	0.99±0.04	3.1±0.5	12.6±1.1	32.5±4.1	40.0±2.4	11.9±0.8	
5	НГЛ	–	0.1±0.1	0.10±0.08	0.33±0.04	9.9±1.1	89.6±1.4	0
7	5–15	5.0±0.9	15.6±6.4	30.9±7.5	8.6±1.3	8.3±2.1	25.3±3.5	11.3±1.6
7a	4–6	4.9±0.7	0	12.0±1.0	18.0±5.0	24.0±1.0	46.0±3.0	
8	10–18	–	1.3±1.3	6.6±2.9	9.2±2.9	12.9±1.6	23.2±2.6	46.9±5.4
9	38–40	–	0	4.4±1.3	13.1±2.3	17.8±1.2	24.3±1.5	40.3±3.6
10	15–18	–	1.0±1.0	3.5±2.2	8.9±2.3	12.6±3.8	74.0±7.9	
11	1-3	1.2±0.2	0	1.1±0.2	31.4±3.5	67.6±6.1	0	
12	1-3	1.2±0.3	0	4.7±0.8	30.5±4.7	64.9±5.7	0	

Обозначение: СГЛ и НГЛ – средний и нижний горизонт литорали соответственно; SE – стандартная ошибка; прочерк означает отсутствие данных.

Abbreviation: MT and LT middle and low tidal zones, respectively; SE standard error; dash means no data.

представлен в недавней публикации (Герасимова и др. [Gerasimova et al.] 2022). В данной работе будут приведены лишь итоги, использованные при создании модельных представлений о динамике структуры поселений беломорских *Bivalvia*. В большинстве поселений моллюсков анализ характера выживаемости особей в возрастных группах не охватывал весь жизненный цикл исследуемых видов. Как правило, эти процессы изучены для особей не младше одного года и не старше 4–5 лет (Табл. 3). Исключения составили только поселения песчаных ракушек *Mya arenaria*, где удалось проследить за динамикой численности отдельной генерации практически на протяжении всего ее жизненного цикла (в течение 9–25 лет в разных местообитаниях) и соответственно построить когортные таблицы выживания (Gerasimova et al. 2021). Характеристики выживаемости молоди в течение первого года жизни не были включены в анализ смертности в изученных поселениях *Bivalvia*, поскольку обычно сборы материала происходили до массового пополнения поселений. По таблицам выживания оценивали как размах варьирования смертности особей в разных

возрастных группах, так и через усреднение полученных данных – средний (независимо от возраста) уровень элиминации.

Характер роста *Bivalvia* изучали по индивидуальным и групповым возрастным рядам, составленным по итогам измерения размеров наружных ростовых колец (размеров раковины моллюсков в периоды условно «зимних» остановок роста). Индивидуальные возрастные ряды использованы при изучении неоднородности ростовых характеристик в пределах отдельных местообитаний. Различия в характере роста между поселениями *Bivalvia* (только для шести видов) оценивали как расстояние между групповыми возрастными рядами. Групповые возрастные ряды были построены в результате усреднения размеров ростовых колец в каждом поселении по данным всех лет наблюдений.

Сравнение возрастных рядов осуществлено в ходе анализа остаточных дисперсий относительно кривых роста (Максимович [Maximovich] 1989). В качестве модели роста использована линейная модификация уравнения Бергаланфи или (в случае онтогенетической неполноты данных) – уравнение прямой линии.

Таблица 3. Объекты исследования и характеристики полученных материалов.
Table 3. Objects of observation and characteristics of the obtained materials.

Виды Species	Участок Site	Глубина, м Depth, m	Годы наблюдений Years of obser- vation	Т	N			T ₁	T ₂	Смертность в возрастных группах, год ⁻¹ Mortality rate, year ⁻¹			T _{max}	A	
					Max	Min	Average			Возрастной диапазон, годы Age range, years	Δq _x	q _x			L _{max}
<i>Mya arenaria</i>	1	СГЛ / МТ	1989–2014	26	848	31	165	25	15	1–23	0.01–0.72	0.21±0.07	72	23 (62)	5
		НГЛ / ЛТ	1980–2014	35	2172	46	293	17–25	16	1–25	0.05–0.68	0.22±0.04	79	25 (63)	4
	2	СГЛ / МТ	1989–1997	9	677	15	203	>8	8	1–8	0.03–0.86	0.36±0.13	75	8 (38)	3
		НГЛ / ЛТ	1989–1997	9	1152	2	252	>8	8	1–8	0.04–0.92	0.38±0.16	50	8 (37)	4
	3	СГЛ / МТ	2000–2006	7	1164	67	379	>7	7	1–6	0.01–0.68	0.38±0.10	38	7 (38)	7
<i>Macosoma balthica</i>	4	СГЛ / МТ	2000–2006	7	265	70	150	>7	–	1–6	0.06–0.74	0.26±0.10	78	7 (49)	4
		СГЛ / МТ	2000–2004	5	960	40	308	>5	–	1–4	0.25–0.75	0.51±0.11	27	5 (27)	3
	2	СГЛ / МТ	1979–2013	35	696	5	328	1–10	1–5	1–4	0.03–0.82	0.24±0.07	18	7	3
		НГЛ / ЛТ	1979–2013	35	2130	33	375	1–10	1–5	1–4	0.13–0.56	0.33±0.04	17	7	3
5	Верхняя сублитераль (до 0.5 м) / Upper sublittoral (0–0.5 m depth)	СГЛ / МТ	1983–2013	31	1283	195	559	1–4	1–4	1–4	0.07–0.72	0.43±0.05	14	7	4
		НГЛ / ЛТ	1983–2013	31	823	40	404	1–4	1–4	1–4	0.08–0.88	0.35±0.06	17	8	3
<i>Mytilus edulis</i>	6	НГЛ / ЛТ	1980–2006	27	12480	4720	7687	1–4	3–4	3–7	0.03–0.71	0.28±0.07	57	10–11	6
			1984–2013	30	124	8	50	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Arctica islandica</i>	7	10–15	1984–2013	30	333	50	140	1–37	1–35	15–33	0.02–0.41	0.09±0.03	53	48 (41)	–
			1989–1995	7	96	32	56	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Macosoma calcareo</i>	7	10–15	1989–2011	23	80	16	41	–	–	–	–	–	24	8	2
			1989–2012	24	247	48	89	1–7	4–5	1–5	1–4	0.04–0.70	0.35±0.06	29	9
	8	38–40	1989–1998	10	148	58	107	1–2	1–4	–	–	–	18	6	2
<i>Serripes groenlandicus</i>	7A	4–6	1989–2009	21	64	17	32	1–3	2–4	1–4	0.13–0.85	0.48±0.06	55.5	12	2
			2001–2005	5	686	7	167	3	1–2	–	–	–	–	58.8	7
<i>Musculus niger</i>	11	1–3	2002–2004	4	236	10	94	2	1	–	–	–	46.2	5	–
			1989–2010	22	52	23	35	–	–	3–9	–	–	0.22±0.02	37	11
<i>Yoldia hyperborea</i>	9	38–40	1989–1998	10	185	36	79	1–≥6	1–6	2–5	0.11–0.38	0.26±0.03	34	11	2
			1989–2012	24	195	40	97	1–≥7	1–≥5	1–5	–	–	0.53±0.04	16.6	8

Обозначение: СГЛ и НГЛ – средний и нижний горизонты литорали, соответственно; N – численность моллюсков (средняя (average), максимальная (max), минимальная (min) за время наблюдений), экз./м²; T – длительность наблюдений, T₁ – перерывы в успешном пополнении, T₂ – продолжительность доминирования генерации, годы; Δq_x – размах колебаний значений смертности; q_x – средняя смертность в возрастных группах (с ошибкой); L_{max} – максимальная длина раковины за время наблюдения, мм; T_{max} – наибольшая отмеченная продолжительность жизни (с ошибкой); A – количество выделенных групп при сравнении индивидуальных возрастных рядов; серым цветом выделены условно «стационарные» поселения; прочерк означает отсутствие данных (или эффекта).

Abbreviation: MT and LT – middle and low tidal zones, respectively; N – density (average, maximum (max), minimum (min)), ind./m²; T – the duration of the observations, years; Δq_x – range of mortality fluctuations; q_x – average mortality rate; SE – standard error; T₁ – gaps in successful recruitment, T₂ – duration of the generation dominance, years; Δq_x – the range of mortality fluctuations; q_x – average mortality rate; SE – standard error; L_{max} – maximum shell length recorded, mm; T_{max} – the oldest age recorded (the shell length (mm) of the clams of the oldest age is given in brackets), years; A – the number of groups received by cluster analysis when comparing individual age series; conventionally “stationary” beds are highlighted in gray; a dash means no data (or effect).

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Динамика структуры поселений *Bivalvia*: многолетняя нестабильность и проявления стационарности

Длительность проведенных наблюдений для разных видов моллюсков колебалась от 10 до 35 лет на фоне их продолжительности жизни в анализируемых местообитаниях от 8 до 48 лет (Табл. 3). Для большинства поселений *Bivalvia* (Табл. 3) были характерны значительные межгодовые изменения структурных характеристик (показателей обилия, размерной и возрастной структуры). Гетерогенность структуры поселений проявлялась преимущественно в межгодовых смещениях численности сеголеток (особей, пополнивших поселение в предыдущем году и не достигших возраста одного года к моменту исследования). Только в поселении *Mytilus edulis* многолетние изменения возрастной структуры в основном являлись отражением межгодовых колебаний обилия особей в возрасте 2–3 лет. В результате в большинстве изучаемых поселений *Bivalvia* на протяжении нескольких лет (от 2 до 35 лет) доминировали представители 1–2 генераций.

Крайняя степень нестабильности структуры отмечена в поселениях *Mya arenaria* и *Arctica islandica*. Оба вида формировали в условиях Белого моря практически моновозрастные поселения, в которых на протяжении многих лет (в течение 7–16 лет в поселениях песчаных ракушек и 34–35 лет в поселении арктик) преобладали представители одной генерации при почти полном отсутствии следов ежегодного пополнения (Табл. 3). Изменения в структуре поселений *Serripes groenlandicus*, *Yoldia hyperborea*, *Macoma balthica* (илисто-песчаный пляж), *Macoma calcarea*, *Mytilus edulis* происходили похожим образом, за исключением того, что эффект доминирования отдельных генераций выражен менее резко и не столь долго (Табл. 3). Часто в поселениях этих видов одновременно преобладали представители двух–трех поколений, разделенные промежутком времени в несколько лет (обычно не более 2–3 лет).

В данной работе в основном величины обилия сеголеток были использованы в качестве показателя успешности пополнения поселений *Bivalvia*. В нескольких случаях (например,

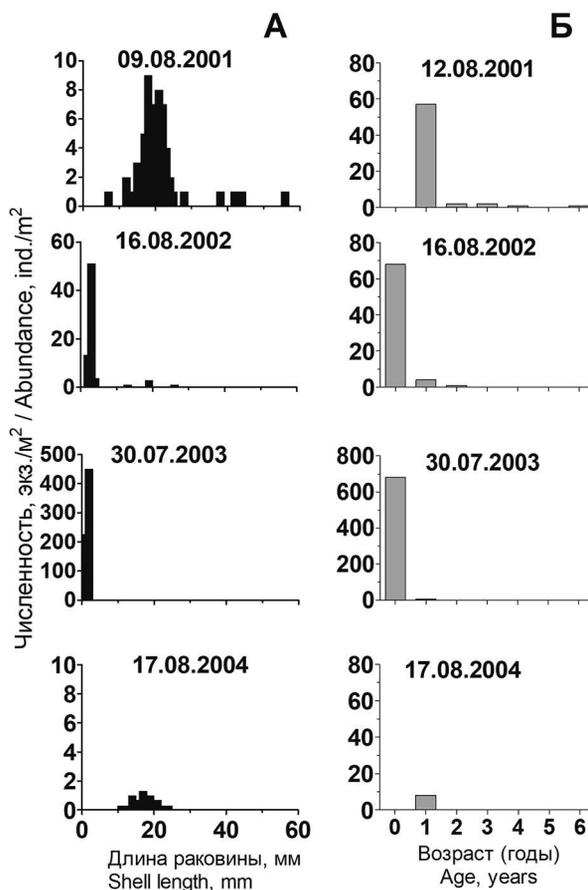


Рис. 2. Размерная (А) и возрастная (Б) структура поселения *Serripes groenlandicus* на участке 11 в 2001–2004 гг.

Fig. 2. Length-frequency (a) and age (b) distributions of *Serripes groenlandicus* at site 11 in 2001–2004.

в поселении *Mytilus edulis*) пополнение могло частично (или практически полностью) происходить в результате миграций особей на иных стадиях развития (Герасимова [Gerasimova] 2021). Соответственно, характерной чертой большинства изучаемых поселений являлось отсутствие регулярности в успешном пополнении. Перерывы в успешном пополнении изученных поселений *Bivalvia* достигали от 2 до 37 лет (Табл. 3). Очередное успешное пополнение (появление в массе сеголеток или особей в возрасте 2–3 года (*Mytilus edulis*)), как правило, совпадало по времени с существенной (или почти полной) как в поселениях *Mya arenaria*, *Arctica islandica*) элиминацией представителей прежде доминирующих генераций. Однако максимальные перерывы в успешном пополнении часто превы-

шали продолжительность эффекта доминирования генераций (Табл. 3). Неоднократно отмечено как почти полное исчезновение отдельных поколений за первую зиму, несмотря на обнаруженный в конце лета – начале осени предыдущего года в массе осевший спат (Рис. 2), так и отсутствие следов пополнения даже в случае значительного сокращения численности ранее преобладающих поколений. Были выявлены случаи асинхронности развития нескольких поселений одного вида, когда в один и тот же сезон в разных местообитаниях доминировали особи разных генераций. Так, в поселении *Macoma balthica* в 2008 г. на песчаном пляже (уч. 5) почти 70% плотности поселений во всех вертикальных горизонтах составили особи генерации 2007 г., в то время как на илисто-глинисто-песчаном пляже (уч. 2) в этот сезон данное поколение было весьма слабо представлено (менее 10–20% от суммарной плотности поселений) (Рис. 3).

Характерной чертой нескольких изучаемых поселений *Bivalvia* (*Macoma balthica* (песчаный пляж), *Portlandia arctica*, *Musculus niger*) (Табл. 3) являлась слабая межгодовая вариация структурных характеристик в течение достаточно длительного времени (как правило, не более 4–6 лет) (Герасимова [Gerasimova] 2021). На протяжении периодов «стабильности» поселения всех трех видов отличались относительно устойчивой долей сеголеток. В такие промежутки времени размерно-возрастное распределение поселений *M. balthica* и *Portlandia arctica* было смещено в сторону преобладания особей младших возрастных групп (сеголеток у мака и особей в основном не старше 4 лет у поргландий). Перерывы в успешном пополнении поселений (до 7 лет и выше) (Табл. 3) приводили к резкому снижению суммарной плотности поселений, к проявлению эффекта доминирования представителей отдельных генераций, а также к смещению размерно-возрастного состава поселений в сторону преобладания особей старших возрастов.

Слабые изменения структуры отмечены в поселении *Musculus niger* в условиях устойчивой

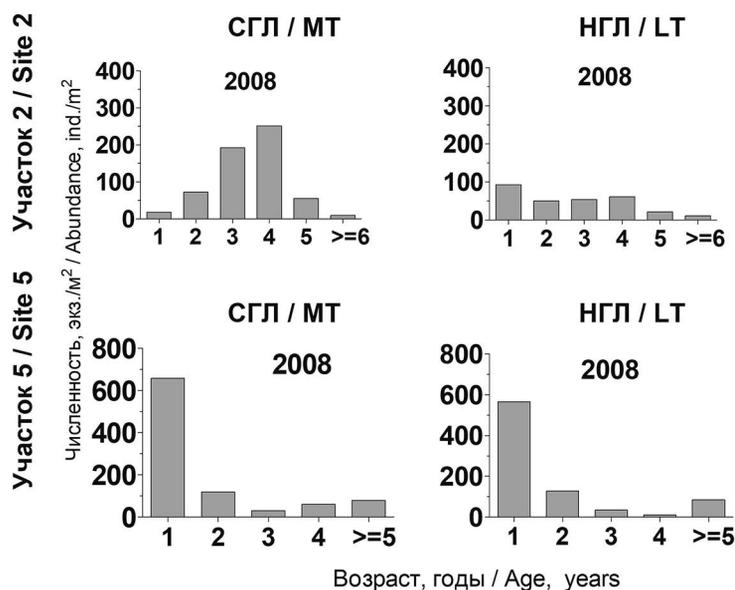


Рис. 3. Возрастная структура поселений *Macoma balthica* в 2008 г. в среднем (СГЛ) и нижнем (НГЛ) горизонтах литорали участков 2 и 5.

Fig. 3. Age structure of *Macoma balthica* beds (MT – middle intertidal zone, LT – low intertidal zone) at sites 2 and 5 in 2008.

относительно низкой плотности поселения (в среднем около 40 экз. м⁻²) (Табл. 3). В многовозрастном поселении мускулюсов (не менее восьми возрастных групп при единовременном наблюдении), в каждый момент наблюдения отдельные возрастные группы (включая и сеголеток) были почти выровнены по численности (Gerasimova and Maximovich 2013).

2. Смертность и выживаемость в поселениях беломорских *Bivalvia*

Средняя (независимо от возраста) смертность в поселениях изученных видов *Bivalvia* варьировала в широких пределах – от 9 до 53% в год (q_x , Табл. 3). Наименьшей смертностью (в среднем 9% в год) отличались *Arctica islandica* в возрасте 15–33 лет. В рассматриваемый период жизненного цикла для беломорских арктик были характерны не только низкая смертность, но и крайне медленный рост (в среднем менее 1 мм в год) (Герасимова и др. [Gerasimova et al.] 2018). В результате размерное распределение моллюсков в изучаемом поселении *A. islandica* в 1984–2003 гг. отличалось удивительной стабильностью (Рис. 4) в противоположность возрастной структуре поселения – в этот период

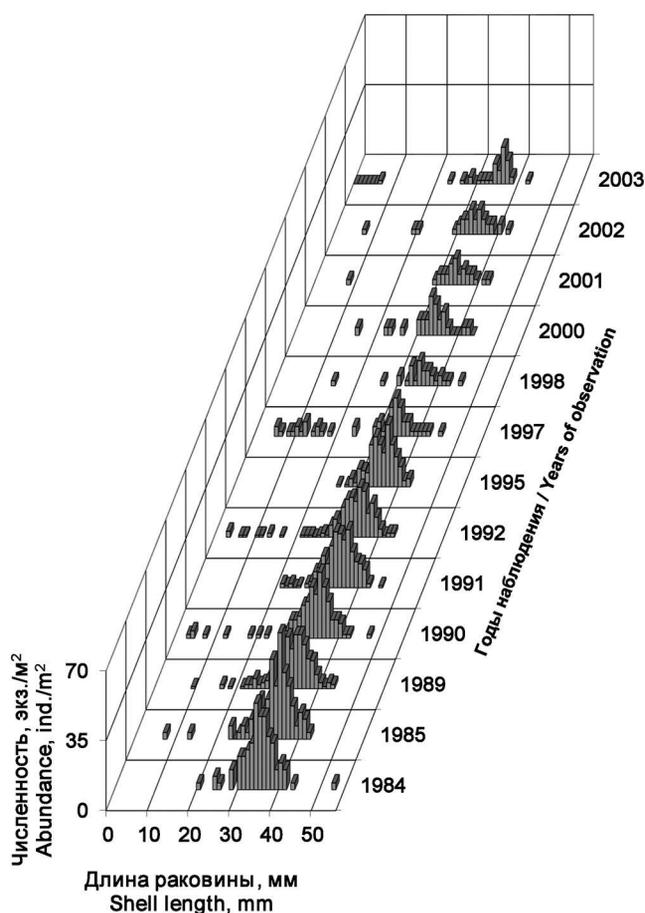


Рис. 4. Размерная структура поселения *Arctica islandica* на участке 7 (глубины 10–15 м) в 1984–2003 гг.

Fig. 4. Length-frequency distribution of *Arctica islandica* bed at site 7 (depths from 10 to 15 m) in 1984–2003.

последнее состояло преимущественно из особей одной генерации (Герасимова и др. [Gerasimova et al.] 2018). Относительно высокий уровень годовой элиминации (40–50% в год) наблюдался в поселениях *Macoma balthica* на песчаном пляже (уч. 5), *Portlandia arctica* и *Serripes groenlandicus* (Табл. 3).

В разных поселениях одного и того же вида (*Macoma balthica* и *Mya arenaria*) средняя смертность варьировала в 1.5–2 раза. На фоне этого отмечены различия как продолжительности жизненного цикла генераций, так и продолжительности эффекта доминирования генераций (Табл. 3). В поселениях *M. balthica* на песчаном пляже (уч. 5) годовая смертность составляла около 40%, на заиленном биотопе (уч. 2) этот

показатель был существенно ниже – около 20–30%. В поселениях песчаных ракушек *M. arenaria* самая высокая средняя смертность (40–50%) характеризовала динамику численности генераций на участках 2 и 3 с повышенным содержанием мелкозернистых фракций (алевритов и пелитов) (Табл. 2, 3). В этом случае отдельные поколения практически прекращали свое существование за 5–9 лет. В преимущественно песчаных биотопах (уч. 1 и 4) убыль численности генерации в среднем соответствовала 20% годовой смертности, а продолжительность жизней в таких местообитаниях могла достигать 23–25 лет.

Анализ изменений смертности с возрастом показал, что лишь в редких случаях (все-го в четырех из девятнадцати анализируемых в этом направлении поселений) скорость элиминации почти не отличалась у разновозрастных особей поселения *Macoma balthica* в верхней сублиторали песчаного биотопа (уч. 5), *Serripes groenlandicus*, *Portlandia arctica* и *Musculus niger* (Табл. 3). При этом процессы выживаемости в этих скоплениях не были исследованы на поздних этапах жизненного цикла (Табл. 3). В большинстве же беломорских поселений *Bivalvia* отмечены различия на порядок уровня смертности в разных возрастных группах – по максимуму от 0.04 до 0.92 год⁻¹. В основном относительно высоким уровнем элиминации отличались особи в возрасте одного года (около 50–80% в год), в середине–конце периода наиболее активно роста и в конце жизненного цикла животных (Герасимова и др. [Gerasimova et al.] 2022). Отмечены различия в смертности годовиков в зависимости от показателей обилия моллюсков. В итоге изменения смертности с возрастом носили либо U-образный характер – когда смертность относительно велика в младших возрастных группах, понижается в средних и снова возрастает с увеличением возраста моллюсков, либо (при отсутствии данных об элиминации особей на поздних этапах онтогенеза) наблюдали увеличение выживаемости особей в последующих (старше годовиков) возрастных группах, либо были характерны колебательные изменения смертности моллюсков с возрастом (Герасимова и др. [Gerasimova et al.] 2022).

3. О гетерогенности группового и индивидуального роста беломорских *Bivalvia*

Сравнительный анализ группового роста моллюсков в разных местообитаниях анализируемой акватории проведен для шести видов, при этом только у двух из них (*Macoma calcarea* и *Yoldia hyperborea*) не обнаружено достоверных отличий ростовых характеристик в разных поселениях, несмотря на биотопическую неоднородность анализируемых участков (глубины, грунты) (Табл. 2, 3).

Выявленную гетерогенность в характере группового роста остальных четырех видов (*Mya arenaria*, *Macoma balthica*, *Mytilus edulis*, *Serripes groenlandicus*) мы попытались связать с локальными особенностями условий обитания моллюсков. Ростовые характеристики *Mytilus edulis* изучены в нескольких типичных местообитаниях мидий в окрестностях Морской биологической станции СПбГУ (Герасимова и др. [Gerasimova et al.] 2014). Показано, что вариабельность группового роста *Mytilus edulis* в разных биотопах Кандалакшского залива полностью соответствовала их различиям по продолжительности осушения и степени подвижности вод. Отмечено снижение скорости роста мидий по мере увеличения периода осушки и снижения скорости течений. В отношении *Mya arenaria* и *Serripes groenlandicus* наиболее медленный рост выявлен на участках, в донных отложениях которых обнаружено наибольшее содержание мелкозернистых фракций (алевриты и пелиты) (Табл. 2, Рис. 5). Ростовые показатели *Macoma balthica* отличались на участках с разным составом донных отложений и в разных вертикальных горизонтах одного и того же участка (Герасимова [Gerasimova] 2021). Скорость группового роста маком во всех вертикальных горизонтах песчаного пляжа оказалась ниже, чем у моллюсков с илисто-песчаного участка. Наиболее медленным ростом отличались *M. balthica* в среднем горизонте литорали песчаного пляжа. Самая высокая скорость роста отмечена у маком из верхней sublиторали илисто-песчаного участка.

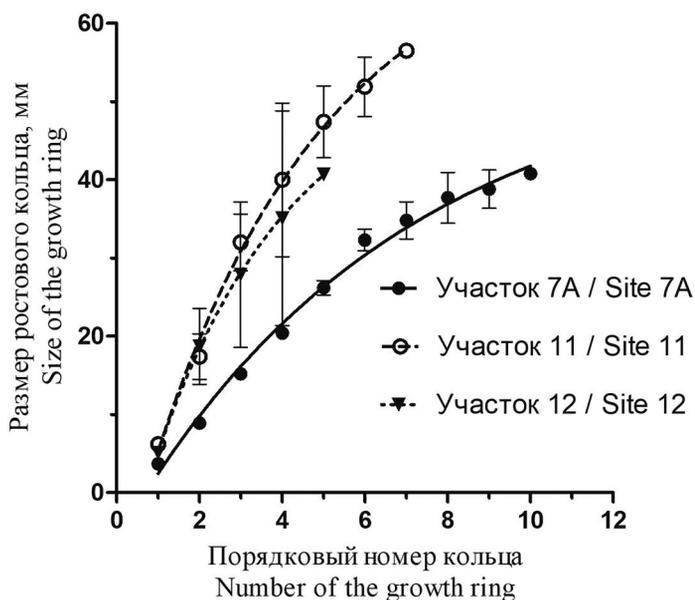


Рис. 5. Реконструкция группового линейного роста *Serripes groenlandicus* на участках 7А, 11 и 12. Точки – средние размеры в периоды годовых остановок роста; вертикальные линии – границы 95% доверительного интервала; номера участков как на Рис. 1.

Fig. 5. Reconstruction of group length growth of *Serripes groenlandicus* (sites 7A, 11 and 12). Dots average sizes of the growth rings; vertical lines indicate 95% confidence intervals; for location names see Fig. 1.

Как характерную черту полученных результатов следует выделить то обстоятельство, что вариация индивидуальных показателей роста моллюсков в пределах одного местообитания вполне соответствовала, а иногда и превышала размах различий групповых оценок (Рис. 6). В результате сравнения индивидуальных возрастных рядов в поселениях разных видов *Bivalvia* было выделено от 2 до 8 групп особей, характер роста которых имел достоверные различия (Табл. 3). Характерно, что расхождения между индивидуальными моделями, описывающими рост отдельных особей, наблюдались уже на ранних этапах онтогенеза (Рис. 6) и сохранялись в дальнейшем. Случаи компенсаторного роста были весьма редкие. Соответственно предприняты попытки объяснить различия индивидуальных ростовых показателей особей особенностями начального периода роста моллюсков (Герасимова [Gerasimova] 2021). Для изучения данного обстоятельства использован корреляционный анализ. Для всех анализируемых видов выявлена положительная корреляция

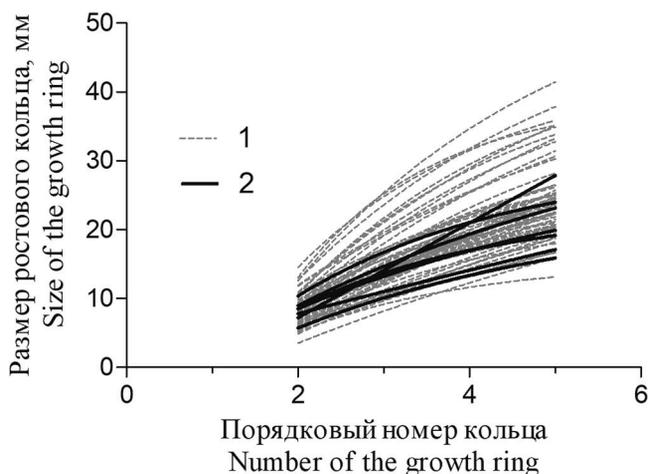


Рис. 6. Реконструкция индивидуального (средний горизонт литорали, участок 1 (1)) и группового (все поселения (2)) роста *Mya arenaria*.

Рис. 6. Individual growth lines (middle intertidal zone at site 1 (1)) and mean (group) growth (all beds in Table 3 (2)) of *Mya arenaria*.

скорости роста моллюсков в первые годы жизни и размеров на начальных этапах онтогенеза (коэффициент ранговой корреляции Спирмена в большинстве случаев больше 0.7). На поздних этапах онтогенеза моллюски одного размера различались по возрасту на несколько лет, а длина раковины одновозрастных особей в поселении варьировала иногда в несколько раз.

ОБСУЖДЕНИЕ

В течение периода исследований, вполне сопоставимого с продолжительностью жизни большинства изученных видов *Bivalvia*, для формируемых ими поселений характерна разная степень стабильности структуры. Отмечены две основные закономерности: явно выраженные межгодовые изменения структурных характеристик поселений моллюсков и относительная их стабильность на протяжении какой-либо части (в некоторых случаях большей) периода наблюдений. При этом группировка поселений (стабильные и нестабильные поселения) не была определена ни биогеографической, ни экологической (литоральные или сублиторальные формы, представители эпи и инфауны) характеристиками отдельных видов. Нестабильность во времени структуры большинства анализируемых поселений отмечена на фоне отсутствия

существенных изменений в окружающей среде (гидрологических условий, характеристик донных отложений, сопровождающей биоте) (Герасимова [Gerasimova] 2021).

Явление многолетней нестабильности структуры поселений морских двустворчатых моллюсков широко известно (Segerstrale 1960; Commito 1982; Селин [Selin] 1995; Lewis et al. 2001; Strasser et al. 2003; Beukema and Dekker 2005) и, по мнению большинства исследователей, с которым мы полностью согласны, главным образом определено режимом их пополнения (Segerstrale 1960; Petersen 1978; Honkoop et al. 1998; Lewis et al. 2001; Flach 2003; Beukema and Dekker 2005; LeBlanc and Miron 2006; Bowen and Hunt 2009).

Маловероятно, что отмеченные нами межгодовые колебания уровня пополнения поселений определены вариациями в репродуктивном успехе популяций. Прежде всего, режим гидрологического лета Белого моря достаточно благоприятен для размножения анализируемых видов *Bivalvia* (Кауфман [Kaufman] 1977; Семенова [Semenova] 1980; Максимович [Maximovich] 1985b; Максимович [Maximovich] 1985a; Григорьева и др. [Grigorieva et al.] 2017). Специальные наблюдения за структурой личиночных гемипопуляций массовых видов двустворчатых моллюсков в губе Чупа с 1986 по 2000 гг. показали, что их личинки практически ежегодно были отмечены в составе летнего планктона губы Чупа (Максимович и Шилин [Maximovich and Shilin] 2012).

В целом нам не удалось связать межгодовые различия объемов пополнения в поселениях моллюсков с изменениями в окружающей среде (в гидрологическом режиме акватории, характере донных отложений), хотя в литературе неоднократно описывалась связь выше названных явлений (Hunt et al. 2003; Strasser et al. 2003; Cardoso et al. 2006; Bowen and Hunt 2009). Как уже было указано, за все время наблюдений (1980–2014 гг.) существенных вариаций основных гидрологических и климатических характеристик (температуры воздуха и воды, солености воды) в районе исследований, в характеристиках донных отложений исследованных местообитаний не обнаружено. В частности, нет никакой информации, что в сезоны наиболее успешного пополнения изучаемых поселений *Bivalvia*

(например, в 1988 и 1999 гг. для поселений *Mya arenaria*, в 1982 и 1998 гг. для поселений *Macoma balthica* (Герасимова [Gerasimova] 2021)) наблюдались какие-нибудь серьезные отклонения в основных фоновых гидрологических характеристиках изученной акватории.

Неоднократно отмеченное совпадение по времени очередного успешного пополнения с существенной (или почти полной, как в поселениях *Mya arenaria*) элиминацией прежде доминирующих генераций позволило в качестве основной гипотезы принять, что межгодовые колебания объемов пополнения главным образом являлись отражением известных для двустворчатых моллюсков конкурентных отношений взрослых и молодых особей (Woodin 1976; Möller and Rosenberg 1983; Möller 1986; Olafsson 1989; Günther 1992). Механизмы этого явления точно не ясны. Из литературы известно, что отсутствие молоди могло быть вызвано непосредственно фильтрационной деятельностью взрослых организмов (Andre and Rosenberg 1991; Günther 1992; Porri et al. 2008). Описаны случаи поедания *Macoma balthica* собственной молоди (Breu 1991). Есть информация, что выделяемые взрослыми особями репелленты способны регулировать оседание (Hadfield 1986; Günther 1991). В пользу высказанного предположения, по-видимому, свидетельствовали и выявленные случаи асинхронности развития нескольких поселений одного вида, когда в один и тот же сезон в разных местообитаниях доминировали особи разных генераций. Периодическую смену доминирующих поколений можно было бы рассматривать с точки зрения проявления цикличности в развитии поселений. Соответственно, длительность циклов должна определяться продолжительностью доминирования отдельных генераций, однако максимальные перерывы в успешном пополнении часто превышали этот показатель. Низкая численность особей других возрастов не была гарантией появления значительного числа сеголеток в изученных местообитаниях. Последнее позволило предположить, что успешность пополнения поселений моллюсков во многом зависела и от выживания моллюсков на ранних стадиях онтогенеза. Причины повышенной ранней смертности в популяциях гидробионтов разнообразны и могут включать нарушения в развитии, физиологический

стресс, физическое воздействие окружающей среды, хищничество, конкуренцию, паразитизм (Hunt and Scheibling 1997). Как правило, именно хищничество многие исследователи рассматривали в роли основного биотического фактора, регулирующего численность *Bivalvia* на ранних стадиях развития (Beal et al. 2001; Strasser et al. 2003; Beukema and Dekker 2014; Beal et al. 2018), а другие факторы, например внутривидовые отношения, имели второстепенное значение (Beal et al. 2001; Beal 2006). На данном этапе исследований нет оснований предполагать существенную роль межвидовых отношений в колебаниях численности пополнения в анализируемых поселениях *Bivalvia* с нестабильным развитием. Уже отмечено ранее, что за время наблюдений серьезных изменений в биотическом окружении изучаемых видов не наблюдалось. Специальные исследования структуры донных сообществ на участках с развитыми поселениями *Mya arenaria*, которые отличались наиболее резко выраженными колебаниями в уровне пополнения, показали, что известные для данного вида хищники (креветки, крабы, камбалы) не были представлены совсем или крайне малочисленны (Герасимова и др. [Gerasimova et al.] 2006).

Наиболее вероятной причиной низкой выживаемости молоди *Bivalvia* в Белом море в течение первых лет жизни представляются суровые условия окружающей среды в холодный (зимний) период, и для обитателей литорали это, прежде всего, ледовый режим. Неблагоприятное воздействие зимнего ледяного покрова на спат *M. arenaria* неоднократно описано в литературе (Kühl 1951; Strasser et al. 2001; Bowen and Hunt 2009), и в предпринятых нами исследованиях количественных эффектов выживаемости молоди песчаных ракушек в течение первого года показано, что вне зависимости от численности осевшего спата только единичные особи были обнаружены следующим летом (Gerasimova et al. 2021).

Только для 5 из 23 рассматриваемых поселений моллюсков были характерны относительно слабые межгодовые вариации структуры поселений в течение длительного периода. Сравнительно стабильная доля сеголеток в такие промежутки времени позволила предположить регулярное ежегодное пополнение поселений,

но, как оказалось, и такие биосистемы могут радикально меняться.

Поселения *M. balthica* в разных вертикальных горизонтах песчаного пляжа (уч. 5) наиболее соответствовали понятию «стационарные». В периоды относительной стабильности структуры поселений в этих местообитаниях преобладали молодые особи (как правило, сеголетки), но в отдельные годы обилие молодежи было существенно ниже аналогичных показателей других возрастных групп, что могло быть связано с особенностями выживания спата в условиях литоральной зоны Белого моря. В такие периоды общая плотность поселений маком могла снизиться в несколько раз из-за относительно высокого уровня годовой смертности (около 40% в год), а межгодовые смещения в размерно-возрастной структуре поселений в основном были определены скоростями роста и элиминации особей старших возрастов. Близкая ситуация наблюдалась в поселении *Portlandia arctica*, когда перерывы в успешном пополнении поселения привели к достаточно резкому снижению суммарной плотности поселения (среднегодовая смертность – около 50% в год), к проявлению эффекта доминирования представителей отдельных генераций, а также к смещению размерно-возрастного состава поселения в сторону преобладания особей старших возрастов (Герасимова [Gerasimova] 2021). Причины колебаний в уровне пополнения поселения *Portlandia arctica* пока не ясны. Литературные источники в этом отношении мало помогают, поскольку динамика структуры поселения данного вида практически не изучена ни в Белом море, ни в других частях ареала.

Относительно стабильный уровень ежегодного пополнения и незначительные флуктуации обилия отмечены и в многовозрастном поселении *Musculus niger* с почти равномерным распределением особей по возрастным группам (в том числе и сеголеток). Слабые изменения структуры этого поселения, по-видимому, результат не только заботы о потомстве (низкая плодовитость, прямое развитие, (Кауфман [Kaufman] 1977)), за счет которой обеспечивается регулярное восполнение молодеью элиминированных особей старших генераций, но и незначительной скорости элиминации моллюсков

практически любого возраста, возможно, из-за слабой внутривидовой конкуренции в условиях низкой численности (Gerasimova and Maximovich 2013).

Интересно, что *M. balthica* в разных биотопических условиях формировали поселения с разным характером пополнения молодеью: крайне нерегулярный в условиях илисто-глинисто-песчаного пляжа и относительно стабильный в условиях песчаной бентали. Различия в динамике структурных характеристик поселений маком в двух изученных местообитаниях, возможно, связаны с особенностями внутривидовых отношений моллюсков в отличающихся демотопах. Для *M. balthica* было показано, что внутривидовая конкуренция между взрослыми моллюсками и молодеью увеличивается с возрастанием степени перекрывания их пищевых спектров (Olafsson 1989). На песчаных осадках в условиях интенсивной гидродинамики взрослые макомы питаются сестоном, а спат – детритом, тогда как на илистых грунтах макомы являются исключительно собирающими детритофагами (Герасимова [Gerasimova] 1988; Olafsson 1989). Возможно, снижение напряженности внутривидовых отношений в поселениях маком на песчаных грунтах способствует регулярному их пополнению независимо от количества взрослых особей, что и наблюдалось, аналогично представленным в диссертации данным, в поселениях *M. balthica* в Северном и Балтийском морях (Olafsson 1989; Günther 1991).

В течение перерывов в успешном пополнении (иногда на протяжении десятилетий) межгодовые смещения в размерной и возрастной структуре анализируемых поселений *Bivalvia* определены в основном скоростями линейного роста и элиминации особей доминирующих генераций. Специфика этих процессов в условиях локальных биотопов и на протяжении жизненных циклов моллюсков в значительной степени определяла как пространственные, так и межгодовые различия структуры поселений.

Вариабельность группового роста большинства анализируемых в этом направлении видов *Bivalvia* в пределах столь небольшой акватории была весьма высока и в одном случае по размаху даже сопоставима с разнообразием ростовых характеристик вида во всем ареале (Рис. 7). Различия в средних ростовых характеристиках

моллюсков в изучаемой акватории оказалось наиболее логичным связать с условиями питания, которые многие исследователи называли в качестве наиболее вероятной причины variability характера роста *Bivalvia* в разных местообитаниях одного и того же района (Vuorinen et al. 2002; Kilada et al. 2007; Begum et al. 2010). Косвенными, но относительно надёжными показателями условий питания фильтраторов-сестонофагов, к которым относились *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*, *Serripes groenlandicus*, являются интенсивность гидродинамики, а для литоральных видов (независимо от типа питания) также длительность осушки. Как уже отмечено, variability характера группового роста *Mytilus edulis* в нескольких местообитаниях Кандалакшского залива полностью соответствовала различиям отдельных станций по продолжительности осушения и степени подвижности вод (Герасимова и др. [Gerasimova et al.] 2014).

Об условиях гидродинамики (и, соответственно, обеспеченности пищей фильтраторов-сестонофагов) могут свидетельствовать и характеристики донных отложений (например, гранулометрический состав грунта). С этих позиций вполне понятна описанная в литературе отрицательная корреляция скорости роста *Arctica islandica*, *Mya arenaria* и содержания илистой фракции в грунте (Appeldoorn, 1983; Witbaard et al., 1999). Соответственно вполне логичен выявленный нами наиболее медленный рост *Mya arenaria*, *Serripes groenlandicus* на участках с наибольшим содержанием в грунте мелкозернистых фракций (алевриты и пелиты).

Гранулометрический состав грунта может служить и косвенной оценкой обилия детрита и, соответственно, условий питания собирающих детритофагов. Известно, что скорость роста *Macoma balthica* на песчаном грунте ниже, чем на илистом (Wenne, Klusek, 1985; Kube et al., 1996). В наших исследованиях отмечено влияние на рост *Macoma balthica* как состава донных отложений, так и продолжительности осушения.

Интересно, что средняя (независимо от возраста) годовая смертность так же, как и характеристики группового линейного роста, может

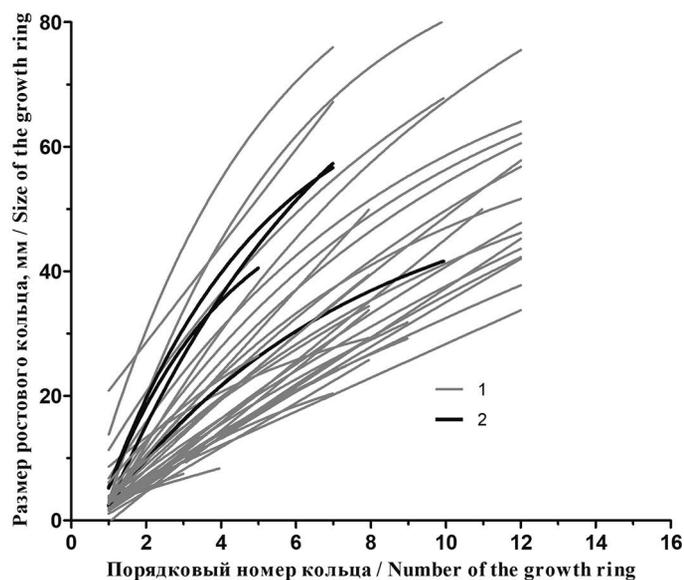


Рис. 7. Линейный рост *Serripes groenlandicus* в разных частях ареала. 1 – северная Атлантика, северная часть Тихого океана, Северное море, Балтийское море (литературные данные); 2 – Белое море, наши данные.

Fig. 7. Length growth of *Serripes groenlandicus* in different parts of the range. 1 – North Atlantic, North Pacific, North Sea, Baltic Sea, White Sea (literature data); 2 – White Sea, our data.

служить интегральной оценкой условий существования моллюсков, определяя многолетние тенденции в изменении показателей обилия как всего поселения, так и доминирующих генераций. Крайне низкая смертность (в среднем 9% в год) в возрасте 15–33 лет *Arctica islandica*, самых долгоживущих из рассмотренных видов *Bivalvia*, отражала слабые вариации плотности поселения в исследуемом местообитании в период с 1984 по 2003 гг. По отношению ко всему жизненному циклу *Arctica islandica* указанный уровень смертности, очевидно, несколько занижен, поскольку в анализ вовлечены моллюски, уже явно вышедшие из-под возможного пресса хищников (Brey et al. 1990).

Относительно высокий уровень годовой элиминации (40–50% в год) в поселениях *Macoma balthica* на песчаном пляже (уч. 5) и *Portlandia arctica*, для которых отмечены проявления стационарности структуры на протяжении многих лет наблюдений, вполне объяснял выявленные резкие падения численности поселений при отсутствии нового очередного пополнения. Для сравнения: в поселении *Macoma balthica*

в средней литорали илисто-песчаного пляжа смертность в среднем в два раза ниже – около 20% в год. Даже при перерывах успешного пополнения в несколько лет плотность этого поселения могла поддерживаться на относительно высоком уровне, а продолжительность эффекта доминирования отдельных генераций достигала 5 лет.

Варьирование среднегодовой смертности в разных поселениях одного и того же вида в 1.5–2 раза (*M. balthica*, *Mya arenaria*) привело к существенным (в 2 раза и даже более) различиям в продолжительности эффекта доминирования одного поколения в разных местообитаниях и, соответственно, в продолжительности циклов развития поселений. Так, в поселениях песчаных ракушек *M. arenaria* самая высокая средняя смертность (40–50%) и наиболее вогнутые кривые выживания характеризовали динамику численности генераций на участках с повышенным содержанием мелкозернистых фракций (алевритов и пелитов) (Gerasimova et al. 2021; Герасимова и др. [Gerasimova et al.] 2022). В этом случае отдельные поколения практически прекращали свое существование за 5–9 лет. В преимущественно песчаных биотопах убыль численности генерации в среднем соответствовала 20% годовой смертности, а продолжительность жизни мий в таких местообитаниях могла достигать 23–25 лет.

Однако средние (групповые) характеристики роста и смертности *Bivalvia* относительно слабо отражали внутреннюю гетерогенность изучаемых поселений моллюсков. В большинстве поселений выявлены значительные изменения (на порядок и выше) смертности особей с возрастом. Проведенный анализ позволил предложить несколько наиболее возможных причин повышения уровня элиминации в течение жизненного цикла изученных видов (Герасимова и др. [Gerasimova et al.] 2022): а) обитание в поверхностном слое грунта на начальных этапах жизненного цикла (нестабильная среда, высокая смертность нежизнеспособных особей, влияние хищников); б) напряженные внутривидовые отношения в плотных скоплениях молоди; в) усиление внутривидовой конкуренции вследствие быстрого роста моллюсков; г) старение (достижение средней и максимальной продолжительности жизни).

При этом в жизненном цикле практически всех исследуемых видов отмечены периоды, когда особи отличались крайне низким уровнем смертности. Их продолжительность достигала от 1–2 лет до нескольких десятилетий (Герасимова и др. [Gerasimova et al.] 2022).

Вариабельность индивидуальных ростовых показателей моллюсков в пределах изученных беломорских местообитаний также оказалась весьма высока. Близкие результаты были получены для нескольких видов *Bivalvia* в арктических и умеренных морях (Максимович и Лысенко [Maximovich and Lysenko] 1986; Sukhotin 1992; Гагаев и др. [Gagaev et al.] 1994). При этом в наших исследованиях удалось показать, что дифференциация особей одного поколения по ростовым характеристикам, по-видимому, происходит в самом начале их онтогенеза и сохраняется в дальнейшем (Герасимова [Gerasimova] 2021). Причины возникновения различий в ростовых характеристиках у особей одной генерации на ранних этапах онтогенеза в Белом море могли быть связаны с условиями формирования спата. Для нескольких видов *Bivalvia* известно определяющее влияние стартовых (ко второму сезону роста) размеров моллюсков на темп их роста впоследствии (в течение всего жизненного цикла) (Cloern and Nichols 1978; Максимович и Лысенко [Maximovich and Lysenko] 1986; Sukhotin 1992; Максимович и др. [Maximovich et al.] 1993; Гагаев и др. [Gagaev et al.] 1994). В Белом море возникновение различий в стартовых размерах у моллюсков одной генерации могло быть вызвано разновременностью оседания молоди из-за продолжительного (до 2–3 месяцев) периода нереста (Кауфман [Kaufman] 1977; Максимович и Шилин [Maximovich and Shilin] 2012; Григорьева и др. [Grigorieva et al.] 2017). Так, например, из-за продолжительного периода пополнения поселений *Mya arenaria* молодью, первая зимняя остановка роста происходила у сеголеток при длине раковины от 1.2 до 5.8 мм – различие почти в пять раз (Gerasimova et al. 2021). Можно допустить, что особи, достигшие больших размеров до наступления первой зимы, будут отличаться более быстрым ростом в течение последующей жизни. Для всех анализируемых видов выявлена положительная корреляция скорости роста моллюсков в первые годы жизни и размеров на начальных этапах онтогенеза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Длительные наблюдения за поселениями *Bivalvia* на Белом море показали, что пространственно-временная гетерогенность структуры поселений моллюсков в условиях ненарушенной среды представляет вполне закономерное явление, отражающее характер внутривидовых отношений, условия роста и смертности особей. Основная причина отсутствия стационарности структуры поселений определена межгодовыми вариациями объемов пополнения, которые обусловлены главным образом напряженностью внутривидовых отношений моллюсков и особенностями выживания молоди на ранних этапах онтогенеза. Для беломорских *Bivalvia* основанием для последнего положения послужил ряд обстоятельств): 1) благоприятные условия для размножения моллюсков в данной акватории и ежегодное присутствие их личинок в составе летнего планктона; 2) совпадение по времени появления в поселениях в значительного числа сеголеток и существенной элиминацией к этому моменту представителей прежде доминирующих генераций; 3) выявленной асинхронностью развития нескольких поселений одного и того же вида, когда в один и тот же сезон в разных местообитаниях данного вида доминировали представители разных генераций; 4) значительной элиминацией молоди (даже до 100%) в течение первого года жизни.

Смещение во времени периодов успешного пополнения разных поселений одного и того же вида (асинхронность развития поселений), возможно, является одним из ключевых факторов формирования пространственных различий размерно-возрастной структуры поселений.

В результате межгодовых колебаний в уровне пополнения в поселениях *Bivalvia* на протяжении нескольких лет доминируют представители 1–2 генераций. В зависимости от степени напряженности внутривидовых отношений и успешности пополнения возможно формирование как практически моновозрастных поселений (Рис. 8А), так и поселений, где очередное успешное пополнение отделено парой-тройкой годов от предыдущего, т.е. новая генерация оккупирует местообитание еще до существенной элиминации ранее доминирующего поколения (Рис. 8В).

Периодическую смену доминирующих поколений можно было бы рассматривать с точки зрения проявления цикличности в развитии поселений (Рис. 8А, В), однако циклический характер динамики структуры поселений легко разрушается при неблагоприятных условиях для выживания моллюсков на ранних этапах онтогенеза (Рис. 8С). Как правило, оказалось невозможным предсказать успешное пополнение поселений *Bivalvia* лишь из анализа размерно-возрастной структуры поселений и количества только что осевшего спата. Не меньшую важность в пополнении поселений играют постларвальные процессы, в результате которых даже при высоком уровне оседания спата вклад отдельных генераций в численность поселений *Bivalvia* может быть крайне мал.

В течение перерывов в успешном пополнении (иногда на протяжении десятилетий) межгодовые смещения в размерной и возрастной структуре поселений *Bivalvia* обусловлены в основном скоростями линейного роста и элиминации особей доминирующих генераций, прежде всего отражающих реакцию моллюсков на условия окружающей среды. Для беломорских *Bivalvia* показано, что средняя скорость элиминации в разных поселениях одного и того же вида могла варьировать в 1.5–2 раза, определяя продолжительность эффекта доминирования отдельных генераций, а соответственно и продолжительность циклов развития отдельных поселений (Рис. 8А). Обнаруженные отличия скорости группового роста в разных беломорских поселениях вида, как правило, были обусловлены различиями условий питания моллюсков вследствие особенностей биотопов (например, гидродинамических условий, продолжительности осушения, характеристик донных отложений).

При анализе пространственно-временной организации поселений двустворчатых моллюсков следует учитывать и индивидуальные различия особей по показателям роста и смертности, которые могут быть вполне сопоставимы с вариабельностью групповых оценок. В поселениях беломорских моллюсков скорость элиминации особей разного возраста варьировала, как правило, в десятки раз. Основное влияние на выживаемость животных оказывали степень защищенности, внутривидовые

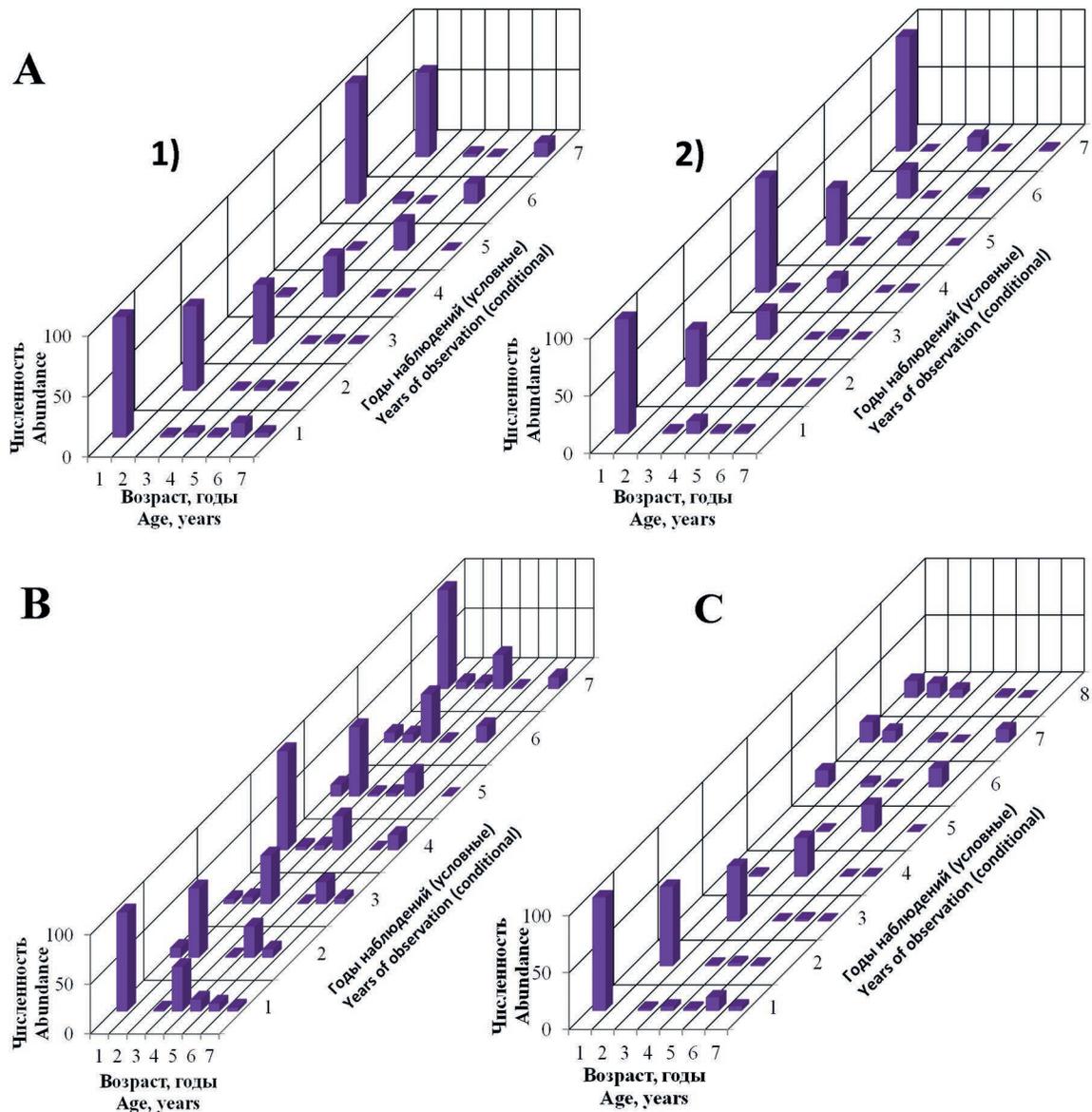


Рис. 8. Модельные представления о многолетней динамике возрастной структуры в поселениях *Bivalvia* при наличии перерывов (в несколько лет) в успешном пополнении – циклический характер динамики возрастной структуры поселения. По горизонтальной оси – условная возрастная группа, по вертикальной – численность, усл. ед.

А – крайне напряженные внутривидовые отношения – формирование моновозрастных поселений (1 – продолжительность цикла – 5 лет, средняя скорость элиминации 0.3 год^{-1} , 2 – продолжительность цикла – 3 года, средняя скорость элиминации 0.5 год^{-1}); В – менее напряженные внутривидовые отношения – доминирующие поколения разделены промежутком в несколько лет (продолжительность цикла – 3 года, средняя скорость элиминации 0.3 год^{-1}); С – нарушение цикличности в динамике структуры поселения. Отсутствие регулярности в пополнении поселения – перерывы в пополнении не связаны с обилием особей старших возрастов.

Fig. 8. Models of the long-term dynamics of the age structure in bivalve beds in the conditions of gaps (several years) in successful recruitment – the cyclic nature of the dynamics of the age structure of the bed. On the horizontal axis – a conditional age group, on the vertical axis – the number, conventional units.

А – extremely tense intraspecific relationships – the formation of one-age beds (1 – cycle duration – 5 years, average elimination rate 0.3 year^{-1} , 2 – cycle duration – 3 years, average elimination rate 0.5 year^{-1}); В – less than tense intraspecific relationships – dominant generations are separated by an interval of several years (cycle duration – 3 years, average elimination rate 0.3 year^{-1}); С – disturbance of cyclicity in the dynamics of the bed structure – interruptions in recruitment are not associated with the abundance of older individuals.

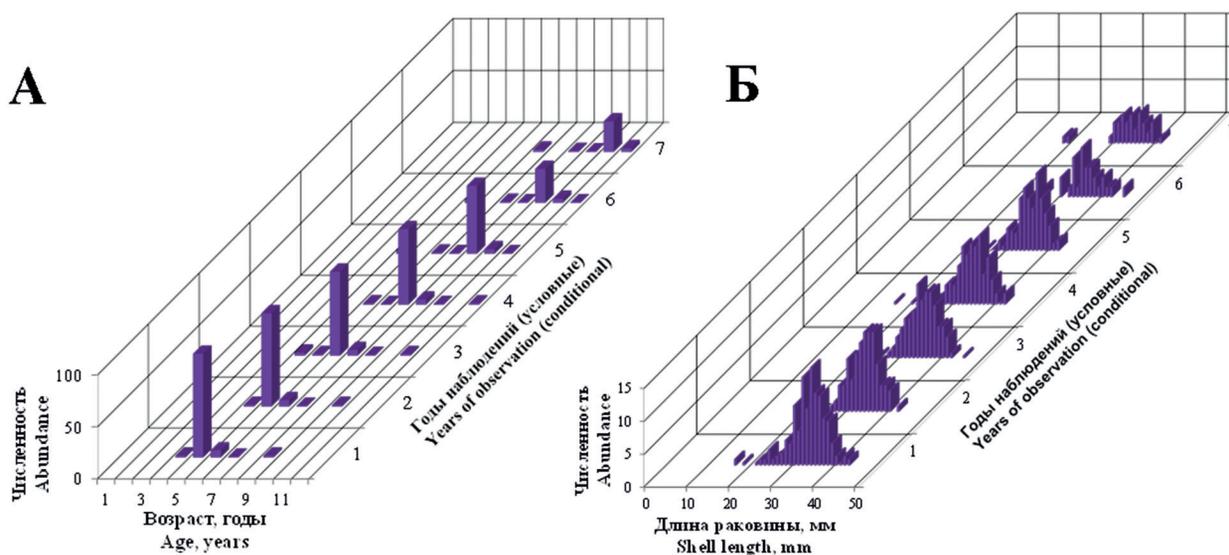


Рис. 9. Модельные представления о многолетней динамике возрастной (А – моновозрастное поселение, средняя скорость элиминации 0.1 год⁻¹) и размерной (В) структуры гипотетического поселения двустворчатых моллюсков, отличающихся крайне низкими скоростями линейного роста и элиминации в возрасте 5–11 лет – «мнимая» стабильность структуры поселения. По горизонтальной оси – условная возрастная группа (или длина раковины), по вертикальной – численность, усл. ед.

Fig. 9. Models of long-term dynamics of the age (A – one-age bed, the average rate of elimination 0.1 year⁻¹) and size (B) structure of a hypothetical bivalve bed with extremely low rates of length growth and elimination at the age of 5–11 years – “imaginary” stability of the bed structure. On the horizontal axis – conditional age group (or shell length), on the vertical – number, the number, conventional units.

отношения и старение. При этом в жизненном цикле практически всех анализируемых видов отмечены периоды, когда особи отличались крайне низким уровнем смертности. Если такие периоды совпадали по времени с этапами относительно низкой скорости линейного роста *Bivalvia* (в старших возрастах), размерная структура поселений моллюсков (в отличие от возрастной структуры) могла отличаться удивительной стабильностью в течение многих лет (Рис. 9). Очевидно, что размерная структура недостаточно информативна при анализе многолетней динамики структуры поселений долгоживущих форм *Bivalvia* и позволяет относительно надежно оценить лишь степень регулярности пополнения.

Ситуация может усугубляться индивидуальными различиями скорости роста особей. Дифференциация по ростовым характеристикам представителей одного поколения, по-видимому, происходит в самом начале их онтогенеза и сохраняется на протяжении большей части жизненного цикла. В старших возраст-

ных группах на фоне общего замедления темпа роста и увеличения трансгрессии по размерам особей отдельных генераций наблюдается значительное перекрытие размерного распределения разных возрастных групп. В результате отдельные модальные группы на размерных гистограммах могут объединять представителей нескольких поколений. Соответственно, стабильность размерной структуры поселений далеко не всегда является признаком стабильности возрастного состава поселений, или их стационарности.

Стационарные поселения двустворчатых моллюсков (по крайней мере, в Белом море) являются, скорее, исключением из общего правила. Они могут формироваться в условиях относительно стабильного уровня ежегодного пополнения при ослабленной напряженности внутривидовых отношений (Рис. 10). Последнее в беломорских поселениях *Bivalvia* наблюдалось либо при дифференциации экологических потребностей особей разного возраста, либо в случае относительно низкой плотности

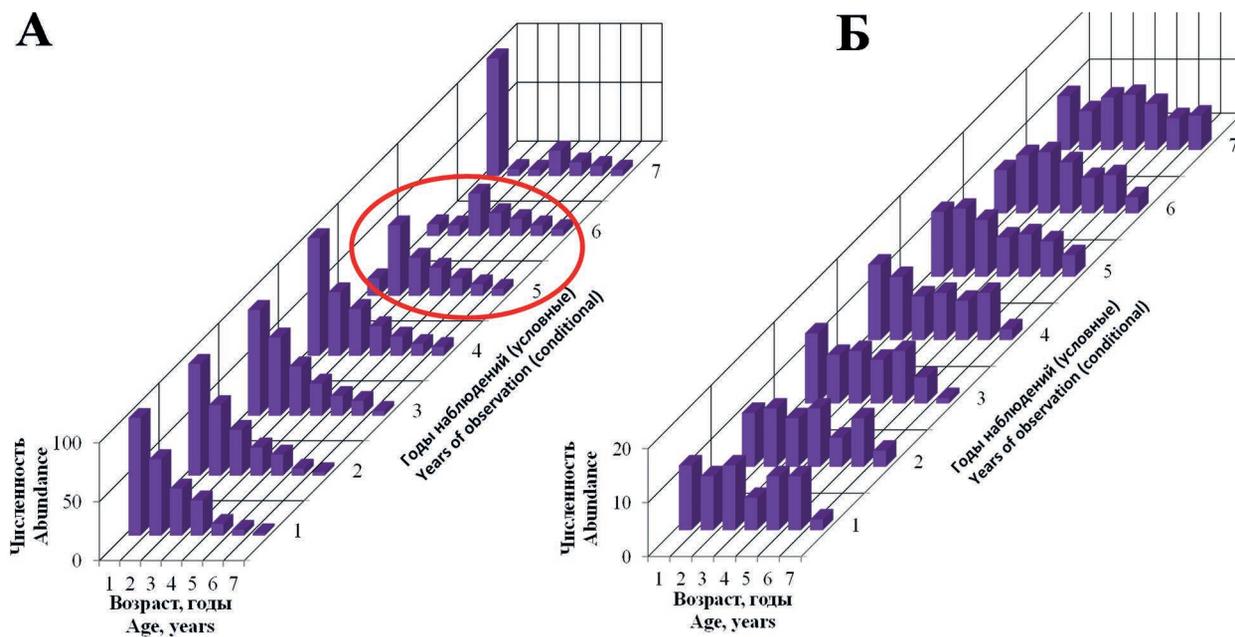


Рис. 10. Модельные представления о многолетней динамике возрастной структуры в поселениях *Bivalvia* в условиях относительно «стабильного» ежегодного пополнения – «стационарные» поселения. По горизонтальной оси – условная возрастная группа, по вертикальной – численность, усл.ед.

А – ослабленная напряженность внутривидовых отношений при дифференциации экологических потребностей особей разного возраста (преобладают особи на ранних стадиях развития, средняя скорость элиминации 0.4 год^{-1} , двухлетний перерыв в успешном пополнении (выделен кружком) приводит к снижению почти в два раза суммарной плотности поселения); **Б** – Ослабленная напряженность внутривидовых отношений в случае относительно низкой плотности поселения (возрастные группы представлены практически в равной степени, средняя скорость элиминации 0.2 год^{-1}).

Fig. 10. Models of the long-term dynamics of the age structure in bivalve beds under conditions of relatively “stable” annual recruitment – “stationary” beds. On the horizontal axis – a conditional age group, on the vertical axis – the number, conventional units.

A – The weakened tension of intraspecific relations as result of the differentiation of the ecological needs of specimens of different ages (specimens in the early stages of development predominate, the average elimination rate is 0.4 year^{-1} , a two-year break in successful recruitment (highlighted in a circle) leads to an almost two-fold decrease in the total bed density); **B** – reduced intraspecific tension relations in the case of relatively low bed density (age groups are represented almost equally, the average elimination rate is 0.2 year^{-1}).

поселения. Однако стационарность структуры поселений и в этом случае легко нарушается при неблагоприятных условиях для выживания особей на ранних стадиях развития (Рис. 10А). В результате показатели обилия поселений могут снизиться в несколько раз, вплоть до почти полной элиминации поселения за пару-тройку лет (в случае относительно высокого уровня элиминации).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают огромную благодарность всем студентам и сотрудникам кафедры

ихтиологии и гидробиологии Санкт-Петербургского государственного университета за помощь в проведении данного исследования, руководству учебно-научной базы «Беломорская» (Карелия, пос. Чупа) за предоставленную возможность сбора материала, сотрудникам Зоологического института РАН за данные по многолетней динамике гидрологических характеристик в губе Чупа.

ФИНАСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № РФФИ 23-24-00204.

ЛИТЕРАТУРА

- Andre C. and Rosenberg R. 1991.** Adult larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. *Marine Ecology Progress Series*, **71**: 227-234. <https://doi.org/10.3354/meps071227>
- Babkov A.I. and Golikov A.N. 1984.** Hydrobiocomplexes of the White Sea. Publishing house of Zoological Institute, Leningrad, 104 p. [In Russian].
- Beal B.F. 2006.** Relative importance of predation and intraspecific competition in regulating growth and survival of juveniles of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., at several spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **336**(1): 1-17. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.04.006>
- Beal B.F., Coffin C.R., Randall S.F., Goodenow C.A., Pepperman K.E., Ellis B.W., Jourdet C.B. and Protopopescu G.C. 2018.** Spatial Variability in Recruitment of an Infaunal Bivalve: Experimental Effects of Predator Exclusion on the Softshell Clam (*Mya arenaria* L.) along Three Tidal Estuaries in Southern Maine, USA. *Journal of Shellfish Research*, **37**(1): 1-27. <https://doi.org/10.2983/035.037.0101>
- Beal B.F., Parker M.R. and Vencile K.W. 2001.** Seasonal effects of intraspecific density and predator exclusion along a shore-level gradient on survival and growth of juveniles of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., in Maine, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **264**(2): 133-169. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00320-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00320-3)
- Begum S., Basova L., Heilmayer O., Philipp E.E.R., Abele D. and Brey T. 2010.** Growth and Energy Budget Models of the Bivalve *Arctica islandica* at Six Different Sites in the Northeast Atlantic Realm. *Journal of Shellfish Research*, **29**(1): 107-115. <https://doi.org/10.2983/035.029.0103>
- Berger V.J. 1995.** White Sea. Biological resources and problems of their rational exploitations. Part 1. *Explorations of the fauns of the seas*, **42** (50). St. Petersburg, 250 p. [In Russian].
- Berger V.J., Naumov A.D., Usov N.V., Zubaha M.A., Smolyar I., Tatusko R. and Levitus S. 2003.** 36-Years Time-Series (1963-1998) of Zooplankton, Temperature and Salinity in the White Sea. St.Petersburg-Silver Spring, 362 p.
- Beukema J.J. and Dekker R. 2005.** Decline of recruitment success in cockles and other bivalves in the Wadden Sea: possible role of climate change, predation on postlarvae and fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, **287**: 149-167. <https://doi.org/10.3354/meps287149>
- Beukema J.J. and Dekker R. 2014.** Variability in predator abundance links winter temperatures and bivalve recruitment: correlative evidence from long-term data in a tidal flat. *Marine Ecology Progress Series*, **513**: 1-15. <https://doi.org/10.3354/meps10978>
- Bowen J. and Hunt H. 2009.** Settlement and recruitment patterns of the soft-shell clam, *Mya arenaria*, on the northern shore of the Bay of Fundy, Canada. *Estuaries and Coasts*, **32**(4): 758-772. <https://doi.org/10.1007/s12237-009-9151-2>
- Brey T. 1991.** Interactions in soft bottom benthic communities: Quantitative aspects of behaviour in the surface deposit feeders *Pygospio elegans* (Polychaeta) and *Macoma balthica* (Bivalvia). *Helgoland Marine Research*, **45**(3): 301-316. <https://doi.org/10.1007/BF02365522>
- Brey T., Arntz W.E., Pauly D. and Rumohr H. 1990.** *Arctica (Cyprina) islandica* in Kiel Bay (Western Baltic): growth, production and ecological significance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **136**(3): 217-235. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(90\)90162-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(90)90162-6)
- Brousseau D.J. and Baglivo J.A. 1988.** Life tables for two field populations of soft-shell clam, *Mya arenaria*, (Mollusca: Pelecypoda) from Long Island Sound. *Fishery Bulletin*, **86**: 567-579.
- Buyanovsky A.I. 2004.** Spatial and temporal variability of size composition in populations of bivalves, sea urchins, and decapods. VNIRO, Moscow, 306 p. [In Russian].
- Cardoso J.F.M.F., van der Veer H.W. and Kooijman S.A.L.M. 2006.** Body-size scaling relationships in bivalve species: A comparison of field data with predictions by the Dynamic Energy Budget (DEB) theory: Dynamic Energy Budgets in Bivalves. *Journal of Sea Research*, **56** (2): 125-139. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2006.05.001>
- Cloern J.E. and Nichols F.H. 1978.** A von Bertalanffy Growth Model with a Seasonally Varying Coefficient. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **35**(11): 1479-1482. <https://doi.org/10.1139/f78-231>
- Commito J.A. 1982.** Effects of *Lunatia heros* predation on the population dynamics of *Mya arenaria* and *Macoma balthica* in Maine, USA. *Marine Biology*, **69**(2):187-193. <https://doi.org/10.1007/BF00396898>
- Flach E.C. 2003.** The separate and combined effects of epibenthic predation and presence of macro-infauna on the recruitment success of bivalves in shallow soft-bottom areas on the Swedish west coast. *Journal of Sea Research*, **49**(1): 59-67. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00199-5](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00199-5)
- Gagaev S.Y., Golikov A.N., Sirenko B.I. and Maximovich N.V. 1994.** Ecology and distribution of the mussel *Mytilus trossulus septentrionalis* (Clessin, 1889) in the Chaun inlet of the East Siberian Sea. In: Ecosystems, flora and fauna of Chaun inlet of the East Siberian Sea. Part I. *Exploration of fauna of the seas*. **44**(55): 254-258. [In Russian].
- Gerasimova A. and Maximovich N. 2013.** Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability. *Hydrobiologia*,

- 706(1): 119-137. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1415-3>
- Gerasimova A.V. 2021.** Spatial-temporal organization of marine bivalve beds (on the example of the White Sea). Doctor of Biological Sciences thesis. St. Petersburg State University, St. Petersburg, 572 p. [In Russian]
- Gerasimova A.V., Grigorieva A.S. and Maximovich N.V. 2018.** Mechanisms of the organization of beds of *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767) in the White Sea: long-term rotation or imaginary stationarity. Proceedings of XX scientific seminar: Readings in memory of K.M. Deryugin (1 December 2017, St. Petersburg). St. Petersburg: 35–57. [In Russian].
- Gerasimova A.V., Ivonina N.Y. and Maximovich N.V. 2014.** The length growth rate variability of *Mytilus edulis* L. (Mollusca, Bivalvia) in the waters of the Keret Archipelago (Kandalaksha Bay, the White Sea). *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3 Biologiya*, 4: 22–38. [In Russian].
- Gerasimova A.V., Maximovich N.V. and Filippova N.A. 2022.** Mortality and Survival in Marine Bivalve Beds under Undisturbed Environmental Conditions (in the White Sea). *Inland Water Biology*, 15(6): 875–890. <https://doi.org/10.1134/S1995082922060050>
- Gerasimova A.V., Maximovich N.V., Filippova N.A., Filippov A.A. and Malova D.S. 2021.** Bivalve *Mya arenaria* L. as a model object in demecology: dynamics of bed structure, mortality and growth in the Kandalaksha Bay of the White Sea. *Hydrobiologia*, 848(19): 4511–4533. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04658-y>
- Gerasimova A.V., Maximovich N.V., Kasatkina L.S. and Martynov F.M. 2006.** Features of macrozoobenthos spatial distribution in *Mya arenaria* L. intertidal communities in the White Sea. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta, Seriya 3 Biologiya*, 2: 33–41. [In Russian].
- Gerasimova O.V. 1988.** Feeding behavior of *Macoma balthica* (L.) and its dependence on some environmental factors. In: Biogeography, qualitative and quantitative distribution of benthos food supply of fish benthophages. Moscow: 149-153. [In Russian].
- Gilyarov A.M. 1990.** Population Ecology: teaching aid. MSU, Moscow, 191 p. [In Russian].
- Golikov A.N., Scarlato O.A., Galtsova V.V. and Men-shutkina T.V. 1985.** Ecosystems of the Chupa Inlet of the White Sea and their seasonal dynamics. *Exploration of the fauna of the seas*. 31(39): 5–83. [In Russian].
- Grigorieva A.S., Gerasimova A.V., Flyachinskaya L.P., Diamant A.A. and Maximovich N.V. 2017.** Reproductive ecology of bivalves *Arctica islandica* L. in the White Sea. Materials of XIII All-Russian Conference: Exploration, Sustainable Use and Protection of Natural Resources of the White Sea (17–20 October 2017, St. Petersburg). St. Petersburg: 50-53. [In Russian].
- Günther C.-P. 1991.** Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 76(1): 73-79. <https://doi.org/10.3354/meps076073>
- Günther C.-P. 1992.** Settlement and recruitment of *Mya arenaria* L. in the Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 159(2): 203–215. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(92\)90037-B](https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90037-B)
- Hadfield M.G. 1986.** Settlement and recruitment of marine invertebrates: a perspective and some proposals. *Bulletin of Marine Science*, 39: 418-425.
- Honkoop P.J.C., van der Meer J., Beukema J.J. and Kwast D. 1998.** Does temperature-influenced egg production predict the recruitment in the bivalve *Macoma balthica*? *Marine Ecology Progress Series*, 164: 229–235. <https://doi.org/10.3354/meps164229>
- Hunt H., Archie McLean D. and Mullineaux L. 2003.** Post-settlement alteration of spatial patterns of soft shell clam *Mya arenaria* recruits. *Estuaries and Coasts*, 26(1): 72-81. <https://doi.org/10.1007/BF02691695>
- Hunt H.L. and Scheibling R.E. 1997.** Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 155: 269-301. <https://doi.org/10.3354/meps155269>
- Kaufman Z.S. 1977.** Peculiarities of sex cycles in the White Sea invertebrates. Nauka, Leningrad, 265 p. [In Russian].
- Kilada R.W., Campana S.E. and Roddick D. 2007.** Validated age, growth, and mortality estimates of the ocean quahog (*Arctica islandica*) in the western Atlantic. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 64(1): 31-38. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsl001>
- Kühl H. 1951.** Über die siedlungsweise von *Mya arenaria*. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 25: 358–391.
- Kuznetsov V.V. 1960.** The White Sea and biological features of its flora and fauna. Leningrad, 322 p. [In Russian].
- LeBlanc S. and Miron G. 2006.** Benthopelagic distribution of early stages of softshell clams (*Mya arenaria*) in tidally contrasted regimes. *Canadian Journal of Zoology*, 84(3): 459-472. <https://doi.org/10.1139/z06-012>
- Lewis C.V.W., Weinberg J.R. and Davis C.S. 2001.** Population structure and recruitment of the bivalve *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767) on Georges Bank from 1980-1999. *Journal of Shellfish Research*, 20(3): 1135–1144.
- Lisitsyna K.N. and Gerasimova A.V. 2019.** Growth and distribution of bivalve molluscs *Macoma calcarata* (Gmelin) in the Kara Sea. Proceedings of the VII International conference “Marine Research and Education” (19-22 November 2018, Moscow). Vol. III. OOO “PoliPRESS”, Tver: 18–21. [In Russian].
- Lukanin V.V. 1990.** Seasonal and long-term changes in the size structure of mussel populations in the White Sea. In: Species in the areal: biology, ecology and pro-

- ductivity of aquatic invertebrates. Minsk: 189–193. [In Russian].
- Maximovich N.V. 1985.** Peculiarities of ecology and reproductive cycle of *Macoma balthica* L. in the Chupa Inlet. *Exploration of fauna of the seas*, **31**(39): 230–243. [In Russian].
- Maximovich N.V. 1985.** The reproductive cycle of *Mytilus edulis* L. in the Chupa Inlet. In: Investigation of White Sea mussels. Leningrad: 22–35. [In Russian].
- Maximovich N.V. 1989.** Statistical comparison of growth curves. *Vestnik Leningradskogo universiteta Seriya 3 Biologiya*, **4**(24): 18–25. [In Russian].
- Maximovich N.V. 2003.** About the concept of the bed notion in the marine benthos ecology. Proceedings of V scientific seminar: Readings in memory of K.M. Deryugin (December 2003, St. Petersburg, Russia). St. Petersburg: 23–44. [In Russian].
- Maximovich N.V. and Lysenko V.I. 1986.** Growth and production of the bivalve *Macoma incongrua* in *Zostera* beds in the Knight Bay, Sea of Japan. *Biologiya Morya*, **1**: 25–30. [In Russian].
- Maximovich N.V., Minichev Y.S., Kulakovskii E.E., Sukhotin A.A. and Chemodanov A.V. 1993.** Dynamics of structural and functional characteristics of the White Sea mussel beds in the suspended aquaculture. *Proceedings of Zoological Institute of Russian Academy of Sciences*, **253**: 61–82. [In Russian].
- Maximovich N.V. and Shilin M.B. 2012.** Spatial-temporal distribution of Bivalve planktonic larvae in the semi-isolated waters (for example, Chupa Inlet of the White Sea). *Biosphera*, **4** (3): 293–306. [In Russian].
- Mokievsky V.O. (Ed.). 2020.** Species-biological indicators of the state of Arctic marine ecosystems Russian Arctic Sea Atlases. Research Foundation, Moscow, 383 p. [In Russian].
- Möller P. 1986.** Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal areas. *Marine Ecology Progress Series*, **30**: 33–47. <https://doi.org/10.3354/meps030033>
- Möller P. and Rosenberg K. 1983.** Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine waters, Western Sweden. *Ophelia*, **22**(1): 33–35. <https://doi.org/10.1080/00785326.1983.10427223>
- Naumov A.D. 2006.** Bivalve molluscs of the White Sea. Experience of ecological and faunistic analysis. Zoological Institute of RAS, St. Petersburg, 367 p. [In Russian].
- Olafsson E.B. 1989.** Contrasting influences of suspension-feeding and deposit-feeding populations of *Macoma balthica* on infaunal recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, **55**(2): 171–179. <https://doi.org/10.3354/meps055171>
- Petersen G.H. 1978.** Life cycles and population dynamics of marine benthic bivalves from the Disko Bugt area of West Greenland. *Ophelia*, **17**(1): 95–120. <https://doi.org/10.1080/00785326.1978.10425475>
- Porri F., Jordaán T. and McQuaid C.D. 2008.** Does cannibalism of larvae by adults affect settlement and connectivity of mussel populations? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **79**(4): 687–693. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.06.010>
- Segerstrale S.G. 1960.** Investigation on baltic populations of the bivalve *Macoma balthica* (L.). Part. 1. Introduction. Studies on recruitment and its relation to depth in Finnish castal waters during the period 1922–1959. Age and Growth. *Societas Scientiarum Fennicae Commentationes Biologicae*, **23**(2): 1–72 p.
- Selin N.I. 1995.** Spatial and temporal changes in population structure and growth of the bivalve *Mercenaria stimpsoni* in the Sea of Japan. *Biologiya Morya*, **21** (1): 51–58. [In Russian].
- Semenova N.L. 1980.** Peculiarities of reproduction of the White Sea *Macoma balthica* L. (Mollusca, Lamelli-branchiata), allowing it to live in a seasonal biotope. *Proceedings of the White Sea Biological Station of Moscow State University*, **5**: 115–123. [In Russian].
- Solyankov K., Spiridonov V. and Naumov A. 2011.** Biomass, commonly occurring and dominant species of macrobenthos in Onega Bay (White Sea, Russia): data from three different decades. *Marine Ecology*, **32**(1): 36–48. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00438.x>
- Strasser M., Dekker R., Essink K., Günther C.-P., Jaklin S., Kroncke I., Madsen P.B., Michaelis H. and Vedel G. 2003.** How predictable is high bivalve recruitment in the Wadden Sea after a severe winter? *Journal of Sea Research*, **49**(1): 47–57. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00198-3](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00198-3)
- Strasser M., Reinwald T. and Reise K. 2001.** Differential effects of the severe winter of 1995/96 on the intertidal bivalves *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria* in the Northern Wadden Sea. *Helgolander Marine Research*, **55**(3): 190–197. <https://doi.org/10.1007/s101520100079>
- Sukhotin A.A. 1992.** Respiration and energetics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea. *Aquaculture*, **101**(1-2): 41–57. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(92\)90231-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(92)90231-9)
- Vuorinen I., Antsulevich A.E. and Maximovich N.V. 2002.** Spatial distribution and growth of the common mussel *Mytilus edulis* L. in the Archipelago Of Sw-Finland, Northern Baltic Sea. *Boreal Environment Research*, **7**(1): 41–52.
- Woodin S.A. 1976.** Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. *Journal of Marine Research*, **34**(1): 25–41.