

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/305278842>

# О закономерностях организации поселений массовых видов двустворчатых моллюсков Белого моря

Article · January 2009

CITATION

1

READS

54

2 authors:



Alexandra V. Gerasimova

Saint Petersburg State University

24 PUBLICATIONS 84 CITATIONS

SEE PROFILE



Nikolay V. Maximovich

Saint Petersburg State University

35 PUBLICATIONS 260 CITATIONS

SEE PROFILE

## ДЕМЭКОЛОГИЯ

УДК 591.1:591.16(268.46)

*А. В. Герасимова, Н. В. Максимович*

### О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ОРГАНИЗАЦИИ ПОСЕЛЕНИЙ МАССОВЫХ ВИДОВ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ БЕЛОГО МОРЯ

Известно, что популяции организмов морского бентоса часто занимают относительно большие пространства и не могут быть объектами прямых наблюдений. Как характерную биосистему внутрипопуляционной организации форм морского бентоса можно рассматривать поселения — относительно плотные скопления особей вида, формирующиеся в типичных для него местообитаниях [17]. Именно они оказываются предпочтительными объектами экологических исследований. Выделение закономерных черт в организации поселений широко распространенных видов — важный момент в практике проведения популяционного мониторинга. Такие исследования массовых видов двустворчатых моллюсков проводятся на беломорском стационаре кафедры ихтиологии и гидробиологии с 1975 г., т. е. с самого начала организации МБС СПбГУ. Предметом настоящего обзора можно назвать выявление основных механизмов формирования гетерогенности поселений массовых видов двустворчатых моллюсков Белого моря.

Объект наших исследований — поселение — одновидовое скопление моллюсков в характерном местообитании с показателями обилия, допускающими проведение надежного учета особей выборочным методом [17]. Подробная характеристика всех использованных в данной работе материалов, методов их обработки и анализа приведена в ранних публикациях авторов. Здесь мы ограничимся описанием только принципиальных позиций методической базы осуществляемого мониторинга.

Показатели возрастной и размерной структуры поселений определены по результатам разовых выборок более чем с 300 поселений 20 видов двустворчатых моллюсков (табл. 1). Помимо собственных сборов, проведенных в акваториях Керетского архипелага и губы Чупа, учтены также материалы экспедиций Зоологического института РАН: в губу Чупа (1967–1968), в Онежский залив (1983) и в акваторию Соностровского архипелага (1985). Пользуемся случаем выразить благодарность проф. А. Н. Голикову за предоставление материалов экспедиции и всем сотрудникам лаборатории морских исследований ЗИН РАН, принимавшим участие в сборе и первичной обработке материалов. Мы благодарны проф. В. Я. Бергеру и команде судна ББС ЗИН РАН «Картеш» за проведение глубоководных дночерпательных сборов в губе Чупа в 1987 г. С признательностью вспоминаем также всех сотрудников и студентов кафедры ихтиологии и гидробиологии, чей труд способствовал выполнению задач нашего мониторинга. В данной работе учтены только результаты летних сборов: выборочные площадки

© А. В. Герасимова, Н. В. Максимович, 2009

(от 0,025 до 1 м<sup>2</sup>), дночерпатель Петерсена (0,025 м<sup>2</sup>), зубчатый водолазный дночерпатель (0,2 м<sup>2</sup>) и драга. Объем разовых выборок колебался от 3 (водолазные и судовые дночерпательные сборы) до 5–40 проб (литораль, верхняя сублитораль). Количественные показатели по дражным сборам рассчитаны с учетом представленности в них и в дночерпательных выборках массовых организмов. Всех моллюсков в пробах взвешивали с точностью до 0,01 г, просчитывали и измеряли с точностью до 0,1 мм. Возраст моллюсков определяли по внешней морфологии раковины, по меткам сезонной периодичности роста особей [18, 53], а для таких видов, как *M. edulis* и *M. balthica* также экспериментально [22, 28]. Возрастную структуру поселений модельно описывали как совокупность разновозрастных когорт, каждую из которых характеризовали численностью и средним размером особей.

Таблица 1

**Объекты и основная характеристика полученных материалов**

Организмы	Годы наблюдений	Число поселений
<i>Nuculana pernula</i> (Muller)	1981–1982	17
<i>N. minuta</i> (Muller)	1981–1982	3
<i>Yoldia amygdalea hyperborea</i> Torell	1989–1999	1
<i>Portlandia arctica</i> (Gray)	1981–1993	4
<i>Mytilus edulis</i> L.	1975–1999	~100
<i>Musculus niger</i> (Gray)	1976–1994	8
<i>M. discors</i> (L.)	1967–1968	18
<i>M. laevigatus</i> (Gray)	1967–1968	12
<i>Heteranomia squamula</i> (L.)	1967–1968	7
<i>H. aculeata</i> (Muller)	1967–1968	2
<i>Tridonta borealis</i> (Schumacher)	1967–1968 1976–1987	12 10
<i>Elliptica elliptica</i> (Brown)	1967–1968 1976–1987	6 16
<i>Nicania montagui</i> (Dillwyn)	1967–1968 1976–1987	4 7
<i>Hiatella arctica</i> (L.)	1967–1968 1986–2001	7 5
<i>Ciliatocardium ciliatum</i> (Fabricius)	1979–1999	10
<i>Serripes groenlandicus</i> (Bruguere)	1979–1999	2
<i>Macoma balthica</i> L.	1967–1968 1976–1999	10 12
<i>M. calcarea</i> (Gmelin)	1989–1999	26
<i>Mya arenaria</i> L.	1967–1968 1976–2000	5 25
<i>Arctica islandica</i> L.	1979–1999	8

Характер линейного роста моллюсков в поселениях описан по групповым возрастным рядам, построенным с учетом особей разного возраста ретроспективно, как последовательный ряд средних оценок длины их раковины к моменту зимней остановки роста. В качестве модели линейного роста использовано уравнение Бергаланфи:

$$L_t = L_{\infty}(1 - \exp^{-k(t-t_0)}),$$

где  $L_t$  — длина раковины особей возраста  $t$ , мм;  $L_{\infty}$ ,  $k$  и  $t_0$  — коэффициенты. Сравнение возрастных рядов осуществлено в ходе анализа остаточных вариантов относительно кривых роста по  $F$ -критерию [15].





























Динамика численности в поселениях моллюсков является отражением в основном двух процессов: пополнения молодью и смертности в возрастных группах. При ее анализе было принято, что иммиграция и миграция особей наиболее вероятна только в первый сезон роста моллюсков. Формирование генерации у видов как с прямым развитием, так и пелагической стадией в онтогенезе полагали завершенной только на второй год жизни. Далее в ней возможна только убыль особей. Снижение численности генераций с возрастом составляющих ее особей (смертность) рассчитывали по межгодовым изменениям плотности особей в генерациях. Как показатель убыли численности генераций использован коэффициент смертности  $\mu = \ln(N_1) - \ln(N_2)(\text{год}^{-1})$ :  $N_1$  и  $N_2$  — численности особей генерации, разнесенные на год [21].

### **Вариация демэкологических показателей изученных видов в местообитаниях**

В выделении значимых эффектов неоднородности изученных поселений логично остановиться на таких показателях как: биомасса, плотность поселения, размерная структура, возрастная структура и важных для изучения механизмов ее формирования — режима пополнения поселений молодью, скорости роста и динамики численности особей в возрастных группах.

**Показатели обилия.** Известно, что многие явления неоднородности в распределении организмов морского макрозообентоса могут быть объяснены различиями свойств их местообитаний. Как проявление вертикальной зональности в распределении организмов морского бентоса явным образом прослеживается связь с глубиной [10]. В частности, это отражается в поясном распределении характерных сообществ морского бентоса. Поэтому анализ вариации структуры поселений двустворчатых моллюсков логично начать с оценки неоднородности распределения величин обилия моллюсков по глубине и в пределах одной глубинной зоны.

Из материалов, полученных нами в разные годы и в различных акваториях (рис. 1), явным образом следует значительность разнообразия величин обилия двустворчатых моллюсков в поселениях на разных глубинах. На верхнем графике (рис. 1, *А*) видно, что характерной чертой вариации плотности поселения и биомассы изученных видов является практически порядковое превышение максимальных значений относительно средних для каждого вида показателей. Общий вид этой закономерности передает нижний график (рис. 1, *Б*). На фоне куполообразного распределения средних показателей обилия интересен характер размаха вариации в каждой из выделенных градаций глубины. Само по себе куполообразное распределение плотности поселений и биомассы моллюсков по глубине вполне характерно для организации морского бентоса в прибрежной зоне [9, 10, 12]. Однако, поскольку в прибрежной зоне именно с глубиной происходят наиболее радикальные изменения условий обитания гидробионтов, логично ожидать, что вариация величин биомассы и плотности особей в поселениях одной акватории и одной глубинной зоны окажется менее заметной, чем их изменения по глубине. В связи с этим следует обратить внимание на большую вариацию величин обилия моллюсков в местообитаниях одной глубинной зоны (рис. 1, *Б*) — отражение факта также известного, очевидного по результатам

Организмы	n	N, экз./м <sup>2</sup>		B, г/м <sup>2</sup>	
		 N <sub>ср.</sub> 100%	 N <sub>max</sub>	 B <sub>ср.</sub> 100%	 B <sub>max</sub>
<i>N. pernula</i>	17	21		6	
<i>P. arctica</i>	3	100		20	
<i>M. edulis</i>	115	1480		356	
<i>M. discors</i>	18	33		20	
<i>M. laevigatus</i>	12	150		45	
<i>H. squamula</i>	7	20		2	
<i>T. borealis</i>	18	30		30	
<i>E. elliptica</i>	16	36		9	
<i>N. montagui</i>	11	15		5	
<i>H. arctica</i>	12	18		10	
<i>C. ciliatum</i>	8	23		5	
<i>M. balthicaa</i>	24	88		24	

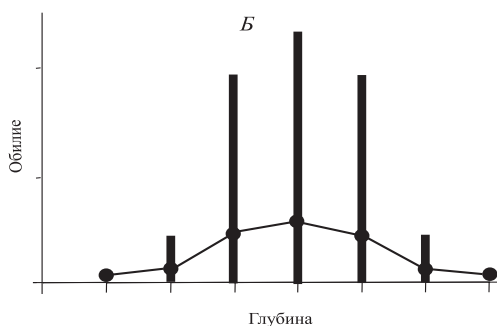


Рис. 1. Характер вариации величин обилия поселений двустворчатых моллюсков

A — превышение максимальных показателей плотности поселений ( $N$ ) и биомассы ( $B$ ) относительно средних величин ( $N_{ср.}$  и  $B_{ср.}$  соответственно);  $n$  — число изученных поселений; черные прямоугольники над значками  $N_{ср.}$  и  $B_{ср.}$  символизируют значения средних величин, приведенных ниже. Они приняты за 100 %. Прямоугольники напротив видовых названий отмечают примерный размах превышения максимальных величин обилия моллюсков относительно средних показателей плотности поселения и биомассы соответственно. B — схема распределения условно обобщенного показателя обилия моллюсков в поселениях по условному градиенту глубины.

многих специальных исследований распределения морских *Bivalvia* в градиентах ключевых переменных среды [9, 12, 38]. В данном случае примечательна асимметричность такой вариации. Исходя из типологической концепции в распределении морского бентоса следует принять, что наибольших величин обилия поселения моллюсков достигают в оптимальных для вида условиях. Значит, на рис. 1, B соответствующие диапазоны глубин ограничивают положение типичных (благоприятных) для изученных видов местообитаний, и именно для таких местообитаний характерен наибольший размах величин плотности и биомассы моллюсков. Причем размахи выше в сторону увеличения (относительно средних)

характеристик обилия, и превышение достигает порядковых значений. Эта часть вариации величин обилия наиболее интересна, поскольку она описывает показатели, характерные как раз для поселений в типичных местообитаниях.

Таким образом, в предпочитаемой глубинной зоне двустворчатые моллюски формируют очень разные по плотности поселений и биомассе биосистемы. В разнообразии причин, которые определяют эту сторону гетерогенности поселений долгоживущих видов моллюсков, логично выделить специфику межгодовой динамики численности и роста особей в возрастных группах, формирующих особенности возрастного состава каждого поселения. Поэтому для раскрытия источников отмеченной неоднородности поселений важно оценить существование их различий по показателям возрастной структуры (численность и средний размер особей в возрастных группах).

**Возрастная структура поселений.** Наряду с плотностью и биомассой в разных местообитаниях, существенным образом меняются как размерная структура, так и возрастная структура поселений моллюсков [4, 8, 13, 14, 20].

Поскольку определение возраста моллюсков и надежность количественного учета особей каждого возраста оказываются ключевыми моментами в описании возрастной структуры поселений, анализ возрастного состава проведен нами только на примере поселений массовых видов с хорошо заметными ростовыми кольцами: *M. edulis*, *M. trochus*, *M. niger*, *H. arctica*, *M. arenaria*, *M. baltica*, *M. calcarea*, *Y. hyperborea*, *P. arctica*, *A. islandica*, *C. ciliatum*, *S. groenlandicus*. В ходе мониторинга для литоральных видов были получены ряды, соизмеримые по длине с длительностью жизненных циклов моллюсков: от 7–8 лет у *M. balthica* до 10–17 лет у *M. edulis* и *M. arenaria*. Наблюдения в сублиторали охватывают более краткие промежутки времени (4–6 лет для большинства видов, 13 лет для *A. islandica*), однако составляющие не менее половины максимального отмеченного возраста: от 8 лет (*P. arctica*) до 17 лет (*A. islandica*) (табл. 2.). Оказалось, что в динамике развития поселений каждого из видов их возрастной состав нестабилен. Как общие черты такой нестабильности можно выделить следующее [17]:

1. Ряд одновременно представленных в поселении генераций редко оказывается полным. Последнюю ситуацию следует рассматривать как исключение, даже у таких форм как мидии.

2. Число одновременно отсутствующих возрастов у разных видов в различных местообитаниях в разные годы наблюдений оказалось на удивление велико: от 1 до 16 генераций. При этом в большинстве случаев из возрастного ряда обычно выпадает более половины генераций.

Итак, при одномоментном анализе возрастного состава поселений одного вида в различных местообитаниях явным образом проявляются не только резкие различия в представленности в поселениях особей разного возраста, но и выпадение из возрастного ряда многих возрастных групп. Это характеризует резкую индивидуальность черт в динамике возрастной структуры изученных поселений.

Гетерогенность возрастной структуры поселений проявляется так же и как заметная неравномерность представленности в них моллюсков разного возраста. При этом относительно молодые особи часто характеризуются крайне низкой численностью по сравнению со старшими по возрасту [4, 9, 19, 20]. На примере изученных видов это приводит к следующим особенностям в динамике возрастной структуры поселений. В местообитаниях на протяжении нескольких лет доминируют особи 1–3 возрастных групп (*M. edulis*, *S. groenlandicus*, *Y. a. hyperborea*, *M. calcarea*, *M. balthica*, *M. arenaria*),

Таблица 2

**Показатели возрастной структуры типичных поселений двустворчатых моллюсков  
в акваториях Керетского Архипелага**

Организмы	Показатели возрастной структуры					
	$n$	$L_{\max}$	$T_{\max}$	$T_1$	$T_2$	$T_n$
<i>Y. a. hyperborea</i>	4	34	8+	6–8	1–3	–
<i>P. arctica</i>	5	16	6+	6–7	1	2
<i>M. edulis</i>	4	56	12+	8–12	1–2	1
<i>M. niger</i>	4	37	10+	8–10	1–2	2
<i>S. groenlandicus</i>	5	46	9+	4–6	1–6	–
<i>M. balthica</i>	36	14–19	6+...8+	3–7	1–5	10
<i>M. calcarea</i>	16	28,5	7+	2–8	1–5	8
<i>M. arenaria</i>	31	49–79	17+	1–13	3–10	–
<i>A. islandica</i>	8	40–53	13+	10–11	1–6	3

Примечание.  $n$  — количество наблюдений;  $L_{\max}$  — средняя длина раковины моллюсков наибольшего возраста (для сильно различающихся по этому показателю поселений указан диапазон величин);  $T_{\max}$  — наибольший отмеченный возраст;  $T_1$  — число одновременно представленных в поселении генераций;  $T_2$  — число одновременно отсутствующих в поселении генераций;  $T_n$  — число поселений с полным возрастным рядом.

а появление в поселениях значительного количества сеголеток часто сочетается с элиминацией особей прежде доминирующих генераций (*M. edulis*, *M. arenaria*, *S. grøenlandicus*, *Y. a. hyperborea*, *A. islandica*). Наименее выражена межгодовая вариация показателей структуры в поселениях *M. balthica*, *P. arctica* и *M. niger*. Однако только в поселениях первых двух видов сеголетки по плотности всегда преобладают над численностью остальных генераций, а в поселении *M. niger* в каждый момент наблюдений отдельные генерации практически выровнены по численности. Относительно низкая вариация показателей размерной структуры оказалась характерной и для поселений видов с постоянно низкой представленностью сеголеток (*A. islandica* и *M. calcarea*) [3, 20].

Явление неоднородности структуры поселений организмов морского бентоса хорошо известно. Это связывают с разными причинами, но главным образом: с режимом пополнения молодью [54, 57], межвидовой [44, 47, 65] и внутривидовой [37, 52, 53, 60] конкуренцией. Возникающие в результате колебания в уровне ежегодного пополнения молодью могут приводить к выраженной периодичности в изменении структуры поселений гидробионтов [34, 49]. Для бентосных беспозвоночных описаны 6–7-летние и 10–11-летние циклы развития поселений [34, 50, 62]. В отмеченных нами случаях относительно низкой численности и тем более отсутствия в поселениях отдельных возрастных групп есть очевидные эффекты значительных межгодовых колебаний плотности сеголеток. По нашим данным, продолжительность перерывов (или периодов с низким уровнем пополнения молодью) составила: 2–3 года в поселении *M. calcarea*, 3–4 года в поселениях *M. edulis* и *M. calcarea*, 4–5 лет в поселениях *Y. hyperborea*, *M. balthica* и *S. grøenlandicus* [4, 19, 20, 58] (табл. 2). В связи с этим интересен факт полного разрушения в 2007 г. структуры поселения *A. islandica*, отличавшегося до этого на протяжении 20 лет удивительным постоянством структуры [3]. В целом наименьшую стабильность структуры поселений демонстрируют литоральные виды. Крайний вариант динамики возрастной структуры характерен для поселений *M. arenaria*, состоящего практически только из особей генерации 1986 г. на протяжении 17 лет [53].



В связи с этим важно подчеркнуть, что личинки литоральных видов (*M. edulis*, *M. arenaria* и *M. balthica*) были отмечены в планктоне в значительном количестве во все годы наблюдений [29]. В динамике численности поселений этих видов как надежное свидетельство успешного пополнения молодью следует воспринимать плотность поселения ювенилов — особей генерации прошлого репродуктивного сезона. Именно они наиболее адекватно отражают режим собственно пополнения поселений, поскольку наибольшая (иногда тотальная) смертность ювенилов происходит именно в первую зиму [4, 19, 20]. Следовательно, в Белом море важным обстоятельством в успешном формировании молодой генерации литоральных видов двусторчатых моллюсков является гидрологический режим зимы. В частности, речь может идти о ледовом режиме, играющем важную роль в жизни литоральных Bivalvia [56].

Отмеченные случаи относительно высокой стабильности размерной структуры поселений в течение ряда лет могут быть определены как итог ежегодного пополнения молодью (*M. balthica*, *P. arctica* и *M. niger*). В поселениях *A. islandica* и *M. calcarea* также можно предположить их пополнение ювенилами из «детских садов», т. е. местообитаний молоди, соседствующих с местообитаниями взрослых моллюсков. Однако специальные сборы, проведенные вокруг контрольных местообитаний взрослых моллюсков, не привели к ожидаемым находкам большого числа ювенилов. Как предположение о причинах выявленной при этом устойчивости во времени показателей размерной структуры в динамике некоторых поселений *A. islandica*, *M. balthica* и *M. calcarea* [3, 4, 22] можно выделить фиксацию размерных показателей модальной группы особей нескольких старших возрастов. При низкой скорости роста и смертности таких особей в течение ряда лет незначительные эффекты смещения модального размера особей были обнаружены только при достижении 5%-ной точности учета моллюсков при пробоотборе. Интересно, что *M. balthica* и *M. calcarea* в разных демотопах образуют поселения с разным характером пополнения молодью [20]. В связи с этим также можно отметить, что и *M. edulis* в Белом море способны образовывать поселения разных типов: от относительно стабильных литоральных банок до сублиторальных поселений со сложным циклическим развитием [13, 58].

Таким образом, проявления цикличности в развитии поселений не строго видоспецифичны, и именно различия возрастного состава следует рассматривать как одно из неизбежных (точнее исходных) условий формирования их гетерогенности по показателям размерной структуры и величинам обилия. Априори можно выделить два обстоятельства, определяющих динамику возрастной структуры изученных поселений, — скорость элиминации и роста особей в возрастных группах.

**Скорость элиминации.** Важным обстоятельством, определяющим структуру поселений изученных видов, является смертность моллюсков в возрастных группах. Прямых наблюдений эффектов элиминации моллюсков в поселениях очень немного, а для большинства изученных видов и представителей класса Bivalvia вообще даже косвенные сведения о характеристиках данного процесса практически отсутствуют. Характер наших материалов позволяет провести сравнительный анализ выживаемости моллюсков в возрастных группах при сопоставлении разнесенных на год показателей численности.

Общий размах вариации величин коэффициента смертности в отдельных генерациях моллюсков составил 0, 11–1, 99 год<sup>-1</sup> (табл. 3). Виды с пелагической стадией в онтогенезе и без таковой не имеют заметных различий по показателю смертности особей в возрастных группах. Как примечательную черту полученных данных интересно отметить существенность различий величин коэффициента смертности в генерациях *M. arenaria*, *M. calcarea* и *M. balthica*, относящихся к разным поселениям каждого из видов.



**Характеристика вариации скорости элиминации моллюсков  
в контрольных поселениях губы Чупа**

Организмы	<i>H</i>	<i>n</i>	$\Delta\mu$	$\mu$	<i>m</i>
<i>M. balthica</i>	СГЛ	10	0,22–1,67	0,77	0,16
	НГЛ	8	0,19–1,95	0,76	0,17
	СГЛ	9	0,25–1,99	0,83	0,16
	НГЛ	4	0,11–0,92	0,88	0,11
	ВС	6	0,39–1,18	1,44	0,13
<i>M. arenaria</i>	НГЛ	13	0,01–0,90	0,40	0,13
	СГЛ	7	0,004–0,90	0,54	0,13
<i>M. edulis</i>	НГЛ	16	0,24–1,48	0,59	0,11
<i>A. islandica</i>	10–15	9	0,01–1,68	0,77	0,11
<i>S. gröenlandicus</i>	3–5	6	0,03–1,57	0,58	0,10
<i>M. niger</i>	5–9	9	0,24–1,55	0,62	0,18
<i>M. calcarea</i>	8–10	8	0,06–1,06	0,67	0,14
	10–15	8	0,13–1,39	0,58	0,08
	40	3	0,13–1,75	0,84	0,20
<i>Y. a. hyperborea</i>	40	7	0,33–1,70	0,52	0,08
<i>P. arctica</i>	15–20	5	0,06–1,10	0,83	0,11

Примечание. *H* — глубина (м) (НГЛ — нижняя и СГЛ — средняя литораль, ВС — верхняя сублитораль);  $\mu$  — среднее значение коэффициента смертности; *m* — ошибка средней; *n* — число измерений;  $\Delta\mu$  — размах колебаний  $\mu$ .

Наиболее общими для поселений двустворчатых моллюсков следует признать представления, согласно которым наибольшей скоростью элиминации отличаются ювенильные стадии развития, а с увеличением возраста моллюсков выживаемость особей растет. Это явление характерно для многих изученных нами видов и описано как в поселениях *M. arenaria* в прибрежных водах Северной Америки [45] и в бухте штата Мэн [47], так и в поселениях *M. edulis* в условиях подвешного выращивания на Белом море [25]. В поселении мидий у берегов Англии максимальные потери в численности (68 %) отмечены также после первой зимы, причем уровень элиминации сильно варьирует по годам в зависимости от плотности поселений [59]. У всех исследованных нами видов вариацию величин коэффициента смертности можно уверенно связать с возрастом (размером) особей и с меньшим весом, а также с показателями обилия [21]. Как общую тенденцию можно отметить положительное влияние на величину коэффициента смертности среднего размера (возраста) особей генерации начиная с возраста 1–2 года (рис. 2). На рис. 2 мы попытались выявить среднюю для всех изученных видов тенденцию в изменении скорости элиминации с возрастом. При получении средних величин пришлось отбросить относительно мало надежные данные. Речь идет о коэффициентах смертности на первом году жизни моллюсков и в конце онтогенеза, когда изменения численности особей в генерациях оказываются сопоставимыми с ошибками их учета. Виды на графике представлены разными отрезками онтогенеза, в зависимости от продолжительности их жизни

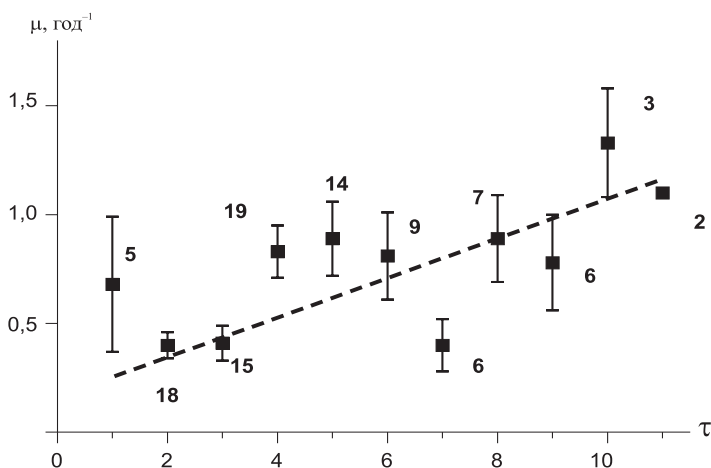


Рис. 2. Характер вариации коэффициентов элиминации моллюсков в возрастных группах по мере увеличения возраста в среднем для генераций всех видов

Цифры над точками указывают число определений коэффициентов смертности; вертикальные линии ограничивают размах ошибок средних; пунктирная линия отмечает примерный тренд средних величин коэффициента смертности. Остальные пояснения в тексте. По оси ординат — коэффициент смертности ( $\mu$ , год<sup>-1</sup>); по оси абсцисс — возраст (порядковый номер возрастной группы).

и наших возможностей корректно учитывать численность особей старших генераций. Следовательно, точки на графике характеризуют одновременно несколько видов. Можно сказать, что в интервале от четырех до девяти лет средняя скорость смертности изученных видов практически не меняется. С другой стороны, в целом на графике можно выделить слабую тенденцию увеличения скорости элиминации к поздним этапам жизни моллюсков. Такое явление описано в популяциях *M. edulis* у берегов Канады [48], *M. balthica* в северной части Балтийского моря [51] и Гудзоновом заливе [51], *M. arenaria* в Белом море [21, 58]. Его причины определены как эффект хищничества (популяция *M. balthica* [51]) и рост смертности по старости, обусловленный физиологическими причинами [64]. В контексте данной работы важно подчеркнуть высокую вариабельность годовой величины коэффициента смертности моллюсков, что подтверждено многими исследователями [48, 51, 55]. При этом также показано, что во многих поселениях межгодовая убыль особей наиболее сильно варьирует именно с возрастом моллюсков [40, 45, 47, 51, 59]. Основным итог проведенного анализа состоит, очевидно, в следующем. Величина ежегодной убыли численности возрастной группы не может уверенно рассматриваться как постоянная величина на протяжении жизненного цикла изученных видов.

**Скорость роста.** Первое, что бросается в глаза при определении возрастного состава выборок, полученных из одного местообитания — значительная вариация длины раковины особей одного возраста. При этом на поздних этапах онтогенеза у изученных видов возраст одноразмерных особей может отличаться на 4 года. В результате в поселениях изученных видов могут быть выделены группы особей, достоверно различающиеся по средней скорости роста (табл. 4). Причем группируются особи из разных генераций, поскольку различия между индивидуальными возрастными рядами особей в пределах генерации оказываются больше, чем расстояния между взвешенными возрастными рядами генераций разных лет. Это характерно для поселений практически всех изученных

видов и особенно для литоральных моллюсков. При расширении этих исследований было определено, что вариация скорости роста моллюсков в поселении наиболее отчетливо проявляется у эврибионтных форм [2, 16, 27, 30, 39, 60]. В популяциях мидий *M. edulis* удалось описать интервалы градиентов условий среды, приводящие к статистически достоверным эффектам в вариации скорости линейного роста моллюсков в поселениях [16]. При этом степень различий по характеру роста особей внутри поселений оказывается выше, чем различия средне-групповых кривых роста разных поселений.

Таблица 4

**Показатели линейного роста двустворчатых моллюсков в контрольных поселениях губы Чупа**

Организмы	$H$	$L_{\max}$	$t_{\max}$	$n_1$
<i>M. balthica</i>	СГЛ	16,0	8	0
	НГЛ	15,0	7	0
	СГЛ	14,0	7	2
	НГЛ	16,7	8	4
	ВСЛ	19,0	6	2
<i>M. arenaria</i>	СГЛ	74,0	14	5
	НГЛ	79,1	17	3
	СГЛ	75,0	13	3
	НГЛ	49,0	7	0
<i>M. edulis</i>	НГЛ	56,0	10	2
<i>A. islandica</i>	10–15	47,0	14	2
<i>S. gröenlandicus</i>	3–5	46,0	10	0
<i>M. niger</i>	5–9	37,0	11	2
<i>M. calcareea</i>	8–10	28,5	8	–
	10–15	18,4	6	–
	40	18,0	7	0
<i>Y. amygdalea</i>	40	34,0	9	0
<i>P. arctica</i>	15–20	16,0	7	2

Примечание.  $L_{\max}$  — максимальная длина раковины моллюсков;  $t_{\max}$  — максимальный отмеченный возраст;  $n_1$  — число выделенных подгрупп по средней скорости роста особей трех–четырех старших возрастов. Остальные обозначения, как в табл. 3.

Можно выделить четыре основных источника формирования вариации групповых характеристик роста двустворчатых моллюсков в местообитаниях: фоновые характеристики гидрологического режима акватории [41, 43, 51, 67], межвидовые отношения в сообществе [26, 36, 63], свойства местообитания и показатели обилия самого поселения [33, 42, 61, 64] и индивидуальные ростовые потенции особей [1, 5, 31, 55]. Все вместе эти обстоятельства характеризуют своеобразие развития каждой особи в поселении. Однако если принять, что фоновые гидрологические характеристики условий роста и межвидовые конкурентные отношения в значительной степени одинаковы для всех моллюсков в данном местообитании, то причины широкой вариации скорости их роста в пределах поселения следует искать в индивидуальных свойствах каждого моноцена. Как же формируется положение особи в конкурентном пространстве демоцена? Как обстоятельства формирования

различий особей одной генерации по скорости роста следует иметь ввиду и эффекты компенсаторного роста [31], и неоднозначность начальных условий роста моллюсков разных генераций в связи с особенностями периода формирования спата [24, 30].

Действительно, большинство изученных видов (кроме *M. arenaria*, *M. niger*, *H. arctica*) относятся к вагильным формам или могут менять свое положение в пределах поселения (*M. edulis*). Здесь вполне уместно ожидать проявления компенсаторного роста. Эффекты компенсаторного роста изученных видов были отмечены на примере мидий *M. edulis* [28, 35, 66] и *E. elliptica* [30]. Однако, судя по характеру индивидуальных кривых роста, ни тугорослые, ни быстро растущие особи поселений в течение онтогенеза принципиально не меняют скорость роста [16, 20, 39]. Следовательно, если эффекты компенсаторного роста и имеют место в онтогенезе отдельных особей изученных нами естественных местообитаний, то во всяком случае они намного меньше размаха варьирования величин средней скорости роста особей в поселениях или теряются при усреднении, т. е. несут незначительный вклад в описание группового роста моллюсков.

С другой стороны, можно считать доказанным, что абсолютная величина годового прироста особи зависит от ее размера к концу первого сезона роста. Это было показано на примере *M. balthica* в заливе Сан-Франциско [46], *M. incongrua* в Японском море [24], *M. trossulus* Чаунской губы Восточно-Сибирского моря [20], *M. edulis* и *M. arenaria* Белого моря [7, 25, 30], а также в популяции мидий Финского залива [39]. Возможен следующий механизм формирования резкой дифференциации особей поселения по скорости роста. В силу растянутости периода размножения, пополнение поселений моллюсков молодью происходит в течение относительно длительного периода. Моллюски, занявшие субстраты раньше остальных, успевают достичь больших размеров до наступления зимы и, следовательно, отличаются в среднем более быстрым ростом в течение последующей жизни. Отмеченное явление, естественно, не единственный, но очевидно значимый источник увеличения трансгрессии размеров особей в возрастных группах с возрастом.

### **О формировании пространственной неоднородности поселений**

Очевидно, что существование в локальных местообитаниях одной глубинной зоны очень разных по плотности, биомассе и возрастной структуре поселений моллюсков самым непосредственным образом должно отражать разнообразие условий их обитания. В данном случае следует практически полностью исключить влияние таких условий их жизни, как температура и соленость. Все учтенные материалы на рис. 1 получены при отсутствии заметных термогалинных градиентов. При этом температурный режим Белого моря вполне благоприятен для размножения обитающих здесь бореальных и бореально-арктических морских беспозвоночных [11]. Именно к таким формам относится большая часть изученных нами видов. Таким образом, ключевые переменные среды, как например температура и соленость, не могут обусловить отмеченное существенное расхождение поселений одного вида по показателям структуры. В описанном разнообразии величин обилия в поселениях одной глубинной зоны, логично увидеть эффекты различий условий питания моллюсков: например, вследствие разнообразия режима гидродинамики в местообитаниях.

Итак, поселения изученных видов моллюсков, расположенных в оптимальной термогалинной зоне, оказались дифференцированы по показателям структуры. При этом естественные ритмы в их развитии происходят не на фоне глобальных для изученной акватории смещений гидрологического режима. Они, скорее, имеют специфический для каждого поселения характер, главной причиной формирования которого следует признать

режим пополнения поселений молодью. Уже только это обстоятельство должно привести к широкой вариации структуры поселений моллюсков в типичных демотопах. Кроме того, пространственную гетерогенность структуры поселений одной акватории формируют различия в них таких процессов, как смертность и рост особей. Величина смертности меняется в процессе развития генерации и может сильно зависеть от плотности поселения особей. В результате, в динамике численности поселений можно наблюдать флуктуации [19, 34, 49]. В вариации именно этих характеристик в наибольшей степени проявляются эффекты самоорганизации изученных поселений моллюсков. Градиентное поле условий, в котором реализуются главные механизмы самоорганизации поселений, формально можно выразить в виде схемы (рис. 3). Схема демонстрирует основные причины формирования широкой вариации показателей обилия и структуры поселений условного вида моллюсков. Рисунок 3 можно разъяснить следующим образом. Разнообразие поселений возникает на фоне топического разнообразия местообитаний и при очевидной индивидуальности черт развития самих поселений. В силу различия местообитаний ( $S$ ) при одновременной съемке всегда можно наблюдать очень разные по структуре поселения. Основные эффекты пространственной гетерогенности поселений в типичных местообитаниях складываются под модифицирующим влиянием среды, определяющей различия условий роста моллюсков, и также скорости элиминации особей в возрастных группах. В результате мы получаем условный ряд (от 1 до  $i$ ) разных по структуре поселений моллюсков. На рис. 3 этот ряд поселений отмечен сплошными овалами. Далее, по мере развития в каждом из поселений можно предвидеть изменения структуры. В динамике поселения главные эффекты межгодовых смещений структуры складываются в основном из отклика на стартовые показатели структуры и изменение скорости элиминации особей с возрастом. Серии таких

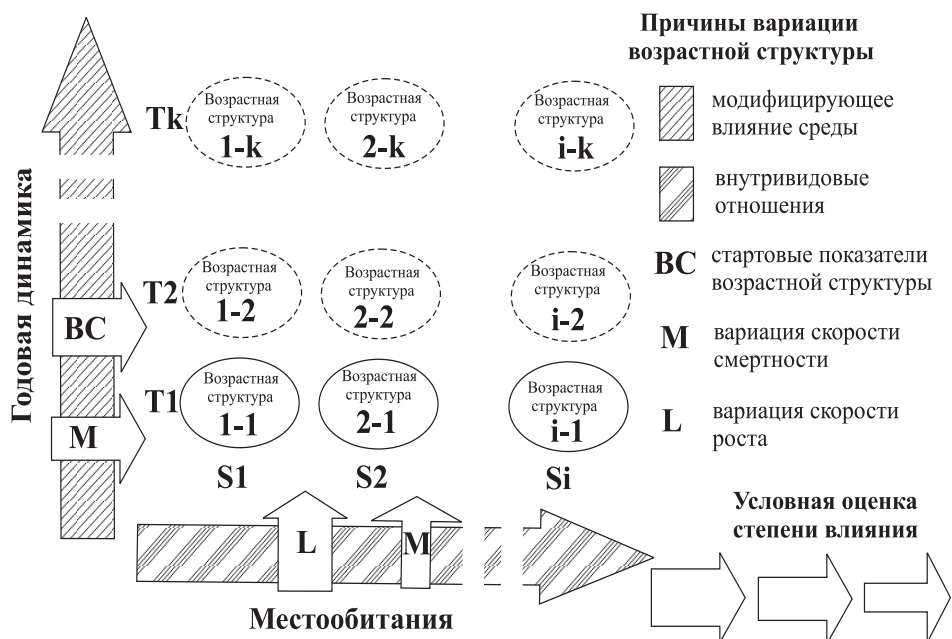


Рис. 3. Схема, демонстрирующая принципиальные условия формирования пространственно-временной гетерогенности возрастной структуры поселений моллюсков (пояснения в тексте)

состояний (от 2 до  $k$ ) обозначены на рис. 3 овалами из пунктирных линий. Полагаем, что главным условием формирования гетерогенности временных состояний каждого из поселений оказываются внутривидовые отношения, которые характеризуют такое свойство этих биосистем как самоорганизация.

В Белом море для описания динамики литоральных видов моллюсков сюда следует добавить еще одно трудно формализуемое, по нашим материалам, обстоятельство — выживание спата в первую зиму.

В годовой динамике поселений особо следует выделить большую роль начальных показателей возрастной структуры. Это явление сродни явлению гистерезиса в физике твердых тел. Известно [32], что гистерезис можно рассматривать как общее обстоятельство динамики многих биологических систем и объектов. Для описания развития таких биосистем очень трудно, а подчас и невозможно составить один общий алгоритм. Да, динамику многих из изученных нами поселений можно приближенно описать с учетом ритмичности их развития, но такой подход нельзя рекомендовать как надежный.

В связи с этим интересно рассмотреть понятие стационарной популяции как модели организации поселений двустворчатых моллюсков. Динамика генерации должна характеризоваться снижением численности особей с возрастом. Следовательно, в популяциях долгоживущих видов моллюсков в отсутствие межгодовых смещений, условий их роста и размножения, а также режима элиминации в возрастных группах, следует ожидать примерно равновесные плотности особей одного возраста в моменты наблюдений, разнесенные на год [6]. Это и есть модель стационарной популяции. Такая модель вполне пригодна для описания динамики популяции (как генетически замкнутой системы) в стабильных условиях. Но объекты популяционного мониторинга — поселения — отличаются значительной неоднородностью возрастной структуры. Эффекты флуктуаций численности и вариабельности скорости роста моллюсков в них настолько велики, что не позволяют рассматривать их как стационарные. Так, например при изучении продукционных свойств *M. balthica* в разных местообитаниях в течение одного года было определено, что размах колебаний величин  $P/V$  — коэффициента их поселений достигает порядковых различий — 0,0–4,5, что соответствует размаху вариации этого показателя в ареале вида [23]. Косвенным показателем стационарности поселения может служить такой характер возрастной структуры, при котором численность особей в возрастных группах последовательно убывает. Примерно такой результат был получен нами при единовременном анализе возрастной структуры разных видов моллюсков в различных акваториях, в том числе и в Белом море [4, 9, 20, 22, 39]. Однако в ходе долговременных наблюдений за структурой контрольных поселений беломорских видов эффекты стационарности их структуры, как правило, не подтверждались.

Таким образом, отмеченные черты разнообразия поселений двустворчатых моллюсков нельзя воспринимать только как простой эффект топической неоднородности местообитаний. Далеко не все разнообразие величин биомассы, плотности и возрастной структуры поселений может быть описано только по состоянию ключевых переменных среды. Следовательно, прогностическая оценка величин обилия таких относительно не-крупных биосистем бентоса как поселение ненадежна, если основывать ее только на бионической характеристике местообитаний.

## Литература

1. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л., 1981. 248 с.



2. Гагаев С. Ю., Голиков А. Н., Сиренко Б. И., Максимович Н. В. Экология и распределение мидии *Mytilus trossulus septentrionalis* Clessin, 1889 в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря // Исслед. фауны морей. Вып. 44 (55): Экосистемы, флора и фауны Чаунской губы Восточно-Сибирского моря. Ч. I. 1994. С. 254–264.
3. Герасимова А. В., Кузнецова Е. К., Максимович Н. В. О многолетней динамике структуры поселения *Arctica islandica* L. (Mollusca, Bivalvia) и особенностях пространственного распределения макробентоса в районе Керетского архипелага (Белое море) // Материалы науч. конф., посвященной 70-летию Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова (9–10 августа 2008 г.). М., 2008. С. 55–59.
4. Герасимова А. В., Максимович Н. В. Анализ долговременных изменений структурных характеристик в поселениях двустворчатых моллюсков (Белое море) // Вестн. С.-Петерб. ун-та. 2000. Сер. 3. Вып. 2. С. 24–27.
5. Голиков А. Н. Некоторые закономерности роста и изменчивости на примере моллюсков // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976а. С. 87–118.
6. Голиков А. Н. Продукционный процесс на разных структурных уровнях организации популяций // Океанология. 1976б. Т. 16. Вып. 6. С. 1096–1108.
7. Голиков А. Н., Максимович Н. В., Сиренко Б. И. Особенности распределения, роста и продукции *Mytilus edulis* L. в различных биотопах на примере поселений у Сонострова // Исслед. фауны морей. Т. 39 (47). Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. 1988. С. 97–108.
8. Голиков А. Н., Скарлато О. А. Некоторые экологические принципы ландшафтно-географического районирования шельфа // Биология моря. 1979. Т. 5. С. 3–16.
9. Голиков А. Н., Скарлато О. А., Максимович Н. В., Матвеева Т. А., Федяков В. В. Фауна и экология раковинных моллюсков губы Чупа Белого моря // Исслед. фауны морей. Т. 31(39). 1985. С. 185–229.
10. Зенкевич Л. А. Моря СССР, их фауна и флора. М., 1956. 422 с.
11. Кауфман З. С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных. Л., 1977. 265 с.
12. Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л., 1960. 322 с.
13. Луканин В. В., Ошурков В. В. Структура литоральных поселений мидий в Кандалакшском заливе Белого моря // Биология моря. 1981. № 5. С. 33–38.
14. Максимович Н. В. Биоэнергетические свойства поселений двустворчатых моллюсков в Онежском заливе Белого моря // Исслед. фауны морей. Т. 33(41). Экосистемы Онежского залива Белого моря. Л., 1985. С. 179–185.
15. Максимович Н. В. Статистическое сравнение кривых роста // Вестн. Ленингр. ун-та. 1989. № 24. С. 18–25.
16. Максимович Н. В. Статистические закономерности в изменчивости характера роста беломорский мидий // Материалы конф. «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря». Кандалакша, 1995. С. 78–79.
17. Максимович Н. В. О концепции понятия поселение в экологии морского бентоса // Материалы V научного семинара «Чтения памяти К. М. Дерюгина». СПб., 2003. С. 23–44.
18. Максимович Н. В., Герасимова А. В. Определение возраста беломорских двустворчатых моллюсков по морфологии раковины // Материалы V науч. сес. Морской биологической станции СПбГУ. СПб., 2004а. С. 29–30.
19. Максимович Н. В., Герасимова А. В. Долговременный мониторинг литоральных поселений двустворчатых моллюсков (Mollusca, Bivalvia) в губе Чупа (Белое море) // Труды БиНИИ СПбГУ. Вып. 51. Морские и пресноводные биосистемы севера Карелии. СПб., 2004. С. 95–120.
20. Максимович Н. В., Герасимова А. В. Распределение и ресурсы двустворчатых моллюсков в губе Чупа (Кандалакшский залив, Белое море) // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. Вып. 337. Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л. А. Кудерского). СПб.; М., 2007а. С. 570–579.
21. Максимович Н. В., Герасимова А. В. О характере элиминации в поселениях массовых видов двустворчатых моллюсков Белого моря // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2007б. Вып. 4. С. 54–62.
22. Максимович Н. В., Герасимова А. В., Кунина Т. А. Продукционные свойства поселений *Macoma balthica* L. I. Линейный рост // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1992. № 4. С. 12–13.
23. Максимович Н. В., Герасимова А. В., Кунина Т. А. Продукционные свойства поселений *Macoma balthica* L. I. Продукция // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1993. № 1. С. 3–11.



24. Максимович Н. В., Лысенко В. Н. Рост и продукция двустворчатого моллюска *Macoma incongrua* и зарослях zostеры бухты Витязь Японского моря // Биология моря. 1986. № 1. С. 25–30.
25. Максимович Н. В., Миничев Ю. С., Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А. Динамика структурных и функциональных характеристик поселений беломорских мидий в условиях подвешного выращивания // Исследования по марикультуре мидий Белого моря. Труды Зоол. ин-та РАН. 1993. Т. 253. С. 61–82.
26. Максимович Н. В., Морозова М. В. Структурные особенности сообществ обрастания субстратов промышленной марикультуры мидий (Белое море) // Труды БиНИИ СПбГУ. Вып. 46. Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море. 2000. С. 85–108.
27. Максимович Н. В., Сухотин А. А. Структура и динамика поселений культивируемых мидий // Труды БиНИИ СПбГУ. Вып. 46. Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море. 2000. С. 109–123.
28. Максимович Н. В., Чемоданов А. В. К экологии естественных поселений *Mytilus edulis* L. в губе Чупа // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1986. № 1. С. 92–94.
29. Максимович Н. В., Шилин М. Б. Структура ларвацена *Bivalvia* в губе Чупа (Белое море) // Труды Зоол. ин-та РАН. Экологические исследования беломорских организмов. СПб., 1997. С. 52–54.
30. Мартынов Ф. М., Герасимова А. В., Максимович Н. В. Особенности линейного роста *Mya arenaria* L. в литоральной зоне Керетского архипелага (Кандалакшский залив, Белое море) // Вестн. С.-Петерб. ун-та. 2007. Сер. 3. Вып. 1. С. 28–36.
31. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М., 1976. 291 с.
32. Росляков О. А. Гистерезис плотности вещества и его философский смысл. СПб., 1996. 232 с.
33. 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 // Труды ИОАН. 1953. Т. 7. С. 198–258.
34. Селин Н. И. Пространственно-временные изменения структуры популяции и рост двустворчатого моллюска *Mercenaria stimpsoni* в Японском море // Биология моря. 1995. Т. 21, № 1. С. 51–58.
35. Сухотин А. А., Кулаковский Э. Е., Максимович Н. В. Линейный рост беломорских мидий при изменении условий обитания // Экология. 1992. № 5. С. 71–72.
36. Халаман В. В. Сопряженность пространственного распределения организмов в беломорских сообществах обрастания // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59, № 1. С. 58–73.
37. Халаман В. В. Сообщества обрастания мидиевых установок в Белом море // Биология моря. 2001. Т. 27, № 4. С. 268–278.
38. Федяков В. В. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. Л., 1986. 126 с.
39. Antsulevich A. E., Maximovich N. V., Vuorinen I. Population structure, growth and reproduction of the common mussel (*Mytilus edulis* L.) of the Island of Seili (South-eastern Gulf of Bothnia, Sw, Finland) // Boreal Environment Research. 1999. Vol. 4. P. 3–19.
40. Ankar S. Growth and production of *Macoma balthica* (L.) in a northern baltic soft bottom // Ophelia. 1980. Suppl. 1. P. 31–48.
41. Appeldoorn R. S. Covariation in life history parameters of soft-shell clams, *Mya arenaria* along a latitudinal gradient // Abstr. Sci. pap. and posters Symp. Shellfish life hist. and shellfishery Models. Moncton; Copenhagen, 1990. P. 19–26.
42. Baird R. H. Factors affecting the growth and condition of mussels (*Mytilus edulis* L.) // Fish. Invest. Ser. II. 1966. N 2. P. 11–33.
43. Beukema J. J., Meehan B. W. Latitudinal variation in linear growth and other shell characteristics of *Macoma balthica* // Mar. Biol. 1985. Vol. 90, N 1. P. 27–33.
44. Brock V. Notes on relations between density, settling, and growth of two sympatric cockles *Cardium edule* (L.) and *C. glaucum* (Bruguere) // Ophelia. 1980. Suppl. P. 241–248.
45. Brousseau D. J. Population dynamics of the soft-shell clam *Mya arenaria* // Mar. Biol. 1978. Vol. 50, N 1. P. 63–72.
46. Cloern J. E., Nichols F. H. A von Bertalanffy Growth Model with a Seasonally Varying Coefficient // J. Fish. Res. Board Can. 1978. Vol. 35, N 11. P. 1479–1482.
47. Commiato J. A. Effects of *Lunatia heros* predation on the population dynamics of *Mya arenaria* and *Macoma balthica* in Maine, USA // Mar. Biol. 1982. Vol. 69, N 2. P. 187–193.
48. Freeman K. R., Dickie L. M. Growth and mortality of the Blue Mussel (*Mytilus edulis*) in relation to environmental indexing // J. Fish. Res. Board Can. 1979. Vol. 36, N 10. P. 1238–1249.

49. Goshima S. Population dynamics of the soft clam, *Mya arenaria* L., with special reference to its life history pattern // *Publs. Amakusa Mar. Biol. Lab. Kyushu Univ.* 1982. Vol. 6, N 2. P. 119–165.
50. Gray J. S. The stability of benthic ecosystems // *Helgol. Wiss. Meeresuntersuch.* 1977. Vol. 30, N 1–4. P. 427–444.
51. Green R. H. Growth and mortality in an Arctic intertidal population of *Macoma balthica* (Pelecypoda, Tellinidae) // *J. Fish. Res. Board Can.* 1973. Vol. 30, N 9. P. 1345–1348.
52. Griffiths R. J. Population dynamics and growth of the bivalve *Choromytilus meridionalis* (Kr.) at different tidal levels // *Estuarine, Coast. and Shelf Sci.* 1981. Vol. 12, N 1. P. 101–118.
53. Haskin H. P. Age determination in mollusks // *Trans. N. Y. Acad. Sci.* 1954. Ser. II. Vol. 16, N 6. P. 113–117.
54. Holland A. F. Long-term variation of macrobenthos in a mesohaline region of Chesapeake Bay // *Estuaries.* 1985. Vol. 8, N. 2A. P. 93–113.
55. Josefson A. B. Regulation of population size, growth and production of deposit-feeding bivalve a long-term field study of three deep-water populations off the Swedish west coast // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 1982. Vol. 59, N 2–3. P. 125–150.
56. Kühl H. Über die Siedlungsweise von *Mya arenaria* // *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1951. Bd 25, № 1. S. 385–391.
57. Markl H. Dynamik und Stabilität biologischer Populationen // *Allg. Forstzeitschrift.* 1984. Vol. 39, N 6. P. 116–121.
58. Maximovich N. V., Guerasimova A. V. Life history characteristics of the *Mya arenaria* in the White Sea // *Helgol. Mar. Res.* 2003. Vol. 57. P. 91–99.
59. McGroty S., Clarke R. T., Reading C. J., Goss-Custard J. D. Population dynamics of the mussel *Mytilus edulis*: density changes and regulation of the population in the Exe estuary, Devon // *Mar. Ecol. P. S.* 1990. Vol. 67. P. 157–169.
60. Möller P., Rosenberg K. Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine waters. Western Sweden // *Ophelia.* 1983. Vol. 22, N 1. P. 33–35.
61. Peterson C. H., Beal B. F. Bivalve growth and higher order interactions importance of density, site and time // *Ecology.* 1989. Vol. 70. P. 1390–1404.
62. Powell Eric N., Cummins Hays. Are molluscan maximum life spans determined by long-term cycles in benthic communities? // *Oecologia.* 1985. Vol. 67, N. 2. P. 177–182.
63. Rasmussen E. Systematics and ecology of the Ice-Fjord Marine Fauna (Denmark) // *Ophelia.* 1973. Vol. 11. P. 1–507.
64. Seed R. The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on Exposed Rocky Shores. II. Growth and Mortality // *Oecologia.* 1969. Vol. 3, N 3–4. P. 317–350.
65. Segerstrale S. G. Fluctuation in the abundance of benthic animals in the Baltic area // *Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol.* 1961. Vol. 23, N 9. P. 3–19.
66. Sukhotin A. A., Maximovich N. V. Variability of growth rate of *Mytilus edulis* L. from Chupa Inlet White Sea) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1993. Vol. 176. P. 15–26.
67. Theisen B. F. The growth of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from Disko and Thule District, Greenland // *Ophelia.* 1973. Vol. 12, N 1–2. P. 59–77.